

黄土丘陵区阴坡和阳坡优势木本植物叶功能性状比较

董水丽, 刘恩斌

(延安职业技术学院, 陕西 延安 71600)

摘要:通过比较阴坡和阳坡优势种(阴坡:山杨、油松、辽东栎和刺槐;阳坡:荆条、山桃、狼牙刺和黄刺玫)叶功能性状(比叶质量、膨压损失点对应的叶水势、叶碳同位素组成 $\delta^{13}\text{C}$ 及叶 N、P 和 K 含量)的差异,探讨了植物对不同坡向的生存和适应机制。结果表明:(1) 阳坡优势种较阴坡优势种具有高的叶 $\delta^{13}\text{C}$,且在旱季具有较高的 K 含量,表明高水分利用效率和 K 素累积是阳坡植物适应其生境的重要手段。(2) 阳坡优势种间叶性状差异小于阴坡优势种,阳坡植物叶性状表现出明显的趋同性。(3) 8 种优势植物中,刺槐的比叶质量最小,叶 N 和 P 含量最高,叶 $\delta^{13}\text{C}$ 相对较高,反映了其高光合和高水分利用效率的特性,表明刺槐采取竞争性生存策略。相比之下,油松的比叶质量最大,其叶 $\delta^{13}\text{C}$ 、N、P 和 K 含量最低,表明油松采取防御性生存策略,其他 6 种植物介于中间。

关键词:黄土丘陵区; 坡向; 优势种; 叶功能性状

中图分类号: Q945.78

文献标识码: A

文章编号: 1005-3409(2015)04-0326-06

Comparison of Leaf Functional Traits of Dominant Woody Plants on Shady Slope and Sunny Slope in the Loessial Hilly Region

DONG Shuli, LIU Enbin

(Yan'an Vocational and Technical College, Yan'an, Shaanxi 712100, China)

Abstract: The differences of leaf functional traits (leaf mass per area, leaf water potential at turgor loss point, leaf carbon isotope composition $\delta^{13}\text{C}$ and leaf N, P and K contents) of dominant woody plants on shady slope and sunny slope (*Populus davidiana*, *Pinus tabulaeformis*, *Quercus liaotungensis* and *Robinia pseudoacacia* growing on the shady slope, *Vitex negundo*, *Prunus davidiana*, *Sorophora viciifolia* and *Rosa xanthina* growing on the sunny slope) were compared in order to probe into the mechanism that plants adapt to different slope aspects. The results showed that: 1) the dominant species on the sunny slope had higher leaf $\delta^{13}\text{C}$ and K content in the dry season, indicating that higher water use efficiency and K accumulation are the major mechanisms of plant adaptation to the habitat on the sunny slope; 2) the variation of leaf functional traits of dominant woody species growing on the sunny slope was slighter compared to those growing on the shady slope, demonstrating the convergence of leaf functional traits of dominant woody species growing on the sunny slope; 3) *Robinia pseudoacacia* had the least leaf mass per area, the highest N, P and K contents and relatively higher leaf $\delta^{13}\text{C}$ among eight species, reflecting its high photosynthetic capacity and water use efficiency, and the competitive strategy to survive. On the contrary, *Pinus tabulaeformis* had the highest leaf mass per area, the lowest $\delta^{13}\text{C}$, N, P and K contents, suggesting that it uses the defensive strategy to survive. The survival strategies of other six species are among the competitive and defensive spectrum.

Keywords: loess hilly region; slope aspect; dominant woody species; leaf functional traits

在黄土丘陵区,坡向是影响植被分布的一个重要因素,其中阴坡主要以山杨、油松、辽东栎等乔木为主要优势种,而在阳坡,则以山桃、狼牙刺和黄刺玫等耐旱灌木为主要优势种,从而形成该地不同坡向上植被分布格局的不同。阴坡和阳坡植被分布格局的差异,归根结底与阳坡和阴坡光照、土壤水分和土壤温度条

件等的不同有关,阳坡因为太阳辐射量大,与阴坡相比表现出光照强、土壤水分含量低和土壤温度高的特点^[1-2]。旱季阳坡强烈的蒸散可能导致其水分难以满足乔木生长的需要。此外,土壤养分含量也可能不同,阴坡林下一般有厚的腐殖质层,其养分含量可能要高于阳坡^[3-4],土壤水分亏缺亦会限制养分的吸收

和利用,从而造成阳坡和阴坡植物在水分和养分利用策略上的差异。

植物在漫长的进化过程中,与环境相互作用,逐渐形成了许多形态和生理方面的适应对策,以最大程度地减小环境的不利影响,这些适应对策的表现即为植物功能性状^[4],其中叶功能性状反映了植物对资源摄取和利用的策略,且与整株植物及生态系统的性质密切相关^[5]。因此本研究试图从叶功能性状的角度揭示黄土丘陵区优势种对不同坡向的适应机制,探讨不同坡向物种的生存和适应策略,从而为黄土丘陵区不同地形条件下植被恢复中树种的选择提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 研究地点

试验在宜川县黄龙山铁龙湾林场所属的松峪沟流域(35°39'N,110°06'E)进行。该区地处黄龙山南缘,属梁状丘陵,海拔800~1200 m,坡度20°~25°,流域面积为2.94 km²。年平均气温9.8℃,多年平均降水量574.4 mm,土壤为灰褐色森林土,地带性植被为落叶林、温性针叶林和落叶灌丛,以松栎林为顶级群落。流域内主要乔木树种有辽东栎(*Quercus liaotungensis*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)、山杨(*Populus davidiana*)、白桦(*Betula platyphylla*)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)和杜梨(*Pyrus betuli-folia*)等,灌木有山杏(*Prunus armeniaca*)、山桃(*Prunus davidiana*)、黄刺玫(*Rosa xanthina*)、狼牙刺(*Sorophora viciifolia*)、荆条(*Vitex negundo*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)等,草本植物主要有铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)和白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)等。

1.2 试验材料

2008年6—7月在该流域选择阳坡和阴坡各1个,其中阴坡位于该流域的三架山,坡度为21°,主要植被以山杨、油松、辽东栎和刺槐为主,阳坡位于该流域一个在撂荒地经近30 a封禁后发展起的阳坡沟坡上,坡度为26°,主要植被以荆条、山桃、狼牙刺和黄刺玫为主。在每个坡的坡中部沿坡向设20 m×30 m样方一个,每个样方中心和对角线上共取5钻,测定土壤含水量,取土间隔为20 cm,取土深度为3 m,另取表层0—20 cm土壤进行养分测定,取样位置与打钻位置相同。选取各样方内的植物优势种,每个优势种随机选6株(丛),每株(丛)上选取3 a生光照充足、健康生长的南部枝条1枝,除幼嫩叶外,所有叶用于植物叶性状测定。土壤水分和养分仅在2008年6月5日采样,植物样品在2008年6月5日和7月

15日各采样一次。

1.3 测定项目及方法

(1) 土壤含水量和养分:土壤含水量用烘干法测定。土壤养分包括有机质、全氮、全磷和全钾。有机质含量采用重铬酸钾容量法—外加热法测定,全N采用开氏法消化,用全自动凯氏定氮仪(KDY-9830, KET-UO)进行测定,全P采用氢氧化钠碱熔—钼锑抗比色法,全K采用氢氧化钠碱熔—火焰光度计测定。

(2) 比叶质量(LMA):每枝上除未伸展开叶外的所有成熟叶用扫描仪扫描,Image-J软件计算叶面积,然后在75℃下烘干48 h,称其干质量,叶面积与干质量之比即为比叶质量。

(3) 叶片碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}$)的测定:叶片烘干粉碎后过0.1 mm筛,然后取约3 mg样品封入真空的石英管中,加入氧化铜和银箔,在800~850℃下燃烧至少4 h,燃烧产生的CO₂经结晶纯化后,用MAT-251型质谱仪(德国Finnigan公司)测定叶片的¹³C/¹²C比值,并以PDB(Pee Dee Belemnite)为标准计算叶片 $\delta^{13}\text{C}$,分析精度为0.2‰。

(4) 膨压损失点对应的叶水势(Ψ_{tp}):膨压损失点对应的叶水势通过制作压力—容积曲线(PV曲线)求得。利用Tyree等^[6]提出的自然风干法制作PV曲线。每枝上取一个成熟叶片,叶片置于水中遮光饱和12 h后取出,擦干表面残留水分,快速称重,求得叶片饱和时的质量,随即将叶片固定于压力室中测定其平衡势。取出叶片,放置在室内自然脱水,每隔一段时间测定其质量和平衡势,重复上述过程直至样品严重脱水萎蔫,然后置于75℃烘箱中烘干48 h,称其干重。利用Schulte等^[7]编制的PV曲线程序进行拟合,求得膨压损失点对应的叶水势。

(5) 叶养分含量:叶样品粉碎过筛后,用硫酸—双氧水消煮,采用全自动凯氏定氮仪测定叶氮含量,钼黄比色法测定叶磷含量,火焰光度计法测定叶钾含量。

1.4 统计分析

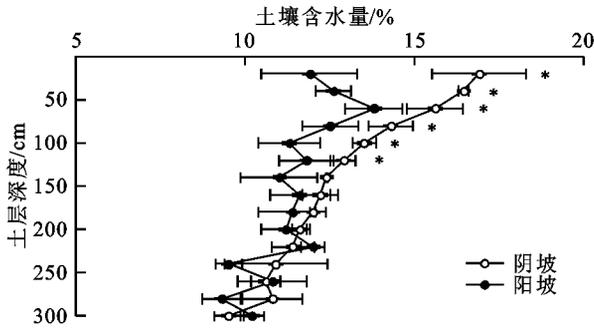
不同物种之间叶性状的差异用单因素方差分析进行检验,若达到显著后用LSD法进行多重比较。阳坡和阴坡土壤性质和植物叶性状的差异用独立样品的 t 检验进行显著性分析。阴坡和阳坡不同物种间叶性状间相关关系用Pearson相关分析进行检验。所有统计分析均用SPSS 16.0软件进行。

2 结果与分析

2.1 阴坡和阳坡土壤含水量和养分含量

图1为阴坡和阳坡3 m土层内的含水量,1.2 m土层以上,阴坡和阳坡土壤的平均含水量分别为

14.94%和 12.32%，阴坡土壤含水量显著高于阳坡；1.2~3.0 m 内，阴坡和阳坡土壤的平均含水量分别为 11.27%和 10.78%，二者仅相差 0.5%，差异不显著。阴坡土壤的有机质、全氮和全磷含量显著高于阳坡，但全钾含量差异不显著(表 1)。



注：* 为相同土层阳坡和阴坡之间土壤含水量的 t 检验显著性， $p < 0.05$ 。

图 1 阴坡和阳坡 6 月份的土壤含水量

2.2 阳坡和阴坡优势种叶水分性状

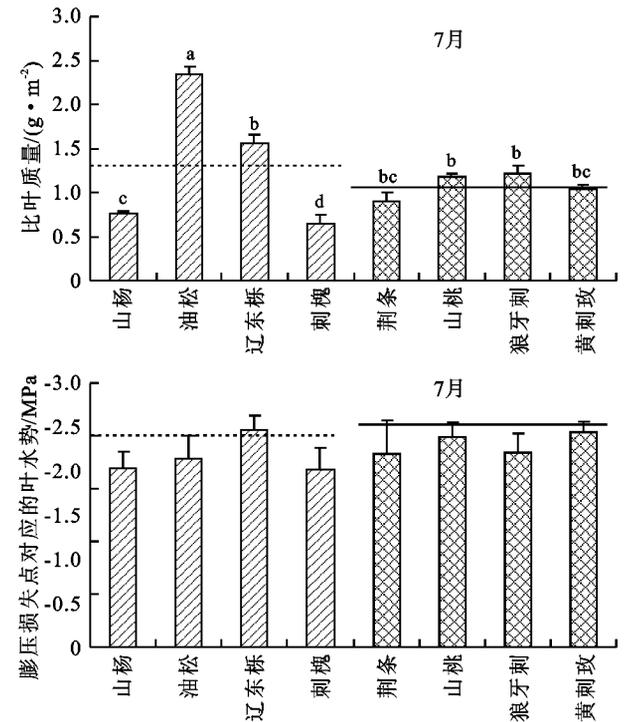
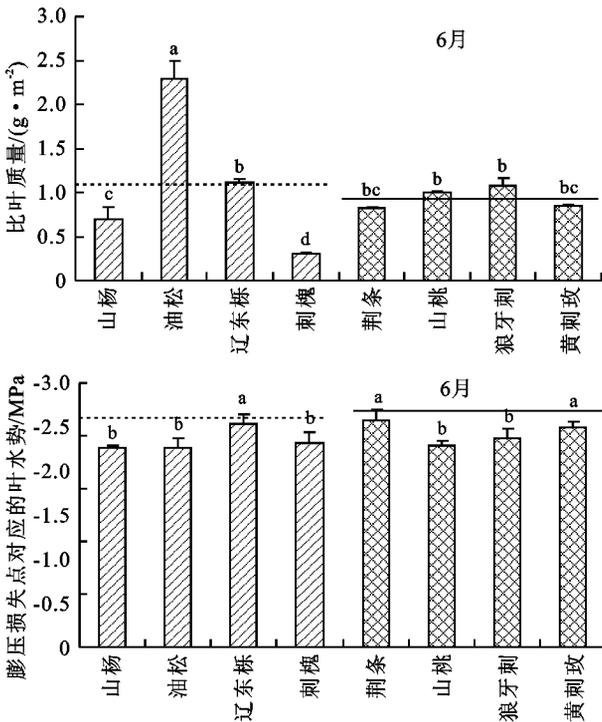
图 2 为阴坡和阳坡 8 种优势植物的比叶质量和膨压损失点对应的叶水势。8 种植物中，针叶植物油

松的比叶质量最高，为其他植物的 2 倍左右，辽东栎和阳坡的 4 种灌木的比叶质量介于中间，而山杨和刺槐的比叶质量相对较低；阴坡 4 种优势植物和阳坡 4 种优势植物的平均比叶质量差异不大，且阳坡优势种比叶质量间的差异要小于阴坡。8 种植物 6 月份膨压损失点对应的叶水势存在显著差异，而 7 月份差异不显著。辽东栎、荆条和黄刺玫 6 月份膨压损失点对应的叶水势较低，反映了其耐旱性相对较强，而其它 5 种植物膨压损失点对应的叶水势差异不大。尽管阳坡和阴坡的土壤含水量有明显差异，但其优势种的平均膨压损失点对应的叶水势并无显著差异，阳坡稍低于阴坡。

表 1 阴坡和阳坡 6 月份土壤养分含量

坡向	有机质/%	全 N/ ($g \cdot kg^{-1}$)	全磷/ ($g \cdot kg^{-1}$)	全 K/ ($g \cdot kg^{-1}$)
阴坡	1.56 ± 0.26	1.11 ± 0.08	0.74 ± 0.21	27.38 ± 3.78
阳坡	$2.15 \pm 0.37^*$	$1.45 \pm 0.11^*$	$1.03 \pm 0.19^*$	29.55 ± 5.34

注：* 为同土层阴坡和阳坡之间土壤养分含量的 t 检验显著性， $p < 0.05$ 。



注：不同小写字母表示物种间在 $p < 0.05$ 下达到显著。虚和实横线分别为阴坡和阳坡 4 种优势种的平均值。

图 2 阴坡和阳坡优势种的比叶质量及膨压损失点对应的叶水势

图 3 为阴坡和阳坡 8 种优势植物的叶碳同位素组成 $\delta^{13}C$ 。6 月份，山桃的 $\delta^{13}C$ 最高，其次为刺槐和其它 3 种灌木及山杨，而油松和辽东栎的 $\delta^{13}C$ 值最小，7 月份各种植物的 $\delta^{13}C$ 与 6 月份差异不大，8 种植物之间亦表现出相同的变化趋势(图 3)。无论是 6 月份还是 7 月份，阳坡 4 种优势种的叶 $\delta^{13}C$ 高于阴坡 4 种优势种(6 月： $p < 0.05$ ；7 月： $p < 0.1$)，表明阳

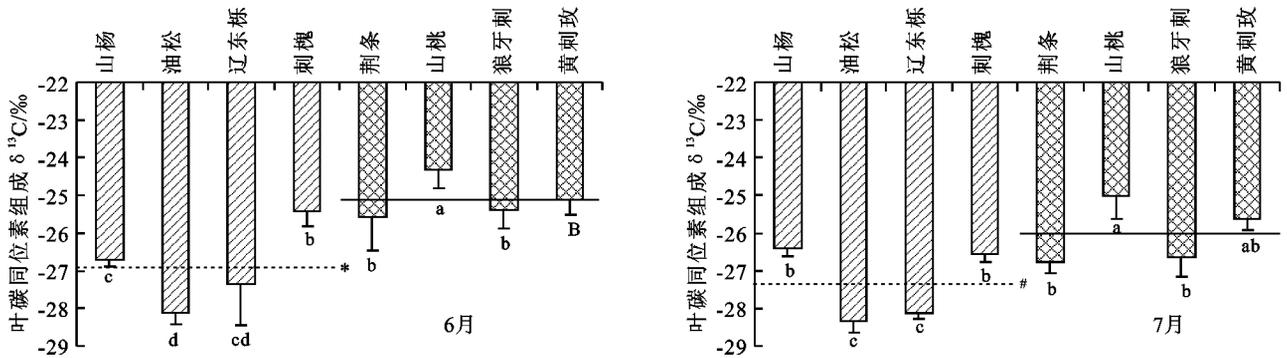
坡优势种较阴坡优势种具有较高的 WUE。阴坡 4 种优势种之间的叶 $\delta^{13}C$ 在 6 月份最高与最低值相差 2.7‰，7 月份为 1.9‰，而阳坡 4 种优势种之间 6 月和 7 月最高与最低值差异分别为 1.2‰和 1.7‰，阳坡优势种 $\delta^{13}C$ 的差异小于阴坡。

2.3 阳坡和阴坡优势种叶养分性状

图 4 为阴坡和阳坡 8 种优势植物的叶 N、P 和 K

含量。从中可看出:8种植物6月份和7月份的叶N含量分别为0.92%~3.67%和1.5%~3.27%,6月份刺槐和狼牙刺的N含量最高,油松最低,其他植物介于中间;7月份则以刺槐最高,油松和黄刺玫最低,其他植物介于中间。6月和7月份8种植物的叶P含量分别介于0.85%~2.55%和1.13%~2.39%之间,两个月均以刺槐P含量为最高,6月份油松P含

量最低,7月黄刺玫P含量最低。8种植物6月份和7月份的叶K含量分别介于0.25%~2.43%和0.32%~1.59%,6月份狼牙刺的K含量最高,油松最低,而7月份,刺槐、山桃和狼牙刺的K含量最高,而油松最低。8种植物中,刺槐的叶N、P和K含量大多数时段显著高于其他树种,油松叶N、P和K含量显著低于其他7种植物。



注:不同小写字母表示物种间在 $p < 0.05$ 下达到显著。虚和实横线分别为阴坡和阳坡4种优势种的平均值。*和#为阳坡和阴坡优势种平均值之间的 t 检验结果, * $p < 0.05$, # < 0.1 。下同。

图3 阴坡和阳坡优势种叶碳同位素组成 $\delta^{13}C$

阳坡和阴坡优势种的叶平均N和P含量在6月和7月均差异不大,但阳坡优势种6月份的平均K含量比阴坡高74.5% ($p < 0.15$),7月份,阳坡优势种的平均K含量比阴坡高31.5%,但二者之间差异不显著。阳坡各养分最大值与最小值的差异均小于阴坡。

2.4 阴坡和阳坡优势种叶性状之间的关系

阴坡4种优势种叶性状进行Pearson相关分析时,其比叶质量与叶 $\delta^{13}C$ 、叶N、叶P和叶K含量之间均呈极显著或显著负相关,叶 $\delta^{13}C$ 与叶N、P和K含量间均呈显著正相关关系,叶N与P含量、P与K含量、N与K含量之间均呈显著正相关关系。阳坡优势种叶性状之间,除N与K含量之见的正相关关系达到极显著外,其他叶性状之间无显著相关关系。

3 讨论

阳坡土壤含水量和养分明显低于阴坡(图1,表1),但光照强度高于阴坡^[8],表明阳坡和阴坡有不同的生长环境。尽管有很多研究报道在干旱和贫瘠环境生境中,植物常进化出小的叶面积和高的比叶质量^[9-10],比叶质量越高,植物叶片的细胞壁组分和碳含量越高,碳同化能力相对较低^[11]。干旱生境中的植物亦具有低的膨压损失点对应的叶水势^[12],低的膨压损失点意味着植物在低土壤水势时能维持气孔导度和水力导度,光合气体交换和生长,因而植物越耐旱^[13]。但本研究并未发现阳坡和阴坡优势种在比叶质量和膨压损失点对应的叶水势上具有差异,表明这些叶性状主要决定于植物本身的遗传因素。本

研究中发现,阳坡优势种具有较大的叶 $\delta^{13}C$ 值。植物叶 $\delta^{13}C$ 值可以用来间接指示植物的长期水分利用效率, $\delta^{13}C$ 值越大,水分利用效率越高^[14-15]。阳坡优势种通过水分利用效率的增加,从而提高其对干旱逆境的适应性。

干旱逆境下植物叶片通常具有高的N、P和K含量^[9-11],干旱生境中叶片氮含量的增加不仅有助于植物光合器官在干旱区高光强下得到饱和,而且高氮含量有利于更多的氮分配到光合器官中,使叶片在气孔导度较低时就能达到一定的光合速率。P在植物新陈代谢过程中起重要作用,不但通过影响植物的渗透调节能力和保水力来增强植物组织的抗旱能力,而且能够通过提高植物体内可溶性糖和磷脂的含量增强细胞膜的稳定性。K在调节气孔功能和提高植物水分利用效率方面有着重要的作用,同时能够促进植物光合作用和光合产物的运输、提高 CO_2 的同化率。本研究中,通过比较阴坡和阳坡优势种的养分含量,发现阳坡优势种的N与P含量与阴坡相比并无显著差异,但6月份阳坡优势种的K含量有一定程度增加,7月份由于降雨的作用,阳坡和阴坡优势种的K含量并无显著差异,表明坡向并未影响到N和P含量的差异。

尽管阴坡和阳坡的土壤养分含量有差异,但不同植物通过其自身的吸收和调节机制维持叶内养分的相对平衡,导致阴坡和阳坡的养分含量差异不大,也从另一侧面证明该地区阴坡和阳坡水分条件对植物的影响要大于养分条件的影响。

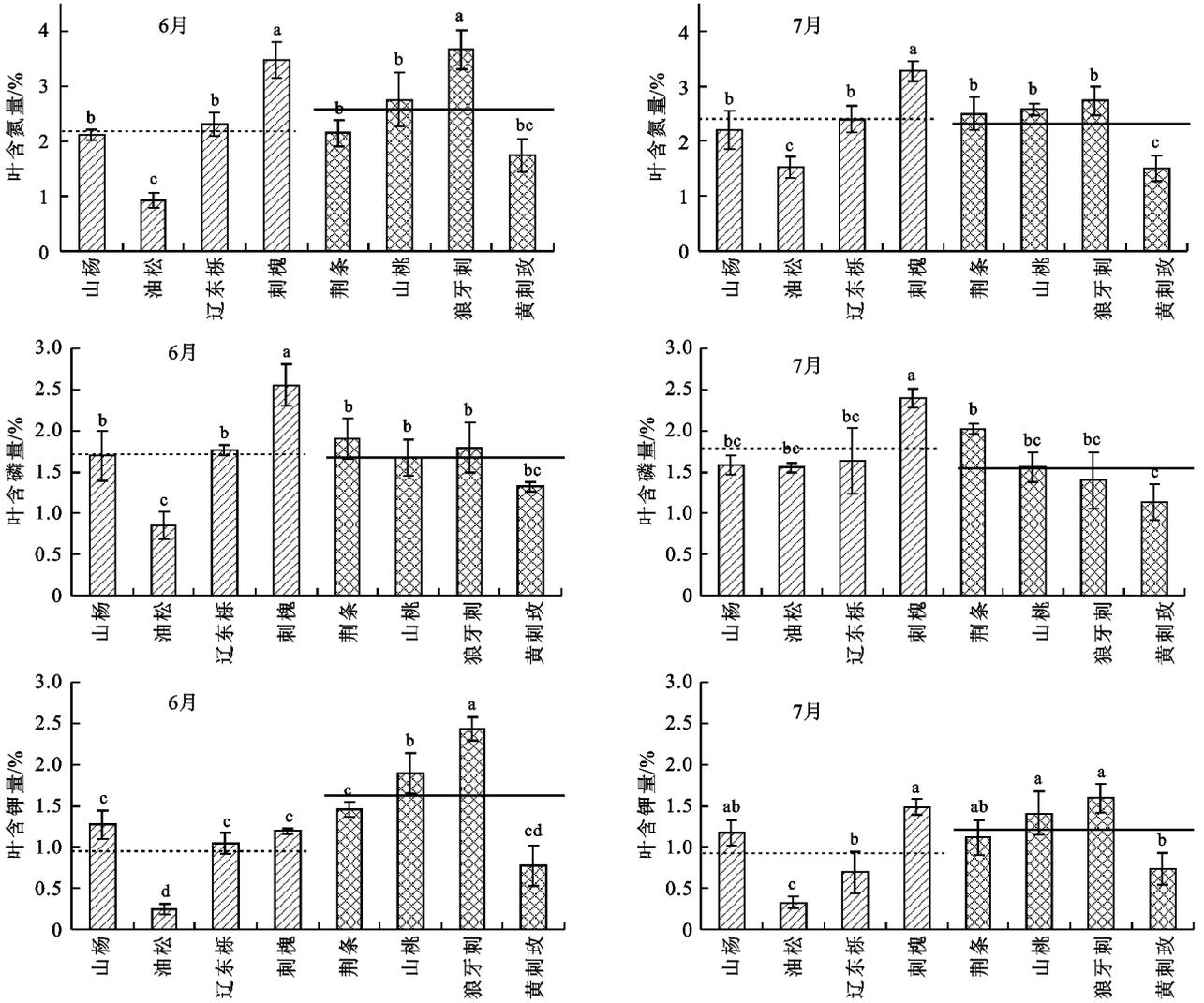


图 4 阴坡和阳坡优势种的叶 N、P 和 K 含量

表 2 阴坡和阳坡优势种叶功能性状之间的相关关系

坡向	叶性状	LMA	Ψ_{lip}	$\delta^{13}C$	N	P	K
阴坡	LMA	1					
	Ψ_{lip}	0.103	1				
	$\delta^{13}C$	-0.929**	-0.240	1			
	N	-0.840**	-0.039	0.766*	1		
	P	-0.776*	-0.109	0.743*	0.965**	1	
	K	-0.955**	-0.207	0.824*	0.806*	0.754*	1
阳坡	LMA	1					
	Ψ_{lip}	-0.488	1				
	$\delta^{13}C$	-0.086	0.458	1			
	N	0.431	-0.460	0.010	1		
	P	-0.352	-0.190	-0.164	0.534	1	
	K	0.356	-0.241	0.214	0.936**	0.481	1

注: LMA, Ψ_{lip} , $\delta^{13}C$, N, P 和 K 分别指比叶质量、膨压损失点对应的叶水势、叶碳同位素组成、氮含量、磷含量和钾含量。* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, $n = 8$ 。

大量研究表明植物叶片中的 $\delta^{13}C$ 值与 N 含量呈正相关关系^[10-11,16],我们在阴坡优势种上的研究结果也支持这点,但在阳坡优势种上并未发现二者的相

关关系,原因可能与有些植物用于碳同化过程的 N 占叶片总 N 的比例较小,阳坡植物由于要抵抗强光和土壤水分亏缺等,而将大部分 N 用于防御性的结

构组成中,导致其具有较小的光合氮利用效率,从而使得阳坡植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与叶片 N 含量之间没有相关性^[17]。此外,阳坡优势植物间养分含量差异较小,表现出一定的趋同性,从而在一定程度上制约了其相关关系。阴坡植物 $\delta^{13}\text{C}$ 与 P、K 含量亦呈显著正相关关系,而在阳坡上这种相关关系并不成立也可能是同样原因。

本研究还发现:8种植物中,豆科植物刺槐的比叶质量最小,叶 N 和 P 含量最高,其 $\delta^{13}\text{C}$ 与 4 种灌木相当,反映了其具有高的光合能力和水分利用效率,这可能是刺槐在本地区广泛分布且生长旺盛的重要生理机制。刺槐的高光合和高水分利用效率和其高生长速率相对应,表明其采用了竞争性的生存策略。相比之下,裸子植物油松的比叶质量最大,叶 N、P 和 K 含量最低,其 $\delta^{13}\text{C}$ 也最低,油松采用了防御性策略去生存,其他四种灌木和山杨、辽东栎的生存策略介于竞争性生存和防御性生存策略之间,表明植物的生存策略主要决定于其本身的遗传因素,坡向对植物生存策略的影响要小于遗传因素。

参考文献:

- [1] Rosenberg N J, Blad B L, Verma S B. Microclimate, The Biological Environment[M]. New York: John Wiley & Sons Inc., 1983.
- [2] 李勉,姚文艺,李占斌.黄土丘陵区坡向差异及其在生态环境建设中的意义[J].水土保持研究,2004,11(1):37-39.
- [3] 朱秋莲,邢肖毅,张宏,等.黄土丘陵沟壑区不同植被区土壤生态化学计量特征[J].生态学报,2013,33(15):4674-4682.
- [4] 李新娥.亚高寒草甸阳坡—阴坡梯度上植物功能性状及群落构建机制研究[D].兰州:兰州大学,2011.
- [5] Reich P B, Ellsworth D S, Walters M B, et al. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes[J]. Ecology,1999,80(6):1955-1969.
- [6] Tyree M T, Hammel H T. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique[J]. Journal of Experimental Botany,1972,23(1):267-282.
- [7] Schulte P J, Hinckley T M. A comparison of pressure-volume curve data analysis techniques[J]. Journal of Experimental Botany,1985,36(10):1590-1602.
- [8] 王林,冯锦霞,王双霞,等.干旱和坡向互作对栓皮栎和侧柏生长的影响[J].生态学报,2013,33(8):2425-2433.
- [9] 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.
- [10] Lamont B B, Groom P K, Cowling R M. High leaf mass per area of related species assemblages may reflect low rainfall and carbon isotope discrimination rather than low phosphorus and nitrogen concentrations[J]. Functional Ecology,2002,16(3):403-412.
- [11] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, et al. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate[J]. Global Ecology and Biogeography,2005,14(5):411-421.
- [12] Lenz T I, Wright I J, Westoby M. Interrelations among pressure-volume curve traits across species and water availability gradients[J]. Physiologia Plantarum, 2006,127(3):423-433.
- [13] Bartlett M K, Zhang Y, Kreidler N, et al. Global analysis of plasticity in turgor loss point, a key drought tolerance trait[J]. Ecology Letters, 2014, 17(12): 1580-1590.
- [14] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis[J]. Annual Review of Plant Biology,1989,40(1):503-537.
- [15] Marshall J D, Zhang J. Carbon isotope discrimination and water-use efficiency in native plants of the north-central Rockies[J]. Ecology,1994,75(7):1887-1895.
- [16] Hamerlynck E P, Huxman T E, McAuliffe J R, et al. Carbon isotope discrimination and foliar nutrient status of *Larrea tridentata* (creosote bush) in contrasting Mojave Desert soils[J]. Oecologia,2004,138(2):210-215.
- [17] 史作民,程瑞梅,刘世荣.高山植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的海拔响应及其机理[J].生态学报,2004,24(12):2901-2906.