植物生态学报 2019, **43** (8): 697–708
Chinese Journal of Plant Ecology

扫码提问

DOI: 10.17521/cjpe.2019.0131
http://www.plant-ecology.com

山东滨海盐碱地11个造林树种叶解剖特征对土壤条件的响应

陈 旭[1] 刘洪凯[1] 赵春周[2] 王 强[3] 王延平[1*]

[1]黄河下游森林培育国家林业局重点实验室, 山东农业大学林学院, 山东泰安 271018; [2]寿光国有机械林场, 山东寿光 262716; [3]山东省林业外资与工程项目管理站, 济南 250014

摘 要 叶片作为植物与大气环境连接的重要纽带, 对逆境具有强烈的响应。基于叶性状探讨植物对环境的适应机制对盐碱地植物群落构建具有指导意义。该研究以山东省滨海盐碱地3种不同土壤条件下的11个造林树种为对象, 通过对各树种叶解剖性状的测定分析, 阐明叶片功能性状与盐碱地土壤环境的关系, 以期为盐碱地植被修复与群落构建提供科学依据。主要研究结果: (1) 11个树种的叶片厚度较大, 栅栏组织发达, 紧密排列在叶肉近轴面, 呈3–5层。各树种叶片的栅栏组织与海绵组织厚度比值(PT/ST)普遍较高但差异较大, 可指示叶解剖特征在树种间的差异性。(2)不同树种的叶解剖结构在立地环境间具有显著差异, PT/ST可作为指示指标。(3)相关分析和冗余分析表明, 树种叶片解剖结构与立地土壤条件具有密切联系。PT/ST与土壤理化性质相关程度高, 且与土壤pH以及土壤电导率(25 ℃)均呈显著正相关关系, 与土壤硝态氮含量呈显著负相关关系。叶片特征和叶脉特征可解释叶性状随环境变异约84%的信息量。综上所述，叶解剖结构与盐碱地土壤条件存在密切关系, 基于叶解剖特征可进一步分析树种对盐碱环境的适应性, 并为盐碱地植物群落构建的树种选择提供科学依据。

关键词 滨海盐碱地; 叶片; 叶脉; 解剖特征; 栅栏组织; 海绵组织; 土壤理化性质

陈旭, 刘洪凯, 赵春周, 王强, 王延平 (2019). 山东滨海盐碱地11个造林树种叶解剖特征对土壤条件的响应. 植物生态学报, 43, 697–708. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0131

Responses of foliar anatomical traits to soil conditions in 11 tree species on coastal saline-alkali sites of Shandong, China

CHEN Xu[1], LIU Hong-Kai[1], ZHAO Chun-Zhou[2], WANG Qiang[3], and WANG Yan-Ping[1*]

[1]Key Laboratory of State Forestry Administration for Silviculture of the Lower Yellow River, Forestry College, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China; [2]Shouguang National Machinery Forest Farm, Shouguang, Shandong 262716, China; and [3]Shandong Forestry Foreign Investment and Project Management Office, Jinan 250014, China

Abstract

Aims As an important link between plants and atmospheric environment, foliar organs have strong responses to stress. Understanding the adaptive mechanisms of plants to environments based on leaf traits is of great significance for establishment of plant communities in saline-alkali land.

Methods Eleven tree species used for afforestation were studied under three soil conditions in the coastal saline-alkali land of Shandong Province. The foliar anatomical traits were measured, and the responses of these traits to saline-alkali soil environment were determined to reveal the relationships between foliar functional traits and soil conditions.

Important findings (1) The leaves of the 11 tree species studied were thicker on the saline-alkali sites than on other sites, with 3–5 layers of well-developed palisade tissue closely arranged on the paraxial surface of the leaf mesophyll. The thickness ratio of palisade tissue to spongy tissue (PT/ST) was generally high but with large variations among the tree species. (2) The foliar anatomical traits differed among the three sites in different tree species. (3) Both correlation analysis and redundancy analysis (RDA) showed that the foliar anatomical traits were closely related to soil conditions; PT/ST was highly significantly correlated with soil indexes, positively with soil pH and soil conductivity at 25 ℃, and negatively with soil nitrate nitrogen content. Leaf characteristics and vein characteristics could explain 84% of the variations in leaf functional characteristics with environments. Overall, the foliar anatomical traits were closely related to soil conditions in saline-alkali land. The analysis of foliar

收稿日期Received: 2019-05-30 接受日期Accepted: 2019-08-04
* 通信作者Corresponding author (wangyp@sdau.edu.cn)

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

anatomical traits could be used to study the adaptation of tree species to saline-alkali land, and as basis for tree species selection for vegetation restoration and community establishment.

Key words coastal saline-alkali land; foliar; vein; anatomical traits; palisade tissue; spongy tissue; soil physio-chemical properties

Chen X, Liu HK, Zhao CZ, Wang Q, Wang YP (2019). Responses of foliar anatomical traits to soil conditions in 11 tree species on coastal saline-alkali sites of Shandong, China. *Chinese Journal of Plant Ecology,* 43, 697–708. DOI: 10.17521/cjpe. 2019.0131

植物器官功能性状与环境之间存在密切联系。其中, 解剖性状由于具有稳定而保守的特性是植物器官功能性状的重要指示特征, 能更好地体现出植物对环境变化的响应(孟娜和魏胜华, 2018)。探究植物器官解剖性状与环境胁迫之间的联系, 确定对逆境具有强烈响应的功能性状, 从而建立“性状-环境”之间的关系, 是盐碱地植被修复和群落构建的重要方向。植物功能性状与土壤因子之间具有紧密而复杂的联系(Maire *et al*., 2015)。多项研究表明植物的细根在不同土壤环境中具有较强的可塑性, 土壤有机碳以及氮含量可显著影响细根生物量、平均直径和根长密度(苏樑等, 2018)。与根系相比, 植物的叶片与土壤环境的关系研究较少。通常认为, 叶片是植物连通大气的重要桥梁, 其结构特征对大气环境的变化较为敏感, 光照、温度均对植物叶片形态、解剖和生理生化特征有明显影响。如, 在弱光环境下, 植物叶片表现出较低的光合速率(Nicotra *et al*., 2008), 在形态特征上则呈现出叶面积增大、比叶质量减小、叶柄增长等特点(Coble *et al*., 2017); 在低温限制下, 叶片面积变小、厚度增大并具有较高的比叶质量(Bjorkman *et al*., 2015)。但是, 目前也有少量研究提供了土壤条件与叶片功能性状关联的证据, 如土壤有机质以及全氮含量可影响叶面积、气孔密度、叶组织面积、叶厚度等形态学性状(段媛媛等, 2017); 植物的比叶面积与土壤pH显著负相关, 与土壤全磷含量显著正相关(刘旻霞和马建祖, 2013)。在梯度干旱胁迫下, 植物叶片气孔密度呈现先增大再减小的趋势(Liu *et al*., 2018)。可见, 植物在不同土壤环境中的生长策略可通过叶片特定的功能性状体现出来(刘旻霞和马建祖, 2013)。对植物叶片性状特征的研究, 可为揭示不同立地条件下植物的生态适应机制提供科学依据。

在盐碱环境中, 植物叶片的形态、解剖特征同样会表现出相应的变化。研究表明, 盐碱地区的植物叶片呈现面积缩小、叶片狭长的特点(赵可夫, 2002), 这在一定程度上降低了植物的蒸腾速率; 而在解剖结构上, 叶片也出现角质层、栅栏组织的厚度显著增加等特征(姜伟等, 2017)。盐碱生境中叶片形态和结构的变化是环境胁迫驱动植物适应性进化的结果(Kröber *et al*., 2015), 同时也体现了植物对逆境的适应能力。叶脉作为叶片的重要组成部分, 具有支撑叶片、水分传递和光合产物汇集输送等作用(Sack & Scoffoni, 2013; 徐婷等, 2017)。叶片主脉更是水分在叶片中进行快速输送和分配的组织网络, 次级叶脉则是叶肉连接维管系统的交易站(Sack *et al*., 2012)。在盐胁迫下, 植物次级叶脉机械组织变得发达, 木质部面积增大, 木质部占维管束比例增大, 且主脉机械组织加厚, 以应对盐胁迫带来的生理干旱(姜伟等, 2017)。植物叶解剖结构在盐逆境下的变化显著体现了植物对逆境适应的可塑性, 这为揭示植物对盐胁迫生境的适应性提供了依据。但是, 目前对叶脉解剖结构与环境适应性的关系的研究主要集中于沙漠、高原等特殊生态系统中(Sack *et al*., 2012), 在研究对象上多针对农作物(Caringella *et al*., 2015)、短命草本植物(李周等, 2018), 而对树木叶脉对逆境胁迫的响应规律的研究亟待开展。

山东省盐碱地约占山东陆地总面积的3.78%(全国土壤普查办公室, 1998), 根据其成因和分布规律, 可分为滨海盐碱地和内陆盐碱地两种类型。滨海盐碱地主要集中分布在东营、滨州和潍坊等地。自20世纪80年代开始, 山东省便开展滨海盐碱地的综合治理工作, 在盐碱地水盐运动规律以及旱涝盐碱地综合治理等方面取得一定进展(董红云等, 2017)。如, 东营地区通过引进暗管排碱技术(于淑会等, 2012), 利用水盐运动规律将地下含盐水排走, 部分重度盐碱地区发展稻田养鱼土地利用模式以改善土壤的理化性质(张凌云和赵庚星, 2006)。此外, 黄河三角洲地区开展了一系列抑制土壤返盐的造林技术研究, 通过构建耐盐碱植被以改善土壤结构(丁晨曦等, 2013)。这些研究都为滨海盐碱地植被修复提供了重要科技支撑。但是, 盐碱地植被修复与

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

群落构建仍是盐碱地治理面临的重要课题, 其中对植物适应盐碱地环境的功能性状等基础理论尚有待深入认识。本研究以山东滨海盐碱地11个主要造林树种为研究对象, 对比分析不同土壤条件下树种的叶片解剖结构, 试图确定对盐碱环境具有强烈响应的叶解剖性状, 阐明树种在叶解剖性状上对盐碱等环境胁迫的响应规律, 以期对滨海盐碱地群落构建的树种选择提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本研究所选树种来自山东省潍坊市寿光国有机械林场, 地理位置为118.17°–119.72° E、35.70°–37.32° N。年平均气温12–14 ℃, 极端最低气温–20.9 ℃, 极端最高气温41.9 ℃, 日照时间2 558–2 668 h, 全年无霜期177–190天。研究区土壤为典型盐碱土, 不同立地土壤含盐量差异性较大, 本研究选择的11个树种来自盐渍化程度不同的3个立地(表1)。不同立地环境中形成地表覆盖的草本植物的种类存在差异, 立地1属于重度盐碱地, 主要草本植物有猪毛菜(*Salsola collina*)、鹅绒藤(*Cynanchum chinense*)、魁蒿(*Artemisia princeps*)等; 立地2属于中度盐碱地, 主要优势草本植物有地锦(*Parthenocissus tricuspidata*)、稗草(*Echinochloa crusgalli*)、牛筋草(*Eleusine indica*)、苣荬菜(*Sonchus wightianus*)、狗尾草(*Setaria viridis*)等; 立地3属于轻度盐碱地, 主要有铁苋菜(*Acalypha australis*)、马齿苋(*Portulaca oleracea*)、牛筋草、小藜(*Chenopodium ficifolium*)等。2018年7月, 经踏查后选择不同立地上的同龄林分(林龄均为5年), 其中混交林有皂角(*Gleditsia sinensis*)-臭椿(*Ailanthus altissima*)、白蜡(*Fraxinus chinensis*)-臭椿、槐(*Sophora japonica*)-臭椿, 混交方式为行间混交, 造林密度1 600–1 800株·hm^{-2}; 纯林有欧美杨(*Populus × euramericana* 'I-107')、旱柳(*Salix matsudana*)、三球悬铃木(*Platanus orientalis*)、白榆(*Ulmus pumila*)、白蜡, 造林密度1 500–1 700株·hm^{-2}; 立地3涉及的树种主要是经济林, 造林密度500株·hm^{-2}。在各林分中设置3个20 m × 20 m的样地进行林分调查。土壤和树种叶片样品采集均在样地内进行。

1.2 研究方法

1.2.1 土壤样品的采集

首先, 依据树高、胸径、冠幅等指标的林分调查结果, 在每块标准地内各选取3株平均木, 在距树干基部0.5 m的圆弧上等距离设置5个取样点。在每个取样点去除地表草本植被及其根系后用铁铲挖取土壤, 轻轻抖落大块不含根系的土壤, 混合后按四分法取一部分土壤样品装入自封袋内, 视为树种所在林地土壤样品。将采集的土样带回室内, 仔细除去其中可见植物残体及土壤动物, 风干保存。

1.2.2 叶片采集

本研究选择的树种均为落叶乔木, 叶片采集在

表1 山东滨海盐碱地不同立地条件下的11个造林树种
Table 1 The 11 tree species for afforestation of different sites on the coastal saline-alkali land of Shandong Province

立地 site	树种 Species	代码 Abbreviation	科 Family	落叶/常绿 Deciduous/Evergreen	生活型 Life form	叶型 Simple/Compound leaf
立地1: 重度盐碱 Site 1: Severe saline alkali	白榆 *Ulmus pumila*	ULPU	榆科 Ulmaceae	D	A	S
	白蜡2 *Fraxinus chinensis* 2	FRCH2	木犀科 Oleaceae	D	A	C
立地2: 中度盐碱 Site 2: Moderate saline alkali	皂角 *Gleditsia sinensis*	GLSI	豆科 Leguminosae	D	A	C
	臭椿 *Ailanthus altissima*	AIAL	苦木科 Simaroubaceae	D	A	C
	白蜡1 *Fraxinus chinensis* 1	FRCH1	木犀科 Oleaceae	D	A	C
	槐 *Sophora japonica*	SOJA	蝶形花科 Papilionaceae	D	A	C
	欧美杨I-107 *Populus × euramericana* 'I-107'	POEU	杨柳科 Salicaceae	D	A	S
	旱柳 *Salix matsudana*	SAMA	杨柳科 Salicaceae	D	A	S
	三球悬铃木 *Platanus orientalis*	PLOR	悬铃木科 Platanaceae	D	A	S
立地3: 轻度盐碱 Site 3: Mild saline alkali	枣树 *Ziziphus jujuba*	ZIJU	鼠李科 Rhamnaceae	D	A	S
	桃树 *Amygdalus persica*	AMPE	蔷薇科 Rosaceae	D	A	S
	白梨 *Pyrus bretschneideri*	PYBR	蔷薇科 Rosaceae	D	A	S

A, 乔木; D, 落叶型。S, 单叶; C, 复叶。
A, arbor; D, deciduous. S, simple leaf; C, compound leaf.

DOI: 10.17521/cjpe.2019.0131

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

生长季8月份进行。在样地内每树种选取3株平均木，在树冠中部采集生长良好、无损且无病虫的10–15个成熟叶片。本研究中的11个树种包含单叶7种，复叶4种，用于叶片和叶脉解剖的样品考虑到单叶和复叶的差异，采集部位也有所不同(图1)。单叶沿主脉在上、中、下3个不同位置采集叶脉样品，同时在平行位置采集3个叶片样品(图1A)；复叶主要在侧生小叶上采集，取样部位位于小叶中部(图1B)。采集时，在叶片上使用单面刀片现场切取3片0.5 cm × 0.5 cm的保留主脉的叶脉小片以及主脉附近的叶切片。样本采样结束后使用装有FAA固定液的试管现场固定，低温保存。

1.2.3 土壤理化性质测定

土壤pH值采用电位法(章家恩, 2007)测定。本研究利用土壤浸提液25 ℃下的电导率值表示土壤的水溶性盐含量(鲍士旦, 2000)，电导率测定采用电导率仪(雷磁PHS-3E，上海仪电科学仪器股份有限公司，上海)。土壤铵态氮以及硝态氮含量均采用连续流动注射分析仪(Proxima，AMSAlliance，Paris)测定(章家恩, 2007)。土壤速效磷含量测定采用碳酸氢钠浸提钼锑抗比色法(章家恩, 2007)，在紫外分光光度计(TU1900，普析通用仪器有限责任公司，北京)上以波长660 nm光和光径1 cm的比色杯进行比色测定。

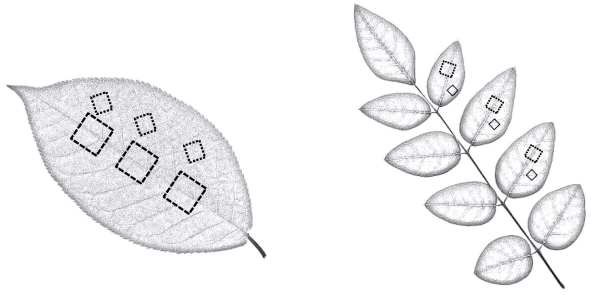

图1 不同类型叶片上样品采集部位示意图。**A,** 单叶。**B,** 复叶。

Fig. 1 Schematic diagram for vein sampling of different leaf types. **A,** Simple leaf. **B,** Compound leaf.

1.2.4 叶片和叶脉横剖面特征参数测定

对采集的叶脉及叶片样本采用番红固绿染色，制成石蜡切片。叶片解剖性状测定利用Nikon Eclipse E200生物显微镜观察，利用Scope image 9.0图像系统进行拍照。本研究中11个树种均为异面型叶，该类型叶片在解剖结构上具有明显的栅栏组织和海绵组织区分。因此，对叶剖面特征的测量包含叶厚度、上表皮厚度、下表皮厚度、栅栏组织以及海绵组织厚度(图2A)，计算获得栅栏组织与海绵组织比值。对主脉测量中脉直径、木质部厚度、韧皮部厚度(图2B)，计算木质部与韧皮部厚度比值。每样品随机选择10个视野进行测量。

1.2.5 数据分析

叶解剖特征以及土壤理化性质数据利用SPSS 17.0计算平均值及通过单因素方差分析方法分析不同树种和不同立地条件的差异显著性，利用Canoco 5.0进行冗余分析。所有数据在进行相关性分析以及冗余分析之前均已通过标准化使其符合正态分布。

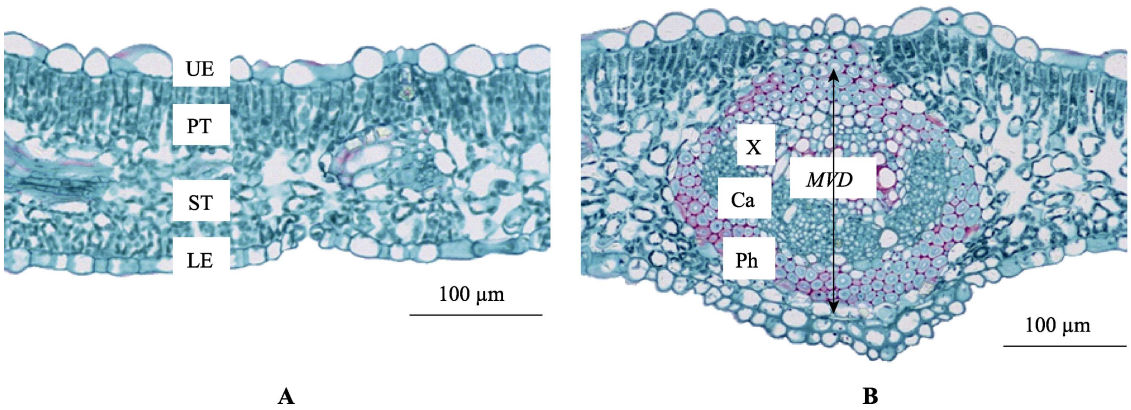

图2 盐碱地树种叶横切解剖结构照片(臭椿)。**A,** 叶片横切面结构。**B,** 叶脉横切面结构。Ca，形成层; LE，下表皮; *MVD,* 中脉直径; Ph，韧皮部; PT，栅栏组织; ST，海绵组织; UE，上表皮; X，木质部。

Fig. 2 Cross-section schematic photos of the anatomical structure of leaves on the saline-alkali land (*Ailanthus altissima*). **A,** Anatomical structure of leaves. **B,** Anatomical structure of veins. Ca, cambium; LE, lower epidermis; *MVD,* main vascular diameter; Ph, phloem; PT, palisade tissue; ST, sponge tissue; UE, upper epidermis; X, xylem.

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

2　结果和分析

2.1　不同立地条件下的土壤理化性质

从表2可以看出, 树种所在林地的土壤pH值在7.9–8.6之间, 其中白榆所在林地土壤pH值最高, 达到了8.53, 而白梨所在林地土壤pH值最低。大部分树种所在林地的土壤电导率在400–500 μs·cm^{-1}之间, 而白榆和白蜡2所在林地土壤电导率分别达到了1 079.21 μs·cm^{-1}以及891.56 μs·cm^{-1}, 这在一定程度上指示了两树种所在林地土壤可溶性盐含量较高。槐所在的林地土壤含盐量最低, 其电导率仅为413.74 μs·cm^{-1}。此外, 土壤速效养分含量在不同树种的林地之间差异较大, 白梨、枣以及桃所在林地的土壤大部分速效养分相对较高。这在一定程度上指示了3个经济林树种所在林地土壤条件较为良好。但是, 土壤硝态氮含量在不同林地间差异较大, 其中白蜡2所在林地的硝态氮含量最低, 仅为12.31 mg·kg^{-1}。所有林地的速效磷含量普遍偏低, 三球悬铃木的林地土壤速效磷含量仅为0.997 mg·kg^{-1}。

对11个树种所在林地基于土壤理化性质指标进行聚类分析, 结果如图3所示。白榆以及白蜡2林地归于一类(立地1), 该类型土壤养分在所有林地中最低, 且盐渍化最严重; 三球悬铃木、旱柳、臭椿、皂角、槐以及白蜡1所在的林地归为立地2, 该类型土壤养分含量适中, 属于中度盐碱立地; 白梨、枣和桃所在的林地土壤养分较为充足, 土壤盐渍化程度最轻, 属于轻度盐碱立地(立地3)。该聚类结果与树种采样地点的林地实际情况一致, 进一步支持了本研究林地选择的合理性, 也反映出盐碱地造林树种选择与立地土壤条件的密切联系。

2.2　不同树种叶片及叶脉解剖学特性

对各树种叶解剖特征参数统计发现, 白梨的叶片在所有树种中最厚(419.18 μm), 三球悬铃木的叶厚度最小。同时, 从表3可以看出, 白蜡在盐渍化程度较轻的林地中(立地2, 白蜡1)叶片下表皮厚度为18.74 μm, 而在盐碱较重的林地中(立地1, 白蜡2)下表皮厚度显著减小(13.9 μm), 两立地的白蜡在栅栏组织与海绵组织厚度比值上也有显著差异($p < 0.05$)。此外, 白梨的海绵组织厚度同上表皮厚度亦在所有树种中最大, 而三球悬铃木的栅栏组织厚度、海绵组织厚度以及栅栏组织与海绵组织厚度比值均在所有树种中最小。

11个树种叶脉解剖性状之间也具有显著差异($p < 0.05$)。对主脉直径、木质部厚度、韧皮部厚度等参数的统计分析(表3)发现, 三球悬铃木的主脉直径(1 245.92 μm)、木质部厚度(550.68 μm)以及韧皮部厚度(229.12 μm)均最大; 白蜡1的主脉直径最小, 为289.14 μm, 皂角的主脉木质部厚度(96.54 μm)以及韧皮部厚度(43.28 μm)均最小, 不同树种的主脉木质部厚度与韧皮部厚度的比值具有显著差异, 主

表2　山东滨海盐碱地11个树种所在林地土壤理化性质(平均值±标准误差)
Table 2　Physiochemical properties of the forest sites for the 11 tree species on the coastal saline-alkali land of Shandong Province (mean ± *SE*)

立地 Site	树种 Tree species	pH	电导率 Electrical conductivity (μs·cm^{-1})	铵态氮含量 Ammonium nitrogen content (mg·kg^{-1})	硝态氮含量 Nitrate nitrogen content (mg·kg^{-1})	速效磷含量 Available phosphorus content (mg·kg^{-1})
立地1: 重度盐碱 Site 1: Severe saline-alkali	ULPU	8.530 ± 0.024^{a}	1 079.213 ± 5.468^{a}	16.445 ± 0.563^{b}	15.121 ± 2.274^{d}	2.821 ± 0.588^{d}
	FRCH2	8.416 ± 0.008^{ab}	891.560 ± 1.240^{b}	14.312 ± 2.176^{b}	12.314 ± 2.300^{d}	3.080 ± 0.903^{d}
立地2: 中度盐碱 Site 2: Moderate saline-alkali	GLSI	8.318 ± 0.018^{b}	462.107 ± 2.981^{ef}	16.019 ± 0.958^{b}	20.833 ± 4.088^{cd}	1.055 ± 0.408^{d}
	AIAL	8.262 ± 0.024^{bc}	467.480 ± 21.513^{ef}	17.102 ± 0.585^{ab}	26.875 ± 1.522^{abcd}	1.392 ± 0.323^{d}
	FRCH1	8.384 ± 0.029^{ab}	426.147 ± 5.373^{fg}	8.277 ± 0.053^{c}	18.472 ± 3.017^{d}	1.160 ± 0.352^{d}
	SOJA	8.339 ± 0.064^{b}	413.747 ± 4.195^{g}	19.815 ± 2.244^{ab}	18.142 ± 1.287^{d}	1.787 ± 0.310^{d}
	POEU	8.119 ± 0.035^{cd}	447.640 ± 11.251^{efg}	16.652 ± 1.018^{b}	17.927 ± 4.372^{d}	1.946 ± 0.360^{d}
	SAMA	8.028 ± 0.133^{d}	476.987 ± 32.966^{de}	19.002 ± 1.703^{ab}	25.899 ± 12.187^{bcd}	1.414 ± 0.205^{d}
	PLOR	8.123 ± 0.073^{cd}	439.787 ± 16.580^{efg}	17.741 ± 0.522^{ab}	27.589 ± 5.318^{abcd}	0.997 ± 0.249^{d}
立地3: 轻度盐碱 Site 3: Mild saline-alkali	ZIJU	8.018 ± 0.086^{d}	511.293 ± 4.195^{cd}	16.886 ± 2.191^{ab}	38.628 ± 2.160^{ab}	33.517 ± 2.265^{b}
	AMPE	8.020 ± 0.018^{d}	534.440 ± 1.432^{c}	6.704 ± 1.078^{c}	41.849 ± 3.668^{a}	13.716 ± 0.301^{c}
	PYBR	7.998 ± 0.071^{d}	460.453 ± 2.981^{ef}	22.404 ± 3.787^{ab}	35.951 ± 4.004^{abc}	38.846 ± 2.215^{a}

同一列中不同小写字母表示不同树种之间相同性状差异显著($p < 0.05$)。树种代码同表1。
Different lowercase letters within the same column indicate significant differences among species ($p < 0.05$). See Table 1 for species abbreviation.

DOI: 10.17521/cjpe.2019.0131

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

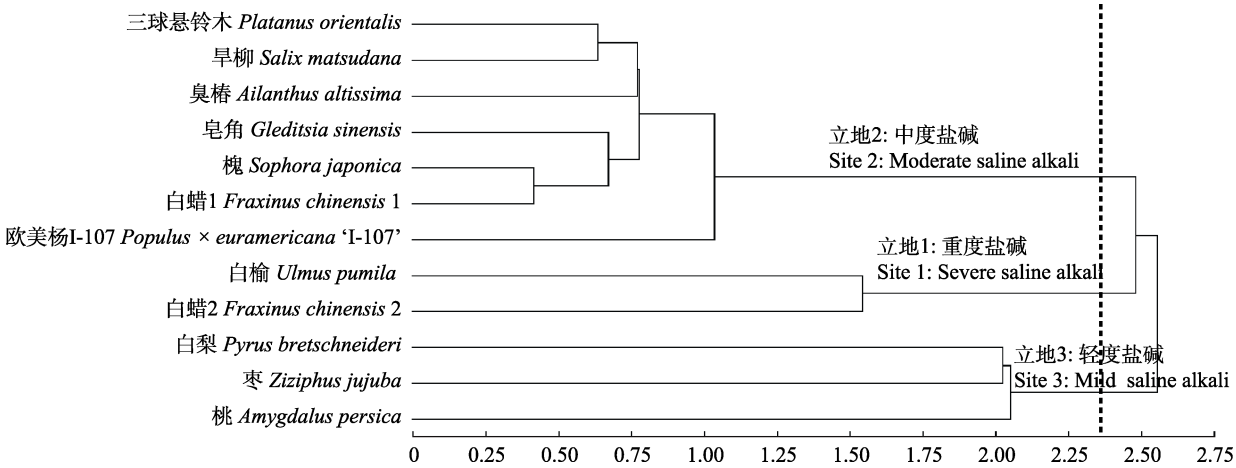

图3 基于土壤理化性质的山东滨海盐碱立地聚类分析。

Fig. 3 Cluster analysis of tree species based on soil physiochemical properties on the coastal saline-alkali land of Shandong Province.

要分布在1.93–3.96之间。

2.3 不同立地条件下树种叶解剖性状的分异

基于立地土壤特征的聚类结果, 对不同立地中的树种叶解剖性状进一步比较发现, 叶解剖性状在不同盐碱环境之间存在显著差异(表4)。其中, 立地1 (重度盐碱)树种叶片厚度最大, 栅栏组织厚度与海绵组织厚度的比值较其他立地的树种也较大。而立地2 (中度盐碱)树种的平均叶厚度最小, 仅为268.11 μm; 在立地3 (轻度盐碱)环境中, 树木叶片的栅栏组织厚度与海绵组织厚度的比值最小。不同树种的上下表皮厚度在不同盐碱环境下具有一定的差异性, 但未达到显著水平。

不同盐碱环境中树种的叶脉解剖性状也存在较为显著的差异, 叶脉各指标随着盐碱程度加深呈减小趋势。立地3 (轻度盐碱)的树种各项叶脉解剖结构指标均最大, 中脉平均直径达到735.45 μm, 而立地2 (中度盐碱)树种的中脉直径最小, 仅为566.97 μm; 立地1 (重度盐碱)树种叶片木质部厚度、韧皮部厚度以及木质部与韧皮部比值均最小。不同盐碱环境的树种木质部厚度与韧皮部厚度比值差异性不大, 范围在2.74–2.94之间。

2.4 叶解剖性状与土壤理化性质的相关分析和冗余分析

对测得的叶解剖数据剔除树种之间差异性较小的指标(如叶表皮厚度)以及具有高度协同变化的指标, 如韧皮部厚度与木质部具有高度协同变化(R^2 = 0.893, p < 0.01), 故剔除其中一个指标, 最终比较中脉直径等6个指标与土壤理化性质之间的相关关系(表5)。从表中可以看出, 栅栏组织厚度与海绵组织厚度的比值与土壤理化性质之间具有显著相关性。其中, 栅栏组织厚度/海绵组织厚度与硝态氮含量显著负相关(r = –0.592, p < 0.05), 随着盐渍土壤中硝态氮含量的升高, 树种叶片栅栏组织厚度与海绵组织厚度比值呈现下降的趋势, 而栅栏组织厚度/海绵组织厚度与土壤pH值以及土壤电导率显著正相关(r = 0.667, p < 0.05; r = 0.782, p < 0.01)。土壤的养分含量与叶主脉直径、木质部厚度也具有一定的正相关趋势, 但未达显著水平。

冗余分析也表明土壤理化性质与树种叶解剖结构存在密切关系(图4)。前两个轴的特征值分别为0.646和0.192, 其解释率为83.8%。其中, 土壤速效养分与轴一均呈正相关关系, 而叶剖面特征指标与轴二呈显著负相关关系, 主脉直径以及主脉木质部直径与轴二显著正相关。桃、枣、白梨3个树种与土壤养分含量关系最为密切, 白蜡2的叶肉栅栏组织厚度/海绵组织厚度在所有树种中最大, 对盐渍环境表现出较强的响应。

3 讨论

3.1 树种叶解剖性状对盐碱环境的响应

叶片是植物光合作用和蒸腾作用发生的关键器官, 其形态和结构特征体现出环境因子对植物的影响或植物体对环境的适应能力。叶片的解剖结构被认为是动态变化的自组织系统, 通过可塑性维持植物在环境中的生长并提高植物体对不同逆境的抵抗力和恢复力(钟悦鸣等, 2017; Dörken & Lepetit,

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

表3 山东滨海盐碱地不同立地树种叶解剖性状(平均值±标准误差)

Table 3 Foliar anatomical characteristics of tree species on different sites on the coastal saline-alkali land of Shandong Province (mean ± *SE*)

立地 Site	树种 Species	叶肉解剖性状 Traits of leaf mesophyll						叶脉解剖性状 Traits of leaf vein			
		叶厚度 Leaf thickness (μm)	上表皮厚度 UE thickness (μm)	下表皮厚度 LE thickness (μm)	栅栏组织厚度 PT thickness (μm)	海绵组织厚度 ST thickness (μm)	栅栏组织/海绵组织厚度 PT/ST	中脉直径 MV diameter (μm)	木质部厚度 X thickness (μm)	韧皮部厚度 Ph thickness (μm)	木质部/韧皮部厚度 X/Ph
立地1 Site 1	ULPU	312.88 ± 10.03^{b}	37.46 ± 2.71^{b}	25.82 ± 1.26^{ab}	112.32 ± 2.23^{c}	85.32 ± 2.69^{de}	1.32 ± 0.03^{ab}	799.02 ± 25.10^{b}	244.58 ± 4.48^{c}	72.04 ± 3.54^{bc}	3.43 ± 0.19^{ab}
	FRCH2	379.36 ± 3.85^{ab}	17.64 ± 0.97^{e}	13.90 ± 0.82^{c}	165.66 ± 3.95^{a}	116.3 ± 3.74^{b}	1.43 ± 0.06^{a}	351.30 ± 4.22^{g}	120.92 ± 4.16^{ef}	59.88 ± 2.81^{cd}	2.04 ± 0.13^{d}
立地2 Site 2	GLSI	245.00 ± 4.86^{d}	31.38 ± 3.66^{bc}	20.48 ± 1.18^{ab}	86.36 ± 5.23^{e}	85.34 ± 17.25^{de}	1.07 ± 0.17^{bc}	321.02 ± 18.50^{g}	96.54 ± 5.50^{f}	43.28 ± 2.93^{d}	2.28 ± 0.22^{cd}
	AIAL	269.74 ± 4.19^{c}	37.26 ± 3.63^{b}	50.46 ± 29.13^{a}	106.40 ± 5.70^{c}	96.62 ± 6.01^{cd}	1.11 ± 0.08^{b}	545.10 ± 17.87^{de}	265.72 ± 16.08^{c}	67.88 ± 2.84^{bc}	3.96 ± 0.36^{a}
	FRCH1	311.68 ± 1.63^{b}	20.10 ± 0.78^{de}	18.74 ± 1.35^{b}	122.40 ± 1.55^{ab}	103.70 ± 3.62^{bc}	1.18 ± 0.02^{b}	289.14 ± 18.20^{g}	102.64 ± 3.01^{f}	53.20 ± 1.54^{c}	1.94 ± 0.06^{d}
	SOJA	267.06 ± 10.83^{c}	34.58 ± 0.89^{b}	24.92 ± 1.00^{a}	107.96 ± 1.16^{c}	111.44 ± 3.45^{ab}	0.97 ± 0.02^{bc}	514.98 ± 15.60^{e}	208.12 ± 4.79^{d}	74.02 ± 4.52^{bc}	2.85 ± 0.15^{bc}
	POEU	250.66 ± 4.84^{cd}	17.14 ± 1.78^{e}	18.56 ± 1.35^{b}	92.12 ± 2.96^{de}	83.68 ± 5.26^{e}	1.11 ± 0.05^{b}	443.46 ± 20.07^{f}	150.06 ± 7.12^{e}	60.62 ± 2.80^{cd}	2.51 ± 0.21^{cd}
	SAMA	332.44 ± 4.01^{ab}	26.44 ± 2.82^{cd}	21.18 ± 1.50^{ab}	126.58 ± 7.51^{ab}	122.54 ± 12.58^{a}	1.04 ± 0.08^{bc}	609.20 ± 4.91^{c}	245.14 ± 9.42^{c}	64.04 ± 3.55^{bcd}	3.87 ± 0.22^{a}
	PLOR	200.22 ± 7.46^{f}	21.56 ± 2.05^{b}	19.14 ± 2.65^{b}	69.68 ± 5.95^{f}	82.22 ± 3.26^{e}	0.85 ± 0.08^{c}	1 245.92 ± 33.83^{a}	550.68 ± 7.04^{a}	229.12 ± 18.97^{a}	2.48 ± 0.22^{cd}
立地3 Site 3	ZIJU	304.28 ± 6.70^{b}	46.46 ± 2.72^{ab}	33.98 ± 3.00^{ab}	104.06 ± 2.91^{cd}	98.82 ± 15.32^{c}	1.07 ± 0.07^{bc}	591.32 ± 16.37^{cd}	292.04 ± 14.69^{b}	83.94 ± 4.96^{b}	3.54 ± 0.30^{a}
	AMPE	222.70 ± 2.85^{e}	32.02 ± 0.75^{bc}	21.88 ± 1.00^{ab}	92.04 ± 2.15^{de}	91.36 ± 5.27^{cde}	1.01 ± 0.05^{bc}	493.12 ± 12.43^{ef}	142.46 ± 4.68^{e}	61.34 ± 2.41^{cd}	2.34 ± 0.12^{cd}
	PYBR	419.18 ± 7.32^{a}	60.30 ± 0.94^{a}	27.44 ± 2.07^{ab}	154.16 ± 5.67^{a}	160.26 ± 8.10^{a}	0.98 ± 0.08^{bc}	1 121.92 ± 22.22^{a}	523.78 ± 9.27^{a}	180.82 ± 12.48^{ab}	2.93 ± 0.15^{bc}

LE, 下表皮; MV, 中脉; Ph, 韧皮部; PT, 栅栏组织; ST, 海绵组织; UE, 上表皮; X, 木质部。同一列中不同小写字母表示不同树种之间相同性状差异显著($p < 0.05$)。树种代码同表1。

LE, lower epidermis; MV, main vascular; Ph, phloem; PT, palisade tissue; ST, sponge tissue; UE, upper epidermis; X, xylem. Different lowercase letters within the same column indicate significant differences among species ($p < 0.05$). See Table 1 for species abbreviation.

表 4 山东滨海盐碱地不同立地中树种叶解剖性状特征(平均值±标准误差)

Table 4 Foliar anatomical traits of trees on different sites on the coastal saline-alkali land of Shandong Province (mean ± *SE*)

立地 Sampling site	叶厚度 Leaf thickness (μm)	上表皮厚度 UE thickness (μm)	下表皮厚度 LE thickness (μm)	栅栏组织厚度 PT thickness (μm)	海绵组织厚度 ST thickness (μm)	栅栏组织/海绵组织厚度 PT/ST	中脉直径 MV diameter (μm)	木质部厚度 X thickness (μm)	韧皮部厚度 Ph thickness (μm)	木质部/韧皮部厚度 X/Ph
立地 1 Site1	346.12 ± 33.24^{a}	27.55 ± 9.91^{b}	19.86 ± 5.96^{b}	138.99 ± 26.67^{a}	100.81 ± 15.49^{ab}	1.37 ± 0.06^{a}	575.16 ± 223.86^{b}	182.75 ± 61.83^{bc}	65.96 ± 6.08^{b}	2.74 ± 0.70^{ab}
立地 2 Site 2	268.11 ± 16.54^{b}	26.92 ± 2.91^{b}	24.78 ± 4.36^{b}	101.64 ± 7.65^{ab}	97.93 ± 5.84^{ab}	1.05 ± 0.04^{ab}	566.97 ± 121.39^{b}	231.27 ± 58.80^{b}	84.59 ± 24.38^{ab}	2.84 ± 0.30^{a}
立地 3 Site 3	315.39 ± 56.99^{ab}	46.26 ± 8.16^{a}	27.77 ± 3.50^{a}	116.75 ± 19.02^{ab}	116.81 ± 21.83^{a}	1.02 ± 0.03^{ab}	735.45 ± 195.30^{a}	319.43 ± 110.93^{a}	108.70 ± 36.65^{a}	2.94 ± 0.35^{a}

土壤盐渍化程度: 立地 1 >立地 2 >立地 3。LE, 下表皮; MV, 中脉; Ph, 韧皮部; PT, 栅栏组织; ST, 海绵组织; UE, 上表皮; X, 木质部。同一列中不同小写字母表示不同盐碱环境之间相同性状差异显著($p < 0.05$)。

Soil salinity level: Site 1 > Site 2 > Site 3. LE, lower epidermis; MV, main vascular; Ph, phloem; PT, palisade tissue; ST, sponge tissue; UE, upper epidermis; X, xylem. Different lowercase letters within the same column indicate significant differences among sites ($p < 0.05$).

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

DOI: 10.17521/cjpe.2019.0131

表5 山东滨海盐碱地林地土壤理化性质与叶解剖性状相关性

Table 5 Correlations between physiochemical properties of forest sites and foliar anatomical characteristics on the coastal saline-alkali land of Shandong Province

相关性 Correlation	中脉直径 MV diameter	木质部厚度 X thickness	叶厚度 Leaf thickness	栅栏组织厚度 PT thickness	海绵组织厚度 ST thickness	栅栏/海绵组织 PT/ST
土壤pH Soil pH	–0.355	–0.446	0.052	0.154	–0.288	0.667*
土壤电导率 Soil $EC_{25°C}$	–0.002	–0.166	0.330	0.362	–0.114	0.782**
铵态氮含量 NH_4-N content	0.531	0.597*	0.318	0.157	0.427	–0.282
硝态氮含量 NO_3-N content	0.357	0.428	–0.094	–0.195	0.202	–0.592*
速效磷含量 AP content	0.373	0.462	0.469	0.297	0.561	–0.226

*表示在0.05水平(双侧)上显著相关; **表示在0.01水平(双侧)上显著相关。

MV, main vascular; PT, palisade tissue; ST, sponge tissue; X, xylem. Correlations were significant at: *, $p = 0.05$; **, $p = 0.01$.

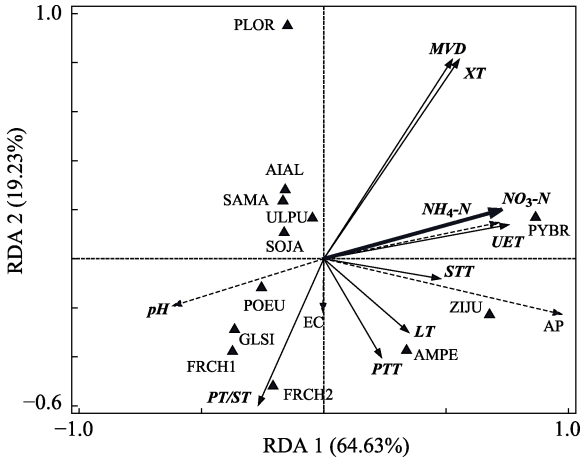

图4 叶解剖性状与土壤理化性质相关性的冗余分析(RDA)。箭头表示树种叶片解剖性状及土壤理化性质, 实心三角形表示本研究中涉及的11个树种。*AP,* 土壤速效磷含量; *EC,* 土壤电导率(25 ℃); *LT,* 叶厚度; *MVD,* 中脉直径; *NH_4-N,* 土壤铵态氮含量; *NO_3-N,* 土壤硝态氮含量; *pH,* 土壤pH值; PT/ST, 栅栏组织厚度/海绵组织厚度; *PTT,* 栅栏组织厚度; *STT,* 海绵组织厚度; *UET,* 上表皮厚度; *XT,* 木质部厚度。树种缩写同表1。

Fig. 4 Redundancy analysis (RDA) based on foliar anatomical characteristics and soil physiochemical properties correlation. Arrows indicate the foliar anatomical characteristics of tree species and soil physiochemical properties of sites, and the solid triangles designate the 11 tree species. *AP,* soil available phosphorus content; *EC,* soil electrical conductivity (25 ℃); *LT,* leaf thickness; *MVD,* main vascular diameter; *NH_4-N,* soil ammonium nitrogen content; *NO_3-N,* soil nitrate nitrogen content; *pH,* soil pH; PT/ST, palisade tissue/sponge tissue; *PTT,* palisade tissue thickness; *STT,* sponge tissue thickness; *UET,* upper epidermis thickness; *XT,* xylem diameter. See table 1 for species abbreviation.

2018)。在本研究中, 不同盐碱程度立地中树种叶解剖性状存在显著差异, 如重度盐碱地(立地1)中的树种栅栏组织与海绵组织厚度比值明显高于其他立地的树种, 这种差异表现出树种叶片在形态结构上对盐碱环境的一致响应。通常情况下, 栅栏组织与海绵组织的分化程度反映了环境中的水分供应状态(李芳兰和包维楷, 2005), 植物发达的栅栏组织能够应对盐碱环境下的生理干旱从而满足植物的水分需求, 而海绵组织对盐碱环境的响应较弱。因此, 植物叶片栅栏组织与海绵组织厚度比值随着土壤盐碱程度加深呈上升趋势, 这种趋势表现出了植物对盐碱胁迫的响应与适应(Peng *et al*., 2019)。许多研究表明, 在不同逆境中植物叶片能够通过改变自身的解剖结构以增强适应能力。姜伟等(2017)通过控制变量实验探究了盐胁迫下辣椒(*Capsicum annuum*)幼苗的解剖结构变异, 发现在低浓度盐胁迫下, 辣椒叶片增厚、栅栏组织增厚并紧密排列; 在高浓度盐胁迫下, 叶片变薄、栅栏组织间隙增大、叶绿体无序分布于叶肉中; 而叶脉在高浓度盐胁迫下则呈现出维管束面积增大、机械组织增厚的特征。胡杨(*Populus euphratica*)叶解剖结构在不同生境中也呈现显著差异, 相比于生境较为适宜的绿洲河岸林, 荒漠湿地中的胡杨叶片结构具有更高的变异系数和可塑性指数以适应高温、干旱、高盐的生境(钟悦鸣等, 2017)。本研究中, 重度和中度盐碱立地的白蜡叶解剖结构的显著差异同样表明树种叶片形态结构的高度可塑性。植物叶结构上的这种表型可塑性, 是它们广泛分布于不同生境并能够维持生理功能的解剖学基础, 使植物具有更宽的生态幅, 从而成为生态位理论中的广布种(孙会婷等, 2016)。叶解剖结构的变化是植物应对环境过滤的结果, 通过叶解剖结构可以探索植物对环境的适应能力。

除叶片解剖性状可塑性能够提高其在盐碱环境的适应能力以外, 本研究中还发现白榆、旱柳、皂角等的叶肉栅栏组织中存在晶细胞分布(附录I), 这一特征也是盐碱环境中植物的一种典型适应性。研究发现, 这些堆积的晶细胞具有维持植物内部离子平衡, 降低盐胁迫危害的功能(朱广龙等, 2014)。除含晶细胞外, 栅栏组织本身也具有泌盐作用(董占

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

元等, 2000), 所以在盐碱环境中的许多植物均具有发达的栅栏组织, 但是在过高的盐碱胁迫下, 植物的栅栏组织等结构会发生紊乱甚至解体的现象。本研究发现, 植物的上表皮厚度在大多数树种中均较厚且栅栏组织发达, 这些发现与许多研究者的观察结果(Paz *et al*., 2014; 任媛媛等, 2018)一致。在主脉的解剖结构中, 大部分树种主脉直径较大, 机械组织较为发达, 这种结构能够增强植物的水分运输和储存的能力, 避免盐胁迫造成的生理干旱。同时, 对白榆、皂角的主脉解剖结构发现, 二者主脉中机械组织并不发达(附录II), 这种变异可能由于树木生长于滨海环境中, 空气湿度较大, 并没有表现出一般旱生植物所具有的结构特征(辛华等, 1998)。此外, 旱柳、白蜡2、白榆、三球悬铃木叶片栅栏组织内部出现发达的贮水组织(附录I), 这些贮水组织能够贮藏水分, 解决树木自身因为生理干旱而造成的水分紧缺现象; 同时, 贮水组织的存在也分担了主脉维管柱木质部韧皮部的功能负担, 植物的同化组织可以从贮水组织中吸收水分进行光合作用, 而光合产物亦可以通过贮水细胞送至植物的其他组织中(Flowers & Colmer, 2008; Hanumantha *et al*., 2016)。以上研究表明, 植物的叶解剖性状具有良好的表型可塑性以适应不同的逆境胁迫, 而盐碱环境中的叶片结构中具有在其他逆境中没有或者罕见的响应结构, 如晶细胞, 这种结构能够增强植物对盐碱环境的适应能力。

3.2 植物叶功能性状与土壤理化性质的相关性

在植物功能性状中, 叶片作为植物体与大气接触的功能界面, 其特征能够直观体现出植物对环境的适应对策(Wright *et al*., 2005)。土壤条件对植物生长发育有着深刻的影响(Teste *et al*., 2017), 其中土壤养分是主要的土壤因子, 也是影响植物功能性状的主导者(李丹等, 2016)。研究表明, 土壤肥力状况更能决定植物叶片性状, 而气候条件则更多地决定植物的生活型(Ordoñez *et al*., 2009)。本研究中11个树种的叶解剖结构均与土壤养分之间存在一定关联, 如叶片栅栏组织与海绵组织厚度比值与土壤硝态氮含量显著负相关($p < 0.05$)。氮作为植物体形态构建所需大量元素之一(Högberg *et al*., 2017), 是北方陆地生态系统中影响植物生长发育的主要限制性元素, 被用于物种生长发育的多个生物过程(闫国永等, 2016)。叶片的栅栏组织内含有较多的叶绿体, 是植物进行光合作用的重要场所, 研究表明在氮缺乏的环境下, 为维持植物正常生长, 栅栏组织厚度呈现增加趋势(刘继坤等, 2018); 海绵组织内叶绿体较少, 对氮响应较弱, 故栅栏组织与海绵组织厚度比值与土壤硝态氮含量显著负相关。有研究者探究不同生境下胡杨的叶片解剖性状与土壤因子之间的相关性, 发现土壤中的氮在不同生境中均对叶片构成以及生命活动产生重要影响(钟悦鸣等, 2017), 本研究结果支持这一结论。叶片的化学计量特征也较好体现了叶片功能性状与土壤理化性质之间的密切相关性。有研究表明, 土壤与植物的叶片化学计量特征之间具有紧密的联系, 其中土壤养分与植物叶片的氮磷比显著相关(Fan *et al*., 2015)。在盐碱环境中, 叶片功能性状对盐碱土壤具有显著响应, 有研究表明在高pH值的盐碱土中, 植物的叶片中累积大量的Na^+(郭瑞等, 2018)。而在其他生境中, 土壤与植物之间关系同样密切, 如在热带雨林老龄林中, 对植物功能性状变异起主要作用的是土壤有机质含量以及总磷含量(卜文圣等, 2013)。在不同退化阶段的草原生态系统中, 土壤养分与植物功能性状之间的关系较为复杂, 在轻度退化的羊草(*Leymus chinensis*)-针茅(*Stipa capillata*)群落中, 土壤速效氮含量与叶片木质素含量和叶片碳氮比均显著负相关, 而在退化较为严重的羊草-糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)群落中, 上述3种植物功能性状则表现为均与全磷含量显著正相关(李丹等, 2016)。Jager等(2015)的研究表明, 土壤养分与比叶面积、叶片氮磷含量正相关, 与叶片厚度、叶干物质含量负相关。但是, 在不同的土壤养分环境中, 植物功能性状与土壤因子的关系会有变化, 如有研究者发现在土壤养分较低的环境中, 土壤氮含量与比叶面积显著负相关(García-Palacios *et al*., 2013)。尽管这一结果与Jager等(2015)的研究结果相反，但至少表明, 植物功能性状与土壤因子之间的关系非常复杂, 植物更可能通过不同的性状组合以适应外界环境变化, 性状组合的权衡可能是土壤养分作用于植物群落构建的重要机制之一(Schellberg & Pontes, 2012)。

对于植物叶片功能性状与土壤因子之间的这种相关性, 有学者提出假说认为, 植物各器官功能性状之间的关系是一维的, 外界环境的选择压力和生物物理限制共同导致了植物功能性状聚集在从“快”到“慢”的策略轴上(Reich, 2014)。该假说与“叶经济

DOI: 10.17521/cjpe.2019.0131

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

谱”概念相同, 即植物的功能性状将依照权衡关系有规律地排列形成功能组合。按照该假说, 植物叶片功能性状与土壤因子(土壤养分、土壤物理性质)有可能因为一维的权衡策略而产生紧密的联系。盐碱地植被修复与群落构建则应考虑植被在盐碱环境中的这种性状组合的权衡策略, 最终筛选出与土壤因子有紧密联系的可塑性较高的功能性状用于指导盐碱地植物群落构建。比如, 本研究中栅栏组织与海绵组织厚度比值与土壤pH以及土壤含盐量显著正相关, 说明这一指标能够反映出植物对盐碱环境响应的形态可塑性, 因此可作为盐碱地造林树种选择的形态指标特征。当然, 基于功能性状的植物群落构建技术仍有许多问题有待在未来解决, 这有望成为植物功能性状研究的理论和成果应用于实践的重要突破口。

4 结论

本研究基于山东滨海盐碱地11个树种所在林地的土壤理化性质分析及叶解剖性状比较, 发现11个树种所在林地的土壤条件与树种特性存在较强的耦合性, 故在盐碱地树种选择中应当考虑到树种这些具有良好可塑性的解剖指标。同时, 本研究发现在盐碱环境中树种叶片栅栏组织与海绵组织厚度比值普遍较高但差异较大, 可指示叶解剖特征在树种间的差异性; 且不同树种的叶解剖结构在立地环境间具有显著差异, 叶片栅栏组织厚度与海绵组织厚度的比值可指示不同立地之间的差异。在树种形态结构变异过程中栅栏组织与海绵组织厚度比值将对盐渍环境表现出较强的响应。因此认为, 叶片栅栏组织厚度与海绵组织厚度的比值可作为滨海盐碱地造林树种选择的功能性状依据, 这对于指导滨海盐碱地植被修复和群落构建具有一定的参考价值。

致谢 感谢欧洲投资银行贷款山东沿海防护林建设项目(SCSFP-KY-2)资助。

参考文献

Bao SD (2000). *Soil Agricultural Chemistry Analysis*. 3rd edn. China Agriculture Press, Beijing. [鲍士旦 (2000). 土壤农化分析. 第三版. 中国农业出版社, 北京.]

Bjorkman AD, Elmendorf SC, Beamish AL, Vellend M, Henry GHR (2015). Contrasting effects of warming and increased snowfall on Arctic tundra plant phenology over the past two decades. *Global Change Biology,* 21, 4651–4661.

Bu WS, Zang RG, Ding Y, Zhang JY, Ruan YZ (2013). Relationships between plant functional traits at the community level and environmental factors during succession in a tropical lowland rainforest on Hainan Island, South China. *Biodiversity Science,* 21, 278–287. [卜文圣, 臧润国, 丁易, 张俊艳, 阮云泽 (2013). 海南岛热带低地雨林群落水平植物功能性状与环境因子相关性随演替阶段的变化. 生物多样性, 21, 278–287.]

Caringella MA, Bongers FJ, Sack L (2015). Leaf hydraulic conductance varies with vein anatomy across a *rabidopsis thaliana* wild-type and leaf vein mutants. *Plant, Cell & Environment,* 38, 2735–2746.

Coble AP, Fogel ML, Parker GG (2017). Canopy gradients in leaf functional traits for species that differ in growth strategies and shade tolerance. *Tree Physiology,* 37, 1415–1425.

Ding CX, Li YQ, Dong Z, Yin RB, Wang YM, Shen YK (2013). Effects of different land use modes on physical and chemical properties of saline-alkali soil in Yellow River Delta. *Science of Soil and Water Conservation,* 11(2), 84–89. [丁晨曦, 李永强, 董智, 尹若波, 王雅楣, 沈运扩 (2013). 不同土地利用方式对黄河三角洲盐碱地土壤理化性质的影响. 中国水土保持科学, 11(2), 84–89.]

Dong HY, Zhu ZL, Li XH, Yang LP, Zhang Z (2017). Analysis on distribution, utilization status and governance effect of saline-alkali soil in Shandong Province. *Shandong Agricultural Sciences,* 49(5), 134–139. [董红云, 朱振林, 李新华, 杨丽萍, 张正 (2017). 山东省盐碱地分布、改良利用现状与治理成效潜力分析. 山东农业科学, 49(5), 134–139.]

Dong ZY, Yao YF, Zhao JR, Jia ZC (2000). Anatomical observations on the plotosynthatic branch of *Haloxylon ammodendrom* (C. A. Mey) Bunge and it is the character of drought and salt resistance. *Journal of Arid Land Resources and Environment,* 14(suppl.), 78–83. [董占元, 姚云峰, 赵金仁, 贾志成 (2000). 梭梭(*Haloxylon ammodend rom* (C. A. Mey) Bunge)光合枝细胞组织学观察及其抗逆性特征. 干旱区资源与环境, 14(增刊), 78–83.]

Dörken VM, Lepetit B (2018). Morpho-anatomical and physiological differences between sun and shade leaves in *Abies alba* Mill. (Pinaceae, Coniferales): A combined approach. *Plant, Cell & Environment,* 41, 1683–1697.

Duan YY, Song LJ, Niu SQ, Huang T, Yang GH, Hao WF (2017). Variation in leaf functional traits of different-aged *Robinia pseudoacacia* communities and relationships with soil nutrients. *Chinese Journal of Applied Ecology,* 28, 28–36. [段媛媛, 宋丽娟, 牛素旗, 黄婷, 杨改河, 郝文芳 (2017). 不同林龄刺槐叶功能性状差异及其与土壤养分的关系. 应用生态学报, 28, 28–36.]

Fan H, Wu J, Liu W, Yuan Y, Hu L, Cai Q (2015). Linkages of plant and soil C:N:P stoichiometry and their relationships to forest growth in subtropical plantations. *Plant and Soil,* 392, 127–138.

Flowers TJ, Colmer TD (2008). Salinity tolerance in halophytes. *New Phytologist,* 179, 945–963.

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

García-Palacios P, Maestre FT, Milla R (2013). Community-aggregated plant traits interact with soil nutrient heterogeneity to determine ecosystem functioning. *Plant and Soil,* 364, 119–129.

Guo R, Zhou J, Liu Q, Gu FX (2018). Characterization of nutrient elements at different leaf positions in *Phragmites australis* in Songnen degraded grassland. *Chinese Journal of Plant Ecology,* 42, 734–740. [郭瑞, 周际, 刘琪, 顾峰雪 (2018). 松嫩退化草地芦苇不同叶位叶片营养元素代谢特征. 植物生态学报, 42, 734–740.]

Hanumantha RB, Nair RM, Nayyar H (2016). Salinity and high temperature tolerance in mungbean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek] from a physiological perspective. *Frontiers in Plant Science,* 7, 957. DOI: 10.3389/fpls.2016.00957.

Högberg P, Näsholm T, Franklin O, Högberg MN (2017). Tamm Review: On the nature of the nitrogen limitation to plant growth in Fennoscandian boreal forests. *Forest Ecology and Management,* 403, 161–185.

Jager MM, Richardson SJ, Bellingham PJ, Clearwater MJ, Laughlin DC (2015). Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits. *Journal of Ecology,* 103, 374–385.

Jiang W, Cui SM, Li HX, Zhang YT, Bai HM (2017). Effects of salt stress on microstructure of roots, stems and leaves of pepper seedlings. *Vegetables,* 36(3), 6–15. [姜伟, 崔世茂, 李慧霞, 张轶婷, 白红梅 (2017). 盐胁迫对辣椒幼苗根、茎、叶显微结构的影响. 蔬菜, 36(3), 6–15.]

Kröber W, Heklau H, Bruelheide H (2015). Leaf morphology of 40 evergreen and deciduous broadleaved subtropical tree species and relationships to functional ecophysiological traits. *Plant Biology,* 17, 373–383.

Li D, Kang S, Zhao MY, Zhang Q, Ren HJ, Ren J, Zhou JM, Wang Z, Wu RJ, Niu JM (2016). Relationships between soil nutrients and plant functional traits in different degradation stages of *Leymus chinensis* steppe in Nei Mongol, China. *Chinese Journal of Plant Ecology,* 40, 991–1002. [李丹, 康萨如拉, 赵梦颖, 张庆, 任海娟, 任婧, 周俊梅, 王珍, 吴仁吉, 牛建明 (2016). 内蒙古羊草草原不同退化阶段土壤养分与植物功能性状的关系. 植物生态学报, 40, 991–1002.]

Li FL, Bao WK (2005). Responses of the morphological and anatomical structure of the plant leaf to environmental change. *Chinese Bulletin of Botany,* 22(suppl.), 118–127. [李芳兰, 包维楷 (2005). 植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应. 植物学通报, 22(增刊), 118–127.]

Li Z, Zhao YJ, Song HY, Zhang J, Tao JP, Liu JC (2018). Effects of karst soil thickness heterogeneity on the leaf anatomical structure and photosynthetic traits of two grasses under different water treatments. *Acta Ecologica Sinica,* 38, 721–732. [李周, 赵雅洁, 宋海燕, 张静, 陶建平, 刘锦春 (2018). 不同水分处理下喀斯特土层厚度异质性对两种草本叶片解剖结构和光合特性的影响. 生态学报, 38, 721–732.]

Liu C, He N, Zhang J, Li Y, Wang Q, Sack L, Yu G (2018). Variation of stomatal traits from cold temperate to tropical forests and association with water use efficiency. *Functional Ecology,* 32, 20–28.

Liu JK, Xu LG, Huang ZX, Wu YH, Shi Y, Sun YG, Bai HJ, Wang DH, Gao K, Ma XH (2018). Effects of planting density and nitrogen fertilization amount on tissue structure of middle leaves in flue-cured tobacco. *Chinese Tobacco Science,* 39(1), 24–37. [刘继坤, 徐立国, 黄择祥, 吴元华, 石屹, 孙延国, 白化军, 王大海, 高凯, 马兴华 (2018). 密度和施氮量互作对烤烟叶片组织结构的影响. 中国烟草科学, 39(1), 24–31.]

Liu MX, Ma JZ (2013). Feature variations of plant functional traits and environmental factor in south- and north-facing slope. *Research of Soil and Water Conservation,* 20(1), 102–106. [刘旻霞, 马建祖 (2013). 阴阳坡植物功能性状与环境因子的变化特征. 水土保持研究, 20(1), 102–106.]

Maire V, Wright IJ, Prentice IC, Batjes NH, Bhaskar R, van Bodegom PM, Cornwell WK, Ellsworth D, Niinemets Ü, Ordonez A, Reich PB, Santiago LS (2015). Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates. *Global Ecology and Biogeography,* 24, 706–717.

Meng N, Wei SH (2018). Uniconazole spraying ameliorates salt injury to soybean seedlings by regulating anatomical structure in roots. *Chinese Journal of Ecology,* 37, 3605–3609. [孟娜, 魏胜华 (2018). 喷施烯效唑调控大豆根部解剖结构缓解盐逆境伤害. 生态学杂志, 37, 3605–3609.]

National Soil Survey Office of China (1998). *Soils of China*. Chinese Agriculture Press, Beijing. [全国土壤普查办公室(1998). 中国土壤. 中国农业出版社, 北京.]

Nicotra AB, Cosgrove MJ, Cowling A, Schlichting CD, Jones CS (2008). Leaf shape linked to photosynthetic rates and temperature optima in South African *Pelargonium* species. *Oecologia,* 154, 625–635.

Ordoñez JC, van Bodegom PM, Witte JPM, Wright IJ, Reich PB, Aerts R (2009). A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography,* 18, 137–149.

Paz RC, Reinoso H, Espasandin FD, González Antivilo FA, Sansberro PA, Rocco RA, Ruiz OA, Menéndez AB (2014). Akaline, saline and mixed saline-alkaline stresses induce physiological and morpho-anatomical changes in Lotus tenuis shoots. *Plant Biology,* 16, 1042–1049.

Peng CZ, Chang LL, Yang Q, Tong Z, Wang D, Tan YH, Sun Y, Yi XP, Ding GH, Xiao JH, Zhang Y, Wang XC (2019). Comparative physiological and proteomic analyses of the chloroplasts in halophyte *Sesuvium portulacastrum* under differential salt conditions. *Journal of Plant Physiology,* 232, 141–150.

Reich PB (2014). The world-wide "fast-slow" plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology,* 102, 275–301.

Ren YY, Zhu YL, Zhang JT, Zhai XQ (2018). Effects of salinity on chlorophyll fluorescence characteristics and leaf anatomical structure of *Robinia pseudoacacia* L. cutting seedlings. *Chinese Agricultural Science Bulletin,* 34(18), 29–35. [任媛媛, 朱延林, 张江涛, 翟晓巧 (2018). 盐胁迫对刺槐幼苗叶绿素荧光及叶片解剖结构的影响. 中

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

国农学通报, 34(18), 29–35.]

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, 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. DOI: 10.1038/ncomms1835.

Schellberg J, Pontes LS (2012). Plant functional traits and nutrient gradients on grassland. *Grass and Forage Science,* 67, 305–319.

Su L, Song TQ, Du H, Zeng FP, Wang H, Peng WX, Zhang F, Zhang JY (2018). Biomass and morphological characteristics of fine roots and their affecting factors in different vegetation restoration stages in depressions between karst hills. *Chinese Journal of Applied Ecology,* 29, 783–789. [苏樑, 宋同清, 杜虎, 曾馥平, 王华, 彭晚霞, 张芳, 张家涌 (2018). 喀斯特峰丛洼地不同植被恢复阶段细根生物量、形态特征及其影响因素. 应用生态学报, 29, 783–789.]

Sun HT, Jiang S, Liu JM, Guo YJ, Shen GS, Gu S (2016). Structure and ecological adaptability of the leaves of three asteraceae species at different altitudes on the Qinghai-Tibet Plateau. *Acta Ecologica Sinica,* 36, 1559–1570. [孙会婷, 江莎, 刘婧敏, 郭亚娇, 沈广爽, 古松 (2016). 青藏高原不同海拔3种菊科植物叶片结构变化及其生态适应性. 生态学报, 36, 1559–1570.]

Teste FP, Kardol P, Turner BL, Wardle DA, Zemunik G, Renton M, Laliberté E (2017). Plant-soil feedback and the maintenance of diversity in Mediterranean-climate shrublands. *Science,* 355, 173–176.

Wright IJ, Reich PB, Cornelissen JHC, Falster DS, Garnier E, Hikosaka K, Lamont BB, Lee W, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Villar R, Warton DI, Westoby M (2005). Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist,* 166, 485–496.

Xin H, Zhang XF, Chu QG (1998). Comparative studies on the structures of leaves of maritime halophytes in Shandong. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica,* 18, 584–589. [辛华, 张秀芬, 初庆刚 (1998). 山东滨海盐生植物叶结构的比较研究. 西北植物学报, 18, 584–589.]

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. [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.]

Yan GY, Wang XC, Xing YJ, Han SJ, Wang QG (2016). Response of root anatomy and tissue chemistry to nitrogen deposition in larch forest in the Great Xing'an Mountains of northeastern China. *Journal of Beijing Forestry University,* 38(4), 36–43. [闫国永, 王晓春, 邢亚娟, 韩士杰, 王庆贵 (2016). 兴安落叶松林细根解剖结构和化学组分对N沉降的响应. 北京林业大学学报, 38(4), 36–43.]

Yu SH, Liu JT, Li ZX, Liu HT, Tan LM (2012). Mechanism of saline-alkali lands improvement of subsurface pipe drainage systems and agro-ecosystem response. *Chinese Journal of Eco-Agriculture,* 20, 1664–1672. [于淑会, 刘金铜, 李志祥, 刘慧涛, 谭莉梅 (2012). 暗管排水排盐改良盐碱地机理与农田生态系统响应研究进展. 中国生态农业学报, 20, 1664–1672.]

Zhang JE (2007). *Commonly Used Experimental Research Methods and Techniques in Ecology.* Chemical Industry Press, Beijing. [章家恩 (2007). 生态学常用实验研究方法与技术. 化学工业出版社, 北京.]

Zhang LY, Zhao GX (2006). Study on the effect of saline soil restoration material on physical and chemical properties of the coastal saline soil. *Research of Soil and Water Conservation,* 13(1), 32–34. [张凌云, 赵庚星 (2006). 盐碱土壤修复材料对滨海盐渍土理化性质的影响研究. 水土保持研究, 13(1), 32–34.]

Zhao KF (2002). Adaptation of plants to saline stress. *Bulletin of Biology,* 51(6), 7–10. [赵可夫 (2002). 植物对盐渍逆境的适应. 生物学通报, 51(6), 7–10.]

Zhong YM, Dong FY, Wang WJ, Wang JM, Li JW, Wu B, Jia XH (2017). Anatomical characteristics and adaptability plasticity of *Populus euphratica* in different habitats. *Journal of Beijing Forestry University,* 39(10), 53–61. [钟悦鸣, 董芳宇, 王文娟, 王健铭, 李景文, 吴波, 贾晓红 (2017). 不同生境胡杨叶片解剖特征及其适应可塑性. 北京林业大学学报, 39(10), 53–61.]

Zhu GL, Ma Y, Han L, Huo ZL, Wei XZ (2014). Current status of research on morphological structure, biological function and formation mechanism of plant crystals. *Acta Ecologica Sinica,* 34, 6429–6439. [朱广龙, 马茵, 韩蕾, 霍张丽, 魏学智 (2014). 植物晶体的形态结构、生物功能及形成机制研究进展. 生态学报, 34, 6429–6439.]

责任编委：何维明 责任编辑：李 敏 实习编辑：赵 航

附录I 山东滨海盐碱地11个树种叶片解剖特征
Supplement I Foliar anatomical traits of the 11 tree species on coastal saline-alkali sites of Shandong
http://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2019.0131-S1.pdf

附录II 山东滨海盐碱地11个树种叶脉解剖特征
Supplement II Vein anatomical traits of the 11 tree species on coastal saline-alkali sites of Shandong
http://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2019.0131-S2.pdf

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology