

DOI: 10.5846/stxb202008052045

陈逸飞, 许瑶瑶, 邓博文, 张硕, 郑德祥, 廖晓丽, 王库, 孙新超, 靳少非. 全球木本植物叶片硅钙生态化学计量学特征. 生态学报, 2021, 41(21): 8654-8663.

Chen Y F, Xu Y Y, Deng B W, Zhang S, Zheng D X, Liao X L, Wang K, Sun X C, Jin S F. Stoichiometric characteristics of silicon and calcium in leaves of woody plants on a global scale. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(21): 8654-8663.

## 全球木本植物叶片硅钙生态化学计量学特征

陈逸飞<sup>1</sup>, 许瑶瑶<sup>1</sup>, 邓博文<sup>1</sup>, 张 硕<sup>1</sup>, 郑德祥<sup>1,\*</sup>, 廖晓丽<sup>2</sup>, 王 库<sup>2</sup>, 孙新超<sup>3</sup>, 靳少非<sup>2,4</sup>

1 福建农林大学林学院, 福州 350002

2 闽江学院地理科学系, 福州 350108

3 天津大学表层地球系统科学研究院, 天津 300072

4 华东师范大学崇明生态研究院, 上海 202162

**摘要:** 收集全球 803 种木本植物叶片硅(Si)、钙(Ca)数据, 研究不同木本植物生活型(常绿植物以及落叶植物、针叶植物以及阔叶植物)叶片 Si、Ca 元素的化学计量学特征及其与纬度、气候因子(年平均温度, 年平均降水量)间的关系。结果表明: (1) 全球尺度上木本植物叶片 Si、Ca 含量存在较大变异性, 且含量均低于中国境内的研究结果; (2) 不同生活型树种间存在差异, 针叶树叶片 Si 含量及 Ca/Si 显著高于阔叶树, 落叶树叶片 Si、Ca 含量及 Ca/Si 均显著高于常绿树种; (3) 随着纬度升高、年平均温度及年平均降水量的下降, 全球尺度木本植物叶片 Si、Ca 含量显著升高, 而 Ca/Si 显著下降; (4) 不同生活型木本植物对气候因子的响应不同, 除针叶及落叶树种的 Ca 含量外, 其余各生活型树种 Si、Ca 含量与纬度及气候因子显著相关, 随着纬度升高而升高, 随年平均温度及年平均降水量的升高而降低, 且随着年平均温度的降低, 常绿及阔叶树种叶片 Si 含量下降速度显著高于落叶及针叶树种。研究结果能够为全球尺度生态化学计量学模型的发展提供数据基础, 有助于更好地理解和模拟区域乃至全球尺度上纬度和气候因子对植物叶片 Si、Ca 含量的影响。

**关键词:** 全球尺度; 木本植物叶片; 养分; 生态化学计量学

## Stoichiometric characteristics of silicon and calcium in leaves of woody plants on a global scale

CHEN Yifei<sup>1</sup>, XU Yaoyao<sup>1</sup>, DENG Bowen<sup>1</sup>, ZHANG Shuo<sup>1</sup>, ZHENG Dexiang<sup>1,\*</sup>, LIAO Xiaoli<sup>2</sup>, WANG Ku<sup>2</sup>, SUN Xinchao<sup>3</sup>, JIN Shaofei<sup>2,4</sup>

1 Forestry College, Fujian Agriculture and Forestry University Forestry Academy, Fuzhou 350002, China

2 Department of Geographical Sciences, Minjiang University, Fuzhou 350108, China

3 Institute of Surface-Earth System Science, Tianjin University, Tianjin 300072, China

4 Institute of Eco-Chongming, East China Normal University, Shanghai 202162, China

**Abstract:** The ecological stoichiometric characteristics of silicon (Si) and calcium (Ca) play crucial roles in plant nutrient absorption, and thus impact the global biogeochemical cycle of Si and Ca. However, few were known about the stoichiometric characteristics of Si and Ca in the woody plant. In this study, using the collected data of Si and Ca of 803 woody plants in the world from the Plant Trait Database and published literature, the stoichiometric characteristics of Si and Ca in leaves of different woody plant life forms (evergreen plants, deciduous plants, coniferous plants and broad-leaved

**基金项目:** 国家自然科学基金(41701099, 32071760); 福建农林大学科技创新基金项目(KHF170002)

**收稿日期:** 2020-08-05; **网络出版日期:** 2021-07-05

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fjzdx123@163.com

plants) and their relationships with latitude and climatic factors (mean annual temperature and mean annual precipitation) were investigated using the covariance analysis method. The results showed that: (1) the contents of Si and Ca in leaves of woody plants were highly variable at a global scale, and their contents were lower than those in China. In detail, the global geometric mean content of Si and Ca was 0.28 and 1.73 mg/g, respectively. (2) The contents of Si and Ca are varied among different life forms. The Si content and Ca/Si ratio of coniferous trees were significantly higher than those of broad-leaved trees, and the contents of Si, Ca in leaves of deciduous trees were significantly higher than those of evergreen trees; (3) With the increase of latitude and the decrease of mean annual temperature and precipitation, the contents of Si, Ca and Ca/Si in leaves of woody plants at the global scale increased significantly, while Ca/Si decreased significantly; (4) The responses of Si and Ca contents in leaves of different life forms to climate factors were varied. Except for Ca content of coniferous and deciduous trees, Si, Ca content in the life forms of evergreen plants and broad-leaved plants were significantly related to latitude and climate factors, and increased with the increase of latitude and decreased with the increase of mean annual temperature and precipitation. With the decrease of mean annual temperature, the decrease rate of Si content in leaves of evergreen and broad-leaved trees was significantly higher than that of deciduous and coniferous trees. From the perspective of ecostochiometric characteristics, this study provides data basis for the development of ecological stoichiometric models at a global scale, and helps to better understand and simulate the effects of latitude and climate factors on the content of Si and Ca in plant leaves at regional and global scales.

**Key Words:** global scale; woody plant leaves; nutrients; ecological stoichiometry

生态化学计量学是一种结合生物学、化学计量学和生态学等基本原理,研究生态系统能量平衡和多种元素质量平衡的重要方法,能为区域或全球尺度的生物地球化学循环研究提供数据和理论基础<sup>[1-2]</sup>。硅(Si)是地壳中丰度第二的元素,作为植物生长的有益元素,在植物生长发育中起到重要作用,尤其可提高植物对干旱、酸化、病虫害等不良环境的抗性<sup>[3-4]</sup>。钙(Ca)作为地壳中含量最丰富的碱土金属元素和植物生长的必需元素,其生物地球化学循环过程联系着地球的生物圈、大气圈、水圈、岩石圈以及土壤圈。在植物分类水平上,不同植物种类间 Si、Ca 含量差异较大,一般而言,单子叶植物 Si 积累量较双子叶植物更高,双子叶植物 Ca 含量高于单子叶植物<sup>[5-6]</sup>。尽管有研究指出 Si 含量高的植物体内通常 Ca 含量较低,反之亦然<sup>[7]</sup>,但对于不同植物 Si、Ca 之间化学计量相关性仍存在不确定性,如在禾本科植物中 Si、Ca 含量之间并未发现显著性的相关性。新的学术假设认为由于不同植物种类对于 Si、Ca 具有不同的吸收偏好,因此 Si、Ca 间的化学计量特征的变化会对生态系统的物种组成产生影响<sup>[8]</sup>,并进一步影响到关键生物地球化学循环过程。因此,探索植物 Si、Ca 生态化学计量学特征不仅可以更全面掌握不同植物种类对于 Si、Ca 的吸收偏好,更能够完善 Si、Ca 生物地球化学循环过程。

尽管已知 Si 和 Ca 都对植物生长有重要作用且二者间存在相互作用<sup>[9]</sup>,但对 Si、Ca 化学计量特征的研究主要集中在草本植物中,这是由于草本植物中禾本科植物属于典型的富硅植物,豆科植物属于典型的富钙植物,二者同时也是草地生态系统的重要组成部分。目前对森林生态系统内木本植物 Si、Ca 生态化学计量特征及二者之间关系研究较少。而在森林生态系统中,由 Si 为主要元素的植硅体圈闭碳已被证实为一个难以忽视的碳汇<sup>[10]</sup>,表明森林生态系统中植物参与下的 Si 循环是一个活跃的过程;Ca 在缓解森林退化以及应对森林土壤酸化方面也有着重要作用。此外,Yoshida<sup>[11]</sup>发现 Ca 能够部分代替 Si 缺乏,Si/Ca 能够反应不同植物群落生产力变动等,这表明 Si、Ca 在植物中的功能具有相似性。因此,进行对森林生态系统内木本植物 Si、Ca 生态化学计量特征及二者关系研究已经刻不容缓。现有研究表明植物对 Si、Ca 的吸收主要来自土壤供应,而土壤中可吸收态 Si、Ca 受到气候环境的影响<sup>[12-13]</sup>,且植物对 Si、Ca 的吸收具有植物功能群特异性<sup>[14]</sup>,因此本文假设木本植物中 Si、Ca 生态化学计量特征与气候因子及不同植物生活型相关。基于此假设,本研究整理了全球 803 种植物叶片 Si、Ca 含量数据及其与纬度,气候因子(年平均温度、年平均降水量)的关系进行研究,以

期揭示全球尺度上木本植物叶片 Si、Ca 生态化学计量学特征、分布规律和在不同生活型间的差异,以期为全球尺度的生物地球化学模型和宏观生态学等领域提供相关数据和科学依据。

1 材料和方法

1.1 数据来源

本研究使用的数据主要来自(1)全球植物性状数据库 (TRY, Plant Trait Database, <https://www.try-db.org/TryWeb/Home.php>) 中全球木本植物叶片 Si、Ca 含量;(2)搜集其他已发表的文献中数据<sup>[15-22]</sup>。为保证数据质量,对于来自文献中的数据,叶片硅钙含量数据来自生长季成熟期的叶片。物种信息以及生活型划分则通过地球物种百科全书网(<http://www.eol.org>) 及 the plant list (<http://www.theplantlist.org/>) 确定。气温和降水数据(1980—2010)利用 WorldClim 1.4 数据库(<http://www.worldclim.org/>) 获取。本研究总共收集了 1402 个观测数据,涵盖 803 种木本植物,表 1、图 1 为具体样点信息。

表 1 本研究使用数据地理分布及其基本气候信息

Table 1 Geographical distribution for the data and the corresponding climatic characters in this study			
环境变量 Environment variable	样点范围 Range of sampling points	环境变量 Environment variable	样点范围 Range of sampling points
经度 Longitude longitude	157.79°—117.9°E	年平均温度 Mean annual temperature/℃	−9.5—27.3
纬度 Latitude latitude	14.5°—68.4°N	年平均降水量 Mean annual precipitation/mm	3.4—4284.0
海拔 Altitude/m	0—1300		

1.2 数据分析

为探索不同生活型下植物叶片 Si 和 Ca 的生态化学计量特征,本研究将植物生活型分为常绿木本植物以及落叶木本植物、针叶木本植物以及阔叶木本植物两大类。首先采用独立样本 *t* 检验研究木本植物不同生活型间叶片 Si、Ca 含量以及 Ca/Si 差异;参考已有的研究方法<sup>[23-24]</sup>,利用回归分析及协方差分析探究气候环境因子对不同生活型木本植物叶片 Si、Ca 含量的影响,其中协方差分析结果可判断回归图像中不同生活型树种叶片硅、钙元素及硅钙比与温度及降水的回归直线间斜率是否存在显著差异,进而研究随着温度及降水量的变化,各生活型树种叶片 Si、Ca 含量以及 Ca/Si 对其的响应是否存在差异。

所有数据在分析前均进行正态性检验,若数据不通过正态性检验,则对其进行对数转化。本研究使用 SPSS 20.0 进行统计分析和图。

2 结果与分析

2.1 不同生活型木本植物叶片 Si、Ca 含量比较

结果表明,全球木本植物叶片 Si、Ca 含量表现出较大变异性,其中叶片 Si 含量变化范围为 0.01—12.81 mg/g,几何平均值为 0.28 mg/g (SD=4.02);Ca 含量变化范围为 0.11—100.46 mg/g,几何平均值为 7.13 mg/g (SD=2.07);叶片 Ca/Si 变化范围为 0.17—463.35,几何平均值为 19.82 (SD=4.34)。

比较不同生活型木本植物叶片可得,针叶树叶片中 Si 含量及 Ca/Si 显著高于阔叶树(表 2,  $P<0.01$ ),二者

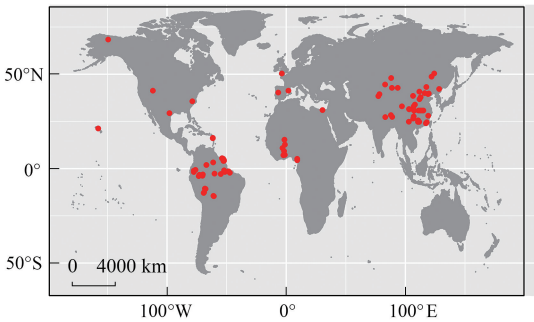


图 1 本研究所使用数据分布范围图  
Fig.1 Distribution of the dataset in this study

Ca 含量差异不显著(表 2,  $P=0.565$ );落叶树叶片中 Si、Ca 含量及 Ca/Si 均显著高于常绿树种(表 2,  $P<0.01$ )。木本植物叶片中的 Si、Ca 浓度呈现出极显著的正相关关系( $P<0.01$ )(图 2)。

表 2 不同生活型植物叶片 Si 和 Ca 化学计量学特征比较  
Table 2 Stoichiometry of leaf Si, Ca of different functional groups

生活型 Functional group	Si 含量 Content/(mg/g)				Ca 含量 Content/(mg/g)				Ca/Si			
	<i>n</i>	几何平均值 Geometric mean(S.D.)	K-S 检验	CV	<i>n</i>	几何平均值 Geometric mean(S.D.)	K-S 检验	CV	<i>n</i>	几何平均值 Geometric mean(S.D.)	K-S 检验	CV
常绿木本 Evergreen woody	512	0.23(3.15)a	$P<0.05$	179.74	598	6.54(2.05)a	$P<0.05$	79.7	369	23.46(3.71)a	$P<0.05$	122.66
落叶木本 Deciduous woody	134	0.51(6.97)b	$P<0.05$	149.98	154	10.00(2.39)b	$P<0.05$	73.21	102	10.89(6.15)b	$P<0.05$	116.62
阔叶木本 Broadleaf woody	558	0.21(3.56)a	$P<0.05$	237.78	661	7.17(2.11)a	$P<0.05$	79.68	374	26.96(3.76)a	$P<0.05$	119.21
针叶木本 Coniferous woody	89	1.34(2.75)b	$P<0.05$	119.67	91	7.42(2.36)a	$P<0.05$	97.62	96	5.98(4.01)b	$P<0.05$	157.97
全部树种 All woody plants	647	0.28(4.02)	$P<0.05$	212.12	752	7.13(2.07)	$P<0.05$	83.01	470	19.82(4.34)	$P<0.05$	132.02

元素含量在不同植物生活型的比较中,同一列数值后不同的小写字母表示两者在 0.05 水平上的显著差异;*n* 代表树种数, CV 代表变异系数(%)

2.2 叶片 Si、Ca 化学计量学特征与环境气候因子关系分析

结果表明:全球木本植物整体水平叶片 Si、Ca 含量与纬度、年平均温度和年平均降水量显著相关(图 3):叶片 Si、Ca 含量随纬度升高而升高,随年平均温度和年平均降水量的升高而降低( $P<0.01$ );而 Ca/Si 随纬度的升高而降低,随年平均温度和年平均降水量的升高而升高( $P<0.01$ )。分析不同生活型树种与纬度及环境因子的关系可得(表 3,图 4—5),随着纬度升高、年平均温度及年平均降水量降低,除针叶、落叶树种 Ca 含量外,其余生活型叶片 Si、Ca 含量均显著上升, Ca/Si 均显著下降;协方差分析结果表明(表 3),随着年平均温度降低,常绿及阔叶树种叶片 Si 含量下降速度显著高于落叶及针叶树种。纬度、年平均温度和年平均降水量对叶片 Si 含量的贡献率分别为 54.8%、48.8%和 26.9%,对叶片 Ca 含量的贡献率分别为 1.6%、1.6%和 1.4%,对 Ca/Si 的贡献率为 49.6%、39.1%、39.1%。

3 讨论

3.1 不同生活型木本植物叶片中的 Si、Ca 含量差异分析

全球尺度上木本植物叶片 Si、Ca 含量变异较大(表 2),几何平均值分别为 0.28 mg/g 和 7.13 mg/g,低于 Han 等<sup>[16]</sup>、秦海等<sup>[25]</sup>在中国境内对多种植物的研究结果(表 4)。其原因是其他研究在中国境内所选研究植物多处于较高纬度,在本研究数据中,虽然已经最大化去收集和整理已发表的植物 Si、Ca 元素研究,但来自北美和欧洲地区的研究数据较少,同时本文中纳入了来自低纬热带地区的植物(表 4),这可能导致本文结果中叶片 Si、Ca 含量较低。因此,需要在以后的研究中有待进一步加大研究数据的分析工作。

本文结果表明,木本植物叶片 Si、Ca 含量在生活型间存在差异:针叶树种 Si 含量显著高于阔叶树种,落叶树种 Si、Ca 含量显著高于常绿树种;而叶片 Ca 含量在针叶和阔叶树种间没有显著差异(表 2)。推测不同生活型树种叶片元素浓度差异可能与叶片组织结构或渗透部分的差异以及不同植物对养分的选择性吸收有

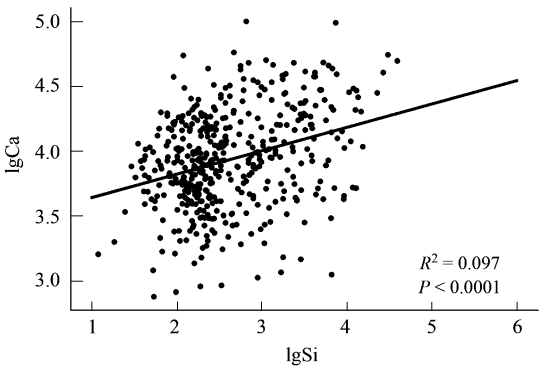


图 2 木本植物叶片硅含量(Si),钙含量(Ca)相关关系  
Fig.2 Correlation between silicon content (Si) and calcium content (Ca) in leaves of woody plants

关<sup>[27-29]</sup>,且针叶及落叶树种生长环境相对于其它树种纬度位置更高,年平均温度、降水量更低,植物需要更多的 Si 及 Ca 元素来增强对恶劣环境的适应性。

表 3 硅钙化学计量学特征与环境气候因子关系协方差分析 (ANOCOVA) 结果

Table 3 Covariance analysis of the relationship between the stoichiometric characteristics of silicon and calcium and environmental climate factors

叶片元素含量 Leaf element content	生活型 life forms	模型变量 Source	MS	F	P
叶片 Si 含量 Si content of leaves	落叶/常绿树种	MAT	66.505	341.290	<0.01 **
		MAP	2.605	13.370	<0.01 **
		DE	4.687	24.054	<0.01 **
		MAT×DE	6.494	33.324	<0.01 **
		MAP×DE	0.744	3.816	0.051
	阔叶/针叶树种	MAT	24.142	132.131	<0.01 **
		MAP	1.108	6.065	<0.05 *
		BC	7.230	39.570	<0.01 **
		MAT×BC	12.228	66.924	<0.01 **
		MAP×BC	0.625	3.421	0.065
叶片 Ca 含量 Ca content of leaves	落叶/常绿树种	MAT	0.013	0.108	0.743
		MAP	0.186	1.600	0.206
		DE	0.150	1.294	0.256
		MAT×DE	0.873	7.507	0.060
		MAP×DE	0.319	2.740	0.098
	阔叶/针叶树种	MAT	0.174	1.510	0.220
		MAP	0.114	0.990	0.320
		BC	1.652	14.331	<0.01 **
		MAT×BC	0.698	6.057	<0.05 *
		MAP×BC	0.105	0.910	0.340
叶片 Ca/Si Ca/Si of leaves	落叶/常绿树种	MAT	9.021	41.425	<0.01 **
		MAP	9.037	41.498	<0.01 **
		DE	3.626	16.651	<0.01 **
		MAT×DE	0.76	3.49	0.062
		MAP×DE	0.511	2.348	0.126
	阔叶/针叶树种	MAT	7.732	33.766	<0.01 **
		MAP	0.638	2.787	0.096
		BC	0.296	1.291	0.257
		MAT×BC	0.01	0.042	0.837
		MAP×BC	0.091	0.4	0.528

\* 表示存在显著差异 ( $P < 0.05$ ), \*\* 表示存在极显著差异 ( $P < 0.01$ ); MAT: 年平均温度 Mean annual temperature; MAP: 年平均降水量 Mean annual precipitation; DE: 落叶/常绿树种 Deciduous woody/Evergreen woody; BC: 阔叶/针叶树种 Broad-leaved woody/Coniferous woody; MS: 均方 Mean squared

表 4 不同研究区域 Si、Ca 含量对比

Table 4 Comparison of Si and Ca contents in different study areas

研究区域 Study area	Si 含量 Content/(mg/g)		Ca 含量 Content/(mg/g)		纬度范围 Latitude range	参考文献 References
	几何平均值 Geometric mean	算数平均值 Arithmetic mean	几何平均值 Geometric mean	算数平均值 Arithmetic mean		
中国 China	3.73	7.63	9.8	15.38	20°—50°N	[25]
中国 China	16.13	—	—	—	26°—44°N	[26]
中国 China	3.05	6.7	9.64	15.5	18°—52°N	[17]
中国 China	2.11	4.61	13.73	19.46	18.6°—52.3°N	[16]
全球尺度 Global scale	0.28	0.84	7.17	9.53	14.5°—68.4°N	本研究



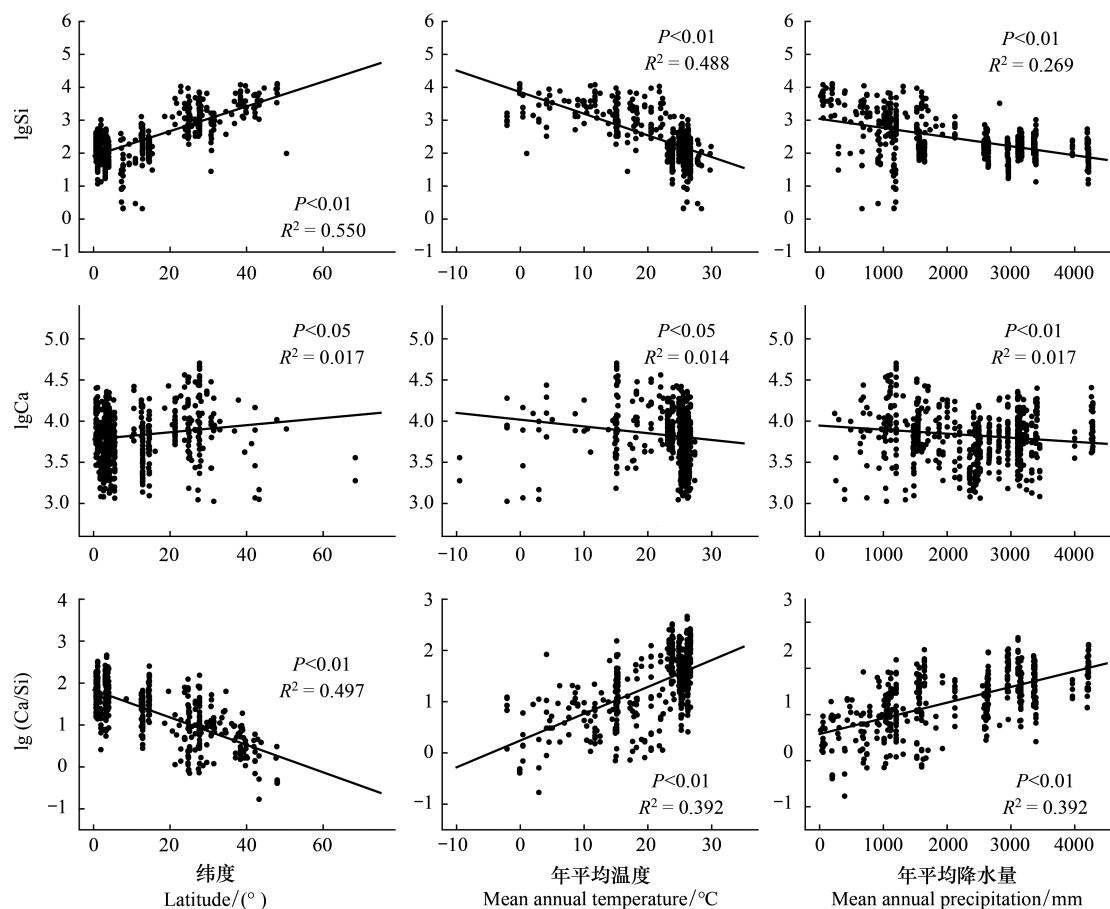


图3 全球尺度上木本植物叶片 Si、Ca 含量及 Ca/Si 与纬度、年平均温度、年平均降水量间的关系

Fig.3 The relationship of Si and Ca contents and Ca/Si in woody plant leaves with latitude, mean annual temperature and mean annual precipitation on a global scale

### 3.2 全球尺度木本植物 Si、Ca 含量与纬度及环境因子间的关系分析

已有研究表明植物叶片 Si 含量与地理及环境因子相关。Han 等<sup>[16]</sup>、秦海等<sup>[25]</sup>通过对中国境内多种植物研究发现,植物叶片 Si 含量随纬度升高而升高,随年平均温度和年平均降水量的升高而降低。熊蔚<sup>[26]</sup>对湿地草本植物叶片硅进行研究,发现双子叶植物叶片硅含量与年平均温度和年平均降水量呈现出显著负相关,在一定程度上反映了以双子叶植物为主的木本植物与环境因子的关系。本文结果表明,全球尺度上木本植物叶片 Si 含量随纬度的升高而升高,随年平均温度和年平均降水量的升高而降低(图3),该结论与以往在中国境内的研究结果一致。已有研究证明 Si 有助于植物缓解多种环境胁迫<sup>[30]</sup>,寒冷环境下沉积于叶细胞壁的硅可以提高植物抗冻害能力,干旱条件下植物可通过叶表面硅化显著减少蒸腾作用造成的水分损失<sup>[31-32]</sup>,因此可推测随着纬度的升高及年均温度、年均降水量的下降,植物依靠提高体内 Si 含量来降低干旱、低温等极端环境对自身的影响。

Ca 在植物抵抗干旱与极端温度等常见的环境胁迫中起到重要作用<sup>[33]</sup>。本文结果表明,全球尺度上木本植物叶片中 Ca 含量随纬度的升高而升高,随年平均温度和年平均降水量的升高而降低(图3),这与 Han 等<sup>[16]</sup>、秦海等<sup>[25]</sup>的结论一致。植物叶片 Si、Ca 含量随环境因子的变化呈现出相似的变化趋势,可能也进一步说明了二者在木本植物中存在相似的作用,都能协助植物抵御低温、干旱等胁迫。但 Ca 作为植物体内第二信使,能起到改变蛋白质激酶活性、诱导相关基因表达等作用,且能引起细胞内各级复杂的防御调控机制从而抵御环境胁迫,这些是 Si 无法替代的<sup>[34-36]</sup>,也是植物叶片 Si、Ca 含量差距较大的原因之一。

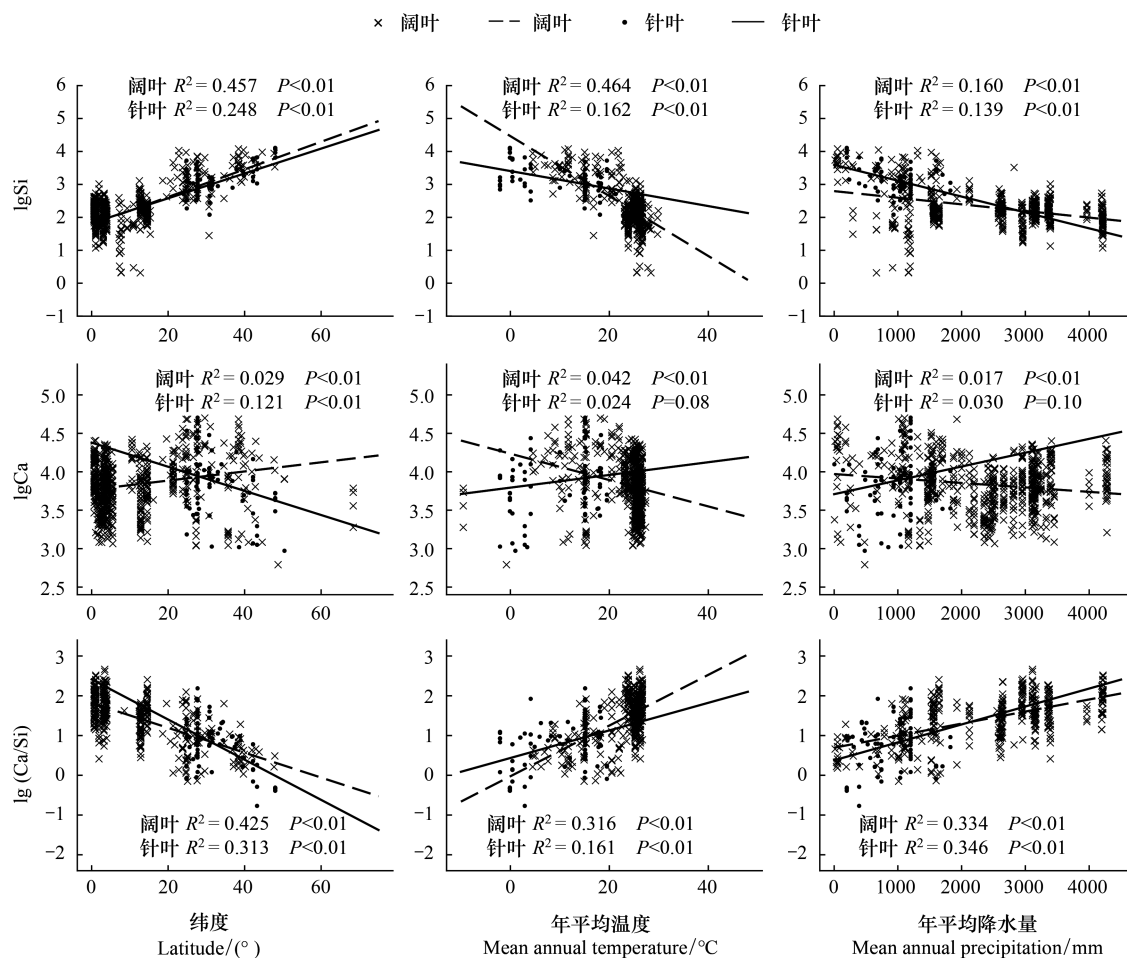


图4 针叶及阔叶木本植物叶片 Si、Ca 含量和 Ca/Si 与纬度、年平均温度、年平均降水量间的关系

Fig.4 The relationship of Si and Ca contents and Ca/Si in coniferous and broad-leaved woody species leaves with latitude, mean annual temperature and mean annual precipitation on a global scale

本文选取的绝大部分树种都属于依靠被动吸收或排斥性摄取吸收硅的硅非蓄积型植物<sup>[37]</sup>。而以往的研究表明,在正常生长条件下 Si 在硅非蓄积型植物中的作用弱于在富硅植物中的作用,但在干旱、低温等恶劣气候条件下 Si 的作用变得更大<sup>[37]</sup>。本文结果表明,木本植物叶片 Ca/Si 随纬度和叶片 Si 含量的升高而降低,随年平均温度和年平均降水量升高而升高,这与高桥英一等的研究结果一致。可推测相对于 Ca,木本植物在逆境下可能需要更多的 Si 来增强自身抗逆性,或是在低温、干旱等极端环境下木本植物对硅的吸收能力强于对钙的吸收能力。在植物对硅的吸收机制非常复杂,原理没有完全清晰的情况下,该问题需要进一步研究。

### 3.3 不同生活型木本植物 Si、Ca 含量与纬度及环境因子间的关系分析

研究不同生活型植物 Si、Ca 含量对地理和气候因子变化的响应,结果表明,除针叶、落叶树种叶片 Ca 含量与环境因子关系不显著外,其余生活型叶片 Si、Ca 含量与纬度和气候因子的关系与全球尺度上木本植物叶片 Si、Ca 含量与纬度和气候因子的关系吻合,即随纬度的升高而升高,随年均温度和年均降水量的升高而降低(表 4,图 3—5)。本文针叶及落叶树样本大量选自中国北部温度较低地区,受到研究数据的范围限制,可能导致针叶、落叶树种 Ca 含量与环境因子无显著关系,而本研究中针叶及落叶树种样本量相对较小,需要加大样本量进行进一步研究。随着年均温度升高,落叶及阔叶树种叶片 Si 含量下降速度显著高于常绿及针叶树种(表 4,图 4—5)。与落叶植物相比,常绿植物一般具有更长的寿命、更大的叶面积、更高的比叶质量和更

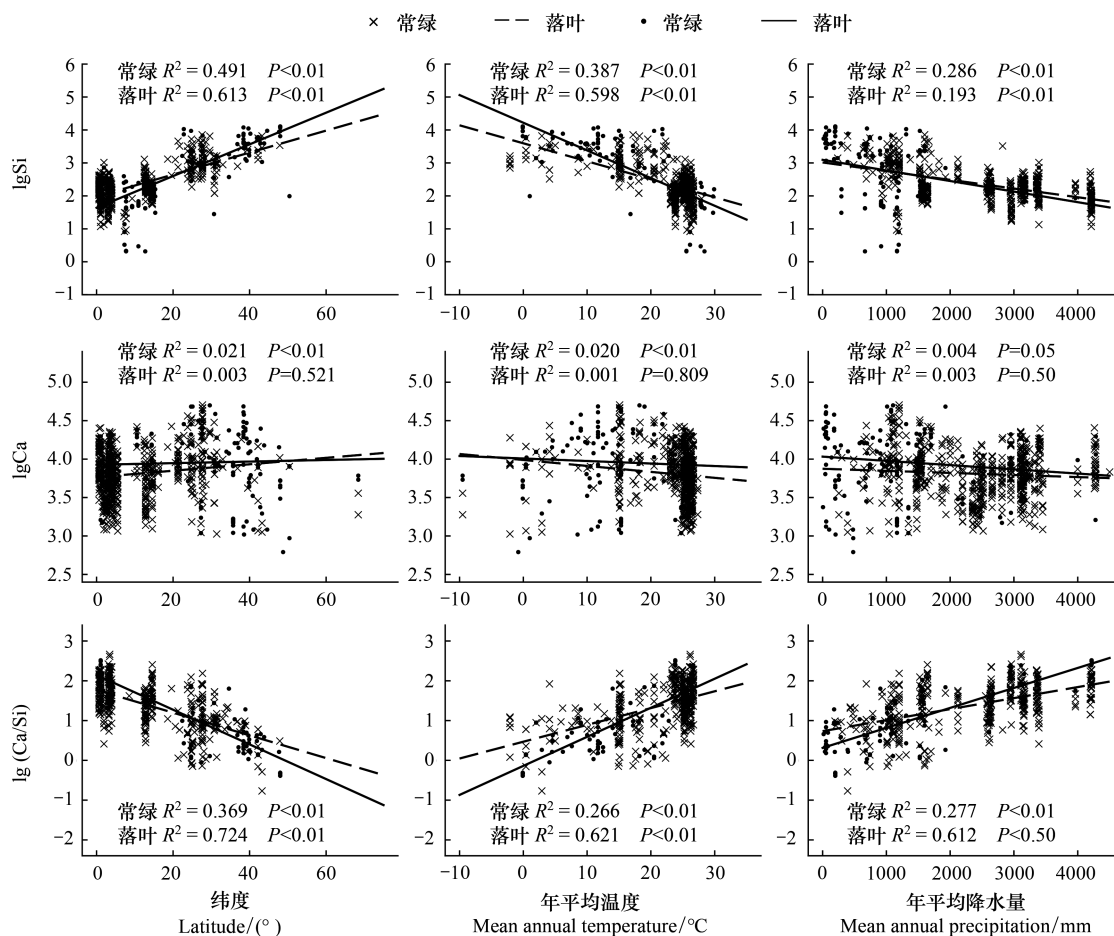


图5 常绿及落叶木本植物叶片 Si、Ca 含量和 Ca/Si 与纬度、年平均温度、年平均降水量间的关系

Fig.5 The relationship of Si and Ca contents and Ca/Si in evergreen and deciduous woody species leaves with latitude, mean annual temperature and mean annual precipitation on a global scale

高的单位叶面积投入成本<sup>[23,38]</sup>,而阔叶树种通常比针叶树种叶面积更大,蒸腾作用更强,更容易受到低温,干旱等胁迫的影响<sup>[39-41]</sup>,这可能是常绿及针叶树种叶片 Si 含量对环境温度变化的响应程度较低的原因。

### 3.4 木本植物叶片硅钙元素间的相关关系

为维持体内的正常代谢,植物需对元素按一定比例关系吸收利用,而元素供应及气候变化都会改变这种平衡<sup>[42]</sup>。本文选取的木本植物来自全球不同区域,生境条件差异巨大,因此 Si、Ca 间的关系更突出了植物对二者选择吸收的内在属性,也更能体现植物对元素的根本需求。本文结果表明,同经纬度的同种木本植物叶片中 Si、Ca 含量呈现正相关关系(图 2),这与张士宝等<sup>[17]</sup>、Hodson 等<sup>[43]</sup>的研究结果一致。高桥英一等曾对栽培于相同土壤条件上的多种植物叶片硅、钙含量进行测定<sup>[44]</sup>,结果表明硅含量高的植物钙含量往往较低,与本文结果不同。与高桥英一等着重研究作物不同,本文只收集了木本植物数据,没有包括作物等草本植物,且与在同一地区培养的植物不同,全球不同地区树木生长条件差异巨大,这些都可能导致结果出现差异。

## 4 结论

本研究对全球不同生活型木本植物叶片 Si、Ca 元素化学计量学特征随纬度、年均降水量、年均温度的变化规律展开研究探讨,结论如下:

(1) 不同生活型木本植物叶片元素含量存在差异,针叶树叶片 Si 含量及 Ca/Si 显著高于阔叶树,落叶树



叶片 Si、Ca 含量及 Ca/Si 均显著高于常绿树种。

(2) 不同生活型植物叶片 Si、Ca 含量随纬度及气候因子的变化趋势不一致;除针叶、落叶树种 Ca 含量外,其余生活型树种叶片 Si、Ca 含量及 Ca/Si 均与纬度和气候因子存在显著的线性相关,且随年均温度升高,常绿及阔叶树种叶片 Si 含量下降速度显著高于落叶及针叶树种。

(3) 全球尺度木本植物叶片 Si、Ca 含量随纬度的升高而升高,随年均温度、年均降水量的升高而降低,而 Ca/Si 随纬度的升高而降低,随年平均温度及降水量的升高而升高。各生活型植物叶片 Si、Ca 含量及 Ca/Si 对纬度和气候因子的响应与全球尺度上木本植物叶片水平 Si、Ca 含量及 Ca/Si 的响应趋势不完全吻合,推测在全球尺度上不同生活型植物的相互组合会抵消或掩盖掉某些种类的特性,从而影响植物叶片 Si、Ca 含量随纬度及环境因子的变化规律。

#### 参考文献 (References):

- [1] 李喜霞, 杜天雨, 魏亚伟, 周永斌. 阔叶红松林生态化学计量学特征及其对纬度梯度的响应. 生态学报, 2018, 38(11): 3952-3960.
- [2] 曾冬萍, 蒋利玲, 曾从盛, 王维奇, 王纯. 生态化学计量学特征及其应用研究进展. 生态学报, 2013, 33(18): 5484-5492.
- [3] Richmond K E, Sussman M. Got silicon? The non-essential beneficial plant nutrient. Current Opinion in Plant Biology, 2003, 6(3): 268-272.
- [4] 熊蔚, 胡宇坤, 宋垚彬, 戴文红, 李文兵, 董鸣. 高等植物中硅元素的生态学作用. 杭州师范大学学报: 自然科学版, 2017, 16(2): 164-172.
- [5] Trembath-Reichert E, Wilson J P, McGlynn S E, Fischer W W. Four hundred million years of silica biomineralization in land plants. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2015, 112(17): 5449-5454.
- [6] Broadley M R, Bowen H C, Cotterill H L, Hammond J P, Meacham M C, Mead A, White P J. Variation in the shoot calcium content of angiosperms. Journal of Experimental Botany, 2003, 54(386): 1431-1446.
- [7] Ma J F, Takahashi E. Soil, Fertilizer, and Plant Silicon Research in Japan. Root research, 2002, 12: 257-274.
- [8] Schaller J, Hodson M J, Struyf E. Is relative Si/Ca availability crucial to the performance of grassland ecosystems? Ecosphere, 2017, 8(3): e01726.
- [9] Schaller J, Roscher C, Hillebrand H, Weigelt A, Oelmann Y, Wilcke W, Ebeling A, Weisser W W. Plant diversity and functional groups affect Si and Ca pools in aboveground biomass of grassland systems. Oecologia, 2016, 182(1): 277-286.
- [10] Song Z L, Liu H Y, Li B L, Yang X M. The production of phytolith-occluded carbon in China's forests: implications to biogeochemical carbon sequestration. Global Change Biology, 2013, 19(9): 2907-2915.
- [11] Yoshida S. Chemical aspects of the role of silicon in physiology of the rice plant. Bulletin of the National Institute of Agricultural Sciences, Series B, 1965, 15: 1-58.
- [12] Sommer M, Kaczorek D, Kuzyakov Y, Breuer J. Silicon pools and fluxes in soils and landscapes—a review. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2006, 169(3): 310-329.
- [13] 杨廷良, 崔国贤, 罗中钦, 肖红松. 钙与植物抗逆性研究进展. 作物研究, 2004, (5): 380-384.
- [14] Ma J F, Tamai K, Ichii M, Wu G F. A rice mutant defective in Si uptake. Plant Physiology, 2002, 130(4): 2111-2117.
- [15] 侯学煜. 中国植被地理及优势植物化学成分. 北京: 科学出版社, 1982.
- [16] Han W X, Fang J Y, Reich P B, Ian Woodward F, Wang Z H. Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China. Ecology Letters, 2011, 14(8): 788-796.
- [17] Zhang S B, Zhang J L, Slik J W F, Cao K F. Leaf element concentrations of terrestrial plants across China are influenced by taxonomy and the environment. Global Ecology and Biogeography, 2012, 21(8): 809-818.
- [18] 陈佐忠, 黄德华, 张鸿芳. 内蒙古锡林河流域 122 种植物的元素化学特征//中国科学院内蒙古草原生态系统定位站. 草原生态系统研究(第 1 集). 北京: 科学出版社, 1985: 112-131.
- [19] 李善家, 张有福, 陈拓. 西北油松叶片  $\delta^{13}\text{C}$  特征与环境因子和叶片矿质元素的关系. 植物生态学报, 2011, 35(6): 596-604.
- [20] 贺金生, 陈伟烈, 王其兵. 长江三峡地区优势植物的化学元素含量特征. 植物学报, 1998, 40(5): 453-460.
- [21] Henriot C, Bodarwé L, Dorel M, Draye X, Delvaux B. Leaf silicon content in banana (*Musa* spp.) reveals the weathering stage of volcanic ash soils in Guadeloupe. Plant and Soil, 2008, 313(1/2): 71-82.
- [22] El-Tanany M M, Messih M N A, Shama M A. Effect of foliar application with potassium, calcium and magnesium on yield, fruit quality and mineral composition of Washington navel orange trees. Alexandria Science Exchange Journal, 2011, 32(1): 65-75.
- [23] Yuan Z Y, Chen H Y H. Global-scale patterns of nutrient resorption associated with latitude, temperature and precipitation. Global Ecology and

- Biogeography, 2009, 18(1): 11-18.
- [24] Zhang H, Guo W, Yu M, Wang G G, Wu T. Latitudinal patterns of leaf N, P stoichiometry and nutrient resorption of *Metasequoia glyptostroboides* along the eastern coastline of China. *Science of the Total Environment*, 2018, 618:1-6.
- [25] 秦海, 李俊祥, 高三平, 李铖, 李蓉, 沈兴华. 中国 660 种陆生植物叶片 8 种元素含量特征. *生态学报*, 2010, 30(5): 1247-1257.
- [26] 熊蔚. 湿地草本植物叶硅含量特征及其与环境因子的关系[D]. 杭州: 杭州师范大学, 2016: 70-70.
- [27] White P J, Broadley M R. Calcium in plants. *Annals of Botany*, 2003, 92(4): 487-511.
- [28] Watanabe T, Broadley M R, Jansen S, White P J, Takada J, Satake K, Takamatsu T, Tuah S J, Osaki M. Evolutionary control of leaf element composition in plants. *New Phytologist*, 2007, 174(3): 516-523.
- [29] White P J, Bowen H C, Marshall B, Broadley M R. Extraordinarily high leaf selenium to sulfur ratios define 'se-accumulator' plants. *Annals of Botany*, 2007, 100(1): 111-118.
- [30] Ma J F. Role of silicon in enhancing the resistance of plants to biotic and abiotic stresses. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2004, 50(1): 11-18.
- [31] Larcher W, Meindl U, Ralsler E, Ishikawa M. Persistent supercooling and silica deposition in cell walls of palm leaves. *Journal of Plant Physiology*, 1991, 139(2): 146-154.
- [32] Ma J F. Functions of silicon in higher plants//Müller W E G, ed. *Silicon Biomineralization: Biology—Biochemistry—Molecular Biology—Biotechnology*. Berlin, Heidelberg: Springer, 2003: 127.
- [33] 蒋廷惠, 占新华, 徐阳春, 周立祥, 宗良纲. 钙对植物抗逆能力的影响及其生态学意义. *应用生态学报*, 2005, 16(5): 971-976.
- [34] Sanders D, Pelloux J, Brownlee C, Harper J F. Calcium at the crossroads of signaling. *The Plant Cell*, 2002, 14(S1): S401-S417.
- [35] Cheng S H, Willmann M R, Chen H C, Sheen J. Calcium signaling through protein kinases. The *Arabidopsis* calcium-dependent protein kinase gene family. *Plant Physiology*, 2002, 129(2): 469-485.
- [36] McLaughlin S B. Tansley Review No. 104. Calcium physiology and terrestrial ecosystem processes. *New Phytologist*, 1999, 142(3): 373-417.
- [37] Ma J F, Miyake Y, Takahashi E. Silicon as a beneficial element for crop plants//Datnoff L E, Snyder G H, Korndörfer G H, eds. *Studies in Agriculture*. Amsterdam: Elsevier Science, 2001: 17-39.
- [38] 刘明秀, 梁国鲁. 植物比叶质量研究进展. *植物生态学报*, 2016, 40(8): 847-860.
- [39] 郭斌. 太原地区主要绿化树种抗寒性评价. *防护林科技*, 2018, (9): 9-12.
- [40] 周平, 李吉跃, 招礼军. 北方主要造林树种苗木蒸腾耗水特性研究. *北京林业大学学报*, 2002, 24(5): 50-55.
- [41] 李吉跃, 周平, 招礼军. 干旱胁迫对苗木蒸腾耗水的影响. *生态学报*, 2002, 22(9): 1380-1386.
- [42] 莫江明, 张德强, 黄忠良, 余清发, 孔国辉. 鼎湖山亚热带常绿阔叶林植物营养元素含量分配格局研究. *热带亚热带植物学报*, 2000, 8(3): 198-206.
- [43] Hodson M J, White P J, Mead A, Broadley M R. Phylogenetic variation in the silicon composition of plants. *Annals of Botany*, 2005, 96(6): 1027-1046.
- [44] 高桥英一, 三宅靖人. 硅在植物中的分布. *日本土壤肥料科学杂志*, 1976, (47): 296-306.