

DOI: 10.5846/stxb201807041467

赖小红,王海洋,钟雨航,林立,李名扬.人工控制条件下 9 种园林植物叶功能性状对短期 NO₂ 污染的响应.生态学报,2019,39(21): - .

Lai X H, Wang H Y, Zhong Y H, Lin L, Li M Y. The impact of short-term NO₂ pollution on leaf functional traits of nine landscape plant species. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(21): - .

人工控制条件下 9 种园林植物叶功能性状对短期 NO₂ 污染的响应

赖小红^{1,2,3}, 王海洋¹, 钟雨航¹, 林立^{1,2,3}, 李名扬^{1,2,3,*}

1 西南大学园艺园林学院, 重庆 400715

2 重庆市花卉工程技术研究中心, 重庆 400715

3 南方山地园艺学教育部重点实验室, 重庆 400715

摘要:叶功能性状能反映植物对环境变化的适应策略,本研究利用开顶式熏气法,对 9 种常见园林植物进行为期 20 天的 NO₂ 熏气实验,分析不同 NO₂ 浓度熏气下叶片形态结构指标(单叶干重、单叶面积、比叶面积)、光合生理指标(光合速率、荧光参数)及化学性状指标(叶 N 含量、叶 P 含量、N:P 比值)的差异,从而探讨以上植物叶性状对 NO₂ 污染的短期响应。结果表明,不同植物叶性状对不同浓度 NO₂ 污染的响应存在显著差异,即不同植物应对 NO₂ 污染的适应策略不同,同种植物在不同浓度 NO₂ 熏气下叶性状指标变化趋势相同,但变化幅度不同,可见同种植物对不同 NO₂ 浓度的响应策略也存在差异;大部分叶性状指标间表现出显著的相关性,但叶 N 含量与比叶面积间未发现显著相关性,表明叶经济谱性状间权衡机制的稳定性在个体尺度上可能会发生改变。研究结果揭示了不同植物对 NO₂ 污染的适应与响应差异,对预测城市 NO₂ 污染可能带来的植物功能性状的协同进化以及植物生态策略的改变具有重要意义。

关键词:园林植物;人工熏气;NO₂;叶功能性状;适应与响应

The impact of short-term NO₂ pollution on leaf functional traits of nine landscape plant species

LAI Xiaohong^{1,2,3}, WANG Haiyang¹, ZHONG Yuhang¹, LIN Li^{1,2,3}, LI Mingyang^{1,2,3,*}

1 College of Horticulture and Landscape Architecture, Southwest University, Chongqing 400715, China

2 Chongqing Engineering Research Center for Floriculture, Chongqing 400715, China

3 Key Laboratory of Horticulture Science for Southern Mountainous Regions, Chongqing 400715, China

Abstract: Leaf functional traits can reflect adaptation and response of individual plants to environmental variability. In this study, we conducted a 20-day artificial fumigation experiment on nine common landscape plant species to examine the response of leaf morphological traits (individual leaf mass, individual leaf area, and specific leaf area), photosynthetic traits (photosynthetic rate and fluorescence parameters), and chemical traits (leaf nitrogen content, leaf phosphorus content, and N:P ratio) to different NO₂ concentration treatments. The experiments showed there were significant differences in the response of different plant leaf traits to NO₂ pollution, notably that different plants had different adaptation strategies to deal with NO₂ pollution. Leaf traits of the same plant under different concentrations of NO₂ varied in the same direction, but were of different magnitudes, which means the response strategy of the same plant to different NO₂ concentrations also varied. We found that most leaf trait relationships were consistent with the leaf economic spectrum.

基金项目:重庆市技术创新与应用示范专项社会民生类重点研发项目(cstc2018jscx-mszdX0069)

收稿日期:2018-07-04; **网络出版日期:**2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: limy@swu.edu.cn

However, there was no significant correlation between leaf nitrogen content and specific leaf area (SLA). The lack of a significant leaf N-SLA relationship might be caused by the variations in environmental conditions. Our research revealed plant differences in response to NO₂ pollution, and these results are of great significance for predicting coevolution of plant functional traits and changes in plant ecological strategies brought about by urban air pollution.

Key Words: landscape plant; artificial fumigation; nitrogen dioxide; leaf functional trait; response and adaptation

植物叶片是植物获取资源、提供生态服务的重要器官,其结构特征与养分组成均会随外界环境因子的变化而变化,能够充分反应植物对环境变化所形成的生态策略,预测生态系统对环境变化的重要响应^[1]。因此对不同环境梯度下植物叶片功能性状进行研究能更好地反映植物个体乃至生态系统对环境变化的响应与适应机制^[2-4]。

不同类型的植物根据其功能需求会在自身性状之间进行资源权衡配置,在叶器官水平上体现为形成一系列相互联系、协同变化的功能性状组合进而形成叶经济谱(leaf economics spectrum)^[2,5-7]。近年来,国内外相关学者分别从个体、功能群、群落、区域以及全球尺度对叶经济谱性状间相关性、叶经济谱性状在不同生态系统或群落类型中的分异规律及生态功能进行了诸多研究^[8-12],从不同角度阐释了叶性状与气候、环境、生态功能之间的相互关系以及叶性状对环境变化的适应与响应机制^[13-16],但已有研究主要针对森林、草原、高寒草甸、荒漠与湿地等生态系统及植物群落,且主要着眼于城市植物功能群划分及城市植物生态系统服务功能研究^[17-20]。

大气污染是城市环境的典型特征之一,而 NO₂ 是大气污染的重要贡献者,前人针对不同园林植物叶性状对 NO₂ 污染的抗性与适应性、净化吸收能力等已开展了众多研究^[21-23],主要涉及的叶性状包括叶片解剖结构、叶表面特征、叶片养分组成、生理生化指标等方面。已有研究表明,大气 NO₂ 污染确实会对植物叶片形态结构与生理生化特征等造成不同程度的影响,对植物生长与繁殖产生或促进或抑制的作用。但目前缺乏从功能生态学的角度对 NO₂ 污染条件下叶经济谱中主要功能性状及性状间相互关系的研究。通过人工控制实验研究园林植物叶功能性状对环境压力的响应的研究更少之又少。城市园林植物叶片功能性状是否会随大气 NO₂ 污染浓度变化而改变?不同植物叶功能性状对大气 NO₂ 污染的响应是否相同?叶功能性状的改变是否会改变叶经济谱中性状间的相关性,进而改变植物权衡策略?

本文拟通过人工控制模拟大气 NO₂ 污染,探讨不同园林植物叶功能性状对 NO₂ 污染的适应与响应机制,检验叶经济谱性状间权衡机制在个体尺度上的稳定性,从而对城市 NO₂ 污染可能带来的植物功能性状及生态策略的协同进化进行预测。

1 材料与方法

1.1 实验材料

园林植物因其观赏与生态价值而应用于城市环境,与自然生境中植物群落的自我更新演替不同,园林植物群落几乎属于人为构建,且发挥景观与生态作用的均为成年植株,而非幼苗,因此,本实验选取 9 种重庆市常见园林植物,每种植物选择生长健壮、规格一致、长势基本相同的 3—5 年生株苗,于 2016 年 12 月将实验苗木移植于西南大学花卉实验基地。采用植生袋栽培,土壤与水肥管理条件一致。

1.2 NO₂ 浓度处理

结合《HJ633—2016 环境空气质量指数(AQI)技术规定》以及重庆市主城区 NO₂ 污染情况,设计 3 个实验组,模拟优良、轻度污染、中度污染三种空气环境。浓度设置分别为,对照组:0.04±0.02 mg/m³;低浓度组:0.114±0.04 mg/m³;高浓度组 0.228±0.09 mg/m³。

表 1 试验植物基本信息

Table 1 Basic information of the experimental plants

植物 Plants	拉丁名 Scientific names	生长型 Growth forms
杜鹃	<i>Rhododendron simsii</i> Planch.	常绿灌木
海桐	<i>Pittosporum tobira</i> (Thunb.) Ait.	常绿灌木
红继木	<i>Loropetalum chinense</i> (R. Br.) Oliv. var. <i>rubrum</i> Yieh	常绿灌木
红叶李	<i>Prunus Cerasifera</i> Ehrhar f. <i>atropurpurea</i> (Jacq.)	落叶乔木
日本晚樱	<i>Cerasus serrulata</i> var. <i>lannesiana</i> (Carr.) Makino	落叶乔木
天竺桂	<i>Cinnamomum japonicum</i> (Diels) Sieb.	常绿乔木
紫薇	<i>Lagerstroemia indica</i> L.	落叶灌木
紫荆	<i>Cercis chinensis</i> Bunge	落叶灌木
紫叶桃	<i>Amygdalus persica</i> L. 'Atropurpurea'	落叶乔木

1.3 实验方案设计

(1) 装置

采用开顶式熏气装置对 NO₂ 浓度进行控制。该熏气装置构造主要包括熏气室、气体产生系统、送风系统和混气装置组成。熏气室长 6 m, 宽 2.5 m, 高 3 m, 顶部呈收口状敞开, 开口大小通过预实验确定。壁框架表面由透明性好, 无毒耐用的聚氯乙烯塑料薄膜围成; NO₂ 气体产生系统主要由 NO₂ 瓶钢、减压阀和进气管道组成, 将流经减压装置的 NO₂ 气体由导管导入进气管道, 进气管道一头连接鼓风机出风口, 另一头连接熏气室, 进气浓度通过减压阀调节, GT-1000 泵吸式 NO₂ 气体检测仪监测; 对照组仅通过鼓风机通入空气; 混气装置由聚氯乙烯塑料管组成, 一端连接进气管道(直径 10 cm), 另一端出口封闭, 将管道在离熏气室底部 15 cm 高度处环绕熏气室壁一周, 管壁每隔 20 cm 钻直径 0.5 cm 的小洞, 作为 NO₂ 和空气混合气体进入熏气室的入口; 送风系统由送风机和管道组成, 不断地将空气以稳定的风速送入熏气室。

(2) 植物处理

待植物进入生长旺季后将 9 种植物连同植生袋移入不同浓度的开顶式熏气装置, 每种植物 5 株。于 2017 年 6 月 20 日—2017 年 7 月 10 日进行熏气实验, 持续熏气 20 天, 每天熏气 4 小时(上午 7:00—11:00), 熏气室内温度与大气环境温度差 $< \pm 1^{\circ}\text{C}$, 湿度差 $< \pm 5\%$ 。熏气结束后进行相关叶性状指标测定。

1.4 叶性状指标测定

本实验中所测叶性状可分为 3 类, 即形态结构性状、化学性状和光合生理性状。

1.4.1 叶片形态结构指标测定

对每种植物的个体进行采样, 每株采集 15 片树冠中部完全展开的健康样品用于单叶面积(individual leaf area, ILA)、单叶干重(individual leaf mass, ILM)、比叶面积(Specific leaf area, SLA)及叶 N 含量(Leaf nitrogen concentration, LNC)、叶 P 含量(leaf phosphorus concentration, LPC)的测定。

将采回的叶片样本用蒸馏水洗净擦干之后, 用 YMJ-B 型叶面积测量仪对叶片进行扫描, 计算叶面积, 单位为 cm^2 ; 测定结束后将叶片置于 80 $^{\circ}\text{C}$ 烘箱中烘干至恒重后, 称取叶片干重, 单位为 g, 以叶面积除以叶干重, 获得比叶面积, 单位为 $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ 。

1.4.2 叶片 N、P 含量测定

将前述烘干称重后的叶片样本在研钵中研磨粉碎, 过 100 目筛(0.15 mm)后装入贴有对应标签的自封袋中, 用于测量单位重量叶片 N、P 含量。叶 N 含量的测定采用凯氏定氮法^[24], 单位为 g/kg, 叶 P 含量的测定采用钼锑比色法^[25], 单位为 g/kg。

1.4.3 光合生理指标测定

(1) 光合速率

采用 Li-6400 便携式光合作用仪测定。选择连续晴朗无风天气, 并于北京时间 9:00—11:00 进行测量。

每种植物选择 3 株长势相同的个体,每株选择 3 片生长良好、大小相似、生长于阳面的叶片,每片叶测试 3 个有效瞬时值,取其平均值作为最终测定指标。测定时控制叶室光强为 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, CO_2 浓度为 $380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 气体流速为 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$, 叶室温度为 25°C , 相对湿度 40% – 60%, 为与叶经济谱性状研究保持一致,将 Li-6400 所测得的光合速率乘以比叶面积再除以 10, 得到以单位质量为基础的光合速率^[26], 单位为 $\text{nmolCO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

(2) 叶绿素荧光参数

测量光合速率的同时,采用调制式 OS-30P+叶绿素荧光仪(澳作)对叶绿素荧光参数进行测定,用暗适应夹夹住叶片中部,20 min 后,将分析探头置于叶夹上,打开叶夹遮光板,将暗适应后的部位暴露在由 660 nm 固态光源提供的激发光下。读取 F_0 ,待 F_0 稳定后由仪器提供的饱和调制脉冲光激发,得到 F_m 、 F_v/F_m 。

1.5 数据分析

分析前首先对植物功能性状属性值进行 10 为底的对数转换,以使数据满足标准化正态分布,同时使数据间的趋势更为明显。比较不同生活型植物叶性状特征在不同处理下的差异时采用双因素方差分析,比较单个植物叶性状特征在不同处理下的差异时采用单因素方差分析;性状间相关关系采用 Pearson 相关系数分析;针对存在显著关系的性状组合采用标准化主轴法(Standardized Major Axis Estimation, SMA)^[22] 分析不同处理对性状组合的影响;最后利用主成分分析(PCA)探讨不同处理条件下不同植物叶性状的空间位移。数据分析在 R x64 3.5.0 和 SMATR Version 2.0 中完成。

2 结果分析

2.1 不同物种及不同功能型植物对不同 NO_2 浓度处理的响应

双因素方差分析可知,不同叶生活型(常绿与落叶)植物叶性状差异显著($P < 0.001$),但不同 NO_2 处理以及二者交互作用对叶性状的影响不显著;不同生长型(乔木与灌木)植物叶性状差异显著($P < 0.001$),但同样地,不同 NO_2 处理以及二者交互作用对叶性状的影响不显著(见表 2)。可见不同生活型与不同生长型植物对 NO_2 处理的响应均无显著差异。

进一步对不同植物种类叶性状进行分析可知,不同植物种类和不同 NO_2 处理以及两者交互作用对植物叶性状均具有极显著的影响($P < 0.001$),可见不同植物叶性状对不同浓度 NO_2 熏气存在多样化的响应策略(见表 2),因此有必要对 9 种植物对 NO_2 熏气的响应分别进行分析。

表 2 不同物种及功能型与 NO_2 处理对叶性状影响的双因素方差分析

Table 2 Two-way ANOVA for plant species and NO_2 treatment, functional types and NO_2 treatment on leaf traits

因子 Factor	F(P) 值 Value	因子 Factor	F(P) 值 Value	因子 Factor	F(P) 值 Value
生活型 Life form	50.337(<0.001)	生长型 Growth form	20.268(<0.001)	物种 Species	21.763(<0.001)
NO_2 处理 Treatment	1.221(0.253)	NO_2 处理 Treatment	0.925(0.550)	NO_2 处理 Treatment	3.997(<0.001)
生活型 $\times\text{NO}_2$ 处理	0.917(0.560)	生长型 $\times\text{NO}_2$ 处理	0.955(0.515)	物种 $\times\text{NO}_2$ 处理	2.801(<0.001)
Life form $\times$ Treatment		Growth form $\times$ Treatment		Species $\times$ Treatment	

生活型划分:常绿和落叶;生长型划分:乔木和灌木

2.2 不同植物叶片形态结构对 NO_2 熏气的响应

(1) 单叶干重

低浓度处理下仅日本晚樱的单叶干重显著增加,其余植物均无明显差异;高浓度处理下,海桐单叶干重明显减小,日本晚樱显著增加,其他植物无显著变化(图 1)。

(2) 单叶面积

低浓度处理下日本晚樱单叶面积显著增大,紫叶桃显著减小,其他植物无明显变化,高浓度处理与低浓度处理结果一致。

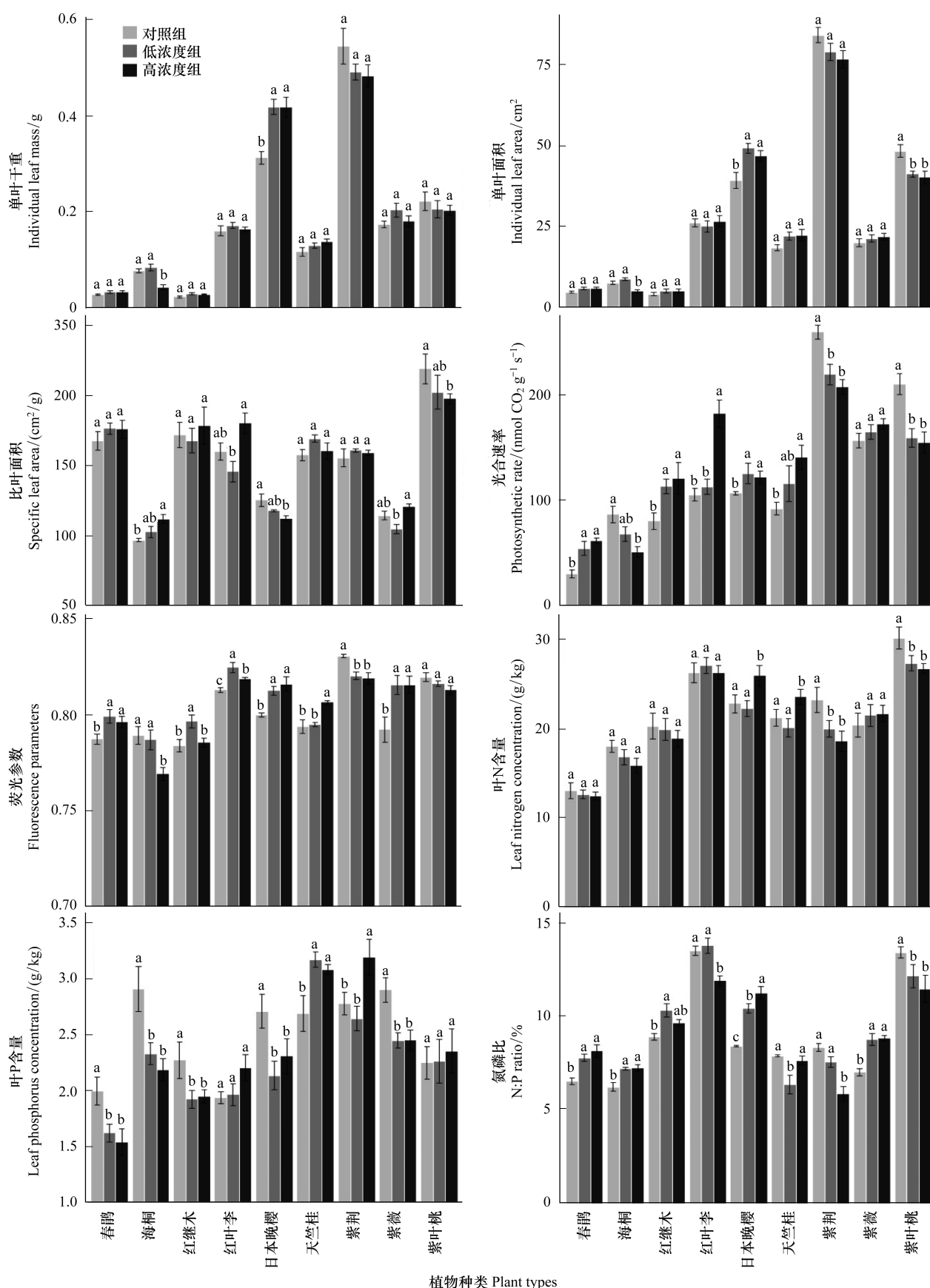


图1 不同处理条件下叶性状均值

Fig.1 Leaf trait means at different treatment levels

小写字母 abc 表示数值间差异达到显著水平 ($P < 0.05$)<http://www.ecologica.cn>

(3) 比叶面积

低浓度处理下所有植物比叶面积均无显著差异,高浓度处理下海桐比叶面积升高,日本晚樱、紫叶桃降低,其余植物均无差异。

可见 9 种实验植物的叶片形态结构性状对不同浓度 NO_2 熏气的响应并不明显,仅日本晚樱、海桐和紫叶桃有所响应。可能是由于植物乔灌木成株苗叶片形态结构性状对 NO_2 污染的响应相对生理指标慢,短时间的熏气处理不足以对叶片大小和叶干重等造成影响,这也可能是目前众多控制实验未研究叶形态结构指标变化的原因。

2.3 不同植物叶片光合生理对 NO_2 熏气的响应

(1) 光合速率

低浓度处理下,春鹃、红继木、日本晚樱光合速率显著增强,紫荆、紫叶桃显著降低,海桐、红叶李、天竺桂、紫薇无明显变化;高浓度处理下春鹃、红继木、红叶李、日本晚樱、天竺桂均显著增大,海桐、紫荆、紫叶桃均显著降低,紫薇无明显变化。

(2) 荧光参数

低浓度处理下,春鹃、红继木、红叶李、日本晚樱、紫薇的荧光参数均增大,紫荆显著减小,海桐、天竺桂、紫叶桃无明显变化;高浓度处理下,春鹃、红叶李、日本晚樱、天竺桂、紫薇显著增大,海桐、紫荆显著减小,红继木、紫叶桃无明显变化。总体而言,不同浓度处理下,9 种植物荧光参数值均介于 0.75–0.85 之间,即短期 NO_2 熏气虽对植物光合生理产生了一定影响但并不足以形成显著的生理胁迫,对植物生长产生破坏性影响。

对比图 1 可知,大多数植物的光合速率与荧光参数变化趋势一致。

2.4 不同植物叶片 N、P 化学计量特征对 NO_2 熏气的响应

(1) 叶 N 含量

低浓度处理下,紫荆、紫叶桃叶 N 含量降低,其他植物均无明显变化,高浓度处理日本晚樱、天竺桂叶 N 含量升高,紫荆、紫叶桃降低,其他植物均无明显变化。

(2) 叶 P 含量

低浓度处理下,天竺桂叶 P 含量显著升高,春鹃、海桐、红继木、日本晚樱、紫薇显著降低,红叶李、紫荆、紫叶桃无明显变化;高浓度处理下,天竺桂、紫荆叶 P 含量显著升高,春鹃、海桐、红继木、日本晚樱、紫薇显著降低,红叶李、紫叶桃无明显变化。

(3) N:P 值

低浓度处理下春鹃、海桐、红继木、日本晚樱、紫薇 N:P 比值明显升高,天竺桂、紫叶桃降低、红叶李、紫荆无明显变化;高浓度处理下,春鹃、海桐、日本晚樱、紫薇 N:P 比值升高,红叶李、紫荆、紫叶桃降低,红继木、天竺桂无明显变化。

可见不同植物叶片 N、P 含量对不同浓度 NO_2 熏气的响应存在极大差异,同种植物叶片 N、P 含量对 NO_2 熏气的响应方向也可能存在差异。

2.5 叶性状相关性分析

对叶片各性状进行相关分析可知,叶片形态结构性状(单叶干重、单叶面积、比叶面积)、光合生理性状(光合速率、 F_v/F_m)和化学性状(叶 N、叶 P 含量、N:P 值)之间普遍存在显著正相关关系,但需要注意的是,叶 N 含量与比叶面积、光合速率与比叶面积之间无显著相关性。3 类性状内部彼此之间也存在显著相关性,即单叶干重与单叶面积显著正相关($P < 0.001$),光合速率与 F_v/F_m 极显著相关($P < 0.001$),叶 N 含量、叶 P 含量与 N:P 之间极显著相关(见表 3)。

表 3 叶性状相关性分析
Table 3 Correlation among leaf traits

变量 Variable	单叶干重 ILM	单叶面积 ILA	比叶面积 SLA	光合速率 A _{mass}	荧光参数 Fv/Fm	叶 N 含量 LNC	叶 P 含量 LPC	氮磷比 N:P
单叶干重 ILM	1							
单叶面积 ILA	0.973 **	1						
比叶面积 SLA	-0.162	0.071	1					
光合速率 A _{mass}	0.738 **	0.775 **	0.125	1				
荧光参数 Fv/Fm	0.732 **	0.789 **	0.211	0.706 **	1			
叶 N 含量 LNC	0.625 **	0.663 **	0.134	0.674 **	0.567 **	1		
叶 P 含量 LPC	0.530 **	0.479 **	-0.243 *	0.458 **	0.098	0.361 **	1	
氮磷比 N:P	0.174	0.251 *	0.322 **	0.279 *	0.464 **	0.668 **	-0.453 **	1

* 表示显著相关($P<0.05$); ** 表示极显著相关($P<0.01$); ILM:单叶干重 individual leaf mass; ILA:单叶面积 individual leaf area; SLA:比叶面积 specific leaf area; A_{mass}:光合速率 photosynthetic rate; Fv/Fm:叶绿素荧光参数 fluorescence parameters; LNC:叶 N 含量 leaf nitrogen content; LPC:叶 P 含量 leaf phosphorus content

2.6 主成分分析

由上述分析可知,叶性状之间存在普遍相关性,因此,可对本实验中 9 种植物在三个实验处理下的 8 个叶片性状进行主成分分析,提取出两个主成分成分荷载(见表 4),第一主成解释了 55.3%的变异,第二主成解释了 24%的变异,合计 79.3%。

第一主成分与叶片大小、叶片干重、光合效益、光合荧光参数、叶 N 含量高度正相关,成分荷载均达 0.8 以上,上述性状主要反映植物光合作用及生物量积累,故可将第一主成分定义为植物同化生产力(见表 4)。

第二主成分与比叶面积和 N:P 值正相关,成分荷载分别为 0.66,0.81。与叶 P 含量负相关,成分荷载为 -0.78;其中,比叶面积反映植物碳贮存策略^[27],N:P 值反映环境中 N、P 养分对植物生长的限制性,本实验中外界环境中 P 元素供应量不变,而 N 元素供应发生改变,因此,N:P 值的变化主要反映环境中 N 元素变化对植物生长的限制性。叶 P 含量是 N:P 值的关键决定因素之一,N:P 值与第二主成分负相关。故第二主成分主要反映植物对环境资源的获取能力(见表 4)。

表 4 成分载荷
Table 4 Component loadings

	第一主成分 PC1	第二主成分 PC2	成分公因子方差 h ²	成分唯一性 u ²
单叶干重 ILM	0.91	-0.3	0.92	0.084
单叶面积 ILA	0.94	-0.15	0.92	0.084
比叶面积 SLA	0.12	0.66	0.45	0.551
光合速率 A _{mass}	0.9	-0.07	0.81	0.188
荧光参数 Fv/Fm	0.88	0.21	0.81	0.186
叶 N 含量 LNC	0.84	0.23	0.76	0.236
叶 P 含量 LPC	0.45	-0.78	0.82	0.184
氮磷比 N:P	0.45	0.81	0.86	0.142

PC1 代表第一主成分;PC2 代表第二主成分;h² 代表成分公因子方差;u² 代表成分唯一性;ILM:单叶干重 individual leaf mass; ILA:单叶面积 individual leaf area; SLA:比叶面积 specific leaf area; A_{mass}:光合速率 photosynthetic rate; Fv/Fm:叶绿素荧光参数 fluorescence parameters; LNC:叶 N 含量 leaf nitrogen content; LPC:叶 P 含量 leaf phosphorus content

结合主成分分析图(图 2),同种植物叶片性状从对照组到低浓度组的位移与对照组到高浓度组的位移方向基本一致,但位移量不同,即同种植物对不同浓度 NO₂ 的响应方向相同,但程度有差异;不同植物的叶片性状从对照组到低浓度组和高浓度组的位移则差异较大,说明不同植物对 NO₂ 的响应方向不同。根据不同 NO₂ 熏气处理下植物性状的空间位移方向,可将植物分为 4 组:

第1组:春鹃、红继木、日本晚樱、紫薇,该组植物在不同 NO_2 浓度处理下叶性状沿主成分轴1和主成分轴2均正向移动,即植物的资源获取能力及同化生产力均因 NO_2 熏气处理而提高,说明第一组中四种植物对 NO_2 适应性强,大气中适量浓度的 NO_2 不仅不会对其生存繁殖产生胁迫,反而能促进其生长。此外,该组中4种植物叶性状从低浓度到高浓度的变化位移差异较大,春鹃和紫薇沿主成分轴1无明显变化,沿主成分轴2正向移动;日本晚樱沿主成分轴1正向移动,而沿主成分轴2无明显变化;红继木沿两轴均负向移动,可见植物对低浓度处理与高浓度处理的适应策略不同。

第2组:紫荆、紫叶桃,该组植物在不同 NO_2 浓度处理下叶性状沿主成分轴1和主成分轴2均负向移动,第一组恰好相反,即 NO_2 处理使植物资源获取能力及同化生产力降低,说明该组植物对 NO_2 较为敏感,不同 NO_2 浓度均会造成其资源获取能力及同化生产力的降低。且该组中两种植物叶性状从低浓度到高浓度的位移变化也是沿两主成分轴负向移动。因此该组中植物不适宜应用与大气 NO_2 污染严重的环境中。

第3组:红叶李、天竺桂,该组植物在不同 NO_2 浓度处理下叶性状沿主成分轴1正向移动,沿主成分轴2负向移动,即植物同化生产力提高,但资源获取能力在减弱,处于不稳定时期,若继续延长熏气时间或增加 NO_2 浓度,预计该组植物后期同化生产力可能会因资源获取能力的减弱而降低,即向第二组发展。该组中两种植物叶性状从低浓度到高浓度均沿主成分轴1正向移动,不同在于红叶李沿主成分轴2负向移动,而天竺桂沿主成分轴2正向移动,即低浓度到高浓度处理下两种植物同化生产力均提高,而资源获取能力红叶李降低,天竺桂增强。

第4组:海桐,该组植物在不同 NO_2 浓度处理下叶性状沿主成分轴1负向移动,沿主成分轴2正向移动,与第三组相反,即植物资源获取能力提高,但同化积累量降低,可能是由于植物将更多的同化能量应用于自身防御系统构建,以提高环境适应能力,故同化积累量降低,是植物在有限的资源环境中进行生存与生长的权衡调整的结果。

3 结论与讨论

3.1 叶功能性状对 NO_2 的响应

综上所述,9种园林植物对不同浓度 NO_2 污染的响应存在差异,主要通过叶性状特征及其相互关系的变化来实现。不同植物叶性状对相同浓度 NO_2 熏气的响应具有明显差异,同种植物对不同浓度 NO_2 熏气的响应方向基本一致,但性状变化幅度不同。可见不同植物对大气污染物的耐受能力与适应性是不同的。9种植物中,春鹃、红继木、日本晚樱和紫薇4种对 NO_2 的适应能力最强,在不同处理浓度下,其资源获取能力及同化生产力均提高,从而对植物生长起到促进作用,因此,这4种植物能在 NO_2 污染环境中良好生长;海桐对 NO_2 的适应能力次之;再次为红叶李和天竺桂;对 NO_2 适应能力最差的是紫荆和紫叶桃,不同浓度的熏气处理均会造成两者资源获取能力和同化生产力的降低,进而抑制植物生长,故不宜在 NO_2 污染环境中应用。

3.2 叶经济谱中性状间权衡机制的稳定性

叶经济谱理论指出:叶经济谱是一系列相互联系、协同变化的功能性状组合^[5-7,28],大量研究证明,叶经济

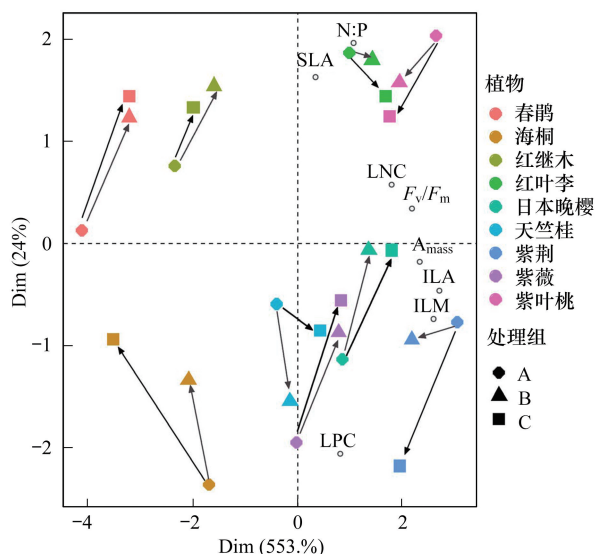


图2 不同处理条件下植物叶性状空间位移

Fig. 2 Spatial displacement of plant leaf traits at different treatment levels

空心圆点表示主导性状,箭头代表植物性状在不同处理下的空间位移的大小和方向,即植物对不同处理的响应。圆形与三角形之间的箭头代表A组到B组的位移,圆形与正方形之间的箭头代表A组到C组的位移,三角形与正方形之间的箭头代表B组到C组间的位移

谱理论中,叶 N 含量、光合速率、比叶面积三者之间存在稳定的协同进化关系,该关系不受环境梯度变化的影响,表现为不同环境梯度下 LNC 与 A_{mass} 、SLA 之间均存在显著正相关关系^[5-6,29]。笔者在对重庆市城市不同热岛条件下该 9 种植物叶经济谱进行研究时也得出相同结论。但在本实验中,仅发现叶 N 含量与光合速率之间的正相关关系,叶 N 含量与比叶面积以及光合速率与比叶面积之间均无相关关系(见表 3),与 Wright 和 Sutton-Grier 的研究中所得出的植物叶片对不同浓度氮元素添加的响应结果相似^[26]。故推测叶 N 含量与比叶面积之间关系的解耦可能是由于叶片 N 元素积累受 NO₂ 熏气的影响更直接更迅速,对 NO₂ 吸收能力强的植物将大气中 NO₂ 作为氮源之一进行吸收利用,耐受能力弱的植物可能由于 NO₂ 浓度的升高而对体内 N 元素积累起抑制作用。而比叶面积的适应性调整相对 N 元素滞后,故叶 N 含量与比叶面积间相关关系消失,如果实验持续更长时间,预测叶 N 含量与比叶面积之间也可能会出现显著相关关系。

说明在小尺度、短时间范围内,叶经济谱中性状间相关性并不会像大尺度研究中所表现的那样稳定,而是会随环境梯度变化产生一定的变化,支持叶经济谱形成的环境因子主导假说。即环境因子促使植物进行自我调节,产生权衡机制,进而形成叶经济谱^[4,30]。

3.3 叶功能性状的协同进化预测

本实验中虽然出现了叶 N 含量与比叶面积之间关系的解耦,但除此之外,对其他具有相关关系的叶性状进行标准化主轴分析(SMA)发现,三个处理条件下叶性状间相互关系均未产生沿斜率与截距的位移($P > 0.05$),说明这些叶性状组合间存在较为稳定的关系,且不随 NO₂ 浓度的变化而改变,可见叶经济谱仍然具有普遍意义。实际研究中,对一些难以实时实地测量的关键性状,可利用性状间相关关系的规律性与稳定性,通过其他容易观测的性状进行推测预测,例如,本实验中光合速率与叶绿素荧光参数、叶 N 含量在三个实验组中均表现出稳定的相关性($P < 0.001$),故在野外调查研究中,若光合速率难以测定,则可通过叶绿素荧光参数或叶 N 含量来预测植物光合能力的协同进化趋势。

此外,由于本实验处理的时间局限性,实验结果与野外长期 NO₂ 污染环境植物叶性状的响应机制可能存在差异。例如,单叶干重、单叶面积等性状在短期实验处理条件下不会出现显著差异,但是在野外长期 NO₂ 污染环境中生长的植物,则可能出现适应性响应。因此,未来可延长控制实验的处理时间以使实验结果更加接近于真实污染环境,从而更好的阐释园林植物植物叶性状对长期大气 NO₂ 污染的适宜性响应机制。

致谢:感谢西南大学园艺园林学院陈红老师对论文修改提出的宝贵意见,感谢硕士研究生刘聪、刘磊、欧阳丽娜、金光娟、赵心怡等人在实验过程中提供的帮助。

参考文献(References):

- [1] Cornelissen J H C, Cerabolini B, Castro-Díez P, Villar-Salvador P, Montserrat-Martí G, Puyravaud J P, Maestro M, Werger M J A, Aerts R. Functional traits of woody plants: correspondence of species rankings between field adults and laboratory-grown seedlings? *Journal of Vegetation Science*, 2003, 14(3): 311-322.
- [2] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, Falster D S, Garnier E, Hikosaka K, Lamont B B, Lee W, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Villar R, Warton D I, Westoby M. Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist*, 2005, 166(2): 485-496.
- [3] Royer D L, Miller I M, Peppe D J, Hickey L J. Leaf economic traits from fossils support a weedy habit for early angiosperms. *American Journal of Botany*, 2010, 97(3): 438-445.
- [4] Maire V, Gross N, Hill D, Martin R, Wirth C, Wright I J, Soussana J F. Disentangling coordination among functional traits using an individual-centred model: impact on plant performance at intra- and inter-specific levels. *PLoS One*, 2013, 8(10): e77372.
- [5] 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 U, 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(6985): 821-827.
- [6] Shipley B, Lechowicz M J, Wright I, Reich P B. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology*, 2006, 87

- (3): 535-541.
- [7] Donovan L A, Maherali H, Caruso C M, Huber H, de Kroon H. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in Ecology & Evolution*, 2011, 26(2): 88-95.
- [8] Leishman M R, Haslehurst T, Ares A, Baruch Z. Leaf trait relationships of native and invasive plants; community-and global-scale comparisons. *New Phytologist*, 2007, 176(3): 635-643.
- [9] Lienin P, Kleyer M. Plant trait responses to the environment and effects on ecosystem properties. *Basic and Applied Ecology*, 2012, 13(4): 301-311.
- [10] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [11] 董伊晨, 刘艳红. 红松不同苗龄幼苗叶性状对温度和光照变化的响应. *生态学报*, 2017, 37(17): 5662-5672.
- [12] 黄端, 王冬梅, 任远, 覃云斌, 吴林川. 漓江水陆交错带植物叶性状对水淹胁迫的响应及经济谱分析. *生态学报*, 2017, 37(3): 750-759.
- [13] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, Falster D S, Groom P K, Hikosaka K, Lee W, Lusk C H, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Warton D I, Westoby M. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, 2005, 14(5): 411-421.
- [14] Funk J L, Cornwell W K. Leaf traits within communities; Context may affect the mapping of traits to function. *Ecology*, 2013, 94(9): 1893-1897.
- [15] Baird A S, Anderegg L D L, Lacey M E, Hillerislambers J, Van Volkenburgh E. Comparative leaf growth strategies in response to low-water and low-light availability: variation in leaf physiology underlies variation in leaf mass per area in *Populus tremuloides*. *Tree Physiology*, 2017, 37(9): 1140-1150.
- [16] Asner G P, Knapp D E, Anderson C B, Martin R E, Vaughn N. Large-scale climatic and geophysical controls on the leaf economics spectrum. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(28): E4043-E4051.
- [17] Knapp S, Kühn I, Schweiger O, Klotz S. Challenging urban species diversity: contrasting phylogenetic patterns across plant functional groups in Germany. *Ecology letters*, 2008, 11(10): 1054-1064.
- [18] Godefroid S, Koedam N. Distribution pattern of the flora in a peri-urban forest: an effect of the city—forest ecotone. *Landscape and Urban Planning*, 2003, 65(4): 169-185.
- [19] Ricotta C, La Sorte F A, Pyšek P, Rapson G L, Celesti-Grapow L, Thompson K. Phyloecology of urban alien floras. *Journal of Ecology*, 2009, 97(6): 1243-1251.
- [20] 陈莹婷, 许振柱. 植物叶经济谱的研究进展. *植物生态学报*, 2014, 38(10): 1135-1153.
- [21] 李德生, 孙旭红, 李荣花, 刘爱华, 王晓丽. 经济树种苗木对二氧化硫和二氧化氮的抗性分析. *天津理工大学学报*, 2007, 23(1): 44-46, 51.
- [22] 张学星, 何蓉, 施莹, 邵金平, 周筑. 云南 13 种乡土绿化树种对 SO₂、NO₂ 气体反应的研究. *西部林业科学*, 2005, 34(4): 41-46.
- [23] 陈卓梅. 二氧化氮胁迫下樟树的生理生化响应研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2009.
- [24] 中华人民共和国农业部. NY/T2419—2013 植株全氮含量测定 自动定氮仪法. 北京: 中国农业出版社, 2014.
- [25] 中华人民共和国农业部. NY/T2421—2013 植株全磷含量测定 钼锑抗比色法. 北京: 中国农业出版社, 2014.
- [26] Wright J P, Sutton-Grier A, Stevens C. Does the leaf economic spectrum hold within local species pools across varying environmental conditions? *Functional Ecology*, 2012, 26(6): 1390-1398.
- [27] Wright I J, Westoby M, 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(3): 534-543.
- [28] Mason C M, Donovan L A. Evolution of the leaf economics spectrum in herbs: evidence from environmental divergences in leaf physiology across *Helianthus* (Asteraceae). *Evolution*, 2015, 69(10): 2705-2720.
- [29] He J S, Wang Z H, Wang X P, Schmid B, Zuo W Y, Zhou M, Zheng C Y, Wang M F, Fang J Y. A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau. *New Phytologist*, 2006, 170(4): 835-848.
- [30] Blonder B, Violle C, Enquist B J. Assessing the causes and scales of the leaf economics spectrum using venation networks in *Populus tremuloides*. *Journal of Ecology*, 2013, 101(4): 981-989.