

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2019.11.002

重庆市园林树木生长特征及其对生境响应^①

赵园园, 王海洋

西南大学 园艺园林学院, 重庆 400716

摘要: 以重庆主城区 14 种木本植物为对象, 在 15 个采样地点中, 采集并测量当年生枝条、花枝和果枝的茎、叶、花和果实性状, 同时实地测量采样地点的环境因子, 定量分析了功能性状的差异性、环境因子的影响及生境类型和功能群对功能性状的综合影响。结果表明: ① 除茎密度、比叶面积外, 茎干质量、茎截面积、单叶面积和单叶干质量在不同物种间差异极具有统计学意义($p < 0.01$); ② 开花习性对性状差异影响具有统计学意义($p < 0.05$), 而生活型和生长型类型因性状和枝条而异, 如不同生活型间功能性状在当年生枝条上差异不具有统计学意义, 而花枝和果枝的茎干质量和单叶面积差异具有统计学意义($p < 0.05$); ③ 除比叶面积、花枝的单叶面积和单叶干质量外, 其余功能性状在不同生境差异具有统计学意义($p < 0.05$), 其中温度、硬质铺装占比及 PM 2.5 对于茎干质量、单叶面积、单叶干质量、花干质量和果实干质量呈负相关关系, 而与茎密度、比叶面积正相关; ④ 发育阶段对性状的影响具有统计学意义($p < 0.05$), 除比叶面积外, 其他性状随新一花—果梯度变化逐渐增大。

关键词: 重庆主城; 性状差异; 功能群; 生境类型; 发育阶段

中图分类号: S688.9

文献标志码: A

文章编号: 1673-9868(2019)11-0007-12

环境变化对植物的生长和生态系统结构与功能产生重要影响, 而植物也通过自我调节响应环境, 从而影响生态系统^[1]。其中, 功能性状与资源获取、利用和保存能力有关, 从而对植物的定居、生存和适应有着潜在重要影响, 其属性能够单独或联合指示植物对环境变化的响应, 对研究植物对环境变化的响应及生态系统的变化具有重要的作用^[2-3]。

功能性状受多种环境因子的影响。例如, 叶片大小和比叶面积随着光照的增强而明显减小^[4]。叶片的氮、磷含量随年均温和降水量的降低有上升趋势, 而叶片大小及氮磷比降低^[5]。此外, 随着海拔的升高, 叶干质量和叶面积降低, 从而获取较高的抗冻性^[6]。也就是说, 物种通过性状的可塑性及遗传多样性来适应不同的环境, 这对于研究植物对环境变化的响应机制有重要作用^[7]。

另一方面, 不同功能群植物往往具有不同的功能性状。落叶植物具有较高的比叶面积、光照利用效率、较短的叶寿命和较大的叶片, 从而在短时间内积累足够的光合作用产物^[8]; 相反, 常绿植物比叶面积、光照利用效率较低, 同时具有较小的叶片和较长的叶寿命^[9]。植株高度同样影响功能性状, 灌木具有较厚的叶片, 高的木材密度、导管密度和细的导管直径, 同时生长速率较慢而存活率较高^[10-11]。

目前, 许多研究围绕植物功能性状对海拔变化的响应进行了研究^[12-13], 但在乡—郊—城梯度上植物性状的可塑性研究较少, 尤其是不同发育阶段功能性状的差异, 这对于进化背景和资源分布异质的环境下植物可塑性的研究意义重大^[14]。因此, 本研究以重庆市 14 种木本植物为研究对象, 测定其枝干、叶片、花和果实性状, 研究不同功能群、生境类型和发育阶段下木本植物营养器官如茎和叶和繁殖器官包括花、果实及种子的差异性, 试图探明功能群、生境变化和发育阶段对功能性状差异的影响及功能性状对不同生境的适应机制, 同时

① 收稿日期: 2018-11-23

基金项目: 重庆市技术创新与应用示范项目(cstc2018jsex-mszdX0069)。

作者简介: 赵园园(1992—), 女, 硕士研究生, 主要从事植物生态研究。

通信作者: 王海洋, 教授。

探讨哪些环境因子对功能性状差异产生了影响,为植物进化及城市园林植物配置提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域

研究区域为重庆市主城区(28°27′—30°26′ N, 105°17′—107°27′ E),平均海拔 400 m,地形地貌以丘陵山地为主。气候类型为中亚热带湿润季风型气候,年均降水量在 1 000~1 200 mm 之间,空气湿度大。采样区域分布在渝中区、江北区、南岸区、九龙坡区、沙坪坝区、北碚区和渝北区,依据绿地覆盖率、热岛强度及人为干扰强度将采样地点划分为森林公园、郊区公园和城市公园 3 种生境。森林公园包括南山植物园、歌乐山森林公园、中央公园、园博园和缙云山;郊区公园包括西南大学、重庆大学、照母山森林公园和鸿恩寺森林公园;城市公园包括沙坪坝公园、动物园、嘉陵公园、百林公园、歌乐山文化广场和鹅岭公园。其中一些校园、广场等绿地覆盖率相对较高,也将其作为公园类型。

1.2 样品采集

本研究采集的枝条为:成熟、健康且末端不分枝的当年生枝条、着生完全开放花朵和花蕾的当年生枝条及着生成熟果实的当年生枝条,包括其上的附属物(叶、茎、花和果实)。实际采样中,部分植物的花朵和果实着生在二年生枝条上,也将其包含在本次研究中。实验于 2017 年 9 月—2018 年 9 月进行,根据植物物候的差异,分别在植物完成展叶及枝条生长时、花期和果熟期,于远离样地边缘处,每个物种随机选择 3~6 株成熟个体,在每株植物外冠层东西南北 4 个方向随机采集 4 个没有明显叶、花和果实损伤的枝条,采集后立即放入自封袋,带回实验室测量相关指标。

表 1 采样区域内 14 种园林木本植物

物 种	编号	生活型	生长型	开花习性
红枫 <i>Acer palmatum</i>	1	落叶植物	小乔木	先叶后花
天竺桂 <i>Cinnamomum japonicum</i>	2	常绿植物	乔木	先叶后花
樟 <i>Cinnamomum camphora</i> Presl	3	常绿植物	乔木	先叶后花
红花檵木 <i>Loropetalum chinense</i> var. <i>rubrum</i>	4	常绿植物	灌木	先叶后花
海桐 <i>Pittosporum tobira</i>	5	常绿植物	灌木	先叶后花
海棠花 <i>Malus spectabilis</i>	6	落叶植物	小乔木	先叶后花
李 <i>Prunus salicina</i>	7	落叶植物	小乔木	先叶后花
紫叶李 <i>Prunu scerasifera</i> f. <i>atropurpurea</i>	8	落叶植物	小乔木	先叶后花
紫荆 <i>Cercis chinensis</i>	9	落叶植物	灌木	先叶后花
玉兰 <i>Magnolia denudate</i>	10	落叶植物	小乔木	先叶后花
梅 <i>Armeniaca mume</i>	11	落叶植物	小乔木	先叶后花
红花碧桃 <i>Amygdalus persica</i> var. <i>persica</i> f. <i>rubro-plena</i>	12	落叶植物	小乔木	先叶后花
紫叶桃花 <i>Amygdalus persica</i> var. <i>persica</i> f. <i>atropurpurea</i>	13	落叶植物	小乔木	先叶后花
桃 <i>Amygdalus persica</i>	14	落叶植物	小乔木	先叶后花

1.3 指标测定

1.3.1 功能性状指标测定

首先测量带回的实验材料的小枝茎长、茎直径,并记录叶片数量,之后放在恒温鼓风干燥箱中,在 70 °C 下条件下烘干 48 h 后至恒质量,用 FA1004 万分之一电子天平测量叶、茎、花、果实等干质量指标。对于性状原始参数测量方法如下:小枝茎长、茎直径利用直尺或游标卡尺测得;茎干质量(SM)、叶干质量(LM)、花干质量(FLM)、花被干质量(PM)、雄蕊与雌蕊群干质量(PIM)、果实干质量(FM)、种子干质量(SEM)利用电子天平测量烘干后质量;叶面积利用透明玻璃盖板压平叶片并采集电子照片,利用 Adobe Photoshop CS5 和 AutoCAD 2010 软件计算。计算参数包括:茎截面积(TCSA,茎直径×茎直径×π/4)、茎密度(TD,茎干质量/(小枝茎长×茎截面积))、单叶面积(ILA,叶面积/叶片数量)、单叶干质量(ILM,

叶干质量/叶片数量)、比叶面积(SLA, 叶面积/叶干质量)。

1.3.2 环境因子指标测定

采用 Kestrel 4000 手持式风速仪测定风速(Wis)、温度(Tem)、湿度(Hum), GPS 手持仪测定海拔(Ele), 便携式氮氧化物含量检测仪测定氮氧化物(NO_x), 手持 DUSTMATE 粉尘检测仪测定 TSP 和 $\text{PM}_{2.5}$ 。测定于 2018 年 3 月 10 日、6 月 10 日、9 月 10 日的 10:00—15:00 进行, 对样地内 18~25 个样点进行观测, 每个样点选择 5 个观测点, 观测点距地面约 1.5 m, 于第 2 天进行重复实验。

下垫面性质测定方法: 利用 Google Earth v7.3.0 截取采样地点的卫星图片, 导入 AutoCAD 2010 软件勾勒出采样地点的建筑、硬质铺装、植被覆盖及整个区域, 并将其生成面域, 利用软件本身矢量数据计算功能得到相应的面积, 最后利用公式(相应指标面积/采样地点面积 $\times 100$)计算出建筑面积占比(Bar)、硬质铺装占比(Hpr)及植被覆盖度(Vec)(表 2)。

表 2 采样区域及主要环境因子

样地	Wis/ ($\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$)	Tem/ ℃	Hum/ %	Ele/ m	NO_x / ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$)	TSP/ ($\mu\text{g} \cdot \text{m}^{-3}$)	$\text{PM}_{2.5}$ / ($\mu\text{g} \cdot \text{m}^{-3}$)	Bar/ %	Hpr/ %	Vec/ %
s1	0.3	29.5	59.9	490.56	0.126	46.0	6.04	5.90	13.99	77.98
s2	0.2	28.8	62.5	562.30	0.305	55.9	10.62	0.79	4.89	62.41
s3	0.5	28.6	58.7	342.22	0.100	43.6	8.08	1.01	17.22	88.21
s4	0.2	30.1	49.6	331.76	0.066	64.8	13.70	7.65	35.43	53.40
s5	0.1	27.9	61.8	624.10	0.060	49.8	7.35	0.79	2.42	94.20
s6	0.2	29.9	50.4	256.36	0.090	72.8	12.30	25.66	22.14	56.13
s7	0.4	25.2	64.2	243.67	0.080	139.6	18.54	29.46	31.22	39.24
s8	0.3	30.6	52.5	412.30	0.460	94.0	15.60	2.11	9.78	82.10
s9	0.3	32.7	52.8	373.75	0.845	83.9	15.10	4.96	19.38	69.23
s10	0.2	30.7	55.1	265.00	0.207	131.3	38.17	4.33	10.22	77.83
s11	0.2	32.1	55.3	250.58	0.290	159.1	25.03	9.87	19.31	58.47
s12	0.2	30.8	50.3	242.50	0.360	143.0	34.83	59.66	51.45	9.11
s13	0.4	30.5	53.1	280.10	0.222	157.3	19.26	39.66	59.31	19.10
s14	0.5	30.6	56.5	511.80	0.446	102.8	32.41	35.78	63.22	25.61
s15	0.2	29.2	59.2	246.67	0.533	154.4	20.99	8.32	14.52	54.32

注: s1, 南山植物园; s2, 歌乐山森林公园; s3, 中央公园; s4, 园博园; s5, 缙云山; s6, 西南大学; s7, 重庆大学; s8, 照母山森林公园; s9, 鸿恩寺森林公园; s10, 沙坪坝公园; s11, 动物园; s12, 嘉陵公园; s13, 百林公园; s14, 歌乐山文化广场; s15, 鹅岭公园。

1.4 数据分析

在进行数据分析之前, 为保证数据的正态分布性, 对各性状参数进行对数处理。利用 IBM SPSS Statistics 20.0 软件对性状参数进行方差分析和主成分分析, 用新复极差法进行多重比较; 利用 CANOCO 4.5 软件绘制物种在性状上的分布的 PCA 排序图, 对环境因子和性状进行冗余分析并绘制 RDA 排序图; 利用主成分分析中的载荷值、特征值及标准化的性状参数建立主成分方程, 实现对研究对象的综合评价; 利用一般线性模型(GLM)剖析生境类型和功能群对性状的相对影响。除排序图外均采用 Origin 9.1 软件作图。

2 材料与方法

2.1 物种功能性状总体差异特征

2.1.1 不同物种功能性状的差异

除 TD 和 SLA 外, SM, TCSA, ILA 及 ILM 在不同物种间差异极具有统计学意义($p < 0.01$); 不同发

育阶段物种间茎性状差异具有统计学意义($p < 0.05$), 叶性状中除 SLA 外, ILA 及 ILM 差异极具有统计学意义($p < 0.01$). 另外, 2 种因素的交互作用对于 SM, ILA, ILM 和 SLA 的影响达到极具有统计学意义水平($p < 0.01$), 对 TCOSA 和 TD 影响不具有统计学意义(表 3).

表 3 不同物种在不同发育阶段下植物营养器官双因素方差分析

	SM/ g	TCOSA/ mm ²	TD/ (g · cm ⁻³)	ILA/ cm ²	ILM/ g	SLA/ (cm ² · g ⁻¹)
物种	$p < 0.001$	$p < 0.001$	0.799	$p < 0.001$	$p < 0.001$	0.733
发育阶段	$p < 0.001$	$p < 0.001$	0.041	$p < 0.001$	$p < 0.001$	0.069
物种 × 发育阶段	$p < 0.001$	0.951	0.282	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$

2.1.2 物种在功能性状上的分布

在营养器官中, 紫荆、玉兰的 SM 和 TCOSA 最大, 红花檵木最小; 桃的 TD 最大, 樟最小; 玉兰、天竺桂的 ILA 和 ILM 最大, 红花檵木最小; 紫叶李的 SLA 最大, 玉兰最小. 在繁殖器官中, 紫荆、玉兰的 FLM、PM 及 SPM 最大, 红花檵木最小; 玉兰的 FM 和 SEM 最大, 樟最小. 此外, 主成分分析结果表明功能性状间关系十分密切. 茎性状中 SM 与 TCOSA、TD 在花枝和果枝中相关具有统计学意义; 叶性状中 ILA 和 ILM 正相关, 而与 SLA 负相关; 花性状中 PM 与 FLM 正相关具有统计学意义, 与 SPM 相关性减弱; 果性状中, FM 与 SEM 正相关具有统计学意义(图 1).

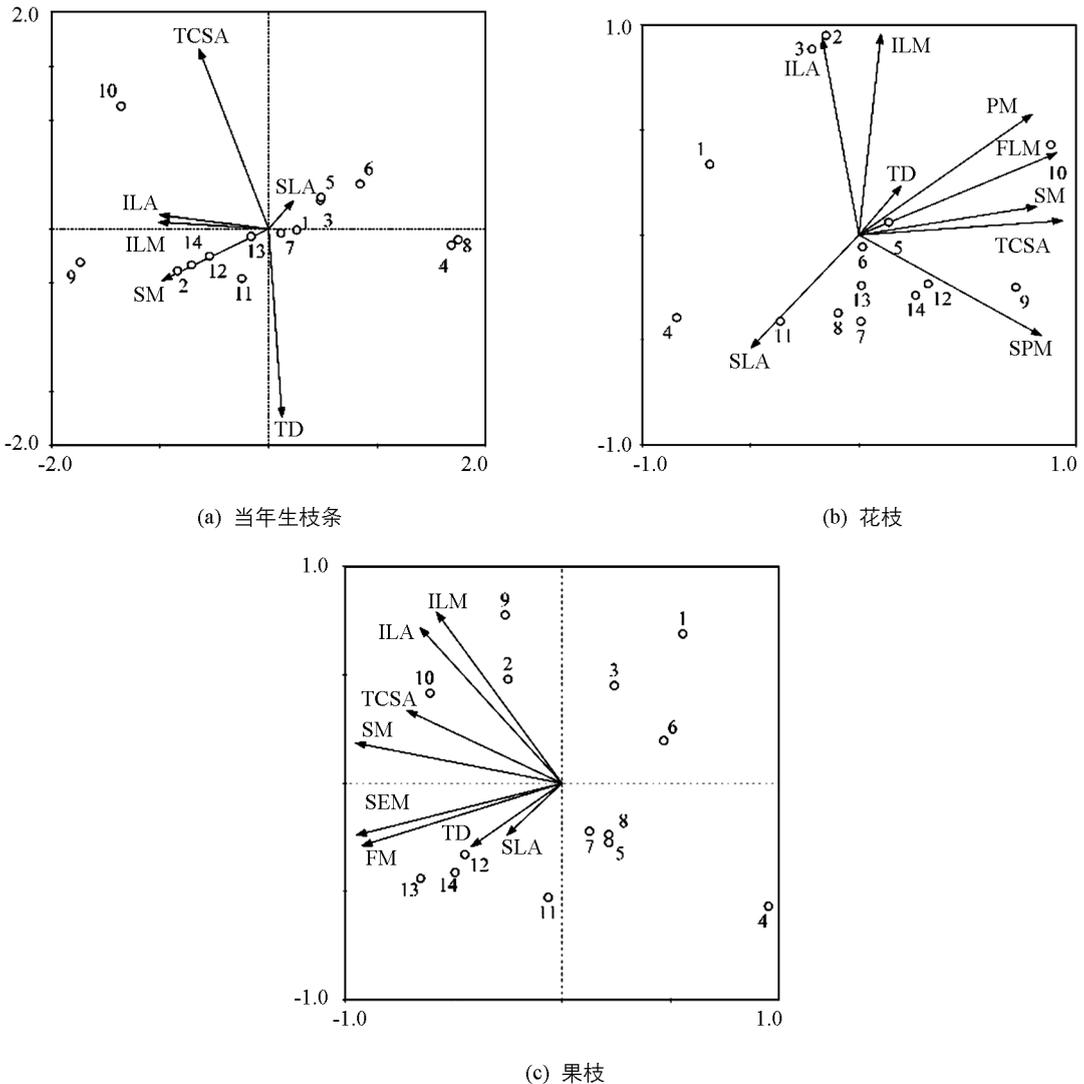


图 1 物种在功能性状空间的分布格局(主成分分析)

2.2 不同功能群间功能性状的差异

2.2.1 功能群在同一发育阶段功能性状的差异

在生活型上, 功能性状在当年生枝条上差异不具有统计学意义, 而花枝的 SM, TCSA, ILM, ILA 和 SPM 及果枝的 SM, TCSA, ILA, SLA, FM 和 SM 差异具有统计学意义 ($p < 0.05$), 且落叶大于常绿植物 (花枝的 ILA 和 ILM 除外); 在生长型上, 仅有当年生枝条的 SLA、花枝的 ILA, ILM 和 SPM 及果枝的 SLA, FM 差异具有统计学意义 ($p < 0.05$), 且乔木大于灌木; 在开花习性上, 当年生枝条的 TD 和 SLA、花枝的 ILM 和 SLA 及果枝的 ILM 差异不具有统计学意义, 其余性状差异均具有统计学意义 ($p < 0.05$). 花枝的 ILM, ILA 和 SLA 表现为先叶后花大于先花后叶植物, 其余枝条和性状相反(图 2).

2.2.2 功能群在不同发育阶段功能性状的差异

在生活型上, 除常绿植物的 TCSA 和 ILA 外, 其余性状差异具有统计学意义 ($p < 0.05$). 在生长型上, 乔木的 SM, ILM 和 SLA、小乔木的 SM, TCSA, TD, ILA, ILM 和 SLA 及灌木的 SLA 差异具有统计学意义 ($p < 0.05$). 在开花习性上, 除先花后叶植物的 SLA 外, 其余性状均差异具有统计学意义 ($p < 0.05$). 具体表现为不同功能群植物的 SM, TCSA, TD, ILA 和 ILM 逐渐增大, SLA 相反(图 2).

2.3 不同生境下功能性状的差异

2.3.1 不同生境下同一发育阶段功能性状的差异

除 SLA、花枝的 ILA 和 ILM 外, 其余功能性状在生境下差异具有统计学意义 ($p < 0.05$), 表现为茎性状中 TD 随乡—郊—城梯度变化逐渐增大, 而 SM 和 TCSA 则相反(图 3(a)-图 3(c)); 叶性状中 ILA 和 ILM 逐渐下降(花枝为先下降后升高), 而 SLA 有增大的趋势(图 3(d)-图 3(f)); 繁殖器官中 FLM, PM, SPM, SEM 和 FM 均表现为下降的趋势(图 3(g)-图 3(h)).

2.3.2 不同生境下不同发育阶段功能性状的差异

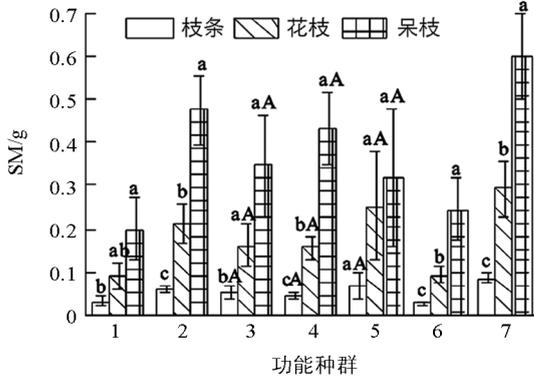
不同发育阶段物种的功能性状差异具有统计学意义 ($p < 0.05$). 除 SLA 外, 其余性状参数在果枝中均最高. 其中, SM, TCSA 和 TD 随着新一花—果梯度变化表现为升高的趋势, 而 ILA 和 ILM 在花枝中最小, SLA 随梯度变化逐渐降低(图 3).

2.3.3 环境因子对功能性状的影响及综合评价

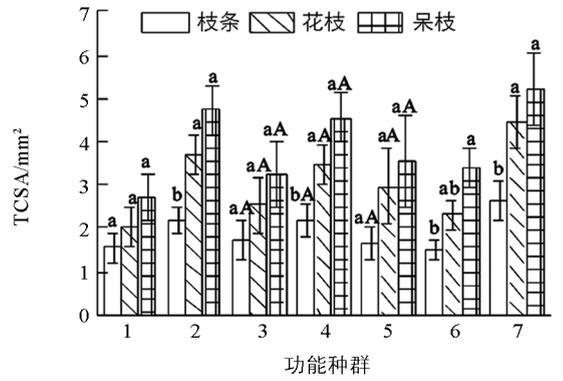
对环境因子和功能性状进行冗余分析, 结果表明, Tem, NO_x, TSP, PM2.5, Bar 和 Hpr 正相关具有统计学意义, 与 Hum, Ele, Vec 负相关具有统计学意义, 其中 Hum, Ele, Vec 与性状参数 TD 和 SLA 负相关, 与其他性状正相关. 在与植物分布的关系中, 城市环境温度和污染较高, 以至于在城市中生长的植物功能性状受到戕害, 而森林环境与植物生长的自然生境最为接近, 植物具有最大的 SM, ILA, ILM, FLM 及 FM(图 4).

2.4 功能群和生境类型对功能性状的综合影响

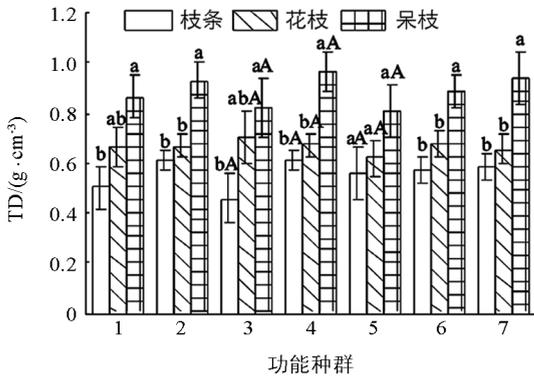
结果表明, 功能性状受到功能群、环境和发育阶段的共同影响. 利用广义线性模型进一步定量分析各影响因素的对功能性状的影响, 结果表明, 环境因子对当年生枝条和果枝性状变异解释的比例最高, 分别为 9.9%~52.9% 和 48.7%~149.4%, 除 SLA 外对其他性状变异的影响均具有统计学意义; 生长型是花枝性状变异的主要来源, 解释的比例为 1.0%~50.0%; 在不同发育阶段中, 发育阶段和环境对于性状变异的影响均具有统计学意义, 是变异的主要来源, 解释的比例分别为 23.4%~58.8% 和 5.4%~62.7%(表 4).



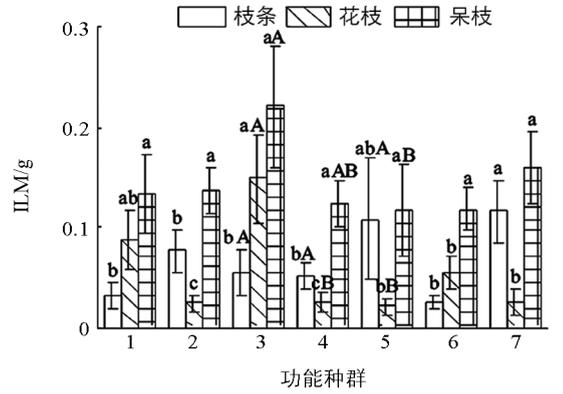
(a)



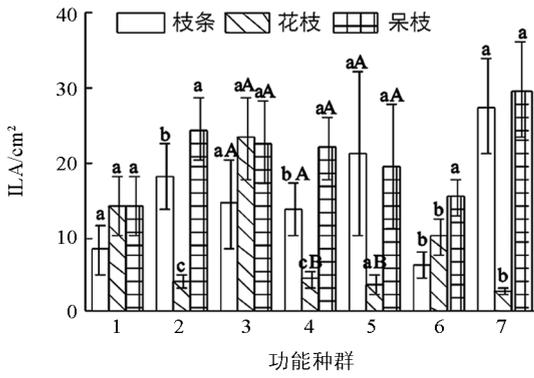
(b)



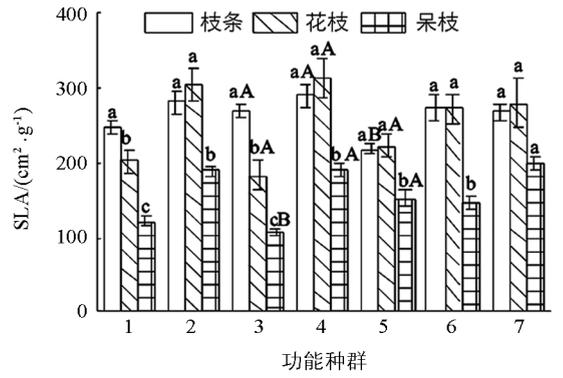
(c)



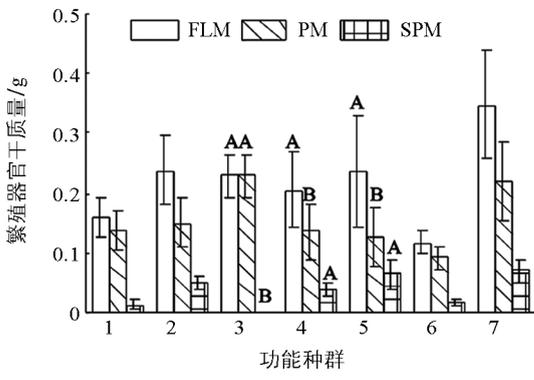
(d)



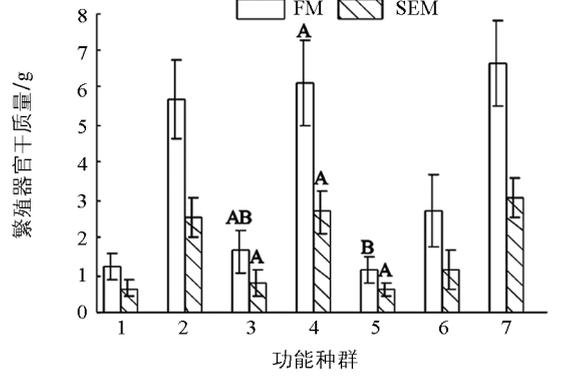
(e)



(f)



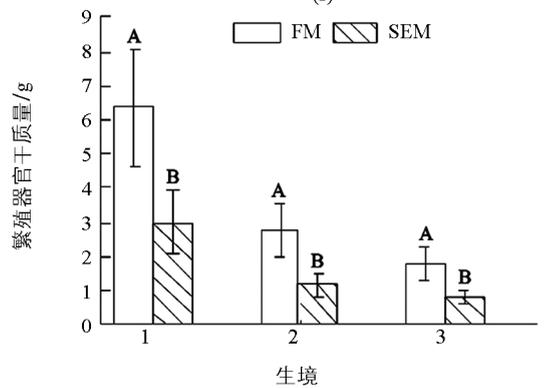
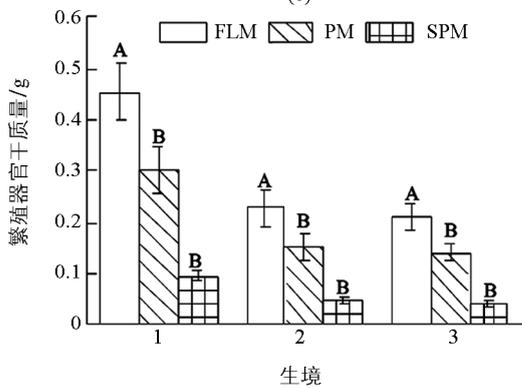
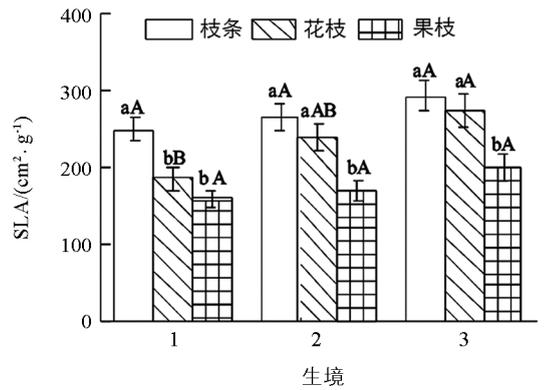
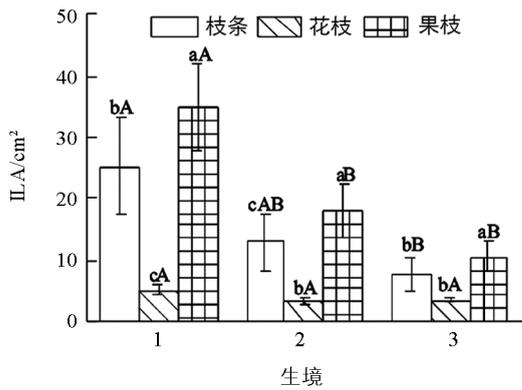
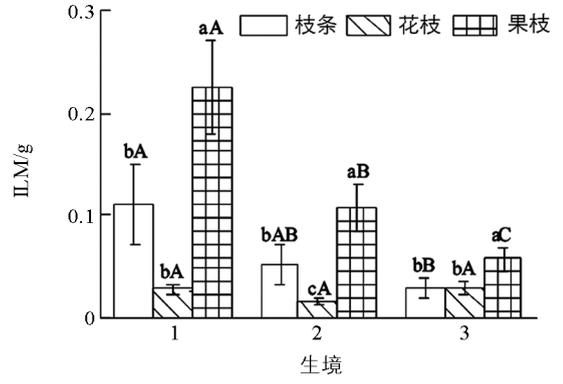
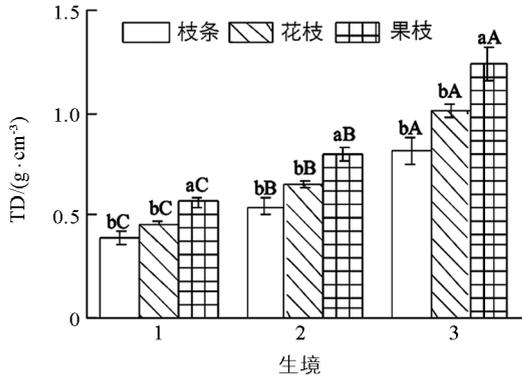
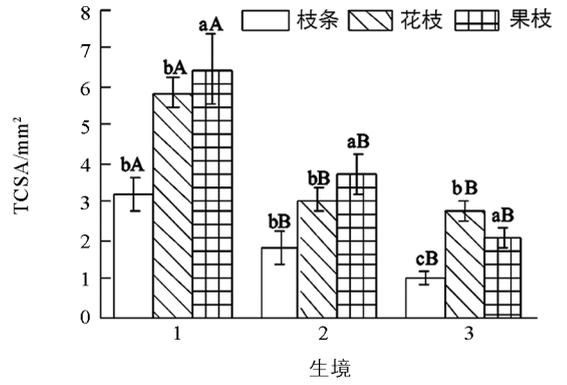
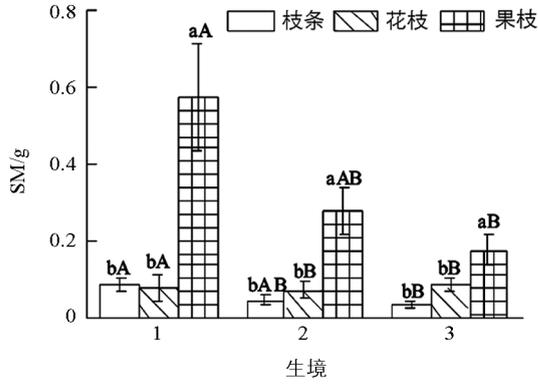
(g)



(h)

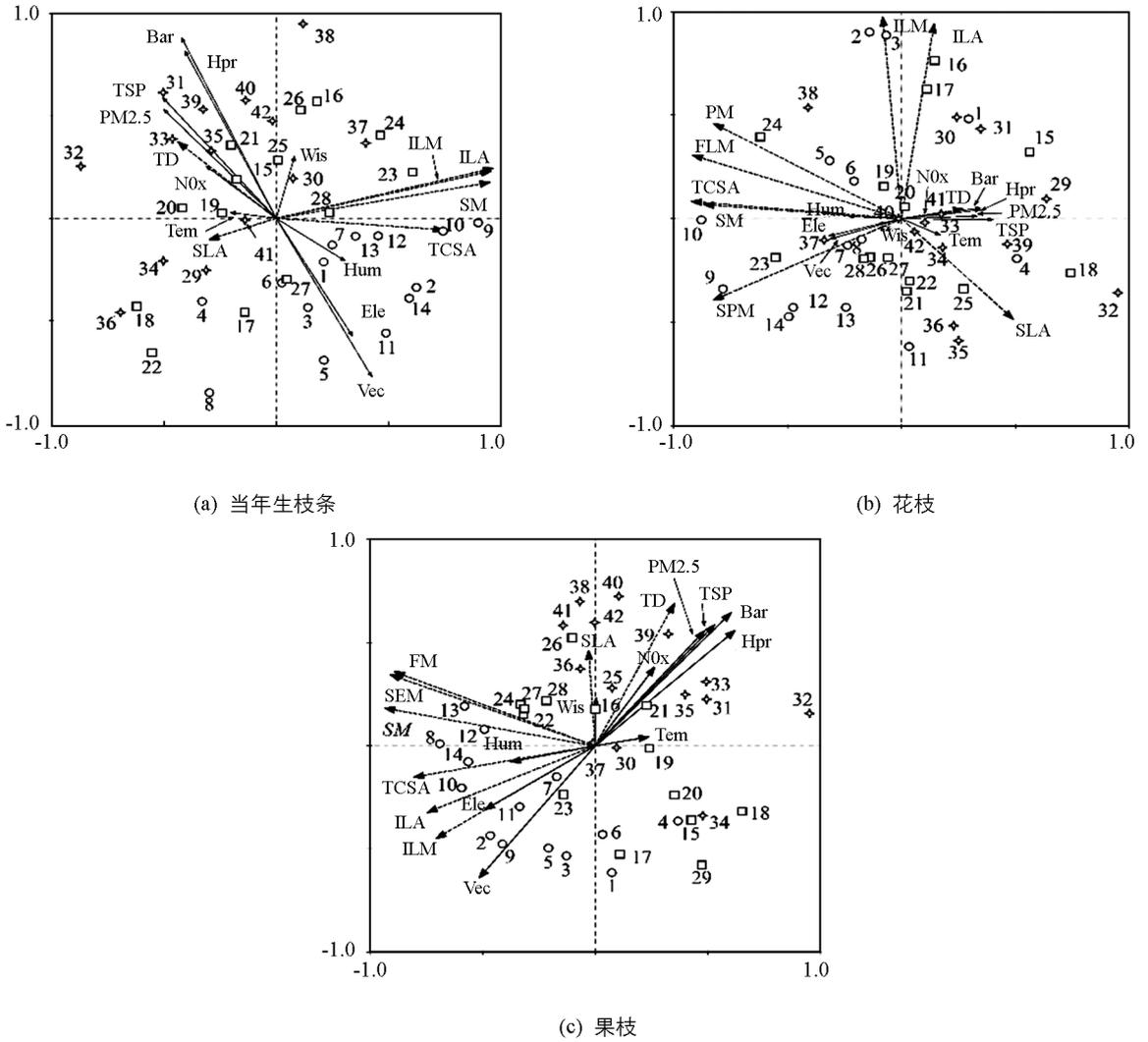
1, 常绿植物; 2, 落叶植物; 3, 乔木; 4, 小乔木; 5, 灌木; 6, 先叶后花植物; 7, 先花后叶植物. 小写字母表示不同发育阶段物种性状在同一功能群间的差异具有统计学意义; 大写字母表示同一发育阶段物种性状在不同功能群间的差异具有统计学意义.

图 2 不同功能群间及不同发育阶段功能性状的差异



1, 森林公园; 2, 郊区公园; 3, 城市公园. 小写字母表示不同发育阶段物种性状在同一生境的差异具有统计学意义; 大写字母表示同一发育阶段物种性状在不同生境间的差异具有统计学意义.

图 3 不同生境及不同发育阶段功能性状的差异



图中数字代表 3 种生境下的 14 种植物, 1-14 号植物位于森林公园; 15-28 号植物位于郊区公园; 28-42 号植物位于城市公园。

图 4 物种水平上功能性状与环境因子的关系(冗余分析)

表 4 功能群和生境对植物功能性状变异的解释

功能性状	S	SM	TCSA	TD	ILM	ILA	SLA	FLM	PM	SPM	FM	SEM
AB	LF	0.61**	0.37	0.62	1.13*	2.36**	0.00	—	—	—	—	—
GF	1.56***	3.16	0.21	2.75**	6.23***	0.03*	—	—	—	—	—	—
FH	2.39***	7.39*	0.23	3.93***	8.85***	0.00	—	—	—	—	—	—
Env	1.71***	29.70***	15.86***	2.86**	5.33**	0.01	—	—	—	—	—	—
T	6.27	40.62	16.92	10.67	22.77	0.04	—	—	—	—	—	—
FLB	LF	1.41***	4.44**	0.14	0.14	0.04	0.02	0.27	0.24	1.00	—	—
GF	2.08***	4.52*	0.50	3.40*	8.54*	0.01	0.98**	1.54**	4.61**	—	—	—
FH	0.59**	2.76*	0.18	0.06	1.81	0.08	0.62*	0.66**	2.05*	—	—	—
Env	1.05**	13.36***	25.59***	0.08	0.23	0.04	0.63*	0.72*	1.30	—	—	—
T	5.13	25.08	26.41	3.68	10.62	0.15	2.5	3.16	8.96	—	—	—

续表 1

功能性状	S	SM	TCSA	TD	ILM	ILA	SLA	FLM	PM	SPM	FM	SEM
FB	LF	0.46**	2.26**	5.10**	0.62	1.88	0.00	0.01	0.04	—	0.6	2.0
	GF	1.03***	1.62	8.27***	1.33***	2.67***	0.02	0.29*	0.23	—	19.0*	10.8
	FH	0.68**	0.42	0.89	0.01	0.13	0.02*	0.51**	1.34***	—	29.0**	40.9***
	Env	0.73**	10.80***	60.49***	1.74***	3.39***	0.03*	0.46**	0.65**	—	27.0**	25.2**
	T	2.9	15.1	74.75	3.7	8.07	0.07	1.27	2.26	—	75.6	78.9
B	LF	1.26**	0.14	0.64	1.99*	2.40**	0.02	—	—	—	—	—
	GF	3.25***	1.19	0.21	4.83**	6.33***	1.25*	—	—	—	—	—
	FH	10.05***	4.33***	0.04	2.03*	1.98*	0.48	—	—	—	—	—
	Env	10.78***	28.97***	49.09***	7.36***	6.07**	3.84*	—	—	—	—	—
	DS	29.99***	14.56***	19.41***	24.97***	19.38***	20.46***	—	—	—	—	—
T	55.33	49.19	69.39	41.18	36.16	26.05	—	—	—	—	—	

注: B, 枝条; AB, 当年生枝条; FLB, 花枝; FB, 果枝; S, 变异来源; LF, 生活型; GF, 生长型; FH, 开花习性; DS, 发育阶段; T, 总计; ss%: 解释的平方和占性状变异总平方和的比例。*** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$ 。

3 结论与讨论

3.1 功能性状在不同功能群间的差异

比叶面积和叶干物质含量在一定程度上反映了植物对资源获取和利用的能力^[15-16]。常绿植物的比叶面积较低, 叶片内物质主要用于构建保卫组织或增加叶肉细胞密度, 叶片面积较小, 叶寿命较长; 落叶植物单位质量的叶片面积较大, 叶氮含量、光捕获量和光合能力均较高^[17]。本研究中, 落叶植物的比叶面积显著大于常绿植物, 表明了常绿植物倾向于延长叶寿命而落叶植物通过提高光合速率以保证积累足够的光合产物; 叶干物质含量在花枝中表现为常绿大于落叶植物, 可能是由于落叶植物中紫荆、桃属于先花后叶植物, 在开花的同时叶片还未长出或正在萌发。此外, 落叶植物的茎干质量和茎密度也大于常绿植物, 即落叶植物其机械支撑能力较强, 对病原体抵抗能力强^[18]。

植株高度决定了空间光照和资源的分布不均, 同时可以反映植物对于环境的不同适应机制^[11]。乔木在短时间内通过提高光合速率来偿还构成叶片的成本, 其比叶面积和叶干物质含量较高^[19]。本研究中, 乔木的叶、茎、花和果实的含量均高于灌木, 可能由于生态位差异, 乔木拦截光照和光合作用能力较强, 使得光合作用同化的产物增多, 对于植物各器官的投入也增多; 同时枝条除了供给叶片生长需要的水分和养分外, 还需提供支撑作用, 叶片、花和果实越大, 所需要的支撑作用越大, 对于小枝的投入也越多^[20]。

3.2 功能性状对于生境的响应

茎具有支撑、保存水分、养分及传导树液体的作用, 其中, 茎木质密度反映了木材内细胞壁积累物质的能力^[8]; 叶片作为植物光合作用的主要器官, 由于其属于扁平结构与环境接触的面积大, 对于环境变化非常敏感^[21]。高温、干旱使得植物的叶寿命和比叶面积降低, 以降低植物蒸腾作用丧失的水分^[8]。本研究中, 城市公园中茎干质量、茎截面积和叶干物质含量显著低于郊区公园和森林公园, 茎密度在 3 种生境下变化趋势相反, 说明了城市环境使得植物的营养器官受到一定戕害, 而植物一方面通过降低与外界的接触面积来降低污染对其造成的伤害; 另一方面, 通过增大茎密度以在更干及营养供应不足的土壤中或更强的物理干扰条件下生长^[18]。此外, 植物为了防止蒸腾作用过于强烈、城市热岛高温损伤, 需要有一部分物质

构建角质膜等保卫结构,使得叶片光合累积同化产物的能力下降,形成小叶片^[22]。

花、果实和种子是植物繁衍的重要器官,对基因延续和保护物种意义重大^[23]。随海拔的升高,花粉数逐渐降低,而花柱、花丝、花大小和种子大小逐渐增大^[24-25]。本研究中,城市公园中花和果实质量均趋于降低,即植物投入到繁殖器官的能量减少以至于植物的繁殖受到戕害,从而推知城市植物花、果实和种子减小将导致城市植物种子和幼苗竞争力下降从而影响植物的自然更新。RDA 排序图很好地表明了功能性状与环境因子之间的关系,温度和污染是主控因子。在污染程度高的区域,植物通过减小花的大小降低对水分、养分等资源的消耗,将多余的营养和能量分配给其他器官或转移到合成花气味或色素的物种中,以增强资源竞争的能力或吸引传粉者^[26]。此外,城市温度较高,植物生长季延长,植物采用“每天开少量花,延长开花时间”的策略提高繁殖成功率;反之,森林环境中生长季缩短,植物需要增大花、果实和种子构件的光合产物投入,尤其在大种子内部可以储存较多的能量以供植物幼苗生长过程所需的营养物质^[27]。

3.3 功能性状对于发育阶段的响应

本研究中,果枝中茎干质量、茎密度、叶干物质含量和叶面积均显著大于花枝和新生枝,而比叶面积则相反,这体现了 3 种发育阶段的物种本身所具有的差异:新生枝需要更强的光合作用来保持自身的生长,从而需要较高的比叶面积提高光合速率,而果枝叶片内的物质需要有一部分用于构建保卫结构、增加叶肉细胞密度,延长叶寿命,因此比叶面积较低^[28]。随着发育历程的变化,生活在相似资源和环境中的植物均通过增大叶片和茎的干物质储存来适应环境的改变,即由于环境过滤器作用使得植物功能策略趋同^[29]。

综上所述,功能群、生境类型和发育阶段对于功能性状差异均有影响。城市环境对植物功能性状总体有显著的负面效应,在各环境因子中,温度、硬质铺装占比及 PM 2.5 对功能性状影响较为显著,而植物通过不同功能性状的调节,以适应高温、污染及干旱的特殊环境。因此,为缓解城市环境对园林树木生长的不利影响,应参考叶干物质含量及茎密度等指标筛选耐旱、耐热和耐污染的树种。诚然,单独的功能性状仅仅能够揭示出植物对环境梯度响应一个方面,而多个性状的组合及与生物量相互联系可能更好地反映植物对环境梯度或适应对策的全貌。因此,在研究植物与环境关系时,应尽可能地观测多个性状及考虑它们之间的相互关系,从而为进化机制与园林植物应用提供一定的基础。

参考文献:

- [1] 冯秋红,史作民,董莉莉.植物功能性状对环境的响应及其应用[J].林业科学,2008,44(4):125-131.
- [2] CORNELISSEN J H C, LAVOREL S, GARNIER E, et al. A Handbook of Protocols for Standardised and Easy Measurement of Plant Functional Traits Worldwide [J]. Australian Journal of Botany, 2003, 51(4): 335-380.
- [3] VIOLLE C, NAVAS M L, VILE D, et al. Let the Concept of Trait be Functional! [J]. Oikos, 2007, 116(5): 882-892.
- [4] ACKERLY D, KNIGHT C, WEISS S, et al. Leaf Size, Specific Leaf Area and Microhabitat Distribution of Chaparral Woody Plants: Contrasting Patterns in Species Level and Community Level Analyses [J]. Oecologia, 2002, 130(3): 449-457.
- [5] NAVARRO T, EL OUALIDI J, TALEB M S, et al. Leaf Patterns, Leaf Size and Ecologically Related Traits in High Mediterranean Mountain on the Moroccan High Atlas [J]. Plant Ecology, 2010, 210(2): 275-290.
- [6] HOLSCHER D, SCHMITT S, KUPFER K. Growth and Leaf Traits of Four Broad-Leaved Tree Species along a Hillside Gradient. Wachstum Und Blatteigenschaften von Vier Laubbaumarten Entlang Eines Hanggradienten [J]. Forstwis-

- senschaftliches Centralblatt, 2002, 121(5): 229-239.
- [7] ALBERT C H, THUILLER W, YOCCOZ N G, et al. Intraspecific Functional Variability: Extent, Structure and Sources of Variation [J]. *Journal of Ecology*, 2010, 98(3): 604-613.
- [8] WRIGHT I J, FALSTER D S, PICKUP M, et al. Cross-species Patterns in the Coordination between Leaf and Stem Traits, and Their Implications for Plant Hydraulics [J]. *Physiologia Plantarum*, 2006, 127(3): 445-456.
- [9] 杨冬梅, 毛林灿, 彭国全. 常绿和落叶阔叶木本植物小枝内生物量分配关系研究: 异速生长分析 [J]. *植物研究*, 2011, 31(4): 472-477.
- [10] STERCK F J, VAN GELDER H A, POORTER L. Mechanical Branch Constraints Contribute to Life-history Variation across Tree Species in a Bolivian Forest [J]. *Journal of Ecology*, 2006, 94(6): 1192-1200.
- [11] POORTER L, MCDONALD I, ALARCÓN A, et al. The Importance of Wood Traits and Hydraulic Conductance for the Performance and Life History Strategies of 42 Rainforest Tree Species [J]. *New Phytologist*, 2010, 185(2): 481-492.
- [12] 蒋裕良, 白坤栋, 郭屹立, 等. 北热带喀斯特森林木本植物花性状及其生境分异 [J]. *生物多样性*, 2016, 24(2): 148-156.
- [13] 王一峰, 祁如林, 杨亚军, 等. 海拔对青藏高原东缘弯齿风毛菊繁殖特征的影响 [J]. *应用生态学报*, 2018, 29(1): 68-74.
- [14] STAHL U, KATTGE J, REU B, et al. Whole-plant Trait Spectra of North American Woody Plant Species Reflect Fundamental Ecological Strategies [J]. *Ecosphere*, 2013, 4(10): 128.
- [15] LONG W X, ZANG R G, SCHAMP B S, et al. Within- And Among-species Variation in Specific Leaf Area Drive Community Assembly in a Tropical Cloud Forest [J]. *Oecologia*, 2011, 167(4): 1103-1113.
- [16] 王玉平, 陶建平, 刘晋仙, 等. 不同光环境下 6 种常绿阔叶林树种苗期的叶片功能性状 [J]. *林业科学*, 2012, 48(11): 23-29.
- [17] 郭庆学, 柴捷, 钱凤, 等. 不同木本植物功能型当年生小枝功能性状差异 [J]. *生态学杂志*, 2013, 32(6): 1465-1470.
- [18] MOLES A T, WESTOBY M. Latitude, Seed Predation and Seed Mass [J]. *Journal of Biogeography*, 2003, 30(1): 105-128.
- [19] KIKUZAWA K. Leaf Phenology as an Optimal Strategy for Carbon Gain in Plants [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1995, 73(2): 158-163.
- [20] 吴云, 张霓雯, 彭瀚, 等. 海拔对全缘叶绿绒蒿植株性状和花特征的表型选择分析 [J]. *西北植物学报*, 2016, 36(7): 1443-1449.
- [21] ROYER D L, MILLER I M, PEPPE D J, et al. Leaf Economic Traits from Fossils Support a Weedy Habit for Early Angiosperms [J]. *American Journal of Botany*, 2010, 97(3): 438-445.
- [22] 朱济友, 于强, 刘亚培, 等. 植物功能性状及其叶经济谱对城市热环境的响应 [J]. *北京林业大学学报*, 2018, 40(9): 72-81.
- [23] 杨冬梅, 占峰, 张宏伟. 清凉峰不同海拔木本植物小枝内叶大小-数量权衡关系 [J]. *植物生态学报*, 2012, 36(4): 281-291.
- [24] 徐博, 王赞, 陆景伟, 等. 内蒙古东部地区小叶锦鸡儿表型变异研究 [J]. *植物研究*, 2009, 29(3): 276-281.
- [25] 张茜, 赵成章, 董小刚, 等. 高寒退化草地不同海拔狼毒种群花大小与叶大小、叶数量的关系 [J]. *生态学杂志*, 2015, 34(1): 40-46.
- [26] DORMONT L, DELLE-VEDOVE R, BESSIÈRE J M, et al. Floral Scent Emitted by White and Coloured Morphs in Orchids [J]. *Phytochemistry*, 2014, 100: 51-59.

- [27] 曾 丽. 种子重量的生态学研究 [J]. 低碳世界, 2017(29): 284-285.
- [28] ELLSWORTH D S, REICH P B. Canopy Structure and Vertical Patterns of Photosynthesis and Related Leaf Traits in a Deciduous Forest [J]. *Oecologia*, 1993, 96(2): 169-178.
- [29] ZHANG Z H, HU G, ZHU J D, et al. Spatial Patterns and Interspecific Associations of Dominant Tree Species in Two Old-growth Karst Forests, SW China [J]. *Ecological Research*, 2010, 25(6): 1151-1160.

Functional Trait Variation and Its Relationship with Different Habitats of Woody Plants in Chongqing

ZHAO Yuan-yuan, WANG Hai-yang

School of Horticulture and Landscape Architecture, Southwest University, Chongqing 400716, China

Abstract: As a bridge linking plant, environment and ecosystem, functional trait variation is of great significance to examine the adaptation strategies of plants to urban ecological environment. In this study, we studied stem, leaf, flower and fruit characters of annual, flower and fruit branches in 14 woody plants from 15 sample sites in Chongqing. The results shows: 1) Functional traits, including stem mass (SM), twig cross sectional area (TCSA), individual leaf area (ILA) and individual leaf mass (ILM) are significantly differentiating among different species except twig density (TD) and specific leaf area (SLA). 2) Flowering habit had a significant effect on the functional trait variation, while life form and growth form for functional trait variation varied from functional trait to branch. For example, the functional traits of different life forms had no significant difference on the annual branches, but the stem mass (SM), twig cross sectional area (TCSA) and individual leaf area (ILA) of flower and fruit branches were significantly differentiating. 3) Except for specific leaf area (SLA), individual leaf area (ILA) and individual leaf mass (ILM) of flower branches, other functional traits were significantly differentiating and their values decreased as well with the country- suburban-urban environmental gradient. Temperature, Building area ratio and PM 2.5 are negatively correlated with stem mass (SM), individual leaf area (ILA), individual leaf mass (ILM), flower mass (FLM) and fruit mass (FM), but positively correlated with stem density (SM) and specific leaf area (SLA). 4) Stem and leaf functional traits were significantly differentiating and their values increased as well with the new-flower-fruit gradient except the specific leaf area (SLA).

Key words: Chongqing urban city; trait variation; functional group; habitat type; developmental stage