

梁锦桃, 邓艳, 李旭尧, 等. 岩溶断陷盆地不同海拔植物水分利用效率分析[J]. 中国岩溶, 2020, 39(2): 180-188.
DOI: 10. 11932/karst20200206

岩溶断陷盆地不同海拔植物水分利用效率分析

梁锦桃^{1,2}, 邓艳², 李旭尧^{1,2}, 徐焯², 曹建华²

(1. 桂林理工大学环境科学与工程学院, 广西 桂林 541006; 2. 中国地质科学院岩溶地质研究所/自然资源部岩溶生态系统与石漠化治理重点实验室/自然资源部、广西岩溶动力学重点实验室, 广西 桂林 541004)

摘要:为探讨不同海拔高度的养分、环境要素与植物水分利用效率变化的关系,以岩溶断陷盆地云南小江流域的乔木、灌木、草本为研究对象,分析水分利用效率和叶片养分浓度随海拔的变化情况。结果表明:(1)研究区内海拔2 000 m处的草本植物的叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值最高,2 200 m处的乔木的叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值最低;(2)海拔高度对乔木、灌木的植物水分利用效率影响大于草本植物,草本植物的水分利用效率随海拔高度的变化甚微,两者之间的拟合度较小;高值区出现在海拔为2 200 m处的乔木;低值区出现在海拔为2 000 m处的草本植物;(3)不同海拔水分利用效率与叶片N、P浓度的相关性较弱(与叶片的N浓度呈弱正相关,与叶片的P浓度呈弱负相关);(4)不同海拔水分利用效率与各气候因子的相关性较弱,与多年平均气温、多年平均降雨量、多年平均日照时数均呈弱正相关。

关键词:岩溶断陷盆地;云南小江流域;稳定碳同位素;水分利用效率;叶片养分

中图分类号:Q948 **文献标识码:**A

文章编号:1001-4810(2020)02-0180-09 **开放科学(资源服务)标识码(OSID):**



0 引言

中国断陷盆地石漠化面积占岩溶地区石漠化面积的1/3,盆地内岩溶地貌发育、地形复杂,70%以上的面积为岩溶地貌。然而岩溶断陷盆地独特的岩溶地貌造成了土壤层的相对贫瘠且易流失,土地承载力与日俱增,这使生态环境本就十分脆弱的岩溶地区森林植被急剧减少,水土流失严重,基岩大面积裸露而导致石质荒漠化(石漠化),严重阻碍了云南小江流域的可持续发展^[1-2]。

小江流域作为生态环境极为脆弱的地区之一,其降水在时间和空间上分布不均匀。近年来,小江流域常年均处于干旱或半干旱的极端气候条件下,植物能否适应这种苛刻的条件,取决于它们是否能

很好地协调碳同化和水分消耗之间的关系,即水分利用效率(WUE, Water Use Efficiency)^[3]。WUE对于揭示叶片—大气在水碳循环过程中的相互作用及其对环境因子变化的响应机制非常重要^[4-5]。具有较高WUE的植物已经成为在干旱胁迫环境里能良好生长的优势物种^[6]。水分变化特性在一定程度上反映了它们对不同生境的适应策略^[7]。目前,国内外对植物WUE的研究大多涉及叶片尺度上的WUE。而稳定碳同位素法则是用于测定植物WUE最常用的方法^[8]。研究发现,植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 可快速反映大气 CO_2 的碳同位素比值,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 可作为评价植物WUE值的指标,这种方法具有取样少、取样时间和空间不受限制、结果更准确的优点,而且还能较好地反映植物的水分和调节状况,尤其是对于生长在干旱环境的

基金项目:国家重点研发计划课题(2016YFC0502506);基本科研业务费专项经费(JYYWF20182003)

第一作者简介:梁锦桃(1993-),女,硕士,研究方向为环境生态学。E-mail:470254494@qq.com。

通信作者:邓艳(1978-),女,博士,副研究员,研究方向为岩溶环境学。E-mail:dydesk@karst.ac.cn。

收稿日期:2019-10-20

植物^[9]。对于植物 $\delta^{13}\text{C}$ 对海拔高度的响应关系已有许多研究,普遍认为不论是对于特定物种还是大尺度范围内的植物都存在这样的趋势,即植物 $\delta^{13}\text{C}$ 随海拔升高而增加,但物种和生活环境的差异可能导致变化程度不同。Morecroft 等^[10]研究了苏格兰高地分布于不同海拔的 *Alchemillaalpina*,结果表明植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 与海拔之间存在显著的正相关关系,海拔每升高 1 000 m,植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值大约增加 1.9‰。近年来在岩溶地区利用稳定碳同位素测定 WUE 的研究也越来越多,如杨成等^[11]在花溪杨中小流域利用 $\delta^{13}\text{C}$ 值反映植物的水分利用效率,发现随着海拔的上升,植物水分利用效率增加。丁亚丽等^[12]利用稳定性氢氧及碳同位素技术,与邻近乡土植物枫香比较,对岩溶坡地尾巨桉水分来源与水分利用效率的季节性差异进行研究,分析岩溶地区桉树人工林建设的干旱胁迫风险,其研究结果揭示桉树水分利用效率始终低于枫香,但旱季时显著升高。刘珏杉^[13]应用碳同位素示踪技术,通过测定滇东南的峰丛洼地地区优势树种的植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值探讨植物水分利用效率,其发现生境和群落类型对植物 $\delta^{13}\text{C}$ 组成具有较大影响。彭邵锋等^[14]以 11 个山茶属植物为试验材料,测定其叶片稳定碳氮同位素比率 ($\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$)、光合参数以及叶片 C、N、P 和 K 元素含量等指标,分析出叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 与光合参数、养分含量之间的关系,其中,水分利用效率与叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 呈正相关,与 $\delta^{15}\text{N}$ 呈负相关。然而,目前的研究主要探讨的是植物水分效率与单一影响因子的关系,针对不同海拔植物水分利用效率与养分和气象因子关系的研究比较少。

本文以小江流域为研究对象,讨论植物水分利用效率与养分和气象因子的关系,探究岩溶断陷盆地不同海拔植物水分利用效率的变化对环境的响应,以为生态脆弱的岩溶断陷盆地地区石漠化的治理提供参考依据。

1 研究区概况

云南小江流域地处滇东岩溶高原面边缘及河谷斜坡地带,是典型的岩溶断陷盆地(图 1),流域总面积达 1 009.28 km²,岩溶面积占流域总面积的 70% 以上;流域呈北东向展布,总体地势东高西低,北高南低,其地貌根据形态特征分为盆地上游岩溶台地槽谷区、盆地外围岩溶中山区、盆底沉积平坝区、盆底周围岩溶峰丛洼地地区、小江岩溶河谷区 5 种地貌类

型^[15]。小江流域地处低纬高原,属亚热带半湿润气候区,具有滇中高原的气候特征;多年平均气温为 15.2℃,年 $\geq 10^\circ\text{C}$ 积温 4 638.9℃,最热月(7月)平均气温为 20.6℃,最冷月(1月)平均气温为 7.4℃,极端最高气温 33.8℃,极端最低气温 -11.3℃,多年平均降雨量 968.1 mm,年日照时数 2 094.4 h,太阳辐射总量 130.5 kcal·cm⁻²。总体特点是气候温和,夏无酷暑,冬无严寒,年温差小,日温差大,雨量适中,雨热同季,干湿季分明。由于地形地貌和海拔高低的差异性,流域内气温、降水量、干燥度有着明显差别^[16-17]。



图 1 研究区地貌类型分布示意图

Fig. 1 Sketch map showing the distribution of landform types in the study area

受地形地貌对水、热、土壤条件的分布和重新配置作用的影响,形成了不同的植被类型。小江流域地处北亚热带地区,全境受南盘江、中轴—挨来河、桃园—金马河的切割,山峦起伏,地形地貌复杂多样,具有典型的立体气候特征,从南亚热带至中温带,广泛分布着不同的森林植物群落。历史上森林植被覆盖较好,后因乱砍滥伐、毁林开荒等原因,森林屡遭破坏,森林面积和覆盖率逐年下降。据 1985 年森林资源调查,森林资源多集中于永宁河谷、三塘

中山、白水槽谷区等地。近三十多年来,由于退耕还林还草、植树造林等植被恢复措施的实施,植被覆盖状况有所好转。植被类型主要有3种(乔木林、灌木林和牧草),植被总面积有274.81 km²,其中乔木林面积有211.29 km²(占植被面积的76.89%,占流域面积的20.93%),灌木林面积有58.09 km²(占植被面积的21.14%,占流域面积的5.76%),牧草面积有5.43 km²(占植被面积的1.97%,占流域面积的0.54%),其流域内森林覆盖率为26.69%^[18]。

2 研究方法

2.1 植物样品的采集与处理

流域内河谷区的海拔最低,中山区的海拔最高,在海拔1700 m以上植物分布较为广泛,因此将研究区的海拔设定为1800 m、2000 m、2200 m、2400 m(梯度为200 m),于2018年7月23日-2018年8月2日在不同地貌区采集典型植物的叶片样品,通风保存。乔木、灌木、草本3种不同植被类型的样本数量如表1所示,共采集77个植物样品。对采集的叶片样品做好标记,置于烘箱中105℃高温杀青15 min后,调温至80℃恒温烘干至恒重,于粉碎机粉碎后过100目尼龙筛,最后将粉碎好的适量植物粉末分装到相应的自封袋中保存。样品的碳稳定同位素测定由深圳市华科精信检测科技有限公司完成, $\delta^{13}\text{C}$ 的精度为 $\pm 0.1\text{‰}$ 。

表1 不同植被类型的样本数量

Table 1 Sample amount of different vegetation types

海拔/m	乔木	灌木	草本	合计
1800	4	14	0	18
2000	12	11	1	24
2200	4	14	4	22
2400	1	7	5	13
合计	21	46	10	77

2.2 土壤样品的采集与处理

为探究不同海拔植物水分利用效率与土壤理化因子的关系,在植物样品采样点对应的海拔高度选取林地、耕地、园地、裸地(未利用地)、建设用地5种土地利用类型的土壤,每个采样点选用网格法进行采样,去除周围地表凋落物后采集0~20 cm表层土

样,共采集251个样品,去除杂质混合均匀后自然风干,用玛瑙研钵研细后过0.15 mm的尼龙筛。在中国地质科学院岩溶地质研究所/自然资源部、广西岩溶动力学重点实验室采用烘干法测定土壤含水率^[19],土壤总碳、氮浓度由深圳市华科精信检测科技有限公司完成测试,土壤总磷含量由青岛科创质量检测有限公司完成测试。

2.3 气象数据的获取

气象数据(年平均气温、年平均降水量、年平均日照时数)均由泸西县气象站、弥勒市气象站、彩云镇气象站提供。

2.4 植物水分利用效率的计算

计算公式如下^[20]:

$$WUE = C_a(b - a) / [1.6(\delta^{13}C_p - \delta^{13}C_a + b)] \quad (1)$$

式中: C_a 为大气CO₂浓度(为0.038%); $\delta^{13}C_p$ 为叶片样品碳同位素丰度(‰); $\delta^{13}C_a$ 为大气中稳定碳同位素丰度(‰); a 为扩散作用所产生的稳定碳同位素分馏值(约为4.4‰); b 为羧化反应所产生的稳定碳同位素分馏值(约为27‰)。

$$\delta^{13}C_a = -6.429 - 0.006 \times \exp[0.0217(t - 1740)] \quad (2)$$

式中: t 为样品的采样时间(a)。因本研究采样时间为2018年,即 $t=2018$,代入上式,可得出: $\delta^{13}C_a = -8.92978$ 。

2.5 数据处理

采用Excel 2003初步处理数据,利用SPSS 22.0软件进行描述性分析和相关性分析,使用Origin 2018制图、拟合叶片养分浓度与海拔之间的关系。

3 结果与分析

3.1 不同生活类型植物在不同海拔高度下叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值

3种不同植被类型植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 变化范围分别为乔木:-28.63‰~-27.89‰,灌木:-28.63‰~-27.48‰,草本:-28.53‰~-27.28‰。其中,海拔2000 m处草本植物的叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值最高,2200 m处乔木的叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值最低,表明小江流域 $\delta^{13}\text{C}$ 值的大小因海拔的不同而表现出差异。利用方差分析乔木、灌木、草本3种不同植被类型的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,图2显示乔木、灌木、草本的 $\delta^{13}\text{C}$ 值在不同海拔高度处差异显著($p < 0.05$)。在同

一海拔高处,3种植被生活类型植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的差异较大;同一种植被类型叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值,在不同海拔高度处差异性相差不大。总体而言,海拔梯度内,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值变异性的的大小顺序为:草本>灌木>乔木,即在一定的海拔梯度上,草本叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的差异性最大,灌木次之,乔木最小。在不同的海拔高度上,柏树 $\delta^{13}\text{C}$ 值的差异性最为明显,由 2 000 m 的 -29.51% 变化到 1 800 m 的 -26.25% ,变化了 10.18% 。

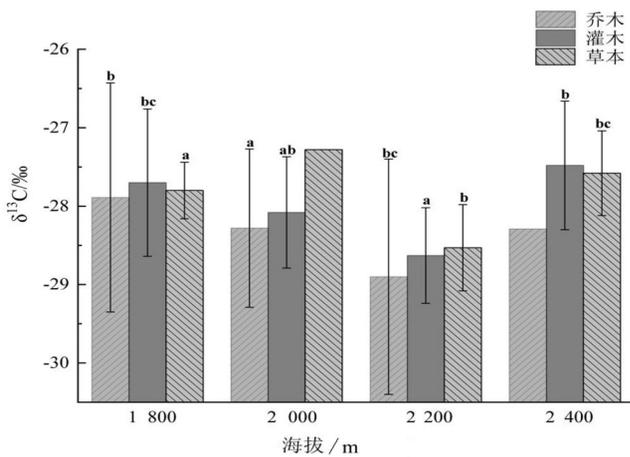


图2 不同植被类型的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与海拔的关系(误差线表示标准误差)

Fig. 2 Relationship between $\delta^{13}\text{C}$ values of different vegetation types and elevations (error bars indicating standard errors)

3.2 不同植被类型 WUE 值

根据叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值可得出不同植物不同生活类型的 WUE 值,对不同海拔高度处乔木、灌木、草本的 WUE 值进行方差分析(图3)和描述性分析(表2)。结果表明,研究区不同海拔高度植物 WUE 值差异显著($p < 0.05$),乔木、灌木、草本的 WUE 值变化范围分别为: $55.47\% \sim 97.93\%$ 、 $54.11\% \sim 86.83\%$ 、 $61.00\% \sim 77.62\%$,变化率分别为: 76.55% 、 60.47% 、 27.25% 。因而可知,在海拔梯度下草本的 WUE 变化最小,乔木的 WUE 变化最大,其中,乔木的平均 WUE 值最高、灌木次之、草本植物的最低,乔木的平均 WUE 值比灌木、草本植物的平均 WUE 值分别高 4.95% 、 6.80% ,灌木和草本植物的平均 WUE 值相差不大。就个体而言,乔木的最高 WUE 值比灌木的最低 WUE 值高 80.98% 。由此说明,在研究区内乔木具有较高的 WUE 值,能更好地协调碳同化和水分消耗之间的关系,较好地利用水分进行各项生理活动,有望成为流域内适应干旱条件的优势植物。

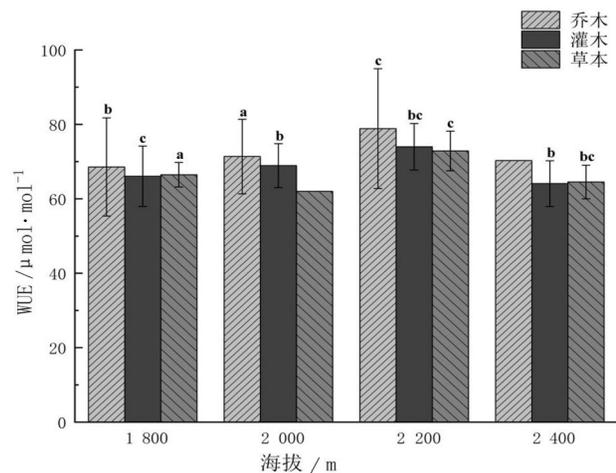


图3 不同植被类型的 WUE 值与海拔的关系(误差线表示标准误差)

Fig. 3 Relationship between WUE value of different vegetation types and altitudes (error bars indicating standard errors)

表2 不同植物的 WUE 值

Table 2 WUE values of different plants

	乔木	灌木	草本
最大值/ $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$	97.93	86.83	77.62
最小值/ $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$	55.47	54.11	61.00
平均值/ $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$	72.2057	68.7998	67.6070
标准差	11.49595	7.62523	6.29796
CV/%	15.92	11.08	9.32

植物水分利用效率变异性的的大小用变异系数(CV)来表示(表2)。变异系数是用来衡量一组数据中各观测值之间离散程度的统计量^[21],变量变化越小,其稳定性越强,变异系数也就越小;相反地,变量变化越大,其稳定性越弱,变异系数就越大^[22]。CV 小于 10%,为弱变异性,CV 介于 10% 与 100% 之间,为中等变异,CV 大于 100%,为强变异性^[23]。由表 2 可知,研究区 3 种生活类型植物 WUE 值的变异性大小顺序为:乔木>灌木>草本,其中乔木和灌木 WUE 值的变异系数介于 10% 与 100% 之间,为中等变异,草本植物 WUE 值的变异系数小于 10%,为弱变异性。由此可看出,研究区植物水分利用效率为变异性中等偏下,变幅较小,稳定性较强。

3.3 WUE 与其他环境因子的关系

3.3.1 不同海拔 WUE 与叶片养分的关系

由表 3 可知,WUE 与叶片 N、P 浓度显著性较弱,

其中,WUE与叶片P浓度呈不显著的负相关,与叶片N浓度、叶片N:P呈不显著的正相关,从相关系数的大小来看,叶片P浓度、叶片N:P与WUE的相关性相当,比叶片N浓度与WUE的相关性大。由图4可知,叶片P浓度随海拔的增加而上升,叶片N浓度及

叶片N:P均随海拔的上升呈现相反的趋势,即随着海拔的上升,叶片N浓度和叶片N:P会降低。由于土壤中N、P含量的变化会在一定程度上反映在植物叶片N、P浓度的变化上,因此叶片N、P浓度也会随海拔的升高而有所改变^[24]。

表3 WUE与环境因子的Pearson相关

Table 3 Pearson correlation between WUE and environmental factors

海拔	WUE	土壤含水率	土壤总碳	土壤总氮	土壤总磷	叶片总碳	叶片总氮	叶片总磷	叶片N:P	年平均气温	年平均降水量	年平均日照时数	
海拔	1												
WUE	-0.023	1											
土壤含水率	0.531	-0.793	1										
土壤总碳	0.291	-0.477	0.795	1									
土壤总氮	0.674	-0.514	0.926	0.885	1								
土壤总磷	0.627	-0.678	0.985*	0.834	0.976*	1							
叶片总碳	0.780	0.355	-0.041	-0.367	0.066	0.037	1						
叶片总氮	0.109	0.125	-0.364	-0.850	-0.527	-0.418	0.628	1					
叶片总磷	0.839	-0.558	0.890	0.557	0.873	0.913	0.418	-0.048	1				
叶片N:P	-0.801	0.572	-0.933	-0.684	-0.941	-0.963*	-0.303	0.209	-0.987*	1			
年平均气温	-0.964*	0.235	-0.628	-0.252	-0.672	-0.683	-0.751	-0.231	-0.914	0.855	1		
年平均降水量	0.795	0.571	0.009	0.073	0.320	0.165	0.768	0.021	0.360	-0.343	-0.619	1	
年平均日照时数	-0.758	0.656	-0.860	-0.413	-0.759	-0.847	-0.419	-0.129	-0.971*	0.931	0.888	-0.208	1

注:*代表P<0.05时,显著相关。

3.3.2 不同海拔WUE与土壤各理化性质的关系

由表3可知,不同海拔WUE与各理化性质显著性较弱,其中,不同海拔WUE与土壤含水率、土壤总C、N、P含量均呈弱负相关。WUE与土壤含水率的相关性比其他三者都高,与土壤总P含量的相关性次之,与土壤总C、N含量的相关性较弱,由此说明,适当的水分匮乏有利于提高植物叶片的水分利用效率。

3.3.3 不同海拔WUE与气候因子的关系

不同海拔WUE与各气候因子的相关性较弱,不同海拔WUE与多年平均降雨量、多年平均气温、多年平均日照时数均呈弱正相关,其中,不同海拔WUE与多年平均日照时数的相关性较大,与年平均降雨量次之,与年平均气温的相关性最小。

4 讨论

4.1 不同海拔植物叶片养分状况的差异

本研究发现,叶片N、P浓度随海拔的升高而增加,与土壤总N、P的结果完全一致。土壤中养分的积累和消耗程度取决于土壤中有机的积累和分解^[19],有研究发现,土壤中的磷主要来源于母岩的风化作用,风化时间越长的土壤,其中的磷含量越低,从而使植物生长受到磷的限制^[25]。土壤中磷含量的变化会在一定程度上反映在植物叶片P浓度的变化上,叶片P浓度随海拔上升而增加,本研究的结果亦是如此。P和N是化学领域的两个重要研究对象,两者有着密不可分的关系^[26]。本研究中沿海拔梯度植物叶片N浓度均随着海拔的上升而降低,与前人研究结果一致,但差异性不明显,可能是由于不同环境因素的影响,如不同的侵蚀程度、植被密度、地形地貌

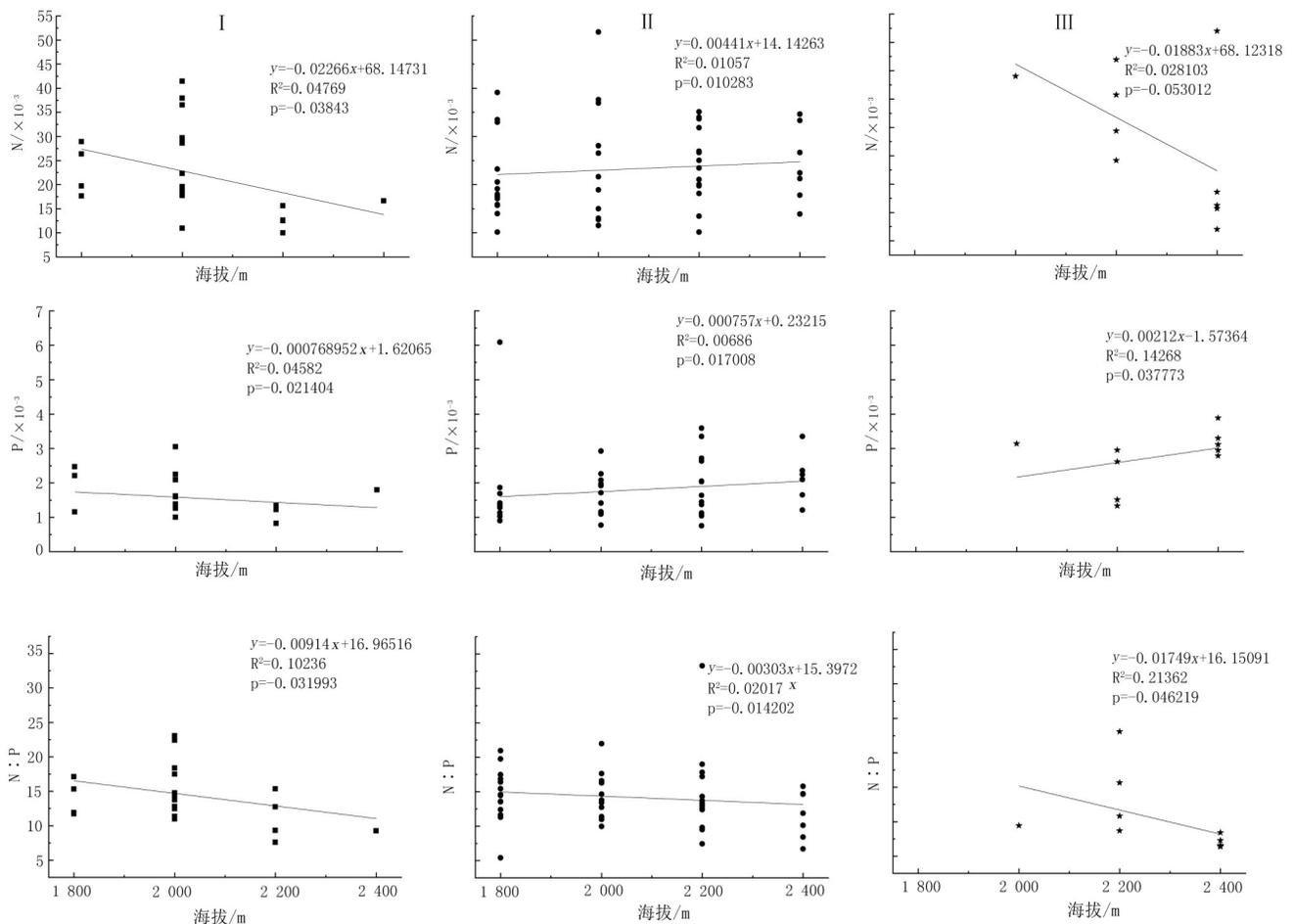


图 4 不同植被类型植物叶片养分浓度与海拔之间的关系

Fig. 4 Relationship between leaf nutrient concentration of different vegetation types and altitudes

注: I、II、III 分别表示乔木、灌木、草本 3 种植被类型; ■、●、★ 分别代表乔木、灌木、草本 3 种植被类型的植物个体。

等,从而改变了土壤的变化^[27]。影响本次研究中不同海拔植物叶片 N 浓度变化的原因复杂,例如近年来岩溶区 N 沉降日趋严重^[26],这很可能是导致叶片 N 浓度随海拔高度变化不显著的原因之一。

4.2 不同海拔 WUE 的变化及其与叶片养分的关系

本研究中 WUE 与海拔高度呈负相关,但差异性不明显。前人的研究往往选择植被类型一致、海拔梯度明显的地方,这能更好地确定水分利用效率与海拔的关系^[28],而此次研究主要集中在小江流域内,采样范围较大,环境因子的影响可能掩盖了两者之间的差异。有研究发现,由于海拔的上升,气温、降水量、CO₂ 浓度会降低,光合作用过程中叶片对 ¹³C 的分馏降低,光合作用产物稳定碳同位素组成增加,从而导致 WUE 降低^[29-30],本研究结果也呈现出这种趋

势。本研究中,海拔与多年平均气温呈显著的负相关关系,多年平均气温与 WUE 呈弱正相关,而水分利用效率表示的是光合速率与蒸腾速率二者之间的比值,温度主要是影响植物参与光合作用过程中相关酶的活性,从而影响 WUE^[31-32]。在非岩溶区,海拔与水分利用效率呈负相关,Wu 等^[33]对天山地区不同海拔树木年轮的研究发现,随着海拔的上升,WUE 会降低,可能是因为树木受到干旱胁迫;在岩溶区,海拔与水分利用效率呈正相关,孔令伦等^[24]研究武夷山不同海拔植物 WUE 的变化,发现植物 WUE 随海拔的增加呈显著上升趋势,杨成等^[11]和丁亚丽等^[12]的研究均表明在岩溶地区,植物的水分利用效率随着海拔高度的上升而增加,并表现出不同程度的差异性。由此可知,本文结果与岩溶区部分的研究结果不一致,这可能是由于岩溶地区特殊的二元结构水文系统及其复杂多变的地形地貌引起的^[15]。

前人研究发现 $\delta^{13}\text{C}$ 反映了 WUE 的变化^[32], 原因之一是叶片光合速率的增加, 而 CO_2 浓度、养分是影响叶片光合作用的两个最主要因素^[34], 而雨季后期土壤磷元素的缺乏可能是影响叶片净光合速率与光合养分效率的主要因子^[35]。以往的许多研究证明了绿色植物进行光合作用的一个重要场所是叶片, 加之光合作用最重要的原料是 CO_2 , 而此次所选取场所的区域范围内大气 CO_2 浓度差异不大, 因此本研究中 CO_2 浓度对光合作用的影响较小。养分是影响植物进行光合作用的一个重要因素, 即在不同的海拔高度下养分可能是 WUE 的影响要素之一。

本研究中不同海拔的 WUE 与叶片 N、P 浓度相关性较弱, 其中, WUE 与叶片 N 浓度呈弱正相关, 与叶片 P 浓度呈弱负相关(此相关性较大)。N 是叶绿素的重要组成部分, 有研究表明 N 与决定光合速率的其中一个因素叶绿素^[36-38]含量呈正相关, 而此次叶片 N 浓度与 WUE 相关性不显著, 即 N 对光合速率影响不显著, 相对于 N 来说, P 越来越成为一种限制性的养分元素, 其对叶片光合速率的影响比 N 强。Liu 等^[39]在研究刺槐幼苗的土壤水分和氮对光合作用和水分利用的影响中也得出了同样的结论, 在严重干旱条件下, 添加 N 的施用, 叶片瞬时 WUE 和生物量无明显变化。Bloomfield 等^[40]发现, 当减少 P 的添加时, 植物的光合速率降低。P 对提高光合作用速率具有非常重要的作用^[41]。本研究区不同海拔高度植物的养分状况, 尤其是不同养分对 WUE 的影响具有重要意义, 仅氮的养分变化不足以对 WUE 产生显著的影响, 而限制性养分元素 P, 对 WUE 的影响将会越来越显著, 且 N、P 共同作用并影响植物的 WUE^[26]。

本研究中 WUE 与土壤 C、N、P 差异性较弱, 均为弱负相关, 但 WUE 与土壤 P 含量相关性大于与土壤 N 含量的相关性, 这与对叶片养分进行分析的结果相一致, 可能是因为不同植物对土壤养分利用状况有所差异^[27, 42], 从而导致植物 WUE 对叶片养分含量和土壤养分浓度响应的差异性。

4.3 不同海拔植物叶片水分利用效率对气候的响应

本研究中植物 WUE 对温度、光照变化的响应较大, 有研究表明温度可明显改变植物的气孔导度, 进而影响其固碳速率; WUE 对降水变化的响应较弱, 适当的水分胁迫对提高 WUE 有一定的促进作用。通过分析植物水分利用效率及 $\delta^{13}\text{C}$ 与各种环境因子之间

的关系, 既有助于进一步掌握植物的生理生态指标对环境变化的影响, 也可提高在气候变化下对生态系统水碳过程的认识^[43]。植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值受环境因素的影响原因复杂, 因此得出的 WUE 值仍有一些不确定性, 还需进一步研究。

5 结 论

(1) 不同植物的 WUE 随海拔的上升而降低, 但这种趋势不显著, 可能原因是此次研究主要集中在小江流域内, 采样范围较大, 环境因子的影响可能掩盖了两者之间的差异;

(2) 不同植物的 WUE 与叶片的 N、P 浓度显著性较弱, 其中, WUE 与叶片 N 浓度呈弱正相关, 与叶片 P 浓度呈弱负相关。总体而言, 叶片 P 浓度随海拔的升高而增加, 叶片 N 浓度随海拔的升高而降低;

(3) 不同海拔 WUE 与土壤 C、N、P 均呈弱负相关, 与各气候因子的相关性较弱(与多年平均气温、多年平均降雨量、多年平均日照时数均呈弱正相关)。WUE 与其他环境因子的相关性并不显著, 这正是断陷盆地区特殊的二元结构水文系统及其复杂多变的地形地貌的综合体现。

参考文献

- [1] 陈洪松, 王克林. 西南喀斯特山区土壤水分研究[J]. 农业现代化研究, 2008, 29(6): 734-738.
- [2] 刘丛强. 生物地球化学过程与地表物质循环—西南喀斯特土壤—植被系统生源要素循环[M]. 北京: 科学出版社, 2009.
- [3] 曹生奎, 冯起, 司建华, 等. 植物水分利用效率研究方法综述[J]. 中国沙漠, 2009, 29(5): 853-858.
- [4] 李机密, 黄儒珠, 王健, 等. 陆生植物水分利用效率[J]. 生态学杂志, 2009, 28(8): 1655-1663.
- [5] 孙双峰, 黄建辉, 林光辉, 等. 稳定同位素技术在植物水分利用研究中的应用[J]. 生态学报, 2005, 25(9): 2362-2371.
- [6] 曹生奎, 冯起, 司建华, 等. 植物叶片水分利用效率研究综述[J]. 生态学报, 2009, 29(7): 3882-3892.
- [7] 范晓阳, 刘文耀, 宋亮, 等. 哀牢山湿性常绿阔叶林地生、树干及树枝附着苔藓生活型组成及其水分特性[J]. 广西植物, 2019, 39(5): 668-680.
- [8] 王庆伟, 于大炮, 代力民, 等. 全球气候变化下植物水分利用效率研究进展[J]. 应用生态学报, 2010, 21(12): 3255-3265.
- [9] Williams D G, Ehleringer J R. Carbon isotope discrimination and water relations of oak hybrid populations in southwestern Utah[J]. Western North American Naturalist, 2000, 60(2): 121-129.

- [10] Morecroft M D, Woodward I, Marrsrh. Altitudinal trends in leaf nutrient contents, leaf size and $\delta^{13}\text{C}$ of *Alchemilla alpina* [J]. *Functional Ecology*, 1992(6): 730-740.
- [11] 杨成,刘丛强,宋照亮,等.喀斯特山区植物碳同位素组成特征及其对水分利用效率的指示:以贵州花溪杨中小流域为例[J]. *中国岩溶*, 2007, 26(2): 105-110.
- [12] 丁亚丽,陈洪松,聂云鹏,等.基于稳定同位素的喀斯特坡地尾巨桉水分利用特征[J]. *应用生态学报*, 2016, 27(9): 2729-2736.
- [13] 刘珏杉.滇东南峰林湖盆区植物水分利用策略[D].昆明:云南师范大学, 2017.
- [14] 彭邵锋,陆佳,陈永忠.山茶属植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 与养分含量及光合作用的关系[J]. *中南林业科技大学学报*, 2016, 36(1): 1-5.
- [15] 王宇,张贵.泸西小江流域水文地质特征及岩溶水有效开发利用[A]//中国地质调查局.中国岩溶地下水与石漠化研究[C].南宁:广西科学技术出版, 2003.
- [16] 任美镠,刘振中.岩溶学概论[M].北京:商务印书馆, 1983.
- [17] 车太用,鱼金子编著.中国的喀斯特[M].北京:科学出版社, 1985.
- [18] 泸西县林业区划办公室.云南省泸西林业区划[M].昆明:云南人民出版社, 1992.
- [19] 鲁如坤.土壤农业化学分析[M].北京:中国农业科技出版社, 1999.
- [20] 孔令仑,黄志群,何宗明,等.不同林龄杉木人工林的水分利用效率与叶片养分浓度[J]. *应用生态学报*, 2017, 28(4): 1069-1076.
- [21] 赵宇哲,刘芳.生态港口评价指标体系的构建:基于R聚类、变异系数与专家经验的分析[J]. *科研管理*, 2015, 36(2): 124-132.
- [22] 袁建飞,邓国仕,徐芬,等.毕节市北部岩溶地下水水化学特征及影响因素的多元统计分析[J]. *中国地质*, 2016, 43(4): 1446-1456.
- [23] 雷志栋,杨诗秀,谢森传.田间土壤水量平衡与定位通量法的应用[J]. *水利学报*, 1988(5): 1-7.
- [24] 孔令仑,林捷,黄志群,等.武夷山不同海拔植物水分利用效率的变化及其对养分变化的关系[J]. *应用生态学报*, 2017, 28(7): 2102-2110.
- [25] Vitousek P M, Field C B, Matson P A. Variation in foliar $\delta^{13}\text{C}$ in Hawaiian *Metrosideros polymorpha*: A case of internal resistance? [J]. *Oecologia*, 1990, 84(3): 362-370.
- [26] Sterner R W, Elser J J. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere* [M]. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2002.
- [27] F Stuart Chapin III, Pamela A Matson, Herold A Mooney. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology* [M]. New York: Springer, 2011.
- [28] Huang Z, Liu B, Davis M, et al. Long-term nitrogen deposition linked to reduced water use efficiency in forests with low phosphorus availability [J]. *New Phytologist*, 2015, 210(10): 431-442.
- [29] 陈冬梅,康宏樟,刘春江.中国大陆第四纪冰期潜在植物避难所研究进展[J]. *植物研究*, 2011, 31(5): 623-632.
- [30] Niglas A. Effects of Environmental Factors on Gas Exchange in Deciduous Trees: Focus on Photosynthetic Water-Use Efficiency [D]. PhD Thesis. Estonia: University of Tartu, 2015.
- [31] Rao I M, Terry N. Leaf phosphate status, photosynthesis, and carbon partitioning in Sugar Beet. IV. Changes with time following increased supply of phosphate to lowphosphate plants [J]. *Plant Physiology*, 1995, 107(4): 1313-1321.
- [32] Pieters A J, Paul M J, Lawlor D W. Low sink demand limits photosynthesis under P (i) deficiency [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52(10): 1083-1091.
- [33] Wu G J, Liu X H, Chen T, et al. Elevation-dependent variations of tree growth and intrinsic water-use efficiency in Schrenk spruce (*Picea schrenkiana*) in the western Tianshan Mountains, China [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 309.
- [34] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 1989, 40: 503-537.
- [35] 付登高,周苡,吴晓妮,等.滇中常绿阔叶林下滇青冈幼苗净光合速率对土壤水肥的响应[J]. *西部林业科学*, 2019, 48(1): 75-81.
- [36] Shangguan Z P, Shao M A, Dyckmans J. Nitrogen nutrition and water stress effects on leaf photosynthetic gas exchange and water use efficiency in winter wheat [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2000, 44(12): 141-149.
- [37] Chandler J W, Dale J E. Nitrogen deficiency and fertilization effects on needle growth and photosynthesis in Sitka spruce (*Picea sitchensis*) [J]. *Tree Physiology*, 1995, 15(12): 813-817.
- [38] Sang D Y, Greer D H, Liang W A, et al. Changes in photosynthetic efficiency and carotenoid composition in leaves of white clover at different developmental stages [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2003, 41(10): 887-893.
- [39] Liu X P, Fan Y Y, Long J X, et al. Effects of soil water and nitrogen availability on photosynthesis and water use efficiency of *Robinia pseudoacacia* seedlings [J]. *Journal of Environmental Sciences*, 2013, 25(3): 585-595.
- [40] Bloomfield K J, Farquhar G D, Lloyd J. Photosynthesis-nitrogen relationships in tropical forest tree species as affected by soil phosphorus availability: A controlled environment study [J]. *Functional Plant Biology*, 2014, 41(5): 820.
- [41] Bisht J K, CHANDEL A S. Effect of integrated nutrient management on leaf-area index, photosynthetic rate and agronomic and physiological efficiencies of soybean (*Glycine max*) [J]. *Indian Journal of Agronomy*, 1991, 36(2): 129-132.
- [42] Aerts R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: Are there general patterns? [J]. *Journal of Ecology*, 1996, 84(4): 597-608.
- [43] 路伟伟,余新晓,贾国栋,等.基于树轮 $\delta^{13}\text{C}$ 值的北京山区油松水分利用效率[J]. *生态学报*, 2017, 37(6): 2093-2100.

Analysis on water use efficiency of plants at different altitudes in karst graben basin

LIANG Jintao^{1,2}, DENG Yan², LI Xuyao^{1,2}, XU Ye², CAO Jianhua²

(1.College of Environmental Science and Engineering, Guilin University of Technology, Guilin, Guangxi 541004, China;2.Institute of Karst Geology, CAGS/Key Laboratory of Karst Ecosystem and Treatment of Rocky Desertification /Key Laboratory of Karst Dynamics, MNR&GZAR, Guilin, Guangxi 541004, China)

Abstract The Xiaojiang river watershed is a typical karst graben basin in the edge of the karst plateau and valley slopes in eastern Yunnan. The basin spreads from northeast to east, with terrain overall high in the north and east and low in the south and west. The geomorphology within the basin is divided into five types, karst platform trough valley in the upstream, karst mid-mountains surrounding the basin, basin-level sedimentary flats, karst peak-cluster depressions around the basin bottom, and Xiaojiang karst valley. The basin is located on a low-dimensional plateau, has a sub-tropical and semi-humid climate, a characteristics of the central Yunnan plateau. It hosts different vegetation types associated with the influences of the topography and geomorphology on the distribution and reconfiguration of water, heat, and soil conditions. This study attempted to explore the relationship between nutrients, environmental factors and plant water use efficiency changes at different altitudes, focusing on the trees, shrubs, and herbs in the basin. The stable isotope ^{13}C was used to calculate water use efficiency. Water Use Efficiency (WUE) and leaf nutrient concentration with the altitude were analyzed. The research shows that, (1) in the study area, the $\delta^{13}\text{C}$ value of the herbaceous plants at 2,000 m is the highest, and the $\delta^{13}\text{C}$ value of the tree leaves at 2,200 m is the lowest. (2) The tendency of WUE changes at different altitudes is variable, and the effect of altitude on the water efficiency of trees and shrubs is greater than that of herbaceous plants. The water efficiency of herbaceous plants varies little with altitude, and the fit degree between them is small. The high value area appears in the trees at an elevation of 2,200 m, the low value area appears in the herbs at the elevation of 2,000 m. (3) The correlation between WUE and leaf N and P concentrations is weak at different altitudes. WUE is weakly positively correlated with leaf N concentration, and weakly negatively correlated with leaf P concentration. (4) The correlation between WUE and various climatic factors at different altitudes is weak. The elevation WUE is positively correlated with the average annual temperature, the average annual rainfall, and the average annual sunshine hours. It is noted that the correlation between WUE and other environmental factors is not significant, which is a comprehensive manifestation of the special spatial heterogeneity of the coexistence of "basins and mountains" in the graben area.

Key words karst graben basin, Xiaojiang river watershed of Yunnan, stable carbon isotope, water use efficiency, leaf nutrient

(编辑 黄晨晖)