



功能性状与干旱下树木自然更新能力关系的meta分析*

廖慧璇, 薛亚林

中山大学生态学院, 广东 深圳 518107

摘要: 全球气候变化下极端干旱事件频发, 对全球生态系统稳定造成了巨大挑战。森林在维持全球生态系统稳定方面发挥着不可替代的作用。由于不同乔木物种对干旱有不同程度的敏感性, 特别是在自然更新阶段, 不同物种种子产生、种子萌发、幼苗生长都对水分变化存在不同的敏感性, 探讨影响种间敏感性差异的机制对预测森林对未来气候变化的响应具有重要意义。目前关于树木成体对干旱的响应已有众多实验性和整合性的定量研究, 然而还未见关于树木自然更新对干旱响应的整合性研究。本研究采用meta分析手段, 在全球范围内搜集野外观测和控制实验获得的树木种子产量、种子萌发率、幼苗出苗率和幼苗存活率等自然更新过程相关指标, 定量评估干旱胁迫对不同物种自然更新的效应强度。结合树木的功能性状(包括叶片面积、叶片厚度、植株最大高度、根系深度、种子大小、比叶面积、气孔导度、P50和叶片水势), 发掘不同物种干旱响应差异的潜在解释因子。结果表明, 影响干旱胁迫下树木自然更新的功能性状在光合作用、叶片表型和种子大小之间存在相互协调关系, 那些能够在降低水分散失的同时保证高光合速率或能够维持较快生长速率的树种将在干旱中保持较强的自我更新能力。本研究为不同树种功能性状对其干旱下自然更新的影响提供了整合性的证据, 强调了考虑物种性状信息对全球气候变化下森林保育的重要意义。

关键词: 干旱; 自然更新; 树木; 功能性状; meta分析

中图分类号: Q948.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 2097-0137(2024)06-0122-10

A meta analysis of the association between functional trait and tree regeneration capacity under drought

LIAO Huixuan, XUE Yalin

School of Ecology, Sun Yat-sen University, Shenzhen 518107, China

Abstract: More frequent and more extreme drought events under global change have posed severe threats to global ecosystems. Forests play an irreplaceable role in maintaining global ecosystem stability. Because different tree species show varying degrees of drought sensitivity, which is especially true at the early natural regeneration stage, where seed production, germination, and seedling growth of tree species strongly depend on water conditions, it is of profound significance to explore the underlying mechanisms of the intraspecific differences of species in response to drought. While numerous experimental and integrated studies have been conducted for adult tree responses to drought, integrated studies on the natural regeneration of trees are still lacking. In this study, a meta-analysis was conducted by collecting the data of regeneration-related indicators such as seed yield, seed germination, seedling

* 收稿日期: 2024-05-17 录用日期: 2024-05-29 网络首发日期: 2024-07-22

基金项目: 国家重点研发计划项目(2022YFF0802300)

作者简介: 廖慧璇(1988年生), 女; 研究方向: 恢复生态学;

E-mail: liaohuix5@mail.sysu.edu.cn

论文视频摘要见增强出版



ZR20240160



ZR20240160

emergence and seedling survival based on field observations and controlled experiments at the global scale. We quantified drought effects on the natural regeneration of different tree species and explored the explanatory potential of plant functional traits [i.e., leaf area, leaf thickness, plant height, root rooting depth, seed dry mass, specific leaf area (SLA), stomatal conductance, P50, leaf water potential] on the differential drought responses across species. Functional traits affecting natural regeneration of trees under drought stress showed a coordinated relationship among photosynthesis and leaf morphologies. The species that could reduce water loss while maintaining high photosynthetic rate tend to have a stronger regeneration capacity. This study provides integrative evidence of the effects of tree functional traits on natural regeneration under drought stress and highlights the importance of incorporating plant trait information in forest conservation under global climate change.

Key words: drought; regeneration; tree; traits; meta-analysis

随着近年来全球气候变化, 干旱事件在全球各地发生的频率逐渐提高, 程度不断加剧。干旱是制约树木生长的主要气候干扰事件(Brienen et al., 2015; Herrero et al., 2014; Martinez-Vilalta et al., 2016), 严重威胁到森林生物多样性维持与保护。森林在调节气候和水文循环以及碳固定方面发挥着重要作用(Frank et al., 2015)。由于它们提供了重要的生态和社会经济效益, 预测和量化气候变化对森林生态系统的潜在影响受到广泛关注。全球范围内已经报告了许多极端干旱导致树木大规模死亡的事件(Allen et al., 2010; Martinez-Vilalta et al., 2016), 也有学者对影响全球范围内树木死亡的物种功能性状作了量化分析, 发掘了包括树木高度、木材密度和比叶面积等对树木干旱死亡具有重要影响的功能性状(Bennett et al., 2015; Greenwood et al., 2017)。由于不同物种功能性状差异将导致其对干旱的敏感程度不同, 未来干旱事件的强度和持续时间的增加可能导致森林组成和结构的变化。

然而, 极端干旱后的树木死亡率可以通过增加自然更新来得到补偿。自然更新过程包括种子产生、传播、萌发, 在成苗后经历幼苗存活, 最终发育为成体等一系列过程, 是决定气候引起的死亡率增加是否会导致在接下来的几十年里相对持久的植被变化的关键(Lloret et al., 2012; Martinez-Vilalta et al., 2016)。换句话说, 死亡率本身不是决定长期植被变化的充分条件(Suarez et al., 2008)。当干旱导致混合林中优势树种的地上部组织被严重破坏时, 树木自然更新能力是森林恢复的主要驱动力(Redmond et al., 2018)。不同物种自然更新的能力和频率的差异将导致干旱对其影响的差异。干旱的加剧导致死亡率上升, 上层植物死亡有利于下层植物接收阳光; 同样, 优

势物种的死亡将有利于其他物种对养分的获取。由于共存物种之间的自然更新率不同, 干旱可能导致新优势种产生并影响植被类型的变化以及森林的功能(Suarez et al., 2008)。因此, 在干旱事件发生时, 自然更新能力更强的物种将在干旱胁迫下更有效地补充干旱所带来的个体死亡, 从而保证种群的存活, 并在接下来的生长过程中获得新的优势, 导致植被向以更耐旱的物种为主的群落发生变化(Gazol et al., 2018)。因此, 自然更新过程决定了新个体能否弥补因死亡而失去的个体, 对预测森林树种组成变化趋势至关重要(Shriver et al., 2022)。

目前已经有一些关于干旱下树木自然更新的野外监测报道和对于树木自然更新过程不同阶段进行测量的文章。但缺乏全球范围内对不同森林自然更新的整合以及应对干旱的功能策略的统计分析。已有大量研究表明, 在幼苗早期发育阶段极易受到水分的限制(Anderson-Teixeira et al., 2013; Bykova et al., 2019; Dobrowski et al., 2015), 并且在干旱情况下不同树木的自然更新情况有所差别(Gao et al., 2017; Urbietta et al., 2008)。预计干旱事件的频率、持续时间和强度的增加可能会由于功能性状的物种特异性差异而导致植物群落组成和分布范围的巨大改变(Bykova et al., 2019)。因此, 发掘不同物种树木自然更新能力的差异与其功能性状之间的联系将有助于预测今后森林群落, 特别是容易受到极端干旱影响的森林的动态变化, 并为未来森林保育提供指导。

在本研究中, 通过搜集、整合和分析现有文献及数据库中树木在干旱条件下的自然更新数据, 结合树木的功能性状数据, 采用 meta 分析手段, 我们旨在发掘能够影响树木自然更新的功能性状, 以更好地揭示形成不同物种间自然更新差异的内

在机制, 指导干旱频发背景下的森林恢复与改造。

1 材料与方法

1.1 数据集构建

目前国内外已有一些关于树木自然更新过程的研究, 包括野外观测和控制实验研究树木的种子产生、萌发、出苗和幼苗存活, 通过使用关键词“recruitment”“regeneration”“reproduction”“drought”“forest”“tree”“seed production”“seed germination”“seedling”“emerge”“seedling survival”组合在 Web of Science 进行文献检索, 筛选符合要求的文献。根据摘要对文章进行筛选, 若与干旱下树木自然更新研究有关的文章将被纳入考虑。进一步, 文章符合以下几点将最终被选作分析: ①调查年份和干旱年份报告清晰; ②提供了研究物种具体的自然更新数据; ③自然更新率归因于干旱的影响, 当样本没有受到其他干扰因子才纳入研究; ④给出了湿润状态下该物种自然更新率数据, 或给出了干旱与湿润两种不同状态下自然更新率的差值; ⑤实验或观测规模所得数据足以反映物种响应干旱的特性。

将最终选定的文章里的数据分为野外观察与控制实验两大类进行整理。野外数据搜集来自全球不同地点的干旱事件涉及不同树种的自然更新数据的论文, 提取其中的物种名、地点(经纬度、海拔, 或用调查地点代替)、研究年份等基本信息, 干旱指标及干旱强度, 以及自然更新相关指标, 包括在干旱和湿润两种状态下该物种的种子产量、种子萌发率和幼苗存活率均值, 以及在干旱条件和湿润条件下研究的样本量和重复数; 控制实验数据搜集对水分条件进行调控得到不同树种的自然更新响应, 提取其中的基本信息、干旱强度、自然更新相关指标等信息。获取数据的手段有两种: ①文章或附录中可直接获取数据; ②文章中无直接的数据, 但有图表形式的数据展示, 使用 Engauge Digitizer 软件进行数据提取。

由于不同实验所用的干旱强度指标存在差异, 我们下载了 1901—2018 年全球年均标准化降水蒸散指数 (SPEI) (https://spei.csic.es/spei_database)。使用 ArcGIS 软件将不同地区、不同年份的干旱强度进行处理提取统一的干旱指标。同时, 下载并提取了 1970—2000 年野外实验研究地点的年均降水和年均温度数据 (<https://worldclim.org/data/worldclim21.html>)。从 TRY traitbase 网站下载物种

的功能性状数据(申请编号 21286; <https://www.try-db.org/TryWeb/Home.php>)。由于数据来源限制, 本文所采用的功能性状均为成树的性状, 对于同一物种多个数据条目, 选取物种的中位数值作为代表, 并未考虑幼苗的性状。

研究最终选取了 44 篇文献(增强出版: 附表 1), 将同一文献同一物种不同年份或不同指标的效应值进行合并后, 共获得可用数据条目 469 条, 其中控制实验数据 261 条, 野外观测数据 208 条。根据不同测量指标分类, 种子产量、种子萌发率、幼苗出苗率、幼苗存活率分别获取数据 82 条、124 条、83 条和 69 条。

1.2 数据分析

由于不同文章研究的时间尺度不同, 同时为了便于之后将野外观测数据与控制实验数据整合并划分为不同更新指标进行分析, 对干旱强度 DI (droIndex) 做以下处理

$$DI = (D_c - D_t) / D_c,$$

其中 D_c 为对照组的干旱指数或水分, D_t 为实验组的干旱指数或水分。根据 Hedges et al. (1999), 使用转换响应比 (response ratio, RR) 作为效应量

$$\ln RR = \ln(\bar{X}_t / \bar{X}_c) = \ln \bar{X}_t - \ln \bar{X}_c,$$

其中 X_t 为实验组数据的平均值, X_c 为对照组数据的平均值。若存在 X_t 或 X_c 为 0 的情况, 则加上 0.000 1 再进行计算。根据 Wang et al. (2020), 计算平均效应量方差

$$V = S_t^2 / n_t (X_t)^2 + S_c^2 / n_c (X_c)^2,$$

其中 S_t 和 S_c 分别为实验组和对照组的标准差; n_t 和 n_c 为实验组和对照组的样本量。若文中无法获取标准差, 则按平均值的 0.1 进行估算(张雅琪等, 2022)。由于最终计算出的 V 很小 ($10^{-2} \sim 10^{-7}$ 数量级), 为了优化权重并便于绘图, 对权重 (W) 进行计算

$$W = \lg(1/V) = -\lg V.$$

最终使用优化后的权重的倒数作为最终平均效应量方差 (V_F)

$$V_F = 1/W.$$

所有统计均在 R (v4.2.2) 中进行, 使用“metafor”程序包, 将数据分为种子产量、种子萌发、幼苗出苗、幼苗存活 4 类进行分析, 再将数据分为野外观测和控制实验两大类进行分析, 最后将控制实验中以土壤水势为处理方法的数据整合分析 (Viechtbauer, 2010)。对于不同的植物功能性状, 首先筛选能获得相应物种性状的数据, 若最终参与分析的数据中物种数 < 3 或总数据条数 ≤ 10, 则不进行该功能性状的分析。在进行 meta 回归分析

前,首先使用Egger's test进行发表偏倚检验,若存在发表偏倚,使用Cook's distance检测异常数据并删除相应数据条目至不存在发表偏倚(Su et al., 2021)。然后进行异质性检验,若异质性过高($P<0.05$)则采用随机效应模型(REML),异质性不高则采用固定效应模型(FE)。最后为每类自然更新性状筛选最佳的meta回归模型。在控制实验数据中,选用干旱强度和植物性状作为解释因子。在野外观测数据分析中,除了干旱强度和植物性状,另加入温度和降水一同作为预测因子参与模型筛选。在多模型筛选中除功能性状外的预测因子的重要程度小于75%,则在模型拟合中移除该预测因子,得到最优拟合模型。

2 结果

2.1 干旱对树木自然更新的影响

种子产量、种子萌发、幼苗出苗和幼苗存活这四大类自然更新指标均不存在发表偏倚,但存在较大异质性,因此采用随机效应模型进行数据分析。模型拟合结果显示,种子产量、种子萌发、幼苗出苗和幼苗存活与干旱均存在显著负相关关系(增强出版:附表2),说明干旱将会显著降低树木自然更新的能力。

2.2 影响种子产量干旱效应值的最优解释功能性状组合

根据数据的可获得性,由于胡伯尔值和叶片水势两种性状的相应数据条数少于10条且物种数少于3种,根系深度物种数少于3种,均不符合纳入分析的原则,没有对其进一步分析。性状数据均不存在发表偏倚,最终纳入的观测值数量分别为:叶面积73条,叶片厚度71条,光合速率82条,植株高度82条,种子干质量73条,比叶面积82条,叶片气孔导度71条,P50为73条。这些性状均存在较大异质性,采用随机效应模型进行数据分析。

通过将不同性状与每项研究的干旱强度共两个预测因子进行共线性检验,发现干旱强度与叶片厚度、光合速率、植株高度、气孔导度有共线性,在这4个分析中去除了干旱强度。进行多模型筛选,最终在叶面积、种子干质量、比叶面积、P50 4种性状分析时在模型中同时加入干旱强度,而叶片厚度、光合速率、植株高度、气孔导度则单独加入模型中进行拟合。

模型拟合结果显示,光合速率对效应值有显著影响,与效应值呈正相关,意味着光合速率越大,

效应值越大,干旱下种子产量越能维持在较高水平。其余7种性状对效应值无显著影响(图1,表1)。

2.3 影响种子萌发率干旱效应值的最优解释功能性状组合

由于胡伯尔值和叶片水势两种性状的相应数据条数少于10条且物种数少于3种,不纳入后续分析。性状数据均不存在发表偏倚,最终纳入的观测值数量分别为:叶面积52条,叶片厚度40条,光合速率48条,植株高度61条,根系深度66条,种子干质量87条,比叶面积66条,叶片气孔导度23条,P50为22条。除气孔导度和P50采用固定效应模型外,其余性状存在较大异质性,采用随机效应模型进行数据分析。

将不同性状与干旱强度进行共线性检验,发现干旱强度与叶面积、种子干质量、气孔导度有共线性,在这3种性状分析中去除了干旱强度。进行多模型筛选,最终在叶面积、种子干质量、气孔导度3种性状分析时单独加入模型中进行拟合,而其余则加入干旱强度一同分析。

模型拟合结果显示,叶片厚度、光合速率和比叶面积对效应值有显著影响。其中光合速率和比叶面积与效应值呈正相关,意味着光合速率和比叶面积越大、叶片越薄,效应值越大,种子萌发率也能在干旱下维持在较高水平。其余6种性状对效应值无显著影响(图2,表1)。

2.4 影响幼苗出苗率干旱效应值的最优解释功能性状组合

由于叶片水势两种性状的相应数据条数少于10条,不纳入后续分析。性状数据均不存在发表偏倚,最终纳入的观测值数量分别为:叶面积49条,叶片厚度33条,光合速率32条,植株高度54条,根系深度30条,种子干质量55条,比叶面积59条,胡伯尔值22条,叶片气孔导度32条,P50为41条。所有性状均存在较大异质性,采用随机效应模型进行数据分析。

将不同性状与干旱强度进行共线性检验,发现干旱强度与光合速率、根系深度、种子干质量、胡伯尔值、气孔导度、P50等6种性状存在共线性。进行多模型筛选,由于比叶面积与干旱强度一起加入模型时,干旱强度重要性低于75%,因此上述6种与干旱强度有共线性的性状和比叶面积在后续分析时单独加入模型中,叶面积、叶片厚度、植株高度则加入干旱强度一同分析。

模型拟合结果显示,叶片厚度和种子干质量

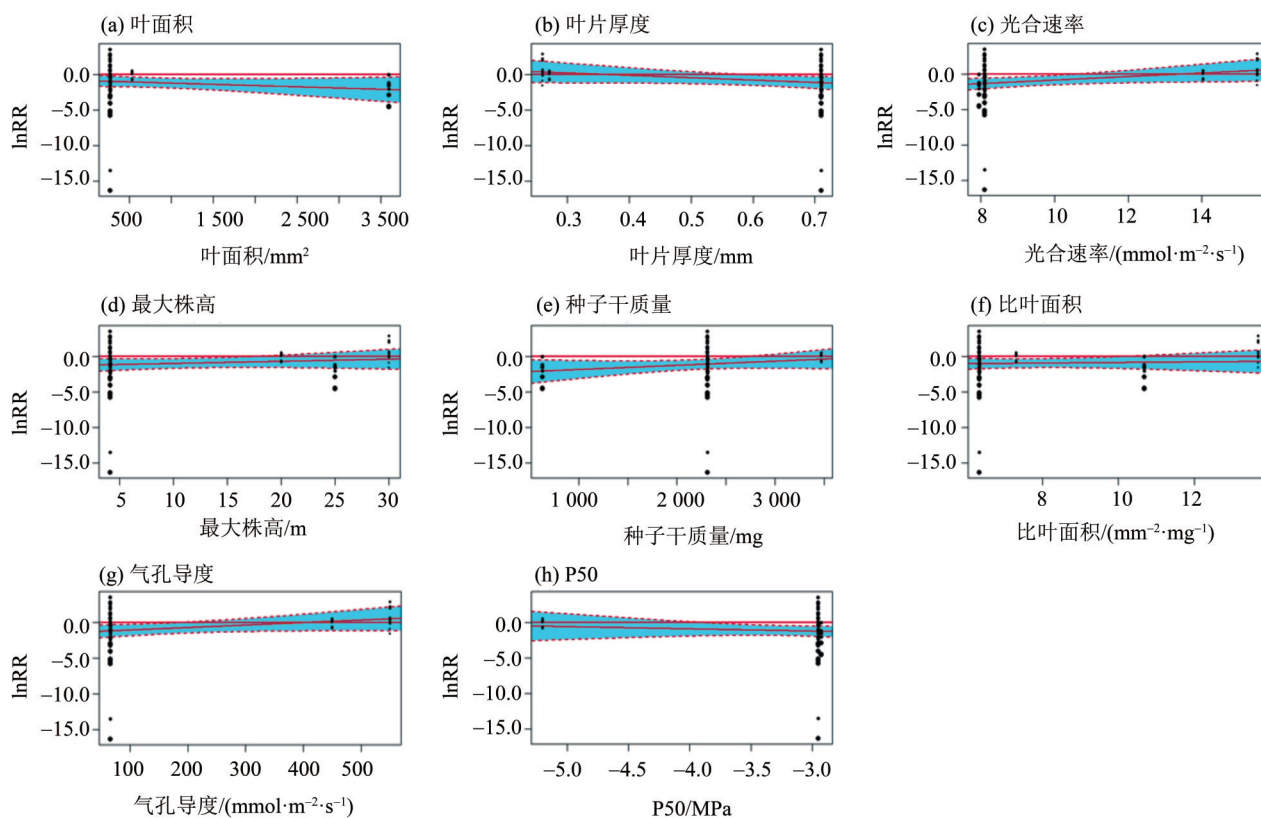


图1 种子产量分析中各性状与效应量模型拟合散点图

Fig. 1 Scatter plots of model fit for each trait and lnRR in seed production analysis

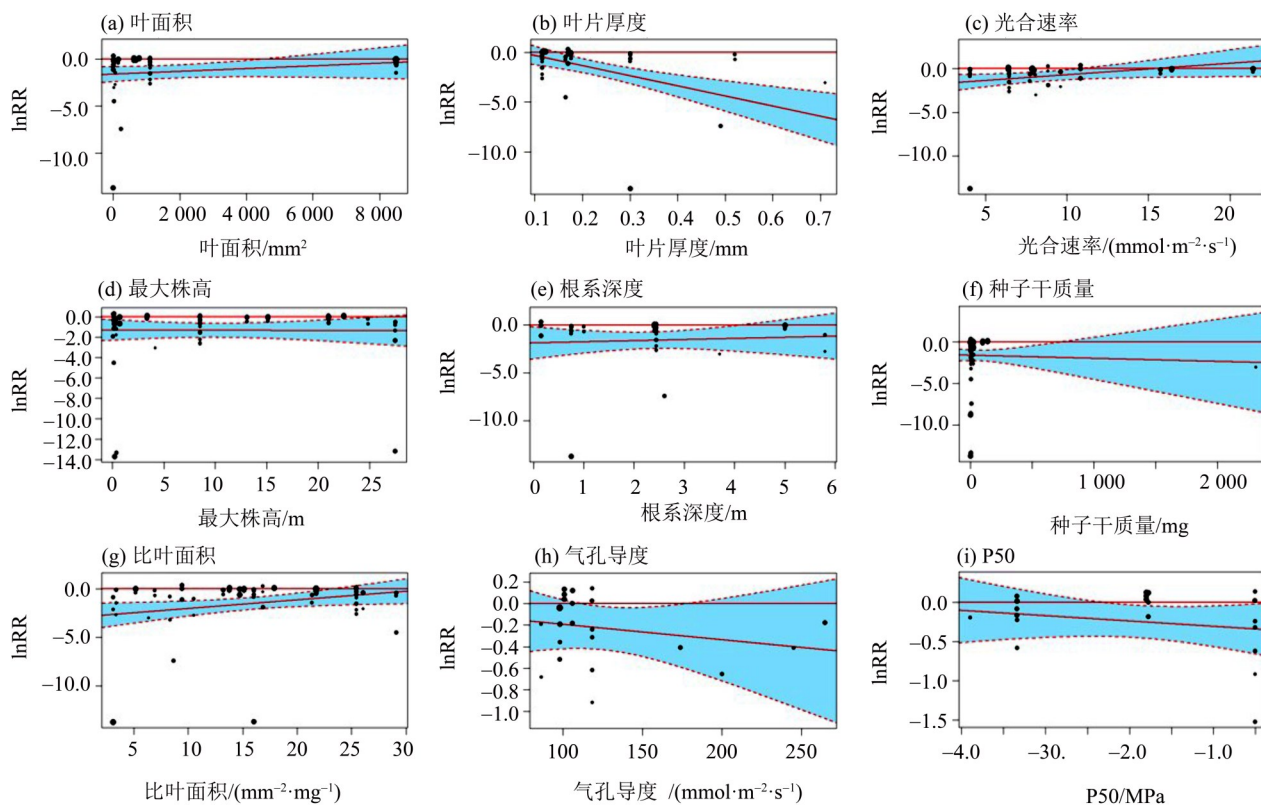


图2 种子萌发率分析中各性状与效应量模型拟合散点图

Fig. 2 Scatter plots of model fit for each trait and lnRR in seed germination analysis

表1 Meta回归模型拟合结果¹⁾
Table 1 Results of the fitted meta regression models

自然更新指标	功能性状	效应值	误差	Z	P	置信区间(下限)	置信区间(上限)
种子产量	叶面积	0.00	0.00	-1.19	0.236	0.00	0.00
	叶片厚度	-3.35	1.97	-1.70	0.089	-7.21	0.51
	光合速率	0.25	0.12	2.07	0.038	0.01	0.49
	植株最大高度	0.03	0.03	0.90	0.368	-0.04	0.10
	根系深度	-0.40	0.97	-0.41	0.683	-2.30	1.50
	种子干质量	0.00	0.00	1.29	0.198	0.00	0.00
	比叶面积	0.04	0.13	0.32	0.752	-0.21	0.29
	气孔导度	0.00	0.00	1.74	0.082	0.00	0.01
	P50	-0.31	0.48	-0.65	0.513	-1.25	0.62
种子萌发率	叶面积	0.00	0.00	1.21	0.225	0.00	0.00
	叶片厚度	-10.19	2.51	-4.06	< 0.001	-15.10	-5.27
	光合速率	0.13	0.06	2.02	0.044	0.00	0.26
	植株最大高度	0.00	0.04	-0.06	0.951	-0.08	0.07
	根系深度	0.12	0.31	0.37	0.708	-0.49	0.73
	种子干质量	0.00	0.00	-0.28	0.778	0.00	0.00
	比叶面积	0.09	0.04	2.18	0.029	0.01	0.17
	气孔导度	0.00	0.00	-0.65	0.518	-0.01	0.00
	P50	-0.07	0.09	-0.78	0.438	-0.24	0.10
幼苗出苗率	叶面积	0.00	0.00	-0.63	0.532	0.00	0.00
	叶片厚度	2.68	0.67	3.97	< 0.001	1.36	4.00
	光合速率	0.05	0.06	0.85	0.395	-0.07	0.18
	植株最大高度	-0.01	0.07	-0.12	0.906	-0.15	0.13
	根系深度	-0.14	0.11	-1.31	0.192	-0.35	0.07
	种子干质量	0.00	0.00	2.29	0.022	0.00	0.00
	比叶面积	-0.12	0.06	-1.85	0.065	-0.24	0.01
	胡伯尔值	-3.50	3.19	-1.10	0.272	-9.75	2.74
	气孔导度	0.00	0.00	-0.40	0.687	-0.01	0.01
P50	0.47	0.42	1.14	0.253	-0.34	1.29	
幼苗存活率	叶面积	0.00	0.00	0.27	0.791	0.00	0.00
	叶片厚度	-0.18	0.53	-0.33	0.740	-1.23	0.87
	光合速率	0.02	0.09	0.18	0.858	-0.16	0.19
	植株最大高度	0.00	0.02	-0.07	0.942	-0.04	0.04
	根系深度	0.16	0.35	0.45	0.652	-0.53	0.84
	种子干质量	0.00	0.00	0.64	0.519	0.00	0.00
	比叶面积	0.01	0.01	0.58	0.560	-0.02	0.03
	胡伯尔值	1.58	1.77	0.90	0.370	-1.88	5.05
	气孔导度	0.00	0.00	0.99	0.323	0.00	0.01
P50	0.11	0.25	0.46	0.646	-0.37	0.60	

1) 粗体表示效应显著。

对效应值有显著影响,且均与效应值呈正相关,说明叶片越厚、种子干质量越大,效应值越大,幼苗出苗率也能在干旱下维持较高的水平。其余 8 种性状对效应值无显著影响(图 3,表 1)。

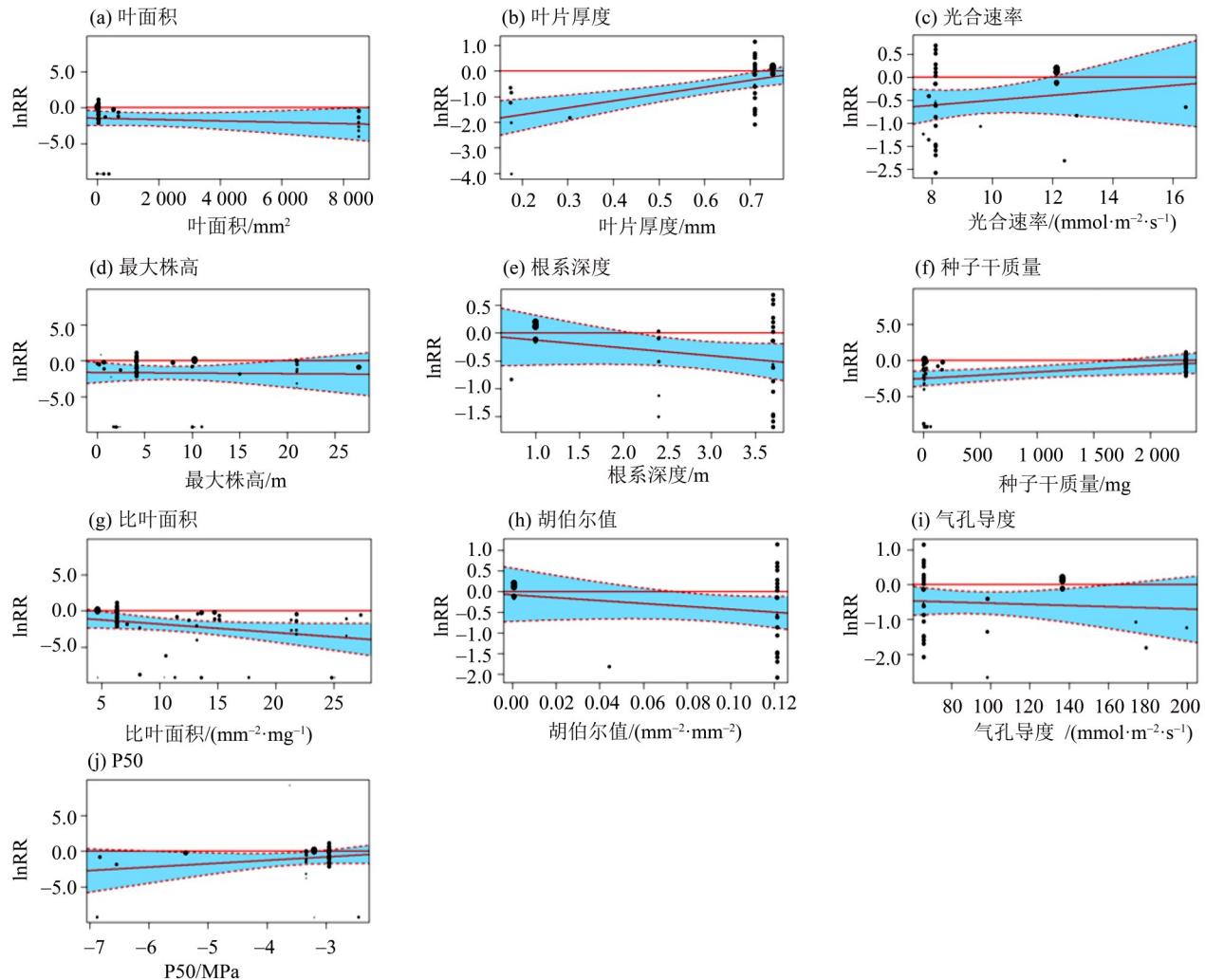


图 3 幼苗出苗率分析中各性状与效应量模型拟合散点图

Fig. 3 Scatter plots of model fit for each trait and lnRR in seedling emergence analysis

2.5 影响幼苗存活率干旱效应值的最优解释功能性状组合

由于叶片水势两种性状的相应数据条数少于 10 条,不纳入后续分析。性状数据均不存在发表偏倚,最终纳入的观测值数量分别为:叶面积 47 条,叶片厚度 44 条,光合速率 47 条,植株高度 65 条,根系深度 33 条,种子干质量 52 条,比叶面积 43 条,胡伯尔值 30 条,叶片气孔导度 46 条,P50 为 49 条。除比叶面积采用固定效应模型外,其余性状存在较大异质性,采用随机效应模型进行数据分析。

将不同性状与干旱强度进行共线性检验,10 种性状与干旱强度均无共线性。进行多模型筛选,干旱强度在模型中的重要性均低于 75%,因此 10 种性状在后续分析时均单独加入模型中分析。

模型拟合结果显示,10 种性状对效应值均无显著影响(表 1)。

3 讨论

随着全球气候持续变化,预计未来全球范围内会发生更多极端干旱事件。树木的自然更新过程包括从种子产生一直到幼苗建立的整个过程。处于生命早期阶段的植物对气候变化更为敏感,被认为可能成为植物种群延续的主要瓶颈(Poorter et al., 2008)。已有大量研究表明,种子萌发、幼苗出苗和幼苗存活都受到干旱的影响,干旱条件下种子萌发率、出苗率降低而幼苗死亡率增加(Emery et al., 2021; Garnier et al., 2021; Pozner et al., 2022)。在我们的结果中,种子产量、种子萌

发率、幼苗出苗率和幼苗存活率均受干旱影响, 印证了以往相关研究, 表明缺水状况下树木自然更新能力在不同阶段均有不同程度的降低。可以预见, 在未来的气候条件下, 与干旱有关的更新失败事件可能会增加(Caron et al., 2015)。

在所研究的 11 项功能性状指标中, 与树木幼苗更新最为相关的指标包括光合速率、种子质量和叶片厚度这 3 项指标。其中, 光合速率和种子质量与自然更新能力显著正相关, 而叶片厚度则与自然更新能力的不同方面相关性方向不同。然而, 以往围绕树木成体所开展的干旱响应研究认为对树木干旱响应影响较大的指标主要是株高、木材密度、比叶面积、根系深度等指标(Bennett et al., 2015; Greenwood et al., 2017; Irvine et al., 2002; Phillips et al., 2010; Valladares et al., 2006), 并未包含本研究所筛选出的这 3 种功能性状, 说明树木生长早期和后期的抗旱适应机制可能存在一定区别。

光合作用在植物生长过程中起着至关重要的作用, 是绿色植物中最基本和最复杂的生理过程(Ashraf et al., 2013), 涉及能量转化、电子传递、二氧化碳还原等一系列植物生理过程, 容易受到环境的影响(Wang et al., 2019)。在干旱中植物通常表现出较低的光合速率, 原因是气孔关闭以及缺水会破坏光合色素, 影响光合作用相关酶活性等(Ashraf et al., 2013; Damour et al., 2009)。同时研究发现具有较高光合能力的物种可以产生更多的可用碳水化合物用于补给, 因此具有更强的恢复力(Hu et al., 2022)。结合本研究, 拥有更强的光合作用能力意味着植物在生长发育、繁殖更新等过程中所需的能量和有机物将更容易得到满足。在干旱胁迫下, 由于水分不足所导致的树木气孔关闭、水分减少等情况会影响植物光合作用, 从而降低其更新能力, 但这种抑制作用将在原本光合速率较高的树木中得到缓和, 因此提高了种子产量, 同时较强的光合作用也能在种子中储存更多的有机物, 使种子萌发率相较于光合速率低的树种会更高。另外, 在干旱之后, 较高的光合速率能通过营养补充使树木更快地修复自身因干旱而引发的损伤, 增强自然更新能力。

种子干质量能反映种子中糖类、蛋白质、脂质等供后续生长所需的营养物质的含量。种子干质量增加能够促使幼苗的根生长得更长更粗, 并增加用于生长发育的碳水化合物储备(Stromberg

et al., 2013)。因此, 种子较大的物种的幼苗通常表现出较高的发芽和出苗概率, 以及在早期建立期间通常比小种子物种具有更高的存活率(Lazarus et al., 2018; Ramirez-Valiente et al., 2009; Urbietal et al., 2008)。

较大的叶片厚度能潜在提升单位叶面积光合速率(Niinemets, 2001), 这与结果中显示的光合速率对树木更新能力有提升作用相互呼应。另外, 植物倾向于增强储水能力、降低蒸散量以及提高光合速率等以适应干旱, 而叶片越厚, 其贮藏水分的能力越强, 有利于植物对缺水的适应(Afzal et al., 2017)。研究发现, 植物幼叶会通过增加厚度以应对干旱胁迫(Khan et al., 2022), 由此可见, 叶片厚度更大的物种在幼苗出苗过程中可能由于光合速率更高、有更多的叶片储水量, 保证了正常生长, 拥有更强的自然更新能力。在种子萌发分析中, 叶片厚度却表现为与自然更新显著负相关, 这可能是由于单位叶面积的叶片投资成本随叶片厚度的增加而增加(Nouvellon et al., 2010), 在种子萌发阶段需要付出更多的建成成本来产生叶片, 在水分缺乏的不利情况下, 厚叶片的物种在种子萌发阶段可能会受到明显的限制。

本研究涉及的大部分功能性状均与树木干旱下的自然更新能力不存在显著关系。以往的研究中发现在干旱胁迫下, 植物倾向于减少地上生物量, 增加地下生物量以提高获取水分的能力(Zhang et al., 2017), 比如减少叶片数量、降低叶面积和比叶面积、增加根系深度等(Badano et al., 2018; Gao et al., 2017; Zhang et al., 2017), P50、叶片水势等则是有关植物水力性状的变化, 与一系列抗旱性相关的其他叶片性状相协调(Nardini et al., 2012)。拥有调控能力更强的植物将更能适应缺水环境, 也可以认为, 植物通过表型可塑性来适应干旱(Gao et al., 2017; Zhang et al., 2017), 而表型的变化受到植物体内分子层面的调控, 特别是基因表达调控。结合我们的分析结果来看, 植物的一些功能性状表型可能会随水分的可获得性发生变化, 所以物种均值可能并不能很好地预测植物在自然更新阶段对干旱的适应能力。

4 结 论

本研究在全球尺度上对不同树木处于干旱条件下的自然更新的内在机制进行了分析和整合, 发现了光合速率、种子干质量和叶片厚度与树木

在干旱胁迫下的自然更新能力呈显著正相关,比叶面积与之呈显著负相关。这些性状可能是今后预测树木自然更新对干旱响应的指示性因素,表明干旱下树木自然更新的能力最可能受光合作用和叶片特性之间相互权衡调控,在增强水分吸收、降低水分散失的同时保证光合速率的树种将更易在干旱中保持自我更新能力,而种子干质量大的物种在水分和光合调控方面可能具有更强的潜力(图4)。这些发现将有助于理解水分胁迫对不同树种生存的威胁,为干旱频发背景下森林物种的保护以及森林恢复与改造提供了一定的理论依据,并给今后对树木如何响应干旱的相关研究指明方向。然而,这项研究受到可获得数据的限制。目前野外观测植物自然更新的调查很少,对分析产生了一定的影响。在野外植物不仅受到自然环境的影响,还会受到动物取食、种内竞争和种间竞争

参考文献:

- 张雅琪,陈林,庞丹波,等,2022.土壤微生物群落对枯落物输入的响应[J].应用生态学报,33(11):2943-2953.
- AFZAL A, DUIKER S W, WATSON J E, 2017. Leaf thickness to predict plant water status[J]. Biosyst Eng, 156: 148-156.
- ALLEN C D, MACALADY A K, CHENCHOUNI H, et al, 2009. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests [J]. For Ecol Manag, 259(4): 660-684.
- ANDERSON-TEIXEIRA K J, MILLER A D, MOHAN J E, et al, 2013. Altered dynamics of forest recovery under a changing climate[J]. Glob Change Biol, 19(7): 2001-2021.
- ASHRAF M, HARRIS P J C, 2013. Photosynthesis under stressful environments: An overview[J]. Photosynthetica, 51(2): 163-190.
- BADANO E, GUERRA-COSS F, GELVIZ M, et al, 2018. Functional responses of recently emerged seedlings of an endemic Mexican oak (*Quercus eduardii*) under climate change conditions[J]. Bot Sci, 96(4): 582.
- BENNETT A C, McDOWELL N G, ALLEN C D, et al, 2015. Larger trees suffer most during drought in forests worldwide[J]. Nat Plants, 1: 15139.
- BRIENEN R J W, PHILLIPS O L, FELDPAUSCH T R, et al, 2015. Long-term decline of the Amazon carbon sink [J]. Nature, 519(7543): 344-348.
- BYKOVA O, CHUINE I, MORIN X, 2019. Highlighting the importance of water availability in reproductive processes to understand climate change impacts on plant biodiversity [J]. Perspect Plant Ecol Evol Syst, 37: 20-25.

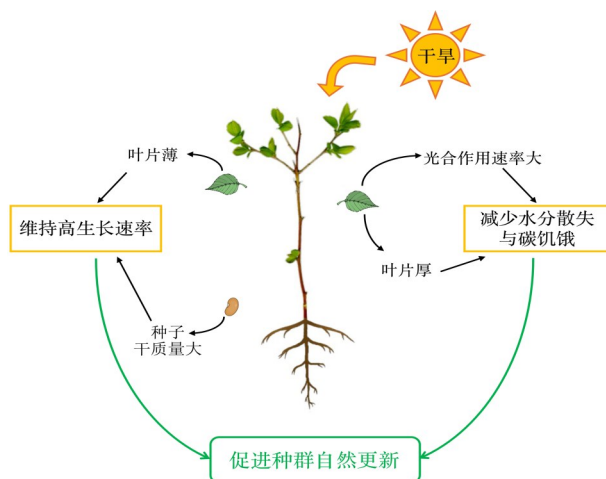


图4 功能性状调控木本植物自然更新力的模式

Fig. 4 Functional trait regulation of woody species regeneration

等生物因素影响,所以实际情况将会更加错综复杂。

- CARÓN M M, de FRENNE P, BRUNET J, et al, 2015. Interacting effects of warming and drought on regeneration and early growth of *Acer pseudoplatanus* and *A. platanoides*[J]. Plant Biol, 17(1): 52-62.
- DAMOUR G, VANDAME M, URBAN L, 2009. Long-term drought results in a reversible decline in photosynthetic capacity in mango leaves, not just a decrease in stomatal conductance[J]. Tree Physiol, 29(5): 675-684.
- DOBROWSKI S Z, SWANSON A K, ABATZOGLOU J T, et al, 2015. Forest structure and species traits mediate projected recruitment declines in western US tree species[J]. Glob Ecol Biogeogr, 24(7/8): 917-927.
- EMERY N, COLLETTE J C, 2021. Drought stress affects the germination of four co-occurring Eucalyptus species from north-west New South Wales [J]. Aust J Bot, 69: 143-151.
- FRANK D C, POULTER B, SAURER M, et al, 2015. Water-use efficiency and transpiration across European forests during the Anthropocene [J]. Nat Clim Change, 5: 579-583.
- GAO R, SHI X, WANG J R, 2017. Comparative studies of the response of larch and birch seedlings from two origins to water deficit[J]. N Z J For Sci, 47(1): 14.
- GARNIER S, GIORDANENGO E, SAATKAMP A, et al, 2021. Amplified drought induced by climate change reduces seedling emergence and increases seedling mortality for two Mediterranean perennial herbs [J]. Ecol Evol, 11(22): 16143-16152.
- GAZOL A, CAMARERO J J, SANGÜESA-BARREDA G,

- et al, 2018. Post-drought resilience after forest die-off: Shifts in regeneration, composition, growth and productivity[J]. *Front Plant Sci*, 9: 1546.
- GREENWOODS, RUIZ-BENITOP, MARTÍNEZ-VILALTA J, et al, 2017. Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area[J]. *Ecol Lett*, 20(4): 539–553.
- HEDGES L V, GUREVITCH J, CURTIS P S, 1999. The meta-analysis of response ratios in experimental ecology [J]. *Ecol*, 80(4): 1150–1156.
- HERRERO A, ZAMORA R, 2014. Plant responses to extreme climatic events: A field test of resilience capacity at the southern range edge[J]. *PLoS One*, 9(1): e87842.
- HU Y, XIANG W, SCHÄFER K V R, et al, 2022. Photosynthetic and hydraulic traits influence forest resistance and resilience to drought stress across different biomes [J]. *Sci Total Environ*, 828: 154517.
- IRVINE J, LAW B E, ANTHONI P M, et al, 2002. Water limitations to carbon exchange in old-growth and young ponderosa pine stands[J]. *Tree Physiol*, 22(2/3): 189–196.
- KHANA, SHEN F, YANG L, et al, 2022. Limited acclimation in leaf morphology and anatomy to experimental drought in temperate forest species[J]. *Biology*, 11(8): 1186.
- LAZARUS B E, CASTANHA C, GERMINO M J, et al, 2018. Growth strategies and threshold responses to water deficit modulate effects of warming on tree seedlings from forest to alpine[J]. *J Ecol*, 106(2): 571–585.
- LLORET F, ESCUDERO A, IRIONDO J M, et al, 2012. Extreme climatic events and vegetation: The role of stabilizing processes[J]. *Glob Change Biol*, 18(3): 797–805.
- MARTÍNEZ-VILALTA J, LLORET F, 2016. Drought-induced vegetation shifts in terrestrial ecosystems: The key role of regeneration dynamics [J]. *Glob Planet Change*, 144: 94–108.
- NARDINI A, PEDÀ G, La ROCCA N, 2012. Trade-offs between leaf hydraulic capacity and drought vulnerability: Morpho-anatomical bases, carbon costs and ecological consequences[J]. *N Phytol*, 196(3): 788–798.
- NIINEMETS Ü, 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs[J]. *Ecology*, 82(2): 453–469.
- NOUVELLON Y, LACLAU J P, EPRON D, et al, 2009. Within-stand and seasonal variations of specific leaf area in a clonal Eucalyptus plantation in the Republic of Congo [J]. *For Ecol Manag*, 259(9): 1796–1807.
- PHILLIPS O L, van der HEIJDEN G, LEWIS S L, et al, 2010. Drought - mortality relationships for tropical forests [J]. *N Phytol*, 187(3): 631–646.
- POORTER L, MARKESTEIJN L, 2008. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species[J]. *Biotropica*, 40(3): 321–331.
- POZNER E, BAR-ON P, LIVNE-LUZON S, et al, 2022. A hidden mechanism of forest loss under climate change: The role of drought in eliminating forest regeneration at the edge of its distribution[J]. *For Ecol Manag*, 506: 119966.
- RAMÍREZ-VALIENTE J, VALLADARES F, GIL L, et al, 2009. Population differences in juvenile survival under increasing drought are mediated by seed size in cork oak (*Quercus suber* L.)[J]. *For Ecol Manag*, 257(8): 1676–1683.
- REDMOND M D, WEISBERG P J, COBB N S, et al, 2018. Woodland resilience to regional drought: Dominant controls on tree regeneration following overstorey mortality[J]. *J Ecol*, 106(2): 625–639.
- SHRIVER R K, YACKULIC C B, BELL D M, et al, 2022. Dry forest decline is driven by both declining recruitment and increasing mortality in response to warm, dry conditions[J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 31(11): 2259–2269.
- STROMBERG J C, BOUDEL J A, 2013. Floods, drought, and seed mass of riparian plant species [J]. *J Arid Environ*, 97: 99–107.
- SU J, FRIESS D A, GASPARATOS A, 2021. A meta-analysis of the ecological and economic outcomes of mangrove restoration[J]. *Nat Commun*, 12(1): 5050.
- SUAREZ M L, KITZBERGER T, 2008. Recruitment patterns following a severe drought: Long-term compositional shifts in Patagonian forests[J]. *Can J For Res*, 38(12): 3002–3010.
- URBIETA I, PÉREZ-RAMOS I, ZAVALA M, et al, 2008. Soil water content and emergence time control seedling establishment in three co-occurring Mediterranean oak species[J]. *Can J For Res*, 38: 2382–2393.
- VALLADARES F, SÁNCHEZ-GÓMEZ D, 2006. Ecophysiological traits associated with drought in Mediterranean tree seedlings: Individual responses versus interspecific trends in eleven species[J]. *Plant Biol*, 8(5): 688–697.
- VIECHTBAUER W, 2010. Conducting meta-analyses in R with the metafor package[J]. *J Stat Softw*, 36(3): 1–48.
- WANG L, LI Q, COULTER J A, et al, 2020. Winter wheat yield and water use efficiency response to organic fertilization in Northern China: A meta-analysis [J]. *Agric Water Manag*, 229: 105934.
- WANG X M, WANG X K, SU Y B, et al, 2019. Land pavement depresses photosynthesis in urban trees especially under drought stress [J]. *Sci Total Environ*, 653: 120–130.
- ZHANG S, KANG H, YANG W, 2017. Climate change-induced water stress suppresses the regeneration of the critically endangered forest tree *Nyssa yunnanensis* [J]. *PLoS One*, 12(8): e0182012.