

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201403019

马金 吴林芳 韦霄 等. 鼎湖山季风常绿阔叶林两种优势树种的生境适应研究:叶片功能性状和水力结构特征[J]. 广西植物 2015, 35(2):261-268
 Ma J, Wu LF, Wei X et al. Habitat adaptation of two dominant tree species in a subtropical monsoon forest: leaf functional traits and hydraulic properties [J]. *Guihaia* 2015, 35(2):261-268

鼎湖山季风常绿阔叶林两种优势树种的生境适应研究: 叶片功能性状和水力结构特征

马金^{1,2}, 吴林芳¹, 韦霄³, 叶万辉¹, 曹洪麟¹, 沈浩^{1*}

(1. 中国科学院退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 广西壮族自治区广西植物研究所, 广西 桂林 541006)

摘要: 植物在长期的进化和发展过程中, 通过与环境相互作用形成了适应环境的形态结构及生理特征, 反映了植物适应环境的生态策略; 在森林群落中, 地形和土壤等的变异常导致生境的异质性, 从而直接或者间接影响物种的分布格局。因此, 在生境异质性较强的森林群落中, 植物物种分布格局与其生态适应策略有何关系, 是值得关注的问题。该文以鼎湖山亚热带季风常绿阔叶林 20 hm² 监测样地为平台, 针对两种常绿优势树种罗伞树 (*Ardisia quinquegona*) 和光叶山黄皮 (*Aidia canthioides*) 对比研究了两种植物的叶片功能性状和水力结构特征在山脊、山坡、山谷三种不同生境中的生态适应策略, 以阐明物种分布格局与其生态适应策略的关系。结果表明: 罗伞树主要是通过调整叶面积 (LA)、木材密度 (WD) 及渗透调节来适应不同生境; 光叶山黄皮主要通过调整比叶面积 (SLA)、WD 及渗透调节, 采取养分有效保存 (低 SLA, 高干物质含量) 及慢生长高存活策略以适应不同生境, 适应环境能力更强, 尤其是在山脊和山坡生境; 而且影响两个树种叶片功能性状和水力结构的主导土壤因子有所不同。研究结果说明罗伞树和光叶山黄皮对山脊和山坡生境比山谷更为适应, 但在叶片功能性状和水力结构特征方面的生境适应策略不同。

关键词: 罗伞树; 光叶山黄皮; 功能性状; 水力结构; 生境适应

中图分类号: Q948.15; Q945.79 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2015)02-0261-08

Habitat adaptation of two dominant tree species in a subtropical monsoon forest: leaf functional traits and hydraulic properties

MA Jin^{1,2}, WU Lin-Fang¹, WEI Xiao³, YE Wan-Hui¹,
CAO Hong-Lin¹, SHEN Hao^{1*}

(1. Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and the Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, China)

Abstract: During the long-term processes of evolution and development, plant species yield a set of morphological, structural and physiological characteristics through their interactions with the environment, and these characteristics indicate their ecological adaptive strategies to the environment. Within forest communities, topographic and edaphic variations of-

收稿日期: 2014-06-28 修回日期: 2014-08-23

基金项目: 国家自然科学基金(31370446)

作者简介: 马金(1987-), 女, 吉林通化人, 硕士, 主要从事植物生理生态学研究, (E-mail) mackin12@126.com。

*通讯作者: 沈浩, 博士, 副研究员, 主要从事保护生态学和植物生理生态学研究, (E-mail) shenhao@scbg.ac.cn。

ten lead to habitat heterogeneity and hence tend to directly or indirectly influence the distribution patterns of plant species. Thus it is an important question that how plant species distribution is related to its ecological adaptive strategies in forest communities with high habitat heterogeneity. *Ardisia quinquegona* and *Aidia canthioides* are two dominant evergreen tree species in the subtropical monsoon evergreen broad-leaved forest within the 20 ha forest biodiversity monitoring plot at Dinghushan National Nature Reserve in Zhaoqing City, Guangdong Province, China. The two tree species are distributed in different habitats including mountain ridge, slope, and valley. To understand the relation of their ecological strategies of habitat adaptation to their distribution patterns in the forest, a comparative study was conducted on their leaf functional traits and hydraulic properties among the three different habitats. Functional traits measured include leaf area (LA), leaf thickness, leaf length/leaf width ratio, specific leaf area (SLA), and leaf dry matter content (LDMC), while hydraulic properties include sapwood specific hydraulic conductivity, leaf specific conductivity, huber value, wood density (WD), leaf water potential at turgor loss point (π^0) and saturated leaf water potential (π^{100}). The results showed that *A. quinquegona* tended to adapt to different habitats mainly through the adjustment of leaf area LA, WD and osmotic regulation. In contrast to *A. quinquegona*, *A. canthioides* had a stronger ability to adapt to the environment, especially mountain ridge and slope habitats, via the strategy of "slow growth rate and high survival rate". It mainly made fine adjustment on SLA, WD and osmotic regulation and used the strategy of efficient conservation of nutrients (low SLA, high LDMC). Moreover, the soil factors that limit leaf functional traits and plant hydraulics differed between the two studied tree species. Our results revealed that both species were suitable to survive in mount ridge and slope rather than in valley, while they differed in habitat adaptation strategies regarding leaf functional traits and hydraulic properties, although they both were dominant species in the subtropical monsoon evergreen broad-leaved forest.

Key words: *Ardisia quinquegona*; *Aidia canthioides*; functional traits; plant hydraulics; habitat adaptation

森林群落中生境的异质性通常由小尺度的变异如地形和土壤的变异引起 (Harms *et al.* 2001, John *et al.* 2007)。生境的异质性导致能量、水分和养分的可利用率不同,从而直接或间接影响物种的分布 (Bellingham *et al.* 2000)。例如,在森林群落中,环境的水分条件是影响物种分布格局的重要因素之一;在环境水分梯度下,植物叶、木材、种子和冠层结构等功能性状均与物种的分布格局有着不同程度的关联 (尧婷婷等 2010)。植物叶片是受环境条件影响最大的器官之一,其结构和生理特征与生长形式和栖息地相关,是植物为适应环境表现出来的功能特征 (胡梦瑶等 2012; Cornelissen *et al.* 2003; Hao *et al.* 2010)。不同生境中植物在叶片生理、结构和养分含量等方面所采取的适应性策略也存在明显差异 (Wright *et al.* 2001)。

水力结构是植物在特定环境条件下,为适应生存竞争需要所形成的不同形态结构和水分运输的供给策略 (李吉跃等 2000; Blackman *et al.* 2010)。树木水力结构可限制树木的水分关系、整个树冠的气体交换,在不同栖息地的分布,甚至可以限制一个特定种的最大高度 (Tyree *et al.* 1991)。不同树种其水分生理指标的动态变化和水分生理特性不同,其适应方式也不同 (高洁等 2004)。水分运输能力 (water transport capacity) 和耐旱性 (drought toler-

ance) 是植物水分策略的直接反映,是植物适应环境水分变化的重要生理过程 (Pockman *et al.* 2000; Santiago *et al.* 2004; Lambrecht *et al.* 2011),两者之间的权衡是植物功能中重要的权衡之一 (Westoby *et al.* 2002):在水分充足的环境之下,物种水分运输能力高而耐旱性低,反之物种的水分运输能力较低但其耐旱性则较强 (Pockman *et al.* 2000),两者的关系与物种的分布格局有着密切的关联。与植物功能性状相比,从物种的水分运输能力和耐旱性的角度揭示异质生境中物种分布的机制,有助于更深层次对机制的认识。

南亚热带季风常绿阔叶林是该区域的地带性植被,也是我国植物种类最丰富的植被类型之一,具有热带向亚热带的过渡特征,群落结构复杂,物种组成丰富。鼎湖山南亚热带季风常绿阔叶林 20 hm² 监测样地 (以下简称鼎湖山大样地) 作为中国森林生物多样性监测网络 (Chinese Forest Biodiversity Monitoring Network) 和美国 Smithsonian 研究院的热带森林科学中心 (Center for Tropical Forest Science, CTFS) 最重要的大型监测样地之一,建成于 2005 年 (叶万辉等 2008),于 2010 年完成了首次复查 (Shen *et al.* 2013)。鼎湖山大样地内群落组成丰富,海拔变化较大 (海拔 230 ~ 470 m),地形复杂多变,生境异质性较强 (叶万辉等 2008)。生境异质

性对于该样地群落物种分布格局的形成以及生物多样性的维持起重要作用, 山脊、山坡和山谷的物种分布格局差异明显 (Li *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2009)。植物在长期进化和发展过程中, 通过与环境相互作用形成适应环境的形态结构及生理特征, 反映植物适应环境的生态策略 (Cornelissen *et al.*, 2003)。Zhu *et al.* (2013) 的研究发现群落演替与植物水分传导和光合能力显著相关, 而群落演替与叶片形态和元素含量的相关性不显著, 并且群落演替与植物的耐旱性无显著相关性。然而, 在生境异质性较高的亚热带季风常绿阔叶林群落中, 植物物种分布与其功能性状和水分生理方面的生态适应策略有何关系, 是值得关注的问题。

为此, 本文以鼎湖山亚热带季风常绿阔叶林 20 hm² 样地内两种常绿优势树种罗伞树 (*Ardisia quinquegona*) 和光叶山黄皮 (*Aidia canthioides*) 为研究对象, 在同一山体选取山脊、山坡、山谷三种不同生境, 针对两种植物的叶片功能性状和水力结构特征进行研究, 以阐明在一个生境异质性较强的群落内, 植物物种的分布格局与其功能性状及水力结构有何联系, 以及丰富度与功能性状和水力结构过程两者的关系, 理解物种丰富度与其生态适应策略的关系。

1 材料与方法

1.1 研究区自然概况

鼎湖山国家级自然保护区位于广东省肇庆市东北部, 112°30′39″~112°33′41″ E, 23°09′21″~23°11′30″ N, 总面积 1 155 hm², 属低山丘陵地貌, 海拔 14.1~1 000.3 m, 山体陡峭, 坡度多在 30°~45°之间。本区属亚热带湿润季风气候, 冬夏气候交替明显, 年均气温 20.9 °C, 最热月 (7 月) 平均温度 28.0 °C, 极端最高温度为 38.0 °C, 最冷月 (1 月) 平均温度 12.6 °C, 霜冻平均每年 4 次, 每次持续 1~2 d, 极端最低温度 -0.2 °C。1975~1995 年年均降雨 1 985 mm, 4~9 月为主要降雨季节, 月降雨量均超过 200 mm, 11 月至翌年 1 月为旱季, 月降雨量不足 100 mm。年均蒸发量 1 115 mm, 年均相对湿度 80.3%。地带性土壤为发育于砂岩和砂页岩的赤红壤, 山地垂直分布有黄壤和山地灌丛草甸土 (黄忠良等, 1998)。该区地处亚热带季风气候区南缘, 北

回归线附近, 形成并保存了较完好的地带性植被类型——亚热带季风常绿阔叶林。鼎湖山亚热带季风常绿阔叶林 20 hm² 监测样地位于鼎湖山国家级自然保护区中心地带, 东西长 400 m, 南北长 500 m, 海拔 230~470 m, 坡度 30°~50°, 地形起伏较大 (叶万辉等, 2008)。

1.2 植物材料

罗伞树 (*Ardisia quinquegona*), 紫金牛科 (Myrsinaceae) 紫金牛属, 常绿无刺灌木, 高 2~6 m, 有时具地下茎, 小枝具棱, 幼时被锈色鳞片, 后无毛, 有纵纹。叶膜质, 长圆形、椭圆形或伞状披针形, 侧脉多数。产云南、广西、广东、福建、台湾, 海拔 200~1 000 m 的山坡疏、密林中, 或林中溪边阴湿处。光叶山黄皮 (*Aidia canthioides*), 茜草科 (Rubiaceae) 茜木属, 常绿无刺灌木或乔木, 高 1~2 m, 无刺。小枝无毛。单叶对生, 纸质或薄革质, 长椭圆形至长披针形, 无毛。生于海拔 50~1 500 m 处的山坡、山谷溪边、丘陵的灌丛中或林中 (中国科学院中国植物志编辑委员会, 1999)。

1.3 研究方法

在鼎湖山大样地中沿同一山体选取具有代表性的山脊、山坡、山谷三种生境斑块, 三种生境的海拔、地形与土壤特征以及包含样方数见表 1。罗伞树和光叶山黄皮在山脊和山坡生境的相对多度类似, 且明显大于山谷生境。2013 年 3 月, 分别于山脊、山坡和山谷三种生境中, 选择个体大小一致的健康、成熟植株, 进行叶片功能性状和水力结构特征的测定。

1.3.1 叶片功能性状 在每种生境各选取两树种的 6 株成熟健康植株, 每植株分别选取 4~6 片成熟叶片, 称量叶片鲜重 (fresh weight, FW), 用 LI-3000C 便携式叶面积仪 (Li-Cor, NE, USA) 测定叶面积 (leaf area, LA) 及叶片的长、宽, 用螺旋测微器测量叶片厚度 (leaf thickness, LT)。将叶片在 70 °C 烘干至恒质量, 称量干重 (dry weight, DW)。比叶面积 (specific leaf area, SLA) 为单位干重的叶片面积。叶片干物质含量 (leaf dry matter content, LDMC) 为 DW/FW × 100%。

1.3.2 水力结构特征 于凌晨在每种生境各选取两种植物的 5 棵成熟健康植株, 剪取生长良好的直径 8~10 mm 的向阳枝条, 放入有湿润毛巾的黑色塑料袋中迅速带回实验室, 进行以下指标的测定。枝条最大导水率 (K_h) 表征植物的水分运输能力, 参照

表 1 鼎湖山样地三种采样生境地形与土壤特征及罗伞树和光叶山黄皮的相对多度

Table 1 Topographic and soil factors of the three sampled habitats within Dinghushan plot and relative abundance of *Ardisia quinquegona* and *Aidia canthioides* in each habitat

测定项目 Item	生境 Habitat		
	山脊 Ridge	山坡 Slope	山谷 Valley
样方数 (20 m × 20 m) No. of quadrats	8	11	26
海拔 Elevation (m)	370 ~ 390	300 ~ 320	280 ~ 290
凹凸度 Convexity (°)	5.50	2.82	-3.59
坡度 Slope (°)	29.19	26.98	31.12
土壤含水量 Soil water content (%)	16.43	17.56	19.17
土壤 pH 值 Soil pH value	3.70	3.79	3.77
土壤容重 Soil bulk density (kg · m ⁻³)	1.05	1.02	1.03
土壤有机质 Soil organic matter (%)	6.52	5.79	6.01
土壤全氮 Soil total N (%)	0.207	0.188	0.212
土壤速效氮 Soil available N (mg · kg ⁻¹)	129	97	121
土壤全磷 Soil total P (%)	0.018	0.026	0.017
土壤速效磷 Soil available P (mg · kg ⁻¹)	2.6	2.7	3.2
土壤全钾 Soil total K (%)	0.433	0.491	0.758
土壤速效钾 Soil available K (mg · kg ⁻¹)	158.6	177.1	203.7
树种 Tree species	相对多度 Relative abundance (%)		
罗伞树 <i>Ardisia quinquegona</i>	6	7	3.8
光叶山黄皮 <i>Aidia canthioides</i>	22	22	5.1

Cruiziat *et al.* (2002) 测定; 边材比导率 (K_s) 为单位茎段边材横截面积的导水率, 叶比导率 (K_L) 是叶片供水情况的重要指标, 胡伯尔值 (HV) 反映供应单位叶片面积水分的边材横截面积, 均参照 Zhu *et al.* (2013) 测定。木材密度 (WD) 以测完水力导度的枝条段参照 Zhu *et al.* (2012) 测定。叶片膨压丧失点的水势 (π^0) 和饱和渗透势 (π^{100}) 通过测定叶片压力-容积 (Pressure-volume, P-V) 曲线 (Brodribb *et al.* 2003; Lenz *et al.* 2006) 后参照 P-V 曲线分析程序 (Schulte *et al.*, 1985) 获得。

1.4 数据分析

所有差异显著性检验均用统计分析软件 SPSS (version 16.0, SPSS Inc., Chicago, IL, USA) 进行, $P < 0.05$ 时表示有统计学意义。其中, 以两因素方差分析法 (Two-way ANOVA) 解析物种和生境的主效应及其交互效应对各叶片功能性状和水力结构参数的影响。差异显著时以 LSD (least significant difference) 法对各处理的均值进行多重比较。用 Pearson

相关系数分析各树种的叶片功能性状和水力结构参数与土壤因子的相关性。进一步用多元线性回归的逐步筛选法 (stepwise) 确定限制叶片功能性状和水力结构参数的主导土壤因子。

2 结果与分析

2.1 叶片功能性状

由表 2 可知, 罗伞树的叶面积和叶片厚度均显著小于光叶山黄皮, 而叶片长宽比则显著大于后者。除了罗伞树的叶面积从山脊到山谷依次升高以外, 生境差异对于这 3 个指标均无显著影响, 并且树种和生境之间无显著交互作用, 即物种之间的差异与生境无关。罗伞树的比叶面积显著小于光叶山黄皮, 并且与生境相关: 罗伞树的比叶面积在三种生境中无显著差异, 而光叶山黄皮的比叶面积则是山脊显著小于山坡和山谷 (后两种生境间无显著差异)。两个树种的叶片干物质含量无显著差异, 而生境对其影响因物种而异: 罗伞树的叶片干物质含量在不同生境无显著差异, 光叶山黄皮则表现为从山脊到山谷逐渐降低的趋势。

表 3 相关分析发现, 罗伞树的叶面积与土壤含水量、全钾、有效钾和有效磷呈显著正相关; 叶片厚度与有效氮呈显著负相关, 其它功能性状参数与土壤因子无显著相关性。光叶山黄皮的 SLA 与 pH 值、土壤含水量、有效钾呈正相关, 与土壤容重、有机质含量、有效氮呈显著负相关, LDMC 与土壤含水量、有效钾呈负相关。

表 4 进一步多元逐步回归分析表明, 土壤有效钾是决定罗伞树 LA 变化的主导因子; 决定其叶片厚度的主导因子是土壤有效氮。对于光叶山黄皮而言, 其 SLA 的主要限制因子是土壤 pH 值, LDMC 的主要限制因子是土壤含水量, 其它功能性状参数则与土壤因子无显著相关性。

2.2 水力结构特征

从表 5 可以看出, K_s 不受树种和生境及其交互作用的显著影响。罗伞树的 K_L 和 HV 均显著大于光叶山黄皮, 而两个树种的 K_L 和 HV 在三种生境中均无显著差异。树种、生境及其交互作用对 WD、 π^0 、 π^{100} 这三个指标均有显著影响。罗伞树的 WD、 π^0 、 π^{100} 均显著大于光叶山黄皮。从生境角度分析, 两个树种的 WD 均是山脊大于山坡和山谷; 罗伞树的 π^0 表现为山坡 > 山脊 > 山谷, 而光叶山黄皮则为

表 2 不同生境下罗伞树和光叶山黄皮的叶片功能性状(均值 ± 标准误)及其两因素方差分析
Table 2 Two-way ANOVA results and mean (± SE $n=6$) of leaf functional traits for *Ardisia quinquegona* and *Aidia canthioides* plants at mountain ridges slopes and valley habitats

树种 Species	生境 Habitat	LA	LT	LAR	SLA	LDMC
罗伞树 <i>Ardisia quinquegona</i>	山脊 Ridge	16.56 ± 1.30c	0.16 ± 0.004c	4.01 ± 0.12a	118.43 ± 3.12c	40 ± 0.7a
	山坡 Slope	20.37 ± 1.12bc	0.19 ± 0.005bc	4.05 ± 0.17a	122.97 ± 5.43c	38 ± 1.0a
	山谷 Valley	27.39 ± 2.62b	0.17 ± 0.009c	3.81 ± 0.20a	135.89 ± 11.50bc	38 ± 2.0ab
光叶山黄皮 <i>Aidia canthioides</i>	山脊 Ridge	39.63 ± 3.99a	0.22 ± 0.001a	2.66 ± 0.16b	119.47 ± 4.15c	39 ± 1.0a
	山坡 Slope	43.04 ± 2.49a	0.21 ± 0.015a	2.81 ± 0.10b	167.25 ± 9.00a	36 ± 2.0ab
	山谷 Valley	39.40 ± 0.03a	0.21 ± 0.005ab	2.76 ± 0.11b	157.06 ± 6.72ab	34 ± 0.8b
变异来源 Source of variation		F 统计量 F statistics				
树种 Species (S)		69.368 ***	28.531 ***	87.317 ***	11.529 **	2.591 ns
生境 Habitat (H)		1.688 ns	0.891 ns	0.489 ns	6.821 **	2.363 ns
S × H		2.516 ns	1.036 ns	0.452 ns	3.538 **	0.475 ns

注: LA, 叶面积 (cm^2); LT, 叶片厚度 (mm); LAR, 叶片长宽比; SLA, 比叶面积 ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$); LDMC, 叶片干物质含量 (%). 同一列不同字母表示均值差异显著 (LSD 多重比较); ns $P > 0.05$, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$; 表 3 和表 4 同。

Note: LA, Leaf area (cm^2); LT, Leaf thickness (mm); LAR, Leaf length/leaf width ratio; SLA, Specific leaf area ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$); LDMC, Leaf dry matter content (%). Means in the same column not sharing a common letter are significantly different according to LSD analysis at $p = 0.05$ level; ns $P > 0.05$, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$; The same apply to table 3 and table 4.

表 3 罗伞树和光叶山黄皮的叶片功能性状与土壤因子相关分析

Table 3 Correlation analysis between plant functional traits and soil factors of *Ardisia quinquegona* and *Aidia canthioides*

项目 Item	罗伞树 <i>Ardisia quinquegona</i>					光叶山黄皮 <i>Aidia canthioides</i>				
	LA	LT	LAR	SLA	LDMC	LA	LT	LAR	SLA	LDMC
pH	0.391	0.465	-0.027	0.171	-0.175	0.152	-0.115	0.205	0.781 **	-0.348
SWC	0.732 **	0.049	-0.244	0.379	-0.239	-0.04	-0.183	0.11	0.503 *	-0.494 *
SBD	-0.303	-0.502	-0.012	-0.123	0.151	-0.171	0.096	-0.208	-0.774 **	0.301
SOM	-0.325	-0.494	-0.003	-0.134	0.157	-0.167	0.101	-0.207	-0.777 **	0.313
AK	0.732 **	0.048	-0.244	0.379	-0.239	-0.038	-0.183	0.105	0.502 *	-0.494 *
TK	0.721 **	-0.087	-0.273	0.383	-0.221	-0.097	-0.178	0.057	0.335	-0.467
AN	0.051	-0.557 *	-0.145	0.065	0.042	-0.223	0.013	-0.187	-0.636 **	-0.084
TN	0.336	-0.492	-0.23	0.21	-0.056	-0.23	-0.064	-0.133	-0.394	-0.125
AP	0.720 **	-0.093	-0.273	0.383	-0.22	-0.099	-0.177	0.055	0.328	-0.465
TP	-0.301	0.506	0.221	-0.192	0.043	0.231	0.054	0.142	0.431	0.097

注: pH, 土壤 pH 值; SWC, 土壤含水量; SBD, 土壤容重; SOM, 土壤有机质; AK, 土壤速效钾; TK, 土壤全钾; AN, 土壤速效氮; TN, 土壤全氮; AP, 土壤有效磷; TP, 土壤全磷。表 4、表 6 和表 7 同。

Note: pH, Soil pH value; SWC, Soil water content; SBD, Soil bulk density; SOM, Soil organic matter; AK, Soil available K; TK, Soil total K; AN, Soil available N; TN, Soil total N; AP, Soil available P; TP, Soil total P. The same apply to tables 4, table 6 and table 7.

山脊 > 山坡 > 山谷。罗伞树的 π^{100} 在三种生境中无显著差别, 而光叶山黄皮则是山谷小于山脊和山坡, 后两者无显著差异。

表 6 相关分析发现, 罗伞树的 WD 与土壤 pH 值呈显著负相关, 而与土壤容重、有机质和有效氮呈显著正相关; π^0 与全钾、有效氮、全氮、有效磷呈显著负相关, 与全磷呈显著正相关; 其它水力结构参数与土壤因子无显著相关性。光叶山黄皮的所有水力结构参数均与一种或多种土壤因子有显著相关。WD 与 pH、土壤含水量、有效钾、全钾、有效磷均呈显著负相关, 而与土壤容重和有机质含量则呈显著正相关。K_s 与土壤 pH 值显著负相关。K_L 与土壤

pH 值、含水量显著负相关, 与容重和有机质含量则呈显著正相关。HV 与土壤 pH 值负相关, 与容重、有机质含量及有效氮显著正相关; π^0 、 π^{100} 与土壤含水量、有效钾、全钾、有效磷呈显著负相关, 与其它土壤因子无显著相关性。

由表 7 可知, 罗伞树的 WD 的主要限制因子是总有机质含量, 而光叶山黄皮则是土壤 pH 值和容重。罗伞树 π^0 的主要土壤限制因子是总氮。光叶山黄皮的 K_s 和 K_L 的主要土壤限制因子是土壤 pH 值; HV 的主要土壤限制因子是土壤容重; π^0 的主要土壤限制因子是有效钾; π^{100} 的主要土壤限制因子是有效磷。

表 4 影响罗伞树和光叶山黄皮叶片功能性状的主要土壤因子及其贡献率 (R^2)
Table 4 Main soil factors affecting leaf functional traits and their coefficients of determinant

树种 Species	叶片功能性状 Leaf functional trait	限制因子 Limiting factor	R^2	P
罗伞树 <i>Ardisia quinquegona</i>	LA	AK	0.536	0.001
	LT	AN	0.31	0.031
光叶山黄皮 <i>Aidia canthioides</i>	SLA	pH	0.61	<0.001
	LDMC	SWC	0.244	0.044

3 讨论

3.1 叶片功能性状

一般来说,水分和养分条件较好的环境之下,植物叶面积通常较大,但水分和养分利用效率则要远远低于面积小的叶片(Ackerly, 2004; Perez-Harguindeguy *et al.*, 2013)。本研究发现,罗伞树的各叶片功能性状参数中,只有叶面积在三种生境中存在显著差异,表现为山脊显著小于山谷,其大小由山脊到山谷依次升高,这与从山脊到山谷的土壤含水量与土壤养分(如全钾、有效钾和有效磷等)含量逐渐上升密切相关,说明罗伞树可通过调整 LA 来适应不同生境。

SLA 是叶片功能性状研究中重要的参数,与植物的生长和生存对策紧密联系,能反映植物对不同生境的适应(Meziane *et al.*, 2001), SLA 相对大的物种通常分布于水分和养分条件较好的环境(Cunningham *et al.*, 1999; Perez-Harguindeguy *et al.*, 2013)。物种通过降低 SLA 增强抵御干旱的能力,防止植株萎蔫造成永久性的损伤(Wright *et al.*, 2001),因而能在水分缺乏的环境下生存。罗伞树的 SLA 尽管表现出从山脊到山坡、山谷依次升高的趋势,但在三种生境中无统计学意义上的差异(表 2),说明罗伞树并非通过 SLA,而是主要通过调整 LA 来适应不同生境。对于光叶山黄皮而, SLA 表现为山脊显著小于山坡和山谷,说明光叶山黄皮通过降低 SLA 以适应山脊生境。相关分析表明,山脊较小的 SLA 与较低的土壤 pH 值、土壤含水量和有效钾,以及较高的土壤容重、有机质含量和有效氮含量有关。多元逐步回归分析进一步表明,土壤 pH 值是影响 SLA 的主导因子。本研究还发现,罗伞树的叶面积、叶片厚度和比叶面积均显著小于光叶山黄皮,而叶片长

宽比则显著大于后者,说明光叶山黄皮对土壤水分较低的山脊和山坡生境的适应能力较强,是其在山脊和山坡中相对多度比罗伞树更大的原因之一。

SLA 和 LDMC 反映了植物性状中生物量的快速生产(高 SLA, 低 LDMC 物种)和养分的有效保存(低 SLA, 高 LDMC 物种)的一个基本权衡(Garnier *et al.*, 2001)。光叶山黄皮的叶片 SLA 从山脊到山坡、山谷呈增加趋势;而 LDMC 则相反,呈降低趋势,且其主要土壤限制因子为土壤含水量和有效钾。因此,光叶山黄皮采取养分有效保存的方式适应山脊和山坡生境,采取生物量的快速生产适应山谷生境。而罗伞树的 SLA 和 LDMC 在三种生境中均无显著差异,进一步说明其主要是通过调整 LA 来适应不同生境。

3.2 水力结构特征

树种的木材性状与其分布有着密切的联系,木材密度与植物竖向生长的支撑力、寿命、水分运输能力以及树干的防御功能有关。生长在水分匮乏环境下的物种,木材密度要比水分充足的环境下高(Ackerly, 2004)。本研究结果显示,罗伞树和光叶山黄皮的 WD 均为山脊显著高于山坡和山谷,均与较多的土壤因子显著相关,WD 的土壤限制因子分别为有机质含量、pH 值和容重,说明两物种均通过调整 WD 来适应生境间的差异。高密度木材往往生长率较慢存活率较高,光叶山黄皮的 WD 值总体来说高于罗伞树,说明与罗伞树相比,光叶山黄皮采取了慢生长高存活的策略,这是其在山脊和山坡中相对多度比罗伞树更大的另一个原因。

渗透调节是植物适应干旱的一种生理调节机制, π^0 和 π^{100} 虽受体内水分和渗透调节物质的影响,但需较长时间的适应才能形成,比较稳定,因而是植物较理想的水分适应参数(高洁等, 2004)。 π^0 越低,表明该种植物维持膨压的能力越强。罗伞树和光叶山黄皮的 π^0 均表现出从山脊到山谷依次减小的趋势,说明两物种为适应不同生境都表现出较强的渗透调节作用。相关分析表明,两个树种的 π^0 与土壤养分含量密切相关,另外光叶山黄皮还与土壤含水量呈显著负相关。并且,两个树种 π^0 的土壤限制因子有所不同:罗伞树为总氮;光叶山黄皮为有效钾。罗伞树 π^0 值总体低于光叶山黄皮,说明与光叶山黄皮相比,罗伞树维持膨压能力较强。光叶山黄皮的 π^{100} 表现为山谷小于山脊和山坡(表 5),说明其饱和

表 5 不同生境下罗伞树和光叶山黄皮的水力结构参数(均值 ± 标准误)及其两因素方差分析
Table 5 Two-way ANOVA results and mean (± SE, n = 6) of variables of plant hydraulics for *Ardisia quinquegona* and *Aidia canthioides* plants at mountain ridge, slope, and valley habitats

树种 Species	生境 Habitat	K _s	K _L (× 10 ⁻⁴)	HV (× 10 ⁻⁴)	WD	π ⁰	π ¹⁰⁰
罗伞树 <i>Ardisia quinquegona</i>	山脊 Ridge	0.29 ± 0.05a	0.55 ± 0.12ab	1.89 ± 0.27a	0.87 ± 0.07b	-1.93 ± 0.05c	-1.65 ± 0.06b
	山坡 Slope	0.33 ± 0.09a	0.61 ± 0.25a	1.79 ± 0.34ab	0.61 ± 0.006c	-1.73 ± 0.05b	-1.49 ± 0.06b
	山谷 Valley	0.25 ± 0.08a	0.36 ± 0.12ab	1.40 ± 0.19abe	0.69 ± 0.07cd	-2.11 ± 0.03d	-1.57 ± 0.13b
光叶山黄皮 <i>Aidia canthioides</i>	山脊 Ridge	0.32 ± 0.06a	0.35 ± 0.06ab	1.21 ± 0.10bd	1.32 ± 0.06a	-1.42 ± 0.02a	-1.08 ± 0.04a
	山坡 Slope	0.15 ± 0.05a	0.09 ± 0.02b	0.71 ± 0.12cd	0.84 ± 0.02bd	-1.61 ± 0.01b	-1.12 ± 0.05a
	山谷 Valley	0.14 ± 0.05a	0.11 ± 0.007b	0.96 ± 0.19cde	0.76 ± 0.03bc	-2.00 ± 0.10cd	-1.67 ± 0.13b
变异来源 Source of variation		F 统计量 F statistics					
树种 Species (S)		2.014ns	5.973*	16.546**	31.957**	35.544**	15.255**
生境 Habitat (H)		1.072ns	0.908ns	1.577ns	29.752***	34.288***	7.278**
S × H		0.993ns	0.609ns	1.07ns	6.517**	8.384**	7.925**

注: K_s 边材比导率 (kg · m⁻¹ · s⁻¹ · Mpa⁻¹); K_L 叶比导率 (kg · m⁻¹ · s⁻¹ · Mpa⁻¹); HV 胡伯尔值; WD 木材密度 (g · cm⁻³); π⁰ 膨压丧失点水势 (MPa); π¹⁰⁰, 饱和渗透势 (MPa)。表 6 和表 7 同。

Note: K_s, Sapwood specific hydraulic conductivity (kg · m⁻¹ · s⁻¹ · Mpa⁻¹); K_L, Leaf specific conductivity (kg · m⁻¹ · s⁻¹ · Mpa⁻¹); HV, Huber value; WD, Wood density (g · cm⁻³); π⁰, Leaf water potential at turgor loss point (MPa); π¹⁰⁰, Saturated leaf water potential (MPa). The same apply to tables 6 and table 7.

表 6 罗伞树和光叶山黄皮的水力结构参数与土壤因子相关分析

Table 6 Correlation analysis between hydraulic traits and edaphic variables of *Ardisia quinquegona* and *Aidia canthioides*

项目 Item	罗伞树 <i>Ardisia quinquegona</i>						光叶山黄皮 <i>Aidia canthioides</i>					
	K _s	K _L	HV	WD	π ⁰	π ¹⁰⁰	K _s	K _L	HV	WD	π ⁰	π ¹⁰⁰
pH	0.034	-0.015	-0.167	-0.653**	0.208	0.386	-0.642*	-0.793**	-0.537*	-0.873**	-0.541	-0.321
SWC	-0.125	-0.228	-0.347	-0.387	-0.515	0.174	-0.553	-0.633*	-0.239	-0.826**	-0.907**	-0.822**
SD	-0.058	-0.021	0.128	0.657**	-0.312	-0.396	0.623	0.778**	0.553*	0.820**	0.449	0.221
SOM	-0.052	-0.012	0.138	0.657**	-0.287	-0.394	0.629	0.782**	0.550*	0.834**	0.472	0.245
AK	-0.125	-0.229	-0.347	-0.385	-0.516	0.173	-0.553	-0.632	-0.238	-0.825**	-0.907**	-0.822**
TK	-0.161	-0.268	-0.358	-0.24	-0.686*	0.077	-0.447	-0.491	-0.103	-0.684**	-0.90**	-0.873**
AN	-0.139	-0.152	-0.038	0.580*	-0.663*	-0.383	0.47	0.619	0.537*	0.508	0.04	-0.189
TN	-0.188	-0.244	-0.185	0.396	-0.860**	-0.296	0.222	0.335	0.417	0.139	-0.348	-0.533
AP	-0.162	-0.269	-0.358	-0.233	-0.692*	0.073	-0.442	-0.484	-0.097	-0.677**	-0.898**	-0.874**
TP	0.183	0.234	0.166	-0.426	0.842**	0.312	-0.261	-0.381	-0.439	-0.192	0.298	0.491

表 7 影响罗伞树和光叶山黄皮水力结构的主要地形和土壤因子及其贡献率 (R²)

Table 7 Main topographic and soil factors affecting hydraulic traits and their coefficients of determinant

树种 Species	水力结构 参数性状 Hydraulic trait	限制因子 Limiting factor	R ²	P
罗伞树 <i>Ardisia quinquegona</i>	WD	SOM	0.431	0.008
	π ⁰	TN	0.74	<0.001
	WD	pH	0.762	0.001
		SD	0.889	0.005
光叶山黄皮 <i>Aidia canthioides</i>	K _s	pH	0.413	0.045
	K _L	pH	0.629	0.006
	HV	SD	0.306	0.032
	π ⁰	AK	0.823	<0.001
	π ¹⁰⁰	AP	0.763	<0.001

渗透势在山谷生境中较强,这是其在山谷仍然维持一定相对多度的原因。

4 结论

本文首次从功能性状与(水分)生理过程耦合的角度解释了两种优势树种在局域群落异质生境中的分布格局。研究表明,罗伞树和光叶山黄皮均为鼎湖山大样地优势常绿树种,虽然两者在不同生境中的相对多度分布格局类似(山脊 = 山坡 > 山谷),但是,对在不同的生境,叶片功能性状和水力结构特征则表现出不同的适应性策略,而且,影响两个树种叶片功能性状和水力结构的主导土壤因子存在差异。罗伞树主要是通过调整 LA、WD 及渗透调节来适应不同生境;而光叶山黄皮通过调整 SLA、WD 及渗透调节方式,采取养分有效保存(低 SLA, 高 LDMC)以适应不同生境,尤其是山脊和山坡生

境。与罗伞树相比,光叶山黄皮采取慢生长高存活的策略,适应环境能力更强,尤其是山脊和山坡生境。

参考文献:

- Ackerly D. 2004. Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance [J]. *Ecol Monogr*, **74**(1):25-44
- Bellingham PJ, Tanner EVJ. 2000. The influence of topography on tree growth mortality and recruitment in a tropical montane forest [J]. *Biotropica* **32**(3):378-384
- Blackman CJ, Brodribb TJ, Jordan GJ. 2010. Leaf hydraulic vulnerability is related to conduit dimensions and drought resistance across a diverse range of woody angiosperms [J]. *New Phytol*, **188**(4):1113-1123
- Brodribb T, Holbrook N, Edwards E *et al.* 2003. Relations between stomatal closure leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees [J]. *Plant Cell Environ* **26**(3):443-450
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E *et al.* 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. *Aust J Bot* **51**(4):335-380
- Cruziat P, Cochard H, Ameglio T. 2002. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results [J]. *Ann For Sci* **59**(7):723-752
- Cunningham SA, Summerhayes B, Westoby M. 1999. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients [J]. *Ecol Monogr* **69**(4):569-588
- Editorial Committee of Flora of China, Chinese Academy of Sciences (中国科学院中国植物志编辑委员会). 1999. Flora of China (中国植物志) [M]. Vol. 32. Beijing (北京): Science Press (科学出版社)
- Gao J (高洁), Cao KF (曹坤芳), Wang HX (王焕校). 2004. Water relations and stomatal conductance in nine tree species during a dry period grown in a hot and dry valley (干热河谷9种造林树种在旱季的水分关系和气孔导度) [J]. *Acta Phytocool Sin* (植物生态学报) **28**(2):186-190
- Hao GY, Sack L, Wang AY *et al.* 2010. Differentiation of leaf water flux and drought tolerance traits in hemiepiphytic and non-hemiepiphytic *Ficus* tree species [J]. *Funct Ecol* **24**(4):731-740
- Harms KE, Condit R, Hubbell SP *et al.* 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot [J]. *J Ecol*, **89**(6):947-959
- Hu MY (胡梦瑶), Zhang L (张林), Luo TX (罗天祥), *et al.* 2012. Variations in leaf functional traits of *Stipa purpurea* along a rainfall gradient in Xizang, China (西藏紫花针茅叶功能性状沿降水梯度的变化) [J]. *Chin J Plant Ecol* (植物生态学报), **36**(2):136-143
- Huang ZL (黄忠良), Kong GH (孔国辉), and Wei P (魏平). 1998. Plant species diversity dynamics in Dinghu Mountain forests (鼎湖山植物物种多样性动态) [J]. *Biodiv Sci* (生物多样性), (2):37-42
- John R, Dalling JW, Harms KE *et al.* 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species [J]. *Proc Natl Acad Sci USA* **104**(3):864-869
- Lambrecht SC, Santiago LS, DeVan CM, *et al.* 2011. Plant water status and hydraulic conductance during flowering in the southern California coastal sage shrub *Salvia Mellifera* (Lamiaceae) [J]. *Am J Bot* **98**(8):1286-1292
- Lenz TI, Wright IJ, Westoby M. 2006. Interrelations among pressure-volume curve traits across species and water availability gradients [J]. *Physiol Plantarum* **127**(3):423-433
- Li L, Huang ZL, Ye WH *et al.* 2009. Spatial distributions of tree species in a subtropical forest of China [J]. *Oikos* **118**(4):495-502
- Li JY (李吉跃), and Zhai HB (翟洪波). 2000. Hydraulic architecture and drought resistance of woody plants (木本植物水力结构与抗旱性) [J]. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报) **11**(2):301-305
- Meziane D, Shipley B. 2001. Direct and indirect relationships between specific leaf area, leaf nitrogen and leaf gas exchange. Effects of irradiance and nutrient supply [J]. *Ann Bot* **88**(5):915-927
- Perez-Harguindeguy N, Diaz S, Garnier E *et al.* 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide [J]. *Aust J Bot* **61**(3):167-234
- Pockman WT, Sperry JS. 2000. Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran desert vegetation [J]. *Am J Bot*, **87**(9):1287-1299
- Rao TT (尧婷婷), Meng TT (孟婷婷), Ni J (倪健) *et al.* 2010. Leaf functional trait variation and its relationship with plant phylogenetic background and the climate in Xinjiang Junggar Basin, NW China (新疆准噶尔荒漠植物叶片功能性状的进化和环境驱动机制初探) [J]. *Biodiv Sci* (生物多样性) **18**(2):188-197
- Santiago LS, Goldstein G, Meinzer FC *et al.* 2004. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees [J]. *Oecologia* **140**(4):543-550
- Schulte PJ, Hinckley TM. 1985. A comparison of pressure-volume curve data analysis techniques [J]. *J Exp Bot* **36**(10):1590-1602
- Shen Y, Santiago LS, Ma L *et al.* 2013. Forest dynamics of a subtropical monsoon forest in Dinghushan, China: recruitment, mortality and the pace of community change [J]. *J Trop Ecol* **29**(2):131-145
- Tyree MT, Ewers FW. 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants [J]. *New Phytol* **119**(3):345-360
- Wang ZG, Ye WH, Cao HL *et al.* 2009. Species-topography association in a species-rich subtropical forest of China [J]. *Basic Appl Ecol* **10**(7):648-655
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, *et al.* 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species [J]. *Annu Rev Ecol Syst* **33**:125-159
- Wright IJ, Reich P, Westoby M. 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats [J]. *Funct Ecol*, **15**(4):423-434
- Ye WH (叶万辉), Cao HL (曹洪麟), Huang ZL (黄忠良) *et al.* 2008. Community structure of a 20 hm² lower subtropical evergreen broadleaved forest plot in Dinghushan, China (鼎湖山南亚热带常绿阔叶林 20 公顷样地群落特征研究) [J]. *Chin J Plant Ecol* (植物生态学报) **32**(2):274-286
- Zhu SD, Song JJ, Ye Q *et al.* 2013. Plant hydraulics and photosynthesis of 34 woody species from different successional stages of subtropical forests [J]. *Plant Cell Environ* **36**(4):879-891