

DOI: 10.5846/stxb202007201895

曾邳玮, 赵世杰, 鲜骏仁, 陈国鹏, 王玉荧, 秦慧, 马俊, 符鑫. 长期增温对树线交错带岷江冷杉幼苗异龄叶大小与出叶强度关系的影响. 生态学报, 2021, 41(14): 5782-5791.

Zeng Z W, Zhao S J, Xian J R, Chen G P, Wang Y Y, Qin H, Ma J, Fu X. Long-term warming effects on relationship between leaf size and leafing intensity of *Abies faxoniana* seedlings in the treeline ecotone. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(14): 5782-5791.

长期增温对树线交错带岷江冷杉幼苗异龄叶大小与出叶强度关系的影响

曾邳玮¹, 赵世杰², 鲜骏仁^{1,*}, 陈国鹏³, 王玉荧¹, 秦慧¹, 马俊¹, 符鑫¹

1 四川农业大学环境学院, 成都 611130

2 多伦县草原工作站, 锡林郭勒盟 027300

3 甘肃农业大学林学院, 兰州 730070

摘要: 全球气候变暖强烈影响树线交错带植物的生活史策略, 异龄叶大小-出叶强度权衡关系是常绿植物生活史策略的重要内容。以川西树线交错带的岷江冷杉(*Abies faxoniana*)幼苗为例, 研究气候变暖对异龄叶大小与出叶强度关系的影响。通过开顶箱(Open-top chamber, OTC)对川西王朗自然保护区树线交错带的岷江冷杉进行模拟增温, 采用标准化主轴估计(Standardized major axis estimation, SMA)方法研究了叶大小(单叶质量、单叶面积)与出叶强度(基于茎生物量、茎体积)间异速生长关系对长期增温的响应及其年际变化。结果表明: 使用不同参数表征叶大小与出叶强度得到的结果存在差异; 多年生小枝上存在单叶质量-出叶强度的负等速权衡关系, 共同主轴随小枝年龄增加而向下漂移; 长期增温并不影响单叶质量与出叶强度的异速生长关系, 不同年龄小枝的异速生长常数对增温具有差异性响应。增温处理中当年生小枝在相同单叶质量下的出叶强度更低, 以换取叶片总数的增加, 使小枝具有更大的可塑性而适应增温。本研究提供了岷江冷杉幼苗协调异龄叶大小与出叶强度从而适应长期增温的证据, 为评估树木生长随气候变化而加速提供了理论参考。

关键词: 权衡关系; 异龄叶大小; 出叶强度; 模拟增温; 岷江冷杉(*Abies faxoniana*)幼苗

Long-term warming effects on relationship between leaf size and leafing intensity of *Abies faxoniana* seedlings in the treeline ecotone

ZENG Zhiwei¹, ZHAO Shijie², XIAN Junren^{1,*}, CHEN Guopeng³, WANG Yuying¹, QIN Hui¹, MA Jun¹, FU Xin¹

1 School of Environmental Sciences, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

2 Grassland Study Station of Duolun County, Xilingol 027300, China

3 College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

Abstract: Global warming has strong effects on life history strategies of plants located in the cold regions such as alpine treeline ecotone. More studies have paid attentions on the shift of leaf traits (e.g. photosynthesis and leafing intensity). However, the trade-off different-age leaves between leaf size and leafing intensity of evergreen plants within treeline ecotone in the future warming scenario is still limited, which is important to understand life history strategies of evergreen plants. In this article, *in situ* open-top chambers were used to simulate warming effect on *A. faxoniana* seedlings in the treeline ecotone of Wanglang National Natural Reserve, western Sichuan Province. Our objectives were to test whether the negative and

基金项目: 国家自然科学基金(31800352)

收稿日期: 2020-07-20; 网络出版日期: 2021-05-14

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

isometric relationship between leaf size (individual leaf biomass and individual leaf area) and leafing intensity (based on stem biomass and stem volume) could be found in different-age stems (current-year, 1 a; 2 a and 3 a), and explore the effects of simulated warming on the relationship between leaf size and leafing intensity. Standardized major axis estimation method was used to examine the scaling relationship between leaf size and leafing intensity within stems at different ages. The results showed that allometric relationships were different when leaf/stem size was expressed as different traits. Constantly, there were negative and isometric scaling relationships between individual leaf biomass and leafing intensity in stems of different ages. The intercept with common slope decreased with increasing stem ages. Long-term warming did not shift the negative and isometric scaling relationships between individual leaf biomass and leafing intensity. Allometric constants of stems at different ages responded differently to long-term warming. Under the same individual leaf biomass, current-year stems within the open-top chambers had lower leafing intensity, in exchange for an increase in the total number of leaves, so that current-year stems had greater plasticity, hence it could adapt to global warming and grew better in the treeline ecotone. Although the effect of simulated warming would decrease with increasing stem ages, the whole plant would still accumulate more biomass. These findings suggested that *A. faxoniana* seedlings could adapt to global warming by coordinating leaf size and leafing intensity in different-age stems, and provided the evidence for the acceleration of tree growth with climate warming, as changes in plasticity of stems allowed plants to accumulate more biomass.

Key Words: trade-off; size of different-age leaf; leafing intensity; simulated warming; *A. faxoniana* seedlings

为高效利用从外界获得的资源,植物个体各组成部分将以不同速率生长来呈现出相应的异速生长规律^[1]。因此,植物各组成部分的数量和大小之间的比例关系能够反应个体发育过程中资源的分配策略,并可通过幂指数异速生长机制模型进行研究^[2]。叶片是植物进行光合作用的主要场所,其生长状况与形态结构决定了植物转化光能的效率^[3];在资源受限时,植物的叶片大小与数量间存在着权衡关系^[4]。小枝是叶片的载体,其机械结构影响叶的大小与分布^[5-6],同时小枝与叶之间存在资源分配策略,枝叶大小关系被认为是植物生活史策略研究的一个重要维度^[4]。因此,叶的大小与数量的权衡与小枝的属性密切相关。

Kleiman 和 Aarssen^[7]以单位体积小枝上的叶片数量表征出叶强度,探究单叶质量与出叶强度间的协变关系,并认为这两者间存在恒定的负等速生长,提出了“出叶强度优势”假说。越来越多的研究表明不同生活型、不同生境的植物叶大小-出叶强度间存在等速的权衡关系^[8-9],但也有一些研究表明此关系并非均为等速:刘长柱等^[10]的研究表明在不同森林类型与森林群落间,单叶质量-出叶强度的权衡关系存在差异;Fajardo^[11]也发现南青冈(*Nothofagus pumilio*)的单叶面积-出叶强度间的斜率与-1.0有显著区别。目前研究对于叶大小和出叶强度的定义并不一致,这必然影响对权衡关系普遍性的探讨。叶大小一般使用单叶质量或单叶面积表征,代谢生态学理论中,Price 等对植物分型网络模型(由 West、Brown 和 Enquist 提出,简称 WBE 模型)进行了扩展,并假设叶面积与叶生物量呈等速生长关系^[1,12-13],Niklas 等提出的“收益递减”假说则认为叶面积与叶生物量的异速生长指数显著小于 1.0^[14-15]。因此,使用单叶质量与单叶面积表征叶大小可能使结果存在差异。出叶强度基于生物量还是体积因研究对象而异,Kleiman 和 Aarssen 采用单位体积茎的叶数计算出叶强度,被认为未考虑不同树种的木材密度^[7,16];而 Huang 等^[17]认为单叶质量与基于体积的出叶强度间的权衡取决于生物量投资与茎组织密度,而与基于质量的出叶强度间的权衡仅取决于生物量投资。对不同参数表征叶大小与出叶强度的差异进行比较,可以明确权衡关系的判断是否受定义影响,促使一致定义的形成,有助于探讨此权衡关系的普遍性。

个体发育过程与其所处环境密切相关,在全球变暖的影响下,植物的个体形态、生长发育过程都会发生明显的变化^[18-20]。环境温度的升高将使个体的代谢速率提高^[21-22],不仅引起叶片大小的改变,还将影响枝叶的生长关系^[23-24],叶大小-出叶强度的权衡关系可能因此发生变化。同时,植物个体的生长是一个长期的过程,常绿树种多年生叶片和枝条对植物的生活史策略具有重要影响。然而,为避开枝条次生长对研究

的影响,以往的研究多数只利用当年生的小枝开展枝叶关系分析^[10,25-26],对多年生枝条的枝叶关系研究较少;确定当年生小枝上所发现的权衡关系是否可以推及多年生枝条,有助于进一步探讨植物功能性状关系随年龄的协变规律^[27]。不同年龄的叶片的物质分配与环境敏感性已被证实存在差异^[23,28],那么在植物生长过程中,叶大小与出叶强度的关系是否存在变化,全球变暖如何影响叶大小与出叶强度的关系。对这些问题进行探究,能够解释全球变暖模式下植物不同发育阶段的叶大小-出叶强度的权衡变化。

川西亚高山树线交错带地处青藏高原东部,因相对简单的群落结构和树线附近的边缘效应而成为了研究高寒生态系统对全球变化响应的天然平台^[29],而岷江冷杉(*Abies faxoniana*)是川西北亚高山针叶林的建群种之一。前期研究表明增温将使岷江冷杉芽提前开放,也会限制叶面积的扩大而促进叶片厚度的增加^[23,29],但并未涉及叶大小与出叶强度的权衡关系研究。因此,本研究以岷江冷杉为研究对象,利用前期设置的开顶箱(Open-top chamber, OTC)模拟全球变暖,以单叶质量、单叶面积表示叶大小,分别以茎生物量、茎体积为载体计算出叶强度,对叶大小-出叶强度进行了异速生长分析,研究长期增温对岷江冷杉叶大小与出叶强度关系的影响,拟回答以下科学问题:使用不同参数表征叶大小与出叶强度的异同?叶大小-出叶强度权衡关系是否存在于多年生小枝中?长期增温对叶大小-出叶强度权衡关系具有何种影响?

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本研究位于四川省平武县王朗国家级自然保护区(32°59' N, 104°01' E, 海拔 2300—4980 m);地处青藏高原东缘,属山地季风性气候,年平均气温 1.5—2.9℃,7 月平均气温 12.7℃,1 月平均气温 -6.1℃。年降水量在 801—825 mm 之间,雨季多集中在 5 月到 8 月。岷江冷杉林(2600—3500 m)是保护区主要森林群系,土壤为暗棕壤。

1.2 样地设置

实验设置已有详尽描述^[23,30];2005 年 9 月,在大窝凼外侧坡树线交错带的平缓灌丛设置 8 个 1.5 m×1.5 m×2.6 m、顶端开口面积 1.2 m×1.2 m 的 OTC,OTC 由聚碳酸酯制作,在 OTC 附近设置对照样方(CK),每个 OTC 和对照样方间距在 5 m 以上;10 月从样地附近移植长势良好岷江冷杉(12—15 a,高约 50—60 cm)和糙皮桦(*Betula utilis*, 5—6 a,高约 50—60 cm)幼苗到 OTC 及 CK 内,幼苗等距相间 40 cm 呈“田”排列(4 或 5 株),幼苗距 OTC 均 30 cm,移植中不破坏原有植物;2006 年生长季,定期对 OTC 及 CK 内物种浇水,以确保物种存活;在生长季对 OTC 及 CK 的监测表明:OTC 中空气温度(1.2 m)平均较 CK 高 2.9℃,土壤温度(5 cm)增加 0.4℃。增温全年进行,试验地周围用网围栏封育,避免动物干扰,OTC 和 CK 均不再人工施肥和浇水,OTC 外膜保持洁净,期间不定期对 OTC 装置进行维护;2009 年项目完成后未继续监测环境因子,仅对 OTC 进行维护。

1.3 植物采样与测量

本实验的研究对象为 4 年生一级枝条上当年 1 年生、2 年生和 3 年生的小枝,小枝包括茎及其上着生的叶(4 年生及以上的枝条有叶片脱落)。2016 年 8 月下旬,自幼苗梢部向下的 4 年生一级侧上随机采集小枝,用枝剪从 OTC 及对照样地内逐株个体的不同方向采集生长良好、叶片完整的枝条(目标枝均有二级枝、无三级枝),根据枝条上芽鳞痕形成的环节判断枝段年龄,每个 OTC、CK 内各龄级保证 4 个有效样本;分别装入自封袋记录编号带回实验室,OTC 和 CK 内各龄级保证 30 个有效样本。将小枝上的完整叶片与茎分开并记录小枝上的叶数,用数显卡尺(± 0.01 mm)测量茎长度与直径(中部),使用叶面积仪(CI-203, CID, USA)测定单叶面积。茎和叶片于 105℃ 下杀青 15 min 后于 85℃ 烘至恒量并称量。

1.4 数据处理

将直接测量所获得的数据录入 Excel 表格中并进行计算:单叶质量(ILM)由叶生物量(LM)和叶数量(LN)计算得到($ILM = LM/LN$);单叶面积由叶面积仪(CI-203, CID, USA)直接测定;出叶强度分别基于茎生

物量与茎体积,即单位茎生物量上的叶片数量与单位茎体积上的叶片数量,其中,茎体积(SV)由茎长度(SL)与茎直径(SD)计算得到($SV = (SD/2)^2 \cdot \pi \cdot SL$)。进行异速生长分析前,将各参数进行以 10 为底的对数转换,使之符合正态分布。所收集到的数据小枝属性包括:叶生物量、叶片数量、单叶质量、单叶面积、茎生物量、茎直径、茎长度、茎体积、基于茎生物量的出叶强度、基于茎体积的出叶强度。

叶大小与出叶强度间的权衡关系通过异速生长方程 $y = bx^a$ 来描述,并转换为 $\log(y) = \log(b) + a \times \log(x)$,其中 x 与 y 分别表示出叶强度和叶大小,斜率 a 表示异速生长指数($a = \pm 1$ 为等速生长, $a \neq \pm 1$ 为异速生长),截距 b 表示异速生长常数。使用软件 SMATR(Standardised Major Axis Tests & Routines, v2.0)采用标准化主轴估计(SMA)方法^[31-32]计算叶大小和数量间的异速生长指数和常数,检验不同处理组间 SMA 斜率 a 的异质性,当斜率同质时给出共同斜率并检验 y 轴截距和 SMA 斜率方向上的变化,并进行多重比较(先对六组数据进行斜率异质性检验,若整体上不存在共同斜率,再分为对照组和升温组,进行各年龄段的斜率异质性检验)。小枝性状的统计分析在 SPSS 25.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA) 上进行,显著性为 $P < 0.05$ 。

2 结果分析

2.1 单叶质量与出叶强度的关系

岷江冷杉小枝单叶质量和出叶强度间存在显著的负相关关系(图 1; 表 1),增温和年龄未显著影响异速生长关系的斜率。当出叶强度基于茎生物量时(图 1),各组斜率与-1.0 无显著差异(表 1),具有共同斜率-1.018($P = 0.415$, 95%置信区间为-1.138 到-0.909),与-1.0 无显著差异($P = 0.760$)。在共同斜率下,各龄级间截距随小枝年龄的增大而减小(表 1)。增温对共有斜率下 1 年生组的截距影响极显著差异($P < 0.01$),对 2 年生组与 3 年生组的截距影响不显著(P 值分别为 0.773、0.140),即在相同出叶强度下,OTC 中 1 年生小枝相较对照具有更小的单叶质量,或相同单叶质量下,OTC 中 1 年生小枝的出叶强度更低。

表 1 岷江冷杉异龄叶单叶质量与出叶强度的 SMA 分析

Table 1 Relationships between individual leaf biomass and leafing intensity at different ages of *A. faxoniana* analyzed by SMA

指标 Index	组 Group	R^2	斜率 (95%置信区间) Slope (95%CI)	$P_{-1.0}$	共同斜率下的截距 Intercept with common slope	截距漂移检验 The common elevation test				
						CK 1 年生	CK 2 年生	CK 3 年生	OTC 1 年生	OTC 2 年生
单叶质量-出叶强度 (基于茎生物量) Individual leaf biomass-leafing intensity (based on stem biomass)	CK 1 年生	0.405	-1.126(-1.511, -0.839)	0.422	0.950	1				
	CK 2 年生	0.328	-0.761(-1.039, -0.557)	0.084	0.707	*	1			
	CK 3 年生	0.270	-1.099(-1.521, -0.794)	0.565	0.289	*	*	1		
	OTC 1 年生	0.395	-0.995(-1.339, -0.740)	0.973	0.924	*	*	*	1	
	OTC 2 年生	0.600	-0.972(-1.239, -0.763)	0.816	0.714	*	ns	*	*	1
	OTC 3 年生	0.670	-1.120(-1.396, -0.898)	0.306	0.135	*	*	ns	*	*
单叶质量-出叶强度 (基于茎体积) Individual leaf biomass-leafing intensity (based on stem volume)	CK 1 年生	0.295	-1.036(-1.426, -0.753)	0.826	-0.399	1				
	CK 2 年生	0.256	-0.632(-0.877, -0.455)	0.007	-0.725	*	1			
	CK 3 年生	0.261	-0.941(-1.305, -0.679)	0.710	-1.076	*	*	1		
	OTC 1 年生	0.409	-0.972(-1.304, -0.725)	0.848	-0.492	*	*	*	1	
	OTC 2 年生	0.524	-0.834(-1.086, -0.641)	0.173	-0.626	*	ns	*	*	1
	OTC 3 年生	0.676	-0.965(-1.276, -0.705)	0.744	-1.170	*	ns	*	*	*

回归关系均达极显著水平($P < 0.01$); $P_{-1.0}$ 表示斜率与-1.0 的显著性水平; *、*、* 和 ns(no significance)分别表示差异极显著($P < 0.01$)、显著($P < 0.05$)和不显著($P > 0.05$); CK 和 OTC 分别表示对照(control check)和开顶箱(Open-top chamber)

当出叶强度基于茎体积时(图 1),除对照 2 年生小枝外,各组斜率与-1.0 无显著差异(表 1),且共同斜率-0.900($P = 0.276$, 95%置信区间为-1.011 到-0.801)与-1.0 无显著差异($P = 0.075$),但与基于茎生物量时的共同斜率存在显著差异($P < 0.05$)。在共同斜率下,截距在龄级间的变化与基于茎生物量时一致,当小枝年龄相同时,对照 1 年生小枝极显著大于升温($P < 0.01$),对照 2 年生小枝与 OTC 无显著差异($P = 0.173$),

对照 3 年生小枝显著大于 OTC ($P<0.05$)。无论出叶强度基于茎生物量还是茎体积, 六组数据的共同斜率与 -1.0 均无显著差异, 单叶质量与出叶强度间存在恒定的负等速生长关系, 截距随小枝年龄增加而减小; 当年生小枝的截距受增温影响而显著减小, 其共同主轴向下漂移。

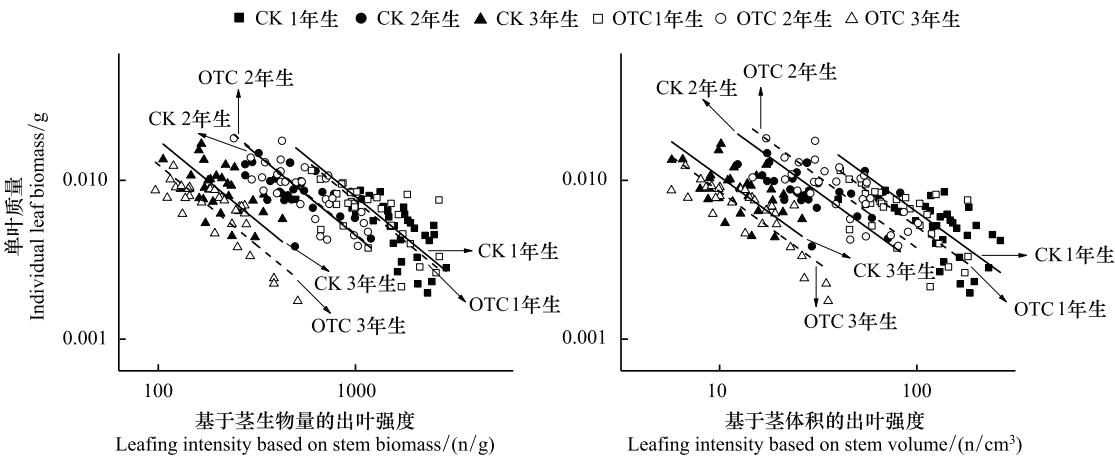


图 1 岷江冷杉异龄叶单叶质量与出叶强度之间的关系

Fig.1 Relationships between individual leaf biomass and leafing intensity at different ages of *A. faxoniana*

CK 和 OTC 分别表示对照 (control check) 和开顶箱 (Open-top chamber)

2.2 单叶面积与出叶强度的关系

岷江冷杉小枝单叶面积大小与出叶强度间存在显著负相关关系 (图 2, 表 2)。当出叶强度基于茎生物量时 (图 2), 整体上并不存在共同斜率 ($P=0.008$)。相同年龄小枝对照组与增温组的斜率间无显著差异 (P 值均大于 0.05), 增温并未造成异速生长关系斜率的变化。在各龄级间, 对照 2 年生小枝斜率的绝对值极显著小于对照 1 年生和 3 年生小枝, 异速生长关系发生改变; 升温组中存在共同斜率 -0.740 ($P=0.450$, 95% 置信区间为 -0.879 到 -0.623), 极显著小于 -1.0 ($P<0.01$), 即出叶强度变化时单叶面积并非等比改变。

表 2 岷江冷杉异龄叶单叶面积与出叶强度的 SMA 分析

Table 2 Relationships between individual leaf area and leafing intensity at different ages of *A. faxoniana* analyzed by SMA

指标 Index	组 Group	R^2	斜率 (95%置信区间) Slope (95%CI)	$P_{-1.0}$	共同斜率 下的截距 Intercept with common slope	截距漂移检验 The common elevation test				
						CK 1 年生	CK 2 年生	CK 3 年生	OTC 1 年生	OTC 2 年生
单叶面积-出叶强度 (基于茎生物量) Individual leaf area-leafing intensity (based on stem biomass)	CK 1 年生	0.406	-0.994 (-1.334, -0.741)	0.968	1					
	CK 2 年生	0.428	-0.481 (-0.642, -0.360)	<0.001	* *	1				
	CK 3 年生	0.293	-0.974 (-1.341, -0.707)	0.868	ns	* *	1			
	OTC 1 年生	0.257	-0.668 (-0.926, -0.481)	0.017	ns	ns	ns	1		
	OTC 2 年生	0.412	-0.690 (-0.924, -0.515)	0.014	ns	ns	ns	ns	1	
	OTC 3 年生	0.480	-0.850 (-1.119, -0.645)	0.240	ns	*	ns	ns	ns	
单叶面积-出叶强度 (基于茎体积) Individual leaf area-leafing intensity (based on stem volume)	CK 1 年生	0.297	-0.915 (-1.258, -0.665)	0.577	1					
	CK 2 年生	0.281	-0.400 (-0.552, -0.290)	<0.001	* *	1				
	CK 3 年生	0.264	-0.834 (-1.156, -0.602)	0.270	ns	* *	1			
	OTC 1 年生	0.268	-0.652 (-0.903, -0.437)	0.011	ns	*	ns	1		
	OTC 2 年生	0.366	-0.592 (-0.802, -0.437)	0.001	ns	ns	ns	ns	1	
	OTC 3 年生	0.490	-0.732 (-0.963, -0.557)	0.026	ns	* *	NS	ns	ns	

当出叶强度基于茎体积时 (图 2), 整体上不存在共同斜率 ($P=0.01$), 同龄级间对照与增温斜率无显著差异, 各龄级间, 对照 2 年生斜率绝对值显著小于 1 年生与 3 年生 (P 值均为 0.001), 在增温组中存在共同

斜率 -0.662 ($P=0.570$, 95%置信区间为 -0.786 到 -0.557), 与 -1.0 存在显著差异 ($P<0.001$)。这些结果与基于茎生物量的结果一致。

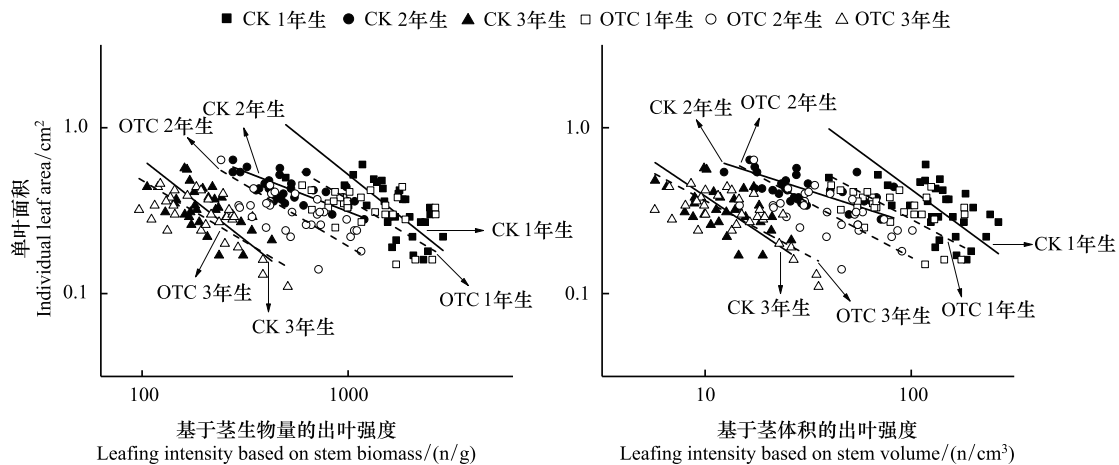


图2 岷江冷杉异龄叶单叶面积与出叶强度之间的关系

Fig.2 Relationships between individual leaf area and leafing intensity at different ages of *A. faxoniana*

3 讨论

3.1 基于参数表征导致的差异

当用单叶质量表示叶大小时, 各组具有共同斜率且与 -1.0 无显著差异(出叶强度分别基于茎生物量、茎体积, P 分别为 0.415 、 0.276), 而用单叶面积表征时, 对照组间的斜率具有显著差异, 升温组中存在的共同斜率显著大于 -1.0 。这表明叶大小与数量的权衡关系会因为叶大小的表征方式不同而存在差异, 符合收益递减假说^[14-15], 即随着叶生物量的增加, 叶面积的增加量小于叶生物量的增加量, 叶面积与叶生物量间存在斜率显著小于 1.0 的异速生长关系, 因此, 当单叶质量与出叶强度间存在恒定的负等速生长关系时, 可以推断单叶面积与出叶强度间存在斜率显著大于 -1.0 的异速生长关系。这种现象与跨物种的研究有别, 如杨冬梅等跨 61 个物种的研究发现, 不同物种叶面积和叶质量收益递减的差异可能是造成岷江冷杉单物种叶大小与数量权衡有别于跨物种关系的关键^[33]。此外, 以单叶面积表征叶大小时, 2 年生小枝组的权衡关系发生了显著或极显著的改变(与 1 年生组和 3 年生组的斜率差异, 图 2), 这可能与年际间的温度与降水变化有关^[23]。前期研究中(2009 年项目结束而未进行温度的连续监测), 2007 年 OTC 增温 2.2°C 且降水较多, 促进了绵穗柳(*Salix eriostachya*)单叶面积的增加, 而 2009 年 OTC 增温 2.9°C 而降水减少, 绵穗柳叶面积显著降低^[29, 34]。与单叶质量相比, 单叶面积仅是一个二维变量, 并未考虑到叶片厚度的变化, 将来的研究中可考虑结合叶片厚度进行比较, 在此基础上分析叶面积、体积等之间是否存在等速/异速生长关系, 以全面揭示这些性状间的权衡。

使用单叶质量表征叶大小时, 基于茎生物量的共同斜率 -1.018 显著小于基于茎体积的共同斜率 -0.900 , 但两者共同斜率都与 -1.0 无显著差异, 均符合 Kleiman 和 Aarssen 的“出叶强度”假说^[7]; 单叶面积年际差异较大, 在表征叶大小时权衡关系发生了变化, 但基于茎生物量和茎体积的出叶强度的变化趋势是一致的。这些结果符合 Huang 等的推测^[17], 但又存在一定差异。Huang 等^[17]通过公式推导后认为基于质量的出叶强度间的权衡仅取决于生物量投资, 而基于体积则取决于生物量投资与茎组织密度, 并推测两者存在差异; 而在本研究中, 以单叶质量表征叶大小为例, 一方面, 基于茎生物量的共同斜率显著小于基于茎体积的共同斜率, 两者存在差异; 另一方面, 两者的共同斜率均与 -1.0 无显著差异, 在判断是否为负等速权衡时结果一致。值得注意的是, 仅在判断对照 2 年生的权衡关系时, 基于茎生物量和茎体积的结果是不同的(以单叶质

量表征叶大小;前者 $P_{-1.0} = 0.084$, 后者 $P_{-1.0} = 0.007$; 表 1), 原因可能是两种参数下的斜率差约 0.1, 这一斜率差使显著性的判断不同。本研究结果表明基于茎生物量的斜率小于茎体积(斜率差约为 0.1), 但一般情况下两者对权衡关系的判定结果相同。就本研究而言, 单叶质量与基于茎生物量的出叶强度间存在恒定的负等速生长关系, 此关系并不随小枝年龄而改变, 亦不受模拟增温的影响, 可更好地体现叶大小与出叶强度的异速关系共享一个权度指数(Scaling exponent)。

3.2 叶大小-数量权衡关系随小枝年龄的变化

在本研究中, 当用单叶质量表征叶大小时(出叶强度基于茎生物量, 下同), 无论是对照组还是增温组, 异速生长指数在龄级间均无显著差异; 但随着小枝年龄的增加, 其异速生长常数显著减小。这一结果表明在 2 年生、3 年生的小枝中也存在单叶质量-出叶强度的负等速权衡。但若忽略小枝年龄, 将前三年的异龄小枝看成同一样本进行研究, 将无法得出此负等速关系(本研究中, CK 组整体斜率为 -0.485 , $P < 0.001$, 95% 置信区间为 -0.567 到 -0.416 ; OTC 组整体斜率为 -0.532 , $P = 0.001$, 95% 置信区间为 -0.648 到 -0.437)。异龄小枝的截距差异使主轴向下漂移, 造成整体斜率的改变; 整体斜率的绝对值极显著小于 1.0, 而趋近于 0.5。因此, 在验证出叶强度假说时, 应区分小枝年龄进行研究, 不能用总体代替部分, 也不能把部分简单地累加起来作为整体, 混用不同年龄的小枝进行研究可能因为截距差异无法得到恒定的负等速关系。本研究结果表明当年生小枝上所发现的单叶质量-出叶强度的负等速权衡关系可推及多年生小枝, 但必须对小枝年龄进行区分。

本研究还可推测: 当单叶质量与出叶强度间存在 -1.0 的比例关系时(即在 $y = bx^a$ 中, a 恒为 -1.0 , 可变形为 $xy = b$ 时), 截距 b 的生物学意义即为小枝中单位茎生物量上承载的叶生物量($xy = \text{单叶质量} \times (\text{叶数量}/\text{茎生物量}) = \text{叶生物量}/\text{茎生物量}$)。即随着小枝年龄的增加, 单位茎生物量上承载的叶生物量将减小(表 3)。岷江冷杉的 2 年生与 3 年生小枝上, 叶大小与数量已基本固定的, 且不存在叶片脱落的情况(岷江冷杉四年及以上枝条才有叶片脱落), 叶生物量可能随外界环境而产生波动, 但茎生物量在不断增加(表 3); 这必然导致叶生物量/茎生物量不断减小, 亦为图 1 中截距随年龄增加而减少的原因。

3.3 长期增温对叶大小-数量权衡关系的影响

当以单叶质量或单叶面积表征叶大小时, 同一年龄小枝下对照组与增温组的异速生长指数都没有显著差异, 即长期增温并不影响异速生长指数, 这与杨冬梅等^[9]、孙俊等^[16]对不同海拔植物出叶策略的研究结果相似, 即海拔梯度上的温度差异未改变单叶质量与出叶强度间的负等速生长关系。对植物性状相互关联构成的策略维度进行分析并理解它们之间的关系, 可以解释为什么特定的性状组合更优势^[4,35], 然而策略维度并非单独存在, 单叶质量与出叶强度间的权衡关系可能建立在叶茎生长关系之上: WBE 模型^[1,12]以分型的分配网络解释异速生长现象, Niklas 和 Enquist^[2]在此基础上推导了种子植物当年生的叶与茎存在等速生长关系; 而当叶生物量与茎生物量间存在 1.0 的比例关系时(即在 $y = bx^a$ 中, a 恒为 1.0 , 可变形为 $y/x = b$ 时), 叶生物量与茎生物量间的异速生长常数 b 代表的生物学意义为小枝中单位茎生物量上承载的叶生物量($y/x = \text{叶生物量}/\text{茎生物量}$), 这与单叶质量-出叶强度的异速生长常数的生物学意义相同。因此, 单叶质量与出叶强度的负生长关系可能是叶生物量与茎生物量生长关系的副产物^[9]。如何基于植物功能性状预测陆地生态系统生产力仍存在许多问题, 而长期增温下岷江冷杉单叶质量与出叶强度间具有稳定的斜率, 将这一权衡关系纳入全球碳循环模型可以更好地模拟生态系统生产力的变化^[36]。

确定和理解这一负等速生长关系的主轴在增温下的变化是另一个重要的生态学问题, 长期增温对权衡关系的影响体现在当年生小枝的异速生长常数减小, 而二年生、三年生的异速生长常数无差异(表 1)。在共同斜率下, OTC 中 1 年生小枝的截距显著小于对照(表 1), 共同主轴向下漂移。这一差异可以理解为相同出叶强度下 OTC 中 1 年生小枝的单叶质量更小, 但 OTC 中 1 年生的单叶质量显著大于 CK 中 1 年生, 而 OTC 中 1 年生的出叶强度显著小于 CK 中 1 年生(表 3), 因此在本研究中应解释为相同单叶质量下增温处理的当年生小枝出叶强度更低。这与出叶强度优势^[7]存在一定区别。“出叶强度优势”假说认为高的出叶强度意味

表 3 岷江冷杉的茎、叶功能性状(平均值±标准偏差)
Table 3 Stem and leaf functional traits of *A. faxoniana* (mean±SD)

性状 Trait	处理 Treatments	枝龄 Age		
		1 年生	2 年生	3 年生
直径	CK	0.34±0.08c	0.66±0.13b	0.91±0.17a
Stem diameter/cm	OTC	0.45±0.10C	0.62±0.13B	1.00±0.19A
		* *		
叶片数	CK	56.27±19.24b	75.77±17.97a	49.33±20.90b
Leaf number/n	OTC	83.40±20.00A	82.00±19.32A	71.50±20.99B
		* *		* *
茎长度	CK	4.81±1.71c	7.67±2.32a	6.19±2.25b
Stem length/cm	OTC	6.70±1.54A	7.10±2.20A	6.98±2.66A
		* *		
茎生物量	CK	40.80±33.34c	163.94±84.52b	259.62±140.35a
Stem biomass/mg	OTC	79.19±43.08C	173.94±97.73B	425.28±265.44A
		* *		* *
叶茎质量比	CK	8.23±0.45c	4.82±0.30b	1.86±0.11a
Leaf/stem biomass ratio/(mg/mg)	OTC	7.92±0.59C	4.83±0.26B	1.29±0.06A
				* *
单叶质量	CK	5.16±1.9b	9.06±2.6a	9.19±3.1a
Individual leaf biomass/mg	OTC	6.60±2.3B	9.23±3.7A	6.90±2.5B
		* *		* *
单叶面积	CK	0.34±0.12b	0.43±0.09a	0.34±0.10b
Individual leaf area/cm ²	OTC	0.33±0.08A	0.32±0.10A	0.31±0.09A
			* *	
基于茎生物量的出叶强度	CK	1729.53±543.52c	571.59±252.33b	213.69±71.08a
Leafing intensity based on stem biomass/(n/g)	OTC	1324.04±596.04C	596.07±261.91B	214.05±95.03A
		* *		
基于茎体积的出叶强度	CK	145.64±50.79c	34.53±18.63b	13.23±4.79a
Leafing intensity based on stem volume/(n/cm ³)	OTC	89.67±41.31C	45.29±22.77B	15.59±7.83A
		* *	*	

同排不同小写、大写字母表示对照处理下不同年份间在 0.05 和 0.01 水平上有显著差异; * 和 * * 表示对照和增温在 0.05 和 0.01 水平上有显著差异

着每单位茎体积具有更多的芽,提供了更大的表型可塑性,以调整分生组织/芽的分配而适应营养和生殖功能^[7,37]。但这忽略了一个问题,出叶强度高并不意味着叶片数量高。在本研究中,OTC 中 1 年生的出叶强度显著小于 CK 中 1 年生,而叶片数量却显著大于 CK 中 1 年生,原因在于增温也促进了茎生物量的增加,并且超过了叶片数量的增加速度(表 3)。这一现象符合李俊慧等对展叶效率的研究,即叶数量增加速度没有小枝茎长度的增加速度快,长枝相对短枝具有更低的出叶强度^[25]。在本研究中,增温促进了当年生小枝茎长度的增加(表 3),而长枝在承载相同叶生物量时机械负载更高^[38-39];由于机械结构的限制,小枝在重力与风压胁迫下,长枝因力臂较长,承载相同叶质量或相同叶面积时,茎基部的机械负载将高于短枝^[38]。因此,增温降低了当年生小枝的出叶强度,促进了茎长度的增加,从而使小枝上可以附着更多的叶片,以获得更多的适应性收益。此外,增温处理下 2 年生、3 年生小枝的异速常数与对照组并无显著差异,茎长度与出叶强度也无显著差异。这可能有两方面原因,一方面是小枝长度受到机械结构与发育的限制^[38-39];另一方面,可能是温度的作用随小枝年龄增加而降低:当年生小枝更为活跃,是重要的生长点,随着年龄增加小枝生长对温度的敏感性降低。由此导致不同年龄小枝的出叶策略对长期增温具有差异性响应。总体而言,岷江冷杉叶片形态特征因长期增温而表现出显著的旱生倾向^[23],但当年生小枝上叶片数量的增加,弥补了叶大小发育

受限的损失,进而促进植株生长。尽管这一促进作用将随小枝年龄增加而减弱,但整个植株仍将积累更多的生物量,符合 Silva 等^[40]关于野外树木生长随气候变化而加速的结论。温度增加被认为是树木加速生长和森林扩张的原因之一^[40],出叶策略的改变可能是其内在机制,如果全球气候进一步变化,岷江冷杉将加速生长而在树线交错带扩张。

4 结论

使用不同参数表征叶大小与出叶强度得到的结果存在差异;多年生小枝上存在单叶质量-出叶强度的负等速权衡关系,共同主轴随小枝年龄增加而向下漂移;长期增温并不影响单叶质量与出叶强度的异速生长指数,不同年龄小枝的异速生长常数对增温具有差异性响应。增温处理的当年生小枝在相同单叶质量下的出叶强度更低,以换取叶片总数的增加,使小枝具有更大的可塑性而适应增温。今后的研究中,可对策略维度的集合构成的混合策略进行分析,全面反映植物的生态适应策略。

参考文献 (References):

- [1] West G B, Brown J H, Enquist B J. The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organisms. *Science*, 1999, 284 (5420): 1677-1679.
- [2] Niklas K J, Enquist B J. On the vegetative biomass partitioning of seed plant leaves, stems, and roots. *The American Naturalist*, 2002, 159(5): 482-497.
- [3] Rodriguez R E, Debernardi J M, Palatnik J F. Morphogenesis of simple leaves: regulation of leaf size and shape. *Wiley Interdisciplinary Reviews Developmental Biology*, 2014, 3(1): 41-57.
- [4] Westoby M, Falster D S, Moles A T, Vesk P A, Wright I J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 125-159.
- [5] Seidel D, Annighöfer P, Stiers M, Zemp D C, Burkardt K, Ehbrecht M, Willim K, Kreft H, Hölscher D, Ammer C. How a measure of tree structural complexity relates to architectural benefit-to-cost ratio, light availability, and growth of trees. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(12): 7134-7142.
- [6] Escudero A, Del Río T, Sánchez-Zulueta P, Mediavilla S. Ontogenetic changes in crown architecture and leaf arrangement: effects on light capture efficiency in three tree species differing in leaf longevity. *Ecological Research*, 2017, 32(4): 595-602.
- [7] Kleiman D, Aarssen L W. The leaf size/number trade-off in trees. *Journal of Ecology*, 2007, 95(2): 376-382.
- [8] Yang D M, Li G Y, Sun S C. The generality of leaf size versus number trade-off in temperate woody species. *Annals of Botany*, 2008, 102(4): 623-629.
- [9] 杨冬梅, 占峰, 张宏伟. 清凉峰不同海拔木本植物小枝内叶大小-数量权衡关系. *植物生态学报*, 2012, 36(4): 281-291.
- [10] 刘长柱, 郭强, 池秀莲. 我国温带山地森林 48 种常见树种叶片重量-出叶强度的关系. *植物学报*, 2015, 50(2): 234-240.
- [11] Fajardo A. Are trait-scaling relationships invariant across contrasting elevations in the widely distributed treeline species *Nothofagus pumilio*? *American Journal of Botany*, 2016, 103(5): 821-829.
- [12] West G B, Brown J H, Enquist B J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 1997, 276(5309): 122-126.
- [13] Price C A, Enquist B J, Savage V M. A general model for allometric covariation in botanical form and function. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(32): 13204-13209.
- [14] Niklas K J, Cobb E D. Evidence for “diminishing returns” from the scaling of stem diameter and specific leaf area. *American Journal of Botany*, 2008, 95(5): 549-557.
- [15] Niklas K J, Cobb E D, Niinemets Ü, Reich P B, Sellin A, Shipley B, Wright I J. “Diminishing returns” in the scaling of functional leaf traits across and within species groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(21): 8891-8896.
- [16] 孙俊, 王满堂, 程林, 吕敏, 孙蒙柯, 陈晓萍, 钟全林, 程栋梁. 不同海拔典型竹种枝叶大小异速生长关系. *应用生态学报*, 2019, 30(1): 165-172.
- [17] Huang Y X, Lechowicz M J, Price C A, Li L, Wang Y, Zhou D W. The underlying basis for the trade-off between leaf size and leafing intensity. *Functional Ecology*, 2016, 30(2): 199-205.
- [18] 方精云, 朱江玲, 石岳. 生态系统对全球变暖的响应. *科学通报*, 2018, 63(2): 136-140.
- [19] Hudson J M G, Henry G H R, Cornwell W K. Taller and larger: shifts in arctic tundra leaf traits after 16 years of experimental warming. *Global*

- Change Biology, 2011, 17(2): 1013-1021.
- [20] Li Y Q, Zou D T, Shrestha N, Xu X T, Wang Q G, Jia W, Wang Z H. Spatiotemporal variation in leaf size and shape in response to climate. *Journal of Plant Ecology*, 2020, 13(1): 87-96.
- [21] Gillooly J F, Charnov E L, West G B, Savage V M, Brown J H. Effects of size and temperature on developmental time. *Nature*, 2002, 417(6884): 70-73.
- [22] Marshall D J, Pettersen A K, Bode M, White C R. Developmental cost theory predicts thermal environment and vulnerability to global warming. *Nature Ecology & Evolution*, 2020, 4(3): 406-411.
- [23] 曾瑞琪, 赵家国, 刘银占, 陈国鹏, 鲜骏仁. 川西林线交错带岷江冷杉幼苗异龄叶形态对长期模拟增温的响应. *生态学报*, 2018, 38(11): 4008-4017.
- [24] 张桥英, 彭少麟. 增温对入侵植物马缨丹生物量分配和异速生长的影响. *生态学报*, 2018, 38(18): 6670-6676.
- [25] 李俊慧, 彭国全, 杨冬梅. 常绿和落叶阔叶物种当年生小枝茎长度和茎纤维率对展叶效率的影响. *植物生态学报*, 2017, 41(6): 650-660.
- [26] 李亚男, 杨冬梅, 孙书存, 高贤明. 杜鹃花属植物小枝大小对小枝生物量分配及叶面积支持效率的影响: 异速生长分析. *植物生态学报*, 2008, 32(5): 1175-1183.
- [27] 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.
- [28] Liu Z L, Jiang F, Li F R, Jin G Z. Coordination of intra and inter-species leaf traits according to leaf phenology and plant age for three temperate broadleaf species with different shade tolerances. *Forest Ecology and Management*, 2019, 434: 63-75.
- [29] 徐振锋, 胡庭兴, 张远彬, 鲜骏仁, 王开运. 川西亚高山林线交错带糙皮桦和岷江冷杉幼苗候与生长对模拟增温的响应. *植物生态学报*, 2008, 32(5): 1061-1071.
- [30] Xian J R, Chen G P, Liu Y Z, Xu X X, Yang Z B, Yang W Q. Positive adaptation of *Salix eriostachya* to warming in the treeline ecotone, east Tibetan Plateau. *Journal of Mountain Science*, 2017, 14(2): 346-355.
- [31] Warton D I, Wright I J, Falster D S, Westoby M. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 2006, 81(2): 259-291.
- [32] Falster D S, Warton D I, Wright I J. User's guide to SMATR: Standardised major axis tests & routines, Version 2.0. 2006[2020-05-12]. <http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR/>.
- [33] 马玉珠, 程栋梁, 钟全林, 靳冰洁, 林江铭, 卢宏典, 郭炳桥. 7 种木本植物的分支指数与代谢指数. *植物生态学报*, 2014, 38(6): 599-607.
- [34] 李纪伟, 徐振锋. 模拟增温对青藏高原东缘林线交错带高山柳构型和叶形态的影响. *四川农业大学学报*, 2016, 34(2): 142-146.
- [35] Wright I J, Ackerly D D, Bongers F, Harms K E, Ibarra-Manriquez G, Martinez-Ramos M, Mazer S J, Muller-Landau H C, Paz H, Pitman N C A, Poorter L, Silman M R, Vriesendorp C F, Webb C O, Westoby M, Wright S J. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany*, 2007, 99(5): 1003-1015.
- [36] Cui E Q, Weng E S, Yan E R, Xia J Y. Robust leaf trait relationships across species under global environmental changes. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 2999.
- [37] Bonser S P, Aarssen L W. Meristem allocation: a new classification theory for adaptive strategies in herbaceous plants. *Oikos*, 1996, 77(2): 347-352.
- [38] Givnish T J. Biomechanical constraints on self-thinning in plant populations. *Journal of Theoretical Biology*, 1986, 119(2): 139-146.
- [39] Takenaka A. Structural variation in current-year shoots of broad-leaved evergreen tree saplings under forest canopies in warm temperate Japan. *Tree Physiology*, 1997, 17(3): 205-210.
- [40] Silva L C R, Sun G, Zhu-Barker X, Liang Q L, Wu N, Horwath W R. Tree growth acceleration and expansion of alpine forests: The synergistic effect of atmospheric and edaphic change. *Science Advances*, 2016, 2(8): e1501302.