

DOI: 10.5846/stxb202110102837

杜金贵, 方毅, 范瑞瑞, 孙蒙柯, 钟全林, 胡丹丹, 曾利剑, 程栋梁. 武夷山常绿阔叶林乔木与灌木小枝树皮主要功能性状的趋同. 生态学报, 2023, 43(4): 1610-1620.

Du J G, Fang Y, Fan R R, Sun M K, Zhong Q L, Hu D D, Zeng L J, Cheng D L. Convergence of main bark functional traits of tree and shrub twigs in evergreen broad-leaved forest of the Wuyi Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(4): 1610-1620.

武夷山常绿阔叶林乔木与灌木小枝树皮主要功能性状的趋同

杜金贵^{1,2}, 方毅³, 范瑞瑞^{1,2}, 孙蒙柯^{1,2}, 钟全林^{1,2,4}, 胡丹丹^{1,2,4}, 曾利剑³, 程栋梁^{1,2,4,*}

1 湿润亚热带生态-地理过程教育部重点实验室, 福州 350007

2 福建师范大学福建省植物生理生态重点实验室, 福州 350007

3 江西武夷山国家级自然保护区管理局, 上饶 334500

4 福建师范大学地理研究所, 福州 350007

摘要:树皮是维管形成层以外的所有组织,其功能性状是反映植物生态适应策略的重要研究对象。为了揭示亚热带山地乔、灌木小枝树皮功能性状特征及其关联性,采用独立样本 *T* 检验和标准主轴回归方法对武夷山 19 种常见木本植物小枝树皮的主要功能性状的基本特征及其相关性进行了分析。结果发现:(1)树皮厚度、树皮密度与树皮含水量在乔、灌木之间无显著差异,其均值分别为 (0.78 ± 0.06) mm、 (0.58 ± 0.03) mg/cm³ 和 (155.07 ± 14.16) %。树皮碳(C)、氮(N)、磷(P)生态化学计量特征在乔、灌木之间差异也不显著,C、N、P 平均值分别为 (492.43 ± 4.25) mg/g、 (8.90 ± 0.74) mg/g 和 (0.61 ± 0.06) mg/g,树皮 C:N、C:P 与 N:P 平均值分别为 60.76 ± 4.17 、 905.53 ± 67.36 与 15.19 ± 0.84 。(2)树皮性状之间存在关联,其中树皮厚度与密度、密度与含水量均呈异速生长关系,而树皮厚度与含水量、氮含量与磷含量均呈等速生长关系。乔木树皮碳含量和磷含量间、灌木树皮密度和氮含量间均呈异速生长关系,乔木与灌木各性状间关系差异不显著。结果表明,在相同的亚热带山地环境下,乔木和灌木小枝树皮主要功能性状之间具有趋同性,体现了木本植物在相同海拔环境下相似的适应策略。

关键词:树皮厚度;树皮密度;树皮含水量;生态化学计量;异速生长

Convergence of main bark functional traits of tree and shrub twigs in evergreen broad-leaved forest of the Wuyi Mountain

DU Jingui^{1,2}, FANG Yi³, FAN Ruirui^{1,2}, SUN Mengke^{1,2}, ZHONG Quanlin^{1,2,4}, HU Dandan^{1,2,4}, ZENG Lijian³, CHENG Dongliang^{1,2,4,*}

1 Key Laboratory of ecological and geographic processes in the humid subtropical zone, Ministry of Education, Fuzhou 350007, China

2 Fujian Provincial Key Laboratory of Plant Eco-physiology, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

3 Administrative Bureau of Jiangxi Wuyishan National Nature Reserve, Shangrao 334500, China

4 Institute of Geography, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

Abstract: Bark is all tissues except vascular cambium, and its functional traits are important research objects to reflect plant ecological adaptation strategies. In order to reveal the characteristics and correlations of functional traits of twig bark of trees and shrubs in subtropical mountains, this paper analyzed the basic characteristics and correlations of the main

基金项目:国家自然科学基金项目(32071555, 31971643, 32001094);福建省科技厅产学研合作项目(2019N5009)

收稿日期:2021-10-10; **网络出版日期:**2022-10-14

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chengdl02@aliyun.com

functional traits of twig bark of 19 common woody plants in Wuyi Mountain using independent samples t-test and standard principal axis regression methods. The results found that (1) bark thickness, bark density and bark water content were not significantly different between trees and shrubs, with mean values of (0.78 ± 0.06) mm, (0.58 ± 0.03) g/cm³, and $(155.07 \pm 14.16)\%$, respectively. The ecological stoichiometric characteristics of bark carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) also did not differ significantly between trees and shrubs, with mean values of (492.43 ± 4.25) mg/g, (8.90 ± 0.74) mg/g and (0.61 ± 0.06) mg/g for C, N and P, respectively, and mean values of (60.76 ± 4.17) , (905.53 ± 67.36) , and (15.19 ± 67.36) for C:N, C:P and N:P, respectively. (2) There were correlations between bark traits. Among them, the relationships between bark thickness and density, density and water content show allometric growth, while the relationships between bark thickness and water content, nitrogen content and phosphorus content show isokinetic growth. The relationships between tree bark carbon content and phosphorus content, shrub bark density and nitrogen content show allometric growth, and there is no significant difference between tree and shrub traits. The results of this study indicate that there is a convergence between the main functional traits of tree and shrub twig bark in the same subtropical mountain environment, reflecting similar adaptation strategies of woody plants in the same altitude environment.

Key Words: bark thickness; bark density; bark water content; ecological stoichiometry; allometry

树皮,广义上指茎维管形成层以外的结构,包括次级韧皮部、皮层和积累物的周皮,由木栓形成层产生。树皮结构复杂,具有多样的生理生态功能,例如储存及运输水分和养分、抵御火灾、防止以及修复伤害等重要功能^[1-2]。某些树种的树皮还可以参与光合作用,其中树皮内皮是树皮光合作用和运输光合产物的重要场所^[3-4]。树皮还可以影响木质残体的分解,进而影响生态系统物质循环^[5]。因此,了解树皮特征对于深入认识植物的环境适应机制具有重要意义。

植物功能性状对植物的生理、形态和生活史具有很强的生态指示作用,是联系环境与植物的纽带,因此,研究植物的功能性状能很好地揭示植物对其生长环境的响应^[6-7]。树皮功能性状与植物结构和植物资源配置联系紧密,是树皮与植物及其生长环境的关系的重要研究对象。其中小枝树皮由于其物质运输速率较高,树皮性状特征明显,在经历一定的环境变化之后通过自身的特点能直接反映植物对生长环境的适应策略^[8],因此是树皮功能性状的重要研究对象。然而,以往植物功能性状研究主要集中在植物叶片、木材和根等器官或组织,对树皮功能性状的研究较少^[9],且主要集中在树皮厚度等单一性状以及防火功能等方面。但树皮不仅能抵抗火烧和动物损害,其机械支撑作用、水分储存、参与光合作用及物质运输等功能还体现在树皮密度和含水率等功能性状上。此外,C是树皮物质组成的主要元素,N、P是植物体生长的主要养分,因此研究树皮生态化学计量特征,可以充分认识植物的生长及营养情况^[10]。

不同生长型植物其功能性状可能存在差异。例如,森林生态系统中,因株高、生长环境和进化史差异,乔、灌木植物的功能性状可能存在差异^[11]。通常,乔木植物的气孔密度、叶片全碳含量与叶面积要显著大于灌木植物,而比叶面积、叶片厚度则是灌木植物显著大于乔木植物^[11-14]。有研究发现树皮厚度、含水量和可溶性糖含量等功能性状具有树种特异性^[9, 15-16]。然而,对不同生长型木本植物树皮性状特征及其关系研究的关注还较少。

武夷山自然保护区是我国中亚热带典型的森林生态系统,常绿阔叶林作为其主要组成部分保存较为完好,分布面积最广,且垂直结构明显,可较好地分为乔木层、灌木层、草本层和层间层四层垂直群落结构^[17]。因此,本研究以武夷山常绿阔叶林19种常见的乔木和灌木植物为研究对象,通过比较乔木与灌木小枝的树皮厚度、密度、含水量以及C、N、P生态化学计量特征等主要功能性状的差异以及关联性,以期回答以下科学问题:(1)小枝树皮功能性状在乔木与灌木之间是否存在差异?(2)乔木、灌木小枝树皮功能性状之间的关联性以及异速生长关系?研究结果旨在加深对木本植物树皮功能性状及其权衡策略的认识,以及更好地理解小枝树皮功能性状与乔、灌木生长型之间的关系。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究地点位于江西省铅山县的武夷山国家级自然保护区内(27°48′11″—28°00′35″N, 117°39′30″—117°55′47″E), 其平均海拔 1200 m, 主峰黄岗山海拔 2160.8 m, 海拔高差大(350—2160.8 m)。该区为武夷山保护区的江西部分, 年均气温 13.2—14.8℃, 年均降水量 2583 mm, 降水主要集中在 4—6 月, 年相对湿度 72%—92%, 无霜期约 231 天, 属于典型的中亚热带季风气候^[18]。保护区植被覆盖率高, 植被从低海拔到高海拔依次是毛竹林、常绿林、常绿落叶混交林、针阔混交林、针叶林、矮曲林和中山草甸^[19]。保护区内土壤类型随海拔从低到高分别为山地黄红壤(400—600 m)、山地黄壤(600—1300 m)、山地暗黄棕壤(1300—1900 m)、山地草甸土(1900 m 以上), 具有典型的亚热带中山土壤的特点^[18]。

1.2 材料

本研究在江西武夷山自然保护区内海拔约 1400 m 的常绿阔叶林中设立了 3 个相互间隔不小于 20 m、大小为 20 m × 20 m 的群落样地, 每个样地内又划分为 4 个 10 m × 10 m 的样方, 并于 2017 年 7 月进行植物样品采集。在样地中对木本植物进行调查, 并选取所有胸径大于 5 cm 的乔木和灌木为研究对象。本研究中每个树种选取 3 株标准木, 然后使用高枝剪随机地从每株标准木外围树冠剪下三枝直径约 1 cm, 长度至少 1 m 的阳生枝条。为能更好地反映树皮和木质部的相对初始分配状况^[20], 本研究选择了树皮外皮层均已完全成熟的枝条。本次取样对象共计 19 种木本植物, 其中有乔木 12 种, 灌木 7 种, 常绿树种 14 种, 落叶树种 5 种(表 1)。

1.3 方法

树皮厚度(BT)、树皮密度(TBD)、树皮含水量(TBWC)的测定: 从当年生小枝末端开始将每个枝条截取 10 cm 长度, 然后测其横截面的直径和去皮后横截面的直径, 则两者直径差的一半即为树皮厚度; 小心地剥离出树皮, 利用圆柱法测定各自的体积, 在 65℃ 下烘干至恒重, 并测量得到树皮的干重, 然后分别计算出树皮的密度和含水量。

树皮养分碳(C)、氮(N)、磷(P)含量的测定: 树皮称重后, 将同一物种的树皮混合在一起进行粉碎过筛。碳、氮含量采用元素分析仪测定, 磷含量采用硫酸-高氯酸消煮提取之后由连续流动分析仪测定。每个物种每株标准木的样品重复测定三次, 各结果取平均值。

1.4 数据处理与分析

采用独立样本 *T* 检验的方法分析各性状在乔木和灌木间的差异性。对所有性状平均值作以 10 为底的对数处理, 使之符合正态分布和降低误差, 然后采用 Pearson 相关系数法分析各性状之间的相关性, 并利用异速生长方程“ $y = bx^a$ ”对树皮各性状间的关系在不同生长型之间的比较进行拟合。异速方程两边取对数则可转化为线性关系: $\lg y = \lg b + a \lg x$, 通过分析其斜率(异速生长指数 a)和截距(异速生长常数 b)可以判断相关性状间呈等速关系($a = 1$ 或 $a = -1$)或是异速关系($a \neq 1$ 或 $a \neq -1$)。通过 R 软件中标准主轴回归(SMA)的方法可计算异速指数和异速常数。数据分析通过 SPSS 21.0 和 R 4.0.4 软件完成, 作图通过 Origin 9.0 完成。

2 结果与分析

2.1 树皮性状在乔木与灌木之间的差异

本研究发现, 木本植物树皮各功能性状具有物种特异性, 其中树皮厚度平均值最大的是木姜子(*Litsea pungens*), 最小的是香港四照花(*Dendrobenthamia hongkongensis*); 相反, 树皮密度平均值最大的是香港四照花, 最小的是木姜子; 树皮含水量最大的是鸡爪槭(*Acer palmatum*), 最小的是香港四照花(表 1)。但在生长型水平, 树皮厚度、树皮密度及树皮含水量在乔木和灌木之间均无显著差异(P 值分别为 0.626、0.942 和 0.731; 图 1)。

表 1 树种间树皮功能性状特征(平均值±标准误)

Table 1 Characteristics of bark functional traits among tree species (Mean±SE)											
物种 Species	生活型 Life forms	生长型 Growth forms	树皮厚度 BT/mm	树皮密度 TBD/(g/cm ³)	树皮含水量 TBWC/%	树皮碳含量 C _{bark} /(mg/g)	树皮氮含量 N _{bark} /(mg/g)	树皮磷含量 P _{bark} /(mg/g)	树皮碳氮比 C : N _{bark}	树皮碳磷比 C : P _{bark}	树皮氮磷比 N : P _{bark}
多脉青冈 <i>Cyclobalanopsis multinervis</i> W. C. Cheng et T. Hong	常绿	乔木	0.69 ±0.05	0.53 ±0.04	133.58 ±13.10	497.73±0.91	8.21±0.08	0.56±0.02	60.61±0.48	897.34±30.97	14.81±0.55
红豆杉 <i>Taxus chinensis</i> (Pilger) Rehd.	常绿	乔木	0.96 ±0.12	0.48 ±0.07	261.26 ±19.12	473.76±0.82	9.67±0.67	1.08±0.01	48.99±0.30	439.95±5.73	8.98±0.11
鸡爪槭 <i>Acer palmatum</i> Hutch	落叶	乔木	1.07 ±0.13	0.45 ±0.06	323.53 ±21.13	469.45±0.37	8.50±0.14	0.58±0.01	55.27±0.93	809.87±8.72	14.66±0.28
香港四照花 <i>Dendrobenthamia hongkongensis</i> (Hemsl.) Hutch	常绿	乔木	0.37 ±0.01	0.94 ±0.09	74.24 ±4.12	506.51±0.46	9.19±0.21	0.48±0.01	55.11±0.89	1060.43±8.04	19.24±1.43
闽皖八角 <i>Illicium minuanense</i> B. N. Chang et S. D. Zhang	常绿	乔木	0.61 ±0.07	0.64 ±0.03	98.04 ±9.68	479.54±0.25	7.55±0.09	0.69±0.02	63.54±0.77	698.69±15.18	11.00±0.36
木姜子 <i>Litsea pungens</i> Hemsl	落叶	乔木	1.52 ±0.19	0.45 ±0.08	196.57 ±15.11	499.13±0.34	11.72±0.29	0.53±0.03	42.64±1.06	953.29±57.07	22.45±1.88
南方铁杉 <i>Tsuga chinensis</i> (Franch.) Pritz. var. <i>tchekingensis</i> (Flous) Cheng et L.K.Fu	常绿	乔木	0.80 ±0.02	0.52 ±0.01	155.19 ±10.26	521.80±1.89	5.08±0.04	0.50±0.006	102.82±0.66	1035.86±8.11	10.07±0.05
石栎 <i>Lithocarpus glaber</i> (Thunb.) Nakai	常绿	乔木	0.50 ±0.03	0.83 ±0.09	98.67 ±8.89	491.34±1.85	9.26±0.24	0.50±0.002	53.14±1.18	984.32±1.78	18.54±0.44
水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i> (Stieb. et Zucc.) K. Koch	落叶	乔木	0.91 ±0.08	0.50 ±0.01	174.17 ±10.52	468.61±1.86	10.99±0.09	2.59±0.002	42.64±0.32	180.84±0.57	4.24±0.03
坛子山矾 <i>Symplocos urceolaris</i> Hance	常绿	乔木	1.10 ±0.11	0.47 ±0.01	174.69 ±14.33	478.18±0.74	10.21±0.11	0.61±0.01	46.86±0.48	781.74±18.78	16.69±0.50
银钟花 <i>Halesia macrogregarii</i> Chun	落叶	乔木	0.60 ±0.03	0.58 ±0.02	113.78 ±12.14	477.73±2.21	19.95±0.26	1.39±0.03	23.95±0.42	342.90±8.25	14.32±0.43
云锦杜鹃 <i>Rhododendron fortunei</i> Lindl	常绿	乔木	0.58 ±0.04	0.58 ±0.02	103.53 ±8.87	507.10±0.13	8.43±0.15	0.54±0.005	60.21±1.05	939.08±9.34	15.60±0.43
茶茱萸 <i>Viburnum setigerum</i> Hance	落叶	灌木	0.72 ±0.06	0.53 ±0.05	155.47 ±13.56	487.18±0.56	6.80±0.10	0.71±0.02	71.71±0.99	684.28±22.57	9.55±0.44
短柱柃 <i>Eurya brevistyla</i> Kobuski	常绿	灌木	0.90 ±0.08	0.51 ±0.06	203.26 ±18.49	485.46±0.57	6.53±0.17	0.47±0.03	74.42±1.86	1036.17±81.48	13.92±0.99
猴头杜鹃 <i>Rhododendron sinianum</i> Hance	常绿	灌木	0.49 ±0.01	0.86 ±0.09	89.61 ±7.63	533.48±0.51	6.21±0.12	0.33±0.002	85.96±1.73±	1623.51±7.81	18.91±0.46
截叶连蕊茶 <i>Camellia truncata</i> Chang et Ye	常绿	灌木	0.61 ±0.07	0.57 ±0.04	132.06 ±9.86	475.66±0.66	6.85±0.01	0.41±0.03	69.46±0.09	1180.93±83.42	17.00±1.19
鹿角杜鹃 <i>Rhododendron latoucheae</i> Franch	常绿	灌木	1.02 ±0.12	0.47 ±0.01	156.06 ±11.23	506.51±0.44	9.19±0.08	0.48±0.01	55.12±0.43	1060.71±12.12	19.25±0.28
尾叶冬青 <i>Ilex wilsonii</i> Loes	常绿	灌木	0.62 ±0.03	0.57 ±0.02	123.97 ±11.68	519.77±1.80	7.97±0.52	4.40±0.01	65.24±0.26	1182.10±3.97	18.12±0.09
岩柃 <i>Eurya Saxicola</i> H. T. Chang	常绿	灌木	0.84 ±0.02	0.52 ±0.01	178.58 ±19.87	491.10±0.19	5.87±0.01	0.42±0.01	83.70±0.18	1186.48±43.40	14.17±0.51

BT:树皮厚度 Bark thickness; TBD:树皮密度 Total bark density; TBWC:树皮含水量 Total bark water content; C_{bark}:树皮碳含量 Total bark carbon content; N_{bark}:树皮氮含量 Total bark nitrogen content; P_{bark}:树皮磷含量 Total bark phosphorus content; C : N_{bark}:树皮碳氮含量比 Bark ratio of carbon to nitrogen; C : P_{bark}:树皮碳磷含量比 Bark ratio of carbon to phosphorus; N : P_{bark}:树皮氮磷含量比 Bark ratio of nitrogen to phosphorus

小枝的树皮 C、N、P 生态化学计量特征也具有物种特异性,其中,树皮 C 含量平均值最大的是猴头杜鹃 (*Rhododendron simiarum*),而最小的是石栎 (*Lithocarpus glaber*);树皮 N 含量平均值最大的是银钟花 (*Halesia macgregorii*),最小的是南方铁杉 (*Tsuga chinensis*);树皮 P 含量平均值最大的是银钟花,最小的是猴头杜鹃; C:N 平均值最大的是南方铁杉的,最小的是银钟花;C:P 平均值最大的是猴头杜鹃,最小的是银钟花;N:P 平均值最大的是木姜子,最小的是红豆杉 (*Taxus chinensis*) (表 1)。在生长型水平,小枝树皮生态化学计量特征中除了 C:N 和 C:P 是灌木大于乔木之外,其它指标都是乔木大于灌木,但所有生态化学计量特征在乔木和灌木之间的差异都不显著 ($P>0.05$) (图 1)。

2.2 乔木与灌木主要树皮性状之间的关系

树皮厚度与树皮密度在乔木与灌木间均呈极显著的负相关 ($P<0.01$) (表 2、表 3),并且拥有共同斜率 -0.65 (95%CI = -0.83 — -0.50) 和共同截距 -0.33 (表 4、图 2)。树皮厚度与树皮含水量在乔木 ($P<0.01$) 与灌木 ($P<0.05$) 中分别呈极显著和显著正相关 (表 2、表 3),并且拥有共同斜率 1.09 (95%CI = 0.82 — 1.45) 和共同截距 2.30 (表 4、图 2)。树皮密度与树皮含水量在两种生长型间均呈极显著负相关 ($P<0.01$, 表 2、表 3),也存在共同斜率 -1.63 (95%CI = -2.25 — -1.22) 和共同截距 1.76 (表 4、图 2)。

表 2 乔木树皮性状之间的 Person 相关关系
Table 2 Person correlation between tree bark traits

性状 Traits	Log BT	Log TBD	LogTBWC	LogC _{bark}	LogN _{bark}	LogP _{bark}	Log(C:N _{bark})	Log(C:P _{bark})	Log(N:P _{bark})
Log BT	1								
Log TBD	-0.913 **	1							
Log TBWC	0.857 **	-0.845 **	1						
Log C _{bark}	0.153	-0.064	-0.258	1					
Log N _{bark}	-0.542	0.349	-0.354	-0.571	1				
Log P _{bark}	-0.056	-0.102	0.147	-0.585 *	0.682 *	1			
Log(C:N _{bark})	0.522	-0.332	0.300	0.645 *	-0.996 **	-0.701 *	1		
Log(C:P _{bark})	0.069	0.088	-0.165	0.651 *	-0.698 *	-0.996 **	0.723 **	1	
Log(N:P _{bark})	-0.574	0.549	-0.615 *	0.079	0.307	-0.486	-0.277	0.463	1

“-”表示负相关; * 表示 $P<0.01$ (极显著相关); * 表示 $P<0.05$ (显著相关)

表 3 灌木树皮性状之间的 Person 相关关系
Table 3 Person correlation between shrub bark traits

性状 Traits	Log BT	Log TBD	LogTBWC	LogC _{bark}	LogN _{bark}	LogP _{bark}	Log(C:N _{bark})	Log(C:P _{bark})	Log(N:P _{bark})
Log BT	1								
Log TBD	-0.878 **	1							
Log TBWC	0.863 *	-0.876 **	1						
Log C _{bark}	-0.649	0.903 **	-0.712	1					
Log N _{bark}	-0.083	-0.158	-0.190	-0.216	1				
Log P _{bark}	0.369	-0.574	0.256	-0.476	0.757 *	1			
Log C:N _{bark}	-0.050	0.327	0.037	0.400	-0.981 **	-0.805 *	1		
Log C:P _{bark}	-0.418	0.638	-0.317	0.555	-0.739	-0.996 **	0.803 *	1	
Log N:P _{bark}	-0.597	0.709	-0.515	0.523	-0.329	-0.866 *	0.412	0.874 *	1

“-”表示负相关; * 表示 $P<0.01$ (极显著相关); * 表示 $P<0.05$ (显著相关)

在生态化学计量特征方面,乔木树皮 C 含量与 P 含量显著负相关 ($P<0.05$, 表 2), 异速生长指数为 -8.94 (95%CI = -15.41 — -5.19) (表 4), 而与树皮 C:N、C:P 均显著正相关 ($P<0.05$, 表 2), 但在灌木中以上关系均不显著 (表 3、图 3)。树皮 N 含量与 P 含量在两种生长型间拥有共同斜率 1.12 (95%CI = 0.78 — 1.61) 和共同截距 -1.30 , 均呈显著的正等速生长关系 ($P<0.05$, 表 4、图 2)。

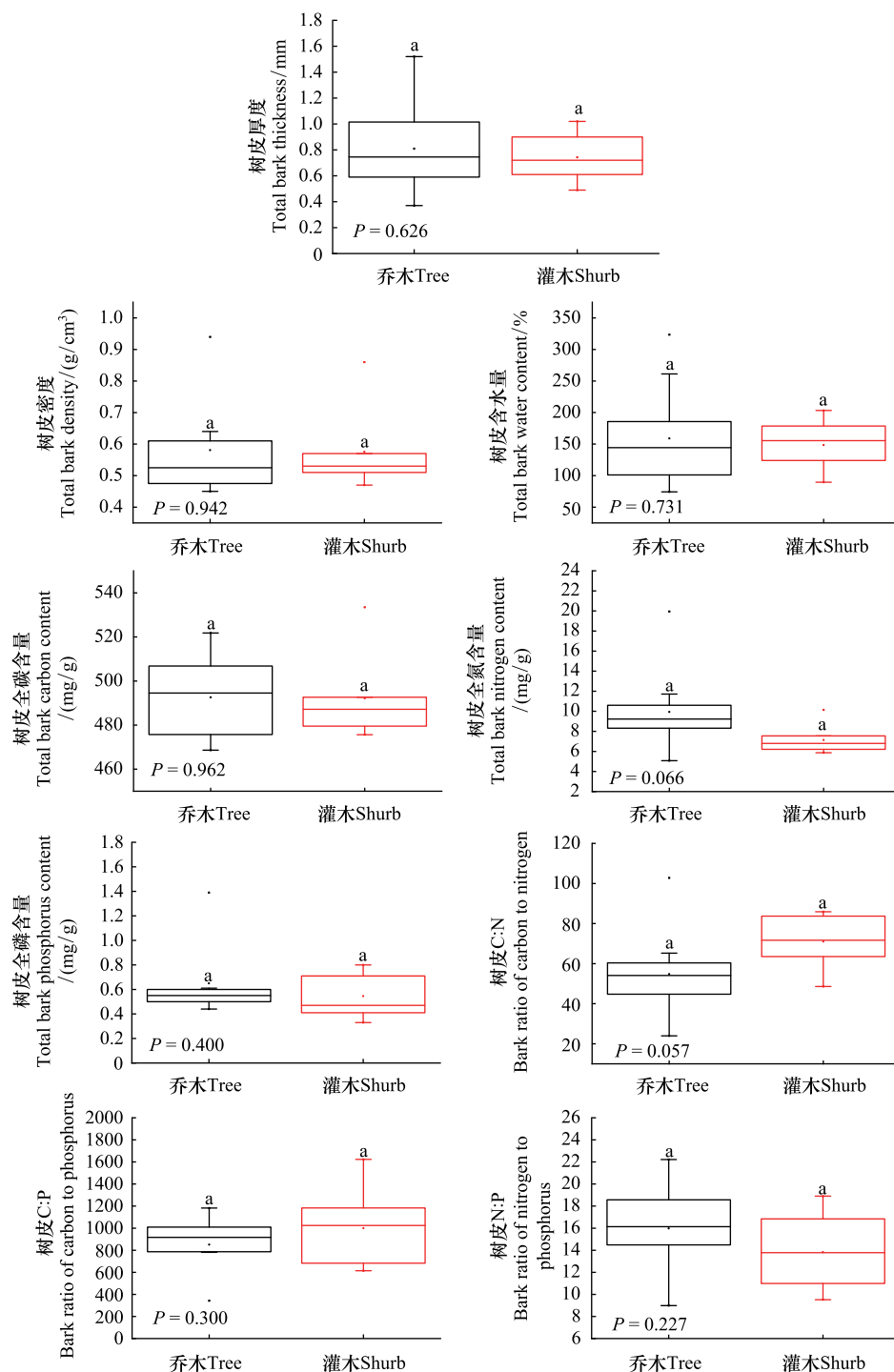


图 1 树皮性状在乔木与灌木之间的比较

Fig.1 Comparison of bark traits between trees and shrubs

不同字母表示类型间有显著差异

其它一些化学计量特征之间也存在着各异的关联(表 2、表 3)。具体而言,乔木和灌木的树皮 N 含量与树皮 C:N 均呈极显著负相关($P < 0.01$),但仅乔木树皮 N 含量与 C:P 呈显著负相关($P < 0.05$)。乔木和灌木的树皮 P 含量与树皮 C:N 均呈显著负相关($P < 0.05$),与树皮 C:P 均呈极显著负相关($P < 0.01$),但仅灌木树皮 P 含量与树皮 N:P 呈显著负相关($P < 0.05$)。

此外,灌木植物树皮密度与树皮 C 含量间存在极显著正异速生长关系($P < 0.01$),其异速生长指数为 0.19 ($95\%CI = 0.12-0.31$) (表 3,表 4),但在乔木中二者异速关系不显著($P = 0.84$) (表 3;图 3)。乔木树皮含水量与树皮 N:P 呈显著负相关($P < 0.05$,表 2),而在灌木中二者相关性不显著(表 3)。

表 4 两种生长型树皮主要性状之间的 SMA 分析

Table 4 SMA analysis between main characters of two growth forms of bark

指标 ($y-x$) Index ($y-x$)	生长型 Growth forms	斜率 slope	R^2	P	截距 Intercept	共同斜率 Common slope	共同截距 Common intercept
TBD-BT	乔木	-0.61 (-0.80, -0.46)	0.83	<0.001	-0.32	-0.65 (-0.83, -0.50)	-0.33
	灌木	-0.77 (-1.31, -0.46)	0.77	<0.01	-0.36	$P = 0.36$	$P = 0.60$
TBWC-BT	乔木	1.10 (0.77, 1.58)	0.73	<0.001	2.30	1.09 (0.82, 1.45)	2.30
	灌木	1.06 (0.61, 1.84)	0.75	<0.05	2.31	$P = 0.89$	$P = 0.70$
TBWC-TBD	乔木	-1.83 (-2.64, -1.26)	0.71	<0.001	1.71	-1.63 (-2.25, -1.22)	1.76
	灌木	-1.37 (-2.33, -0.81)	0.77	<0.01	1.82	$P = 0.33$	$P = 0.93$
C_{bark} -TBD	乔木	-0.16 (-0.31, -0.08)	0.004	0.84	2.65	—	—
	灌木	0.19 (0.12, 0.31)	0.81	<0.01	2.74		
P_{bark} - C_{bark}	乔木	-8.94 (-15.41, -5.19)	0.34	<0.05	23.86	—	—
	灌木	-8.98 (-21.84, -3.69)	0.23	0.28	23.88		
P_{bark} - N_{bark}	乔木	1.09 (0.66, 1.79)	0.47	<0.05	-1.28	1.12 (0.78, 1.61)	-1.30
	灌木	1.89 (0.94, 3.78)	0.57	<0.05	-1.88	$P = 0.17$	$P = 0.11$

SMA:标准主轴回归 Standardized major axis regression;括号里数值表示 95%置信水平的置信区间 GIs

3 讨论

树皮厚度是树皮性状研究的重点之一,能一定程度上体现其防火能力。通常易发生火灾的森林群落中树皮厚度较厚,而不易发生火灾的森林中树皮较薄^[21]。本研究发现乔木和灌木小枝树皮厚度平均值分别为 0.81 mm和 0.74 mm,与前人小枝树皮研究结果相差不大,如有研究发现江西阳际峰亚热带山地发现小枝树皮厚度平均值为 0.52 mm^[22],在澳大利亚和墨西哥一些地区小枝树皮厚度平均值为 0.97 mm^[23]。但也有在亚热带地区的小枝树皮厚度明显小于本研究结果的案例,如有研究在浙江金华北山发现乔木和灌木小枝树皮厚度平均值分别为 0.37 mm 和 0.19 mm^[24],这可能是与不同物种以及不同海拔的环境有关^[9]。此外,本研究的小枝树皮厚度明显小于前人通常对树干的研究中的树皮厚度,如易发生火灾的澳大利亚 Howard Springs 公园和巴西亚马逊火烧森林的树干树皮平均厚度分别为 11.7 mm 和 7.3 mm^[25-26],而即使不易发生火灾的美国西部 Stunt Ranch 牧场中树干树皮厚度平均值也达 1.5 mm^[27],又如有研究发现浙江普陀山木麻黄(*Casuarina equisetifolia*)的树干树皮平均厚度达 4.04 mm^[28],而在浙江古田山亚热带常绿阔叶林中树干树皮平均厚度也达 1.9 mm^[9]。这是由于树皮从茎尖到基部虽然是连续的,但同一植物主干树皮的积累时间更长,则必然有比小枝更厚的树皮^[23]。同时以上也说明树皮厚度存在较大的区域差异^[9]。

有研究指出,树皮厚度在树干和小枝之间通常存在显著差异,但对于树皮含水量和密度,在物种水平的树干和小枝间有显著差异而在同一物种内则差异不显著,并且关联性强,小枝与树干间可以据此相互推断树皮功能的相似性^[23]。树皮含水量可以影响营养物质的运输^[29],对树皮生理功能有重要作用,在热带和温带的某些森林群落中,树皮的储水量甚至会超过叶表面的水分含量^[30]。Rosell 等发现在包括热带雨林、温带林地、旱生灌丛和稀树草原在内的小枝树皮含水量平均值为 130.3%^[23],与本研究结果小枝树皮含水量 155.07% 基本接近。也有研究对亚热带 80 种木本植物小枝树皮性状进行测定发现树皮含水率为 127.66%,张恒等发现在我国大兴安岭山杨(*Populus davidiana*)树皮含水率为 120.90%^[31]。这可能是由于植物在生理上需要保持相对平稳的含水量才能维持正常的生命活动和生长发育^[22]。

同时,本研究显示树皮含水量、树皮密度与树皮厚度之间存在密切的关系,较厚的树皮表示着较强的水分

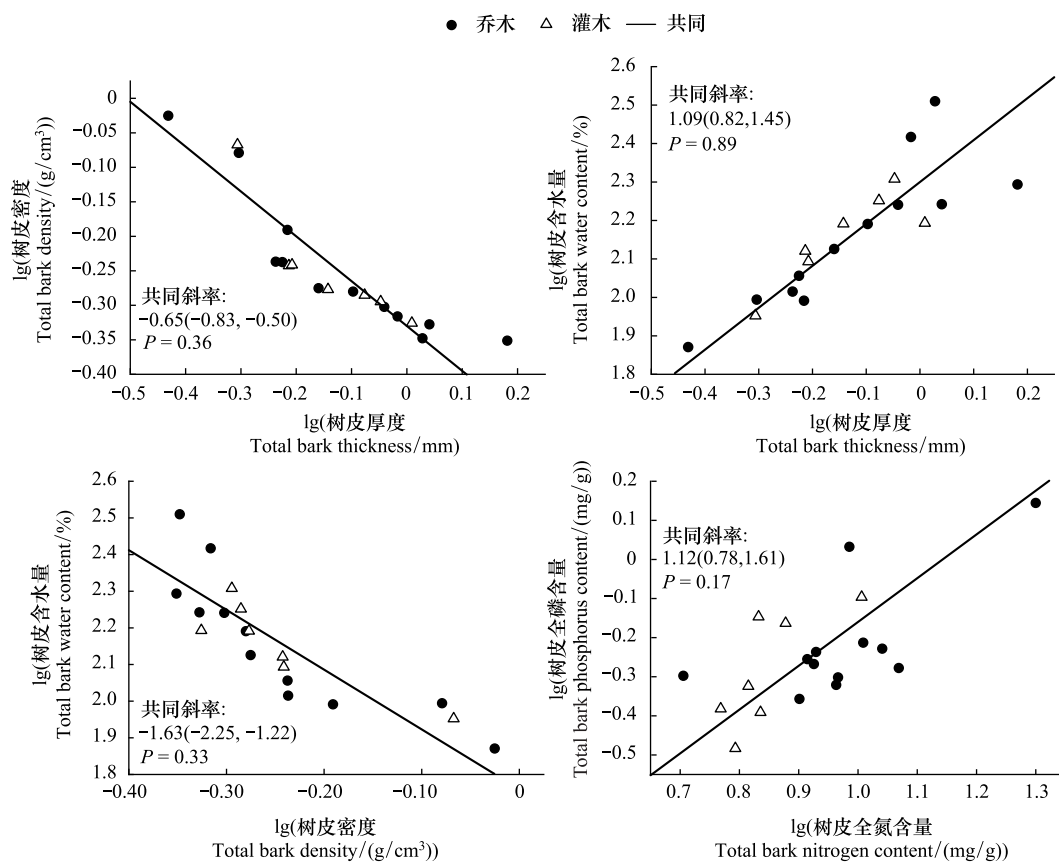


图2 两种生长型主要树皮性状间的 SMA 线性拟合关系

Fig.2 SMA linear fitting relationship between main bark traits of two growth forms

SMA:标准主轴回归 standardized major axis regression; 括号里数值表示 95%置信水平的置信区间 GIs

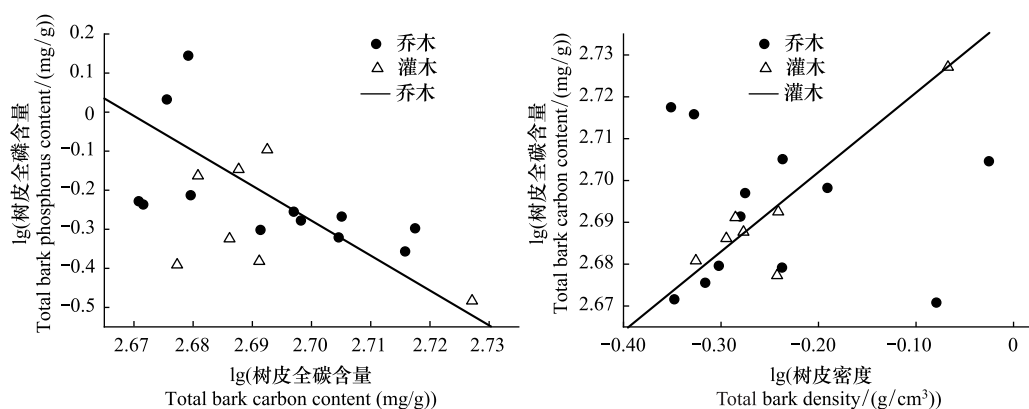


图3 两种生长型主要树皮性状间的 SMA 线性拟合关系

Fig.3 SMA linear fitting relationship between main bark traits of two growth forms

存储^[27],但更具硬度和保护功能的致密树皮的厚度可能较薄,而树皮密度大又意味着保水能力较弱,可见树皮厚度、树皮密度、树皮含水量之间存在资源权衡关系^[32],这与本研究结果中三者的权衡关系相一致。其中,树皮厚度与树皮密度在两种生长型中均呈负异速生长关系(表3、图2),表明树皮密度随着树皮厚度的增加而成非比例地减小,且树皮密度的减小速度小于树皮厚度的增加速度;而树皮厚度与树皮含水量在两种生活

型中均呈正等速生长关系(表3、图2);树皮密度与树皮含水量在两种生活型中均呈负异速生长关系(表3、图2),即树皮含水量随着树皮密度的增加而成非比例地减小,且树皮含水量的减小速度大于树皮密度的增加速度。考虑到树皮厚度、密度和含水量之间的权衡关系,三者之间的这种异速关系可能是因为:树皮可分为外树皮和内树皮,其中防护和机械支撑功能与外树皮更有关,而储水主要与内树皮有关^[23],加之树皮越厚表示水分存储越多^[27],说明树皮厚度的增加可能主要是内皮贡献更多,从而本研究结果中的树皮密度的减小实际上主要对应了内树皮而非总树皮厚度的增加,因此结果中树皮密度的减小速度小于总树皮厚度的增加速度。

树皮养分性状往往与树皮结构物质、防御能力及生理活动等密切相关,如树皮碳氮比即可视为防御性状^[33]。本研究发现小枝树皮 N、P 含量平均值分别为 8.9 mg/g、0.61 mg/g,与大多数温带地区相比 N 含量偏高,P 含量偏低,这可能与亚热带地区土壤 N、P 水平有关^[22],中国东部亚热带地区长期 N 沉降会导致土壤 N 含量偏高^[34],而高温多雨和明显的土壤富铝化作用使得该地区大多数土壤呈酸性或强酸性,酸性土壤固磷强度大,导致植物所能吸收的 P 较少^[35]。树皮碳氮比与树皮氮、磷含量往往存在权衡关系,因为一个组织很少会同时消耗巨大的投资去满足多个功能^[36],这与本文研究结果一致。在本研究中灌木 C 含量与树皮密度极显著正相关,因为 C 往往参与树皮结构的形成,而致密的树皮往往具有更强的保护能力和更大的硬度^[32]。同时本研究发现,树皮密度与树皮 C 含量在灌木中存在正异速生长关系(表3、图3),即树皮 C 含量随着树皮密度的增加而成非比例地增加,且树皮 C 含量的增加速度小于树皮密度的增加速度;树皮 C 含量与树皮 P 含量在乔木中存在负异速生长关系(表3、图3),即树皮 P 含量随着树皮 C 含量的增加而成非比例地减小,且树皮 P 含量的减小速率大于 C 含量的增加速率;树皮 P 含量与树皮 N 含量在两种生长型中均呈正等速生长关系,即树皮 P 含量随 N 含量的增加而成比例地增加(表3;图2),这说明在树皮中 N、P 是被同时需要的,因为蛋白质中的 N 与用以维持蛋白质水平和生产核糖体 RNA 的 P 对细胞生长和代谢均是至关重要的^[37]。

对于生长型而言,小枝树皮厚度、密度、含水量以及 C、N、P 等养分性状虽然都是乔木大于或等于灌木,但所有树皮性状在乔、灌木之间的差异均不显著。各树皮性状的相关性及异速生长关系在乔、灌木之间也无显著差异,表明在武夷山同一海拔(1400 m)上不同生长型木本植物小枝树皮具有趋同的适应策略。究其原因,首先植株高度不同造成植物在群落中垂直结构和光照条件的不同^[38],使得乔木和灌木生长环境的不同,这可能导致其树皮性状的差异。但植物的光合作用主要集中在叶片上,树皮中的光合色素和光合速率通常都明显低于同一枝条的叶片^[39],而海拔以及水土环境对亚热带常绿阔叶林树种功能性状有很重要的影响^[40],本研究在同一海拔 1400 m 的常绿阔叶林群落中,具有相似的生长环境,并且基于性状的“群落构建理论”认为,生境筛选效应往往会使不同物种为适应同一环境而形成较为一致的性状特征^[41-42],所以这种影响可能大于了植株高度和光照条件的影响,从而导致了乔、灌木之间这些树皮性状的趋同;其次,本研究地点武夷山长期处于亚热带自然条件较稳定的大环境中,并无火灾、极干旱等恶劣情况对树皮产生影响,故也有可能乔、灌木之间这些树皮性状的趋同。在环境的长期相互作用中生物会形成生态适应,其中趋同适应的结果使不同种的生物在形态、内部生理和发育上表现出相似性,形成生活型和生长型,而据本文研究结果,在不同生长型水平,木本植物也可能具有趋同性。同时本文也存在乔、灌木样本量较少,以及对小枝树皮各性状本身的研究仍较浅等不足,可在以后的研究中扩大样本量以及更深入地探究树皮各性状与环境作用的机制从而进一步求证研究结果。

4 结论

本研究表明,武夷山常绿阔叶林木本植物小枝树皮主要功能性状在乔、灌木之间均无显著差异。乔、灌木各树皮性状之间存在一定的相关性,如 BT、TBD 与 TBWC 相互之间呈极显著的正相关或负相关,表明三者存在明显的权衡关系。同时,乔木和灌木的 BT 与 TBD 之间、TBD 与 TBWC 之间均为异速生长关系,BT 与 TBWC 之间、树皮氮含量与磷含量之间均为等速生长关系,且均具有共同斜率和截距,表明它们在乔灌木之间均无显著差异;灌木的 TBD 与氮含量之间、乔木的碳含量与磷含量之间为异速生长关系。综上表明,武夷山

常绿阔叶林中木本植物小枝的主要树皮性状在乔、灌木生长型之间呈现出趋同。

参考文献 (References):

- [1] Poorter L, McNeil A, Hurtado V H, Prins H H T, Putz F E. Bark traits and life-history strategies of tropical dry- and moist forest trees. *Functional Ecology*, 2014, 28(1): 232-242.
- [2] Chaffey N. Esau's plant anatomy, meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development. 3rd edn. *Book Reviews. Annals of Botany*, 2007, 99(4): 785-786.
- [3] Pfanz H, Aschan G, Langenfeld-Heyser R, Wittmann C, Loose M. Ecology and ecophysiology of tree stems: corticular and wood photosynthesis. *Naturwissenschaften*, 2002, 89(4): 147-162.
- [4] Ryan M G, Asao S. Phloem transport in trees. *Tree Physiology*, 2014, 34(1): 1-4.
- [5] Dossa G G O, Schaefer D, Zhang J L, Tao J P, Cao K F, Corlett R T, Cunningham A B, Xu J C, Comelissen J H C, Harrison R D. The cover uncovered: bark control over wood decomposition. *The Journal of Ecology*, 2018, 106(6): 2147-2160.
- [6] 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.
- [7] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. *中国科学: 生命科学*, 2015, 45(4): 325-339.
- [8] 王柔懿, 黄俊诚, 袁继红, 李海燕. 长白山针阔混交林常见阔叶树种小枝性状之间的权衡关系. *长春师范大学学报*, 2019, 38(6): 91-96.
- [9] 饶米德, 徐紫薇, 陈建华, 倪健, 米湘成, 陈声文, 方涛, 叶铎. 古田山亚热带常绿阔叶林树皮厚度的变异特征. *生态学报*, 2021, 41(8): 3170-3177.
- [10] 黄雍容, 高伟, 黄石德, 林捷, 谭芳林, 游惠明, 杨丽. 福建三种常绿阔叶林碳氮磷生态化学计量特征. *生态学报*, 2021, 41(5): 1991-2000.
- [11] 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.
- [12] 王瑞丽, 于贵瑞, 何念鹏, 王秋风, 赵宁, 徐志伟. 气孔特征与叶片功能性状之间关联性沿海拔梯度的变化规律——以长白山为例. *生态学报*, 2016, 36(8): 2175-2184.
- [13] 何静文. 不同植物功能型木本植物水力性状对海拔梯度的响应[D]. 西安: 西北大学, 2019.
- [14] 郭庆学, 柴捷, 钱凤, 张腾达, 刘文丹, 陶建平. 不同木本植物功能型当年生小枝功能性状差异. *生态学杂志*, 2013, 32(6): 1465-1470.
- [15] 李世友, 李小宁, 李生红, 金贵军, 周全, 胡小龙, 王秋华. 3种针叶树种树皮的阻燃性研究. *浙江林学院学报*, 2007, 24(2): 192-197.
- [16] 成方妍, 王传宽. 树种和组织对树干非结构性碳水化合物储量估测的影响. *林业科学*, 2016, 52(2): 1-9.
- [17] 赵青, 刘爽, 冯清玉, 吴承祯, 范海兰, 林勇明, 李健. 武夷山自然保护区常绿阔叶林优势种对土壤呼吸的影响. *应用与环境生物学报*, 2021, 27(1): 62-70.
- [18] 刘信中, 方福生. 江西武夷山自然保护区科学考察集. 北京: 中国林业出版社, 2001.
- [19] 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.
- [20] Rosell J A, Gleason S, Méndez-Alonzo R, Chang Y, Westoby M. Bark functional ecology: evidence for tradeoffs, functional coordination, and environment producing bark diversity. *The New Phytologist*, 2014, 201(2): 486-497.
- [21] Ratnam J, Bond W J, Fensham R J, Hoffmann W A, Archibald S, Lehmann C E R, Anderson M T, Higgins S I, Sankaran M. When is a 'forest' a savanna, and why does it matter? *Global Ecology and Biogeography*, 2011, 20(5): 653-660.
- [22] 王钊颖. 江西常绿阔叶林木本植物小枝功能性状及其关联研究[D]. 福州: 福建师范大学, 2020.
- [23] Rosell J A, Castorena M, Laws C A, Westoby M. Bark ecology of twigs vs. main stems: functional traits across eighty-five species of angiosperms. *Oecologia*, 2015, 178(4): 1033-1043.
- [24] 曹嘉瑜. 金华北山植物小枝功能性状及其与环境的关系[D]. 金华: 浙江师范大学, 2020.
- [25] Paine C E T, Stahl C, Courtois E A, Patiño S, Sarmiento C, Baraloto C. Functional explanations for variation in bark thickness in tropical rain forest trees. *Functional Ecology*, 2010, 24(6): 1202-1210.
- [26] Uhl C, Kauffman J B. Deforestation, fire susceptibility, and potential tree responses to fire in the eastern Amazon. *Ecology*, 1990, 71(2): 437-449.
- [27] Rosell J A. Bark thickness across the angiosperms: more than just fire. *The New Phytologist*, 2016, 211(1): 90-102.
- [28] 林勇明, 俞伟, 刘奕, 闫淑君, 洪伟, 陈灿, 李健, 吴承祯. 不同距海处木麻黄分枝格局特征及冠形分析. *应用与环境生物学报*, 2013, 19(4): 587-592.

- [29] Levia D F, Herwitz S R. Interspecific variation of bark water storage capacity of three deciduous tree species in relation to stemflow yield and solute flux to forest soils. *CATENA*, 2005, 64(1): 117-137.
- [30] Llorens P, Gallart F. A simplified method for forest water storage capacity measurement. *Journal of Hydrology*, 2000, 240(1/2): 131-144.
- [31] 张恒, 敖子琦, 乌日汉, 甄雅星, 萨如拉. 内蒙古大兴安岭主要乔灌木种理化性质及抗火性研究. *西南林业大学学报: 自然科学*, 2020, 40(4): 61-67.
- [32] Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis S L, Swenson N G, Zanne A E. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 2009, 12(4): 351-366.
- [33] 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.
- [34] Liu X J, Zhang Y, Han W X, Tang A H, Shen J L, Cui Z L, Vitousek P, Erisman J W, Goulding K, Christie P, Fangmeier A, Zhang F S. Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, 2013, 494(7438): 459-462.
- [35] 邱燕, 张鼎华. 南方酸性土壤磷素化学研究进展. *福建稻麦科技*, 2003, 21(3): 14-17.
- [36] Lawes M J, Midgley J J, Clarke P J. Costs and benefits of relative bark thickness in relation to fire damage: a savanna/forest contrast. *Journal of Ecology*, 2013, 101(2): 517-524.
- [37] Reich P B, Oleksyn J, Wright I J, Niklas K J, Hedin L, Elser J J. Evidence of a general 2/3-power law of scaling leaf nitrogen to phosphorus among major plant groups and biomes. *Proceedings Biological Sciences*, 2010, 277(1683): 877-883.
- [38] Poorter L, Bongers F, Sterck F J, Wöll H. Beyond the regeneration phase: differentiation of height-light trajectories among tropical tree species. *Journal of Ecology*, 2005, 93(2): 256-267.
- [39] 任芳菲, 孙广玉, 胡彦波, 樊传辉, 蔡淑燕. 几种树木的树皮中绿色组织的光合特性初探. *植物生理学通讯*, 2009, 45(3): 249-252.
- [40] 丁佳, 吴茜, 闫慧, 张守仁. 地形和土壤特性对亚热带常绿阔叶林内植物功能性状的影响. *生物多样性*, 2011, 19(2): 158-167.
- [41] MacArthur R, Levins R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 1967, 101(921): 377-385.
- [42] 龚时慧, 温仲明, 施宇. 延河流域植物群落功能性状对环境梯度的响应. *生态学报*, 2011, 31(20): 6088-6097.