

阴阳坡植物功能性状与环境因子的变化特征

刘旻霞^{1,2}, 马建祖³

(1. 西北师范大学 地理与环境科学学院, 兰州 730070;

2. 兰州大学 干旱与草地生态教育部重点实验室, 兰州 730000; 3. 甘肃省农业科学院, 兰州 730070)

摘 要:植物性状反映了植物对生长环境的响应和适应,将环境、植物个体和生态系统结构、过程与功能联系起来,研究植物功能性状特征及其随坡向梯度的变化规律,对认识不同环境梯度下植物群落的形成及其对环境的适应机制具有重要意义。以高寒草甸植被为研究对象,测定了阴阳坡植物功能性状和土壤元素含量。结果表明:阳坡阴坡不同生境的土壤含水量、土壤全磷含量和有机质含量的变化均为阳坡<阴坡;土壤全氮含量在阳坡阴坡的变化不明显,而土壤氮磷比和 pH 值的变化均为阳坡>阴坡。阴阳坡上的植物功能性状除叶片氮含量变化不明显外,其它如叶片磷含量和比叶面积均表现出阴坡>阳坡,而叶片氮磷比则是阴坡显著小于阳坡。植物功能性状随坡向的规律性变化,反映了高寒草甸植被群落构建过程中环境对植被的筛选效应。相关分析表明:阴阳坡土壤含水量和土壤养分是影响植物功能性状的重要因子,其中土壤含水量为主导因子。

关键词:植物功能性状; 阳坡; 阴坡; 环境筛选; 高寒草甸

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 1005-3409(2013)01-0102-05

Feature Variations of Plant Functional Traits and Environmental Factor in South-and North-Facing Slope

LIU Min-xia^{1,2}, MA Jian-zu³

(1. Department of Geography and Environment Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China;

2. Key Laboratory of Arid and Grassland Ecology, Ministry of Education, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China; 3. Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070, China)

Abstract: Plant traits link environmental factors, individuals and ecosystem structure and functions as plants respond and adapt to the environment. The characteristics of plant functional traits and variation law by environmental changes are important to understand plant community composition and adaptation mechanism in different environmental gradients. Plant functional traits and soil element contents were studied along north-facing slope to south-facing slope in the alpine meadow. The results showed that the variation of the soil water content, the total phosphorus and soil organic carbon in different habitats from south-facing slope to north-facing slope were in the sequence of south-facing slope<north-facing slope, whereas soil total nitrogen content did not change significantly in the south-facing and north-facing slope, soil N : P ratio and pH changes followed the order of south-facing slope>north-facing slope. The plant functional traits of leaf phosphorus content (LPC) and specific leaf area (SLA) of the habitat from south-facing slope to north-facing slope were in the order of north-facing slope>south-facing slope, except that leaf nitrogen content, but leaf N : P ratio of north-facing slope were significantly less than the south-facing slope. Plant functional traits with the aspect of regular changes reflected the environmental filtering effects in the process of vegetation community forming in an alpine meadow. Correlation analysis showed that soil water content and soil nutrients were the important factors affecting plant functional traits in south-facing slope to north-facing slope, and soil water content was the dominant factor.

Key words: plant functional traits; south-facing; north-facing; environmental filtering; alpine meadow

植物功能性状作为连接植物与环境的桥梁, 是对植物的形态建成、生存生长、适应等行为具有强烈影响的那部分属性特性, 反映植物对环境的适应及植物内部不同功能之间的生活或进化权衡后的一种属性表现^[1-2]。如叶片氮含量等性状直接决定着植物光合能力的高低^[3], 而结构性状如叶面积、叶干重、叶厚度、比叶面积、比根长、组织密度等, 则可以较好地反映植物碳收获最大化所采取的生存策略^[4]。研究表明, 植物的一些性状会随着环境条件的变化而变化, 而另一些性状则变化不明显, 如沿着从干旱到湿润的环境梯度, 植物叶片会由小变大, 氮和磷含量增加、碳氮比下降、同化速率升高等^[5-6]。但是这种变化趋势并不是一成不变的, 会随着研究区范围、研究对象生活型组成以及取样尺度的变化而改变。近年来, 我国也开展了一些有关植物性状方面的研究, 但大多集中于植物功能性状之间的关系以及不同功能群功能性状间的差异^[7-8], 在区域尺度以及大尺度开展研究。对于从微气候生境角度研究植物性状的变化特征较少。

坡向是山地的主要地形因子之一, 坡向影响了地面与风向的夹角和坡面接受的太阳光辐射, 使得不同坡向之间的光、热、水、土和植被的分布均受到影响^[9]。高寒草甸地区, 具有充沛的光照, 影响植物生长和植被结构的因素可能主要是土壤。坡向不同, 土壤温度和土壤水分具有很大的差异^[10-12], 从而使营养的矿化也会在各坡向间产生巨大的差异^[11]。环境筛选和生物间相互作用在坡向上都会发生。首先, 非生物因子, 特别是水分, 可能作为一个筛子来筛选物种多度以及物种性状的范围, 即环境筛选过程。不同的坡向由于环境因子的差异, 性状值的范围会有所不同。其次, 由于可利用资源程度的差异, 物种间的相互作用强度不同会导致不同程度的生态位分化。本文以甘南高寒草甸为研究对象, 分析土壤因子及植物功能性状对不同坡向的响应特征, 探讨植被对不同坡向的适应性策略转变, 在微型气候梯度上为今后的大尺度研究提供基础。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验在兰州大学高寒草甸与湿地生态系统定位研究站(合作)进行。其地理位置为 34°55'N, 102°53'E, 海拔 2 900~3 000 m。年均气温 2℃, 年均降水量 557.8 mm。最冷的 12 月至翌年 2 月 3 个月平均气温 -8.9℃, 最热的 6—8 月 3 个月平均气温为 11.5℃, ≥0℃的年积温为 1 730℃左右, 属于典型的高寒草甸气候区。阳坡的主要植被为矮嵩草(*Kobresia humi-*

lis G. A. Mey. Serg.), 矮蒿草(*Scirpus triqueter* L.) 等莎草科植物; 而阴坡的主要植被为一种灌丛植物金露梅(*Potentilla fruticosa* linn.) 及杂类草。

1.2 研究方法

- 1.2.1 实验设计 于 2009 年 8 月, 在植物生长的顶峰期, 通过罗盘进行坡向定位, 在同一海拔高度沿着山体中部按照逆时针方向依次选取 10 个坡度、方位变化明显的样地来进行分析, 记为 1—10, 其中 1—5 为阳坡, 6—10 为阴坡, 每个样地大约相隔 20 m 左右。在每个样地按上中下的相对位置依次排列样方框, 样方相隔 1 m, 即每个样地做 3 个重复的样方调查(50 cm×50 cm), 记录每个样方的物种数, 以及每个物种的多度、盖度和高度。每个样地选取中间一个样方将物种从地表刈割分类后装入信封中烘干称重。
- 1.2.2 土壤水分测定 在取样期间, 在各个样地取 3 个重复土样, 用铝盒法测定土壤含水量, 土壤含水量的计算公式为: $SWC = (mass_f - mass_d) / mass_f$, 其中, $mass_f$ 为土壤鲜重, $mass_d$ 为土壤干重。
- 1.2.3 土壤化学性质测量 在取样期间用土钻从样地取 3 个重复土样, 带回实验室经风干一个月后, 过 0.15 mm 空筛, 测量土壤化学性质。

土壤全 N 采用 $H_2SO_4-K_2SO_4:CuSO_4:Se$ 催化法消煮。消煮后的溶液经定容、沉淀和稀释后用 SmartChem 200 化学分析仪进行测定。土壤全 P 经过 $H_2SO_4-HClO_4$ 法消煮后, 采用钼蓝比色法测定。采用重铬酸钾热容量法测定土壤有机 C 含量。用 pH 仪测定土壤 pH 值, 以水:土样=2.5:1 的比例进行测定。

- 1.2.4 叶性状测量 比叶面积是在各样地取植物叶片进行扫描后, 用软件 ImageJ 进行叶面积的计算。比叶面积的计算公式为: $SLA = Area_L / Drymass_L$, 其中, $Area_L$ 为叶面积, $Drymass_L$ 为叶片干重。

叶片营养含量测定方法与土壤全氮和全磷的测量方法相同。

- 1.2.5 数据分析 利用单因素方差分析法测量坡向对土壤因子及平均叶性状的影响。用皮尔逊相关分析方法(Pearson Correlation Coefficient)分析土壤及植物性状之间的相互关系, 以上所用的统计分析均在 SPSS 13.0 中进行, 而作图则在 Sigmaplot 10.0 上实现。

2 结果与分析

2.1 阴阳坡土壤因子变化特征

甘南高寒草甸土壤含水量在 0—20 cm 和 20—40 cm 土层均为阴坡明显大于阳坡, 对不同土层的两个坡向土壤含水量进行显著性差异检验, 发现各土层各坡

向之间差异显著($p<0.05$),20—40 cm 土层的土壤含水量高于 0—20 cm 土层(图 1B)。土壤全 P 含量和土壤有机质含量在两个土层均是阴坡显著大于阳坡($p<0.05$),而且 0—20 cm 土层土壤全 P 含量高于 20—40 cm 土层,表层土壤养分富集现象尤为突出(图 1A,F)。土壤全 N 含量在 0—20 cm 土层,阴阳坡之间没有显著差异,但 20—40 cm 土层含量则表现为阴坡>阳坡,阴

阳坡之间差异达到显著水平($p<0.05$),0—20 cm 土层土壤养分含量高于 20—40 cm 土层,同样表现出表层营养富集(图 1C)。土壤的氮磷比在两个土层中均为阳坡>阴坡,且不同土层不同坡向之间差异显著(图 1D)。土壤的 pH 值在不同土层都为阳坡>阴坡,阴坡和阳坡之间差异显著,但其 20—40 cm 土层的值大于 0—20 cm 土层(图 1E)。

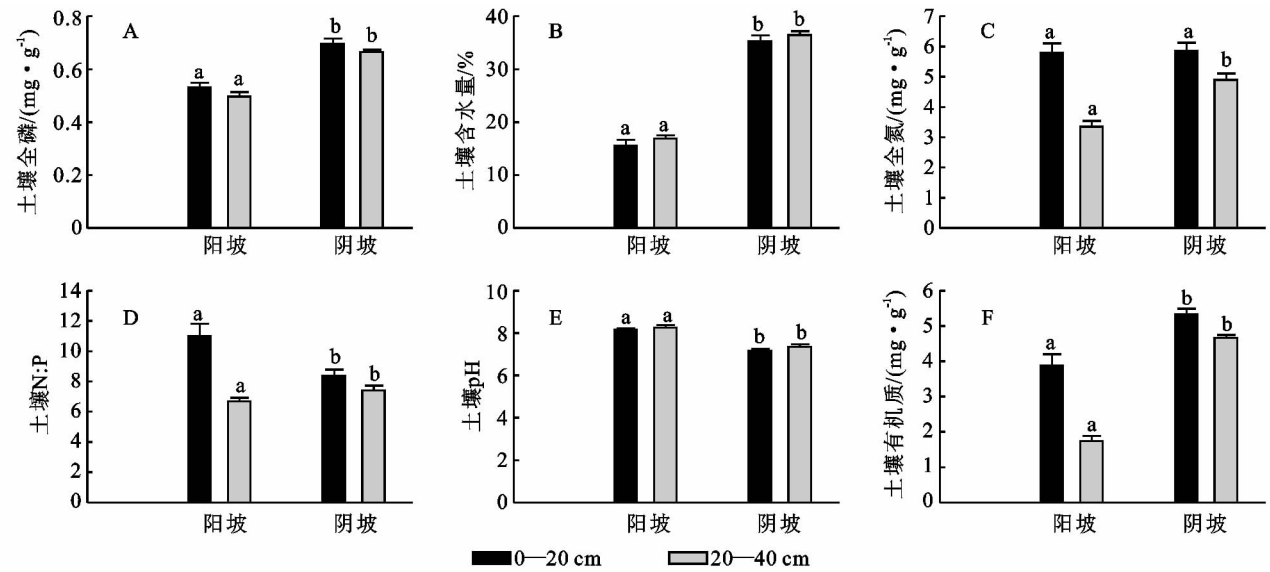


图 1 阳坡、阴坡土壤养分和含水量的变化

注:同一部分不同字母表示差异性显著($p<0.05$)。下同。

2.2 阴阳坡上植物性状变化特征

甘南高寒草甸植物群落水平叶片 P 含量在阴坡和阳坡的平均值分别为(1.68±0.45) mg/g 和(1.371±0.33) mg/g,对不同坡向的叶片 P 含量作显著差异性检验,结果表明,植物叶片 P 含量阴坡和阳坡之间差异显著($p<0.05$),阴坡明显大于阳坡(图 2A)。植物群落叶片 N 含量在阴坡和阳坡的平均值分别为(22.06±9.31) mg/g 和(23.05±6.85)

mg/g,单因素方差分析结果表明,叶片 N 含量在不同坡向之间没有显著差异(图 2D)。植物群落叶片比叶面积的平均值在阴坡为(153.64±41.19) cm²/g、阳坡为(121.58±35.40) cm²/g,阴坡>阳坡,比叶面积在阴坡和阳坡之间差异显著($p<0.05$)(图 2B)。植物叶片氮磷比在阳坡为 17.10±3.86,阴坡为 13.22±4.57,阳坡显著大于阴坡($p<0.05$)(图 2C)。

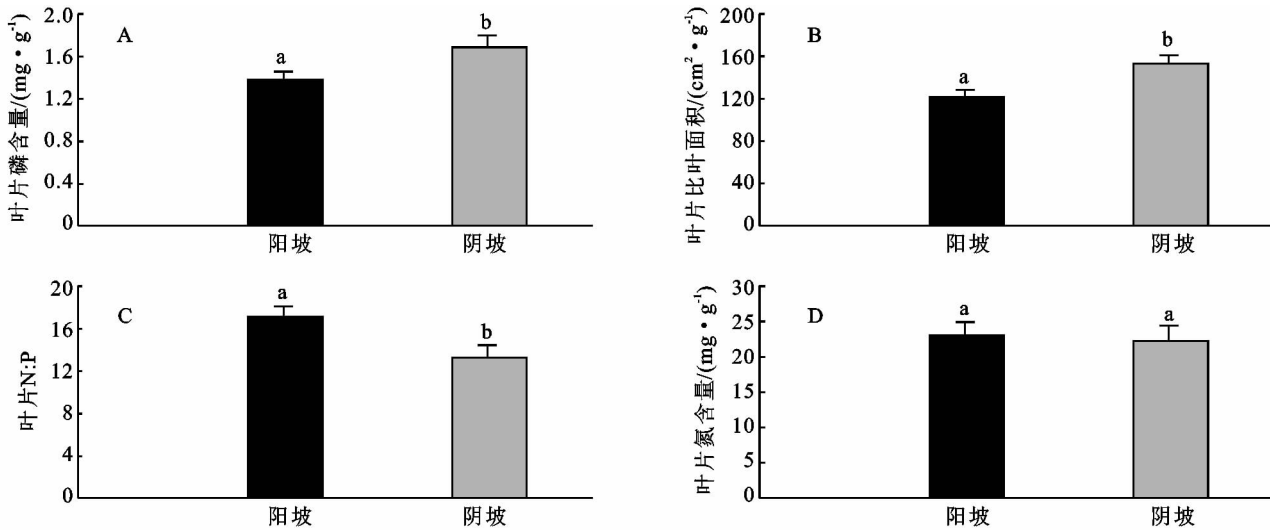


图 2 阳坡、阴坡植物功能性状的变化

2.3 植物性状和土壤因子的相关关系

高寒草甸阴阳坡植物性状的变化因土壤水分和养分资源的供给水平而表现出不同的响应。由表 1 可知,不同坡向上土壤全磷、有机质、含水量都呈极显著正相关,相关系数分别为:0.890,0.879,0.962,与土壤 pH 值呈显著负相关,相关系数为0.977。而坡向与植物性状除叶片氮磷比外,与其它均显著相关,其中与叶片含磷量呈极显著相关,相关系数为 0.913。土壤全磷含量和叶片全磷量呈极著正相关($p <$

0.01),与比叶面积显著相关($p <$ 0.05)。土壤有机质与叶片全磷和比叶面积都呈极显著正相关($p <$ 0.01),相关系数分别为 0.878 和 0.858。土壤含水量与叶片全磷、叶片全氮以及比叶面积都显著相关,其中与叶片全磷极显著相关,相关系数为 0.952。土壤 pH 值与叶片氮含量和比叶面积都呈极显著负相关($p <$ 0.01)。由此可知,高寒草甸植物功能性状对水分的响应更为显著。

表 1 植物性状与土壤因子在坡向上的相关关系

项目	坡向	全氮	全磷	有机质	含水量	pH 值	叶片含磷量	叶片含氮量	叶片氮磷比	比叶面积
坡向	1.000									
全氮	0.403	1.000								
全磷	0.890**	0.431	1.000							
有机质	0.879**	0.746*	0.839**	1.000						
含水量	0.962**	0.487	0.954**	0.912**	1.000					
pH 值	-0.977**	-0.531	-0.921**	-0.933**	-0.982**	1.000				
叶片磷含量	0.913**	0.474	0.895**	0.878**	0.952**	-0.927**	1.000			
叶片氮含量	0.688*	0.186	0.482	0.516	0.659*	-0.674*	0.614	1.000		
叶片氮磷比	-0.283	-0.419	-0.380	-0.474	-0.310	0.314	-0.408	0.410	1.000	
比叶面积	0.680*	0.736*	0.763*	0.858**	0.760*	-0.782**	0.653*	0.290	-0.399	1.000

3 结论与讨论

从阳坡到阴坡的生境变化过程中,环境因子发生了巨大的变化。阳坡环境比较恶劣,光照强、土壤含水量低、土壤矿化严重,而且阳坡的坡度(平均 31°)大于阴坡(平均 22°),阳坡的土壤养分含量比阴坡的低。一般来讲,坡度越陡,养分含量越低。这是因为坡度越大,土壤养分越容易流失^[13],另外雨季造成阳坡土壤养分流失比较严重,也是导致阳坡土壤养分含量比较低的原因之一。本研究结果显示,土壤的全磷含量、有机质含量以及含水量从阳坡到阴坡都显著提高,这与其它的研究相一致,即阴坡具有相对较高的土壤营养资源^[14-15]。而土壤的氮磷比和 pH 值则降低了,pH 值的差异可能与土壤含水量有关,前人的研究表明,降水量高的地区比干旱地区的土壤呈较强的酸性。

比叶面积与植物的生长和生存对策有紧密的联系,是反映植物对不同生境适应特性的一个指标。通常情况下,在资源有限的生境中,生长缓慢的物种比叶面积都比较低,而高比叶面积的植物常常分布在土壤营养资源丰富的地方,且保持体内营养的能力较强^[16],这与本研究结果一致。高寒草甸阴阳坡上,植物的性状产生了巨大的差异。阳坡的土壤养分含量和水分含量都比较低,土壤比较贫瘠,植物平均比叶面积都比较小,而阴坡由于有充足的资源,植物的比叶面积大于阳坡。叶片的含磷量在阴坡明显大于阳

坡,而对叶片含氮量而言,虽然群落水平平均值在两个坡向之间没有显著的差异,但总体表现为阴坡>阳坡。这与 Reich 等^[17]对全球 1 280 个植物种的结论一致,Reich 的研究结果表明,叶片氮、磷含量会随着温度的升高而降低,而高寒草甸阳坡的土壤温度和照度都高于阴坡^[18]。叶片的氮磷比则从阳坡的 17 降低到了阴坡的 13。一些研究发现快速生长的潜力一般与较低的氮磷比相关^[19],这是因为,快速的生长需要磷含量丰富的核糖核酸来支持蛋白质的合成,因此磷的增长要比氮快,造成了有机个体快速生长时较低的氮磷比。

群落构建即植物群落形成的过程往往受到多种因素的影响,基于性状的群落构建理论认为存在两个过程影响群落性状值的分布,即竞争和生境筛选。在一个局域群落中,竞争会导致共存物种间生态学的差异,即性状趋异;而生境筛选则控制着性状值的分布范围,即性状趋同^[20-21]。许多学者^[22-23]对此也进行了大量的研究。根据这一理论,不同环境梯度下的植物群落应当具有某种相似的性状特征。本研究结果表明,在群落水平上,功能性状对不同坡向的响应特征明显:在高寒草甸的阳坡,植物的比叶面积、叶片含磷量、含氮量都较低,地上生物量较少,即多数以禾草类(禾草科和莎草科)为主^[18]。并且,之前的研究已经表明在坡向梯度上,土壤水分是塑造群落物种构成的最主要的限制性因素^[10,24],这与本研究结果一致(表 1),

进一步的相关分析表明,土壤含水量、含磷量、有机质等均与植物的某些性状相关,但土壤水分是影响植物性状的主导因子。而在阴坡,主要的功能群为非豆科杂草(杂草类)和灌木,如禾草的叶养分含量和比叶面积一般都比杂草低,这也与本研究结果相一致。这表明,高寒草甸坡向上植物群落形成过程中,存在明显的环境筛选效应^[25],环境筛选效应的存在,决定了不同环境条件生存的物种往往具有对环境适应的较为一致的性状特征。这进一步证明,遵循植被与环境的相互适应机制,了解环境筛选对植物群落形成的作用,对于本地区植被恢复重建具有重要的指导意义。

参考文献:

- [1] Reich P B, Buschena C, Tjoelker M G, et al. Variation in growth rate and ecophysiology among 34 grassland and savanna species under contrasting N supply a test of functional group differences[J]. *New Phytologist*, 2003, 157(3):617-631.
- [2] 施宇,温仲明,龚时慧,等. 黄土丘陵区植物功能性状沿气候梯度的变化规律[J]. *水土保持研究*, 2012, 19(1): 108-116.
- [3] 张林,罗天祥. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展[J]. *植物生态学报*, 2004, 28(6):844-852.
- [4] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. Leaf life-span in relation to leaf plant and stand characteristics among diverse ecosystems[J]. *Ecological Monographs*, 1992, 62(3):365-392.
- [5] Wright I J, Reich P B, Westoby M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats [J]. *Functional Ecology*, 2001, 15(4):423-434.
- [6] Reich P B, Ellsworth D S, Walters M B, et al. Generality of leaf traits relationship: a test across six biomass [J]. *Ecology*, 1999, 80(6):1955-1969.
- [7] 刘金环,曾德慧, Lee Don Koo. 科尔沁沙地东南部地区主要植物叶片性状及其相互关系[J]. *生态学杂志*, 2006, 25(8):921-925.
- [8] 白文娟,郑粉莉,董莉丽,等. 黄土高原水蚀风蚀交错带不同生境植物的叶性状[J]. *生态学报*, 2010, 30(10): 2529-2540.
- [9] Auslander M, Nevo E, Inbar M. The effects of slope orientation on plant growth, developmental instability and susceptibility to herbivores[J]. *Journal of Arid Environments*, 2003, 55(3):405-416.
- [10] Sternberg M, Shoshany M. Influence of slope aspect on Mediterranean woody formations: comparison of a semiarid and an arid site in Israel[J]. *Ecological Research*, 2001, 16(2):335-345.
- [11] Pen-Mouratov S, Berg N, Genzer N, et al. Do slope orientation and sampling location determine soil biota composition[J]. *Frontiers of Biology in China*, 2009, 4(3):364-375.
- [12] 朱乐天,焦峰,刘源鑫,等. 黄土丘陵区不同土地利用类型土壤水分时空变异特征[J]. *水土保持研究*, 2011, 18(6):115-118.
- [13] 杜峰,梁宗锁. 陕北黄土丘陵区撂荒群落土壤养分与地上生物量空间异质性[J]. *生态学报*, 2008, 28(1):49-53.
- [14] Gong X, Brueck H, Giese K M, et al. Slope aspect has effects on productivity and species composition of hilly grassland in the Xilin River Basin, Inner Mongolia, China[J]. *Journal of Arid Environments*, 2008, 72(4): 483-493.
- [15] 潘占兵,余峰,王占军,等. 宁南黄土丘陵区坡向、坡位对苜蓿地土壤含水量时空变异的影响[J]. *水土保持研究*, 2010, 17(2):141-144.
- [16] Körner C. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*[M]. Berlin: Springer-Verlag Press, 1999.
- [17] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(30):11001-11006.
- [18] 聂莹莹,李新娥,王刚. 阳坡—阴坡生境梯度上植物群落 α 多样性与 β 多样性的变化模式及其与环境因子的关系 [J]. *兰州大学学报:自然科学版*, 2010, 46(6):73-79.
- [19] Niklas K J, Owens T, Reich P B, et al. Nitrogen/phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth[J]. *Ecology Letters*, 2005, 8(6):636-642.
- [20] Lavorel S, Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail[J]. *Functional Ecology*, 2002, 16(5):545-556.
- [21] 韩煜,赵廷宁,陈琳,等. 坡面植被恢复试验示范区植被群落特征初步研究[J]. *水土保持研究*, 2010, 17(4): 188-194.
- [22] Kraft N J B, Valencia R, Ackerly D D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest[J]. *Science*, 2008, 322(5901):580-582.
- [23] Cornwell W K, Ackerly D D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California[J]. *Ecological Monographs*, 2009, 79(1):109-126.
- [24] Martinez J A, Armesto J J. Ecophysiological plasticity and habitat distribution in three evergreen sclerophyllous shrubs of the Chilean matorral[J]. *Acta Oecologica*, 1983, 4(3):211-219.
- [25] He J S, Wang Z H, Wang X P, et al. A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau[J]. *New Phytologist*, 2006, 170(4):835-848.