



喜马拉雅山不同森林群落主要树种叶片元素性状与生物量之间的关系

Nita DYOLA^{1,2,3}, 梁尔源^{1*}, Josep PEÑUELAS^{4,5}, J. Julio CAMARERO⁶,
Shalik Ram SIGDEL¹, Sugam ARYAL⁷, 林文涛¹, 刘向⁸, 刘永稳¹, 徐兴良⁹,
Sergio ROSSI³

1. 中国科学院青藏高原研究所, 青藏高原地球系统与资源环境全国重点实验室, 北京 100101;
2. 中国科学院大学, 北京 100049;
3. Laboratoire sur les écosystèmes terrestres boréaux, Département des Sciences Fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, 555, Boulevard de l'Université, Chicoutimi (QC) G7H2B1, Canada;
4. CSIC, Global Ecology Unit CREA-FCI-UAB, Bellaterra, E-08193 Catalonia, Spain;
5. CREA, Cerdanyola del Vallès, E-08193 Catalonia, Spain;
6. Instituto Pirenaico de Ecología (IPE-CSIC), Avenida Montañana 1005, Zaragoza 50059, Spain;
7. Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg, Institut für Geographie, Erlangen 91058, Germany;
8. 兰州大学生态学院, 草种创新与草地农业生态系统全国重点实验室, 兰州 730000;
9. 中国科学院地理科学与资源研究所, 生态系统网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101

* 通讯作者, E-mail: liangey@itpcas.ac.cn

收稿日期: 2023-08-03; 收修稿日期: 2024-01-19; 接受日期: 2024-02-02; 网络版发表日期: 2024-04-11

中国国家自然科学基金项目(42030508)、第二次青藏高原综合科学考察研究项目(2019QZKK0301)、中国科学院-发展中国家科学院院长奖学金博士生培养计划项目、西班牙政府项目(PID2019-110521GB-I00和TED2021-132627B-I00)、加泰罗尼亚项目(SGR 2017-1005)、“Ramón Areces”基金会项目(CIVP20A6621)和西班牙政府项目(RTI2018-096884-B-C31)资助

摘要 植物需要多种基本元素调节并保持其特定比例以维持生长发育, 叶片元素含量反映了植物的功能及其对环境的适应性。然而, 在森林海拔梯度上, 我们对于资源获取、光合作用和生长相关的叶片元素如何调节森林生物量仍知之甚少。本研究在喜马拉雅山干城嘉峰地区沿热带森林(海拔80m)至高山树线(海拔4200m)设置海拔梯度样带, 每间隔海拔100m设置一个样点, 对116个树种的1859个个体测定了叶片中10种元素(C、N、P、K、Ca、Mg、Zn、Fe、Cu和Mn)的含量, 通过计算叶片元素含量的群落加权平均值(反映优势物种的性状优势度, 表征质量比效应)和功能离散度(反映物种在生态位空间内的聚集或者离散程度, 表征互补效应), 探究叶片元素含量及其离散程度沿海拔梯度分异特征, 解析其对森林群落生物量的影响。研究结果表明, 较强的叶片元素质量比效应和较弱的互补效应有利于森林群落生物量的积累。叶片元素性状多样性与海拔的共同作用对生物量的解释量(解释方差: 52.2%)高于元素性状多样性的解释量(解释方差: 0.05%~21%)。海拔调节了树种性状多样性在生物量积累中的作用, 互补效应在低海拔和高海拔地区对生物量的影响分别体现为积极和消极作用, 这表明海拔和互补效应之间也存在交互作用。此外, 海拔和质量比效应的交互作用对海拔梯度上生物量的影响也存在异质性。本研

中文引用格式: Dyola N, 梁尔源, PEÑUELAS J, Camarero J J, Sigdel S R, Aryal S, 林文涛, 刘向, 刘永稳, 徐兴良, Rossi S. 2024. 喜马拉雅山不同森林群落主要树种叶片元素性状与生物量之间的关系. 中国科学: 地球科学, 54(5): 1544–1555, doi: 10.1360/N072023-0171

英文引用格式: Dyola N, Liang E, PEÑUELAS J, Camarero J J, Sigdel S R, Aryal S, Lin W, Liu X, Liu Y, Xu X, Rossi S. 2024. Linking leaf elemental traits to biomass across forest biomes in the Himalayas. Science China Earth Sciences, 67(5): 1518–1528, <https://doi.org/10.1007/s11430-023-1271-4>

究表明, 不同森林群落生物量的积累可能受到由海拔调控的性状多样性的影响. 尽管较高的性状分异不利于生物量的积累, 但能增强高海拔地区树种对胁迫环境的适应性.

关键词 生态系统功能, 海拔梯度, 功能多样性, 功能性状, 叶片元素, 生态位互补

1 引言

生物量在全球碳循环过程中扮演着至关重要的角色(Houghton等, 2009; 朴世龙等, 2022), 同时也在生态系统服务和森林管理中发挥关键作用(Fotis等, 2018; 汪涛等, 2023). 大量研究表明, 森林生物量受到多种生物(例如, 物种丰富度和多样性)和非生物(例如, 气候和土壤)因素的影响(Wu等, 2015; Chiang等, 2016; Dyola等, 2022). 其中, 海拔是驱动全球和区域尺度上森林生物量分布格局的关键因子(Houghton等, 2009; Chen等, 2019; Haynes, 2022). 森林生产力(Malhi等, 2016; Sigdel等, 2023)和生物量(Dyola等, 2022; Wang等, 2022)通常随海拔的升高而降低.

生物量随海拔梯度的变化存在两种主要调节机制: 即质量比效应(mass-ratio effect)和互补效应(complementarity effect)(Diaz等, 2007; Fotis等, 2018; Sobral等, 2023). 质量比效应指出, 包括生物量积累在内的生态系统过程和功能主要受群落中优势物种的调控(Grime, 1998; Garnier等, 2004). 因此, 优势物种丰度的增加可能更有利于群落生物量的积累(Ali等, 2017). 而互补效应则认为, 群落内性状多样性的增加将有效减少资源竞争, 实现对资源的最大化利用, 从而促进群落生物量的积累(Tilman等, 1997; Díaz等, 2007). 然而, 两者的相对重要性可能因森林类型和环境而异(Haynes, 2022). 因此, 沿植物性状与环境间关系较复杂的海拔梯度, 质量比和互补效应对森林生物量变化的相对影响强度如何仍有待进一步研究(Li等, 2021).

植物需要多种必需元素来维持根、茎、枝和叶等器官的生长与发育(Marschner, 2012; Sardans等, 2017; Chen等, 2020). 因此, 营养元素供应受限往往会抑制植物生物量和生产力(Ågren, 2008; Fay等, 2015; Peñuelas等, 2019), 从而影响植物功能的发挥(Marschner, 2012; Fay等, 2015; Zhao等, 2022). 植物元素主要通过调控与适应能力相关的性状, 进而影响生物量的积累(Violle等, 2007; Chiang等, 2016; Li等, 2020). 叶片作为新陈

代谢活跃的组织, 是植物进行光合固碳的重要场所(Reich等, 1997; Marschner, 2012). 叶片元素性状谱系的多样性能通过直接或间接作用调控生物量的积累(Chiang等, 2016; Xu等, 2018). 研究表明, 叶片元素浓度与植物的营养状态、光捕获、生长和生物量密切相关(Wright等, 2004). 因此, 深入理解植物叶片元素性状谱系的多样性, 有助于揭示养分与环境之间的关系以及它们对生物量积累和生产力的调控机制(Fay等, 2015; Peñuelas等, 2019).

在不同的环境条件下, 植物可以通过调整元素的吸收和储存来满足其自身需求. 因此, 叶片元素含量的大小可以反映植物对不同环境的适应, 以及不同植物群落间结构和功能的差异(Baxter和Dilkes, 2012; Peñuelas等, 2019). 例如, 具有保守资源利用策略(如较高碳含量、较低氮含量和磷含量)的植物通常在高海拔等资源受限的胁迫生境中占主导地位(Read等, 2014; Sigdel等, 2023). 在胁迫环境下, 具有不同性状的物种往往存在种间正相互作用, 因此高海拔地区的物种表现出较高的性状分异特征. 相反, 具有资源获取型策略(如较低碳、较高氮和磷含量)的植物往往在条件相对较好的低海拔地区具有竞争优势, 并占据主导地位(Read等, 2014; Maharjan等, 2021). 因此, 在低海拔地区, 具有更强资源获取能力和生长速率的优势物种加剧了植物间对限制性元素的竞争, 进而导致物种间性状的趋同性较高. 然而, 已有研究主要集中探究了叶片碳、氮和磷及其他植物性状(如植物高度、叶片大小和比叶面积等)多样性对生物量的影响(Finegan等, 2015; Li等, 2020; Sun等, 2023), 但对其他大量和微量元素的关注较少. 最近有研究利用大量和微量元素谱系揭示了植物性状与环境间的关系(Peñuelas等, 2019), 然而, 我们对植物元素谱系在山地生态系统生物量维持中起到的作用及其潜在机制仍知之甚少.

喜马拉雅山东部地区拥有从热带森林(海拔80m)至高山树线(海拔4200m)大于4000m的独特海拔梯度, 该地区树木的自然分布与植物功能和元素等性状的转

变密切相关(Vetaas等, 2019; Maharjan等, 2021; Sigdel等, 2023). 该区域为探究植物叶片元素多样性、植物对海拔的响应和群落生物量的驱动机制提供了理想的研究场所.

本研究的目标是探究叶片元素含量及其多样性对喜马拉雅山东部地区海拔梯度上森林生物量变化的调控作用. 考虑到乔木年龄较长, 且在陆地生态系统中占据大部分生物量(DFRS, 2015), 本研究重点关注了群落中的乔木树种(Sardans等, 2017; Chen等, 2020). 我们使用群落加权均值(CWM)和功能离散度(FDvar)分别表征质量比效应和生态位互补效应(Finegan等, 2015; Ali等, 2017; Fotis等, 2018). 其中, 群落加权均值综合了群落中优势物种的性状, 其权重是优势种在群落中的相对丰度(Garnier等, 2004; Ali等, 2017). 功能离散度基于物种在性状空间中的分布来表征生态位分离, 指示了资源的总体利用状况(Mason等, 2003). 前期研究证实了植物叶片氮和磷含量等性状能有效刻画不同森林植被类型中质量比和互补效应对生物量的影响(Ali等, 2017). 在该研究区, 低海拔和高海拔分别表征环境压力较小和较大生境. 本研究的科学问题是: (1) 生物量是否随基于叶片元素含量的质量比效应和(或)互补效应的增加而增加; (2) 这两种效应与海拔的交互作用如何调节海拔梯度上的森林群落生物量变化. 我们假设: (1) 叶片元素的质量比效应和互补效应的增加将导致较高的森林群落生物量; (2) 质量比效应和互补效应的相对强度随海拔发生显著变化, 二者分别在低海拔和高海拔地区对生物量的变化发挥主导作用(图1).

2 材料与方法

2.1 研究区域和实验设计

研究区位于喜马拉雅山东部干城章嘉峰地区(图1). 该地区受夏季季风气候的显著影响, 在80~4200m的海拔梯度上, 年平均气温随海拔线性降低($R^2=0.98$, $p<0.001$), 变化范围为25.6℃至-15.7℃. 年降水量的变化范围为1053~3488mm(Dyola等, 2022), 表现为随海拔“先升后降”的单峰格局, 降水峰值位于海拔2000m处(附图S1, <http://earthen.scichina.com>). 研究区域跨越了从热带至高山带的生物气候梯度(Chaudhary等, 2015), 主要树种有娑罗双(*Shorea robusta*)、西南木荷

(*Schima wallichii*)、锥属(*Castanopsis* spp.)、厚叶柯(*Lithocarpus pachyphyllus*)、西藏冷杉(*Abies spectabilis*)、垂枝柏(*Juniperus recurva*)和糙皮桦(*Betula utilis*)(附表S1). 巨大海拔跨度塑造的物种组成和生态系统类型的显著差异, 为探究树木叶片元素如何通过调控性状优势度和性状分异进而调节生物量积累提供了独特的机会.

2017年和2018年8~9月期间, 我们沿热带森林(海拔80m)到高山树线(海拔4200m)的植被垂直带, 每隔100m的海拔梯度设置3个20m×20m的重复样方(图1). 利用测高仪(Suunto Compass/Clinometer Tandem, SS020420000)测量样方内所有胸径(树高1.3m处)≥5cm(共4170棵树)的活树的高度. 为了提高郁闭度较高的森林中树高的测量精度, 我们从不同角度上分别测量了树高. 每棵树的高度和胸径用于计算群落(或样方)水平的生物量(式(1)). 对每个样方内的每个树种, 分别选取3~5株健康的成熟个体采集叶片样品(Pérez-Harguindeguy等, 2013). 在每个个体充分接受阳光照射的位置, 分别采集5片完全展开的健康、完整叶片, 且叶片样品不包括叶柄(Chalmandrier等, 2017). 采集的叶片样品存放在纸信封带至实验室后置于60℃的烘箱中干燥48h, 之后进行研磨使粉末能过1mm网筛, 研磨后的样品用于元素分析.

由于树木的生物量在海拔梯度上主导了群落生物量(DFRS, 2015), 本研究对116个树种的1859个树木个体叶片元素进行了采样和分析, 它们在每个样地中占据了总的树木个体数量的80%~100%. 为采样满足加权方法的标准(Garnier等, 2004), 本研究将每个物种在群落中的丰度作为权重, 计算了每种叶片元素含量在群落水平上的加权均值(CWM)和功能离散度(FDvar).

2.2 叶片元素测定

本研究选择了10个关键叶片元素, 包括元素碳(C)、氮(N)、磷(P)、钾(K)、钙(Ca)、镁(Mg)、铜(Cu)、锌(Zn)、铁(Fe)和锰(Mn), 这些元素可以反映植物光合作用、新陈代谢和生长的潜在速率(Wright等, 2004; Marschner, 2012; Peñuelas等, 2019). 此外, 叶片元素的变化还能反映植物对环境的适应性(Han等, 2011).

通过干烧法将50mg研磨后的样品置于元素分析仪(Vario MAX cube, Elementar, 德国)中测定叶片碳氮

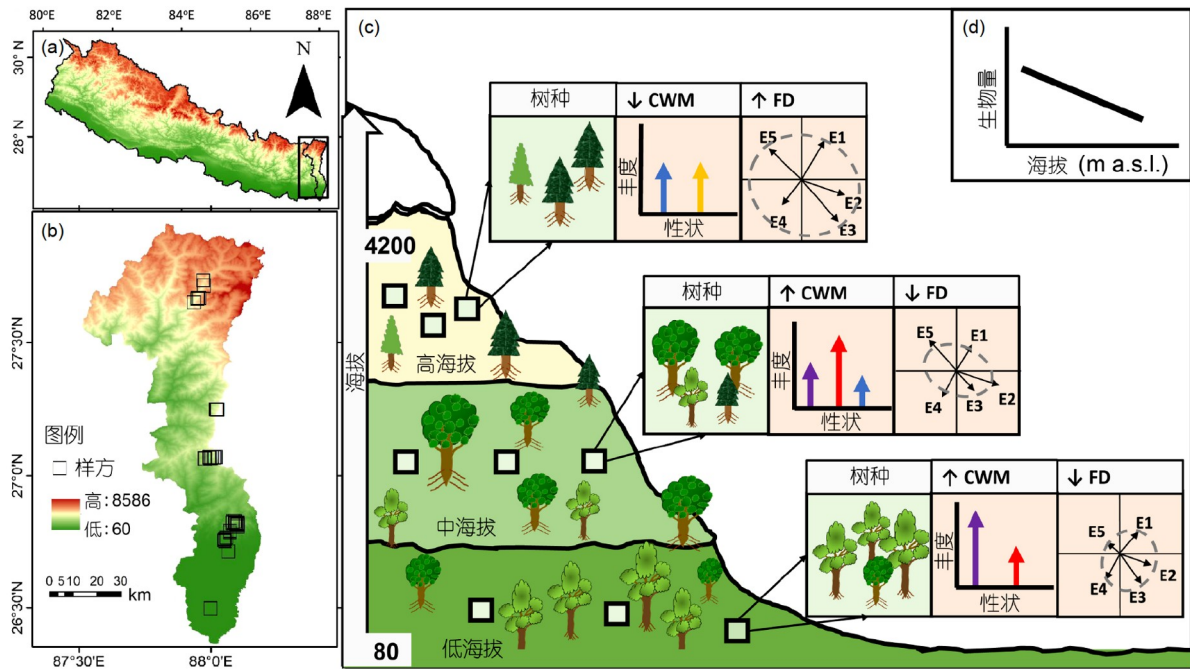


图 1 实验设计示意图

(a) 喜马拉雅山东部干城嘉峰地区(the Kangchenjunga Landscape)地理位置。(b) 海拔梯度上森林样地分布情况。(c) 基于元素性状多样性的假设框架图。(d) 生物量沿海拔梯度下降假设框架图。该框架展示了质量比效应(侧重于群落加权平均值, 不同物种的性状值用向上的箭头表示)和互补效应(侧重于功能分异, E1至E5表示叶片的5种元素, 代表性状空间上的生态位分化)分别在低海拔(<1000m)、中海拔(1000~3000m)和高海拔(>3000m)地区的作用机制

含量, 测定过程中, 每间隔20个叶片样品使用磺胺二噻(sulfadiazine)进行校正。采用微波消解系统(Mars X press, CEM, 美国马修斯)消解叶片样品, 然后使用电感耦合等离子体光谱仪(ICP-OES, Optima 5300 DV, Perkin Elmer, 美国沃尔瑟姆)分析消解液体中的元素含量以测定叶片中的P、K、Ca、Mg、Fe、Mn、Cu和Zn含量, 每隔36个样品使用标准物质(CRM)柑橘叶(GSB-11)进行校正。叶片元素的含量以每克干质量(mg g^{-1})表示(Wright等, 2004)。

2.3 生物量估算

本研究估算了每个样方中活树(胸径 $\geq 5\text{cm}$)的4个器官(即茎、树枝、叶片和根)的生物量。每个树木个体的茎生物量通过异速生长方程(式(1))估算, 该方程以胸径、树高(H)和木材密度(ρ , 单位为 g cm^{-3})作为自变量(Chave等, 2005), 包含了可以用来指示不同树种生物量变化的木材密度指标(Poorter等, 2015)。此外, 该方程还考虑了不同的气候和森林类型对生物量的影

响(Chave等, 2005), 该方程被用于先前尼泊尔海拔梯度上的生物量估算研究中(Dyola等, 2022)。

$$\text{Stem biomass} = 0.0509 \times \rho \times (\text{dbh})^2 \times H, \quad (1)$$

其中, 各树种的木材密度数据来源于“Nepalese database”(Sharma和Pukkala, 1990), 并按照Vieilledent等(2018)的方法使用式(2)转换为基于干重的木材密度(D_b):

$$D_b = 0.828 \times D_{12}. \quad (2)$$

本研究使用国际标准所认可的气干材密度(D_{12} , 即储存在大气中的自然干燥木材, 含水量为12%)作为木材密度指标(Vieilledent等, 2018)。若特定物种的木材密度不可用时, 则结合“Nepalese database”(MPFS, 1989; Sharma和Pukkala, 1990)和全球木材密度数据库(Zanne等, 2009)计算该物种所在属或区域水平的平均值。

利用MPFS(1989)获取的茎直径数据, 结合物种或属水平的枝条-茎和叶-茎的生物量比值, 估算枝条和叶片生物量。根生物量(y)根据地上生物量(x , 茎、枝

和叶生物量的总和)进行估算(式(3)), 该计算是估计森林和灌木根生物量的可靠方法(Mokany等, 2006).

$$y = 0.489 \times x^{0.890}. \quad (3)$$

最后, 通过将茎、枝、叶片和根的生物量相加, 估算了样方中的树木生物量(Mg ha⁻¹).

2.4 统计分析

2.4.1 CWM和FDvar的定量分析

为检验质量比和互补效应对海拔梯度上树木生物量的影响, 我们计算了所有叶片元素含量在样方水平的CWM和FDvar(即10个CWM和10个FDvar). 利用各树种的相对丰度, 将各性状从物种水平扩展至群落水平. 为避免在计算生物量和多样性指数时可能出现的循环问题, 本研究采用相对密度来计算各个树种的相对丰度, 即每个树种的个体数与所有个体总数的比值(Conti和Díaz, 2013; Chiang等, 2016). 针对质量比效应, 使用式(4)计算每个叶片元素的CWM值, 根据树种的相对丰度计算权重.

$$CWM_X = \sum_{i=1}^n p_i \times x_i, \quad (4)$$

其中, p_i 是相对丰度, x_i 是叶片元素性状的平均值, n 是所有物种的总相对丰度, i 是物种的数量.

对于生态位互补效应, 我们使用式(5)计算每个单独元素性状的功能离散度(FDvar)(Mason等, 2003), 并使用物种的相对丰度进行加权;

$$FD_{var} = \frac{2}{\pi} \arctan(5V), \quad (5)$$

其中, $V = \sum_{i=1}^n p_i (\ln x_i - \overline{\ln x})^2$, $\overline{\ln x} = \sum_{i=1}^n p_i \times \ln x_i$. $\overline{\ln x}$ 是性状的加权对数平均值. FDvar的范围从0(即没有性状分异)到1(即高性状分异)(Mason等, 2003). FDvar指数作为互补效应的单一性状已经在相关研究中得到广泛使用(Chiang等, 2016; Ali等, 2017).

2.4.2 模型拟合

考虑到广义加性模型(GAMs)强调了生态研究中的个体及交互效应间的线性和非线性关系(Wood, 2017; Yang等, 2020; Urgoiti等, 2022), 我们使用该模型研究生生物量与CWM、FDvar和海拔之间的关系. 实际上, GAM已被广泛用于研究不同环境梯度下性状多样

性对生物量 and 生产力的影响研究中(Yang等, 2020; Urgoiti等, 2022). 依据Yang等(2020)提出的方法, 首先进行了单一的GAM, 将生物量与CWM和FDvar分别与每个变量相关联. 生物量经过对数转换以符合正态性假定(Shapiro-Wilk测试, $p=0.057$). 已有研究表明, 多种元素比单个元素更有可能影响生物量(Conti和Díaz, 2013; Fay等, 2015), 因此, 我们分别对CWM和FDvar进行主成分分析(PCA)(Conti和Díaz, 2013; García-Palacios等, 2017), 并保留与单一GAMs中的生物量有显著关系的性状(附表S2). CWM和FDvar是在对数转换的基础上计算的, 因此PCA没有进一步对其进行标准化. 主成分分析通过剔除无关变量, 以捕获植物元素更大的变异性(附图S2). 本研究使用CWM的前两个主成分(CWM_{PC1}和CWM_{PC2})和FD的前两个主成分(FD_{PC1}和FD_{PC2})作为多性状值, 它们与生物量呈显著关系(附表S3). 通过在ANOVA和Tukey's HSD事后检验中考虑CWM和FD矩阵的前两个主成分的得分, 以确定不同植被类型在叶片元素性状多样性方面的差异. 最后, 我们使用式(6)拟合了通用GAM模型, 以检验生物量与海拔、质量比效应、互补效应及其相互作用之间的关系.

$$\begin{aligned} \text{Log}(\text{biomass}) = & s(\text{Elevation}) + s(\text{CWM}_{\text{PC1}}) \\ & + s(\text{CWM}_{\text{PC2}}) + s(\text{FD}_{\text{PC1}}) \\ & + s(\text{FD}_{\text{PC2}}) + ti(\text{Elevation}, \text{CWM}_{\text{PC1}}) \\ & + ti(\text{Elevation}, \text{CWM}_{\text{PC2}}) \\ & + ti(\text{Elevation}, \text{FD}_{\text{PC1}}) \\ & + ti(\text{Elevation}, \text{FD}_{\text{PC2}}), \end{aligned} \quad (6)$$

式中, s 代表主效应的平滑项, 而 ti 代表变量之间的交互项.

根据式(6), 选择约束性最大似然法(REML)作为模型平滑参数的估算方法(Yang等, 2020). 在样本量较小的情况下, 基于最小校正的赤池信息量准则(AIC_c)选择最终模型. 在排除个体变量后, 通过计算最终模型中解释方差的变化以确定每个预测因素在模型中的相对比例(Xue等, 2018). 本研究使用“mgcv”包(版本1.8-40)(Wood, 2017)运行GAMs模型, 使用“AICcmodavg”包(版本2.3-1)(Mazerolle, 2020)计算AIC_c值, 使用“factoextra”包(版本1.0.7)进行PCA分析. 所有统计分析均在R版本4.1.2中运行(R Development Core Team, 2021).

3 结果

元素的平均含量($\pm$ 标准差)变化范围从(0.007 $\pm$ 0.004)mg g⁻¹(Cu)到(465.091 $\pm$ 35.229)mg g⁻¹(C)(表1), 10种元素在叶片中含量降序排列为: C>N>K>Ca>Mg>P>Mn>Fe>Zn>Cu. 总体而言, 在亚高山地区, 除Ca和Fe外, 其他叶片元素含量较高(附表S1). 相反, 除Cu外, 暖温带的叶片元素含量较低. Mg和Cu的含量在热带、亚热带和亚高山植被之间均相对较高. C、Mg、Ca、Cu、Fe和Zn的含量在热带和亚热带区之间的变化相似. 将元素含量进行对数转换后, 大量元素的CWM较高, 最高值为C(6.150 $\pm$ 0.056). 微量元素表现出较高的性状分异, 两个最高值分别为Zn(0.865 $\pm$ 0.066)和Mn(0.650 $\pm$ 0.304).

元素的CWM沿着海拔梯度呈现异质性(图2a), 而FDvar在高海拔地区的离散性大于低海拔地区(图2b). 高海拔地区C、P、K、Ca和Zn的CWM较高, 而低海拔地区Cu、Fe和Mn以及微量元素Mg的CWM较高(图2a); 中海拔地区N和Ca的CWM较高. 相反, 高海拔地区几乎所有元素(除Ca和Cu外)的FDvar均较高, 而低海拔地区几乎所有元素的FDvar(除了Zn)均较低(图2b). C的FDvar呈现较低的离散度, 而Zn和Mn的FDvar在所有海拔上都表现出较高的离散度.

3.1 生物量与功能多样性的关系

总体而言, 性状优势度(即质量比效应)和离散度(即互补效应)在单个和多个叶元素的模型中均显著影响生物量(附图S3和图3). 大多数CWM和FDvar的功能多样性均与群落生物量呈显著的线性或非线性关系, 分别解释了生物量变异程度的2.53%~21%和方差变异程度的0.05%~15.70%(附图S3; 附表S2). 在CWM中, C、P、K、Zn、Fe和Mn与生物量之间存在显著关系; 而对于FDvar, 7个元素(N、P、Mg、K、Ca、Zn和Fe)与生物量存在显著关联. 基于CWM和FDvar特征的PCA解释了叶元素平均值和离散度的大部分变异, 分别解释了62.7%(附图S4a)和73.9%(附图S4b)的方差. 对于CWM, PC1主要由P和Zn决定, 而PC2主要由Mn和K决定(附图S4a). FD的PC1主要由P、Mg、Fe、N和K决定, 而PC2主要由Zn和Ca决定(附图S4b). 综合考虑海拔、质量比(CWM_{PC1}和CWM_{PC2})以及互补效应(FD_{PC2})的主效应和交互效应, 我们得到了一个最佳拟

表 1 喜马拉雅山东部干城章嘉峰地区树种的叶元素平均浓度和标准差(SD)^{a)}

叶片元素	浓度(mg g ⁻¹)	CWM	FDvar
C	465.091 $\pm$ 35.229	6.150 $\pm$ 0.056	0.027 $\pm$ 0.032
N	21.522 $\pm$ 6.802	3.017 $\pm$ 0.195	0.264 $\pm$ 0.205
P	1.523 $\pm$ 0.792	0.357 $\pm$ 0.248	0.314 $\pm$ 0.192
K	10.131 $\pm$ 5.592	2.192 $\pm$ 0.291	0.360 $\pm$ 0.240
Ca	9.810 $\pm$ 5.661	2.230 $\pm$ 0.279	0.456 $\pm$ 0.251
Mg	2.661 $\pm$ 1.268	0.944 $\pm$ 0.280	0.431 $\pm$ 0.232
Cu	0.007 $\pm$ 0.004	-4.991 $\pm$ 0.261	0.395 $\pm$ 0.240
Zn	0.036 $\pm$ 0.041	-3.546 $\pm$ 0.405	0.865 $\pm$ 0.066
Fe	0.175 $\pm$ 0.107	-1.752 $\pm$ 0.290	0.377 $\pm$ 0.255
Mn	0.448 $\pm$ 0.441	-1.070 $\pm$ 0.603	0.650 $\pm$ 0.304

a) 各元素样方水平的群落加权平均值(CWM)和功能离散度(FDvar)是基于对数转换后获得, 以平均值 $\pm$ 标准差的方式表示. 元素浓度以干物质为基准

合模型. 该模型AIC_c值最低, 解释了生物量52.2%的方差变异(附表S4), 并且对数据的拟合相对较好(附图S5). 性状优势度和离散度对生物量均有相反的调节作用(图3a~3c). 特别地, 生物量与CWM_{PC1}呈微弱且不显著的正相关, 与CWM_{PC2}呈显著正相关, 分别解释了总体方差的1.6%和4.2%(图3a和3b; 表2); 而FD_{PC2}与生物量呈显著负相关, 解释了模型中总体方差的4.3%(图3c; 表2).

3.2 功能多样性与海拔的相互作用

质量比和互补效应与海拔的交互作用解释了森林生物量的变化, 但它们在海拔梯度上呈现的相对强度和方向不尽相同(图3d~3f). 在交互效应中, 对生物量的贡献率依次是CWM_{PC1}、FD_{PC2}和CWM_{PC2}, 分别解释了20.1%、12.8%和2.2%的方差(表2). 然而, CWM_{PC1}和FD_{PC1}之间的交互效应对生物量没有显著的贡献($p>0.05$). 在低海拔地区, CWM_{PC1}增加会引起生物量的小幅度增加(图3d; 表2). 在高海拔的温带区, CWM_{PC1}增加有利于生物量的增加(图3d). 然而, 在最高海拔的亚高山区, 当CWM_{PC1}的值较低时, CWM_{PC1}的增加对生物量具有促进作用. 在低海拔, CWM_{PC2}增加与生物量积累呈负相关. 在高海拔地区, CWM_{PC2}的增加也对生物量产生了负面影响(图3e). CWM_{PC2}和海拔之间的交互作用在中等海拔的地区也显示了微弱的负面

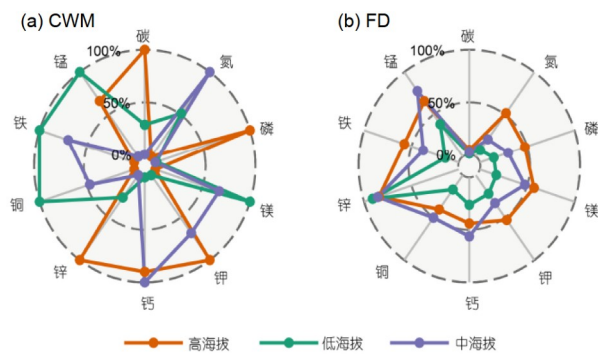


图2 基于群落加权平均(CWM)和功能离散度(FD)的10种叶片元素性状雷达图展示的海拔梯度特征
低海拔地点(海拔<1000m, 绿色符号和椭圆表示), 中海拔地点(海拔1000~3000m, 紫色符号和椭圆表示)和高海拔地点(海拔>3000m, 橙色符号和椭圆表示)分别以不同颜色表示

表2 基于环境和生态变量拟合的生物量最佳广义加性模型特征^{a)}

变量	自由度	解释方差(%)
海拔	1.000	1.50
群落加权平均PC1	1.103	1.60
群落加权平均PC2	1.000	4.20*
功能离散度PC2	1.000	4.30**
海拔×群落加权平均PC1	8.629	20.10***
海拔×群落加权平均PC2	1.000	2.20*
海拔×功能离散度PC2	2.882	12.80***

a)“PC1”和“PC2”分别指主成分分析(PCA)的第一轴和第二轴; 自由度为1表示生物量与变量之间的线性关系, ≥2表示非线性; 影响显著的变量用星号表示: * $p<0.05$, ** $p<0.01$, *** $p<0.001$

影响。

总之, 在高海拔和低海拔区均观察到较高的性状多样性(附图S6)。较高的 FD_{PC2} 对生物量存在负面影响, 且这种效应在高海拔地区更为显著(图3f)。相反, 在低海拔处, FD_{PC2} 的增加导致生物量的大幅增加。 FD_{PC2} 的值及其交互效应在中海拔地区相对较低(附图S6), 但利于生物量的积累。然而, 海拔与大量元素P、N、Mg、K以及微量元素Fe的 FD_{PC1} 交互作用, 对生物量没有产生显著影响。

4 讨论

基于喜马拉雅山区分布的热带森林至高山树线大于4000m的独特海拔梯度, 本研究首次量化了叶片元

素质量比和互补效应对不同植被类型森林群落生物量的影响。总体而言, 喜马拉雅山东部地区元素平均含量低于中国森林植被的元素含量值(Han等, 2011)。叶片中Mg、Cu、Zn和Fe的平均含量在健康树木生长的正常范围内, 而大量元素(P、K和Ca)略高于限制范围(Kalra, 1998)。这些元素的平均含量显示, 健康树木通常具有较高水平的光合作用和光保护(例如Mg、K、Fe)(Marschner, 2012; Tränkner等, 2018; Peñuelas等, 2019), 生长(例如P)(Wright等, 2004)以及渗透压维持(例如K、Ca)(Marschner, 2012; Tränkner等, 2018)等特征。

4.1 叶片元素性状多样性对森林生物量的影响

本研究结果表明, 随着群落中性状优势度的增加和性状多样性的降低, 森林生物量增加, 这与质量比假说一致(Grime, 1998; Garnier等, 2004; Ali等, 2017)。我们的结果表明, 种间竞争作用增加了群落中具有较高生产力的优势物种丰度, 优势物种同时还具有更利于获取和利用营养资源的性状, 因此在维持生态系统结构和功能, 以及增强生物量积累方面发挥了重要作用(Garnier等, 2004)。与该地区的其他研究不同(Finegan等, 2015; Ali等, 2017), 本研究结果表明, 优势性状(主要是C、P和K)与微环境之间的相互作用显著调节了群落生态过程, 而非海拔、气候或单一性状(Cross等, 2015)。CWM和生物量之间的显著关系表明, 森林生物量受到用于维持不同植物功能的多个元素调控(Marschner, 2012; Fay等, 2015)。然而, 单一性状与生物量之间的关系可能反映了树木维持结构和代谢过程中不同比例的元素需求(Peñuelas等, 2019)。

生物量与性状分异的负相关表明, 较小的性状丰度而非多样性, 利于生物量的积累(Conti和Díaz, 2013; Chiang等, 2016)。生物量与元素(N、P、Mg、K和Fe)或元素组合(FD_{PC2})的性状分异性呈负相关, 表明元素分异的增加可能与生长、光合作用和渗透调节密切相关(Marschner, 2012; Peñuelas等, 2019)。这可能是由于群落在受到非生物胁迫或营养失衡时, 抵御不利环境条件的能力较弱, 从而导致生物量积累减少(Chiang等, 2016; Sardans等, 2017)。此外, 植物体内的生化过程受到若干大量元素之间强烈耦合的影响。例如, P对于产生核糖体至关重要, 而核糖体构建需要光合作用所需的富含N的蛋白质(Ågren, 2008), 这表明某种元

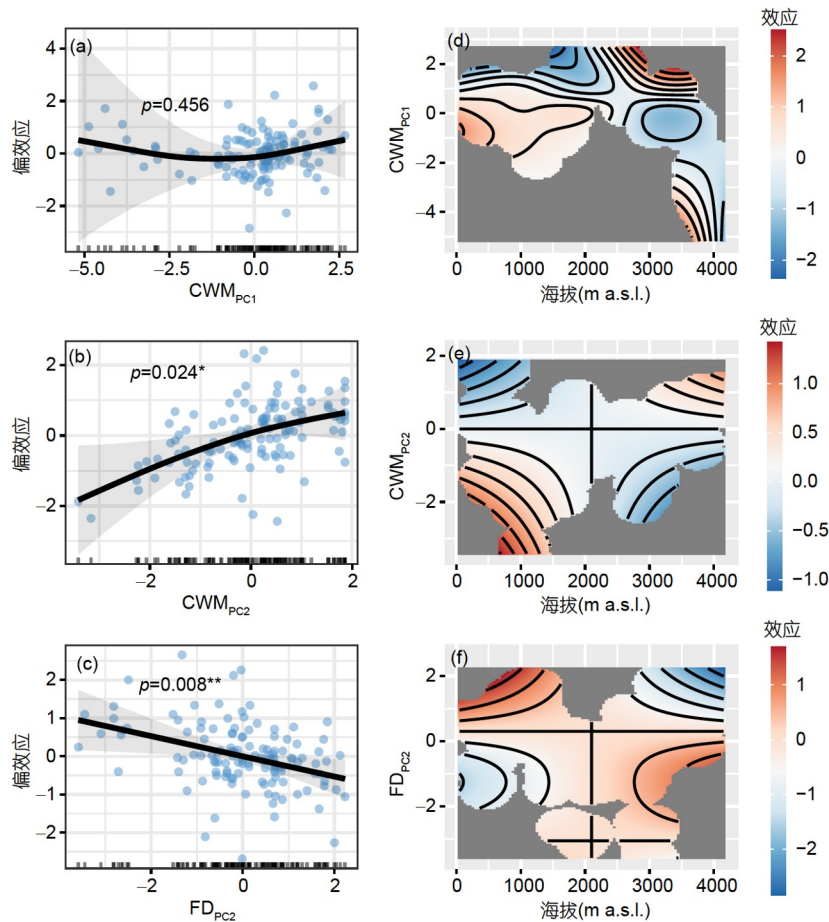


图3 群落加权均值的第一主成分(CWM_{PC1})(a)、第二主成分(CWM_{PC2})(b)和功能多样性第二主成分(FD_{PC2})(c)对生物量的影响, 以及海拔与 CWM_{PC1} (d)、 CWM_{PC2} (e)和 FD_{PC2} (f)的交互作用对生物量的贡献

偏效应表示基于最终模型的每个个体变量对生物量的影响。阴影区域表示95%置信区间((a)~(c))。星号表示显著性水平, $*p<0.05$, $**p<0.01$ 。图(d)~(f)中的灰色部分表示与数据中10%外推值之间的方差

素的离散可能导致另一种元素的离散, 进而在元素分异之间产生强烈的协同影响(附图S2)。这种潜在的协调和权衡可能导致大量元素的总体性状分异对生物量的影响可以忽略不计。我们在天然林中的研究结果进一步支持了先前研究中所揭示的质量比和互补性在维持生物量的过程中的重要性(Xu等, 2018)。

4.2 海拔调控叶片元素性状多样性

研究结果证实, 质量比和互补效应的方向和强度沿海拔梯度发生变化。然而, 低海拔地区较高的性状优势度和高海拔地区较高的性状分异均与森林生物量呈负相关。低海拔地区 CWM_{PC2} 的增加和高海拔地区 FD_{PC2} 的增加均导致生物量的降低。低海拔地区呈现较

高的性状优势度(附图S6), 表明竞争普遍存在(Read等, 2014; Maharjan等, 2021)。然而, CWM_{PC2} 的增加对生物量有负面影响, 而元素性状多样性的增加(FD_{PC2})对生物量的贡献是积极的。在热带地区, 娑罗双(*Shorea robusta*)往往是群落中的单一建群物种, 反映了该物种适应环境变化的能力(Baxter和Dilkes, 2012; Sigdel等, 2023), 以及该物种个体之间生态位或资源的分配能够使其充分利用养分资源(Godoy等, 2020)。因此, 为准确预测树木个体水平上的重要过程和功能(Chalmandrier等, 2017; Sigdel等, 2023), 我们建议将叶片元素纳入广泛气候梯度上的树木种内性状变化研究中。

在中间海拔的温带植被区, 性状优势度的增加(CWM_{PC1})和性状多样性的减少(FD_{PC2})均促进了群落

生物量的增加。这表明该地区的优势物种具有高效获取养分以达到更高的生长速率的性状, 从而体现出生长迅速、资源获取能力强和生产力较高等特点(Read等, 2014; Godoy等, 2020), 相关结果为前期喜马拉雅山区生物量的研究提供了机理性解释(Dyola等, 2022)。亚高山和高山地区具有较高的性状多样性, 这表明在严酷环境条件下, 邻体树木个体间通常表现为促进作用(Callaway等, 2002; Barry等, 2019)。例如, 恶劣环境下的个体会受到具有不同适应性状个体的有利影响(Chalmandrier等, 2017), 从而扩大了其在较高海拔地区的分布范围。高海拔地区CWM_{PC1}的减少进一步支持了这一结论。然而, 高海拔地区较高的性状多样性并未导致更高的森林生物量, 这可能是由于高海拔地区低温和较短的生长季节引起的生长限制(Chen等, 2020; Gao等, 2022)。鉴于我们的研究结果仅关注叶片元素性状, 植物的生理特征或对低温的适应也可能是影响高海拔地区树木叶片元素较高含量(附表S1)和分异的潜在原因(Malhi等, 2016; Chen等, 2020)。

本研究表明, 环境变化导致的性状分异可能对生态系统功能产生差异性影响。例如, 气候变暖所导致的较大功能性状空间可能会增加低海拔地区的生物量(Ali等, 2017; Zhang等, 2022)。相反, 在高海拔地区, 较大的功能性状空间可能对生态系统生物量产生负面影响(Conti和Díaz, 2013; Chiang等, 2016; Xu等, 2018)。气候变暖可能通过改变种间关系和降低环境对树木生长限制, 导致植物间原有的互利关系转变为竞争(Malhi等, 2016; Li等, 2023), 进而增加高海拔地区的生物量积累, 这与本研究中发现的生物量随CWM_{PC2}的增加而增加现象相一致。考虑到林龄可以通过性状多样性直接和间接影响生物量(Ali等, 2017), 我们建议在未来的研究中应关注林龄对不同演替阶段森林元素性状多样性的影响。

5 结论

本研究提供了一种新的方法, 即在喜马拉雅东部从热带至高山树线的生物气候梯度上, 同时研究树木叶片的大量和微量元素性状优势度和离散度对树木群落生物量的影响。研究结果表明, 叶片元素性状多样性的不同维度, 即性状优势度和离散度对森林群落生物量影响的方向相反, 海拔调节了二者的强度和方向,

从而对森林生物量产生显著影响。较高的性状多样性可以增强物种对环境变化的适应性, 但在高海拔地区, 倾向于减少生物量的积累。研究结论加深了叶片元素性状多样性对海拔的响应及其对生物量和生态系统功能影响的全面理解和预测, 对山地生态系统生物多样性的保护与管理至关重要, 同时也为探索利用多种化学性状特征作为树木间相互作用和生态系统功能的替代指标提供了新途径。

致谢 作者对尼泊尔政府国家公园和野生动植物保护局授予的研究许可表示感谢。

参考文献

- 朴世龙, 何悦, 王旭辉, 陈发虎. 2022. 中国陆地生态系统碳汇估算: 方法、进展、展望. *中国科学: 地球科学*, 52: 1010–1020
- 汪涛, 王晓映, 刘丹, 吕冠廷, 任帅, 丁金枝, 陈报章, 曲建升, 汪亚峰, 朴世龙, 陈发虎. 2023. 青藏高原碳汇现状及其未来趋势. *中国科学: 地球科学*, 53: 1506–1516
- Ågren G I. 2008. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 39: 153–170
- Ali A, Yan E R, Chang S X, Cheng J Y, Liu X Y. 2017. Community-weighted mean of leaf traits and divergence of wood traits predict aboveground biomass in secondary subtropical forests. *Sci Total Environ*, 574: 654–662
- Barry K E, Mommer L, van Ruijven J, Wirth C, Wright A J, Bai Y, Connolly J, De Deyn G B, de Kroon H, Isbell F, Milcu A, Roscher C, Scherer-Lorenzen M, Schmid B, Weigelt A. 2019. The future of complementarity: Disentangling causes from consequences. *Trends Ecol Evol*, 34: 167–180
- Baxter I, Dilkes B P. 2012. Elemental profiles reflect plant adaptations to the environment. *Science*, 336: 1661–1663
- Callaway R M, Brooker R W, Choler P, Kikvidze Z, Lortie C J, Michalet R, Paolini L, Pugnaire F I, Newingham B, Aschehoug E T, Armas C, Kikodze D, Cook B J. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417: 844–848
- Chalmandrier L, Münkemüller T, Colace M P, Renaud J, Aubert S, Carlson B Z, Clément J C, Legay N, Pellet G, Saillard A, Lavergne S, Thuiller W, Avolio M. 2017. Spatial scale and intraspecific trait variability mediate assembly rules in alpine grasslands. *J Ecol*, 105: 277–287
- Chaudhary R P, Uprety Y, Joshi S P, Shrestha K K, Basnet K B, Basnet G, Shrestha K R, Bhatta K P, Acharya K P, Chettri N. 2015. Kangchenjunga landscape Nepal: From conservation and development perspectives. Kathmandu: Ministry of Forests and Soil

- Conservation (MoFSC), Government of Nepal, Research Centre for Applied Science and Technology (RECAST), Tribhuvan University, International Centre for Integrated Mountain Development (ICIMOD)
- Chave J, Andalo C, Brown S, Cairns M A, Chambers J Q, Eamus D, Fölster H, Fromard F, Higuchi N, Kira T, Lescure J P, Nelson B W, Ogawa H, Puig H, Riéra B, Yamakura T. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145: 87–99
- Chen A, Peng S, Fei S. 2019. Mapping global forest biomass and its changes over the first decade of the 21st century. *Sci China Earth Sci*, 62: 585–594
- Chen X, Wang M, Li M, Sun J, Lyu M, Zhong Q L. 2020. Convergent nitrogen-phosphorus scaling relationships in different plant organs along an elevational gradient. *AoB Plants*, 12: plaa021
- Chiang J M, Spasojevic M J, Muller-Landau H C, Sun I F, Lin Y, Su S H, Chen Z S, Chen C T, Swenson N G, McEwan R W. 2016. Functional composition drives ecosystem function through multiple mechanisms in a broadleaved subtropical forest. *Oecologia*, 182: 829–840
- Conti G, Díaz S. 2013. Plant functional diversity and carbon storage—An empirical test in semi-arid forest ecosystems. *J Ecol*, 101:18–28
- Cross W F, Hood J M, Benstead J P, Hurn A D, Nelson D. 2015. Interactions between temperature and nutrients across levels of ecological organization. *Glob Change Biol*, 21: 1025–1040
- DFRS. 2015. State of Nepal's Forests. Kathmandu: Forest Resource Assessment (FRA), Department of Forest Research and Survey (DFRS)
- Díaz S, Lavorel S, de Bello F, Quétier F, Grigulis K, Robson T M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104: 20684–20689
- Dyola N, Sigdel S R, Liang E, Babst F, Camarero J J, Aryal S, Chettri N, Gao S, Lu X, Sun J, Wang T, Zhang G, Zhu H, Piao S, Peñuelas J. 2022. Species richness is a strong driver of forest biomass along broad bioclimatic gradients in the Himalayas. *Ecosphere*, 13: e4107
- Fay P A, Prober S M, Harpole W S, Knops J M H, Bakker J D, Borer E T, Lind E M, MacDougall A S, Seabloom E W, Wragg P D, Adler P B, Blumenthal D M, Buckley Y M, Chu C, Cleland E E, Collins S L, Davies K F, Du G, Feng X, Firn J, Gruner D S, Hagenah N, Hautier Y, Heckman R W, Jin V L, Kirkman K P, Klein J, Ladwig L M, Li Q, McCulley R L, Melbourne B A, Mitchell C E, Moore J L, Morgan J W, Risch A C, Schütz M, Stevens C J, Wedin D A, Yang L H. 2015. Grassland productivity limited by multiple nutrients. *Nat Plants*, 1: 15080
- Finegan B, Peña-Claros M, de Oliveira A, Ascarrunz N, Bret-Harte M S, Carreño-Rocabado G, Casanoves F, Díaz S, Eguiguren Velepucha P, Fernandez F, Licona J C, Lorenzo L, Salgado Negret B, Vaz M, Poorter L. 2015. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *J Ecol*, 103: 191–201
- Fotis A T, Murphy S J, Ricart R D, Krishnadas M, Whitacre J, Wenzel J W, Queenborough S A, Comita L S. 2018. Above-ground biomass is driven by mass-ratio effects and stand structural attributes in a temperate deciduous forest. *J Ecol*, 106: 561–570
- Gao S, Liang E, Liu R, Babst F, Camarero J J, Fu Y H, Piao S, Rossi S, Shen M, Wang T, Peñuelas J. 2022. An earlier start of the thermal growing season enhances tree growth in cold humid areas but not in dry areas. *Nat Ecol Evol*, 6: 397–404
- García-Palacios P, Shaw E A, Wall D H, Hättenschwiler S. 2017. Contrasting mass-ratio vs. niche complementarity effects on litter C and N loss during decomposition along a regional climatic gradient. *J Ecol*, 105: 968–978
- Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas M L, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint J P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85: 2630–2637
- Godoy O, Gómez-Aparicio L, Matías L, Pérez-Ramos I M, Allan E. 2020. An excess of niche differences maximizes ecosystem functioning. *Nat Commun*, 11: 4180
- Grime J P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. *J Ecol*, 86: 902–910
- Han W X, Fang J Y, Reich P B, Ian Woodward F, Wang Z H. 2011. Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China. *Ecol Lett*, 14: 788–796
- Haynes A F. 2022. What do we know about parasitic plants and the leaf economic spectrum? *J Plant Ecol* 15: 691–699
- Houghton R A, Hall F, Goetz S J. 2009. Importance of biomass in the global carbon cycle. *J Geophys Res*, 114: G00E03
- Kalra Y P. 1998. Handbook of Reference Methods for Plant Analysis. Boca Raton: CRC Press, Taylor & Francis Group
- Li X, Liang E, Camarero J J, Rossi S, Zhang J, Zhu H, Fu Y H, Sun J, Wang T, Piao S, Peñuelas J. 2023. Warming-induced phenological mismatch between trees and shrubs explains high-elevation forest expansion. *Natl Sci Rev*, 10: nwad182
- Li Y, Jiang Y, Shipley B, Li B, Luo W, Chen Y, Zhao K, He D, Rodríguez-Hernández D I, Chu C. 2021. The complexity of trait-environment performance landscapes in a local subtropical forest. *New Phytol*, 229: 1388–1397
- Li Y, Reich P B, Schmid B, Shrestha N, Feng X, Lyu T, Maitner B S, Xu X, Li Y, Zou D, Tan Z H, Su X, Tang Z, Guo Q, Feng X, Enquist B J, Wang Z. 2020. Leaf size of woody dicots predicts ecosystem

- primary productivity. *Ecol Lett*, 23: 1003–1013
- Maharjan S K, Sterck F J, Dhakal B P, Makri M, Poorter L. 2021. Functional traits shape tree species distribution in the Himalayas. *J Ecol*, 109: 3818–3834
- Malhi Y, Girardin C A J, Goldsmith G R, Doughty C E, Salinas N, Metcalfe D B, Huaraca Huasco W, Silva-Espejo J E, del Aguilla-Pasquell J, Farfán Amézquita F, Aragão L E O C, Guerrieri R, Ishida F Y, Bahar N H A, Farfan-Rios W, Phillips O L, Meir P, Silman M. 2016. The variation of productivity and its allocation along a tropical elevation gradient: A whole carbon budget perspective. *New Phytol*, 214: 1019–1032
- Marschner P. 2012. Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants. 3rd ed. New York: Academic Press
- Mason N W H, MacGillivray K, Steel J B, Wilson J B. 2003. An index of functional diversity. *J Vegetation Sci*, 14: 571–578
- Mazerolle M J. 2020. AICcmoavg: Model Selection and Multimodel Inference based on (Q)AIC(c)
- Mokany K, Raison R J, Prokushkin A S. 2006. Critical analysis of root: Shoot ratios in terrestrial biomes. *Glob Change Biol*, 12: 84–96
- MPFS. 1989. Master Plan for the Forestry Sector (MPFS). Kathmandu: Ministry of Forests and Soil Conservation, Government of Nepal
- Peñuelas J, Fernández-Martínez M, Ciais P, Jou D, Piao S, Obersteiner M, Vicca S, Janssens I A, Sardans J. 2019. The bioelements, the elementome, and the biogeochemical niche. *Ecology*, 100: e02652
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte M S, Cornwell W K, Craine J M, Gurvich D E, Urcelay C, Veneklaas E J, Reich P B, Poorter L, Wright I J, Ray P, Enrico L, Pausas J G, de Vos A C, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson J G, Thompson K, Morgan H D, ter Steege H, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti M V, Conti G, Staver A C, Aquino S, Cornelissen J H C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot*, 61: 167
- Poorter L, van der Sande M T, Thompson J, Arets E J M M, Alarcón A, Álvarez-Sánchez J, Ascarrunz N, Balvanera P, Barajas-Guzmán G, Boit A, Bongers F, Carvalho F A, Casanoves F, Cornejo-Tenorio G, Costa F R C, de Castilho C V, Duivenvoorden J F, Dutrieux L P, Enquist B J, Fernández-Méndez F, Finegan B, Gormley L H L, Healey J R, Hoosbeek M R, Ibarra-Manríquez G, Junqueira A B, Levis C, Licona J C, Lisboa L S, Magnusson W E, Martínez-Ramos M, Martínez-Yrizar A, Martorano L G, Maskell L C, Mazzei L, Meave J A, Mora F, Muñoz R, Nytch C, Pansonato M P, Parr T W, Paz H, Pérez-García E A, Rentería L Y, Rodríguez-Velázquez J, Rozendaal D M A, Ruschel A R, Sakschewski B, Salgado-Negret B, Schietti J, Simões M, Sinclair F L, Souza P F, Souza F C, Stropp J, ter Steege H, Swenson N G, Thonicke K, Toledo M, Uriarte M, van der Hout P, Walker P, Zamora N, Peña-Claros M. 2015. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Glob Ecol Biogeogr*, 24: 1314–1328
- R Development Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing
- Read Q D, Moorhead L C, Swenson N G, Bailey J K, Sanders N J. 2014. Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species. *Funct Ecol*, 28: 37–45
- Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proc Natl Acad Sci USA*, 94: 13730–13734
- Sardans J, Grau O, Chen H Y H, Janssens I A, Ciais P, Piao S, Peñuelas J. 2017. Changes in nutrient concentrations of leaves and roots in response to global change factors. *Glob Change Biol*, 23: 3849–3856
- Sharma E, Pukkala T. 1990. Volume Equations and Biomass Prediction of Forest Trees in Nepal. Kathmandu: Forest Survey and Statistics Division
- Sigdel S R, Liang E, Rokaya M B, Rai S, Dyola N, Sun J, Zhang L, Zhu H, Chettri N, Chaudhary R P, Camarero J J, Peñuelas J. 2023. Functional traits of a plant species fingerprint ecosystem productivity along broad elevational gradients in the Himalayas. *Funct Ecol*, 37: 383–394
- Sobral M, Schleuning M, Martínez Cortizas A. 2023. Trait diversity shapes the carbon cycle. *Trends Ecol Evol*, 38: 602–604
- Sun L, Sun J, Wu J X, Du Z Y, Chen Y J, Wang Y, Liu M, Li W C, Liang E Y. 2023. Plant community traits and functions mediate the biomass trade-off of alpine grasslands along precipitation gradients on the Tibetan Plateau. *J Plant Ecol*, 16: 0-rtad009
- Tilman D, Lehman C L, Thomson K T. 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. *Proc Natl Acad Sci USA*, 94: 1857–1861
- Tränkle M, Tavakol E, Jákli B. 2018. Functioning of potassium and magnesium in photosynthesis, photosynthate translocation and photoprotection. *Physiol Plantarum*, 163: 414–431
- Urgoiti J, Messier C, Keeton W S, Reich P B, Gravel D, Paquette A. 2022. No complementarity no gain—Net diversity effects on tree productivity occur once complementarity emerges during early stand development. *Ecol Lett*, 25: 851–862
- Vetaas O R, Paudel K P, Christensen M. 2019. Principal factors controlling biodiversity along an elevation gradient: Water, energy and their interaction. *J Biogeogr*, 46: 1652–1663
- Vieilledent G, Fischer F J, Chave J, Guibal D, Langbour P, Gérard J. 2018. New formula and conversion factor to compute basic wood density of tree species using a global wood technology database.

- Am J Bot*, 105: 1653–1661
- Violle C, Navas M, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116: 882–892
- Wang H, Wang R, Harrison S P, Prentice I C. 2022. Leaf morphological traits as adaptations to multiple climate gradients. *J Ecol*, 110: 1344–1355
- Wood S N. 2017. Generalized Additive Models: An Introduction with R. Boca Raton: Chapman and Hall/CRC
- Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets U I, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428: 821–827
- Wu X, Wang X., Tang Z, Shen Z, Zheng C, Xia X, Fang J. 2015. The relationship between species richness and biomass changes from boreal to subtropical forests in China. *Ecography*, 38: 602–613
- Xu Z, Li M H, Zimmermann N E, Li S P, Li H, Ren H, Sun H, Han X, Jiang Y, Jiang L. 2018. Plant functional diversity modulates global environmental change effects on grassland productivity. *J Ecol*, 106: 1941–1951
- Xue Y, Tanaka K R, Yu H, Chen Y, Guan L, Li Z, Yu H, Xu B, Ren Y, Wan R. 2018. Using a new framework of two-phase generalized additive models to incorporate prey abundance in spatial distribution models of juvenile slender lizardfish in Haizhou Bay, China. *Mar Biol Res*, 14: 508–523
- Yang Y, Yi Y, Wang W, Zhou Y, Yang Z. 2020. Generalized additive models for biomass simulation of submerged macrophytes in a shallow lake. *Sci Total Environ*, 711: 135108
- Zanne A E, Gabriela L-G, David C, Ilic J, Steven J, Simon L, Miller R B, Nathan S, Wiemann M C, Chave J. 2009. Data from: Towards A Worldwide Wood Economics Spectrum. Dryad Dataset, <https://doi.org/10.5061/dryad.234>
- Zhang L, Liu X, Sun Z, Bu W, Bongers F J, Song X, Yang J, Sun Z, Li Y, Li S, Cao M, Ma K, Swenson N G. 2022. Functional trait space and redundancy of plant communities decrease toward cold temperature at high altitudes in Southwest China. *Sci China Life Sci*, 66: 376–384
- Zhao W Z, Xiao C W, Li M X, Xu L, He N P. 2022. Variation and adaptation in leaf sulfur content across China. *J Plant Ecol*, 15: 743–755

(责任编辑: 许晨曦)