

丛林式橡胶林内植物水分利用效率与 叶片养分含量

曾欢欢^{1,2}, 吴骏恩¹, 刘文杰¹

(1.中国科学院热带森林生态学重点实验室 / 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 勐仑 666303; 2.中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 选取西双版纳地区丛林式橡胶林为研究对象, 以纯橡胶林为对照, 分别在 2016 年干季(3 月)和雨季(5、6、7 月)进行取样, 测定两个样地内植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值, 比较植物水分利用效率, 测定叶片 C、N、P 含量, 计算叶片 N/P 值, 分析植物对养分的利用与竞争关系, 并综合分析植物水分利用效率与养分之间的相关性。结果表明, 干季橡胶树受到干旱胁迫, 其水分利用效率显著高于雨季, 此时叶片 N、P 含量也显著高于雨季; 丛林式橡胶林内橡胶树水分利用效率低于纯橡胶林内橡胶树, 叶片 N、P 含量和 N/P 值均高于纯橡胶林中橡胶树; 两个样地内不同植物与不同时间的水分利用效率, 叶片 C、N、P 含量和 N/P 值均存在显著差异; 相关性分析表明, 水分利用效率与叶片 N、P 含量呈正相关, 与叶片 C 含量、N/P 值呈负相关。因此, 丛林式橡胶林内橡胶树能更好地应对干旱, 具有较强的养分获取能力。该研究揭示了丛林式橡胶林内植物水分利用效率以及养分利用特征, 表明丛林式橡胶林是一种值得推广的农林复合生态系统。

关键词: 胶农复合生态系统; 碳稳定同位素; 养分限制; 碳; 氮; 磷

Doi: 10.3969/j.issn.1009-7791.2019.02.005

中图分类号: S794.1

文献标识码: A

文章编号: 1009-7791(2019)02-0125-09

Water Use Efficiency and Leaf Nutrient Contents of Plants in Jungle Rubber Agroforestry System

ZENG Huan-huan^{1,2}, WU Jun-en¹, LIU Wen-jie¹

(1.Key Laboratory of Tropical Forest Ecology / Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Menglun 666303, Yunnan China; 2.University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Jungle rubber is a rubber agroforestry ecosystem based on tropical rainforest structure that conforms to the thought of sustainable development rubber garden and has great potential applications, but the competition among plants for water and nutrients in jungle rubber is not clear. For these reasons we measured leaf $\delta^{13}\text{C}$, carbon(C), nitrogen(N) and phosphorus(P) contents of *Hevea brasiliensis* as well as the dominant species in jungle rubber and one rubber monoculture which is located at Xishuangbanna Tropical Botanical Garden in Southwest Yunnan Province, China in March 2016 (dry season) and May, June, July 2016 (rainy season) to analyze the relationship between the competition for water and nutrients in jungle rubber. We have got some results from collecting plant samples, laboratory test and statistical analysis method. In dry season *H. brasiliensis* were affected by drought stress, and their water use efficiency was significantly higher than that of rainy season. And the water use efficiency of *H. brasiliensis* in jungle rubber was lower than that in rubber monoculture, while the leaf N, P contents and N/P values were higher than those in rubber monoculture. There was significant difference among water use efficiency, leaf C, N, P content and

收稿日期: 2018-12-04

修回日期: 2019-03-05

基金项目: 国家自然科学基金项目(31570622); 国家博士后创新人才计划(BX201700278)

作者简介: 曾欢欢, 硕士研究生, 从事生态水文研究。E-mail: zenghuanhuan@xtbg.ac.cn

注: 刘文杰为通信作者。E-mail: lwj@xtbg.org.cn

N/P value of different time and different species in two study sites. Correlation analysis showed that the water use efficiency was positively correlated with the content of N and P in leaves but negative correlated with N/P value and C content in leaves. All above the results indicated that *H. brasiliensis* in jungle rubber got higher tolerance toward seasonal drought stress and stronger ability of nutrient acquisition than that in rubber monoculture. This study revealed the effects of planting pattern on the water use efficiency and nutrient absorption of plants, and proved that jungle rubber was a promising sustainable rubber agroforestry ecosystem.

Key words: rubber agroforestry ecosystem; carbon stable isotope; nutrient limitation; carbon; nitrogen; phosphorus

在热带地区, 人类活动所导致的土地利用/土地覆盖变化十分突出, 以我国西双版纳为例, 半个多世纪以来, 人们为了追求经济利益大面积种植橡胶树 *Hevea brasiliensis*, 原始热带雨林面积相应越来越少^[1-4]。至 2015 年, 西双版纳橡胶种植面积已达 50.4 万 hm^2 ^[5], 如此大面积的纯橡胶林造成水土保持功能减弱、土壤肥力下降、病虫害增加及与热带雨林保护相矛盾等诸多生态学问题^[6-8], 橡胶种植与原始雨林保护之间的矛盾日益突出。研究发现, 橡胶树与其他作物间作(即橡胶复合林)可减少其单一种植所造成的负面影响^[9-10]。Wu 等^[11-12]通过利用稳定同位素技术发现橡胶树与茶树 *Camellia sinensis* var. *assamica* 间作可以提高橡胶树的水分利用效率, 促进系统生产力, 与大叶千斤拔 *Flemingia macrophylla* 间作改善了橡胶树的养分状况; 间作系统也能显著改善林下土壤的物理性质, 能有效减缓降水溅蚀和水土流失, 具有更好的水土保持能力^[13-14]。

丛林式橡胶林作为一种模仿热带雨林构建的橡胶复合林, 是一种平衡、多样化的种植模式, 指在休耕地上种植以橡胶树为主的人工林^[15]。在丛林式橡胶林内, 橡胶开割期前(约 7 年)的收入可由其余粮食和作物所提供, 后期胶农的主要收入来自橡胶^[16]。林内自然生长的其他植物亦能提供水果、薪材、草药和木材等, 虽然有报告显示丛林式橡胶林内橡胶产胶量有所降低, 但其总收入和劳务回报率大幅提高, 还可根据实际需求将其转变为纯橡胶林或其他人工林^[17]。然而, 目前针对丛林式橡胶林的研究还比较缺乏, 其内植物的配置结构是否合理、对资源的竞争与利用关系尚不明确。

同一树种在不同生长环境条件下, 对水分和养分的吸收与利用存在差异, 处于不同生长环境的橡胶树对水分与养分的吸收与利用也存在差异。不同种植模式下橡胶树水分利用率(WUE)与养分含量之间的差异及相关性是如何表现的, 解决该问题对于认识丛林式橡胶林内植物物种的组合配置具有较大意义。本研究以西双版纳地区丛林式橡胶林为研究对象, 以附近的纯橡胶林为对照, 通过测定不同时间两林型内植物叶片的 C、N、P 含量及 $\delta^{13}\text{C}$ 值, 探究丛林式橡胶林内树种在资源竞争中的表现方式, 为构建环境友好型生态胶园提供理论指导。

1 材料与方 法

1.1 研究区域概况

研究区域在云南省南部西双版纳傣族自治州(21°09'~22°33'N, 99°58'~101°50'E), 该区域具有我国面积最大且较典型的热带森林植被。该地区受印度洋季风控制, 年降水量 1193~2491 mm。全年分为干季[雾凉季(11 月至次年 2 月)、干热季(3 月至 4 月)]和雨季(5 月至 10 月), 雨季降水量占全年降水量 80%以上, 干湿季分割明显。研究区域 2016 年全年降水量为 1294 mm, 其中干季降水量为 48.3 mm, 仅占全年降水量的 3.7%, 干季 3 月降水量为 0 mm; 雨季降水量为 1097.6 mm, 占全年降水量的 84.8%, 5~7 月是雨季初期至中期, 降水量逐渐增加(图 1)。同年年均温 22.9 °C, 干季月平均气温 23.5 °C, 雨季月平均气温 25.7 °C, 气温差异小。根据物候记录, 3 月橡胶树结束休眠进入叶片生长期, 5~7 月橡胶树处在座果期(图 1)。

本研究以中科院西双版纳热带植物园内的丛林式橡胶林为研究对象, 该橡胶林内橡胶树于 1973 年

定植,因多年无人管理,经自然恢复形成生物多样性较为丰富的群落结构(林内树种>75);以同年定植的纯橡胶林为对照。橡胶树种植规格为4 m×6 m。两个样地均为平地,所处海拔高度一致。

1.2 植物叶片采集

分别在2016年3月(干季)、5、6、7月(雨季)选择天气良好的时间对植物叶片进行取样。丛林式橡胶林内选取植物有两种生活型:乔木(橡胶树和主要乔木种)和草本(选择优势种浦竹仔 *Indosasa hispida*),随机选取3株橡胶树,3株浦竹仔,其他植物主要为小乔木,分别为紫珠 *Callicarpa bodinieri*、印度崖豆 *Millettia pulchra*、中平树 *Macaranga denticulate*。纯橡胶林中随机选取3株橡胶树,采摘植物冠层阳面的健康叶片。选择以上乔木种是因其与橡胶树存在竞争。因为树种较多,按照生长型分类,兼顾林内不同植物以使结果更为全面可靠。

1.3 样品测定

新鲜叶片在烘箱105℃杀青1h,之后再65℃烘干至恒重,然后粉碎过80目筛,于干燥箱中保存。植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值用稳定性同位素质谱仪(IsoPrime100, UK)以V-PDB(Vienna Pee Dee Belemnite)测定。样品稳定同位素值计算公式为:

$$\delta X(\text{‰})=(R_{\text{sam}}/R_{\text{std}}-1)\times 1000 \quad (1)$$

其中, δX 为对应样品的稳定同位素值, R_{sam} 为样品中元素的重轻同位素比值; R_{std} 为国际通用标准物中元素重轻同位素之比($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$)。

叶片全碳(C)和全氮(N)含量使用碳氮分析系统(MAX CN-Vario TOC cube, 德国)测定;叶片全磷(P)含量用全谱直读等离子体发射光谱仪(iCAP6300, 美国)测定,测定方法参照《森林植物与森林枯枝落叶层全硅、铁、铝、钙、镁、钾、钠、磷、硫、锰、铜、锌等的测定》(LY/T 1270-1999)。

1.4 植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与水分利用效率测定

对于 C_3 植物而言,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值是评估植物叶片中细胞间平均 CO_2 浓度的有效方法。 C_3 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值可由下式来表示^[17]:

$$\delta^{13}\text{C}_p=\delta^{13}\text{C}_a-a-(b-a)C_i/C_a \quad (2)$$

$$\text{即 } \Delta^{13}\text{C}=a+(b-a)(C_i/C_a) \quad (3)$$

其中, $\delta^{13}\text{C}_p$ 和 $\delta^{13}\text{C}_a$ 分别为植物叶片及大气中 CO_2 的碳同位素比率, $\Delta^{13}\text{C}$ 为植物叶片中碳同位素值与大气中碳稳定同位素值之间的差; a 是气孔扩散过程中发生的分馏,其分馏值为4.4‰; b 为羧化反应过程中发生的同位素分馏,其值为27‰;而 C_i 和 C_a 分别为细胞间和大气的 CO_2 浓度。

$\delta^{13}\text{C}_a$ 的计算公式为^[18]:

$$\delta^{13}\text{C}_a=-6.429-0.0006\exp[0.0217(t-1.740)] \quad (4)$$

其中, t 为取样时的年份,因本研究中取样年份为2016年,代入公式算出 $\delta^{13}\text{C}_a$ 值为-8.8236‰。

植物WUE为光合速率与气孔对水蒸气传导率的比率,公式如下:

$$WUE=A/g_{\text{H}_2\text{O}}=(C_a-C_i)/1.6 \quad (5)$$

最后,将以上公式进行整理得出:

$$WUE=A/g_{\text{H}_2\text{O}}=C_a(b-\Delta^{13}\text{C})/1.6(b-a) \quad (6)$$

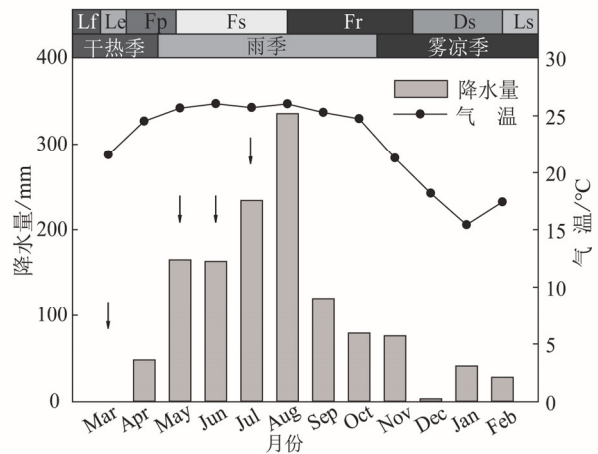


图1 研究区降水以及气温特征

Fig. 1 Monthly mean temperature, monthly precipitation in this study area during the investigated period

注:图顶部第一条色带指橡胶树的物候期,Fs表示座果期,Fr表示果实成熟期,Ds表示休眠期,Ls表示落叶期,Lf表示叶芽期,Le表示叶展期,Fp表示开花期;第二条色带指代季节划分,箭头代表取样日期。

上式中, A 代表光合速率, g_{H_2O} 代表气孔对水蒸气的传导率, 而数值 1.6 则是气孔对水蒸气和 CO_2 的传导率比率。经过公式(2)~(6), 植物叶片 $\delta^{13}C$ 值可用来判断不同植物在不同季节下的 WUE 大小。植物叶片 $\delta^{13}C$ 值越高, 其 WUE 越高, 这一结论也得到很多研究支持^[19-20]。

1.5 数据分析

在 IBM SPSS Statistics24 软件中利用方差分析方法对不同树种在不同季节的养分含量、氮磷比及其叶片碳稳定同位素值的差异进行比较分析; 用双因素方差分析方法检验树种、时间及其共同作用对叶片 C、N、P 含量, N/P 和 $\delta^{13}C$ 值的影响效应, 显著水平均设置为 $P=0.05$; 对植物叶片 $\delta^{13}C$ 值与 C、N、P 含量, N/P 值进行相关性分析。所有图示均使用 SigmaPlot12.5 绘制。

2 结果与分析

2.1 不同植物叶片 $\delta^{13}C$ 值及其季节变化

两种种植模式的橡胶树叶片 $\delta^{13}C$ 值均随着时间变化而变小, 丛林式橡胶林中浦竹仔和主要乔木种叶片 $\delta^{13}C$ 值季节性波动小(图 2)。总的来说, 所有植物叶片 $\delta^{13}C$ 值表现为丛林式橡胶林中主要乔木种>纯橡胶林中橡胶树>丛林式橡胶林中橡胶树>丛林式橡胶林中浦竹仔。其中, 丛林式橡胶林内的植物叶片 $\delta^{13}C$ 值之间差异显著($P<0.05$), 纯橡胶林中橡胶树与丛林式橡胶林中橡胶树、主要乔木种之间无显著差异, 与丛林式橡胶林中浦竹仔差异显著($P<0.05$)。就不同时间植物叶片 $\delta^{13}C$ 值来看, 3 月橡胶树叶片 $\delta^{13}C$ 值显著高于浦竹仔和主要乔木种($\delta^{13}C$ 值), 但是两种种植模式的橡胶树之间无显著差异; 至 5~7 月, 此时处于雨季, 植物叶片 $\delta^{13}C$ 值的表现基本与 3 月相反, 主要乔木种叶片 $\delta^{13}C$ 值高于橡胶树, 浦竹仔叶片 $\delta^{13}C$ 值仍为最低。比较分析检验不同影响因子对植物叶片 $\delta^{13}C$ 值的影响, 结果表明, 树种和时间对植物叶片 $\delta^{13}C$ 值影响极显著($P<0.01$), 两个影响因子相互作用时对植物叶片 $\delta^{13}C$ 值影响显著($P<0.05$)(表 1)。

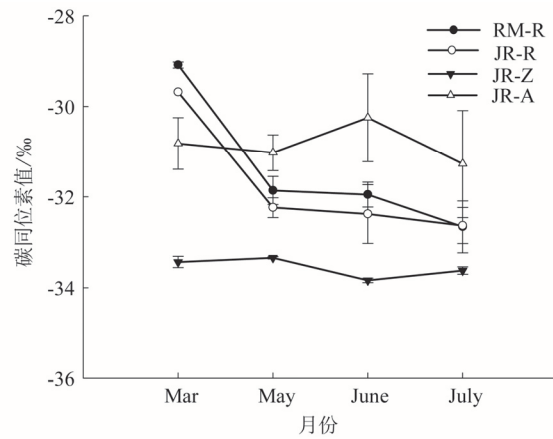


图 2 不同时间不同植物叶片 $\delta^{13}C$ 值
Fig. 2 Leaf $\delta^{13}C$ value of different species in different time

注: RM-R, 纯橡胶林中橡胶树; JR-R, 丛林式橡胶林中橡胶树; JR-Z, 丛林式橡胶林中浦竹仔; JR-A, 丛林式橡胶林中主要乔木种。下同。

表 1 不同树种叶片 C、N、P 含量及 N/P、 $\delta^{13}C$ 平均值
Table 1 The mean value of leaf C, N, P content, N/P and $\delta^{13}C$ of different species

时间	树种	叶片 C 含量 /mg·g ⁻¹	叶片 N 含量 /mg·g ⁻¹	叶片 P 含量 /mg·g ⁻¹	N/P	碳同位素值 /‰
3~7 月	RM-R	485.92±5.71 a	35.50±10.22 b	3.56±2.20 b	10.48±2.76 b	-31.39±1.52 ab
	JR-R	483.30±8.27 a	39.92±12.48 a	4.58±2.52 a	12.27±2.34 b	-32.14±1.09 b
	JR-Z	394.17±20.70 c	22.72±0.81 c	1.30±0.23 d	18.04±3.25 a	-33.56±0.23 c
	JR-A	470.45±14.12 b	34.08±5.75 b	1.95±0.65 c	18.33±3.99 a	-30.83±1.34 a
方差分析	自由度					
树种	3	297.84**	77.60**	105.11**	46.14**	20.11**
时间	3	10.34**	52.17**	76.18**	1.11	6.79**
树种×时间	9	5.20**	13.38**	33.64**	7.10**	2.42*

注: 同列数值后不同小写字母表示差异显著($P<0.05$); *, **分别示显著($P<0.05$)、极显著($P<0.01$), 表 2 同; 树种缩略用语含义同图 2。

2.2 植物叶片养分含量及其与叶片 $\delta^{13}C$ 值的关系

纯橡胶林中橡胶树叶片 C 含量与丛林式橡胶林中橡胶树总体上无显著差异($P>0.05$)。从不同月份来看, 3 月纯橡胶林中橡胶树叶片 C 含量显著高于丛林式橡胶林中橡胶树($P<0.05$), 但其他几个月份均表现为无显著差异; 丛林式橡胶林中浦竹仔叶片 C 含量在任何时间均显著低于其他树种($P<0.05$)(图 3)。

就叶片 N 含量而言, 两种林型内植物叶片 N 含量为丛林式橡胶林中橡胶树>纯橡胶林中橡胶树>主要乔木种>浦竹仔, 其中丛林式橡胶林中橡胶树叶片 N 含量显著高于其他取样植物, 浦竹仔叶片 N

含量显著低于其他取样植物($P<0.05$), 另两种取样植物叶片 N 含量无显著差异($P>0.05$)。如图 3 所示, 在 3 月和 5 月, 植物叶片 N 含量表现为丛林式橡胶林中橡胶树>纯橡胶林中橡胶树>主要乔木种>浦竹仔, 丛林式橡胶林中橡胶树叶片的 N 含量都显著高于纯橡胶林中橡胶树($P<0.05$), 浦竹仔叶片 N 含量在任何时间都是最低的。按干季(3 月)和雨季(5~7 月)比较, 除了浦竹仔, 所有取样植物干季叶片 N 含量均高于雨季。

就植物叶片 P 含量来说, 几种取样植物叶片 P 含量表现为丛林式橡胶林中橡胶树>纯橡胶林中橡胶树>主要乔木种>浦竹仔, 其中主要乔木种和浦竹仔叶片 P 含量随时间波动不大, 但两种种植模式的橡胶树叶片的 P 含量随时间波动较大。雨季(5~7 月)橡胶树叶片的 P 含量较之于干季(3 月)大大降低。所有树种叶片 P 含量在雨季差异较小, 但是干季时橡胶树叶片的 P 含量显著高于与其他树种, 浦竹仔叶片 P 含量是所有取样植物中最低的(图 3)。

橡胶树叶片的 N/P 低于主要乔木种和浦竹仔, 但就橡胶树而言, 丛林式橡胶林中橡胶树叶片的 N/P 值高于纯橡胶林中橡胶树, 干季低于雨季; 而对于其他植物来说, 干季其叶片 N/P 要高于雨季。

双因素方差分析显示, 树种和时间两个影响因子对植物叶片 C、N、P 含量的影响分别达极显著($P<0.01$), 树种和时间共同作用对植物叶片 C、N、P 含量的影响也达极显著水平($P<0.01$) (表 1)。就植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与其养分含量、N/P 值之间的相关性分析发现, 纯橡胶林中橡胶树叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与养分含量之间的相关性显著; 丛林式橡胶林橡胶树叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与叶片 N 和 P 含量之间的相关性显著, 与 C 含量相关性不显著; 丛林式橡胶林中主要乔木种和浦竹仔叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与养分之间的相关性不显著; 纯橡胶林中橡胶树叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与养分含量之间的相关系数比丛林式橡胶林内橡胶树要高, 其中, 两种种植模式的橡胶树叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与 C 含量、N/P 值之间存在负相关关系, 而与 N、P 含量之间呈极显著正相关($P<0.01$) (表 2)。

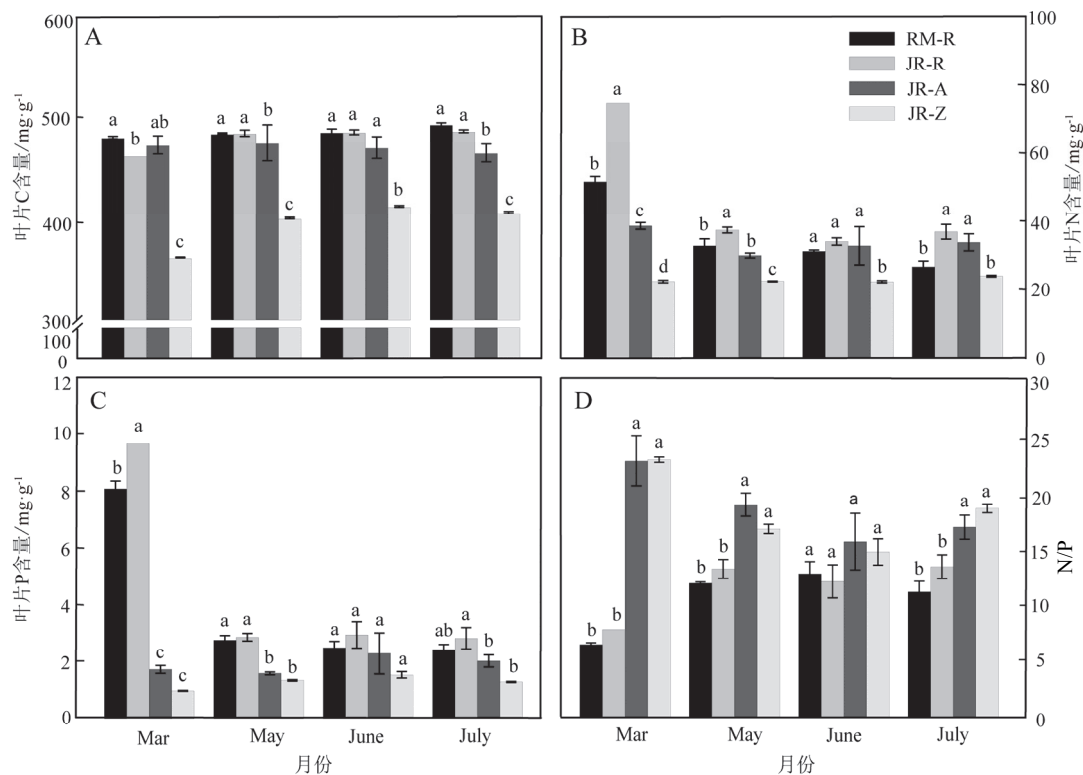


图 3 不同植物在不同季节叶片 C、N、P 含量及其氮磷比

Fig. 3 Leaf C, N, P contents and the N/P ratio of different species in different seasons

注: 柱上方不同英文字母表示种间差异显著($P<0.05$)。

3 讨论

3.1 植物 WUE 的季节性变化

根据所选样品 C 固定途径可知供试的 5 种植物都属于 C₃ 植物, 因此可用其叶片 δ¹³C 值作为依据来比较其 WUE 差异。光照和水的可利用性是影响植物 WUE 的主要因素, 其中水分更是决定植物 WUE 的关键性影响因子^[21], 在不同的水分条件下植物会调整自身的生理功能进行适应。当植物生长受到水分条件制约时, 植物可利用的水分减少, 植物为了维持生长, 减少水分蒸腾, 气孔导度也会下降, 以使植物 WUE 适应生境中水分条件的变化^[22]。本研究中, 在无降水的 3 月份, 橡胶树叶片 δ¹³C 值显著高于其他时间, 说明降水量是影响橡胶树 WUE 的重要因子, 此时橡胶树不可避免地受到干旱胁迫, 其 WUE 显著提高, 有利于减少对水分的需求, 减缓干旱胁迫。根据物候记录, 3 月橡胶树处于叶片生长期, 对水分需求较其他时间更高, 加之干旱胁迫导致橡胶树产生高 WUE 的适应策略。同时, 橡胶树在不同生长环境下又表现出不同的 WUE 特征, 丛林式橡胶林中橡胶树较之于纯橡胶林中橡胶树叶片 δ¹³C 值更低, 这种差距在 3 月份表现得尤为明显。3 月降水稀少, 植物生长普遍受到水分条件的限制, 此时植物 WUE 提高, 说明纯橡胶林内橡胶树相对于丛林式橡胶林内橡胶树更多地受到水分条件的制约。此外, 不同生活型(即乔木、灌木、草本和藤本)植物 WUE 之间存在显著差异^[18], 本研究发现浦竹仔 WUE 显著低于同一林内的橡胶树和主要乔木种, 也低于纯橡胶林内的橡胶树, 说明不同生活型植物的水分利用状况存在较大差异, 与渠春梅等^[23]研究西双版纳地区草本植物 WUE 低于乔木的结果相符。对比同一生活型的橡胶树与主要乔木种发现, 橡胶树 WUE 低于主要乔木种, 而有研究表明落叶植物叶片 δ¹³C 值显著低于常绿植物, 在本研究中对橡胶树的物候记录发现橡胶树在西双版纳地区出现了落叶现象, 也验证了前人的研究结果。

3.2 植物叶片养分含量特征

植物叶片养分含量是植物对养分吸收状况的反映, 植物生活型、温度、降水、光照条件等在一定程度上影响植物叶片养分含量^[24]。本研究关注的是 C、N、P 三个主要营养元素, 其中 C 是构成植物体内干物质的最主要元素, 植物获取 C 主要是通过光合作用将空气中的 CO₂ 转变为植物在生长过程中所需的碳水化合物, 因为 C 的主要来源是空气中的 CO₂, 所以 C 一般不会成为植物生长的限制因素^[25-26]。两种林型的橡胶树叶片 C 含量在雨季无显著差异, 在干季丛林式橡胶林中橡胶树叶片 C 含量显著低于纯橡胶林中橡胶树(图 3), 说明在干季纯橡胶林中橡胶树具有较高的 C 储存能力。此外, 浦竹仔生长在林下, 接受光照较少, 这可能是导致其叶片 C 含量最低的重要原因。

相较于 C, N 和 P 的主要来源为土壤, 是限制植物生长的主要元素。植物叶片 N 含量的增加能够提升叶片内部光合作用酶的数量, 进一步提高叶片光合速率; 同时, 叶 N 含量的增加还可以增加叶片内部非光合器官或组织氮的投入, 从而提高细胞内部的渗透压, 增强对植物体内水分的保护, 是一种有效的节水方式^[27]; 此外, N 也是树木体内蛋白质、核酸、细胞膜、叶绿素和酶等的组分, 叶片高 N 含量可促进其蛋白质合成和叶面积增加, 有利于光合作用^[28]。在植物受水分胁迫的干季, 丛林式橡胶林中橡胶树叶片 N 含量显著高于纯橡胶林中橡胶树, 说明前者光合速率更高、光合作用更强, 对体内水分的保护能力更强, 具体表现为更不易受到季节性降水缺少而导致的干旱胁迫。

P 作为遗传物质和细胞结构的重要组成部分, 在许多生境中也成为植物生长的限制因子^[29]。本研究中, 干季丛林式橡胶林中橡胶树叶片 P 含量显著高于纯橡胶林中橡胶树, 同时要显著高于雨季, 也从一个方面说明丛林式橡胶林中橡胶树生长更不易受 P 的限制, 干季与雨季相比限制也更多, 生长率更高(图 3)。张玉凤等^[30]研究发现, 高产胶园橡胶树叶片 N、P 含量要显著高于中、低产胶园, 说明丛林式橡胶林中橡胶树有更高的生产潜力。植物器官营养元素含量除了受土壤养分元素供应的影响外,

表 2 不同植物叶片营养元素含量、氮磷比与叶片 δ¹³C 值的相关关系
Table 2 Spearman correlation coefficient among leaf δ¹³C value and nutrients element content, N/P value of different plants

	树种	叶片 C 含量	叶片 N 含量	叶片 P 含量	N/P
δ ¹³ C	RM-R	-0.59*	0.95**	0.92**	-0.76**
	JR-R	-0.55	0.82**	0.85**	-0.69*
	JR-A	-0.48	-0.24	-0.47	0.40
	JR-A	-0.23	0.51	0.59	-0.21

还与器官生理功能密切相关^[31-32]。干季橡胶树处于叶片生长期,为了保证生长需要和抵御干旱胁迫,叶片具有最高的 N、P 含量,也说明此时橡胶树消耗较多营养元素;雨季降水丰富,高温多雨使得土壤的 P 淋溶流失较多,且此时是橡胶树座果期,对养分需求量相较于叶片生长期较小,因此叶片 N、P 含量较低。综合以上分析,丛林式橡胶林中橡胶树的生产潜力要优于纯橡胶林中橡胶树。

植物叶片 N/P 值是生态化学计量学的重要组成部分,可作为判断环境对植物生长的养分供应状况和植物的生长速率的重要指标。当前多数研究大都采用 Townsend 等^[33]研究群落水平上陆地植物的阈值,当 $N/P < 14$ 时会出现 N 限制,当 $N/P > 16$ 时出现 P 限制,当 $14 < N/P < 16$ 时植物生长可能受到 N、P 共同限制。据此,本文中两种种植模式的橡胶树叶片 N/P 值均小于 14,且随着时间变化表现为逐渐增加,说明其受到 N 元素的限制逐渐减弱,但叶片 N 含量随时间的变化表现为逐渐减少,说明在 3 月橡胶树对 N 需求大。而其他树种叶片 N/P 平均值大于 16,且随时间变化表现为先逐渐降低再增加,在 6 月降至最低,表现为受 N、P 共同限制,其他时间均受 P 限制。

3.3 植物 WUE 与养分含量的关系

本研究中,WUE 随降水量变化而显著变化,在无降水的 3 月,植物 WUE 显著提高,植物 WUE 受光合速率与气孔导度的影响。随着橡胶树从叶片生长的 3 月至 7 月座果期,取样叶片平均叶龄增大,橡胶树的生长率降低,从空气中获取的 C 也逐渐增多。但是植物叶片 C 含量变化并不明显,主要是由于植物获取 C 的来源是空气,水分对其影响较小。因此,丛林式橡胶林内橡胶树叶片 $\delta^{13}C$ 值与叶片 C 含量之间相关性不显著,但是在纯橡胶林内,橡胶树对水分变化极其敏感,因而纯橡胶林内橡胶树叶片 $\delta^{13}C$ 值与 C 含量呈显著负相关($P < 0.05$)。

N、P 两种主要从土壤中获取的元素与植物 WUE 的相关性更大。有研究表明, C_3 植物的光合作用与植物叶片 N 含量密切相关,当叶片 N 含量增加时,光合作用增强,植物叶片 N 含量反映叶片吸收和固定 CO_2 的能力,进而对叶片 $\delta^{13}C$ 值产生影响,因此植物光合能力和羧化效率与其叶片 N 含量之间呈正相关,进而与叶片 $\delta^{13}C$ 值也为正相关关系^[34-35]。本研究中,代表植物 WUE 的叶片 $\delta^{13}C$ 值与叶片 N 含量之间呈正相关,与前人的研究结果相符。本研究还显示,植物叶片 $\delta^{13}C$ 值与叶片 P 含量之间呈正相关。一般认为,P 在土壤中的可移动性较差,受到蒸腾拉力的影响,一些含 P 小分子被运输到植物根系表面,因此判断叶片 P 浓度与蒸腾速率之间呈正相关^[28]。有研究表明,当 WUE 高时,叶片气孔导度与呼吸速率降低,叶片 P 浓度增加,当 WUE 低时,叶片 P 浓度随之降低^[36]。在本研究中,3 月无降水,植物受到干旱胁迫,WUE 显著高于其他取样时间,此时植物叶片 P 含量也显著高于其他取样时间,结果一致。此外,竞争也对植物养分利用产生一系列影响,两种种植模式的橡胶树 WUE 和叶片养分含量都表现出不一致性,橡胶树受到 N、P 限制的状况也发生了变化。在本研究中,橡胶树叶片 $\delta^{13}C$ 值与 N/P 值呈负相关,丛林式橡胶林生物多样性更高,林内植物之间对水分和养分的竞争不可避免,这种竞争的存在导致丛林式橡胶林内橡胶树叶片 N/P 值高于纯橡胶林中橡胶树,减缓 N、P 的限制。

综合分析两种橡胶复合林中植物叶片 $\delta^{13}C$ 值、养分含量的季节差异,发现丛林式橡胶林内橡胶树更少地受到水分条件的制约,具有更好的生长条件。此外,橡胶树作为落叶植物,具有独特的养分吸收利用特征,针对其在不同生长过程时对养分的需求存在差异,落叶时叶片养分含量显著降低,新叶生长时叶片养分含量显著增加。分析 WUE 与叶片养分含量之间的关系发现植物 WUE 直接影响其对 N、P 的利用,干季橡胶树生长受水分条件限制,其 WUE 显著高于雨季,此时叶片 N、P 含量也显著高于雨季。因此,通过对不同林型植物叶片 WUE 和养分含量进行分析,可为橡胶林型创新以及合理管理橡胶林以达到“绿色高产”提供理论依据。由于此次研究实验周期较短,只是对丛林式橡胶林种植模式进行初探,进一步深入的研究需要加强,对于探讨不同橡胶种植模式下植物 WUE 和叶片养分含量特征方面的研究还有待进一步开展。

致 谢: 在野外取样时得到刘梦楠先生帮助,西双版纳热带森林生态系统研究站提供数据支持,特此致谢。

参考文献:

- [1] Ziegler A D, Fox J M, Xu J C. The rubber juggernaut[J]. *Science*, 2009,324(5930): 1024—1025.
- [2] 周广胜. 全球生态学[M]. 北京: 气象出版社, 2003: 22—49.
- [3] Keenan R J, Reams G A, Achard F, Freitas J V D, Grainger A, Lindquist E. Dynamics of global forest area: Results from the FAO global forest resources assessment 2015[J]. *Forest Ecology and Management*, 2015,352: 9—20.
- [4] Li H M, Ma Y X, Liu W J, Liu W J. Clearance and fragmentation of tropical rain forest in Xishuangbanna, SW, China[J]. *Biodiversity and Conservation*, 2009,18(13): 3421—3440.
- [5] 刘陈立,张军,李阳阳,陈玉龙,杨旭超. 西双版纳橡胶林信息提取和时空格局扩张监测[J]. *福建林业科技*, 2017,44(2): 43—50.
- [6] Zhu X A, Liu W J, Chen H, Deng Y, Chen C F, Zeng H H. Effects of forest transition on litterfall, standing litter and related nutrient returns: Implications for forest management in tropical China[J]. *Geoderma*, 2019,333: 123—134.
- [7] Fox J M, Castella J C. Expansion of rubber (*Hevea brasiliensis*) in Mainland Southeast Asia: what are the prospects for smallholders?[J]. *The Journal of Peasant Studies*, 2013,40(1): 155—170.
- [8] Ahrends A, Hollingsworth P M, Ziegler A D, Fox J M, Chen H F, Su Y F, Xu J C. Current trends of rubber plantation expansion may threaten biodiversity and livelihoods[J]. *Global Environmental Change*, 2015,34: 48—58.
- [9] 冯耀宗. 人工群落[M]. 昆明: 云南科技出版社, 2007.
- [10] 庞家平,陈明勇,唐建维,郭贤明,曾荣. 橡胶-大叶千斤拔复合生态系统中的植物生长与土壤水分养分动态[J]. *山地学报*, 2009,27(4): 433—441.
- [11] Wu J E, Liu W J, Chen C F. Can intercropping with the world's three major beverage plants help improve the water use of rubber trees?[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2016,53(6): 1787—1799.
- [12] Wu J E, Liu W J, Chen C F. Below-ground interspecific competition for water in a rubber agroforestry system may enhance water utilization in plants[J]. *Scientific Reports*, 2016,6: 19502.
- [13] Zhu X A, Liu W J, Jiang X J, Wang P Y, Li W X. Effects of land-use changes on runoff and sediment yield: Implications for soil conservation and forest management in Xishuangbanna, Southwest China[J]. *Land Degradation & Development*, 2018,29(9): 2962—2974.
- [14] Jiang X J, Liu W J, Wu J E, Wang P Y, Liu C A, Yuan Z Q. Land degradation controlled and mitigated by rubber-based agroforestry systems through optimizing soil physical conditions and water supply mechanisms: A case study in Xishuangbanna, China[J]. *Land Degradation & Development*, 2017,28(7): 2277—2289.
- [15] Penot E. From shifting agriculture to sustainable complex rubber agroforestry systems (jungle rubber) in Indonesia: a history of innovation processes[M] / Babin D. *Beyond Tropical Deforestation*. Paris: UNESCO/CIRAD, 2004: 221—249.
- [16] Gouyon A, Foresta H D, Levang P. Does 'jungle rubber' deserve its name? An analysis of rubber agroforestry systems in southeast Sumatra[J]. *Agroforestry Systems*, 1993,22(3): 181—206.
- [17] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 1989,40(1): 503—537.
- [18] Feng X H. Trends in intrinsic water-use efficiency of natural trees for the past 100-200 years: a response to atmospheric CO₂ concentration[J]. *Geochimica Et Cosmochimica Acta*, 1999,63(13-14): 1891—1903.
- [19] 张鑫生,闫飞,王宗玮,李华,金永梅. ¹³C 同位素判别技术在评价植物水分利用效率中的应用[J]. *吉林农业科学*, 2009,34(4): 17—20.
- [20] 檀文炳,王国安,韩家懋,刘敏,周力平,罗婷,曹子余,程树志. 长白山不同功能群植物碳同位素及其对水分利用效率的指示[J]. *科学通报*, 2009,54(13): 1912—1916.
- [21] 李机密,黄儒珠,王健,郑怀舟,黄玮. 陆生植物水分利用效率[J]. *生态学杂志*, 2009,28(8): 1655—1663.

- [22] Wu J E, Liu W J, Chen C F. How do plants share water sources in a rubber-tea agroforestry system during the pronounced dry season?[J]. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 2017,236: 69—77.
- [23] 渠春梅,韩兴国,苏波,黄建辉,蒋高明. 云南西双版纳片断化热带雨林植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的特点及其对水分利用效率的指示[J]. *植物学报*, 2001,43(2): 186—192.
- [24] 孔令仑,林捷,黄志群,余再鹏,徐自坤,梁艺凡. 武夷山不同海拔植物水分利用效率的变化及其与养分变化的关系[J]. *应用生态学报*, 2017,28(7): 2102—2110.
- [25] Ågren G I. The C : N : P stoichiometry of autotrophs-theory and observations[J]. *Ecology Letters*, 2010,7(3): 185—191.
- [26] 颀洪涛,虞木奎,成向荣. 光照强度变化对 5 种耐阴植物氮磷养分含量、分配以及限制状况的影响[J]. *植物生态学报*, 2017,41(5): 559—569.
- [27] 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(2): 141—149.
- [28] Chen Y H, Han W X, Tang Z Y, Fang J Y. Leaf nitrogen and phosphorus concentrations of woody plants differ in responses to climate, soil and plant growth form[J]. *Ecography*, 2013,36(2): 178—184.
- [29] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004,101(30): 11001.
- [30] 张玉凤,蒋菊生. 海南东部垦区部分农场橡胶树叶片营养元素含量分析[J]. *山东林业科技*, 2008,38(2): 8—9.
- [31] 聂兰琴,吴琴,尧波,付姗,胡启武. 鄱阳湖湿地优势植物叶片-凋落物-土壤碳氮磷化学计量特征[J]. *生态学报*, 2016,36(7): 1898—1906.
- [32] 周红艳,吴琴,陈明月,匡伟,常玲玲,胡启武. 鄱阳湖沙山单叶蔓荆不同器官碳、氮、磷化学计量特征[J]. *植物生态学报*, 2017,41(4): 461—470.
- [33] Townsend A R, Cleveland C C, Asner G P, Bustamante M M C. Controls over foliar N : P ratios in tropical rain forests[J]. *Ecology*, 2007,88(1): 107—118.
- [34] Evans J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C_3 plants[J]. *Oecologia*, 1989,78(1): 9—19.
- [35] Huang Z Q, Liu B, Davis M, Sardans J, Penuelas J, Billings S. Long-term nitrogen deposition linked to reduced water use efficiency in forests with low phosphorus availability[J]. *New Phytologist*, 2016,210(2): 431—442.
- [36] 孔令仑,黄志群,何宗明,郑璐嘉,刘卓明,王民煌. 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.