

DOI: 10.5846/stxb201810272320

王敬哲, 陈志强, 陈志彪, 潘宗涛. 南方红壤侵蚀区不同植被恢复年限下芒萁叶功能性状对土壤因子的响应. 生态学报, 2020, 40(3): 900-909.

Wang J Z, Chen Z Q, Chen Z B, Pan Z T. Response of functional traits of *Dicranopteris dichotoma* leaves to soil factors in different vegetation restoration years in red soil erosion area of Southern China. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(3): 900-909.

南方红壤侵蚀区不同植被恢复年限下芒萁叶功能性状对土壤因子的响应

王敬哲^{1,2}, 陈志强^{1,2,3,*}, 陈志彪^{1,2,3}, 潘宗涛^{1,2}

1 福建师范大学地理科学学院, 福州 350007

2 湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地, 福州 350007

3 福建师范大学地理研究所, 福州 350007

摘要: 目前关于我国南方红壤侵蚀区生态恢复植被—芒萁 (*Dicranopteris dichotoma*) 功能性状 (Functional Traits) 的研究鲜有报道。以该区域不同植被恢复年限下 (包含 0 年未恢复地、6 年、12 年、18 年、36 年以及 80 年的次生林地) 芒萁叶功能性状为研究对象, 结合不同植被恢复年限下土壤因子的变化, 采用样方调查分析法, 探讨随植被恢复年限的增长芒萁叶功能性状的变化规律及其相互关系, 以及芒萁叶功能性状对土壤因子的响应。结果表明, 芒萁叶功能性状各指标随着植被恢复年限的增加变化差异明显 ($P < 0.05$), 并随植被恢复年限的增长表现出胁迫型、扩展型、竞争型不同功能性状组合; 芒萁叶功能性状间的相关性也表现出显著的特征 ($P < 0.01$); 主成分分析 (Principal Component Analysis, PCA) 表明叶全氮含量、比叶面积和叶全磷含量主成分贡献排名高, 可作为芒萁叶功能性状评价的主要指标。通过冗余分析 (Redundancy Analysis, RDA) 发现, 土壤全碳含量、土壤全氮含量、土壤全磷含量对芒萁叶功能性状各项指标影响显著 ($P < 0.01$)。芒萁伴随着植被恢复年限的增长, 叶功能性状表现出不同的组合状况, 且受土壤因子变化表现出相应的适应策略, 反映了芒萁叶片随土壤因子变化形态可塑性强, 作为重要的生态恢复植被有利于南方红壤侵蚀区植被的有效建植与恢复。

关键词: 芒萁; 植被恢复; 功能性状; 土壤因子; 长汀县

Response of functional traits of *Dicranopteris dichotoma* leaves to soil factors in different vegetation restoration years in red soil erosion area of Southern China

WANG Jingzhe^{1,2}, CHEN Zhiqiang^{1,2,3,*}, CHEN Zhibiao^{1,2,3}, PAN Zongtao^{1,2}

1 School of Geographical Science, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 Cultivation Base of State Key Laboratory of Humid Subtropical Mountain Ecology, Fuzhou 350007, China

3 Institute of Geography, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

Abstract: At present, there are few reports on the ecological restoration vegetation of the red soil erosion area in southern China. In this study, the functional traits of *Dicranopteris dichotoma* were studied under different vegetation restoration years in the region (including non-recovered land, 6 years, 12 years, 18 years, 36 years, and 80 years), combined with different vegetation restoration years. Changes of soil factors were studied to investigate the changes of the functional traits of the leaves and the relationship between the functional traits of the leaves and the response to the soil factors. The results showed that the functional traits of the leaves were significantly different with the increase of vegetation restoration years ($P < 0.05$), and showed the combination of different functional traits of stress, expansion and competition with the increase

基金项目: 福建省自然科学基金项目 (2017J01462); 国家自然科学基金项目 (41171232)

收稿日期: 2018-10-27; 网络出版日期: 2019-11-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: soituqiang061@163.com

of vegetation recovery years. The correlation between leaf functional traits also showed significant characteristics ($P < 0.01$). The principal component analysis showed that the total nitrogen content, specific leaf area and total phosphorus content of leaves were ranked high, which could be used as the main evaluation index of functional traits of the leaves. Through redundant analysis ($P < 0.01$), soil total carbon content, soil total nitrogen content, and soil total phosphorus content had significant effects on the functional traits of the leaves of *Dicranopteris dichotoma* ($P < 0.01$). With the growth of vegetation restoration years, leaf functional traits showed different combinations, and corresponding adaptation strategies by soil factors which reflected the strong plasticity of the leaves of *Dicranopteris dichotoma* with soil factors, as an important ecological restoration. Vegetation is conducive to the effective establishment and restoration of vegetation in the red soil erosion area of southern China.

Key Words: *Dicranopteris dichotoma*; vegetation restoration; functional traits; soil factor; Changting County

植物功能性状被定义为能够强烈影响生态系统功能以及能够反映植被对环境变化响应的核心植物属性,是植物沟通环境的桥梁^[1-5]。叶是植物体与环境相接触、且对环境变化极其敏感的器官^[1]。在众多植物功能性状中,叶功能性状与植物 C 的同化及对资源的利用能力紧密联系,能够反映植物适应环境变化所形成的生存对策^[2-4]。因此,对植物叶功能性状的研究越来越受到研究者的重视^[6]。

关于土壤侵蚀退化地植被叶功能性状的变化,黄土高原土壤侵蚀区已做过一定研究。例如,段媛媛等^[7]研究了不同林龄下刺槐(*Robinia pseudoacacia* L.)叶功能性状差异。结果表明,刺槐具有较强的叶片形态可塑性,其能改变自身的形态结构,形成最佳功能组合以适应环境的变化。赵祥等^[8-10]研究了不同退化草地达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)叶片形态特征的变异,发现同一性状在不同生态型内变异幅度差异明显,并作出了生境因子会影响达乌里胡枝子叶片性状的推断。

芒萁(*Dicranopteris dichotoma*)作为我国亚热带地区广泛分布的古老蕨类植物,具有喜酸、喜阳、耐旱、耐贫瘠的特点^[11],根系发达,繁殖力极强^[12],是南方红壤侵蚀区生态退化过程中最后退出,以及生态恢复过程中最早进入的草本植物之一^[13-14]。关于南方红壤侵蚀区芒萁的生态效应前人已做过大量研究。黄俊等^[15]研究了芒萁覆盖对土壤团聚体稳定性的影响,发现芒萁的地下根系促进了土壤有机质的积累,从而显著提高土壤团聚体稳定性。聂阳意等^[16]研究了芒萁覆盖下的红壤氮组分,发现有芒萁覆盖的红壤较裸地氮含量显著降低。目前对于在植被恢复过程中芒萁特性的变化还未有研究,尤其是不同恢复阶段芒萁叶功能性状的差异及影响因子我们还尚不清楚。了解植被恢复过程中芒萁叶功能性状的变化、认识芒萁叶功能性状的环境相应机制仍是亟需探讨的问题。

本文以不同植被恢复年限(0年、6年、12年、18年、36年、80年)下的芒萁群落为研究对象,选取南方红壤侵蚀区芒萁的11个有代表性的叶功能性状指标,研究叶功能性状在不同恢复阶段所呈现的环境适应性的变化规律,探讨引起不同叶功能性状变化的关键土壤因子,进而深入认识芒萁对南方红壤侵蚀区贫瘠土壤环境的适应策略及植被恢复过程中土壤质量的演变规律,为侵蚀退化地的植被恢复与管理提供科学依据。

1 研究区域与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于福建省长汀县河田镇朱溪小流域(116°00'45"—116°39'20"E, 25°18'40"—26°02'05"N),属于亚热带季风湿润气候,年均气温约 18.5℃,年均降雨量约 1710mm,年均蒸发量约 1400mm。该区域土壤类型为粗晶花岗岩风化发育形成的红壤、侵蚀性红壤^[17]。由于土壤中砂粒含量较高,抗蚀能力差,加之长久以来人类活动的干扰,使得以常绿阔叶林为主的地带性植被遭到严重破坏,地表裸露,形成严重的水土流失。自上个世纪以来,当地水土保持部门采用多种措施恢复裸露的地表,其中较为常用的为乔灌草混交的生态林草措施:乔木以马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)为主,灌木主要有木荷(*Schima*

superba Gardn. et Champ.)、枫香 (*Liquidambar formosana* Hance), 草本主要为芒萁、宽叶雀稗 (*Paspalum wetsteinii* Hackel.) 等。可是随着恢复年限的增长, 大量的引进草本最终被芒萁所取代。芒萁作为当地乡土植被, 在植被恢复地形成最具优势的先锋植被^[14]。

1.2 样地选择

根据长汀县水土保持事业局提供的生态林草措施下不同植被恢复期样地的相关资料, 于 2017 年 9 月对样地进行考察布设。依据典型性和代表性原则, 选取植被恢复 0 年、6 年、12 年、18 年、36 年、80 年生态恢复地中的芒萁群落为研究对象。因芒萁为乡土先锋植被, 且大面积人工繁育困难, 各样地芒萁均为自然侵入。利用手持式 GPS(集思宝 UG905, 中国) 测量样地详细信息(表 1)。

表 1 不同植被恢复年限样地概况

Table 1 Overview of different vegetation restoration years (Mean±SD)

因子 Parameters	样地名称 Sample name					
	来油坑对照地 LYK (C)	来油坑治理地 LYK (R)	龙颈治理地 LJ (R)	游坊治理地 YF (R)	八十里河 治理地 BSLH (R)	露湖对照地 LH (C)
恢复年限 Recovery age/a	0	6	12	18	36	80
地理坐标 Coordinate	N25°39'46"	N25°39'39"	N25°39'31"	N25°40'3"	N25°40'15"	N25°37'54"
	E116°28'57"	E116°28'51"	E116°28'37"	E116°27'24"	E116°26'7"	E116°27'37"
海拔高度 Elevation/m	365	365	325	310	320	322
平均坡度 Mean slope/(°)	12	31	18	19	25	7
坡向 Aspect	南偏西 45°	北偏东 60°	南偏西 10°	南偏东 16°	南偏西 40°	正西
植被盖度 Vegetation cover/%	37	96	91	97	96	96
植被郁闭度 Crown density/%	30	40	70	60	90	80
芒萁株高 Mean height/cm	36±3.6	61±4.0	95.3±1.3	109.7±1.6	80.3±0.5	43.3±3.8
样地概况 Sample overview	基岩裸露, 坡面侵蚀严重, 浅沟发育, 植被稀少, 低矮的马尾松零散分布, 芒萁镶嵌其中	坡顶部分基岩裸露, 植被以马尾松、胡枝子、枫香和芒萁为主; 马尾松株高约 1.8 m	芒萁覆盖地表, 植被以马尾松、黄檀木、芒萁和五节芒为主; 马尾松树高约 2.3 m	地表基本被芒萁覆盖, 植物群落以马尾松、黄檀、芒萁和金茅为主; 马尾松树高约 3.2 m	林下植被稀少, 植物群落以杉木、马尾松、胡枝子和芒萁为主; 马尾松树高约 12.5 m	林下小型灌木较多, 植物群落以马尾松、枫香、荷花玉兰等为主; 马尾松株高约 18 m

来油坑对照地 LYK(C) Laiyoukeng(Contrast); 来油坑治理地 LYK(R) Laiyoukeng(recovery); 龙颈治理地 LJ(R) Longjing(recovery); 游坊治理地 YF(R) Youfang(recovery); 八十里河治理地 BSLH(R) Bashilihe(recovery); 露湖对照地 LH(C) Luhu(Contrast)

1.3 样品采集

野外样品采集于 2017 年 9 月 26 至 28 日。自上坡位至下坡位于各样地设置 3 个 1m×1m 芒萁样方。在每个样方内分别从东、西、南、北 4 个方位不同株芒萁上采集叶片, 每个方位随机采集 5 片, 采集时选择高度适中、成熟健康的叶片, 并用润湿滤纸相夹, 编号后装入自封袋, 再放入 4℃ 冰盒以备形态指标测定。

用土钻法采集土样。于样方中心打入 10cm 土钻, 每个样方设置 3 组重复, 相同样地不同样方所得土壤混合均匀, 土样风干、研磨、过筛、备用。相同位置用铝盒法采集土样, 用以测量土壤含水率。

1.4 测定指标与方法

1.4.1 叶功能性状指标的测定

每个方向采集的叶片中, 2 片用于叶绿素含量(mg/g)的测定, 使用 UV=2450 紫外-可见分光光度计, 在波长 663、645nm 下测定吸光度, 在 Amon 公式下计算叶绿素含量^[18]。剩余叶片使用游标卡尺(精度 0.001 mm)测算叶厚(cm)。使用 HP(M162a)扫描仪扫描叶片, 运用 PhotoShop 7.0 计算叶面积(cm²)。运用电子天平(精度 0.0001g)称量鲜叶重量后, 于黑暗环境下 4℃ 水中浸泡叶片 12h, 取出后用吸水纸迅速吸取叶表水分, 称量饱和叶鲜质量^[17]; 将叶片样品包好放入烘箱 105℃ 杀青 30min, 75℃ 烘干至恒量, 称叶干质量^[19]。通过 Excel 计算比叶面积(m²/kg)、叶干物质含量(g/kg)、叶相对含水率(%), 叶组织密度(mg/mm³), 计算公式

如下:

$$\text{比叶面积} = \text{叶面积} / \text{叶干质量} \quad (1)$$

$$\text{叶干物质含量} = \text{叶干质量} / \text{叶饱和鲜质量} \quad (2)$$

$$\text{叶相对含水率} = (\text{叶鲜质量} - \text{叶干质量}) / (\text{叶饱和鲜质量} - \text{叶干质量}) \times 100\% \quad (3)$$

$$\text{叶组织密度} = \text{叶干质量} / (\text{叶面积} \times \text{叶厚}) \quad (4)$$

将烘干称重后的芒萁叶研磨后进行养分的测定:叶全碳(g/kg)含量和叶全氮含量(g/kg)测定采用碳氮元素分析仪(Elemantar vario MAX,德国);叶全磷含量(g/kg)采用HSO-HClO₄消煮定容过滤,提取上层清液后用连续流动分析仪(Skalar san⁺⁺,荷兰)测定;叶全钾含量(g/kg)测定采用火焰分光光度仪(FP6140,中国)。

1.4.2 土壤因子的测定

土壤物理性质测定指标为土壤含水率(%),采用方法为铝盒烘干法。土壤化学性质的测定包括pH值、土壤全碳含量(g/kg)、土壤全氮含量(g/kg)、土壤全磷含量(g/kg)、土壤全钾含量(g/kg)。其中pH值以水土比例2.5:1,使用便携式酸度计(Starter 300)测定,元素测量方法与叶样品相同。

1.5 数据统计与处理

用Excel 2010和SPSS 20.0软件对所得数据进行统计分析。采用单因素(One-ANOVA)和Duncan法进行方差分析和多重比较(显著性水平 $\alpha=0.01$),用Pearson法分析芒萁叶功能性状各指标间的相关性,用主成分分析法(Principal Component Analysis, PCA)分析影响芒萁叶功能性状的主要指标,并采用冗余分析法(Redundancy Analysis, RDA)分析影响芒萁叶功能性状的主要土壤因子。利用Origin 2017和Canoco 4.8和Excel 2010软件制作图表。图表数据表达形式为平均值 \pm 标准差($M \pm SD$)。

2 结果与分析

2.1 不同植被恢复年限下芒萁叶功能性状差异

如图2所示,随着植被恢复年限的增加,芒萁叶各功能性状指标表现出明显的差异($P < 0.05$)。其中叶厚、叶干物质含量和叶组织密度总体变化趋势为逐渐下降,极小值均出现于植被恢复80年地。比叶面积、叶绿素含量的变化总体表现为逐步上升,极大值均出现于植被恢复80年地。叶全碳含量、叶全氮含量和叶全磷含量总体变化趋势相似,表现为先上升再小幅回落。叶全碳含量与叶全氮含量极大值出现在植被恢复36年地,而叶全磷含量的极大值则出现于植被恢复18年地。叶面积的变化总体呈现倒U状趋势,极大值出现于植被恢复18年地,并由此逐渐减少,直至植被恢复80年地达到最小。叶全钾含量变化与叶面积总体相反,呈U状趋势,极小值出现在植被恢复18年地,而后逐渐上升,至植被恢复80年地达到最大。叶相对含水率变化波动剧烈,在植被恢复12年地之前的数据表现为逐渐下降,在植被恢复18年地逆向波动,并到达该组数据的极大值,而后又急剧下降,在植被恢复36年地达到该组数据的最小值,并在植被恢复80年地再次达到较高的水平。值得注意的是,在植被恢复6年地,芒萁叶功能性状中叶厚、叶面积、比叶面积、叶干物质含量、叶组织密度、叶绿素含量、叶全氮含量、叶全磷含量均表现出相较于趋势逆向波动的特征。这些现象与长汀所采用的植被恢复技术有关,在恢复植被的前3年,当地依据退化地的土壤肥力水平施加复合肥,以提高土壤养分,促进恢复植被的存活与生长,从而影响到该样地芒萁叶功能性状指标的趋势变化。

2.2 芒萁叶功能性状间相关性及其主成分分析

2.2.1 芒萁叶功能性状间相关性分析

由芒萁叶功能性状间相关性分析表明(表2),叶厚与叶干物质含量、叶组织密度在($P < 0.01$)水平表现出明显正相关,叶厚与比叶面积、叶绿素含量、叶全氮含量、叶全磷含量在($P < 0.01$)水平表现为明显负相关。叶面积与叶全磷含量的正相关关系表现为在($P < 0.01$)水平极显著,与叶组织密度的负相关关系表现为在($P < 0.01$)水平极显著。比叶面积与叶绿素含量、叶全氮含量、叶全碳含量、叶全磷含量在($P < 0.01$)水平表现出明显正相关,与叶干物质含量、叶组织密度在($P < 0.01$)水平表现为明显负相关。叶干物质含量与叶组织密度的

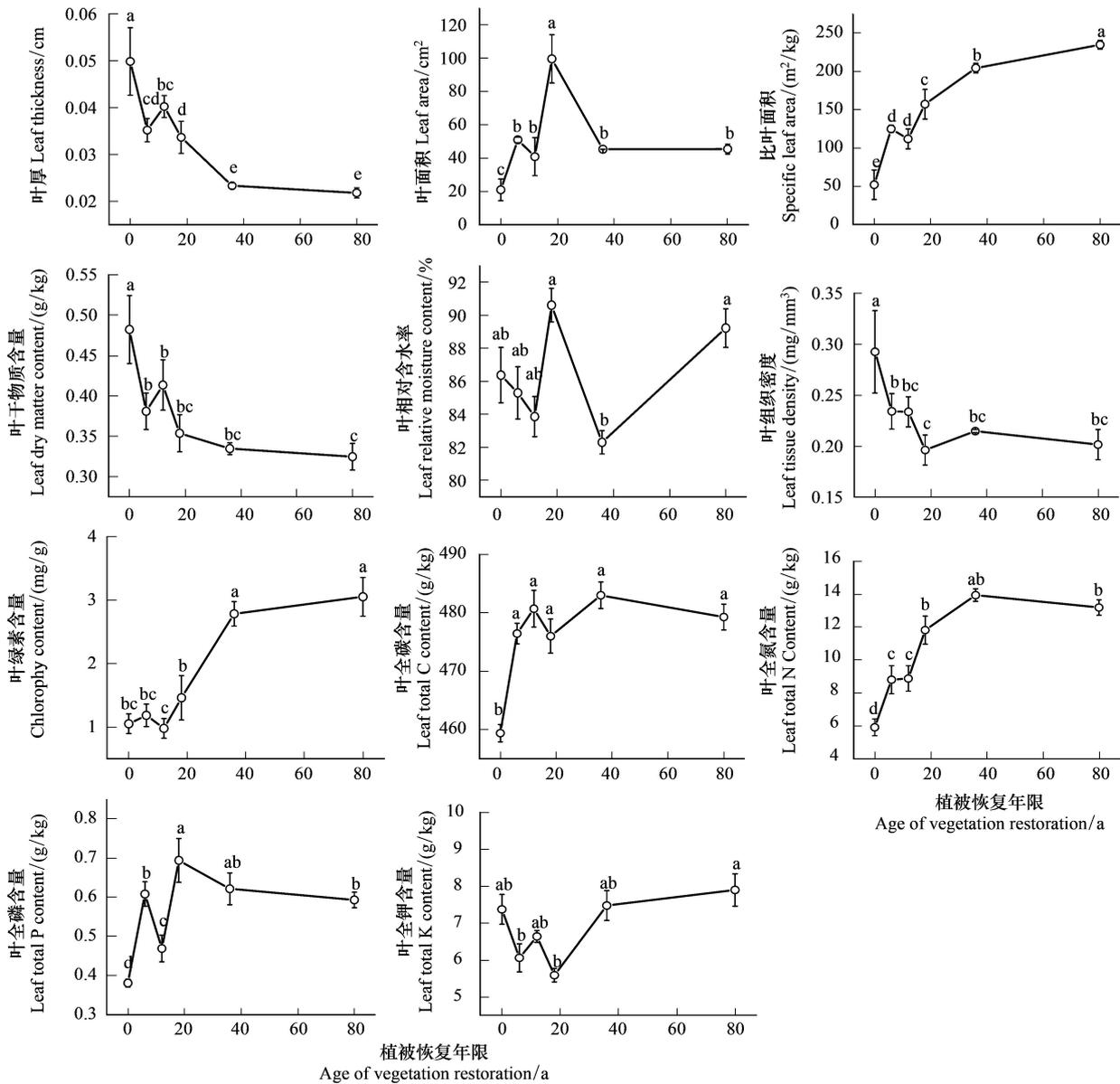


图 1 不同植被恢复年限下芒萁叶功能性状

Fig.1 Characteristics of leaf function of *Dicranopteris dichotoma* under different vegetation restoration years

a, b, c, d 不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

正相关关系在 ($P < 0.01$) 水平上极显著, 与叶绿素含量、叶全氮含量和叶全磷含量的负相关关系在 ($P < 0.01$) 水平上极显著。叶组织密度与叶全氮含量、叶全碳含量、叶全磷含量在 ($P < 0.01$) 水平上呈极显著负相关。叶绿素含量与叶全氮含量在 ($P < 0.01$) 水平上呈极显著正相关。叶全氮含量与叶全碳含量、叶全磷含量在 ($P < 0.01$) 水平上呈极显著正相关。

2.2.2 芒萁叶功能性状主成分分析

据表 3 所示, 各芒萁叶功能性状指标的公因子方差均有较大分值, 其中具有最小公因子方差的功能性状指标为叶全磷含量, 为 0.825, 表明在因子信息归类过程中因子信息损失较小。以特征值 > 1 为原则, 提取 3 个主成分, 其中特征值分别为 6.373、2.069 和 1.433。这 3 个主成分贡献率分别为 57.937%、18.806% 和 13.025%, 累积贡献率为 89.769%, $> 85\%$, 说明这 3 个主成分因素可以代表芒萁叶功能性状变化的主要因素。依据初始

因子的旋转成份矩阵得到各功能性状指标综合得分,其得分大小表明各个功能性状指标对主成分的贡献情况。通过对综合得分位次进行排名可知,叶全氮含量>比叶面积>叶全磷含量>叶绿素含量>叶面积>叶有机体碳>叶全钾含量>叶相对含水率>叶组织密度>叶厚>叶干物质含量,指标因子排名越靠前表明其在芒萁叶功能性状各指标中占据更重要的比重。

表 2 芒萁叶功能性状相关性系数

Table 2 Correlation coefficient of functional traits in leaves of *Dicranopteris dichotoma*

功能性状 Functional traits	叶厚 LT	叶面积 LA	比叶面积 SLA	叶干物 质含量 LDMC	叶组织 密度 LTD	叶相对 含水率 LRWC	叶绿素 含量 LCC	叶全氮 含量 LTN	叶全碳 含量 LTC	叶全磷 含量 LTP
叶面积 LA	-0.314									
比叶面积 SLA	-0.954**	0.338								
叶干物质含量 LDMC	0.942**	-0.491*	-0.905**							
叶组织密度 LTD	0.612**	-0.620**	-0.744**	0.736**						
叶相对含水率 LRWC	-0.144	0.398	0.076	-0.209	-0.051					
叶绿素含量 LCC	-0.827**	0.01	0.883**	-0.725**	-0.547*	0.019				
叶全氮含量 LTN	-0.911**	0.46	0.947**	-0.902**	-0.771**	0.061	0.830**			
叶全碳含量 LTC	-0.512*	0.309	0.621**	-0.515*	-0.770**	-0.354	0.395	0.617**		
叶全磷含量 LTP	-0.676**	0.716**	0.673**	-0.786**	-0.755**	0.184	0.414	0.702**	0.519*	
叶全钾含量 LTK	-0.239	-0.554*	0.199	-0.008	0.287	0.107	0.396	0.064	-0.215	-0.295

** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; 叶厚 LT Leaf thickness; 叶面积 LA Leaf area; 比叶面积 SLA Specific leaf area; 叶干物质含量 LDMC Leaf dry matter content; 叶组织密度 LTD Leaf tissue density; 叶相对含水率 LRWC Leaf relative water content; 叶绿素含量 LCC Leaf chlorophyll content; 叶全氮含量 LTN Leaf total N content; 叶全碳含量 LTC Leaf total C content; 叶全磷含量 LTP Leaf total P content; 叶全钾含量 LTK Leaf total K content

表 3 初始因子旋转成份矩阵与主成分贡献率

Table 3 Initial factor rotation component matrix and principal component contribution rate

指标因子 Index	主成分 1 Principal Component 1	主成分 2 Principal Component 2	主成分 3 Principal Component 3	综合得分 Comprehensive score	综合位次 Comprehensive ranking	公因子方差 Communality
比叶面积 SLA	0.986	0.073	-0.037	0.58	2	0.98
叶厚 LT	-0.966	-0.025	-0.077	-0.574	10	0.94
叶全氮含量 LTN	0.947	0.2	-0.039	0.581	1	0.938
叶干物质含量 LDMC	-0.912	-0.264	-0.125	-0.594	11	0.917
叶绿素含量 LCC	0.91	-0.254	-0.049	0.473	4	0.895
叶组织密度 LTD	-0.71	-0.571	0.165	-0.497	9	0.858
叶全磷含量 LTP	0.658	0.617	0.106	0.511	3	0.825
叶全钾含量 LTK	0.28	-0.866	0.186	0.024	7	0.862
叶面积 LA	0.281	0.856	0.319	0.365	5	0.914
叶相对含水率 LRWC	0.1	0.122	0.938	0.203	8	0.904
叶全碳含量 LTC	0.575	0.396	-0.596	0.33	6	0.842
特征值 Eigenvalue	6.373	2.069	1.433			
贡献率 Contribution rate/%	57.937	18.806	13.025			
累积贡献率 Cumulative contribution rate/%	57.937	76.743	89.769			

2.3 壤因子随植被恢复年限变化差异

通过对比不同植被恢复年限下土壤因子的差异 ($P < 0.05$) 可知 (表 3), 土壤全碳含量总体变化趋势为随着植被恢复年限的增加而呈不断上升趋势, 但在植被恢复 12 年地 (14.118 g/kg) 出现相对峰值, 较植被恢复 18 年地 (12.62 g/kg) 更大。土壤全氮含量也表现出相同规律, 植被恢复 12 年地 (0.834 g/kg) 的土壤全氮含量大于植被恢复 18 年地 (0.724 g/kg), 土壤全磷含量的变化也表现为随植被恢复年限的变化而不断增加的趋

势,峰值出现于植被恢复 36 年地(0.336 g/kg),而后略有下降。土壤全钾含量在不同植被恢复年限下变化有所波动,总体呈上升趋势,极大值出现于植被恢复 36 年地(3.878 g/kg),而后略有下降。土壤 pH 值与土壤含水率随植被恢复年限的变化表现不明显,土壤 pH 值最大值出现在植被恢复 0 年地(4.483),最小值出现于植被恢复 36 年地(4.16)。土壤含水率最大值出现在植被恢复 80 年地(9.764%),最小值出现于植被恢复 18 年地(6.731%)。总体而言,土壤养分含量随植被恢复年限的增加表现为不断增加的趋势,土壤含水率则因地点不同表现出较大差异。

表 4 不同植被恢复年限土壤因子变化差异

Table 4 Differences in soil factors between different vegetation restoration years

植被恢复年限 Recovery age/a	全碳 STC/(g/kg)	全氮 STN/(g/kg)	全磷 STP/(g/kg)	全钾 STK/(g/kg)	pH	土壤含水率 SMC/%
0	5.469±0.577c	0.444±0.082d	0.083±0.007d	1.965±0.433b	4.483±0.049a	7.176±1.713b
6	9.952±4.101bc	0.706±0.135c	0.113±0.031d	2.379±0.147b	4.476±0.008a	6.845±0.235b
12	14.118±2.923b	0.834±0.219c	0.146±0.039cd	2.854±1.006b	4.289±0.151ab	6.810±0.565b
18	12.620±1.863b	0.724±0.03c	0.178±0.026c	2.471±0.367b	4.392±0.237ab	6.731±1.28b
36	21.328±2.912a	1.173±0.152b	0.336±0.009a	3.878±3.718a	4.16±0.161b	7.101±1.448b
80	25.638±1.417a	1.665±0.103a	0.254±0.06b	2.231±0.186b	4.465±0.033a	9.764±0.909a

同列不同字母表示差异显著($P<0.05$);土壤全碳含量 STC Soil total C content;土壤全氮含量 STN Soil total N content;土壤全钾含量 STK Soil total K content;土壤全磷含量 STP Soil total P content;土壤含水率 SMC Soil moisture content

2.4 芒萁叶功能性状与土壤因子的关系

本文通过线性约束性 RDA 排序,分析芒萁叶功能性状对土壤因子的响应关系。结果显示(表 4),RDA 排序轴 1 和排序轴 2 的特征值分别为 0.744 和 0.042,累积解释百分率为 78.7%,总体解释百分率达到 79.2%,可反映叶功能性状与土壤因子的关系。排序轴 1 主要反映了土壤全碳含量、土壤全氮含量、土壤全磷含量和土壤含水率对芒萁叶片功能性状的影响。排序轴 2 主要反映了土壤全钾含量和土壤 pH 对叶片功能性状的影响。从 RDA 排序图可以看出,各叶功能性状指标对土壤因子的响应不同,且程度也有差异。比叶面积、叶全氮含量、叶绿素含量、叶全磷含量与土壤全碳含量、土壤全氮含量和土壤全磷含量存在较强的正相关关系,对土壤 pH 呈负相关关系,但相关程度相对较弱。由此可知,土壤全碳含量、土壤全氮含量和土壤全磷含量是影响芒萁叶主要功能性状的关键土壤因子(图 2)。

表 5 芒萁叶功能性状与土壤因子的 RDA 排序

Table 5 RDA ranking of functional characters and soil factors of the *Dicranopteris dichotoma* leaf

项目 Item	轴 1 Axis 1	轴 2 Axis 2	轴 3 Axis 3	轴 4 Axis 4	总方差 Total variance
特征值 Eigenvalues	0.744	0.042	0.004	0.000	1
叶功能性状—土壤因子相关系数 LFT-SF correlation	0.931	0.586	0.542	0.484	
叶功能性状变化累计百分率 Aumulative variation of LFT/%	74.4	78.7	79.1	79.2	
叶性状环境变化累计百分率 Aumulative variation of LFT-SF/%	94.0	99.4	99.9	100.0	
特征值总和 Sum of eigenvalues					1
典型特征值总和 Sum of canonical eigenvalues					0.792
轴 1 显著性检验(F 检验) Permutation test on first axis(F tset)	$F=32.05$	$P=0.002$			
所有轴显著性检验(F 检验) Permutation test on all axis(F test)	$F=6.966$	$P=0.002$			

LFT:叶功能性状 Leaf functional traits; SF:土壤因子 Soil factors

3 结论与讨论

3.1 不同植被恢复年限芒萁叶功能性状变化规律

不同植被恢复年限代表了土壤侵蚀区由次生裸地至演替顶级之间生态环境变化的每个阶段,生境条件随演替产生较大改变,进而对芒萁叶片的功能性状产生影响^[20-21]。叶厚、叶组织密度和叶干物质含量分别体现出植物的自我保护机制和养分分配与保持能力^[20, 22-23]。本研究发现,叶厚、叶组织密度、叶干物质含量在 0 年地均处于高水平,在 80 年地处于低水平,在植被恢复初期,地表裸露,阳光直射地表,致使近地面温度高,蒸发量大,芒萁叶片通过增加厚度锁住水分,提高叶片组织密度以减缓植物体生长速率,进一步防止叶片失水过多和抵御高温伤害,叶干物质含量较高也说明在这一阶段芒萁具有较高的养分保持能力,锁住植物体内的营养成分减少流失维持生命过程;随着植被恢复年限

的增加,叶厚、叶组织密度和叶干物质含量均趋于减小,这也说明在生态恢复过程中,水热、养分条件不断改善。芒萁通过降低叶组织密度和叶干物质含量提升生长速率,最大限度获取生存空间。比叶面积反映了植物体投入单位质量的干物质所获得的捕光面积^[24-25]。伴随着植物叶片干物质含量的不断增加,芒萁比叶面积相对减小,在植被恢复初期生境资源有限、芒萁通过降低比叶面积,提高叶干物质含量减缓代谢及生长速率,因此比叶面积在未治理对照地出现极小值的特征,随着植被恢复年限增长,生境条件转好,芒萁又通过提高比叶面积,降低叶干物质含量,提升植物体生长代谢速率,在物种竞争激烈的环境条件下获取更多生存资源。

植物对环境的适应也体现于碳收获的最大化^[26-27]。在植被恢复年限的增长过程中,芒萁叶片通过吸收大气中的 CO₂ 形成光合产物并作为生物量存储于叶片中,伴随植被恢复年限增加,环境因素趋好,叶片固碳能力也随之增强。叶绿素含量常被作为植物氮含量的诊断指标,叶绿素含量直接决定着植物光合能力及氮素含量的高低^[28]。在植被恢复初期,芒萁叶片氮、磷含量极度缺乏,进而导致叶片叶绿素含量低,生长状况差;随着植被恢复年限的增长,叶片氮、磷含量不断增加,叶绿素含量提高,芒萁生长状况也明显改善。

在不同植被恢复年限下芒萁叶片各功能性状组合表现出不同特征,在植被恢复 0 年地自然环境恶劣的背景下,芒萁通过调整叶片功能性状来应对恶劣的生存环境,表现出胁迫型的组合状况。在植被恢复 18 年地各形态功能特征达到一个峰值,该阶段生境条件有了很大改善,且其他物种还未大范围侵入,芒萁种具有较强的生存优势,其功能性状表现出拓展型的组合状况。随着植被恢复进入后期阶段,生态演替趋于顶级,物种多样性增强,林下分层明显,各层级物种均处于相互抑制的状态,芒萁叶片各形态功能特征趋于下降,表现出竞争型的组合状况。

3.2 芒萁叶功能性状相关性与主成分分析

植物叶功能性状间关系密切,通过一系列性状组合的调整和平衡以适应特定的生境^[5]。在本研究中,芒萁比叶面积与叶厚呈极显著的负相关,因为这两项功能性状指标都与植物的干旱胁迫有关。较大的叶厚可阻碍叶片与大气进行热量交换,减缓水汽和 CO₂ 进出叶片的速率,而比叶面积则主要影响着叶片构建过程中资源的分配,因而比叶面积较小的植物往往具有更大的叶厚^[5, 20]。这一结果与施宇等^[27]对黄土丘陵地区植被的研究结果一致,反映出芒萁为适应水分胁迫在功能性状上与其他植物具有相似表现。与此同时,比叶面积和叶干物质含量作为植物适应环境的关键叶性状,综合反应了植物利用资源的能力^[29]。本研究中,芒萁比叶面积与叶干物质含量呈极显著负相关,这与周济源等^[30]对淮北相山优势植物种的研究结论一致,并说明芒萁

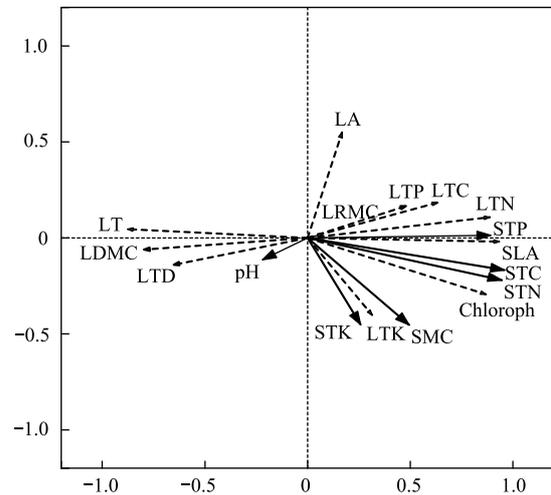


图 2 芒萁叶功能性状与土壤因子的 RDA 排序

Fig.2 RDA sorting of functional traits and soil factors in leaves of *Dicranopteris dichotoma*

可维持自身生长与体内养分循环间的平衡。研究表明,比叶面积减小,叶体积也随之减小,在水分不足时叶干重减小,导致叶组织密度增大,体现芒萁通过比叶面积和叶组织密度共同作用以维持体内水分的平衡^[5]。

氮与叶绿素的合成密切相关^[28,31],因而叶全氮含量与叶绿素含量呈极显著的正相关关系,这与宋彦涛等^[28]的研究一致。在植物体内碳被称为植物有机体的“骨架”^[32],是构成生物大分子结构的基本元素,且为氮、磷的协同元素,他们之间一般呈正相关关系^[20]。在本研究中,芒萁叶氮-叶碳、叶氮-叶磷均具有较强的正相关关系,且叶片碳、氮、磷含量与叶厚、比叶面积、叶干物质含量、叶组织密度同样具有显著相关性,这充分说明养分对于植物形态构建的重要作用。

通过对芒萁叶功能性状主成分分析结果的探讨,在对芒萁叶功能性状的研究评价过程中,应着重考虑综合得分较高的指标因子。在本研究中,叶全氮含量、比叶面积和叶全磷含量作为综合排名前三的指标因子可以被视为影响芒萁叶功能性状最重要的指标。比叶面积突出反映植物获取环境资源能力的高低^[30],氮和磷影响植物生理过程及碳的分配^[20],其共同表征出芒萁在不同植被恢复年限下叶片为适应环境而表现出的不同表型性状的能力,成为影响不同植被恢复年限下芒萁群落结构与性质最重要的叶功能性状。

3.3 芒萁叶功能性状与土壤因子的关系

随着植被恢复年限的增加,土壤因子随之改变,进而引发植物体对环境的适应策略及资源的利用方式也发生改变^[26]。根据 RDA 分析结果表明不同植被恢复年限下芒萁叶主要功能性状指标均受土壤全碳含量、土壤全氮含量、土壤全磷含量的影响。其中,土壤全碳含量影响最大,其他因素影响相对较小。植被恢复年限的增加影响着土壤中碳、氮、磷含量的变化。其中,叶厚、比叶面积、叶干物质含量、叶组织密度及叶全碳含量与土壤全碳含量均有密切关系。旺盛的植物生命生产过程会增加植物体的固碳作用,生产更多的有机物质和产生更多的生物量,植物生产的有机物最终以植物凋落物的形式输入土壤被微生物分解,因而使得土壤全碳的含量产生差异,进而影响植物叶功能性状的变异^[26-27]。比叶面积、叶全氮含量、叶绿素含量与土壤全氮含量直接相关。根据刘冬伟等^[33]研究表明,生态系统氮循环主要受生物因素调控。植物通过吸收土壤氮一部分转化为氨基酸,合成蛋白质,另一部分与碳、氢、氧离子结合形成叶绿素^[34]。凋落的植物体经微生物分解又以铵盐的形式重新输入土壤当中,从而成为土壤氮元素的重要来源^[29]。旺盛的植被生长会增加氮需求,从而供应植物各器官功能,芒萁比叶面积的变化正体现出不同土壤条件下芒萁叶片资源配置和养分保持能力的不同。土壤全磷含量与叶绿素含量、叶全氮含量和叶全磷含量有密切关系。磷是植物生命活动的重要元素^[35]。在植物细胞中,液泡与细胞质中稳定的磷浓度对于保持叶片的正常光合有重要作用^[36-37]。土壤为植物体磷素的主要提供者,不同植被恢复年限下土壤磷含量的高低直接影响芒萁对磷的吸收,进而影响芒萁生命过程与叶功能性状的变化。

参考文献 (References):

- [1] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学, 2015, 45(4): 325-339.
- [2] 刘希珍, 封焕英, 蔡春菊, 范少辉, 刘广路. 毛竹向阔叶林扩展过程中的叶功能性状研究. 北京林业大学学报, 2015, 37(8): 8-17.
- [3] Diaz S, Cabido M, Zak M, Carretero E M, Aranibar J. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10(5): 651-660.
- [4] Weiher E, Van Der Werf A, Thompson K, Roderick M, Garnier E, Eriksson O. Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10(5): 609-620.
- [5] 余华, 钟全林, 黄云波, 程栋梁, 裴盼, 张中瑞, 徐朝斌, 郑文婷. 不同种源刨花楠林下幼苗叶功能性状与地理环境的关系. 应用生态学报, 2018, 29(2): 449-458.
- [6] 张慧文, 马剑英, 孙伟, 陈发虎. 不同海拔天山云杉叶功能性状及其与土壤因子的关系. 生态学报, 2010, 30(21): 5747-5758.
- [7] 段媛媛, 宋丽娟, 牛素旗, 黄婷, 杨改河, 郝文芳. 不同林龄刺槐叶功能性状差异及其与土壤养分的关系. 应用生态学报, 2017, 28(1): 28-36.
- [8] 赵祥, 董宽虎, 张垚, 杨武德, 梁丕富. 不同居群达乌里胡枝子叶片解剖结构研究. 草地学报, 2009, 17(4): 445-451.
- [9] 邢毅, 赵祥, 董宽虎, 史威威. 不同居群达乌里胡枝子形态变异研究. 草业学报, 2008, 17(4): 26-31.

- [10] 赵祥. 达乌里胡枝子与退化草地植被恢复. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2010: 445-451.
- [11] 张明如, 何明, 温国胜, 张汝民, 张建国, 侯平. 芒萁种群特征及其对森林更新影响评述. 内蒙古农业大学学报, 2010, 31(4): 303-308.
- [12] 陈海滨, 马秀丽, 陈志彪, 陈志强. 南方稀土矿区水土保持植物根际土壤碳氮及 pH 特征. 土壤学报, 2016, 53(5): 1334-1341.
- [13] 李小飞, 陈志彪, 陈志强, 郑丽丹, 张晓云, 李荣丽. 南方红壤侵蚀区芒萁生长特征及其对环境因子的响应. 水土保持通报, 2013, 33(3): 33-37.
- [14] 陈志强, 陈志彪, 白丽月. 南方红壤侵蚀区芒萁的生长特征与生态恢复效应. 北京: 科学出版社, 2018: 33-37.
- [15] 黄俊, 吕茂奎, 李晓杰, 阮超越, 付作琴, 张浩, 谢锦升. 红壤侵蚀区芒萁覆盖对土壤团聚体稳定性的影响. 亚热带资源与环境学报, 2019, 14(1): 9-16.
- [16] 聂阳意, 陈坦, 吕茂奎, 张康靖, 曾敏, 邓翠, 任寅榜, 谢锦升. 植被恢复过程中芒萁覆盖对侵蚀红壤氮组分的影响. 生态学报, 2018, 38(19): 6964-6971.
- [17] 陈志彪, 陈志强, 岳辉. 花岗岩红壤侵蚀区水土保持综合研究——以福建省长汀朱溪小流域为例. 北京: 科学出版社, 2013: 19-32.
- [18] 周文灵, 黄莹, 卢颖林, 敖俊华, 陈迪文, 江永, 李奇伟. 甘蔗伸长期叶片叶绿素含量的基因型差异及与氮、钾含量的相关性分析. 甘蔗糖业, 2013, (3): 11-14.
- [19] 钟巧连, 刘立斌, 许鑫, 杨勇, 郭银明, 许海洋, 蔡先立, 倪健. 黔中喀斯特木本植物功能性状变异及其适应策略. 植物生态学报, 2018, 42(5): 562-572.
- [20] 胡耀升, 么旭阳, 刘艳红. 长白山不同演替阶段森林植物功能性状及其与地形因子间的关系. 生态学报, 2014, 34(20): 5915-5924.
- [21] 李超, 赵广东, 史作民, 王兵, 邓宗富, 夏晨, 王财英, 陈和东. 3 种木兰科植物幼苗叶片功能性状及关联性分析. 江西农业大学学报, 2016, 38(1): 19-26.
- [22] 党晶晶, 赵成章, 李钰, 侯兆疆, 董小刚. 祁连山高寒草地甘肃臭草叶性状与坡向间的关系. 植物生态学报, 2015, 39(1): 23-31.
- [23] 戚德辉, 温仲明, 杨士梭, 王红霞, 郭茹. 基于功能性状的铁杆蒿对环境变化的响应与适应. 应用生态学报, 2015, 26(7): 1921-1927.
- [24] 郭雯, 徐瑞晶, 漆良华, 胡璇, 丁霞, 程昌锦, 张建, 雷刚. 竹类植物光合特性与叶片功能性状研究. 世界林业研究, 2018, 31(4): 29-35.
- [25] 杨冬梅, 章佳佳, 周丹, 钱敏杰, 郑瑶, 金灵妙. 木本植物茎叶功能性状及其关系随环境变化的研究进展. 生态学杂志, 2012, 31(3): 702-713.
- [26] 宋璐璐, 樊江文, 吴绍洪. 植物叶片性状沿海拔梯度变化研究进展. 地理科学进展, 2011, 30(11): 1431-1439.
- [27] 施宇, 温仲明, 龚时慧, 宋光, 郑颖, 丁曼. 黄土丘陵区植物功能性状沿气候梯度的变化规律. 水土保持研究, 2012, 19(1): 107-111, 116-116.
- [28] 宋彦涛, 乌云娜, 霍光伟, 李放, 张凤杰, 王晓光. 不同氮化合物添加对羊草叶绿素和叶氮含量的影响. 大连民族大学学报, 2017, 19(1): 1-5.
- [29] 丁曼, 温仲明, 郑颖. 黄土丘陵区植物功能性状的尺度变化与依赖. 生态学报, 2014, 34(9): 2308-2315.
- [30] 周济源, 何俊洁, 郭治远, 王贝贝, 张兴旺, 郭传友. 淮北相山主要优势物种比叶面积与叶干物质含量初步研究. 淮北师范大学学报: 自然科学版, 2013, 34(3): 51-54.
- [31] 蔡惟涓, 冯红鹰, 叶绿杨, 屠曾平. 叶片含氮量、叶绿素含量与光合速率及光强度的关系. 广东农业科学, 1988, (4): 10-15.
- [32] 郑帷婕, 包维楷, 辜彬, 何晓, 冷俐. 陆生高等植物碳含量及其特点. 生态学杂志, 2007, 26(3): 307-313.
- [33] Liu D W, Zhu W X, Wang X B, Pan Y P, Wang C, Xi D, Bai E, Wang Y E, Han X G, Fang Y T. Abiotic versus biotic controls on soil nitrogen cycling in drylands along a 3200 km transect. Biogeosciences, 2017, 14(4): 989-1001.
- [34] 王雅琴, 王晓红, 高巍. 施用化肥对黑土理化性质的影响. 东北林业大学学报, 2005, 33(5): 51-52.
- [35] 孙丽范. 利用耐盐碱解磷、解钾、固氮菌发酵菌糠制备菌肥的研究[D]. 天津: 天津大学, 2012: 24-27.
- [36] 杜占池, 樊江文, 钟华平. 营养元素在红三叶叶片分解过程中的释放动态. 草业科学, 2003, 20(7): 12-15.
- [37] 潘晓华, 石庆华, 郭进耀, 王永锐. 无机磷对植物叶片光合作用的影响及其机理的研究进展. 植物营养与肥料学报, 1997, 3(3): 201-208.