

中国东部南北样带暖温带区栎属树种叶片形态性状对气候条件的响应

李东胜¹ 史作民^{1*} 冯秋红² 刘峰³

¹中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 国家林业局森林生态环境重点实验室, 北京 100091; ²四川省林业科学研究院, 成都 610066; ³河北省林业厅, 石家庄 050051

摘要 植物叶片的形态性状能够有效地反映生存环境的变化, 并且影响植物的基本行为和功能。该研究通过获取植物标本提供的叶片形态信息, 结合相关分析和标准化主轴分析, 探讨了南北样带暖温带区栎属(*Quercus*)树种叶片形态性状对气候条件的响应及适应策略。结果表明: 在南北样带暖温带区, 随着气候条件的变化, 栎属树种的叶片形态性状发生显著的变化。随着年平均气温的降低和年日照时数的增加, 栎属树种叶面积增加, 以利于吸收更多的光照辐射, 并增加叶片的边界层阻力, 减少叶片热量的散失; 而叶片分裂程度的增加不仅可以降低热量的散失, 也可以提高叶片液流的波动以增强叶片的生理活动; 叶脉密度随温度的升高、光照强度和降水量的增加而增加, 以响应叶片蒸腾作用的增强, 提高水分的运输能力和叶片的支撑能力。此外, 为适应南北样带暖温带区气候条件的变化, 栎属树种的叶片形成了一系列的形态性状组合, 随着叶面积的增加, 叶柄长度和叶片分裂程度逐渐增加, 而叶脉密度降低; 随着叶片倾向于向长条状发展, 叶柄长度和叶脉密度也随之增加。

关键词 气候因子, 叶面积, 叶片形态性状, 南北样带, 栎属树种

Response of leaf morphometric traits of *Quercus* species to climate in the temperate zone of the North-South Transect of Eastern China

LI Dong-Sheng¹, SHI Zuo-Min^{1*}, FENG Qiu-Hong², and LIU Feng³

¹Key Laboratory on Forest Ecology and Environmental Sciences of State Forestry Administration, Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; ²Sichuan Academy of Forestry, Chengdu 610066, China; and ³Forestry Bureau of Hebei Province, Shijiazhuang 050051, China

Abstract

Aims Plant leaf morphological traits can effectively reflect changes of plant living environments and affect the behaviors and function of plants. Our objective was to reveal the response of leaf morphometric traits of *Quercus* species to climate in the temperate zone of the North-South Transect of Eastern China (NSTEC).

Methods We obtained leaf morphometric information by measuring plants in herbariums. We used mathematical methods of correlation analysis and standardized major axis to investigate relationships between leaf morphology and climate factors, as well as correlations among leaf morphological traits.

Important findings With changing climate conditions in the temperate zone of NSTEC, leaf morphological traits of *Quercus* species changed significantly. Leaf area of *Quercus* species increased with decreased annual temperature and increased annual sunlight, which helps leaves to absorb more light radiation and reduce the loss of heat. The degree of leaf division can not only decrease heat dissipation from leaves, but can also enhance the fluctuation of sap flow to improve the physiological activities of leaves. Vein density increased with increased temperature and light intensity, improving the water transportation capacity, and increased with increased precipitation, improving the supporting ability of leaves. In addition, in order to adapt to the changed climate conditions, *Quercus* species built a combination of leaf morphological traits, with increased leaf area, petiole length and degree of leaf division, while vein density decreased. Petiole length and vein density also increased with the leaves tending toward an elongated shape.

Key words climatic factor, leaf area, leaf morphometric trait, North-South Transect of Eastern China (NSTEC), *Quercus* species

植物与环境的关系是生态学永恒的命题。当前,关于植物功能性状与环境关系的大多数研究集中于叶片的结构和生理等性状,如光合能力、叶寿命、叶片营养成分等(Wright *et al.*, 2004)。然而越来越多的研究证明,植物叶片的形态性状(包括叶片大小、叶片质地、绒毛、叶柄长度和叶缘分裂程度等)同样能有效地反映生存环境的变化(Traiser *et al.*, 2005; Adams *et al.*, 2008; Xu *et al.*, 2009),并影响生态系统功能(Niinemets, 1998)。同时,叶片形态性状和结构功能性状是相互联系的,在不同的环境中生态策略表现一致(Hodgson *et al.*, 1999),可以弥补植物的结构功能性状在一些地区的数据缺失或难以估测(一些发达地区的关键种或技术条件落后的不发达地区)(Reich *et al.*, 2007)。从全球尺度到区域尺度,叶片大小和形态与温度、水分、风速等气候条件之间存在显著的相互关系(Feild *et al.*, 2005; Traiser *et al.*, 2005; Royer *et al.*, 2008; Peppe *et al.*, 2010),并且这种叶片-气候关系被广泛地应用于古气候重建等研究中(Kowalski & Dilcher, 2003; Royer *et al.*, 2005)。

中国东部南北样带(North-South Transect of Eastern China, NSTEC)简称南北样带,在这条样带上,特殊的环境梯度条件造就了特有的植被分布格局,由北至南分别分布着寒温带针叶林、温带落叶阔叶林、亚热带常绿阔叶林及热带雨林。壳斗科栎属(*Quercus*)是我国温带和亚热带最重要的森林树种,其中落叶栎类是组成我国落叶阔叶林的主要成分,在温带和暖温带落叶阔叶林中占有优势地位(刘茂松和洪必恭, 1998),在南北样带上表现为地理替代现象。已从植物功能性状(主要为叶片的光合速率、比叶面积、营养成分等)和种子的化学组成等方面对这种栎属树种的地理替代现象进行了详细探讨(冯秋红等, 2010; 李东胜等, 2012)。上述研究主要通过野外调查与观测,而近年来,一些研究尝试利用已有的文献资料或数据库和地方植物志提供的信息,对植物性状与气候的关系进行分析探讨(Barboni *et al.*, 2004; Meng *et al.*, 2009),并且取得了一定的研究成果。本文尝试利用植物标本所获取的叶片形态信息,通过分析南北样带暖温带区栎属树种叶片形态性状与气候条件的关系,进一步探讨栎属树种对气候的响应策略,从形态性状的角度深入认识其地理替代现象,并为全球变化背景下该区

未来植被发展趋势的预测提供科学参考。

1 研究方法

1.1 植物标本筛选

通过查阅中国林业科学研究院植物标本馆内栎属植物的标本,获取南北样带暖温带区栎属树种叶片的信息。首先对植物标本进行总体筛选,为保证提取信息的可靠性和准确性,单个标本叶片数量少于3片、存在病虫害或缺损现象的标本没有计算在内;而后根据标本的采集地点进行筛选,剔除采集地点为地级市以上单位的标本数据,只保留县级市及其以下的标本数据,而对于难以确定具体采集位置的标本,如太白山、太行山、燕山山脉等也予以剔除;最后进行信息整理,大部分采样地点存在同一树种的多次重复采集,舍弃叶片总体数量少于20片的树种,对满足样本数量需求的树种进行叶片整合。

通过筛选,共获取23个地点12种栎属树种的叶片信息,详见表1。其中,大部分标本的采集时间在20世纪60–70年代,少量标本为80–90年代。栎属树种主要包括蒙古栎(*Q. mongolica*)、辽东栎(*Q. liaotungensis*)、槲栎(*Q. dentata*)、槲栎(*Q. aliena*)、栓皮栎(*Q. variabilis*)、麻栎(*Q. acutissima*)等。

1.2 叶片形态性状指标测定

选取易于测量而且有研究意义的叶片变量指标(Huff *et al.*, 2003; Royer *et al.*, 2005, 2008)(表2)。其中,叶脉密度是指叶片测脉的密度;而叶片形态指数是对圆形标准化情况下面积与周长的比率,叶片松散度是叶片周长与面积的比率,叶缘分裂程度越高,锯齿数量越多,则叶片松散度越大,形态指数越小,反之亦然。对于叶片厚度、叶片质地和叶片绒毛等重要性状,由于植物标本在制作和保存的过程中存在一定的自然和人为影响,难以保证对其定量和定性描述的精确性,因此没有选择为本研究的性状指标。叶片形态特征中的长宽类变量均用游标卡尺测定,其他变量通过对叶片进行描绘,利用WINFOLIA叶面积测量系统(Regent Instruments Inc., Quebec, Canada)对叶片进行扫描后计算获得。

1.3 气候因子选取

气候信息来自于全国各气象台站,具体采用1965–2004年共40年的气象数据。初步选取的气候指标包括最冷月平均气温(mean air temperature of

表1 标本采集地点和树种

Table 1 Sites and species of specimen sampling

地点 Site	纬度 Latitude (N)	经度 Longitude (E)	树种 Species	拉丁名 Latin name
吉林敦化市牡丹岭 Mudanling, Dunhua, Jilin	43°21'	128°11'	蒙古栎	<i>Quercus mongolica</i>
辽宁营口市熊岳植物园 Xiongyue Botanical Garden, Yingkou, Liaoning	40°40'	122°14'	蒙古栎 麻栎	<i>Q. mongolica</i> <i>Q. acutissima</i>
河北兴隆县雾灵山 Wuling Mountain, Xinglong, Hebei	40°26'	117°28'	蒙古栎	<i>Q. mongolica</i>
河北遵化市清东陵 Eastern Tombs of the Qing Dynasty, Zunhua, Hebei	40°12'	117°58'	槲树 麻栎	<i>Q. dentata</i> <i>Q. acutissima</i>
北京西山 Xishan Mountain, Beijing	39°54'	116°10'	槲栎	<i>Q. aliena</i>
河北蔚县小五台山 Xiaowutai Mountain, Yu Xian, Hebei	39°50'	114°26'	蒙古栎 辽东栎	<i>Q. mongolica</i> <i>Q. liaotungensis</i>
河北秦皇岛北戴河 Beidaihe, Qinhuangdao, Hebei	39°49'	119°29'	麻栎	<i>Q. acutissima</i>
山西五台县五台山 Wutai Mountain, Wutai, Shanxi	38°43'	113°12'	粗齿蒙古栎	<i>Q. mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>
山西交城县关帝山 Guandi Mountain, Jiaocheng, Shanxi	37°33'	112°08'	辽东栎	<i>Q. liaotungensis</i>
山西左权县太行山 Taihang Mountain, Zuoquan, Shanxi	37°04'	113°21'	蒙古栎 栓皮栎	<i>Q. mongolica</i> <i>Q. variabilis</i>
山西沁源县太岳山 Taiyue Mountain, Qinyuan, Shanxi	36°30'	112°18'	蒙古栎	<i>Q. mongolica</i>
山西临汾市 Linfen, Shanxi	36°04'	111°30'	辽东栎	<i>Q. liaotungensis</i>
山西陵川县 Lingchuan, Shanxi	35°47'	113°16'	锐齿槲栎 栓皮栎 槲树 辽东栎	<i>Q. aliena</i> var. <i>acuteserrata</i> <i>Q. variabilis</i> <i>Q. dentata</i> <i>Q. liaotungensis</i>
陕西韩城县黄龙山 Huanglong Mountain, Hancheng, Shaanxi	35°28'	110°27'	辽东栎	<i>Q. liaotungensis</i>
山西垣曲县中条山 Zhongtiao Mountain, Yuanqu, Shanxi	35°18'	111°38'	麻栎	<i>Q. acutissima</i>
河南焦作市云台山 Yuntai Mountain, Jiaozuo, Henan	35°14'	113°25'	白栎	<i>Q. fabri</i>
山西夏县 Xia Xian, Shanxi	35°07'	111°13'	槲栎	<i>Q. aliena</i>
河南济源 Jiyuan, Henan	35°15'	112°07'	檀子栎	<i>Q. baronii</i>
山西永济市雪花山 Xuehua Mountain, Yongji, Shanxi	34°55'	110°25'	辽东栎	<i>Q. liaotungensis</i>
陕西华阴市华山 Huashan Mountain, Huayin, Shaanxi	34°35'	110°05'	檀子栎	<i>Q. baronii</i>
陕西眉县太白山 Taibai Mountain, Mei Xian, Shaanxi	34°17'	107°45'	辽东栎	<i>Q. liaotungensis</i>
陕西西安市南五台山 Nanwutai Mountain, Xi'an, Shaanxi	34°10'	108°56'	槲栎 刺叶高山栎 檀子栎 锐齿槲栎	<i>Q. aliena</i> <i>Q. spinosa</i> <i>Q. baronii</i> <i>Q. aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>
河南栾川县 Luanchuan, Henan	33°45'	111°38'	檀子栎 匙叶栎	<i>Q. baronii</i> <i>Q. dolicholepis</i>

the coldest month, MTCO)、最热月平均气温(mean air temperature of the warmest month, MTWA)、 ≥ 0 °C生长季积温(growing degree days on a 0 °C basis, GDD₀)、年平均气温(annual mean air temperature, MAT)、生长季降水(mean growth season precipitation, MGSP)、平均年降水量(mean annual precipitation, MAP)、平均年日照时数(mean annual sunlight, MAS)。在数据处理过程中发现, 与温度有关的气候

指标中, MTCO、MTWA、GDD₀均与MAT的相关性较高($r > 0.90$), 而MGSP和MAP也存在显著的共线性关系, 因此最终选取MAT、MAP和MAS作为分析用的气候因子。南北样带暖温带区标本采集地点气候条件的变化范围见表3。

1.4 数据处理

为保证数据符合正态分布和方差齐性, 对所有叶片形态性状进行对数转换, 而后对叶片形态性状

表2 叶片形态变量定义

Table 2 Definition of leaf physiognomic variables

变量 Variable	定义 Definition
叶长 Leaf length (cm)	叶片基部到叶尖的最长轴长度 Longest line from leaf base to leaf apex
叶宽 Leaf width (cm)	垂直于主脉的最大宽度 Longest line perpendicular to the major axis
叶面积 Leaf area (cm ²)	
叶片周长 Leaf perimeter (cm)	
叶柄长 Leaf petiole length (cm)	
叶脉密度 Leaf vein density	叶片侧脉数量/叶面积 Leaf lateral veins numbers / leaf area
松散度 Compactness	叶片周长 ² /叶片面积 Leaf perimeter ² / leaf area
长宽比 Length-width ratio	叶片长度/叶片宽度 Leaf length / leaf width
形态指数 Shape factor	$4\pi \times \text{叶面积} / \text{叶片周长}^2$ $4\pi \times \text{leaf area} / \text{leaf perimeter}^2$

表3 气候因子的变化范围

Table 3 Variation ranges of climate factor

气候因子 Climate factor	最小值 Minimum	最大值 Maximum	平均值 Mean
年平均气温 Annual mean air temperature (°C)	3.30	14.80	9.05
平均年降水量 Mean annual precipitation (mm)	408.00	985.00	696.50
平均年日照时数 Mean annual sunlight (h)	1 646.10	3 032.00	2 474.05

与气候因子进行相关分析,并对相关关系显著者进行标准化主轴(standardized major axis, SMA)分析。相关分析利用SPSS 16.0软件完成;SMA通过基于DOS的软件包SMATR Version 2.0 (Falster *et al.*, 2006)完成。

2 研究结果

2.1 叶片形态性状与气候因子的关系

栎属树种叶片形态性状与气候因子的相关分析结果见表4。叶片形态性状与MAT和MAS的相关性较高,与MAP的相关性较弱。其中,叶面积和叶片松散度与MAT表现为负相关关系($p < 0.01$),而叶脉密度和叶片形态指数与MAT显著正相关($p < 0.01$);相反,叶面积和叶片松散度与MAS显著正相关($p < 0.01$),而叶脉密度和叶片形态指数与MAS显著负相关($p < 0.01$);同时叶片密度与MAP之间存在一定的正相关关系($p < 0.05$)。

2.1.1 叶片形态性状与温度的关系

栎属树种叶片形态大小受温度影响较大。随MAT的升高,叶面积和松散度表现为降低的趋势(图1A、1C),而且叶面积的标准主轴斜率($SMA =$

0.102 8)大于叶片松散度($SMA = 0.053 4$),说明叶面积随MAT下降的趋势更加明显;而叶脉密度和形态指数表现为增加的趋势(图1B、1D),叶脉密度随年平均气温增加的趋势更加明显,叶脉密度的标准主轴斜率($SMA = 0.107 0$)大于叶片形态指数($SMA = 0.053 3$)。

2.1.2 叶片形态性状与降水的关系

尽管相对于温度,叶片形态性状与降水的相关性较弱,但是从图2可以看出,随降水的增加,叶脉密度表现出一定的增加趋势,然而其标准主轴斜率小于叶脉密度与MAT的斜率($SMA: 0.003 0 < 0.107 0$),这在一定程度上表明降水对叶脉密度的影响与温度相比较弱。

2.1.3 叶片形态性状与日照时数的关系

栎属树种叶片形态性状与MAS的关系与MAT截然相反。随MAS的增加,叶面积和松散度逐渐增加(图3A、3C),而叶脉密度和形态指数表现为降低的趋势(图3B、3D)。然而从图3中可以看出,虽然栎属树种叶片形态性状随MAS的变化趋势均比较显著($p < 0.01$),然而其标准主轴斜率不但远远小于叶片形态性状随MAT变化的斜率,而且叶脉密度随MAS的变化斜率也明显小于随MAP的变化斜率,表明日照时数对叶片形态性状的影响小于温度。

2.2 叶片形态性状之间的关系

如表5所示,南北样带暖温带区栎属树种叶片的不同形态性状间存在复杂的相互关系。叶面积与叶柄长度显著正相关($p < 0.05$),随叶面积的增加,叶柄长度表现为增加的趋势,同时叶面积与叶片松散度也显著正相关($p < 0.01$),然而叶面积与叶脉密

表4 栎属树种叶片形态性状与气候因子的关系

Table 4 Relationships between leaf morphological traits of *Quercus* trees and climate factors

叶片形态性状 Leaf morphological trait	年平均气温 Annual mean air temperature (°C)		平均年降水量 Mean annual precipitation (mm)		平均年日照时数 Mean annual sunlight (h)	
	相关系数 Correlation coefficient	显著性 Significance	相关系数 Correlation coefficient	显著性 Significance	相关系数 Correlation coefficient	显著性 Significance
	Log叶面积 Log leaf area (cm ²)	-0.590	0.000	-0.303	0.051	0.527
Log叶柄长 Log leaf petiole length (cm)	0.012	0.938	-0.028	0.862	0.138	0.384
Log叶脉密度 Log leaf vein density	0.527	0.000	0.360	0.019	-0.495	0.001
Log松散度 Log compactness	-0.532	0.000	-0.263	0.092	0.478	0.001
Log长宽比 Log length-width ratio	0.078	0.621	0.122	0.442	0.129	0.415
Log形态指数 Log shape factor	0.537	0.000	0.261	0.096	-0.483	0.001

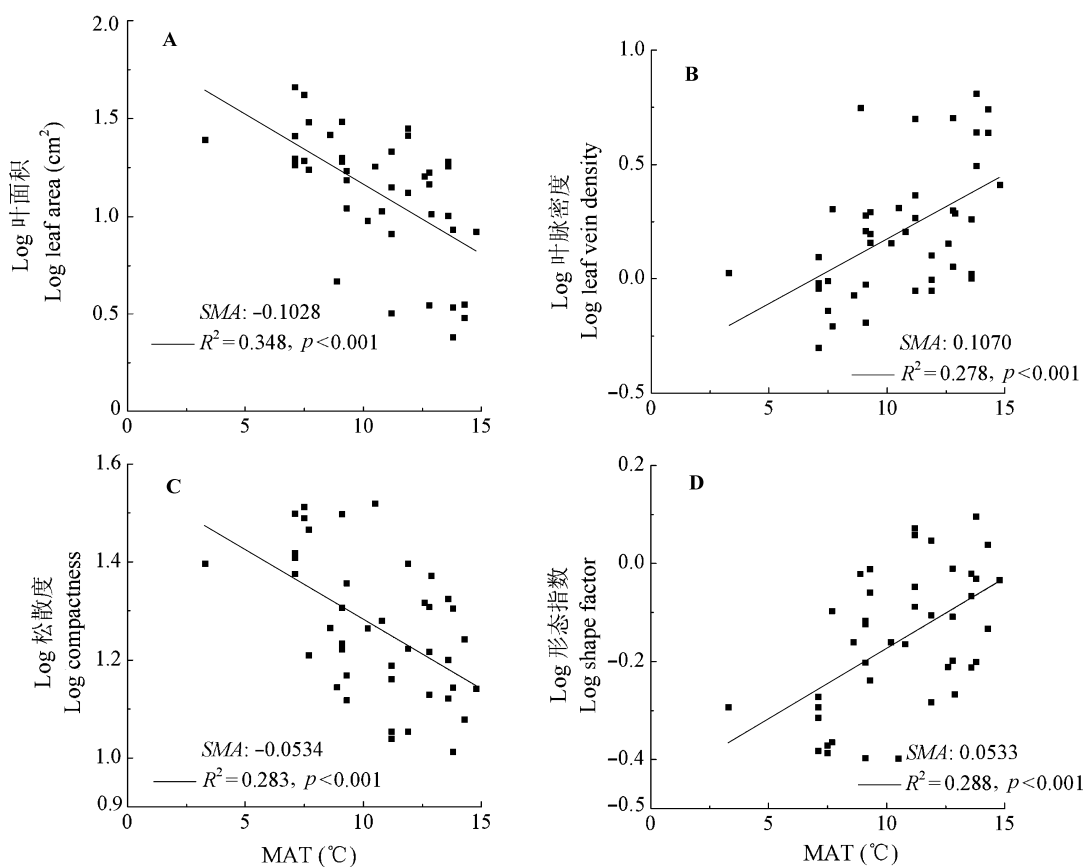


图1 栎属树种叶片形态性状与年平均气温(MAT)的关系。SMA, 标准化主轴法的斜率。

Fig. 1 Relationships between leaf morphological traits of *Quercus* species and annual mean air temperature (MAT). SMA, slope for standardized major axis.

度和叶片形态指数间表现为显著的负相关关系, 叶面积与叶脉密度之间的相关性高达0.931 ($p < 0.01$); 叶柄长度不但与叶面积存在一定的关系, 而且与叶片长宽比也存在显著的正相关性; 叶脉密度与叶片松散度显著负相关($p < 0.01$), 与叶片长宽比和叶片形态指数显著正相关($p < 0.01$); 叶片松散度和叶片形态指数作为描述叶片叶缘分裂程度的指标, 二者

呈极显著的负相关性($r = -0.998, p < 0.01$), 叶片松散度越高, 形态指数越低。

3 讨论

3.1 气候对叶片形态性状的调控作用

植物叶片形态对环境的响应和适应特征直接影响到植物的基本行为和功能(张林和罗天祥,

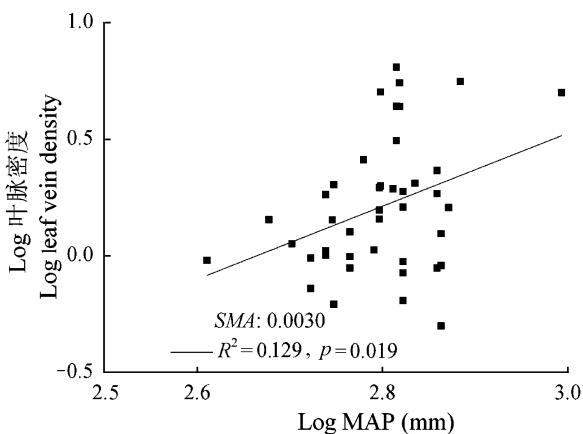


图2 栎属树种叶脉密度与平均年降水量(MAP)的关系。SMA, 标准化主轴法的斜率。

Fig. 2 Relationships between leaf vein density of *Quercus* species and mean annual precipitation (MAP). SMA, slope for standardized major axis.

2004), 从而影响着植物的生存能力和发展、变化方向(Vogel, 2009)。本研究发现, 南北样带暖温带区栎属树种叶片的形态性状对气候条件具有较高的敏感性, 随气候条件的变化呈现一定的规律性变化, 其中温度发挥着主要的驱动作用, 日照时数次之, 而降水仅对叶脉密度有一定的影响, 这种气候对叶片形态性状的调控作用对于栎属树种的生长发育具有重要的生态意义。

在本研究中, 随MAT的降低和MAS的增加, 栎属树种的叶面积增加。根据叶片能量平衡(leaf energy balance)调节机制, 小叶片多生长于干热气候条件下, 而大叶片通常出现在低温和低光照的条件下(Ackerly *et al.*, 2002; Pickup *et al.*, 2005)。在本研究区域内, 从南到北随纬度的升高, 温度逐渐降低, 日照时数逐渐增加, 生长季逐渐缩短, 特别是在样带北部低温低光照强度的条件下, 叶面积的增加有利于占有更多的空间, 吸收更多的光照, 以满足自身生长发育的需要。同时, 大叶片的边缘层(boundary layer)较厚, 热对流较缓慢, 对叶片热量的散失起到阻碍作用(Westoby *et al.*, 2002), 这有利于栎属树种维持叶片的温度, 保证叶片在低温环境下正常生理活动的进行。

叶脉作为叶片中的维管束组织和木质部成分, 具有生理学和力学的双重意义。在生理学上, 叶脉作为维管束器官其主要作用是提供叶片水分和养分的供应。当温度升高、光照增强时, 植物叶片的

蒸腾作用加强, 从而导致植物用于构建和维持维管束组织的投入增加, 以保证水分的供应(Brodribb & Jordan, 2011)。因此在南北样带暖温带区, 从北往南随温度的升高和日照强度的增大, 栎属树种叶片的叶脉密度也随之增加, 较高的叶脉密度保证叶片水分和养分的运输, 有利于叶片生理活动的顺利进行。在力学上, 叶脉作为叶片中的木质部成分, 对叶片起到支撑作用。栎属树种大部分为高大乔木, 其叶片在群落冠层中更为突出, 更直接地面对降水和风吹等外部环境, 因此随降水量的增加, 需要更为强韧的叶片以避免降水冲击造成的机械损伤, 从而导致叶脉密度增加。

叶缘分裂程度对气候条件的变化也是比较敏感的。前人研究指出, 对于木本植物, 叶片锯齿的大小和数量与年平均气温负相关, 在温暖的气候环境下, 叶片通常具有较小的锯齿, 且分裂程度较低, 与之相反, 在寒冷的环境条件下, 叶片具有较大和较多的锯齿(Huff *et al.*, 2003)。本研究也证实了这点, 叶片形态指数与温度正相关, 随温度的升高, 叶片形态指数增加, 叶片松散度降低。叶片锯齿可以提供一种生理途径, 通过吐水缓解根系的压力, 防止低温时因叶片细胞间隙水分含量过高而造成的冷冻-溶解栓塞(freeze-thaw embolisms) (Feild *et al.*, 2005), 因此叶片分裂程度的增加有助于减小低温对叶片的冻害。同时, 叶片分裂程度的增加是植物对低温低光照的一种响应策略, 在生长季初期通过增强叶片液流的波动以提高碳的吸收, 但在温度较高的环境下, 叶片液流波动带来的利益被伴随的水分消耗所抵消(Royer & Wilf, 2006)。在南北样带暖温带区, 尤其是在样带的北部区域, MAT接近于0℃, 生长季缩短, 栎属树种的叶片松散度增加, 叶片形态指数降低, 通过增加叶片的分裂程度, 避免叶片细胞在低温环境下的冻害, 维持叶片细胞的生存能力, 同时在此基础上进一步增强叶片液流的波动, 促进植物体内的溶质向新生叶片或处于半休眠状态的叶片传输, 提高叶片的碳吸收能力, 促进栎属树种的生长发育。

3.2 叶片形态性状相互关联

本研究发现, 尽管随环境梯度的变化, 栎属树种叶片的一些形态性状并没有明显的变化趋势, 但栎属树种的叶片形态性状之间却存在显著的相关关系(表5), 这表明植物功能性状对于环境条件的适

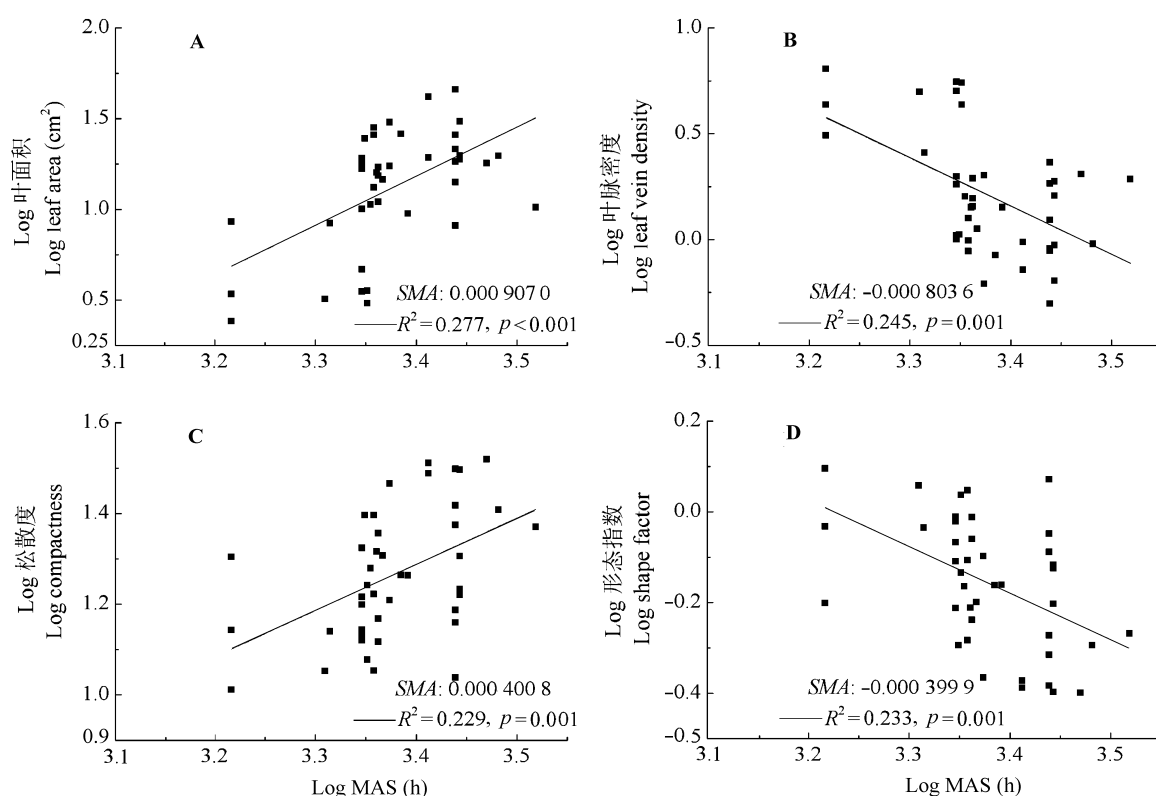


图3 栎属树种叶片形态性状与平均年日照时数(MAS)的关系。SMA, 标准化主轴法的斜率。

Fig. 3 Relationships between leaf morphological traits of *Quercus* species and mean annual sunlight (MAS). SMA, slope for standardized major axis.

表5 栎属树种叶片形态性状之间的关系

Table 5 Relationships among leaf morphological traits of *Quercus* species

叶片形态性状 Leaf morphological trait	系数 Coefficient	Log叶面积 Log leaf area (cm ²)	Log叶柄长 Log leaf petiole length (cm)	Log叶脉密度 Log leaf vein density	Log松散度 Log compactness	Log长宽比 Log length-width ratio	Log形态指数 Log shape factor
Log叶面积 Log leaf area (cm ²)	相关系数 Correlation coefficient	1.000					
	显著性 Significance	0.000					
Log叶柄长 Log leaf petiole length (cm)	相关系数 Correlation coefficient	0.318	1.000				
	显著性 Significance	0.040	0.000				
Log叶脉密度 Log leaf vein density	相关系数 Correlation coefficient	-0.931	-0.134	1.000			
	显著性 Significance	0.000	0.397	0.000			
Log松散度 Log compactness	相关系数 Correlation coefficient	0.537	-0.047	-0.512	1.000		
	显著性 Significance	0.000	0.765	0.001	0.000		
Log长宽比 Log length-width ratio	相关系数 Correlation coefficient	-0.138	0.351	0.398	0.111	1.000	
	显著性 Significance	0.384	0.023	0.009	0.485	0.000	
Log形态指数 Log shape factor	相关系数 Correlation coefficient	-0.546	0.058	0.524	-0.998	-0.102	1.000
	显著性 Significance	0.000	0.717	0.000	0.000	0.519	0.000

应并不是单一进行的,而是多个性状组合间存在紧密的相互关联。这种形态结构的关联变化对栎属树种的生长发育具有重要的生态意义,叶片以最小的代价或成本使栎属树种在不同环境下实现最优化的生存。而且,与植物功能性状和环境条件的关系相比,功能性状间的关系更加紧密(Wright *et al.*, 2005)。

叶片大小与叶柄长度间的平衡关系具有重要的生物学和物理学意义。Niklas (1999)研究指出,风力、太阳辐射水平、降水和叶面积共同决定了叶柄的直径和强度。对于分布于南北样带上的栎属树种,随叶面积的增加,叶柄长度也存在增加的趋势,这肯定了以往对木本植物进行研究得出的结论(Niinemets *et al.*, 2006, 2007; Poorter & Rozendaal, 2008)。在南北样带暖温带区,栎属树种的叶柄长度随叶面积增加而增加,大叶片具有长叶柄的特征有助于植物叶片抖动,不但可以避免强烈集中的日晒,从而降低叶片的表面温度,而且可以减少风力、降水等因素引起的机械损伤。

叶缘分裂程度随叶片大小的增加而增大,主要表现为叶片松散度增加,叶片形态指数降低,说明更长的叶边缘线使得大叶片更容易分裂。在木本植物中,全缘叶片所占的比例与年平均气温呈正相关关系(Aizen & Ezcurra, 2008)。虽然随温度的降低,叶片大小的增加有利于光照的吸收和减少热量的散失,以促进栎属树种的生长发育,然而实际上,植物在长期的进化发展过程中,同时形成了对自身有利的抵制低温环境的生态策略,通过增加叶片的分裂程度,增强叶片液流的波动以提高碳的吸收,这在生长季开始初期已为植物的生长发育提供了生理基础。另外,与大叶片具有较大的边界层阻力类似,叶片裂叶或叶齿的变化与叶片边界层阻力也存在相关性(Nicotra *et al.*, 2008; Royer *et al.*, 2009; 李永华等, 2012),在南北样带暖温带区,随温度的降低,叶片大小和叶缘分裂程度的增加是同时发生的,栎属植物通过叶片结构上的共同变化增加边界层的阻力,减少低温环境下叶片热量的散失。

在本研究中,叶脉密度与叶面积和叶缘分裂程度呈负相关关系,这可能是栎属树种叶片功能结构和支持结构的投入平衡关系造成的。研究指出,叶片功能结构和支持结构的投入平衡关系是决定叶片生理活动的主要因素(Niinemets *et al.*, 2006)。在

湿润的气候条件下,拥有较大叶片的植物对单位叶面积支持结构的投入相对较小,从而形成较少的木质部成分(叶柄和叶脉)(Pickup *et al.*, 2005)。而本研究区域范围跨越了暖温带及暖温带2个气候带,大部分属于湿润或半湿润气候条件,因此在样带北部低温低光照的环境条件下,栎属树种采取增加叶面积的途径提高光合能力,而叶片功能结构的投入增加必然导致叶片支持结构的总体投入减小;而随栎属树种叶面积的增大其叶片更容易分裂,叶片松散度增加且叶片形态指数降低,裂叶或锯齿在空间中处于更为突出的位置,是叶片最容易受到风吹、雨淋等伤害的部位,因此需要增加叶片侧脉的单独投入成本以增强其强度,提高对叶片裂叶或锯齿的支撑能力,从而叶脉总体投入的减少和叶片侧脉个体投入的增加共同导致了叶脉密度的降低。

叶片长宽比是划分叶形的标准之一(黄文娟等, 2010),栎属树种叶片的叶形大部分介于卵形和披针形之间(长宽比1.26–3.07)。本研究发现,在南北样带暖温带区,虽然气候条件对栎属树种的叶片长宽比和叶柄长度的影响不显著,但叶片长宽比与叶柄长度和叶脉密度均显著正相关。这证实了Wright等(2005)的结论,即受研究对象或取样尺度等其他因素的影响,植物叶片的一些形态性状因环境条件变化而产生的变化并没有得到完全体现,但是叶片形态性状间的关系更加紧密。这说明,在样带南部温度相对较高的地区,栎属树种为适应环境条件的变化,其叶片不仅通过增加叶脉密度以提高植物的水分运输能力,通过增加叶柄长度以助于叶片的抖动,避免叶片的高温灼伤,并且叶形从卵形向披针形发展,降低叶片的边界层阻力以促进叶片温度的降低,三者共同发挥了重要的生理生态作用。

4 结论

本研究利用植物标本提供的信息,详细探讨了南北样带暖温带区栎属树种对气候条件的响应及适应策略,为植物与环境关系的研究提供了参考依据。在南北样带暖温带区,温度是驱动栎属树种叶片形态性状变化分异的主要因子,而日照时数的作用较小,降水仅仅对较少的形态性状产生影响。从南到北,为适应温度的降低和日照时数的增加,栎属树种叶片大小随之增加以吸收更多的光照辐射并阻止叶片温度的降低;叶缘分裂程度随温度的降

低而增加不仅阻止叶片温度的降低,也可以增强叶片的碳吸收能力。由于叶脉具有水分运输和支撑叶片的双重作用,因此叶脉密度随温度的升高和光照强度的增加而增加,以适应叶片蒸腾作用的增强;随降水的增加而增加,以提高叶片的抗打击能力。尽管一些性状受气候条件的影响较小,但为适应南北样带暖温带区气候条件的变化,栎属树种的叶片形态性状存在紧密的相互关联,随栎属树种叶面积的增大,其叶柄长度和叶缘分裂程度增加,而叶脉密度降低;随着叶片叶形倾向于向长条状发展,叶柄长度和叶脉密度也随之增加。

基金项目 林业公益性行业科研专项(200804001)和国家自然科学基金重大项目(30590383)。

参考文献

- Ackerly DD, Knight CA, Weiss SB, Barton K, Starmer KP (2002). Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 130, 449–457.
- Adams JM, Green WA, Zhang Y (2008). Leaf margins and temperature in the North American flora: recalibrating the paleoclimatic thermometer. *Global and Planetary Change*, 60, 523–534.
- Aizen PB, Ezcurra C (2008). Do leaf margins of the temperate forest flora of southern South America reflect a warmer past? *Global Ecology and Biogeography*, 17, 164–174.
- Barboni D, Harrison SP, Bartlein PG, Jalut G, New M, Prentice IC, Sanchez-Go MF, Spessa A, Davis B, Stevenson AC (2004). Relationships between plant traits and climate in the Mediterranean region: a pollen data analysis. *Journal of Vegetation Science*, 15, 635–646.
- Brodribb TJ, Jordan GJ (2011). Water supply and demand remain balanced during leaf acclimation of *Nothofagus cunninghamii* trees. *New Phytologist*, 192, 437–448.
- Falster DS, Warton DI, Wright IJ (2006). *SMATR: Standardised Major Axis Tests & Routines*. Version 2.0, Copyright 2006. <http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR/index.html>. Cited 12 Oct. 2008.
- Feild TS, Sage TL, Czerniak C, Iles WJD (2005). Hydathodal leaf teeth of *Chloranthus japonicus* (Chloranthaceae) prevent guttation-induced flooding of the mesophyll. *Plant, Cell & Environment*, 28, 1179–1190.
- Feng QH, Shi ZM, Dong LL, Liu SR (2010). Relationships among functional traits of *Quercus* species and their response to meteorological factors in the temperate zone of the North-South Transect of Eastern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 619–627. (in Chinese with English abstract) [冯秋红, 史作民, 董莉莉, 刘世荣 (2010). 南北样带暖温带区栎属树种功能性状间的关系及其对气象因子的响应. *植物生态学报*, 34, 619–627.]
- Hodgson JG, Wilson PJ, Hunt R, Grime J, Thompson K (1999). Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos*, 85, 282–294.
- Huang WJ, Li ZJ, Yang ZP, Bai GZ (2010). The structural traits of *Populus euphratica* heteromorphic leaves and their correlations. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 4636–4642. (in Chinese with English abstract) [黄文娟, 李志军, 杨赵平, 白冠章 (2010). 胡杨异形叶结构型性状及其相互关系. *生态学报*, 30, 4636–4642.]
- Huff PM, Wilf P, Aumamah EJ (2003). Digital future for paleoclimate estimation from fossil leaves? Preliminary results. *Palaos*, 18, 266–274.
- Kowalski EA, Dilcher DL (2003). Warmer paleotemperatures for terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 167–170.
- Li DS, Shi ZM, Liu SR, Geng LJ (2012). Relationships between chemical compositions of *Quercus* species seeds and climatic factors in temperate zone of NSTEC. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 7857–7865. (in Chinese with English abstract) [李东胜, 史作民, 刘世荣, 耿丽君 (2012). 南北样带温带区栎属树种种子化学组成与气候因子的关系. *生态学报*, 32, 7857–7865.]
- Li YH, Lu Q, Wu B, Zhu YJ, Liu DJ, Zhang JX, Jin ZH (2012). A review of leaf morphology plasticity linked to plant response and adaptation characteristics in arid ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 88–98. (in Chinese with English abstract) [李永华, 卢琦, 吴波, 朱雅娟, 刘殿君, 张金鑫, 靳占虎 (2012). 干旱区叶片形态特征与植物响应和适应的关系. *植物生态学报*, 36, 88–98.]
- Liu MS, Hong BG (1998). The distribution of Fagaceae in China and its relationship with climatic and geographic characters. *Acta Phytocologica Sinica*, 22, 41–50. (in Chinese with English abstract) [刘茂松, 洪必恭 (1998). 中国壳斗科的地理分布及气候条件的关系. *植物生态学报*, 22, 41–50.]
- Meng TT, Ni J, Harrison SP (2009). Plant morphometric traits and climate gradients in northern China: a meta-analysis using quadrat and flora data. *Annals of Botany*, 104, 1217–1229.
- Nicotra AB, Cosgrove MJ, Cowling A, Schlichting CD, Jones CS (2008). Leaf shape linked to photosynthetic rates and temperature optima in South African *Pelargonium* species. *Oecologia*, 154, 625–635.
- Niinemets Ü (1998). Are compound-leaved woody species inherently shade-intolerant? An analysis of species ecological requirements and foliar support costs. *Plant Ecology*, 134, 1–11.
- Niinemets Ü, Portsmouth A, Tena D, Tobias M, Matesanz S,

- Valladares F (2007). Do we underestimate the importance of leaf size in plant economics? Disproportional scaling of support costs within the spectrum of leaf physiognomy. *Annals of Botany*, 100, 283–303.
- Niinemets Ü, Portsmuth A, Tobias M (2006). Leaf size modifies support biomass distribution among stems, petioles and mid-ribs in temperate plants. *New Phytologist*, 171, 91–104.
- Niklas KL (1999). A mechanical perspective on foliage leaf form and function. *New Phytologist*, 143, 19–31.
- Pepe DJ, Royer DL, Wilf P, Kowalski E (2010). Quantification of large uncertainties in fossil leaf paleoaltimetry. *Tectonics*, 29, TC3015, doi: 10.1029/2009TC002549.
- Pickup M, Westoby M, Basden A (2005). Dry mass costs of deploying leaf area in relation to leaf size. *Functional Ecology*, 19, 88–97.
- Poorter L, Rozendaal DMA (2008). Leaf size and leaf display of thirty-eight tropical tree species. *Oecologia*, 158, 35–46.
- 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.
- Royer DL, Kooyman RM, Little SA, Wilf P (2009). Ecology of leaf teeth: a multi-site analysis from an Australian subtropical rainforest. *American Journal of Botany*, 96, 738–750.
- Royer DL, McElwain JC, Adams JM, Wilf P (2008). Sensitivity of leaf size and shape to climate within *Acer rubrum* and *Quercus kelloggii*. *New Phytologist*, 179, 808–817.
- Royer DL, Wilf P (2006). Why do toothed leaves correlate with cold climates? Gas exchange at leaf margins provides new insights into a classic paleotemperature proxy. *International Journal of Plant Sciences*, 167, 11–18.
- Royer DL, Wilf P, Janesko DA, Kowalski EA, Dilcher DL (2005). Correlations of climate and plant ecology to leaf size and shape: potential proxies for the fossil record. *American Journal of Botany*, 92, 1141–1151.
- Traiser C, Klotz S, Uhl D, Mosbrugger V (2005). Environmental signals from leaves—a physiognomic analysis of European vegetation. *New Phytologist*, 166, 465–484.
- Vogel S (2009). Leaves in the lowest and highest winds: temperature, force and shape. *New Phytologist*, 183, 13–26.
- 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.
- Wright IJ, Reich PB, Cornelissen JHC, Falster DS, Groom PK, Hikosaka K, Lee W, Lusk CH, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Pooter 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 ML, 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.
- Xu F, Guo WH, Xu WH, Wei YH, Wang RQ (2009). Leaf morphology correlates with water and light availability: What consequences for simple and compound leaves? *Progress in Natural Science*, 19, 1789–1798.
- Zhang L, Luo TX (2004). Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits. *Acta Phytocologica Sinica*, 28, 844–852. (in Chinese with English abstract) [张林, 罗天祥 (2004). 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展. 植物生态学报, 28, 844–852.]

责任编辑: 王根轩 责任编辑: 李 敏