

DOI: 10.5846/stxb202101040020

刘可佳, 何念鹏, 侯继华. 中国温带典型森林植物比叶面积的空间格局及其影响因素. 生态学报, 2022, 42(3): 872-883.

Liu K J, He N P, Hou J H. Spatial patterns and influencing factors of specific leaf area in typical temperate forests. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(3): 872-883.

# 中国温带典型森林植物比叶面积的空间格局及其影响因素

刘可佳<sup>1</sup>, 何念鹏<sup>2</sup>, 侯继华<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> 北京林业大学生态与自然保护学院, 北京 100083

<sup>2</sup> 中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101

**摘要:** 比叶面积 (SLA) 能够反映植物自身生长对策、对光能的捕获能力、对外界环境变化的适应和对可利用资源的分配策略, 对植物的生境适应状况和群落的自然演替程度也起到重要的指示作用。为了深入了解温带森林植物 SLA 随空间变化的变异特征及其影响因素, 跨越 1200 km 选取中国东北部 12 个典型温带森林 (寒温带兴安落叶松林、温带红松针阔混交林和暖温带落叶阔叶林), 通过对样地内物种进行系统性的调查, 分析了植物 SLA 在空间上的变化规律及环境因素的影响效应。结果显示: 中国温带森林植物 SLA 范围为 2.02—99.65 m<sup>2</sup>/kg (均值为 34.18 m<sup>2</sup>/kg), 其中乔木 SLA 范围为 2.02—58.74 m<sup>2</sup>/kg (均值为 21.32 m<sup>2</sup>/kg), 灌木 SLA 范围为 2.88—99.65 m<sup>2</sup>/kg (均值为 31.60 m<sup>2</sup>/kg), 草本 SLA 范围为 4.66—98.53 m<sup>2</sup>/kg (均值为 38.75 m<sup>2</sup>/kg)。SLA 在不同森林类型之间差异显著, 具体表现为: 温带红松针阔混交林 > 暖温带落叶阔叶林 > 寒温带兴安落叶松林。SLA 受到气候因素和土壤因素的影响, 其中随着年均降水、土壤碳氮含量的增加显著增加; 随着年均温度、紫外辐射、光合有效辐射, 呈先增加后降低的趋势; 随着土壤碳氮比的增加显著降低。以上结果揭示了温带森林 SLA 的空间变异规律, 可以为将来区域乃至全球尺度下植物功能性状研究提供理论支撑。

**关键词:** 比叶面积; 温带森林; 空间格局; 影响因素; 功能性状

## Spatial patterns and influencing factors of specific leaf area in typical temperate forests

LIU Kejia<sup>1</sup>, HE Nianpeng<sup>2</sup>, HOU Jihua<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

<sup>2</sup> Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Science, Beijing 100101, China

**Abstract:** Specific leaf area (SLA) can reflect plant growth strategies, the ability to capture light energy, adaptation to changing environments, and allocation strategies of available resources. SLA critically plays an important role in indicating plant adaptation to their habitat and the degree of community succession as well. SLA is a complex of plant leaf area and weight, and is defined as the ratio of single leaf area to its dry weight. The current research on SLA in temperate forests mostly focused on the spatial variation of dominant species or just a certain tree, and the vertical variation among forests. However, the systematic investigation of the entire community was rarely carried out. This research was conducted in the northeast of China in which covered three forest types. These types were respectively cold-temperate *Larix gmelinii* forests, temperate broad-leaved Korean pine mixed forests and warm-temperate deciduous broad-leaved Oak forests. This study

基金项目: 国家科技基础调查项目 (2019FY0101300); 国家自然科学基金面上项目 (31872683)

收稿日期: 2020-01-04; 采用日期: 2021-06-02

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

selected 12 typical temperate forests spanning 1200 km, and performed a systematic survey to explore the spatial patterns and influencing factors of plant SLA. The results showed that the SLA of China's temperate forest plants ranged from 2.02 to 99.65 m<sup>2</sup>/kg (mean, 34.18 m<sup>2</sup>/kg). Specifically, the SLA range was 2.02—58.74 m<sup>2</sup>/kg for trees (mean, 21.32 m<sup>2</sup>/kg), 2.88—99.65 m<sup>2</sup>/kg for shrubs (mean, 31.60 m<sup>2</sup>/kg), and 4.66—98.53 m<sup>2</sup>/kg for herbs (mean, 38.75 m<sup>2</sup>/kg). Plant SLA significantly differed among different forest types, with the greatest SLA in temperate broad-leaved Korean pine mixed forest, followed by warm-temperate deciduous broad-leaved Oak forest and cold-temperate *Larix gmelinii* forest. Significant latitudinal pattern of plant SLA was observed. As latitude increased, SLA initially increased and then decreased. SLA was found to be affected by both climatic and soil factors. SLA increased significantly with the increasing mean annual precipitation, soil carbon content, and soil nitrogen content. However, with the increase of mean annual temperature, ultraviolet radiation, and photosynthetically active radiation, SLA first increased, followed by a decline. Moreover, it decreased significantly as the soil carbon to nitrogen ratio increased. In summary, this study reveals the spatial variation of SLA in temperate forests, and it can not only provide a new perspective for the study on the response of different forest ecosystems to global change, but also provide an important theoretical basis for the development of the adaptive management of natural forests in China. Moreover, it also provides a theoretical support for future studies on plant functional traits at the regional and global scales.

**Key Words:** specific leaf area; temperate forests; spatial patterns; influencing factors; functional traits

植物功能性状(Plant Functional Trait, PFT)是能够揭示植物响应变化环境的生态策略且易于测量的植物特征<sup>[1-2]</sup>。叶片是植物直接接触大气环境的器官,是植物进行光合作用和气体交换的基本功能单位,是维持生态系统运转的枢纽<sup>[3]</sup>。而叶功能性状作为主要的植物功能性状之一,与植物的生长、存活和对光的需求密切相关<sup>[4]</sup>,能够反映植物对现有资源的利用分配能力和对环境变化的适应对策<sup>[5-6]</sup>。

比叶面积(Specific Leaf Area, SLA)是关键的叶功能性状指标之一,被定义为叶面积与其自身干重之比<sup>[7]</sup>,不仅可以表征植物对生长前期捕获光、养分等资源的预期回报,而且能够反映植物在不同资源环境下的碳获取策略、生长策略和适应策略的权衡<sup>[8]</sup>。生态学者针对 SLA 这一指标从不同角度开展了大量的研究工作,包括 SLA 的空间变异<sup>[9-11]</sup>、种内种间变异<sup>[12]</sup>、SLA 与其他植物性状的关联<sup>[11, 13]</sup>和环境变化对 SLA 的影响<sup>[14-15]</sup>等多个方面。研究表明,在全球尺度上,随着空间的变化,不同区域植物 SLA 存在显著差异<sup>[9]</sup>;SLA 随纬度的增加逐渐增加<sup>[11]</sup>,而随着海拔的升高,SLA 显著下降<sup>[10]</sup>。不同树种 SLA 也存在显著差异,落叶树种的 SLA 显著大于常绿树种,阔叶树种的 SLA 显著大于针叶树种<sup>[11-12]</sup>,各功能性状间也存在明显联系,SLA 大的植物,往往具有较低的叶干物质含量和叶氮含量,它们之间相互协作以适应环境<sup>[13, 16]</sup>。环境因子是影响植物 SLA 变异的极为重要因素,通常情况下,SLA 随着温度的升高而增加;生长在湿润和低辐射条件下的植物具有较大的 SLA<sup>[14-15]</sup>。这些研究极大地提升了人们对植物生理活动、养分利用策略及植物对全球变化的响应与适应策略的理解。需要关注的是,当前已有的大多数植物功能性状研究仍是以少数优势物种为主要研究对象<sup>[17-18]</sup>,并未考虑天然森林群落物种组成的复杂性和区域差异性。仅仅关注优势种会弱化对生态系统整体性的认识,而生态系统的功能和服务最终取决于组成生态群落的物种的特征,因此对植物群落所有物种 SLA 进行系统性的调查对探究 SLA 的空间变异及其影响因素至关重要。

中国东北部的温带森林是中国森林资源的重要组成部分,也是东北大平原农业发展的重要屏障,对区域气候环境的维护和调节起着重要的生态作用<sup>[19-20]</sup>。这一地区典型的地带性植被为寒温带兴安落叶松林、温带红松针阔混交林和暖温带落叶阔叶林。本研究以我国东北地区三种典型的森林作为研究对象,设置覆盖我国东北地区约 1200 km 的野外调查样带,并向南扩展到北京东灵山,共设置 12 个调查样点,通过详细的群落调查及群落内所有物种比叶面积的系统性调查与测定,重点探究如下科学问题:温带森林 SLA 在空间格局上的变化规律,东北地区 3 种典型森林类型植物 SLA 的差异以及 SLA 空间变异的影响因素。以期未来深

入研究植物对环境变化的适应对策及机制提供理论支撑。

## 1 研究地区及其概况

### 1.1 研究区概况

研究地区位于经度  $115^{\circ}$ — $129^{\circ}$ E, 纬度  $39^{\circ}$ — $54^{\circ}$ N, 跨暖温带、中温带、寒温带 3 个温度带, 海拔范围在 316—972 m, 年平均温为  $-5.47$ — $6.55^{\circ}\text{C}$ , 年均降水范围在 383.53—836.23 mm。根据三个温度带的典型地带性森林的空间分布特征和代表性, 调查主要选择在远离村落、人为干扰少的国家级自然保护区或林场内进行, 主要选择保存较好、区域代表性强的成熟林。共布设 12 个采样点(图 1)。具体包括: 北京市门头沟区东灵山, 河北省兴隆县雾灵山自然保护区、辽宁省清原满族自治县、吉林省安图县长白山自然保护区、吉林省辉南县龙湾国家森林公园、吉林省蛟河市、黑龙江省尚志市帽儿山国家森林公园、黑龙江伊春市凉水自然保护区、内蒙古自治区根河市、内蒙古自治区莫尔道嘎国家森林公园、黑龙江省呼玛县呼中自然保护区、黑龙江省漠河市。各研究区基本信息详情见表 1。

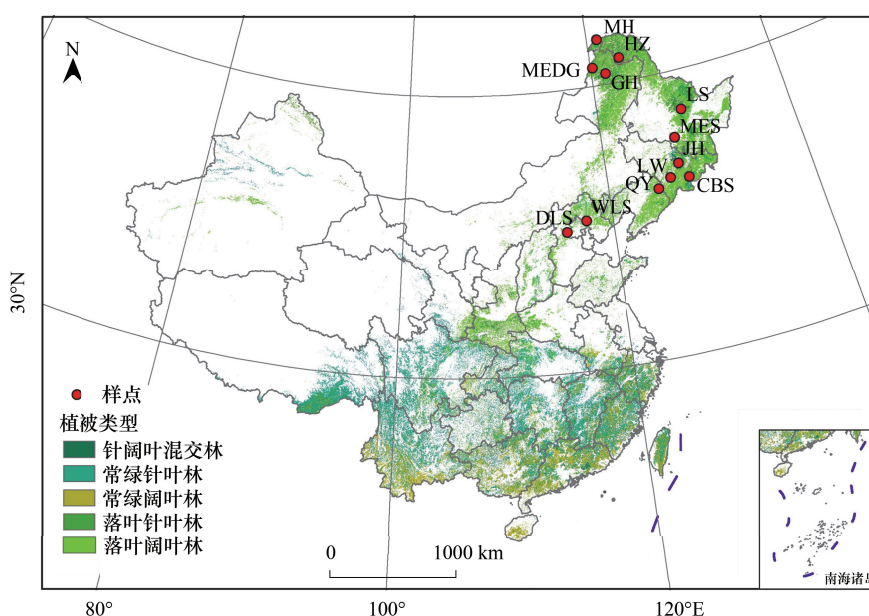


图 1 典型温带森林采样点分布图

Fig.1 Distribution of sampling sites in typical temperate forests

DLS: 东灵山; WLS: 雾灵山; QY: 清原; CBS: 长白山; LW: 龙湾; JH: 蛟河; MES: 帽儿山; LS: 凉水; GH: 根河; MEDG: 莫尔道嘎; HZ: 呼中; MH: 漠河

### 1.2 研究方法

#### 1.2.1 野外采集

本研究于 2019 年植物生长旺盛的 7—8 月进行野外调查与取样。按照纬度从南到北的顺序依次对不同样点进行野外调查与取样。在每个取样点设置 4 个  $30\text{ m}\times 40\text{ m}$  调查样地, 进一步划分为次一级样方。为了便于区分, 将原样地称为一级样方 ( $30\text{ m}\times 40\text{ m}$ ), 用于乔木层的调查; 在每个一级样方内设置 2 个  $5\text{ m}\times 5\text{ m}$  的二级样方, 用于灌木层的调查; 设置 4 个  $1\text{ m}\times 1\text{ m}$  的三级样方, 用于草本层的调查。群落结构调查方法参见《中国生态系统研究网络 (CERN) 监测规范》。调查后采集样地中出现的所有植物的叶片样品。乔木叶片样品采集: 每个树种选择样地内胸径、树高最大、长势良好的个体 3—4 株。每株个体根据不同层次和方位, 用高枝剪或人工爬树的方法采集树冠中上部东南西北 4 个不同方向的小枝 4 个, 手工摘取无病虫害的、完全展开

表 1 样地基本信息

Table 1 The basic information of sampling site

采样点 Samples	纬度 Latitude/N	经度/(°) Longitude/E	海拔/(°) Altitude/m	年均 降水量 MAP/mm	年均 温度 MAT/°C	土壤 碳含量 TC/%	土壤 氮含量 TN/%	土壤 碳氮比 C:N	紫外辐射 UV/ (MJ m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )	光合有效辐射 PAR/ (mol m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )	森林类型 Forest type	优势种 Dominant species
DLS	39.97	115.48	972.00	539.07	6.55	3.89	0.31	12.48	0.52	23.17	暖温带落叶阔叶林	辽东栎 <i>Quercus wutaishanica</i>
WLS	40.63	117.45	823.00	618.24	6.45	5.00	0.39	12.96	0.49	21.93	暖温带落叶阔叶林	白桦 <i>Betula platyphylla</i> 蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>
QY	42.02	124.94	557.00	836.23	4.59	6.66	0.52	12.93	0.48	21.49	温带红松针阔混交林	红松 <i>Pinus koraiensis</i> 落叶松 <i>Larix gmelinii</i>
CBS	42.40	128.09	758.00	691.00	2.79	7.04	0.64	11.05	0.45	20.22	温带红松针阔混交林	红松 <i>Pinus koraiensis</i> 蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>
LW	42.62	126.26	316.00	799.35	3.40	11.20	0.88	12.76	0.47	21.15	温带红松针阔混交林	红松 <i>Pinus koraiensis</i> 蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>
JH	43.51	127.38	326.00	721.01	2.64	7.10	0.64	11.11	0.47	20.88	温带红松针阔混交林	红松 <i>Pinus koraiensis</i> 杉松 <i>Abies holophylla</i>
MES	45.30	127.55	323.00	682.52	1.06	10.47	0.94	11.17	0.43	20.46	温带红松针阔混交林	红松 <i>Pinus koraiensis</i> 水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>
LS	47.18	128.89	401.00	648.34	0.01	7.70	0.46	16.80	0.42	20.06	温带红松针阔混交林	红松 <i>Pinus koraiensis</i> 水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>
GH	50.79	121.55	716.00	468.43	-5.47	6.92	0.37	18.51	0.42	20.12	寒温带兴安落叶松林	兴安落叶松 <i>Larix gmelinii</i>
MEDG	51.31	120.19	741.02	459.00	-3.46	5.99	0.36	16.81	0.41	19.94	寒温带兴安落叶松林	兴安落叶松 <i>Larix gmelinii</i>
HZ	51.76	123.29	850.00	472.96	-3.67	4.94	0.32	15.68	0.40	19.34	寒温带兴安落叶松林	兴安落叶松 <i>Larix gmelinii</i>
MH	53.33	121.15	474.00	383.54	-5.19	7.63	0.39	19.67	0.39	19.08	寒温带兴安落叶松林	兴安落叶松 <i>Larix gmelinii</i> 樟子松 <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i>

MAP: 年均降水量 Mean annual precipitation; MAT: 年均温度 Mean annual temperature; TC: 土壤碳含量 Soil total C content; TN: 土壤氮含量 Soil total N content; PAR: 光合有效辐射 Photosynthetically active radiation; UV: 紫外辐射 Ultraviolet radiation; DLS: 东灵山; WLS: 雾灵山; QY: 清原; CBS: 长白山; LW: 龙湾; JH: 蛟河; MES: 帽儿山; LS: 凉水; GH: 根河; MEDG: 莫尔道嘎; HZ: 呼中; MH: 漠河



的健康成熟叶片,并且把不同方位的叶片样品按比例均匀混合,获取叶片的混合样品。红松和油松仅对多年生叶进行取样。灌木叶片样品采集:选取样地中每个灌木物种冠幅、株高最大的个体 3—4 株。每株个体采集灌木中部偏上、无病虫害、完全展开的健康成熟叶片。草本植物叶片样品采集:选取样地中常见物种基径、冠幅最大的 5—10 株个体。每个个体采集无病虫害、完全展开的健康成熟叶片。野外采集叶片后,立刻将采集到的叶片放入内置冰块保温箱(或冷藏箱)(0—4℃)中保存。共采集物种数 1086 种,其中乔木 174 种,灌木 269 种,草本 643 种。具体采样方法参照何念鹏等<sup>[21]</sup>。

同时,在每个样方中收集一份土壤样品。取样时,先除去表面的凋落物,然后用土钻法钻取 0—10 cm 表层土壤,手动挑除其中可见的根系和凋落物。为减少土壤异质性,将每个调查点 4 个样方中钻取的土壤样品混合得到一个混合土样。之后将混合土样自然风干并通过直径 2 mm 的土壤筛,用于土壤理化性质的测定。

### 1.2.2 室内测定

阔叶树种用扫描仪(Cano Scan LIDE 220, Japan)扫描获得叶片图像,利用 Image J 软件(National Institutes of Health, Bethesda, USA)计算叶片的面积,然后放入 75℃ 的烘箱中烘干至恒重,用万分之一天平测量其干重。落叶松、云杉等可近似看作长方形,随机挑选 30 片叶子测量其长和宽,计算总叶面积;红松单针横截面可近似看作三角形,测量每根针叶长和横截面外边长,得到单叶面积,共取 30 片针叶计算其总面积,烘干后得到总干重。根据公式  $SLA = \text{叶面积} / \text{叶干重}$ ,得到比叶面积。用元素分析仪(Vario EL III, Elementar, Germany)测定土壤碳、氮的含量,用钼锑抗比色法测定土壤磷含量,用 FP 6410 火焰光度计(上海仪电分析仪器有限公司)测定土壤钾含量,土壤酸碱度用 pH 计(Myron L. Company, Carlsbad, CA, USA)测定。

### 1.2.3 环境要素的获取

12 个调查点的气象数据来自 1961—2010 年中国气象站数据插值结果,包括年均温度(MAT)和年均降水量(MAP);通过 Science Data Bank 网站(<http://www.dx.doi.org/10.11922/sciencedb.332>)提取连续 15 年的辐射数据,包括年均紫外辐射(UV)和光合有效辐射(PAR);土壤理化性质数据由实验室测得。

### 1.2.4 数据分析方法

根据生活型将森林植物划分为乔木、灌木和草本植物,根据叶片形态特征和脱落特征将树种分别分为阔叶树种和针叶树种、常绿树种和落叶树种<sup>[22—23]</sup>。首先探讨温带森林不同生活型植物 SLA 的分布规律,之后采用回归分析探讨不同生活型的植物 SLA 随空间格局的变化规律,采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和多重比较(Duncan 法)探讨植物 SLA 在不同森林类型间的差异,采用回归分析探讨环境要素对植物 SLA 的影响,并进一步利用结构方程模型评估气候、辐射、土壤因子对植物 SLA 空间变异的解释程度。由于结构方程模型要求解释变量与被解释变量之间满足线性相关关系,因此对具有二次项相关关系的变量进行开方处理,以满足模型要求。此外,为避免环境因子之间因相关性高而在模型建立时产生共线性问题,对其进行降维处理或选择其中一个因子进入主效应。最终,通过逐步回归选择具有显著作用的因子作为最终模型的参数。数据统计分析采用 SPSS 25.0 完成,图的绘制采用 R 4.0.0、Origin 2018 和 AMOS 24 软件进行。显著性水平为  $P=0.05$ 。

## 2 结果

### 2.1 温带典型森林植物 SLA 的整体分布特征

中国温带典型森林的植物 SLA 总体上呈现正态分布趋势(图 2)。比叶面积整体变化范围为 2.02—99.65  $\text{m}^2/\text{kg}$ ,平均值及其标准差为  $(34.18 \pm 16.03) \text{m}^2/\text{kg}$ ,峰值为 1.07  $\text{m}^2/\text{kg}$ ,变异系数为 0.47。乔木、灌木和草本 SLA 的分布特征与温带森林所有物种 SLA 的分布趋势一致。其中,乔木 SLA 变化范围为 2.02—58.74  $\text{m}^2/\text{kg}$ ,均值及其标准差为  $(21.32 \pm 10.24) \text{m}^2/\text{kg}$ ;灌木 SLA 变化范围为 2.89—99.65  $\text{m}^2/\text{kg}$ ,均值及其标准差为  $(31.60 \pm 14.21) \text{m}^2/\text{kg}$ ;草本植物 SLA 变化范围为 4.66—98.53  $\text{m}^2/\text{kg}$ ,均值及其标准差为  $(38.75 \pm 15.91) \text{m}^2/\text{kg}$ 。不同生活型的植物 SLA 表现为草本>灌木>乔木,这说明乔木比灌木和草本更能适应贫瘠环境。SLA 的变异系数在不

同生活型中表现为乔木(0.48)>灌木(0.45)>草本(0.41),说明乔木比灌木和草本植物对区域间的环境变化更加敏感,而草本植物比乔木和灌木具有更好的生态适应性。

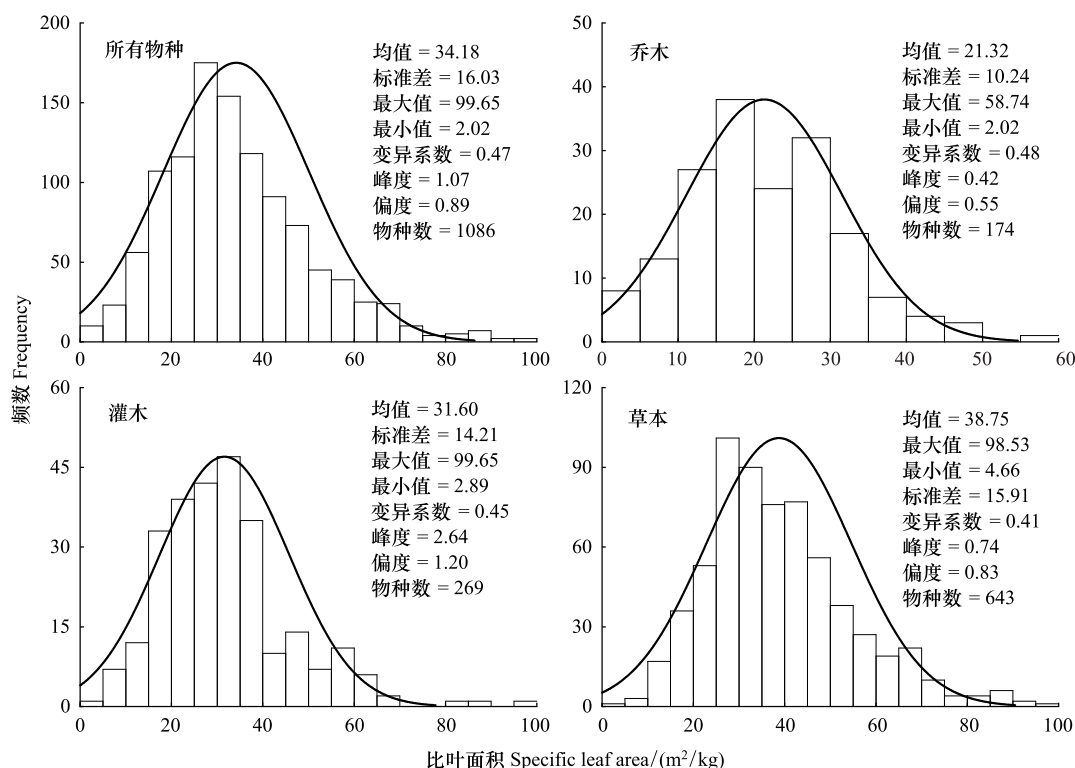


图 2 温带森林植物比叶面积频数分析

Fig.2 Frequency distribution of plant specific leaf area in temperate forests

## 2.2 温带典型森林的植物 SLA 的纬度格局

中国温带森林的植物 SLA 表现出显著的纬度变化格局(图 3)。温带森林所有物种的 SLA 随纬度升高呈现显著的二次项回归关系,即表现为先升高后降低的变化趋势,其中,龙湾、蛟河地区植物 SLA 最大。乔木 SLA、灌木 SLA 和草本植物 SLA 随纬度变化趋势与所有物种 SLA 表现出一致的规律性,且与纬度格局均具有显著相关性。乔木 SLA 在龙湾、清原地区较大,在蛟河地区较低;灌木和草本 SLA 均在龙湾、蛟河具有最大值。

## 2.3 三种典型森林的植物 SLA 差异分析

三种典型森林的植物 SLA 具有明显的差异(图 4),表现为温带红松针阔混交林>暖温带落叶阔叶栎林>寒温带兴安落叶松林。对于阔叶树种和针叶树种、常绿树种和落叶树种而言,其 SLA 也存在显著差异,但在不同森林类型中均一致表现为阔叶树种 SLA>针叶树种 SLA;落叶树种 SLA>常绿树种 SLA。阔叶树种与落叶树种 SLA 在不同森林类型间具有一致的变化趋势,即温带红松针阔混交林>暖温带落叶阔叶栎林>寒温带兴安落叶松林。不同森林的针叶树种 SLA 表现为寒温带兴安落叶松林>温带红松针阔混交林>暖温带落叶阔叶栎林;常绿树种 SLA 表现为温带红松针阔混交林>寒温带兴安落叶松林>暖温带落叶阔叶栎林,但两个树种的 SLA 在不同森林中均差异不明显。

## 2.4 环境因子与植物 SLA 的关系

温带森林植物 SLA 与年均降水量(MAP)呈极显著正相关关系(图 5),但随年平均温度(MAT)、紫外辐射(UV)和光合有效辐射(PAR)的增加,均表现为先增加后降低的变化趋势,且植物 SLA 与 MAT、UV 和 PAR 之间均具有显著相关性。温带森林植物 SLA 也受土壤理化性质的影响(图 5),植物 SLA 随着土壤碳、氮含量的

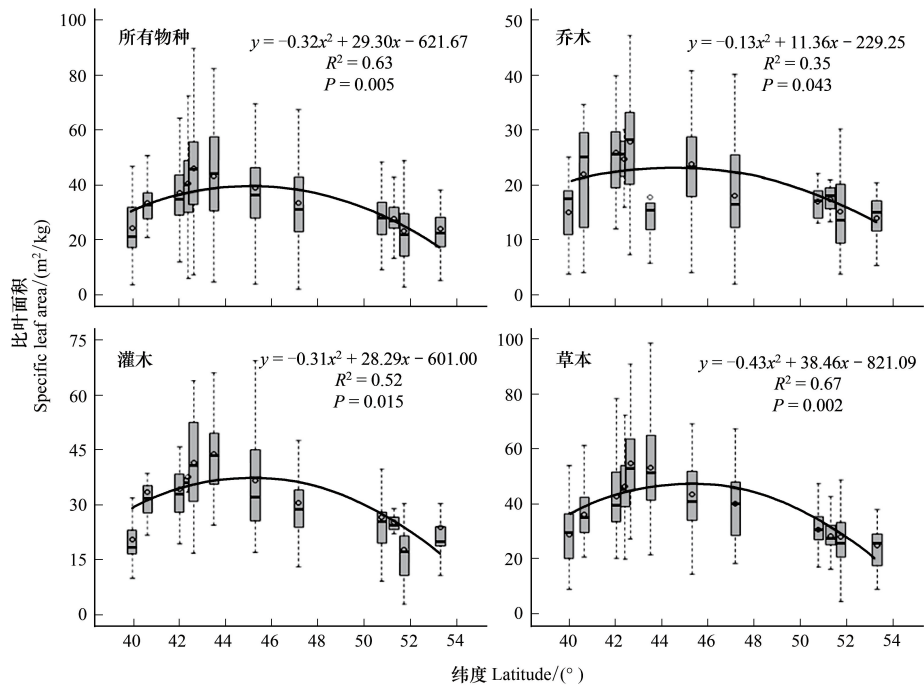


图 3 植物比叶面积纬度空间格局

Fig.3 Latitudinal patterns of plant specific leaf area

图中箱型所代表的地区按纬度从低到高依次为东灵山、雾灵山、清原、长白山、龙湾、蛟河、帽儿山、凉水、根河、莫尔道嘎、呼中、漠河。箱线图中黑色长方形代表各分组比叶面积中值,黑色空心圆代表各分组比叶面积平均值;黑色曲线为比叶面积与纬度格局的拟合曲线

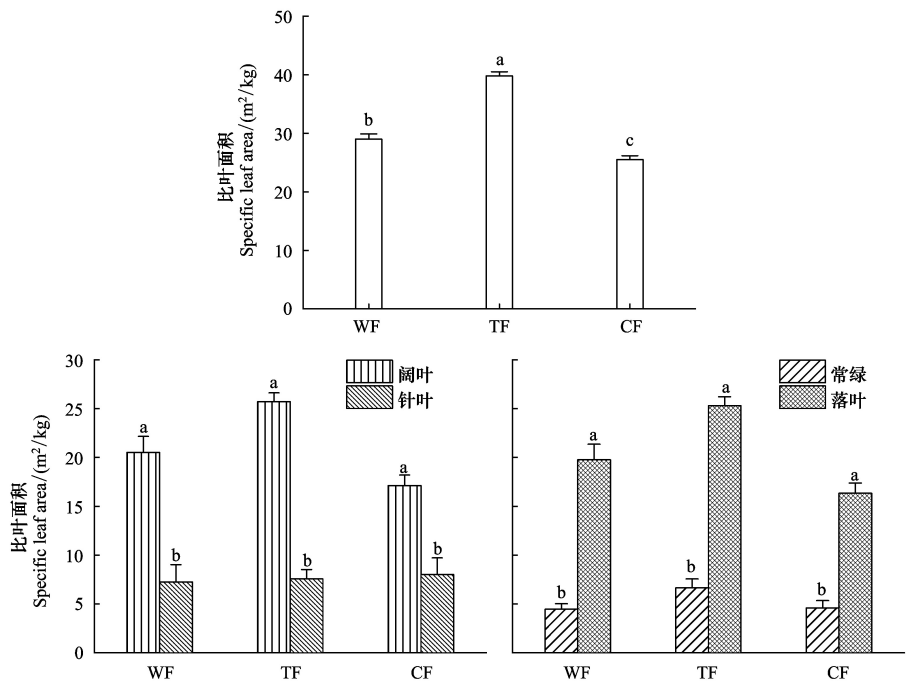


图 4 不同森林类型植物比叶面积比较

Fig.4 Comparison of specific leaf area among different forest types

WF:暖温带落叶阔叶栎林 Warm-temperate deciduous broad-leaved Oak forest; TF:温带红松针阔叶混交林 Temperate broad-leaved Korean pine mixed forest; CF:寒温带兴安落叶松林 Cold-temperate *Larix gmelinii* forest;不同小写字母表示组内差异性显著 ( $P<0.05$ )

增加呈线性增加趋势,随土壤碳氮比的升高表现为线性减少趋势,但与土壤钾、磷元素含量和土壤酸碱度无显著相关关系。说明土壤碳含量、土壤氮含量是影响植物 SLA 的主要土壤因子。

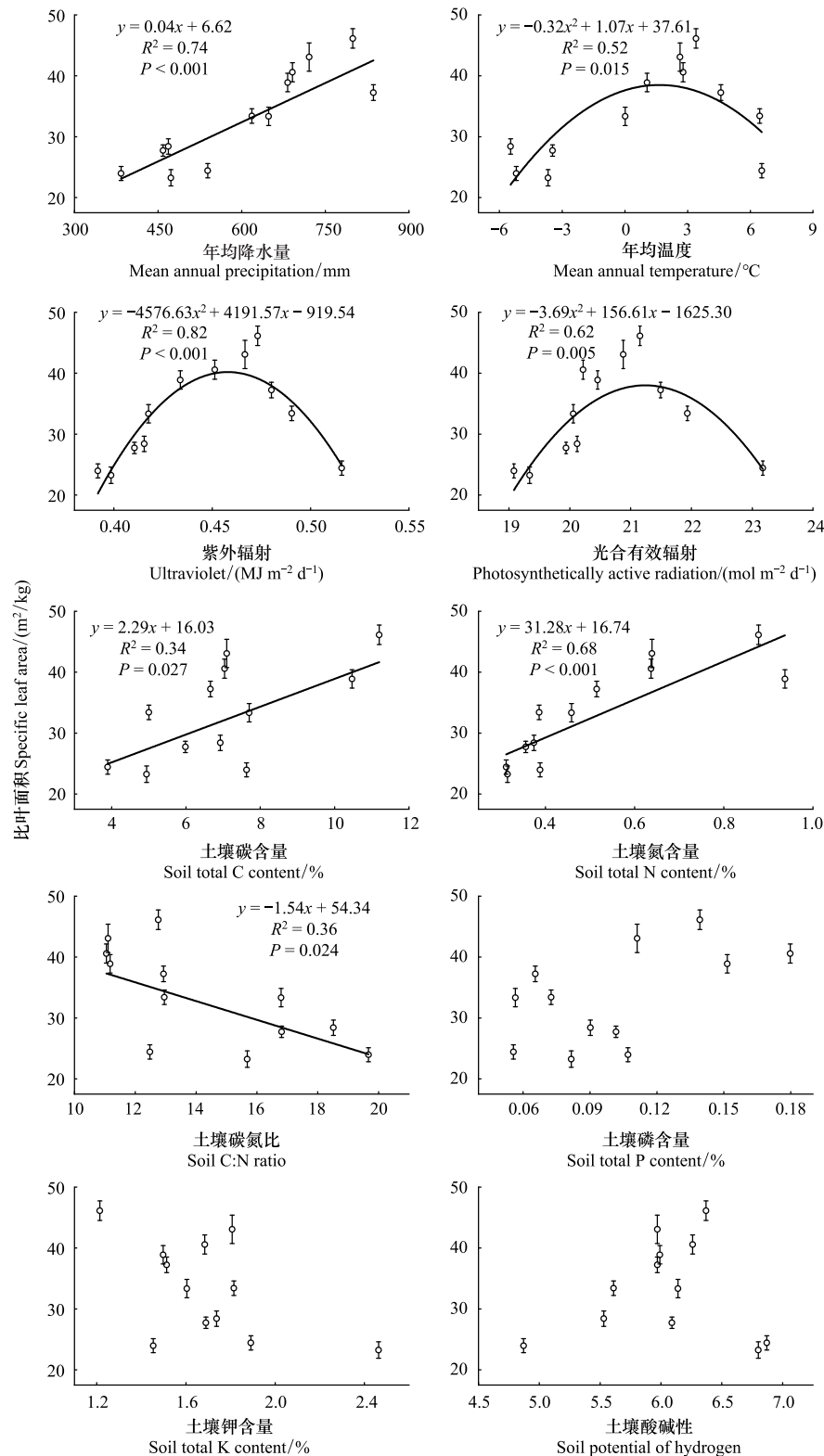


图 5 环境要素与植物比叶面积的关系

Fig.5 The relationship between environmental factors and plant specific leaf area

黑色线条为温带森林比叶面积与环境要素的拟合曲线,无显著相关性则不在图中显示



## 2.5 环境因子对植物 SLA 的整体影响

植物比叶面积与气候和土壤理化性质间存在显著相关性,结构方程模型结果表明气候因素(MAT 和 MAP)是影响植物 SLA 的最重要因素,能够解释植物比叶面积 78% 的变异(图 6)。辐射、气候和土壤养分均可以直接影响植物 SLA。在整个构建的模型中,气候对 SLA 的总效应最大(0.77),辐射次之(-0.52),土壤养分最小(0.51),三者对 SLA 的解释率为 0.81。

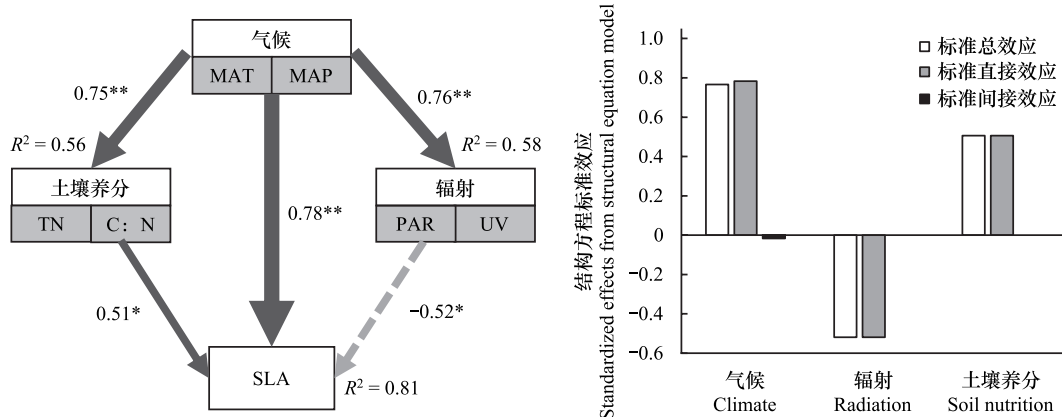


图 6 环境因素对植物比叶面积的影响结构模型和效应

Fig.6 Structure equation modeling exploring the influence of environmental factors on specific leaf area (SLA) of plant

MAP: 年均降水量 Mean annual precipitation; MAT: 年均温度 Mean annual temperature; TC: 土壤碳含量 Soil total C content; TN: 土壤氮含量 Soil total N content; PAR: 光合有效辐射 Photosynthetically active radiation; UV: 紫外辐射 Ultraviolet radiation; 深灰色实线和浅灰色虚线分别表示正负效应; 线体粗细表示标准化通径系数的大小; 模型拟合参数为  $\chi^2 = 1.96$ ,  $Df = 1$ ,  $P = 0.16$ ,  $NFI = 0.95$ ,  $IFI = 0.97$ ,  $AIC = 27.96$ ; \* 和 \*\* 分别表示变量间关系在  $P = 0.05$  和  $P = 0.01$  水平上显著

## 3 讨论

### 3.1 温带森林植物 SLA 的空间变异

本研究通过对中国东北部 12 个典型温带森林的植物 SLA 进行分析研究,发现中国东北部区域尺度下植物 SLA 变化范围为 2.02—99.65  $\text{m}^2/\text{kg}$ , 平均值为 34.18  $\text{m}^2/\text{kg}$ , SLA 总体上呈正态分布。我们对温带森林 SLA 变异范围的研究结果与 Wang 等<sup>[24]</sup>对中国东部南北样带 847 个物种叶片 SLA 的调查结果(1.89—94.99  $\text{m}^2/\text{kg}$ )相似,与全球区域植物 SLA 数值的变化范围(2.3—22.8  $\text{m}^2/\text{kg}$ )也一致<sup>[25]</sup>。这说明我们的调查具有系统性,真实的反映了温带地区植物 SLA 的变异特征。植物 SLA 在不同生活型间表现为草本>灌木>乔木。草本植物和灌木处于整个群落的中下层,受上部叶片的遮光影响<sup>[26]</sup>,为适应这种弱光环境,增加对光能、 $\text{CO}_2$ 的吸收,植物增大自身 SLA<sup>[27]</sup>。而处于顶层的乔木,受到强光的辐射,水分蒸发变强,为了减少光合辐射的伤害,往往采取减小 SLA 的方法来降低光合速率,而把更多的物质投入到增强叶片细胞壁和维管组织等结构建设上来<sup>[28—30]</sup>,使自身得到保护,延长叶寿命<sup>[31]</sup>。

温带森林中所有物种、乔木、灌木和草本植物 SLA 沿纬度梯度的变化格局一致表现为:随纬度的升高,SLA 呈现二项式的变化趋势。这与已有的物种水平上关于叶片 SLA 纬度格局的研究结论有所差异<sup>[24, 32]</sup>。这可能是因为本研究对研究区域内的物种进行了系统性的调查,所得结果更能准确表征该生态系统内植物 SLA 的特征,对植物 SLA 的纬度格局有更高的解释度。同时说明了少数优势种或常见种个体水平的性状值并不能代表该性状在整个森林内植物 SLA 的真实值。随纬度梯度升高,由暖温带到中温带,大气温度逐渐降低、降水量和土壤碳、氮元素含量明显增加(表 1),良好的环境条件促使中高纬度地区倾向于选择较高 SLA 的植物。随纬度继续升高,由中温带向寒温带过渡,针叶林逐渐成为当地的优势树种,而针叶树种通常叶面积较

小,SLA 变小。大气温度和降水量明显降低,土壤元素含量下降,植物被迫减小叶片面积以降低体内水分的散失,同时通过自身调节将更多的物质分配到叶片中,增加叶片厚度,抵御寒冷,同时植物细胞体积变小,SLA 相对减小<sup>[33]</sup>。

### 3.2 不同森林类型生活型植物 SLA 的差异

对于中国温带典型森林,不同森林类型间植物 SLA 差异显著(图 4)。本研究结果显示,温带森林植物 SLA 在不同森林类型间表现为温带红松针阔混交林>暖温带落叶阔叶栎林>寒温带兴安落叶松林,这与纬度格局变化所伴随的环境、资源的改变密切相关。暖温带落叶阔叶栎林地区,生物多样性丰富,物种间对于资源的竞争激烈,物种都偏向相对保守的生存策略,因此 SLA 较小。温带红松针阔混交林区域,种内竞争激烈,淘汰率高,使其林下树种隔离程度高,生态位重叠低,林内资源得到充分利用,竞争压力小,SLA 相对较高<sup>[34]</sup>。位于高纬度地区的寒温带兴安落叶松林,其所处环境资源贫瘠,温湿度低,植物在恶劣环境下,往往将叶片内大部分物质用于储存和防御或增加叶肉细胞密度,常形成厚度大而面积小的叶片,因而 SLA 较小。

不同森林类型间不同树种的植物 SLA 表现为落叶>常绿、阔叶>针叶。这与前人的研究结论基本一致,例如 Wang 等<sup>[24]</sup>对中国东部南北样带的研究结果表明,不同类型的植物 SLA 值表现为:阔叶>针叶;落叶>常绿, Wright 等<sup>[13]</sup>的结论也与本研究结论一致。常绿树种往往比落叶树种叶厚度大,这是因为叶肉细胞密度大的缘故<sup>[35]</sup>,进而影响 CO<sub>2</sub>在叶肉细胞中的扩散,导致 CO<sub>2</sub>同化速率降低,光合作用变弱<sup>[36]</sup>,产生较小的 SLA。在物质分配方面,常绿树种通常将物质一部分用于根、茎、枝等器官以及保卫细胞的构建,另一部分用于增加叶片硬度和厚度,以抵御寒冷干燥的环境和防御虫食,而落叶树种通常将干物质更多地投入到植物本身和叶面积的增长,因此落叶树种 SLA 较常绿树种高<sup>[12]</sup>。针叶树种生长在纬度较高的高寒地区,需要通过降低 SLA 来抵御不良环境,其自身叶面积也远小于阔叶树种,因而 SLA 很低。

### 3.3 不同环境条件植物 SLA 的适应对策

降水、温度、辐射和土壤养分等环境要素都会对植物 SLA 的大小产生影响(图 6),Poorter 等<sup>[15]</sup>和 Wright 等<sup>[13]</sup>都证明了这一点。本研究显示植物 SLA 随着降水的增加呈线性增加的趋势,可能是因为在降水较少时,植物受到水分胁迫,为减少水分的散失,它们会通过关闭气孔、减小 SLA、增加表皮细胞特别是栅栏组织的厚度使细胞变得紧凑,以减少水分向外扩散<sup>[37-38]</sup>。而降雨量充沛的地区,生长条件适宜,环境的选择倾向于具有较高的 SLA 的植物出现。SLA 随温度升高先增加后降低,在低温条件下,由于物种自身的适应性差异会导致适应能力弱的植物体内碳循环失调<sup>[39]</sup>,使得环境不再适宜其生存;而适应能力强的植物通过自身调节增加体内可溶性糖含量,提高抗冻能力以适应高寒环境,同时由于需要碳水化合物维持其基本生命活动<sup>[40-41]</sup>,植物将碳更多的用于提升防御和生存能力,叶干物质质量增加,SLA 降低。在高温强辐射条件下,植物会通过关闭气孔、减小 SLA 来降低光合速率和水分的蒸散<sup>[29]</sup>。在低光能条件下,植物可能会为了避免食草动物的取食,增加叶片表皮毛密度、叶肉细胞密度和细胞壁的厚度,以达到增强叶片硬度的目的<sup>[42]</sup>,叶干重增加,SLA 降低。温度、辐射适宜的条件,适合植物生长,SLA 相对较大。因此,植物 SLA 随光照强度同样表现为先增加后降低。土壤养分高的地方,植物 SLA 较高<sup>[25, 43]</sup>,而养分限制会影响植物叶面积,造成 SLA 过小<sup>[15]</sup>。研究表明,SLA 与土壤总氮含量呈正相关关系<sup>[43]</sup>,这与本研究的结论一致。土壤养分会直接影响植物体内养分含量,叶碳含量和叶氮含量的提高促使植物的物质生产和光合作用加强<sup>[44-45]</sup>,SLA 变大。以往研究表明,SLA 与土壤磷元素含量呈正相关关系<sup>[46]</sup>,与土壤酸碱性之间表现为负相关。这在本研究中并未体现。这可能是因为在本研究研究地点所处地区土壤磷含量和土壤酸碱性差异并不是很明显,所以并未显示出很强的相关性。

## 4 结论

本研究探讨了温带森林植物 SLA 的特点。经分析发现,植物 SLA 随空间格局的变化呈二项式变化规律,植物 SLA 在三种典型森林间具有明显的差异,表现为温带红松针阔混交林>暖温带落叶阔叶栎林>寒温带兴

安落叶松林。对于 SLA 的影响因素而言,气候是调控植物 SLA 的主要因素,特别是随着年均温度和年均降水量的变化,植物 SLA 会产生极显著变化。本研究揭示了中国温带森林 SLA 的空间变异格局及其主要影响因素,可以为将来全球尺度下 SLA 的研究提供数据支撑,为预测全球气候变化背景下植物性状变异提供理论基础,但对于 SLA 在群落水平上的概况、不同植被类型、不同植物功能群中的变异大小以及其与生态系统功能的关系的研究尚有所欠缺,未来应对此方面有所加强。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Violle C, Navas M L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 2007, 116 (5): 882-892.
- [ 2 ] 卜文圣, 臧润国, 丁易, 张俊艳, 阮云泽. 海南岛热带低地雨林群落水平植物功能性状与环境因子相关性随演替阶段的变化. *生物多样性*, 2013, 21(3): 278-287.
- [ 3 ] 党晶晶, 赵成章, 李钰, 侯兆疆, 董小刚. 祁连山高寒草地甘肃臭草叶性状与坡向间的关系. *植物生态学报*, 2015, 39(1): 23-31.
- [ 4 ] Poorter L, Bongers F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 2006, 87(7): 1733-1743.
- [ 5 ] 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.
- [ 6 ] Vendramini F, Díaz S, Gurvich D E, Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*, 2002, 154(1): 147-157.
- [ 7 ] Garnier E, Shipley B, Roumet C, Laurent G. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 2001, 15(5): 688-695.
- [ 8 ] Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 1999, 143(1): 155-162.
- [ 9 ] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, 94(25): 13730-13734.
- [ 10 ] Luo T X, Luo J, Pan Y D. Leaf traits and associated ecosystem characteristics across subtropical and timberline forests in the Gongga Mountains, Eastern Tibetan Plateau. *Oecologia*, 2005, 142(2): 261-273.
- [ 11 ] 王瑞丽, 于贵瑞, 何念鹏, 王秋风, 赵宁, 徐志伟. 中国森林叶片功能属性的纬度格局及其影响因素. *地理学报*, 2015, 70(11): 1735-1746.
- [ 12 ] 唐青青, 黄永涛, 丁易, 臧润国. 亚热带常绿阔叶混交林植物功能性状的种间和种内变异. *生物多样性*, 2016, 24(3): 262-270.
- [ 13 ] 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.
- [ 14 ] Wright I J, Westoby M. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytologist*, 2002, 155(3): 403-416.
- [ 15 ] Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, Wright I J, Villar R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 2009, 182(3): 565-588.
- [ 16 ] 余华, 钟全林, 黄云波, 程栋梁, 裴盼, 张中瑞, 徐朝斌, 郑文婷. 不同种源刨花楠林下幼苗叶功能性状与地理环境的关系. *应用生态学报*, 2018, 29(2): 449-458.
- [ 17 ] 李东胜, 史作民, 冯秋红, 刘峰. 中国东部南北样带暖温带区栎属树种叶片形态性状对气候条件的响应. *植物生态学报*, 2013, 37(9): 793-802.
- [ 18 ] 施宇, 温仲明, 龚时慧, 宋光, 郑颖, 丁曼. 黄土丘陵区植物功能性状沿气候梯度的变化规律. *水土保持研究*, 2012, 19(1): 107-111, 116.
- [ 19 ] 马建路, 庄丽文, 陈动, 李景文. 红松的地理分布. *东北林业大学学报*, 1992, 20(5): 40-48.
- [ 20 ] Li Y W, Wang Y J. Nitrogen nutrient mechanism in secondary succession process of the mixed broad-leaved/Korean pine (*Pinus koraiensis*) forest. *Journal of Northeast Forestry University*, 1995, 6(3): 100-104.
- [ 21 ] 何念鹏, 张佳慧, 刘聪聪, 徐丽, 陈智, 刘远, 王瑞丽, 赵宁, 徐志伟, 田静, 王倩, 朱剑兴, 李颖, 侯继华, 于贵瑞. 森林生态系统性状的空间格局与影响因素研究进展——基于中国东部样带的整合分析. *生态学报*, 2018, 38(18): 6359-6382.
- [ 22 ] 翁恩生, 周广胜. 用于全球变化研究的中国植物功能型划分. *植物生态学报*, 2005, 29(1): 81-97.

- [23] 宋广艳, 何念鹏, 侯继华. 中国不同地带性森林乔木叶片热值特征及其影响因素. 林业科学研究, 2016, 29(1): 113-139.
- [24] Wang R L, Yu G R, He N P, Wang Q F, Zhao N, Xu Z W. Latitudinal variation of leaf morphological traits from species to communities along a forest transect in eastern China. *Journal of Geographical Sciences*, 2016, 26(1): 15-26.
- [25] Hodgson J G, Montserrat-Martí G, Charles M, Jones G, Wilson P, Shipley B, Sharafi M, Cerabolini B E L, Cornelissen J H C, Band S R, Bogard A, Castro-Díez P, Guerrero-Campo J, Palmer C, Pérez-Rontomé M C, Carter G, Hynd A, Romo-Díez A, De Torres Espuny L, Pla F R. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany*, 2011, 108(7): 1337-1345.
- [26] Jefferson L V, Pennacchio M. The impact of shade on establishment of shrubs adapted to the high light irradiation of semi-arid environments. *Journal of Arid Environments*, 2005, 63(4): 706-716.
- [27] Rüger N, Wirth C, Wright S J, Condit R. Functional traits explain light and size response of growth rates in tropical tree species. *Ecology*, 2012, 93(12): 2626-2636.
- [28] Kröber W, Plath I, Heklau H, Bruehlheide H. Relating stomatal conductance to leaf functional traits. *Journal of Visualized Experiments*, 2015, (104): 52738.
- [29] 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.
- [30] Li Y L, Johnson D A, Su Y Z, Cui J Y, Zhang T H. Specific leaf area and leaf dry matter content of plants growing in sand dunes. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 2005, 46(2): 127-134.
- [31] 高林浩, 孙晗, 白雪卡, 代爽, 樊艳文, 刘超, 王襄平, 尹伟伦. 气候、系统发育对长白山乔灌木比叶面积与叶元素含量关系的影响. 北京林业大学学报, 2020, 42(2): 19-30.
- [32] Gong H D, Gao J. Soil and climatic drivers of plant SLA (specific leaf area). *Global Ecology and Conservation*, 2019, 20: e00696.
- [33] Atkin O K, Loveys B R, Atkinson L J, Pons T L. Phenotypic plasticity and growth temperature: understanding interspecific variability. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(2): 267-281.
- [34] 毛沂新, 张慧东, 王睿照, 颜廷武, 魏文俊, 尤文忠. 辽东山区原始阔叶红松林主要树种空间结构特征. 应用生态学报, 2019, 30(9): 2933-2940.
- [35] Villar R, Ruiz-Robledo J, Uberta J L, Poorter H. Exploring variation in leaf mass per area (LMA) from leaf to cell: an anatomical analysis of 26 woody species. *American Journal of Botany*, 2013, 100(10): 1969-1980.
- [36] Terashima I, Hanba Y T, Tazoe Y, Vyas P, Yano S. Irradiance and phenotype: comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO<sub>2</sub> diffusion. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(2): 343-354.
- [37] Galmés J, Ochogavía J M, Gago J, Roldán E J, Cifre J, Conesa M À. Leaf responses to drought stress in Mediterranean accessions of *Solanum lycopersicum*: anatomical adaptations in relation to gas exchange parameters. *Plant, Cell & Environment*, 2013, 36(5): 920-935.
- [38] 田俊霞, 魏丽萍, 何念鹏, 徐丽, 陈智, 侯继华. 温带针阔混交林叶片性状随树冠垂直高度的变化规律. 生态学报, 2018, 38(23): 8383-8391.
- [39] 李娜妮, 何念鹏, 于贵瑞. 中国东北典型森林生态系统植物叶片的非结构性碳水化合物研究. 生态学报, 2016, 36(2): 430-438.
- [40] 李迈和, Kräuchi N. 全球高山林线研究现状与发展方向. 四川林业科技, 2005, 26(4): 36-42.
- [41] 马冰, 卜海燕, 葛文静, 王学经, 杨慧仙, 夏玉斌, 徐当会, 刘伟. 生境和降温对高寒草甸 6 种优势禾本科植物幼苗生长和生物量分配的影响. 生态学杂志, 2016, 35(11): 2912-2917.
- [42] Coble A P, Cavaleri M A. Light acclimation optimizes leaf functional traits despite height-related constraints in a canopy shading experiment. *Oecologia*, 2015, 177(4): 1131-1143.
- [43] Ordoñez J C, Van Bodegom P M, Witte J P M, Wright I J, Reich P B, Aerts R. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 2009, 18(2): 137-149.
- [44] Goedhart C M, Pataki D E, Billings S A. Seasonal variations in plant nitrogen relations and photosynthesis along a grassland to shrubland gradient in Owens Valley, California. *Plant and Soil*, 2010, 327(1/2): 213-223.
- [45] Reich P B, Ellsworth D S, Walters M B. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology*, 1998, 12(6): 948-958.
- [46] McDonald P G, Fonseca C R, Overton J M, Westoby M. Leaf-size divergence along rainfall and soil-nutrient gradients: is the method of size reduction common among clades? *Functional Ecology*, 2003, 17: 50-57.