生 态 学 报 2010,30(18):4889—4897
Acta Ecologica Sinica

水蚀风蚀交错区柠条锦鸡儿叶片比叶面积和营养元素变化动态

邓 蕾[1,2],王鸿喆[1,*],上官周平[2],刘广全[1,3]

(1. 西北农林科技大学林学院,陕西杨陵 712100;
2. 中国科学院水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室,陕西杨陵 712100; 3. 中国水利水电科学研究院,北京 100038)

摘要:通过对黄土高原水蚀风蚀交错区主要生长月份柠条锦鸡儿(*Caragana korshinlii* Kom.)叶片比叶面积(SLA)和矿质元素含量的测定,探讨其对生境条件及生长时间的响应规律,结果表明:不同生境柠条锦鸡儿叶片 SLA 随生长月份的变化趋势基本一致,但变化差异不显著;不同生境叶片有机碳(C)含量变化差异不显著;叶片全氮(N)含量、全钾(K)含量对生长月份的变化响应明显,变异幅度较大,而随生境条件发生的变异较小;叶片全磷(P)含量在不同生境随着生长月份发生的变异较大。不同生境叶片 N/P 随月份发生的变异较大、C/P 的变异较小;叶片 C/N、C/K 在不同生境间无明显差异,但均随生长月份而产生较大变化,叶片 N、P、K 的含量与 SLA 相关性不明显。所以,生境条件和生长时间是柠条锦鸡儿叶片结构特性和养分组成发生变化的重要原因,其叶片比叶面积与矿质养分含量受外界环境因子和自身发育状况的共同调控。

关键词:柠条锦鸡儿;比叶面积;营养元素;生境;水蚀风蚀交错区;黄土高原

Variations of specific leaf area and nutrients of Chinese caragana in the Loess Plateau region suffering both wind and water erosions

DENG Lei[1,2], WANG Hongzhe[1,*], SHANGGUANG Zhouping[2], LIU Guangquan[1,3]

1 *College of Forestry, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi* 712100, *China*

2 *State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences, Yangling, Shaanxi* 712100, *China*

3 *Institude of Water Resources and Hydropower Reaserch, Bengjing* 100038, *China*

Abstract: Most plants have fundamental capacities of capturing light energy and assimilating carbon, and their differences in resource acquisition, processing and investment have very great effects on the species composition and function of an ecosystem. It is widely accepted that leaf traits such as specific leaf area (SLA) and leaf nutrient contents are sensitive indicators of environmental conditions. The variation in SLA and leaf nutrient content and the relation between the two can reflect plant responses and adaptations to climatic and environmental conditions.

The study was done to investigate the SLA and mineral nutrient contents of Chinese Caragana (*Caragana korshinlii* Kom.) in the Loess Plateau region suffering both wind and water erosions in its main growing months in order to find out the patterns whereby the SLA and mineral nutrient contents of Chinese Caragana vary with different habitats and growing months. The results show that of Chinese Caragana, the SLA little differed among different habitats ($P > 0.05$). In different habitats, the SLA of Chinese Caragana varied identically and corresponded with its leaf growths. In this study, the SLA of Caraganas varied much so that Caraganas adapted itself to different habitats. On the north-facing slopes, the SLA were highest but the leaf N contents and light intensities were the lowest, and on the south-facing and half-south facing slopes the SLA were the lowest, but the leaf N content and light intensities were the highest. This was probably caused by

基金项目:国家科技支撑计划课题资助(2006BAD03A0308, 2006BAD09B06)
收稿日期:2010-03-18; **修订日期**:2010-05-14

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wanghz@nwsuaf.edu.cn

different soil moisture of the different slopes. The leaf organic carbon contents ranged from 43.171% to 45.512%, 42.217% to 44.326%, 43.620% to 44.517% on the south-facing, half-south facing and north-facing slopes, respectively. The Leaf nitrogen (N) and potassium (K) totals differed among the different habitats, but differed significantly among the months. The Leaf phosphorus (P) contents differed significantly among the habitats and the growing months. In the different habitats, as the growing months alternated, the leaf N/P ratios varied significantly, but the C/P ratios varied little; and the C/N and C/K ratios did not significantly differed but all varies significantly as the growing months alternated. However, the mean N/P ratios in all habitats were higher than 16, indicating that in the area suffering both water and wind erosions the growth of Chinese Caragana was more susceptible to P constraint, which was mainly attributed to the lower soil P content that probably resulted from strong soil and water erosions occurring in the area. As the growing months alternated, the leaf N, P and K contents, the leaf C/N and C/P ratios varied significantly in the different habitats, and this was probably mainly due to the different nutrient requirements of the plant at the different growth stages, such as allocating more N to insoluble proteins to enhance cell wall resilience, and increasing leaf cell density to tolerate environmental stress. The higher the leaf organic carbon contents and N/P rations of Chinese Caragana were, the lower the leaf areas per unit mass, and as growing months alternated, the correlation between the leaf SLA and leaf C, N, P and K contents and the leaf C/N, C/P, C/K, N/P ratios varied little, but the roles of the correlation perform differently. Therefore, the leaf SLA of Caragana were the result jointly resulting from the actions of all the leaf nutrients in the different growing months.

Consequently, the habitats and growing times were probably the important reasons for the variations in structural characteristics and nutrient composition, but the factors regulating leaf characteristics were more complex, Chinese Caragana had its own adaptation mechanisms to its habitats and growing months in respect to different nutrient elements.

Key Words: Chinese Caragana; specific leaf area; nutrient; habitat; wind-water erosion; the Loess Plateau

随着气候环境和土地利用/土地覆盖的变化,植物也正在经历着不同的生态变化与生理适应,由于不同植物对气候环境的敏感性不同,导致它们应对环境变化的适应策略也各不相同[1-4]。因此,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水蚀风蚀交错区植物对生境环境变化的响应及适应对策对指导该区生态修复具有重要意义。

植物叶片对环境变化敏感且可塑性大[5-6],其营养元素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]。叶性状既能解释植物在不同环境条件下的分布特征及其适应环境的机理,也能够预测生态系统对环境变化的响应程度[9],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及功能密切相关[10]。由于叶片结构特征和养分组成均会随着气候、土壤和环境因子的变化而变化[11-13],因此对各种不同生境植物叶性状的研究能更好的阐明叶片生理生态对环境变化的响应机理。近年来,通过对不同生活型、功能型植物进行大量的对比研究,获取了不少植物叶性状变异方面的数据[5,11,14-15],但目前在黄土高原水蚀风蚀交错区开展不同生境的植物叶片养分结构特征的研究还较少。随着国家退耕还林还草工程的全面实施,该区域气候环境和土地利用/土地覆盖发生了显著变化。因此,亟待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,以揭示植物适应环境变化的生态学机制。

柠条锦鸡儿(*Caragana korshinlii* Kom.)在黄土高原水蚀风蚀交错区矿区得到广泛垦复利用,亦是黄土丘陵区水土保持的主要树种之一。本文以黄土高原水蚀风蚀交错区为背景,通过对不同生境(阳坡、半阳坡、阴坡)柠条锦鸡儿叶片结构特征和营养元素组成的研究,以及对不同月份叶片结构特性和化学组成进行比较,来阐明柠条锦鸡儿叶片性状的变异范围及其适应环境的机制,从而为黄土高原的植被恢复与重建提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　研究区自然概况

研究区位于陕西省吴起县东北部,地位置为 107°52′57″—108°32′49″E、36°33′33″—37°24′27″N,海拔 1500—1650 m。地处毛乌素沙地南缘,地貌为丘陵沟壑涧梁区,该区属干旱半干旱温带大陆性季风气候,年平均气温 7.0℃,≥10℃积温 3086℃,无霜期 130 d 左右。年均降水量 395.4 mm,主要集中在 7、8、9 三个月份。土壤类型为黄绵土,土壤质地为轻质砂壤。该区处于森林草原向典型草原过渡地带,由于自然因素制约和人为活动的影响,天然植被已被破坏殆尽,现存植被均系人工营造,主要造林树种有河北杨(*Populus hopeiensis* Hu et Chow)、小叶杨(*Populus simonii* Carr)、白榆(*Ulmus pumila* L.)、山杏(*Prunus sibirica* L.)、山桃(*Amygdalus davidiana* (Carr.) C. de Voss. ex Henry)、柠条锦鸡儿、沙棘(*Hippophae rhamnoides* L. subsp. sinensis Rousi)、紫穗槐(*Amorpha fruticosa* L.)等,且以灌木为主,小乔木林比例低,呈片断零星分布。

1.2　研究方法

1.2.1　样地的选择

本试验所选样地位于吴起县长城乡附近的国有林场烂桩山上,所选柠条锦鸡儿(半阴坡没有柠条锦鸡儿)均为 1958 年人工栽植的实生苗,灌丛群落分布相对稀疏,且灌丛单株之间相互独立,和山桃、山杏带状混交,带宽 3 m,株距 2 m。群落草本植物主要有薄翅猪毛菜(*Salsola pellucida* Litv.)、茵陈蒿(*Artemisia capillaris* Thunb.)、丛生隐子草(*Cleistogenes caespitosa* Keng.)、甘草(*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.)。

在研究区内,于 2008 年在阳坡、半阳坡和阴坡的上、中、下不同坡位,分别设立 20 m×20 m 的标准样地 3 个,共设定 27 个标准样地,坡度在 12—15°之间,在标准地内进行每木检尺,包括树高、冠幅和地径等,确定平均标准木。在每个标准样地再选择 3 株柠条锦鸡儿标准木,标准木选择严格按照标准木选择方法。在柠条锦鸡儿主要生长时间 6 月—9 月份,逐月每隔 5 日在所确定研究植株上采取叶片样品。

1.2.2　叶片选择、SLA 和营养元素测定

对于选定的每株植物,叶样采集时选择生长良好、大小一致、没有遮荫的 10 片(冠中、四周各 2 片)完全伸展、无病虫害且完全成熟的典型叶片,用于叶片面积、干重和营养含量的测定。

采集的叶片用扫描仪扫描,利用 Motic Images Adbance(3.0)软件测定其叶面积。将扫描后的叶片于 105℃下杀青 15 min,60℃下烘干至恒重(48 h),比叶面积(SLA)的计算公式为 SLA($m^2 \cdot kg^{-1}$) = 叶面积/叶干重。

植物叶片样品粉碎过 100 目筛制成供试样品,用于各种养分含量测定。全氮(N)用凯氏定氮法(2300 全自动定氮仪,Sweden)测定;全磷(P)用钼锑钪比色法(6505 紫外分光光度计,UK)测定;植物有机碳(C)测定采用外加热、重铬酸钾(K)容量法;全钾(K)用火焰光度法(ZL-5100 原子吸收分光光度计,USA)测定。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。

1.2.3　数据分析

采用 SPSS(17.0)统计分析软件对数据进行相关处理、One-Way ANOVA 方差分析、多重比较及相关性分析。

2　结果与分析

2.1　柠条锦鸡儿叶片 SLA 的变化

在相同月份内,不同生境间柠条锦鸡儿叶片 SLA 差异不明显($P>0.05$),但其 SLA 在不同生境间的变化范围有所不同,6 月份阳坡的 SLA 变化范围较大,半阳坡的 SLA 变化范围较小,半阳坡与阳坡柠条锦鸡儿叶片 SLA 相差不大,但与阴坡相差较大(表 1);7 月份阴坡的 SLA 变化范围较大,阳坡的 SLA 变化范围较小,不同生境间 SLA 差异显著($P<0.05$);8 月份阴坡的 SLA 变化范围较大,半阳坡的 SLA 变化范围较小;9 月份阳坡的 SLA 变化范围最大,半阳坡的 SLA 变化范围最小,阳坡与阴坡柠条叶片 SLA 变化范围基本一致。

不同生境柠条锦鸡儿叶片 SLA 差异不显著($P>0.05$)。在同一月份内,不同立地生境的叶片对环境的响

应基本一致,随生境而发生的变异较小(表1)。在各生境内 SLA 的随月份变化发生显著变异,但6月份和8月份变化差异不显著($P>0.05$)(表1)。阳坡与半阳坡的 SLA 变化趋势一致,而与阴坡 SLA 变化趋势有很大不同。

总之,在各生境条件下,柠条锦鸡儿叶片 SLA 随着月份的变化,其中9月份的 SLA 均最小,8月份的 SLA 大于7月份的 SLA。其叶片在不同生境内发生的变异较小,而随不同月份而发生的变异较大。

表1 不同月份柠条锦鸡儿叶片比叶面积(SLA)的变化/($m^2 \cdot kg^{-1}$)

Table 1 The comparison of Chinese Caragana's leaves SLA in different months

坡向 Slope aspect	月份 Month	SLA 平均值 Mean value of SLA	总平均 Grand mean value	最小值 Min value	最大值 Max nalue	置信度/% Confidence level
阳坡	6	12.160 ±0.536 Bab	10.874 A($n=80$)	10.434	15.329	95
South-facing slope	7	9.952 ±0.327 Babc		8.894	11.528	95
	8	11.014 ±0.817 Bac		8.851	14.709	95
	9	9.372 ±0.507 Babc		7.459	11.853	95
半阳坡	6	12.463 ±0.398 Bab	10.786 A($n=80$)	10.544	14.063	95
Half-south facing slope	7	10.27 ±0.511 Babc		8.657	12.893	95
	8	11.507 ±0.691 Bac		9.735	14.154	95
	9	9.879 ±0.351 Babc		8.828	11.464	95
阴坡	6	10.631 ±0.601 Bab	11.075 A($n=80$)	9.34	14.176	95
North-facing slope	7	11.35 ±0.764 Babc		9.14	15.186	95
	8	12.214 ±1.036 Bac		9.547	18.144	95
	9	9.388 ±0.491 Babc		7.423	11.332	95

注:A 表示不同生境植物叶片比叶面积差异性不显著($P>0.05$),B 表示相同月份不同生境间植物叶片比叶面积差异性不显著($P>0.05$);a 表示相同生境不同月份植物叶片比叶面积差异显著($P<0.05$),b、c 表示不同月份差异性显著($P<0.05$)

2.2 柠条锦鸡儿叶片营养元素组成的动态变化

2.2.1 叶片 C 含量的变化

在相同生长月份内,不同生境间叶片 C 含量差异不显著($P>0.05$),6月份与7月份不同生境叶片 C 含量变化差异一致,其叶片 C 含量的大小顺序为半阳坡 > 阳坡 > 阴坡;8月份叶片 C 含量的大小顺序为阳坡 > 阴坡 > 半阳坡,9月份叶片 C 含量的大小顺序为半阳坡 > 阴坡 > 阳坡,与8月份相比,9月份叶片 C 变化范围较大(表3)。柠条锦鸡儿叶片 C 含量在不同生境条件下的差异不显著($P>0.05$),叶片 C 含量基本在44%左右,其变化范围为42.217%—44.326%(表2)。在相同生境内,不同生长月份 C 含量差异不显著($P>0.05$),基本在44%左右。所以,柠条锦鸡儿叶片 C 含量随着生境条件的改变和生长月份的变化,发生的变异较小。

表2 不同生境条件下柠条锦鸡儿叶片营养元素的变化

Table 2 The changes of nutrient elements of Chinese Caragana's leaves in different habitats

坡向 Slope aspect	有机 C/% Organic carbon	全 N/% Total nitrogen	全 P/% Total phosphorus	全 K/% Total phosphorus	C/N	C/P	C/K	N/P
阳坡 South-facing slope	43.937 A	1.719 A	0.085 C	1.424 A	32.781 A	529.432 B	33.598 A	19.216 A
半阳坡 Half-south facing slope	43.453 A	2.075 A	0.102 C	1.658 A	27.942 A	429.408 B	26.243 A	19.420 A
阴坡 North-facing slope	44.381 A	1.678 A	0.092 C	1.563 A	30.028 A	485.457 B	29.781 A	18.083 A

注:A 表示不同生境间营养元素含量差异均不显著($P>0.05$);B 表示不同生境间营养元素含量差异均显著($P<0.05$);C 不同生境间营养元素含量差异极显著($P<0.01$)

2.2.2 叶片营养元素 N、P、K 的变化

柠条锦鸡儿叶片营养元素含量在不同生境的月份变化具有多样性的变化特征,总体没有表现出一致的变化规律(表3)。不同生境 N、P 含量差异均不显著($P>0.05$),而 P 含量差异极显著($P<0.01$)(表2),相同生

境不同月份柠条锦鸡儿叶片 N 含量、P 含量、K 含量差异显著($P<0.05$)(表 3)。

在相同生长月份,不同生境柠条锦鸡儿叶片营养元素含量不同,叶片 N 含量和 K 含量差异不显著($P>0.05$),P 含量差异显著($P<0.05$),而且阳坡与阴坡差异极显著($P<0.01$)(表 3)。6 月份,不同生境的叶片 N 和 P 含量的大小顺序为阴坡 > 阳坡 > 半阳坡,而叶片 K 为半阳坡 > 阴坡 > 阳坡;7 月份,叶片 N 和 K 含量的大小顺序为阳坡 > 半阳坡 > 阴坡,而 P 为阴坡 > 半阳坡 > 阳坡;8 月份,叶片 N 含量大小顺序为阴坡 > 阳坡 > 半阳坡,而 P 为阴坡 > 半阳坡 > 阳坡、K 为阴坡 > 半阳坡 > 阳坡;9 月份,叶片 N 和 P 含量大小顺序为阴坡 > 半阳坡 > > 阳坡,而 K 为阴坡 > 半阳坡 > 阳坡。所以,叶片 N 和 P 含量随生长月份变化发生明显的变异,叶片 N 和 K 对生境条件的改变发生的变异小,而 P 对生境条件的改变相对要敏感些,发生的变异大。

2.2.3　叶片 C/N、C/P、N/P 和 C/K 的变化

(1) 叶片 C/N 的变化

不同生境柠条锦鸡儿叶片 C/N 随着生长月份的变化而变化,但其差异不显著($P>0.05$)(表 2)。各生长月份内,阳坡、半阳坡叶片 C/N 较大,阴坡较小,其中 7 月和 8 月柠条锦鸡儿叶片 C/K 较大(表 3),不同生境的 C/N 随生长月份变化显著。

相同月份不同生境间的 C/N 变化差异不显著($P>0.05$),相同生境不同月份叶片 C/N 差异极显著($P<0.01$)。所以,柠条锦鸡儿叶片的 C/N 对生长时间的变化较为敏感,发生变异大,而对生境条件的改变发生的变异小。

(2)叶片 C/P 的变化

不同生境柠条锦鸡儿叶片 C/P 随着月份的变化而变化,其不同生境间 C/P 差异均显著($P<0.05$)(表 2)。6 月份与 9 月份不同生境叶片 C/P 大小顺序一致,各生长月份内,阳坡的 C/P 较大,变化范围也大,6 月份至 8 月份 C/P 逐渐增高,8 月份最高。半阳坡和阴坡的 C/P 较小,变化范围也小,其中,各生境 6 月份的 C/P 均最小(表 3),6 月份至 9 月份 C/P 变化趋势基本一致。所以,随着生长月份的变化,C/P 在不同生境内变化显著。

相同月份不同生境柠条锦鸡儿叶片 C/P 在的变化差异显著($P<0.05$),而且阳坡与阴坡变化差异显著($P<0.05$)。相同生境不同月份的 C/P 变化差异显著($P<0.05$)(表 3)。所以,柠条锦鸡儿叶片 C/P 随着生长月份和生境条件的改变均发生变异,而且不同生境叶片 C/P 随着生长月份的变化发生的变异不同。

(3)叶片 C/K 的变化

不同生境柠条锦鸡儿叶片 C/K 随着生长月份的变化而变化,但其差异不显著($P>0.05$)(表 2)。随着生长月份的变化,6 月份至 8 月份不同生境的 C/K 顺序基本一致,仅是 9 月份 C/K 发生变化,但变化差异不显著,其中 6 月份和 7 月份的 C/K 较小(表 3)。不同生境阳坡的叶片 C/K 最大,半阳坡最小,阴坡叶片 C/K 随月份变化幅度较小(表 2),不同生境叶片的 C/K 随着生长月份的变化发生的变异基本一致。

在相同月份不同生境柠条锦鸡儿叶片 C/K 的变化差异不显著($P>0.05$),而相同生境间不同月份的 C/K 变化差异显著($P<0.05$)(表 3),其中,6 月与 9 月、7 月与 9 月间差异显著,而 6 月与 7 月差异不显著。所以,柠条锦鸡儿叶片的 C/K 随着生长月份的变化发生的变异大,对生境条件的改变发生的响应小,不同生境叶片的 C/K 随着生长月份的变化发生的变异基本一致。

(4)叶片 N/P 的变化

不同生境柠条锦鸡儿叶片 N/P 随着生长月份的变化差异不显著($P>0.05$)(表 2),各生长月份内,7 月份与 8 月份不同生境的 N/P 顺序一致,6 月份至 8 月份阳坡的叶片 N/P 含量最大,9 月份最小。而各生境条件下 7 月份和 8 月份的 N/P 较小。不同生境柠条锦鸡儿叶片 N/P 随着月份的变化幅度较大,但不同生境叶片 N/P 随着生长月份发生的变异基本一致(表 3)。

在相同月份不同生境柠条锦鸡儿叶片 N/P 的变化差异不显著($P>0.05$),相同生境不同月份的 C/K 变化差异不显著($P>0.05$)(表 3)。所以,柠条锦鸡儿叶片的 N/P 随着生长月份的变化和生境条件的变化发生

的变异小。

表 3 柠条锦鸡儿叶片营养元素随月份的平均含量变化

Table 3 The changes of nutrient content of leaf Chinese Caragana from June to September

坡向 Slope aspect	月份 Month	有机 C/% Organic carbon	全 N/% Total nitrogen	全 P/% Total phosphorus	全 K/% Total phosphorus	C/N	C/P	C/K	N/P
阳坡	6	43.962 Cd	3.513 Cab	0.103 Ba	1.580 C	12.515 Cb	426.029 Aac	27.820 Ca	34.040 Cd
South-facing	7	43.645 Cd	1.258 Cb	0.086 Ba	1.897 Ca	34.700 Cb	506.794 A	23.014 Cc	14.605 Cd
slope	8	44.517 Cd	1.011 C	0.071 B	1.363 C	44.018 Cba	631.443 Aa	32.655 C	14.345 Cd
	9	43.620 Cd	1.094 Ca	0.079 Ba	0.857 Ca	39.889 Ca	553.462 Ac	50.904 Cac	13.875 Cd
半阳坡	6	44.315 Cd	2.347 Cab	0.098 a	1.827 C	18.879 Cb	452.616 ac	24.250 Ca	23.993 Cd
Half-south	7	44.528 Cd	1.104 Cb	0.09 a	1.810 Ca	40.357 Cb	497.505	24.607 Cc	12.331 Cd
facing slope	8	43.171 Cd	1.079 C	0.086	1.536 C	39.999 Cb	501.980 a	28.106 C	12.550 Cd
	9	45.512 Cd	2.182 Ca	0.093 a	1.079 Ca	20.878 Ca	489.726 c	42.161 Cac	46.958 Cd
阴坡	6	43.171 Cd	3.932 Cab	0.119 Ba	1.697 C	10.981 Cb	364.481 Aac	25.449 Ca	33.187 Cd
North-facing	7	42.217 Cd	1.035 Cb	0.091 Ba	1.634 Ca	40.777 Cb	465.501 Ac	25.840 Cc	11.416 Cd
slope	8	44.099 Cd	1.098 C	0.096 B	1.578 C	40.167 Cb	457.205 A	27.945 C	11.383 Cd
	9	44.326 Cd	2.234 Ca	0.103 Ba	1.722 Ca	19.843 Ca	430.446 Aac	25.738 Cac	21.693 Cd

注:相同 A 表示相同月份不同生境营养元素含量差异显著($P<0.05$);相同 B 表示同相同月份不同生境营养元素含量差异极显著($P<0.01$);相同 C 表示相同月份不同生境营养元素含量差异不显著($P>0.05$);相同 a 或 c 表示相同生境不同月份营养元素含量差异显著($P<0.05$);相同 b 表示相同生境不同月份营养元素含量差异极显著($P<0.01$);相同 d 表示相同生境不同月份营养元素含量差异不显著($P>0.05$)

2.3 柠条锦鸡儿叶片特性的相关性分析

随着生长月份的变化,柠条锦鸡儿叶片 SLA 与营养元素 N、P、K 之间均表现一定的正相关,但相关性不显著(表 4);但与 C、C/N、C/P、C/K、N/P 之间表现一定的负相关,而且与 C/K 之间负相关性较显著。结果表明柠条锦鸡儿叶片 N、P、K 的含量越大,单位质量植物叶片的面积也就越大,而 C、C/N、C/P、C/K、N/P 值越大,单位质量植物叶片的面积就越小,各营养元素对植物叶片的 SLA 影响不大。

表 4 柠条锦鸡儿叶片 SLA 与营养元素之间的相关关系

Table 4 Correlation of SLA and nutrient elements in the leaves of Chinese Caragana

项目 Items	有机 C Organic carbon	全 N Total nitrogen	全 P Total phosphorus	全 K Total phosphorus	C/N	C/P	C/K	N/P
SLA Specific leaf area	-0.1915	0.1312	0.1621	0.3361	-0.0629	-0.2060	-0.4335	-0.0742

** 在 0.01 水平(单侧)上显著相关;* 在 0.05 水平(单侧)上显著相关;$n=12$

随着生长月份的变化,柠条锦鸡儿叶片 SLA 与营养元素 C、N、P、K 及 C/N、C/P、C/K、N/P 之间的相关性随月份的变化差异不显著(表 5),但是相关性随生长月份的变化而分别表现不同的规律, 其中,6 月份,SLA 与 P 含量呈显著负相关,7 月份,与 C/P 呈绝对负相关。所以,在不同的生长月份,柠条锦鸡儿叶片 SLA 是由各元素共同作用的结果。

表 5 柠条锦鸡儿叶片 SLA 与营养元素组成之间的月份变化关系

Table 5 The changes of SLA and nutrition elements' correlation from June to September

月份 Month	SLA specific leaf area							
	有机 C Organic carbon	全 N Total nitrogen	全 P Total phosphorus	全 K Total phosphorus	C/N	C/P	C/K	N/P
6	0.9886	-0.8054	-0.9972*	0.1842	0.7596	0.9897	0.0325	-0.5662
7	-0.8181	-0.8699	0.8065	-0.9944	0.7242	-1.0000**	0.9313	-0.8575
8	-0.2042	0.9143	0.9764	0.9044	-0.7881	-0.9301	-0.8276	-0.9749
9	0.9392	0.489	0.1234	-0.2437	-0.4842	-0.0487	0.1461	0.9801

** 在 0.01 水平上显著相关;* 在 0.05 水平上显著相关;采用单因素方差分析:随月份变化差异不显著;$n=3$

3　讨论

植物形态特征和生长特性的改变是其适应环境的重要策略[16],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程度及环境对植物的影响[17]。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[18]。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[19]。本项研究中,不仅柠条锦鸡儿在不同生境中其 SLA 的变化范围各不相同,而且同一立地柠条锦鸡儿叶片 SLA 随生长月份的变化均存在显著差异。不同生境和不同生长月份 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和生长月份的不同具有不同的响应,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[17]。植物在不同生境条件下,N 可利用性、水分可利用性及光照强度对 SLA 会产生一定的影响,韦兰英和上官周平[20]对黄土高原 8 种植物 SLA、养分含量与土壤全氮、土壤水分和土壤有机质进行了相关分析,结果发现 SLA 与土壤全氮、土壤水分、土壤有机质均呈正相关,但是这种相关性不显著,可能是因为 SLA 与生产力的关系受很多因子调控,其间所存在一些其它因子使得这种关系变得较为复杂。坡向是影响叶片性状的主要环境因子,阴坡土壤含水量、相对湿度比阳坡大,前者日照时数、太阳辐射、平均温度和蒸发量比后者小[21]。Wright 等[22]基于全球尺度的研究表明,随着光照强度的增加,植物 SLA 显著减少,我国的一些学者对黄土高原植物的研究结果与其一致[20]。本实验所选择的处于不同生境的柠条锦鸡儿为适应不同生境条件,其 SLA 均发生了较大的变化,其中阴坡的叶片 SLA 最大,但叶片 N 和光照强度均较小;阳坡和半阳坡的 SLA 较小,但叶片 N 和光照强度均较大,因此,这可能是由不同坡向条件下的土壤水分差异引起的。

本研究中柠条锦鸡儿叶片的养分组成对不同生境条件及月份的变化较为敏感,只有叶片 C 含量差异不显著,这也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随生长时间存在差异,表现出与环境协同变化的特征,但同一植物在不同生境间具有不同的表现。郑淑霞和上官周平[23]对黄土高原 126 种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 比值的变化范围分别为 7—62、93—826 和 7—29。本研究中除叶片 N/P 个别月份变化范围稍高外,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[24]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。本研究中随着生长月份的变化,柠条锦鸡儿叶片 N/P 变化范围较大。其中,不论是哪种生境条件下,6 月份和 9 月份其叶片 N/P 均大于 16,7 月份和 8 月份其叶片 N /P 均小于 14,这表明随着生长月份的变化,无论生境如何,柠条锦鸡儿的 N/P 都表现出相同的规律,这可能与植物自身的生长发育特性有关。Drenovsky and Richards[25]也认为植物 N/P 具有一定的指示植物是否受到养分资源限制的作用。由于不同植物对 N、P 养分的需求不同,生境条件的差异也会影响植物对养分的摄取,所以植物对不同生境的适应会对其 N/P 值具有一定的影响。本文中不同生境柠条锦鸡儿叶片 N/P 值表现出较大的变化幅度,这说明由于不同生境柠条锦鸡儿所受的影响不同,其生境条件的差异可能是引起这种变化的一个很重要的原因,但不同生境的平均 N/P 值都大于 16,说明水蚀风蚀区柠条锦鸡儿的生长更易受 P 限制,这可能也主要与该区土壤 P 含量偏低有关,另外,水蚀风蚀区强烈的水土流失作用可能是导致土壤 P 损失的主要原因。

植物叶片性状之间的变异与环境条件密切相关[26],本试验结果表明在同一生长月份内,不同生境间的柠条锦鸡儿叶片对环境的响应不同,随着生长月份的变化而发生一定的变异,这与影响植物叶片 SLA 的因素较为复杂有关。Reich 等[10]认为 SLA 的变异与一系列生理和植物生长参数如生长速率,叶 N 含量,光合能力和暗呼吸速率,叶寿命有关。柠条锦鸡儿叶片 SLA 与营养元素 N、P、K 之间均表现一定的正相关,但相关性不显著,因此可以认为较大 SLA 可能暗示植物具有较高的 N、P、K 含量;但与 C、C/N、C/P、C/K、N/P 之间表现一定的负相关,而且与 C/K 之间负相关性较显著,这与前人的研究较为一致[15]。SLA 与各营养元素及 C/N、

C/P、C/K、N/P 之间随着生长月份的变化没有表现相同的变化规律。这说明影响植物 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。随着生长月份的变化，各生境内叶片 N、P、K、C/N、C/P 均发生显著变异，这可能主要由于植物处在不同的发育阶段对营养元素的需求不同，如分配较多的 N 于非溶性蛋白以增强其细胞壁韧性或者增加叶肉细胞密度以抵御环境胁迫和病虫害的侵入[27]。

植物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]。植物对环境变异的响应策略不同，对不同生境中养分可利用性变异的适应导致植物器官等也存在很大差异。因此研究其与生境条件的关系能更好的反映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，植物叶片性状之间不仅变异范围不同，而且随生长时段的变化也存在差异，这也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生长时段的响应及生态适应对策仍需进行深入研究。

致谢：感谢李红生博士在野外实验过程中给予的帮助。

Referenccces：

[1] Pilar C D, Pedro V S, Carmen P R, Melchor M M, Gabriel M M. Leaf morphology and leaf chemical composition in three Quercus (Fagaceae) species along a rainfall gradient in NE Spain. Trees, 1997, 11: 127-134.

[2] Dyer A R, Goldberg D E, Turkington R, Sayre C. 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] Zheng S X, Shangguan Z P. Stomatal density changes of the plants in the Loess Plateau of China over last century. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(11): 2457-2464.

[5] Bill S, Jarcilene A C. Interspecific consistency and intraspecific variability of specific leaf area with respect to irradiance and nutrient availability. EcoScience, 2003, 10(1): 74-79.

[6] Denis V, E'ric G, Bill S, Laurent G, Navas M L, Roumet C, Lavorel S, Diaz S, Hodgson J G, Lloret F, Midgley G, Poorter H, Rutherford M C, Wilson P J, Wright I J. 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 effciency 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] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich D E, Reich P B, Steege H ter, Morgan H D, Heijden M G A, Pausas J G, Poorter H. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits wordwide. Australian Journal of Botany, 2003, 51: 335- 380.

[10] 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.

[11] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. Nature, 2004, 428: 821-827.

[12] Wright I J, Mark W, 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.

[13] 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.

[14] Ackerly D D, Knight C A, Weiss S B, Barton K, Starmer-Oecologia K. 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.

[15] Wright I J, Philip K G, Byron B L, Pieter P, Lynda D P, Reich P B, E-Detlef S, Erik J V, Mark W. Leaf trait relationships in Australian plant species. Functional Plant Biology, 2004, 31: 551-558.

[16] Shi S B, Li H M, Wang X Y, Yue X G, Xu W H, Chen G C. Comparative studies of photosynthetic characteristics in typical alpine plants of the Qinghai Tibet Plateau. Acta Phytoecologica Sinica, 2006, 30(1): 40-46.

[17] Meziane D, Shipley B. Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species: effects of irradiance and nutrient availability. Plant, Cell and Environment, 1999, 22(5): 447-459.

[18] Burns K C. Patterns in specific leaf area and the structure of a temperate heath community. Diversity and Distributions, 2004, 10: 105-112.

[19] Li Y L, Cui J H, Su Y Z. Specific leaf area and leaf drymatter content of some plants in different dune habitats. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(2): 304-311.

[20] Wei L Y, Shangguan Z P. Relation between specific leaf areas and leaf nutritent contents of plants growing on slopelands with different farming-abandoned periods in the Loess Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(8): 2526-2535.

[21] Lu Y L,Liu S R,Sun P S, Zhang G B, Zhang R P. Seasonal and spatial variations of leaf area index of sub-alpine dark coniferous forest during growing season in western Sichuan. Scientia Silvae Sinicae,2007, 43(8): 1-7.

[22] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, Daniel S F, Philip K G, Kouki H, William L, Christopher H l, Niinemets Ü, Jacek O, Noriyuki O, Noriyuki O, Hendrik P, David I W, Mark W. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. Global Ecology and Biogeography, 2005, 14: 411-421.

[23] Zheng S X, Shangguan Z P. The spatial patterns of the leaf nutrient composition in the Loess Plateau. Progress in Natural Science, 2006, 16(8): 965-973.

[24] 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.

[25] Drenovsky J H R. Critical N:P values: Predicting nutrient deficiencies in desert shrublands. Plant and Soil, 2004, 259: 59-69.

[26] Tsialtas J T,Pritsa T S,Veresoglou D S. Leaf physiological traits and their importance for species in a Mediterranean grassland. Photosynthetica, 2004, 42(3): 371-376.

[27] Farnsworth E J, Ellison A M. Prey availability directly affects physiology, growth, nutrient allocation and scaling relationships among leaf traits in 10 carnivorous plant species. The Journal of Ecology, 2008, 96: 213-221.

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.

[13] 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.

[16] 师生波, 李惠梅, 王学英, 岳向国, 徐文华, 陈桂琛. 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.

[19] 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.

[20] 韦兰英, 上官周平. 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. 生态学报, 2008, 28(8): 2526-2535.

[21] 吕瑜良,刘世荣,孙鹏森, 张国斌, 张瑞清. 川西亚高山暗针叶林叶面积指数的季节动态与空间变异特征. 林业科学, 2007, 43(8): 1-7.

[23] 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.