

黄土高原不同退耕年限坡地植物 比叶面积与养分含量的关系

韦兰英¹, 上官周平^{2,*}

(1. 广西壮族自治区中国科学院 广西植物研究所, 广西 桂林 541006; 2. 西北农林科技大学水土保持研究所, 陕西 杨陵 712100)

摘要:对黄土高原不同退耕年限坡地植物比叶面积(*SLA*)和养分含量进行研究, 探明其随生境条件而发生的变异及其与土壤理化特性之间的关系。结果表明, 立地和物种水平植物 *SLA* 存在显著差异, *SLA* 变化范围各不相同, 植物叶片 C、N 和 P 含量以及 C/N、N/P 和 C/P 在不同退耕年限坡地间不具有一致性的变化, 这表明不同物种叶性因子随生境发生的变化较为复杂。草地植物叶片 *SLA* 和叶片 C 含量为负相关, 与 N、P 含量呈极显著的正相关($P < 0.01$)。土壤理化特性对叶片 *SLA* 和养分含量的关系因物种而异, 综合所有植物进行分析, 土壤理化特性与植物 *SLA* 的相关性不明显, 但与叶片养分含量关系密切。所以, 生境条件的差异可能是植物叶片结构特性和养分组成发生变化的重要原因, 但调控植物叶性特征的因素较为复杂, 不同的植物具有各自相应的对生境条件的适应机制。

关键词:比叶面积; 养分含量; 草地植物; 退耕地; 黄土高原

文章编号: 1000-0933(2008)06-2526-10 中图分类号: Q143, Q948, S181 文献标识码: A

Relation between specific leaf areas and leaf nutrient contents of plants growing on slopelands with different farming-abandoned periods in the Loess Plateau

WEI Lan-Ying¹, SHANGGUAN Zhou-Ping^{2,*}

1 Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin; Guangxi 541006, China

2 Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(6): 2526 ~ 2535.

Abstract: Leaf has the fundamental functions of capturing light energy and assimilating carbon in most plants, and the differences between the ways by which it acquires processes and invests resources can have very great effects on the species composition and functioning of an ecosystem. It has been widely agreed that leaf traits such as specific leaf area (*SLA*) and leaf nutrient contents are sensitive indicators of environmental conditions. The variation and the relation between *SLA* and leaf nutrient content of plant can represent the responses and adaptations of the plant to climatic and environmental conditions. The study was carried out to investigate the variation of the *SLA* and leaf nutrient content of plants growing on slopelands with different farming abandoned periods in the Loess Plateau with the purpose of finding out their variation to their sites and species the plants significant difference in *SLA* and the ranges of their *SLA* differently varied; their carbon,

基金项目:国家科技支撑资助项目(2006BAD09B04); 中国科学院西部行动计划(二期)资助项目(KZCX2-XB2-08); 中国科学院西部之光人才培养资助项目(2005)

收稿日期:2007-07-18; **修订日期:**2008-01-07

作者简介:韦兰英(1980~), 女, 广西桂林人, 硕士, 主要从事植物生态与恢复生态学研究. E-mail: weilanyingccn@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shangguan@ms.ismc.ac.cn

Foundation item: The project was financially supported by the National Science and Technology Support Project (No. 2006BAD09B04), Action-plan for western China Development of Chinese Academy of Sciences, Wester Program for Fostering Personal Ability, CAS(No. 2005)

Received date:2007-07-18; **Accepted date:**2008-01-07

Biography: WEI Lan-Ying, Master, mainly engaged in plant ecology. E-mail: weilanyingccn@163.com

nitrogen and phosphorous contents, and C/N, N/P and C/P ratios varied consistently in slopelands with different farming abandoned periods, indicating that in different plant species the leaf-related factors varied with environmental conditions in a complex manner. On the grassland plants, the *SLA* was negatively correlated with the leaf carbon contents and appeared extremely significantly positively correlated with the leaf N and leaf P ($P < 0.01$).

The relations of the *SLA* and the leaf nutrients to soil physical and chemical properties varied depending the plant species and analysis considering all the plants indicated that the *SLA* did not appeared remarkably correlated with soil physical and chemical properties but closely related to the leaf nutrient content. Therefore, the habitat differences may be the important reasons for the variations in leaf structure and leaf nutrient concentration, and because the leaf trait-regulating factors were very complex, each species has its adaptation mechanism to the habitat conditions.

Key Words: specific leaf area; nutrient content; grassland plant; farming-abandoned land; the Loess Plateau

随着气候环境和土地利用/土地覆盖的变化,植物也正在经历着各种不同的生态变化与适应,但不同植物对气候环境的敏感性不同,因而具有不同的适应气候环境变化的策略^[1~4]。探明不同植物对气候环境变化的响应及适应对策,尤其是探明黄土高原地区植物对气候环境变化的响应和适应对策对指导该区域植被恢复与重建具有重要的意义。

叶片是植物获取资源的重要器官,对环境变化敏感且可塑性大^[5,6],其养分组成不仅能够反映植物的生态策略,而且也是适应生境条件的一种表征^[7,8]。叶片性状不仅能解释植物在不同环境梯度下的分布特征和适应环境的机理^[9],而且能够预测生态系统对环境变化的重要响应,且其本身对生态系统过程也具有显著的影响^[10],因此不同植物叶片性状的变异与整个植物和生态系统结构与功能相关^[11]。由于叶片结构特征和养分组成均会随气候、土壤和环境因子而变化^[12,13],因此对各种不同生境植物叶片性状的研究能更好的阐明叶片生理生态对全球变化的响应机理^[1,10,14]。近年来,对各种不同生活型、不同的功能型植物进行了大量的对比研究,也获取了大量的关于植物叶片性状变异的数据^[5,12,15,16],但在黄土高原地区这一研究还比较缺乏。随着国家退耕还林还草政策的全面实施,使得该区域气候环境和土地利用/土地覆盖均发生了显著的变化,因此,急需阐明该区域植物在这一变化过程中其形态、生理、结构和功能的变化特征,以揭示植物逐步适应环境变化的生态学机理。

本文在黄土高原子午岭林区,通过不同演替阶段坡耕地主要植物叶片结构特征和养分组成的研究,对不同演替阶段典型植物叶片结构特性和化学组成进行比较,以阐明植物叶片性状的变异范围及其适应环境的机理,为黄土高原的植物恢复与重建提供理论依据。

1 研究区自然概况和研究方法

1.1 自然概况

研究区位于黄土高原子午岭北部甘肃省合水县连家砭林场,该区属黄土丘陵沟壑区,海拔一般为 1500m,年平均气温 7.4℃,≥10℃的积温 2671.0℃,年均降雨量 587.6mm,干燥度 0.97,阴阳坡水热条件变化较大但无气候的垂直带状变化。土壤为原生或次生黄土,厚度一般为 50~100m,其下为厚约 80~100 m 的红土,以石灰性褐土为主。

所选择的 5 个研究样地退耕年限分别为 4、9、15、20a 和 25a,坡度为 4~5°,均分布于峁顶、阳坡,地理位置分别 36°04'N、108°31'E,36°05'N、108°31'E,36°05'N、108°32'E,36°05'N、108°31'E,36°05'N、108°31'E,样地主要土壤特性如表 1 所示。

1.2 研究方法

1.2.1 植物种类的选择

于 2006 年 6 月在植物生长季节确定研究的植物种类,所选择的达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)、白头翁(*Radix Pulsatillae chinensis*)、菊叶委陵菜(*Radix Potentillae fragarioidis*)、甘草(*Glycyrrhiza uralensis* Fisch)、短

花针茅(*Stipa breviflora* Griseb)、铁杆蒿(*Artemisia sacrorum* Ledeb)、委陵菜(*Potentilla bifurca*)和野豌豆(*Vicia sepium* L.)等8种植物在5个样地内均为优势植物,每种植物至少在3个以上样地内出现,具体分布状况如表2所示。

表1 研究样地土壤理化基本特征

Table 1 Soil characters in study sites

土壤特征 Soil characteristics	不同退耕年限(a)坡地 Different abandoned years (a) grasslands				
	4	9	15	20	25
有机碳 Soil C (%)	1.23	0.93	1.10	1.46	1.33
全氮 Total nitrogen (%)	1.50	1.18	1.49	1.20	1.50
碳氮比 C/N ratio	0.82	0.93	1.10	1.46	1.33
土壤含水量 Soil moisture (%)	20.9	14.2	20.6	15.9	19.4
土壤 pH 值 Soil pH	7.64	7.55	7.59	7.75	7.70

表2 不同退耕年限草地植物 SLA 比较

Table 2 The average value of SLA for each species in different abandoned years grasslands

植物 Species	不同年限退耕地(a)植物比叶面积 ($\text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$) SLA of different abandoned years (a) grasslands					平均值 Means	变异系数 Covariation
	4	9	15	20	25		
达乌里胡枝子	19.4 ± 0.4Ab	20.3 ± 0.8Aa	18.4 ± 0.5Ac	15.6 ± 0.8Cd	18.4 ± 0.3Ac	18.4	0.10
菊叶委陵菜	15.9 ± 1.2BCb	17.4 ± 1.1Bb	—	19.6 ± 1.5Aa	16.4 ± 0.7Bb	16.5	0.14
白头翁	14.0 ± 0.3Da	13.5 ± 0.6Da	12.2 ± 0.2Db	10.9 ± 0.2Cc	—	12.7	0.11
甘草	15.5 ± 0.2Cab	—	14.9 ± 0.5Cb	9.8 ± 1.5Cc	16.4 ± 0.1Ba	14.1	0.21
短花针茅	7.5 ± 0.4Eb	7.2 ± 0.2Eb	—	7.6 ± 0.5Db	15.7 ± 1.1Ba	9.5	0.44
铁杆蒿	16.9 ± 1.1Bab	—	15.8 ± 0.5Bb	18.1 ± 0.3Ba	—	16.9	0.07
委陵菜	—	13.5 ± 0.5Dab	—	12.6 ± 0.6Db	13.8 ± 0.6Ca	13.3	0.05
野豌豆	—	14.7 ± 0.6Ca	—	13.6 ± 0.3Db	14.5 ± 0.4Ca	14.3	0.04
平均值 Means	14.9	14.4	15.3	13.5	15.9	—	—
变异系数 Covariation	0.27	0.31	0.16	0.31	0.10	—	—

达乌里胡枝子 *Lespedeza davurica*, 白头翁 *Radix Pulsatillae chinensis*, 菊叶委陵菜 *Radix Potentillae fragarioidis*, 甘草 *Glycyrrhiza uralensis* Fisch, 短花针茅 *Stipa breviflora* Griseb, 铁杆蒿 *Artemisia sacrorum* Ledeb, 委陵菜 *Potentilla bifurca*, 野豌豆 *Vicia sepium* L; 相同字母表示无显著差异, 不同字母表示有显著差异, 小写字母表示不同立地同种植物的差异, 大写字母表示同一立地不同种植物间的差异 The same letters in a column indicate no significant differences ($P > 0.05$), The different letters in a column indicate significant differences ($P < 0.05$); The small letter represents the difference among sites, the capital letter represents the difference among plants in the same site

1.2.2 植物和土壤理化性质的测定

对于选定的每种植物, 叶样采集时选择生长良好、大小一致、没有遮荫 15 ~ 20 棵植株, 每一植株采集 2 ~ 5 片完全伸展(不同植物采集的叶片数量不同)、无病虫害且完全成熟的典型叶片用于叶片面积和干重的测定^[25]。采集的叶片用扫描仪扫描, 利用 Moti Images Adbance 3.0 软件测定其叶面积。将扫描后的叶片于 105℃ 下杀青 15min, 60℃ 下烘干至恒重(48h), 根据 Denis 等^[6]计算比叶面积($SLA, \text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$) = 叶面积/叶干重。同一植物叶片样品粉碎过 100 目筛制成供试样品用于养分含量测定。全 N 用凯氏定氮法(2300 全自动定氮仪, Sweden)测定; 全 P 用钼锑钒比色法(6505 紫外分光光度计, UK)测定; 植物有机碳(C)的测定采用外加热、重铬酸钾容量法^[25]。植物养分含量单位为质量百分含量, 植物样品为混合样品, 每一样品养分指标的测定重复 3 次。

在每一样地随机选取 6 个点采集 0 ~ 10cm 土层土样, 带回实验室进行土壤理化性质的测定, 土壤全氮采用凯氏定氮法(2300 全自动定氮仪, Sweden), 土壤有机质采用重铬酸钾容量外加热法测定, 土壤 pH 用 pH 计(Delta 320, 上海)测定。土壤含水量采用烘干法, 重复 6 次。

1.2.3 数据分析

采用 SPSS(12.0) 统计分析软件对数据进行相关分析、One-Way ANOVA 方差分析,并用 LSD 法进行多重比较。

2 结果分析

2.1 不同演替阶段典型植物叶片比叶面积(SLA)比较

立地和物种水平植物 SLA 差异明显(表 2),对于同一种植物,其 SLA 在不同退耕年限坡地间的变化范围各不相同。8 种植物 SLA 变化幅度从大到小依次为短花针茅、甘草、菊叶萎陵菜、达乌里胡枝子、白头翁、铁杆蒿、野豌豆和萎陵菜。其中 9a 退耕地达乌里胡枝子 SLA 最大,为 $20.3 \text{ m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$,短花针茅 SLA 最小,为 $7.2 \text{ m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$ 。各种植物 SLA 在不同退耕年限坡地间差异显著($P < 0.01$)。

对同一退耕年限坡地内 8 种不同植物 SLA 的比较发现,各种植物适应不同退耕年限坡地其 SLA 的变化范围存在差异($P < 0.01$)。在 4、9、15a 和 25a 退耕地中,达乌里胡枝子 SLA 最大,20a 退耕地中,菊叶萎陵菜 SLA 最大。总之,同一立地不同植物 SLA 均存在显著差异,表明共存的植物其叶片性状特征对环境异质性具有不同的响应,植物为适应不同的生境,其 SLA 发生了相应的变化。

2.2 不同演替阶段典型植物叶片养分组成比较

2.2.1 养分含量的比较

在不同退耕年限坡地,叶片养分含量变化范围各不相同,达乌里胡枝子、白头翁、菊叶萎陵菜、甘草、短花针茅、铁杆蒿、萎陵菜和野豌豆叶片有机 C 含量、N 含量和 P 含量的变化范围不同,C 含量的变化从大到小依次为白头翁、菊叶萎陵菜、达乌里胡枝子、野豌豆、铁杆蒿、短花针茅、甘草和萎陵菜;N 含量的变化依次为萎陵菜、白头翁、甘草、短花针茅、达乌里胡枝子、铁杆蒿、菊叶萎陵菜和野豌豆;P 含量的变化依次为甘草、白头翁、达乌里胡枝子、萎陵菜、短花针茅、铁杆蒿、菊叶萎陵菜和野豌豆,这几个参数最大值与最小值相差的倍数在 1~2.4 倍之间(表 3)。除了甘草、短花针茅和萎陵菜叶片有机 C 含量,铁杆蒿 P 含量在不同退耕年限坡地无显著差异外,其它植物 C、N、P 含量在不同退耕年限坡地之间均存在显著差异。

表 3 同年限退耕地植物叶片有机 C、N、P 比较

Table 3 The comparison of leaf C, N, P concentration for each species in different abandoned years grasslands

植物 Species	退耕年限 Different abandoned years (a)					P
	4	9	15	20	25	
叶片有机 C 含量 Leaf C concentration (%)						
达乌里胡枝子	45.5 ± 0.67d	46.1 ± 0.18d	48.7 ± 0.42c	58.6 ± 2.05a	53.9 ± 0.80b	0.000
白头翁	57.4 ± 4.2a	43.5 ± 1.4bc	47.0 ± 3.4b	46.1 ± 1.04bc	42.2 ± 1.07c	0.000
菊叶委陵菜	49.6 ± 0.19a	43.4 ± 0.56ab	—	35.6 ± 7.44b	41.0 ± 1.86b	0.014
甘草	57.2 ± 1.3a	—	55.5 ± 0.7a	57.3 ± 7.6a	56.7 ± 0.32a	0.930
短花针茅	47.9 ± 1.7a	51.4 ± 0.4a	—	46.7 ± 5.1a	50.5 ± 1.04a	0.212
铁杆蒿	52.5 ± 2.05a	—	48.6 ± 0.23b	48.9 ± 1.36b	—	0.025
委陵菜	—	44.7 ± 6.7a	—	46.4 ± 0.6a	45.9 ± 1.8a	0.876
野豌豆	—	56.6 ± 4.06a	—	44.2 ± 2.39b	46.7 ± 1.80b	0.004
平均值 Means	51.7	47.6	50.0	48.0	48.1	—
叶片氮含量 Leaf N concentration (%)						
达乌里胡枝子	2.90 ± 0.03 a	2.37 ± 0.04 b	2.34 ± 0.03b	2.34 ± 0.05b	2.24 ± 0.02c	0.000
白头翁	1.712 ± 0.01b	1.606 ± 0.04bc	1.609 ± 0.02bc	1.524 ± 0.14c	2.22 ± 0.03a	0.000
菊叶委陵菜	2.27 ± 0.17a	2.406 ± 0.04a	—	2.411 ± 0.02a	2.069 ± 0.02b	0.006
甘草	3.24 ± 0.03b	—	3.76 ± 0.03a	2.59 ± 0.3c	3.29 ± 0.06b	0.000
短花针茅	1.33 ± 0.02d	1.44 ± 0.04c	—	1.59 ± 0.09b	2.02 ± 0.03a	0.000
铁杆蒿	2.26 ± 0.02a	—	1.64 ± 0.02b	1.71 ± 0.07b	—	0.000
委陵菜	—	1.31 ± 0.02c	—	2.13 ± 0.04a	1.89 ± 0.14b	0.000

续表

植物 Species	退耕年限 Different abandoned years (a)					P
	4a	9a	15a	20a	25a	
野豌豆	—	2.68 ± 0.12b	—	2.74 ± 0.009b	2.94 ± 0.02a	0.011
平均值 Means	2.29	1.97	2.34	2.13	2.38	—
叶片 P 含量 Leaf P concentration (%)						
达乌里胡枝子	0.178 ± 0.003a	0.113 ± 0.001b	0.101 ± 0.01c	0.118 ± 0.003b	0.112 ± 0.002b	0.000
白头翁	0.173 ± 0.002b	0.131 ± 0.003c	0.135 ± 0.002c	0.109 ± 0.010d	0.229 ± 0.015a	0.000
菊叶委陵菜	0.172 ± 0.002a	0.167 ± 0.002ab	—	0.150 ± 0.004c	0.165 ± 0.003b	0.000
甘草	0.24 ± 0.06a	—	0.27 ± 0.005a	0.12 ± 0.01b	0.23 ± 0.003a	0.002
短花针茅	0.075 ± 0.0005c	0.073 ± 0.001c	—	0.087 ± 0.002b	0.136 ± 0.002a	0.000
铁杆蒿	0.179 ± 0.001a	—	0.170 ± 0.02a	0.151 ± 0.002a	—	0.195
委陵菜	—	0.07 ± 0.002b	—	0.14 ± 0.008a	0.12 ± 0.019a	0.001
野豌豆	—	0.12 ± 0.002c	—	0.14 ± 0.003a	0.13 ± 0.001b	0.000
平均值 Means	0.17	0.11	0.17	0.13	0.16	—

达乌里胡枝子 *Lespedeza davurica*, 白头翁 *Radix pulsatillae chinensis*, 菊叶委陵菜 *Radix potentillae fragarioidis*, 甘草 *Glycyrrhiza uralensis* Fisch, 短花针茅 *Stipa breviflora* Griseb, 铁杆蒿 *Artemisia sacrorum* Ledeb, 委陵菜 *Potentilla bifurca*, 野豌豆 *Vicia sepium* L; 相同字母表示无显著差异, 不同字母表示有显著差异, 小写字母表示不同立地同种植物的差异, 大写字母表示同一立地不同种植物间的差异; 叶片养分含量为单位质量含量 The same letters in a column indicate no significant differences ($P > 0.05$), The different letters in a column indicate significant differences ($P < 0.05$); The leaf nutrient concentration components are expressed on a dry weight

2.2.1 叶片 C/N、N/P 和 C/P 的比较

不同退耕年限坡地出现的 8 种植物达乌里胡枝子、白头翁、菊叶委陵菜、甘草、短花针茅、铁杆蒿、委陵菜和野豌豆叶片 C/N 变化范围为 16 ~ 25、19 ~ 34、15 ~ 22、15 ~ 22、25 ~ 36、23 ~ 30、22 ~ 34 和 15 ~ 21, N/P 变化范围为 16 ~ 23、9.7 ~ 13.9、12 ~ 16、13 ~ 22、14 ~ 18、9 ~ 12、14 ~ 18 和 19 ~ 22, C/P 变化范围为 255 ~ 498、184 ~ 425、239 ~ 288、205 ~ 497、371 ~ 705、291 ~ 324、324 ~ 633 和 307 ~ 477。除委陵菜 N/P、菊叶委陵菜和铁杆蒿 C/P 在各不同退耕年限坡地无显著差别外, 其余植物 C/N、N/P 和 C/P 在不同退耕年限坡地均存在极显著差异。

表 4 不同年限退耕地植物叶片 C/N、N/P 和 C/P 比较

Table 4 The comparison of the leaf C/N, N/P, C/P ratio for each species in different abandoned years grasslands

植物 Species	退耕年限 Different abandoned years (a)					P
	4	9	15	20	25	
叶片 C/ N Leaf C / N ratio						
达乌里胡枝子	16 ± 0.3e	19 ± 0.4d	21 ± 0.3c	25 ± 0.5a	24 ± 0.5b	0.000
白头翁	34 ± 2.3a	27 ± 1.3b	29 ± 2.3b	30 ± 3.0ab	19 ± 0.3c	0.000
菊叶委陵菜	22 ± 1.7	18 ± 0.29	—	15 ± 3.25	20 ± 0.81	0.01
甘草	18 ± 0.43b	—	15 ± 0.10b	22 ± 4.34a	17 ± 0.41b	0.016
短花针茅	36.1 ± 1.4a	35.8 ± 0.7a	—	29.4 ± 1.9b	25.0 ± 0.2c	0.000
铁杆蒿	23 ± 0.71b	—	30 ± 0.39a	29 ± 0.62a	—	0.000
委陵菜	—	34 ± 4.6a	—	22 ± 0.7b	24 ± 1.4b	0.004
野豌豆	—	21.2 ± 1.86a	—	16.1 ± 0.84b	15.9 ± 0.70b	0.003
平均值	24.9	25.8	23.8	23.6	20.7	—
叶片 N/P Leaf N/P ratio						
达乌里胡枝子	16.3 ± 0.44c	20.9 ± 0.52ab	23.5 ± 3.06a	19.9 ± 0.73b	20.0 ± 0.49b	0.002
白头翁	9.9 ± 0.85c	12.2 ± 0.62b	11.9 ± 0.39b	13.9 ± 0.18a	9.7 ± 0.61c	0.000
菊叶委陵菜	13.2 ± 1.1c	14.4 ± 0.06b	—	16.1 ± 0.3a	12.5 ± 0.12c	0.000
甘草	13.86 ± 2.98b	—	13.88 ± 0.17b	22.11 ± 2.54a	14.44 ± 0.30b	0.002

续表

植物 Species	退耕年限 Different abandoned years (a)					P
	4	9	15	20	25	
短花针茅	17.8 ± 0.2b	19.7 ± 0.09a	—	18.2 ± 1.24b	14.8 ± 0.13c	0.000
铁杆蒿	12.6 ± 0.19a	—	9.8 ± 1.45b	11.3 ± 0.43ab	—	—
委陵菜	—	18.4 ± 1.00a	—	14.8 ± 1.07b	15.7 ± 3.72ab	0.218
野豌豆	—	22.6 ± 0.99a	—	19.1 ± 0.37b	22.3 ± 0.13a	0.001
平均值	13.9	18.0	14.8	16.9	15.6	—
叶片 C/P Leaf C/P ratio						
达乌里胡枝子	255 ± 1.05c	408 ± 7.04b	487 ± 56.7a	498 ± 28.2a	482 ± 16.5a	0.000
白头翁	331 ± 20.6b	332 ± 7.1b	348 ± 20.1b	425 ± 46.1a	184 ± 8.6c	0.000
菊叶委陵菜	288 ± 4.08a	259 ± 3.04a	—	239 ± 57.11a	249 ± 7.85a	0.257
甘草	246 ± 58.0b	—	205 ± 1.93b	497 ± 118.9a	248 ± 4.41b	0.002
短花针茅	643 ± 19.09b	705 ± 13.06a	—	535 ± 54.8c	371 ± 0.55d	0.000
铁杆蒿	293 ± 10.3a	—	291 ± 45.9a	324 ± 10.3a	—	0.326
委陵菜	—	633 ± 117a	—	324 ± 16.8c	379 ± 64.1bc	0.006
野豌豆	—	477 ± 26.7a	—	307 ± 10.5c	354 ± 17.7b	0.000
平均值	343	469	333	394	324	—

达乌里胡枝子 *Lespedeza davurica*, 白头翁 *Radix Pulsatillae chinensis*, 菊叶委陵菜 *Radix potentillae fragarioidis*, 甘草 *Glycyrrhiza uralensis* Fisch, 短花针茅 *Stipa breviflora* Griseb, 铁杆蒿 *Artemisasacrorum* Ledeb, 委陵菜 *Potentilla bifurca*, 野豌豆 *Vicia sepium* L; 相同字母表示无显著差异, 不同字母表示有显著差异, 小写字母表示不同立地同种植物的差异, 大写字母表示同一立地不同种植物间的差异; 叶片养分含量为单位质量含量 The same letters in a column indicate no significant differences ($P > 0.05$), The different letters in a column indicate significant differences ($P < 0.05$); The leaf nutrient concentration components are expressed on a dry weight

2.3 物种水平植物叶片特性与土壤特性之间关系

2.3.1 植物叶片比叶面积和养分含量的关系

对于不同的植物种类而言, 叶片养分含量之间的关系具有多样性的变化特征, 没有表现出一致的变化规律(表5)。在养分含量关系上, 不仅表现为相关性强弱, 甚至表现出正反相关。对不同的物种来说, 叶片养分含量关系较为复杂。所以, 植物叶片性状之间不仅变异范围不同, 而且相互关系也存在差异, 表明植物多个性状的变异是相关的, 可能是因为进化或生物物理的限制和平衡, 因为性状之间是需要相互平衡的, 这可能是植物对环境的一种适应策略。

表5 不同年限退耕地植物叶片性状之间的关系

Table 5 Correlation analysis between leaf traits in 8 species in different abandoned years grasslands

植物种类 Species	比叶面积 SLA			C&N	C&P	N&P
	SLA& C	SLA&N	SLA&P			
达乌里胡枝子	-0.865 *	0.284	0.223	-0.552	-0.393	0.938 **
菊叶委陵菜	-0.608 *	0.581 *	-0.772 **	-0.180	0.716 *	-0.302
白头翁	0.485	0.689 *	0.828 *	0.580 *	0.811 *	0.854 *
甘草	-0.161	0.715 *	0.798 *	-0.244	-0.297	0.886 **
短花针茅	0.253	0.916 **	0.961 **	0.282	0.198	0.969 **
铁杆蒿	-0.009	0.083	-0.406	0.906 *	0.447	0.496
委陵菜	-0.063	-0.346	-0.277	0.278	0.257	0.904 **
野豌豆	0.710 *	0.033	-0.801 **	-0.473	-0.778 *	0.109

达乌里胡枝子 *Lespedeza davurica*, 白头翁 *Radix pulsatillae chinensis*, 菊叶委陵菜 *Radix potentillae fragarioidis*, 甘草 *Glycyrrhiza uralensis* Fisch, 短花针茅 *Stipa breviflora* Griseb, 铁杆蒿 *Artemisasacrorum* Ledeb, 委陵菜 *Potentilla bifurca*, 野豌豆 *Vicia sepium* L; * 代表相关性在 0.05 水平显著, ** 代表相关性在 0.01 水平显著 * and ** indicate correlation is significant at the 0.05 and 0.01 level, respectively

2.3.2 植物 SLA 与土壤理化特性的关系

8 种植物 SLA 受土壤全氮的影响存在差异(表6), 甘草、白头翁、短花针茅、委陵菜、野豌豆和达乌里胡枝子 SLA 随土壤氮含量的增加而增加, 菊叶委陵菜和铁杆蒿 SLA 随土壤全氮的增加而降低。土壤有机质对植物

SLA 的影响大小不同(表 6)。土壤有机质与达乌里胡枝子、短花针茅、铁杆蒿和野豌豆 SLA 相关性达显著水平,与甘草、白头翁、菊叶萎陵菜和萎陵菜的相关性较弱。土壤水分与 8 种植物 SLA 的相关性较土壤全氮和土壤有机质量弱。结合土壤全氮、土壤有机质和土壤水分与植物 SLA 的关系来看,土壤理化性质对植物 SLA 的作用方式和程度是不同的。

表 6 不同年限退耕地植物比叶面积与土壤理化特性的相关性

Table 6 The correlation analysis of leaf SLA and soil properties for species in different abandoned years grasslands

植物 Species	比叶面积 SLA		
	土壤全氮 Soil total nitrogen	土壤水分 Soil water content	土壤有机质 Soil organic matter
甘草 <i>Glycyrrhiza uralensis</i> Fisch	0.404	0.700 **	0.468
短花针茅 <i>Stipa breviflora</i> Griseb	0.331	-0.141	0.707 **
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	0.381	-0.270	-0.474 *
菊叶萎陵菜 <i>Radix potentillae fragarioidis</i>	-0.318	-0.144	0.251
萎陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	0.265	-0.078	0.280
白头翁 <i>Radix pulsatillae chinensis</i>	0.278	-0.192	-0.459
铁杆蒿 <i>Artemisasacrorum</i> Leded	-0.352	0.217	0.769 **
野豌豆 <i>Vicia sepium</i> L.	0.651 *	0.092	-0.679 *

* 代表相关性在 0.05 水平显著, ** 代表相关性在 0.01 水平显著 * and ** indicate correlation is significant at the 0.05 and 0.01 level, respectively

2.4 立地水平植物 SLA 与土壤特性之间的关系

2.4.1 植物叶片 SLA、C、N、P 含量的关系

对不同退耕年限坡地出现的所有植物的 SLA 与叶片 C、N 和 P 含量的相关分析表明,植物 SLA 与 C 含量相关性较弱,与叶片 N、P 含量均为显著的正相关关系(图 1, $P < 0.01$),这与前人的研究较为一致^[17~19]。Reich 等^[11]认为 SLA 的变异与一系列生理和植物生长参数如较慢的生长速率,低的叶 N 含量,低的光饱和能力和暗呼吸速率,较长的叶寿命有关。但一般认为,SLA 高的植物 N 含量也高^[17]。本研究中,具有较高比叶面积的植物叶片 N 含量也较高。

SLA 与 C:N 和 C:P 呈极显著的负相关关系($R^2 = -0.570^*$; $R^2 = -0.588^*$),C:N 和 C:P 呈极显著的正相关关系($R^2 = 0.669^*$)。Hoffmann 等^[19]研究表明,森林植物叶片具有相对较高的 N、P 含量,且都与 SLA 具有强的正相关关系。因此认为较大的 SLA 可能暗示着植物具有较高的养分含量。综合看来,N 和 P 对植物 SLA 的影响要大于 C 对植物 SLA 的影响。

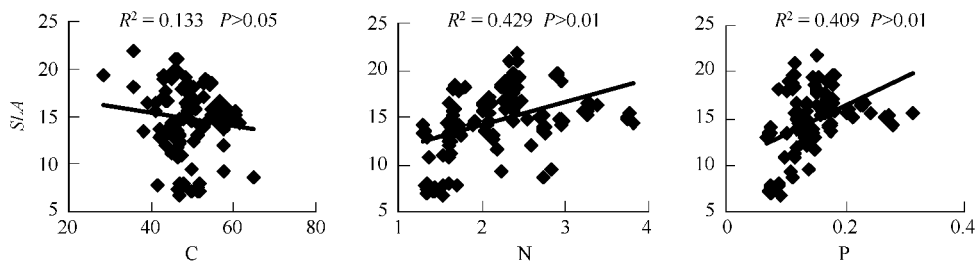


图 1 植物叶片比叶面积和叶片碳、氮和磷含量之间的关系

Fig. 1 The correlation between SLA and leaf nutrient for all the species ($n = 120$)

所有植物叶片 C、N、P 含量之间均呈极显著的正相关,其中以叶片 N 和 P 之间的相关性最强(图 2)。郑淑霞和上官周平^[20]黄土高原区 126 个植物样品的叶片 C 含量与 N、P 含量均成极显著的负相关,而 N、P 之间成极显著的正相关,其中以 N 和 P 之间的相关性最强。本研究植物叶片 C 含量与 N、P 含量之间均呈极显著的正相关,与他们的研究存在一定差别,但本研究中叶片 N 和 P 之间的相关性最强($R^2 = 0.692$, $P < 0.01$),与之研究结果一致。这可能是因为研究对象不同,本研究中均为草本,而他们的研究为乔木、灌木和草本 3 种

不同类型。

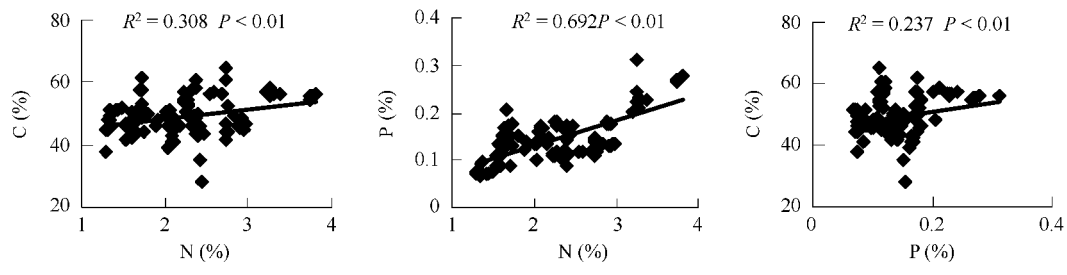


图2 植物叶片碳、氮和磷含量的之间关系
Fig. 2 The correlation of leaf nutrient for all the species ($n = 120$)

2.4.2 植物 SLA 和养分含量与土壤理化性质的关系

对所有植物 SLA 和养分含量与土壤全氮、土壤水分和土壤有机质作相关分析,结果表明土壤特性与植物 SLA 的相关性不明显。植物叶片 C、N、P、N:P 和 C:P 与土壤全氮和土壤水分关系密切($P < 0.05$),除 C:N 比与土壤有机质呈极显著的负相关性外,其余叶片养分含量与土壤有机质无明显的相关性。

由于不同植物性状对生长条件的响应存在变异^[2],因此本研究中叶片 C、N、P 含量与土壤全氮和土壤水分均呈正相关,但是 N:P 和 C:P 与土壤全氮和土壤水分均呈负相关,而 SLA 与之没有明显的相关关系。祁建等^[21]研究了辽东栎叶片特性沿海拔梯度的变化中发现叶养分与土壤养分之间没有明显的相关关系,本研究叶 N、P 含量与土壤 pH 值的关系与之研究一致。但本研究中叶 N、P 含量与土壤全氮显著相关,与它的研究不同。土壤养分与植物 SLA 关系密切,一般而言,土壤养分与立地生产力呈正相关,来自生产力高生境中的植物 SLA 要高于低生产力的立地^[17],这表明如果立地养分水平较高,那么对应的生产力可能也较高,所以可以解释本研究中 SLA 与土壤全氮、土壤水分、土壤有机质均呈正相关,但是这种相关性均没有达到显著水平,可能是因为 SLA 与生产力的关系受很多因子的调控,所以可能存在一些其它因子使得这种关系变得复杂。

表7 不同年限退耕地植物叶片特性与土壤理化性质的关系

Table 7 The correlation analysis of leaf traits and soil properties for species in different abandoned years grasslands

项目 Item		土壤理化性质 Soil properties			
		土壤全氮 Soil total nitrogen	土壤水分 Soil water content	土壤有机质 Soil organic matter	土壤 pH 值 Soil pH
叶片特性	SLA	0.176	0.156	0.068	-0.136
Leaf traits	N	0.204 *	0.241 **	0.153	0.052
	P	0.389 **	0.449 **	0.004	-0.032
	C	0.206 *	0.200 *	0.034	-0.007
	N:P	-0.272 *	-0.329 **	0.106	-0.023
	C:P	-0.292 **	-0.357 **	-0.084	-0.069
	C:N	-0.095	-0.130	-0.193 **	-0.103

* 代表相关性在 0.05 水平显著, ** 代表相关性在 0.01 水平显著 * and ** indicate correlation is significant at the 0.05 and 0.01 level, respectively

3 讨论

植物形态特征和生长特性的改变是其适应不同环境的重要策略^[22],尤其是植物的叶片对环境的反应更为敏感,其性状能反映植物对环境的适应状况以及环境对植物的影响^[23]。SLA 是植物碳摄取策略的关键叶性状之一^[13],可反映植物的分布范围及其对生境的适应状况^[24]。生存在不同生境中的同种植物,为了适应不同的生境,其叶片性状的差异大小可以反映它对生境条件变化的敏感程度^[25]。本项工作中,不仅同种植物在不同生境中其 SLA 的变化范围各不相同,而且同一立地不同植物 SLA 均存在显著差异。立地和物种水平 SLA 的变化各不相同,表明共存的植物其叶片性状特征对环境异质性具有不同的响应,但植物 SLA 的变化与

其所在环境关系密切。一般来说,植物 *SLA* 变异范围大,说明其在不同的环境梯度下分布的地理范围也大^[24]。本文所选择的 8 种处于不同退耕年限坡地的草地植物,为适应不同生境条件的差异,其 *SLA* 均发生了较大的变化,可能是因为随着演替进展,群落环境发生变化,如氮可利用性和水分可利用性对植物 *SLA* 也会产生一定的影响。至于各种植物 *SLA* 的变异机制以及同一生境条件下不同植物 *SLA* 差异的原因还需进一步深入研究。

本研究中大部分植物叶片的养分组成对不同退耕年限坡地间的环境条件变化较为敏感,而一些植物如甘草、短花针茅和委陵菜叶片有机 C 含量,铁杆蒿 P 含量对环境条件的变化不敏感。这表明,植物自身的遗传特性和环境条件的影响使其叶片性状和养分组成存在差异,表现出与环境协同变化的特征,但不同物种间或者同一物种在不同退耕年限坡地间具有不同的表现特性。郑淑霞和上官周平^[20]对黄土高原 126 个植物叶片进行研究发现叶片有机 C、N、P 的变化范围分别为 32.6% ~ 54.8%、0.82% ~ 4.58% 和 0.06% ~ 0.35%,叶片 C/N、C/P 和 N/P 的变化范围分别为 7 ~ 62、93 ~ 826 和 7 ~ 29。本研究中除叶片 C 含量变化范围稍高外,其余所有叶片养分含量的变化均在他们的研究范围之内,这表明植物叶片养分含量的变异具有一定的地理变化范围,相同的研究区域内变化范围基本一致。Koerselman and Meuleman^[26]研究认为当 N/P < 14 时,植物生长主要受 N 限制;而 N/P > 16 时,植物生长主要受 P 限制。本研究不同植物在各演替阶段其叶片 N/P 变化范围较大,这表明不是每种植物对立地条件的适应都是一样的。Drenovsky and Richards^[27]认为虽然植物 N:P 比具有一定的指示植物是否受到养分资源限制的作用,但是由于不同植物对 N、P 养分的需求不同,因此不同植物否受到养分限制的 N:P 比值大小需要进一步检验确定。由于土壤养分的可利用性影响植物对养分的摄取,而且植物对土壤养分水平的适应可能会对 N:P 比值具有一定的调控作用,因此本文各种植物的叶片的 N:P 比值表现出较大的变化范围,表明相同生境植物所受影响可能不同,土壤养分的差异可能是引起这种变化的一个很重要的原因。因此在黄土高原地区,不同植物是否受到养分限制的 N:P 比值需要进一步研究确定。

植物性状之间的变异与环境条件是密切相关的^[28],为了研究物种和立地水平植物 *SLA* 及其养分含量特征以及它们与生境中土壤特性的相关性,本试验对 5 个立地的植物的叶性因子和土壤特性进行研究,结果表明 8 种植物叶片参数与土壤理化性质关系存在差异,从表 6 各种植物 *SLA* 与土壤全氮含量的相关性大小可以看出土壤全氮含量对各植物 *SLA* 的影响程度大小存在差异,这表明对不同植物而言,除土壤全氮外还存在其它因子调控植物 *SLA* 的变异。结合土壤全氮、土壤有机质和土壤水分与植物 *SLA* 的关系来看,土壤理化性质对植物 *SLA* 的作用方式和程度是不同的,部分植物的 *SLA* 随着生境中水分和养分的增加而增加,而另一些植物的 *SLA* 却相反,表现为下降的趋势,这表明影响植物 *SLA* 的因素较为复杂,除了生境中的水分和养分外,可能还存在一些其它因子影响其变化,如气候环境和群落中的竞争关系等。

叶性因子因物种和环境条件不同而异,即使是相同生境,同种植物叶片性状的种内变异也是非常显著的,这反映了同一植物群落内植物生长策略和生活史的多样性^[11]。植物对环境变异性的响应不同,对土壤中养分可利用性变异的适应导致植物器官、物种和生态系统均存在很大差异,因此研究其与土壤特性的关系能更好的反映土壤环境因子对植物的影响。虽然叶片性状受到环境条件的影响,但是叶片性状之间是相互作用的,因此植物叶片性状之间不仅变异范围不同,而且相互关系也存在差异,是植物和环境综合作用的结果^[29,30],这可能是植物对环境的一种适应策略,因此关于植物叶性因子及其对气候环境变化的响应及适应对策仍需进行深入研究。

References:

- [1] Castro-Díez, Pedro Villar-Salvador, Carmen Pérez-Rontomé, *et al.* Leaf morphology and leaf chemical composition in three *Quercus* (Fagaceae) species along a rainfall gradient in NE Spain. *Pilar. Trees*, 1997, 11: 127 – 134.
- [2] Dyer A R, Goldberg D E, Turkington R, *et al.* Effects of growing conditions and source habitat on plant traits and functional group definition. *Functional Ecology*, 2001, 15, 85 – 95.
- [3] 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. *Functional Ecology*, 2001, 15, 423 – 434.

- [4] Zhen S X, Shang Guan Z P. Stomata-density changes of the plants in the Loess Plateau of China over last century. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, (11): 2457—2464.
- [5] Bill Shipley, Jarclene Almeida-cortea. Interspecific consistency and intraspecific variability of specific leaf area with respect to irradiance and nutrient availability. *EcoScience*, 2003, 10(1): 74—79.
- [6] Denis Vile, E'ric Garnier, Bill Shipley, *et al.* Specific Leaf Area and Dry Matter Content Estimate Thickness in Laminar Leaves. *Annals of Botany*, 2005, 96: 1129—1136.
- [7] Boerner R E J. Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency of four deciduous tree species in relation to site fertility. *Journal of Applied Ecology*, 1984, 21: 1029—1040.
- [8] Huang J J, Wang X H. Leaf Nutrient and Structural Characteristics of 32 Evergreen Broad-leaved Species. *Journal of East China Normal University (Natural Science)*, 2003, 1, 92—97.
- [9] Kazakou E, Navas M L. Variation in intensity of competition along a Mediterranean successional gradient. *Proceedings 10th Medecos Conference*, 2004, 4—25—5—1.
- [10] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, *et al.* A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51, 335—380.
- [11] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 1997, 94: 13730—13734.
- [12] Wright I J, Reich P B, Westoby M, *et al.* The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428: 821—827.
- [13] Wright I J, Mark Westoby, Reich P B. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology*, 2002, 90: 534—543.
- [14] Li F L, Bao W K. Responses of the Morphological and Anatomical Structure of the Plant Leaf to Environmental Change. *Chinese Bulletin of Botany*, 2005, 22: 118—127.
- [15] Ackerly D D, Knight C A, Weiss S B, *et al.* Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 2002, 130: 449—457.
- [16] Wright Ian J, Philip K Groom, Byron B Lamont, *et al.* Leaf trait relationships in Australian plant species. *Functional Plant Biology*, 2004, 31, 551—558.
- [17] Hendrik Poorter, Rob DE Jong. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytol*, 1999, 143, 163—176.
- [18] Wright Ian J. Philip K, Groom, *et al.* Leaf trait relationships in Australian plant species. *Functional Plant Biology*, 2004b, 31, 551—558.
- [19] Hoffmann W A, *et al.* Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology*, 2005, 19 (6), 932—940.
- [20] Zhen S X, Shang Guan Z P. The spatial patterns of the leaf nutrient composition in the Loess Plateau. *Progress in Natural Science*, 2006, 16(8): 965—973.
- [21] Qi J, Ma K M, Zhang Y X. The altitudinal variation of leaf traits of *Quercus liaotungensis* and associated environmental explanations. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(3): 930—937.
- [22] Shi S B, Li H M, Wang X Y, *et al.* Comparative Studies of Photosynthetic Characteristics in Typical Alpine Plants of the Qinghai-Tibet Plateau. *Acta Phytocologica Sinica*, 2006, 30(1): 40—46.
- [23] Meziane D, Shipley B. Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species: effects of irradiance and nutrient availability. *Plant, Cell & Environment*, 1999, 22 (5), 447—459.
- [24] Burns K C. Patterns in specific leaf area and the structure of a temperate heath community. *Diversity and Distributions*, 2004, 10, 105—112.
- [25] Li Y L, Cui J H, Su Y Z. Specific leaf area and leaf dry matter content of some plants in different dune habitats. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25 (2): 304—311.
- [26] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *The Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441—1450.
- [27] Drenovsky J H Richards. Critical N:P values: Predicting nutrient deficiencies in desert shrublands. *Plant and Soil*, 2004, 259: 59—69.
- [28] Tsialtas J T, Pritsa T S, Veresoglou D S. Leaf physiological traits and their importance for species success in a Mediterranean grassland. *Photosynthetica*, 2004, 42 (3): 371—376.
- [29] Schlesinger W H, Raikes J A, Hartley A E, *et al.* On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology*, 1996, 77: 364—374.
- [30] Reich P B, Wright I J, Cavender-Bares J, *et al.* The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *Int. J. Plant Sci.* 2003, 164(3 Suppl.): S143—S164.

参考文献:

- [4] 郑淑霞,上官周平. 近一世纪黄土高原区植物气孔密度变化规律. *生态学报*, 2004, 24(11): 2457~2464.
- [8] 黄建军,王希华. 浙江天童 32 种常绿阔叶树叶片的营养及结构特征. *华东师范大学学报(自然科学版)*, 2003, 1, 92~97.
- [14] 李芳兰,包维楷. 植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应. *植物学通报*, 2005, 22 (增刊): 118~127.
- [20] 郑淑霞,上官周平. 黄土高原地区植物叶片养分组成的空间分布格局. *自然科学进展*, 2006, 16(8): 965~973.
- [21] 祁建,马克明,张育新. 辽东栎(*Quercus liaotungensis*)叶特性沿海拔梯度的变化及其环境解释. *生态学报*, 2007, 27(3): 930~937.
- [22] 师生波,李惠梅,王学英,等. 青藏高原几种典型高山植物的光合特性比较. *植物生态学报*, 2006, 30(1): 40~46.
- [25] 李玉霖,崔建垣,苏永中. 不同沙丘生境主要植物比叶面积和叶干物质含量的比较. *生态学报*, 2005, 25(2): 304~311.