

地形和土壤特性对亚热带常绿阔叶林内植物功能性状的影响

丁佳^{1,2} 吴茜^{1,2} 闫慧^{1,2} 张守仁^{1*}

1 (中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093)

2 (中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 植物功能性状与环境之间的关系是功能性状研究的核心问题。为了探讨地形和土壤特性的差异对亚热带常绿阔叶林植物功能性状的影响, 并找到影响古田山亚热带常绿阔叶林植物形态和生理性状的主要环境驱动因子, 我们于2008年和2009年夏天在古田山国家级自然保护区内24 ha大型监测样地测定了147个样方中115种常见木本植物的功能性状。所测性状包括3个生理生态性状(叶绿素含量、叶绿素荧光参数 F_v/F_m 和 PI_{ABS} 和枝条比导率)和4个形态性状(气孔密度、叶厚度、比叶面积和叶长/宽比)。结合地形数据(平均海拔、凹凸度、坡度和坡向)和土壤数据(含水量、全氮含量、全磷含量、全碳含量和pH值), 分析影响这些功能性状的主要驱动因子。排序结果显示, 叶绿素含量随海拔和凹凸度的上升而下降, 但与土壤中的氮含量和水分含量呈现正相关关系。由于古田山土壤呈酸性, 土壤磷素缺乏, 叶绿素荧光参数 F_v/F_m 和 PI_{ABS} 与土壤氮、磷含量呈现显著的负相关。枝条比导率与土壤含水量具有较为显著的正相关关系。比叶面积与海拔呈现正相关关系。研究结果表明, 在小尺度上, 海拔和凹凸度是影响亚热带常绿阔叶林植物功能性状最关键的两个地形因子, 而土壤含水量和全氮含量是影响该地植物功能性状最主要的土壤因子。然而, 由于土壤中磷的缺乏, 诸如植物光合作用等一些重要的生理过程受到影响, 使得某些性状与环境因子之间呈现出不同寻常的相关关系。

关键词: 功能性状, 海拔, 凹凸度, 土壤含水量, 土壤含磷量

Effects of topographic variations and soil characteristics on plant functional traits in a subtropical evergreen broad-leaved forest

Jia Ding^{1,2}, Qian Wu^{1,2}, Hui Yan^{1,2}, Shouren Zhang^{1*}

1 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

2 Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: To elucidate the driving factors behind plant functional traits, especially in mountainous areas, we explored how variation in topography and soil characteristics affects ecophysiological and morphological traits of woody plants within the Gutianshan 24-ha plot in Zhejiang Province. This site is in a typical subtropical broad-leaved forest. During the summers of 2008 and 2009, we measured three ecophysiological traits (chlorophyll content, chlorophyll fluorescence parameters F_v/F_m and PI_{ABS} , and stem sapwood xylem specific hydraulic conductivity) and four morphological traits (stomata density, specific leaf area, leaf thickness, and ratio of leaf length to leaf width) among 115 woody species in the field. Redundancy analysis was conducted to identify the most influential environmental factors from our topographical factors (mean elevation, convexity, slope, and aspect) and five soil parameters (moisture, total nitrogen content, total phosphorus content, total carbon content, and pH). Leaf chlorophyll content was negatively correlated with elevation and convexity, but positively correlated with soil moisture and total nitrogen content. The two chlorophyll fluorescence parameters (F_v/F_m and PI_{ABS}) were strongly negatively correlated with soil total nitrogen and phos-

收稿日期: 2010-12-16; 接受日期: 2011-03-15

基金项目: 植被与环境变化国家重点实验室森林联网项目、国家自然科学基金重点项目(40631002)和中国科学院知识创新资助项目(KZCX2-YW-430-07)

*通讯作者 Author for corresponding. E-mail: zsr@ibcas.ac.cn

phorus content; these variables were likely interrelated with low soil pH values. Stem sapwood xylem specific hydraulic conductivity was positively correlated with soil moisture and specific leaf area was positively correlated with elevation. Topographical variables explained 10.4% of total variation in functional traits; mean elevation was the most powerful explanatory variable, followed by convexity, slope and finally, aspect. Soil parameters explained 13.9% of the total functional trait variation; and soil moisture was the most powerful factor, followed by total nitrogen content, pH value, total phosphorous content, total carbon content and the ratio of nitrogen and phosphorous. At this scale and at this site elevation and convexity were the two most influential topographical factors, and moisture and nitrogen were the most influential soil factors, on plant functional traits. However, because of a lack of phosphorous in the soil, some important physiological processes including photosynthesis may have been limited, thereby leading to some confusing trait/environment relationships.

Key words: functional traits, elevation, convexity, soil moisture, soil phosphorus

植物功能性状是指能够响应生存环境的变化,并对生态系统功能有一定影响的植物性状(Díaz & Cabido, 2001)。McGill等(2006)认为功能性状对生物体的行为表现影响很大,并提出了利用功能性状重建群落生态学研究的新思路。植物功能性状的研究已经深入到生态学的许多领域,其中最为关键的一个方面就是探索性状和环境之间的关系,为研究生态系统功能的驱动因子奠定基础,也为预测在全球变化前提下的生态系统响应提供方法和依据(Wright *et al.*, 2005; Beaumont & Burns, 2009)。

国内外的生态学家对植物功能性状同环境之间的关系已进行了大量的研究。在全球尺度上,生活在不同生态系统类型中的植物在功能性状上都存在着显著差异(Reich *et al.*, 1999; Villar & Merino, 2001)。但Wright等(2004)依据全球175个地点的2,548种植物所建立的全球叶片经济型谱,发现在全球尺度上,维管植物叶片在化学成分、结构及生理过程等特性之间存在着紧密的联系,尽管某些性状与气候因子间存在显著的相关关系,但从全球整体格局来看,气候对性状的调节作用并不十分明显。在区域尺度上,植物功能性状与环境的关系表现得更为明显(Díaz *et al.*, 1998)。如Craine和Lee(2003)发现新西兰岛上118种植物的叶厚度随海拔升高而增加。而在北极地区,土壤养分含量对植物叶性状、繁殖性状等都有影响(Dormann & Woodin, 2002)。

同一种植物在不同地点,其叶片的形态、解剖结构以及水分利用状况都可能发生变异(Gratani *et al.*, 2003);而不同种植物却可能因为相似的环境选择作用,表现出相似的功能性状响应(Meinzer,

2003)。我国学者对植物功能性状和植物功能型方面的研究也取得了不少的进展。例如Han等(2005)发现中国753种陆生植物随着纬度增高、年均温降低,叶片氮、磷含量均有增加,但氮/磷比变化不显著。He等(2006)研究了青藏高原74种高寒植物的叶性状,发现植物的功能性趋同的特点在极端环境下同样适用。Luo等(2005)分析了从热带/亚热带到温带/高山地区6个森林群落的性状数据,发现温度和降水对林冠层平均叶寿命有显著影响。

冯云等(2008)通过DCCA排序,发现海拔是影响东灵山辽东栎(*Quercus wutaishanica*)林物种分布的主要环境因子。刘志民等(2000)发现随着海拔上升,青藏高原几种常见植物叶片的叶绿素含量明显增加。祁建等(2007)发现辽东栎的叶绿素含量、气孔密度等生理生态指标与海拔等地形因子具有较为显著的相关性,叶形态性状也随海拔而变化。李芳兰等(2007)发现生长在岷江上游干旱河谷的四川黄栌(*Cotinus szechuanensis*)的叶片厚度随海拔上升而增大。植物功能性状的这些变化,都是植物对环境异质性长期适应的结果。

关于植物功能性状的研究仍然有许多问题亟待解决。首先,大尺度上的研究使得许多重要的环境因子可能被忽略。Wright等(2005)发现气候因子大约能够解释植物叶性状变异的18%;而如果将研究尺度缩小,生境或微地形变量或许能够解释大尺度研究中所无法解释的环境过滤效应(Kraft *et al.*, 2008)。在野外条件下,影响植物功能性状的主要环境因子,如光照、温度、降水、养分等的差别,集中体现在地形(如海拔、坡度、坡向等)和土壤状况的差别上(Díaz *et al.*, 1998)。尤其在小尺度上,微生

境的差别能够直接影响光照、温度、湿度、土壤微生物等环境因子,进而影响植物的生理生态过程、生长与繁殖,乃至分布格局。

其次,目前研究较多的主要是一些易于测量的形态性状,如叶面积、叶长/宽比等。这些形态性状又称作软性状(soft traits),它们在响应环境变化方面要比生理性状滞后,使得环境因子对植物功能的作用不能得到最为灵敏的体现。而生理生态性状(如光合作用、呼吸作用、蒸腾作用、叶绿素荧光动力学等)在一些重要的生态过程方面起着更为重要的作用(孟婷婷等, 2007),在反映小尺度的环境变化方面,无疑要比形态性状敏感。由于测量生理性状的技术手段较为复杂,测量周期长,实验仪器昂贵,以及在野外运输困难等原因,其测定一直受到较大的限制。在世界上许多研究热点地区,尤其是在森林动态监测样地的研究中,有关群落组成的研究已经比较成熟了,但生理性状与微环境方面的信息却相对缺乏(Reich *et al.*, 2007)。因此,研究小尺度范围内植物生理生态性状和微环境之间的关系,对揭示微环境对植物功能的影响以及植物对环境因子的响应具有重要的意义。

浙江省古田山24 ha森林长期监测样地是中国森林生物多样性监测网络(CForBio)的重要组成部分,样地内生境异质性大,地形复杂,背景数据调查较为详尽(赖江山, 2008),为研究小尺度下环境因子对植物功能性状的影响提供了良好的条件。本研究旨在通过分析古田山样地内地形和土壤特性与植物的形态性状及生理性状的关系,探讨了小尺度下微环境因子是如何影响植物功能性状的变化的,并试图揭示影响古田山亚热带常绿阔叶林植物形态和生理性状的主要环境驱动因子。

1 方法

1.1 取样方法

研究地点位于古田山国家级自然保护区,地处浙江省衢州市开化县(29°10'19.4"–29°17'41.4" N, 118°03'49.7"–118°11'12.2" E)。保护区内绝大多数土壤呈酸性, pH值在5.5–6.5之间。样地建设的方法参照CTFS(Center for Tropical Forest Science)样地建设方案进行(Condit, 1995)。整个样地东西长600 m、南北长400 m,保存着典型的天然亚热带常绿阔叶林,样地中木本植物(胸径 ≥ 1 cm)共159种(祝燕等,

2008)。样地内地形复杂多变,地势陡峭,最高海拔为714.9 m,最低海拔为446.3 m,平均海拔为580.6 m,最大高差为268.6 m,坡度范围为12.8°–62.0°,平均坡度为37.5°。复杂的地形为本研究提供了理想的地理条件。

样地内功能性状数据的野外取样和采集工作在2008年和2009年夏天进行。在样地全部600个20 m \times 20 m样方中,随机选取147个样方(图1),共计115种被子植物,其中包括77种乔木,38种灌木,1,059株个体,每个物种个体数不少于3个。取样方案主要参照Cornelissen等(2003)编写的植物功能性状测量手册,在没有明显遮荫的冠层外部,选取发育良好、未分枝的当年枝和完全展开的当年叶测量。取样时记录每个个体的标牌号,以便与样方中的环境数据相结合。地形数据和土壤养分数据来源于中国科学院植物研究所古田山24 ha样地背景调查数据库。

1.2 功能性状的测定

1.2.1 形态性状的测定

选择比叶面积(SLA)、叶长/宽比(LL/LW)、叶厚度(T)和气孔密度(SD)等与植物养分、水分利用有关的4个主要的形态功能性状进行测定。

叶性状的测量方法依照文献Cornelissen等(2003):在采摘下来的叶子中,选取3–10片完整且发育良好的叶片,去掉叶柄后,使用EPSON V10扫描仪(爱普生公司,日本)获取叶面积图像,输入到winFOLIA软件(Hölscher *et al.*, 2002),测量叶面积、

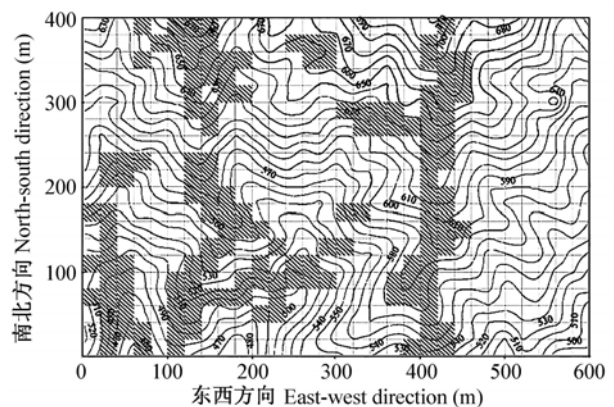


图1 古田山24-ha样地植物功能性状采样地点空间分布图。图中曲线为等高线,阴影部分为取样样方。

Fig. 1 Spatial distribution map of sampling quadrats in the Gutianshan 24-ha plot. Curved lines represent contours, and shadows represent sampling quadrats.

叶长度和叶宽度。随后将新鲜叶片放入60°C的烘箱中烘干72 h以上至恒重, 然后使用1/1000普通电子天平称量干重(精确到0.001 g)。

比叶面积即为叶面积与叶干重之比, 叶长/宽比为叶子长度和宽度之比。叶厚度使用游标卡尺测量(精确到0.01 mm), 每一个体选取3-5片发育良好的叶子同时测量, 测时避开叶脉, 并尽量选择叶子的中心部位进行测量。每个个体在不同部位测量5次, 最后取平均值作为该个体叶厚度。

气孔密度采用印迹法进行取样(Sachs & Novoplansky, 1993): 首先使用透明指甲油涂抹叶片下表皮(避开主脉和大的次级脉), 静置待指甲油干透后, 小心用镊子撕下后置于小封口袋中保存。样品带回实验室后使用Nikon Ri-1(尼康公司, 日本)电子显微镜观测, 在40倍物镜下测量气孔密度。

1.2.2 生理生态性状的测定

根据研究需要, 测定叶绿素含量(Chl)、叶绿素荧光(包含 F_v/F_m 和 PI_{ABS} 两个参数), 以及枝条比导率(K_{sp})等有关植物光合作用和同化能力及枝条的水力传导效率的参数和指标。

叶绿素含量使用便携式叶绿素吸收仪SPAD-502(Minolta Camera, 日本)测量, 该仪器测出来的数值是叶绿素的相对含量(无量纲)。每片叶子测量3-5个数值, 取均值。叶绿素荧光则使用Handy PEA 叶绿素荧光仪(Hansatech Instruments Ltd., 英国)来测量。

枝条比导率使用自制的水力结构设备, 使用改良的“冲洗法”进行测定(Zimmermann, 1978; Sperry *et al.*, 1988; 徐新武等, 2009)。用橡胶管和密封白胶带将枝条样品固定在该装置上, 上端接10 kPa水压高度的去离子水冲洗液, 并采用真空加压泵(15G 0.4-8, 杭州羊岗泵业有限公司大溪分公司)加压100 kPa, 合计加压110 kPa。枝条下端接电子天平(Satorius, 德国, 精确到0.0001 g)。将待测枝条先在110 kPa的压力下使用去离子水冲洗3 min数次, 排出样品木质部导管中可能存在的空穴化气泡, 然后关闭真空加压泵, 使10 kPa的去离子水流经枝条。记录滴下的水重量, 并记录单位滴水时间, 枝条的水力导度 K_h ($\text{kg}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$)等于通过该茎段的水流量(F , $\text{kg}\cdot\text{s}^{-1}$)与引起木质部水流的压力梯度($\Delta P/\Delta X$, $\text{MPa}\cdot\text{m}^{-1}$)的比值(公式1)。水力导度除以该枝条茎段边材截面积(SA , m^2), 即为枝条的比导率(K_{sp} , $\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$, 公式2)。

$$K_h = F/(\Delta P / \Delta X) \quad (1)$$

$$K_{sp} = K_h / SA \quad (2)$$

1.3 数据处理

选取平均海拔、凹凸度、坡度和坡向4个主要的地形参数, 测量数据来源于古田山24 ha样地第一次普查数据库。测量方法主要参照文献Yamakura等(1995)。其中, 平均海拔是指20 m×20 m样方4个顶点海拔的平均值; 坡度是指从该样方的4个顶点中每取3个顶点组成一个平面, 共组成4个不同的平面, 这4个平面与水平面夹角的平均值; 坡向是这4个平面与正北方向角度的平均值; 凹凸度是指该样方的平均海拔减去与该样方相邻的8个样方平均海拔的平均值, 处于样地边缘样方的凹凸度为样方中心的海拔减去4个顶点海拔的平均值。凹凸度为正值, 说明目标样方比周围样方高, 反之则比周围样方低。

土壤参数选取土壤含水量、土壤全氮含量、土壤全磷含量、土壤全碳含量和土壤pH值, 数据来源于古田山24 ha监测样地土壤分析数据(张俪文, 2010)。

为了找到影响古田山植物功能性状最重要的地形因子, 使用软件CANOCO 4.5(TerBraak & Šmilauer, 2002)对实验数据进行了RDA约束排序分析。RDA分析需要两个矩阵, 分别是物种数据和环境数据。物种数据是每个样方所测植物功能性状的平均值, 环境因子矩阵则是指4个地形参数和5个土壤参数。排序之前, 对所有量纲不同的参数都进行了标准化处理, 因此在排序图(biplot)中, 每个环境因子箭头长度所代表的特征向量的长度, 可以看作是环境因子对功能性状的解释量的相对大小。两个箭头的夹角可以看作是环境因子和功能性状的相关性大小。当夹角角度为0°-90°之间时, 两个变量之间呈正相关关系; 当夹角角度为90°-180°之间时, 二者之间呈负相关关系; 当夹角角度为90°时, 表示二者没有显著的相关关系(Lepš & Šmilauer, 2003)。

2 结果

2.1 功能性状的变化

从表1中可以看出, 147个样方中植物功能性状的差异比较大。比如, 叶片叶绿素含量、气孔密度(No./mm^2)和叶片厚度(mm)的变化幅度分别为23.0-82.0, 76.63-970.59 No./mm^2 和0.02-35.08 mm。

表1 古田山24-ha样地中所测功能性状的变化情况

Table 1 Changes of functional traits in the Gutianshan 24-ha plot

	叶绿素 Chl	PS II 最大 光化学效率 F_v/F_m	基于光能吸收的PSII光 化学综合性能指数 PI_{ABS}	比导率 K_{sp} ($kg \cdot m^{-1} \cdot$ $MPa^{-1} \cdot s^{-1}$)	气孔密度 SD ($N \cdot mm^{-2}$)	叶片厚度 T (mm)	比叶面积 SLA ($m^2 \cdot kg^{-1}$)	叶长/宽比 LL/LW
最小值 Min.	23.0	0.71	5.77	0.02	74.63	0.02	2.94	1.12
最大值 Max.	82.0	0.84	75.13	5.01	970.59	0.60	35.08	6.86
均值±标准误 Mean±SE	50.7±10.7	0.79±0.02	27.23±11.78	0.38±0.45	313.45±142.99	0.22±0.10	13.06±5.28	2.65±0.64

Chl, Chlorophyll content; F_v/F_m , Maximal photochemical efficiency of photo system II; PI_{ABS} , Performance index on basis of light energy absorption; K_{sp} , Stem sapwood xylem specific hydraulic conductivity; SD, Stomata density; T, Leaf thickness; SLA, Specific leaf area; LL/LW, Ratio of leaf length to leaf width.

表2 古田山24-ha样地中地形和土壤特性的变化情况

Table 2 Changes of topography and soil characteristics in the Gutianshan 24-ha plot

	地形 Topography				土壤属性 Soil characteristics				
	平均海拔 Mean elevation (m)	凹凸度 Convexity (m)	坡度 Slope (°)	坡向 Aspect (°)	全碳 TC (g/kg)	全氮 TN (g/kg)	全磷 TP (g/kg)	酸碱度 pH	含水量 Moisture (%)
最小值 Min.	11.82	-16.30	14.48	95.89	24.61	1.23	0.06	4.33	10.73
最大值 Max.	257.68	18.62	51.28	255.53	90.57	4.29	0.31	5.40	35.28
均值±标准误 Mean±SE	125.13±69.44	1.03±8.30	33.44±7.98	181.43±38.46	39.10±10.98	2.04±0.66	0.13±0.05	4.71±0.19	19.65±6.07

TP, TC and TN, Content of total soil carbon, nitrogen and phosphorus, respectively.

2.2 地形和土壤特性的变化

从表2中可以看出, 147个样方的地形异质性非常大, 海拔、凹凸度和坡度的变化幅度分别为11.82–257.68 m、-16.30至18.62 m和14.48°–51.28°。而在土壤特性方面, 土壤全磷含量整体偏低, 土壤呈现较强的酸性。

2.3 功能性状与地形和土壤特性的关系

对7个植物功能性状与4个地形因子和5个土壤因子的RDA约束排序分析结果见图2。结果表明, 地形因子能够解释10.4%的功能性状变异, 其中平均海拔的影响最大, 接下来依次是凹凸度、坡度和坡向; 土壤因子能解释13.9%的性状变异, 其中影响最大的是土壤含水量, 接下来依次是全氮、pH值、全磷、全碳和氮/磷比。

从排序图中可以看出, 叶绿素含量随海拔和凹凸度的上升而下降, 但与土壤中的氮含量和水分含量呈现正相关。叶绿素荧光参数 F_v/F_m 和 PI_{ABS} 则与土壤氮磷含量呈现出显著的负相关。枝条比导率与土壤含水量具有较为显著的正相关关系。比叶面积与海拔呈现显著的正比关系。

3 讨论

RDA分析结果表明, 在地形方面, 海拔和凹凸

度是影响亚热带常绿阔叶林植物功能性状最重要的两个地形因子; 在土壤方面, 土壤含水量和氮含量则是最重要的因子。地形是多种环境因子的复合, 温度、水分、土壤养分的变化集中体现在地形梯度的变化上, 进而反映在植物功能性状的变化上。尤其在小尺度研究领域, 这些非生物因子的影响尤其明显(Loreau & Naeem, 2001)。

许多研究表明, 当土壤存在氮元素缺乏、干旱等胁迫时, 叶片叶绿素含量会随之下降(Reich *et al.*, 1999; 杨燕等, 2005)。本研究中, 叶绿素含量随着海拔和凹凸度的上升而下降(图2a), 造成这一现象的原因是土壤氮素和含水量与海拔和凹凸度呈现显著的反比关系(表3), 即在海拔越高、凹凸度越大的地方, 由于冲刷等原因, 土壤含氮量和含水量就越低, 进而影响叶片叶绿素的合成。这与Criddle等(1994)的研究结论是一致的。

已有研究表明, 叶绿素吸收光能并用于驱动光合作用, 超出植物所利用部分的那些被激发的光能, 则以荧光的形式释放出去(Seaton & Walker, 1990)。 F_v/F_m 是指光系统II的最大光化学效率(张守仁, 1999), 代表了植物潜在的太阳能利用效率(Roháček & Barták, 1999)。 PI_{ABS} 是基于光能吸收的光系统II光化学综合性能指数(李鹏民等, 2005)。两

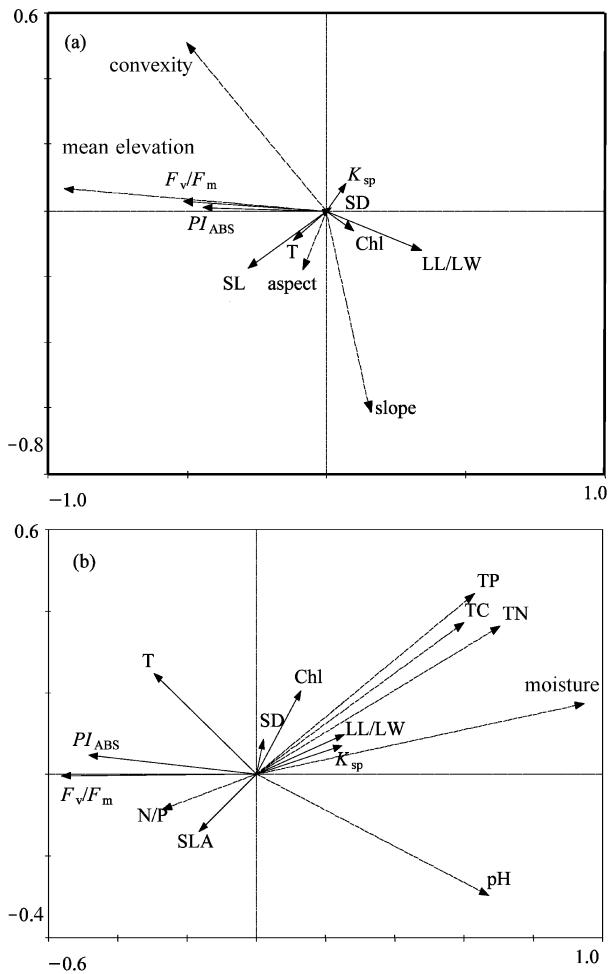


图2 功能性状与地形因子(a)和土壤因子(b)的RDA约束排序分析的双标图。图中实线特征向量表示功能性状, 虚线特征向量表示地形因子, 横纵坐标表示负荷量。Chl, 叶绿素含量; F_v/F_m , PSII的最大光化学效率; PI_{ABS} , 基于光能吸收的PSII光化学综合性能指数; K_{sp} , 枝条比导率; SD , 气孔密度; T , 叶片厚度; SLA , 比叶面积; LL/LW , 叶长/宽比; $mean\ elevation$, 平均海拔; $convexity$, 凹凸度; TC , TN , TP , 土壤全碳、全氮、全磷含量; $moisture$, 土壤含水量; N/P , 土壤氮/磷比。

Fig. 2 Biplots of RDA analysis between functional traits and topological variations (a), and soil parameters (b). Functional traits are displayed in solid arrows and topological data in dashed arrows. Chl, Chlorophyll content; F_v/F_m , Maximal photochemical efficiency of photo system II; PI_{ABS} , Performance index on basis of light energy absorption; K_{sp} , Stem sapwood xylem specific hydraulic conductivity; SD , Stomata density; T , Leaf thickness; SLA , Specific leaf area; LL/LW , Ratio of leaf length to leaf width; TP , TC and TN , Content of total soil carbon, nitrogen and phosphorus, respectively; N/P , Ratio of nitrogen to phosphorus.

个荧光参数没有随着海拔和凹凸度的上升而下降, 表明尽管海拔越高、凹凸度越大的时候, 土壤氮素

表3 地形因子与土壤因子Spearman相关分析

Table 3 Spearman correlation coefficients between soil characteristics and topological variations

	全碳TC (g/kg)	全氮TN (g/kg)	全磷TP (g/kg)	酸碱度 pH	含水量 Moist (%)
平均海拔	-0.510**	-0.579**	-0.479**	-0.174**	-0.564**
Mean elevation (m)					
凹凸度	-0.611**	-0.719**	-0.714**	-0.545**	-0.693**
Convexity (m)					
坡度	0.295**	0.214**	0.250**	-0.044	0.112**
Slope (°)					
坡向	0.014	-0.061*	0.004	-0.046	-0.062*
Aspect (°)					

TC, TN, TP, Content of total soil carbon, nitrogen and phosphorus, respectively. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

含量和含水量都越小, 但这样的养分环境对植物的光合作用仍然是适宜的, 古田山没有出现明显的氮素和水分胁迫。

有趣的是, 两个叶绿素荧光参数随着土壤氮素和磷素的上升而下降(图3a, b)。类似的结果也出现在英国的一个酸性土壤草地的长期氮沉降模拟实验中(Arróniz-Crespo *et al.*, 2008)。世界上的许多森林地区, 磷都是最主要的一个限制因素(Attiwill & Adams, 1993; Wu *et al.*, 2007)。Han等(2005)发现, 中国植物叶片中的磷含量低于世界平均水平, 氮/磷比显著高于世界水平, 这可能说明中国土壤中磷素缺乏状况比世界其他地区更为严重。汪涛等(2008)的研究进一步证实, 中国热带和亚热带地区的土壤全磷含量比其他地区都要低。而古田山24 ha样地土壤中全磷含量平均值只有0.14 g/kg, 更远远低于中亚热带地区土壤全磷含量0.39 g/kg的平均水平(张俐文, 2010)。由于磷素的严重缺乏, 古田山的土壤影响了植物光合作用的某些过程。已有研究表明, 磷胁迫能够通过影响氮元素向Rubisco的分配(Warren & Adam, 2002)、影响类囊体膜上的能量转导(Jacob & Lawlor, 1993)、抑制Calvin循环里几种关键酶的活性等方式(Natr, 1992), 限制植物的叶绿素荧光过程和光合作用(吴楚等, 2004)。此外, 磷素的缺乏也会影响植物对氮素的吸收(Asner *et al.*, 1997; Aber *et al.*, 1998), 因此在本研究中, 叶绿素荧光并未随着磷素的上升而恢复(Carroll *et al.*, 2003; Phoenix *et al.*, 2003)。

磷元素在地壳中的含量虽然十分丰富, 但土壤中绝大多数磷是以无机盐和有机磷的形式存在的,

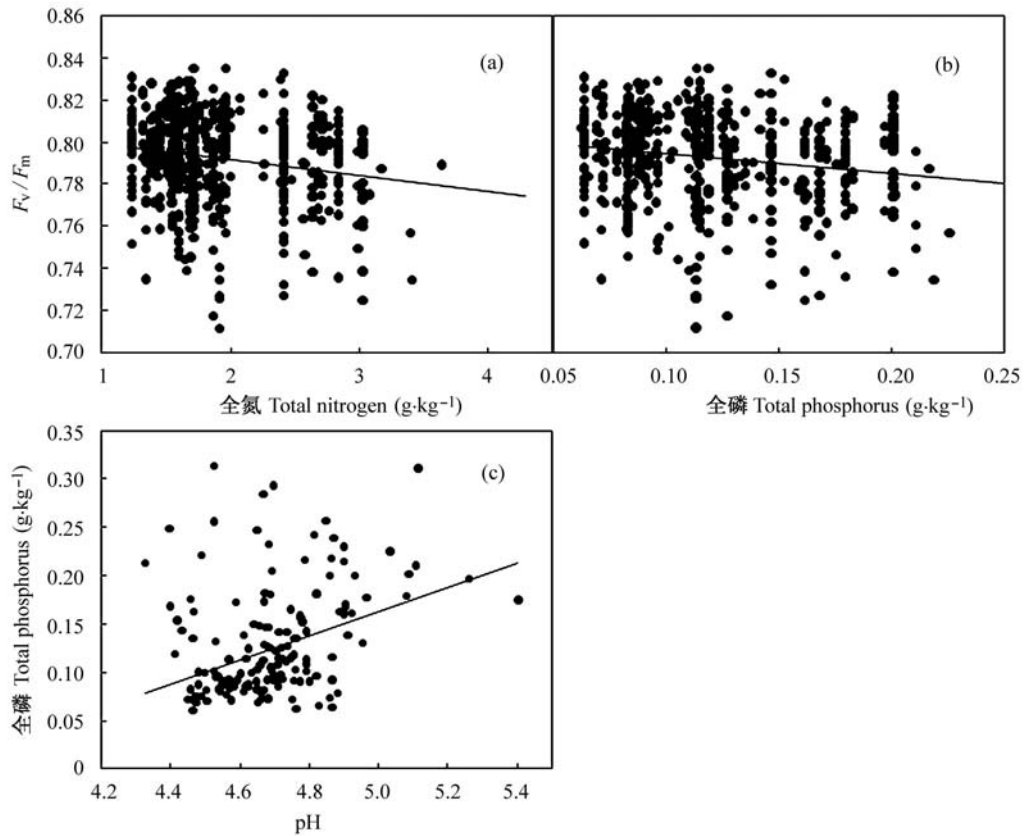


图3 叶绿素荧光参数 F_v/F_m 与全氮含量(a)、全磷含量(b)呈负相关($P < 0.01$); 土壤全磷含量与土壤pH值成正比($P < 0.01$)。 F_v/F_m , 光系统II的最大光化学效率。

Fig. 3 Fluorescence parameter F_v/F_m is negatively correlated with TN (a) and TP (b) ($P < 0.01$); TP and soil pH are positively correlated ($P < 0.01$). F_v/F_m , maximal photochemical efficiency of photosystem II.

不能被植物直接利用(Bieleski & Ferguson, 1983)。已有研究表明, 土壤中磷素的分布和可利用性首先取决于土壤pH值, 酸性土壤的磷含量通常也较为缺乏(Hinsinger, 2001)。土壤中磷的有效性随pH值的变化呈现出单峰曲线的变化模式, 在pH值为6.5–7.5之间时, 土壤中磷的有效性最佳(刘建玲和张凤华, 2000)。古田山样地中, 土壤pH值同植物叶片中的磷含量呈显著的正比关系(戴文燕, 2010^①)。而在本研究中, 土壤pH值同全磷含量呈现显著的正比关系(图3c, $R = 0.487$, $P < 0.01$), 结合古田山土壤pH值的范围(5.5–6.5), 可以预测, 当土壤pH值趋于中性时, 土壤中磷元素的可利用性会增强, 叶绿素荧光也有可能随之恢复。

另一个对植物生长发育有重要作用的环境因

子是水分供应。枝条比导率是一个能够较好地反映植物水力结构和木质部水分传导效率的指标。生长在干旱环境下的植物倾向于发育出较窄的导管以适应干旱胁迫(Wright *et al.*, 2004; Edwards, 2006), 这是植物为避免过多水分散失所采取的一种安全性策略。在本研究中, 枝条比导率随着土壤含水量和pH值的上升而上升, 说明在土壤含水量大、并且土壤酸碱度趋于中性的时候, 枝条水分传导效率较高。气孔密度是与植物蒸腾作用有关的一个形态指标, 但在本研究中, 气孔密度与地形和土壤因子的关系并不十分明显。事实上, 关于气孔密度与环境变量之间的关系目前还没有一致的结论(李芳兰等, 2005)。植物叶片气孔的发育受到多种因素的调控, 即使在相似的微环境下, 不同树种对环境变化的响应速度也不同。而古田山地区复杂的地形和气候特

① 戴文燕 (2010) 古田山亚热带常绿阔叶林地上生物量估算与生态化学计量学特征. 硕士学位论文, 中国科学院植物研究所, 北京.

征又使得其森林群落内部的微环境更加变化多样。因此尽管在结构上气孔密度与植物水分利用有着天然的关系, 但它在反映地形对植物水分状况的影响方面, 可能并不是一个十分敏感指标。

植物体会根据所生长和繁殖的环境来改变自己的形态特征。当坡度较大的时候, 植物倾向于长出较厚的叶子来抵御由于冲蚀引起的水分和养分流失。比叶面积(SLA)是反映植物生存策略的重要指示性状, 能够反映植物在不同环境下获取资源的能力。通常来讲, 生活在相对贫瘠的环境中的植物具有较小的SLA, 而将更多的干物质投入用于抵御不良环境(Westoby *et al.*, 2002); 而生活在资源丰富的环境中的植物则具有较大的SLA, 用于获取更多的营养成分(Wilson *et al.*, 1999)。各种环境因子综合作用、共同调控植物的SLA, 这使得SLA的变化更为复杂。此前的一些研究也表明, SLA随海拔的变化并没有统一的规律, 有时会呈现单峰变化的形式, 即在环境综合因子最优的地段, SLA出现峰值(Li *et al.*, 2006)。

随着海拔的升高, 水热条件逐渐成为植物生长发育的限制性因子, 尤其在海拔较高、相对高程差较大的山区, 海拔对植物叶片发育的影响更为明显(李芳兰等, 2005; 祁建等, 2007)。在本研究中, SLA与海拔呈正相关关系, 这可能是由于古田山24 ha样地的相对高程差较小(268.6 m), 水热条件下降不是很明显, 还未成为植物生长的限制因子。而随着海拔升高, 人为干扰减少, 各种环境因子的综合条件有所好转, 加之高海拔地区云雾较多, 植物倾向于发育出大而薄的叶片, 以充分采集光照。植物在对生长和防御做出权衡的时候, 所采取的生存策略是对各种环境因子进行综合后所做出的一种最优选择。

致谢: 感谢中国科学院植物研究所宋凯、浙江省古田山自然保护区方腾、陈声文在野外试验中给予的帮助, 感谢中国科学院植物研究所张俪文博士提供的古田山土壤养分数据。

参考文献

- Aber JD, McDowell W, Nadelhoffer K, Magill A, Berntson G, Kamakea M, McNulty S, Currie W, Rustad L, Fernandez I (1998) Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems: hypotheses revisited. *BioScience*, **48**, 921–934.
- Arróniz-Crespo M, Leake JR, Horton P, Phoenix GK (2008) Bryophyte physiological responses to, and recovery from, long-term nitrogen deposition and phosphorus fertilisation in acidic grassland. *New Phytologist*, **180**, 864–887.
- Asner GP, Seastedt TR, Townsend AR (1997) The decoupling of terrestrial carbon and nitrogen cycles. *BioScience*, **47**, 226–234.
- Attiwili PM, Adams MA (1993) Nutrient cycling in forests. *New Phytologist*, **124**, 561–582.
- Beaumont S, Burns KC (2009) Vertical gradients in leaf trait diversity in a New Zealand forest. *Trees*, **23**, 339–346.
- Bieleski RL, Ferguson IB (1983) Physiology and metabolism of phosphate and its compounds. In: *Encyclopedia of Plant Physiology* (eds IAuchli A, Bieleski RL), pp. 422–449. Springer-Verlag, Berlin.
- Carroll JA, Caporn SJM, Johnson D, Morecroft MD, Lee JA (2003) The interactions between plant growth, vegetation structure and soil processes in semi-natural acidic and calcareous grasslands receiving long-term inputs of simulated pollutant nitrogen deposition. *Environmental Pollution*, **121**, 363–376.
- Condit R (1995) Research in large, long term tropical forest plots. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 18–22.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003) A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**, 335–380.
- Craine JM, Lee WG (2003) Covariation in leaf and root traits for native and non-native grasses along an altitudinal gradient in New Zealand. *Oecologia*, **134**, 471–478.
- Criddle RS, Hopkin MS, McArthur ED, Hansen LD (1994) Plant distribution and the temperature coefficient of metabolism. *Plant, Cell and Environment*, **17**, 233–243.
- Díaz S, Cabido M (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**, 646–655.
- Díaz S, Cabido M, Casanoves F (1998) Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, **9**, 113–122.
- Dormann CF, Woodin SJ (2002) Climate change in the Arctic: using plant functional types in a meta-analysis of field experiments. *Functional Ecology*, **16**, 4–17.
- Edwards EJ (2006) Correlated evolution of stem and leaf hydraulic traits in *Pereskia* (Cactaceae). *New Phytologist*, **172**, 479–489.
- Feng Y (冯云), Ma KM (马克明), Zhang YX (张育新), Qi J (祁建) (2008) DCCA analysis of plant species distribution in different strata of oak (*Quercus liaotungensis*) forest along an altitudinal gradient in Dongling Mountain, China. *Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **32**, 568–573. (in Chinese with English abstract)

- Gratani L, Meneghini M, Pesoli P, Crescente MF (2003) Structural and functional plasticity of *Quercus ilex* seedlings of different provenances in Italy. *Trees*, **17**, 515–521.
- Han WX, Fang JY, Guo DL, Zhang Y (2005) Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, **168**, 377–385.
- He JS, Wang ZH, Wang XP, Schmid B, Zuo WY, Zhou M, Zheng CY, Wang MF, Fang JY (2006) A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau. *New Phytologist*, **170**, 835–848.
- Hinsinger P (2001) Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant and Soil*, **237**, 173–195.
- Hölscher D, Hertel D, Leuschner C, Hottkowitz M (2002) Tree species diversity and soil patchiness in temperate broad-leaved forest with limited rooting space. *Flora—Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, **197**, 118–125.
- Jacob J, Lawlor DW (1993) *In vivo* photosynthetic electron transport does not limit photosynthetic capacity in phosphate-deficient sunflower and maize leaves. *Plant, Cell and Environment*, **16**, 785–795.
- Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, **322**, 580–582.
- Lai JS (赖江山) (2008) *Species Habitat Associations and Species Coexistence in Evergreen Broadleaved Forest in Gutianshan, Zhejiang* (古田山常绿阔叶林物种生境关联及其对物种共存的贡献). PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract)
- Lepš J, Šmilauer P (2003) *Multivariate Analysis of Ecological Data Using CANOCO*, pp. 149–166. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Li CY, Zhang XJ, Liu XL, Luukkanen O, Berninger F (2006) Leaf morphological and physiological responses of *Quercus aquifolioides* along an altitudinal gradient. *Silva Fennica*, **40**, 5–13.
- Li FL (李芳兰), Bao WK (包维楷), Liu JH (刘俊华) (2005) Leaf characteristics and their Relationship of *Cotinus coggygria* in arid river valley located in the upper reaches of Minjiang River with environmental factors depending on its altitude gradients. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), **25**, 2277–2284. (in Chinese with English abstract)
- Li LF (李芳兰), Bao WK (包维楷), Wu N (吴宁) (2007) An eco-anatomical study on leaves of *Cotinus szechuanensis* at gradient elevation in dry valley of the upper Minjiang River. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology* (应用与环境生物学报), **3**, 486–491. (in Chinese with English abstract)
- Li PM (李鹏民), Gao HY (高辉远), Strasser RJ (2005) Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology* (植物生理与分子生物学报), **31**, 559–566. (in Chinese with English abstract)
- Liu JL (刘建玲), Zhang FH (张凤华) (2000) The progress of phosphorus transformation in soil and its influencing factors. *Journal of Agricultural University of Hebei* (河北农业大学学报), **23**, 36–45. (in Chinese with English Abstract)
- Liu ZM (刘志民), Yang JD (杨甲定), Liu XM (刘新民) (2000) Effects of several environmental factors on plant physiology in Qinghai-Xizang Plateau. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), **20**, 309–313. (in Chinese with English abstract)
- Loreau M, Naeem P (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, **294**, 804–808.
- Luo TX, Luo J, Pan YD (2005) Leaf traits and associated ecosystem characteristics across subtropical and timberline forests in the Gongga Mountains, Eastern Tibetan Plateau. *Oecologia*, **142**, 261–273.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 178–185.
- Meinzer FC (2003) Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia*, **1**, 1–11.
- Meng TT (孟婷婷), Ni J (倪健), Wang GH (王国宏) (2007) Plant functional traits, environments and ecosystem functioning. *Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **31**, 150–165. (in Chinese with English abstract)
- Natr L (1992) Mineral nutrients: a ubiquitous stress factor for photosynthesis. *Photosynthetica*, **27**, 271–294.
- Phoenix GK, Booth RE, Leake JR, Read DJ, Grime JP, Lee JA (2003) Effects of enhanced nitrogen deposition and phosphorus limitation on nitrogen budgets of semi-natural grasslands. *Global Change Biology*, **9**, 1309–1321.
- Qi J (祁建), Ma KM (马克明), Zhang YX (张育新) (2007) The altitudinal variation of leaf traits of *Quercus liaotungensis* and associated environmental explanations. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **27**, 930–937. (in Chinese with English abstract)
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, Vose JM, Gresham C, Volin JC, Bowman WD (1999) Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, **80**, 1955–1969.
- Reich PB, Wright IJ, Lusk CH (2007) Predicting leaf physiology from simple plant and climate attributes, a global GLOPNET analysis. *Ecological Applications*, **17**, 1982–1988.
- Roháček K, Barták M (1999) Technique of the modulated chlorophyll fluorescence: basic concepts useful parameters and some applications. *Photosynthetica*, **37**, 339–363.
- Sachs T, Novoplansky N (1993) The development and patterning of stomata and glands in the epidermis of *Peperomia*. *New Phytologist*, **123**, 567–574.
- Seaton GGR, Walker DA (1990) Chlorophyll fluorescence as a measure of photosynthetic carbon assimilation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **242**, 29–35.

- Sperry JS, Donnelly JR, Tyree MT (1988) A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell and Environment*, **11**, 35–40.
- TerBraak CJF, Smilauer P (2002) CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination. Version 4.5 Microcomputer Power, Ithaca, New York, USA.
- Villar R, Merino J (2001) Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. *New Phytologist*, **151**, 213–226.
- Wang T (汪涛), Yang YH (杨元合), Ma WH (马文红) (2008) Storage, patterns and environmental controls of soil phosphorus in China. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis* (北京大学学报: 自然科学版), **44**, 945–952. (in Chinese with English abstract)
- Warren CR, Adams MA (2002) Phosphorus affects growth and partitioning of nitrogen to Rubisco in *Pinus pinaster*. *Tree Physiology*, **22**, 11–19.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002) Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 125–159.
- Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG (1999) Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, **143**, 155–162.
- Wright IJ, Reich PB, Cornelissen JHC, Falster DS, Groom PK, Hikosaka K, Lee W, Lusk CH, Niinemet Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Warton DI, Westoby M (2005) Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 411–421.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas M-L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**, 821–827.
- Wu C (吴楚), Fan ZQ (范志强), Wang ZQ (王政权) (2004) Effect of phosphorus stress on chlorophyll biosynthesis, photosynthesis and biomass partitioning pattern of *Fraxinus mandchurica* seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **15**, 935–940. (in Chinese with English abstract)
- Wu CC, Tsui CC, Hsieh CF, Asio VB, Chen ZS (2007) Mineral nutrient status of tree species in relation to environmental factors in the subtropical rain forest of Taiwan. *Forest Ecology and Management*, **239**, 81–91.
- Xu XW (徐新武), Fan DY (樊大勇), Xie ZQ (谢宗强), Zhang SR (张守仁), Zhang XY (张想英) (2009) Effects of different flush solutions on values of hydraulic conductivities and cavitation resistance abilities of trees of *Populus tomentosa* and *Pinus tabulaeformis*. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **33**, 150–160. (in Chinese with English abstract)
- Yamakura TM, Kanzaki A, Itoh T, Ohkubo K, Ogino EOK, Chai HS, Ashton PS (1995) Topography of a large-scale research plot established within a tropical rain forest at Lambir, Sarawak. *Tropics*, **5**, 41–56.
- Yang Y (杨燕), Liu Q (刘庆), Lin B (林波), Wu Y (吴彦), He H (何海) (2005) Effects of water supply on the growth and eco-physiology of seedlings of the dragon spruce *Picea asperata* Mast. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **25**, 2152–2158. (in Chinese with English abstract)
- Zhang LW (张俐文) (2010) *The Effect of Spatial Heterogeneity of Environmental Factors on Species Distribution and Community Structure* (环境空间异质性对物种空间分布和群落结构的影响). PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract)
- Zhang SR (张守仁) (1999) A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), **16**, 444–448. (in Chinese with English abstract)
- Zhu Y (祝燕), Zhao GF (赵谷风), Zhang LW (张俐文), Shen GC (沈国春), Mi XC (米湘成), Ren HB (任海保), Yu MJ (于明坚), Chen JH (陈建华), Chen SW (陈声文), Fang T (方腾), Ma KP (马克平) (2008) Community composition and structure of Gutianshan forest dynamic plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest, east China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **32**, 262–273. (in Chinese with English abstract)
- Zimmermann MH (1978) Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. *Canadian Journal of Botany*, **56**, 2286–2295.

(责任编辑: 曹坤芳 责任编辑: 周玉荣)