

黄土丘陵区草地植被群落优势种叶片功能性状对氮磷添加的响应

杨全^{1,2} 陈志飞³ 周俊杰³ 赖帅彬³ 简春霞³ 王智^{1,3} 徐炳成^{1,3*}

(¹中国科学院水利部水土保持研究所,黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室,陕西杨凌 712100; ²中国科学院大学,北京 100049; ³西北农林科技大学水土保持研究所,陕西杨凌 712100)

摘要 以黄土丘陵区草地植被群落3种优势种白羊草、长芒草和达乌里胡枝子为对象,采用裂区试验设计,设置0、50和100 kg N·hm⁻²·a⁻¹3个氮处理和0、40和80 kg P₂O₅·hm⁻²·a⁻¹3个磷处理,于生长旺盛期测定了各植物的叶长、叶宽、比叶面积、叶片干物质含量、叶片氮、磷含量和氮磷比等指标,分析不同优势种叶片功能性状对氮磷添加的响应差异.结果表明:与未施肥相比,50和100 kg N·hm⁻²·a⁻¹处理下白羊草叶长和叶宽分别显著增加35.3%和64.4%,而长芒草仅有叶长显著增加58.8%,达乌里胡枝子仅有叶宽显著增加33.9%,但三者叶片干物质含量分别显著降低10.7%、15.3%和11.2%,白羊草和长芒草叶片氮含量分别显著增加23.0%和99.2%,氮磷比分别显著增加45.8%和96.9%;40和80 kg P₂O₅·hm⁻²·a⁻¹处理下达乌里胡枝子叶长、叶宽和比叶面积分别显著增加56.9%、41.4%和19.6%,叶片干物质含量显著下降14.9%,三者叶片磷含量分别显著增加96.7%、110.9%和238.4%,氮磷比分别显著降低45.8%、42.8%和53.7%.50 kg N·hm⁻²·a⁻¹处理下,与未施磷相比,40和80 kg P₂O₅·hm⁻²·a⁻¹处理后仅达乌里胡枝子叶长和叶宽显著增大,3种植物叶片磷含量显著增加,白羊草和长芒草叶片氮含量显著降低;100 kg N·hm⁻²·a⁻¹处理下,施磷后白羊草和长芒草叶长、达乌里胡枝子叶宽显著增大,三者叶片磷含量显著增加,白羊草叶片氮含量显著降低.综上所述,3个优势种植物叶片功能性状对短期氮磷添加的响应存在明显差异,这些差异与物种属性和施肥水平有关,不同优势种对氮磷添加响应的差异对维持草地群落多样性和稳定性具有重要作用.

关键词 功能性状; 氮磷添加; 养分限制; 适应性

Responses of leaf functional traits of dominant plant species in grassland communities to nitrogen and phosphorus addition in loess hilly-gully region. YANG Quan^{1,2}, CHEN Zhi-fei³, ZHOU Jun-jie³, LAI Shuai-bin³, JIAN Chun-xia³, WANG Zhi^{1,3}, XU Bing-cheng^{1,3*} (¹State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, Shaanxi, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China).

Abstract: To analyze plant functional traits of dominant species to nitrogen and phosphorus addition, three species (*Bothriochloa ischaemum*, *Stipa bungeana*, and *Lespedeza davurica*) were selected in the loess hilly-gully region. A split-plot experiment which included three N treatments (0, 50, and 100 kg N·hm⁻²·a⁻¹) and three P treatments (0, 40, and 80 kg P₂O₅·hm⁻²·a⁻¹) was conducted. At the fast-growing stage, leaf length, leaf width, specific leaf area, leaf dry matter content, leaf N content, leaf P content, and leaf N:P were measured. Results showed that under 50 and 100 kg N·hm⁻²·a⁻¹ treatments, leaf length and width of *B. ischaemum* increased significantly by 35.3% and 64.4%, respectively, while only the leaf length of *S. bungeana* and the

本文由国家重点研发计划项目(2016YFC0501703)和国家自然科学基金项目(41771553)资助 This work was supported by the National Key R&D Program of China (2016YFC0501703) and the National Natural Science Foundation of China (41771553).

2019-06-30 Received, 2019-09-03 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: Bexu@ms.iswc.ac.cn

leaf width of *L. davurica* increased significantly by 58.8% and 33.9%, respectively. Leaf dry matter content of the three species decreased significantly by 10.7%, 15.3% and 11.2%, respectively. Leaf N content and N: P of *B. ischaemum* and *S. bungeana* increased significantly by 23.0% and 99.2%, 45.8% and 96.9%, respectively, compared with unfertilized treatments. Under 40 and 80 kg $P_2O_5 \cdot hm^{-2} \cdot a^{-1}$ treatments, leaf length, leaf width and specific leaf area of *L. davurica* increased significantly by 56.9%, 41.4% and 19.6%, respectively, while leaf dry matter content decreased significantly by 14.9%. Leaf P content of three species increased significantly by 96.7%, 110.9% and 238.4%, while the N: P decreased significantly by 45.8%, 42.8% and 53.7%, respectively, compared with those under unfertilized. Under 50 kg $N \cdot hm^{-2} \cdot a^{-1}$ treatment, compared with no P application, leaf length and leaf width of *L. davurica* and leaf P content of the three species significantly increased, and leaf N content of *B. ischaemum* and *S. bungeana* decreased significantly at 40 and 80 kg $P_2O_5 \cdot hm^{-2} \cdot a^{-1}$ treatments. Under 100 kg $N \cdot hm^{-2} \cdot a^{-1}$ treatment, leaf length of *B. ischaemum* and *S. bungeana*, leaf width of *L. davurica* and leaf P content of three species significantly increased, while leaf N content of *B. ischaemum* decreased significantly after P application. In summary, functional traits of dominant species showed significant responses to short-term nitrogen and phosphorus addition, with the different responses were mainly related to species traits and fertilization levels. Such difference reflected plant adaptation to habitat changes. The divergent responses of different species to nitrogen and phosphorus addition played an important role in maintaining diversity and stability of grassland communities.

Key words: functional trait; nitrogen and phosphorus addition; nutrient limitation; adaptation.

植物功能性状是指植物本身固有的与其生长、代谢、繁殖等生理生化生态特征相关的属性^[1]. 这些属性的变化能较好反映植物对环境变化的响应策略和适应机制^[2], 并且与资源的获取和利用有着紧密的联系^[3]. 植物叶片功能性状指标主要包括叶片形态性状(如叶长和叶宽等)、光合产物累积性状(如比叶面积和叶片干物质含量等)以及生物地球化学特征性状(如叶片氮含量、叶片磷含量和叶片氮磷含量的比值)等, 它们被公认是植物资源利用策略的指示指标^[4]. 在植物生长过程中, 环境条件的变化会在一定程度上影响植物的正常生长, 植物功能性状指示指标也会发生相应的变化^[4]. 如长期处于弱光环境中的植物, 会通过增加比叶面积等增强对光的捕获能力^[1]. 在影响植物生长的环境要素中, 氮(N)和磷(P)被公认为是多数陆地生态系统中限制植物正常生长最主要的2种元素^[5]. 因此, 研究植物叶片功能性状对N、P供应水平改变的响应特征, 有助于了解植物生长对这些养分元素多寡的响应策略和适应机制.

研究表明, 长期氮输入在削弱氮限制的同时, 也使得土壤pH、有机质以及土壤速效氮和速效磷等发生显著变化, 影响植物对N、P等营养元素的吸收和利用^[6-7]. P是植物体内多种化合物的必要成分, 也是土壤中最易被固定和转化的元素, 施入土壤中的磷素大都被有机物或金属离子固定, 转化成缓效态和难效态, 其利用率一般不超过10%^[8]. 自然条件

下, 由于氮沉降和外源施氮的作用使得多数陆地生态系统氮限制的作用逐渐变小, 磷限制因素逐渐增大, 使得养分限制也由氮限制逐渐转为磷限制或氮、磷共同限制^[9-10]. 因此, 有必要开展氮磷添加对陆地植被结构和功能的影响研究.

黄土丘陵区土壤氮、磷含量水平低, 严重影响了植物的生长和植被的恢复进程^[11]. 适当的氮磷添加可有效改善土壤养分含量, 有利于促进退化植被的生长与恢复^[12]. 草地植被在黄土高原分布广泛, 其面积约占黄土高原土地总面积的42.9%^[13], 其中白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)、长芒草(*Stipa bungeana*)和达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)等是草地群落中的典型优势种. 白羊草为禾本科多年生草本植物, 具有抗旱、耐践踏等特性, 是黄土丘陵区草地群落重要的建群种和优势种, 对维护该地区生态系统稳定和生态景观等起着重要作用^[14-15]. 长芒草为禾本科多年生紧密丛生草本植物, 拥有发达的根系且须根多, 具有良好的固土作用及生态和经济价值, 是该区群落的次优势种或伴生种^[16]. 达乌里胡枝子为豆科多年生小灌木, 是优良的水土保持物种^[17]. 这3种植物是黄土丘陵区草地植被演替过程中具有代表性的优势种, 分布面积广泛^[18]. 在干旱半干旱地区, 植被对环境变化的响应主要取决于其优势种的响应和适应能力^[19], 明确不同优势种对氮磷添加的响应对明确草地群落对外源施肥的效应, 以及采取合适的调控措施指导退化植被恢复具有一定意

义.为此,本研究以黄土丘陵区草地群落中 3 种优势植物为对象,通过人为添加不同配比的氮素和磷素,研究氮磷添加后 3 种植物叶片功能性状的响应特点与差异,为揭示其对黄土丘陵区半干旱环境的适应机制,以及该地区退化植被的恢复调控及抚育管理提供科学依据.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

试验样地位于陕西省延安市安塞区纸坊沟流域(36°42′42″—36°46′28″ N, 109°13′46″—109°16′03″ E), 隶属延河流域,流域总面积为 8.27 km²,属典型黄土丘陵沟壑区.研究区海拔为 1041.5~1425.7 m,在气候区划上属于暖温带半干旱季风气候区,年均温 8.8 °C,年降水量 507.2 mm(1951—2018 年).降水年内分配不平衡,主要集中在夏季 7—8 月,且多暴雨,丰水年可达 700 mm 以上.该区太阳辐射较好,年总辐射量为 493 kJ·cm⁻²,年蒸发量 1500~1900 mm.该流域属于黄土丘陵沟壑区第 II 副区,土壤以黄绵土为主,土质疏松.研究区内天然植被以灌木草丛和干旱草原为主,典型地带性植物主要有白羊草、长芒草、达乌里胡枝子、狗尾草(*Setaria viridis*)、芨芨(*Artemisia giraldii*)、铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)等.人工植被多为刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)和柠条(*Caragana korshinskii*)等,多种植于 20 世纪 60 年代^[20].

根据中国科学院安塞水土保持综合试验站历年气象数据统计结果(图 1),2018 年研究区降水量为

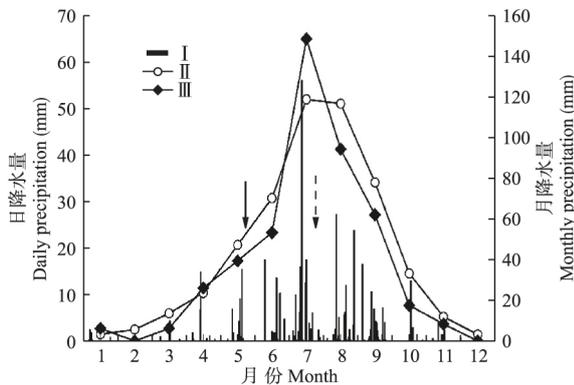


图 1 2018 年研究区日降水量、月降水量和 1951—2017 年月平均降水量

Fig.1 Daily and monthly precipitation in 2018, and mean monthly precipitation from 1951 to 2017 at the study site.

I: 2018 年日降水量 Daily precipitation in 2018; II: 1951—2017 年月均降水量 Monthly mean precipitation for 1951—2017; III: 2018 年月降水量 Monthly precipitation in 2018. 实线箭头表示施肥日期,虚线箭头表示采样日期 Solid arrow indicated the date of fertilization, and dotted arrow indicated the date of sampling.

464.4 mm,显著低于 1951—2017 年多年平均降水量(528.2 mm).2018 年生长季 4—10 月降水量为 443.6 mm,低于多年平均(490.3 mm);试验期间 5—7 月降水量为 242.6 mm,高于多年平均(237.5 mm),其中 7 月降水量为全年最高(149.4 mm).施肥前一周(5 月 14—20 日)的降水量为 14.4 mm,最大降水量为 9.2 mm(5 月 19 日),施肥后一周(5 月 21—27 日)的降水量为 16.0 mm,最大降水量为 15.4 mm(5 月 21 日).

1.2 试验设计

试验样地是以白羊草、长芒草和达乌里胡枝子为优势种的典型草地群落,其他物种有狗尾草、铁杆蒿和芨芨等,土壤 pH 8.4,全 N 含量为 0.6 g·kg⁻¹,全 P 含量为 0.9 g·kg⁻¹,有机质含量为 11.1 g·kg⁻¹,坡向为东偏南 46°,坡度为 9°.试验采用裂区试验设计,沿坡向设置 3 个 8 m×20 m 的区组,区组间设置 1 m 的缓冲区,每个区组内沿坡向分别设置 3 个 4 m×4 m 主区,主区间同样设置 1 m 的缓冲区,每个主区分割成 4 个 2 m×2 m 的副区.根据黄土丘陵区年均氮沉降量(21.76 kg N·hm⁻²·a⁻¹)^[21],对每个区组中的 3 个主区分别做施氮(含氮量 15.5%的 5Ca(NO₃)₂NH₄NO₃)处理,即 N₀: 0 kg N·hm⁻²·a⁻¹; N₅₀: 50 kg N·hm⁻²·a⁻¹; N₁₀₀: 100 kg N·hm⁻²·a⁻¹.同时,参照刘海威等^[22]在黄土丘陵区退耕草地的施磷标准(32.55 kg P₂O₅·hm⁻²·a⁻¹),在每个主区中选择 3 个副区分别做施磷(含 45% P₂O₅的重过磷酸钙)处理,即 P₀: 0 kg P₂O₅·hm⁻²·a⁻¹; P₄₀: 40 kg P₂O₅·hm⁻²·a⁻¹; P₈₀: 80 kg P₂O₅·hm⁻²·a⁻¹.各缓冲区均不施肥.每块样地共 9 个处理,每个处理 3 个重复,共计 27 个试验副区,以不施氮和磷为对照.试验于 2018 年进行,肥料于 5 月 21 日雨前均匀撒入.

1.3 样品采集与指标测定

2018 年于 7 月 21 日,采集各样地内白羊草、长芒草和达乌里胡枝子成熟叶片.采样时,选取每株植物顶端新近完全展开的健康叶片进行采集.分别测定 3 种植物的叶片长度、宽度、叶片鲜重、叶片干重、叶面积、比叶面积和干物质含量等植物功能性状指标.叶长是沿叶片中脉的最大值,叶宽是垂直于中脉的最大值.叶长和叶宽采用钢尺测定.

各小区每个优势物种随机选取 4~5 株,每株采集 5~6 片叶子,将叶片表面擦净后用电子天平称重(精确到 0.0001 g),得到叶片饱和鲜重(saturated

fresh weight, SFW, g) [23]; 并用数码相机垂直拍照, 而后用 Image-J 软件计算叶面积 (leaf area, LA, cm²); 在 70 °C 下烘干至恒重, 得到叶片干重 (dry weight, DW, g).

比叶面积 (specific leaf area, SLA, cm² · g⁻¹) 为叶片单位生物量的叶面积, 是叶面积与叶片干重之比, 即 $SLA = LA/DW$. 叶片干物质含量 (leaf dry matter content, LDMC, g · g⁻¹) 为叶片干重与叶片饱和鲜重之比, 即 $LDMC = DW/SFW$.

将各物种烘干叶片用 MM400 高通量组织研磨仪 (Retsch, 德国) 研磨, 过 100 目筛 (孔径: 0.15 mm) 后测定叶片 N、P 含量. 其中, 氮含量用全自动凯氏定氮仪 (FOSS-8400, 丹麦) 测定, 磷含量经 H₂SO₄-HClO₄ 消煮后采用钼蓝比色法 (UV-2600 紫外可见分光光度计, 日本) 测定.

1.4 数据处理

利用 SPSS 20.0 和 Excel 2010 软件对数据进行统计分析, 用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 检验氮和磷添加对各个指标的影响. 用双因素方差分析 (two-way ANOVA) 检验氮磷添加的交互作用对各功能性状影响的显著性 ($\alpha = 0.05$). 利用 Origin 9.0 软件作图.

2 结果与分析

2.1 形态功能性状

不同植物叶片形态功能性状对氮磷添加表现出不同的响应特征. 由表 1 可以看出, 与未施肥对照相比, 氮肥的施用显著增加了白羊草的叶长和叶宽, 增加幅度分别为 35.3% 和 64.4%, 而长芒草和达乌里胡枝子则分别表现出仅叶长和叶宽显著增加的分异

特征, 其增加量分别为 58.8% 和 33.9%, 即长芒草的叶宽和达乌里胡枝子的叶长对氮素添加反应不敏感. 磷肥的施用显著增加了达乌里胡枝子的叶长和叶宽, 增加幅度分别为 56.9% 和 41.4%, 而对白羊草和长芒草的叶长和叶宽均无显著影响. N₅₀ 处理下, 白羊草的叶宽在 P₀ 处理下显著高于 P₈₀ 处理; 长芒草的叶长在 P₄₀ 处理下显著高于 P₀ 处理; 达乌里胡枝子的叶长在 P₈₀ 处理下显著高于 P₀ 处理, 叶宽在 P₄₀ 处理下显著高于 P₀ 处理. N₁₀₀ 处理下, 白羊草和长芒草的叶长在 P₄₀ 和 P₈₀ 处理下均显著高于 P₀ 处理, 两者的叶宽变化不显著; 达乌里胡枝子的叶宽在 P₄₀ 和 P₈₀ 处理下都显著高于 P₀ 处理. 白羊草和长芒草的叶长和叶宽以及达乌里胡枝子的叶宽在不同氮处理间差异显著; 三者的叶长以及达乌里胡枝子的叶宽在不同磷处理间差异显著; 白羊草和长芒草的叶长在不同氮处理和不同磷处理间的交互作用显著, 而三者的叶宽和达乌里胡枝子的叶长在不同氮处理和不同磷处理间的交互作用无差异 (表 2).

2.2 光合产物累积性状

由图 2 可以看出, 与未施肥对照相比, 氮肥的施用显著降低了白羊草、长芒草和达乌里胡枝子的干物质含量, 其降低量分别为 10.7%、15.4% 和 11.2%; 显著增加了长芒草的比叶面积, 其幅度为 35.5%, 白羊草和达乌里胡枝子的比叶面积均无显著变化. 磷肥的施用显著改变了达乌里胡枝子的比叶面积和干物质含量, 其中比叶面积增加幅度为 19.6%, 干物质含量降低幅度为 14.9%, 而白羊草和长芒草的比叶面积和干物质含量均未发生显著变化. N₅₀ 处理下, 长芒草的比叶面积在 P₈₀ 处理下最大, 而白羊草和达乌里胡枝子的比叶面积和干物质含量均未发生显著

表 1 3 种优势植物叶片长度和宽度对氮磷添加的响应

Table 1 Response of leaf length and leaf width of three dominant species to nitrogen and phosphorus additions

物种 Species	处理 Treatment	叶长 Leaf length (cm)			叶宽 Leaf width (cm)		
		P ₀	P ₄₀	P ₈₀	P ₀	P ₄₀	P ₈₀
白羊草	N ₀	14.62±0.26Ab	12.53±1.31Ac	13.92±0.47Ac	0.29±0.01Ab	0.30±0.01Ac	0.31±0.02Ab
<i>Bothriochloa</i>	N ₅₀	20.92±0.48Aa	21.02±0.60Ab	22.00±0.73Ab	0.49±0.02Aa	0.46±0.01ABb	0.43±0.02Ba
<i>ischaemum</i>	N ₁₀₀	18.63±1.33Ba	25.86±0.79Aa	27.97±2.40Aa	0.47±0.03Aa	0.53±0.03Aa	0.47±0.02Aa
长芒草	N ₀	12.50±0.37Ab	11.64±0.42Ab	13.24±1.39Ac	0.19±0.00Aa	0.20±0.01Aa	0.20±0.01Aa
<i>Stipa</i>	N ₅₀	21.02±1.86Ba	28.99±2.11Aa	22.53±1.46Bb	0.19±0.01Aa	0.17±0.01Ab	0.17±0.01Ab
<i>bungeana</i>	N ₁₀₀	18.67±0.99Ca	31.93±1.69Ba	41.24±2.50Aa	0.18±0.01Aa	0.17±0.00Ab	0.15±0.01Ab
达乌里胡枝子	N ₀	1.40±0.10Ba	2.16±0.16Aa	2.24±0.06Aa	0.52±0.03Cb	0.64±0.02Bb	0.82±0.03Aa
<i>Lespedeza</i>	N ₅₀	1.84±0.13Ba	2.19±0.23ABa	2.42±0.08Aa	0.69±0.06Ba	0.89±0.05Aa	0.86±0.06ABa
<i>daurica</i>	N ₁₀₀	1.81±0.22Aa	2.33±0.09Aa	2.28±0.10Aa	0.69±0.04Ba	0.88±0.04Aa	0.92±0.06Aa

N₀: 0 kg N · hm⁻² · a⁻¹; N₅₀: 50 kg N · hm⁻² · a⁻¹; N₁₀₀: 100 kg N · hm⁻² · a⁻¹. P₀: 0 kg P₂O₅ · hm⁻² · a⁻¹; P₄₀: 40 kg P₂O₅ · hm⁻² · a⁻¹; P₈₀: 80 kg P₂O₅ · hm⁻² · a⁻¹. 不同大写字母表示同一施氮处理不同磷处理间差异显著, 不同小写字母表示同一施磷处理不同氮处理间差异显著 ($P < 0.05$). Different capital letters indicated significant difference among phosphorus treatments in the same nitrogen application treatment, and different lowercase letters indicated significant difference among nitrogen treatments in the same phosphorus application treatment at 0.05 level.

变化; N_{100} 处理下, 白羊草的比叶面积在 P_{40} 处理下最大; 达乌里胡枝子的比叶面积在 P_{80} 处理下最高, 而干物质含量在 P_0 处理下最高. 3 种植物的比叶面积和干物质含量在不同氮处理间差异显著; 3 种植物的比叶面积和达乌里胡枝子的干物质含量在不同磷处理间差异显著, 而白羊草和长芒草的干物质含量在不同磷处理间无差异; 长芒草的比叶面积和达乌里胡枝子的比叶面积以及干物质含量在不同氮处

理和不同磷处理间的交互作用显著, 而白羊草的比叶面积和干物质含量在不同氮处理和不同磷处理间的交互作用无差异 (表 2).

2.3 生物地球化学特征性状

由图 3 可以看出, 与未施肥处理相比, 氮肥的施用显著增加了白羊草、长芒草的叶片氮含量和 $N:P$, 其幅度分别为 23.0% 和 99.2%、45.8% 和 96.9%, 达乌里胡枝子的叶片氮含量和 $N:P$ 以及 3 种植物的

表 2 氮、磷添加及其交互作用对 3 种优势植物叶片功能性状的影响

Table 2 Effects of nitrogen and phosphorus additions and their interactions on leaf functional traits of three dominant species

物种 Species	处理 Treatment	叶长 Leaf length		叶宽 Leaf width		比叶面积 Specific leaf area		叶干物质含量 Leaf dry matter content		叶片 N 含量 Leaf nitrogen content		叶片 P 含量 Leaf phosphorus content		N : P	
		F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
		白羊草 <i>Bothriochloa ischaemum</i>	N	70.14	<0.001	75.27	<0.001	11.80	<0.001	6.42	0.01	33.95	<0.001	14.58	<0.001
<i>Bothriochloa ischaemum</i>	P	6.29	0.01	0.95	0.41	6.74	0.01	0.11	0.90	2.18	0.14	47.41	<0.001	97.99	<0.001
<i>Bothriochloa ischaemum</i>	N×P	7.01	<0.001	1.88	0.16	2.07	0.13	0.17	0.95	4.34	0.01	1.81	0.17	1.58	0.22
长芒草 <i>Stipa bungeana</i>	N	102.20	<0.001	17.27	<0.001	20.00	<0.001	12.83	<0.001	9.03	0.002	5.61	0.01	20.12	<0.001
<i>Stipa bungeana</i>	P	23.49	<0.001	3.77	0.04	3.54	0.05	2.42	0.12	2.11	0.15	57.46	<0.001	89.70	<0.001
<i>Stipa bungeana</i>	N×P	17.87	<0.001	1.84	0.17	5.33	0.01	0.45	0.77	4.18	0.01	2.60	0.07	5.74	0.004
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	N	2.29	0.13	13.83	<0.001	5.54	0.01	3.69	0.05	2.45	0.12	0.52	0.60	0.79	0.47
<i>Lespedeza davurica</i>	P	17.37	<0.001	22.39	<0.001	13.13	<0.001	9.71	<0.001	3.00	0.08	43.52	<0.001	32.36	<0.001
<i>Lespedeza davurica</i>	N×P	0.80	0.54	1.53	0.24	3.13	0.04	3.85	0.02	0.83	0.83	0.60	0.67	0.98	0.44

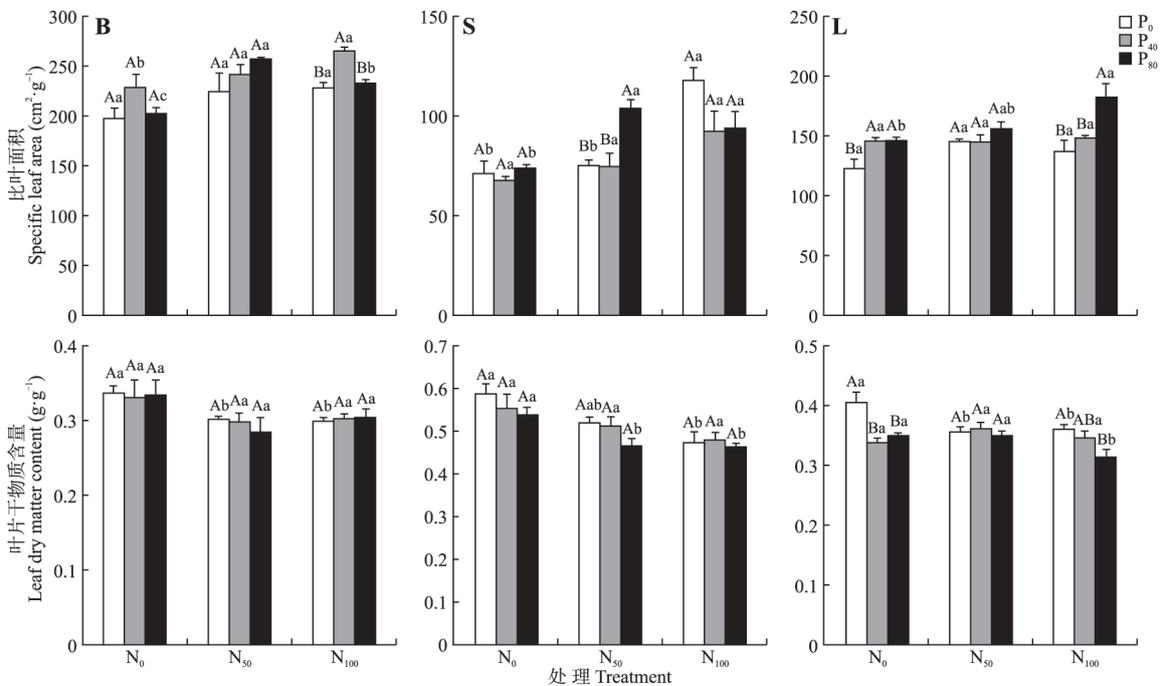


图 2 3 种优势植物比叶面积和干物质含量对氮磷添加的响应

Fig.2 Response of specific leaf area and leaf dry matter content of the three dominant species to nitrogen and phosphorus additions.

B: 白羊草 *Bothriochloa ischaemum*; S: 长芒草 *Stipa bungeana*; L: 达乌里胡枝子 *Lespedeza davurica*. N_0 : $0 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N_{50} : $50 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N_{100} : $100 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$. P_0 : $0 \text{ kg P}_2\text{O}_5 \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; P_{40} : $40 \text{ kg P}_2\text{O}_5 \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; P_{80} : $80 \text{ kg P}_2\text{O}_5 \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$. 不同大写字母表示同一施氮处理不同磷处理间差异显著, 不同小写字母表示同一施磷处理不同氮处理间差异显著 ($P < 0.05$) Different capital letters indicated significant difference among phosphorus treatments in the same nitrogen application treatment, and different lowercase letters indicated significant difference among nitrogen treatments in the same phosphorus application treatment at 0.05 level. 下同 The same below.

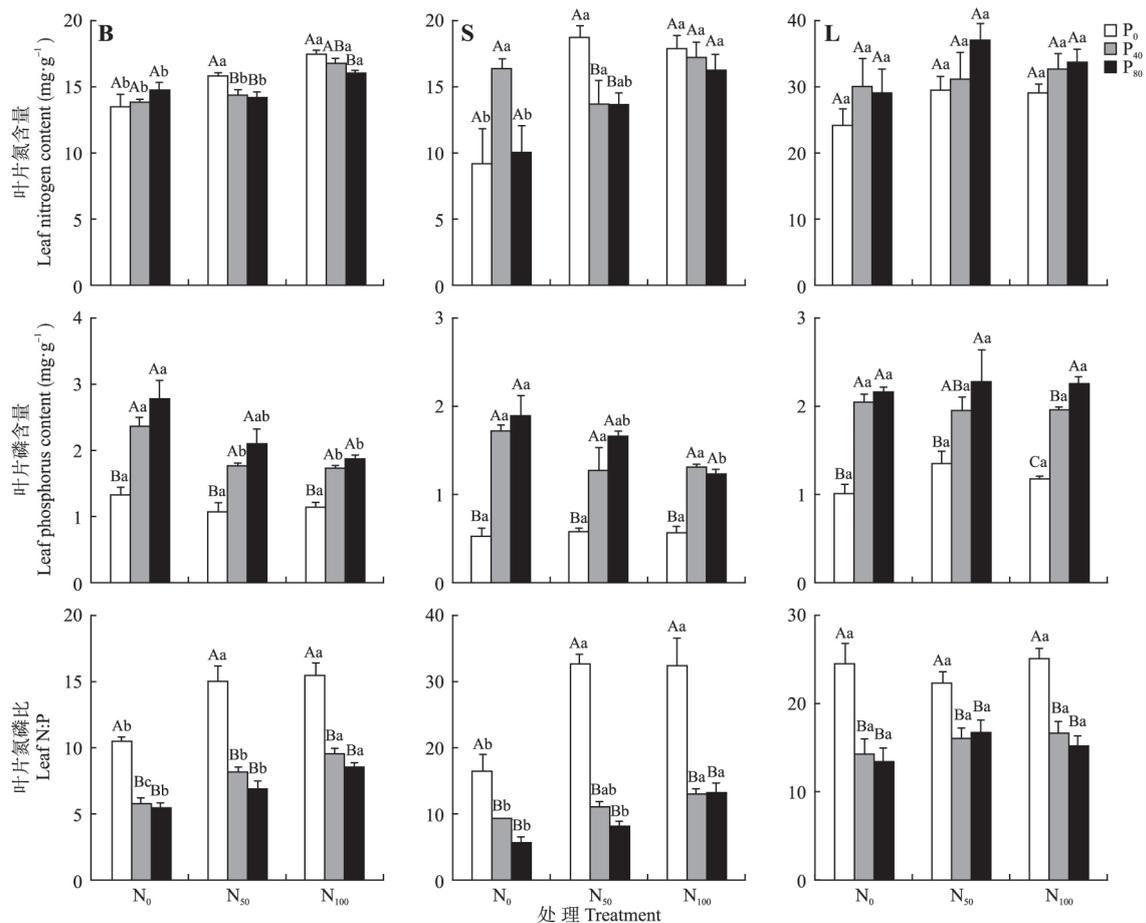


图3 3种优势植物叶片N、P含量和N:P对氮磷添加的响应

Fig.3 Response of leaf nitrogen and phosphorus content and N:P of the three dominant species to nitrogen and phosphorus additions.

叶片磷含量变化不显著。磷肥的施用显著影响了白羊草、长芒草和达乌里胡枝子的叶片磷含量和N:P,其中,叶片磷含量分别增加96.7%、238.4%和110.9%,叶片N:P分别降低45.8%、53.7%和42.8%,而三者的叶片氮含量未发生显著变化。 N_{50} 处理下,白羊草和长芒草的叶片氮含量以及3种植物的叶片磷含量和N:P发生显著变化,其中,白羊草和长芒草的叶片氮含量以及三者的叶片N:P在 P_0 处理下最高,3种植物的叶片磷含量在 P_{40} 和 P_{80} 处理下均显著高于 P_0 处理。 N_{100} 处理下,白羊草的叶片氮含量和3种植物的叶片磷含量以及N:P均发生显著变化,其中,白羊草的叶片氮含量在 P_{80} 处理下显著低于 P_0 处理;3种植物的叶片磷含量在 P_{40} 和 P_{80} 处理下显著高于 P_0 处理,叶片N:P在 P_0 处理下最高。达乌里胡枝子的叶片氮含量在 N_{50} 和 N_{100} 处理下,随着磷的添加均表现为逐渐升高趋势,但变化不显著。白羊草和长芒草的叶片氮含量以及3种植物叶片磷含量和N:P在不同氮处理间差异显著;3种植物叶片磷含量和N:P在不同磷处理间差异显

著,而三者的叶片氮含量在不同磷处理间无差异;白羊草和长芒草的叶片氮含量以及长芒草的叶片N:P在不同氮处理和不同磷处理间的交互作用显著,而达乌里胡枝子的叶片氮磷含量以及N:P在不同氮处理和不同磷处理间的交互作用无差异(表2)。

3 讨论

植物叶片形态可塑性是植物应对生长环境条件变化最直观的外在表现,其对环境变化的响应与植物所处环境中可利用养分的有效性有关^[24-25]。植物叶片增长或者增宽有助于增加对光的接触面积,提高叶片对光能的利用,使其在生长和竞争方面均占据优势地位^[26-27]。本研究中,单施氮后,白羊草叶长和叶宽显著增加,长芒草仅叶长显著增加,达乌里胡枝子仅叶宽显著增加;单施磷后,仅达乌里胡枝子的叶长和叶宽发生显著变化,表明在施氮或者施磷情况下,3个优势种植物通过改变叶片形态性来适应土壤养分供应条件的改变,三者响应的差异表明,氮素添加影响禾本科和豆科植物的叶片形态,而磷

素添加仅影响豆科植物,这与 2 种功能型物种对氮磷有效性改变的敏感性有关^[28]。 N_{50} 处理下,随磷添加量增加仅达乌里胡枝子的叶长和叶宽显著增加,白羊草和长芒草未发生显著变化, N_{100} 处理下,白羊草和长芒草的叶长随磷添加量增加显著增大,可能是氮素添加量增加提高了磷素活性,促进了两禾本科叶片细胞的生长,促使叶长增长^[28-29]。这说明草地群落优势种叶片生长对氮磷的响应与施肥量密切相关。

比叶面积和叶片干物质含量被认为是指示植物养分利用策略的关键性指标,也是许多生态系统模型的重要输入参数^[30-31]。其中,比叶面积反映植物叶片截获光线的能力以及对生存环境变化的适应情况^[32],叶片干物质含量则表示与叶片的组织密度以及植物抵御外界伤害的能力有关^[33]。一般而言,高的比叶面积和低的叶片干物质含量代表植物拥有高的捕光能力,能够快速获取养分,有利于提高植物的生产性能;低的比叶面积和高的叶片干物质含量表示植物获取营养可能受阻^[26,31]。单施氮时,3 种植物的叶片干物质含量均显著减少,长芒草的比叶面积显著增加,白羊草和达乌里胡枝子的比叶面积虽有增加但不显著,表明单施氮后 3 种植物通过增加比叶面积,降低叶片干物质含量,减少单位面积叶片的资源投资等合理分配营养元素,以提高光合竞争能力和生物量^[26-27]。

单施磷时,达乌里胡枝子的比叶面积呈增加趋势,叶片干物质含量呈降低趋势,而 2 种禾本科植物这 2 个指标无明显变化,表明磷添加缓解了达乌里胡枝子的磷限制环境,一方面促进其养分吸收,另一方面减少单位面积叶片的资源投资,增强其在群落中的竞争力^[26]。不同氮磷配施处理下,3 种植物的比叶面积和叶片干物质含量变化不同。 N_{50} 处理下,随着磷添加量的增加,3 种植物的比叶面积均大于单施氮或磷,叶片干物质含量均小于单施氮或磷; N_{100} 处理下,磷添加后白羊草和达乌里胡枝子的比叶面积显著增加,3 种植物的叶片干物质含量均小于单施氮或磷,表明氮磷配施更有利于植物对养分资源的获取^[31]。白羊草和长芒草在 N_{50} 处理下比叶面积变化较明显,而达乌里胡枝子在 N_{100} 处理下才发生显著变化,表明白羊草和长芒草的比叶面积对氮添加响应的敏感性高于达乌里胡枝子。

土壤 N、P 供应水平的改变直接影响植物对其获取,进而改变植物体内的 N、P 化学计量学特征^[5,8,34]。植物体内 N、P 化学计量学特征的变化可

间接反映植物应对环境变化的策略,依据植物叶片中的 N:P 可判断其生长的养分受限情况。一般而言,植物叶片 N:P<14 时,表明植物主要受到氮限制;当 N:P>16 时,植物主要受到磷限制;当 14<N:P<16 时,植物受到氮磷共同限制或者都不受限制^[35]。本研究中,单施氮时,白羊草和长芒草的叶片氮含量显著增加,而达乌里胡枝子的叶片氮含量以及三者的叶片磷含量无显著变化,这表明氮添加有利于两禾本科植物对氮元素的吸收,而对豆科达乌里胡枝子影响不大^[36]。其次,禾本科植物白羊草和长芒草叶片中氮含量的增加有利于增强其光合效率,从而增加其生产性能和在群落中的竞争力^[9]。单施氮后,白羊草和长芒草的 N:P 显著增加,表明二者氮胁迫状况得到缓解,并逐渐转为磷限制^[28,37]。单施磷时,3 种植物的叶片磷含量均显著增加,但叶片氮含量变化不显著,导致 N:P 显著降低,且三者的 N:P 均小于 14,表明施磷加剧了氮限制的风险^[35]。有研究表明,在土壤磷含量较丰富地区,磷添加对植物叶片磷含量不会产生影响,说明植物叶片磷含量对养分添加的响应与其所处环境养分条件有关^[38]。

N、P 在植物的生长代谢过程中具有耦合效应,即氮添加会增加磷酸酶活性、加快磷循环过程,而磷添加会影响土壤中氮存在形式和矿化过程,进而改变植物或土壤中的 N:P^[39-40]。因此,由于不同植物对施氮、磷的响应和利用能力的差异,不同氮磷配施处理下各植物体的 N、P 含量及 N:P 不同。本研究中,2 种施氮处理下,随磷添加量的增加,白羊草和长芒草的叶片氮含量均呈降低趋势(其中 N_{50} 处理降低显著),而达乌里胡枝子虽有增加但均不显著,但 3 种植物的叶片磷含量均显著增加,且 2 种禾本科植物增加幅度高于豆科植物达乌里胡枝子,这种养分含量的下降与施肥后植物生物量增加对吸收养分的稀释作用有关,而植物对氮磷添加的差异化响应是造成植物体 N:P 改变的重要原因^[41]。由此可见,3 种植物对氮磷的吸收利用策略会随着氮磷添加处理不同而改变,这有利于提高其对养分资源的利用,对维持草地群落多样性和提高草地群落稳定性具有重要意义^[27]。

近年来,化石燃料的燃烧、化学肥料的大量施用、家禽养殖以及畜牧行业等的迅速发展大大影响了氮循环过程^[4]。氮循环过程的改变会对陆地生态系统尤其是干旱半干旱地区植被的结构与功能产生重要影响^[9]。本研究表明,外源氮磷添加下黄土丘陵区 3 种主要草地群落优势种的叶片功能性状的响应

差异与物种属性和施肥处理有关,其中施氮可促进2禾本科植物白羊草和长芒草的生长,施磷有利于豆科植物达乌里胡枝子的生长。3个草地群落优势种叶片功能性状对养分添加响应的差异对增强草地群落适应外部环境条件变化的稳定性具有重要作用,也表明适当施用氮磷肥,不仅有利于促进黄土丘陵区退化草地植被恢复,对维持草地植被稳定性和提高草地质量也具有重要意义。

4 结 论

黄土丘陵区天然草地群落3种主要优势种的叶片功能性状对短期氮磷添加具有明显响应且存在差异。单施氮时,白羊草的叶长和叶宽、长芒草的叶长和比叶面积以及达乌里胡枝子的叶宽均显著增加,白羊草和长芒草的叶片氮含量显著增加,而达乌里胡枝子的叶片氮含量无显著变化。单施磷时,达乌里胡枝子的叶长、叶宽和比叶面积均显著增加,而白羊草和长芒草的叶长和叶宽无显著变化。3种植物的叶片磷含量均显著增加,但叶片氮含量无显著变化。在 $50 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 处理下,施磷后仅达乌里胡枝子的叶长和叶宽显著增加;白羊草和长芒草的叶片氮含量显著降低,而3种植物叶片磷含量均显著增加。在 $100 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 处理下,施磷后白羊草和长芒草的叶长以及达乌里胡枝子的叶宽显著增加,白羊草的叶片氮含量显著降低,而其他2个物种无显著变化。3种植物的叶片磷含量显著增加。这表明3种优势种对氮磷添加的响应差异与物种属性和施肥处理有关。在黄土丘陵半干旱区,草地群落不同优势种叶片功能性状对养分添加响应的差异是群落内物种间的互补行为,有利于增强群落对外部环境条件变化的稳定性。本研究重点关注3个典型优势种对短期氮磷添加的响应特点及其差异,有必要继续开展不同草地群落所有构成种的长期研究,为指导氮沉降日益增加背景下黄土丘陵区退化草地植被恢复实践提供依据。

参考文献

- [1] Poorter L, Bongers F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 2006, **87**: 1733–1743
- [2] Carlson JE, Adams CA, Holsinger KE. Intraspecific variation in stomatal trait, leaf traits and physiology reflects adaptation along aridity gradients in a South African shrub. *Annals of Botany*, 2015, **117**: 195–207
- [3] Zhang P-Q (张鹏骞), Zhu M-H (朱明昊), Liu Y-J (刘艳菊), et al. Leaf surface micro-morphological features and its retention ability of particulate matters for 9 plant species at the roadside of Beijing. *Ecology and Environmental Sciences* (生态环境学报), 2017, **26** (12): 2126–2133 (in Chinese)
- [4] Wang CY, Xiao HG, Liu J, et al. Insights into the effects of simulated nitrogen deposition on leaf functional traits of *Rhus typhina*. *Polish Journal of Environmental Studies*, 2016, **25**: 1279–1284
- [5] Hogan EJ, Minnullina G, Smith RI, et al. Effects of nitrogen enrichment on phosphatase activity and nitrogen: phosphorus relationships in *Cladonia portentosa*. *New Phytologist*, 2010, **186**: 911–925
- [6] Fan H-B (樊后保), Liu W-F (刘文飞), Li Y-Y (李燕燕), et al. Tree growth and soil nutrients in response to nitrogen deposition in a subtropical Chinese fir plantation. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2007, **27** (11): 4630–4642 (in Chinese)
- [7] Su J-Q (苏洁琼), Li X-R (李新荣), Bao J-T (包婧婷). Effects of nitrogen addition on soil physico-chemical properties and enzyme activities in desertified steppe. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2014, **25**(3): 664–670 (in Chinese)
- [8] Megrodody ME, Daufresne T, Hedin LO. Scaling of C: N: P stoichiometry in forests worldwide: Implications of terrestrial redfield-type ratios. *Ecology*, 2004, **85**: 2390–2401
- [9] He L-Y (何利元), Hu Z-M (胡忠民), Guo Q (郭群), et al. Influence of nitrogen and phosphorus addition on the aboveground biomass in Inner Mongolia temperate steppe, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2015, **26**(8): 2291–2297 (in Chinese)
- [10] Li Y, Niu SL, Yu GR. Aggravated phosphorus limitation on biomass production under increasing nitrogen loading: A meta-analysis. *Global Change Biology*, 2016, **22**: 934–943
- [11] Zhang J (张健), Liu G-B (刘国彬), Xu M-X (许明祥), et al. Primary study on the community characteristics of vegetative restoration in the gully area of the Hilly Loess Region. *Acta Agrestia Sinica* (草地学报), 2008, **16**(5): 485–490 (in Chinese)
- [12] Zong N (宗宁), Shi P-L (石培礼), Niu B (牛犇), et al. Effects of nitrogen and phosphorous fertilization on community structure and productivity of degraded alpine meadows in northern Tibet, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2014, **25** (12): 3458–3468 (in Chinese)
- [13] Gang CC, Zhao W, Zhao T, et al. The impacts of land conversion and management measures on the grassland net primary productivity over the Loess Plateau, Northern China. *Science of the Total Environment*, 2018, **645**: 827–836

- [14] Jiao JY, Tzanopoulos J, Xofis P, *et al.* Can the study of natural vegetation succession assist in the control of soil erosion on abandoned croplands on the Loess Plateau, China? *Restoration Ecology*, 2007, **15**: 391–399
- [15] Xu L-R (徐朗然), Zhang J-M (张继敏), Ding S-Y (丁士友), *et al.* Characteristic on the steppe of *Bothriochloa ischaemum* in loess plateau and its geographical significance. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 1997, **17**(1): 88–93 (in Chinese)
- [16] Zhang T (张婷), Chen Y-M (陈云明), Wu C-H (武春华). Change of underground biomass and soil fertility with restoration stages of *Artemisia gmelinii* and *Stipa bungeana* in Loess Hilly Region. *Science of Soil and Water Conservation* (中国水土保持科学), 2011, **9**(5): 91–97 (in Chinese)
- [17] Jiao J-Y (焦菊英), Zhang Z-G (张振国), Jia Y-F (贾燕锋), *et al.* Species composition and classification of natural vegetation in the abandoned lands of the hilly-gullied region of North Shaanxi Province. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2008, **28**(7): 2981–2997 (in Chinese)
- [18] Jiao J-Y (焦菊英), Ma X-H (马祥华), Bai W-J (白文娟), *et al.* Correspondence analysis of vegetation communities and soil environmental factors on abandoned cropland on hilly-gullied Loess Plateau. *Acta Pedologica Sinica* (土壤学报), 2005, **42**(5): 744–752 (in Chinese)
- [19] Schwinning S, Ehleringer JR. Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. *Journal of Ecology*, 2001, **89**: 464–480
- [20] Zhang C-Q (张长庆), Zhang W-H (张文辉). A study on asexual reproduction and regeneration of *Robinia pseudoacacia* plantations in different habitats in Hilly Area of the Loess Plateau. *Journal of Northwest A&F University* (Natural Science) (西北农林科技大学学报: 自然科学版), 2009, **37**(1): 135–144 (in Chinese)
- [21] Liang T, Tong Y, Xu W, *et al.* Atmospheric nitrogen deposition in the Loess area of China. *Atmospheric Pollution Research*, 2016, **7**: 447–453
- [22] Liu H-W (刘海威), Zhang S-K (张少康), Jiao F (焦峰). Effects of nitrogen and phosphorus addition on community and soil stoichiometric characteristics of abandoned farmlands of different vegetation restoration years. *Journal of Soil and Water Conservation* (水土保持学报), 2017, **31**(2): 333–338 (in Chinese)
- [23] Xiao D (肖迪), Wang X-J (王晓洁), Zhang K (张凯), *et al.* Effects of nitrogen addition on leaf traits of common species in natural *Pinus tabulaeformis* forests in Taiyue Mountain, Shanxi Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2016, **40**(7): 686–701 (in Chinese)
- [24] Zhang P-P (张萍萍), Li Y-Y (李秧秧), Shao M-A (邵明安). Effects of sandy land water habitat and years after rejuvenation pruning on leaf functional traits of *Salix psammophila*. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2011, **22**(9): 2240–2246 (in Chinese)
- [25] Meziere 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**: 447–459
- [26] Wright IJ, Reich PB, Cornelissen JHC, *et al.* Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist*, 2005, **166**: 485–496
- [27] Wan H-W (万宏伟), Yang Y (杨阳), Bai S-Q (白世勤), *et al.* Variations in leaf functional traits of six species along a nitrogen addition gradient in *Leymus chinensis* steppe in Inner Mongolia. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2008, **32**(3): 611–621 (in Chinese)
- [28] Gao Z-B (高宗宝), Wang H-Y (王洪义), Lü X-T (吕晓涛), *et al.* Effects of nitrogen and phosphorus addition on C: N: P stoichiometry in roots and leaves of four dominant plant species in a meadow steppe of Hulunbuir. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2017, **36**(1): 80–88 (in Chinese)
- [29] Wang Q (王巧), Zhang J-B (张君波), Lei Z-F (雷赵枫), *et al.* Effects of simulated nitrogen deposition and phosphorus addition on foliar ecological stoichiometry of Chinese fir. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2019, **38**(2): 368–375 (in Chinese)
- [30] Yu H (余华), Zhong Q-L (钟全林), Huang Y-B (黄云波), *et al.* Relationship between leaf functional traits of *Machilus pauhoi* understory seedlings from different provenances and geographical environmental factors. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2018, **29**(2): 449–458 (in Chinese)
- [31] Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 1999, **143**: 155–162
- [32] Li X-R (李轩然), Liu Q-J (刘琪璟), Cai Z (蔡哲), *et al.* Specific leaf area and leaf area index of conifer plantations in Qianyanzhou Station of subtropical China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2007, **31**(1): 93–101 (in Chinese)
- [33] Li Y-L (李玉霖), Cui J-Y (崔建垣), Su Y-Z (苏永中). Specific leaf area and leaf dry matter content of some plants in different dune habitats. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2005, **25**(2): 304–311 (in Chinese)
- [34] Lü XT, Kong DL, Pan QM, *et al.* Nitrogen and water availability interact to affect leaf stoichiometry in a semi-arid grassland. *Oecologia*, 2012, **168**: 301–310
- [35] Güsewell S. N: P ratios in terrestrial plant: Variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, **164**:

- 243–266
- [36] Bin Z-J (宾振钧) , Wang J-J (王静静) , Zhang W-P (张文鹏) , *et al.* Effects of N addition on ecological stoichiometric characteristics in six dominant plant species of alpine meadow on the Qinghai-Xizang Plateau , China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报) , 2014 , **38**(3) : 231–237 (in Chinese)
- [37] Rose L , Rubarth MC , Hertel D , *et al.* Management alters interspecific leaf trait relationships and trait-based species rankings in permanent meadows. *Journal of Vegetation Science* , 2013 , **24**: 239–250
- [38] Wang X (王 雪) , Luo W-T (雒文涛) , Yu Q (庾强) , *et al.* Effects of nutrient addition on nitrogen , phosphorus and non-structural carbohydrates concentrations in leaves of dominant plant species in a semiarid steppe. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志) , 2014 , **33**(7) : 1795–1802 (in Chinese)
- [39] Agren GI , Wetterstedt JAM , Billberger MFK. Nutrient limitation on terrestrial plant growth: Modeling the interaction between nitrogen and phosphorus. *New Phytologist* , 2012 , **194**: 953–960
- [40] Wang CH , Zhu F , Zhao X , *et al.* The effects of N and P additions on microbial N transformations and biomass on saline-alkaline grassland of Loess Plateau of Northern China. *Geoderma* , 2014 , **213**: 419–425
- [41] Owensby CE , Coyne PI , Auen LM. Nitrogen and phosphorus dynamics of a tallgrass prairie ecosystem exposed to elevated carbon dioxide. *Plant , Cell and Environment* , 1993 , **16**: 843–850

作者简介 杨 全 , 男 , 1994 年生 , 硕士研究生 . 主要从事水土保持植被研究 . E-mail: 1178808751@qq.com

责任编辑 孙 菊

杨全 , 陈志飞 , 周俊杰 , 等 . 黄土丘陵区草地植被群落优势种叶片功能性状对氮磷添加的响应 . 应用生态学报 , 2019 , **30**(11) : 3697–3706

Yang Q , Chen Z-F , Zhou J-J , *et al.* Responses of leaf functional traits of dominant plant species in grassland communities to nitrogen and phosphorus addition in loess hilly-gully region. *Chinese Journal of Applied Ecology* , 2019 , **30**(11) : 3697–3706 (in Chinese)