

南京地区落叶栎林木本植物叶物候研究

朱旭斌 孙书存*

(南京大学生物系, 南京 210093)

摘要 叶物候参数长期以来被认为与植物的碳获取的最大化有关, 能反映物种的资源利用策略。温带地区因为寒冷冬天的限制, 延长叶寿命成为一些物种进行生长发育和繁衍的基础。为探讨叶寿命延长的可能途径(早出叶、晚落叶, 或两者兼有), 该研究以南京地区两个落叶栎(*Quercus* spp.)林为研究对象, 观测了其中木本植物的出叶物候、落叶物候, 并分析了它们与叶寿命之间的关系。结果发现: 1) 不同物种的出叶开始时间相差较大, 出叶早的物种早结束出叶过程; 2) 不同物种的落叶开始时间相差较大, 早开始落叶的物种, 落叶持续时间较长, 落叶结束时间则相对集中。3) 相关分析和回归分析都表明, 叶寿命与出叶时间和落叶时间显著关联, 但早出叶对叶寿命的延长可能更为重要, 因为早出叶相对于晚落叶在物种资源利用上比较具有优势。4) 不同物种的出叶时间和落叶时间没有显著相关, 可能因为出叶过程和落叶过程是由不同的启动因子引起。这说明延长叶寿命不一定同时通过早出叶和晚落叶来达到。

关键词 落叶栎林 叶物候 出叶时间 落叶时间 叶寿命

LEAF PHENOLOGY OF WOODY SPECIES IN DECIDUOUS BROAD-LEAVED OAK FORESTS IN NANJING AREA, EAST CHINA

ZHU Xu-Bin and SUN Shu-Cun*

(Department of Biology, Nanjing University, Nanjing 210093, China)

Abstract Leaf phenology has long been thought to evolve to maximize plant carbon gains, and it reflects plant life history strategies for exploiting resources. Extending leaf life span is of great importance for some species of temperate deciduous forests to gain enough carbon needed for plant survival and persistence, because their growing seasons are repeatedly interrupted by cold winters. Leaf life span can be extended by early leafing, late shedding, or both. To examine which approach was employed to maximize leaf longevity, the phenology of leaf emergence and abscission was investigated for species of two deciduous broad-leaved oak forests in Nanjing area, East China, and the relationships between leaf phenological parameters were analyzed.

The timing of leaf emergence differed greatly among species. The earlier the species leafed out, the earlier the species ended the process of leaf emergence; the earlier a species leaf began to abscise its leaves, the longer it took to end the process of leaf abscission. Consequently, the leaf abscission for all species was completed within a narrow time period although the start of leaf abscission differed greatly among species. Both correlation analysis and regression analysis indicated close relationships between leaf longevity and the timing of leaf emergence and abscission, in which a longer leaf life span was related to early leafing and late shedding. The timing of leaf emergence seems more important for plant carbon gain than the timing of leaf abscission, assuming that early leafing has advantages over late shedding for carbon gain for the woody species living in the study region. No significant relationship was found between the timing of leaf emergence and leaf abscission indicating that long leaf longevity could be achieved by either early leaf emergence or late leaf abscission. Early leafing is not necessarily correlated to late shedding for the study species.

Key words Deciduous broad-leaved oak forest, Leaf life span, Leaf phenology, Timing of leaf emergence, Timing of leaf abscission

温带地区植物的生长总是被寒冷的冬季重复地打断, 因此植物生活史过程中的碳获取, 以及植物个体的适合度, 受到光合作用时间的制约。这种进化

上的选择压力对于生存于逆境中的物种更为严重, 因为胁迫环境降低了植物的光合作用效率, 延长了植物获得其完成生活史必需的有机物所需要的时间

(Chabot & Hicks, 1982; Kikuzawa, 1991; 张林和罗天祥, 2004)。叶片是碳获取的器官, 叶物候参数, 例如叶寿命、出叶时间和落叶时间, 能反映植物在时间上利用资源的策略 (Kikuzawa, 1995)。

叶寿命已经被广泛证明是植物生活史对策的重要参数, 一般认为叶寿命的优化会使植物的碳获取最大化 (Chabot & Hicks, 1982; Kikuzawa, 1991; Ackerly, 1999)。已有研究发现, 立地条件, 包括土壤水分和养分状况, 生物因子的影响, 包括竞争作用和草食动物的取食, 都是叶寿命的决定要素 (Rathcke & Lacey, 1985; Reich, 1993; Coley & Barone, 1996; Westoby *et al.*, 2002; Kikuzawa, 2003; 张林和罗天祥, 2004)。在一个植物群落中, 因为生境异质性和物种之间复杂的相互作用, 不同物种具有不同的碳获取策略, 例如提高光合作用效率和降低呼吸消耗速率, 而延长叶寿命是其中的一个可能选择。植物有 3 种途径达到延长叶寿命的目标: 包括提早出叶, 延迟落叶, 或两者兼有。不同的物种可能采取不同途径、具有不同的出叶物候和落叶物候格局, 从而反映植物不同的资源利用策略。例如, 早春草本植物充分利用林冠形成前的光照资源, 在群落完全郁闭前完成其生活史 (Rathcke & Lacey, 1985); 而一些受到草食动物侵害的植物物种则经常通过延迟落叶、增加叶寿命来增加碳获取 (Coley & Barone, 1996)。在物种水平上, 不同个体之间比较发现, 早出叶的个体, 落叶也较晚 (孙书存和陈灵芝, 1998; Seiwa, 1999a, 1999b); 多个物种的比较研究发现: 早出叶的物种, 落叶也迟于其它物种 (Ne'eman, 1993)。在群落水平上, Kikuzawa (1983, 1984) 研究了一个落叶阔叶林树种的叶群体存活曲线, 但没有分析出叶、落叶物候和叶寿命之间的关系。目前群落水平上的不同物种叶物候的比较研究仍然缺乏, 叶寿命与出叶物候和落叶物候之间的关系尚不清晰。

本文以中国南京地区两个落叶栎林为研究对象, 调查了群落内主要木本植物的出叶物候, 包括出叶开始时间、结束时间和持续时间; 落叶物候, 包括落叶开始时间、结束时间和持续时间; 以及每个物种的叶寿命, 分析了叶寿命与出叶物候和落叶物候之间的关系。我们假设光合作用时间是温带落叶植物碳获取的重要限制因子, 自然选择将导致物种叶寿命的最大化, 因此预测叶寿命长的物种出叶较早、落叶较晚, 并且出叶较早的物种落叶较晚。具体研究目标包括: 1) 植物出叶物候格局, 2) 植物的落叶物候

格局, 和 3) 植物出叶、落叶物候与叶寿命间的关系。

1 研究方法

1.1 研究地概况

研究地位于南京市郊, 共两处。其中一处样地在紫金山南坡, 位于藏经阁; 另一处位于南京市浦口区龙王山东坡。本地区地处北亚热带, 季风明显、温暖湿润、四季分明。年平均降水量约为 1 070 mm, 干燥度为 0.97; 1、7 月平均温度分别为 2.2、27.8 ℃; 日照资源比较丰富。土壤为黄棕壤。

本研究所选取的调查对象都是较为典型、人为干扰较少的落叶栎林。藏经阁样地, 位于 118°43' E, 32°04' N; 海拔 93 m, 群落郁闭度为 0.65, 林冠层主要树种有白栎 (*Quercus fabri*)、枫香 (*Liquidambar formosana*)、栓皮栎 (*Quercus variabilis*), 平均高度分别为 15.25、18.6、19.43 m, 平均胸径为 21.5、22.4、35.57 cm, 林冠层还伴生有梧桐 (*Firmiana simplex*)。林下层主要树种有三角枫 (*Acer buergerianum*)、荚蒾 (*Viburnum dilatatum*)、卫矛 (*Euonymus alatus*)、木莓 (*Rubus swinhoei*)、糙叶树 (*Aphananthe aspera*)、茶条槭 (*Acer ginnala*)、白檀 (*Symplocos paniculata*)、盐肤木 (*Rhus chinensis*) 等物种。草本层主要物种有苔草 (*Carex spp.*)、天门冬 (*Asparagus cochinchinensis*) 等中生草本植物, 总盖度 85% 以上。

龙王山样地的落叶阔叶林位于 118°51' E, 32°03' N; 海拔 111 m, 是由栎树 (*Quercus spp.*) 和化香 (*Platycarya strobilacea*) 为主要成分的次生天然林, 群落郁闭度为 0.6, 林冠层主要树种有白栎、化香、构树 (*Broussonetia papyrifera*), 平均高度分别为 15.1、11.5、13.2 m, 平均胸径为 23.1、17.5、18.2 cm。林下层主要树种有白檀、山胡椒 (*Lindera glauca*)、狭叶山胡椒 (*Lindera angustifolia*)、朴树 (*Celtis sinensis*)、茶条槭等物种。草本层主要物种有苔草、天门冬、繁缕 (*Stellaria media*) 等中生草本植物, 总盖度 75% 以上。

1.2 观测方法

以两个研究地栎林中的主要木本植物为观测对象。所调查物种紫金山 18 个, 龙王山 25 个, 总调查物种 33 个 (其中两地有相同物种 10 个), 分属于 21 科 (表 1)。每个树种随机选取 3~5 个植株, 用于调查叶物候。2002 年 3 月上旬, 所有木本植物个体尚未出叶之际, 应用随机枝取样法 (Mailleate, 1982), 在每个植株上选取 3~5 个树冠中部的标准枝, 用标记带标记。然后, 根据叶的生长特点, 不定期记录每

表 1 南京地区两个落叶栎林木本植物叶物候观测数据
Table 1 Data on leaf phenology of the woody species of two deciduous broad-leaved oak forests in Nanjing area, East China

物种 Species		出叶开始时间 Beginning time of leaf emergence	出叶结束时间 Ending time of leaf emergence	出叶持续时间 Duration of leaf emergence (d)	落叶开始时间 Beginning time of leaf abscission	落叶结束时间 Ending time of leaf abscission	落叶持续时间 Duration of leaf abscission (d)	出叶时间 Timing of leaf emergence	落叶时间 Timing of leaf abscission	叶寿命 Leaf life span (d)
龙王山 longwangshan	菝葜 <i>Smilax china</i>	24	42	18	270	286	16	33	278	245
	白栎 <i>Quercus fabri</i>	18	35	17	248	280	32	27	264	238
	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	16	48	32	245	278	33	32	262	230
	扁担木 <i>Grewia biloba</i> var. <i>parviflora</i>	25	64	39	256	270	14	45	263	219
	茶条槭 <i>Acer ginnala</i>	7	35	28	238	273	35	21	256	235
	葛藤 <i>Pueraria lobata</i>	28	42	14	235	275	40	35	255	220
	构树 <i>Broussonetia papyrifera</i>	20	49	29	235	280	45	35	258	223
	化香 <i>Platycarya strobilacea</i>	20	49	29	228	273	45	35	251	216
	黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>	35	62	27	265	280	15	49	273	224
	榔榆 <i>Ulmus parvifolia</i>	18	35	17	242	274	32	27	258	232
	茅莓 <i>Rubus parvifolius</i>	0	20	20	239	274	35	10	257	247
	朴树 <i>Celtis sinensis</i>	16	42	26	239	286	47	29	263	234
	山胡椒 <i>Lindera glauca</i>	16	35	19	245	274	29	26	260	234
	长叶鼠李 <i>Rhamnus crenata</i>	23	55	32	249	275	26	39	262	223
	狭叶山胡椒 <i>Lindera angustifolia</i>	20	48	28	265	280	15	34	273	239
	一叶 <i>Securinega suffruticosa</i>	20	42	22	228	272	44	31	250	219
	柘树 <i>Cudrania tricuspidata</i>	20	42	22	248	278	30	31	263	232
	紫藤 <i>Wisteria sinensis</i>	28	42	14	240	274	34	35	257	222
藏经阁 Cangjingge	白栎 <i>Quercus fabri</i>	17	37	20	236	274	38	27	255	228
	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	23	57	34	260	286	26	40	273	233
	糙叶树 <i>Aphananthe aspera</i>	24	57	33	237	262	25	41	250	209
	茶条槭 <i>Acer ginnala</i>	17	43	26	246	285	39	30	266	236
	刺楸 <i>Kalopanax septemlobus</i>	20	50	30	225	285	60	35	255	220
	豆腐柴 <i>Premna microphylla</i>	31	62	31	225	264	39	47	245	198
	枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	17	47	30	249	270	21	32	260	228
	胡颓子 <i>Elaeagnus pungens</i>	10	37	27	246	290	44	24	268	245
	黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>	31			241	269	28		255	
	莢迷 <i>Viburnum dilatatum</i>	10	37	27	255	285	30	24	270	247
	榔榆 <i>Ulmus parvifolia</i>	22	43	21	246	270	24	33	258	226
	六月雪 <i>Serissa serissoides</i>	10			269	291	22		280	
	白玉兰 <i>Magnolia denudata</i>	20	43	23	240	273	33	32	257	225
	木莓 <i>Rhbus swinhoei</i>	10	43	33	233	291	58	27	262	236
	三角枫 <i>Acer buergerianum</i>	14	34	20	246	270	24	24	258	234
	栓皮栎 <i>Quercus variabilis</i>	19	42	23	225	268	43	31	247	216
	卫矛 <i>Euonymus alatus</i>	15	33	18	232	285	53	24	259	235
	梧桐 <i>Firmiana simplex</i>	40	65	25	246	270	24	53	258	206
	小槐花 <i>Desmodium caudatum</i>	31	49	18	232	290	58	40	261	221
	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	19	50	31	242	267	25	35	255	220
	盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>	24	50	26	232	288	56	37	260	223
	野柿 <i>Diospyros rhombifolia</i> var. <i>sylvestris</i>	31	65	34	241	272	31	48	257	209
	一叶 <i>Securinega suffruticosa</i>	27	43	16	267	285	18	35	276	241
	圆叶鼠李 <i>Rhamnus globosa</i>	17	43	26	236	288	52	30	262	232
	柘树 <i>Cudrania tricuspidata</i>	23	50	27	241	273	32	37	257	221

描述叶物候的时间是由 2002 年 3 月 1 日起的天数来表示 The timing for leaf phenology is indicated by the days since March 1, 2002 关于参数定义, 见正文 For more details, see text

个枝条上的叶数量,出叶早期 2~3 d 1 次,其后每周 1 次。对于较高大的乔木,我们用 6 m 铝梯到达树冠中部进行观测。如果展叶后叶片长度达 0.5 cm,即作为已形成的新叶记入叶数。当连续 3 次的观测结果相同时,停止对出叶物候观测。在 10 月初,所有木本植物尚未落叶时,开始在原有标记的枝条上的叶数量观测,不定期记录每个枝条上的叶数量,早期每周 1 次,后期 3 d 左右 1 次。当树上叶片整个边缘为黄色时,即记录为已经脱落。落叶物候观测至落叶结束止。

1.3 数据处理

首先将出叶期间和落叶期间的最大叶数作为最大值,分别对不同时间上取得的叶数进行标准化。然后定义叶物候的参数,包括出叶开始时间,即一个物种的平均出叶数量达到最大值的 10%,出叶结束时间,即平均出叶数量达到最大值的 90%,从出叶开始至结束之间的时间为出叶持续时间;同样对于落叶物候中的落叶开始时间、结束时间和持续时间也分别取 10% 和 90% 为临界值定义之。叶寿命的确定是以 50% 的出叶到 50% 的落叶之间的时间长度为标准,50% 的出叶和 50% 的落叶所在的时间被分别定义为一个物种的出叶时间和落叶时间。

对数据正态分布的检验发现叶物候参数的数据分布都是非正态分布,因此 Mann-Whitney U 检验被用来比较两个样地的叶物候参数,以及样地内部林冠层与林下层物种(物种名称见样地描述)的叶物候参数的差异。因为两样地间各种叶物候参数无显著差异,两样地都是典型的温带落叶栎林,群落结构和性质相似,考虑每个样地的观测物种数量有限,我们将两个样地的数据进行了合并。本研究所有叶物候和叶寿命关系等的描述和分析都建立在数据合并的基础上。不同参数间的相关性采用 Spearman 等级相关的非参数相关分析检验,叶寿命与叶物候参数的关系应用最小二乘法的线性回归分析。

2 结 果

2.1 出叶物候

两个栎林中木本植物的萌动时间集中在 3 月中旬至 4 月初。不同物种的出叶开始时间差异很大(表 1): 茅莓(*Rubus parviflorius*)最早在 3 月初出叶,比出叶最晚的梧桐早 40 d。但大部分物种都集中在 3 月 20 日左右,70% 以上的物种出叶开始时间在 3 月 15 到 25 日之间。大部分物种出叶结束时间在 4 月中旬,但不同物种出叶结束时间仍然相差较大,茅

莓在 3 月 20 日已经完成出叶过程,这时很多物种还没有开始出叶;而最晚结束出叶的野柿(*Diospyros rhombifolia* var. *sylvestris*),到 5 月初才结束出叶过程,两者相差达 45 d。主要木本植物的出叶持续时间在 14 到 33 d 之间,平均出叶持续时间为 25 d,因此植物的出叶过程相对集中。

不同物种间的比较表明(表 2,图 1),物种的出叶开始越早,结束也较早;而且持续时间越长,结束出叶过程就越晚;出叶开始时间与持续时间无关。这一定程度上说明早出叶的物种并没有降低其出叶速度,而是较出叶开始较晚的物种先完成出叶过程。

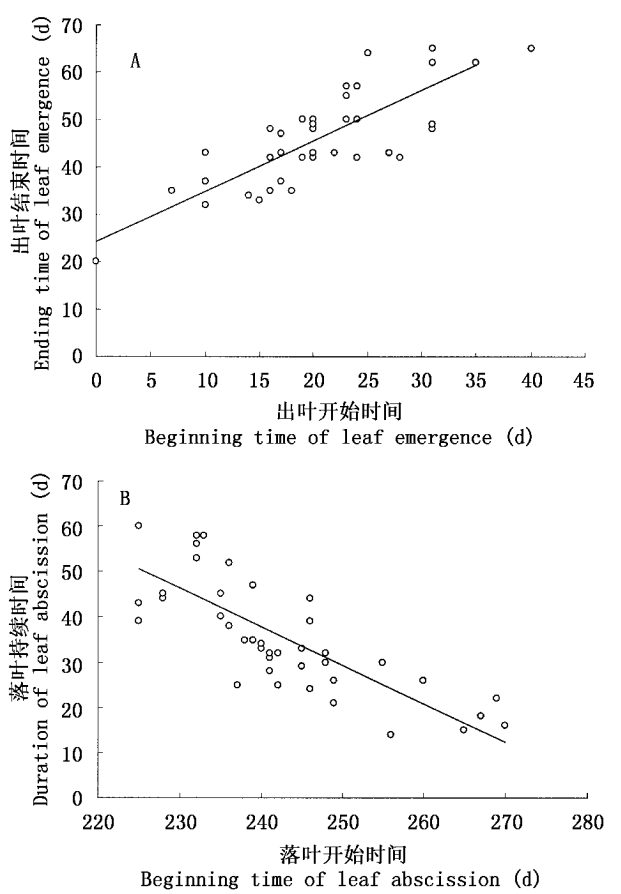


图 1 出叶物候和落叶物候中参数间关系
Fig.1 The relationships between phenological parameters of leaf emergence and leaf abscission
A: 出叶物候中,出叶开始时间与出叶结束时间关系 The beginning time and the ending time of leaf emergence ($R^2 = 0.604, p < 0.001$)
B: 落叶物候中,落叶开始时间与落叶持续时间关系 The beginning time of leaf abscission and the duration of leaf abscission ($R^2 = 0.626, p < 0.001$) 图中描述叶物候的时间是由 2002 年 3 月 1 日起的天数 The timing for leaf phenology is defined as the days since March 1, 2002

2.2 落叶物候

两个栎林开始落叶时间最早的物种都在 10 月中旬,大部分物种在 11 月中旬开始落叶。不同物种开始落叶时间相差很大(表 1),从最早开始落叶的

表 2 南京地区落叶栎林叶物候参数的相关分析
Table 2 Correlation analysis for leaf phenological parameters of the woody species of deciduous broad-leaved oak forests in Nanjing area, East China

	出叶开始 时间 Beginning time of leaf emergence	出叶结束 时间 Ending time of leaf e- mergence	出叶持续 时间 Duration of leaf emer- gence (d)	落叶开始 时间 Beginning time of leaf abscission	落叶结束 时间 Ending time of leaf ab- scission	落叶持续 时间 Duration of leaf abscis- sion (d)	出叶时间 Timing of leaf emer- gence	落叶时间 Timing of leaf abscis- sion
叶寿命 Leaf life span (d)	-0.607 ***	-0.680 ***	-0.306 ^{ns}	0.490 ***	0.573 ***	-0.140 ^{ns}	-0.730 ***	0.653 ***
落叶时间 Timing of leaf abscission	-0.143 ^{ns}	-0.063 ^{ns}	-0.042 ^{ns}	0.757 ***	0.708 ***	-0.352 *	-0.094 ^{ns}	
出叶时间 Timing of leaf emergence	0.830 ***	0.915 ***	0.352 *	-0.013 ^{ns}	-0.196 ^{ns}	-0.176 ^{ns}		
落叶持续时间 Duration of leaf abscission (d)	-0.240 ^{ns}	-0.119 ^{ns}	-0.082 ^{ns}	-0.839 ***	0.330 *			
落叶结束时间 Ending time of leaf abscission	-0.267 ^{ns}	-0.168 ^{ns}	-0.150 ^{ns}	0.151 ^{ns}				
落叶开始时间 Beginning time of leaf abscis- sion	0.011 ^{ns}	-0.021 ^{ns}	0.019 ^{ns}					
出叶持续时间 Duration of leaf emergence (d)	0.025 ^{ns}	0.671 ***						
出叶结束时间 Ending time of leaf emergence	0.626 ***							

下注同表 1 Notes are the same as Table 1 *** : $p < 0.001$ ** : $p < 0.01$ * : $p < 0.05$ ns : $p > 0.05$

豆腐柴 (*Premna microphylla*), 到最晚的菝葜 (*Smilax china*), 相差达 45 d。相对而言, 植物落叶结束时间相对集中, 所有物种在 12 月初叶片即已经全部脱落, 最早结束落叶的物种和最晚的之间相差不到 30 d。落叶的持续时间相差很大, 最快的物种在 14 d 内完成整个落叶过程, 刺楸 (*Kalopanax septemlobus*) 的落叶持续时间竟有 60 d 之久。平均落叶持续时间约 34 d。

对落叶物候参数的相关分析表明(表 2, 图 1): 植物的开始落叶时间越早, 落叶持续周期就越长; 落叶持续越长, 落叶结束时间越晚; 但物种的落叶开始时间与其结束时间无显著相关。这一定程度上表示, 早开始落叶的物种, 因为延长落叶持续时间, 降低了与后开始落叶的物种在落叶结束时间上的差异。

林冠层与林下层物种在所研究的叶物候参数上均无显著差异。

2.3 叶寿命及其与出叶、落叶物候的关系

两个栎林木本植物的平均叶寿命为 228 d, 寿命最短的为豆腐柴, 仅 198 d, 寿命最长的为茅莓和莢, 达到 247 d, 相差近 50 d。对叶物候和叶寿命等参数的相关分析表明(表 2, 图 2), 叶寿命与出叶物候和落叶物候除落叶持续时间外的参数均有显著相关。叶寿命与出叶时间和落叶时间的回归分析表

明, 植物出叶时间越早, 或者落叶时间越晚, 叶寿命越长。但是回归分析和相关分析都没有发现植物出叶和落叶时间之间存在显著关系。

3 讨 论

我们的结果表明, 在所调查的两个群落中, 不同物种的出叶物候和落叶物候都相差很大, 从而导致了不同物种叶寿命之间的差异。物种之间的比较分析说明, 叶寿命与出叶开始时间和落叶开始时间有显著关联, 叶寿命长的物种出叶早、落叶晚, 与预测一致。但物种的出叶时间和落叶时间并没有显著关联, 与我们的预测不一致; 也就是说, 在群落水平上, 物种并非一定同时通过提前出叶和延迟落叶来增加叶寿命, 与现有物种水平上研究结果是不同的。

碳获取是物种生长发育的基础, 是物种繁衍后代, 维持物种延续的保证。生活在同一个群落中的物种, 因为具有不同的竞争能力和不同的群落优势地位, 它们在同一种生境中获取资源的能力发生差异。在温带地区, 一般而言, 林冠层的建群种具有较强的竞争能力, 能摄取分布集中、质量兼优的资源, 例如林冠上层的高大乔木依赖茎的支持可以摄取充足阳光, 依赖粗大深根系可以提供充足的水分, 因此具有较高的碳获取效率。但其它竞争能力弱的物种, 虽然不能取得优质资源, 但可以通过不同的碳获

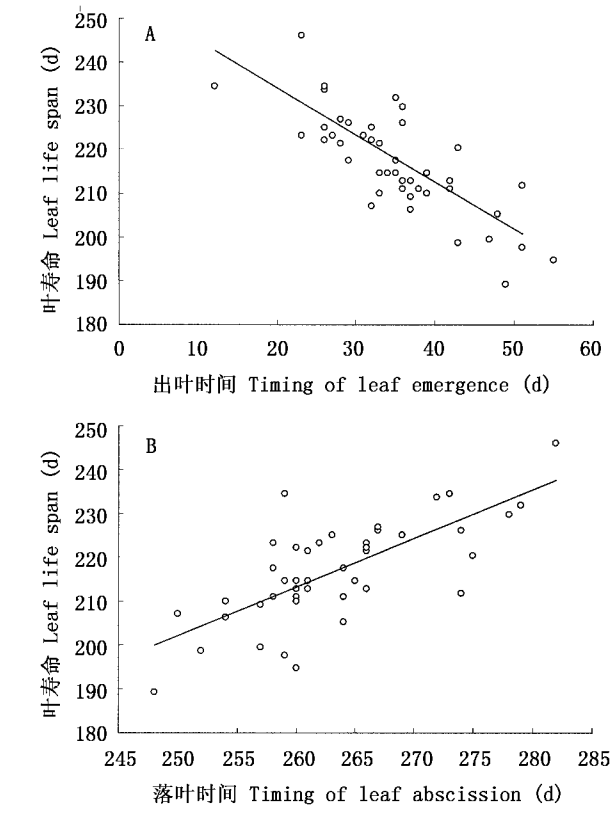


图 2 叶寿命与出叶物候、落叶物候之间的关系
Fig.2 The relationships between leaf life span and leaf phenological parameters of leaf emergence and abscission
A: 出叶物候中, 出叶开始时间与出叶结束时间关系 The beginning time and the ending time of leaf emergence ($R^2 = 0.552, p < 0.001$)
B: 落叶物候中, 落叶开始时间与落叶持续时间关系 The beginning time of leaf abscission and the duration of leaf abscission ($R^2 = 0.462, p < 0.001$) 图中描述叶物候的时间是由 2002 年 3 月 1 日起的天数 The timing for leaf phenology is defined as the days since March 1, 2002

取策略完成生活史过程,如在养分贫乏、水分缺乏,或者荫蔽的立地条件下,增加资源的利用效率 (Westoby *et al.*, 2002; Kikuzawa, 2003)。另一个途径就是通过延长叶寿命增加资源利用时间,从而提高碳获取能力。来自不同生态系统和生物群区的物种调查和统计分析都表明,植物物种的最大光合作用效率与叶寿命成反比 (Reich *et al.*, 1992; Reich, 1993; Westoby *et al.*, 2002),这暗示物种可能通过两种途径,即提高光合作用效率或者延长叶寿命,增加碳获取。同样,有很多实验研究表明,在胁迫生境的植物个体通常具有较长的叶寿命 (Reich, 1993; Westoby *et al.*, 2002; Kikuzawa, 2003);这些都提示叶寿命是调节植物碳获取的重要因子。虽然我们没有立地条件的比较研究,但在同一个群落中,不同物种的叶寿命相差达 50 d,本身就说明了生境差异的影响,以及不同物种可能具有不同生存策略。王希

华等(2000)曾在浙江天童常绿阔叶林发现灌木和小乔木的叶片寿命较中乔木长,即可能是因为不同的光照生境影响所致。本研究中,林冠层与林下层物种在叶物候参数上没有显著差异。虽然出叶最早的总是林下层物种,叶寿命最长的也是林下层物种(表 1),但是林下层不同物种间差异很大,部分物种较林冠层物种出叶更晚,叶寿命更短。例如,一些小灌木的叶寿命却较大型乔木短,如豆腐柴和野柿,它们处于林下的荫蔽环境中,即使能充分利用林下光斑,在短时间内不可能具有较多的碳获取。因此我们认为可能有另外的生活史对策机制。改变生物量分配可能是其中的一种,将较多的碳用于生殖分配可以保证其物种的延续。

提早出叶和推迟落叶都是提高叶寿命的途径。早出叶已经被很多研究证明对于植物个体的碳获取至关重要。在温带落叶阔叶林中的五角枫 (*Acer mono*), Seiwa (1998) 发现早期萌发的幼苗在林冠郁闭前两个月就开始出叶,其年碳获取的 61% ~ 79% 是在这段时间。而且,他还发现 (Seiwa, 1999a, 1999b), 五角枫和日本黑榆 (*Ulmus davidiana* var. *japonica*) 出叶顺序是,个体高度越高,出叶就越晚,矮小的个体相对更能利用早春的光照资源。美国的中西部、加拿大东部地区的林下灌木入侵种,包括金银忍冬 (*Lonicera maackii*), 莫罗忍冬 (*L. morrowii*), 新疆忍冬 (*L. tatarica*), 它们取得入侵成功并获取优势的原因就是比当地物种提前出叶,延长其生长季节。Harrington 等 (1989) 发现这些物种虽然只较当地灌木种和林冠建群种早出叶 1 周,但在此时间内却得到了年碳获取的 35%。本研究发现物种的出叶时间与植物叶寿命成反比,出叶越早叶寿命越长;叶寿命与出叶结束时间成反比,出叶结束时间越早,叶寿命越长。实际上,本研究中叶寿命较长的几个物种,如莢、胡颓子 (*Elaeagnus pungens*), 菝葜等都是出叶时间较早和落叶时间较晚的物种。这些无疑都表明了出叶物候对叶寿命的影响。

落叶物候在本研究中也同样与叶寿命紧密相关,落叶时间越晚,叶寿命越长。然而我们认为落叶时间对物种的碳摄取的意义与出叶时间是不一样的,尽管它们都与叶寿命显著相关。本文相关分析和回归分析的结果只是在数学上表明早出叶和晚落叶都是延长叶寿命的基本条件,过早的落叶和过晚出叶都不可能导致长寿命的结果,但这并不说明早出叶的物种就一定晚落叶,也不能说明早出叶和晚落叶对于物种的生态学意义同样重要。在本研究

中,我们没有发现一个叶寿命长的物种是通过同时延迟出叶和落叶来达到的,相反有些物种出叶较早,落叶相对较早,却也能达到相对的长寿命,如茅莓。其中主要原因在于群落中不同物种的出叶时间相差较大,而落叶时间却相对集中。因为先开始出叶的物种就早结束出叶过程(表 2,图 1),物种之间的出叶时间差异就可能很大。但大部分物种都集中在 11 月中旬落叶,12 月 5 日所有调查的物种全部结束了落叶过程,这样就降低了物种在落叶时间的差异。相反,有些物种即使落叶开始时间较早,但因为落叶开始时间越早,落叶持续时间越长(表 2,图 1),因此整体上物种的叶寿命仍能得到一定程度的延长;也就是说群落中的不同物种虽然落叶开始时间可能相差较大,但落叶结束时间仍相对集中。这可能与温带地区秋冬季节相交时的剧烈气候变化有关。这种集中落叶现象在其它温带落叶阔叶林树种也有过记录(Kikuzawa, 1983, 1984; 孙书存和陈灵芝, 1998; Ne' eman, 1993)。以上分析说明,出叶时间对一个物种叶寿命的影响可能比落叶时间更为重要。

相对于延迟落叶,早出叶于物种而言可能具有更大的选择优势。首先早萌动、早出叶不仅能获取充足的光照资源,同时在水分和养分利用上也具有优势。在大部分物种尚处于休眠状态,水分和养分利用很微弱的时候,提早萌动即可在时间上避开与其它物种的资源竞争,从而保证较高的利用效率。Hooper(1998)等在研究一个落叶阔叶林时曾发现,因为物候期的差异,不同物种通过相互作用而提高资源利用效率,增加群落生产力水平,并能维持较高的物种多样性。其次,相对于晚落叶,早出叶的物种对光照资源的利用效率可能更高。叶片的光合效率随叶片的生活史过程而变化,在展叶过程的最早期,叶片的光合速率较低而呼吸作用旺盛,随后光合效率逐渐增加,呼吸效率也维持在一定水平上,但随叶片年龄的增加,叶片的光合作用和呼吸效率都逐渐下降(Gill *et al.*, 1998; 孙书存和陈灵芝, 2000a),直至叶片衰老死亡。早出叶能保证叶片以较高的光合效率进行碳获取;而叶片衰老期间的叶寿命延长,对于碳获取的价值显然不能与早出叶相提并论。再次,相对于晚落叶,早出叶具有较小的风险。植物在春季出叶阶段,气温逐渐升高,气候条件相对变得优越,生境是可预测地向好的方向转化,如果早出叶则能利用到一个相对稳定的资源供应和生境;但晚落叶时则是面临一个不知何时降临的恶劣生境,因此这时植物如果作出维持或者提高叶片的光合能力的

努力,将面临巨大风险。因此,也可以认为本研究所得到的两个落叶栎林的叶物候格局及其与叶寿命的关系,一定程度上是群落和物种对特定气候特征长期适应的结果。我国温带地区的这种气候格局可能使物种更倾向于调整出叶时间对环境变化作出响应。

本研究中,落叶时间与出叶时间并没有发现任何关联,与我们预测的早出叶的物种晚落叶是不一致的。这除了从以上早出叶和延迟落叶对碳获取的不同价值来解释外,还有一些其它因素的作用。譬如,昆虫取食的影响。在植物展叶初期,植物幼嫩叶片易被昆虫取食,植物一般通过增加次生代谢物的生产进行防御,也会通过补充叶片数量来降低补偿损失(孙书存和陈灵芝, 2000b),使植物叶群体的年龄结构复杂化,从而可能延迟物种的落叶时间。而在冬季来临前,昆虫由于补充越冬的营养和储存食物,会加大进食,植物叶片被取食也呈上升趋势(于晓东等, 2001)。但此时叶片补偿作用有限,受损的叶片往往会提前凋落。另外,从植物生理的角度看,出叶和落叶过程可能是由不同的生态因子启动。一般认为温度,主要是积温是出叶过程的主要影响因子,而落叶过程一般认为是受光周期的影响(张富春, 1985)。

参 考 文 献

- Ackerly DD (1999). Self-shading, carbon gain and leaf dynamics: a test of alternative optimality models. *Oecologia*, 119, 300 – 310.
- Chabot BF, Hicks DJ (1982). The ecology of leaf life span. *Annual Review of Systematics and Ecology*, 13, 229 – 259.
- Coley PD, Barone JA (1996). Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 305 – 335.
- Gill PS, Amthor JS, Bormann FH (1998). Leaf phenology, photosynthesis and the persistence of saplings and shrubs in a mature north hardwood forest. *Tree Physiology*, 18, 281 – 289.
- Harrington RA, Brown BJ, Reich PB (1989). Ecophysiology of exotic and native shrubs in Southern, Wisconsin. *Oecologia*, 80, 356 – 367.
- Hooper DU (1998). The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity. *Ecology*, 79, 704 – 719.
- Kikuzawa K (1983). Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 1. Tall trees. *Canadian Journal of Botany*, 61, 2133 – 2139.
- Kikuzawa K (1984). Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 2. Small trees and shrubs. *Canadian*

- Journal of Botany*, 62, 2551 – 2556.
- Kikuzawa K (1991). A cost-benefit analysis of leaf habitat and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *American Naturalist*, 138, 1250 – 1263.
- Kikuzawa K (1995). Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants. *Canadian Journal of Botany*, 73, 158 – 163.
- Kikuzawa K (2003). Phenological and morphological adaptation to high light environment in two woody and two herbaceous plant species. *Functional Ecology*, 17, 29 – 38.
- Maillette L (1982). Structure dynamics of silver birch. I. The fate of bud. *Journal of Applied Ecology*, 19, 203 – 218.
- Ne'eman G (1993). Variation in leaf phenology and habitat in *Quercus thubuensis*, a Mediterranean deciduous tree. *Journal of Ecology*, 81, 627 – 634.
- Rathcke B, Lacey EP (1985). Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Systematics and Ecology*, 16, 179 – 205.
- Reich PB (1993). Reconciling apparent discrepancies among studies relating life span, structure, and function of leaves in contrasting plant life forms and climates: the blind men and elephant retold. *Functional Ecology*, 10, 768 – 776.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1992). Leaf life span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, 62, 365 – 392.
- Seiwa K (1998). Advantages of early germination for growth and survival of seedlings of *Acer mono* under different overstory phonologies in deciduous broad-leaved forests. *Journal of Ecology*, 86, 219 ~ 228.
- Seiwa K (1999a). Changes in leaf phenology are dependent on tree height in *Acer mono*, a deciduous broad-leaved tree. *Annals of Botany*, 83, 355 ~ 361.
- Seiwa K (1999b). Ontogenetic changes in leaf phenology of *Ulmus davidiana* var. *japonica*, a deciduous broad-leaved tree. *Tree Physiology*, 19, 793 – 797.
- Sun SC (孙书存), Chen LZ (陈灵芝) (1998). Leaf demography of *Quercus liaotungensis* in Dongling Mountain. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 22, 538 – 544. (in Chinese with English abstract)
- Sun SC (孙书存), Chen LZ (陈灵芝) (2000a). Leaf growth and photosynthesis of *Quercus liaotungensis* in Dongling Mountain. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 20, 212 – 217. (in Chinese with English abstract)
- Sun SC (孙书存), Chen LZ (陈灵芝) (2000b). The ecological response of seedlings to simulated drought and defoliation in *Quercus liaotungensis*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 20, 893 – 897. (in Chinese with English abstract)
- Wang XH (王希华), Zhang J (张捷), Zhang ZX (张正祥) (2000). Leaf longevity of evergreen broad-leaved species of Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 24, 625 – 629. (in Chinese with English abstract)
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002). Plant ecology strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125 – 159.
- Yu XD (于晓东), Zhou HZ (周红章), Luo TH (罗天宏) (2001). Patterns of damage by phytophagous insects on leaves of *Quercus liaotungensis*. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 25, 553 – 562. (in Chinese with English abstract)
- Zhang FC (张福春) (1985). *Phenology* (物候学). Meteorology Press, Beijing. (in Chinese)
- Zhang L (张林), Luo TX (罗天祥) (2004). Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 28, 844 – 852. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 曹坤芳 责任编辑: 张丽赫