

DOI: 10.5846/stxb201301230133

胡耀升, 么旭阳, 刘艳红. 长白山不同演替阶段森林植物功能性状及其与地形因子间的关系. 生态学报, 2014, 34(20): 5915-5924.

Hu Y S, Yao X Y, Liu Y H. The functional traits of forests at different succession stages and their relationship to terrain factors in Changbai Mountains. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(20): 5915-5924.

长白山不同演替阶段森林植物功能性状 及其与地形因子间的关系

胡耀升, 么旭阳, 刘艳红*

(北京林业大学森林培育与保护省部共建教育部重点实验室, 北京 100083)

摘要: 植物功能性状是近年来生态研究的热点。不同种群功能性状的差异决定竞争优势, 导致群落结构和性质发生改变, 进而演替。以长白山森林演替过程中 4 个阶段的典型群落为研究对象, 分析了长白山地区森林不同层次优势种的茎叶功能性状之间的关系、功能性状与地形因子的关系, 并对不同演替阶段群落功能性状进行了比较。结果发现, 比叶面积 (SLA) 与叶氮浓度 (LNC) 和茎磷浓度 (SPC) 正相关, 与叶干物质质量 (LDMC) 负相关; 叶厚度 (LT) 与 LDMC 负相关; LNC 与 LPC、SNC 和 LDMC 呈正相关; 茎氮浓度 (SNC) 与茎磷浓度 (SPC) 正相关; 茎组织密度 (STD) 与 LNC、SNC 正相关。通过灰色关联度分析发现, 海拔对 SLA、LNC、LPC、STD、SPC 影响最大; 坡向对于 LT、LDMC 影响最大; 坡位对 SNC 影响最大。各演替群落间的乔木层功能性状均有显著差异, 灌木层的功能性状无显著差异, 而草本层除了 LDMC、LPC、SNC 有显著差异外, 其它指标均无显著差异; SLA、STD、LNC 随演替的进行呈现明显增加趋势, LDMC、LPC 随演替呈减少的趋势。LDMC 和 SLA 是能体现群落演替差异的主要功能性状。

关键词: 长白山森林类型; 演替阶段; 功能性状; 地形因子

The functional traits of forests at different succession stages and their relationship to terrain factors in Changbai Mountains

HU Yaosheng, YAO Xuyang, LIU Yanhong*

The Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract: Plant functional trait has been a hot topic of ecological research in recent years. The difference of functional traits among different populations will decide competitive advantages and cause the changes of community structure, further leading to succession. The typical forest communities under four different succession stages in Changbai Mountains were selected, and the relationship between the functional traits of stems and leaves of dominant species in different layers were analyzed, also, the relationship of functional traits and terrain factors were studied, besides, functional traits in different stages of successions were compared. The results showed that leaf area (SLA) was positively correlated with leaf nitrogen content (LNC) and stem phosphorus content (SPC), and negatively correlated with leaf dry matter content (LDMC); leaf thickness (LT) was negatively correlated with LDMC; LNC was positively correlated with leaf phosphorus content (LPC)、SNC、LDMC; SNC was positively correlated with SPC. Based on Grey correlation degree analysis, it indicated that the elevation was the most influential topographic factor on SLA, LNC, LPC, STD and SPC; LDMC and leaf thickness was most affected by slope aspect; and SNC was affected by slope position. There were differences in the functional traits of the plant species in tree layers of the forest communities, no obviously difference in shrub layers, as to the leaf functional

基金项目: 国家“十二五”林业科技支撑项目 (2012BAC01B03-3)

收稿日期: 2013-01-23; 网络出版日期: 2014-03-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liuyh@bjfu.edu.cn

traits, except of LDMC, LPC, SNC of the plant species in herbage layers had significant differences, other indicators no difference. LDMC and SLA are the main leaf functional traits that reflect the differences among communities succession.

Key Words: Changbai Mountains; community succession; functional trait; terrain factor

植物功能性状是指一切对植物的定居、生存和适应有着潜在重要影响的,或与获取、利用和保存资源的能力有关的属性^[1-2],如叶片大小、厚度、种子大小、扩散模式、冠层高度等^[3]。它是植物在漫长的进化和发展过程中,与环境相互作用的结果,反映了植物在表征生态系统功能方面的生态指示作用,强调其与生态系统的过程和功能的关系^[4]。植物功能性状的变化通常被描述为主要器官(叶片、茎、根和生殖结构)间营养元素分配及形态结构的差异^[5],然而,功能性状不应该被孤立地看待和分析,因为多个性状之间经常是相互协调的。叶功能性状与植物生物量,植物对资源的获取、利用关系最为密切,能够反映植物适应环境变化而形成的生存对策,易于测定,可以对大量植物种类进行比较和研究^[6]。目前,有关植物功能性状的研究大多集中在光合器官-叶^[7-10],很少有人考虑到植物不同器官间功能性状的联系。而茎作为植株向上生长和保持长期有效生长所提供结构支撑的器官,其性状特征对植物的生长和分布具有重要的指示作用,且能承载一定的环境变化信息^[11]。研究植物各器官间功能性状的关联,有助于确定控制功能性状的内在机制以及性状间的比例关系。

不同环境及物种本身的遗传因素决定了植物功能性状的表达,在环境变化过程中,不同种群功能性状的差异决定了种群的种间关系,如某一(些)性状就可能决定着植物种群在竞争中的结果,最后导致群落结构和性质产生改变,进而发生演替^[12]。现在对植物功能性状的研究,多是探讨成年植株在一个特定时间(如叶完全发育成熟后)的功能性状之间的关系^[13-15],是一个相对的“静态变量”,而忽略了在森林植株个体和构件单元(如茎和叶)的不同发育时期植物功能性状的动态变化。树种的叶、枝条和树干的功能性状可以较好反映该环境下种群适应性和竞争能力^[16-17],许多研究表明这些性状之间也具有密切的相关性^[18-20]。随着植物群落演替的进程,群落环境、群落组成与结构都将发生变化,而地形因子

作为间接生态因子引起光照、温度和水分等因子的重新分配,对树种的上述功能性状具有重要影响。近年来,关于树种功能性状及其与环境因子关系的研究成为生态学的热点问题^[21-22]。

长白山分布着大面积未受干扰的温带原始森林,原始阔叶红松林作为长白山西部地区的地带性顶级植被类型,一直是我国过去几十年间的重要木材产地之一,然而由于长期的过度采伐利用,大部分退化为次生林。近年来,随着国家重点林业生态保护工程的实施,该林区的森林生态系统正处于不同的恢复发展阶段^[23]。为了研究长白山温带森林不同演替阶段的植物功能性状及其变化,以空间代替时间的调查方法,在长白山地区选取 30a 次生杨桦林、70a 次生阔叶林、130a 针叶林以及 200a 阔叶红松林,通过测定 LDMC、SLA、叶厚度、叶 N、叶 P 和茎组织密度、茎 N、茎 P 等 8 种功能性状,旨在探讨:(1)茎、叶功能性状间的关系在森林群落中所呈现的特征以及不同地形因子对茎、叶功能性状的影响;(2)阔叶红松林不同演替阶段的茎叶功能性状间有何异同,哪些功能性状最能表现演替间差异等问题。本研究可为研究温带森林群落动态演替过程提供了理论基础和数据支持。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究地区概况

研究区域设置在长白山自然保护区(N42°24', E128°06')的红松阔叶林带,该林带分布在海拔 720—1100 m 范围内,属于受季风影响的温带大陆性山地气候,年平均温度 3.3℃,最高温出现在 8 月,平均 20.5℃,最低温出现在 1 月,平均 16.5℃。年降雨量 600—900mm,土壤为山地暗棕色红壤,土层厚度 20—100cm。植被丰富,乔木主要有:红松 *Pinus koraiensis*、色木槭 *Acer mono*、蒙古栎 *Quercus mongolica*、紫椴 *Tilia amurensis*、水曲柳 *Fraxinus mandshurica* 等;灌木主要有:假色槭 *A. pseudo-sieboldianum*、东北溲疏 *Deutzia amurensis*、青楷槭 *A. tegmentosum* 和毛榛

Corylus mandshurica 等;草本包括:山茄子 *Brachybotrys paridiformis*、苔草 *Carex* spp. 及一些蕨类^[24]。

1.2 野外调查和样品采集

本研究于 2012 年 7—8 月进行。采用样方调查法,对 30a 次生杨桦林、70a 次生阔叶林、130a 针叶林以及 200a 阔叶红松林等 4 种处于不同演替阶段的主要林型进行样方调查。每种林型随机选择 4 个 20m×20m 样地,在样地中进行群落学调查。对乔木进行每木检尺,记录树高、胸径、冠幅,再将样地分成 16 个 5m×5m 的单元格在坐标纸上标记每棵树的位置。在样地的 4 个角距边缘 1m 处各设 1 个 5m×5m 的大样方,调查灌木的种类、株数、株高和盖度;在每个 5m×5m 大样方的 4 个角再选择 4 个 1m×1m 的小样方,调查草本的种类、株高和盖度。记录每个样地的海拔高度、坡度、坡位和坡向。

计算每个样地乔木层、灌木层、草本层各物种的

重要值,选取重要值占优势(大于 0.1 的)的物种进行叶片采集。确定优势种后,每个样地中,每一优势种选择 5 株或 10 株(乔木、灌木为 5 株,草本为 10 株)生长成熟、长势良好的个体,采集完全展开、没有病虫害且未被遮光(一些阴生植物除外)的叶片和枝条。乔木尽量选取在树冠外层枝条上的叶片。乔木和灌木通常先采下枝条,再用剪刀剪下叶片,草本则直接剪下叶片(均不带叶柄)。将叶片置于两片湿润的滤纸之间,放入自封袋内,带回实验室,放入冰箱保鲜层中储存。不同生活型植物叶片采集数量及测定分配如表 1 所示。

1.3 测定指标及方法

测定叶干物质含量(LDMC)、叶厚度(LT)、比叶面积(SLA)、叶氮浓度(LNC)、叶磷浓度(LPC)、茎组织密度(STD)、茎氮浓度(SNC)、茎磷浓度(SPC)等 8 项指标。

表 1 叶片采集数量

Table 1 Quantity of Leaf Collection

植物类型 Plant type	采集数量 Number	用途 Use	
		叶干物质含量 LDMC; 叶厚度 LT;比叶面积 SLA	叶氮浓度 LNC; 叶磷浓度 LPC
乔木 Arbor	5 株×4 个方向×10 个叶片	4 个方向×20 个叶片	4 个方向×30 个叶片
灌木 Shrub	5 株×10 个叶片	20 个叶片	30 个叶片
草本 Herbal	10 株×5 个叶片	20 个叶片	30 个叶片

SLA: 比叶面积 Specific leaf area; LT: 叶厚度 Leaf thickness; LDMC: 叶干物质含量 Leaf dry matter content; LNC: 叶氮浓度 Leaf nitrogen concentration; LPC: 叶磷浓度 Leaf phosphorus concentration

1.3.1 LDMC 的测定方法

将叶片放入 5℃ 的黑暗环境中储存 12h,取出后迅速用滤纸吸干叶片表面的水分,在 1/100 的电子天平上称重(饱和鲜重)。将叶片放入 80℃ 箱内烘干 24h 后取出称重(干重)。LDMC = 叶片干重(mg)/叶片饱和鲜重(g)^[25]。

1.3.2 SLA 的测定方法

用 Epson PerfectionV700 Photo 扫描仪进行叶面积扫描,用 Winfolia 2007 进行叶面积的计算,得到的叶面积大小即叶大小(cm²);SLA = 叶片面积(m²) / 叶片干重(kg)^[25]。

1.3.3 叶厚度的测定方法

选用精度为 0.02mm 游标卡尺,在叶片上沿着主脉的方向均匀选 3 个点,测量叶片主脉一侧约 0.25cm 处的厚度^[25],3 个厚度值做平均即叶片的厚

度,每组 20 片叶子,其平均值即该组叶片的平均厚度。

1.3.4 茎组织密度 STD 的测定方法

截取直径 2cm 左右的新鲜茎段用排水法测定茎段体积,带回实验室 65℃ 烘干后称重,得到茎组织密度(mg/mm³)^[25]。

1.3.5 叶片、茎的氮、磷浓度的测定

叶片全氮的测定采用凯氏定氮法;叶片全磷的测定采用钼锑抗比色法^[26]。LNC(mg/g) = 叶片全氮(mg) / 叶片干重(g);LPC(mg/g) = 叶片全磷(mg) / 叶片干重(g)。

1.4 数据处理与分析

1.4.1 重要值的计算

采集样品之前进行乔木层、灌木层、草本层各物种重要值的计算,选取重要值占优势(大于 0.1)的物

种进行叶片、枝条采集和测定。重要值的计算公式如下:乔木重要值=(相对密度+相对优势度+相对频度)/300;灌木重要值=(相对密度+相对盖度+相对

频度)/300;草本重要值=(相对高度+相对盖度+相对频度)/300。16个样地共采集优势种样品392份。各演替阶段测定的优势种如表2所示。

表2 不同演替阶段群落基本特征与优势种组成

Table 2 Characteristics and Dominant species of forests at different succession stages

演替阶段 Succession stage	海拔 Elevation/ m	坡度 Gradient/ (°)	坡向 Exposure	坡位 Slope position	乔木层优势种 Dominant species of arbor	灌木层优势种 Dominant species of shrub	草本层优势种 Dominant species of herbal
I	903	10	2	2	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	丁香 <i>Syzygium aromaticum</i>	蹄盖蕨 <i>Athyrium filix-femina</i>
	910	7	5	3	旱柳 <i>Salix matsudana</i>	山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>	花碎米荠 <i>Cardamine leucantha</i>
	895	6	7	3	山杨 <i>Populus davidiana</i>	簇毛槭 <i>Acer barbinerve</i>	拟扁果草 <i>Enemion raddeanum</i>
	883	4	1	2		茶藨子 <i>Ribes komarovii</i>	麻黄 <i>Ephedra equisetina</i>
II	753	5	2	2	蒙古栎 <i>Phellodendron amurense</i>	假色槭 <i>Lonicera japonica</i>	美汉草 <i>Farges meehania</i>
	737	7	3	1	黄菠萝 <i>色木槭</i>	瘤枝卫矛 <i>忍冬</i>	山茄子麻黄
	723	9	7	2	水曲柳 <i>紫椴</i>	毛榛	
	761	4	8	3			
III	1016	8	1	1	臭冷杉 <i>Abies nephrolepis</i>	拧筋槭 <i>Acer triflorum</i>	水金凤 <i>Flos seu Radix</i>
	951	9	6	2	红松 <i>鱼鳞云杉</i>	狗枣 <i>Actinidia kolomikta</i>	<i>Impatiens nolitangeris</i>
	1027	6	5	2	<i>Picea jezoen</i>	茶藨子簇毛槭	山茄子麻黄
	996	5	2	2			
IV	853	4	3	3			
	890	8	6	2	红松 蒙古栎 紫椴	毛榛 茶藨子 溲疏 山梅	水金凤 美汉草 华北蹄盖蕨
	840	3	4	1	水曲柳	花丁香簇毛槭	花碎米荠
	873	9	1	1			

I:30a 次生杨桦林 30a Poplar-Birch Forest; II:70a 次生阔叶林 70a broad-leaved forest; III:130a 针叶林 130a aciculialvae; IV:200a 阔叶红松林 200a broad-leaved Korean pine forest

1.4.2 Pearson 相关分析

测定16个样地392份优势种样品的叶、茎功能性状值后,用SPSS18.0进行功能性状间的Pearson相关检验。

1.4.3 灰色关联度分析

用DPS软件对16个样地的地形因子和392个优势种样品的功能性状进行灰色关联度分析。数据输入过程中,各项功能性状及海拔、坡度数据均以实际观测记录值表示。坡位数据1表示上坡位,2表示中坡位,3表示下坡位。坡向数据是以朝东为起点(即为0°)顺时针旋转的角度表示,采取每45°为一个区间的划分等级制的方法,以数字表示各等级:1表示北坡(247.5—207.5°),2表示东北坡(292.5—337.5°),3表示西北坡(202.5—247.5°),4表示东坡(337.5—22.5°),5表示西坡(167.5—202.5°),6表示东南坡(22.5—67.5°),7表示西南坡(112.5—167.5°),8表示南坡(67.5—112.5°),即数字越大,表示

越向阳,越干热(表2)^[27]。

1.4.4 演替阶段功能性状的比较

将各优势种的功能性状值,根据这些植物的重要值进行加权,获得各样地乔木层、灌木层、草本层的叶、茎功能性状加权值,同一林型群落间进行平均,从而对不同演替阶段进行比较。数据采用One-way ANOVA分析。

2 结果与分析

2.1 不同茎、叶功能性状间相互关系

对所有样地优势种的采集样品进行茎、叶功能性状间的Pearson相关检验,其结果见表3。从表可看出SLA与LNC、SPC呈极显著正相关,与LDMC呈显著负相关;LT与LDMC呈显著负相关;LNC与LPC、SNC呈极显著正相关,与LDMC呈显著正相关;SNC与SPC呈极显著正相关;STD与LNC呈显著正相关,SNC呈极显著正相关。

表 3 功能性状 Pearson 相关系数

Table 3 Pearson correlation coefficients among functional traits

功能性状 Functional traits	叶厚度 LT	叶氮浓度 LNC	叶磷浓度 LPC	茎氮浓度 SNC	茎磷浓度 SPC	叶干物质含量 LDMC	茎组织密度 STD
比叶面积 SLA	-0.0443	0.2989 **	0.0496	0.0167	0.2529 **	-0.2003 *	-0.1249
叶厚度 LT		-0.1058	0.0694	-0.1129	0.053	-0.1812 **	-0.1513
叶氮浓度 LNC			0.6401 **	0.296 **	-0.1648	0.2205 *	0.1719 *
叶磷浓度 LPC				-0.2039 *	0.2645 **	-0.0135	-0.1484
茎氮浓度 SNC					0.6004 **	0.2917 **	0.2645 **
茎磷浓度 SPC						-0.0807	0.0013
叶干物质含量 LDMC							0.1513

* * $P<0.01$, * $P<0.05$; SLA: 比叶面积 Specific leaf area; LT: 叶厚度 Leaf thickness; LDMC: 叶干物质含量 Leaf dry matter content; LNC: 叶氮浓度 Leaf nitrogen concentration; LPC: 叶磷浓度 Leaf phosphorus concentration; STD 茎组织密度 Stem tissue density ; SNC: 茎氮浓度 Stem nitrogen concentration; SPC: 茎磷浓度 Stem phosphorus concentration

2.2 茎、叶功能性状与地形因子的关系

本文选取 LDMC、LT、SLA、LNC、LPC、STD、SNC、SPC 等 8 个叶功能性状分别作为因变量,以海拔高度、坡度、坡位、坡向 4 个地形因子为自变量,以 16 个样地的实测数据进行灰色关联度分析(表 4)。灰色关联度值越大,自变量数列对因变量的影响越大。

表 4 功能性状与地形因子灰色关联度分析

Table 4 Grey relational grade analysis between functional traits and topographic factors

关联矩阵 Incidence matrix	海拔 Elevation	坡度 Gradient	坡位 Slope position	坡向 Exposure
SLA	0.696	0.683	0.673	0.569
LT	0.650	0.712	0.675	0.742
LNC	0.500	0.449	0.406	0.329
LPC	0.751	0.733	0.658	0.727
SNC	0.471	0.427	0.449	0.359
SPC	0.770	0.768	0.831	0.752
LDMC	0.570	0.590	0.646	0.659
STD	0.513	0.458	0.393	0.452

由表 4 可看出,影响 SLA 的各地形因子排序为海拔>坡度>坡位>坡向;影响 LT 的各地形因子排序是坡向>坡度>坡位>海拔;影响 LNC 的各地形因子排序是海拔>坡度>坡位>坡向;影响 LPC 的各地形因子排序是海拔>坡度>坡向>坡位;影响 SNC 的各地形因子排序是海拔>坡位>坡度>坡向;影响 SPC 的各地形因子排序是坡位>海拔>坡度>坡向;影响 LDMC 的各地形因子排序是坡向>坡位>坡度>海拔;影响 STD 的各地形因子排序是海拔>坡度>坡向>坡位。总结来说,对 SLA、LNC、LPC、STD、SPC 来讲,海

拔对其影响最大;对于 LT、LDMC 来讲,坡向对其影响最大;对 SNC 来讲,坡位对其影响最大。

2.3 不同演替阶段森林群落间茎、叶功能性状的比较

演替群落的各个成员由于其优势度不同,在决定群落的结构和生态功能上作用不同,演替群落与其所在环境也有着不可分割的联系,生境特征决定着森林群落的种类;同时森林群落也不断影响着生境的许多特征^[28]。因此,本文试图依据重要值的概念,对不同演替阶段中各物种的茎、叶功能性状进行加权,从而得到整个演替群落的功能性状总体特征,进而从茎、叶功能性状的角度比较不同群落的演替特征。

2.3.1 不同演替群落间叶功能性状的比较

不同演替阶段草本植物的叶干物质含量(LDMC)普遍比乔木和灌木低,而其比叶面积(SLA)普遍高于乔木和灌木(图 1)。就各演替阶段乔木而言,演替前期的 LDMC 与演替中期 I 阶段的有显著差异($P<0.05$),演替中期 II 阶段的 SLA 与演替中期 I 阶段、演替后期的 SLA 有显著差异($P<0.05$);各演替阶段灌木的 LDMC 和 SLA 均无显著差异($P>0.05$);演替后期草本的 LDMC 与演替前期的有显著差异($P<0.05$)。就变化趋势而言,乔木、灌木和草本在演替间的变化趋势较为接近,叶干物质含量整体呈现下降的趋势,而比叶面积基本呈现上升的趋势。

不同演替阶段的叶厚度(LT)就变化趋势而言,灌木和草本在演替间的变化趋势较为接近,且变化幅度较小;乔木则有差别,呈现上升的趋势(图 2)。演替中期 I 阶段乔木的 LT 与演替中期 II 阶段的有

显著差异 ($P < 0.05$), 而其他演替阶段的灌木草本均无显著差异 ($P > 0.05$) (图 2)。

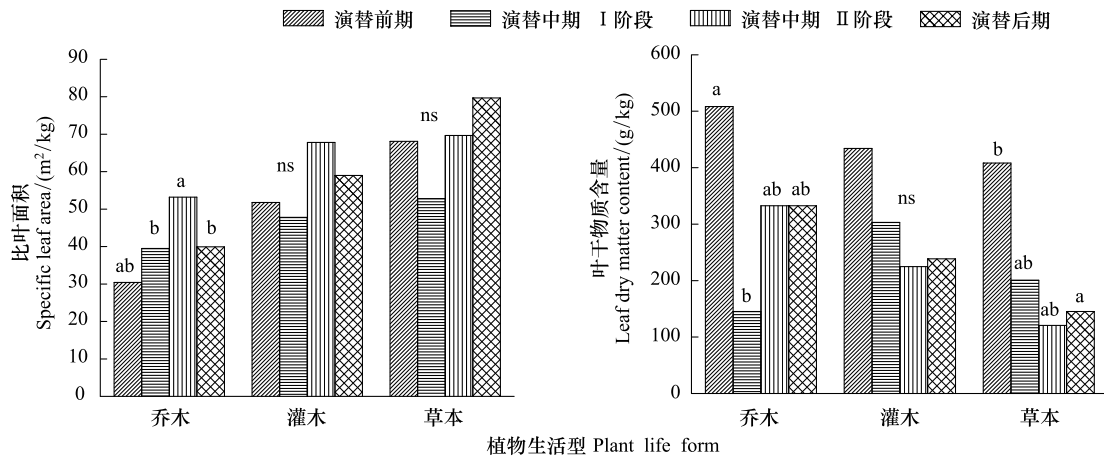


图 1 不同演替阶段叶干物质含量及比叶面积变化趋势

Fig.1 The variation of LDMC and SLA between different succession stages

演替前期 Early of succession; 30a 次生杨桦林; 30a Poplar-Birch Forest; 中期 I 阶段: 70a 次生阔叶林 I; 70a broad-leaved forest; 中期 II 阶段: 130a 针叶林 II; 130a aciculialvae; 后期 Late of succession; 200a 阔叶红松林 200a broad-leaved Korean pine forest; 各列间标有不用英文字母表明二者的差异显著水平 ($P < 0.05$), ns 表示无差异

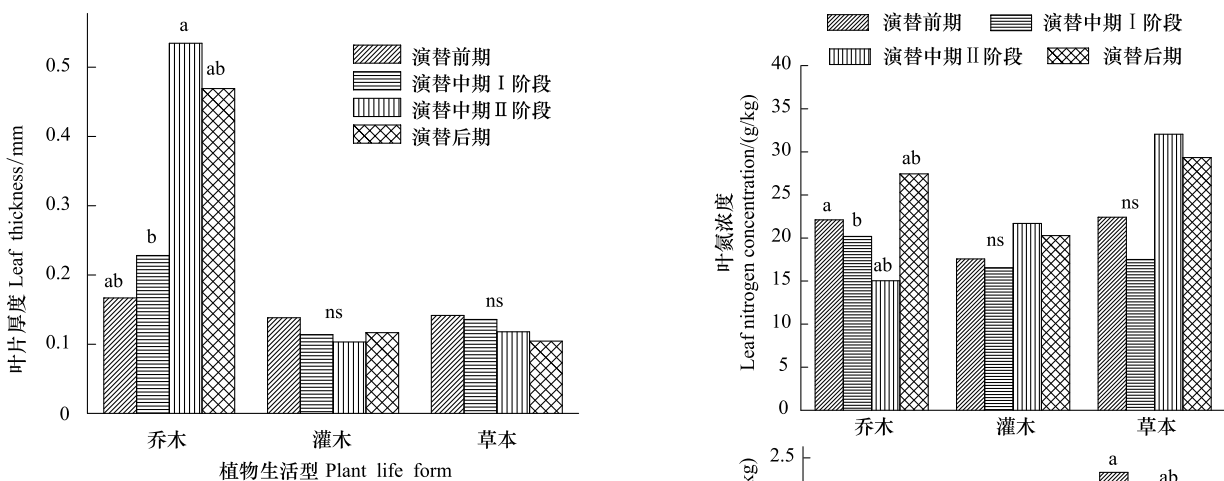


图 2 不同演替群落叶厚度变化趋势

Fig. 2 The variation of leaf thickness between different succession stages

叶氮浓度演替前期各生活型间差异较小, 后期则有明显变化, 但总体均呈现上升趋势 (图 3)。草本的叶氮浓度略高于乔木和灌木。叶磷浓度草本高于乔木和灌木。乔木和灌木各演替间变化趋势较为近似。演替中期 I 阶段乔木的 LNC 与演替中期 II 阶段的有显著差异 ($P < 0.05$), 演替前期草本的 LPC 与演替中期 I 阶段的有显著差异 ($P < 0.05$), 而其他演替阶段的均无显著差异 ($P > 0.05$) (图 3)。

2.3.2 不同演替群落间茎功能性状的比较

茎组织密度 (STD) 是茎单位体积的质量。假定

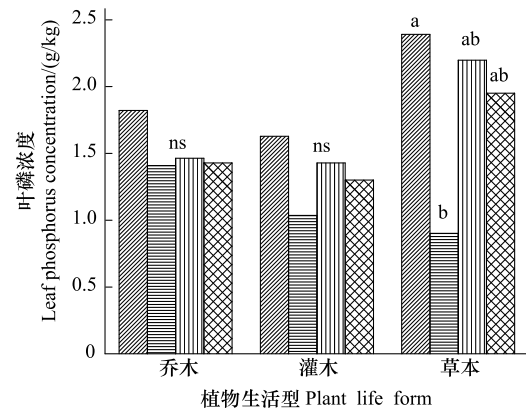


图 3 不同演替群落叶氮浓度与叶磷浓度变化趋势

Fig.3 The variation of LNC and LPC between different succession stages

茎的体积和质量之间存在一种紧密的联系, 这个比率可以看作反映了植物组织的特定质量^[29]

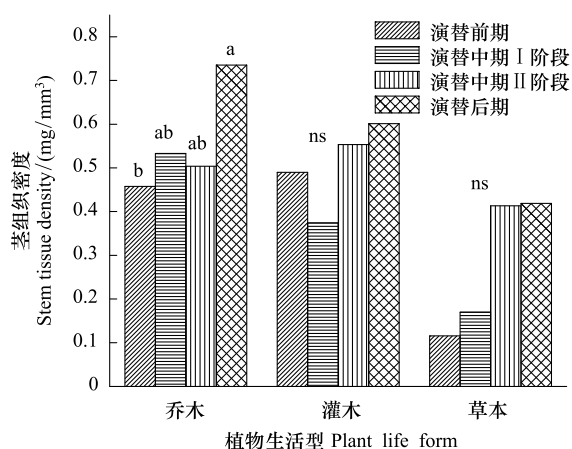


图 4 不同演替群落茎组织密度变化趋势

Fig.4 The variation of STD between different succession stages

不同演替阶段乔木和草本的茎组织密度(STD)变化趋势较为接近,灌木略有不同,但总体都是呈上升趋势(图4)。演替前期乔木的STD与演替后期的有显著差异($P<0.05$),而其他演替阶段的灌木和草本均无显著差异($P>0.05$)(图4)。

各演替阶段草本茎氮、茎磷浓度明显高于乔木和灌木,乔木和灌木各演替间变化趋势较为近似,且不同生活型的在数值上接近(图5)。演替前期乔木的SNC与演替后期的有显著差异($P<0.05$),演替中期II阶段草本的SNC与演替前期、演替中期I阶段的有显著差异($P<0.05$)。演替前期乔木的SPC与演替中期I阶段的有显著差异($P<0.05$),而其他演替阶段灌木和草本的SPC均无显著差异($P>0.05$)(图5)。

3 讨论

3.1 茎、叶功能性状间的相互关系

本研究表明,长白山森林植物功能性状中的SLA与LNC、LPC呈正相关关系,与LDMC呈负相关关系,这些结论与李宏伟等^[30]的研究基本一致。比叶面积(SLA)反映植物获取资源的能力,与植物的生存对策有密切的联系^[31]。叶片厚度通常被作为一个非常有价值的特性,它可能与资源获取、水分保存和同化有关。刘金环等^[32]对科尔沁沙地23种植物研究发现,叶干物质含量与厚度呈负相关,这与本研究结论相同。茎组织密度(STD)与LNC之间的相关性反映了叶片在生化和生物学方面的功能需求,叶内生物量分配中的一部分是由叶对茎的机械支撑

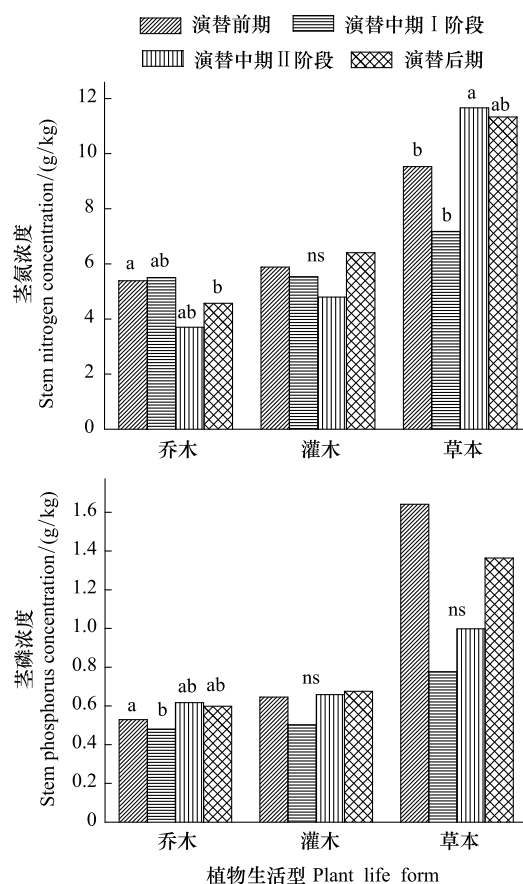


图 5 不同演替群落茎氮浓度与茎磷浓度变化趋势

Fig.5 The variation of SNC and SPC between different succession stages

与传导的需求所导致的,是植株冠层结构的结果^[33]。LNC与LPC、SNC呈极显著正相关,植物中的氮、磷和钾是协同元素,它们之间一般呈正相关关系^[34]。

3.2 茎、叶功能性状与地形因子的关系

植物的生长发育不仅取决于自身生理特性,也受到环境条件的影响。本研究表明海拔对SLA、LNC、LPC、STD、SPC的影响最大;而坡向对LT和LDMC影响最大;坡位对SNC的影响最大。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^[35]。海拔对植物功能性状的影响机理主要是随着海拔的升高,植物生长发育逐渐受到温度和水分限制,因而适应性会发生显著变化,尤其叶片对环境变化反应更为敏感,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^[33],

也曾有研究表明,随着海拔的升高,植物的叶大小和叶氮含量均呈降低的趋势^[36]。在山地环境中,不同坡位形成的小生境差异较大,上坡位太阳辐射和紫外线照射强、土层薄、土壤贫瘠、土壤含水量低、温度较高等特点^[37],与中下坡位形成差异,因而表现出坡位对 SNC 的影响较大。坡向的变化亦会影响到光照、温度和水分条件,特别是在北半球地区,东坡与西坡、东北坡与东南坡、西北坡与西南坡以及各种不同坡向之间所受影响光照时间和强度不同,其所在地段的温度和水分条件必然也会有一定的差异。这种环境条件的差异必然会影响植物的叶片形态^[38],表现为坡向与 LT、LDMC 之间的相关。

3.3 不同演替阶段群落茎、叶功能性状的比较

本研究表明,SLA、STD 和 LNC 随演替的进行呈现明显增加趋势,LDMC 和 LPC 随演替呈减少的趋势。SLA 和 LDMC 与植物的相对生长速率和资源利用有紧密的关系。叶干物质含量主要反映的是植物对养分元素的保有能力^[38]。比叶面积能够反映植物对碳的获取与利用的平衡关系^[39]。就各演替阶段来说,随着演替的进行,LDMC 呈下降趋势,而 SLA 呈上升趋势。叶干物质含量的增加,即比叶面积的减小,使叶片内部水分向叶片表面扩散的距离或阻力增大,降低植物内部水分散失^[37]。比叶面积大的植物能很好的适应资源丰富环境。

叶的形成机制与适应能力及其表现普遍被认为是与叶的能量平衡有关^[40]。厚的叶边缘往往会阻止叶片与周围的空气进行热量交换,减慢二氧化碳和水蒸气进出叶片的扩散速率^[41]。演替早期相对小的叶片会使其具有较高的热交换能力,在高温低湿、高光和低养分的环境下更有优势。茎组织密度是植株相对生长速率(组织密度越低生长速率越高)与茎对病原体以及物理伤害等非生物因素抵抗能力之间权衡关系的结果^[25]。随着演替的进行,茎组织密度增大,有利于增加茎的机械强度和茎材料对病原体的抵抗能力。

就本研究的各演替阶段来说,演替顶级阶段阔叶红松林 LNC 很高,LPC 较低,演替初期杨桦林 LNC 低,而 LPC 较高。曾有研究表明,植物叶片的 N、P 含量在不同时期往往表现出较大的差异^[42],这一方面可能与植物自身有关,在生长前期叶片生长代谢旺盛,需要大量的蛋白质和核酸,满足生长要

求,提升了 N、P 浓度;而到了中后期,植物吸收的营养元素主要转移到其他器官,用于开花及种子的发育,降低了叶片中的含量^[43]。另一方面可能与森林土壤中的氮、磷元素含量有关。土壤中的氮、磷元素影响和限制着植物的生长状况和生产力,并且会影响演替的进展方向^[44]。土壤养分随着演替的进行不断发生变化,且变化复杂。曾有研究表明随着演替的进行,土壤的全氮和有机质含量增加明显^[45],土壤活性磷一般被认为是逐渐减少的^[46]。相比较演替中期,演替后期的叶磷浓度有所增加,可能是因为后期的森林已经改变了它的叶片磷分配,以抵消相对短缺的 P,把更多的 P 从支持组织(如叶柄、茎)分配到叶片,以提高光捕捉力^[47]。不同演替阶段群落灌木的功能性状之间无显著差异,其原因可能是各群落林下灌木的重要值及功能性状无差异,使得各群落灌木层的功能性状差异不显著。

References:

- [1] Reich P B, Wright I J, Cavender B J. The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 2003, 164:143-164.
- [2] Violle C, Navas M L, Vile D. Let the concept of trait be functional. *Oikos*, 2007, 116: 882-892.
- [3] Díaz S, Cabido M. Vive la difference: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, 2001, 16: 646-655.
- [4] Meng T T, Ni J, Wang G H. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31 (1): 150-165.
- [5] Wright I J, Westoby M. The economics of leaves: plants build leaves as investments that vary in cost, revenue and lifespan. *Australasian Science*, 2004, 25: 34-37.
- [6] Vendramini F, Díaz S, Gurvich D E. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*, 2002, 154: 147-157.
- [7] Ren Y X, Zhang Y, Hou J H, Li Y, Yao J. Comparison and Analysis of Leaf Functional Traits among Main Forest Communities in Mt. West of Beijing. *Journal of Green Science and Technology*, 2012, 3: 8-14.
- [8] Liu X X, Li J Q. Study on the Functional Traits of Plant Leaf in Beijing Yeyahu Wetland. *Journal of Anhui Agri*, 2008, 36 (20): 8406-8409, 8428.
- [9] Yan D L, Ren Y Y, Lian J F, Sheng L J. Leaf functional traits and correlations in the three dominant families. *China Forestry Science and Technology*, 2012, 26(3):34-37.

- [10] Bao L, Liu Y H. Comparison of leaf functional traits in different forest communities in M t. Dongling of Beijing. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(7): 3692-3702.
- [11] Wright I J, Falster D S, Pickup M. Cross- species patterns in the coordination between leaf and stem traits, and their implications for plant hydraulics. *Physiologia Plantarum*, 2006, 127: 445-456.
- [12] Fu D G, Duan C Q. Advances in plant functional traits in plant ecology. *Advances in ecological sciences*. Beijing: Higher Education Press, 2007. 97-121.
- [13] Li L, Feng S D, Wang J B. Relationship between photosynthetic characteristics and leaf functional traits of 12 plant species of marshes in Sanjiang Plain. *Wetland Science*, 2010, 9(3): 225-235.
- [14] Shi Y, Wen Z M, Gong S H. Comparisons of relationships between leaf and fine root traits in hilly area of the Loess Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(22): 6805-6815.
- [15] Xu Q H, Zang R G, Xie H C. Analysis on Plant Functional Traits of *Populus* Species in the Tianshan Mountains. *Arid Zone Research*, 2012, 29(3): 425-431.
- [16] McIntyre S, Lavorel S, Landsberg J, Forbes T D A. Disturbance response in vegetation -towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10:621- 630.
- [17] Prior L D, Bowman D M J S, Emus D. Seasonal differences in leaf attributes in Australian tropical tree species: family and habitat comparisons. *Functional Ecology*, 2004, 18(5): 707- 718.
- [18] Juhrendt J, Leuschner C, Hölscher D. The relationship between maximal stomatal conductance and leaf traits in eight Southeast Asian early successional tree species. *Forest Ecology and Management*, 2004, 202:245-256.
- [19] Wright I J, Groom P K, Lamont BB, Poot P, Prior L D, Reich P B, Schulze E-D, Veneklaas E J, Westoby M. Leaf traits relationships in Australian plant species. 2004, 31: 551-558.
- [20] Wright I J, Westoby M. Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species, 2003, 17: 10-19.
- [21] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [22] Yang D M, Zhang J J, Zhou D, Qian M J, Zheng Y, Jin L M. Leaf and twig functional traits of woody plants and their relationships with environmental change: A review. *Chinese Journal of Ecology*, 2012, 31(3): 702-713.
- [23] Zhang Z T, Song X Z, Xiao W F. Characteristics of soil seed banks in logging gaps of forests at different succession stages in Changbai Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(6): 1293- 1298.
- [24] Ji L Z, Dong B L, Wei C Y, Wang M. Insect diversity a long a successional gradient in conifer and broad-leaved mixed forests in Changbai Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(9): 1527-1530
- [25] Cornelissen J H C, Lavorel S, Gamier E. A handbook of protocols for Standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51: 335-380.
- [26] Bao S D. Analysis method of soil agricultural chemistry. Third edition. Beijing: Chinese Agricultural Press, 2000: 135-155
- [27] Zhang F, Zhang J T, Zhang F. Pattern of forest vegetation and its environmental interpretation in Zhuweigou, Lishan Mountain Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(3): 421-427.
- [28] Ge F. *Modern Ecology*. Beijing: Science Press, 2002: 210-211.
- [29] Ryser P. The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: comparison of five ecologically contrasting grasses. *Functional Ecology*, 1996, 10: 717-723.
- [30] Li H W, Wang X A, Guo H. Leaf functional traits of different forest communities in Ziwuling Mountains of Loess Plateau. *Journal of Applied Ecology*, 2012, 31(3): 544-550.
- [31] Garnier E, Shipley B, Roumet C. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 2001, 15(5): 688-695.
- [32] Liu J H, Zeng DH, Don K L. Leaf traits and their interrelationships of main plant species in southeast Horqin sandy land. *Chinese Journal of Ecology*, 2006, 25(8): 921-925.
- [33] Westoby M, Falster D S, Moles A T. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 125-159.
- [34] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C. Assessing the generality of global leaf trait relationship. *New Phytologist*, 2005, 166: 485-496.
- [35] Loreau M, Naeem P. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 2001, 294: 804- 808
- [36] Craine J M, Lee W G.. Covariation in leaf and root traits for native and non-native grasses along an altitudinal gradient in New Zealand. *Oecologia*, 2003, 134: 471-478.
- [37] Qi J, Ma KM, Zhang Y X. Comparisons on leaf traits of *Quercus liaotungensis*Koidz on different slope positions in Dongling Mountain of Beijing. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(1): 122-128.
- [38] Ackerly D D, Knight C A, Weiss S B. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 2002, 130: 449-457.
- [39] Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Specific leaf area and leafdrymatter contentas alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 1999, 143: 155-162.
- [40] Niinemets J, Portsmouth A, Tobias M. Leaf size modifies support biomass distribution among stems, petioles and mid- ribs in

temperate plants. *New Phytologist*, 2006, 171: 91-104.

- [41] McDonald P G, Fonseca C R, Mc Covertton J. Leaf-size divergence along rainfall and soil- nutrient gradients: Is the method of size reduction common among clades? *Functional Ecology*, 2003, 17: 50-57.
- [42] Sterner R W, Elser J J. *Ecological Stoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton.: Princeton University Press, 2002: 257-271.
- [43] Sun S C, Chen L Z. Leaf nutrient dynamics and resorption efficiency of *Quercus liaotungensis* in the Dongling Mountain region. *Chinese Journal of Ecology*, 2001, 25: 76-82.
- [44] Zhigniew D, Stefan G. The role of woodland fragments, soil types, and dominant species in secondary succession on the western Carpathian foothills. *Vegetatio*, 1994, 111: 149-160.
- [45] Zhang Q F, You W H, Song Y C. Effect of plant community succession on soil chemical properties in Tiantong, Zhejiang Province. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1999, 10: 19-22.
- [46] Li Q K, Ma K P. Advances in plant succession eco-physiology. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26(9): 9-19.
- [47] Liu F D, Zhang M Y, Wen J. Leaf functional traits and trait relationships of tropical woody vegetation in relation to successional stage: Shifts in understory and canopy layers. *eco-science*, 2012, 19(3): 198-208.

参考文献:

- [4] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境及生态系统功能. *植物生态学报*, 2007, 31(1): 150-165.
- [7] 任一星, 张业, 侯继华, 李颖. 北京西山主要森林群落叶功能性状比较研究. *绿色科技*, 2012(3): 8-14.
- [8] 刘贤娴, 李俊清. 北京野鸭湖湿地植物叶功能性状研究. *安徽农业科学*, 2008, 36(20): 8406-8409.
- [9] 闫道良, 任燕燕, 连俊方. 3个优势科树种叶功能性状及其关联特性. *林业技术开发*, 2012, 26(3): 34-37.
- [10] 宝乐, 刘艳红. 东灵山地区不同森林群落叶功能性状比较. *生态学报*, 2009, 29(7): 3692-3702.
- [12] 付登高, 段昌群. 植物功能性状在植物生态学中的研究进展. *生态科学进展*. 北京: 高等教育出版社, 2007: 97-121.
- [13] 黎莉, 冯树丹, 王建波. 三江平原 12 种湿地植物光合特性与叶功能性状的关系研究. *湿地科学*, 2010, 9(3): 225-235.
- [14] 施宇, 温仲明, 龚时慧. 黄土丘陵区植物叶片与细根功能性状关系及其变化. *生态学报*, 2011, 31(22): 6805-6815.
- [15] 徐庆华, 臧润国, 谢怀慈. 天山北坡 4 种栽培杨树的功能性状分析. *干旱区研究*, 2012, 29(3): 425-431.
- [22] 杨冬梅, 章佳佳, 周丹, 钱敏杰, 郑瑶, 金灵妙. 木本植物茎叶功能性状及其关系随环境变化的研究进展. *生态学杂志*, 2012, 31(3): 702-713.
- [23] 张智婷, 宋新章, 肖文发. 长白山森林不同演替阶段采伐林隙土壤种子库特征. *应用生态学报*, 2009, 20(6): 1293-1298.
- [24] 姬兰柱, 董百丽, 魏春艳, 王淼. 长白山阔叶红松林昆虫多样性研究. *应用生态学报*, 2004, 15(9): 1527-1530.
- [26] 鲍士旦. *土壤农化分析*. 北京: 中国农业出版社, 2000: 135-155.
- [27] 张峰, 张金屯, 张峰. 历山自然保护区猪尾沟森林群落植被格局及环境解释. *生态学报*, 2003, 23(3): 21-427.
- [28] 戈峰. *现代生态学*. 北京: 科学出版社, 2002: 210-211.
- [30] 李宏伟, 王孝安, 郭华. 黄土高原子午岭不同森林群落叶功能性状. *生态学杂志*, 2012, 31(3): 544-550.
- [32] 刘金环, 曾德慧. 科尔沁沙地东南部地区主要植物叶片性状及其相互关系. *生态学杂志*, 2006, 25(8): 921-925.
- [37] 祁建, 马克明, 张育新. 北京东灵山不同坡位辽东栎叶属性的比较. *生态学报*, 2008, 28(1): 122-128.
- [43] 孙书存, 陈灵芝. 东灵山地区辽东栎叶养分的季节动态与回收效率. *植物生态学报*, 2001, 25: 76-82.
- [45] 张庆费, 由文辉, 宋永昌. 浙江天童植物群落演替对土壤化学性质的影响. *应用生态学报*, 1999, 10: 19-22.
- [46] 李庆康, 马克平. 植物群落演替过程中植物生理生态学特性及其主要环境因子的变化. *植物生态学报*, 2002, 26(增刊): 9-19.