

干旱和湿润生境中主要优势树种叶片功能性状的比较*

董廷发^{1,2} 冯玉龙^{3**} 类延宝¹ 张丽坤^{1,2}

(¹ 热带森林生态学重点实验室, 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303; ² 中国科学院研究生院, 北京 100049;

³ 沈阳农业大学生物科学技术学院, 沈阳 110866)

摘要 以云南南部的沟谷雨林(湿润生境)和干热河谷萨瓦纳(savanna)稀树灌丛(干旱生境)中共31种主要优势木本植物为材料,研究了叶片主要功能性状单位面积叶干重(LMA)、单位干重氮含量(N_{mass})和单位干重最大净光合速率(A_{mass}) 在2个生境中的差异及各性状间的关系。结果表明:在物种水平上,干旱和湿润生境中各树种的LMA值分别为46.88~178.63和45.35~93.16 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$; A_{mass} 值分别为48.12~176.65和71.38~265.76 $\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$; N_{mass} 值分别为11.8~36.71和12.98~31.78 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$;在群落水平上,干旱生境中LMA显著高于湿润生境,而 A_{mass} 显著低于湿润生境, N_{mass} 在2个生境中差异不显著;在群落尺度上,干旱生境中LMA与 N_{mass} 和 A_{mass} 均呈显著负相关;在2个生境中 N_{mass} 与 A_{mass} 均呈显著正相关。同一生境下不同植物对环境的适应策略有差异,但各性状间的相关关系具有趋同性;从湿润到干旱生境,植物由快速生长转向以提高资源利用效率为主的适应策略。

关键词 光合作用; 单位面积叶干重; 叶氮含量; 降水; 适应策略

中图分类号 Q945 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2012)5-1043-07

Comparison on leaf functional traits of main dominant woody species in wet and dry habitats. DONG Ting-fa^{1,2}, FENG Yu-long^{3**}, LEI Yan-bao¹, ZHANG Li-kun^{1,2} (¹ Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China; ² Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³ College of Bioscience and Biotechnology, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2012, 31(5): 1043–1049.

Abstract: Three key leaf functional traits [leaf dry mass per area (LMA), leaf nitrogen concentration per unit mass (N_{mass}), and mass-based maximum photosynthetic rate (A_{mass})] were measured in 31 woody species from tropical lowland rain forest with high rainfall and from dry-hot valley savanna with low rainfall in southern Yunnan. The results indicated that LMA was 46.88–178.63 and 45.35–93.16 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$, A_{mass} was 48.12–176.65 and 71.38–265.76 $\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$, and N_{mass} was 11.8–36.71 and 12.98–31.78 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ in the dry savanna and the wet rain forest, respectively. At the community level, A_{mass} was lower but LMA was higher in the plants of dry habitat than in wet habitat. N_{mass} was not significantly different between the plants from the two habitats. LMA was negatively associated with N_{mass} and A_{mass} in dry habitat; A_{mass} and N_{mass} were positively associated in both habitats. Our results indicated that correlations among the traits of plants from the same habitat converged although adaptive strategies were different among species. The adaptive strategies of dominant species changed from faster returns on investments in dry mass in wet habitat to slower return to high resource-use efficiency in dry habitat.

Key words: photosynthesis; leaf dry mass per area; leaf nitrogen content per unit mass; precipitation; adaptive strategy.

* 中国科学院知识创新工程重要方向性项目(KSCX2-YW-Z-1019)资助。

** 通讯作者 E-mail: fyl@xtbg.ac.cn

收稿日期: 2011-11-27 接受日期: 2011-12-31

植物功能性状(plant functional traits)是植物生长在不同的环境中,经过长期的自然选择及适应进化逐渐形成,并对生态系统功能有一定影响的内在生理和外形态特性(Cunningham *et al.*, 1999; Westoby *et al.*, 2002)。从功能性状角度研究生态学问题已经取得一些成就,如物种共存(Ackerly & Cornwell, 2007)、生物入侵(Feng *et al.*, 2008, 2009)、营养循环(Kerkhoff *et al.*, 2006)、碳平衡以及土地利用和植被恢复等(Cornelissen *et al.*, 2003; Ackerly & Cornwell, 2007)。其中,植物功能性状与环境的关系,即环境如何影响植物的功能性状和各性状之间如何协调适应环境变化备受关注(Reich *et al.*, 1997; Wright *et al.*, 2005; 孟婷婷等, 2007)。量化植物性状和环境的关系和研究各性状间的关联有助于理解植物对环境的适应策略和各性状之间相互作用机制、植物对资源的利用和分配过程(Westoby *et al.*, 2002; Kerkhoff *et al.*, 2006),对探讨植被分布的进化历史和预测植被和生产力随气候的变化也具有重要意义(Tilman *et al.*, 1997; Ackerly & Cornwell, 2007; He *et al.*, 2009)。

与全球尺度相比,区域尺度上叶片功能性状与环境的关系表现得更为明显(Díaz *et al.*, 1998; Wright *et al.*, 2004),因而在较为单一的环境梯度因子影响下研究性状的变化更有利于量化性状对环境的响应。水分是影响植物功能性状的重要环境因子,生长在干旱环境中的植物进化出一系列的适应特征,比如物候特征、形态特征、解剖结构特征及生理特征等(Lambers *et al.*, 1998; 肖春旺等, 2002; Zhang *et al.*, 2007),相关研究已有很多,如控制条件下水分对植物的形态和生理特性的影响(Galmés *et al.*, 2007; 程徐冰等, 2011)以及水分和其他因子(如光、温度和土壤养分等)相互作用等(Field *et al.*, 1983; Cunningham *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2001, 2005; Feng & Li, 2007)。研究发现,随降雨量降低,单位面积叶干重(LMA)增大、单位干重氮含量(N_{mass})和单位干重最大光合速率(A_{mass})降低(Cunningham *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2001; Galmés *et al.*, 2007)。但这些研究多数是在人工控制条件下进行的,或只针对少数物种或个别物种或种群(刘金环等, 2006; Galmés *et al.*, 2007; 程徐冰等, 2011; Wei *et al.*, 2011),这些结果在自然群落中是否成立尚不清楚。因此,系统地研究群落中植物对环境胁迫的适应对策更有意义(Wright *et al.*, 2005; 尧婷

婷等, 2010)。LMA、 N_{mass} 和 A_{mass} 是反映植物适应环境策略的重要性状(Westoby *et al.*, 2002; Wright *et al.*, 2001, 2004; Cornelissen *et al.*, 2003; Reich & Oleksyn, 2004),与植物的生存能力、生产力、优势度和分布密切相关(冯玉龙等, 2002)。为进一步探究植物适应不同降水生境的策略,本研究测定了云南西双版纳沟谷雨林和元江干热河谷萨瓦纳(savanna)稀树灌丛中主要优势树种的LMA、 N_{mass} 和 A_{mass} ,分析了干旱和湿润生境下各性状的差异和各性状之间的关系。

1 研究地区与研究方法

1.1 自然概况

研究地点位于云南南部中国科学院西双版纳热带植物园内的沟谷雨林(21°56'N, 101°15'E; 海拔600 m)和元江生态站附近的干热河谷型萨瓦纳植被(23°28'N, 102°10.38'E; 海拔540 m)。西双版纳热带植物园年均降雨量为1500~1600 mm,具有明显的雨季(5—10月)和干季(11月—翌年4月)之分,干季多雾,全年湿润,年均气温21.7℃,年蒸发量约为1369 mm,年均相对湿度约为86%;土壤类型为砖红土;属北热带西南季风气候,为热带季节雨林植被类型(朱华, 2005)。元江县气象站(23°36'N, 101°59'E; 海拔396 m),资料显示,该县年均温23.7℃,年降雨量为805 mm,但降雨量季节变化大,旱季(11月—翌年5月)仅占全年降雨量的21%,且年蒸发量大,约为3800 mm,年均相对湿度约为60%;干旱燥热,与典型萨瓦纳气候相似;土壤类型为燥红土(金振洲和欧晓昆, 2000; 宋富强和曹坤芳, 2005)。

1.2 研究方法

2011年7月,在2个研究地点共选择21科31种主要优势木本植物(表1)为材料,物种的选择参照黄钰辉等(2007)与金振洲和欧晓昆(2000)。选择易于观测,且对干旱气候敏感的3个关键叶片性状:1)单位面积叶干重(LMA),LMA较高的物种其叶片一般较厚,是植物对干旱环境的一种适应形态(Cunningham *et al.*, 1999);2)单位干重叶氮含量(N_{mass}),氮是光合作用过程中酶的主要组成部分,与光合作用紧密相关(Field & Mooney, 1983; Feng *et al.*, 2009);3)单位干重最大光合速率(A_{mass}), A_{mass} 是植物碳收获速率,能直接反映植物的生存状况,对水热变化也较为敏感(Cornelissen *et al.*,

2003)。每个树种选择 3~5 株(每株高度约 2 m), 每个植株选择 1 片向阳的成熟完好叶片,于晴朗的天气 9:00—11:30 用便携式光合仪(Li-Cor, Lincoln, Nebraska, USA) 测定光合作用。测定时光强设定为 $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, CO_2 浓度为 $380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 叶温为 25°C , 空气相对湿度为 60%~70%, 数据稳定后(一般 2~4 min) 记录单位面积最大光合速率。把测定光合作用的叶片及其周围相似的阳生成熟叶片剪下,用自封袋装好,带回实验室用佳能 LiDE110 扫描仪(Canon, Bangkok, Thailand) 扫描,利用 ImageJ (National Institutes of Health, USA) 软件

计算叶片面积。之后, 60°C 下烘干至恒重,电子天平称重,用碳氮分析仪(Vario MAX CN, Elementar Analysensysteme, GmbH, Germany) 测定叶片氮含量。LMA 为叶片干重与鲜叶面积之比; A_{mass} 为单位面积叶片净光合速率与 LMA 之比。

1.3 数据分析

对各性状值进行正态检验,发现均符合正态分布。用方差分析检验干旱和湿润生境下优势种叶片功能性状差异显著性;用 Pearson 相关系数(two-tailed) 检验各功能性状间的相关显著性。分析所用软件为 SPSS 17.0 (SPSS Inc., Chicago, USA) 。

表 1 2 个研究地点 31 种优势木本植物叶片单位面积重(LMA)、单位重氮含量(N_{mass})和单位重最大光合速率(A_{mass})
Table 1 Leaf dry mass per area (LMA), nitrogen concentration per unit mass (N_{mass}), and mass-based maximum photosynthetic rate (A_{mass}) of 31 dominant woody species in the two study sites

地点	树种	习性	LMA ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)	N_{mass} ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	A_{mass} ($\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$)
西双版纳 沟谷雨林	滇印杜英 <i>Elaeocarpus decurvatus</i> Diels.	E	45.35 ± 1.10	19.19 ± 0.31	214.69 ± 6.60
	披针叶楠 <i>Phoebe lanceolata</i> (Wall. ex Nees) Nees.	E	47.69 ± 3.09	18.31 ± 1.66	132.46 ± 7.24
	聚果榕 <i>Ficus racemosa</i> L.	E	49.79 ± 0.44	28.82 ± 0.28	265.72 ± 2.50
	玉蕊 <i>Barringtonia racemosa</i> (L.) Spreng.	E	50.43 ± 3.15	30.58 ± 1.20	252.05 ± 2.43
	番龙眼 <i>Pometia tomentosa</i> (Bl.) Teysm. et Binn.	E	50.48 ± 0.97	18.17 ± 1.07	144.48 ± 6.84
	云南蕊木 <i>Kopsia officinalis</i> Tsiang et P. T. Li.	E	51.88 ± 2.25	11.80 ± 0.31	150.31 ± 4.17
	望天树 <i>Parashorea chinensis</i> Wang Hsie.	E	52.82 ± 2.42	21.22 ± 0.12	123.13 ± 3.76
	假海桐 <i>Pittosporopsis kerrii</i> Craib.	E	53.43 ± 1.15	20.15 ± 0.19	170.85 ± 3.66
	木奶果 <i>Baccaurea ramiflora</i> Lour.	E	58.50 ± 4.13	15.80 ± 0.49	88.79 ± 4.36
	窄序芽豆树 <i>Millettia leptobotrya</i> Dunn.	E	58.76 ± 7.34	36.71 ± 2.21	149.74 ± 9.70
	小叶藤黄 <i>Garcinia parvifolia</i> Miq.	E	61.44 ± 3.05	15.57 ± 0.32	108.95 ± 3.43
	团花 <i>Neolamarckia cadamba</i> (Roxb.) Bosser.	E	73.11 ± 1.06	25.80 ± 0.15	225.14 ± 3.75
	番石榴 <i>Psidium guajava</i> L.	E	89.49 ± 5.64	17.83 ± 1.12	138.53 ± 6.86
	垂叶榕 <i>Ficus benjamina</i> L.	E	90.31 ± 3.18	18.93 ± 0.98	130.51 ± 3.01
	阔叶蒲桃 <i>Syzygium latilimbum</i> Merr. et Perry.	E	93.16 ± 3.25	11.89 ± 0.20	71.38 ± 1.02
	虾子花 <i>Woodfordia fruticosa</i> (L.) Kurz.	D	57.12 ± 3.89	17.73 ± 0.59	244.02 ± 4.88
	木棉 <i>Bombax malabaricum</i> DC.	D	71.42 ± 6.53	20.65 ± 1.73	265.76 ± 3.98
	平均值 ± 标准误		62.07 ± 3.81	20.54 ± 1.59	169.21 ± 15.3
元江	聚果榕 <i>Ficus racemosa</i> L.	E	67.00 ± 3.14	23.67 ± 0.14	143.62 ± 5.45
	番石榴 <i>Psidium guajava</i> L.	E	136.95 ± 4.78	13.19 ± 0.29	90.28 ± 6.75
	清香木 <i>Pistacia weinmannifolia</i> J. Poisson ex Franch.	E	143.04 ± 14.54	15.68 ± 2.28	87.26 ± 2.11
	绣鳞木犀榄 <i>Olea ferruginea</i> Royle.	E	178.63 ± 5.08	14.05 ± 0.97	67.33 ± 3.44
	浆果楝 <i>Cipadessa baccifera</i> (Roth.) Miq.	D	46.88 ± 1.37	31.78 ± 3.16	166.51 ± 7.68
	心叶木 <i>Haldina cordifolia</i> (Roxb.) Ridsd.	D	60.33 ± 1.20	25.16 ± 0.40	155.89 ± 2.28
	宿萼木 <i>Strophoblachia fimbriatylx</i> Boerl.	D	62.76 ± 0.94	25.24 ± 2.54	140.02 ± 5.04
	老人皮 <i>Polyalthia cerasoides</i> (Roxb.) Benth. et Hook. f. ex Bedd.	D	66.59 ± 3.91	27.43 ± 2.72	132.43 ± 6.05
	土密藤 <i>Bridelia stipularis</i> (Linn.) Bl.	D	74.04 ± 2.76	22.28 ± 1.31	176.65 ± 2.55
	厚皮树 <i>Lannea coromandelica</i> (Houtt.) Merr.	D	79.29 ± 2.80	17.28 ± 0.42	158.40 ± 11.78
	疏序黄荆 <i>Vitex negundo</i> L. form. <i>laxipaniculata</i> Pei.	D	86.62 ± 4.53	17.44 ± 0.57	146.63 ± 3.89
	虾子花 <i>Woodfordia fruticosa</i> (L.) Kurz.	D	94.90 ± 0.37	13.34 ± 0.18	154.38 ± 2.06
	羊蹄甲 <i>Bauhinia tenuiflora</i> Wattex C. B. Clarke.	D	95.74 ± 5.74	20.34 ± 0.28	131.55 ± 7.72
	光叶榄仁 <i>Terminalia franchetii</i> Gagnep. var. <i>glabra</i> Exell.	D	111.49 ± 1.65	14.04 ± 0.35	95.15 ± 2.76
	三叶漆 <i>Terminthia paniculata</i> (Wall. ex G. Don) C. Y. Wu et T. L. Ming.	D	124.27 ± 2.43	12.98 ± 0.12	74.91 ± 1.09
	木棉 <i>Bombax malabaricum</i> DC.	D	140.40 ± 3.65	25.12 ± 0.16	132.14 ± 2.57
	余甘子 <i>Phyllanthus emblica</i> L.	D	140.68 ± 2.89	13.98 ± 0.69	124.81 ± 4.52
	白皮乌口树 <i>Tarenna depauperata</i> Hutch.	D	160.72 ± 2.31	17.47 ± 1.73	48.42 ± 2.07
	平均值 ± 标准误		103.91 ± 9.24	19.47 ± 1.37	123.69 ± 8.80

数据为平均值 ± 标准误($n = 3 \sim 5$); 习性 E 代表常绿, D 代表落叶。

2 结果与分析

2.1 2种生境下优势种叶片功能性状的比较

从表1可以看出,在物种水平上,湿润生境(西双版纳沟谷雨林)中常绿树种占优,各树种间LMA值为 $45.35 \sim 93.16 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,变异系数为6.14%;干旱生境(元江干热河谷萨瓦纳稀树灌丛)中落叶树种占优,LMA值为 $46.88 \sim 178.63 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,变异系数为8.89%,较湿润生境,各树种间的LMA差异较大。湿润生境中各树种间 A_{mass} 值为 $71.38 \sim 265.76 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$,变异系数为9.01%;干旱生境下各树种间 A_{mass} 值为 $48.12 \sim 176.65 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$,变异系数为7.11%,较湿润生境,各种间 A_{mass} 差异较小。湿润和干旱生境中不同树种间 N_{mass} 的差异相似,数值范围分别为 $11.8 \sim 36.71$ 、 $12.98 \sim 31.78 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,变异系数分别为7.74%、7.03%。在群落水平上,湿润生境中LMA低于、 A_{mass} 高于干旱生境中的值($P < 0.05$;图1),而 N_{mass} 在2个生境中差异不显著($P > 0.05$;图1)。

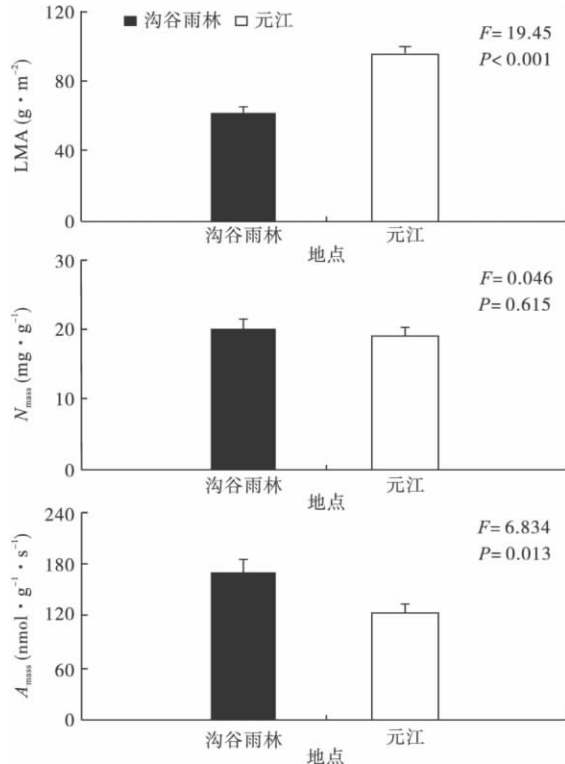


图1 干旱($n = 18$)和湿润($n = 17$)生境中优势种LMA、 N_{mass} 和 A_{mass} 的差异。平均值 $\pm$ 标准误

Fig.1 LMA, N_{mass} and A_{mass} for the dominant species in dry ($n = 18$) and wet ($n = 17$) habitats. Mean $\pm$ SE

2.2 主要功能性状间的关系

在干旱生境中, A_{mass} 和 N_{mass} 均与LMA呈显著的负相关($P < 0.05$) (图2);在湿润生境中 A_{mass} 和 N_{mass} 与LMA的相关性不显著(图2)。在2个生境中, A_{mass} 均与 N_{mass} 呈显著的正相关($P < 0.05$),且在相同的 N_{mass} 下,湿润生境中 A_{mass} 高于干旱生境(图2)。

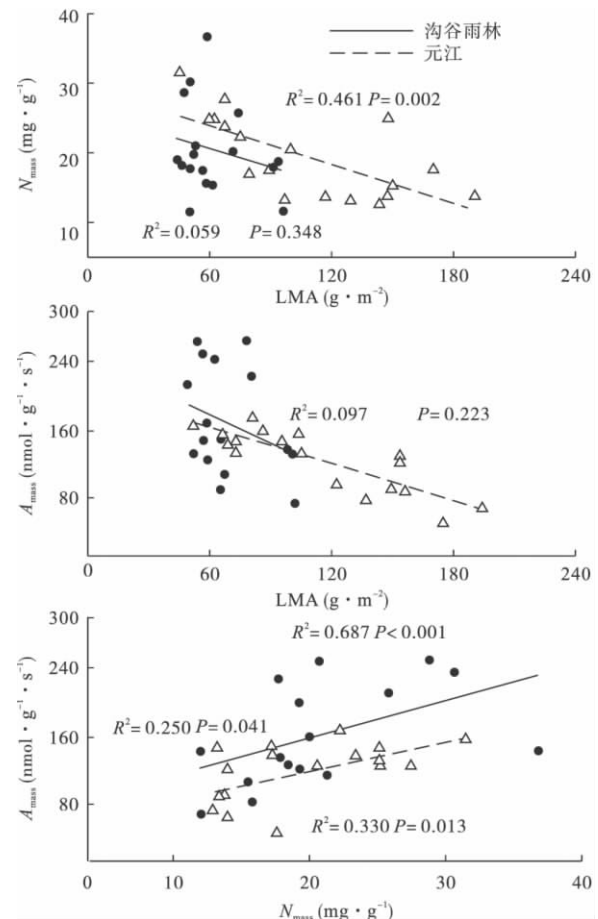


图2 干旱(空三角)和湿润(实圆点)生境中优势种LMA、 N_{mass} 和 A_{mass} 间的关系

Fig.2 Relationships among LMA, N_{mass} and A_{mass} for the dominant species in the dry (open triangle) and wet (filled circle) habitats

3 讨论

3.1 水分对叶片主要功能性状的影响

LMA较好地反映了植物对资源的利用方式(Poorter *et al.*, 2009)和对环境的适应策略(Ninemets, 2001; Cornelissen *et al.*, 2003)。许多研究表明,与湿润生境相比,干旱生境中LMA更大(Field *et al.*, 1983; Cunningham *et al.*, 1999; 尧婷婷等, 2010),这与本研究结果一致(图1)。LMA越

大,叶片的厚度和(或)密度就越大(Niinemetts, 2001; 刘金环等, 2006),植物对单位面积叶片的投资就更多(Villar & Merino, 2001)。对于受水分胁迫(干旱生境中)的植物(尤其是常绿植物)来说,较大的 LMA 有利于提高水分利用效率(Field *et al.*, 1983; Wright *et al.*, 2001)和降低植食性天敌以及风、霜和雪等的危害(Roderick *et al.*, 1999; Poorter *et al.*, 2009),延长叶片寿命(Kikuzawa, 1991),这样就能延长叶片碳积累的时间和提高资源利用效率(Evans & Poorter, 2001)。本研究中,干旱生境的降雨量明显低于、而蒸发量明显高于湿润生境,干旱生境中高的 LMA 有利于植物提高水分利用效率。这一推测已被 ^{13}C 稳定性同位素测定结果所证实(Zhang *et al.*, 2007; Zhu *et al.*, 2010)。此外,干热河谷不仅水分缺乏,而且温度高、光照强,叶片的 LMA 较高有利于植物光保护(Zhang *et al.*, 2007)。

许多研究发现,与湿润生境相比,干旱生境中 N_{mass} 更低(Roderick *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2001; Galmés *et al.*, 2007);但也有研究表明,干旱中 N_{mass} 更高(Killingbeck & Whitford, 1996; Pavón *et al.*, 2005)。本研究发现,在干旱与湿润生境中 N_{mass} 差异不显著(图 1)。在干旱生境中叶片角质层通常较厚(Roderick *et al.*, 1999; 宋富强和曹坤芳, 2005)、结构组织较多,导致叶片中叶肉细胞比例降低(冯玉龙等, 2002);同时干旱缺水还可能会降低地表凋落物分解速率和土壤养分的矿化速率(Zhang *et al.*, 2007),这些均可导致 N_{mass} 降低。本研究中,干旱生境下大多数树种为落叶树种,其叶寿命较短,选择逃避干旱的策略(金振洲和欧晓昆, 2000; Zhang *et al.*, 2007),这可能有利于 N_{mass} 提高。当然,在不同生境中, N_{mass} 与植物生活型的关系还需进一步探究。此外,本研究中 2 个生境下 N_{mass} 均值(分别为 20.54 和 19.47 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)均高于全球热带植物叶片 N_{mass} 的均值(17.27 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$) (Reich & Oleksyn, 2004),说明这 2 个生境中植物叶片 N_{mass} 并不低。本研究中 2 个生境均受印度洋暖湿气流的影响,雨季植物能较好地吸收养分,这在一定程度上增加了 N_{mass} 。

干旱生境中 A_{mass} 显著低于湿润生境中的值(图 1C),这与干旱生境中 LMA 较高有关,较高的 LMA 降低了叶氮向光合机构的分配比例,从而降低光合氮含量和光合速率(Feng *et al.*, 2009)。为提高水资源的利用效率,干旱生境下植物叶片气孔导度降低(Zhang *et al.*, 2007),这也导致 A_{mass} 下降。

在干旱和湿润生境中,叶片功能性状 LMA 和 A_{mass} 的变化表明了植物对水分适应策略的改变,即由快速生长转向为提高水分利用效率,这些功能性状的变化体现了植物为最大化碳收获所采取的生存和适应策略(Kikuzawa, 1991; Evans & Poorter, 2001; Wei *et al.*, 2011)。

3.2 功能性状间的关系

各生境中优势物种的功能性状具有相似的相关关系,反映了植物环境适应策略的趋同性。 N_{mass} 和 A_{mass} 均与 LMA 呈负相关, A_{mass} 与 N_{mass} 呈正相关(图 2),这与 Reich 等(1997)的研究结果一致。LMA 越高,叶片厚度和(或)密度越大(Niinemetts, 2001; 刘金环等, 2006),可能限制了到达叶片内部叶绿体的光强度、加大了 CO_2 在叶肉组织中的传导阻力和(或)延长了气体在叶内的传导距离(Parkhurst, 1994),也可能降低了叶氮向光合器官的分配比例(Poorter & Evans, 1998; Feng *et al.*, 2008, 2009),从而使 A_{mass} 和 N_{mass} 降低。Wright 等(2004)通过对全球不同生境中 2000 多种植物叶片功能性状的研究发现, LMA 较低, N_{mass} 和 A_{mass} 较高,表明植物通过快速的养分循环来适应环境;而 LMA 较高时, N_{mass} 和 A_{mass} 较低,表明植物通过慢速的养分循环来求得生存。本研究表明,随生境降雨量减少,植物发生了上述适应策略的转换,体现了植物结构和功能的协同性(Tilman *et al.*, 1997; He *et al.*, 2009; Wei *et al.*, 2011)。

本文探讨了 3 个关键功能性状如何随生境水分变化而变化及其相关性,至于其他性状如何变化还需进一步研究。除水分条件外,干旱和湿润生境中其它环境因子,如光强、土壤养分、温度和生物因子等也有差异,这些环境因子及其与水分的相互作用如何影响植物功能性状、植物如何适应生态因子间错综复杂的相互作用等值得进一步研究。

致谢 感谢中国科学院西双版纳热带植物园元江生态站在实验中,刘俊雁、王睿芳和 Douglas A. Schaefer 在论文撰写中给予的帮助。

参考文献

- 程徐冰, 吴 军, 韩士杰, 等. 2011. 减少降水对长白山蒙古栎叶片生理生态特性的影响. 生态学杂志, 30(9): 1908–1914.
- 冯玉龙, 曹坤芳, 冯志立, 等. 2002. 四种热带雨林树种幼苗比叶重, 光合特性和暗呼吸对生长光环境的适应. 生

- 态学报, 22(6): 901–910.
- 黄钰辉, 官丽莉, 周国逸, 等. 2007. 西双版纳热带季节雨林和哀牢山中山湿性常绿阔叶林优势植物及地表凋落物层的热值. *植物生态学报*, 31(3): 457–463.
- 金振洲, 欧晓昆. 2000. 元江、怒江、金沙江、澜沧江干热河谷植被(第1版). 昆明: 云南大学出版社和云南科技出版社.
- 刘金环, 曾德慧, Lee DK. 2006. 科尔沁沙地东南部地区主要植物叶片性状及其相互关系. *生态学杂志*, 25(8): 921–925.
- 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 2007. 植物功能性状与环境 and 生态系统功能. *植物生态学报*, 31(1): 150–165.
- 宋富强, 曹坤芳. 2005. 元江干热河谷植物叶片解剖和养分含量特征. *应用生态学报*, 16(1): 33–38.
- 肖春旺, 周广胜, 马风云. 2002. 施水量变化对毛乌素沙地优势植物形态与生长的影响. *植物生态学报*, 26(1): 69–76.
- 尧婷婷, 孟婷婷, 倪健, 等. 2010. 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. *生物多样性*, 18(2): 188–197.
- 朱华. 2005. 滇南热带季雨林的一些问题讨论. *植物生态学报*, 29(1): 170–174.
- Ackerly DD, Cornwell WK. 2007. A trait-based approach to community assembly: Partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, 10: 135–145.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, et al. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51: 335–380.
- Cunningham SA, Summerhayes B, Westoby M. 1999. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecological Monographs*, 69: 569–588.
- Díaz S, Cabido M, Casanoves F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9: 113–122.
- Evans JR, Poorter H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: The relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment*, 24: 755–767.
- Feng YL, Fu GL, Zheng YL. 2008. Specific leaf area relates to the differences in leaf construction cost, photosynthesis, nitrogen allocation and use efficiencies between invasive and noninvasive alien congeners. *Planta*, 228: 383–390.
- Feng YL, Lei YB, Wang RF, et al. 2009. Evolutionary tradeoffs for nitrogen allocation to photosynthesis versus cell walls in an invasive plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106: 1853–1856.
- Feng YL, Li X. 2007. The combined effects of soil moisture and irradiance on growth, biomass allocation, morphology and photosynthesis in *Amomum villosum*. *Agroforestry Systems*, 71: 89–98.
- Field C, Merino J, Mooney HA. 1983. Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use efficiency in five species of California evergreens. *Oecologia*, 60: 384–389.
- Galmés J, Abadía A, Medrano H, et al. 2007. Photosynthesis and photoprotection responses to water stress in the wild-extinct plant *Lysimachia minoricensis*. *Environmental and Experimental Botany*, 60: 308–317.
- He JS, Wang X, Flynn DF, et al. 2009. Taxonomic, phylogenetic, and environmental trade-offs between leaf productivity and persistence. *Ecology*, 90: 2779–2791.
- Kerkhoff AJ, Fagan WF, Elser JJ, et al. 2006. Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plant. *American Naturalist*, 168: 103–122.
- Kikuzawa K. 1991. A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *American Naturalist*, 138: 1250–1260.
- Killingbeck KT, Whitford WG. 1996. High foliar nitrogen in desert shrubs: An important ecosystem trait or defective desert doctrine. *Ecology*, 77: 1728–1737.
- Lambers H, Chapin III FS, Pons TL. 1998. Plant Physiological Ecology. New York: Springer.
- Niinemets U. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82: 453–469.
- Parkhurst DF. 1994. Diffusion of CO₂ and other gases inside leaves. *New Phytologist*, 126: 449–479.
- Pavón NP, Briones O, Flores-Rivas J. 2005. Litterfall production and nitrogen content in an intertropical semi-arid Mexican scrub. *Journal of Arid Environments*, 60: 1–13.
- Poorter H, Evans JR. 1998. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia*, 116: 26–37.
- Poorter H, Niinemets U, Poorter L, et al. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis. *New Phytologist*, 182: 565–588.
- Reich PB, Oleksyn J. 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101: 11001–11006.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94: 13730–13734.

- Roderick ML, Berry SL, Noble IR, *et al.* 1999. A theoretical approach to linking the composition and morphology with the function of leaves. *Functional Ecology*, **13**: 683 – 695.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, *et al.* 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, **277**: 1300 – 1302.
- Villar R, Merino J. 2001. Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. *New Phytologist*, **151**: 213 – 226.
- Wei H, Wu B, Yang W, *et al.* 2011. Low-rainfall induced shift in leaf trait relationship within species along a semi-arid sandy land transect in northern China. *Plant Biology*, **13**: 85 – 92.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, *et al.* 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**: 125 – 159.
- Wright IJ, Reich PB, Cornelissen JHC, *et al.* 2005. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, **14**: 411 – 421.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, *et al.* 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**: 821 – 827.
- Wright IJ, Reich PB, 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. *Functional Ecology*, **15**: 423 – 434.
- Zhang JL, Zhu JJ, Cao KF. 2007. Seasonal variation in photosynthesis in six woody species with different leaf phenology in a valley savanna in southwestern China. *Trees*, **21**: 631 – 643.
- Zhu SD, Cao KF. 2010. Contrasting cost-benefit strategy between lianas and trees in a tropical seasonal rain forest in southwestern China. *Oecologia*, **163**: 591 – 599.
-
- 作者简介** 董廷发,男,1985 年生,硕士研究生,主要从事植物生理生态学研究。E-mail: dongtingfa@gmail.com
- 责任编辑** 王 伟
-