

# 降雨量增减对黄河三角洲滨海湿地土壤呼吸和芦苇光合特性的影响

陈亮<sup>1</sup> 孙宝玉<sup>2</sup> 韩广轩<sup>2\*</sup> 刘子亭<sup>1</sup> 贺文君<sup>2</sup> 王安东<sup>3</sup> 吴立新<sup>3</sup>

(<sup>1</sup>聊城大学环境与规划学院, 山东聊城 252059; <sup>2</sup>中国科学院烟台海岸带研究所, 中国科学院海岸带环境过程与生态修复重点实验室, 山东烟台 264003; <sup>3</sup>山东省黄河三角洲国家级自然保护区, 山东东营 257500)

**摘要** 滨海湿地地下水位浅, 淡咸水垂直交互作用明显, 全球气候变化背景下降水变异改变其土壤表层水盐状况, 从而影响植物光合作用与土壤呼吸。为探究降雨量变化对黄河三角洲滨海湿地土壤呼吸和光合特性的影响, 采用固定式遮雨顶棚和雨水输送管道相结合的方法设置增减雨处理小区, 于2015年生长季测定土壤呼吸和光合作用光响应曲线, 同时连续测定土壤温度、土壤含水量、土壤含盐量等土壤环境因子。结果表明: 根据土壤含水量波动情况可将生长季分为3个阶段: 干旱期、湿润期、淹水期。不同土壤水分阶段, 土壤呼吸和芦苇光合特性对降雨量增减的响应不同。在干旱期, 增雨处理下土壤呼吸速率显著提高了31.8%, 同时芦苇叶片气孔导度和光合能力显著增强; 减雨处理下土壤呼吸速率降低41.1%, 芦苇叶片气孔阻塞, 光合能力降低。在湿润期, 增雨和减雨处理使土壤呼吸速率及其温度敏感性指数( $Q_{10}$ )均出现下降, 但二者未对芦苇各光合参数和净光合速率产生显著影响。在淹水期, 增减雨处理未对土壤呼吸产生显著影响, 但芦苇对淹水胁迫较为敏感, 增减雨分别加重和降低了淹水对芦苇植株的伤害, 光合速率由高到低为减雨>对照>增雨。

**关键词** 降雨变化; 黄河三角洲; 滨海湿地; 土壤呼吸; 光合作用

**Effects of change in precipitation amount on soil respiration and photosynthetic characteristics of *Phragmites australis* in a coastal wetland in the Yellow River Delta, China.** CHEN Liang<sup>1</sup>, SUN Bao-yu<sup>2</sup>, HAN Guang-xuan<sup>2\*</sup>, LIU Zi-ting<sup>1</sup>, HE Wen-jun<sup>2</sup>, WANG An-dong<sup>3</sup>, WU Li-xin<sup>3</sup> (<sup>1</sup>College of Environment and Planning, Liaocheng University, Liaocheng 252059, Shandong, China; <sup>2</sup>Key Laboratory of Coastal Environmental Processes and Ecological Remediation, Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai 264003, Shandong, China; <sup>3</sup>Administration Bureau of the Yellow River Delta National Nature Zone Reserve, Dongying 257500, Shandong, China).

**Abstract:** The coastal wetland has shallow underground water level and is affected by the fresh water and salt water in vertical direction. The changes in precipitation amount can alter the conditions of soil water and salt, thus affecting soil respiration and plant photosynthesis. In order to clarify the effect of the change in precipitation amount on soil respiration and photosynthetic characteristics, we used rainout shelters and rainwater pipes to manipulate precipitation amount in the coastal wetland in the Yellow River Delta. Soil respiration and photosynthetic light response curve of *Phragmites australis* were measured during the growing season in 2015. Moreover, environmental factors including soil temperature, soil water content and soil salt content were measured simultaneously. The results showed that the whole growing season could be divided into three periods, drought period, wet period and flooding period, according to soil moisture condition. The effect of precipitation change on soil respiration and photosynthetic characteristics of *P. australis* was controlled by soil moisture condition. During the drought period, increased precipitation increased soil respiration significantly by

国家自然科学基金项目(41671089)和中国科学院科技服务网络计划项目(KFJ-EW-ST5-127)资助 This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (41671089) and Science and the Technology Service Network Initiative of the Chinese Academy of Sciences (KFJ-EW-ST5-127).

2017-01-22 Received, 2017-06-09 Accepted.

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gxhan@yic.ac.cn

31.8% compared to the control. In addition, increased precipitation also increased stomatal conductance ( $g_s$ ) and photosynthetic capacity of plant leaf compared with those in the control, while decreased precipitation decreased soil respiration significantly by 41.1% compared with that in control. Meanwhile, decreased precipitation decreased the stomata obstruction and photosynthetic capacity of *P. australis*. During the wet period, soil respiration and the temperature sensitive of soil respiration ( $Q_{10}$ ) decreased in both increased and decreased precipitation treatments. Increase and decrease in precipitation amount both had no significant effect on the light response curve of *P. australis*. During the flooding period, increase and decrease in precipitation amount both had no significant effect on soil respiration, however, they aggravated and reduced the flood damage in reed plants, respectively. The net photosynthetic rate of *P. australis* was from high to low as the decreased precipitation > CK > increased precipitation.

**Key words:** change in precipitation amount; the Yellow River Delta; coastal wetland; soil respiration; photosynthesis.

作为陆地生态系统的第一和第二大碳通量,植物光合作用与土壤呼吸是陆地碳循环的两个重要生态学过程<sup>[1]</sup>,光合固碳和呼吸释碳的多少共同决定着生态系统的碳源/汇功能.同时,二者分别表征生态系统植物生长发育能力<sup>[2]</sup>与土壤氧化和转化等土壤的生物学特性和物质代谢强度<sup>[3]</sup>,是研究生态系统应对环境胁迫的重要指标.自 20 世纪以来,全球年均降水量明显增加<sup>[4]</sup>,其中 30°—85° N 地区尤为显著,增幅为 7%~12%<sup>[5]</sup>.据气候模型预测,未来全球和局部地区降雨格局将继续发生变化<sup>[6]</sup>.中纬度大部分区域和湿润的热带地区降雨强度和频率均会增加,将呈“干者愈干、湿者愈湿”的趋势<sup>[6]</sup>.降雨量变化会显著影响植物光合作用和土壤呼吸,从而对生态系统的碳循环及其生态功能产生影响.

黄河三角洲滨海湿地位于渤海湾与莱州湾之间的黄河入海口处<sup>[7]</sup>,是中国暖温带地区最年轻和成土最快的新生河口湿地.在全球变化背景下,近年来该区降雨量变化剧烈<sup>[8]</sup>,总体呈显著减少趋势<sup>[9]</sup>.就季节动态而言,夏季特别是 7 月和 8 月降雨量显著减少,5 月有增加趋势.在 1961—2010 年的 50 年间,有 41 年出现了极端降雨事件,主要集中在夏季<sup>[9]</sup>.在远离海岸和河流未经开垦的广大黄河三角洲原生湿地,含水层厚度薄,相变快,垂向渗透条件相对较好,降水和蒸发蒸腾分别是其水分输入和散失的主要方式<sup>[10]</sup>,二者的反复作用驱动着湿地的生长和发育<sup>[11]</sup>.降雨量增减会引起滨海湿地垂直方向上的季节性水盐运移,导致土壤表层水分和盐分的变化,从而调控湿地植物光合特性和土壤呼吸速率.一方面,土壤水盐状况影响土壤微生物的数量和活性<sup>[12-14]</sup>,调控土壤微生物异养呼吸.水分盈亏还会改变土壤通气条件,通过物理替代与阻滞效应促进

或抑制土壤呼吸作用<sup>[12]</sup>.另一方面,土壤水盐状况不仅限制叶片气孔控制植物的光合速率<sup>[15]</sup>,水分状况还会引起 Rubisco 酶活性变化<sup>[16]</sup>.此外,土壤盐分升高还可能破坏植物叶绿体结构<sup>[17]</sup>,降低叶绿体色素合成酶活性<sup>[18]</sup>,进而抑制光合作用.因此,本研究选取黄河三角洲滨海湿地为研究对象,通过野外原位控制试验,分析降雨量增减对其生长季(2015 年 5—10 月)土壤呼吸作用和该区重要优势物种芦苇(*Phragmites australis*)光合特性的影响,并探讨二者对湿地土壤水盐运移的响应机制,以期为了解全球变化对湿地土壤碳循环过程和生态演变的影响提供基础数据.

## 1 研究区域与研究方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于山东省东营市垦利区的中国科学院黄河三角洲滨海湿地生态试验站(37.76° N, 118.99° E).该研究区属温带半湿润大陆性季风气候,四季分明,雨热同期.年平均气温为 12.9 °C,年降水量为 550~640 mm<sup>[19]</sup>,70%的降水集中在 5—9 月,降水量的季节和年际变化较大.该区地势平坦,植被茂盛,土壤类型以潮土和盐碱土为主<sup>[20]</sup>.主要的植被为:芦苇、盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)、柽柳(*Tamarix chinensis*)和白茅(*Imperata cylindrical* var. *major*)<sup>[21]</sup>.

### 1.2 试验设计

试验采用随机区组设计,设置增加 40%降雨量(PA: Precipitation addition)、自然降雨(CK: Control)、减少 40%降雨量(PR: Precipitation reduction) 3 种处理,每种处理设置 4 个重复,每个重复的样地面积为 2 m×3 m,样地四周预留 0.5 m 的缓冲带,以减小边缘效应(小区面积 3 m×4 m).为阻断近地表

水平方向上的水流交换,所有小区四周被高出地表 30 cm、宽 50 cm 的隔离带(由优质土工布包裹空心砖和取于原地的土壤而成,埋入地下 20 cm)包围,各小区间距为 3 m(图 1A)。采用固定式遮雨顶棚模拟降雨量减少,在 PR 处理小区的正上方垂直埋下由镀锌钢管焊接而成的顶部规格为 3 m×4 m,两侧高度分别为 2 m(高端)和 1.5 m(低端)的支撑骨架。将开口向上的“V”字型(夹角为 60°,宽 10 cm)透明减雨片由高端向低端呈栅格状均匀排列,并固定在支撑骨架顶部(遮挡部分占总面积的比例即为降雨量减少比例)(图 1B)。由于高低端存在 50 cm 的落差,截留的自然降雨可顺减雨片流入固定在骨架低端的集雨槽内,并通过聚氯乙烯(PVC)管道输入 PA 处理样地。在 PA 处理小区地表均匀布设栅格状的聚氯乙烯排水管道(图 1C),封堵管道出口并在每根聚氯乙烯管下方均匀钻孔,以保证 PR 处理小区截留的雨水均匀排入 PA 处理样地。此外,在 CK 和 PA 处理样地设置同样的支撑骨架,并在其顶部以同样比例布设开口向下的“倒 V”字型透明减雨片,以使所有小区的遮阴条件保持一致。采用 5TE 传感器(Decagon, USA)连续测量土壤 10 cm 深度的温度、含水量、盐度,使用 Em50(Decagon, USA)采集数据,采集频率为每 30 min 一次。

### 1.3 测定项目与方法

**1.3.1 土壤呼吸** 土壤呼吸速率季节动态采用便携式土壤呼吸分析仪(LI-8100, LI-COR, Lincoln, USA)测定。试验开始前在每个小区平坦的中心位置设置 1 个永久的聚氯乙烯土壤呼吸环。土壤呼吸环高 11 cm(插入土中 8 cm,露出地面 3 cm),安装过程中尽可能不扰动地表的凋落物。待受扰动的土壤稳定后开始测量。测量从 2015 年 5 月初开始,每 2 周一次,每次测量均在 9:00—11:30 之间进行,于 2015 年 10 月底结束。

**1.3.2 光合参数光响应特征曲线** 采用开放气路便携式光合测定仪(LI-6400, LI-COR, USA)的 Li-6400-02BLED 红蓝光源设定模拟光辐射强度测量芦苇的

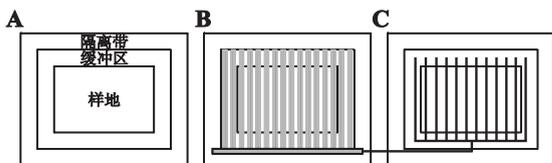


图 1 增减降雨量试验设计示意图

Fig. 1 Sketch of experiment design of increased and decreased precipitation amount.

光合特性,测量时间和频率与土壤呼吸一致。生长季开始前选择每个小区中部位置长势良好的芦苇植株做好标记,测量开始后,取标记植株顶部 1 片完全展开叶片测量,在 2000、1800、1500、1200、1000、800、600、400、200、100、80、50、0  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  共 13 个光强梯度下测量净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $g_s$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ )、大气  $\text{CO}_2$  浓度( $C_a$ )等光合参数指标。每个梯度控制测定时间为 90~180 s,测定时设置叶室温度为 20  $^{\circ}\text{C}$ ,  $\text{CO}_2$  浓度为 400  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。气孔限制值( $L_s$ )和水分利用效率(WUE)分别用式(1)和式(2)计算得到。

$$L_s = 1 - C_i / C_a \quad (1)$$

$$\text{WUE} = P_n / T_r \quad (2)$$

### 1.4 数据处理

采用单因素方差分析(ANOVA)和最小显著差异法(LSD)分别检验土壤呼吸、10 cm 深度土壤温度、含水量、盐度的变化。用线性和非线性回归分析方法分析土壤呼吸速率与土壤环境因子间的关系,采用直角非双曲线模型(式 3)拟合光合作。

$$P_n = [AQY \times PAR + P_{n \max} - \sqrt{\{(AQY \times PAR + P_{n \max})^2 - 4 \times k \times PAR \times P_{n \max}\}}] / 2k - R_d \quad (3)$$

式中: $P_n$ 为净光合速率;PAR为光合有效辐射; $P_{n \max}$ 为最大净光合速率;AQY为光响应曲线的初始斜率,即表观量子效率; $k$ 为光响应曲线的曲角; $R_d$ 为暗呼吸速率。对弱光下( $PAR < 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) $P_n$ -PAR曲线的初始部分进行线性回归,拟合线与X轴的交点即光补偿点(LCP),与直线 $Y = P_{n \max}$ 的交点所对应的X轴数值即光饱和点(LSP)。

所有统计分析用 SPSS 统计软件(SPSS 21.0, SPSS Ins., Chicago, USA)完成,设置置信区间为 95%,显著性水平  $\alpha = 0.05$ 。使用 SigmaPlot 12.5 绘制图像。

## 2 结果与分析

### 2.1 降雨量增减对环境因子的影响

从图 2 可以看出,在生长季(5—10月),降雨量、10 cm 土壤温度与含水量均表现出先升高后降低的趋势。其中,土壤温度最高值出现在 7 月,降雨量和土壤含水量最高值均出现在 8 月,且二者波动状况一致。土壤盐分含量与土壤含水量呈相反的趋势,最低值出现在 8 月。根据土壤含水量的大小将整个生长季划分为以下 3 个阶段:5—6 月,干旱少

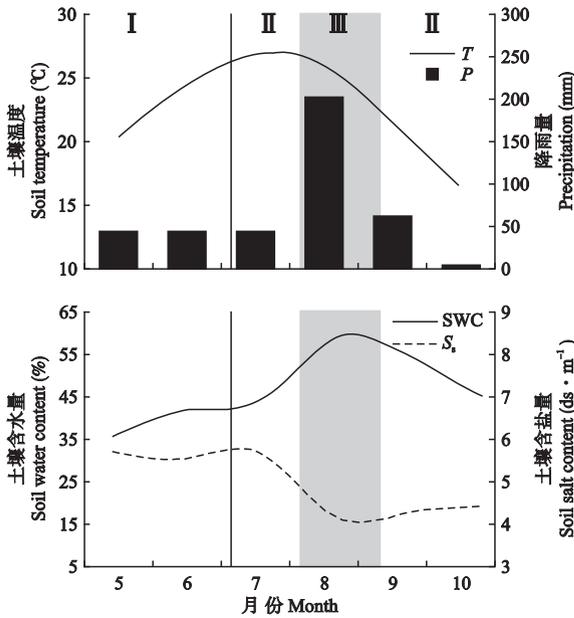


图2 2015年生长季各阶段降雨量( $P$ )、10 cm深度土壤温度( $T$ )、土壤含水量(SWC)和盐分含量( $S_s$ )动态

**Fig.2** Variations of precipitation ( $P$ ), soil temperature ( $T$ ) soil water content (SWC) and soil salinity content ( $S_s$ ) in different periods and 10 cm depth during the growing season in 2015.

I: 干旱期 Drought period; II: 湿润期 Wet period; III: 淹水期 Flooding period. 下同 The same below.

雨,气温回升快,10 cm土壤含水量在43%以下,为干旱期;8月降雨集中期(月降雨量达203.4 mm,占生长季降雨总量的52.0%),地表形成季节性积水,土壤含水量达到峰值(55%以上),为淹水期;其余时间段,土壤含水量在43%~55%,为湿润期。

从图3可以看出,生长季及各阶段10 cm土壤温度均表现为PR>CK>PA,但除干旱期增减降雨量处理间存在显著差异外,其余阶段增减雨处理均未对土壤温度产生显著影响。除淹水期增减降雨量未对土壤含水量产生显著影响外,其余阶段PA处理均显著提高土壤含水量,PR处理均显著降低土壤含水量( $P<0.05$ )。其中干旱期影响最为强烈,增减雨分别增加和降低21.5%和29.0%的土壤含水量。就生长季整体而言,土壤含水量增减的幅度分别为10.2%和24.6%(PA、CK、PR处理土壤含水量分别为51.2%、42.2%、29.9%)。湿润期增减雨提高和降低土壤含水量的幅度分别为9.9%和14.2%。各阶段PA处理均显著降低土壤盐度(生长季、干旱期、湿润期、淹水期降幅分别为24.3%、9.5%、25.9%、41.8%),PR处理均提高土壤盐度(生长季、干旱期、湿润期、淹水期增幅分别为24.3%、21.9%、11.2%、43.0%)。

## 2.2 降雨量增减对土壤呼吸的影响

**2.2.1 生长季** CK的2015年生长季黄河三角洲湿地平均土壤呼吸速率为 $(2.86 \pm 1.68) \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,进入生长季后,土壤呼吸速率呈上升趋势,在湿润期的7月底达到峰值,进入淹水期后迅速降至生长季最低值,淹水期结束后土壤呼吸速率有所回升,雨季后再次降低。生长季PA处理使土壤呼吸效率平均值降低了 $0.19 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,但未达到显著水平。PR处理显著降低38.9%的土壤呼吸速率,为 $1.75 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

**2.2.2 干旱期** 增减降雨量分别显著增加和降低了干旱期土壤呼吸速率( $P<0.05$ ),其中PA处理提高了31.8%,达到 $(3.60 \pm 0.32) \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,PR处理降低了41.1%,为 $(1.61 \pm 0.37) \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (图3)。相关分析表明,干旱期各处理土壤呼吸与10 cm土壤盐度间均存在显著相关性(表1)。其中,PA处理正相关,通过三次函数模型,土壤盐度可解释干旱期PA处理土壤呼吸72%的变化;CK和PR处理呈负相关,采用指数函数模型,土壤盐度可分别解释土壤呼吸变化的61%和52%。

**2.2.3 湿润期** 增减雨处理均降低了湿润期滨海湿地的土壤呼吸速率。其中,PR处理显著降低了41.3%,PA处理未达显著水平( $P>0.05$ )。除PR处理土壤呼吸与土壤含水量外,湿润期各处理土壤呼吸与各环境因子间均存在显著相关性。采用指数函数模型拟合,土壤温度可分别解释湿润期各处理土壤呼吸变化的69%、81%、25%,增减雨均降低了土壤呼

表1 土壤呼吸与土壤温度、土壤含盐量、土壤含水量的相关系数

**Table 1** Correlations between soil respiration and soil temperature, soil salt content, soil water content

| 时期<br>Periods | 处理<br>Treatment | 土壤温度<br>Soil temperature | 土壤含盐量<br>Soil salt content | 土壤湿度<br>Soil water content |
|---------------|-----------------|--------------------------|----------------------------|----------------------------|
| I             | CK              | 0.208                    | -0.784 **                  | -0.169                     |
|               | PA              | 0.567                    | 0.595 *                    | 0.566                      |
|               | PR              | -0.241                   | -0.638 *                   | -0.464                     |
| II            | CK              | 0.758 **                 | 0.857 **                   | 0.668 *                    |
|               | PA              | 0.688 **                 | 0.634 *                    | 0.714 **                   |
|               | PR              | 0.669 *                  | 0.568 *                    | 0.403                      |
| III           | CK              | -0.056                   | -0.312                     | -0.263                     |
|               | PA              | -0.986 *                 | -0.976 *                   | -0.995 **                  |
|               | PR              | -0.974 *                 | -0.102                     | -0.111                     |

I: 干旱期 Drought period; II: 湿润期 Wet period; III: 淹水期 Flooding period. CK: 对照(自然降雨) Control (Natural precipitation); PA: 增加40%降雨量 Precipitation addition; PR: 减少40%降雨量 Precipitation reduction. 下同 The same below. \* $P<0.05$ ; \*\* $P<0.01$ .

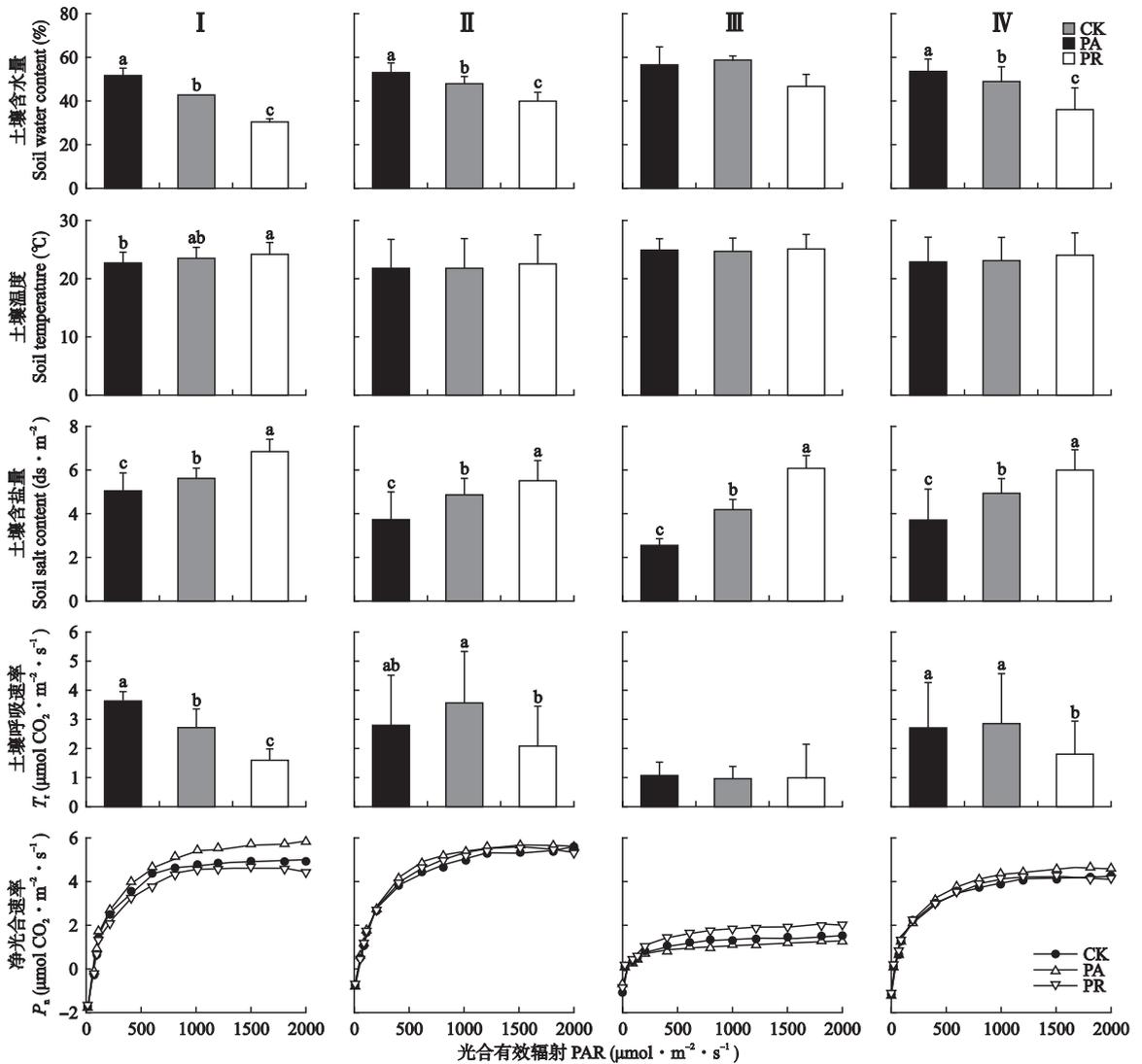


图3 降雨量增减对各阶段土壤含水量、土壤温度、土壤含盐量、土壤呼吸和光合作用光响应曲线的影响

**Fig.3** Effect of changes in precipitation amount on soil water content, soil temperature, soil salt content, soil respiration, photosynthetic-light response curve of *Phragmites australis* in different periods.

CK: 对照(自然降雨) Control (Natural precipitation); PA: 增加40%降雨量 Precipitation addition; PR: 减少40%降雨量 Precipitation reduction. IV: 生长季 Growing season. 下同 The same below.

吸的温度敏感性指数  $Q_{10}$  (CK 为 2.41, PA 为 2.20, PR 为 1.97).

**2.2.4 淹水期** 淹水期增减雨处理与 CK 土壤呼吸速率差异不显著(图3).相关分析表明,各处理土壤呼吸与土壤温度、含水量、盐度均呈负相关.就土壤温度的影响而言,增减雨处理土壤呼吸与土壤温度相关性达到显著水平,二者线性模型决定系数分别达到 0.96 和 0.92;CK 土壤呼吸与环境因子间相关性不显著(表 1,2).

**2.3 降雨量增减对芦苇叶片光合参数的光响应曲线的影响**

**2.3.1 叶片各气体交换指标的光响应曲线** 增减雨

处理和 CK 下,芦苇叶片的净光合速率( $P_n$ )均呈随光合有效辐射(PAR)先迅速增加,然后逐渐变缓甚至下降的趋势(图3).弱光下( $PAR < 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ),生长季各阶段  $P_n$  对 PAR 的响应差异不明显;光强超过  $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  后,各处理产生显著差异.整个生长季,CK 和 PR 处理差异不明显,而 PA 处理则高于前两者.干旱期,相同 PAR 下,湿润期增减雨处理对  $P_n$  未产生显著影响;淹水期中强光( $200 < PAR < 2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )相同 PAR 下, $P_n$  从大到小依次为  $PR > CK > PA$ .

从图4可以看出,各阶段芦苇叶片的气孔导度( $g_s$ )均随PAR的增加而增加.干旱期,PA处理叶片

表 2 各阶段土壤环境因子对土壤呼吸的影响

Table 2 Effect of soil environmental factors on soil respiration in different periods of growing season

| 时期<br>Periods | 处理<br>Treatment | 模型<br>Model   | $F$    | $P$   | $R^2$ | $Q_{10}$ |
|---------------|-----------------|---|--------|-------|-------|----------|
| I             | CK              | $SR = 12.661 \times e^{-0.253 S_s}$                   | 18.302 | 0.002 | 0.61  |          |
|               | PA              | $SR = -2.754 S_s + 0.0933 S_s^2 - 0.083 S_s^3 + 4.43$ | 10.655 | 0.004 | 0.73  |          |
|               | PR              | $SR = 4.809 \times e^{-0.099 S_s}$                    | 12.674 | 0.005 | 0.52  |          |
| II            | CK              | $SR = 0.430 \times e^{0.088 T}$                       | 60.174 | 0.000 | 0.81  | 2.41     |
|               | PA              | $SR = 0.434 \times e^{0.079 T}$                       | 27.983 | 0.000 | 0.69  | 2.20     |
|               | PR              | $SR = 0.357 \times e^{0.068 T}$                       | 5.010  | 0.047 | 0.25  | 1.97     |
| III           | CK              | -   | -      | -     | -     | -        |
|               | PA              | $SR = 9.2424 - 0.3227 T$                              | 68.732 | 0.014 | 0.96  |          |
|               | PR              | $SR = 69.2218 - 2.7404 T$                             | 36.882 | 0.026 | 0.92  |          |

SR: 土壤呼吸 Soil respiration;  $S_s$ : 土壤含盐量 Soil salt content;  $T$ : 土壤温度 Soil temperature.

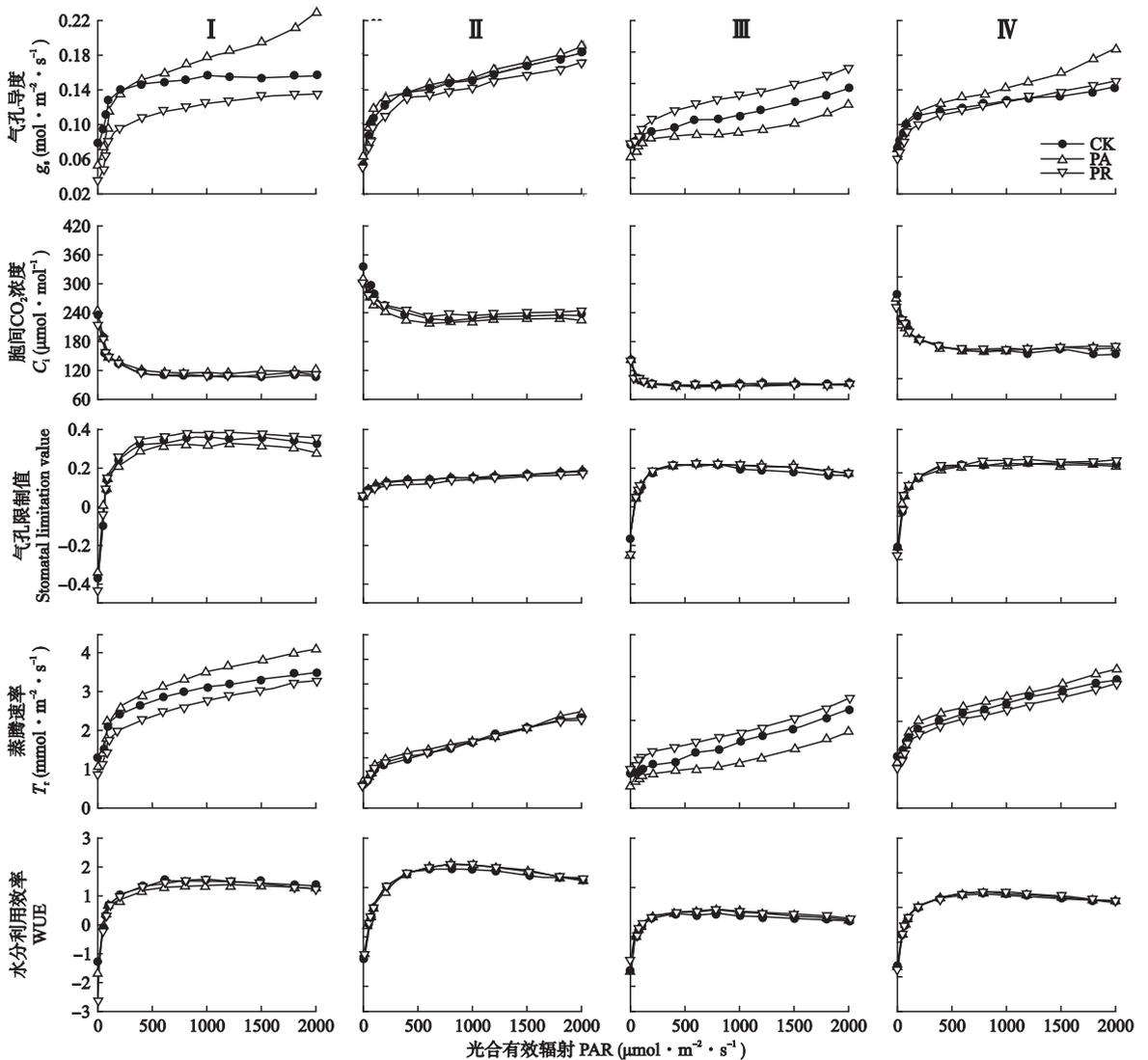
图 4 降雨量增减对生长季各阶段芦苇叶片气孔导度、胞间  $CO_2$  浓度、气孔限制值、蒸腾速率和水分利用效率的影响

Fig.4 Effect of changes in precipitation amount on stomatal conductance, intercellular  $CO_2$  concentration, stomatal limitation, transpiration rate, water use efficiency in different periods of growing season.

$g_s$  在较高 PAR 下持续增加, 表明 PA 处理提高了芦苇对外部光强的适应性; 而 PR 处理下  $g_s$  低于 CK;

湿润期, 增减雨处理未对  $g_s$  产生显著影响; 淹水期, 垂直水平梯度上  $g_s$  大小顺序为 PR>CK>PA.

表3 生长季各阶段降雨量增减对芦苇叶片光合参数的影响

Table 3 Effects of changes in precipitation amount on the parameters of the light-response curve of *Phragmites australis* in different periods of growing season

| 时期<br>Periods | 处理<br>Treatment | 最大同化速率<br>$P_{n\max}$ | 暗呼吸速率<br>$R_d$ | 光补偿点<br>LCP  | 光饱和点<br>LSP    | $R^2$ |
|---------------|-----------------|-----------------------|----------------|--------------|----------------|-------|
| I             | CK              | 7.49±2.66a            | 1.69±0.44ab    | 55.17±3.84a  | 317.67±60.32ab | 0.982 |
|               | PA              | 8.64±3.03a            | 1.89±0.45a     | 59.98±18.38a | 474.32±246.11a | 0.979 |
|               | PR              | 6.89±3.05a            | 1.28±0.52b     | 47.28±9.95a  | 279.18±55.68b  | 0.970 |
| III           | CK              | 2.53±0.71a            | 0.74±0.28a     | 52.49±3.78a  | 237.72±35.19a  | 0.989 |
|               | PA              | 1.90±1.09a            | 0.48±0.11a     | 56.05±6.41a  | 226.24±34.46a  | 0.972 |
|               | PR              | 2.93±0.98a            | 0.90±0.41a     | 43.47±1.69b  | 276.20±90.51a  | 0.996 |
| II            | CK              | 6.47±2.69a            | 0.72±0.26a     | 35.86±17.57a | 328.08±67.30a  | 0.977 |
|               | PA              | 6.31±2.58a            | 0.63±0.50a     | 34.80±30.57a | 304.32±55.48a  | 0.957 |
|               | PR              | 6.61±2.91a            | 0.72±0.53a     | 34.51±17.90a | 313.93±78.28a  | 0.983 |
| IV            | CK              | 6.06±2.96a            | 1.03±0.55a     | 41.88±18.08a | 298.95±83.84a  | 0.982 |
|               | PA              | 6.25±3.39a            | 0.90±0.74a     | 43.46±26.89a | 345.1±157.87a  | 0.969 |
|               | PR              | 6.03±3.01a            | 0.91±0.54a     | 37.82±16.14a | 285.99±86.02a  | 0.976 |

同一时期同列不同字母表示差异显著( $P<0.05$ ) Different letters in the same column in the same period meant significant difference at 0.05 level.

各阶段芦苇叶片胞间  $CO_2$  浓度 ( $C_i$ ) 表现出弱光下迅速下降、中强光下曲线逐步平缓的趋势。在生长季、干旱期和淹水期,各处理间  $C_i$  无显著差异,其中湿润期  $C_i$  最高,淹水期最低。

各阶段芦苇叶片的气孔限制值 ( $L_s$ ) 均先随 PAR 的升高迅速增加,光强超过  $200 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$  后增速放缓。除干旱期表现为  $PR>CK>PA$  外,其余阶段增减雨对  $L_s$  均无显著影响。

各阶段芦苇叶片蒸腾速率 ( $T_r$ ) 曲线与  $P_n$  曲线相一致(图3、4),呈现随 PAR 先迅速增加后增速放缓的趋势。干旱期,同等 PAR 下,  $T_r$  表现为  $PA>CK>PR$ ;湿润期,各处理间  $T_r$  均无显著差异;淹水期,中强光下 ( $200<PAR<2000 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ),相同 PAR 的  $T_r$  表现为  $PR>CK>PA$ 。

各阶段芦苇叶片的水分利用效率 (WUE) 随 PAR 先迅速增加之后增速放缓甚至呈下降趋势。生长季和各阶段增减雨处理未对芦苇 WUE 产生显著影响。

**2.3.2 光合作用光响应特征参数** 非直角双曲线较好地反映了芦苇叶片  $P_n$  对 PAR 的响应过程(方程的决定系数均在 0.95 以上)。从表3可以看出,整个生长季,增减雨处理和 CK 下,芦苇叶片的  $P_{n\max}$ 、 $R_d$ 、LCP 及 LSP 均无显著差异。干旱期,PA 处理显著增加了叶片的  $R_d$  和 LSP ( $R_d$  增加了 11.8%, LSP 增加了 49.3%); PR 处理显著降低了叶片的  $R_d$  和 LSP ( $R_d$  降低了 24.2%, LSP 降低了 12.1%);  $P_{n\max}$  和 LCP 从大到小依次为  $PA>CK>PR$ 。湿润期,增减雨未对叶片各光合特征参数产生显著影响;淹水期,PA 处理显著增加了叶片 6.8% 的 LCP, PR 处理显著

降低了 17.2% 的 LCP。增减雨对  $P_{n\max}$ 、 $R_d$ 、LSP 的影响均未通过显著性检验,但表现出  $PA<CK<PR$  的规律。

### 3 讨 论

#### 3.1 干旱期降雨量增减对土壤呼吸和光合作用的影响

降雨对土壤呼吸具有激发效应<sup>[22]</sup>,这种效应在干旱生态系统和干湿交替生态系统中的干旱期更为强烈<sup>[23]</sup>。降雨量增减会改变土壤的含水量和通气条件<sup>[24]</sup>,调控地下生物化学过程<sup>[25]</sup>,从而影响土壤呼吸作用。降雨量增减影响干旱期土壤呼吸的机制主要有“底物供给”<sup>[22]</sup>、“微生物胁迫”<sup>[26]</sup>和“物理替代”<sup>[12]</sup>等。首先,增雨挤压干旱期贮藏在土壤孔隙中的大量空气,破坏或分散干旱土壤团粒结构,释放团聚体中包裹的有机碳/质底物,促进土壤呼吸作用<sup>[27]</sup>。其次,降雨量增减通过改变土壤水势变化影响微生物代谢作用进而对土壤呼吸产生影响。增雨提高土壤水势,土壤微生物加快代谢作用以平衡细胞内外水势,防止细胞胀破<sup>[28]</sup>,这一过程中代谢的细胞溶质增加了土壤呼吸。而减雨使土壤水势下降,微生物为了生存会合成大量高浓度溶质,对土壤呼吸产生微生物胁迫<sup>[29]</sup>。此外,增雨使渗入土壤的雨水增多,还会填充土壤孔隙,迫使此前土壤中累积的  $CO_2$  排出<sup>[24]</sup>,从而激发土壤呼吸<sup>[12]</sup>。因而在黄河三角洲滨海湿地,PA 处理增强了降雨的激发效应,对干旱期土壤呼吸具有促进作用;而 PR 处理加剧了干旱期的干旱,减少土壤碳释放。

与此同时,干旱期土壤盐分含量较高也是抑制

黄河三角洲滨海湿地土壤呼吸的重要因素(本研究中 CK 土壤呼吸速率与土壤盐分含量呈显著负相关)。降雨量增减引起的表层土壤盐分差异对土壤呼吸不同形式的调控作用不容忽视。增雨加重了较深土层的厌氧环境,利于保持  $\text{SO}_4^{2-}$  还原菌活性,促进了以  $\text{SO}_4^{2-}$  为电子受体的厌氧微生物有机质矿化作用,从而产出更多的硫化物和  $\text{CO}_2$ <sup>[30]</sup>。在增雨使干旱期滨海湿地土壤盐分处于较低水平状况下,土壤盐分季节性增加通过提高  $\text{SO}_4^{2-}$  还原速率产生  $\text{CO}_2$  而促进土壤呼吸作用。在本研究中,PA 处理土壤呼吸与土壤盐分含量呈显著正相关,通过三次函数模型,土壤盐度可解释干旱期 PA 处理土壤呼吸 72% 的变化(表 1、2)。这与上海崇明东滩围垦区滩涂湿地在平均土壤电导率较低时,湿地土壤呼吸速率和浅层土壤电导率呈显著正相关<sup>[31]</sup>的结果相一致。同时,在模拟海水入侵淡水潮汐沼泽的试验中也发现过类似现象<sup>[32]</sup>。此外,低盐分条件还会促进酶活性<sup>[33]</sup>,从而提高土壤呼吸速率。而减雨使土壤盐分升高,加重了对土壤呼吸的抑制作用。本研究中,PR 处理土壤呼吸与土壤盐分含量呈负相关,采用指数函数模型,土壤盐分含量可解释 PR 处理土壤呼吸 52% 的变化。盐分升高不仅会抑制土壤微生物活性<sup>[14]</sup>,还会降低微生物的数量<sup>[13,34]</sup>和群落的多样性<sup>[35]</sup>,从而降低土壤呼吸速率。同时,高盐度还会明显改变微生物生理形态,从而抑制土壤呼吸作用。为抵御高盐环境对微生物的伤害<sup>[36]</sup>,微生物一般通过调节自身的渗透压来平衡细胞内的渗透压,而高的渗透压会增加微生物耗氧速率,降低土壤微生物分解有机质的能力<sup>[36]</sup>。此外,有研究认为,土壤盐渍化的水平升高会抑制多数土壤水解酶与氧化还原酶类活性<sup>[37]</sup>,从而降低土壤呼吸速率。

在干旱期,增减雨引起了土壤水分含量的变化,进而对芦苇光合特征产生影响。在 PA 处理下,水分含量提高提供了充足的反应底物,促进了芦苇叶片的光合作用,而 PR 处理造成水分胁迫,对芦苇叶片的光合产生抑制作用(图 3)。干旱期气孔开闭是影响芦苇叶片光合速率的主要原因<sup>[38]</sup>。减雨导致的干旱胁迫下土壤水分含量的下降促使气孔关闭,从而降低了叶片的光合速率<sup>[39]</sup>。同时,水分缺失也会导致 Rubisco 酶活性降低,使植物的光合速率降低<sup>[16,40]</sup>。本研究中,PR 处理芦苇叶片为防止蒸腾散失叶片水分,降低了气孔导度(图 4),从而对光合作用产生抑制。这与谢涛等<sup>[41]</sup>在黄河三角洲大汶流管理站内所做的水分胁迫控制试验结果相似。而在 PA

处理下,气孔导度显著高于 CK(图 4),对光合作用具有促进作用。与此同时,增减雨对土壤水分的垂直运移过程的改变,引起土壤表层盐分的差异,增减雨分别引起表层土壤盐分的增加和降低,从而对芦苇的光合作用进行调控。本研究结果表明,干旱期增雨使土壤盐分含量降低,增加了植物体内叶绿素含量,促进了植物的光合作用。而 PR 处理引起土壤盐分升高,导致芦苇光合能力降低。一方面,受土壤盐分含量控制,增雨处理叶片气孔导度升高而减雨处理降低,造成芦苇叶片气孔开度的差异,因而分别增加和降低了净光合速率。这与赵可夫等<sup>[15]</sup>发现黄河三角洲不同生态型芦苇光合速率和气孔导度随生境盐度的增加而降低的规律是一致的。同时,盐分含量升高还会使得植物对水分、矿质元素和有机物质的有效利用率下降<sup>[42]</sup>,进而影响光合作用。另一方面,土壤盐分梯度还会通过影响叶肉光合器官的光合活性<sup>[15]</sup>来影响光合作用。如土壤盐分升高可能破坏植物叶绿体结构<sup>[17]</sup>,降低叶绿体色素合成酶活性<sup>[18]</sup>,也可能引起叶绿体功能的紊乱,或加速叶绿素的分解和叶绿体形态结构的受损,使植物叶片含量减少,植株光合能力减弱<sup>[43]</sup>。

### 3.2 湿润期降雨量增减对土壤呼吸和光合作用的影响

湿润期土壤含水量和盐分含量处于适中水平,不存在水分和盐分的直接胁迫,土壤温度是影响湿润期土壤呼吸的主要因子。降雨量增减引起的土壤水分差异使不同处理土壤呼吸的温度敏感性指数  $Q_{10}$  发生改变,从而对土壤呼吸作用产生影响。微生物产生的胞外酶以及利用的有机物的扩散都需在液相中进行<sup>[44]</sup>。而减雨使湿润期土壤含水量下降,引起土壤水膜变薄,限制了这些基质的扩散<sup>[45]</sup>,酶无法和底物充分结合而导致呼吸速率和温度敏感性降低<sup>[46]</sup>。因此,本研究中 PR 处理显著降低了 41.3% 的土壤呼吸速率(图 3)。而 CK 中可溶性物质的扩散不受土壤水分的限制,加之植物比土壤微生物对水分变化更敏感<sup>[47]</sup>,水分条件较适宜时,随着温度升高,根系释放  $\text{CO}_2$  较快<sup>[45,48]</sup>,因而  $Q_{10}$  值最高(2.41),土壤呼吸速率也最高。土壤含水量过高时,由于土壤的大空隙被水充满,氧气扩散受到限制,也会引起  $Q_{10}$  值下降<sup>[45]</sup>。因而,滨海湿地湿润期减雨引起土壤呼吸及其温度敏感性的下降。

在湿润期,温度是影响芦苇光合作用的主要因素。在本研究中,降雨量增减未对滨海湿地土壤温度产生显著影响(图 3),因而 PA、CK 和 PR 处理  $g_s$ 、

$C_i$ 、 $T_r$ 、AUE、 $L_s$  等气体交换参数(图4)以及  $P_{n\max}$ 、 $R_d$ 、LCP、LSP 等光合特征参数(表3)均无显著差异,降雨量增减未对芦苇光合作用产生显著影响(图3)。

### 3.3 淹水期降雨量增减对土壤呼吸和光合作用的影响

在淹水期,滨海湿地土壤含水量达到饱和状态,处于厌氧环境,不仅通过降低地表凋落物分解速率减少了土壤碳积累,也会通过抑制植物根系及土壤微生物的代谢活动<sup>[49]</sup>而减少土壤碳释放。加之地表积水引起雨水物理阻滞作用<sup>[12]</sup>,即雨水占据土壤大部分孔隙,降低土壤通透性,使土壤碳释放通道受阻,降低土壤呼吸<sup>[50]</sup>。因而本研究中淹水期土壤呼吸居于生长季最低水平,且由于整个区域土壤含水量均达到饱和,各处理间差异不显著。

研究表明,淹水导致植物光合速率下降的原因包括:气孔导度、羧化效率、表观量子效率下降,叶绿素的降解和光合产物在叶片中的积累引起对光合速率的负反馈机制等多种光合生理生态过程<sup>[51]</sup>。本研究中,淹水期水分过饱和显著降低芦苇光合作用,与干早期相比,淹水期 CK 组平均  $P_{n\max}$  下降65.1%(表3)。首先,淹水易导致植物体膜系统结构的破坏,从而影响光合色素含量,进而降低植物的光合性能<sup>[52]</sup>。其次,缺氧过程不仅会引起弱光和中光下叶片气孔导度降低,增大  $CO_2$  向叶片内扩散的阻力,降低叶片的光合速率<sup>[75]</sup>,同时还影响光合酶活性<sup>[53]</sup>和光合电子传递、光合磷酸化<sup>[54]</sup>等光合作用过程,从而抑制光合速率。此外,氧气供应的减少加速了根系的厌氧呼吸,使乙醇和乙醛等对植物有害物质不断积累,从而对植物产生伤害<sup>[54]</sup>。在本研究中,PA 处理加剧了淹水期的水分胁迫,使芦苇  $P_n$  降低;而 PR 处理对水分胁迫有缓解作用,加之 PR 处理在干早期经受长期干旱胁迫,淹水期的水分补充对芦苇光合作用可能也具有一定程度的促进作用。

### 参考文献

- [1] Chapin III FS, Matson PA, Mooney HA. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. New York: Springer-Verlag, 2002
- [2] Ye Z-P (叶子飘), Yu Q (于强). Comparison of new and several classical models of photosynthesis in response to irradiance. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2008, **32**(6): 1356-1361 (in Chinese)
- [3] Yang W-Y (杨文英). Study on the Soil Respiration Character and Soil Labile Organic Carbon of Four Kinds

- of Wetland Environment in Hangzhou Bay. Master's thesis. Chongqing: Southwest University, 2011 (in Chinese)
- [4] Hulme M, Osborn TJ, Johns TC. Precipitation sensitivity to global warming: Comparison of observations with HadCM2 simulations. *Geophysical Research Letters*, 1998, **25**: 3379-3382
- [5] Houghton RA. Counting terrestrial sources and sinks of carbon. *Climatic Change*, 2001, **48**: 525-534
- [6] IPCC. Working group I contribution of to the IPCC fifth assessment report, Climate Change in 2013: The Physical Science Basis. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2013
- [7] Luo X-X (罗先香), Jia H-L (贾红丽), Yang J-Q (杨建强), et al. A comparison of soil organic carbon pools in two typical estuary reed wetlands in northern China. *Periodical of Ocean University of China* (中国海洋大学学报), 2015, **45**(3): 99-106 (in Chinese)
- [8] Song C-Y (宋春英), Yan J-P (延军平), Liu L-H (刘路花). The characteristics of climate change and the influence on climate productivity in Yellow River Delta. *Journal of Arid Land Resources and Environment* (干旱区资源与环境), 2011, **25**(7): 106-111 (in Chinese)
- [9] Song D-B (宋德彬), Yu J-B (于君宝), Wang G-M (王光美), et al. Change characteristics of average annual temperature and annual precipitation in Costal Wetland Region of the Yellow River Delta from 1961 to 2010. *Wetland Science* (湿地科学), 2016, **14**(2): 248-253 (in Chinese)
- [10] An Y-H (安永会), Zhang F-C (张福存), Yao X-J (姚秀菊). Distribution and evolution of the Yellow River Delta plan and ground water as well as salts in the Yellow River Delta. *Earth and Environment* (地球与环境), 2006, **34**(3): 65-70 (in Chinese)
- [11] Gao M-S (高茂生), Ye S-Y (叶思源), Zhang G-C (张国臣). Vulnerability of ecological environment in the modern Yellow River delta wetland. *Hydrogeology & Engineering Geology* (水文地质工程地质), 2012, **39**(5): 111-115 (in Chinese)
- [12] Wang Y-D (王义东), Wang H-M (王辉民), Ma Z-Q (马泽清), et al. Review of response mechanism of soil respiration to rainfall. *Chinese Journal of Plant Ecology*, (植物生态学报), 2010, **34**(5): 601-610 (in Chinese)
- [13] Kiehn WM, Mendelssohn IA, White JR. Biogeochemical recovery of oligohaline wetland soils experiencing a salinity pulse. *Soil Science Society of America Journal*, 2013, **77**: 2205-2215
- [14] Iwai CB, Oo AN, Topark-Ngarm B. Soil property and microbial activity in natural salt affected soils in an alternating wet-dry tropical climate. *Geoderma*, 2012, **189**: 144-152
- [15] Zhao K-F (赵可夫), Feng L-T (冯立田), Zhang S-Q (张圣强), et al. The salinity-adaptation physiology in different ecotypes of *Phragmites communis* in the Yellow River Delta. II. The characteristics of photosynthetic gas

- exchange in different ecotypes of *Phragmites communis*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2000, **20**(5): 795–799 (in Chinese)
- [16] Pinheiro C, Chaves MM. Photosynthesis and drought: Can we make metabolic connections from available data? *Journal of Experimental Botany*, 2011, **62**: 869–882
- [17] Qin L (秦岭), Yang Y-B (杨延兵), Guan Y-A (管延安), *et al.* Identification of drought tolerance at germination period of foxtail millet cultivars developed from different ecological regions. *Journal of Plant Genetic Resources* (植物遗传资源学报), 2013, **14**(1): 146–151 (in Chinese)
- [18] Yang S-P (杨淑萍), Wei C-Z (危常州), Liang Y-C (梁永超). Effects of NaCl stress on growth and eco-physiological characteristics of different in sea island cotton genotypes in seedlings. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2010, **30**(9): 2322–2331 (in Chinese)
- [19] Han GX, Xing QH, Yu JB, *et al.* Agricultural reclamation effects on ecosystem CO<sub>2</sub> exchange of a coastal wetland in the Yellow River Delta. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2014, **196**: 187–198
- [20] Feng Z-J (冯忠江), Zhao X-S (赵欣胜). The environmental interpretation for the space change of the reed biomass in the Yellow River Delta. *Research of Soil and Water Conservation* (水土保持研究), 2008, **15**(3): 170–174 (in Chinese)
- [21] Chen L (陈 亮), Liu Z-T (刘子亭), Han G-X (韩广轩), *et al.* Effect of environmental and biotic factors on soil respiration in a coastal wetland in the Yellow River Delta, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2016, **27**(6): 1795–1803 (in Chinese)
- [22] Birch HF. The effect of soil drying on humus decomposition and nitrogen availability. *Plant and Soil*, 1958, **10**: 9–31
- [23] Fierer N, Schimel JP. A proposed mechanism for the pulse in carbon dioxide production commonly observed following the rapid rewetting of a dry soil. *Soil Science Society of America Journal*, 2003, **67**: 798–805.
- [24] Luo Y, Zhou X. *Soil Respiration and the Environment*. Burlington, MA: Academic Press, 2006
- [25] Austin AT, Yahdjian L, Stark JM, *et al.* Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia*, 2004, **141**, 221–235
- [26] Kieft TL, Edith S, Mary KF. Microbial biomass response to a rapid increase in water potential when dry soil is wetted. *Soil Biology and Biochemistry*, 1987, **19**: 119–126
- [27] Wang J-B (王健波), Zhang Y-Q (张燕卿), Yan C-R (严昌荣), *et al.* Research advances in soil organic carbon transformation as related to drying and wetting cycles. *Chinese Journal of Soil Science* (土壤通报), 2013, **44**(4): 998–1004 (in Chinese)
- [28] Xiang SR, Doyle A, Holden PA, *et al.* Drying and rewetting effects on C and N mineralization and microbial activity in surface and subsurface California grassland soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, **40**: 2281–2289
- [29] He Y-L (贺云龙), Qi Y-C (齐玉春), Dong Y-S (董云社), *et al.* Microbial response mechanism for drying and rewetting effect on soil respiration in grassland ecosystem; A review. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2014, **25**(11): 3373–3380 (in Chinese)
- [30] Weston NB, Dixon RE, Joye SB. Ramifications of increased salinity in tidal freshwater sediments: Geochemistry and microbial pathways of organic matter mineralization. *Journal of Geophysical Research*, 2006, **111**: 689–699
- [31] Zhong Q-C (仲启铖), Guan Y-Z (关阅章), Liu Q (刘 倩), *et al.* Effects of water table manipulation on the soil respiration in a reclaimed tidal wetland at Dongtan of Chongming Island, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2013, **24**(8): 2141–2150 (in Chinese)
- [32] Marton JM, Herbert ER, Craft CB. Effects of salinity on denitrification and greenhouse gas production from laboratory-incubated tidal forest soils. *Wetlands*, 2012, **32**: 347–357
- [33] Yan JX, Chen LF, Li JJ, *et al.* Five year soil respiration reflected soil quality evolution in different forest and grassland vegetation types in the Eastern Loess Plateau of China. *Clean Soil, Air, Water*, 2013, **41**: 680–689
- [34] Pattnaik P, Mishra SR, Bharati K, *et al.* Influence of salinity on methanogenesis and associated microflora in tropical rice soils. *Microbiological Research*, 2000, **155**: 215–220
- [35] Baldwin DS, Rees GN, Mitchell AM, *et al.* The short-term effects of salinization on anaerobic nutrient cycling and microbial community structure in sediment from a freshwater wetland. *Wetlands*, 2006, **26**: 455–464
- [36] Thottathil SD, Balachandran KK, Jayalakshmy KV, *et al.* Tidal switch on metabolic activity: Salinity induced responses on bacterioplankton metabolic capabilities in a tropical estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2008, **78**: 665–673
- [37] Zhang J-F (张建锋), Zhang X-D (张旭东), Zhou J-X (周金星), *et al.* Effects of salinity stress on poplars seedling growth and soil enzyme activity. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2005, **16**(3): 426–430 (in Chinese)
- [38] Wu H (武 辉), Dai H-F (戴海芳), Zhang J-S (张巨松), *et al.* Responses of photosynthetic characteristics to low temperature stress and recovery treatment in cotton seedling leaves. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2014, **38**(10): 1124–1134 (in Chinese)
- [39] Ma F-J (马富举), Li D-D (李丹丹), Cai J (蔡 剑), *et al.* Responses of wheat seedlings root growth and leaf photosynthesis to drought stress. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2012, **23**(3): 724–730 (in Chinese)
- [40] Lawlor DW, Cornic G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water defi-

- cits in higher plants. *Plant, Cell and Environment*, 2002, **25**: 275–294
- [41] Xie T (谢涛), Yang Z-F (杨志峰). Effects of water stress on photosynthetic parameters of *Phragmites australis* in estuarine wetland of Yellow River Delta. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2009, **20**(3): 562–568 (in Chinese)
- [42] Ge J-L (葛江丽), Shi L (石雷), Gu W-B (谷卫彬), *et al.* Photosynthetic characteristics and the regulation of photosystem II function in salt-stressed sweet sorghum seedlings. *Acta Agronomica Sinica (作物学报)*, 2007, **33**(8): 1272–1278 (in Chinese)
- [43] Li X-X (李旭新), Liu B-X (刘炳响), Guo Z-T (郭智涛), *et al.* Effects of NaCl stress on photosynthesis characteristics and fast chlorophyll fluorescence induction dynamics of *Pistacia chinensis* leaves. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2013, **24**(9): 2479–2484 (in Chinese)
- [44] Davidson EA, Belk E, Boone RD. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology*, 1998, **4**: 217–227
- [45] Yang Q-P (杨庆朋), Xu M (徐明), Liu H-S (刘洪升), *et al.* Impact factors and uncertainties of the temperature sensitivity of soil respiration. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, 2011, **31**(8): 2301–2311 (in Chinese)
- [46] Cornelissen JH, Bodegom PM, Aerts R. *et al.* Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes. *Ecology Letters*, 2007, **10**: 619–627
- [47] Larcher W. *Physiological Plant Ecology*. Berlin: Springer-Verlag, 1995
- [48] McCulley RL, Boutton TW, Archer SR. Soil respiration in a subtropical savanna parkland: Response to water additions. *Soil Science Society of America Journal*, 2007, **71**: 820–828
- [49] Raich JW, Potter CS. Global patterns of carbon dioxide emissions from soils. *Global Biogeochemical Cycles*, 1995, **9**: 23–26
- [50] Kursar TA. Evaluation of soil respiration and soil CO<sub>2</sub> concentration in a lowland moist forest in Panama. *Plant and Soil*, 1989, **113**: 21–29
- [51] Malik AI, Colmer TD, Lambers H, *et al.* Changes in physiological and morphological traits of roots and shoots of wheat in response to different depths of waterlogging. *Australian Journal of Plant Physiology*, 2001, **28**: 1121–1131
- [52] Jackson MB, Armstrong W. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. *Plant Biology*, 1999, **1**: 274–287
- [53] Mielke MS, Matos EM, Couto VB, *et al.* Some photosynthetic and growth responses of *Annona glabra* L. seedlings to soil flooding. *Acta Botanica Brasiliica*, 2005, **19**: 905–911
- [54] Chen LZ, Wang WQ, Lin P. Photosynthetic and physiological responses of *Kandelia candel* L. Druce seedlings to duration of tidal immersion in artificial seawater. *Environmental and Experimental Botany*, 2005, **54**: 256–266

---

作者简介 陈亮,男,1989年生,硕士研究生.主要从事全球变化下湿地碳循环研究. E-mail: chenliangformal@126.com

责任编辑 肖红

---

陈亮,孙宝玉,韩广轩,等. 降雨量增减对黄河三角洲滨海湿地土壤呼吸和芦苇光合特性的影响. *应用生态学报*, 2017, **28**(9): 2794–2804

Chen L, Sun B-Y, Han G-X, *et al.* Effects of changes in precipitation amount on soil respiration and photosynthetic characteristics of *Phragmites australis* in a coastal wetland in the Yellow River Delta, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, **28**(9): 2794–2804 (in Chinese)