浙东常绿阔叶林植物功能性状对土壤含水量变化的响应

许洛山 黄海侠 史青茹 杨晓东 周刘丽 赵延涛 张晴晴 阎恩荣*

华东师范大学生态与环境科学学院, 上海 200241; 浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 浙江宁波 315114

摘要 研究群落演替过程中植物功能性状与土壤含水量的关系, 揭示植物对水分供给变化的响应策略, 具有重要的生态学意义。该研究以浙江东部天童山、南山和双峰山的3个常绿阔叶林演替系列为对象, 旨在探索不同演替阶段常见植物的功能性状与森林群落土壤含水量的相互关系。研究结果显示: 森林演替中后期的树木高度、树冠面积、叶片干物质含量显著大于演替前期植物; 相反, 叶片净光合速率和蒸腾速率随演替进程而降低。随森林演替, 表层土壤(0–20 cm)的含水量显著增加, 深层土壤(20–40 cm)含水量随演替进程增加但不显著。表层土壤含水量与树木高度、树冠面积和叶片干物质含量显著正相关, 与叶片净光合速率和蒸腾速率显著负相关; 深层土壤含水量与树冠面积显著正相关, 与叶片净光合速率、气孔导度和蒸腾速率显著负相关。树木高度、树冠面积、叶片干物质含量、叶片净光合速率、气孔导度和蒸腾速率均可解释土壤含水量随演替进程的变化趋势, 而冠长比对土壤水分变化的响应最为敏感。

关键词 常绿阔叶林, 土壤含水量, 响应策略, 演替系列, 植物功能性状

引用格式: 许洛山, 黄海侠, 史青茹, 杨晓东, 周刘丽, 赵延涛, 张晴晴, 阎恩荣 (2015). 浙东常绿阔叶林植物功能性状对土壤含水量变化的响应. 植物生态学报, 39, 857–866. doi: 10.17521/cjpe.2015.0082

Responses of soil water content to change in plant functional traits in evergreen broadleaved forests in eastern Zhejiang Province

XU Ming-Shan, HUANG Hai-Xia, SHI Qing-Ru, YANG Xiao-Dong, ZHOU Liu-Li, ZHAO Yan-Tao, ZHANG Qing-Qing, and YAN En-Rong*

School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China; and Tiantong National Forest Ecosystem Observation and Research Station, Ningbo, Zhejiang 315114, China

Abstract

Aims Study on the relationships between plant functional traits and soil water content is important for revealing potential impact of vegetation dynamics on soil water dynamics. The objective of this study was to understand the change of soil water content (W_s) through forest succession.

Methods The study sites are located in Tiantong, Nanshan and Shuangfeng Mountains in eastern Zhejiang Province. We measured 10 functional traits for common plant species and W_s in forest plots representative of three successional stages of evergreen broadleaved forests. The Pearson correlation and the stepwise regression were conducted to determine the quantitative relationships between plant functional traits and W_s .

Important findings Tree height (H), crown area (CA) and leaf dry matter content ($LDMC$) were significantly higher for species at intermediate-and late-successional stages than for species at early-successional stage. In contrast, max net photosynthetic rate (P_{max}) and transpiration rate (T_r) of dominant species declined with forest succession. The W_s in the surface soil layer (0–20 cm) increased significantly, whereas W_s in the subsurface soil layer (20–40 cm) did not significantly change through forest succession. With respect to the surface soil layer, W_s was positively correlated with each of H , CA and $LDMC$, but negatively correlated with each of P_{max} and T_r . With respect to the subsurface soil layer, W_s positively correlated with CA only, and negatively correlated with each of P_{max} , stomatal conductance ($Cond$) and T_r . Variation in soil water content with forest succession could be explained mostly by H , CA , $LDMC$, P_{max} , $Cond$ and T_r , and the ratio of crown depth to tree height (CD/TH) was mostly sensitive to the change of soil water content during forest succession.

Key words evergreen broadleaved forest, soil water content, response strategy, successional series, plant functional traits

Citation: Xu MS, Huang HX, Shi QR, Yang XD, Zhou LL, Zhao YT, Zhang QQ, Yan ER (2015). Responses of soil water content to change in plant functional traits in evergreen broadleaved forests in eastern Zhejiang Province. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 857–866. doi: 10.17521/cjpe. 2015.0082

植物功能性状是植物响应环境变化并(或)对生态系统功能有一定影响的植物结构和生理特性(Cornelissen *et al.*, 2003; 孟婷婷等, 2007), 这些特性对生态系统结构特征具有一定的响应(Braatne & Bliss, 1999; Eviner & Chapin, 2003; Cavender-Bares *et al.*, 2004)。近年来, 植物功能性状对环境变化的响应已成为生态研究的热点问题, 如植物功能性状对雨雪冰冻(徐艺露等, 2012)和火灾(李修鹏等, 2013)的响应, 又如植物叶片随着降水量的增加而变大, 叶片氮、磷含量随降水量的增加而增加(Reich *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2001), 随气温的上升而下降(Reich & Oleksyn, 2004)。此外, 地形的空间异质性会导致温度、降水等的再分配, 从而影响植物功能性状的变化。研究表明, 植物叶片磷含量和比叶面积在阴坡显著高于阳坡(刘旻霞和马建祖, 2013)。在亚热带常绿阔叶林中, 海拔和凹凸度是影响植物功能性状的关键地形因子, 而土壤含水量和氮含量是植物功能性状空间变异的主要土壤因子(丁佳等, 2011)。理论上, 森林土壤含水量主要由林冠大小、林地内凋落物数量、土壤孔隙度等决定(McIntyre *et al.*, 1999; Quested *et al.*, 2007)。因此, 林木树冠面积、叶片干物质含量、净光合速率、蒸腾速率等形态和生理功能性状与土壤含水量之间有重要关系。但是, 有关植物功能性状对森林演替过程中土壤含水量变化响应的研究还比较欠缺。

演替作为理解生态系统结构和功能变化的一个重要概念, 是研究群落时空发展、群落结构和功能变化, 尤其是研究植物功能性状对生态系统功能响应的良好载体。在不同发育阶段的森林群落里, 森林土壤含水量存在很大的差异。研究认为, 发育成熟的森林群落, 其土壤熟化程度较高, 土壤容重较小, 土壤孔隙度较大(庞学勇等, 2003), 因此森林土壤含水量应随演替而增加(郝占庆和王力华, 1998)。在此过程中, 植物为适应增加的水分供给, 其在功能性状方面必然也会表现出一定的响应(卜文圣等, 2013; Yan *et al.*, 2013)。在此情况下, 我们提出如下科学假说: 在浙东常绿阔叶林中, 植物功能性状对

不同演替阶段土壤水分变化的响应具有一定的规律性。若植物功能性状与森林土壤含水量随演替变化具有一定的规律性, 则可以推测: 随着演替过程中树木高度、树冠面积、树木根系数量和大小等性状的显著增加, 降水截留能力和土壤通透性等也会增加(郝占庆和王力华, 1998; 庞学勇等, 2003), 从而土壤含水量也会相应地增加。因此, 树木高度、树冠面积、叶片干物质含量等性状与土壤含水量之间理应存在显著的正相关关系。另外, 植物需要从土壤中吸收水分用于光合作用和蒸腾作用, 所以, 叶片净光合速率、气孔导度、蒸腾速率等与森林土壤水分含量存在直接关系。一般来说, 随着森林演替过程中土壤水分含量的增加, 叶片净光合速率、气孔导度、蒸腾速率等随演替有降低的趋势(李庆康和马克平, 2002)。因此, 叶片净光合速率、气孔导度、蒸腾速率与森林土壤含水量间理应存在显著的负相关关系。为了验证以上科学假说, 本研究选择浙江东部宁波地区的天童山、南山和双峰山的3个常绿阔叶林演替序列, 通过研究植物功能性状和森林土壤含水量的演替规律以及两者间的相关关系, 分析树木高度、树冠面积、叶片干物质含量、净光合速率、气孔导度、蒸腾速率等植物功能性状是否与森林土壤含水量间具有显著关系。解决上述科学问题, 有助于揭示森林演替过程中, 植物适应土壤水分变化的功能策略。

1 材料和方法

1.1 研究区域与样地概况

选择浙江宁波地区较大的淡水水源地双峰山(29.45° N, 121.97° E, 天台山余脉)、天童山(29.8° N, 121.78° E, 四明山余脉)以及周边的南山, 各建立1个演替系列样地。每个系列分前期、中期和后期3个森林演替阶段。3个演替系列的地带性植被均为亚热带常绿阔叶林。3个系列演替前期的常绿灌木一般群落高度不超过4 m, 主要可分为灌木(2–4 m)和幼苗(< 2 m) 2个层次。演替前期灌木系砍伐停止后, 由常绿植物根桩萌生更新而成, 立木密度一般较高。

演替中后期群落一般结构完整, 垂直特征明显。依据群落高度可划分为幼苗(< 2 m)、灌木(2–4 m)、亚乔木(4–8 m)和乔木(> 8 m)层。本研究中演替系列各演替阶段的划分是浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站几代学者根据对亚热带东部植被的总体认识, 以及在天童地区植被的长期定位研究, 基于群落区系组成、物种成分和群落动态等性质而得出的判断, 并从群落分类和树木年龄等方面进行了验证(宋永昌, 2013)。另外, 环境的异质性也会影响森林生态系统的结构和功能, 因此, 在设置不同演替阶段样地时, 应尽量保持坡度、坡向、山体分布位置等一致, 以消除环境因素的影响。3个演替系列不同演替阶段的样地特征见表1。

1.2 植物功能性状测定与计算

2013年8–10月, 对9个20 m × 20 m的研究样地进行了基本的群落学特征调查, 包括物种组成和垂直结构等。然后根据调查结果, 在每个样地内, 所有出现的物种随机选取3个植株(不够3株的物种, 在样地周边选取), 用测高仪测定植株的树高(*H*), 用皮尺测定植株的东西树冠长度(*CL*), 用胸径尺测定胸径(*DBH*)和基径(*BD*)。待测定结束后, 从树冠四周及顶端共5个方向依次选取生长良好的枝条, 用高枝剪剪下, 将所有采集枝上的叶片摘下, 混合装入自封袋中, 带回实验室用于测定叶片的功能性状, 总计测定了9个样地累计出现的219个物种657个植物个体。

待样品带回实验室后, 于12 h内, 从每个自封袋中随机挑选20片成熟叶片, 用叶面积扫描仪(LI-COR 3100C, LI-COR, Lincoln, USA)测量20片叶片的总面积, 后用总面积除以叶片数目得到该个体的单叶面积(*ILA*); 随后使用精度为0.01 g的托盘天平称量上述20片叶片的鲜质量。最后将20片叶片一并装入信封, 放置烘箱于75 °C条件下烘干48 h, 取出后去除信封称量样品干质量, 从而得到叶片干物质含量(*LDMC*)。相关性状计算见公式(1)–(5)。

$$\text{单叶面积(individual leaf area, ILA)} = \frac{\text{总叶面积}(\text{cm}^2)}{\text{总叶片数}} \quad (1)$$

$$\text{比叶面积(specific leaf area, SLA)} = \frac{\text{总叶面积}(\text{cm}^2)}{\text{总叶干质量}(\text{g})} \quad (2)$$

$$\text{叶片干物质含量(leaf dry matter content, LDMC)} = \frac{\text{叶片干质量}(\text{g})}{\text{叶片湿质量}(\text{g})} \times 100\% \quad (3)$$

$$\text{树冠面积(crown area, CA)} = \text{东西冠幅}(\text{m}) \times \text{南北冠幅}(\text{m}) \quad (4)$$

表1 浙东双峰、天童和南山演替系列9个样地的特征

地点 Site	群落类型 Community type	生境 Habitat type	年龄 Age (a)	海拔 Altitude (m)	坡度 Slope (°)	坡向 Slope aspect	物种丰富度 Species richness	最大高度 The maximum height (m)	茎密度 Stem density (ind·m ⁻²)	优势种 Dominant species
双峰 Shuangfeng	常绿灌丛 Evergreen shrub	坡中 Hillside	20	384	20	SE	26	6.50	0.42	窄基红褐桧 <i>Eurya rubiginosa</i> , 微毛桧 <i>Eurya hebeclados</i>
	木荷群落 <i>Schima superba</i> community	坡中 Hillside	55	391	20	SE	28	13.05	0.46	石栎 <i>Lithocarpus glaber</i> , 青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i> , 木荷 <i>Schima superba</i>
	甜槠群落 <i>Castanopsis eyrei</i> community	坡中 Hillside	110	401	25	SE	16	15.70	0.56	甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i> , 木荷 <i>Schima superba</i>
天童 Tiantong	常绿灌丛 Evergreen shrub	坡中 Hillside	25	117	25	SE	32	7.60	0.19	石栎 <i>Lithocarpus glaber</i> , 木荷 <i>Schima superba</i> , 榿木 <i>Loropetalum chinense</i>
	木荷群落 <i>Schima superba</i> community	坡中 Hillside	50	111	20	SE	22	13.96	0.38	木荷 <i>Schima superba</i> , 石栎 <i>Lithocarpus glaber</i> , 连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>
	栲树群落 <i>Castanopsis fargesii</i> community	坡中 Hillside	120	110	21	SE	31	14.50	0.45	栲树 <i>Castanopsis fargesii</i> , 连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>
南山 Nanshan	常绿灌丛 Evergreen shrub	坡顶 Top of slope	20	230	20	SE	14	9.40	0.49	青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i> , 连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>
	木荷群落 <i>Schima superba</i> community	坡中 Hillside	55	199	25	SE	23	10.20	0.24	木荷 <i>Schima superba</i> , 青栲 <i>Cyclobalanopsis gracilis</i>
	栲树木荷群落 <i>Fagaceae casfar-Schima superba</i> community	坡顶 Top of slope	100	235	30	SE	24	15.20	0.52	栲树 <i>Castanopsis fargesii</i> , 木荷 <i>Schima superba</i> , 连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>

冠长比(crown depth/tree height, CD/TH) = (树高 - 枝下高) / 树高 (5)

除上述形态功能性状外, 植物的生理功能性状也与森林土壤含水量有关。例如, 光合速率、气孔导度和蒸腾速率等。因此, 选择晴天, 在8:00–11:00和14:00–16:00两个时间段, 使用高枝剪随机剪切以上测定形态性状的植株的林冠外围枝条, 迅速放入装有水的水桶中, 选择展开充分、长势良好的叶片, 利用LI-6400便携式光合作用测定系统(LI-COR, Lincoln, USA)测量叶片最大净光合速率(P_{max})。测量时, 使用红蓝光源叶室测量, 依据前期对常绿阔叶林植物光响应曲线的研究结果进行光照强度的设置(孟祥娇, 2013), 乔木的光照测定值为1 600 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 灌木为1 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 每个物种选取3个生长典型且长势一致的植株, 每个植株测定3个叶片, 每个叶片记录瞬时最大净光合速率10次, 将计算的平均值作为该物种的净光合速率值。在测定光合速率的同时, 测量和记录植物叶片的气孔导度($Cond$)和蒸腾速率(T_r)。

1.3 森林土壤含水量的测定

一般地, 土壤是森林水分储蓄的主体(Jin *et al.*, 1999; 张彪等, 2009), 其含水量通常占森林总含水量的85%以上(齐清等, 2005), 而不同土层之间由于容重、有机质含量和孔隙度等的差别(刘世荣等, 1996), 不同土层的土壤含水能力不同。因此, 本研究分0–20 cm和20–40 cm两个土层。

在实际研究中, 通常以静态的土壤水分涵养能力(持水能力)和动态的水分调节能力(渗透能力)进行综合评价, 前者依赖于土壤毛管孔隙特征, 后者依赖于土壤非毛管孔隙特征(刘世荣等, 1996)。基于此, 本研究综合选用非毛管孔隙和毛管孔隙蓄水量之和, 即饱和蓄水量(姚庆端, 1996), 作为衡量森林土壤含水能力的指标。土壤饱和蓄水量计算见公式(6)。

$$W_A = W_C + W_D = 10^4 \times h \times r_w (P_C + P_D) \quad (6)$$

其中, W_A 是土壤饱和蓄水量($\text{t}\cdot\text{hm}^{-2}$), W_C 是毛管蓄水量($\text{t}\cdot\text{hm}^{-2}$), W_D 是非毛管蓄水量($\text{t}\cdot\text{hm}^{-2}$), P_C 是毛管孔隙度的体积分数, P_D 是非毛管孔隙度的体积分数, h 是土层厚度(m), r_w 是水的相对密度($\text{t}\cdot\text{m}^{-3}$)。

具体测定如下: 2013年8月, 在双峰山、天童山及南山的9个演替系列样地中, 各自采用五点取样法, 用环刀(体积为200 cm^3)采集表层土(0–20 cm)、深层土(20–40 cm)土壤样品, 现场编号、称鲜质量后

装入自封袋带回实验室, 采用“环刀一次取样连续测定法”测定土壤容重、含水率、饱和含水率、毛管孔隙度、总孔隙度、非毛管孔隙度等土壤水物理性质(张万儒等, 1999)^①。

该方法的测定结果能较准确地反映土壤的持水能力, 但非常耗时耗力, 难以完成长期的跟踪测定, 因此, 我们采用2011年10月至2013年8月以采用“土壤干湿重法”测定的该演替系列的土壤水分含量的长期平均值(7次) (本实验室未发现资料), 对本研究所采用的“饱和蓄水量法”测定的土壤含水量结果进行了校验。经统计分析, “土壤干湿重法”7次测定的长期土壤水分含量平均值与本研究采用“饱和蓄水量法”测定的含水量值显著相关($r = 0.69$, $p < 0.05$), 因此, 本研究中的饱和蓄水量法测定结果可较好地反映土壤的持水能力。

1.4 数据分析

采用物种的群落加权平均值(CWM)表示各群落的功能性状(Grime, 1998; Garnier *et al.*, 2004)。根据质量比率假说, 通过各个物种的重要值(表示物种功能性状对群落功能性状值的贡献)作为权重值来计算群落水平上的功能性状值。计算见公式7。

$$Trait_{agg} = \sum_{i=1}^n p_i \times Trait_i \quad (7)$$

其中, $Trait_{agg}$ 是功能性状群落权重均值, 用以表示群落水平上的功能性状值; p_i 是物种*i*的重要值, n 是群落内物种的个数, $Trait_i$ 是物种*i*的功能性状值。 p_i 由相对多度(D_i)、相对显著度(P_i)和相对高度(H_i)之和计算(宋永昌, 2001)。

统计过程中, 首先用单因素方差分析检验不同演替阶段植物功能性状以及森林土壤含水量的差异性。其次, 用Pearson相关分析探讨森林土壤含水量与群落功能性状间的响应关系。因测定的植物功能性状较多, 不同的功能性状对土壤含水量的响应程度不同, 因此需要筛选出对土壤含水量响应敏感的功能标志。本研究采用逐步回归方法建立森林土壤含水量(Y)与群落各功能性状(X)的关系模型。最后, 为进一步明确简单易测的形态功能性状对土壤含水量的预测, 本研究进行了植物形态功能性状与生理功能性状的相关性分析, 并建立了森林土壤含水量(Y)与植物形态功能性状(X)的关系模型。

^① 张万儒, 杨光滢, 屠星南, 张萍 (1999). LY/T 1215-1999《森林土壤水分-物理性质的测定》. 中国林业科学研究院林业研究所森林土壤研究室。

2 结果

2.1 植物功能性状随森林演替的变化趋势

演替中后期的树木高度、树冠面积和叶片干物质含量显著大于演替前期($p < 0.05$)。最大净光合速率和蒸腾速率随演替有显著降低的趋势($p < 0.05$)。气孔导度随演替有逐渐减小的趋势, 冠长比有逐渐增大的趋势, 但在各演替阶段植物间无显著差异。其他性状变化规律不显著(图1)。

2.2 土壤含水量随森林演替的变化趋势

随着森林演替, 0–20 cm表层和20–40 cm深层土壤的含水量均表现出增加的趋势, 且在表层土壤和深层土壤间具有显著差异($p < 0.05$), 表层土壤含水量总体上大于深层土壤(图2)。对表层土壤而言, 演替中、后期的含水量显著大于演替前期($p < 0.05$); 对深层土壤而言, 其含水量随演替进行而增大, 但变化趋势并不显著($p > 0.05$), 这可能与本研究中样

图1 浙东常绿阔叶林不同演替阶段群落水平上功能性状的变化(平均值±标准误差)。I, 演替前期; II, 演替中期; III, 演替后期。不同字母表示不同演替阶段间存在显著差异($p < 0.05$)。

Fig. 1 Changes of functional traits at the community level across successional stages of evergreen broadleaved forests in eastern Zhejiang Province (mean $\pm$ SE). I, early-stage; II, middle-stage; III, late-stage. Different letters indicate significant differences between each pair of successional stages ($p < 0.05$).

图2 浙东常绿阔叶林不同演替阶段土壤含水量的变化(平均值±标准误差)。I, 演替前期; II, 演替中期; III, 演替后期。不同字母表示不同演替阶段间存在显著差异($p < 0.05$)。
Fig. 2 Changes of soil water content across successional stages of evergreen broadleaved forests in eastern Zhejiang Province (mean ± SE). I, early-stage; II, middle-stage; III, late-stage. Different letters indicate significant differences between each pair of successional stages ($p < 0.05$).

地数量有限有关。

2.3 植物功能性状与森林土壤含水量的关联性

森林土壤含水量与群落功能性状之间的相关分析(表2)表明, 对于0–20 cm土层, 土壤含水量与树木高度、树冠面积和叶片干物质含量显著正相关($p < 0.05$), 而与最大净光合速率和蒸腾速率显著负相关, 与其他功能性状的相关关系不显著($p > 0.05$)。对于20–40 cm土层, 土壤含水量与净光合速率、气孔导

度和蒸腾速率显著负相关($p < 0.05$), 而与树冠面积显著正相关($p < 0.05$), 与其他性状的相关关系不显著($p > 0.05$)。植物形态功能性状与生理功能性状的相关性分析结果(表3)表明, 叶片光合速率与树木基径、树高、树冠面积和叶片干物质含量显著正相关, 与比叶面积显著负相关; 气孔导度和蒸腾速率均与叶片干物质含量显著正相关。

森林土壤含水量与群落各功能性状的回归结果表明: 0–20 cm土壤含水量(W_s)与树木高度(H)和 $LDMC$ 有显著的回归关系($W_s = 76.48 + 4.01H + 4.38LDMC$; $R^2 = 0.97$, $p < 0.01$); 20–40 cm土壤含水量与叶片最大净光合速率(P_{max})有显著回归关系($W_s = 316.59 - 14.78P_{max}$; $R^2 = 0.93$, $p < 0.01$)。土壤含水量与植物形态功能性状的回归结果表明: 0–20 cm和20–40 cm土壤含水量(W_s)均与冠长比(CD/TH)有显著的回归关系(0–20 cm: $W_s = 349.99 - 49.37CD/TH$, $R^2 = 0.76$, $p < 0.001$; 20–40 cm: $W_s = 305.24 - 42.84CD/TH$, $R^2 = 0.68$, $p = 0.003$)。

3 讨论

3.1 植物功能性状随森林演替的变化

本研究表明, 树木高度、树冠面积和冠长比的群落权重均值随着演替逐渐增大。在亚热带常绿阔叶林演替过程中, 群落垂直层片数不断增加(丁圣彦和宋永昌, 1998; 丁圣彦, 2001), 造成光资源量和光照强度均在群落垂直结构上发生变化(Davies &

表2 浙东常绿阔叶林演替系列土壤含水量与群落功能性状间的Pearson相关
Table 2 Pearson correlation between soil water content and plant functional traits across successional stages of evergreen broadleaved forests in eastern Zhejiang Province

土层 Soil layer	基径 Basal diameter	树木高度 Tree height	树冠面积 Crown area	冠长比 The ratio of crown depth to tree height	单叶面积 Individual leaf area	比叶面积 Specific leaf area	叶干物质含量 Leaf dry matter content	最大净光合速率 Max net photosynthetic rate	气孔导度 Stomatal conductance	蒸腾速率 Transpiration rate
0–20 cm	–0.24	0.85**	0.71**	–0.04	0.11	–0.69	0.82**	–0.80*	–0.45	–0.80*
20–40 cm	–0.08	0.56	0.82**	–0.24	0.20	–0.20	0.75	–0.96***	–0.88**	–0.75*

*, $p < 0.10$; **, $p < 0.05$; ***, $p < 0.01$.

表3 浙东常绿阔叶林植物形态功能性状与生理功能性状间的Pearson相关
Table 3 Pearson correlation between morphological and physiological of plant species in evergreen broadleaved forests in eastern Zhejiang Province

	基径 Basal diameter	树木高度 Tree height	树冠面积 Crown area	冠长比 The ratio of crown depth to tree height	单叶面积 Individual leaf area	比叶面积 Specific leaf area	叶干物质含量 Leaf dry matter content
最大净光合速率 Max net photosynthetic rate	0.29**	0.38**	0.30**	0.06	–0.09	–0.18*	0.20**
气孔导度 Stomatal conductance	0.03	0.08	0.01	–0.03	–0.07	0.11	0.17**
蒸腾速率 Transpiration rate	0.02	0.04	0.01	–0.04	–0.06	0.08	0.26**

*, $p < 0.10$; **, $p < 0.05$.

Ashton, 1999)。与演替前期相比, 中后期群落结构更趋复杂, 林冠下层的光资源量更少, 因此植物为最大获取光资源, 需加强在垂直枝和侧向枝的营养物质投资, 最终表现出随演替发生, 树木高度、树冠面积增大、冠幅相对厚度(冠长比)增大的趋势, 这是植物对演替中群落光资源变化适应的结果。

叶片干物质含量随演替逐渐增大, 比叶面积、最大净光合速率随演替减小, 可能主要是不同演替阶段物种生存策略的差异引起的。随着演替进行, 早期的先锋阳性树种逐渐被中后期的耐阴树种代替(卜文圣等, 2013), 因而叶片性状发生了由较薄、具有较高的光合速率和短寿命的开拓性策略转变为叶片较厚、具有较低光合速率且长寿命的保守性策略的连续变化。这也表明演替早期物种往往具有高的生长速率和资源获取能力, 中后期的物种则通过保守性的策略来增加自身营养的储存效率以获得竞争优势(Tilman, 1998; Garnier *et al.*, 2004)。

叶片气孔导度和蒸腾速率均在演替过程中逐渐减小, 这主要由不同演替阶段物种叶片对CO₂传输的气孔阻力和叶肉阻力的差异所引起(Braatne & Bliss, 1999)。一般而言, 演替前期群落光照充足甚至过剩, 后期群落则较为郁闭, 因而光资源常成为植物生长的限制因子。研究认为, 演替前期物种具有较低的气孔阻力, 这可以有效地通过增加蒸腾作用来降低叶片温度, 以避免高温伤害; 演替后期的物种具有较高的气孔阻力, 这会降低蒸腾速率, 从而有效地维持叶片温度, 避免低温对生理过程造成的影响(Bazzaz, 1979, 1996)。蒸腾作用与光合作用是与气孔开放过程密切联系且同时发生的两个生理生态过程(陈珂等, 2009), 因此, 蒸腾速率、光合速率、气孔导度在演替中呈现出一致的变化规律。

3.2 土壤含水量随森林演替的变化

森林土壤含水量主要受植被类型、土壤性质、枯落物等因素的影响(Buttle & McDonald, 2000; Jost *et al.*, 2005)。在相同土层, 土壤含水量主要取决于土壤孔隙度特征(莫菲等, 2011)。本研究以毛管孔隙和非毛管孔隙蓄水量之和, 即总蓄水量来表征森林土壤含水性能(姚庆端, 1996)。森林通过枯落物分解、根系在土壤中的分布来影响和改善土壤理化性质, 导致不同类型森林含水量的差异(沈会涛等, 2013)。本研究中, 土壤容重随演替进程逐渐减小, 土壤含水率、土壤孔隙度随演替进程逐渐增加, 处于演替

后期的森林群落总孔隙度最大, 土壤饱和含水量也最大, 表明发育较为成熟的演替后期森林群落的含水量较多(肖洋等, 2006)。本研究中0-20 cm土层土壤含水量随演替进程的变化幅度大于20-40 cm土层, 这与林地枯落物积累于地表, 腐烂后形成较厚的腐殖质层, 同时植物细根在林地上层分布较密集, 有利于表层土壤团聚结构的形成有关(Six *et al.*, 2004)。

3.3 植物功能性状对森林土壤含水量变化的响应

植被与土壤之间存在着极强的物质转化和互作关系(丁佳等, 2011), 植物枯落物在微生物作用下释放养分, 回归土壤; 同时植物根系也会对土壤理化性质产生影响。土壤则为植物生长提供有机质, 其水分物理特性又直接影响植物性状(王平等, 2010; 张慧文等, 2010)。因此, 植物功能性状与森林水分之间常常存在着广泛联系(王贵霞等, 2005)。本研究表明, 树木高度、树冠面积、叶片干物质含量、光合速率、气孔导度以及蒸腾速率均与森林土壤含水量性能显著相关。因此, 植物功能性状在一定程度上能对森林土壤水分的变化产生明显响应。

森林水循环主要是通过森林林冠、林下植被和枯枝落叶层的截留, 以及土壤蓄水连续的过程来实现的(刘世荣等, 1996)。而不同土层之间由于林下植被和枯枝落叶层的厚度不同, 造成其含水量存在差异, 从而使得植物功能性状对不同土层的含水量的敏感程度不同。森林持水能力主要体现在水分的输入和输出两个方面。在水分输入方面, 树木高度、树冠面积对土壤含水能力的影响主要在以下两方面, 1)森林垂直结构直接影响冠层对降水的拦截作用, 大大缓和降水对森林土壤的直接冲刷和激溅, 对土壤完整结构的维持起到保护作用; 2)树木高度和树冠面积还影响林地枯枝落叶层的种类和数量, 枯落物层不仅对进入土壤的水分有暂时储藏和保存作用(王佑民, 2000), 为土壤蓄水提供缓冲作用, 还可通过枯落物的分解影响土壤有机质含量、容重和孔隙度等(万师强和陈灵芝, 1999), 进而影响森林土壤水分含量。

另一方面, 从森林蒸散量分析, 基于降水储存量法来计算森林含水量的方法认为, 植被蒸腾和扩散总计约占降水量的45% (张彪等, 2009), 因此植被蒸腾作用的强度以及蒸腾量的大小均会影响森林含水量。当植物叶片蒸腾作用较强时, 在植物体内形成较强的根压, 使得植物导管从根部土壤中吸收并

带走的水分增多(樊大勇和谢宗强, 2004; 刘利民等, 2008)。本研究中, 叶片蒸腾速率、气孔导度以及受气孔导度明显影响的光合速率, 均呈现出与森林土壤水分含量之间显著的负相关关系($p < 0.05$)。为有效地阻止森林土壤水分通过叶片蒸腾而过度丢失, 植物往往在叶片防御水分过度蒸腾的构造上投资较多(Wilson *et al.*, 1999), 这可能是叶片干物质含量表现出与森林土壤含水量显著正相关的原因。

综上所述, 在浙东常绿阔叶林演替过程中, 树木高度、树冠面积、叶片干物质含量、净光合速率、蒸腾速率和气孔导度等植物功能性状和土壤含水量变化均具有一定的规律性, 且存在显著的相关性, 反映了植物为适应演替过程中土壤水分的变化, 其植物功能性状具有明显的响应特征。更为重要的是, 本研究利用逐步回归法得出树木高度、叶片干物质含量与叶片最大净光合速率对土壤水分变化的响应最为敏感。另外, 形态性状和生理性状均是植物适应环境变化而表现出的功能属性, 本研究表明两者间具有显著的相关性(表3)。因而, 为实际操作方便, 可以用简单易测的形态功能性状来代替难以测得的生理性状探究其与土壤水分含量的关系。本研究发现, 木本植物的冠长比对土壤水分变化的响应最为敏感, 可间接借助树木的冠长比用以诊断森林土壤含水量。

需要指出的是, 由于时间和精力限制, 本研究只采用了1次“饱和蓄水量法”测定的土壤水分含量结果。但是, 群落演替过程中, 植物功能性状对土壤水分含量的响应是一个长期的过程, 因此, 未来需要加强对土壤水分动态和植物性状变化的长期监测, 只有这样, 才可能阐明植物功能性状与土壤水分含量之间的关系。

基金项目 国家自然科学基金(31270475和31070-383)和宁波市重大科技攻关项目(2012C10027)。

致谢 感谢华东师范大学刘恋、肖梦馨、王俊扬等同学在野外收集数据和室内分析中给予的帮助。

参考文献

- Bazzaz FA (1979). The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10, 351–371.
- Bazzaz FA (1996). *Plants in Changing Environments: Linking Physiological, Population, and Community Ecology*. Cambridge University Press, New York. 264–280.
- Braatne JH, Bliss LC (1999). Comparative physiological ecology of lupines colonizing early successional habitats on Mount St. Helens. *Ecology*, 80, 891–907.
- Bu WS, Zang RG, Ding Y, Zhang JY, Ruan YZ (2013). 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*, 21, 278–287. (in Chinese with English abstract) [卜文圣, 臧润国, 丁易, 张俊艳, 阮云泽 (2013). 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, 21, 278–287.]
- Buttle JM, McDonald DJ (2000). Soil macroporosity and infiltration characteristics of a forest podzol. *Hydrological Processes*, 14, 831–848.
- Cavender-Bares J, Kitajima K, Bazzaz FA (2004). Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 Floridian oak species. *Ecological Monographs*, 74, 635–662.
- Chen K, Jiao JY, Yi CY (2009). The morphological and physiological responses of plants to water stress. *Hubei Agricultural Sciences*, 48, 992–995. (in Chinese with English abstract) [陈珂, 焦娟玉, 尹春英 (2009). 植物对水分胁迫的形态及生理响应. 湖北农业科学, 48, 992–995.]
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.
- Davies SJ, Ashton PS (1999). Phenology and fecundity in 11 sympatric pioneer species of *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Borneo. *American Journal of Botany*, 86, 1786–1795.
- Ding J, Wu X, Yan H, Zhang SR (2011). Effects of topographic variations and soil characteristics on plant functional traits in a subtropical evergreen broad-leaved forest. *Biodiversity Science*, 19, 158–167. (in Chinese with English abstract) [丁佳, 吴茜, 闫慧, 张守仁 (2011). 地形和土壤特性对亚热带常绿阔叶林内植物功能性状的影响. 生物多样性, 19, 158–167.]
- Ding SY (2001). The causes of *Castanopsis fargesii* and *Schima superba* being dominant species of series of evergreen broad-leaved forest in Zhejiang Tiantong. *Journal of Henan University (Natural Science)*, 31, 79–83. (in Chinese with English abstract) [丁圣彦 (2001). 浙江天童常绿阔叶林演替系列栲树和木荷成为优势种的原因. 河南大学学报(自然科学版), 31, 79–83.]
- Ding SY, Song YC (1998). Declining causes of *Pinus massoniana* in the processes of succession of evergreen broad-leaved forest. *Acta Botanica Sinica*, 40, 755–760. (in Chinese with English abstract) [丁圣彦, 宋永昌 (1998). 常绿阔叶

- 林演替过程中马尾松消退的原因. *植物学报*, 40, 755–760.]
- Eviner VT, Chapin FS III (2003). Functional matrix: A conceptual framework for predicting multiple plant effects on ecosystem processes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 455–485.
- Fan DY, Xie ZQ (2004). Several controversial viewpoints in studying the cavitation of xylem vessels. *Acta Phytocologica Sinica*, 28, 126–132. (in Chinese with English abstract) [樊大勇, 谢宗强 (2004). 木质部导管空穴化研究中的几个热点问题. *植物生态学报*, 28, 126–132.]
- Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas ML, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint JP (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637.
- Grime JP (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902–910.
- Hao ZQ, Wang LH (1998). Water conservation capacities of soils with major forest types in mountainous regions of east Liaoning Province. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 9, 237–241. (in Chinese with English abstract) [郝占庆, 王力华 (1998). 辽东山区主要森林类型林地土壤涵养水性能的研究. *应用生态学报*, 9, 237–241.]
- Jin MG, Zhang RQ, Sun LF, Gao YF (1999). Temporal and spatial soil water management: A case study in the Heilonggang region, China. *Agricultural Water Management*, 42, 173–187.
- Jost G, Heuvelink GBM, Papritz A (2005). Analysing the space-time distribution of soil water storage of a forest ecosystem using spatio-temporal kriging. *Geoderma*, 128, 258–273.
- Li QK, Ma KP (2002). Advances in plant succession ecophysiology. *Acta Phytocologica Sinica*, 26, 9–19. (in Chinese with English abstract) [李庆康, 马克平 (2002). 植物群落演替过程中植物生理生态学特性及其主要环境因子的变化. *植物生态学报*, 26, 9–19.]
- Li XP, Yang XD, Yu SQ, Yan ER, Zhang JH (2013). Functional trait-based evaluation of plant fireproofing capability for subtropical evergreen broad-leaved woody plants. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 6604–6613. (in Chinese with English abstract) [李修鹏, 杨晓东, 余树全, 阎恩荣, 章建红 (2013). 基于功能性状的常绿阔叶植物防火性能评价. *生态学报*, 33, 6604–6613.]
- Liu LM, Qi H, Luo XL, Zhang X (2008). Coordination effect between vapor water loss through plant stomata and liquid water supply in soil-plant-atmosphere continuum (SPAC): A review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 19, 2067–2073. (in Chinese with English abstract) [刘利民, 齐华, 罗新兰, 张旋 (2008). 植物气孔气态失水与 SPAC 系统液态供水的相互调节作用研究进展. *应用生态学报*, 19, 2067–2073.]
- Liu MX, Ma JZ (2013). Functional Feature variations of plant functional traits and environmental factors in south- and north-facing slope. *Research of Soil and Water Conservation*, 20(1), 102–106. (in Chinese with English abstract) [刘旻霞, 马建祖 (2013). 阴阳坡植物功能性状与环境因子的变化特征. *水土保持研究*, 20(1), 102–106.]
- Liu SR, Wen YG, Wang B (1996). *Hydrological Ecological Function Laws of Forest Ecosystems in China*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [刘世荣, 温远光, 王兵 (1996). 中国森林生态系统水文生态功能规律. 中国林业出版社, 北京.]
- McIntyre S, Lavorel S, Landsberg J, Forbes TDA (1999). Disturbance response in vegetation-towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science*, 10, 621–630.
- Meng TT, Ni J, Wang GH (2007). Plant functional traits, environments and ecosystem functioning. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 150–165. (in Chinese with English abstract) [孟婷婷, 倪健, 王国宏 (2007). 植物功能性状与环境和生态系统功能. *植物生态学报*, 31, 150–165.]
- Meng XJ (2013). *The Storage and Distribution of Non-structural Carbohydrate of Common Species Seedlings at Tiantong national Forest Park*. Master degree dissertation, East China Normal University, Shanghai. 1–41. (in Chinese with English abstract) [孟祥娇 (2013). 浙江天童常见种幼苗非结构性碳水化合物储存和分配特征. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海. 1–41.]
- Mo F, Li XY, He SX, Wang XX (2011). Evaluation of soil and water conservation capacity of different forest types in Dongling Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 5009–5016. (in Chinese with English abstract) [莫菲, 李叙勇, 贺淑霞, 王晓学 (2011). 东灵山林区不同森林植被水源涵养功能评价. *生态学报*, 31, 5009–5016.]
- Pang XY, Liu SQ, Liu Q, Wu Y, Lin B, He H, Zhang ZJ (2003). Influence of plant community succession on soil physical properties during subalpine coniferous plantation rehabilitation in Western Sichuan. *Journal of Soil and Water Conservation*, 17(4), 42–45, 50. (in Chinese with English abstract) [庞学勇, 刘世全, 刘庆, 吴彦, 林波, 何海, 张宗锦 (2003). 川西亚高山针叶林植物群落演替对土壤性质的影响. *水土保持学报*, 17(4), 42–45, 50.]
- Qi Q, Li CR, Xu JW, Wang GX, Wang WD, Wang YH (2005). Study on water conservation capacity of different vegetation types in sandy sea coastal area. *Journal of Soil and Water Conservation*, 19(6), 104–107. (in Chinese with English abstract) [齐清, 李传荣, 许景伟, 王贵霞, 王卫东, 王月海 (2005). 沙质海岸不同植被类型土壤水源涵

- 养功能的研究. 水土保持学报, 19(6), 104–107.]
- Quested H, Eriksson O, Fortunel C, Garnier E (2007). Plant traits relate to whole-community litter quality and decomposition following land use change. *Functional Ecology*, 21, 1016–1026.
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, Vose JM, Gresham C, Volin JC, Bowman WD (1999). Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. *Ecology*, 80, 1955–1969.
- 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.
- Shen HT, Wang HR, You WH (2013). Evaluation on water conservation capacity of evergreen broad-leaved forests through succession in Tiantong mountain. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 33(4), 170–175. (in Chinese with English abstract) [沈会涛, 王化儒, 由文辉 (2013). 天童山常绿阔叶林不同演替阶段水源涵养功能评价. 水土保持通报, 33(4), 170–175.]
- Six J, Bossuyt H, Degryze S, Denef K (2004). A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamic. *Soil and Tillage Research*, 79, 7–31.
- Song YC (2001). *Vegetation Ecology*. East China Normal University Press, Shanghai. 551–552. (in Chinese) [宋永昌 (2001). 植被生态学. 华东师范大学出版社, 上海. 551–552.]
- Song YC (2013). *Evergreen Broad-Leaved Forests in China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [宋永昌 (2013). 中国常绿阔叶林. 科学出版社, 北京.]
- Tilman D (1998). *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton University Press, Princeton.
- Wan SQ, Chen LZ (1999). Canopy distribution of precipitation in warm temperate deciduous broad-leaved forests. *Acta Phytocologica Sinica*, 23, 557–561. (in Chinese with English abstract) [万师强, 陈灵芝 (1999). 暖温带落叶阔叶林冠层对降水的分配作用. 植物生态学报, 23, 557–561.]
- Wang GX, Li CR, Xu JW, Qi Q, Wang YH, Wang WD (2005). Soil Properties and water conservation function of 5 types of vegetation on sandy coast. *Journal of Soil and Water Conservation*, 19(2), 142–146. (in Chinese with English abstract) [王贵霞, 李传荣, 许景伟, 齐清, 王月海, 王卫东 (2005). 沙质海岸5种植被类型土壤物理性状及其水源涵养功能. 水土保持学报, 19(2), 142–146.]
- Wang P, Sheng LX, Yan H, Zhou DW, Song YT (2010). Plant functional traits influence soil carbon sequestration in wetland ecosystem. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 6990–7000. (in Chinese with English abstract) [王平, 盛连喜, 燕红, 周道玮, 宋彦涛 (2010). 植物功能性状与湿地生态系统土壤碳汇功能. 生态学报, 30, 6990–7000.]
- Wang YM (2000). The canopy precipitation redistribution research review (I). *Journal of Northwest Forestry University*, 15(3), 1–7. (in Chinese with English abstract) [王佑民 (2000). 我国林冠降水再分配研究综述(I). 西北林学院学报, 15(3), 1–7.]
- Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143, 155–162.
- Wright IJ, Reich P, Westoby M (2001). Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 15, 423–434.
- Xiao Y, Man XL, Fan JF (2006). Soil fertility and water conservation function of main forest types in Gongbiela river watershed. *Journal of Northeast Forestry University*, 34, 28–30. (in Chinese with English abstract) [肖洋, 满秀玲, 范金凤 (2006). 公别拉河流域主要森林类型的土壤肥力与涵养水源功能. 东北林业大学学报, 34, 28–30.]
- Xu YL, Yang XD, Xu Y, Xie YM, Wang LY, Yan ER (2012). Frost-resistance of subtropical evergreen woody plants: An evaluation based on plant functional traits. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23, 3288–3294. (in Chinese with English abstract) [徐艺露, 杨晓东, 许月, 谢一鸣, 王良衍, 阎恩荣 (2012). 基于功能性状的亚热带常绿植物抗雨雪冰冻能力评价. 应用生态学报, 23, 3288–3294.]
- Yan ER, Wang XH, Scott XC, He FL (2013). Scaling relationships among twig size, leaf size and leafing intensity in a successional series of subtropical forests. *Tree Physiology*, 33, 609–617.
- Yao QD (1996). A study on soil water storage capacity of different mixed stands of Chinese fir. *Journal of Fujian College of Forestry*, 16, 282–286. (in Chinese with English abstract) [姚庆端 (1996). 不同杉木混交模式土壤肥力及土壤蓄水量研究. 福建林学院学报, 16, 282–286.]
- Zhang B, Li WH, Xie GD, Xiao Y (2009). Water conservation function and its measurement methods of forest ecosystem. *Chinese Journal of Ecology*, 28, 529–534. (in Chinese with English abstract) [张彪, 李文华, 谢高地, 肖玉 (2009). 森林生态系统的水源涵养功能及其计量方法. 生态学杂志, 28, 529–534.]
- Zhang HW, Ma JY, Sun W, Chen FH (2010). Altitudinal variation in functional traits of *Picea schrenkiana* var. *tianshanica* and their relationship to soil factors in Tianshan Mountains, Northwest China. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 5747–5758. (in Chinese with English abstract) [张慧文, 马剑英, 孙伟, 陈发虎 (2010). 不同海拔天山云杉叶功能性状及其与土壤因子的关系. 生态学报, 30, 5747–5758.]

责任编辑: 李彦 责任编辑: 王威