

黄土高原羊圈沟小流域不同坡向、林龄刺槐人工林叶片尺度水碳交换及叶片养分差异

张迪^{1*} 靳甜甜²

(¹兰州大学资源环境学院, 兰州 730000; ²中国水利水电科学研究院水电中心, 北京 100038)

摘要 以黄土高原典型小流域(羊圈沟小流域)内刺槐人工林为对象,通过测定叶片尺度水碳交换过程及主要影响因素,探究了叶片尺度水碳交换随坡向和林龄的变化,并分析了叶片养分变化对水碳交换过程的潜在影响。结果表明:(1)11年生与27年生刺槐处于不同的生长阶段,前者水碳交换的强度高于后者。(2)半阳坡中光合固碳、水分利用效率及CO₂供应能力强的刺槐所占比例高于阳坡,说明半阳坡更适合刺槐生长。(3)叶片N、K含量在样方间的变化趋势为:半阳坡>阳坡,27年生>11年生,说明半阳坡刺槐的生长状况好于阳坡,高林龄刺槐的生长状况好于低林龄刺槐。同时,各样方间K含量具有显著差异,说明K对坡向及林龄的变化较为敏感。因此,与阳坡相比,该区域未来人工刺槐林建设应优先选择水热条件更为适宜的半阳坡,且在富含有效钾的土壤中进行植被恢复是提高植物水分利用效率的潜在途径,该研究结果对于未来干旱半干旱区退耕还林方案的改进及已有人工林的管理具有借鉴意义。

关键词 刺槐; 水碳交换; 林龄; 坡向

Variations of water-carbon exchange at leaf scale and leaf nutrient content of *Robinia pseudoacacia* with slope aspect and stand age in a small catchment of the Loess Plateau. ZHANG Di^{1*}, JIN Tian-tian² (¹College of Earth and Environmental Science, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China; ²China Institute of Water Resources and Hydropower Research, Beijing 100038, China).

Abstract: Water-carbon exchange process and major influencing factors of *Robinia pseudoacacia* plantations in the Yangjuangou watershed of the Chinese Loess Plateau were measured at leaf scale, to explore the variations of water-carbon exchange with slope aspects and stand ages and analyze the potential effects of nutrient contents in leaves on water-carbon exchange process. The results showed that: (1) 11- and 27-year-old *R. pseudoacacia* were at different growing stages. The former had a higher intensity of water-carbon exchange than the latter. (2) The proportion of *R. pseudoacacia* individuals with higher net photosynthetic rate, water use efficiency, stomatal conductance and intercellular CO₂ concentration was greater on semi-sunny slope than on sunny slope, suggesting that semi-sunny slope was more suitable for *R. pseudoacacia* growth. (3) The variation patterns of N and K contents in different quadrats were as follows: semi-sunny slope > sunny slope, 27-year-old > 11-year-old, indicating that *R. pseudoacacia* grew better on the semi-sunny slope than on the sunny slope, mature *R. pseudoacacia* grew better than juvenile *R. pseudoacacia*. The differences of K content in leaf in different quadrats were significant, suggesting that K content in leaf was sensitive to the changes of slope aspect and stand age. Therefore, compared with the sunny slope, the semi-sunny slope with more suitable hydrothermal condition should be considered as priority for establishing *R. pseudoacacia* plantation, and the reforestation on soils

with enriched available K could be a potential way for improving plant's water use efficiency. These results are significantly instructive for the improvement of Grain for Green Project and the management of existing plantations in the arid and semi-arid regions.

Key words: *Robinia pseudoacacia*; water-carbon exchange; stand age; aspect.

全球气候变化的大背景下,森林生态系统作为重要碳汇,其固碳量与气候的相互作用越来越引起人们的关注(田汉勤等,2007;顾峰雪等,2008)。干旱作为全球气候变暖趋势下的主要表现之一,其对森林生态系统的固碳作用影响显著。世界范围内,干旱半干旱地区人工林生态系统已成为重要碳汇。然而,该地区人工林的固碳作用往往以水资源大量消耗为代价,对当地生态系统的健康带来了潜在风险(Farley *et al.*, 2005)。

我国黄土高原气候干旱、生态系统脆弱。20世纪80年代以来开展的大面积人工林建设在显著增加当地碳储量(申家朋等,2013)的同时,加重了水资源的负担(Liang *et al.*, 2006)。水分胁迫成为影响人工植被稳定性的主要影响因子,人工林固碳与水资源稀缺之间的矛盾日益凸显(胡良军等,2002;单长卷等,2005;王力等,2009)。目前,探究人工林地的水碳交换过程及机理对于综合评估退耕还林的生态环境效益,科学指导造林以及森林生态系统管理活动具有重要的意义。

近年来,关于森林生态系统中水资源消耗与碳固定的研究已经展开,有关学者从叶片、个体、生态系统等不同尺度定量评估了人工林营造后固碳量与水分的变化规律,并取得了初步的研究成果(顾峰雪等,2008;Lu *et al.*, 2012;米娜等,2014;赵瑜等,2014)。在干旱半干旱地区,人工林水碳权衡过程是决定其环境效益的关键因子,也是评价造林适宜性的关键指标。由于人工林水碳权衡过程不仅受气候、地形等因素的影响,且随恢复年限也表现出不同特征,因此研究人工林水碳权衡随环境和种植年限的变化及其影响因素,不仅可以指导植被恢复过程中立地条件的选择,对于已建人工林的抚育和管理也有一定借鉴意义。

受水热条件和光照的影响,阳坡水分整体上低于阴坡,干旱阳坡成为黄土丘陵沟壑区林业生态恢复工程建设的典型困难立地(赵荟等,2010)。有研究表明,黄土丘陵区刺槐林龄在10年左右时为生长旺盛期,大于25年刺槐处于生长稳定期(邓磊等,2010)。N、K作为植物生长发育必备的营养元素,

在植物体构成及生理代谢过程中发挥着重要的作用,对植物的水碳权衡有一定的指示作用(Marsehner, 1995;曲桂敏等,2000;Hikosaka, 2004)。因此,在黄土高原半干旱地区阳坡与半阳坡立地条件下,选定11年与27年生两个具有代表性的林龄,试图从叶片尺度探究在不同林龄与坡向条件下刺槐光合生理特征、叶片养分(N、K)的差异,进而揭示水碳权衡的规律及其机理。

1 研究地区与研究方法

1.1 试验区概况

试验区位于陕西省延安市宝塔区羊圈沟流域,总面积为2.02 km²,为延河左岸的二级支沟,碾庄沟流域的一级支流,典型的黄土丘陵沟壑区,暖温带半湿润半干旱大陆性季风气候,年日照时数2528.8 h,年均气温9.4℃,气温年较差29.4℃,≥10℃的活动积温2500~3400℃,多年平均降水量535 mm,降水年内分布不均,主要集中于7—9月。研究区内土壤以黄绵土为主,土质疏松,抗蚀力弱,水土流失严重。植被类型主要为人工种植形成的次生植被,还林物种以刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、山杏(*Prunus armeniaca*)为主。

1.2 研究方法

1.2.1 样地的选择 试验在2014年7月11—31日完成。在小流域内选择不同林龄与坡向的3块10 m×10 m刺槐人工林样地,样地基本情况见表1。

1.2.2 光合生理参数测定 利用Li-6400便携式光合测定系统,于9:30—11:30测定刺槐叶片的净光合速率(P_n , $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),蒸腾速率(T_r , $\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),气孔导度(g_s , $\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),胞间CO₂浓度(C_i , $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$)等参数。用6400-02B光源控制光强为1500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,标准叶室(2 cm×3 cm)。每个样方内按照胸径序列选择5棵树木,每株树木测定可以接受阳光直射的5枚叶片,重复测定3次。以 P_n/T_r 计算水分利用效率(WUE, $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$)(Penuelas *et al.*, 1998)。实验进行时外界环境背景参数见表2。

表 1 样地基本信息
Table 1 Basic feature of experimental plots

指标	样地 1	样地 2	样地 3
林龄(a)	11	27	27
海拔(m)	1206	1170	1181
坡度(°)	23	22	24
坡向(°)	SE64(半阳坡)	SE65(半阳坡)	SE5(阳坡)
纬度	36°42'20.0"	35°42'6.7"	36°42'5.7"
经度	109°30'54.0"	109°31'2.9"	109°30'59.4"
平均树高(m)	6.24	5.05	4.68
平均胸径(cm)	6.39	10.81	10.55
密度(株·hm ⁻²)	2700	2000	1600
叶面积指数(LAI)	2.93	2.55	2.72
主要灌木草本	杠柳(<i>Periploca sepium</i>)、达乌里胡枝子(<i>Lespedeza davurica</i>)、铁杆蒿(<i>Artemisia vestita</i>)、悬钩子(<i>Rubus</i>)、白羊草(<i>Bothriochloa ischaemum</i>)、益母草(<i>Leonurus artemisia</i>)、委陵菜(<i>Potentilla chinensis</i>)、小花鬼针草(<i>Bidens parviflora</i>)、太阳花(<i>Rudbeckia laciniata</i>)等	白刺花(<i>Sophora davidii</i>)、杠柳(<i>Periploca sepium</i>)、达乌里胡枝子(<i>Lespedeza davurica</i>)、铁杆蒿(<i>Artemisia vestita</i>)、白羊草(<i>Bothriochloa ischaemum</i>)、裂叶堇菜(<i>Viola dissecta</i>)、委陵菜(<i>Potentilla chinensis</i>)、打碗花(<i>Calystegia hederacea</i>)、扁核木(<i>Prinsepia utilis</i>)、野青茅(<i>Deyeuxia arundinacea</i>)等	猪毛蒿(<i>Artemisia scoparia</i>)、铁杆蒿(<i>Artemisia vestita</i>)、角蒿(<i>Incarvillea sinensis</i>)、白刺花(<i>Sophora davidii</i>)、杠柳(<i>Periploca sepium</i>)、虎榛子(<i>Ostryopsis davidiana</i>)、委陵菜(<i>Potentilla chinensis</i>)、地梢瓜(<i>Cynanchum thesioides</i>)、打碗花(<i>Calystegia hederacea</i>)、扁核木(<i>Prinsepia utilis</i>)、茜草(<i>Rubia cordifolia</i>)等

1.2.3 叶片水分和养分的测定 在刺槐树的冠层外部,采集完全展开且完整的阳生叶片约 60 片分成两份。一份在蒸馏水中浸泡 6~8 h,称量叶片的饱和鲜重,之后将叶片置于背阴处自然失水,每隔 1 h 测定叶片重量,连续称量 12 h,失水叶片 60 ℃烘干直至恒重计算叶片干重。另一份叶片日光风干后 60 ℃烘干至恒重,磨碎过 1 mm 筛,元素分析仪(VarioEL III, Ele-mentar Analysensysteme GmbH, Hanau, Germany)测定其全氮(N)含量,电感耦合等离子体发射光谱仪(ICP-OES, Teledyne Lemman Labs Prodigy, Hudson, USA)测定其全钾(K)含量(Ikem *et al.*, 2002)。

1.2.4 数据分析 首先,整理刺槐叶片光合生理参数数据,选定净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、胞间二氧化碳浓度(C_i)、气孔导度(g_s)、叶温下蒸汽压亏缺($VpdL$)及叶片水分利用效率(WUE)6 个指标,用标准差标准化处理方法处理,材料间距离用欧氏距离表示,聚类方法选择 Ward 离差平方和法,构建了聚类系谱图;将叶片分成3类进行One-way ANOVA

分析,并用 LSD 法进行多重比较;然后,利用通径分析判断主要生理生态因子对各层次(不同林龄与坡向) P_n 与 T_r 的影响;最后,通过 LSD 法对各样方间叶片养分数据进行 One-way ANOVA 分析。

各类分析通过 Matlab R2010b、SPSS 17.0 和 Origin 8.0 完成。

2 结果与分析

2.1 不同林龄与坡向光合及生理指标变化
试验共测定了 75 份叶片的生理生态参数,其中编号 1~25 属于样地 1,26~50 属于样地 2,51~75 属于样地 3。对 75 份材料进行聚类分析,结果显示,所有材料可以分成 3 大类,其中 I、II 类关系要近于第 III 类。样地 1 内除 2 份材料位于第 II 类外,其余均属于第 I 类;样地 2 内的材料大体可以分为两类,其中 18 份属于第 II 类,剩余 7 份属于第 III 类;样地 3 中的材料在 3 类中均有分配,18 份材料位于第 II 类,5 份属于第 I 类,2 份属于第 III 类(图 1)。综上, I 类包含材料 28 份,其主要来源是样地 1; II 类包含材料 38 份,主要来源于样地 2 与样地 3; III 类包含材料 9 份,主要来源于样地 2(图 1)。

对 3 类材料的 6 项光合生理指标对比分析,结果显示,除 g_s 和 T_r 以外其余指标均达到差异性显著水平,I、II 类样本的 g_s 没有显著性差异,与第 III 类样本差异性显著;I、III 类样本的 T_r 没有显著差异,与第 II 类样本差异显著(图 2)。

表 2 不同样地环境背景参数
Table 2 Environmental backgrounds of different plots

环境参数	样方 1	样方 2	样方 3
湿度(%)	57	69	63
温度(℃)	28.0	28.3	28.5
气压(hPa)	877.9	880.4	878.3
光合有效辐射($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	1530	1518	1576

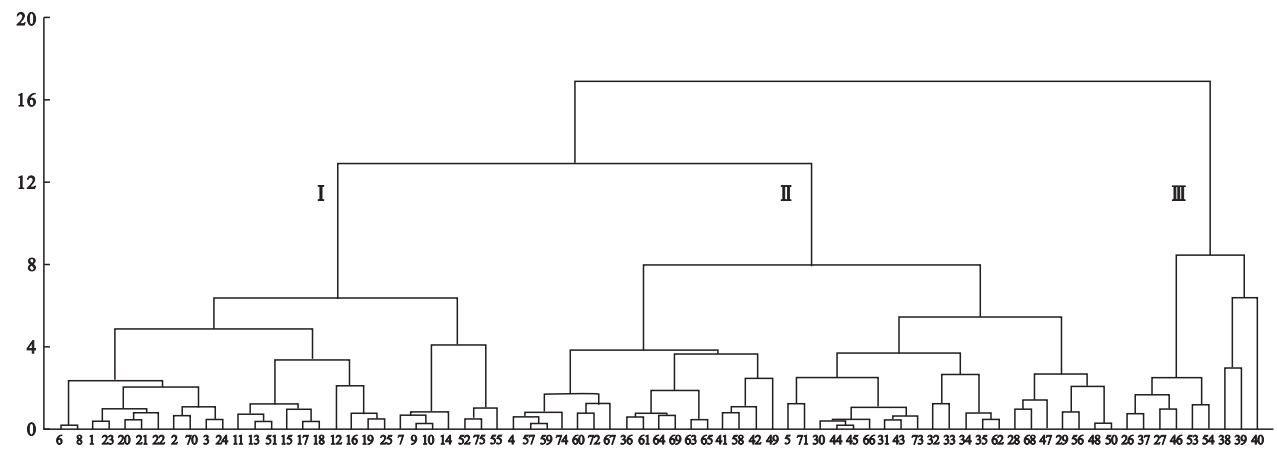


图 1 Ward 聚类系谱图
Fig.1 Dendrogram using Ward's method
横轴数字代表叶片样品编号。

I 类样本 T_r 、 $VpdL$ 的均值在 3 类材料中处于最高水平, P_n 中等, g_s 、 C_i 、 WUE 分布集中, 均值普遍较低(图 2)。样方 1 的材料绝大部分属于第 I 类(图 1), 故 I 类材料的光合特性基本上代表了 11 年生刺槐的光合生理特性; 气孔导度低导致 CO_2 供应不足, 降低了光合固碳能力, 蒸腾作用强烈, 水分利用能力偏低。

II 类样本 g_s 、 C_i 、 $VpdL$ 、 WUE 中等, P_n 、 T_r 的均值

在各类样本中最低(图 2)。该类样本主要来源于样地 2 与样地 3(图 1), 代表了 27 年生成熟刺槐主体的光合生理特性: 光合固碳能力与蒸腾速率均处于较低水平, 而 CO_2 供应及水分利用能力不是导致光合速率低的主要因素。

III 类样本的 P_n 、 g_s 、 WUE 、 C_i 均值最高, T_r 中等, $VpdL$ 最低(图 2)。该类样本数量较少, 主要来源于样地 2 少部分来自样方 3, 说明部分成熟刺槐具有

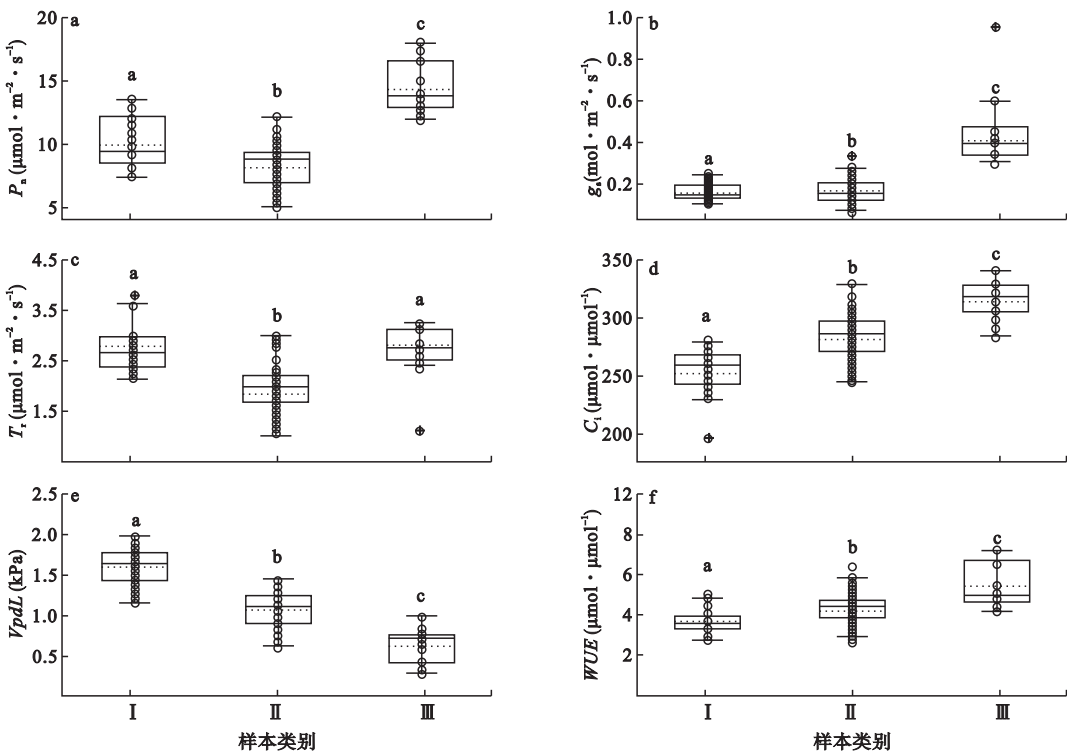


图 2 光合生理指标箱线图
Fig.2 Box plot for photosynthetic physiological parameters
虚线表示平均值, 红线表示中值, 箱体自上而下的 4 条线段依次表示最大值、上四分位数、下四分位数、最小值。不同的小写字母代表差异显著 ($P < 0.05$)。

较强的 CO₂ 供应、光合固碳和水分利用能力,这部分刺槐主要存在于半阳坡林地。

2.2 叶片尺度水碳过程与主要生理生态指标相关性分析

光合速率 P_n 是植物固碳能力的最直接体现,其过程受诸多内在因子和外界环境的共同作用。为了探明这些内在因子对 P_n 的直接作用与间接作用在林龄与坡向层次的不同,利用通径分析判断主要生理生态因子对各层次 P_n 的影响。通径分析通过对自变量与因变量之间相关性的分解来研究自变量对因变量的直接作用和间接作用,决策系数 (R^2) 是通径分析中的决策指标,用以把各自变量对因变量的综合作用进行排序,最终确定主要决策变量和限制变量。

据表 3,样地 1 中 g_s 与 C_i 对于 P_n 的直接通径系数较大,同时 C_i 的系数为负值, T_r 与 C_i 对 P_n 的间接通径系数较大,各因子的决策系数排序为: $R^2_{(g_s)} > R^2_{(T_r)} > R^2_{(VpdL)} > R^2_{(C_i)}$;说明半阳坡 11 年生刺槐 g_s 对 P_n 有较大的直接促进作用, C_i 对 P_n 的直接抑制作用较强,而 T_r 与 C_i 对 P_n 有较强的间接影响,同时 g_s 是主要的决策变量。样地 2 中 g_s 对 P_n 的直接通径系数较大, C_i 的间接通径系数较大,决策系数排序为: $R^2_{(g_s)} > R^2_{(T_r)} > R^2_{(VpdL)} > R^2_{(C_i)}$,其中 g_s 与 $VpdL$ 的决策系数值均较大;可见,半阳坡成熟刺槐的 P_n 受 g_s 的直接促进作用和 C_i 的间接影响,而主要决策变量是 g_s 与 $VpdL$ 。样地 3 中 T_r 与 C_i 对 P_n 的直接通径系数较大,其中 C_i 的系数为负, g_s 与 C_i 对 P_n 的间接通径系数较大,同时决策系数排序为: $R^2_{(g_s)} > R^2_{(T_r)} > R^2_{(VpdL)} > R^2_{(C_i)}$;

表明阳坡成熟刺槐 T_r 对 P_n 有较强的促进作用, C_i 对 P_n 的抑制作用较强,同时 g_s 与 C_i 对 P_n 存在较强的间接影响,主要决策因子是 T_r 。

蒸腾速率反映叶片尺度植物与环境之间的水分交换过程,再次利用通径分析对 T_r 的影响因子进行了判定。据表 4,样方 1 中 g_s 与 $VpdL$ 对 T_r 的直接通径系数较大, P_n 与 $VpdL$ 对 T_r 的间接通径系数较大,决策系数排序为: $R^2_{(g_s)} > R^2_{(P_n)} > R^2_{(C_i)} > R^2_{(VpdL)}$;可见,对于幼龄半阳坡刺槐, g_s 与 $VpdL$ 对 T_r 有显著的促进作用, P_n 与 $VpdL$ 对 T_r 的影响主要通过间接作用实现,主要决策因子是 g_s 。样方 2 中, C_i 和 $VpdL$ 对 T_r 的直接作用通径系数较大, g_s 和 $VpdL$ 对 T_r 的间接通径系数较大,决策系数排序为: $R^2_{(P_n)} > R^2_{(g_s)} > R^2_{(C_i)} > R^2_{(VpdL)}$,但只有 $VpdL$ 的绝对值较大;因此成熟的半阳坡刺槐 T_r 主要受 C_i 和 $VpdL$ 的直接影响, g_s 和 $VpdL$ 的间接影响,而 $VpdL$ 是主要的限制变量。样地 3 中 P_n 对 T_r 的直接作用通径系数较大, g_s 和 $VpdL$ 对 T_r 的间接通径系数较大,决策系数排序为: $R^2_{(P_n)} > R^2_{(g_s)} > R^2_{(C_i)} > R^2_{(VpdL)}$;说明成熟阳坡刺槐 P_n 对 T_r 起促进作用, g_s 和 $VpdL$ 对 T_r 有间接影响,主要决策因子是 P_n 。

2.3 不同林龄与坡向叶片养分对比

通过对比各样地叶片养分元素全氮 (N)、全钾 (K) 的含量,分析不同林龄及坡向条件对刺槐生长的影响。结果显示,不同样地间叶片元素的 LSD 检验 K 元素达到了差异显著性水平 ($P < 0.05$) (图 3),而 N 含量在各样地间没有明显差别。两种元素在各样地间的变化趋势,均为样地 2 > 样地 1 > 样地 3。说明林龄及立地条件的不同造成了刺槐叶片养分的

表 3 生理生态因子对光合速率的通径分析

Table 3 Path analysis in P_n against photosynthetic ecophysiological factors

因子	样方 1			样方 2			样方 3		
	直接作用	间接作用	R^2	直接作用	间接作用	R^2	直接作用	间接作用	R^2
g_s	1.128	-0.218	0.508	0.568	0.373	0.686	0.230	0.638	0.356
T_r	0.400	0.728	0.468	0.068	0.416	0.066	0.754	0.16	0.808
C_i	-0.656	0.591	-0.333	0.022	0.799	0.03	-0.537	0.712	-0.393
$VpdL$	0.255	-0.329	0.202	-0.401	-0.488	0.524	-0.434	0.098	0.103

表 4 生理生态因子对蒸腾速率的通径分析结果

Table 4 Path analysis in T_r against photosynthetic ecophysiological factors

因子	样方 1			样方 2			样方 3		
	直接作用	间接作用	R^2	直接作用	间接作用	R^2	直接作用	间接作用	R^2
g_s	1.189	-0.187	0.686	0.205	0.550	0.175	0.243	0.805	0.356
P_n	0.234	0.801	0.313	0.227	0.420	0.184	0.913	0.190	0.833
C_i	-0.127	0.305	-0.108	1.016	-0.121	0.039	0.153	-0.201	0.050
$VpdL$	0.546	-0.661	-0.167	0.552	1.164	-0.587	0.106	0.884	-0.056

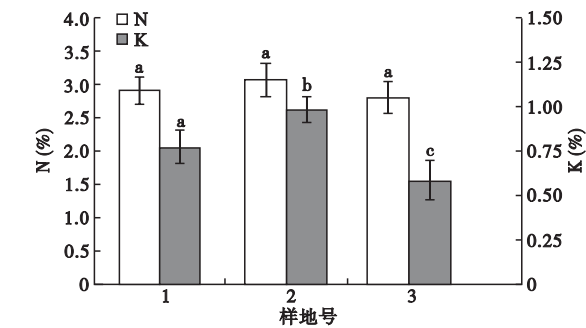


图 3 叶片养分特性
Fig.3 Leaf nutrient characteristics

数值为平均值±标准差;不同的小写字母代表各样品类型间存在显著性的不同 ($P<0.05$)

微弱差异,总体表现出一定的变化趋势:高林龄刺槐叶片 N、K 含量高于低林龄刺槐,半阳坡刺槐叶片 N、K 含量好于阳坡刺槐。

为揭示 N、K 对植物水碳过程的影响,我们分析了这两种元素与部分光合生理指标之间的关系,结果显示,不同林龄与坡向间刺槐叶片光合特性与元素含量的关系存在差异,高林龄阳坡刺槐叶片 N 含量与 P_n 、 T_r 呈显著正相关,幼龄半阳坡刺槐叶片 N 含量与 WUE 呈正相关,高林龄半阳坡刺槐叶片 N 含量与这 3 个指标均无显著相关性(图 4);高林龄半阳坡刺槐叶片 K 含量与 g_s 、 P_n 、 WUE 均呈显著正相关,低龄半阳坡刺槐叶片 K 含量与 g_s 显著正相

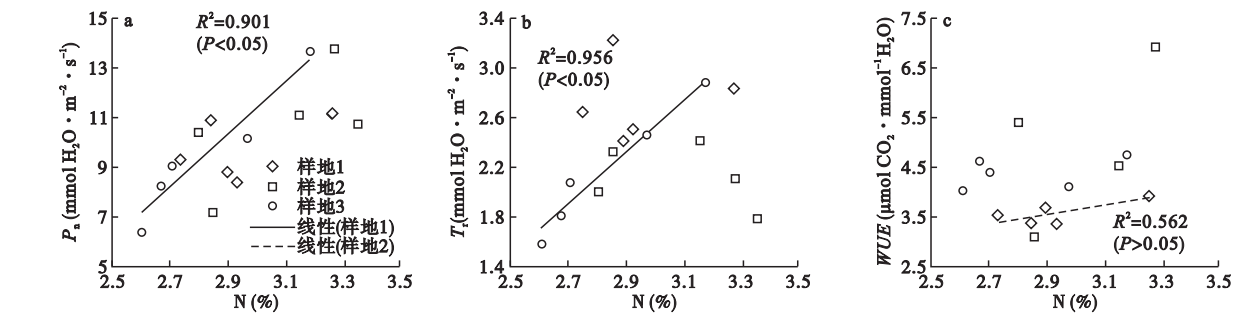


图 4 叶片 N 含量与光合生理参数的相关性分析
Fig.4 Correlation between leaf N content and photosynthetic physiological parameters

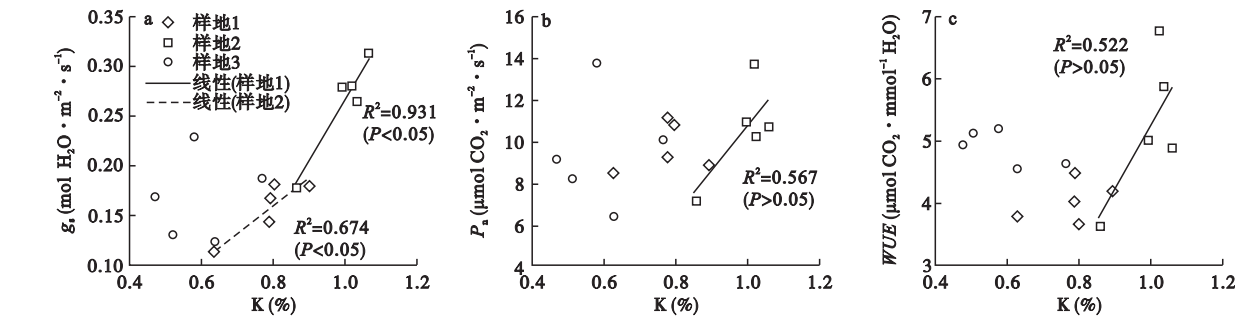


图 5 叶片 K 含量与光合生理参数的相关性分析
Fig.5 Correlation between leaf K content and photosynthetic physiological parameters

关,高林龄阳坡刺槐叶片 K 含量与这 3 个指标均无显著相关性(图 5)。

3 讨论

3.1 不同坡向刺槐叶片尺度水碳过程的差异

光合作用是叶片尺度植物水碳交换主要形式,植物的光合生理特性研究是探明叶片尺度水碳交换过程的关键。野外条件下,植物的光合生理特性受到各种因素的综合影响,这其中坡向是一个重要的环境因素,坡向可影响水、热再分配过程,处于阳坡

的植物由于接受热量高,因而潜在蒸发较大,特别是对于在蒸发远远大于降雨量的干旱半干旱地区来说阳坡植物要生存下来就必须适应相对干热的微环境,形成与阴坡和半阳坡不同的适应特征。此外,由于水热条件差异,不同坡向地面植被差别较大,长期演替之后地表覆盖物以及土壤属性也会发生较大变化(聂莹莹等,2010)。

本实验中,选择阳坡和半阳坡两块刺槐林地,对比叶片的各项光合生理指标,探究坡向对于植物叶片尺度水碳交换的影响。结果显示,与阳坡刺槐相

比,半阳坡样方内光合固碳、水分利用及 CO_2 供应能力强的刺槐所占比例更高(图2),半阳坡刺槐的生长状况好于阳坡,说明与阳坡相比,半阳坡更适合于刺槐生长。结合立地环境的观测结果,成熟刺槐林地 9:30—11:30 阳坡的平均光照强度、土壤与大气温度均高于半阳坡,土壤和大气湿度低于半阳坡。因此,我们认为,坡向间微环境因子的差异,造成了光合生理指标的空间异质性,进而影响了叶片的水碳交换过程(Colon *et al.*, 2003; Johnson *et al.*, 2004; Bellot *et al.*, 2004; Kayama *et al.*, 2009)。Bellot 等(2004)通过对半干旱地区不同坡向林地的环境条件及灌木光合作用的研究发现,阴坡的环境条件比阳坡更适合植物生长,更利于植物的光合固碳。单长卷等(2005)通过对黄土高原丘陵沟壑区不同立地条件下(阳坡、半阳坡、阴坡、半阴坡)刺槐水分生理生态的研究发现,立地条件的不同导致林内环境因子如温度、大气相对湿度和土壤水分的差异,这种差异造成了刺槐光合生理指标的差异。他们的研究结果验证了我们的推论。此外,对比成熟的半阳坡刺槐,阳坡刺槐中存在部分叶片保持低的气孔导度和 CO_2 供应能力(图2),说明由于阳坡较高的平均气温和偏低的大气相对湿度,不利于刺槐的生长发育,立地刺槐为了维持自身的水分平衡,适应干旱环境的胁迫,而采取了一定的适应策略。

叶片生理尺度上,气孔作为植物水分与 CO_2 交换的重要通道,影响光合与蒸腾作用的速率, g_s 是反映这一过程的关键指标(张小全等, 2000; 陈德祥等, 2004),也是影响 P_n 和 T_r 的重要生理指标(徐佳佳等, 2011),同时已有研究表明, V_{pdL} 是影响 T_r 的主要因素之一(刘茜, 2009)。本研究结果显示,半阳坡刺槐 g_s 直接影响 P_n , 间接影响 T_r , V_{pdL} 对 T_r 的抑制作用显著,阳坡刺槐 P_n 受 g_s 的间接作用, T_r 受到 g_s 与 V_{pdL} 的间接作用,由此反映出不同坡向刺槐水碳交换的内在控制机理有所差异。

3.2 林龄对水碳过程的影响

植物叶片对光能的吸收利用能力不仅与外界的环境因子有关,也与自身的生理状况有着密切的联系,这其中林龄就是一个极其重要的内生因子(Soyza *et al.*, 1996; Novichkova *et al.*, 2008; Merilo *et al.*, 2009; Zheng *et al.*, 2011)。虽然林龄影响叶片水碳过程的机理仍不十分清楚,但是已有研究表明,林龄与叶片的固碳能力之间存在密切的相关性(Soyza *et al.*, 1996; Merilo *et al.*, 2009)。受林龄影响,林木在

生长发育的不同阶段会采取不同的水分利用策略以适应环境,维持自身的水碳平衡获取最大的固碳效益(刘海涛等, 2012)。

研究选择 11 年与 27 年生的两块刺槐林地(样方 1 与样方 2),对比分析林龄造成的水碳过程差异。由聚类结果可知,不同林龄刺槐叶片生理特性之间存在明显差异(图1),幼龄刺槐的 CO_2 供应及 WUE 处于较低水平, P_n 、 T_r 较高,随林龄增长,由于个体差异,叶片的生理特性开始出现分化,向不同的方向发展: CO_2 供应能力及 WUE 不同程度提高, V_{pdL} 不同程度下降,大部分叶片光合能力与蒸腾速率下降;小部分叶片光合能力显著提高,蒸腾作用没有明显变化(图2)。通径分析结果表明,两种林龄刺槐水碳交换的内在调控机理不同,11 年生与 27 年生林龄刺槐 P_n 的直接作用因子与主要决策因子相同,间接作用因子分别为 T_r 和 C_i ; T_r 的直接作用、间接作用和决策因子均不同,表现出明显的差异(表2、表3)。综合上述分析推断,林龄的变化引起刺槐对环境因子适应能力不同,造成生理特性的差异(Soyza *et al.*, 1996),影响水碳交换的过程,相同林龄与生境条件下个体水平的差异与对环境资源的竞争也会造成水碳交换能力的差异。11 年生刺槐可能处于生长旺盛期,光合、蒸腾作用能力较强,水碳交换强烈,但水分利用率低;27 年生刺槐大部分处于生长稳定期,光合、蒸腾能力降低,水碳交换相对减弱,且存在小部分适应能力较强的刺槐,依然具有很强的光合、蒸腾能力,水碳交换旺盛,同时具有较高的水分利用率。

3.3 叶片养分在林龄与坡向水平的差异

N、K 作为植物生长发育必备的营养元素,在植物体构成及生理代谢过程中发挥着重要的作用(Marsehner, 1995)。N 是光合作用所需酶、ATP、多种辅酶和辅基的重要成分,因此叶片氮含量与光合作用有密切关系(Hikosaka, 2004);同时有研究认为,叶片中 N 含量的增加可以提高叶肉的羧化能力,减少无效的水分消耗,提高水分利用效率(曲桂敏等, 2000),也有学者认为,这种相关性依赖于物种和环境因子(Hikosaka, 2004)。本文中,不同林龄与坡向间植物的光合生理指标与叶片 N 含量之间存在一定的相关性(图4),说明植物光合能力与叶片 N 含量之间具有一定的关联,同时这种相关性与环境和生长阶段有关,此研究结果与郑淑霞等(2007)的研究结果相类似。

K 是一种重要的活化剂,它可作为 60 多种酶的活化剂,同时能促进蛋白质与糖的合成,并能促进糖类向贮藏器官运输,K 可以通过调节保卫细胞渗透势,控制气孔开闭,影响叶片与大气的水碳交换过程。本研究发现,不同林龄与坡向间刺槐叶片光合生理指标与 K 含量的关系也有所不同(图 5),由此说明,K 可以通过调节气孔的开闭影响植物的水碳交换,但影响的强弱会因坡向与生长阶段的不同而发生变化。综上可知,叶片中 N、K 的含量在植物体水碳交换过程中扮演了重要的角色。本研究对于揭示叶片养分与植物光合能力的相关性有一定的参考价值,但要阐明二者之间的作用机理还需加大样本量深入研究。

此外,植物叶片养分受到诸多因素的影响,如气候条件、生长发育阶段和微环境因子等(任书杰等, 2009; 马露莎等, 2014)。本试验在小流域内进行,因此可以排除气候条件的干扰,主要影响因素为坡向及林龄。N 作为植物生长的主要限制元素,参与植物体内的基本生理生化过程(Güsewell, 2004),在一定程度上可以表征植物的生长状况。本研究中,叶片 N 含量在样方间的变化趋势为:半阳坡>阳坡, 27 年生>11 年生(图 3),说明同一林龄,半阳坡刺槐的生长状况好于阳坡,同一坡向高林龄刺槐的生长状况好于低林龄刺槐,这与陈亚南等(2014)的研究结果相类似。同时分析结果显示,各样地间 K 含量差异达到显著水平,说明 K 对坡向及林龄的变化较为敏感。

参考文献

陈德祥,李意德,骆土寿. 2004. 短期 CO₂ 浓度升高对雨林树种盘壳栎光合特性的影响. 生态学报, **24**(8): 1622-1628.

陈亚南,马露莎,张向茹,等. 2014. 陕西黄土高原刺槐枯落叶生态化学计量学特征. 生态学报, **34**(15): 4412-4422.

邓磊,张文辉. 2010. 黄土沟壑区刺槐人工林的天然发育规律. 林业科学, **46**(12): 15-22.

顾峰雪,于贵瑞,温学发,等. 2008. 干旱对亚热带人工针叶林碳交换的影响. 植物生态学报, **32**(5): 1041-1051.

胡良军,邵安明. 2002. 黄土高原植被恢复的水分生态环境研究. 应用生态学报, **13**(8): 1045-1048.

刘海涛,贾志清,朱雅娟,等. 2012. 林龄对高寒沙地乌柳光合特性的影响. 东北林业大学学报, **40**(12): 20-26.

刘茜. 2009. 樟树叶片蒸腾特性及其与生理生态因子关系分析. 中南林业科技大学学报, **29**(1): 1-5.

马露莎,陈亚南,张向茹,等. 2014. 黄土高原刺槐叶片生态

化学计量学特征. 水土保持研究, **21**(3): 57-61.

米娜,温学发,蔡福,等. 2014. 季节性干旱对干烟洲人工林水分利用效率的影响. 林业科学, **50**(12): 24-31.

聂莹莹,李新娥,王刚. 2010. 阳坡-阴坡生境梯度上植物群落 α 多样性与 β 多样性的变化模式及与环境因子的关系. 兰州大学学报: 自然科学版, **46**(3): 73-79.

曲桂敏,王鸿霞,束怀瑞. 2000. 氮对苹果幼树水分利用效率的影响. 应用生态学报, **11**(2): 199-201.

任书杰,于贵瑞,陶波,等. 2009. 兴安落叶松(*Larix gmelinii* Rupr.) 叶片养分的空间分布格局. 生态学报, **29**(4): 1899-1906.

单长卷,梁宗锁,韩蕊莲,等. 2005. 黄土高原陕北丘陵沟壑区不同立地条件下刺槐水分生理生态特性研究. 应用生态学报, **16**(7): 1205-1212.

申家朋,张文辉,李彦华,等. 2013. 黄土高原丘陵区退耕还林地油松人工林碳储量及分配特征研究. 西北植物学报, **33**(11): 2309-2316.

田汉勤,徐小峰,宋霞,等. 2007. 干旱对陆地生态系统生产力的影响. 植物生态学报, **31**(2): 231-241.

王力,卫三平,吴发启. 2009. 黄土丘陵沟壑区土壤水分环境与植被生长响应——以燕沟流域为例. 生态学报, **29**(3): 1543-1553.

徐佳佳,张建军,王清玉,等. 2011. 油松和侧柏的光合蒸腾特性及其与环境因子的关系. 东北林业大学学报, **39**(7): 15-18.

张小全,徐德应,赵茂盛,等. 2000. CO₂ 增长对杉木中龄林针叶光合生理生态的影响. 生态学报, **20**(3): 390-396.

赵荟,朱清科,秦伟,等. 2010. 黄土高原沟壑区干旱阳坡的地域分异特征. 地球科学进展, **29**(3): 327-334.

赵瑜,胡续礼,张光灿,等. 2014. 土壤水分与光照对黄刺玫水分利用效率的影响. 中国水土保持科学, **12**(5): 40-44.

郑淑霞,上官周平. 2007. 黄土高原油松和刺槐叶片光合生理适应性比较. 应用生态学报, **18**(1): 16-22.

Bellot J, Maestre FT, Hernandez N. 2004. Spatio-temporal dynamics of chlorophyll fluorescence in a semiarid Mediterranean shrubland. *Journal of Arid Environments*, **58**: 295-308.

Colon MR, Prato EP, Giannini R. 2003. Chlorophyll fluorescence and photosynthetic response to light in 1-year-old needles during spring and early summer in *Pinus leucodermis*. *Trees*, **17**: 207-210.

Farley KA, Jobbagy EG, Jackson RB. 2005. Effects of afforestation on water yield: A global synthesis with implications for policy. *Global Change Biology*, **11**: 1565-1576.

Güsewell S. 2004. N : P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance. *New Phytologist*, **164**: 243-266.

Hikosaka K. 2004. Interspecific difference in the photosynthesis nitrogen relationship: Patterns, physiological causes and ecological importance. *Journal of Plant Research*, **117**: 481-494.

Ikem A, Oduyungbo S, Egiebor NO, et al. 2002. Chemical

- quality of bottled waters from three cities in eastern Alabama. *Science of the Total Environment*, **285**: 165–175.
- Johnson DM, Germino MJ, Smith WK. 2004. Abiotic factors limiting photosynthesis in *Abies lasiocarpa* and *Picea engelmannii* seedlings below and above the alpine timberline. *Tree Physiology*, **24**: 377–386.
- Kayama M, Makoto K, Nomura M, *et al.* 2009. Growth characteristics of Sakhalin spruce (*Picea glehnii*) planted on the northern Japanese hillsides exposed to strong winds. *Trees*, **23**: 145–157.
- Liang Z, Yang J, Shao H, *et al.* 2006. Investigation on water consumption characteristics and water use efficiency of poplar under soil water deficits on the Loess Plateau. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, **53**: 23–28.
- Lu YH, Fu BJ, Feng XM, *et al.* 2012. A policy-driven large scale ecological restoration: Quantifying ecosystem services changes in the Loess Plateau of China. *PLoS ONE*, **7**: e31782.
- Marsehner H. 1995. Mineral Nutrition of Higher Plants. London, UK: Academic Press.
- Merilo E, Tulva I, Raim O, *et al.* 2009. Changes in needle nitrogen partitioning and photosynthesis during 80 years of tree ontogeny in *Picea abies*. *Trees*, **23**: 951–958.
- Novichkova NS, Romanova AK, Ignatev AR, *et al.* 2008. Effect of surplus glucose on physiological and biochemical characteristics of sugar beet leaves in relation to the age of the leaf and the whole plant. *Russian Journal of Plant Physiology*, **55**: 201–210.
- Penuelas JJ, Llusia J, Siscart D, *et al.* 1998. Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the Mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *Journal of Experimental Botany*, **49**: 229–238.
- Soyza AGD, Whitford WG. 1996. Effects of plant size on photosynthesis and water relations in the desert shrub *Prosopis glandulosa* (Fabaceae). *American Journal of Botany*, **83**: 99–105.
- Zheng Y, Zhao Z, Zhou J, *et al.* 2011. The importance of slope aspect and stand age on the photosynthetic carbon fixation capacity of forest: A case study with black locust (*Robinia pseudoacacia*) plantations on the Loess Plateau. *Acta Physiologiae Plantarum*, **33**: 419–429.
-
- 作者简介 张迪,女,1991年生,硕士研究生,研究方向为陆地生态系统水碳权衡,已发表论文1篇。E-mail: zhangd13@lzu.edu.cn
- 责任编辑 张敏
-