



五大连池新期火山熔岩台地 3 种共有植物的 叶功能性状及其相互关系

谢立红^{1,2}, 曹宏杰^{1,2}, 黄庆阳^{1,2}, 王继丰^{1,2}, 倪红伟^{1,2*}

(1 黑龙江省科学院自然与生态研究所, 哈尔滨 150040; 2 湿地与生态保育国家地方联合工程实验室, 哈尔滨 150040)

摘 要:以五大连池新期火山熔岩台地 13 个稳定的自然植物群落共有种香杨、万年蒿、岩败酱为研究对象,测定其叶干物质含量(LDMC)、比叶面积(SLA)、叶氮含量(LNC)、叶磷含量(LPC)、叶氮磷比(N/P)等叶功能性状,研究不同生境下 3 种植物叶功能性状的变异特征,探讨新期火山熔岩台地植物叶功能性状相互之间的内在联系及其对环境的适应性。结果表明:(1)3 种植物 LDMC 变化在 0.294~0.359 g·g⁻¹之间,SLA 变化在 9.082~22.347 m²·kg⁻¹之间;与其他区域的研究结果相比,新期火山熔岩台地植物的 LDMC 值相对偏大、SLA 值相对偏小,说明五大连池新期火山熔岩台地的植物采用高 LDMC 低 SLA 策略适应贫瘠恶劣的环境。(2)3 种植物 LNC 变化在 9.690~15.710 g·kg⁻¹之间,LPC 变化在 0.669~1.078 g·kg⁻¹之间,叶钾含量(LKC)变化在 10.410~29.830 g·kg⁻¹之间,叶 N/P 的变化在 9.781~20.990 之间;与其他区域的研究结果相比,新期火山熔岩台地植物 LNC 和 LPC 值相对偏小,LKC 和 N/P 值相对偏大,说明五大连池新期火山熔岩台地的植物生长主要受磷素的限制,而且 LNC 偏小和 LKC 偏高与新期火山熔岩台地土壤中全 N、全 K 的含量变化特征有关。(3)通过 ANVOA 分析发现,群落间植物叶功能性状的变异幅度较小,3 种植物之间 N/P、LDMC 和 SLA 的变异幅度也较小,这说明在水分和养分极缺的火山熔岩台地植物对其生境的适应对策相似。(4)Pearson 相关分析发现,SLA 与 LDMC 以及 N/P 与 LDMC 和 SLA 均呈显著负相关关系。

关键词:比叶面积;叶干物质含量;叶片氮含量;叶片磷含量;熔岩台地

中图分类号:Q946.91; Q948.11 **文献标志码:**A

Leaf Functional Traits and Interrelationships of 3 Plant Species in Lava Plateau of New Volcanic of Wudalianchi

XIE Lihong^{1,2}, CAO Hongjie^{1,2}, HUANG Qingyang^{1,2}, WANG Jifeng^{1,2}, NI Hongwei^{1,2*}

(1 Institute of Natural Resources and Ecology, Heilongjiang Academy of Sciences, Harbin 150040, China; 2 National and Provincial Joint Engineering Laboratory of Wetlands and Ecological Conservation, Harbin 150040, China)

Abstract: We studied leaf functional traits, namely, leaf dry matter content (LDMC), specific leaf area (SLA), leaf nitrogen content (LNC), leaf phosphorus content (LPC), and leaf nitrogen/phosphorus ratio (N/P) of three plants, which were *Populus koreana*, *Artemisia sacrorum* and *Patrinia rupestris* from 13 stable plant communities in lava plateau of new volcano of Wudalianchi. We analyzed the variation among the functional traits to discuss the relationship and the adaption strategy of leaf function for the environ-

收稿日期: 2018-02-13; 修改稿收到日期: 2018-03-09

基金项目:国家自然科学基金(31770497); 黑龙江省财政基本科研业务费专项(ZNBZ2018ZR05); 黑龙江省科学院学部委员指导专项(STXB-02)共同资助

作者简介:谢立红(1975—),女,硕士,副研究员,主要从事生态学研究。E-mail: xielihong903@163.com

* 通信作者:倪红伟,研究员,博士生导师,主要从事生态学研究。E-mail: nihongwei2000@163.com

ment in lava plateau of new volcano. The results showed that:(1)LDMC was between 0.294 - 0.359 g · g⁻¹, SLA was between 9.082—22.347 m² · kg⁻¹, LDMC was larger, and SLA was low in lava plateau of new volcano than that in other regions, which indicated that the higher LDMC and the lower SLA of plant were adjusted to adapt to the poor environment in lava plateau of new volcano of Wudalianchi. (2)LNC was between 9.690—15.710 g · kg⁻¹, LPC was between 0.669—1.078 g · kg⁻¹, LKC was between 10.410—29.830 g · kg⁻¹, N/P was between 9.781—20.990, LNC and LPC was low, LKC and N/P was larger in lava plateau of new volcano than that in other regions, which indicated that development of plant is mainly restricted by phosphorin in lava plateau of new volcano in Wudalianchi. while low LNC and greater LKC were related to soil N and K contents in lava plateau of new volcano;(3)One-way ANOVA analysis revealed that varied leaf traits were low among community, and varied N/P, LDMC and SLA were low among the three plants also, which indicated that the similar adaptation strategies of plant to the dry and poor nutrient in lava plateau;(4) Pearson analysis revealed that N/P was significant negative correlated with LDMC and SLA.

Key words: specific leaf area; leaf dry matter content; leaf nitrogen concent; leaf phosphorus concent; lava plateau

植物与环境的关系体现在植物的生活史、形态、物候及生理等多个方面,不同的植物种类有不同的适应对策,所以植物生态学家一直在寻找一些关键的植物性状,用以表征有关植物生长和对环境适应的重要信息。目前,国外对植物性状以及它们与环境因子之间的关系进行了很多研究^[1-4]。在所研究的植物性状中,叶片性状与植株生物量和植物对资源的获得、利用及利用效率的关系最为密切,能够反映植物适应环境变化所形成的生存对策^[5],并且这些叶片性状具有易测定的特点。

比叶面积(specific leaf area,SLA)是植物叶片性状最重要的结构性状之一,可以表述为叶面积(leaf area,LA)与叶干重(leaf dry weight,DW)的比值,能反映植物对不同生境的适应特征,使其成为植物比较生态学研究中的首选指标^[6-7]。叶干物质含量(leaf dry matter content,LDMC)是反映植物生态行为差异的又一叶片特征,它可以表示为叶片干物质重量(DW)和叶片饱和鲜重(leaf fresh weight,FW)的比值,LDMC也可以反映植物获取资源的能力,Willson^[8]等认为 LDMC 是在资源利用分类轴上定位植物种类的最佳变量。植物叶片氮磷比(leaf nitrogen/phosphorus ratio,N/P)是描述群落水平上植被结构、功能和养分限制的重要指标^[9],叶氮含量与植物利用资源的能力密切相关^[14]。干旱环境中植物为了保持水分采取低 SLA、高 LDMC、高叶氮含量的适应对策^[15]。

熔岩台地是一种火山地貌,是火山喷发时大规模的熔岩流覆盖所形成的平坦高地,其组成物质主要是玄武岩。五大连池国家级自然保护区共有 14

座火山,其中老黑山和火烧山为新期火山(火山最后一次喷发为 1720~1721 年)^[16]。老黑山和火烧山有多次大量的高钾玄武质熔岩流喷溢活动的发生,形成了面积达 80 km² 的熔岩台地^[17]。火山喷发后,毁灭了原有的植被和土壤条件,原生演替从裸岩上重新开始。目前有关五大连池新期火山熔岩台地的研究主要是矮曲林物种多样性及与土壤因子关系的研究^[18],缺少植物叶功能性状相关的研究。本文以五大连池新期火山熔岩台地 13 种稳定群落中共有的 3 种植物为研究对象,调查植物叶片 FW、DW、LDMC、LA、SLA、叶氮浓度(leaf nitrogen concent,LNC)、叶磷浓度(leaf phosphorus concent,LPC)、N/P、叶钾浓度(leaf kalium concent,LKC)等 9 项植物叶功能性状,分析熔岩台地叶功能性状间的相互关系,比较不同群落之间同种植物叶功能性状的差异,为进一步探讨该区植物对环境的适应机制及开展该地区熔岩台地植物的保护奠定基础。

1 研究区概况与研究方法

1.1 自然概况

五大连池火山群是国家级自然保护区,位于东经 126°00′~126°45′,北纬 48°30′~48°50′。火山区由新、老两期火山 14 座组成,新期火山活动构成了五大连池火山群的中心区。新期火山熔岩台上的土壤为火山石质土,熔岩台地破碎低地区分布生草火山灰土^[19]。该区属于温带大陆性季风气候区,年平均气温为-0.5℃,年平均降水量 476.33 mm,多年平均相对湿度 69.2%,年均无霜期 121 d。本区位于长白山植物区系和大兴安岭植物区系交汇地

带,交错区比较复杂的环境条件导致本植物区系不论种类成分或是植被均有复杂性和过渡性特征^[18]。熔岩台地熔岩新、风化弱,火山灰、浮石良好的透水性导致地表径流减少,降水大部分渗流、蒸发也强,土壤水分不足,发育相对较慢。火山熔岩和浮石密度低、黏性差、营养物质缺乏,尤其是氮缺乏。

这种贫瘠的火山基质不能满足植物生长所必需的营养分,这一极不利的生态条件形成火山熔岩石生植物的特有种群。如,熔岩台地常见的灌草丛群落中旱生草本岩败酱(*Patrinia rupestris*)、万年蒿(*Artemisia sacrorum*)、翻白菱陵菜(*Potentilla discolor*);石生木本植物库页悬钩子(*Rubus sachalinensis*)、珍珠梅(*Sorbaria sorbifolia*);还有兴安胡枝子(*Lespedeza davurica*)、欧亚绣线菊(*Spiraea media*)、香鳞毛蕨(*Dryopteris fragrans*)、砂藓(*Racomitrium canescens*)等。香杨(*Populus koreana*)、山杨(*P. davidiana*)和白桦(*Betula platyphylla*)这些树种在温带针阔混交林和寒温带针叶林中通常长成十几米至几十米高的高大乔木,但生长在火山熔岩生境高度矮化,形成 2~5 m 高的矮曲林,其中以香杨矮化特征最为明显^[20],是五大连池新期火山的植物景观的特色之一。

1.2 研究方法

1.2.1 野外样品采集 根据五大连池新期火山熔

岩台地植物群落本底调查资料和火山熔岩台地地貌特征植物,确定选取 13 个稳定群落(表 1)的共有种香杨、万年蒿、岩败酱,于 2016 年 8 月中旬植物生长旺盛期,在生长成熟、但未遮阴的 5 株植株上选择完全展开、没有病虫害的叶片 30 片,用剪刀剪下(均不带叶柄),放入自封袋内,带回实验室,随机选取 20 片用于叶功能性状的测定。

1.2.2 FW、DW、LDMC、LA、SLA 的测定 将叶片浸入水中,再放入 5 ℃ 的黑暗环境中储存 12 h,取出后迅速用滤纸吸干叶片表面的水分,在 1/10000 的电子天平上称重(FW);然后将叶片平铺在万申扫描仪上扫描,再用软件进行处理,得到(LA);最后将叶片放入 80 ℃ 烘箱内烘干 24 h 后取出称重(DW)。LDMC=DW/FW,SLA=LA/DW。

1.2.3 LNC、LPC、LKC、N/P 的测定 LNC 的测定采用元素分析仪;LPC 的测定采用钼锑抗比色法;LKC 的测定采用火焰光度法;N/P=LNC/LPC。

1.2.4 数据处理 运用 Excel2007 将每个物种所有采样植株的平均值作为该物种叶片性状的平均值。采用单因素方差分析(ANVOA)比较不同功能群植物叶片性状之间的差异,采用 Pearson 相关系数检验各种性状之间的相关性。所有分析过程都采用 SPSS20.0 完成。

表 1 13 个群落概况
Table 1 A survey of the 13 communities

	群落类型 Community-type	海拔 Altitude/m	地理坐标 Geographic coordinate
矮曲林 Elfin forests	1 香杨矮曲林 <i>Populus koreana</i> elfin forests	329	N48°42′10.7″;E126°07′49.2″
	2 香杨矮曲林-白桦矮曲林 <i>Populus koreana-Betula platyphylla</i> Suk elfin forests	346	N48°42′09.6″;E126°07′32.7″
	3 香杨矮曲林-山杨矮曲林 <i>Populus koreana-Populus davidiana</i> elfin forests	284	N48°42′09.2″;E126°11′35.2″
	4 香杨矮曲林-白桦矮曲林-山杨矮曲林 <i>Populus koreana-Betula platyphylla</i> Suk- <i>Populus davidiana</i> elfin forests	329	N48°42′57.1″;E126°06′17.4″
针阔混交林 Mixed coniferous and broad-leaved	5 白桦-落叶松 <i>Betula platyphylla-Larix gmelini</i>	334	N48°42′23.2″;E126°08′04.5″
	6 落叶松-山杨-白桦-香杨 <i>Larix gmelini-Populus davidiana-Betula platyphylla-Populus koreana</i>	343	N48°42′35.2″;E126°06′51.5″
灌木 Shrub	7 兴安胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	326	N48°42′09.2″;E126°07′40.8″
	8 绣线菊 <i>Spiraea salicifolia</i>	351	N48°42′53.6″;E126°07′47″
	9 欧亚绣线菊 <i>Spiraea media</i>	283	N48°40′14.8″;E126°10′12.9″
草本 Herbs	10 翻白菱陵菜 <i>Potentilla discolor</i>	327	N48°42′14.1″;E126°07′31.0″
	11 万年蒿 <i>Artemisia sacrorum</i>	288	N48°42′08.0″;E126°11′14.9″
	12 岩败酱 <i>Patrinia rupestris</i>	344	N48°42′31.0″;E126°07′06.6″
苔藓 Moss	13 砂藓 <i>Racomitrium canescens</i>	334	N48°42′16.7″;E126°07′18.5″

2 结果与分析

2.1 不同群落间 3 种植物叶功能性状的比较

由表 2 可以看出,香杨、万年蒿、岩败酱的叶干物质含量(LDMC)分别为 0.353~0.356、0.294~0.359 和 0.294~0.317 $\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$,其 SLA 分别为 9.082~12.164、9.213~22.347 和 11.469~16.825

$\text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$ 。物种间香杨的 LDMC 最大,万年蒿的比叶面积(SLA)最大;群落间苔藓群落中岩败酱的 LDMC 最小;苔藓群落中万年蒿和岩败酱的 SLA 明显较大,香杨的 LDMC 在群落间变化最小、万年蒿的 SLA 在群落间变化最大。

表 2 显示,叶氮浓度(LNC)在香杨、万年蒿和岩败酱中分别为 1.175~1.571%、0.969~1.380%和

表 2 新期火山熔岩台地 3 种植物叶功能性状
Table 2 Leaf functional traits for three plants in lava plateau of new volcanic

植物 Plant	叶性状 Leaf trait	群落 Community				
		矮曲林 Elfin forest	针阔混交林 Mixed coniferous and broad-leaved forest	灌木 Shrub	草本 Herb	苔藓 Moss
香杨 <i>Populus koreana</i>	FW/g	0.598±0.134	0.533±0.306	0.594±0.114	0.639±0.094	0.580
	DW/g	0.211±0.046	0.189±0.105	0.210±0.039	0.225±0.033	0.205
	LDMC/($\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)	0.354±0.002	0.356±0.006	0.354±0.002	0.353±0.001	0.354
	LA/ cm^2	21.740±4.660	22.271±10.524	24.005±6.005	20.608±5.929	20.329
	SLA/($\text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$)	10.314±0.817	12.164±1.252	11.335±0.919	9.082±2.051	9.908
	LNC/%	1.347±0.307	1.571±0.192	1.395±0.311	1.175±0.215	1.188
	LPC/($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	0.891±0.164	0.954±0.032	0.907±0.114	0.810±0.067	0.799
	LKC/%	1.041±0.250	1.247±0.223	1.707±0.452	1.347±0.293	1.761
	N/P	15.116±1.613	16.511±2.557	15.284±1.703	14.444±1.658	14.874
万年蒿 <i>Artemisia sacrorum</i>	FW/g	0.206±0.038	0.197±0.093	0.174±0.018	0.181±0.019	0.070
	DW/g	0.060±0.010	0.058±0.023	0.051±0.005	0.053±0.005	0.025
	LDMC/($\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)	0.294±0.008	0.297±0.020	0.300±0.005	0.298±0.005	0.359
	LA/ cm^2	8.048±1.291	11.048±0.707	13.548±1.000	16.548±1.000	18.548
	SLA/($\text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$)	12.813±2.511	11.602±0.820	9.503±1.954	9.213±0.904	22.347
	LNC/%	1.265±0.072	1.380±0.261	1.226±0.117	1.143±0.140	0.969
	LPC/($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	0.912±0.108	1.034±0.040	0.881±0.171	0.669±0.073	0.991
	LKC/%	2.875±0.683	2.571±0.165	2.578±0.193	1.91±0.237	2.983
	N/P	14.030±1.940	13.400±3.033	14.347±3.666	17.149±1.901	9.781
岩败酱 <i>Patrinia rupestris</i>	FW/g	0.211±0.057	0.139±0.056	0.192±0.093	0.209±0.077	0.154
	DW/g	0.061±0.014	0.042±0.014	0.056±0.024	0.060±0.019	0.046
	LDMC/($\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)	0.295±0.012	0.317±0.028	0.299±0.020	0.294±0.013	0.307
	LA/ cm^2	8.394±0.064	6.979±1.515	8.753±3.444	6.692±1.288	7.550
	SLA/($\text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$)	14.536±4.187	16.825±2.069	15.742±0.471	11.469±1.993	16.272
	LNC/%	1.426±0.126	1.282±0.166	1.426±0.336	1.362±0.162	1.145
	LPC/($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	0.902±0.113	0.969±0.054	0.704±0.105	0.863±0.235	1.078
	LKC/%	1.848±0.364	2.322±0.577	2.114±0.273	1.587±0.388	2.054
	N/P	16.105±3.176	13.203±0.984	20.990±7.924	16.437±3.803	10.620

注:FW. 叶片饱和鲜重; DW. 叶干重; LDMC. 叶干物质含量; LA. 叶面积; SLA. 比叶面积; LNC. 叶氮浓度; LPC. 叶磷浓度; LKC. 叶钾浓度; N/P. 氮磷比。下同

Notes:FW. Leaf fresh weight; DW. Leaf dry weight; LDMC. Leaf dry matter content; LA. Leaf area; SLA. Specific leaf area; LNC. Leaf nitrogen content; LPC. Leaf phosphorus content; LKC. Leaf kalium content; N/P. Leaf nitrogen/phosphorus ratio. The same as below

表 3 新期火山熔岩台地 5 种群落中 3 种植物叶性状的变异特征

Table 3 Parameters of leaf traits for three plants of the five communities in lava plateau of new volcanic

叶性状 Leaf trait	矮曲林 Elfin forest				针阔混交林 Mixed coniferous and broad-leaved forest				灌木 Shrub				草本 Herb				苔藓 Moss				变异 系数 Variation
	平均值 Average	最大值 Max	最小值 Min	平均值 Average	最大值 Max	最小值 Min	平均值 Average	最大值 Max	最小值 Min	平均值 Average	最大值 Max	最小值 Min	平均值 Average	最大值 Max	最小值 Min	平均值 Average	最大值 Max	最小值 Min			
FW/g	0.338	0.598	0.206	0.290	0.533	0.139	0.320	0.594	0.174	0.322	0.575	0.181	0.268	0.580	0.070	0.091					
DW/g	0.111	0.211	0.060	0.096	0.189	0.042	0.106	0.210	0.051	0.105	0.203	0.053	0.092	0.205	0.025	0.076					
LDMC/(g·g ⁻¹)	0.314	0.354	0.294	0.323	0.356	0.297	0.318	0.354	0.299	0.316	0.355	0.294	0.340	0.359	0.307	0.033					
LA/cm ²	12.727	21.740	8.048	13.433	22.271	6.979	15.435	24.005	8.753	15.304	22.672	6.692	15.476	20.329	7.550	0.090					
SLA/(cm ² ·kg ⁻¹)	12.555	14.536	10.314	13.530	16.825	11.602	12.193	15.742	9.503	10.651	11.469	9.213	16.176	22.347	9.908	0.157					
LNC/%	1.346	1.426	1.265	1.411	1.571	1.282	1.349	1.426	1.226	1.227	1.362	1.143	1.101	1.188	0.969	0.096					
LPC/(g·kg ⁻¹)	0.902	0.912	0.891	0.986	1.034	0.954	0.831	0.907	0.704	0.781	0.863	0.669	0.956	1.078	0.799	0.096					
LKC/%	1.921	2.875	1.041	2.047	2.571	1.247	2.133	2.578	1.707	1.615	1.910	1.347	2.267	2.983	1.761	0.124					
N/P	15.084	16.105	14.030	14.371	16.511	13.203	16.874	20.990	14.347	16.010	17.149	14.444	11.758	14.874	9.781	0.132					

表 4 新期火山熔岩台地 3 种植物叶性状的变异特征

Table 4 Parameters of leaf traits of the three plants in lava plateau of new volcanic

叶性状 Leaf trait	香杨 <i>Populus korreana</i>				万年蒿 <i>Artemisia sacrorum</i>				岩败酱 <i>Patrinia rupestris</i>				变异系数 Variation
	平均值 Average	最大值 Max	最小值 Min	平均值 Average	最大值 Max	最小值 Min	平均值 Average	最大值 Max	最小值 Min				
FW/g	0.595	0.749	0.316	0.181	0.263	0.070	0.190	0.296	0.099	0.734			
DW/g	0.210	0.263	0.114	0.053	0.074	0.025	0.056	0.083	0.032	0.844			
LDMC/(g • g ⁻¹)	0.354	0.360	0.352	0.302	0.359	0.283	0.300	0.337	0.279	0.096			
LA/cm ²	21.975	29.712	14.144	12.548	18.548	6.548	7.801	12.594	5.726	0.511			
SLA/(m ² • kg ⁻¹)	10.519	13.049	7.374	11.766	22.347	7.583	14.592	20.605	9.903	0.170			
LNC/%	1.341	1.805	0.981	1.223	1.564	0.969	1.367	1.802	1.145	0.059			
LPC/(g • kg ⁻¹)	0.879	1.097	0.714	0.874	1.062	0.600	0.871	1.100	0.607	0.005			
LKC/%	1.352	1.981	0.760	2.545	3.483	1.637	1.938	2.730	1.300	0.307			
N/P	15.196	18.319	12.612	14.399	19.015	9.781	16.440	29.683	10.620	0.067			

1.282~1.426%，他们的 LPC 分别为 0.799~0.954、0.669~1.034 和 0.704~1.078 g·kg⁻¹，叶钾浓度(LKC)分别为 1.041%~1.761%、1.910%~2.983% 和 1.587%~2.322%，N/P 分别为 14.444~16.511、9.781~14.347 和 10.620~20.990。物种间香杨的 LNC 最大、LKC 明显较小，万年蒿的 LKC 明显较大；群落间苔藓群落中万年蒿的 LNC 和 N/P 最低、LKC 明显较大，香杨的叶磷浓度(LPC)最低，N/P 在群落间变化最小，岩败酱的 N/P 在群落间变化最大。

2.2 不同群落间 3 种植物叶功能性状的变异范围

新期火山熔岩台地群落间植物叶功能性状的变异系数均小于 0.20，变异幅度较小(表 3)。LDMC 在苔藓群落平均值最大，且群落间变异系数为 0.033，变异范围最小；SLA 在苔藓群落平均值最大，且群落间变异系数为 0.157，变异范围最大；LNC 在苔藓群落平均值明显较小，导致苔藓群落 N/P 明显较小；N/P 群落间变异系数为 0.132，变异范围较大。

新期火山熔岩台地 3 种植物间 LDMC 和 SLA 的变异系数分别为 0.096、0.170，均小于 0.20，变异幅度较小(表 4)；N/P 的变异系数为 0.067，变异幅度也较小。

新期火山熔岩台地群落间植物叶功能性状都没有显著差异(表 5)；3 种植物间 LDMC、SLA 和 LKC 都有显著差异($P<0.05$)，而 LNC、LPC 和 N/P 都没有显著差异($P>0.05$)。进一步对 3 种植物间 LDMC、SLA 和 LKC 进行多重比较(表 6)，结果表明，LDMC 在香杨与万年蒿和岩败酱之间的差异显著($P<0.05$)，在万年蒿和岩败酱之间不显著；SLA 在岩败酱与香杨和万年蒿之间的差异显著($P<0.05$)，在香杨和万年蒿之间不显著。上述方差分析说明 LDMC 和 SLA 是在植物资源利用分类轴上划分植物种类的最佳变量，这与国外相关研究结果一致^[8]。

2.3 叶功能性状之间的相关性

五大连池新期火山熔岩台地 3 种共有植物 9 个叶功能性状的 Pearson 相关分析(表 7)表明，FW 与 DW 呈现极显著的正相关关系($P<0.01$)；SLA 与 LDMC 呈现显著的负相关关系($P<0.05$)；LDMC 与 DW 和 FW 呈现显著的负相关关系($P<0.05$)；N/P 与 LDMC 和 SLA 呈现显著的负相关关系($P<0.05$)；其他各叶性状之间不存在显著的相关关系($P>0.05$)。

3 讨论

在五大连池新期火山熔岩台地生态环境演变过程中植物为了适应环境的变化，不断地权衡资源的分配和调节生理过程，进而在形态上表现了特殊的植物叶功能性状的变化^[21]。本研究中 3 种植物 LDMC

表 5 新期火山熔岩台地 5 种群落间和 3 种植物间叶性状因子方差分析

Table 5 One-way ANOVA for leaf traits of five communities and three plants in lava plateau of new volcanic stage

变量 Variable	群落间 Community		植物间 Plant	
	F	P	F	P
FW	0.043	0.996	91.394	0.000
DW	0.022	0.999	127.819	0.000
LDMC	0.329	0.853	58.447	0.000
LA	0.085	0.985	43.401	0.000
SLA	0.992	0.455	6.385	0.004
LNC	3.411	0.053	1.781	0.185
LPC	2.450	0.114	0.009	0.991
LKC	0.456	0.766	23.082	0.001
N/P	2.132	0.151	1.138	0.332

表 6 新期火山熔岩台地 3 种植物的 LDMC、SLA 和 LKC 的多重比较(P 值)

Table 6 Multiple comparison of LDMC, SLA and LKC for three plants in lava plateau of new volcanic (P value)

变量 Variable	LDMC	SLA	LKC
香杨 <i>Populus koreana</i> -万年蒿 <i>Artemisia sacrorum</i>	0.000	0.293	0.000
万年蒿 <i>Artemisia sacrorum</i> -岩败酱 <i>Patrinia rupestris</i>	0.757	0.021	0.001
岩败酱 <i>Patrinia rupestris</i> -香杨 <i>Populus koreana</i>	0.000	0.001	0.002

表 7 新期火山熔岩台地 3 种植物叶性状的相关系数

Table 7 Pearson correlation coefficients among leaf traits for three plants in lava plateau of new volcanic

	FW	DW	LDMC	LA	SLA	LNC	LPC	LKC	N/P
FW	1								
DW	0.992**	1							
LDMC	-0.940*	-0.894*	1						
LA	-0.346	-0.326	0.406	1					
SLA	-0.837	-0.773	-0.915*	0.064	1				
LNC	0.496	0.447	-0.692	-0.637	-0.456	1			
LPC	-0.651	-0.638	0.580	-0.456	0.801	0.077	1		
LKC	-0.635	-0.556	0.698	0.128	0.841	-0.140	0.654	1	
N/P	0.818	0.781	-0.890*	-0.010	-0.909*	0.607	-0.740	-0.539	1

Note: **, $P<0.01$, *, $P<0.05$

的变化范围在 0.294~0.359 g·g⁻¹之间,SLA 的变化范围在 9.082~22.347 m²·kg⁻¹之间。与其他区域的研究结果相比,新期火山熔岩台地植物 LDMC 的值相对偏大、SLA 的值相对偏小^[10,14,22-25]。由于 SLA 可以反映植物获取资源的能力,SLA 大的植物具有较高的生产力^[2,8]。所以,高 SLA 植物能很好地适应资源丰富环境,相反 SLA 低的植物能很好地适应贫瘠的环境。而新期火山熔岩台生境中土壤贫瘠,可供植物利用的资源相对较少,这样新期火山熔岩台地生境中植物 SLA 值相对较低是植物适应贫瘠环境的结果。研究表明 SLA 大的植物通常 LDMC 小,而 SLA 小的植物其 LDMC 大^[8,16],这一现象在本研究结果中得到进一步印证。可见,五大连池新期火山熔岩台地采用高 LDMC 低 SLA 策略适应贫瘠恶劣的环境。

本研究中 3 种植物 LNC、LPC、LKC、N/P 的变化范围分别在 9.690~15.710 g·kg⁻¹、0.669~1.078 g·kg⁻¹、10.410~29.830 g·kg⁻¹和 9.781~20.990 之间。与其他区域的研究结果相比,新期火山熔岩台地植物 LNC 和 LPC 的值相对偏小、LKC 和 N/P 的值相对偏大^[22,25]。植物叶片的氮、磷含量可以直接反映植物受养分胁迫的状态,目前一些研究者采用氮磷比来诊断植物受氮胁迫的状态^[8]。叶片 N/P 比在大约 15 时被认为是临界状况,当 N/P 比大于 16 时,植物生长对 P 的响应强烈;相反,植物生长对 N 添加的响应强烈^[11]。本研究中,苔藓群落 N/P 平均值为 11.759,小于 14,表明苔藓群落植物生长主要受氮素的限制;而矮曲林

群落平均值为 15.084,N/P 比处于临界状况,表明受氮磷元素的共同限制;针阔混交林、灌木和草本群落 N/P 平均值大于 16,表明这三种群落植物生长主要受磷素的限制。高 SLA 的植物通常氮含量高^[12],本研究中 SLA 相对较低,LNC 的值相对偏小,这与国外专家的研究结果一致。全 N 含量在新期火山土壤中的含量最低,有随火山形成年代的增加而升高的趋势;全 K 含量在新期火山土壤中都最高,有随年代的增加而减少的趋势^[26],本研究的 LKC 值偏高与新期火山熔岩台地的基质有关。

新期火山熔岩台地群落间植物叶功能性状的变异系数均小于 0.20,变异幅度较小,3 种植物间 N/P、LDMC 和 SLA 的变异系数均小于 0.20,变异幅度也较小。这说明在水分和养分极缺的火山熔岩台地植物对其生境的适应对策相近,叶氮含量与植物利用资源的能力密切相关,这与国内相关研究结果一致^[12,14,26]。群落间植物叶功能性状的变异系数 SLA 最大,其次为 N/P,这说明新期火山熔岩台地 SLA 和 N/P 是最能体现群落间差异的叶功能性状。

新期火山熔岩台地 3 种植物叶功能性状间 SLA 与 LDMC 呈现显著的负相关关系($P<0.05$),这与国内外的许多研究一致^[4,8,10,22];N/P 与 LDMC 和 SLA 呈现显著的负相关关系($P<0.05$),这与赵红洋等^[22]对科尔沁沙地 52 种植物叶片性状变异特征研究发现 N/P 与 LDMC 和 SLA 呈现负相关关系的结果相近,这一结果也进一步证实植物叶性状之间的相关关系是陆地生态系统植物特征的一般规

律;但 LNC、LPC 和 LKC 与 LDMC 和 SLA 不存在显著的相关关系($P>0.05$),这与其他研究结果不尽一致^[25]。由于植物的叶片性状受环境的影响很大,因此,不同研究区域植物叶片性状之间的关系存在一定的差异,例如也有一些研究发现,植物的比叶面积与叶片氮含量之间没有相关性^[13]或呈负相关^[7],这需要进行更深入的研究。

4 结 论

本研究中植物偏大的 LDMC、偏小 SLA 表明五大连池新期火山熔岩台地的植物采用高 LDMC 低 SLA 的策略适应贫瘠恶劣的环境,而植物偏小的 LPC、偏大的 N/P 又表明五大连池新期火山熔岩台地的植物生长主要受磷素的限制,偏小的 LNC 和偏高的 LKC 与新期火山熔岩台地土壤中全 N、全 K 含量变化特征有关。新期火山熔岩台地植物群落间

较小的植物叶功能性状变异幅度、3 种植物间 N/P、LDMC 和 SLA 较小的变异幅度表明新期火山熔岩台地植物对水分和养分极缺的生境采取相近的适应对策;群落间植物叶功能性状的变异系数 SLA 最大,其次为 N/P,这说明新期火山熔岩台地 SLA 和 N/P 是最能体现群落间差异的叶功能性状。新期火山熔岩台地 3 种植物叶功能性状间 SLA 与 LDMC 呈现显著的负相关关系、N/P 与 LDMC 和 SLA 呈现显著的负相关关系,这一结果也进一步证实植物叶性状之间的相关关系是陆地生态系统植物特征的一般规律。通过研究五大连池新期火山熔岩台不同群落之间同种植物叶功能性状的差异和叶功能性状间的相互关系,能够更好地理解新期火山熔岩台植物的生态适应策略,为该区火山熔岩台地植物对环境的适应机制和该地区火山熔岩台地植物的保护奠定基础。

参考文献:

[1] CRAINE J M, FROCHLE J, TILMAN D G, *et al.* The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients [J]. *Oikos*, 2001,93: 274-285.

[2] GARNIER E, LAURENT G, BELLMANN S, *et al.* Consistency of species ranking based on functional leaf traits[J]. *New Phytol*, 2001,152: 69-83.

[3] THOMPSON K, PARKINSON J A, BAND S R, *et al.* A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional herbaceous flora[J]. *New Phytol*, 1997,136: 679-689.

[4] WESTOBY M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme[J]. *Plant Soil*, 1998, 199: 213-227.

[5] VEN DRAMINI F, DIAZ S, GURVICH D E, *et al.* Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species[J]. *New Phytol*, 2002, 154: 147-157.

[6] GARNIER E, SHIPLEY B, ROUMET C, *et al.* A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content[J]. *Funct. Ecol*, 2001,15: 688-695.

[7] REICH P B, WALTERS M B, ELL SWORTH D S, *et al.* Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: A test across biomes and functional groups[J]. *Oecologia*, 1998,114: 471-482.

[8] WILSON P J, THOMPSON K, HODGSON J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies[J]. *New Phytol*, 1999, 143: 155-162.

[9] GÜSEWELL S. N:P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance[J]. *New Phytologist*, 2004, 164: 234-246.

[10] SHIPLEY B, THI-TAM VU. Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts[J]. *New Phytologist*, 2002, 153: 359-364.

[11] FU D G, DUAN C Q. Advances in plant functional traits in plant ecology[M]. //DUAN C Q. Advances in Ecological Sciences. Beijing: Higher Education Press, 2007, 97-121.

[12] POORTER H, JONG R. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity [J]. *New Phytologist*, 1999, **143**(1): 163-176.

[13] DIEMER M. Leaf lifespans of high-elevation, aseasonal and eanshrub species in relation to leaf traits and leaf habit [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 1998, **7**(6): 457-465.

[14] 施 宇,温仲明,龚时慧. 黄土丘陵区植物叶片与细根功能性状关系及其变化[J]. *生态学报*, 2011, **31**(22): 6 805- 6814.

SHI Y, WEN Z M, GONG S H. Comparisons of relationships between leaf and fine root traits in hilly area of the Loess Plateau, Yanhe River basin, Shaanxi Province, China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **31**(22): 6 805-6 814.

[15] 李玉霖,崔建垣,苏永中. 不同沙丘生境主要植物比叶面积和叶干物质含量的比较[J]. *生态学报*, 2005, **25**(2): 304-311.

LI Y L, CUI J Y, SU Y Z. Specific leaf area and leaf dry matter content of some plants in different dune habitats[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, **25**(2): 304-311.

[16] 任锦章,陈洪洲. 论五大连池老黑山和火烧山火山喷发过程

和喷发类型[J]. 地质评论,1999,**45**(增刊):378-382.

RENG J Z, CHEN H Z. On the eruption process and special eruptive type of the Laoheishan and Huoshaoshan volcanoes in Wudalianchi[J]. *Geological Review*, 1999, **45** (Suppl.): 378-382.

[17] 秦海鹏,刘永顺. 五大连池新期火山区自然景观分类[J]. 首都师范大学学报(自然科学版),2009,**30**(5):58-62.

QIN H P, LIU Y S. The natural landscape classification of the new period of Wudalianchi Volcano Area[J]. *Journal of Capital Normal University* (Natural Science Edition), 2009, **30**(5): 58-62.

[18] 魏晓雪,姜明月,方振兴,等. 五大连池地区矮曲林物种多样性及与土壤因子关系[J]. 安徽农业科学,2016,**44**(1):14-17.

WEI X X, JIANG M Y, FANG Z X, *et al.* Diversity of elfin forest species in Wudalianchi and the relationship between diversity and soil factors[J]. *Journal of Anhui Agri. Sci.*, 2016, **44**(1): 14-17.

[19] 张树民,陈黎明,邢润贵,等. 五大连池火山区土壤和植被分布与特征[J]. 国土与自然资源研究,2005,(1):86-87.

ZHANG S M, CHEN L M, XING R G, *et al.* Distribution and features on soil and vegetation of five-linked-great-pool lake volcano district[J]. *Territory & Natural Resources Study*, 2005, (1): 86-87.

[20] 刘艳华,王洪兴,石秋生,等. 五大连池火山群野生植物资源调查研究与应用[J]. 中国园艺文摘,2011,(3):53-54.

LIU A H, WANG H X, SHI Q S, *et al.* Investigation and application of wild plant resources in Wudalianchi volcano group[J]. *Chinese Horticulture Abstracts*, 2011,(3): 53-54.

[21] 毛伟,李玉霖,张铜会,等. 不同尺度生态学中植物叶性状研究概述[J]. 中国沙漠,2012,**32**(1):33-41.

MAO W, LI Y L, ZHANG T H, *et al.* Research advances of plant leaf traits at different ecology scales[J]. *Journal of Desert Research*, 2012,**32**(1): 33-41.

[22] 赵红洋,李玉霖,王新源,等. 科尔沁沙地 52 种植物叶片性状变异特征研究[J]. 中国沙漠,2010,**30**(6):1 292-1 298.

ZHAO H Y, LI Y L, WANG X Y, *et al.* Variations in leaf traits of 52 plants in Horqin sand land[J]. *Journal of Desert Research*, 2010,**30**(6): 1 292-1 298.

[23] 周欣,左小安,赵学勇,等. 科尔沁沙地中南部 34 种植物叶功能性状及其相互关系[J]. 中国沙漠,2015,**35**(6):1 489-1 495.

ZHOU H, ZUO X AN, ZHAO X Y, *et al.* Plant functional traits and interrelationships of 34 plant species in south central Horqin sand land, China[J]. *Journal of Desert Research*, 2015,**35**(6): 1 489-1 495.

[24] 刘金环,曾德慧. 科尔沁沙地东南部地区主要植物叶片性状及其相互关系[J]. 生态学杂志,2006,**25**(8):921-925.

LIU J H, ZENG D H. Leaf traits and their interrelationships of main plant species in southeast Horqin sandy land[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2006, **25**(8): 921-925.

[25] 宝乐,刘艳红. 东灵山地区不同森林群落叶功能性状比较[J]. 生态学报,2009,**29**(7):3 692-3 703.

BAO L, LIU Y. Comparison of leaf functional traits in different forest communities in Mt Dongling of Beijing [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, **29**(7): 3 692-3 703.

[26] 福英,白学良,张乐,等. 五大连池火山熔岩地貌苔藓植物对土壤养分积累的作用[J]. 生态学报,2015,**35**(10):3 288-3 297.

FU Y, BAI X L, ZHANG L, *et al.* The effect of Bryophytes on nutrient accumulation in surface soil in the Wudalianchi volcanic area[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(10): 3 288-3 297.

(编辑:潘新社)