

土壤养分对不同生活型植物叶 功能性状的影响

黄 小¹, 姚 兰^{1*}, 王 进¹, 朱 强¹, 吴漫玲¹, 刘 易²

(1 湖北民族学院 林学院园艺学院, 湖北恩施 445000; 2 湖北星斗山国家级自然保护区管理局, 湖北恩施 445000)

摘 要:以湖北星斗山国家级自然保护区 50 个亚热带常绿落叶阔叶混交林样地为研究对象, 通过样本分析对不同生活型植物(灌木、乔木和木质藤本)的叶功能性状和森林土壤养分进行了测定, 并采用冗余分析(RDA)和逐步回归分析了该地区土壤养分对不同生活型木本植物叶功能性状的影响。结果表明: (1) 研究区内 3 种生活型植物的叶功能性状中灌木的比叶面积(SLA)平均值($319.87 \text{ cm} \cdot \text{g}^{-1}$)最高, 乔木的叶干物质含量(LDMC)平均值($0.40 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$)最高, 木质藤本的叶面积(LA)、叶厚度(LT)、叶全氮含量(LTN)和叶全磷含量(LTP)平均值最高, 分别为: 105.07 cm^2 、 0.24 mm 、 $20.10 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和 $1.19 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$; 3 种生活型的 LDMC、LTN 分布都较为集中, 而 LA、SLA、LTN 都呈右偏分布, 但 LT、LTP 的分布乔木呈左偏分布, 而灌木和木质藤本均呈右偏分布。 (2) 研究区域的土壤 pH 值为 $3.81 \sim 4.95$, 全部为酸性土壤; 土壤有机质含量在 $4.57\% \sim 12.05\%$ 之间, 平均为 7.79% ; 土壤速效钾和碱解氮含量分别为 $64.52 \sim 339.29$ 和 $82.83 \sim 678.15 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 全氮、全磷、速效磷含量平均值分别为 $5.48 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、 $0.46 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和 $0.39 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。 (3) 在 3 种不同生活型叶性状的变异中, 土壤养分对木质藤本的解释度最大(24%), 其次是灌木(15%), 而对乔木解释最低(13%); 乔木和木质藤本受到土壤有机质影响较大, 灌木受到速效钾影响较大, 虽然影响不同生活型叶功能性状的主要因子有所差别, 但是其主要的因子均为土壤有机质、土壤全磷、速效钾。研究认为, 星斗山国家级自然保护区土壤能够在一定程度上解释不同生活型植物叶功能性状变异, 并且影响程度存在差异, 这种差异有利于该地区物种共存和生物多样性维持。

关键词:星斗山国家级自然保护区; 叶功能性状; 土壤养分; 冗余分析; 驱动因子

中图分类号: Q948.112⁺3

文献标志码: A

Effect of Soil Nutrients on Leaf Functional Traits of Different Life Form Plants

HUANG Xiao¹, YAO Lan^{1*}, WANG Jin¹, ZHU Qiang¹, WU Manling¹, LIU Yi²

(1 College of Forestry and Horticulture, Hubei University for Nationalities, Enshi, Hubei 445000, China; 2 Hubei Xingduoshan National Nature Reserve Administration, Enshi, Hubei 445000, China)

Abstract: In this paper, 50 subtropical evergreen deciduous broad-leaved mixed forest plots in the Xingduoshan National Nature Reserve of Hubei Province were studied. The leaf function of different life forms (shrubs, trees and lianas) and soil nutrients were determined by sample analysis. The determination was carried out, and the effects of soil nutrients on leaf functional traits of different life-type woody plants were analyzed by redundancy analysis (RDA) and stepwise regression. The results show that: (1) the mean

收稿日期: 2018-09-06; 修改稿收到日期: 2018-11-01

基金项目: 湖北民族学院博士启动基金(MY2017B028, MY2018B027); 生物资源保护与利用湖北省重点实验室开放基金(PKLHB1714)

作者简介: 黄 小(1994—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事森林生态与生物多样性保护理论研究。E-mail: 1025370828@qq.com

* 通信作者: 姚 兰, 副教授, 硕士生导师, 主要从事生物多样性保护与利用研究。E-mail: hbmmyl@163.com

value of specific leaf area (SLA) of shrubs was the highest ($319.87\text{ cm}\cdot\text{g}^{-1}$), and the average leaf dry matter content (LDMC) of trees was the highest ($0.40\text{ g}\cdot\text{g}^{-1}$), leaf area (LA) of lianas, leaf thickness (LT), leaf total nitrogen content (LTN) and leaf total phosphorus content (LTP) mean value are the highest, They are: 105.07 cm^2 , 0.24 mm , $20.10\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, $1.19\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$; The LDMC and LTN distribution of the three life forms are concentrated, while the distribution of LA, SLA and LTN is right partial, but the distribution of LT and LTP are left partial, while that of shrubs and lianas are right partial distributed. (2) The pH value of soil in the study area is $3.81\sim4.95$, all of which are acidic soil, and the content of soil organic matter is between 4.57% and 12.05% , with an average value of 7.79% ; Soil rapidly available potassium and Soil available nitrogen were as follows: $64.52\sim339.29$ and $82.83\sim678.15\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, Soil total N content, Soil total phosphorus content and Soil rapidly available phosphorus were as follows: $5.48\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, $0.46\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ and $0.39\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$. (3) Among variation of leaf traits in three different life forms, soil nutrients had the highest impact on liana variation, explaining 24% of them, next is shrubs (15%), and the lowest were trees (13%). (4) Trees and liana are greatly affected by soil organic matter, and shrubs are greatly affected by rapidly available potassium. Although the main factors affecting functional traits of different life types are different, the main influencing factors are soil organic matter, soil total phosphorus, and rapidly available potassium. Research suggests: The soil of Xingdoushan National Nature Reserve can explain the variation of leaf functional traits of different life types of plants to some extent, and the influence degree is different. This difference is beneficial to species coexistence and biodiversity maintenance in this area. At the same time, the study on the relationship between leaf function and soil nutrients of different life type plants in subtropical region was made up.

Key words: Xingdoushan National Nature Reserve; leaf functional traits; soil nutrients; redundancy analysis; driving factors

植物功能性状指一切对植物的定居、生存和适应有着潜在重要影响的,或与获取、利用和保存资源的能力有关的属性^[1]。在植物功能性状中,由于叶片与环境之间的接触最为密切,叶功能性状的改变直观体现出植物对环境的适应对策,所以植物叶功能性状与环境之间的关系已成为生态学研究中的热点问题^[2-4]。随着 Wright 等^[5]对叶经济型谱的提出,国内外很多生态学者们对叶功能性状与环境之间关系的研究越来越深入。

在植物叶功能性状的影响因素中,土壤因子是其中重要的组成部分^[6]。张慧文等^[7]研究发现,土壤含水量和土壤全氮含量是天山云杉叶功能特征沿海拔梯度变化的主要驱动因子;Christianson 等^[8]研究美国东北部岩溶生境下银杏叶多样性分布格局中发现,土壤含水量是影响比叶面积的主要驱动因子;Du 等^[9]对中国西南喀斯特生境下的森林植物叶功能性状与土壤环境因子的探究表明:土壤含水量与叶干物质含量呈显著的负相关;胡耀升等^[10]对长白山森林不同演替阶段比叶面积及其影响因子的研究表明土壤氮含量是比叶面积的显著影响因子。段媛媛等^[11]对不同林龄刺槐(*Robinia pseudoacacia*)群落叶功能性状差异及其与土壤养分的关系研究结果显示,土壤全氮含量和有机碳含量是影响不同林龄

刺槐叶功能性状的主要土壤因子。学者们的研究结果表明植物叶功能性状和土壤养分之间存在很大的内在关系,而不同的土壤因子会对植物叶功能性状产生不一样的影响。

近几年学者们对同一生活型不同物种叶功能性状、同一物种不同地形梯度下(如海拔梯度、不同坡向、不同坡位)植物叶功能性状与土壤因子的研究较多,但是从不同生活型角度出发,对不同生活型植物叶功能性状与土壤因子相关性的研究较少。不同生活型物种反映了群落的垂直结构特征,对植物的生长及物种的多样性都有极其显著的影响^[12-15]。不同生活型物种由于个体性状存在较大的差异,所以会采取不同的生活策略以维持自身较好的生长与繁殖,有研究表明不同生活型物种的根系生长形态上存在很大的差异^[16],并且植物对土壤养分的吸收主要来源于植物的根系,所以对不同生活型植物叶功能性状与土壤养分相关性研究尤为必要。

湖北省星斗山国家自然保护区属于典型的亚热带常绿落叶阔叶林,植物区系成分复杂,资源十分丰富,该地区地处亚热带大陆性季风气候,山地、峡谷、丘陵、山间盆地和河谷平川相互交错,山地垂直气候明显,且海拔变化梯度较大,所以土壤随海拔梯度的影响会产生很大的差异^[17],这为研究不同生活型植

物叶功能性状和土壤养分之间的关系提供了很好的地质条件,现如今也很少见到从不同生活型角度出发,探讨亚热带地区植物叶功能性状与土壤因子之间的关系,本研究以星斗山亚热带常绿落叶阔叶混交林 50 个样地为对象,采用冗余分析(RDA)和逐步回归分析法,探讨土壤因子与该地区不同生活型植物叶功能性状之间的内在关系,并试图揭示影响星斗山叶功能性状的主要土壤驱动因子,以弥补亚热带地区不同生活型植物叶功能性状和土壤养分之间关系研究的不足。

1 研究区域概况

星斗山国家级自然保护区位于鄂西南利川、恩施和咸丰县交界处,总面积为 68 339 hm²,其中分为星斗山和小河 2 片。该保护区属于热带季风性山地湿润气候,属于典型的亚热带常绿落叶阔叶混交林,物种多样性丰富,区系成分复杂。地处 29°57′~30°10′N,108°57′~109°27′E,年均气温 17.7℃,年均降水量 1 287.11 mm,总体气候特征是冬季温暖,夏季凉爽,雨量充沛,该地区的海拔梯度变化明显,土壤随着海拔的变化而产生不同的类别,随着海拔从低到高主要分布有黄壤、黄棕壤和棕壤^[18-19]。

2 研究方法

2.1 样方设立

根据 CTFS 样地建设标准^[20],在星斗山片区核心区天然次生林集中分布地段,用全站仪设置 50 块规格为 20 m×20 m 的永久固定监测样地,样地四个角用不锈钢管做永久标记,并且每个样地又分为 4 个 10 m×10 m 的小样块,在样地中心用圆管作为标记,把样地内胸径≥1.0 cm 的所有木本植物在 1.3 m 处用红色油漆标记,用特制的铝牌对标记过的木本植物进行编号挂牌,同时测量已挂牌木本植物的种名、胸径、树高、样地坐标等基本情况。

2.2 叶片采集

根据森林动态样地群落调查资料,对样地内木本植物共计 230 种物种(乔木 144 种,灌木 62 种,木质藤本 24 种)进行叶片采集。首先对样地内胸径≥10 cm 的个体全部取样,然后根据每个样地内的物种调查数据,对样地中胸径<10 cm 的个体按照胸径从大到小依次选择 5 个个体进行取样,如果每个样地中物种的个体数不足 5 个则全部取样。利用高枝剪在每一株的不同方位各取 5~10 片(复叶采集 4~5 组)长势良好、无病虫害影响、叶片较为完整的

叶子,做好对应的标签并放入自封袋,再存放至实验室的保险箱。

2.3 叶功能性状测定

在不同方位各选取 2 枚最为完整、大小相近的健康叶片(共 8 枚),用叶面积仪(Li-COR 3000C Area Meter, Li-COR, Lincoln, USA)测定每个叶片(包括叶柄)的面积,再使用 Image 软件进行叶面积(Leaf area, LA)计算;使用数显千分尺对叶片进行叶厚度(Leaf thickness, LT)的测定,测定时需要避开叶片的主脉,并尽量选择叶片的中心部位进行测量;再用电子天平(赛多利斯 BSA223S,北京赛多利斯天平有限公司,北京)对 8 枚叶片进行鲜重测定,把测量完鲜重的叶片装入信封,放入烘箱烘干(80℃)24~48 h 后称量干重;再把烘干叶片送回实验室测量其叶全氮含量(Leaf total nitrogen content, LTN)和全磷含量(Leaf total phosphorus content, LTP)。所测 8 枚叶片叶功能性状指标,都计算其平均数,再计算每个个体的比叶面积(Specific leaf area, SLA)、叶干物质含量(Leaf dry matter content, LDMC)。其计算公式分别为 $SLA = \text{叶面积}(\text{cm}^2)/\text{叶干重}(\text{g})$; $LDMC = \text{叶干重}(\text{g})/\text{叶鲜重}(\text{g})$,最后选取 LA、LT、LTN、LTP、SLA、LDMC 共 6 个指标作为植物叶功能性状参数,以上工作共获得 3 005 条叶功能性状数据,其中乔木 1 995 条,灌木 722 条,木质藤本 288 条。

2.4 土壤样本采集

采用对角线取样法在每个样地均匀选取 5 个采样点,利用土钻在各采样点采集 0~15 cm 深度的土壤样品,并通过四分法获取 500 g 左右的土样,并及时装入保鲜袋后带回实验室进行后续处理^[21]。

2.5 土壤养分测定

土壤养分测定参照土壤农化分析^[22]。采用重铬酸钾容量法测定土壤有机质含量(Soil organic matter, SOM)、采用电位法测定土壤 pH 值(Potential of hydrogen, pH)、采用半微量凯氏定氮法测定土壤全氮含量(Soil total N content, TN)、采用硫酸-高氯酸消解法测定土壤全磷含量(Soil total phosphorus content, TP)、采用 NaHCO₃ 浸提-钼锑抗比色法测定土壤速效磷(Soil rapidly available phosphorus, AP)、采用乙酸铵浸提-火焰光度法测定土壤速效钾(Soil rapidly available potassium, AK)、采用碱解扩散法测定土壤碱解氮(Soil available nitrogen, N)。

2.6 数据处理

(1)叶功能性状分布特征

采用 Origin 8.5 分析乔木、灌木、木质藤本 3 种生活型的叶功能性状分布特征。

(2)土壤养分变化

采用 Excel 2016 分析土壤因子的变化情况,探讨土壤养分变化情况。

(3)植物叶功能性状与土壤养分相关性分析

采用 Canoco 4.5 分别对 3 种生活型的植物叶功能性状和土壤养分进行冗余分析(RDA),探讨土壤养分对 3 种生活型植物的影响差异及主要影响因素。在进行 RDA 约束排序分析时需要物种数据和环境数据 2 个矩阵,在排序之前,对所有不同量纲的参数做标准化处理,在最后得出的排序图中,环境因子箭头的长短代表环境因子对物种数据的影响大小,夹角大小表示物种数据和环境因子的相关关系。夹角小于 90°,则表示该叶性状和该环境因子呈正相关,即该叶性状随该环境因子的值增加而增加,如果夹角大于 90°,表示该叶性状和该环境因子呈负相关,随环境因子的值增大而减小,如果夹角接近于 90°,表示二者没有显著的相关关系^[24]。

使用 SPSS 22.0 对不同生活型植物叶功能性状和土壤养分进行逐步回归分析,根据实验数据利用逐步回归建立自变量(7 个土壤因子)对因变量(6 个叶功能性状)的线性回归模型,分析过程中叶功能性状与土壤养分没有显著关系时将会被剔除,最后获得影响不同生活型植物叶功能性状的驱动土壤因子,并得出具体的标准偏回归系数。

3 结果与分析

3.1 叶功能性状的分布特征

从图 1 可以看出,木质藤本的叶面积(LA)、叶厚度(LT)与乔木、灌木相比分布较为分散,木质藤本的比叶面积(SLA)比乔木、灌木的分布呈现出更加集中的状态,乔木叶的全磷含量(LTP)比灌木、木质藤本分布更加分散,而 3 种生活型的叶干物质含量(LDMC)、全氮含量(LTN)的分布都较为集中;三种生活型的 LA、SLA、LTN 都呈现右偏分布的状态,乔木的 LT、LTP 呈左偏分布状态,而灌木和木质藤本的 LT、LTP 呈现右偏分布的状态;木质藤本的 LA、LT、LTN、LTP 在 3 种生活型平均值最高,分别为 105.07 cm²、0.24 mm、20.10 mg · kg⁻¹、

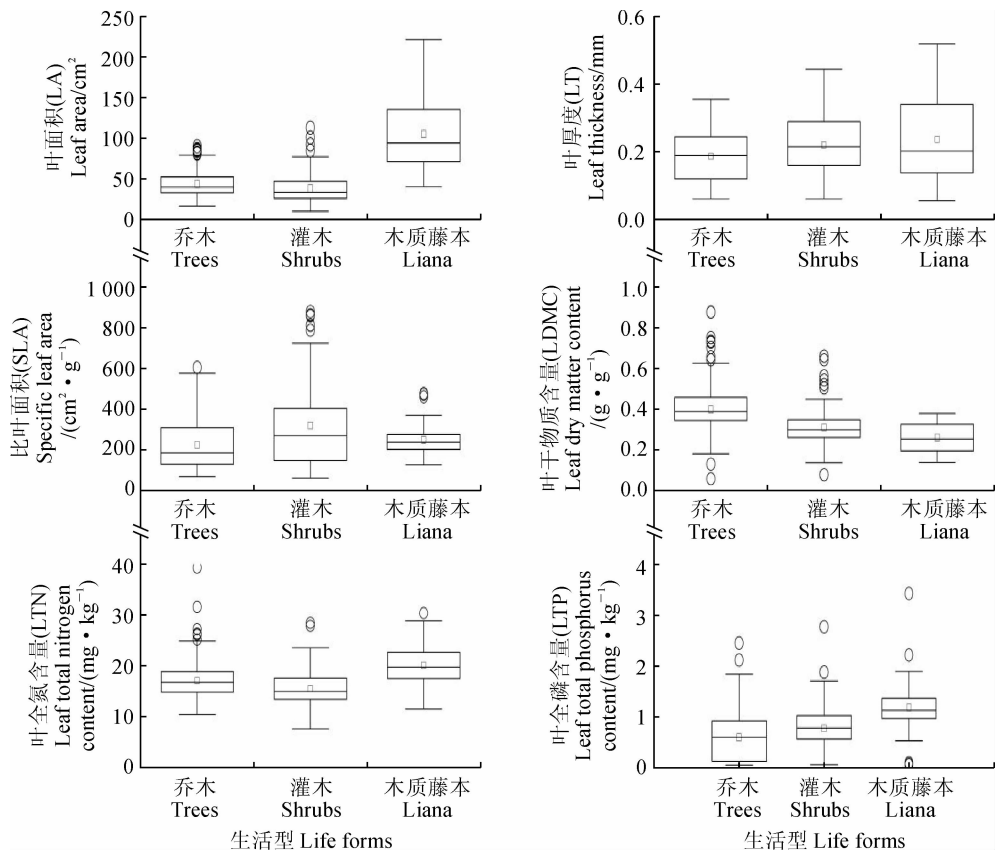


图 1 不同生活型植物叶功能性状的分布特征

Fig. 1 Distribution characteristics of leaf functional traits in different life forms of plants

表 1 研究区域土壤化学性质

Table 1 Soil chemical properties in study region

	酸碱度 Potential of hydrogen	有机质 Soil organic matter/%	速效钾 Soil rapidly available potassium /(mg · kg ⁻¹)	碱解氮 Soil available nitrogen /(mg · kg ⁻¹)	速效磷 Soil rapidly available phosphorus /(mg · kg ⁻¹)	全氮 Soil total N content /(mg · kg ⁻¹)	全磷 Soil total P content /(mg · kg ⁻¹)
最小值 Min	3. 81	4. 57	64. 50	82. 83	0. 12	3. 77	0. 26
最大值 Max	4. 95	12. 05	339. 29	678. 15	0. 58	9. 71	0. 92
均值±标准误差 Mean±SE	4. 48±0. 03	7. 79±0. 28	138. 28±5. 36	261. 81±16. 15	0. 39±0. 01	5. 48±0. 16	0. 46±0. 02

表 2 不同生活型 RDA 排序图与土壤养分的相关系数

Table 2 RDA axes of different life forms and soil nutrient of each species

环境因子 Environmental factor	乔木 Tree		灌木 Shrub		藤本 Liana	
	轴 1 Axis 1	轴 2 Axis 2	轴 1 Axis 1	轴 2 Axis 2	轴 1 Axis 1	轴 2 Axis 2
酸碱度 Potential of hydrogen (pH)	−0. 152 5	0. 049 0	0. 211 1	0. 239 4	0. 091 6	−0. 379 9
有机质 Soil organic matter (SOM)	0. 271 6	0. 211 9	0. 117 4	−0. 253 1	0. 495 4	−0. 014 0
速效钾 Soil rapidly available potassium (AK)	0. 044 3	0. 083 3	0. 306 4	0. 274 9	0. 285 2	−0. 255 7
碱解氮 Soil available nitrogen (N)	−0. 090 8	0. 068 9	0. 052 4	−0. 113 4	0. 047 4	0. 352 3
全氮含量 Soil total N content (TN)	0. 199 5	0. 181 0	0. 154 9	−0. 198 9	0. 272 4	−0. 313 1
全磷含量 Soil total P content (TP)	0. 255 9	0. 033 6	0. 126 0	0. 048 2	0. 464 8	−0. 094 0
速效磷 Soil rapidly available phosphorus (AP)	−0. 145 3	0. 085 0	−0. 001 2	0. 275 8	−0. 066 6	−0. 276 4
累积变化率 Cumulative rate of change/%	49	45	49	55	67	73

1. 19 mg · kg⁻¹, 在 SLA 功能性状中灌木的平均值 (319. 87 cm · g⁻¹) 最高, 而在 LDMC 功能性状中, 乔木的平均值 (0. 40 g · g⁻¹) 最高。

3.2 土壤养分的变化

对研究区域的土壤化学性质分析结果表明 (表 1), 土壤全部为酸性土壤, 其 pH 值分布范围为 3. 81 ~ 4. 95; 土壤有机质含量平均为 7. 79%, 其分布范围为 4. 57% ~ 12. 05%; 不同样地的土壤中速效钾和碱解氮含量差异较大, 两者的分布范围分别为 64. 52 ~ 339. 29 mg · kg⁻¹、82. 83 ~ 678. 15 mg · kg⁻¹, 速效磷含量平均为 0. 39 mg · kg⁻¹, 全氮和全磷含量平均值分别为 5. 48 mg · kg⁻¹ 和 0. 46 mg · kg⁻¹。

3.3 植物叶功能性状与土壤养分相关性分析

3.3.1 叶功能性状与土壤养分冗余分析 本研究采用冗余分析 (RDA) 分别对不同生活型植物的 6 个叶功能性状和 7 个土壤因子进行 RDA 约束排序分析。由表 2 可以看出土壤养分对植物叶功能性状的前 2 轴的累积解释量占特征值的总和介于 45% ~ 73% 之间, 平均达到 58% 以上, 表示排序图可以一定程度上解释植物叶功能性状和土壤养分之间的

关系。

不同生活型植物叶功能性状和土壤养分 RDA 分析结果见图 2, 结果表明: (1) 乔木生活型中, 土壤养分能够解释 13% 的叶功能性状变异, 从图 2, a 排序图可以看出, 随着 SOM、AK、TN 含量的上升 LA 减小; SLA 随着 pH、N、AP 含量的增加而减少, 与 TP 呈正相关; LDMC 和 AP、N、pH 具有明显的正相关性, 但与 TP 呈负相关; LTN 和 AK 具有比较显著的正相关关系; LTD 是随着 pH、N、AK 含量的上升而增加的, 其他叶功能性状和土壤养分之间的相关性不显著。且叶功能性状和土壤养分相关性大小表现为: SOM > TN > TP > AP > pH > N > AK, 说明在乔木生活型中, 土壤中的 SOM 含量对叶功能性状的影响较大。 (2) 灌木生活型中, 土壤养分能够解释 15% 的叶功能性状变异, 从图 2, b 排序图可以看出, LA 的变化和乔木生活型一致, 随着 SOM、AK、TN 含量的上升而减小; LT 与 TP 具有比较明显的负相关关系, 而 SLA 与之呈明显的正相关; LDMC 随着 SOM、N、TN 的增加而增加; LTN 和 LTP 都是随着 SOM、N、TN 的含量增加而减少, 与 AP 则呈正相关, 其他叶功能性状与土壤养分之间

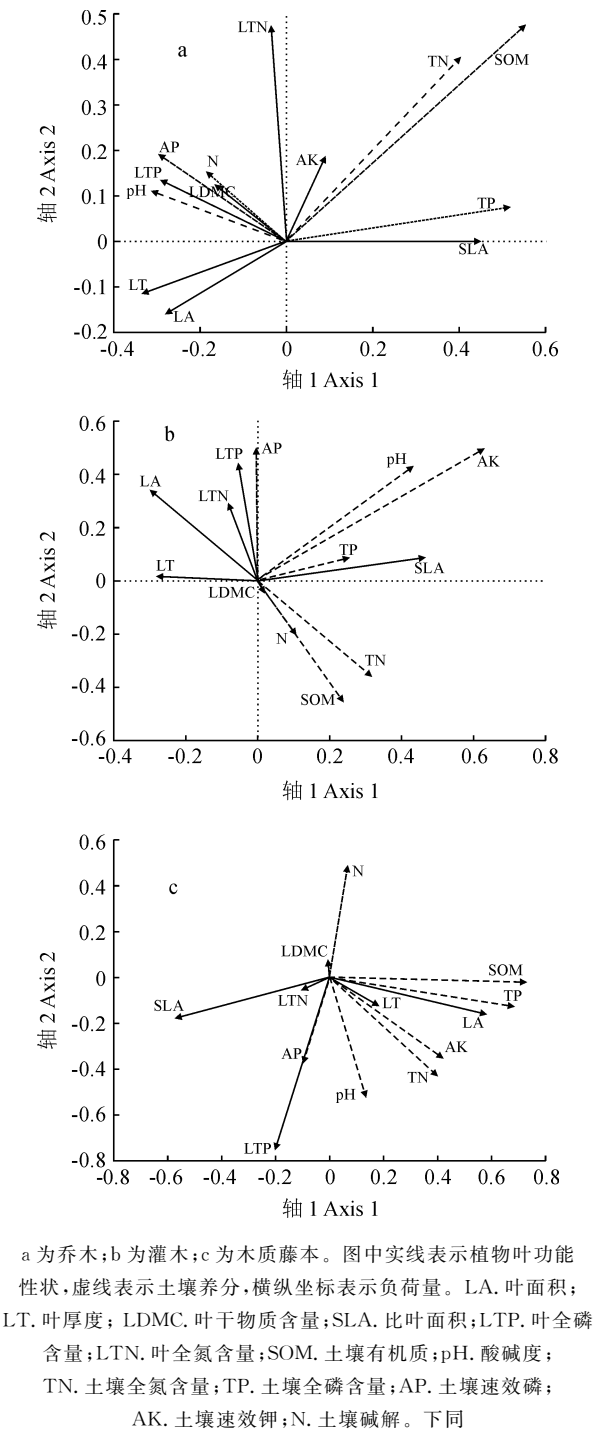


图 2 植物功能性状与土壤养分的 RDA 约束排序分析图
a. Trees; b. Shrubs; c. Liana. Functional traits are displayed in solid arrows and topological data indashed arrows, and vertical coordinates denote load quantities. LA. Leaf area; LT. Leaf thickness; LDMC. Leaf dry matter content; SLA. Specific leaf area; LTP. Leaf total phosphorus content; LTN. Leaf total nitrogen content; SOM. Soil organic matter; pH. Potential of hydrogen; TN. Soil total N content; TP. Soil total P content; AP. Soil rapidly available phosphorus; AK. Soil rapidly available potassium; N. Soil available nitrogen. The same as below
Fig. 2 RDA constrained sequencing analysis of functional traits and soil nutrients in different life forms of plants

的相关性不显著。且叶功能性状和土壤养分相关性大小表现为: $AK > pH > SOM > AP > TN > TP > N$, 说明在灌木生活型中, 土壤养分中的 AK 含量对叶功能性状的影响较大。(3) 木质藤本生活型中, 土壤养分能够解释 24% 的叶功能性状变异, 从图 2, c 排序图可以看出, LA 与 SOM、TP 呈现较为显著的正相关; AK 与 TN 对 LT 具有显著的影响, 呈正相关; 随着 SOM、TP 含量的增加 SLA 减小; LTN 与 SOM 具有较为显著的负相关, 与 AP 具有较为显著的正相关; LTP 随着 pH 和 AP 的增加而增加, 与 N 呈显著负相关, 其他叶功能性状与土壤养分之间的相关性不显著。叶功能性状和土壤养分相关性大小表现为: $SOM > TP > TP > pH > N > AK > AP$, 木质藤本生活型和乔木生活型相同, SOM 含量是对叶功能性状影响最大土壤因子。

研究发现土壤养分对不同生活型叶功能性状的影响存在一定的差异, 其中对木质藤本的解释度最高。虽然影响叶功能性状的主要因子有所差别, 但是其主要的影响因子大致一致, 为 SOM、TP、AK。

3.3.2 叶功能性状与土壤养分的逐步回归分析

叶功能性状与土壤养分的逐步回归分析结果(表 3)表明, 叶功能性状的变异主要是受到土壤 SOM、TP、AK 的影响, 同时土壤 AP 对乔木的叶功能性状也有一定的影响。其中土壤 SOM 对木质藤本的 SLA、灌木的 LTP 影响较大, 呈显著负相关, 其标准偏回归系数分别为 -0.447、-0.301; 灌木的 SLA 受到土壤 AK 的影响较大, 呈显著正相关, 其标准偏回归系数为 0.299; 土壤 TP 与木质藤本的 LA 呈显著正相关关系, 与乔木的 LT 呈显著负相关关系, 其标准偏回归系数分别为 0.518、-0.391; 乔木的 LTP 在一定程度上也受到土壤 AP 的影响, 呈显著正相关, 其标准偏回归系数为 0.310。

4 讨论

在国内外对植物叶功能性状和环境之间关系的研究中, 气候条件、地形因子以及土壤养分是植物叶功能性状的主要影响因素^[25-27]。在大尺度或者全球尺度上, 气候因子对植物功能性状的影响更加密切; 在小尺度上, 地形因子和土壤养分对植物叶功能性状具有决定性的作用^[28]。而土壤养分是决定群落物种组成的主要因子之一, 且土壤养分和植物处于一种相互反馈的关系, 植物的枯枝落叶掉在地面产生大量的营养元素被土壤吸收, 植物所需要的营养又从土壤养分中吸取, 土壤的肥力能够更多地决

表 3 不同生活型叶功能性状和土壤养分的逐步分析

Table 3 Stepwise regression analysis of leaf functional traits and soil nutrients in different life forms

性状 Trait	生活型 Life form	回归方程 Regression equation	<i>P</i>	<i>R</i> ²
叶面积 Leaf area	木质藤本 Liana	$LA=35.6+0.518TP$	0.011	0.268
叶厚度 Leaf thickness	乔木 Trees	$LT=0.28-0.391TP$	0.010	0.153
比叶面积 Specific leaf area	灌木 Shrubs	$SLA=122.32+0.299AK$	0.049	0.089
	木质藤本 Liana	$SLA=409.4-0.447SOM$	0.032	0.200
叶全磷含量 Leaf total phosphorus content	乔木 Trees	$LTP=0.26+0.31AP$	0.046	0.096
	灌木 Shrubs	$LTP=1.4-0.301SOM$	0.047	0.091

注:*P* 为显著性系数;*R*² 为判定系数
Note:*P*. Significance coefficient; *R*². Coefficient of determination
定植物叶片性状^[29]。

植物对土壤养分的利用主要依靠植物的根系对土壤中养分的吸收,特别是植物的细根具有巨大的吸收表面积,是树木吸收水分和养分的主要器官^[30-32]。而不同的生活型植物根系发达程度存在一定的差异,所以对土壤养分的吸收利用程度不一样。Wilson^[33]研究发现,不同植物的根系对地下资源的竞争比光的竞争更为强烈。RDA 排序分析结果发现,土壤养分对不同生活型物种的解释程度存在差异,其中对木质藤本的解释度最大,其次是灌木,乔木的解释度最低。已有大量研究和野外考察证实木质藤本具有发达的根系和维管系统,例如 Restom 等^[34]研究东亚亚马逊的一个次生森林中 *Davilla unthii* 的幼苗根系长度竟达地上部分高度的 8 倍之多,Tyree 等^[35]也有类似的报道。所以木质藤本对土壤养分有较高的利用和吸收能力^[36-37],而且木质藤本茎不能直立,必须缠绕或攀附在它物而向上生长,所处的生长环境较为阴暗,林下的光线也较弱,与所依附的树木共同竞争光资源,所以木质藤本相对于乔、灌木的光竞争能力小,则需要吸收更多的地下资源来维持生存,其根系对土壤的依赖程度更高。陈云等^[39]研究发现在土壤和不同生活型相关性中,灌木层相关性大于乔木层物种,因为灌木根系比乔木小,而乔木根系庞大,相对于土壤资源,对光照等资源的需求更为强烈。并且乔木在生长过程中生态位需水量较大,对降水的空间再分配起着重要的调控作用的是地形因子(海拔、坡位等),因而乔木更容易受到地形因子的影响^[40],土壤对乔木的解释度就相对较小。而灌木对于乔木和木质藤本来说则处于中间地位,灌木生长在林下环境中,光照强度不够,植株矮小,但是不需要依附于别的树木生长,相对于乔木来说,土壤养分对灌木的影响更高。本研究发现,土壤养分对木质藤本叶功能性状的变

异解释度高于灌木和乔木,可能因为木质藤本拥有发达的根系,且对光资源的竞争能力较弱,则土壤的依赖程度更大。总体来说,土壤养分能够解释一部分的植物叶功能性状的变异,同时也会受到其他环境因素的影响,如海拔是影响植物生长、发育和繁殖的重要环境因素之一^[41],由此可见叶功能性状的变化情况是受多方面的因素影响的,并且不同生活型的植物对土壤因子的响应程度是不一样的,不同的生活型物种在生长竞争过程中,会采取不同的生活策略,即不同生活型物种对土壤等资源的利用存在差异,这种差异促进了不同生活型物种的共存。

生态位理论认为,不同的物种通过占有不同的时间、空间来实现共存,且所适应的环境各不相同,而每种生物都有最适合生存的环境,并会在不同的环境中选择不同的权衡策略^[42-43],在星斗山地区木质藤本叶功能性状受到土壤养分的影响最大,灌木和木质藤本次之,说明在不同生活型中物种对土壤养分的利用情况存在一定分化,在该地区土壤养分对不同生活型叶功能性状的解释度存在差异,这就表明生态位理论对不同生活型物种的共存起着非常重要的作用,在一定程度上解释了该地区物种多样性的维持。

研究还发现,SOM、TP、AK 是影响不同生活型叶功能性状的变异主要土壤因子,特别是对 LA、SLA、LT、LTP 有极显著的影响。其中土壤有机质主要来源于植物、动物及微生物残体,植物凋落物的输入等过程能使土壤有机质含量产生差异,进而影响植物功能性状的变异^[44]。卜文圣等^[45]对海南岛热带低地雨林群落水平植物功能性状与环境因子的关系研究发现,在老龄林中,土壤有机质含量是影响该地区植物功能性状变异的主要因子;段媛媛等^[11]对不同林龄刺槐叶功能性状差异及其与土壤养分的关系研究中发现,土壤有机质含量是影响气孔密度、

叶组织面积、叶厚度、叶全氮含量、叶全磷含量的主要土壤因子。本研究发现,在乔木生活型和木质藤本生活型中,土壤有机质含量是影响叶功能性状最主要的土壤因子。

Attiwill^[46-47]和 Wu^[46-47]等的研究中发现,土壤磷含量是对植物生长的一个最主要的限制因子。Han 等^[25]研究发现,中国地区植物叶片中的氮/磷比含量高于世界的平均水平,叶磷含量低于世界平均水平,可能说明中国土壤中的磷素缺乏比较严重,孟婷婷等^[46-47]研究植物功能性状与环境关系中也指出中国植物的氮磷比高于全球平均水平,所以容易受到磷元素的限制。汪涛等^[49]进一步证实了中国热带和亚热带地区的土壤全磷含量低于其他地区。詹书侠等^[50]研究表示磷添加对植物的地下性状影响很大,土壤中的磷含量可以引起植物功能性状的变化。上述学者在植物功能性状与土壤相互关系的研究中皆指出植物功能性状的变化都在一定程度上受到土壤全磷含量的影响,特别是在亚热带处于土壤全磷含量相对较少的地区,土壤全磷含量更是限制植物功能性状的一个主要的因素。星斗山位于亚热带地区,所测定的土壤全磷含量最低值为 0.26 mg · kg⁻¹,最高也只有 0.9 mg · kg⁻¹,其平均值为 0.46 mg · kg⁻¹,证明该地区的土壤全磷含量偏低,植物通过改变自身形态以适应其环境,如当土壤全磷含量增加时,木质藤本的叶面积随之增加,而乔木的叶厚度则随之减小,本文通过研究证明土壤全磷含量对 3 种不同生活型叶功能性状均存在显著性的影响。

钾能够调节水分代谢和能量代谢,提高植物的抗性^[7];Janssens 等^[51]研究发现当速效钾的浓度达到 200 mg · kg⁻¹时,最适合植物的生长。在本研究中,速效钾的平均浓度为(138.28±5.36)<200,表明在星斗山地区植物叶功能性状在一定程度上受到速效钾含量的限制,特别是灌木生活型中,是影响叶功能性状的主要土壤因子。

5 结 论

在 3 种不同生活型叶性状的变异中,土壤养分解释度最大的是木质藤本的变异(24%),其次是灌木(15%),而乔木解释最低(13%)。其中乔木和木质藤本受到土壤有机质影响较大,灌木受到速效钾影响较大,虽然影响叶功能性状的主要因子有所差别,但是其主要的的影响因子均为土壤有机质含量、土壤全磷含量、土壤速效钾。因为不同生活型物种对土壤资源的利用存在较为显著的差异,所以土壤养分对不同生活型叶功能性状的影响程度不同,且驱动因子也有一定的差异,说明不同物种会因为自身性状情况选择不同的生活策略适应环境而得以更好的生长和繁殖。这种差异促进了不同生活型物种的共存,其结果支持物种共存机制中的生态位理论,对今后物种与土壤养分关系具有重要意义。研究者们如今对植物地上性状的研究居多,对于地下性状(如根系)的研究较少,然而,根系与土壤养分的关系不可小觑,特别是不同生活型物种之间根系存在很大的差别,今后的研究需注重地下性状的研究,进一步完善森林群落的物种多样性维持机制。

参考文献:

[1] VIOLLE C, NAVAS M, VILE D, *et al.* Let the concept of trait be functional[J]. *Oikos*, 2007, **116**(5): 882-892.

[2] WESTOBY M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme[J]. *Plant & Soil*, 1998, **199**(2): 213-227.

[3] WRIGHT I J, REICH P B, Cornelissen J H C, *et al.* Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate[J]. *Global Ecology & Biogeography*, 2005, **14**(5): 411-421.

[4] REICH P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, **101**(30): 11 001.

[5] WRIGHT I J, REICH P B, Westoby M, *et al.* The world-wide leaf economics spectrum[J]. *Nature*, 2004, **428**(6 985): 821-827.

[6] 王曙光, 李中青, 贾寿山, 等. 小麦叶片气孔性状与产量和抗旱性的关系[J]. *应用生态学报*, 2013, **24**(6): 1 609-1 614.

WANG S G, LI Z Q, JIA S S, *et al.* Relationships of wheat leaf stomatal traits with wheat yield and drought-resistance[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, **24**(6): 1 609-1 614.

[7] 张慧文, 马剑英, 孙 伟, 等. 不同海拔天山云杉叶功能性状及其与土壤因子的关系[J]. *生态学报*, 2010, **30**(21): 5 747-5 758.

ZHANG H W, MA J Y, SUN W, *et al.* Altitudinal variation in functional traits of *Picea schrenkiana* var. *tianschanica* and their relationship to soil factors in Tianshan Mountains, Northwest China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, **30**(21): 5 747-5 758

[8] CHRISTIANSON M L, NIKLAS K J. Patterns of diversity in leaves from canopies of *Ginkgo biloba* are revealed using specif-

- ic leaf area as a morphological character[J]. *American Journal of Botany*, 2011, **98**(7): 1 068-1 076.
- [9] DU H, PENG W X, SONG T Q, *et al.* Spatial pattern of woody plants and their environmental interpretation in the karst forest of southwest China[J]. *Giornale Botanico Italiano*, 2015, **149**(1): 121-130.
- [10] 胡耀升, 么旭阳, 刘艳红. 长白山森林不同演替阶段比叶面积及其影响因子[J]. *生态学报*, 2015, **35**(5): 1 480-1 487.
- HU Y S, YAO X Y, LIU Y H. Specific leaf area and its influencing factors of forests at different succession stages in Changbai Mountains[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(5): 1 480-1 487.
- [11] 段媛媛, 宋丽娟, 牛素旗, 等. 不同林龄刺槐叶功能性状差异及其与土壤养分的关系[J]. *应用生态学报*, 2017, **28**(1): 28-36.
- DUAN Y Y, SONG L J, NIU S Q, *et al.* Variation in leaf functional traits of different-aged *Robinia pseudoacacia* communities and relationships with soil nutrients[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, **28**(1): 28-36.
- [12] AEM W, FULE P Z, COVINGTON W W, *et al.* Diversity in ponderosa pine forest structure following ecological restoration treatments[J]. *Forest Science*, 2003, **49**(6): 885-900.
- [13] HARROD R J, MCRAE B H, HARTL W E. Historical stand reconstruction in ponderosa pine forests to guide silvicultural prescriptions[J]. *Forest Ecology & Management*, 1999, **114**(2): 433-446.
- [14] HOMYACK J A, HARRISON D J, KROHN W B. Structural differences between precommercially thinned and unthinned conifer stands[J]. *Forest Ecology & Management*, 2004, **194**(1-3): 131-143.
- [15] HAIDARI M, NAMIRANIAN M, GAHRAMANI L, *et al.* Study of vertical and horizontal forest structure in Northern Zagros Forest (Case study: West of Iran, Oak forest)[J]. *European Journal of Experimental Biology*, 2016, **2013**(31): 268-278.
- [16] NAKASHIZUKA T. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, **16**(4): 205-210.
- [17] 方元平, 刘胜祥, 瞿建平. 星斗山国家级自然保护区国家重点保护野生植物优先保护定量研究[J]. *生态科学*, 2006, **25**(3): 198-201.
- FANG Y P, LIU S X, QU J P. Quantitative assessment of priority for conservation of the national protected plants in Xingdoushan Nature Preserve[J]. *Ecologic Science*, 2006, **25**(3): 198-201.
- [18] 胡晓燕, 艾训儒, 桑卫国, 等. 星斗山木本植物多样性沿海拔的格局[J]. *生态科学*, 2013, **32**(4): 439-446.
- HU X Y, AI X R, SANG W G, *et al.* The altitude pattern of woody plant diversity of Xingdoushan[J]. *Ecological Science*, 2013, **32**(4): 439-446.
- [19] 姚 兰, 艾训儒, 吕世安, 等. 湖北星斗山天然次生林的群落类型、结构与物种多样性特征[J]. *林业科学*, 2015, **51**(11): 1-7.
- YAO L, AI X R, LÜ S A, *et al.* Characteristics of community types and structures, and species diversity of natural secondary Forests in Xingdou Mountain of Hubei Province[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2015, **51**(11): 1-7.
- [20] PÉREZHARGUINDEGUY N, DÍAZ S, GARNIER E, *et al.* New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide[J]. *Australian Journal of Botany*, 2013, **61**(3): 167-234.
- [21] 姚 兰. 湖北木林子保护区 15 hm² 大样地森林群落结构及多样性[D]. 北京:北京林业大学, 2016.
- [22] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版[M]. 中国农业出版社, 2000.
- [23] 曾祥谓, 谢锦忠, 朱春玲, 等. 上海佘山国家森林公园主要森林群落的结构特征和植物多样性[J]. *林业科学研究*, 2010, (3): 375-381.
- ZENG X W, XIE J Z, ZHU C L, *et al.* Characteristics of structure and plant species diversity of main forest communities in Sheshan National Forest Park of Shanghai[J]. *Forest Research*, 2010, (3): 375-381.
- [24] LEPSŠ J, ŠMILAUER P. Multivariate Analysis of Ecological Data using canoco[M]. Cambridge University Press, 2003: 149-166.
- [25] HAN W, FANG J, GUO D, *et al.* Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China[J]. *New Phytologist*, 2005, **168**(2): 377-385.
- [26] PRIOR L D, BOWMAN D M J S, EAMUS D. Seasonal differences in leaf attributes in Australian tropical tree species: family and habitat comparisons[J]. *Functional Ecology*, 2004, **18**(5): 707-718.
- [27] CRAINE J M, LEE W G. Covariation in leaf and root traits for native and non-native grasses along an altitudinal gradient in New Zealand[J]. *Oecologia*, 2003, **134**(4): 471-478.
- [28] 郭 茹. 环境对植物叶功能性状筛选的多尺度效应与群落构建[D]. 北京:中国科学院研究生院(教育部水土保持与生态环境研究中心), 2016.
- [29] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展[J]. *中国科学:生命科学*, 2015, **45**(4): 325-339.
- LIU X J, MA K P. Plant functional traits-concepts, applications and future directions[J]. *Scientia Sinica Vitae*, 2015, **45**(4): 325-339.
- [30] 郭忠玲, 郑金萍, 马元丹, 等. 长白山几种主要森林群落木本植物细根生物量及其动态[J]. *生态学报*, 2006, **26**(9): 2 855-2 862.
- GUO Z L, ZHENG J P, MA Y D, *et al.* A preliminary study on fine root biomass and dynamics of woody plants in several major forest communities of Changbai Mountain, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, **26**(9): 2 855-2 862.
- [31] 张秀娟, 吴 楚, 梅 莉, 等. 水曲柳和落叶松人工林根系分解与养分释放[J]. *应用生态学报*, 2006, **17**(8): 1 370-1 376.
- ZHANG X J, WU C, M L. Root decomposition and nutrient release of *Fraxinus manshurica* and *Larix gmelinii* planta-

- tions[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, **17**(8): 1 370-1 376.
- [32] FRANSEN B, DE K H, BERENDSE F. Root morphological plasticity and nutrient acquisition of perennial grass species from habitats of different nutrient availability[J]. *Oecologia*, 1998, **115**(3): 351.
- [33] WILSON J B. Shoot competition and root competition[J]. *Journal of Applied Ecology*, 1988, **25**(1): 279-296.
- [34] RESTOM T G, NEPSTAD D C. Seedling growth dynamics of a deeply rooting liana in a secondary forest in eastern Amazonia[J]. *Forest Ecology & Management*, 2004, **190**(1): 109-118.
- [35] TYREE M T, EWERS F W. Hydraulic Architecture of Woody Tropical Plants[M]. Springer US, 1996.
- [36] SCHNITZER S A, BONGERS F. The ecology of lianas and their role in forests[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2002, **17**(5): 223-230.
- [37] SCHNITZER S A. A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution[J]. *American Naturalist*, 2005, **166**(2): 262-276.
- [38] 丁凌子, 陈亚军, 张教林. 热带雨林木质藤本植物叶片性状及其关联[J]. 植物科学学报, 2014, **32**(4): 362-370.
- DING L Z, CHEN Y J, ZHANG J L. Leaf traits and their associations among *Liana* species in tropical rainforest [J]. *Plant Science Journal*, 2014, **32**(4): 362-370.
- [39] 陈云, 袁志良, 任思远, 等. 宝天曼自然保护区不同生活型物种与土壤相关性分析[J]. 科学通报, 2014, **59**(24): 2 367.
- CHEN Y, YUAN Z L, REN S Y, *et al.* Correlation analysis of soil and species of different life forms in Baotianman Nature Reserve (in Chinese)[J]. *Chin Sci Bull (Chin Ver)*, 2014, **59**(24): 2 367.
- [40] TATENO R, HISHI T, TAKEDA H. Above- and below-ground biomass and net primary production in a cool-temperate deciduous forest in relation to topographical changes in soil nitrogen[J]. *Forest Ecology & Management*, 2004, **193**(3): 297-306.
- [41] 祁建, 马克明, 张育新. 辽东栎(*Quercus liaotungensis*)叶特性沿海拔梯度的变化及其环境解释[J]. 生态学报, 2007, **27**(3): 930-937.
- QI J, MA K M, ZHANG Y X. The altitudinal variation of leaf traits of *Quercus liaotungensis* and associated environmental explanations[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, **27**(3): 930-937.
- [42] CHESSON P L, WARNER R R. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems[J]. *American Naturalist*, 1981, **117**(6): 923-943.
- [43] CHESSON P L. Coexistence of competitors in spatially and temporally varying environments[J]. *Theoretical Population Biology*, 1985, **28**(3): 263-287.
- [44] SCHMIDT M W, Torn M S, Abiven S, *et al.* Persistence of soil organic matter as an ecosystem property[J]. *Nature*, 2011, **478**(7 367): 49-56.
- [45] 卜文圣, 臧润国, 丁易, 等. 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[J]. 生物多样性, 2013, **21**(3): 278-287.
- BU W S, ZANG R G, DING Y, *et al.* Relationships between plant functional traits at the community level and environmental factors during succession in a tropical lowland rainforest on Hainan Island, South China[J]. *Biodiver Sci*, 2013, **21**(3): 278-287.
- [46] ATTIWILL P M, ADAMS M A. Nutrient cycling in forests[J]. *New Phytologist*, 1993, **124**(4): 561-582.
- [47] WU C C, TSUI C C, HSEIH C F, *et al.* Mineral nutrient status of tree species in relation to environmental factors in the subtropical rain forest of Taiwan[J]. *Forest Ecology & Management*, 2007, **239**(1-3): 81-91.
- [48] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境 and 生态系统功能[J]. 植物生态学报, 2007, (1): 150-165.
- MENG T T, NI J, WANG G H. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2007, (1): 150-165.
- [49] 汪涛, 杨元合, 马文红. 中国土壤磷库的大小、分布及其影响因素[J]. 北京大学学报(自然科学版), 2008, **44**(6): 945-952.
- WANG T, YANG Y H, MA W H. Storage, patterns and environmental controls of soil phosphorus in China[J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensi*, 2008, **44**(6): 945-952.
- [50] 詹书侠, 郑淑霞, 王扬, 等. 羊草的地上-地下功能性状对氮磷施肥梯度的响应及关联[J]. 植物生态学报, 2016, (1): 36-47.
- ZHAN S X, ZHENG S X, WANG Y, *et al.* Response and correlation of above-and below-ground functional traits of *Leymus chinensis* to nitrogen and phosphorus additions[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2016, (1): 36-47.
- [51] ROEM W J, BERENDSE F. Soil acidity and nutrient supply ratio as possible factors determining changes in plant species diversity in grassland and heathland communities[J]. *Biological Conservation*, 2000, **92**(2): 151-161.

(编辑:潘新社)