

DOI: 10.5846/stxb201904200801

钟雅琪, 钟全林, 李宝银, 余华, 徐朝斌, 程栋梁, 乐新贵, 郑文婷. 毛竹扩张对亚热带常绿阔叶林主要树种叶结构型性状的影响. 生态学报, 2020, 40(14): 5018-5028.

Zhong Y Q, Zhong Q L, Li B Y, Yu H, Xu C B, Cheng D L, Le X G, Zheng W T. Effects of *Phyllostachys Edulis* expansion on leaf structural traits of main tree species in subtropical evergreen broad-leaved forests. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(14): 5018-5028.

毛竹扩张对亚热带常绿阔叶林主要树种叶结构型性状的影响

钟雅琪¹, 钟全林^{1,2,3,*}, 李宝银^{2,3}, 余 华^{1,4}, 徐朝斌¹, 程栋梁^{1,2,3}, 乐新贵⁵, 郑文婷^{1,6}

1 福建师范大学地理科学学院, 福州 350007

2 湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地, 福州 350007

3 福建师范大学福建省植物生理生态重点实验室, 福州 350007

4 闽江学院海洋学院, 福州 350108

5 江西阳际峰国家自然保护区管理局, 贵溪 335400

6 福州大学环境与资源学院, 福州 350116

摘要:毛竹扩张对常绿阔叶林生态系统的影响问题已成为近年国内外关注的热点问题之一。通过对常绿阔叶林和竹阔混交林内甜槠、青冈、枳椇以及青榨槭 4 树种主要叶结构型性状的调查与测定, 分析毛竹扩张对常绿阔叶林主要树种叶结构型性状的影响。结果表明: (1) 毛竹扩张不会显著改变乔木层 4 树种总体叶结构型性状特征。 (2) 不同生活型阔叶树种对毛竹扩张的响应策略不同。受毛竹扩张影响, 常绿阔叶树种叶组织密度 (LTD, leaf tissue density) 显著减小; 落叶阔叶树种叶宽 (LW, leaf width) 显著减小, 叶形态指数 (LMI, leaf morphology index) 则显著增大。 (3) 毛竹扩张会使乔木层 4 树种间部分叶结构型性状差异特征发生改变, 竹阔混交林中乔木层 4 树种间 LMI、LTD、比叶面积 (SLA, specific leaf area) 及叶干物质含量 (LDMC, leaf dry matter content) 的差异特征不同于常绿阔叶林; 毛竹向常绿阔叶林扩张后, 甜槠叶长 (LL, leaf length)、LW 及叶面积 (LA, leaf area) 显著增大; 青冈 LMI 显著增大, LDMC 和 LTD 显著减小; 枳椇的 LMI 显著增大, LW、LTD 显著减小; 青榨槭的 LW 显著减小。 (4) 毛竹扩张会造成乔木层树种部分叶结构型性状间关系发生改变, 使林木的 LL 与 LW、LA 与 LW 间的截距减小, 造成林木 LL 与 LW、LA 与 LW 之间的数量关系发生改变。

关键词:毛竹扩张; 叶结构型性状; 常绿阔叶林; 乔木层林木; 生活型

Effects of *Phyllostachys Edulis* expansion on leaf structural traits of main tree species in subtropical evergreen broad-leaved forests

ZHONG Yaqi¹, ZHONG Quanlin^{1,2,3,*}, LI Baoyin^{2,3}, YU Hua^{1,4}, XU Chaobin¹, CHENG Dongliang^{1,2,3}, LE Xingui⁵, ZHENG Wenting^{1,6}

1 College of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 State Key Laboratory Breeding Base of Humid Subtropical Mountain Ecology, Fuzhou 350007, China

3 Fujian Province Key Laboratory of Plant Ecophysiology, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

4 College of Oceanography, Minjiang University, Fuzhou 350108, China

5 Yangjifeng National Nature Reserve Administration of Jiangxi Province, Guixi 335400, China

基金项目:国家自然科学基金项目 (31971643); 福建省科技厅产学研重点项目 (2019N5009); 福建省杰出青年基金滚动资助项目 (2018J07003)

收稿日期:2019-04-20; **网络出版日期:**2020-04-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: qlzhong@126.com

6 College of Environment and Resources, Fuzhou University, Fuzhou 350116, China

Abstract: It is increasingly recognized that effects of *Phyllostachys edulis* expansion on evergreen broad-leaved forest ecosystem have been become one of the concerned hot issues. To analyze effects of *P. edulis* expansion on leaf structural traits of main tree species in evergreen broad-leaved forest, we investigated and measured leaf structural traits of four main tree species (i.e. *Castanopsis eyrei*, *Cyclobalanopsis glauca*, *Acer davidii*, and *Hovenia acerba*) in evergreen broad-leaved forest as well as bamboo and broad-leaved mixed forest. The results showed that (1) *P. edulis* expansion did not significantly change character of total leaf structural traits of four arbor species. (2) Tree species of different life forms had different responses to *P. edulis* expansion. In response to *P. edulis* expansion, leaf tissue density (LTD) of evergreen broad-leaved tree species decreased significantly. Leaf width (LW) of deciduous broad-leaved tree species decreased significantly, but leaf morphology index (LMI) increased significantly. (3) The differences between partial leaf structural traits of four arbor species were altered by *P. edulis* expansion. The otherness of LMI, LTD, specific leaf area (SLA), and leaf dry matter content (LDMC) of four arbor species in bamboo and broad-leaved mixed forest was different from that in evergreen broad-leaved forest. Leaf length (LL), LW, and leaf area (LA) of *C. eyrei* increased significantly. LMI of *C. glauca* increased significantly, while LDMC and LTD decreased significantly. LMI of *H. acerba* increased significantly. LW and LTD decreased significantly. LW of *A. davidii* decreased significantly. (4) The differences of effects of *P. edulis* expansion on relationships between leaf structural traits were detected. Intercept between LL and LW, and between LA and LW of four arbor species were decreased under *P. edulis* expansion, so quantitative relationships between LL and LW, and between LA and LW were changed.

Key Words: *Phyllostachys edulis* expansion; leaf structural traits; evergreen broad-leaved forest; arbor species; life form

植物功能性状(plant function traits, PFT)是指影响植物个体生存、发育和繁殖所表现出的生理、形态和生活习性上的特性^[1-2]。它是植物长期演化过程中对不同生活环境适应的结果^[3],反映了植物对生存环境中各种资源的利用情况与适应性^[4-6],是连接植物与环境的桥梁^[7]。叶片是植物进行光合作用,合成光合产物以及获取养分的重要场所,它与环境接触面积最大、是植物对环境变化响应明显的敏感性器官^[5]。在植物各器官功能性状中,叶功能性状(leaf functional traits, LFT)与植物的生存策略及资源利用能力等联系密切^[8],能够直接反映植物适应环境所形成的生存对策^[9-11]。叶功能性状可以划分为两大类型,即叶结构型性状和叶功能型性状。其中前者是指植物叶片的生物化学结构特征,它在一定环境中保持相对稳定不变,并且能反映植物为获得最大程度的碳收入而采取的适应性策略^[12];后者则是反映叶片生长代谢的指标,它会随着时间和空间的变化而改变,稳定性相对较差,难以深入解释植物在长期进化过程中的适应策略^[13]。因此,本文仅从叶结构型性状方面开展亚热带常绿阔叶林主要树种对毛竹扩张的响应与适应机制研究,具有重要的生态学意义。

毛竹(*Phyllostachys edulis*)属于禾本科(Poaceae)竹亚科(Bambusoideae)刚竹属(*Phyllostachys*),是一种特殊的高大克隆乔木状散生植物。它依靠其鞭根进行无性繁殖,向临近的林分内生长并逐渐扩张、蔓延,具有强大的繁衍生殖和空间拓展能力^[14]。亚热带常绿阔叶林是我国重要的地带性植被,具有丰富的生物多样性资源和巨大的生态效益^[15],在调节气候、涵养水源和保持水土等方面发挥着重要作用^[16]。由于毛竹在向临近常绿阔叶林扩张过程中,与阔叶树种的生态位存在着交叉或重叠^[16],其必然会与阔叶树种争夺光、水、热、土壤养分以及地上空间等资源,可能导致林木叶片功能性状发生变化,进而影响林木的正常生长与生存。目前,有关毛竹扩张对亚热带常绿阔叶林影响的研究多集中于毛竹扩张对森林的物种组成^[17]、群落结构^[18]、生物多样性^[16]、N循环^[19]等群落学与生态效应影响方面,而有关毛竹扩张对常绿阔叶林林木叶功能性状影响方面的研究较少。本文以存在于常绿阔叶林和竹阔混交林中的四个相对优势树种,即常绿阔叶树种甜槠(*Castanopsis eyrei*)和青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、落叶阔叶树种青榨槭(*Acer davidii*)和枳椇(*Hovenia acerba*)

为研究对象,试图探究:(1)毛竹扩张是否会改变乔木层林木叶结构型性状特征?(2)毛竹扩张对不同生活型林木叶结构型性状的影响是否具有 consistency?(3)毛竹扩张是否改变乔木层 4 种林木间叶结构型性状的差异特征?(4)毛竹扩张是否会影响乔木层林木叶结构型性状指标间的关系特征? 研究结果可为探明我国亚热带常绿阔叶林主要森林植物叶功能性状对毛竹扩张的响应机制,进一步开展毛竹扩张对常绿阔叶林的林分质量与生态功能的影响机制研究等提供理论依据,并为适度控制毛竹扩张、开展常绿阔叶林生态系统健康研究等提供实践指导。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

江西阳际峰自然保护区地处江西省东北部,贵溪市境内($27^{\circ}51'07''$ — $28^{\circ}00'24''$ N, $117^{\circ}13'42''$ — $117^{\circ}24'22''$ E),属武夷山脉中段西北坡(图 1),保护区面积 10946 hm^2 ,森林覆盖率达 99.7%,境内保存有 6000 余 hm^2 原生性较强的常绿阔叶林,1878 种高等植物,分别属 8 个植被型 72 个群系,240 科 830 属,是我国亚热带常绿阔叶林的典型代表。保护区属中亚热带湿润季风山地气候,年平均气温 11.4 — 18.5°C ,年平均降水量 1870 — 2191.3 mm ,无霜期 200 — 256 d ,区内气象灾害少,光、温、水等气候资源时空分布较均匀,有利于动植物生长及繁衍,为科学研究提供了理想的研究平台。

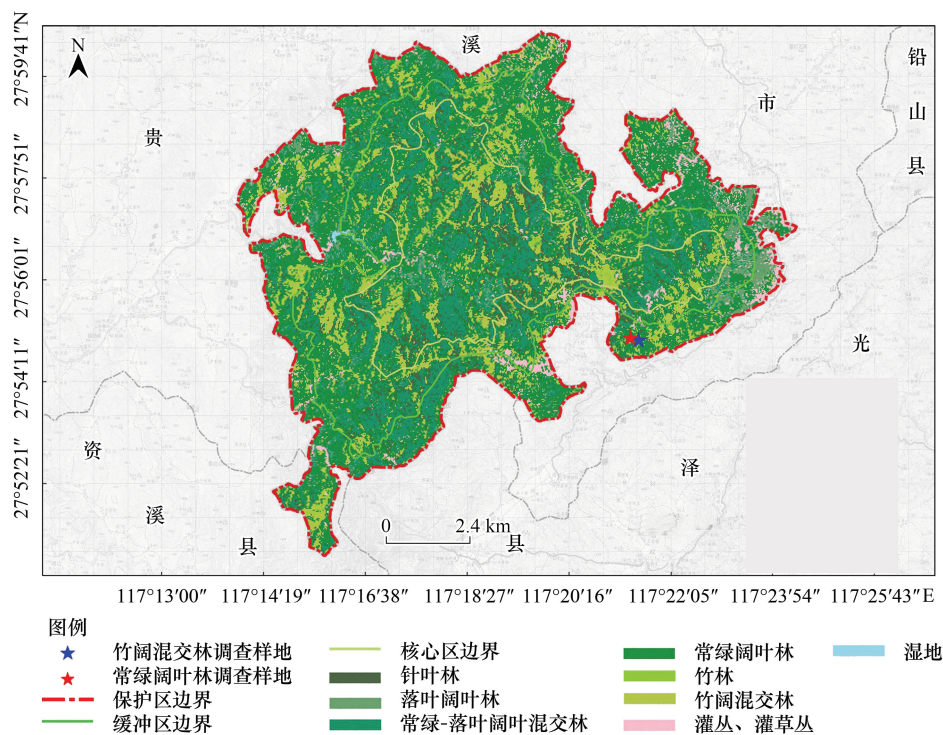


图 1 研究区位置图

Fig.1 Location map of research area

1.2 样地设置与样品采集

在江西省阳际峰国家级自然保护区内,沿毛竹水平扩张方向,分别设置 6 个常绿阔叶林样地与 6 个竹阔混交林样地,共 12 个样地。样地面积为 $15\text{ m}\times 15\text{ m}$ 。所选取的样地海拔在 700 — 1200 m ,竹阔混交林样地受毛竹扩张影响达 20 余年。于生长季(2017 年 6 月)对样地内毛竹及胸径 5.0 cm 以上的林木进行每木调查,并分树种计算其平均胸径、平均高及重要值。选取在常绿阔叶林与竹阔混交林乔木层中都有分布且具有一定代表性的两常绿阔叶树种(甜槠与青冈)与两落叶阔叶树种(青榨槭与枳椇)共 4 树种,对其叶结构型性状进行

分析。4 树种重要值分别为甜槠 14.68%、青冈 10.99%、青榨槭 12.18%、枳椇 3.16%,为阳际峰自然保护区常绿阔叶林中 2 生活型植物(常绿阔叶与落叶阔叶)的相对优势种。对所选取的 4 树种分别样地、分树种选择胸径、株高接近其平均胸径和平均高的健康木 3 株进行叶片采样。选取林冠中层完全展开的外层成熟健康叶片进行采样,所采叶片的叶龄均为当年生叶,分东、南、西、北四个方向选取 1 小枝,每个枝条选 3—5 片叶。将所采集叶片立即置于塑封袋中,编号带回实验室。样地基本情况见表 1 与表 2。

表 1 江西阳际峰国家级自然保护区不同林分样地概况

Table 1 Plot general condition in different stands in Yangjifeng National Nature Reserve of Jiangxi Province				
林分类型 Stand type	树种类型 Tree species	活立木株数/hm ² Number of standing forest stock	平均胸径/cm Mean diameter at breast height	林木平均株高/ 毛竹枝下高/m Tree mean height/ bamboo clear bole height
常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	林木	2593	10.91±0.39	6.07±0.19
竹阔混交林	林木	1134	11.94±0.71	5.76±0.28
Bamboo and broad-leaved mixed forest	毛竹	2400	8.22±0.12	5.09±0.17

数据表示为平均值±标准误

表 2 江西阳际峰国家级自然保护区不同林分样地土壤养分含量

Table 2 Soil nutrient concentrations in different stands in Yangjifeng National Nature Reserve of Jiangxi Province									
林分类型 Stand type	土壤全碳含量/(mg/g) Soil total carbon concentrations			土壤全氮含量/(mg/g) Soil total nitrogen concentrations			土壤全磷含量/(mg/g) Soil total phosphorus concentrations		
	0—10 cm	10—20 cm	20—40 cm	0—10 cm	10—20 cm	20—40 cm	0—10 cm	10—20 cm	20—40 cm
常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	88.22±13.32	57.39±6.38	44.14±3.36	5.99±0.69	3.82±0.18	3.17±0.19	0.78±0.11	0.74±0.13	0.65±0.14
竹阔混交林 Bamboo and broad-leaved mixed forest	80.37±8.07	53.63±3.69	41.32±2.29	6.05±0.44	4.04±0.19	3.13±0.17	0.89±0.18	0.78±0.18	0.75±0.19

数据表示为平均值±标准误

1.3 叶功能性状指标选取与测定

选取叶长(leaf length, LL)、叶宽(leaf width, LW)、叶面积(leaf area, LA)、比叶面积(specific leaf area, SLA)、叶厚(leaf thickness, LT)、叶鲜重(leaf fresh weight, LFW)、叶干重(leaf dry weight, LDW)、叶干物质含量(leaf dry matter content, LDMC)、叶组织密度(leaf tissue density, LTD)、叶相对含水量(leaf relative water content, LRWC)、叶形态指数(leaf morphology index, LMI)等 11 个叶结构型性状进行分析。叶结构型性状测定步骤如下:

利用 EPSON V19 扫描仪扫描叶片,用 Image J 软件计算 LL、LW、LA;用游标卡尺(精度 0.01 mm)测定叶片沿着主脉同一侧方向上、中、下 3 个位置上的厚度(避开主叶脉),取平均值即为该叶片 LT;采用电子天平(精度 0.01 g)称取 LFW 后,将叶片样品浸泡于清水中,于 5℃ 的黑暗环境中浸 12 h,取出后迅速用吸水纸去除叶片表面的水分,称其饱和鲜重;之后将其放在 75℃ 下恒温箱内烘干 48—72 h 后称重,称 LDW。计算其 LRWC、LDMC、SLA、LMI 及 LTD 等叶性状指标。计算公式如下:

SLA(cm²/g)= 叶面积(cm²)/叶干重(g)

LDMC(g/kg)= 叶干重(g)/叶饱和鲜重(g)

LRWC(%)=[叶鲜重(g)-叶干重(g)]/[叶饱和鲜重(g)-叶干重(g)]×100%

LTD(g/cm³)= 叶干重(g)/[叶面积(cm²) · 叶厚(mm)]

LMI(cm/cm)= 叶长(cm)/叶宽(cm)

1.4 数据处理

利用 Canoco 5 软件中的主成分分析法分析并筛选出对各树种具有重要影响的主要叶结构型性状指标;

据此,运用 SPSS20.0 软件中的独立样本 T 检验法分析毛竹扩张对 4 乔木层林木总体及不同生活型树种主要叶结构型性状影响,并采用双因素方差分析法分析毛竹扩张对各树种主要叶结构型性状的影响。利用模型 $\lg Y = \lg \alpha + \beta \lg M$ (式中 Y 、 M 分别代表两主要叶结构型性状指标, α 为截距, β 为斜率) 模拟竹阔混交林与常绿阔叶林内林木主要叶结构型性状间关系,分析毛竹扩张对其主要叶结构型性状关系的影响。利用 R3.5.2 数据分析软件中的标准化主轴回归分析法(SMA)计算所选模型的截距、斜率及斜率的置信区间,并对斜率进行异质性检验,在斜率同质时计算其共同斜率^[20]。

2 结果与分析

2.1 林木主要叶结构型性状指标的筛选

为了更好地揭示各树种叶结构型性状的内在规律,对所测定的 LL、LW、LA、SLA、LT、LFW、LDW、LDMC、LTD、LRWC 以及 LMI 等 11 个叶结构型性状进行主成分分析(PCA)。结果显示:第 1 主成分(第 1 排序轴)解释了 51.52%的变异,第 2 主成分(第 2 排序轴)解释了 21.31%的变异,累计解释量为 72.83%。由此可见,前两个主成分能较好地反映对树种影响较大的叶结构型性状,且其影响大小主要由第一主成分决定。其中与第一主成分相关最密切的叶结构型性状指标主要为 LL、LW、LA、SLA、LTD、LMI 及 LDMC,且 LL、LW、LA 和 SLA 均与第一主成分轴呈正相关,LTD、LMI 和 LDMC 则均与第一主成分轴呈负相关,其相关性大小依次为: $LW > LA > LL > LDMC > LTD > SLA > LMI$ (图 2)。因此,本研究确定选取 LL、LW、LA、SLA、LTD、LMI 和 LDMC 共 7 个指标作为主要叶结构型性状,用于分析毛竹扩张对林木叶结构型性状的影响。

2.2 毛竹扩张对乔木层林木总体叶结构型性状的影响

以阔叶林中的甜槠、青冈、青榨槭、枳椇 4 主要树种的各叶结构型性状均值进行分析,结果发现,4 林木的 LL、LW、LA、LTD、LMI、LDMC 及 SLA 均值在常绿阔叶林与竹阔混交林之间虽存在差异,但差异不明显($P > 0.05$) (图 3),说明毛竹扩张对常绿阔叶林乔木层林木总体叶结构型性状的影响不明显。

2.3 毛竹扩张对不同生活型阔叶树种叶结构型性状的影响

通过对两常绿阔叶树种与两落叶阔叶树种的主要叶结构型性状分析,结果显示,毛竹扩张对常绿阔叶林乔木层不同生活型阔叶树种叶结构型性状的影响存在差异(图 4),常绿阔叶林内落叶阔叶树种叶结构型性状对毛竹扩张影响的敏感性相对高于常绿阔叶树种。毛竹扩张对常绿阔叶树种的 LTD 及落叶阔叶树种的 LW 与 LMI 两叶结构型性状指标具有显著影响($P < 0.05$)。竹阔混交林中常绿阔叶树种的 LTD 显著小于其在常绿阔叶林的 LTD($P < 0.05$),而其 LL、LW、LA、SLA、LDMC 以及 LMI 等叶结构型性状指标在竹阔混交林与常绿阔叶林两林分内则差异不显著($P > 0.05$)。竹阔混交林中落叶阔叶树种的 LMI 显著高于常绿阔叶林($P < 0.05$),但其 LW 则显著小于常绿阔叶林($P < 0.05$),而其 LL、LA、SLA、LTD 以及 LDMC 等叶结构型性状指标在两林分内差异不显著($P > 0.05$)。

2.4 毛竹扩张对不同树种叶结构型性状的影响

不同树种对毛竹扩张影响的响应程度不同(图 5)。竹阔混交林中的甜槠 LL、LW 和 LA 显著大于常绿阔

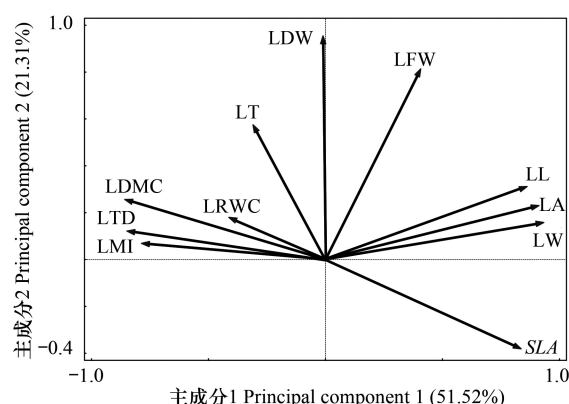


图 2 毛竹扩张下 4 种主要植物叶结构型性状主成分分析图

Fig.2 Principal component analysis diagram of four trees' leaf structural traits under *P. edulis* expansion

LL: 叶长, leaf length; LW: 叶宽, leaf width; LA: 叶面积, leaf area; SLA: 比叶面积, specific leaf area; LT: 叶厚, leaf thickness; LFW: 叶鲜重, leaf fresh weight; LDW: 叶干重, leaf dry weight; LDMC: 叶干物质含量, leaf dry matter content; LTD: 叶组织密度, leaf tissue density; LRWC: 叶相对含水率, leaf relative water content; LMI: 叶形态指数, leaf morphology index

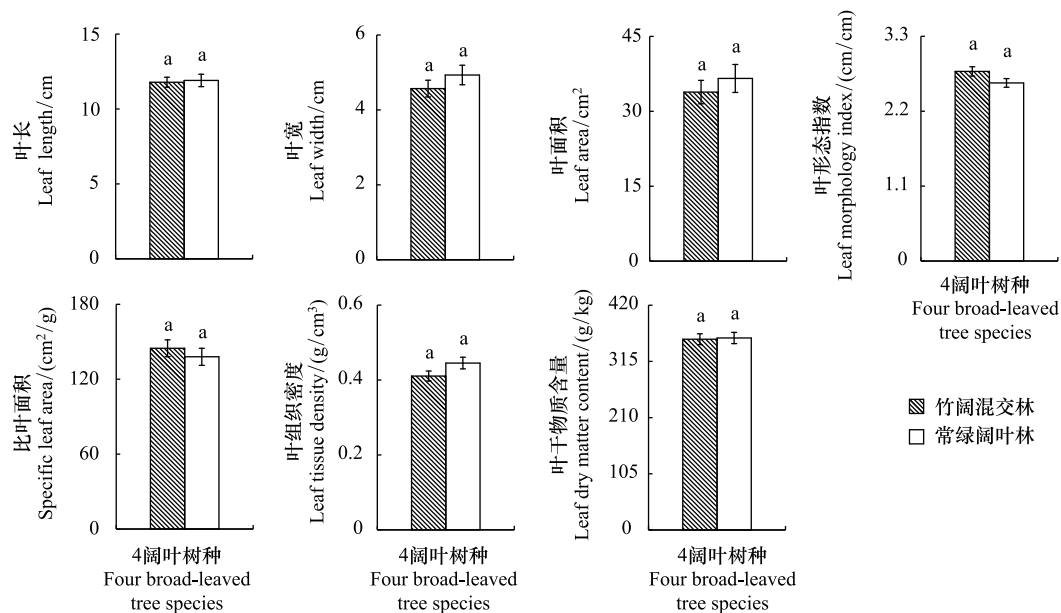


图3 乔木层林木同一叶结构型性状指标在不同林分的表现特征

Fig.3 Performance characteristics of the same leaf structural trait of arbor species in different forest stands

不同小写字母表示不同林分同一叶结构型性状在 0.05 水平上差异显著;数据表示为平均值±标准误

叶林($P < 0.05$),但其 LMI、SLA、LTD 和 LDMC 在两林分间则差异不显著($P > 0.05$);毛竹扩张会使竹阔混交林中青冈的 LMI 显著增加,明显高于常绿阔叶林的 LMI($P < 0.05$),但其 LTD、LDMC 则显著小于常绿阔叶林($P < 0.05$),而其 LL、LW、LA 和 SLA 在两林分间则差异不显著($P > 0.05$);竹阔混交林中的枳椇 LMI 显著高于常绿阔叶林($P < 0.05$),但其 LW 与 LTD 则显著小于常绿阔叶林($P < 0.05$),而其 LL、LDMC、LA 和 SLA 在两林分间则差异不显著($P > 0.05$);竹阔混交林中的青榨槭 LW 显著小于其在常绿阔叶林的 LW($P < 0.05$),但其在两林分内的 LL、LA、SLA、LMI、LDMC 和 LTD 则差异不显著($P > 0.05$)。由此可见,随着毛竹向常绿阔叶林的扩张,4 乔木层林木的部分叶结构型性状会发生显著的改变。

毛竹扩张还会改变不同树种间部分叶结构型性状的差异特征(图 5)。毛竹扩张会改变乔木层 4 种林木间 LTD 与 LDMC 两性状指标的大小次序。4 林木 LTD 大小次序在常绿阔叶林中其表现为:青冈>甜槠>青榨槭>枳椇,其中,甜槠和青冈的 LTD 显著大于枳椇及青榨槭($P < 0.05$),且甜槠和青冈两常绿阔叶树种间及枳椇和青榨槭两落叶阔叶树种间的 LTD 差异均表现不明显($P > 0.05$);但在竹阔混交林中其 LTD 大小次序则表现为:甜槠>青冈>青榨槭>枳椇,且各树种间 LTD 均存在显著差异($P < 0.05$)。乔木层 4 林木间 LDMC 在常绿阔叶林中的大小次序为:青冈>甜槠>青榨槭>枳椇,但在竹阔混交林中其大小次序则表现为:甜槠>青冈>青榨槭>枳椇;两森林类型均表现为:青冈和甜槠两常绿阔叶树种的 LDMC 显著大于枳椇和青榨槭两落叶阔叶树种($P < 0.05$),但两常绿阔叶树种间及两落叶阔叶树种间的 LDMC 差异均不明显($P > 0.05$)。4 林木间的 LMI 与 SLA 虽在常绿阔叶林与竹阔混交林中的大小次序未发生改变,但各树种间差异的显著性则在两森林类型中表现不同。4 林木间的 LL、LW 与 LA 在常绿阔叶林与竹阔混交林中的大小次序及其差异显著性均表现为一致。上述结果说明,毛竹扩张会改变乔木层 4 林木间 LMI、LTD、SLA 及 LDMC 的差异特征,但不会改变 4 林木间的 LL、LW 与 LA 差异特征。

2.5 毛竹扩张对乔木层林木叶结构型性状间关系影响分析

毛竹扩张会影响常绿阔叶林乔木层林木部分叶结构型性状间关系(图 6)。LL 与 LW、LW 与 LA 在竹阔混交林与常绿阔叶林中虽然均分别拥有共同斜率,但竹阔混交林中 LL 与 LW、LW 与 LA 的截距均显著小于常绿阔叶林,这说明毛竹扩张会改变常绿阔叶林内乔木层林木的 LL 与 LW、LW 与 LA 之间的数量关系。但毛竹

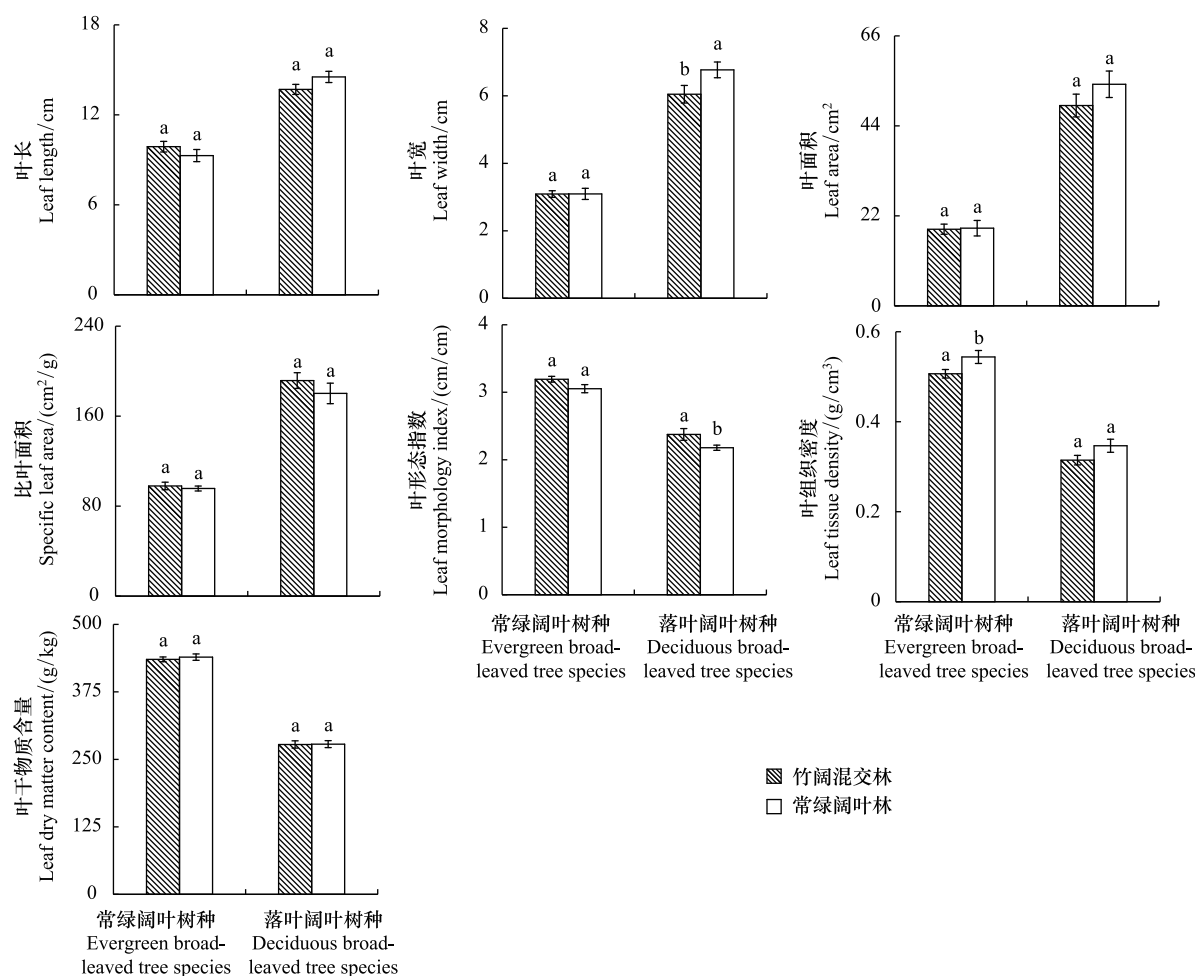


图4 不同生活型树种叶结构型性状指标的比较

Fig.4 Comparison analysis among leaf structural trait indicators of trees of different live form

不同小写字母表示同一生活型树种叶结构型性状指标在不同林分间在 0.05 水平上差异显著;数据表示为平均值±标准误

扩张对 LA 与 LL、SLA 与 LA、SLA 与 LTD、SLA 与 LDMC 间的关系影响较小,它们在竹阔混交林与常绿阔叶林中拥有共同斜率(即异速生长指数)及共同截距(即异速生长常数)(图 6),说明毛竹扩张并不会改变常绿阔叶林内乔木层林木 LA 与 LL、SLA 与 LTD、SLA 与 LA、SLA 与 LDMC 性状间关系。

3 讨论

3.1 毛竹扩张对乔木层林木总体叶结构型性状特征的影响

植物叶性状的分异主要受植物类群、植物体高度和生活型影响,植物类群对植物叶性状的影响要大于环境因子(如温度、水分和经纬度等),以科类群影响为最大^[21-22]。本研究结果显示,4 乔木层树种总体叶结构型性状特征在竹阔混交林与常绿阔叶林虽存在差异,但差异不显著,分析原因,主要是由于本研究所选择的树种是两森林类型内共有种,其叶性状主要受植物种影响,毛竹扩张后,虽然会对森林内植物的光照、水分等环境因子造成影响,但环境对叶性状的影响要小于植物种影响,从而导致毛竹扩张对常绿阔叶林乔木层林木总体叶结构型性状影响不明显。

3.2 毛竹扩张对不同生活型阔叶树种叶结构型性状的影响

在森林生态系统中,不同生活型植物的表型可塑性不同。有研究显示,常绿阔叶植物与落叶阔叶植物在 SLA、叶片寿命、矿质元素含量等叶性状方面存在差异^[23],而常绿阔叶树种在竞争激烈的环境中往往比落叶

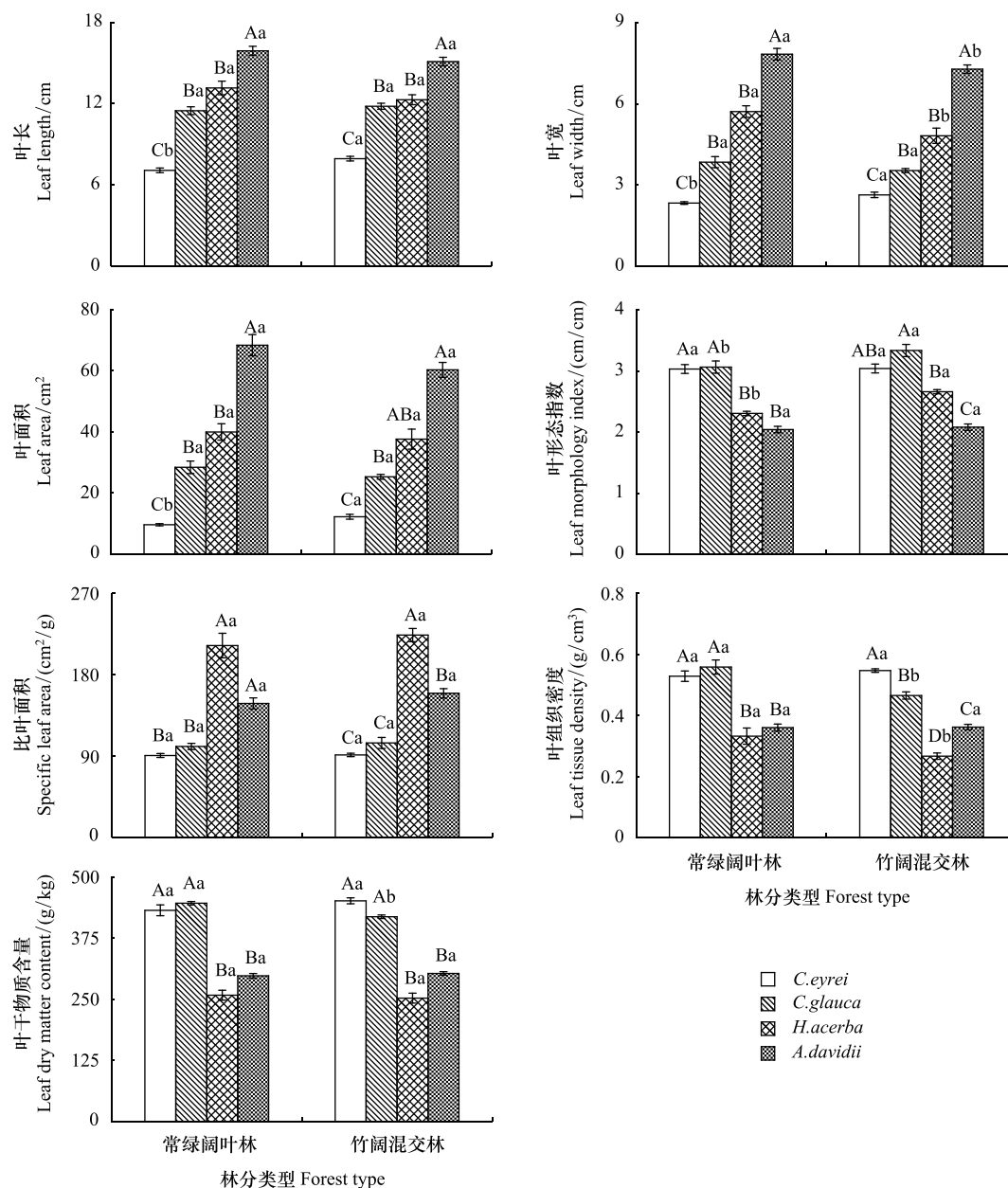


图5 不同树种叶结构型性状指标的比较

Fig.5 Comparison analysis on leaf structural traits among different tree species

C. eyrei: 甜槠, *Castanopsis eyrei*; *C. glauca*: 青冈, *Cyclobalanopsis glauca*; *H. acerba*: 枳椇, *Hovenia acerba*; *A. davidii*: 青榨槭, *Acer davidii*; 不同大写字母表示同一林分不同树种间叶结构型性状指标在 0.05 水平上差异显著, 不同小写字母表示同一树种叶结构型性状指标在不同林分间在 0.05 水平上差异显著; 数据表示为平均值 $\pm$ 标准误

阔叶树种更占优势^[24]。受毛竹扩张影响, 常绿阔叶林中的常绿阔叶树种仅有 LTD 发生显著变化, 毛竹扩张会导致常绿阔叶树种 LTD 显著降低; 而落叶阔叶树种则表现为 LW 与 LMI 两叶结构型性状指标变化明显, 毛竹扩张会导致落叶阔叶树种的 LW 显著减小、LMI 则显著升高, 反映了落叶阔叶树种对毛竹扩张的敏感程度相对高于常绿阔叶树种。有研究表明, LTD 与植物的碳储备能力有关, LTD 较高体现了叶片以慢速周转方式生长, 具有较多的碳储备^[25]。毛竹扩张会使常绿阔叶林中的常绿阔叶树种 LTD 显著减小, 反映了常绿阔叶树种为适应毛竹扩张而采取开拓性生长策略, 即植物主要投资于生长速率和资源获取能力^[26], 减少碳储备而将更多养分投入到高生长以保持自身的竞争优势。受毛竹扩张影响, 阔叶林中的落叶阔叶树种则通过减小

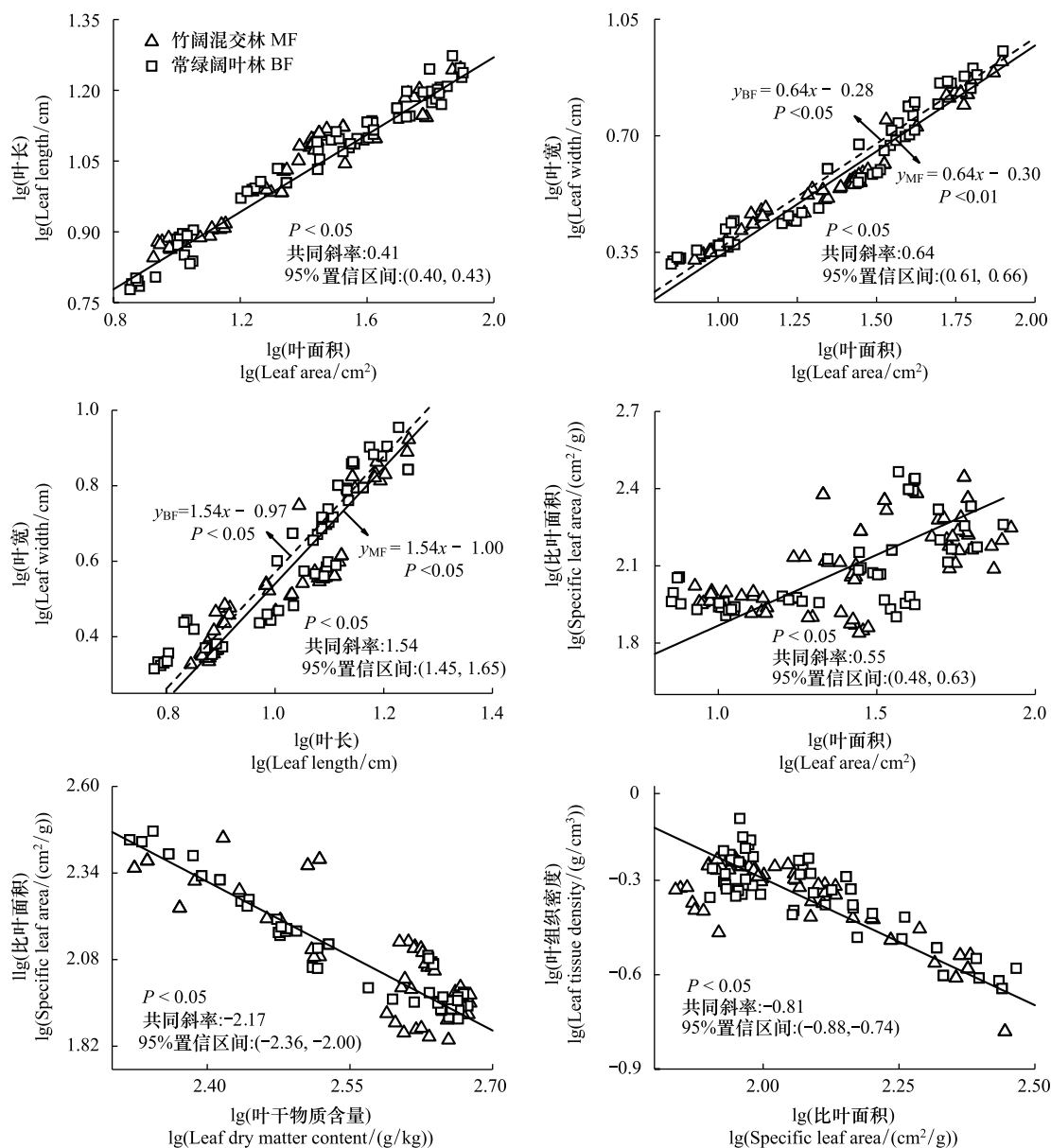


图6 不同林分内林木 LL、LW、LA、LTD、LT、SLA 之间的线性关系

Fig.6 Linear correlation between LL, LW, LTD, LS, LT and SLA of arbor species in different stands

MF:竹阔混交林, bamboo and broad-leaved mixed forest; BF:常绿阔叶林, evergreen broad-leaved forest

LW, 增大 LMI, 调整叶片形态, 减少对保护组织的投资, 调节叶片对散射光与漫射光的吸收, 增大其耐阴性, 以提高其对毛竹扩张造成光资源相对不足的环境适应能力^[27]。

3.3 毛竹扩张对 4 乔木层林木叶结构型性状的影响

植物叶片对环境变化敏感且可塑性大^[28], 可以反映植物对环境的适应能力^[8]。不同树种间同一叶结构型性状指标对毛竹扩张影响的响应程度存在差异, 同一树种各叶结构型性状指标对毛竹扩张影响的响应程度也不同。甜槠是本研究区域常绿阔叶林中的优势种群, 属于壳斗科 (Fagaceae), 锥属 (Castanopsis), 具有较高的耐荫性与资源争夺能力^[29], 毛竹扩张会使甜槠 LL、LW 以及 LA 显著增大, 即表现为叶片由小到大的变化趋势, 反映了甜槠对毛竹扩张后光环境减弱的适应性, 增大其光合作用面积, 补偿较低光量子通量密度造成的光合速率下降, 从而保持其资源竞争优势^[30], 以促进其生存与生长。青冈为壳斗科青冈属 (Cyclobalanopsis), 耐

干旱瘠薄,是适应能力强的广适种,面对毛竹扩张,其 LTD 和 LDMC 显著减小,表明青冈为适应毛竹扩张所引起的养分及水热资源争夺激烈的环境,减少养分的储备以及对结构组织构建的投资,从而将更多的养分用于周转及生长;而其 LMI 显著增大,叶片从椭圆形向细长型变化,体现了叶片形态对光胁迫的适应。甜槠与青冈虽同属于壳斗科植物,但受毛竹扩张影响,甜槠 LL、LW 及 LA 发生显著改变,而青冈的 LL、LW 及 LA 则变化不明显,但其 LTD、LDMC、LMI 则发生了显著改变,这表明即使是同科植物面对毛竹扩张其适应策略也不相同。枳椇为鼠李科(Rhamnaceae)枳椇属(Hovenia)植物,生长快、易存活、对土壤气候要求不高,毛竹扩张会导致其 LW 与 LTD 显著减小、LMI 显著增大,说明该树种受毛竹扩张影响,会通过改变叶形态,减小碳存储投资,提高养分运转利用效率以获得竞争优势,从而适应毛竹扩张对其生长的影响。青榨槭为槭树科(Aceraceae)槭属(Acer)乔木,形态可塑性高,适应性强,既可在沟谷、林缘等光源充足的开阔地生长,又可在光源竞争激烈的林下生长^[31],毛竹扩张仅会造成其 LW 显著减小,说明该树种的叶结构型性状受毛竹扩张影响较小。

3.4 毛竹扩张对乔木层林木叶结构型性状间关系的影响

植物为了适应环境的变化,通过权衡资源分配和调节生理过程,在形态上表现出特殊的植物功能性状的变化^[32-33],进而形成一系列性状组合^[34-35],具有一定的可塑性。毛竹扩张会对乔木层林木部分叶结构型性状间关系产生显著影响,使乔木层林木 LL 与 LW、LW 与 LA 间的截距显著减小,表明乔木层林木面对毛竹扩张,在相同的 LL 投入下,竹阔混交林中乔木层林木 LW 的投入相对较小;而在相同的 LA 投入下,竹阔混交林中乔木层林木 LW 的投入也相对较小。这主要是由于毛竹扩张加剧植物对光、水、热等资源的竞争,而水胁迫会影响叶片的形态。有研究显示,LW 减小有利于植物叶片的直接散热,而不通过蒸腾降温^[36],防止水分流失,提高乔木层林木对毛竹扩张造成的林地土壤水分降低压力的适应能力。

毛竹扩张可能还会对常绿阔叶林内乔木层其他林木的叶功能型性状产生影响,并可能会对茎干与细根功能性状产生影响,这些研究有助于探清常绿阔叶林主要树种对毛竹扩张的响应与适应机制。

4 结论

毛竹扩张对常绿阔叶林乔木层 4 树种总体叶结构型性状无明显影响,但其对不同生活型阔叶树种叶结构型性状的影响存在差异,落叶阔叶树种叶结构型性状对毛竹扩张影响的敏感性相对高于常绿阔叶树种。毛竹扩张会造成乔木层树种的部分叶结构型性状发生显著改变。受毛竹扩张影响,同一叶结构型性状变化在不同树种间存在差异;同一树种不同叶结构型性状对毛竹扩张的响应程度也存在差异。毛竹扩张会导致常绿阔叶林乔木层树种部分叶结构型性状间关系发生改变,它会改变林木 LL 与 LW、LW 与 LA 之间的数量关系。

参考文献(References):

- [1] Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte M S, Cornwell W K, Craine J M, Gurvich D E, Urcelay C, Veneklaas E J, Reich P B, Poorter L, Wright I J, Ray P, Enrico L, Pausas J G, de Vos A C, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson J G, Thompson K, Morgan H D, ter Steege H, van der Heijden M G A, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti M V, Conti G, Staver A C, Aquino S, Cornelissen J H C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2013, 61(3): 167-234.
- [2] Ameztegui A, Paquette A, Shipley B, Heym M, Messier C, Gravel D. Shade tolerance and the functional trait: demography relationship in temperate and boreal forests. *Functional Ecology*, 2017, 31(4): 821-830.
- [3] 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(5): 621-630.
- [4] Fajardo A, Siefert A. Phenological variation of leaf functional traits within species. *Oecologia*, 2016, 180(4): 951-959.
- [5] Wang C Y, Xiao H G, Liu J, Zhou J W. Differences in leaf functional traits between red and green leaves of two evergreen shrubs *Photinia × fraseri* and *Osmanthus fragrans*. *Journal of Forestry Research*, 2017, 28(3): 473-479.
- [6] Collins C G, Wright S J, Wurzbarger N. Root and leaf traits reflect distinct resource acquisition strategies in tropical lianas and trees. *Oecologia*, 2016, 180(4): 1037-1047.
- [7] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [8] Shipley B, Almeida-Cortez J. Interspecific consistency and intraspecific variability of specific leaf area with respect to irradiance and nutrient

- availability. *Écoscience*, 2003, 10(1): 74-79.
- [9] Sack L, Scoffoni C, John G P, Poorter H, Mason C M, Mendez-Alonzo R, Donovan L A. How do leaf veins influence the worldwide leaf economic spectrum? Review and synthesis. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(13): 4053-4080.
- [10] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [11] Díaz S, Hodgson J G, Thompson K, Cabido M, Cornelissen J H C, Jalili A, Montserrat-Martí G, Grime J P, Zarrinkamar F, Asri Y, Band S R, Basconcelo S, Castro-Díez P, Funes G, Hamzehee B, Khoshnevi M, Pérez-Harguindeguy N, Pérez-Rontomé M C, Shirvany A F, Vendramini F, Yazdani S, Abbas-Azimi R, Bogaard A, Boustani S, Charles M, Dehghan M, de Torres-Espuny L, Falczuk V, Guerrero-Campo J, Hynd A, Jones G, Kowsary E, Kazemi-Saeed F, Maestro-Martínez M, Romo-Díez A, Shaw S, Siavash B, Villar-Salvador P, Zak M R. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 2004, 15(3): 295-304.
- [12] 张林, 罗天祥. 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*, 2004, 28(6): 844-852.
- [13] 刘金环, 曾德慧, Lee D K. 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.
- [14] 刘希珍, 封焕英, 蔡春菊, 范少辉, 刘广路. 毛竹向阔叶林扩展过程中的叶功能性状研究. *北京林业大学学报*, 2015, 37(8): 8-17.
- [15] 芦伟, 余建平, 任海保, 米湘成, 陈建华, 马克平. 古田山中亚热带常绿阔叶林群落物种多样性的空间变异特征. *生物多样性*, 2018, 26(9): 1023-1028.
- [16] 杨清培, 郭英荣, 兰文军, 宋庆妮, 杨光耀. 竹子扩张对阔叶林物种多样性的影响: 两竹种的叠加效应. *应用生态学报*, 2017, 28(10): 3155-3162.
- [17] 欧阳明, 杨清培, 陈昕, 杨光耀, 施建敏, 方向民. 毛竹扩张对次生常绿阔叶林物种组成、结构与多样性的影响. *生物多样性*, 2016, 24(6): 649-657.
- [18] 刘希珍, 范少辉, 刘广路, 彭超. 毛竹林扩展过程中主要群落结构指标的变化特征. *生态学杂志*, 2016, 35(12): 3165-3171.
- [19] 宋庆妮, 杨清培, 刘骏, 余定坤, 方楷, 徐佩, 何宇娟. 毛竹扩张对常绿阔叶林土壤氮素矿化及有效性的影响. *应用生态学报*, 2013, 24(2): 338-344.
- [20] Warton D I, Duursma R A, Falster D S, Taskinen S. SMATR 3-an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution*, 2012, 3(2): 257-259.
- [21] 陈林, 杨新国, 宋乃平, 杨明秀, 肖绪培, 王兴. 宁夏中部干旱带主要植物叶性状变异特征研究. *草业学报*, 2014, 23(1): 41-49.
- [22] 陈文, 王桔红, 马瑞君, 齐威, 刘坤, 张丽娜, 陈学林. 粤东 89 种常见植物叶功能性状变异特征. *生态学杂志*, 2016, 35(8): 2101-2109.
- [23] Niinemets Ü. Plant growth-form alters the relationship between foliar morphology and species shade-tolerance ranking in temperate woody taxa. *Vegetatio*, 1996, 124(2): 145-153.
- [24] Aerts R. The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology & Evolution*, 1995, 10(10): 402-407.
- [25] 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): 6805-6814.
- [26] 许沼山, 黄海侠, 史青茹, 杨晓东, 周刘丽, 赵延涛, 张晴晴, 阎恩荣. 浙东常绿阔叶林植物功能性状对土壤含水量变化的响应. *植物生态学报*, 2015, 39(9): 857-866.
- [27] 王洋, 齐晓宁, 邵金锋, 刘兆永, 李泽兴. 遮阴对不同品种玉米叶片形态和功能的影响. *农业系统科学与综合研究*, 2009, 25(4): 450-453, 457-457.
- [28] Vile D, Garnier É, Shipley B, Laurent G, Navas M L, Roumet C, Lavorel S, Díaz S, Hodgson J G, Lloret F, Midgley G F, Poorter H, Rutherford M C, Wilson P J, Wright I J. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany*, 2005, 96(6): 1129-1136.
- [29] 徐学红, 于明坚, 胡正华, 李铭红, 张方钢. 浙江古田山自然保护区甜槠种群结构与动态. *生态学报*, 2005, 25(3): 645-653.
- [30] 刘青青, 马祥庆, 黄智军, 郭思, 王大洋, 王昌辉, 刘博. 光强对杉木幼苗形态特征和叶片非结构性碳含量的影响. *生态学报*, 2019, 39(12): 4455-4462.
- [31] 林波. 岷江冷杉林群落几种树苗对光强的响应与适应[D]. 成都: 中国科学院研究生院(成都生物研究所), 2006.
- [32] Cornwell W K, Ackerly D D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 2009, 79(1): 109-126.
- [33] 毛伟, 李玉霖, 张铜会, 赵学勇, 黄迎新, 宋琳琳. 不同尺度生态学中植物叶性状研究概述. *中国沙漠*, 2012, 32(1): 33-41.
- [34] Freschet G T, Cornelissen J H C, Van Logtestijn R S P, Aerts R. Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. *Journal of Ecology*, 2010, 98(2): 362-373.
- [35] Van Bodegom P M, Douma J C, Verheijen L M. A fully traits-based approach to modeling global vegetation distribution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(38): 13733-13738.
- [36] 吴丽丽, 康宏樟, 庄红蕾, 刘春江. 区域尺度上栓皮栎叶性状变异及其与气候因子的关系. *生态学杂志*, 2010, 29(12): 2309-2316.