

张掖湿地芨芨草叶脉密度和叶脉直径的权衡关系对3种生境的响应

韩玲 赵成章* 冯威 徐婷 郑慧玲 段贝贝

西北师范大学地理与环境科学学院, 甘肃省湿地资源保护与产业发展工程研究中心, 兰州 730070

摘要 植物叶脉性状间的协同进化影响生理活动中水分利用策略和叶片经济谱的形成, 对理解叶片在叶脉建成中的碳投入和叶脉功能回报的经济权衡具有重要的意义。该文结合相关性和标准化主轴估计分析(SMA)方法, 研究了张掖洪泛平原湿地乔-草群落冠盖区、过渡区和空旷区3种自然生境下芨芨草(*Achnatherum splendens*)叶脉密度和叶脉直径的生长关系。结果表明: 从湿地群落的冠盖区到空旷区, 植物群落光合有效辐射(PAR)和水汽压亏缺(VPD)逐渐增加, 土壤含水量(SM)逐渐减小、土壤电导率逐渐增大; 芨芨草的叶片宽度(LW)、叶脉密度($1.28\text{--}1.59\text{ mm}\cdot\text{mm}^{-2}$)和水分利用效率(WUE)呈逐渐增大的趋势, 叶片长度(LL)和叶脉直径($0.21\text{--}0.16\text{ mm}$)呈逐渐减小的趋势, 叶性状的平均可塑性值为0.19, 株丛密度(BD)、蒸腾速率(T_r)和净光合速率(P_n)呈先增大后减小的倒U形趋势; 3种生境中芨芨草的WUE、PAR、 T_r 、 P_n 与叶脉密度和叶脉直径呈显著的相关关系; 叶脉密度与叶脉直径呈不同程度的负相关关系, 在冠盖区, 芨芨草叶脉密度和叶脉直径呈极显著的负相关关系, 在过渡区和空旷区, 二者呈显著的负相关关系, 从冠盖区到空旷区, SMA斜率逐渐增大(0.54–1.50), 冠盖区和空旷区的SMA斜率与1.0存在显著差异。为适应光照环境条件的变化, 芨芨草在空旷区具有大量细脉的叶脉网络性状, 在冠盖区生长少量粗脉的细长型叶片, 即在某一给定的叶片长度下, 阴生环境中芨芨草叶片需要更大的叶脉直径来支撑, 反映了湿地植物较强的表型可塑性机制。

关键词 芨芨草; 光照; 叶脉密度; 叶脉直径; 权衡; 张掖湿地

引用格式: 韩玲, 赵成章, 冯威, 徐婷, 郑慧玲, 段贝贝 (2017). 张掖湿地芨芨草叶脉密度和叶脉直径的权衡关系对3种生境的响应. 植物生态学报, 41, 872–881. doi: 10.17521/cjpe.2016.0316

Trade-off relationship between vein density and vein diameter of *Achnatherum splendens* in response to habitat changes in Zhangye wetland

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

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 coevolution between vein traits has influences on water use strategies of plant and the formation of leaf economic spectrum, and therefore is important for understanding the trade-off between carbon input in leaf vein construction and the functional feedback from leaf veins. Our aim is to study the allometric relationship between vein density and vein diameter of *Achnatherum splendens* populations at three natural microhabitats (subcanopy, transitional and open areas) in Zhangye wetland.

Methods According to the shade condition of the arbor canopy and the distance to arbor, the *A. splendens* community were divided into three microenvironments: subcanopy, transitional and open areas. We sampled 10 (4 m × 4 m) *A. splendens* plots from each microenvironment and investigate the biological characteristics of the plots and leaf traits of the plants within the plots. Then the soil physical and chemical properties, and community photosynthetically active radiation (PAR) were investigated at three gradients. Six individual of *A. splendens* were selected in each plot and the leaf length, leaf width, vein density and vein diameter of two or three healthy and complete leaves from four directions of each individual were measured in laboratory. The SMA estimation method and correlation analysis were then used to examine the allometric relationship between vein density and vein diameter.

Important findings Along the gradient from subcanopy, transitional zone to open areas, soil moisture displayed

收稿日期Received: 2016-10-11 接受日期Accepted: 2017-05-03

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

a pattern of initial decrease of plant community, and soil electric conductivity displayed increase changing trends. Photosynthetically active radiation (PAR), vapor pressure deficit (VPD), vein density ($1.28\text{--}1.59\text{ mm}\cdot\text{mm}^{-2}$), leaf width and water use efficiency (WUE) increase gradually, while the leaf length, vein diameter ($0.21\text{--}0.16\text{ mm}$) of *A. splendens* decrease. The average value of plasticity indexes of leaf characteristics was 0.19. Leaf net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r) and bundle density increase first and then decrease. The vein density and vein diameter of *A. splendens* were negatively correlated with each other in subcanopy environment ($p < 0.01$), transitional and open areas ($p < 0.05$). The SMA ($0.54\text{--}1.50$) slope of regression equation in the scaling relationships between vein density and vein diameter decrease gradually from subcanopy to open areas.

Key words *Achnatherum splendens*; light; vein density; vein diameter; trade-off; Zhangye wetland

Citation: Han L, Zhao CZ, Feng W, Xu T, Zheng HL, Duan BB (2017). Trade-off relationship between vein density and vein diameter of *Achnatherum splendens* in response to habitat changes in Zhangye wetland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 872–881. doi: 10.17521/cjpe.2016.0316

水分在叶片中的传输限制了整个植株的水分利用效率, 故叶片水力结构特征在植物生长、竞争和分布中起着关键作用(Hao *et al.*, 2008; Villagra *et al.*, 2013)。叶脉结构性状作为叶片生理功能中重要的水力组织与结构基础, 具有运输、支撑和保护叶片的生理学和力学的双重功能(李乐等, 2013), 各性状间的协同进化与权衡组合影响植物的水分运输、气体交换和光合作用以及生态系统的结构与功能(龚容和高琼, 2015)。叶脉密度表征叶片水分和养分供应的效率以及抵御物理损伤的能力(Sack & Scoffoni, 2013); 叶脉直径决定叶脉间的物质分配、影响植物叶形变化和叶片光合吸收最大化(McCulloh *et al.*, 2015; 赵延涛等, 2016)。植物生理活性依赖于叶片水分供应与散失的平衡及叶脉性状间的资源经济权衡关系, 较粗叶脉直径具有较高的水分运输效率体现了水分输导的“有效性”, 却伴随着较低的“安全性”(Givnish, 1987; Matthew-Ogburn & Edwards, 2013), 而叶脉密度的增加能够补充植物蒸腾散失的水分, 避免叶脉栓塞的风险以维持高光合速率(Zhang *et al.*, 2015; 张树斌等, 2016), 二者共同决定了叶脉网络性状在光合作用中的物质与能量的再分配和平衡调节能力以及较强的水分导水力(Sack *et al.*, 2012), 反映了叶片在环境胁迫下为满足植物的光合生理需求所形成的叶脉结构组合和水分运输策略(Mencuccini, 2003; Brodribb & Jordan, 2008; Sack & Scoffoni, 2013)。

在干旱区湿地的乔-草群落中, 树冠的遮蔽作用使得草本植物所处的树冠下层常形成较好的微生境(Milios *et al.*, 2007; 张明娟等, 2012), 如遮阴可以减少强烈的太阳辐射、促进土壤有机质积累和降低环境温度变幅等, 对植株构建最佳的生理和功能

状态发挥着重要的调控作用(Zhang *et al.*, 2007)。光照是调控植物生长和分布的主要生态因子, 长期处于光照异质性分布的环境中, 植物种群间可获得性资源的数量受到抑制(党晶晶等, 2014), 进而影响植物生长发育和干物质积累效率(张明娟等, 2012; 邹长明等, 2015), 为了保证充足的光能截获和水力运输能力以维持稳定的光合作用和实现光合产物投资-收益最大化(Brodribb *et al.*, 2010; 覃凤飞等, 2012), 植物会主动调整、转换和补偿叶脉性状的功能及状态(Navas *et al.*, 2010), 将生物量优先分配给最易获取能力的性状是植物提高资源利用效率和风险规避能力的主要生活史对策(Heberling & Fridley, 2012; Funk & Cornwell, 2013; Westoby *et al.*, 2013), 进而促使植物权衡在构建和维持维管束组织间的资源投入(Brodribb & Jordan, 2011), 引起叶形、叶表面特征的变化以及叶脉密度和叶脉直径的生物量权衡分配, 保证了叶片光合作用中水分运输的有效性与安全性的协调统一(Cai *et al.*, 2010b; 吴涛等, 2014), 有利于维持植物蒸腾失水与土壤-植物-大气连续体 (SPAC) 系统有效供水之间的动态平衡。因此, 研究不同群落组合生境下植物叶脉密度和叶脉直径的权衡关系, 有利于理解叶脉网络建成中碳投入的经济权衡机制, 可为建立植物茎干、枝、叶水力传导系统的机理性模型奠定良好的理论基础。

芨芨草(*Achnatherum splendens*)是我国西北地区多年生密丛性禾本科草本植物, 叶片较完整的机械组织和输导系统使得芨芨草具有较强的耐旱、耐盐碱和适应性强的生态可塑性, 是一种优良的饲用、水土保持和沙化盐碱地改良植物(张翼飞等, 2012; 韩玲等, 2016)。近年来, 学术界对叶脉网络功能性状与光合作用(Brodribb *et al.*, 2010)和叶片导

水能力(Zwieniecki *et al.*, 2007; Sellin *et al.*, 2008)等的耦合关系、叶脉密度与叶大小的权衡关系(Sack *et al.*, 2012; 韩玲等, 2016), 以及不同环境中的叶脉网络构建的碳投入(Reich & Cornelissen, 2014)等已有深入研究, 说明叶脉性状间的关联性可能受研究尺度或环境因子影响, 对芨芨草叶脉密度与叶大小的权衡关系对密度制约的响应(韩玲等, 2016), 以及芨芨草空间格局和对环境胁迫的响应(张明娟等, 2012)等已有研究, 但芨芨草叶脉性状间的生长规律研究不深入, 尤其湿地乔-草群落中芨芨草叶脉直径和叶脉密度的生长关系与叶脉构型构建机理尚不清晰。鉴于此, 我们研究了张掖洪泛平原湿地乔-草群落中芨芨草种群的叶脉直径-叶脉密度的关系及变化规律, 旨在理解湿地乔-草功能群的相互作用及对异质生境中的耐受性与适应性机制。

1 材料和方法

1.1 研究区域和样地概况

研究区位于甘肃省张掖市甘州区西城驿黑河干流河床边缘缓坡地带的洪泛平原湿地, 地理位置为38.56° N, 100.26° E, 海拔1 482.7 m, 属温带大陆性气候, 雨热同期, 年平均气温7.8 °C, ≥ 0 °C积温为2 734 °C, 年降水量132.6 mm, 主要集中在6–9月, 年蒸发量1 986.5 mm, 年日照时间3 077 h, 土壤以砾石土、灰棕荒漠土和草甸土为主, 湿地内土壤类型的多样化决定了旱生、盐生、湿生等植物群落的形成, 植被分布具有明显的水平分异特征, 以湿生植物、盐生植物与陆生乔灌木为主。主要植物有: 芨芨草、芦苇(*Phragmites australis*)、冰草(*Agropyron cristatum*)、节节草(*Equisetum ramosissimum*)、宽苞水柏枝(*Myricaria bracteata*)、沙枣(*Elaeagnus angustifolia*)和多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*)等。

1.2 实验设置

1.2.1 植物采样

样方调查于2015年8月完成。实验前期在实地群落调查和环境因子数据采集的基础上, 我们发现湿地乔-草功能群落间的相互作用会影响林下草本植物的光合有效辐射、风速及温度等, 使得不同微生境下芨芨草种群生物学特征存在显著差异。首先按沙枣树冠遮蔽状况及距立木距离, 将湿地乔-草群落的树冠下到空旷区所形成的胁迫梯度划分为3种微生境, 即冠盖区(沙枣立木冠幅垂直投影

区)、过渡区(冠盖区外缘至距立木树干1.5倍冠幅范围内的区域)和空旷区(过渡区以外相对空旷的区域)(张明娟等, 2012)。然后根据已划分的芨芨草生境梯度各选取10个4 m × 4 m样方, 总计30个样方。每一个样方内, 首先记录芨芨草的株丛密度(以“丛”为取样单位); 然后每个样方选取大中小各两丛芨芨草作为供试植株, 每个株丛选取最外层4个方位充分伸展且健康完整的2–3个叶片, 做好标记后进行以下步骤:

(1)植物光合参数测定。选择晴朗天气(8月15–18日, 时值植物生长旺盛期)的9:00–12:00, 利用GFS-3000便携式光合测量系统(Heinz Walz GmbH, Bavaria, Germany)进行每个标记叶片光合参数的测定。测量过程中使用人工红蓝光源, 光合有效辐射(PAR)定为1 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, CO_2 浓度约为340 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 相对湿度(RH)保持在40%–50%, 流速设定为750 $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$, 叶室面积为8 cm^2 , 每个叶片记录5组数据用于统计分析, 分别测定水汽压亏缺(VPD)以及叶片的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)等参数(任青吉等, 2015), 对于不能充满叶室的叶片, 保存于湿润的封口袋中, 带回实验室, 用便携式激光叶面积仪(CI-202, Walz, Camas, USA)测定叶面积, 进而计算 P_n 和 T_r , 水分利用效率(WUE) = P_n/T_r 。

(2)芨芨草PAR的测定。光合参数测定同一天, 用手持光量子计(3415F, 3415F, Walz, Plainfield, USA)于9:00–11:00对3种微生境内芨芨草种群的上方、中层和地表处进行PAR测定(韩玲等, 2016)。

(3)叶脉性状和叶片形态特征的测定。基于每个芨芨草丛丛被标记的2–3个叶片, 采集后保存于湿润的封口袋中, 带回实验室用福尔马林-乙酸溶液(37%甲醛溶液, 50%乙醇和13%冰醋酸溶液)固定。

①每片叶子先测量叶片形态特征, 将采集的叶片用干纱布擦干净, 用便携式激光叶面积仪对叶片进行扫描, 测定叶片长度、叶片宽度和叶面积; ②叶脉密度的测量, 用含5% NaOH的乙醇进行化学清理, 再用番红-固绿染色, 用水包埋呈透明薄膜状在体视显微镜(SMZ168-BL, Motic, 中国香港)下放大10倍后拍照, 每个叶片拍摄10个视野用于叶脉性状的观测, 用Motic Images Plus 2.0软件获得各个照片中的叶脉直径和叶脉的总长度, 所有照片中得出的平均值即为该叶片的叶脉直径和叶脉密度, 叶脉密度用单位叶面积的叶脉总长度($\text{mm}\cdot\text{mm}^{-2}$)表示(Sack

et al., 2012)。

1.2.2 土壤取样与理化性质测量

土壤取样于2015年8月下旬完成, 取样时间内基本无明显降水, 土壤水盐状况相对稳定。在小样方内随机选取3个样点, 用土钻(直径4 cm)采集0–50 cm土层范围内的土壤样品, 剔除样品中明显的植物根段和枯落物等杂质, 装入编号的铝盒中, 带回实验室, 在105 °C的烘箱内烘干12 h, 取出称质量, 最后计算出3种群落生境0–50 cm土层土壤质量含水量, 测定后将土样在室内自然风干, 研磨、过2 mm筛, 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。

1.3 数据分析

对湿地乔-草群落划分出的3个微生境梯度进行各性状统计分析。不同生境间植物功能性状平均值的差异比较采用单因素方差分析($\alpha = 0.05$); 利用线性回归分析法对叶性状与光合参数间的相关性进行分析; 对芨芨草叶脉密度和叶脉直径的实验数据先进行以10为底的对数转换, 使之符合正态分布后再进行分析。对二者功能关系的研究, 我们采用 $y = ax^b$, 线性转换成 $\log(y) = b\log(x) + \log(a)$, 式中 x 和 y 表示两个特征参数, a 为性状关系的截距, b 为斜率, 即异速生长参数或相对生长的指数, 当 $|b| = 1$ 时, 表示两者是等速变化关系; 当 $|b|$ 显著偏离1时, 两者间为异速变化关系(Harvey & Pagel, 1991)。不同群落生境间异速生长方程的参数估计, 采用软件SMATRVersion 2.0 (Falster *et al.*, 2012)中标准化主轴估计(SMA)方法(Warton *et al.*, 2006)计算完成, 用Pitman (1939)方法计算每一个回归斜率的置信区间、采用Warton和Weber (2002)的方法对3个生境的斜率进行异质性测试。可塑性指数=(某一指标或参数在3种生境下的最大值–最小值)/最大值, 反映植物的潜在环境适应能力。实验所用数据采用SPSS 16.0软件进行处理分析, 用SigmaPlot 10.0和Excel软

件绘图。

2 结果和分析

2.1 不同微生境中湿地植物群落的生物学特征和土壤特性

不同微生境中湿地乔-草群落的生物学特征、 PAR 、 VPD 和土壤理化性质均存在显著差异($p < 0.05$, 表1)。从冠盖区依次到空旷区, 芨芨草所接收的 PAR 由冠盖区的 $521.3 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 增加到空旷区的 $1411.8 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 增加了1.71倍; VPD 呈现逐渐增加的趋势, 增加了16.89%; 土壤含水量和土壤电导率呈相反的变化趋势, 土壤含水量减少了30.19%, 土壤电导率增加了2.68倍。表明冠盖区的土壤盐碱化程度最低, 群落内的光照环境较差, 而在空旷区土壤盐分含量高, 光照条件明显改善, 过渡区的光照环境、土壤盐分和含水量均居中, 环境胁迫强度居中。表明在3种生境中, 过渡区的生境条件更适宜芨芨草株丛的生长。

2.2 不同生境条件下芨芨草叶性状和光合生理参数

不同生境下芨芨草叶性状和光合生理参数的变化趋势存在显著差异($p < 0.05$, 表2)。从冠盖区依次到空旷区, 芨芨草叶片宽度(LW)、叶脉密度和 WUE 均呈显著增加趋势, 可塑性指数均大于0.1, 三者分别增加了21.43%、24.22%和12.96%; 叶脉直径和叶片长度(LL)均呈显著的减小趋势, 分别减少了23.81%和16.25%, 与叶脉密度和叶脉直径相比, LL 和 LW 的可塑性指数相对较小; 芨芨草种群的 P_n 、 T_r 和株丛密度(BD)均呈先增大后减小的倒U型趋势: 过渡区>空旷区>冠盖区, 其中 P_n 和 T_r 在3种微生境中的波动较小, 可塑性指数均小于0.1, 从冠盖区到空旷区三者分别增加了5.08%、4.72%和1.76倍。表型可塑性指数在不同功能性状间存在差异, 从大到小依次为: $BD > \text{叶脉直径} > \text{叶脉密度} > LW > LL > WUE > P_n = T_r$ 的趋势, 除芨芨草株丛密度在不同环境间的

表1 不同生境下湿地植物群落的生物学特征和土壤特性(平均值±标准误差, $n = 30$)

Table 1 Biological characteristics and soil characteristics of wetland plant communities in the different microenvironments (mean ± SE, $n = 30$)

样地 Plot	PAR ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	VPD (Pa·kPa)	土壤含水量 Soil moisture (%)	土壤电导率 Soil electrical conductivity ($\text{ms}\cdot\text{cm}^{-1}$)
冠盖区 Subcanopy areas	636.30 ± 14.18^c	27.24 ± 2.68^c	40.07 ± 1.24^a	314 ± 13.89^c
过渡区 Transitional areas	879.20 ± 27.95^b	29.79 ± 4.22^b	37.64 ± 1.07^b	669 ± 15.02^b
空旷区 Open areas	1205.10 ± 50.75^a	31.84 ± 3.34^a	31.4 ± 0.67^c	1090 ± 20.45^a

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

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

doi: 10.17521/cjpe.2016.0316

表2 不同生境茭草叶性状与光合生理参数特征(平均值±标准误差, $n = 30$)
Table 2 Leaf traits characteristics and photosynthetic physiological parameters of *Achnatherum splendens* in the different microenvironments (mean ± SE, $n = 30$)

样地 Plot	冠盖区 Subcanopy areas	过渡区 Transitional areas	空旷区 Open areas	可塑性指数 Plasticity index
叶脉密度 Vein destiny ($\text{mm} \cdot \text{mm}^{-2}$)	1.28 ± 0.14^c	1.46 ± 0.15^b	1.59 ± 0.18^a	0.20
叶脉直径 Vein diameter (mm)	0.21 ± 0.04^a	0.18 ± 0.03^b	0.16 ± 0.02^c	0.24
叶片长度 Leaf length (cm)	58.6 ± 0.39^a	51.99 ± 0.28^b	49.08 ± 0.22^c	0.16
叶片宽度 Leaf width (cm)	0.28 ± 0.04^c	0.31 ± 0.05^b	0.34 ± 0.07^a	0.17
株丛密度 Bundle density ($\text{bundle} \cdot \text{m}^{-2}$)	4.25 ± 0.32^c	13.50 ± 0.82^b	11.75 ± 1.02^a	0.64
P_n ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	13.2 ± 0.12^c	14.01 ± 0.18^a	13.87 ± 0.13^b	0.05
T_r ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	6.35 ± 0.07^c	6.83 ± 0.11^a	6.65 ± 0.09^b	0.05
WUE ($\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$)	1.93 ± 0.01^c	2.12 ± 0.02^b	2.18 ± 0.03^a	0.11

P_n , 净光合速率; T_r , 蒸腾速率; WUE , 水分利用效率。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; WUE , water use efficiency. Different lowercase letters in the same line indicate significant differences among plots ($p < 0.05$).

差异, 叶脉密度和叶脉直径的可塑性指数最大, 分别为0.20和0.24。其次是 LW 和 LL , 分别为0.17和0.16。表明茭草株丛密度在3种环境下变化较显著, 且叶性状具有较高的表型可塑性, 可以较好地适应资源异质性的环境。

2.3 不同生境中茭草光合特性与叶形态结构的相关性

不同生境中茭草叶性状和叶片光合生理参数的相关性如表3所示, 通过Pearson相关性分析得到, 茭草叶脉密度和叶脉直径呈极显著的负相关关系($p < 0.01$); 叶脉密度与 P_n 、 T_r 、 WUE 、 PAR 和 LW 呈显著的正相关关系($p < 0.05$), 与 LL 、 SM 呈显著的负相关关系($p < 0.05$), 与 BD 和 VPD 相关性不显著($p > 0.05$); 叶脉直径与 PAR 和 LW 呈显著的负相

关关系($p < 0.05$), 与 T_r 、 WUE 和 SM 呈显著的正相关关系($p < 0.05$), 与 BD 和 VPD 无显著相关性($p > 0.05$); LL 与 LW 、 BD 和 PAR 呈显著的负相关关系($p < 0.05$); LW 与 BD 和 PAR 呈显著的正相关关系($p < 0.05$); SM 与 PAR 、 VPD 、 P_n 、 T_r 和 WUE 呈显著的负相关关系($p < 0.05$); VPD 与 PAR 呈显著的负相关关系($p < 0.05$); VPD 、 PAR 与 P_n 、 T_r 和 WUE 呈显著的正相关关系($p < 0.05$); P_n 与 T_r 和 WUE 呈显著的正相关关系($p < 0.05$); T_r 和 WUE 呈显著的负相关关系($p < 0.05$)。表明湿地乔-草群落的不同组合生境中 VPD 、 PAR 、 SM 影响茭草的 P_n 、 T_r 光合生理性状; 茭草的叶脉密度-叶脉直径、叶片长度-叶片宽度均呈显著的权衡关系, 这些关系受到 P_n 、 T_r 、 WUE 、 SM 、 VPD 、 PAR 的直接影响, 以及叶脉性状与叶片形态的协同适应

表3 不同生境下茭草叶性状和光合生理参数之间的相关性分析
Table 3 The correlation analysis between photosynthetic parameters and leaf traits characteristics of *Achnatherum splendens* in three different habitats

	叶脉密度 Vein destiny	叶脉直径 Vein diameter	LL	LW	BD	SM	PAR	VPD	P_n	T_r	WUE
叶脉密度 Vein destiny	1										
叶脉直径 Vein diameter	-0.98**	1									
LL	-0.83*	0.84*	1								
LW	0.81*	-0.82*	-0.86*	1							
BD	0.72*	-0.73	-0.81*	0.85*	1						
SM	-0.84*	0.81*	0.63	0.63	-0.57	1					
PAR	0.83*	-0.84*	-0.82*	0.85*	0.58	-0.84*	1				
VPD	0.53	-0.63	-0.49	0.58	0.71	-0.83*	-0.86*	1			
P_n	0.87*	0.84*	0.62	0.78	-0.56	-0.81*	0.86*	0.82*	1		
T_r	0.83*	0.81*	0.61	0.73	0.53	-0.87*	0.83*	0.86*	0.89*	1	
WUE	0.87*	0.82*	0.64	0.59	0.73	-0.86*	0.88*	0.83*	0.83*	-0.88*	1

LL , 叶片长度; LW , 叶片宽度; BD , 株丛密度; SM , 土壤含水量; PAR , 光合有效辐射; VPD , 水汽压亏缺; P_n , 净光合速率; T_r , 蒸腾速率; WUE , 水分利用效率。*, 在0.05水平上(双侧)显著相关; **, 在0.01水平上(双侧)显著相关。
 LL , leaf length; LW , leaf width; BD , bundle density; SM , soil moisture content; PAR , photosynthetic active radiation; VPD , vapor pressure deficit; P_n , net photosynthetic rate; T_r , transpiration rate; WUE , water use efficiency. *, at the 0.05 level (bilateral) significant correlation; **, at the 0.01 level (bilateral) significant correlation.

共同决定着芨芨草的环境可塑性调节。

2.4 不同生境中芨芨草叶脉直径与叶脉密度的权衡关系

不同生境中芨芨草叶脉直径和叶脉密度的权衡关系如图1所示。通过SMA分析得到, 在冠盖区, 芨芨草叶脉密度与叶脉直径呈极显著的负相关关系($p < 0.01$), 在过渡和空旷区, 二者呈显著的负相关关系($p < 0.05$); 芨芨草在不同生境间的标准主轴化斜率存在差异, 冠盖区为 -0.54 (95%的置信区间: $CI = -0.58, -0.44$)、过渡区为 -1.04 (95%的置信区间: $CI = -0.11, -0.94$)、空旷区为 -1.50 (95%的置信区间: $CI = -1.37, -0.63$), 从冠盖区到空旷区呈现逐渐减小的趋势, 冠盖区的斜率显著大于 -1 ($p < 0.05$), 过渡区的斜率与 1.0 无显著差异($p > 0.05$), 空旷区的斜率显著小于 -1 ($p < 0.05$)。表明从冠盖区依次到空旷区, 芨芨草叶脉密度与叶脉直径呈显著的权衡关系, 叶脉直径越小, 叶脉密度生长速率越大, 且在冠盖区芨芨草叶脉密度增加的速度小于叶脉直径增加的速度; 过渡区二者呈等速的生长关系; 空旷区叶脉密度增加的速度大于叶脉直径增加的速度。

3 讨论

植物叶片中叶脉网络系统的形态发育和构型功能受到个体发育过程中不同构建单元的表型可塑性的调节和控制, 同时也受到内在因素的影响和限制(Westoby *et al.*, 2002; Blonder *et al.*, 2011)。为了避免和降低相邻植物的资源和生存空间等的竞争, 植物叶片叶脉密度与叶脉直径的权衡与协变关系, 可以改变异质生境中植物形态和生理性状间的相互耦合, 最大限度地达到较高的水分利用效率和光合能

力, 以及实现光合作用中的物质迁移与能量转化的生理生化机制(Sultan, 2005; Westoby *et al.*, 2013)。本研究发现, 芨芨草根据不同环境中的生理功能需求, 选择了最佳的叶脉构型构建策略, 从而保证叶片正常的水分供应与动态平衡, 在湿地乔-草群落的冠盖区生境中, 芨芨草叶脉密度与叶脉直径呈极显著的负相关关系($p < 0.01$), 且叶脉直径显著大于叶脉密度的生长速度; 在过渡和空旷湿地生境, 二者呈显著的负相关关系($p < 0.05$), 在空旷区, 叶脉密度的生长速率大于叶脉直径的增加速率(表1-3; 图1)。表明芨芨草叶脉密度和叶脉直径呈“此消彼长”的权衡关系, 体现了异质生境对湿地植物叶脉网络性状的筛选, 以及叶片对叶脉建成的碳投入和叶脉功能回报的“投入-收益”经济权衡机制。

植物为了适应不同的光照强度往往会改变叶片结构以促进水分运输到叶表面的蒸腾部位, 进而为叶肉细胞和水分运输系统中的碳投入提供稳定的水分通量(Nardini & Luglio, 2014), 遮阴植物叶片形态的可塑性生长可以减少维持存活的消耗, 是提高生存适合度的一种适应性表现(郝晨淞等, 2016)。在湿地沙枣-芨芨草群落的冠盖区, 高大沙枣的林冠遮挡了林下芨芨草株丛的绝大部分太阳直射, PAR 较低, 空气湿度较高, 温度变幅较小(Drezner, 2007), 使得叶片与空气的 VPD 较小, 芨芨草的 P_n 和 T_r 较低(表1-3), 在光合产物供应不足和种群密度(BD)较小的环境下(表1), 芨芨草倾向少量粗脉的细长形叶片的构建模式(图1), 主要原因有: (1)该环境中沙枣树冠遮阴降低了土壤水分的潜在蒸散和大量树干雨水截流能够有效改善冠下微生境条件, 缓解土壤盐碱化, 促进有机质积累(覃凤飞等, 2012), 使得林下

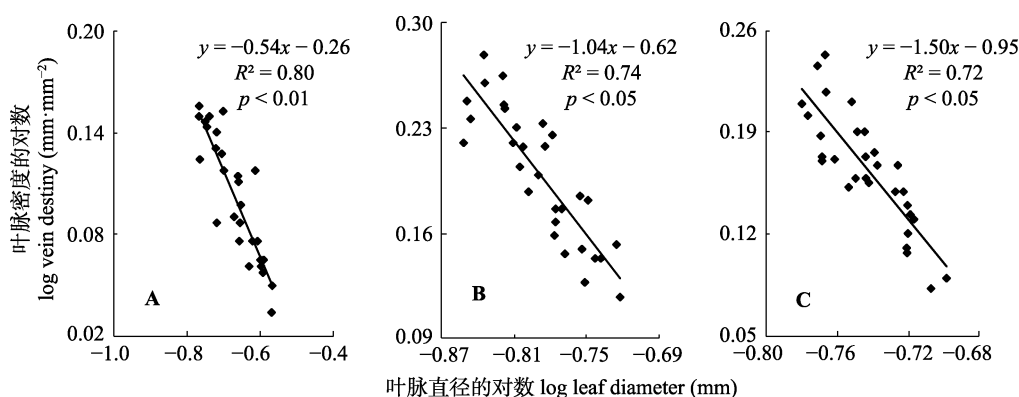


图1 不同生境中芨芨草叶脉密度与叶脉直径的权衡关系。A, 冠盖区。B, 过渡区。C, 空旷区。

Fig. 1 Relationship between vein density and vein diameter of *Achnatherum splendens* among different light conditions. A, sub-canopy areas. B, transitional areas. C, open areas.

生境土壤含水率(*SM*)较高(表1), 缓解了叶片光合作用的水盐胁迫, 芨芨草选择较低的叶脉密度也能满足蒸腾作用中的水分需求。(2)芨芨草为获取更多的林下光斑, 使有限的光合产物创造最大的光截获面积, 加大了单位叶脉直径的生物量投入, 伴随着较强的支撑力, 可以防止叶缘弯曲(van Kleunen & Fischer, 2007), 进而形成了细长形叶片, 窄叶能够维持叶肉组织更接近主脉, 有利于控制叶片内自由水的含量, 维持植物叶片内水分的动态平衡(覃凤飞等, 2012); 大叶脉直径凭借较高的导水率和机械性能使得水分运输到叶片末端比叶边缘更容易, 植物能以最大的光合速率进行碳的同化; (3)较粗的叶脉使得叶片表面突起, 可以降低散射光的反射, 增加叶内光强度, 有利于提高光合能力(Westoby *et al.*, 2002; Sultan, 2005)。因此, 该生境中芨芨草叶脉密度与叶脉直径呈极显著的负相关关系($p < 0.01$), 叶脉直径的生长速度显著大于叶脉密度(图1)。即低光照条件下植物叶脉构型的改变是以较低的光合生理需求和较高的水分运输能力及利用效率作为基础保障, 最大限度地减少物种间生态位的重叠以提高异质生境中的资源利用效率(van Kleunen & Fischer, 2007)。

植物光合产物的分配过程受个体和环境因子如光照和水分等的影响(Hale *et al.*, 2005; 平晓燕等, 2010), 植物器官分配比例的变化及其对植物生长的反馈作用会对植物的生活史对策、群落结构和进化策略产生重要影响(Niklas & Enquist, 2002)。在湿地乔-草群落的空旷区, 群落光环境明显改善, *PAR* 增大, 大气相对湿度降低, 伴随着叶片的 *VPD* 增大(表1), 叶片水分扩散阻力减小, 使得蒸腾和光合作用旺盛, 同时土壤含水量(*SM*)降低(表1–3), 叶脉系统必须增加水分运输的量与速率, 才能有效地吸收土壤水分和养分以适应较高的光合需求(James & Bell, 2000), 芨芨草选择了较多的小径叶脉的叶脉构建模式, 并形成了较宽的叶片(*LW*)(表2; 图1), 主要原因有: (1)该生境中较小的叶脉直径有利于减少叶片空穴和栓塞现象引起的水分运输阻力(Cai & Tyree, 2010; 张海昕等, 2013), 增加叶脉密度增大了水分离开叶脉到叶肉细胞的交换面积和水分运输通道的选择性, 缩短了水分运输到蒸腾部位的距离, 叶片能够绕过栓塞化的木质部从而保障较高的 *WUE* (表2), 使得植物组织面临水分亏损的风险最

小(Cavender-Bares *et al.*, 2005)。(2)叶片宽度较大可以减少茎上叶片的聚集, 增强其对漫射光和散射光的接受能力, 有利于控制抵御水分崩溃的能力。(3)大量的太阳直射光直接进入群落, 促进群落内土壤水分的大量挥发, 土壤电导率较高(表1), 芨芨草具有较高的耐盐性, 与典型盐生植物相比, 并非喜盐植物(张雅琼等, 2010), 水盐胁迫使芨芨草叶绿素合成受阻, 影响其光合作用(张明娟等, 2012), 为了提高光合作用中水分供应的有效性和避免植物脱水, 芨芨草进行减少叶脉直径、增加叶脉密度的光合产物权衡分配的反馈调节, 保证了单位叶面积内水分充足和高光合效率, 而给予植物较强的干旱耐受性, 促进叶脉系统吸水与运输水分的效率(Sack *et al.*, 2012), 因此, 芨芨草叶脉密度与叶脉直径形成了显著负相关关系($p < 0.05$), 且叶脉密度的增加速度大于叶脉直径的生长速率(图1), 即植物对环境长期的自我调节和进化过程中, 通过形态和结构等多方面的内部调节来适应外界环境条件的变化, 从而达到水分运输过程中有效性与安全性的协调统一(李荣等, 2016)。

叶片和叶脉在生物力学及功能上具有密切的联系, 叶脉通过一系列调整来适应叶片的增大, 有利于在光密度变化和蒸腾改变的环境中维持叶片光合代谢和水分代谢之间的协调统一(覃凤飞等, 2012)。在湿地乔-草群落的过渡区, 群落土壤理化过程和强度均发生了变化(表1), 种间对土壤水分和光照资源的竞争有所减弱, 沙枣树冠的遮阴减少了对芨芨草种群生态位的干扰, 芨芨草株丛、 P_n 和 T_r 达到最大(表1–3), 为了缓解密度制约对叶片叶脉构建过程中的生理限制和干扰作用, 芨芨草兼顾植株水分输送的量与速率等功能需求, 选择了叶脉密度和叶脉直径均衡生长的模式(图1), 可以达到最大限度占有地上部分资源和拓展生存生态优势度的目的, 有利于种群的稳定与扩张。因此, 生长在湿地群落过渡区的芨芨草叶脉密度和叶脉直径的相关性仅达到显著水平($p < 0.05$, 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安全性生存策略。

4 结论

本研究发现, 湿地乔-草群落中的芨芨草种群的叶脉结构性状对光照条件具有较高的敏感性, 随

着光照条件的变化呈现规律性的经济权衡机制, 在冠盖区, 芨芨草种群的叶脉结构输水系统面对遮阴环境中较低的生理活性, 采用增大叶脉直径, 减小叶脉密度的细长形叶片构型构建机制, 以确保植物自身保持碳和水分的收支动态平衡; 在空旷生境, 强烈的太阳辐射和水盐胁迫生境促使芨芨草选择了大量细脉的较宽叶片, 通过减小木质部栓塞风险来提高水分输导能力, 从而达到限流耐旱、维持机体内较高的水分利用效率, 保证了植物叶脉结构特征与生理功能之间的最优耦合。这种光照对叶脉结构性状的调控作用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, 也是在异质性生境下的一种特殊的存活机制。

基金项目 国家自然科学基金(41461013和91125014)。

参考文献

- Blonder B, Violle C, Bentley LP (2011). Venation networks and the origin of the leaf economics spectrum. *Ecology Letters*, 14, 91–100.
- Brodrribb TJ, Bowman DJMS, Nichols S, Delzon S, Burlett R (2010). Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit. *New Phytologist*, 188, 533–542.
- Brodrribb TJ, Jordan GJ (2008). Internal coordination between hydraulics and stomatal control in leaves. *Plant, Cell & Environment*, 31, 1557–1564.
- Brodrribb TJ, Jordan GJ (2011). Water supply and demand remain balanced during leaf acclimation of *Nothofagus cunninghamii* trees. *New Phytologist*, 192, 437–448.
- Cai J, Tyree MT (2010). The impact of vessel size on vulnerability curves: Data and models for within-species variability in saplings of aspen, *Populus tremuloides* Michx. *Plant, Cell & Environment*, 33, 1059–1069.
- Cai J, Zhang SX, Tyree MT (2010). A computational algorithm addressing how vessel length might depend on vessel diameter. *Plant, Cell & Environment*, 33, 1234–1238.
- Cavender-Bares J, Cortes P, Rambal S, Joffre R, Miles B, Rocheteau A (2005). Summer and winter sensitivity of leaves and xylem to minimum freezing temperatures: A comparison of co-occurring Mediterranean oaks that differ in leaf lifespan. *New Phytologist*, 168, 597–612.
- Dang JJ, Zhao CZ, Li Y, Hou ZJ, Dong XG (2014). Variations with slope in stem and leaf traits of *Melica przewalskyi* in alpine grassland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 1307–1314. (in English with Chinese abstract) [党晶晶, 赵成章, 李钰, 侯兆疆, 董小刚 (2014). 高寒草地甘肃臭草茎-叶性状的坡度差异性. 植物生态学报, 38, 1307–1314.]
- Drezner TD (2007). An analysis of winter temperature and dew point under the canopy of a common Sonoran Desert nurse and the implications for positive plant interactions. *Journal of Arid Environments*, 69, 554–568.
- Falster DS, Warton DI, Wright IJ (2012). *User's Guide to SMATR: Standardised Major Axis Tests & Routines Version 2.0*. <http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR/>. Cited: 2016-10-11.
- Funk JL, Cornwell WK (2013). Leaf traits within communities: Context may affect the mapping of traits to function. *Ecology*, 94, 1893–1897.
- Givnish TJ (1987). Comparative studies of leaf form: Assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytologist*, 106, 131–160.
- 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.]
- Hale BK, Herms DA, Hansen RC, Clausen TP, Arnold D (2005). Effects of drought stress and nutrient availability on dry matter allocation, phenolic glycosides, and rapid induced resistance of poplar to two *Lymantriid* defoliators. *Journal of Chemical Ecology*, 31, 2601–2620.
- 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.]
- Hao CS, Wang QK, Sun XL (2016). Effects of light heterogeneity on leaf anatomical structure in *Buchloe dactyloides*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 246–254. (in Chinese with English abstract) [郝晨淞, 王庆凯, 孙小玲 (2016). 异质性光对野牛草叶片解剖结构的影响. 植物生态学报, 40, 246–254.]
- Hao GY, Hoffmann WA, Scholz FG, Bucci SJ, Meinzer FC, Franco AC, Cao KF, Goldstein G (2008). Stem and leaf hydraulics of congeneric tree species from adjacent tropical savanna and forest ecosystems. *Oecologia*, 155, 405–415.
- Harvey PH, Pagel MD (1991). *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Heberling JM, Fridley JD (2012). Biogeographic constraints on the world-wide leaf economics spectrum. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 1137–1146.
- James SA, Bell DT (2000). Influence of light availability on

- leaf structure and growth of two *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* provenances. *Tree Physiology*, 20, 1007–1018.
- Li L, Zeng H, Guo DL (2013). Leaf venation functional traits and their ecological significance. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 691–698. (in Chinese with English abstract) [李乐, 曾辉, 郭大立 (2013). 叶脉网络功能性状及其生态学意义. 植物生态学报, 37, 691–698.]
- Li R, Dang W, Cai J, Zhang SX, Jiang ZM (2016). Relationships between xylem structure and embolism vulnerability in six species of drought tolerance trees. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 255–263. (in Chinese with English abstract) [李荣, 党维, 蔡靖, 张硕新, 姜在民 (2016). 6个耐旱树种木质部结构与栓塞脆弱性的关系. 植物生态学报, 40, 255–263.]
- Matthew-Ogburn R, Edwards EJ (2013). Repeated origin of three-dimensional leaf venation releases constraints on the evolution of succulence in plants. *Current Biology*, 23, 722–726.
- McCulloh KA, Johnson DM, Petitmermet J, McNellis B, Meinzer FC, Lachenbruch B (2015). A comparison of hydraulic architecture in three similarly sized woody species differing in their maximum potential height. *Tree Physiology*, 35, 723–731.
- Mencuccini M (2003). The ecological significance of long-distance water transport: Short-term regulation, long-term acclimation and the hydraulic costs of stature across plant life forms. *Plant, Cell & Environment*, 26, 163–182.
- Milios E, Pipinis E, Petrou P, Akritidou S, Smiris P, Aslanidou M (2007). Structure and regeneration patterns of the *Juniperus excelsa* Bieb. stands in the central part of the Nestos valley in the northeast of Greece, in the context of anthropogenic disturbances and nurse plant facilitation. *Ecological Research*, 22, 713–723.
- Nardini A, Luglio J (2014). Leaf hydraulic capacity and drought vulnerability: Possible trade-offs and correlations with climate across three major biomes. *Functional Ecology*, 28, 810–818.
- Navas ML, Roumet C, Bellmann A, Laurent G, Garnier E (2010). Suites of plant traits in species from different stages of a Mediterranean secondary succession. *Plant Biology*, 12, 183–196.
- Niklas KJ, Enquist BJ (2002). Canonical rules for plant organ biomass partitioning and annual allocation. *American Journal of Botany*, 89, 812–819.
- Ping XY, Zhou GS, Sun JS (2010). Advances in the study of photosynthate allocation and its controls. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 100–111. (in Chinese with English abstract) [平晓燕, 周广胜, 孙敬松 (2010). 植物光合产物分配及其影响因子研究进展. 植物生态学报, 34, 100–111.]
- Pitman EJG (1939). A note on normal correlation. *Biometrika*, 31, 9–12.
- Qin FF, Li Q, Cui ZM, Li HP, Yang ZR (2012). Leaf anatomical structures and ecological adaptabilities to light of three alfalfa cultivars with different fall dormancies under shading during overwintering. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 333–345. (in Chinese with English abstract) [覃凤飞, 李强, 崔棹茗, 李洪萍, 杨智然 (2012). 越冬期遮阴条件下3个不同秋眠型紫花苜蓿品种叶片解剖结构与其光生态适应性. 植物生态学报, 36, 333–345.]
- Reich PB, Cornelissen H (2014). The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102, 275–301.
- Ren QJ, Li HL, Bu HY (2015). Comparison of physiological and leaf morphological traits for photosynthesis of the 51 plant species in the Maqu alpine swamp meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 593–603. (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.]
- 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 (2012). Developmentally based scaling of leaf venation architecture explains global ecological patterns. *Nature Communications*, 3, 837.
- Sellin A, Öunapuu E, Kupper P (2008). Effects of light intensity and duration on leaf hydraulic conductance and distribution of resistance in shoots of silver birch (*Betula pendula*). *Physiologia Plantarum*, 134, 412–420.
- Sultan SE (2005). An emerging focus on plant ecological development. *New Phytologist*, 166, 1–5.
- van Kleunen M, Fischer M (2007). Progress in the detection of costs of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 176, 727–730.
- Villagra M, Campanello PI, Bucci SJ, Goldstein G (2013). Functional relationships between leaf hydraulics and leaf economic traits in response to nutrient addition in subtropical tree species. *Tree Physiology*, 33, 1308–1318.
- Warton DI, Weber NC (2002). Common slope tests for bivariate errors-in-variables models. *Biometrical Journal*, 44, 161–174.
- Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby M (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 81, 259–291.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002). Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125–159.
- Westoby M, Reich PB, Wright IJ (2013). Understanding ecological variation across species: Area-based vs. mass-based expression of leaf traits. *New Phytologist*, 199, 322–323.
- Wu T, Geng YF, Chai Y, Hao JB, Yuan CM (2014). Response

- of leaf anatomical structure and photosynthesis characteristics of *Parthenocissus himalayana* to three habitat types. *Ecology and Environmental Sciences*, 23, 1586–1592. (in Chinese with English abstract) [吴涛, 耿云芬, 柴勇, 郝佳波, 袁春明 (2014). 三叶爬山虎叶片解剖结构和光合生理特性对3种生境的响应. 生态环境学报, 23, 1586–1592.]
- Zhang HX, Li S, Zhang SX, Xiong XY, Cai J (2013). Relationships between xylem structure and embolism vulnerability in four *Populus* clones. *Scientia Silvae Sinicae*, 49(5), 54–61. (in Chinese with English abstract) [张海昕, 李珊, 张硕新, 熊晓燕, 蔡靖 (2013). 4个杨树无性系木质部导管结构与栓塞脆弱性的关系. 林业科学, 49(5), 54–61.]
- Zhang MJ, Liu MS, Xu C, Chi T, Hong C (2012). Spatial pattern responses of *Achnatherum splendens* to environmental stress in different density levels. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 595–604. (in Chinese with English abstract) [张明娟, 刘茂松, 徐驰, 池婷, 洪超 (2012). 不同密度条件下芨芨草空间格局对环境胁迫的响应. 生态学报, 32, 595–604.]
- Zhang QM, Zhang C, Liu MS, Yu W, Xu C, Wang HJ (2007). The influences of arboraceous layer on spatial patterns and morphological characteristics of herbaceous layer in an arid plant community. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 1265–1271.
- Zhang SB, Zhang JL, Cao KF (2016). Effects of seasonal drought on water status, leaf spectral traits and fluorescence parameters in *Taranna depauperata* Hutchins, a Chinese savanna evergreen species. *Plant Science Journal*, 34, 117–126. (in Chinese with English abstract) [张树斌, 张教林, 曹坤芳 (2016). 季节性干旱对白皮乌口树水分状况、叶片光谱特征和荧光参数的影响. 植物科学学报, 34, 117–126.]
- Zhang YF, Wang W, Liang CZ, Wang LX, Pei H, Wang CY, Wang WF (2012). Suitable habitat for the *Achnatherum splendens* community in typical steppe region of Inner Mongolia. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 1193–1201. (in English with Chinese abstract) [张翼飞, 王伟, 梁存柱, 王立新, 裴浩, 王成燕, 王伟峰 (2012). 内蒙古典型草原区芨芨草群落适生生境. 生态学报, 32, 1193–1201.]
- Zhang YJ, Cao KF, Sack L, Li N, Wei XM, Goldstein G (2015). Extending the generality of leaf economic design principles in the cycads, an ancient lineage. *New Phytologist*, 206, 817–829.
- Zhang YQ, Liang CZ, Wang W, Wang LX, Peng JT, Yang JC, Jia CZ (2010). Soil salinity and distribution. *Chinese Journal of Ecology*, 29, 2438–2443. (in Chinese with English abstract) [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. 生态学报, 29, 2438–2443.]
- Zhao YT, Xu MS, Zhang ZH, Zhou LL, Zhang QQ, Arshad A, Song YJ, Yan ER (2016). Hydraulic architecture of evergreen broad-leaved woody plants at different successional stages in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 116–126. (in Chinese with English abstract) [赵延涛, 许沼山, 张志浩, 周刘丽, 张晴晴, Ali ARSHAD, 宋彦君, 阎恩荣 (2016). 浙江天童常绿阔叶林不同演替阶段木本植物的水力结构特征. 植物生态学报, 40, 116–126.]
- Zou CM, Wang YQ, Liu Y, Zhang XH, Tang S (2015). Responses of photosynthesis and growth to weak light regime in four legume species. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 909–916. (in Chinese with English abstract) [邹长明, 王允青, 刘英, 张晓红, 唐杉 (2015). 四种豆科作物的光合生理和生长发育对弱光的响应. 植物生态学报, 39, 909–916.]
- Zwieniecki MA, Brodribb TJ, Holbrook NM (2007). Hydraulic design of leaves: Insights from rehydration kinetics. *Plant, Cell & Environment*, 30, 910–921.

责任编辑: 张元明 责任编辑: 李 敏



扫码向作者提问