



甘肃小苏干湖盐沼湿地盐地风毛菊叶形态-光合生理特征对淹水的响应

李 群 赵成章* 王继伟 文 军 李子琴 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 盐沼湿地植物叶片功能性状对淹水的响应分析, 有助于探究植物叶片可塑性机制与光合生理特征间的内在关联性, 对深入理解盐沼湿地植物的生境抗逆性策略具有重要意义。根据小苏干湖湖水泛滥区静水滞留时间长短分别设置: 轻度淹水区(静水滞留30–90天)、中度淹水区(静水滞留90–150天)、重度淹水区(静水滞留150–210天) 3个试验样地, 以盐地风毛菊(*Saussurea salsa*)为研究对象, 研究了小苏干湖盐沼湿地盐地风毛菊叶片功能性状对淹水的响应。结果表明: 随着静水滞留时间的增加, 轻度淹水区盐地风毛菊形态上采用小比叶面积(*SLA*)的肉质化小叶模式, 光合生理上具有高实际光合效率(*Y(II)*)和低调节性能量耗散的量子产额(*Y(NPQ)*)的协同变异; 重度淹水区盐地风毛菊形态和光合生理上则采用与轻度淹水区完全相反的协同变异策略; 在3个样地中, *SLA*与*Y(II)*、光化学淬灭(*Q_P*)和*Y(NPQ)*间均呈极显著相关关系; 叶绿素a含量和叶绿素b含量与调节性能量耗散的量子产额(*Y(NO)*)均呈显著正相关关系。小苏干湖湖水泛滥区静水时空演变格局影响下, 盐地风毛菊种群通过改变叶面积、叶厚度和*SLA*等叶片形态特征, 适时调整叶片*Y(II)*和*Y(NPQ)*等光合生理特征, 实现植物叶片光合碳同化产物的收支平衡, 表现出对水盐异质性环境较强的耐受性, 反映了盐沼湿地植物在极端生存环境下的叶片可塑性和抗逆性机制。

关键词 叶性状; 比叶面积; 实际光化学效率; 风毛菊; 小苏干湖

李群, 赵成章, 王继伟, 文军, 李子琴, 马俊逸 (2019). 甘肃小苏干湖盐沼湿地盐地风毛菊叶形态-光合生理特征对淹水的响应. 植物生态学报, 43, 685–696. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0132

Morphological and photosynthetic physiological characteristics of *Saussurea salsa* in response to flooding in salt marshes of Xiao Sugan Lake, Gansu, China

LI Qun, ZHAO Cheng-Zhang*, WANG Ji-Wei, WEN Jun, LI Zi-Qin, and MA Jun-Yi

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 response of plant leaf functional traits to flooding in salt marshes is not only helpful in exploring the internal correlation between leaf plasticity mechanism and photosynthetic characteristics, but also of vital significance for gaining a better understanding on the stress resistance strategies of plants in salt marsh wetlands. The aim of this study is to investigate the responses of leaf functional traits of *Saussurea salsa* to flooding with the changes of water-logging durations.

Methods The research site was located in provincial migratory bird nature reserve in Xiao Sugan Lake, Gansu Province, China (39.22°–39.35° N, 94.45°–94.59° E). A sample belt was selected from the edge of the lakeshore to the end of the perennial tidewater line in the low-lying area along the north side of Xiao Sugan River. The duration of water-logging in the salt marsh wetland was measured base on the water level marked by the flood rise and retreat marks in Xiao Sugan Lake over the years. The sample belt was divided into 3 plots according to the water-logging duration: low flooding area (water-logging duration: 30–90 days); medium flooding area (water-logging duration: 90–150 days); and deep flooding area (water-logging duration: 150–210 days). Six subplots (2 m × 2 m) of *S. salsa* were selected from each of the three plots for a total of 18 subplots. We investigated community characteristics and population traits of *S. salsa*, soil moisture and soil electrical conductivity (*EC*). Six

收稿日期Received: 2019-05-30 接受日期Accepted: 2019-08-09

基金项目: 国家自然科学基金(41861009和41461013)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (41861009 and 41461013).

* 通信作者Corresponding author (zhaocz601@163.com)

plants per subplot were selected for photosynthesis and chlorophyll fluorescence measurements. Foliar samples collected from each of the six *S. salsa* were taken to the laboratory for measurements of leaf traits (leaf area, thickness, dry mass and chlorophyll content).

Important findings The results showed that *S. salsa* changed the covariation strategy of *S. salsa* foliar morphology and photosynthesis with the extension of water-logging duration. In the low flooding area, *S. salsa* adopted fleshy lobular pattern with small specific leaf area (*SLA*), high effective quantum yield of photosynthetic system II (PSII) photochemistry in light (*Y(II)*) and low quantum yield of regulated energy dissipation (*Y(NPQ)*). However, *S. salsa* grew in the deep flooding area adopted completely opposite covariation strategy in foliar morphology and photosynthesis compared with those grew in the low flooding area. We observed a significant correlation between *SLA* and *Y(II)*, photochemical quenching (*QP*), and *Y(NPQ)*, as well as a significant positive correlation between the quantum yield of non-regulated energy dissipation (*Y(NO)*) and chlorophyll a content (*C_a*), chlorophyll b content (*C_b*) in all of the three plots. Under the influence of the spatio-temporal evolution pattern of still water in the flooded area of Xiao Sugan Lake, *S. salsa* population achieved the balance of the photosynthetic carbon budget by changing the morphological characteristics of leaves, such as leaf area, leaf thickness and *SLA*, timely adjusting the photosynthetic characteristics, such as *Y(NPQ)* and *Y(II)*. *Saussurea salsa* showed strong tolerance to water and salt heterogeneity, reflecting the leaf plasticity and resistance mechanism of salt marsh wetland plant under extreme environments.

Key words leaf traits; specific leaf area; actual photochemical efficiency of PSII; *Saussurea salsa*; Xiao Sugan Lake

Li Q, Zhao CZ, Wang JW, Wen J, Li ZQ, Ma JY (2019). Morphological and photosynthetic physiological characteristics of *Saussurea salsa* in response to flooding in salt marshes of Xiao Sugan Lake, Gansu, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 685–696. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0132

植物是一个功能和结构平衡的生命体, 在长期的进化和自然选择过程中, 植物通过调整内在和外在形态结构优化其功能和生理代谢过程以适应周围环境变迁(Brodribb & Jordan, 2011; Gong *et al.*, 2011)。叶片是植物能量和物质转化的重要场所, 叶片的结构性状在一定程度上决定叶片光合生理活性, 能够反映植物叶片对所吸收光能的利用水平(金鹰和王传宽, 2015)。叶绿素荧光与叶片的光合作用密切相关(Liu *et al.*, 2018), 是光合作用的探针, 任何环境因子对光合作用的影响都可以通过光系统II (PSII)叶绿素荧光量子效率的变化快速、灵敏且无损伤地反映出来(Maxwell & Johnson, 2000; 柏新富等, 2012)。叶面积(*LA*)、叶厚度(*LT*)和比叶面积(*SLA*)等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), 与植物的光拦截效率、蒸腾速率等密切相关(Milla & Reich, 2007; 李群等, 2018)。在盐胁迫下, 植物往往会形成小而厚、低*SLA*的肉质化叶片, 发育大量贮水组织、输水组织和栅栏组织, 使植物免受盐离子毒害、缓解盐胁迫的同时, 减少水分散失以增加蒸腾效率(赵可夫等, 2013), 容纳更多的叶绿体, 增加叶绿体对光照及CO₂的吸收面, 提高叶片的电子传递速率(*ETR*)和光合效率(王艺和韦小丽, 2010; 魏志

刚和王玉成, 2015); 而水淹条件下, 植物则会通过增加叶面积, 扩大空气接触面, 提高对厌氧环境的耐受性(van den Brink *et al.*, 1995)。植物对水淹、盐分的耐受性和抗逆性是植物长期适应极端环境的结果, 土壤渍水即淹水是影响生态系统稳定性的因子之一(Gimeno *et al.*, 2012)。内陆盐沼湿地由于其特殊的水源供给和静水时空演变格局的差异性, 使湿地植物群落内部形成特殊的土壤水盐分配格局, 改变了种群内每个植株可获得的资源数量, 迫使植株叶片在外在形态和内在生理特征方面协同变异形成适应胁迫生境的功能性状组合, 实现植物在光合碳同化产物积累与耗散间的平衡, 从而提高对严酷生境的抗逆性和耐受性(di Bella *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2018)。因此, 研究叶片形态性状和光合生理特征对淹水梯度的响应, 有助于深入了解盐沼湿地植物的抗逆性和耐受性, 对于探索盐沼湿地植物表型可塑性和碳同化机制有重要意义。

盐地风毛菊(*Saussurea salsa*)为菊科风毛菊属的稀盐盐生植物, 分布于高海拔的盐土草地、戈壁滩及湖边等地区, 是我国西北内陆盐沼湿地的主要植物。目前, 围绕盐渍对植物不同生长部位的影响和植物对外来干扰的耐受性和抗逆性(di Bella *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2018)、盐沼湿地植物*SLA*和PSII

热耗散对土壤水分的响应(李群等, 2017)、干旱和水分胁迫对植物光合效率的影响(Gao *et al.*, 2017; 张海燕等, 2018)等方面已有不少研究; 有关风毛菊繁殖分配与海拔高度的相关性(王一峰等, 2012)、叶片PSII光化学效率和光合色素对胁迫生境适应机制(师生波等, 2012)的研究也得到了重视, 但是有关内陆盐沼湿地静水时空演变格局差异条件下盐生植物叶片功能性状对淹水的响应及其生态适应性尚不明确。鉴于此, 本研究以小苏干湖内陆盐沼湿地主要稀盐盐生植物盐地风毛菊为研究对象, 通过研究盐地风毛菊叶片形态性状与光合生理特征对淹水梯度的响应, 试图明晰: (1)在淹水条件下, 盐地风毛菊叶片形态性状与光合生理特征如何协同变异适应淹水环境? (2)形成这种协同适应机制的原因有哪些? 以加深对内陆盐沼湿地植物叶形态的生态适应策略与光合作用机理的认识和理解。

1 材料和方法

1.1 研究区域和样地概况

研究区位于甘肃省酒泉市阿克塞县小苏干湖省级候鸟自然保护区, 处于青藏高原柴达木盆地北缘阿尔金山、党河南山与赛什腾山之间的花海子高原盆地 (39.22°–39.35° N, 94.45°–94.59° E), 海拔 2 807–2 808 m。属内陆高寒半干旱气候, 年平均气温 2.0 °C, 年降水量 77.6 mm, 蒸发量 1 964.8 mm, 年日照时间 3 100–3 500 h, 大风天气盛行, 沙尘暴发生频率高, 干燥度 30, 无霜期 90 天左右。苏干湖水系属于柴达木内流水系中西北端的一个独立水系, 发源于党河南山的大、小哈儿腾河出山口潜流于地下, 在海子盆地成泉涌露, 汇成河网, 流入大苏干湖和小苏干湖, 最终消耗于泉水溢出带的蒸发蒸腾和湖面蒸发。土壤主要以草甸土、草甸沼泽土以及盐碱土为主, 主要植物有: 盐地风毛菊、芦苇 (*Phragmites australis*)、芨芨草 (*Achnatherum splendens*)、水麦冬 (*Triglochin palustris*)、海韭菜 (*Triglochin maritima*)、碱蓬 (*Suaeda glauca*)、华扁穗草 (*Blysmus sinocompressus*)、盐角草 (*Salicornia europaea*) 和冰草 (*Agropyron cristatum*), 湖水泛滥区植被呈现环带状分布。

1.2 实验方法

1.2.1 实验设置

小苏干湖是一个具有出口的微咸水湖, 湖周围

盐沼湿地的水淹频率每年 1 次, 每年 11 月至次年 4 月湿地表面有静水滞留, 5 月湖水逐渐消退, 其他时间湿地暴露在空气中, 根据苏干湖自然保护区 20 多年来的水文记录, 湖水泛滥区宽度 650–715 m。为便于实验调查研究, 首先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布置 1 条宽 50 m, 长 300 m 的样带, 该样带盐地风毛菊(生长期: 5 月上旬至 8 月上旬, 90 天)为湿地群落的优势种; 然后按照小苏干湖历年洪水涨退痕迹标记的水位线, 测算盐沼湿地静水滞留时长, 将该样带划分为 3 个样地(图 1), 分别如下: 1) 样地 I 为轻度淹水区(静水滞留时间: 当年 11 月下旬至次年 2 月上旬, 60–90 天), 离湖水区 150–300 m, 土壤表层明显有盐碱累积, 植被呈聚集片状分布, 植被低矮, 密度较大, 主要植物有盐地风毛菊、海乳草 (*Glaux maritima*)、早熟禾 (*Poa pratensis*) 和盐角草等; 2) 样地 II 为中度淹水区(静水滞留时间: 当年 11 月下旬至次年 4 月上旬, 90–150 天), 离湖水区 50–150 m, 土壤表层有盐碱累积, 植被呈斑块状分布, 盐地风毛菊和海乳草相伴生长; 3) 样地 III 为重度淹水区(静水滞留时间: 当年 11 月下旬至次年 6 月上旬, 150–210 天), 离湖水区 0–50 m, 土壤表层无盐碱累积, 土壤水分几乎一年中所有时间均处于饱和状态, 主要植物有盐地风毛菊、海韭菜和赖草 (*Leymus secalinus*) 等。

1.2.2 数据采集

2018 年 8 月 17–25 日, 选择天气晴朗、土壤水盐状况相对稳定的期间进行取样。首先, 在选定的 3 个样地中按已划分的梯度, 从轻度淹水区到重度淹水区依次设置 6 个 2 m × 2 m 样方, 总计 18 个样方; 接着分别测定每个样方内湿地群落所有植物的高度、盖度和密度; 然后在每一个样方中随机选择 6 株盐地风毛菊(株高为大、中、小各 2 株), 用卷尺测量从基部到最高分枝的高度, 定为株高; 接着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, 用于盐地风毛菊叶片光合特征和叶性状的调查; 最后齐地刈割每个样方地上所有植株带回实验室, 于 80 °C 烘箱中烘干 48 h, 测量每个样地的地上生物量。

1.2.2.1 光合特征值测定 选择晴朗天气的 9:00–12:00 对标记过的盐地风毛菊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

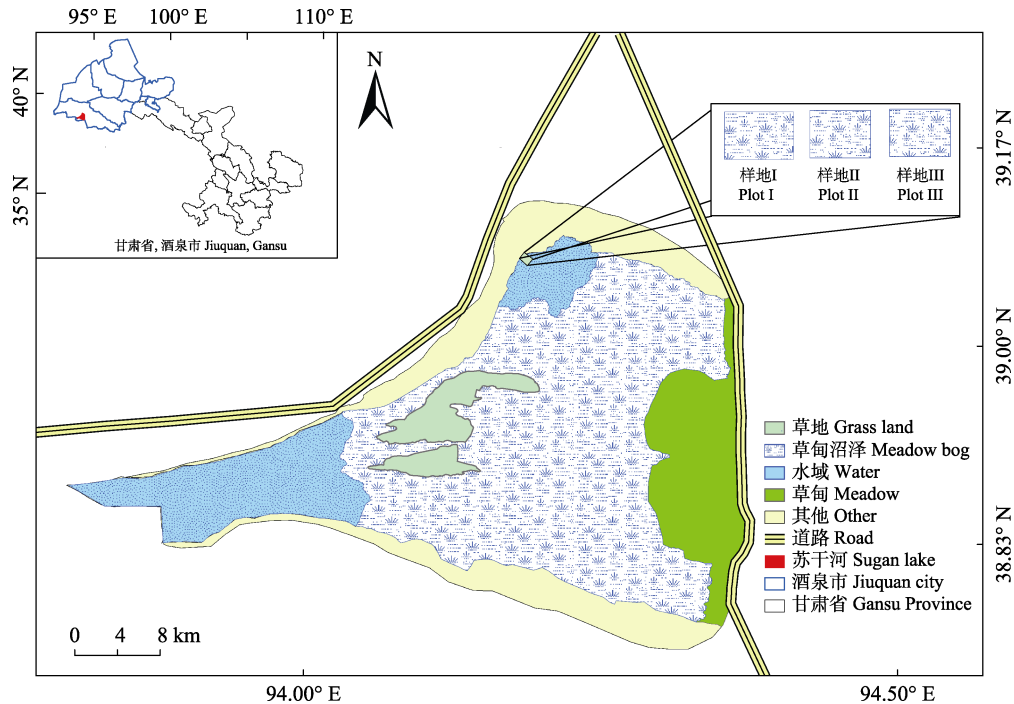


图1 小苏干湖盐沼湿地样地设置图。

Fig. 1 Locations of measured plots in salt marshes of Xiao Sugan Lake.

过程中使用人工红蓝光源, 光合有效辐射(PAR)为 $1\,200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 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%, 叶片温度(T_{leaf})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_n)、蒸腾速率(T_r)等参数, 待数据稳定后读取数据, 计算水分利用效率(WUE) = (P_n/T_r) (李群等, 2017)。

1.2.2.2 LA、LT和SLA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叶面积; 使用游标卡尺测量叶片厚度(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, 每个叶片在不同部位测量5次, 取平均值为该叶片的厚度; 最后将叶片装入信封, 于 $80\ ^\circ\text{C}$ 烘箱中烘干48 h, 称质量即叶干质量(精度 $0.0001\ \text{g}$); SLA 用 LA 和叶干质量的比值表示。

1.2.2.3 光合色素含量测定 参考王学奎(2006)的方法: 首先称取 $0.2\ \text{g}$ 烘干的叶片, 洗净擦干, 去中脉, 剪碎后放入研钵中, 加少量石英砂和碳酸钙粉及 $2\text{--}3\ \text{mL}$ 80%的丙酮, 研磨至组织变白, 再加丙酮 $10\ \text{mL}$, 研成匀浆, 暗处静置约 $10\ \text{min}$; 然后将提取液过滤并用丙酮定容至 $20\ \text{mL}$ 试管中, 摇匀, 保存

于暗处 $24\ \text{h}$ 待测, 每个样品3次重复; 最后将色素提取液倒入比色皿中, 以80%丙酮作为空白对照, 分别在波长 663 、 646 和 $470\ \text{nm}$ 分光光度计下测定吸光度(A_{663} 、 A_{646} 和 A_{470} 分别表示在3个波长下的吸光值)。依据朗伯比尔定律, 用公式计算提取液中各色素的含量, 式中 C_a 、 C_b 和 C_{car} 分别为叶绿素a、b及叶黄素含量($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$); 再按下式求算植物组织中单位干质量各色素的含量($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$):

$$C_a = 12.21 \times A_{663} - 2.81 \times A_{646} \quad (1)$$

$$C_b = 20.13 \times A_{646} - 5.03 \times A_{663} \quad (2)$$

$$C_{\text{car}} = (1000 \times A_{470} - 3.27C_a - 104C_b)/229 \quad (3)$$

$$\text{植物组织中单位干质量各色素的含量}(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}) = \text{色素浓度}(\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}) \times \text{提取液体积}(\text{L}) \times \text{稀释倍数} / \text{样品干质量}(\text{g}) \quad (4)$$

1.2.2.4 土壤含水量测定 在湿地群落学调查样方内随机挖掘 $1\ \text{m} \times 1\ \text{m} \times 0.5\ \text{m}$ 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 $12\ \text{h}$, 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。

1.2.2.5 土壤盐分测定 用电导法测定土壤含盐量(张雅琼等, 2010), 采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(李群等, 2017)。

1.2.2.6 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)现场测定各样地盐地风毛菊叶片的叶绿素荧光参数(李群等, 2017), 参考Schreiber等(1994)和Schreiber (2004)的方法计算相关参数:

光化学淬灭(QP) = $(F_m' - F_s)/F_v' = 1 - (F_s - F_o')/(F_m' - F_o')$ (5)

非光化学淬灭(NPQ) = $(F_m - F_m')/F_m' = F_m/F_m' - 1$ (6)

PSII实际光合效率Y(II) = $\Phi_{PSII} = (F_m' - F_t)/F_m'$ (7)

PSII非调节性能量耗散的量子产量Y(NO) = $1/(NPQ + 1 + qL(F_m/F_o - 1))$ (8)

PSII调节性能量耗散的量子产量Y(NPQ) = $1 - Y(II) - Y(NO)$ (9)

电子传递速率(ETR) = $0.5 \times Y(II) \times PAR \times 0.84$ (10)

式中, F_m' 为光下最大荧光; F_o' 为光下最小荧光; F_v' 为饱和脉冲光导致的荧光产额; F_s 为稳态荧光; F_t 为实时荧光; qL 为基于“湖泊模型”的光化学淬灭系数; PAR 为光合有效辐射。

1.3 数据处理

基于野外调查和室内实验获取的植物功能性状

和生长环境数据库, 首先使用软件CANOCO 4.5对环境与植被功能性状进行除趋势典范对应分析(DCCA)排序和冗余分析(RDA)确定关键限制环境因子及对环境因子响应最显著的功能性状变量; 其次通过R 3.6.1软件进行协方差分析剔除协变量的影响, 确定与实验设计最相关的变量; 最后采用SPSS 22.0软件进行相关分析和单因素方差分析(ANOVA)。通过Excel 2016和SigmaPlot 10.0软件绘图。文中常用参数及其缩写见表1。

2 结果和分析

2.1 盐沼湿地植物群落和盐地风毛菊种群生物学特征及土壤理化性质

各样地植物群落和盐地风毛菊种群生物学特征及土壤理化性质的变化显著(表2)。土壤含水量(SMC)和土壤电导率(EC)在3个观测样地中存在显著差异($p < 0.05$)(表2), 从样地I到样地III, SMC增加了0.88倍, EC减少了61.27%; 随着SMC的逐渐增加和EC的逐渐减小, 湿地群落的高度随之增加, 增加了4.01倍, 地上生物量(AB)随之减少, 减少了72.31%; 盐地风毛菊种群的高度呈增加趋势, 增加了2.05倍, 密度呈先增加后减少的趋势, 整体增加了0.05倍。表明随着静水滞留时间的增加和地表盐碱累积的减弱,

表1 文中常用参数及其缩写
Table 1 The parameters and their abbreviations used in this paper.

参数 Parameter	缩写 Abbreviation	单位 Unit
土壤含水量 Soil moisture content	SMC	%
土壤电导率 Soil electrical conductivity	EC	ms·cm ⁻¹
地上生物量 Aboveground biomass	AB	g·m ⁻²
平均高度 Average height	AH	cm
密度 Density	D	株·m ⁻²
叶面积 Leaf area	LA	cm ²
叶厚度 Leaf thickness	LT	mm
比叶面积 Specific leaf area	SLA	cm ² ·g ⁻¹
叶干质量 Leaf dry mass	LDW	g
叶绿素a含量 Chlorophyll a content	C _a	mg·g ⁻¹
叶绿素b含量 Chlorophyll b content	C _b	mg·g ⁻¹
类胡萝卜素含量 Carotenoid content	C _{car}	mg·g ⁻¹
净光合速率 Net photosynthetic rate	P _n	μmol CO ₂ ·m ⁻² ·s ⁻¹
蒸腾速率 Transpiration rate	T _r	mmol H ₂ O·m ⁻² ·s ⁻¹
水分利用效率 Water use efficiency	WUE	μmol CO ₂ ·mmol ⁻¹ H ₂ O
实际光合效率 The actual photochemical efficiency of PSII	Y(II)	无纲量 No dimension
非调节性能量耗散的量子产量 The quantum yield of non-regulated energy dissipation	Y(NO)	无纲量 No dimension
调节性能量耗散的量子产额 The quantum yield of regulated energy dissipation	Y(NPQ)	无纲量 No dimension
光化学淬灭系数 Photochemical quenching	QP	无纲量 No dimension
非光化学淬灭系数 Non- Photochemical quenching	NPQ	无纲量 No dimension
电子传递速率 Electron transport rate	ETR	μmol·m ⁻² ·s ⁻¹

表2 小苏干湖盐沼湿地土壤特性、群落生物学特征和盐地风毛菊种群特征(平均值±标准误差)

Table 2 Soil characteristics, biological characteristics of wetland community and population characteristics of *Saussurea salsa* in salt marshes of Xiao Sugan Lake (mean ± SE)

样地 Plot	群落特征 Community characteristics				盐地风毛菊 <i>Saussurea salsa</i>	
	SMC (%)	EC (ms·cm ⁻¹)	AH (cm)	AB (g·m ⁻²)	AH (cm)	D (株·m ⁻²)
I	31.79 ± 1.59 ^c	9.94 ± 0.50 ^a	6.16 ± 0.31 ^c	165.30 ± 8.27 ^a	7.48 ± 0.37 ^b	59 ± 2.95 ^c
II	39.12 ± 1.96 ^b	7.52 ± 0.30 ^b	9.73 ± 0.49 ^b	121.66 ± 6.08 ^b	13.8 ± 0.69 ^b	74 ± 3.70 ^a
III	59.63 ± 2.98 ^a	3.85 ± 0.19 ^c	30.88 ± 1.54 ^a	95.93 ± 4.80 ^c	22.8 ± 1.14 ^a	62 ± 3.10 ^b

同列不同小写字母表示样地间差异显著($p < 0.05$)。AB、AH、D、EC、SMC同表1。

Different lowercase letters in the same column indicate significant differences among plots ($p < 0.05$). AB, AH, D, EC, SMC see Table 1.

群落内部植物生长环境胁迫得以改善,有利于植被高度的增加,但不利于植物地上生物量的积累;盐地风毛菊的高度有所增加,但是密度降低,说明静水停留时间过长不利于盐地风毛菊在水平空间上的拓展。

2.2 盐地风毛菊叶性状和光合、荧光特征

如表3所示,随着静水停留时间的增加,盐地风毛菊的 LA 、 SLA 和 LDW 均呈增加趋势,分别增加了1.47、0.75和0.41倍;而 LT 、 C_a 、 C_b 和 C_{car} 呈减小趋势,减少了33%、77%、65%和58%; P_n 、 T_r 和 WUE 呈先增加后减少的趋势,整体上分别减少了19%、10%和10%; $Y(II)$ 、 $Y(NO)$ 和 ETR 均呈减少的趋势,分别减少了30%、39%和18%; QP 呈先增加后减少的趋势,整体减少了29%; NPQ 、 $Y(NPQ)$ 均呈增加趋势,

分别增加了2.1和0.86倍。盐地风毛菊叶片性状和光合、荧光特性随着静水时空演变格局的变化呈现明显的规律性变化,表明静水停留时间过长不利于盐地风毛菊叶片叶绿素及类胡萝卜素的合成和光合作用的进行,盐地风毛菊叶片适时调整叶片构型构建和PSII天线色素吸收光能的分配,实现叶片光合产物积累与耗散间的平衡,这是盐沼湿地植物为适应环境在外在结构和内在生理方面协同变异的结果。

2.3 盐地风毛菊各功能性状与环境的RDA排序

运用Canoco 4.5软件对研究区盐地风毛菊叶片形态性状和光合生理特征进行典范对应分析,得到排序轴与环境因子的关系以及各排序轴的特征值(表4)。特征值分别为0.533 0和0.050 0,功能性状与环境因子的相关性分别为0.977 0和0.565 0,排序轴1和2分别解释了功能性状与环境因子关系89.70%和97.80%的生态信息,表明排序轴1和轴2均包含大部分排序信息。因此采用第1轴和第2轴的信息对样地的环境和植物功能性状与环境因子之间的关系进行分析。

在排序图(图2)中,每个蓝色箭头都表示一种植物功能性状,每个红色箭头都指示一种环境因子,红色箭头与原点连线代表该环境因子对植物功能性状的影响大小,连线越长,影响程度越大;箭头与排序轴所成的夹角大小则显示出该环境因子与排序轴之间的相关性,角度越小,相关性越大(叶诺楠等,2017)。综合表4和图2可知,土壤电导率(EC)是与第一轴相关性最高的因子,其次是土壤含水量(SMC)和静水停留时间(T),相关性分别为-0.963 2, 0.936 6和0.910 3。

排序图(图2)显示, T 和 SMC 随RDA的第1轴从左向右逐渐增大, EC 则随着第1排序轴由左向右逐渐减小。位于第1轴右侧的功能性状 LDW 、 LA 、 SLA 、 $Y(NPQ)$ 、 NPQ 主要受 T 和 SMC 的影响;而 LT 、 C_a 、 C_b 、 C_{car} 、 P_n 、 T_r 、 WUE 、 $Y(NO)$ 、 $Y(II)$ 、 QP 等主要

表3 小苏干湖盐沼湿地盐地风毛菊叶性状与光合生理参数特征(平均值±标准误差)

Table 3 Leaf traits characteristics and photosynthetic physiological parameters of *Saussurea salsa* in salt marshes of Xiao Sugan Lake (mean ± SE)

参数 Parameter	样地 Plot		
	I	II	III
LA (cm ²)	7.14 ± 0.36 ^c	8.34 ± 0.42 ^b	17.61 ± 0.88 ^a
LT (mm)	0.15 ± 0.01 ^a	0.14 ± 0.01 ^a	0.10 ± 0.01 ^b
SLA (cm ² ·g ⁻¹)	8.28 ± 0.41 ^b	8.82 ± 0.44 ^b	14.53 ± 0.73 ^a
LDW (g)	0.86 ± 0.04 ^a	0.95 ± 0.05 ^a	1.21 ± 0.06 ^b
C_a (mg·g ⁻¹)	5.39 ± 0.27 ^a	3.11 ± 0.16 ^b	1.26 ± 0.06 ^c
C_b (mg·g ⁻¹)	1.93 ± 0.10 ^a	1.15 ± 0.06 ^b	0.67 ± 0.03 ^c
C_{car} (mg·g ⁻¹)	1.39 ± 0.07 ^a	0.67 ± 0.03 ^b	0.58 ± 0.03 ^c
P_n (μmol CO ₂ ·m ⁻² ·s ⁻¹)	4.67 ± 0.23 ^b	5.17 ± 0.26 ^a	3.77 ± 0.19 ^c
T_r (mmol H ₂ O·m ⁻² ·s ⁻¹)	1.08 ± 0.05 ^a	1.19 ± 0.06 ^a	0.97 ± 0.05 ^b
WUE (μmol CO ₂ ·mmol ⁻¹ H ₂ O)	4.32 ± 0.22 ^a	4.34 ± 0.22 ^a	3.89 ± 0.19 ^b
$Y(II)$	0.33 ± 0.02 ^a	0.33 ± 0.02 ^a	0.23 ± 0.01 ^b
$Y(NO)$	0.38 ± 0.02 ^a	0.26 ± 0.01 ^b	0.23 ± 0.01 ^c
$Y(NPQ)$	0.29 ± 0.01 ^c	0.41 ± 0.02 ^b	0.54 ± 0.03 ^a
QP	0.73 ± 0.04 ^a	0.75 ± 0.04 ^a	0.52 ± 0.03 ^b
NPQ	0.19 ± 0.01 ^c	0.40 ± 0.02 ^b	0.59 ± 0.03 ^a
ETR (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	60.02 ± 3.00 ^a	51.94 ± 2.60 ^b	49.02 ± 2.45 ^c

同行不同小写字母表示样地间差异显著($p < 0.05$)。参数同表1。

Different lowercase letters in the same row indicate significant differences among plots ($p < 0.05$). Parameters see Table 1.

表4 小苏干湖盐沼湿地盐地风毛菊功能性状与环境因子的冗余分析排序结果
Table 4 Redundancy analysis analysis results of functional traits and environmental factors of *Saussurea salsa* in salt marshes of Xiao Sugan Lake

统计量 Statistic	轴1 Axis 1	轴2 Axis 2	总方差 Total variance
土壤含水量 Soil moisture content	0.936 6	0.038 9	1.000 0
土壤电导率 Soil electrical conductivity	-0.963 2	-0.052 4	
静水持留时间 Water-logging duration	0.910 3	0.198 8	
特征值 Eigenvalues	0.533 0	0.050 0	
功能性状与环境的相关性 Function traits-environment correlations	0.977 0	0.565 0	
累积百分比方差 Explained variation (cumulative)	55.300 0	60.200 0	
功能性状数据 Function traits data	89.700 0	97.800 0	
功能性状-环境关系 Relationship between function traits and environment relation			
总特征值 All eigenvalues			1.000 0
总典范特征值 Canonical eigenvalues			0.616 0

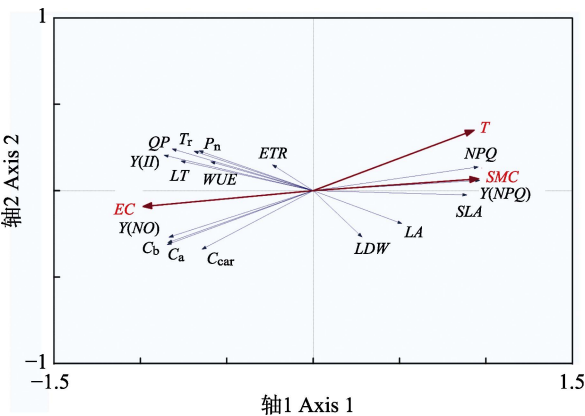


图2 小苏干湖盐沼湿地盐地风毛菊功能性状与环境因子的冗余分析。参数同表1。T, 静水持留时间。
Fig. 2 Redundancy analysis ordination of functional traits and environmental factors of *Saussurea salsa* in salt marshes of Xiao Sugan Lake. Parameters see Table 1. T, water-logging duration.

受EC的影响, 且与T和SMC负相关。盐地风毛菊叶片的ETR位于排序轴的中心位置, 表明ETR受环境因子的影响较小。其中SLA、Y(NPQ)、NPQ、Ca、

Cb、Y(NO)、Y(II)、QP受环境因子的影响较大。
2.4 盐地风毛菊各功能性状与环境因子的协方差分析
对RDA排序获得受环境因子影响较大的各功能性状进行协变量剔除的协方差分析, 结果(表5)表明, SLA、Ca、Cb、Y(NPQ)、NPQ、Y(NO)、Y(II)、QP均与实验设计的水淹梯度有极显著相关关系($p < 0.005$)。
2.5 盐地风毛菊叶性状和叶绿素荧光参数相关性分析

协方差分析所得与淹水梯度最相关的盐地风毛菊的主要叶性状和光合生理特征的相关性如表6所示, Perason相关分析结果表明, 盐地风毛菊叶片的Ca和Cb仅与Y(NO)呈显著正相关关系; SLA与Y(II)和QP均呈极显著的负相关关系($p < 0.01$); 与Y(NPQ)呈极显著的正相关关系($p < 0.01$), 与NPQ呈极显著正相关关系。结果表明, 湿地群落不同水淹梯度的

表5 小苏干湖盐地风毛菊功能性状与环境因子的协方差分析(平均值±标准误差)
Table 5 Covariance analysis between functional traits and environmental factors of *Saussurea salsa* in salt marshes of Xiao Sugan Lake (mean ± SE)

功能性状 Functional traits	总离差平方和 SST	残差均方 MSE	未考虑协变量的均方 MS ₁	$F_1 (MS_1/MSE)$	显著性水平 p_1	判定系数 R_1^2	考虑协变量的均方 MS ₂	$F_2 (MS_2/MSE)$	显著性水平 p_2	判定系数 R_2^2
SLA	6.311 1	2.129 5	3.155 6	1.481 9	0.266 0	0.852 0	29.425 5	13.818 3	0.000 1	0.790 0
Ca	4.432 7	0.572 2	2.216 3	3.873 3	0.050 4	0.889 0	10.950 6	19.137 5	0.000 0	0.842 0
Cb	0.349 8	0.080 4	0.174 9	2.175 4	0.156 3	0.854 0	1.132 9	14.090 5	0.000 1	0.879 0
Y(II)	0.004 6	0.000 6	0.002 3	4.174 3	0.042 1	0.877 0	0.009 4	17.093 1	0.000 0	0.826 0
Y(NPQ)	0.008 1	0.000 4	0.004 1	10.662 2	0.002 2	0.977 0	0.039 1	102.532 8	0.000 0	0.968 0
Y(NO)	0.016 0	0.000 1	0.008 0	136.047 6	0.000 0	0.991 0	0.015 2	259.079 1	0.000 0	0.987 0
QP	0.024 7	0.003 4	0.012 4	3.592 8	0.059 9	0.832 0	0.041 0	11.919 5	0.000 3	0.763 0
NPQ	0.023 4	0.000 5	0.011 7	22.825 4	0.000 1	0.987 0	0.093 1	181.178 3	0.000 0	0.981 0

参数同表1。
F, F-test; MS, mean square; MSE, mean square for error; p, significance level; R², coefficient of determination; SST, sum of squares for total. Parameters see Table 1.

表6 小苏打湖盐沼湿地盐地风毛菊叶性状和叶绿素荧光特征之间的相关性分析

Table 6 Correlation analysis between leaf traits and chlorophyll fluorescence characteristics of *Saussurea salsa* in salt marshes of Xiao Sugan Lake

	C_a	C_b	SLA	$Y(II)$	$Y(NPQ)$	$Y(NO)$	NPQ	QP
C_a	1.00							
C_b	1.00**	1.00						
SLA	-0.14	-0.18	1.00					
$Y(II)$	0.06	0.10	-1.00**	1.00				
$Y(NPQ)$	-0.53	-0.57	0.91**	-0.88*	1.00			
$Y(NO)$	0.79*	0.82*	-0.71	0.65	-0.94**	1.00		
NPQ	-0.58	-0.61	0.89*	-0.85*	1.00**	-0.95**	1.00	
QP	-0.02	0.02	-0.99**	1.00**	-0.84*	0.59	-0.81*	1.00

*, 在0.05水平上(双侧)显著相关; **, 在0.01水平上(双侧)显著相关。参数同表1。

*, significant at the 0.05 level (bilateral); **, significant at the 0.01 level (bilateral). Parameters see Table 1.

样地间, SLA 与 $Y(II)$ 、 QP 、 $Y(NPQ)$ 间均呈极显著相关关系($p < 0.01$), 这些关系与叶片叶绿素荧光生理特征密切相关, 是植物叶片叶功能性状对环境长期适应的结果。

2.6 各淹水程度下盐地风毛菊叶片中PSII量子产量的转化

不同静水滞留时间下盐地风毛菊叶片中PSII量子产量转化存在显著差异($p < 0.05$)(图3)。随着淹水时间的增加, 在盐地风毛菊叶片吸收光能一定的条件下, PSII实际量子产量($Y(II)$)所占比例呈降低趋势, 调节性能量耗散的量子产额($Y(NPQ)$)所占比例呈增加趋势, 非调节性能量耗散的量子产额($Y(NO)$)所占比例呈降低的趋势。表明盐地风毛菊为适应胁迫生境, 适时调整叶片吸收的光能在光合作用、热耗

散和叶绿素荧光三方面的分配比例, 实现植物叶片对光能的积累与耗散之间的平衡。

3 讨论

叶性状是植物的重要特性之一(Cornelissen *et al.*, 2003), 是叶片响应环境变化所形成的内在生理及外在形态方面的适应对策, 不仅与植物对资源的获得、利用及利用效率密切相关, 还能客观地反映植物为了获得最大碳同化产物所采取的生存策略(毛伟等, 2012)。本研究发现, 随着静水滞留时间的增加, 样地I盐地风毛菊形态上采取小 SLA 的肉质化小叶模式、光合生理上具有高 $Y(II)$ 、低 $Y(NPQ)$ 的协同变异适应高盐生境; 样地III则选择大 SLA 的大叶模式和低 $Y(II)$ 、高 $Y(NPQ)$ 的协同变异策略适应长期淹水生境; 3个样地的盐地风毛菊 SLA 与 $Y(II)$ 和 QP 均呈极显著负相关关系($p < 0.01$), 与 $Y(NPQ)$ 呈极显著正相关关系($p < 0.01$), C_a 和 C_b 仅与 $Y(NO)$ 呈显著正相关关系($p < 0.05$)。内陆盐沼湿地静水时空演变格局的差异性导致湿地群落生存环境及资源异质性分布, 使植物通过调整自身叶片构型和内在生理生态功能实现光合碳同化产物的收支平衡以适应特殊生境, 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。

3.1 轻度淹水区盐地风毛菊叶形态性状与光合生理特征对淹水的响应

植物叶片暴露在环境中, 是对环境变化最敏感的部位, 叶片表皮首先对环境的变化做出响应(Campitelli & Stinchcombe 2013; Adebawale *et al.*,

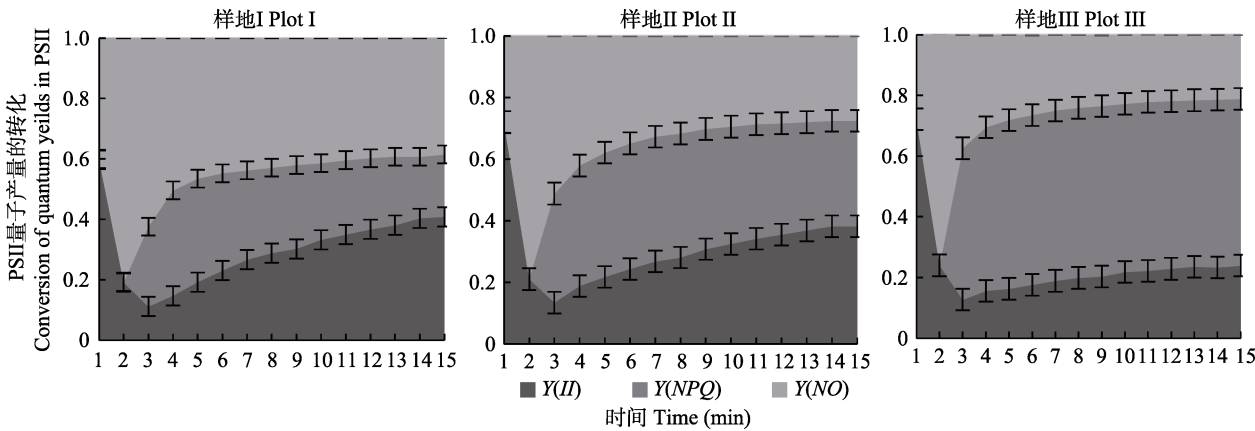


图3 不同淹水程度下盐地风毛菊叶片中光系统II (PSII)量子产量的转化(平均值±标准偏差)。Y(II), PSII光化学量子产量; Y(NPQ), 调节性能量耗散的量子产量; Y(NO), 非调节性能量耗散的量子产量。光合有效辐射=1 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

Fig. 3 Conversion of quantum yields in photosynthetic system II (PSII) under different flooding gradient leaves of *Saussurea salsa* (mean \pm SD). Y(II), photochemical quantum yields in PSII; Y(NPQ), quantum yield of thermal dissipation used in regulatory energy dissipation; Y(NO), the quantum yield of non-regulated energy dissipation. Photosynthetically active radiation = 1 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

2014)。实验过程中发现,在样地I,由于静水滞留时间最短使得该样地盐碱累积时间最长,地表盐渍化程度最强,植被群落大多呈斑块状分布,发育了盐地风毛菊、海乳草和海韭菜等大量耐盐和泌盐植物,湿地群落平均高度(AH)、平均密度(AD)和土壤含水量(SMC)最小,土壤电导率(EC)和地上生物量(AB)最大(表2)。耐盐性较好的盐地风毛菊成为该生境的主要优势植物,但由于该生境土壤盐分含量最大,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),加之样地I土壤含水量最低(表2),使盐地风毛菊面临水盐双重胁迫,因而其高度和叶片干物质生物量最小(表2);该生境下盐地风毛菊形态上倾向于形成小而厚的肉质化叶片,低 SLA 的小叶模式,光合生理上具有高 $Y(II)$ 、 QP 和低 $Y(NPQ)$ 。主要原因有:(1)盐渍环境下,盐地风毛菊叶片肉质化,发育了大量贮水组织、栅栏组织和输水组织,一方面通过肉质化的叶细胞结构冲淡细胞中盐离子浓度,避免盐离子的毒害作用;另一方面通过离子区域化作用增加液泡浓度,降低液泡水势,缓解盐胁迫引起的水分胁迫(赵可夫等, 2013)。(2)在资源有限的条件下,盐地风毛菊若增加机械支撑则不利于其适应胁迫环境,因此发育了高度最低, LA 和 SLA 最小, LT 最大的极端肉质化叶片(表2, 表3);厚叶可以通过增加蒸腾流从叶脉末端到蒸发部位的路径长度来减缓水分损失(Brodribb & Jordan, 2011; Scoffoni *et al.*, 2011),从而减少水分蒸腾散失(Larcher, 1995),提高叶片 WUE 和光能利用率,使叶片获得较高的 P_n , $Y(II)$ 也较高(表3; 图3)。(3)该样地高度肉质化的厚叶片能够容纳更多的叶绿体,使得叶片叶绿素含量增加,有利于胁迫生境下 ETR 的增加;加之栅栏组织的增加,能增大叶绿体对光照和 CO_2 的吸收面积(魏志刚和王玉成, 2015),因此,该样地 $Y(II)$ 和 QP 均较高(表3; 图3), $Y(NO)$ 所占比例也较高,在叶片吸收光能一定的条件下, $Y(NPQ)$ 所占比例则最小(图3), NPQ 也最小(表3)。实验中发现盐地风毛菊叶片 C_a 、 C_b 、 C_{car} 和 ETR 在样地I最大(表3),盐地风毛菊通过选择小且厚的小叶片实现了较高的 ETR 和 $Y(II)$,在增加叶片光照利用能力和捕获能力(王艺和韦小丽, 2010)的同时,提高了胁迫生境下叶片的自我保护能力(Liao *et al.*, 2004)。因此, SLA 与 $Y(II)$ 和 QP 均呈极显著负相关关系($p < 0.01$)(表6),与 $Y(NPQ)$ 呈极显著正相关关系($p < 0.01$)(表6), C_a 和

C_b 仅与 $Y(NO)$ 呈显著正相关关系($p < 0.05$)(表6)。表明在轻度淹水区,虽然土壤盐渍化程度高,但对稀盐盐生植物盐地风毛菊光合作用的进行并无显著的抑制作用,体现了盐沼湿地盐生植物长期适应胁迫生境的耐受性和抗逆性策略。

3.2 重度淹水区盐地风毛菊叶形态性状与光合生理特征对淹水的响应

光合作用是一种复杂的代谢途径,需要精细的调控才能对多变的自然环境做出反应(Sello *et al.*, 2019),光合效率表征植物对逆境的适应性和可塑性(Kalaji *et al.*, 2011; Sánchez *et al.*, 2015)。在样地III,由于静水滞留时间最长,水淹时间的增加使得该生境盐碱累积时间与其他样地相比最少,土壤盐渍化程度最低,泌盐植物和稀盐植物逐渐退化,发育了赖草、海韭菜等大量耐水淹植物,仅有少量盐地风毛菊,因此湿地群落高度和 SMC 最大, EC 和 AB 最小(表2);表明盐胁迫的进一步缓解不利于稀盐植物盐地风毛菊在空间上的拓展。因此,盐地风毛菊密度最小,高度最大(表2)。该生境下盐地风毛菊形态上倾向于大 SLA 的大叶模式,光合生理上具有低 $Y(II)$ 、 QP 和高 $Y(NPQ)$ 。主要原因有:(1)水淹时间的增加使得该生境盐胁迫缓解的同时土壤水分过饱和,植物根系缺氧,耐水淹植物大量发育,群落资源竞争加剧,在资源有限的条件下盐地风毛菊增加机械支撑(表2),形成了大而薄的大叶片(表3),有利于增加叶片补光面积,扩大空气接触面(表3),因而 LDW 和 SLA 最大(表3);大而薄的叶片能够使 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(宋璐璐等, 2012),进而提高盐地风毛菊植株的生存适合度和群落竞争力;另一方面植株间的遮阴现象降低了叶片的 T_r ,从而降低了叶片的 P_n 和 WUE (表3),使得风毛菊叶片 $Y(II)$ 降低(表3; 图3), QP 表现为最小(表3)。(2)实验发现随着该样地盐胁迫的改善,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,使盐地风毛菊种群植株间产生强烈的光竞争,不利于叶片叶绿素和类胡萝卜素的合成,因此该样地叶绿素含量和 C_{car} 最少(表3),盐地风毛菊叶片光能利用能力较样地I显著降低,光化学活性和光合速率大大降低(王艺和韦小丽, 2010),因而该样地叶片 ETR 最低(表3), $Y(II)$ 和 $Y(NO)$ 所占比例最低(表3; 图3),在叶片吸收光能一定的条件下, $Y(NPQ)$ 所占比例则最大(图3), NPQ 也最大

(表3)。因此,该样地 SLA 与 $Y(II)$ 和 QP 均呈极显著负相关关系($p < 0.01$)(表6),与 $Y(NPQ)$ 呈极显著正相关关系($p < 0.01$)(表6), C_a 和 C_b 仅与 $Y(NO)$ 呈显著正相关关系($p < 0.05$)(表6)。表明随着盐胁迫的进一步改善,盐地风毛菊适时调整叶片构型构建实现了对有限光资源的有效利用,体现了盐沼湿地植被较强的叶片可塑性机制和环境耐受性。

植物通过改变形态特性和生理代谢来适应环境的变化(Gong *et al.*, 2011)。在样地II,由于该生境静水滞留时间,地表盐碱累积强度均处于样地I和样地III之间,因而湿地群落的 SMC 、 EC 、 AH 、 AB 和盐地风毛菊种群的高度处于样地I和III之间(表2);由于土壤水盐对盐地风毛菊的胁迫均有所缓解,因而盐地风毛菊植株密度最大(表2)。在资源有限的条件下,盐地风毛菊选择了适中的 LA 、 LT 、 SLA 和机械支撑结构(表2,表3),叶绿素含量和 C_{car} 均居中(表3),从而实现了叶片对光能利用和截获能力的最大化,因而该样地叶片 P_n 、 QP 最大(表3), $Y(II)$ 与样地I无显著差异(表3)。这一方面是因为土壤盐碱累积较样地I降低使得盐地风毛菊植株吸水阻力减少,水分条件较样地(I)有所改善;另一方面,由于该样地植物受水淹胁迫与样地III相比相对较小,因此该样地叶片 ETR 表现居中(表3)。此外,在叶片吸收光能一定的条件下,光化学反应消耗的能量较样地I无显著变化, $Y(NO)$ 有所降低, $Y(NPQ)$ 增加(表3;图3),这可能是因为虽然 SMC 增加和 EC 降低使得水盐胁迫较样地I有所缓解,但盐地风毛菊叶片光合活性与样地I无显著差异所致;所以 $Y(II)$ 较样地I无明显变化,但由于叶片叶绿素含量和 C_{car} 的下降(表3),导致叶片 ETR 降低,为使资源利用最有效,盐地风毛菊形态上采取适中叶片模式,光合生理上具有适中 $Y(II)$ 、 $Y(NPQ)$ 和高 QP 。因而, SLA 与 $Y(II)$ 和 QP 均呈极显著负相关关系($p < 0.01$)(表6),与 $Y(NPQ)$ 呈极显著正相关关系($p < 0.01$)(表6), C_a 和 C_b 仅与 $Y(NO)$ 呈显著正相关关系($p < 0.05$)(表6),这体现了内陆盐沼湿地植物随环境条件的改变,适时调整自身叶片形态特征实现叶片光合碳同化产物的收支平衡,维持自身在严酷环境下的正常的生长和繁殖的生存策略。

4 结论

植物叶形态性状与光合生理特征对淹水的响应分析能反映植物在长期严酷生境下形成的光合作用

机理和环境抗逆性生存机制。在静水时空演变格局差异条件下,重度淹水区盐地风毛菊形态上采用小 SLA 的肉质化小叶模式,光合生理上具有高 $Y(II)$ 和低 $Y(NPQ)$ 的协同变异;轻度淹水区则采用完全相反的协同变异策略以实现植物叶片光合碳同化产物的收支平衡,体现了盐沼湿地植物在严酷环境下较强的可塑性和耐受性机制,这是盐沼湿地稀盐盐生植物对自然环境长期适应形成的特殊生存策略。本研究仅从静水滞留时间、土壤含水量和土壤盐分的角度出发,通过分析叶性状、光合和叶绿素荧光在形态和生理上的协同变异,探讨了植物叶片形态与光合生理特征对淹水的响应,植物对淹水的响应是一个复杂的生理过程,叶片形态与光合生理的协同变异还可能与植物分布格局、光照环境及其他构型构建有关,需要进一步探讨和研究。

参考文献

- Adebowale A, Naidoo Y, Lamb J, Nicholas A (2014). Comparative foliar epidermal micromorphology of Southern African *Strychnos* L. (Loganiaceae): Taxonomic, ecological and cytological considerations. *Plant Systematics and Evolution*, 300, 127–138.
- Bai XF, Bu QM, Tan YQ, Zhu JJ, Liu LD (2012). Effect of NaCl on photosynthesis and water status in arrowleaf saltbush under osmotic stress. *Chinese Bulletin of Botany*, 47, 500–507. [柏新富, 卜庆梅, 谭永芹, 朱建军, 刘林德 (2012). NaCl对渗透胁迫下三角叶滨藜光合作用和水分状况的调节. 植物学报, 47, 500–507.]
- Brodribb TJ, Jordan GJ (2011). Water supply and demand remain balanced during leaf acclimation of *Nothofagus cunninghamii* trees. *New Phytologist*, 192, 437–448.
- Campitelli BE, Stinchcombe JR (2013). Natural selection maintains a single-locus leaf shape cline in ivyleaf morning glory, *Ipomoea hederacea*. *Molecular Ecology*, 22, 552–564.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.
- di Bella CE, Striker GG, Escaray FJ, Lattanzi FA, Rodríguez AM, Grimoldi AA (2014). 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*, 102, 27–36.
- Gao Y, Xia JB, Chen YP, Zhao YY, Kong QX, Lang Y (2017).

- Effects of extreme soil water stress on photosynthetic efficiency and water consumption characteristics of *Tamarix chinensis* in China's Yellow River Delta. *Journal of Forestry Research*, 28, 491–501.
- Gimeno V, Syvertsen JP, Simón I, Nieves M, Díaz-López L, Martínez V, García-Sánchez F (2012). Physiological and morphological responses to flooding with fresh or saline water in *Jatropha curcas*. *Environmental and Experimental Botany*, 78, 47–55.
- Gong CM, Bai J, Deng JM, Wang GX, Liu XP (2011). Leaf anatomy and photosynthetic carbon metabolic characteristics in *Phragmites communis* in different soil water availability. *Plant Ecology*, 212, 675–687.
- Jin Y, Wang CK (2015). Trade-offs between plant leaf hydraulic and economic traits. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 1021–1032. [金鹰, 王传宽 (2015). 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, 39, 1021–1032.]
- Kalaji HM, Govindjee, Bosa K, Kościelniak J, Żuk-Golaszewska K (2011). Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO₂ assimilation of two Syrian barley landraces. *Environmental and Experimental Botany*, 73, 64–72.
- 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.
- Larcher W (1995). *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. 3rd ed. Springer-Verlag, New York, Berlin.
- Li Q, Zhao CZ, Yao WX, Wang JL, Zhang WT (2018). The relationship between transpiration rate and leaf traits of *Phragmites australis* in response to soil moisture in Zhangye wetland. *Chinese Journal of Ecology*, 37, 1095–1101. [李群, 赵成章, 姚文秀, 王建良, 张伟涛 (2018). 张掖湿地芦苇蒸腾速率与叶性状关系对土壤水分的响应. 生态学报, 37, 1095–1101.]
- 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. [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.]
- 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. [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.]
- Liao FY, Li HM, He P (2004). Effect of high irradiance and high temperature on chloroplast composition and structure of *Dioscorea zingiberensis*. *Photosynthetica*, 42, 487–492.
- Liu X, Li LM, Li MJ, Su LC, Lian SM, Zhang BH, Li XY, Ge K, Li L (2018). AhGLK1 affects chlorophyll biosynthesis and photosynthesis in peanut leaves during recovery from drought. *Scientific Reports*, 8, 2250. DOI: 10.1038/s41598-018-20542-7.
- Mao W, Li YL, Zhang TH, Zhao XY, Huang YX, Song LL (2012). Research advances of plant leaf traits at different ecology scales. *Journal of Desert Research*, 32(1), 33–41. [毛伟, 李玉霖, 张铜会, 赵学勇, 黄迎新, 宋琳琳 (2012). 不同尺度生态学中植物叶性状研究概述. 中国沙漠, 32(1), 33–41.]
- Maxwell K, Johnson GN (2000). Chlorophyll fluorescence—A practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51, 659–668.
- Milla R, Reich PB (2007). The scaling of leaf area and mass: The cost of light interception increases with leaf size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 2109–2115.
- Ogburn RM, Edwards EJ (2012). Quantifying succulence: A rapid, physiologically meaningful metric of plant water storage. *Plant, Cell & Environment*, 35, 1533–1542.
- Sánchez E, Scordia D, Lino G, Arias C, Cosentino SL, Nogués S (2015). Salinity and water stress effects on biomass production in different *Arundo donax* L. clones. *BioEnergy Research*, 8, 1461–1479.
- Schreiber U (2004). Pulse-amplitude-modulation (PAM) fluorometry and saturation pulse method: An overview. In: Papageorgiou GC, Govindjee eds. *Chlorophyll a Fluorescence*. Springer, Dordrecht, Netherlands. 279–319.
- Schreiber U, Bilger W, Neubauer C (1994). Chlorophyll fluorescence as a noninvasive 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.
- Sello S, Meneghesso A, Alboresi A, Baldan B, Morosinotto T (2019). Plant biodiversity and regulation of photosynthesis in the natural environment. *Planta*, 249, 1217–1228.
- Shi SB, Shang YX, Shi R, Zhang B (2012). Responses of PSII photochemistry efficiency and photosynthetic pigments of *Saussurea superba* to short-term UV-B-supplementation. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 420–430. [师生波, 尚艳霞, 师瑞, 张波 (2012). 高山植物美丽风毛菊PSII光化学效率和光合色素对短期增补UV-B辐射的响应. 植物生态学报, 36, 420–430.]
- 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. [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.]
- van den Brink FWB, van der Velde G, Bosman WW, Coops H (1995). Effects of substrate parameters on growth responses of eight helophyte species in relation to flooding. *Aquatic Botany*, 50, 79–97.
- Wang T, Hu JT, Wang RQ, Liu CH, Yu D (2018). Tolerance and resistance facilitate the invasion success of *Alternanthera philoxeroides* in disturbed habitats: A reconsideration of the disturbance hypothesis in the light of phenotypic variation. *Environmental and Experimental Botany*, 153, 135–142.
- Wang XK (2006). *Principles and Techniques of Plant Physiological and Biochemical Experiments*. 2nd edn. Higher Education Press, Beijing. 134–136. [王学奎 (2006). 植物生理生化实验原理和技术(第2版). 高等教育出版社, 北京. 134–136.]
- Wang Y, Wei XL (2010). Advance on the effects of different light environments on growth, physiological biochemistry and morphostructure of plant. *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 29, 353–359, 370. [王艺, 韦小丽 (2010). 不同光照对植物生长、生理生化和形态结构影响的研究进展. *山地农业生物学报*, 29, 353–359, 370.]
- Wang YF, Liu QQ, Pei ZY, Li HY (2012). Correlation between altitude and reproductive allocation in three *Saussurea* species on China's Qinghai-Tibetan Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 39–46. [王一峰, 刘启茜, 裴泽宇, 李海燕 (2012). 青藏高原3种风毛菊属植物的繁殖分配与海拔高度的相关性. *植物生态学报*, 36, 39–46.]
- Wei ZG, Wang YC (2015). *The Corresponding Mechanisms of Plant Drought Stress*. Science Press, Beijing. 8–11. [魏志刚, 王玉成 (2015). 植物干旱胁迫响应机制. 科学出版社, 北京. 8–11.]
- Ye NN, Shen NP, Shang TQ, Gao HD, Guan JR, Yi LT (2017). Vegetation structure and internal relationship between distribution patterns of vegetation and environment in ecological service forest of Rui'an city in Zhejiang Province. *Chinese Bulletin of Botany*, 52, 496–510. [叶诺楠, 沈娜娉, 商天其, 高洪娣, 管杰然, 伊力塔 (2017). 浙江瑞安公益林群落结构及其与环境的相关性. *植物学报*, 52, 496–510.]
- Zhang HY, Xie BT, Duan WX, Dong SX, Wang BQ, Zhang LM, Shi CY (2018). Effects of drought stress at different growth stages on photosynthetic efficiency and water consumption characteristics in sweet potato. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 29, 1943–1950. [张海燕, 解备涛, 段文学, 董顺旭, 汪宝卿, 张立明, 史春余 (2018). 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*, 29, 1943–1950.]
- Zhang YQ, Liang CZ, Wang W, Wang LX, Peng JT, Yan JC, Jia CZ (2010). Soil salinity and *Achnatherum splendens* distribution. *Chinese Journal of Ecology*, 29, 2438–2443. [张雅琼, 梁存柱, 王伟, 王立新, 彭江涛, 闫建成, 贾成朕 (2010). 芨芨草群落土壤盐分特征. *生态学杂志*, 29, 2438–2443.]
- Zhao KF, Li FZ, Zhang FS (2013). *Chinese Halophytes*. 2nd edn. Science Press, Beijing. 71–74. [赵可夫, 李法曾, 张福锁 (2013). 中国盐生植物(第二版). 科学出版社, 北京. 71–74.]

责任编辑: 储诚进 责任编辑: 李 敏 实习编辑: 赵 航