

中国森林叶片功能属性的纬度格局及其影响因素

王瑞丽^{1,2}, 于贵瑞¹, 何念鹏¹, 王秋凤¹, 赵 宁^{1,2}, 徐志伟^{1,2}

(1. 中国科学院地理科学与资源研究所 生态系统网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101;

2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 为了探究森林植物叶片功能属性的地理格局及其影响因素, 在2013年7-8月期间系统调查了中国东部南北样带9个森林生态系统的847种植物的叶片面积(LA)、叶片厚度(LT)、比叶面积(SLA)和叶片干物质含量(LDMC), 并结合群落结构计算了各属性的群落加权平均值(LA_{CWM} 、 SLA_{CWM} 、 LT_{CWM} 和 $LDMC_{CWM}$)。结果显示: 847种植物的LA、LT、SLA和LDMC的平均值(\pm 标准误)分别为 $2860.01 \pm 135.37 \text{ mm}^2$ 、 $0.17 \pm 0.003 \text{ mm}$ 、 $20.15 \pm 0.43 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ 和 $316.73 \pm 3.81 \text{ mg g}^{-1}$ 。SLA和LDMC表现出了明显的纬度格局, 随着纬度增加, SLA逐渐增加, LDMC降低; 然而, LA和LT沿纬度的变化趋势不明显($R^2 = 0.02 \sim 0.06$)。不同植物类型之间叶片属性的差异是影响LA、LT、SLA和LDMC空间变化的主要因素; 叶片功能属性的群落加权值表现出了更加明显的纬度分布格局($R^2 = 0.46 \sim 0.71$), 这主要受到了气候因素和土壤N含量的影响。本文结果完善了中国区域森林生态系统叶片功能属性地理分布的数据库, 同时强调了在研究植物属性空间格局时, 考虑群落结构在尺度扩展中的重要性。

关键词: 地理格局; 叶片功能属性; 群落加权平均值; 中国东部南北样带

DOI: 10.11821/dlxb201511004

1 引言

植物叶片功能属性作为各种植物功能属性中重要的定量指标, 能够反映植物光合能力、资源利用策略及植物对生长环境的适应性^[1-2], 具有重要的生态学和生物进化意义^[2-4]。与叶片化学和生理属性相比, 叶片大小(Leaf area, LA)、叶片厚度(Leaf thickness, LT)、比叶面积(Specific leaf area, SLA)和叶片干物质含量(Leaf dry matter content, LDMC)简单易测, 已经被作为研究叶片功能属性大尺度空间变化的主要参数^[5-7]。

在过去的几十年内, 许多研究者已经探讨了自然条件下叶片功能属性沿环境梯度的变化规律, 并认为环境因子的空间格局影响了植物叶片功能属性的地理分布^[8-11]。例如, 在平均温度较高、辐射强度较高或干旱地区生长的植物, 具有高的LT^[12]和LDMC^[13]及低的SLA^[9, 12]。然而, 尽管全球范围内叶片功能属性的地理分布规律已有详细统计^[5-6, 14-15], 但这些研究普遍缺乏中国区域森林生态系统的实测数据或者仅仅涵盖少数森林类型^[15]。

收稿日期: 2015-07-20; 修订日期: 2015-08-21

基金项目: 国家自然科学基金重大项目(31290221, 31470506); 中国科学院战略性先导科技专项项目(XDA05050702); 中科院地理所可桢杰出青年学者计划(2013RC102) [Foundation: National Natural Science Foundation of China, No.31290221, No.31470506; Chinese Academy of Sciences Strategic Priority Research Program, No. XDA05050702; Program for Kezhen Distinguished Talents in Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, CAS, No.2013RC102]

作者简介: 王瑞丽(1988-), 女, 博士, 主要从事植物功能属性研究。E-mail: loverain.88@163.com

通讯作者: 于贵瑞(1959-), 男, 研究员, 主要从事全球变化与生态系统碳氮水循环、生态系统管理和植物生理生态研究。E-mail: yugr@igsrr.ac.cn

目前,一些有关中国森林叶片功能属性地理格局的研究仅仅以优势乔木或少数物种为研究对象^[10-11, 16]。因此,有关中国森林叶片功能属性的地理分布的数据仍然十分匮乏,本研究通过系统调查中国东部9个森林生态系统847种植物的叶片功能属性,试图弥补这一知识的空缺。

此外,目前有关叶片功能属性的研究多是在物种水平(即比较不同物种的平均值),并不能反映植物群落通过群落构建来适应大尺度环境条件的生态学机制,也难以建立植物群落的叶片功能属性与生态系统功能的生理生态学联系。近年来,研究者提出以群落结构数据为基础计算叶片属性的群落加权平均值(community weighted mean, CWM),来代表群落水平的叶片功能属性值^[17-18]。已有研究表明,叶片功能属性的加权平均值沿着土壤养分和水分梯度^[19]、光照梯度^[20]以及不同的演替阶段^[17-18, 21]表现出了明显的变化趋势。然而,遗憾的是,这些研究多在局部尺度上进行,且大多只关注草地生态系统,关于横跨多个气候带的大陆或次大陆尺度的森林植被叶片属性的空间格局以及其影响机制的研究仍未报道。

中国东部南北样带(North-South Transect of Eastern China, NSTEC)具有丰富的气候区,包含了热带、亚热带、暖温带和寒温带等气候区,相应地森林植被类型从热带雨林、常绿阔叶林、针阔混交林到北方针叶林^[22-23],因此为研究跨越多个气候区的次大陆尺度的森林生态系统的植物叶片功能属性沿环境梯度的变化规律提供了理想条件。在此,沿中国东部南北样带选择了9个典型的森林生态系统,系统调查和分析了847种植物的叶片功能属性(LA、LT、SLA和LDMC)和它们的群落加权平均值(LA_{CWM}、LT_{CWM}、SLA_{CWM}和LDMC_{CWM})的地理分布,旨在:①考察物种和群落水平的叶片功能属性的纬度变化规律;②探究物种和群落水平的叶片功能属性空间变化的驱动因子。

2 材料与方法

2.1 研究区概况

中国东部南北样带北起大兴安岭北端,向东南方向经小兴安岭到长白山,再折向西南至海南岛,其纬度范围18°44'N~53°N,经度横跨109°30'E~128°E^[22]。沿样带从南到北依次分布着热带雨林、季雨林、亚热带常绿阔叶林、暖温带落叶阔叶林、温带针阔叶混交林和寒温带针叶林,形成了地球上独特而完整的以热量梯度驱动的森林地带系列^[22, 24]。以中国东部南北样带为研究平台,沿纬度从南到北分别选择尖峰岭、鼎湖山、九连山、神农架、太岳山、东灵山、长白山、凉水 and 呼中等9个典型的森林生态系统类型进行野外调查和采样(表1)。

2.2 野外取样

2.2.1 群落调查 野外调查与取样在2013年7-8月期间进行。参照方精云等^[25]有关植物群落清查的方法和技术规范,在9个森林站点内开展了群落结构清查。首先,在每个森林站点内,随机设置了3~4个30 m×40 m的样方,用于乔木层的调查,共计32个样方,记录每个样方的海拔、地理位置、地形、坡度和坡向等。选取乔木样方的对角处设置2个5 m×5 m的灌木样方;在乔木样方的四角和中心设置5个1 m×1 m的小样方,用于草本层的调查。随后,在乔木样方中调查所有胸径≥2 cm的个体,记录种名、胸径和树高;在灌木和草本样方中,记录植物的种名、株高、基径、多度和盖度。

2.2.2 叶片样品采集 叶片取样方法参照Cornelissen等^[3]。对于乔木和灌木植物,在样方内选择健康成熟、长势均匀的植株,每个物种选择3~5个个体,利用高枝剪选取能最大

表 1 野外取样地点的环境和植被类型概况

Tab. 1 Environmental characteristics and vegetation types of sampling sites

地点	纬度(°N)	经度(°E)	年均温(°C)	年降水量(mm)	土壤类型	植被类型	物种数量
尖峰岭	18.7	108.9	19.8	2449.0	砖黄壤	热带季雨林	139
鼎湖山	23.2	112.5	20.9	1927.0	砖红壤	亚热带常绿阔叶林	158
九连山	24.6	114.4	16.7	1954.0	红壤	亚热带常绿阔叶林	172
神农架	31.3	110.5	10.6	1330.0	黄棕壤	亚热带常绿落叶阔叶混交林	120
太岳山	36.7	112.1	6.2	662.0	褐土	暖温带落叶阔叶林	76
东灵山	40.0	115.4	4.8	539.1	棕壤	暖温带落叶阔叶林	79
长白山	42.4	128.1	2.6	691.0	暗棕壤	温带红松阔叶混交林	109
凉水	47.2	128.9	-0.3	676.0	暗棕壤	温带红松阔叶混交林	104
呼中	51.8	123.0	-4.4	481.6	棕色针叶林土	寒温带针叶林	88

程度地接收阳光照射、完全成熟、无病虫害损坏的叶片 20 片。一些高大乔木的阳生叶由专业人员爬到树的顶部来获取。采集到的叶片样品立即将放入自封袋内，在 4~8 小时内扫描确定其叶面积。对于草本植物，进行全株采集。

在整个样带的 9 个森林站点中，共取样 847 种植物，隶属于 467 属、159 科，部分出现在不同地点的相同物种进行了重复测定。9 个森林站点取样的物种数量具体见表 1。将所有物种按照不同的功能型 (Plant functional type, PFT) 划分为草本、灌木和乔木，乔木又细化为针叶、常绿阔叶和落叶阔叶乔木。不同功能型植物的物种数量详见图 1。

2.2.3 土壤样品采集 利用随机布点法在每个森林站点的 4 个样方内采集土壤样品，作为 4 次重复。在去除土壤表面的枯枝落叶层后，利用内径 6 cm 的土钻对 0~10 cm 的土层进行取样，每个样方内随机设置 30 个取样点，混合均匀后带回实验室用于土壤理化性质的测定。

2.3 室内测定及气象数据来源

2.3.1 叶片功能属性的测定 每个物种随机选取 5~10 个叶片，将叶片平铺在坐标纸上，用透明塑料板压平，确保叶片完全伸张，用扫描仪进行扫描获得待测叶片的平面图像。利用 Adobe Photoshop CS4 软件 (Adobe Systems, San Jose, USA) 统计图像中叶片所占的像素数，乘以每个像素所占的面积就可以计算出叶片的实际面积 (LA, mm²)。叶片图像处理的测定步骤详见肖强等^[26]。随后，将扫描后的叶片放入纸信封内，在 70 °C 的烘箱内烘干 48 h，用万分之一天平称重，用来计算比叶面积 (SLA, m² kg⁻¹)。

叶片厚度 (LT, mm) 的测定使用游标卡尺测量 (精确到 0.01 mm)，选取 5~10 个新鲜叶片，测量时避开叶脉，并尽量选择叶片中心部位，每个个体在不同部位测量 5 次，最后取平均值为该个体的叶片厚度。

叶片干物质含量 (LDMC, mg g⁻¹, 叶片干重与叶片饱和鲜重的比值) 的测定：每个物种选择 5~10 片，将其浸泡在清水中 12 小时以上，进行饱和鲜重的测量，随后将其置于 70 °C 的烘箱中烘干 48 h，测量干重。

2.3.2 土壤养分的测定 在实验室内，土壤样品风干后除去根系和石块，用球磨仪 (MM400 ball mill; Retsch, Germany) 研磨后全部过 2 mm 筛，装入自封袋中供测试使用。利用元素分析仪 (Elementar, Vario Max CN, Germany) 测定土壤总 C 和 N 含量。

2.3.3 群落水平的叶片属性的计算 依据群落结构的数据，计算了叶片功能属性的群落加权平均值 (CWM)^[17]，用来代表群落水平的叶片属性值。

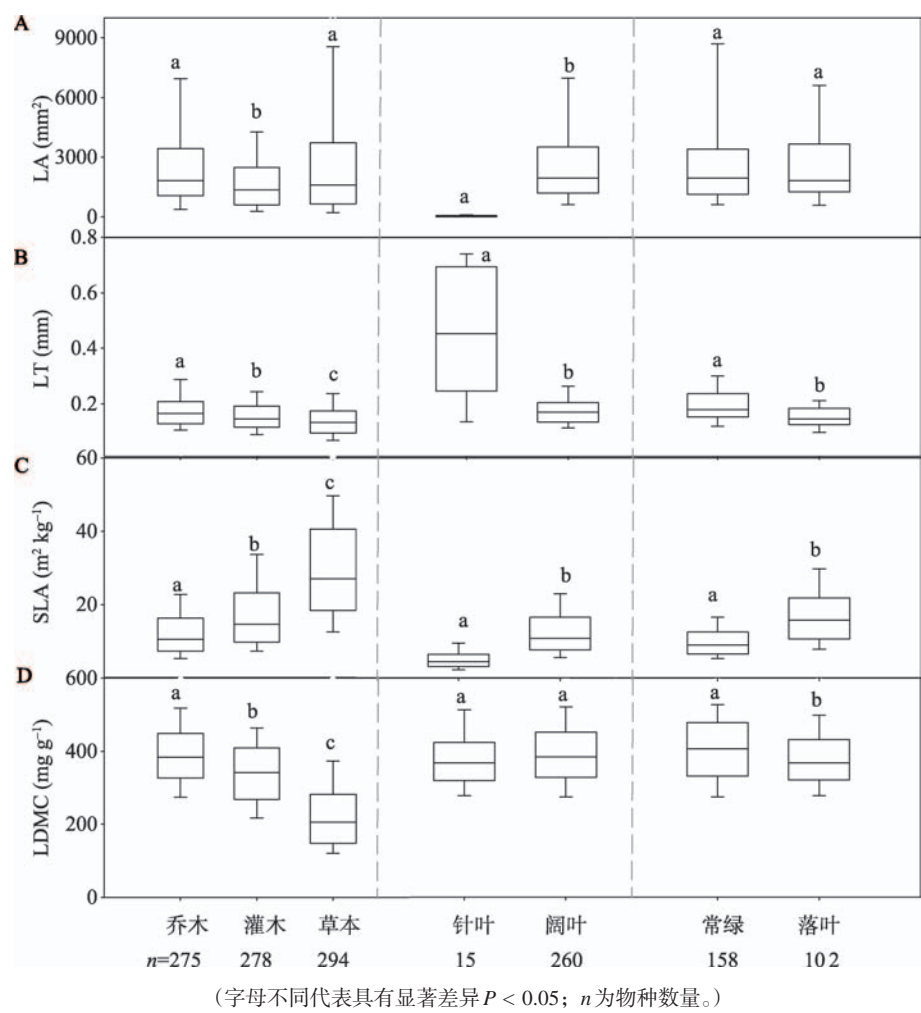


图1 中国东部叶片属性在不同植物功能型之间的差异
Fig. 1 Differences in leaf traits among plant functional types in Eastern China

$$CWM = \sum P_i \times trait_i \tag{1}$$

式中： $trait_i$ 为群落内每个物种的叶片属性值； P_i 为物种 i 的地上生物量占群落内总地上生物量的比例。其中，乔木和灌木植物的地上生物量（包括树叶、树枝和树干）是依据每个乔木样方内出现的所有植株的胸径和树高，利用每个物种对应的不同器官的生物量方程计算得到的。草本植物的地上部分生物量采用收获法获得。

生物量方程来源于中国生态系统研究网络（CERN）（<http://159.226.111.42/pingtai/cernc/index.jsp>）和文献搜集。文中一共采用 246 个生物量方程（ $R^2 = 0.52 \sim 1.00$ ），其中乔木的生物量方程为 235 个，灌木为 21 个，混合生物量方程为 12 个（具体的生物量方程详见 Wang 等^[27]）。对于生物量方程缺失的物种采用同一属或同一功能型的方程来代替。

2.3.4 气象数据来源 气象数据来自中国生态系统研究网络。该气象数据库以国家气象局 1961-2007 年 740 个站点的观测数据为基础，包括太阳总辐射、日照时数、温度、降水、风向、风速、平均气压等气象数据，以及 1:250000 的 500 m×500 m 的数字高程数据，经过数据处理后，生成的全国尺度各种气候要素的 1 km×1 km 栅格数据库^[28]。根据每个取样点的经纬度坐标，提取出各取样点的年均温（MAT）和年均降水量（MAP）数据。

2.4 数据分析

由于叶片属性呈右偏态分布,所以在数据分析时,对叶片属性数据进行了Log10的对数转换,以满足正态分布的要求。

利用单因素方差分析(One-way ANOVA)和LSD多重比较,分析了不同功能型(乔木、灌木和草本;针叶和阔叶;常绿阔叶植物和落叶阔叶植物)之间叶片功能属性的差异。

为了探讨叶片属性参数的纬度变异性,首先利用回归分析考察了物种水平上乔木、灌木和草本(由站点内每个物种的平均值组成)和群落水平(由叶片属性的群落加权平均值组成)的叶片属性的空间格局。然后,利用巢式方差分析(nested ANOVA),将物种水平所有物种的LA、LT、SLA和LDMC的纬度变异性区分为样地间和样地内的变异性。

接下来,进一步利用R语言lme4程序包中的混合效应模型来定量评估植物功能型(包括草本、灌木、针叶植物、常绿阔叶和落叶阔叶乔木)、气候和土壤因子对物种叶片属性空间变异的解释程度;群落水平的叶片属性空间变化的解释因子只包括气候和土壤因素。在混合效应模型中,植物功能型、气候和土壤因子作为固定因素,地点作为随机变量能够将同一地点内各叶片属性之间的非独立性考虑进去^[29]。同时,由于各环境因子之间具有较高的相关性,相关性显著的两个因子中的一个进入主效应模型,来避免解释变量之间的共线性,将具有显著作用的因子和交互作用进入到最终的模型中。如果有多个环境因子都显著,则利用逐步回归来筛选出AIC值(Akaike's Information Criterion, AIC)最小的模型作为最终的拟合模型。

数据分析在SPSS 13.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA, 2004)和R 2.15.2 (version 2.15.2, R Development Core Team 2012)中完成。

3 结果

本研究系统分析了中国东部南北样带9个森林生态系统中847个物种LA、LT、SLA和LDMC的统计特征,并分别从物种水平和群落水平考察了叶片功能属性的纬度变异性及其影响因素。

3.1 叶片功能属性概况

叶片功能属性特征主要包括叶片面积(LA)、叶片厚度(LT)、叶面积指数(SLA)和叶片干物质含量(LDMC)以及这4个叶片属性的群落加权值,即 LA_{CWM} 、 LT_{CWM} 、 SLA_{CWM} 和 $LDMC_{CWM}$ 。

3.1.1 叶片功能属性的物种水平概况 中国东部森林生态系统中847个物种的统计特征,LA、LT、SLA和LDMC的平均值(\pm 标准误)分别为 $2860.01 \pm 135.37 \text{ mm}^2$ 、 $0.17 \pm 0.003 \text{ mm}$ 、 $20.15 \pm 0.43 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ 和 $316.73 \pm 3.81 \text{ mg g}^{-1}$,变化范围分别为4.09~56085.43 mm^2 、0.01~0.78 mm、1.89~94.99 $\text{m}^2 \text{ kg}^{-1}$ 和44.46~775.68 mg g^{-1} (表2),在全球叶片功能属性值的变化范围之内(数据范围:LA为1~946070 mm^2 、LT为0.03~7.5 mm、SLA为2.3~122.8 $\text{m}^2 \text{ kg}^{-1}$ 和LDMC为48~517 mg g^{-1})^[13]。4个叶片属性中LA的变异程度最大(变异系数=1.51),LDMC的变异程度最小(变异系数=0.38)。

3.1.2 叶片功能属性的群落水平概况 在群落水平上, LA_{CWM} 、 LT_{CWM} 、 SLA_{CWM} 和 $LDMC_{CWM}$ 的平均值分别为 $1443.80 \pm 169.35 \text{ mm}^2$ 、 $0.34 \pm 0.03 \text{ mm}$ 、 $9.83 \pm 0.71 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ 和 $421.78 \pm 8.76 \text{ mg g}^{-1}$ 。 LA_{CWM} 的变异程度最大(变异系数=0.66), $LDMC_{CWM}$ 的变异程度最小(变异系数=0.12)(表2)。

表2 中国东部森林叶片功能属性在物种水平和群落水平的统计特征
Tab. 2 Statistics for forest leaf functional traits at the species and community levels in Eastern China

水平	属性	数量*	平均值	最小值	最大值	标准误	变异系数	偏度
物种	LA (mm ²) [†]	847	2860.01	4.09	56085.43	135.37	1.51	5.54
	LT (mm)	847	0.17	0.01	0.78	0.003	0.56	2.71
	SLA (m ² · kg ⁻¹)	847	20.15	1.89	94.99	0.43	0.68	1.29
	LDMC (mg · g ⁻¹)	847	316.73	44.46	775.68	3.81	0.39	0.27
群落	LA _{cwm} (mm ²)	32	1443.80	22.98	3547.5	169.35	0.66	0.49
	LT _{cwm} (mm)	32	0.34	0.18	0.69	0.03	0.46	1.00
	SLA _{cwm} (m ² · kg ⁻¹)	32	9.83	5.08	18.34	0.71	0.41	0.68
	LDMC _{cwm} (mg · g ⁻¹)	32	421.78	364.16	544.01	8.76	0.12	0.72

注：*物种水平上为物种数量，在群落水平上则为乔木样方数量。

3.1.3 不同类型植物叶片属性的差异 单因素方差分析被用来较不同植物功能型（PFT）之间叶片属性的差异（图1），结果表明，在不同生长型中，灌木的LA显著低于草本和乔木（ $F = 6.90$, $P = 0.001$ ），SLA的大小依次为草本>灌木>乔木（ $F = 201.13$, $P < 0.001$ ），而LT和LDMC均为乔木最大，草本最小（LT: $F = 18.39$, $P < 0.001$; LDMC: $F = 231.02$, $P < 0.001$ ）；与针叶相比，阔叶乔木具有较大的LA（ $F = 8.34$, $P = 0.004$ ）和SLA（ $F = 22.55$, $P < 0.001$ ），以及较小的LT（ $F = 213.61$, $P < 0.001$ ），而LDMC在二者之间差异不显著（ $F = 0.36$, $P = 0.549$ ）；与落叶阔叶植物相比，常绿阔叶植物具有较高的LT（ $F = 37.34$, $P < 0.001$ ）和LDMC（ $F = 5.06$, $P = 0.025$ ），以及较低的SLA（ $F = 83.13$, $P < 0.001$ ），LA在二者之间差异不显著（ $F = 0.48$, $P = 0.487$ ）。

3.2 叶片功能属性的纬度格局

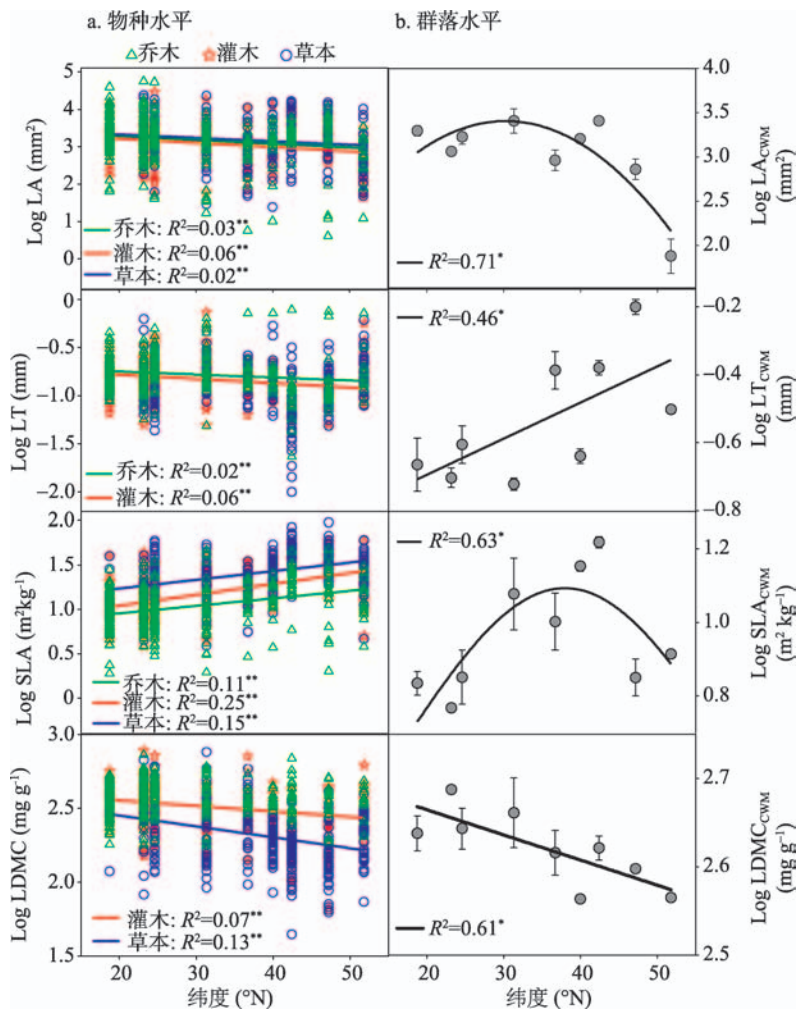
叶片属性的纬度格局在物种水平和群落水平上存在差异（图2）。物种水平上，乔木、灌木和草本植物的叶片属性表现出了相似的纬度变化格局（图2a），具体表现为：随纬度增加，LA、LT和LDMC均显著降低（ $P < 0.05$, 图2a），SLA增加（ $P < 0.05$ ），然而LA和LT沿纬度梯度的变化趋势较弱（ $R^2 = 0.02\sim 0.06$, 图2a）。群落水平上，LA_{cwm}和SLA_{cwm}的纬度变化趋势呈抛物线性，具体表现为：随着纬度增加，LA_{cwm}和SLA_{cwm}先增加到最大值，而后降低（ $P < 0.05$, 图2b）。LT_{cwm}随纬度增加而增加（ $P < 0.05$, 图2b），LDMC_{cwm}随纬度的变化趋势则与之相反（ $P < 0.05$, 图2b）。

利用巢式方差分析，将物种水平上叶片功能属性的纬度变异性区分为样地内和样地间的变异性（图3）。结果表明，物种水平的叶片功能属性38.15%~50.87%的变异性存在于样地内部共存物种之间，只有15.96%~37.20%的变异性能够被样地之间的差异所解释。此外，与SLA和LDMC相比，LA和LT较多的变异性存在于样地内部（> 49%）。

3.3 叶片功能属性纬度变异的影响因素

进一步利用混合效应模型来定量分析各因素对物种水平和群落水平的叶片功能属性纬度变异的解释率（表3，表4），结果显示：物种水平上，植物功能型是影响LA、LT、SLA和LDMC空间变化的主要因素，能够解释物种水平的叶片属性19.43%~41.57%的变异性，而环境因素仅仅解释了总变异的1.65%~9.13%（表3）。

群落水平上，气候条件和土壤N含量的变化是影响叶片属性的群落加权值变化的主要因素（表4）。其中，年均温的空间变化是影响LA_{cwm}和LDMC_{cwm}的纬度变化的主要因素，分别解释了LA_{cwm}和LDMC_{cwm}的25.08%和48.04%变异性；年降水量是LT_{cwm}纬度变化的主要影响因素，解释了其32.75%的变异性；土壤N含量是影响SLA_{cwm}纬度变化的主要因素，解释了其变异性的36.41%。



(只给出了显著的回归关系 $P < 0.05$; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$)

图2 中国东部森林叶片功能属性的纬度变异性

Fig. 2 Latitudinal trends of forest leaf functional traits in Eastern China

4 讨论

本研究系统调查了中国东部9个森林生态系统内847种植物叶片的LA、LT、SLA和LDMC在自然环境梯度下的变异规律，完善了中国森林叶片功能属性地理分布的数据集。与全球范围的数据集相比^[3, 13]，结果在全球区域的数据范围之内。

4.1 物种水平上叶片属性的纬度变异性及影响因素

中国东部森林中乔木、灌木和草本植物叶片功能属性沿纬度梯度的变化格局一致，均表现为SLA随纬度增加而增加，LDMC随纬度增加而降低（图2a）。然而，LA和LT的纬度变化趋势较

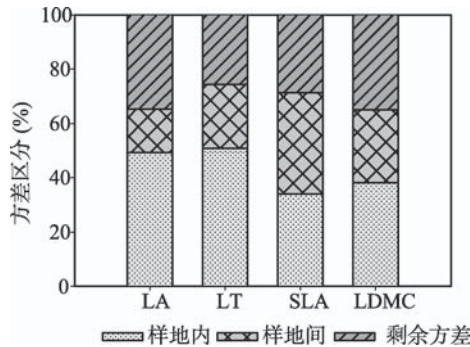


图3 中国东部森林物种水平的叶片功能属性的变异性区分

Fig. 3 Variance partitioning of the total variance of species-level leaf functional traits in Eastern China

表3 中国东部环境因素和植物功能型对叶片属性纬度变化的作用

Tab. 3 Influences of the plant functional type and environmental factors on species-level leaf traits in Eastern China

影响因素	LogLA			LogLT		
	自由度	F 值	解释率(%)	自由度	F 值	解释率(%)
植物功能型	4	56.79**	19.43	4	1.26**	41.57
年均温	1	98.16**	6.72			
年降水量				1	25.22**	1.65
土壤氮	1	30.49**	2.09	1	139.73**	9.13
功能型×年均温						
功能型×年降水量				4	4.45**	1.16
功能型×土壤氮				4	3.90**	1.02
年均温×土壤氮						
年降水量×土壤氮				1	80.67**	5.27
地点	8	6.31**	3.46	8	5.14**	
残差	997		68.31	1001		

	LogSLA			LogLDMC		
	自由度	F 值	解释率(%)	自由度	F 值	解释率(%)
植物功能型	4	163.24**	36.83	4	129.50**	34.18
年均温				1	41.41**	2.19
年降水量	1	127.55**	5.76			
土壤氮	1	197.69**	8.92	1	77.47**	4.09
功能型×年均温				4	9.90**	2.09
功能型×年降水量	4	6.73**	1.21			
功能型×土壤氮	4	2.67 [*]	0.48	4	4.30**	0.91
年均温×土壤氮				1	10.18**	0.54
年降水量×土壤氮	1	12.48**	0.56			
地点	8	3.86**	1.39	8	4.51**	1.90
残差	992		44.85	1022		54.11

注: *; P<0.05; **: P<0.01。

表4 中国东部环境因素对群落水平的叶片属性纬度变化的影响

Tab. 4 Influences of environmental factors on community-level leaf traits in Eastern China

影响因素	LogLA _{cwm}			LogLT _{cwm}		
	自由度	F 值	解释率(%)	自由度	F 值	解释率(%)
年均温	1	3.34 [*]	25.08			
年降水量				1	5.30**	32.75
土壤氮						
年均温×土壤氮						
地点	8	14.09**	58.43	8	14.99**	54.87
残差	22		16.49	22		12.38

	LogSLA _{cwm}			LogLDMC _{cwm}		
	自由度	F 值	解释率(%)	自由度	F 值	解释率(%)
年均温	1	7.77 [*]	16.51	1	22.56**	48.04
年降水量						
土壤氮	1	7.75**	36.41			
年均温×土壤氮	1	0.003	1.79			
地点	8	5.86 [*]	15.42	8	1.471	3.01
残差	20		29.87	22		48.95

注: *; P<0.05; **: P<0.01。

弱 ($R^2 = 0.02 \sim 0.06$)。这主要是由于与SLA和LDMC相比, LA和LT大部分变异性存在于样地内部共存物种之间 ($> 49\%$, 图3), 这部分变异不能被大尺度条件下不同区域之间的环境差异所解释, 从而导致了LA和LT沿着环境梯度较弱的地理格局。类似地, 全球范围内的叶片经济学属性 (SLA、叶片寿命、光合速率以及叶片氮磷含量) 的研究也证明, 叶片功能属性20%~67%的空间变异性存在于同一样地内的共存物种之间^[5, 30]。

植物功能型的空间格局解释了叶片功能属性19.43%~41.57%的纬度变异性 (表3), 而气候和土壤因素对叶片属性空间变异性的作用较弱 (1.65%~9.13%), 这和全球和区域尺度上植物功能型 (PFT) 对叶片形态、养分和生理属性空间变异的解释程度大于环境因素的结论一致^[31-33]。不同植物功能型之间叶片功能属性的差异, 是植物自身遗传因素及其对生境的适应的共同结果^[12, 34]。例如, 在养分贫瘠或动物危害严重的生态系统 (如低纬度地区) 中, 植物优先把碳分配到储存和防御器官, 产生高的LDMC和较低的SLA, 而低SLA往往会导致较长的叶片寿命, 因此, 这类植物多为硬叶或常绿植物^[12, 35]。本研究中具有高LDMC和低SLA的常绿阔叶植物多分布在低纬度地区, 而高SLA和低LDMC的落叶阔叶分布在土壤肥沃的中高纬度地区。最终, 这种物种组成的分布格局导致了SLA随着纬度增加而增加, LDMC随着纬度增加而降低 (图2a)。

尽管气候和土壤因素对物种水平的叶片属性纬度格局的解释程度较低, 但它们对叶片属性的空间分布具有一定程度的直接和间接作用。一方面, 环境因子可以直接影响植物叶片的形态构建及与代谢活动相关的碳分配^[4]。另一方面, 自然条件下, 气候条件塑造了植被类型的大尺度地理格局^[36-37], 同时也调节了土壤资源的可利用性^[30, 38]。

4.2 群落水平上叶片属性的空间格局及影响因素

本研究中, 用叶片功能属性的群落加权平均值来代表群落水平的叶片属性值, 结果发现它们表现出了与物种水平上乔木、灌木和草本叶片属性不同的纬度变异性 (图2)。随着纬度增加, LA_{CWM} 和 SLA_{CWM} 呈抛物线型的变化趋势, 而 LT_{CWM} 线性增加, $LDMC_{CWM}$ 线性降低 (图2b), 并且当考虑物种的相对生物量比例时, 叶片功能属性的群落加权平均值随纬度的变化趋势更加明显 ($R^2 = 0.46 \sim 0.71$)。类似地, Domínguez等^[20]和Vile等^[18]也发现, 与物种水平的均值相比, 植物的相对生长速率和叶片形态、化学属性的群落加权平均值沿着光环境梯度或不同的演替阶段的变化趋势更加明显。这些结果表明, 物种水平的结果或所有物种属性的算术平均值不能反映森林生态系统内群落水平上真实的属性值, 即使采用乔木层植物的叶片属性值 (或平均值) 也无法代替群落的属性值。这是因为生态系统过程和功能主要是由群落内优势物种的功能属性来决定的 (质量比率假说)^[2, 17]。在物种丰富的群落内, 非优势的物种对生态系统功能的影响较小, 如果简单计算群落内所有物种的算术平均值则会削弱优势物种的作用^[18]。相反, 群落加权平均值融合了群落结构和物种信息^[17-18, 20], 能够更好地解释群落对环境因素的响应。

气候和土壤N含量是影响群落水平的叶片功能属性沿纬度变化的主要因素 (表4), 表明气候和土壤养分条件作为主要的环境滤镜, 通过改变群落内的物种组成和群落结构, 进而决定了叶片功能属性的群落加权平均值在不同环境条件下的差异^[20, 39]。根据群落构建理论, 物种对外界环境的适应性差异是群落内物种组成沿着环境梯度变化的主要原因^[39-40]。本研究中, 从南到北, 环境梯度的一端是高温、高湿和土壤养分贫瘠的低纬度地区, 具有低SLA但高LDMC特征的常绿植物占优势 (因而导致低的 SLA_{CWM} 和高 $LDMC_{CWM}$); 另一端, 在中纬度地区, 较高的土壤肥力和季节明显的环境则倾向于选择具有高SLA特征的落叶植物 (产生高的 SLA_{CWM}); 而随着纬度增加, 在寒冷的高纬度地区, 针叶植物 (具有低LA和SLA、高LT的特征) 逐渐成为群落内的优势物种, 这导致

了植物群落具有低的 LA_{CWM} 、 SLA_{CWM} 和高的 LT_{CWM} (图 2b)。

5 结论

(1) 中国东部南北样带 9 个森林站点中 847 个物种的叶片面积 (LA)、叶片厚度 (LT)、比叶面积 (SLA) 和叶片干物质含量 (LDMC) 的平均值 (\pm 标准误) 分别为 $2860.01 \pm 135.37 \text{ mm}^2$ 、 $0.17 \pm 0.003 \text{ mm}$ 、 $20.15 \pm 0.43 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ 和 $316.73 \pm 3.81 \text{ mg g}^{-1}$, 变化范围分别为 $4.09 \sim 56085.43 \text{ mm}^2$ 、 $0.01 \sim 0.78 \text{ mm}$ 、 $1.89 \sim 94.99 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ 和 $44.46 \sim 775.68 \text{ mg g}^{-1}$ 。

(2) 叶片属性的群落加权平均值中, LA_{CWM} 、 LT_{CWM} 、 SLA_{CWM} 和 $LDMC_{CWM}$ 的平均值 (\pm 标准误) 分别为 $1443.80 \pm 169.35 \text{ mm}^2$ 、 $0.34 \pm 0.03 \text{ mm}$ 、 $9.83 \pm 0.71 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ 和 $421.78 \pm 8.76 \text{ mg g}^{-1}$ 。

(3) 叶片功能属性的纬度格局在物种水平和群落水平存在差异。具体表现为: 在物种水平上随着纬度增加, SLA 增加, LDMC 降低, 而 LA 和 LT 变化不明显, 这主要是由于 LA 和 LT 的纬度变异性大多存在于样地内共存物种之间, 从而削弱了 LA 和 LT 在大尺度的空间变异性; 群落水平的叶片属性的纬度变化趋势明显 ($R^2 = 0.46 \sim 0.71$)。随着纬度增加, LA 和 SLA 表现为先增加后降低的趋势, LT 线性增加, 而 LDMC 降低。

(4) 不同因素驱动了叶片属性在物种水平和群落水平的纬度格局。植物功能型的空间变化是调控物种水平上叶片属性纬度变异性的主要因子, 而气候和土壤 N 含量作为主要的环境滤镜通过调控群落内的物种组成, 导致了群落水平的叶片属性的纬度格局。

参考文献(References)

- [1] Vendramini F, Diaz S, Gurrich D E, et al. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*, 2002, 154(1): 147-157.
- [2] Garnier E, Navas M L. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: Concepts, methods and applications for agroecology. *A review. Agronomy for Sustainable Development*, 2012, 32(2): 365-399.
- [3] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51(4): 335-380.
- [4] Moles A T, Perkins S E, Laffan S W, et al. Which is a better predictor of plant traits: Temperature or precipitation? *Journal of Vegetation Science*, 2014, 25(5): 1167-1180.
- [5] Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [6] Li Yonghua, Lu Qi, Wu Bo, et al. A review of leaf morphology plasticity linked to plant response and adaptation characteristics in arid ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2012, 36(1): 88-98. [李永华, 卢琦, 吴波, 等. 干旱区叶片形态特征与植物响应和适应的关系. *植物生态学报*, 2012, 36(1): 88-98.]
- [7] Song Lulu. Research advances on changes of leaf traits along an altitude gradient. *Process in Geography*, 2011, 30(11): 1431-1439. [宋璐璐. 植物叶片性状沿海拔梯度变化研究进展. *地理科学进展*, 2011, 30(11): 1431-1439.]
- [8] Liu C, Wang X P, Wu X, et al. Relative effects of phylogeny, biological characters and environments on leaf traits in shrub biomes across central Inner Mongolia, China. *Journal of Plant Ecology*, 2013, 6(3): 220-231.
- [9] Ordóñez J C, van Bodegom P M, Witte J P M, et al. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 2009, 18(2): 137-149.
- [10] Feng Qihong, Shi Zuomin, Dong Lili, et al. Relationships among functional traits of *Quercus* species and their response to meteorological factors in the temperate zone of the North-South Transect of Eastern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(6): 619-627. [冯秋红, 史作民, 董莉莉, 等. 南北样带温带区栎属树种功能性状间的关系及其对气象因子的响应. *植物生态学报*, 2010, 34(6): 619-627.]
- [11] Shi Yu, Wen Zhongming, Gong Shihui, et al. Traits variations along a climatic gradient in hilly area of Loess Plateau. *Research of Soil and Water Conservation*, 2012, 19(1): 107-116. [施宇, 温仲明, 龚时慧, 等. 黄土丘陵区植物功能性状沿气候梯度的变化规律. *水土保持研究*, 2012, 19(1): 107-116.]

- [12] Poorter H, Niinemets U, Poorter L, et al. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis. *New Phytologist*, 2009, 182(3): 565-588.
- [13] Hodgson J G, Montserrat-Marti G, Charles M, et al. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany*, 2011, 108(7): 1337-1345.
- [14] Niinemets U. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 2001, 82(2): 453-469.
- [15] Moles A T, Wallis I R, Foley W J, et al. Putting plant resistance traits on the map: A test of the idea that plants are better defended at lower latitudes. *New Phytologist*, 2011, 191(3): 777-788.
- [16] Li Dongsheng, Shi Zuomin, Feng Qihong, et al. Response of leaf morphometric traits of *Quercus* species to climate in the temperate zone of the North-South Transect of Eastern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2013, 37(9): 793-802. [李东胜, 史作民, 冯秋红, 等. 中国东部南北样带暖温带区栎属树种叶片形态性状对气候条件的响应. *植物生态学报*, 2013, 37(9): 793-802.]
- [17] Garnier E, Cortez J, Billes G, et al. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 2004, 85(9): 2630-2637.
- [18] Vile D, Shipley B, Garnier E. Ecosystem productivity can be predicted from potential relative growth rate and species abundance. *Ecology Letters*, 2006, 9(9): 1061-1067.
- [19] Perez-Ramos I M, Roumet C, Cruz P, et al. Evidence for a 'plant community economics spectrum' driven by nutrient and water limitations in a Mediterranean rangeland of southern France. *Journal of Ecology*, 2012, 100(6): 1315-1327.
- [20] Domínguez M T, Aponte C, Perez-Ramos I M, et al. Relationships between leaf morphological traits, nutrient concentrations and isotopic signatures for Mediterranean woody plant species and communities. *Plant and Soil*, 2012, 357(1/2): 407-424.
- [21] Bu Wensheng, Zang Runguo, Ding Yi, 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. *Biodiversity Science*, 2013, 21(3): 278-287. [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. *生物多样性*, 2013, 21(3): 278-287.]
- [22] Zhang Xinshi, Yang Dianan. Allocation and study on global change transects in China. *Quaternary Sciences*, 1995, (1): 43-52. [张新时, 杨莫安. 中国全球变化样带的设置与研究. 第四纪研究, 1995, (1): 43-52.]
- [23] Sheng W P, Ren S J, Yu G R, et al. Patterns and driving factors of WUE and NUE in natural forest ecosystems along the North-South Transect of Eastern China. *Journal of Geographical Sciences*, 2011, 21(4): 651-665.
- [24] Zhou Guangsheng, He Qijin. Terrestrial transect study on the responses of ecosystem to global change. *Advances in Earth Sciences*, 2012, 27(5): 563-572. [周广胜, 何奇瑾. 生态系统响应全球变化的陆地样带研究. *地球科学进展*, 2012, 27(5): 563-572.]
- [25] Fang Jingyun, Wang Xiangping. Methods and protocols for plant community inventory. *Biodiversity Science*, 2009, 17(6): 533-548. [方精云, 王襄平. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. *生物多样性*, 2009, 17(6): 533-548.]
- [26] Xiao Qiang, Ye Wenjing, Zhu Zhu, et al. A simple non-destruction method to measure leaf area using digital cameral and Photoshop software. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24(6): 711-714. [肖强, 叶文景, 朱珠, 等. 利用数码相机和Photoshop软件非破坏性测定叶面积的简便方法. *生态学杂志*, 2005, 24(6): 711-714.]
- [27] Wang R L, Yu G R, He N P, et al. Latitudinal variation of leaf stomatal traits from species to community level in forests: Linkage with ecosystem productivity. *Scientific Reports*, 2015, 5: 14454. doi: 10.1038/srep14454.
- [28] Zhu Xudong, He Hongling, Liu Min, et al. Spatio-temporal variation of photosynthetically active radiation in China in recent 50 years. *Journal of Geographical Sciences*, 2010, 65(3): 270-280. [朱旭东, 何洪林, 刘敏, 等. 近50年中国光合有效辐射的时空变化特征. *地理学报*, 2010, 65(3): 270-280.]
- [29] Chen Y H, Han W X, Tang L Y, et al. Leaf nitrogen and phosphorus concentrations of woody plants differ in responses to climate, soil and plant growth form. *Ecography*, 2013, 36(2): 178-184.
- [30] Freschet G T, Dias A T C, Ackerly D D, et al. Global to community scale differences in the prevalence of convergent over divergent leaf trait distributions in plant assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 2011, 20(5): 755-765.
- [31] Reich P B, Wright I J, Lusk C H. Predicting leaf physiology from simple plant and climate attributes: a global GLOPNET analysis. *Ecological Applications*, 2007, 17(7): 1982-1988.
- [32] Han W, Chen Y, Zhao F J, et al. Floral, climatic and soil pH controls on leaf ash content in China's terrestrial plants. *Global Ecology and Biogeography*, 2012, 21(3): 376-382.
- [33] Han Wei, Liu Chao. Responses of leaf morphological traits for broadleaved woody plants along the altitudinal gradient of Changbai Mountai, northeastern China. *Journal of Beijing Forestry University*, 2014, 36(4): 47-53. [韩威, 刘超. 长白山

- 山阔叶木本植物叶片形态性状沿海拔梯度的响应特征. 北京林业大学学报, 2014, 36(4): 47-53.]
- [34] Kikuzawa K, Onoda Y, Wright I J, et al. Mechanisms underlying global temperature-related patterns in leaf longevity. *Global Ecology and Biogeography*, 2013, 22(8): 982-993.
- [35] Garnier E, Shipley B, Roumet C, et al. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 2001, 15(5): 688-695.
- [36] Gurevitch J, Scheiner S M, Fox G A. *The Ecology of Plants*. Sinauer Associates Incorporated, 2002.
- [37] Han W X, Fang J Y, Reich P B, et al. Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China. *Ecology Letters*, 2011, 14(8): 788-796.
- [38] Chapin F S III, Matson P A, Mooney H A. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York: Springer, 2002.
- [39] Cornwell W K, Ackerly D D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 2009, 79(1): 109-126.
- [40] Andersen K M, Endara M J, Turner B L, et al. Trait-based community assembly of understory palms along a soil nutrient gradient in a lower montane tropical forest. *Oecologia*, 2012, 168(2): 519-531.

Latitudinal patterns and influencing factors of leaf functional traits in Chinese forest ecosystems

WANG Ruili^{1,2}, YU Guirui¹, HE Nianpeng¹, WANG Qiufeng¹, ZHAO Ning^{1,2}, XU Zhiwei^{1,2}

(1. Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling,

Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, CAS, Beijing 100101, China;

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: To explore the large-scale changes in leaf functional traits from the species level to community level and their influencing factors in Eastern China, we investigated leaf area (LA), leaf thickness (LT), specific leaf area (SLA) and leaf dry matter content (LDMC) across 847 species from nine typical forest ecosystems along the North-South Transect of Eastern China (NSTEC) between July and August in 2013, and we also calculated the community weighted means (CWM) of leaf traits on the basis of the relative dominance of each species within the community. Our results showed that, for all 847 species, the means (\pm SE) of LA, LT, SLA, and LDMC were $2860.01 \pm 135.37 \text{ mm}^2$, $0.17 \pm 0.003 \text{ mm}$, $20.15 \pm 0.43 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ and $316.73 \pm 3.81 \text{ mg g}^{-1}$, respectively. In addition, SLA increased and LDMC decreased with the increasing latitude, whereas no clear latitudinal trends of LA and LT were found ($R^2 = 0.02-0.06$), as latitudinal changes were mainly affected by plant functional types. At the community level, more significant spatial patterns of leaf traits were observed ($R^2 = 0.46-0.71$). Generally, as latitude increased, LA_{CWM} and SLA_{CWM} varied nonlinearly, while LT_{CWM} increased and LDMC_{CWM} decreased linearly, which were influenced by climate and soil N. This study improved the biogeographical database of leaf functional traits from tropical to cold-temperate forests in eastern China and emphasized the importance of scaling-up in the study of plant traits.

Keywords: geographical pattern; leaf functional traits; community weighted mean; North-South Transect of Eastern China