

# 秦岭中段山脊油松叶功能性状差异 及其对海拔梯度的响应

田岳梨<sup>1</sup>, 杨航<sup>1</sup>, 王芳玲<sup>2</sup>, 康海斌<sup>1</sup>, 薛悦<sup>1</sup>, 王得祥<sup>1\*</sup>

(1 西北农林科技大学 林学院, 陕西杨陵 712100; 2 宝鸡市林业调查规划院, 陕西宝鸡 721001)

**摘要:** 山脊油松林是秦岭山地典型的群落类型之一, 其在维持生物多样性及发挥生态服务功能等方面具有重要意义。该研究以山脊油松为对象, 采用典型取样法研究了秦岭中段山脊油松 10 种叶功能性状沿海拔梯度的适应性变化规律。结果表明: (1) 山脊油松 1~3 年生各叶龄叶的叶长(LL)、叶氮含量(LNC)、叶磷含量(LPC)和 1 年生叶的叶绿素[Chl(a+b)]含量较非山脊油松低, 1 年生叶的叶干物质含量(LDMC)和气孔密度(SD)较非山脊油松高。(2) 山脊油松 1~3 年生各叶龄叶的叶厚(LT)、比叶面积(SLA)和 1 年生叶 LPC 均随海拔升高显著升高, 1~3 年生各叶龄叶的 LL、LDMC、叶碳含量(LCC)、Chl(a+b)含量和 1 年生叶的 SD 均随海拔升高显著降低。(3) 各叶龄叶的 LNC 与 LPC 均呈极显著正相关关系, 1~2 年生叶的 LDMC 与 LPC 均呈显著负相关关系, 2~3 年生叶的 LL 与 LNC、LPC、LKC 与 LNC、LPC 均呈显著正相关关系。研究认为, 山脊独特的生境条件造就了山脊油松独特的生长策略, 随着海拔升高, 山脊油松表现出多元化的适应策略以应对环境因素的变化。

**关键词:** 山脊油松; 叶功能性状; 海拔梯度; 生长策略; 秦岭

**中图分类号:** Q944.3; Q945.79 **文献标志码:** A

## Differences of Leaf Functional Traits of *Pinus tabulaeformis* and Its Response to Altitude Gradient in the Middle of Qinling Mountains

TIAN Yueli<sup>1</sup>, YANG Hang<sup>1</sup>, WANG Fangling<sup>2</sup>, KANG Haibin<sup>1</sup>, XUE Yue<sup>1</sup>, WANG Dexiang<sup>1\*</sup>

(1 College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2 Baoji Institute of Forestry Investigation and Planning, Baoji, Shaanxi 721001, China)

**Abstract:** *Pinus tabulaeformis* on ridge as one of the typical plant communities plays an important role in biodiversity maintenance and ecological service function achievement. The objective of this study was to understand how leaf functional traits responded to altitudinal gradients. Ten *P. tabulaeformis* on ridge traits were researched with typical sampling method in this study. The results showed that: (1) leaf length(LL), leaf nitrogen content(LNC), leaf phosphorus content(LPC) of 1-3-year-old leaf and chlorophyll concentration of 1-year-old leaf of *P. tabulaeformis* on ridge were below non-ridge. However, the leaf dry matter content(LDMC) and stomata density(SD) of 1-year-old leaf of *P. tabulaeformis* on ridge were higher than non-ridge. (2) The leaf functional traits of *P. tabulaeformis* on ridge, including leaf thickness(LT), specific leaf area (SLA) of 1-3-year-old leaf, LPC of 1-year-old leaf increased linearly with increasing elevation, but LL, LDMC, leaf carbon concentration (LCC), Chl(a+b) of 1-3-year-old

收稿日期: 2020-10-19; 修改稿收到日期: 2021-01-27

基金项目: 中央单位科技项目(20200331000001)

作者简介: 田岳梨(1994-), 女, 硕士研究生, 主要从事植物功能性状研究。E-mail: 1643921394@qq.com

\* 通信作者: 王得祥, 教授, 博士生导师, 主要从事生态学和森林可持续经营教学与研究。E-mail: wangdx66@shou.com

leaf, SD of 1-year-old leaf decreased significantly with increasing elevation. (3) LNC was positively correlated with LPC of 1–3-year-old leaf; LDMC negatively correlated with LPC of 1–2-year-old leaf; LL was positively correlated with LNC, LPC of 2–3-year-old leaf; LKC was positively correlated with LNC, LPC of 2–3-year-old leaf. The unique habitat condition of the ridge has created the unique growth strategy of *P. tabuliformis*. *P. tabuliformis* on the ridge showed diversified adaptive strategies to adapting varying environmental factors associated with changes in altitude.

**Key words:** *Pinus tabuliformis* on ridge; leaf functional traits; altitudinal gradient; growth strategy; Qinling Mountains

植物功能性状是植物发育生长过程中适应不同环境变化形成的生理、形态和物候等特征<sup>[1]</sup>,能直接或间接反映植物生存、生长和繁殖策略<sup>[2]</sup>,对生态系统功能产生强烈影响<sup>[3]</sup>。叶片是植物-大气系统水分、能量交换的基本单元,大面积暴露在空气中,与植物碳同化和环境资源利用联系紧密<sup>[4]</sup>,能客观地反映植物对环境的响应与适应,同时其性状具有对环境变化敏感、易测量等特点,因此植物叶功能性状成为研究植物与环境关系的重要桥梁受到研究者的广泛关注<sup>[5]</sup>。

叶功能性状可以体现植物在不同环境梯度下的变异规律,其主要包括比叶面积、叶厚、叶干物质含量、气孔密度、叶片氮、磷、钾含量、叶绿素含量、叶组织密度、叶光合速率、叶饱和含水率等<sup>[6]</sup>。比叶面积是单位面积叶干重光捕获能力的体现,能反映植物对环境资源的整体利用效率<sup>[7]</sup>。叶厚与叶片保水能力有关,是衡量叶片机械防御能力的重要指标<sup>[8]</sup>。有研究表明,环境越干旱,温度越低,比叶面积越小,叶片厚度越厚,叶组织密度越小<sup>[9-11]</sup>。叶长能有效增加叶面积,和叶绿素含量一样,二者都与植物光合能力密切相关<sup>[12]</sup>。研究发现常绿树种叶绿素含量和比叶面积从干季到湿季均降低<sup>[13]</sup>。氮、磷、钾是植物生长发育的必需元素,其中氮、磷也是植物生长的主要限制元素影响养分循环,钾调节植物体内能量和水分代谢,能增强机体对逆境的抗性<sup>[14]</sup>。随着年平均温度和生长季长度的增加,叶片氮、磷含量下降<sup>[15]</sup>。气孔密度控制植物与环境水分、气体交换,与植物光合作用、蒸腾作用及呼吸作用密切相关,主要受到温度和水分的影响,温度主要通过水分来影响气孔密度,植物水分利用率越高,气孔密度越大<sup>[16]</sup>。叶干物质含量反映叶片在自然状态下的含水状况,可指示植物对某一资源的获取和利用程度,在东灵山地区坡度是叶干物质含量的首要影响因素<sup>[17]</sup>。植物叶功能性状能反映植物叶片物质投资和资源分配方式,是理解植物叶片外在表型差异和内在生理动态随环境变化的相互适应关系的关键。

海拔差异导致水热重新分配形成的环境梯度,对植物叶功能性状产生一定影响,是研究植物对环境适应的理想场所。随着海拔的增加,叶片厚度和叶片面积减少,叶干物质含量增加<sup>[18]</sup>;植物将较多的氮素用于非光合组织的构建<sup>[19]</sup>。急粗枝云杉<sup>[20]</sup>、青海云杉<sup>[21]</sup>等在其适宜的生长海拔范围内,气孔、叶氮含量、叶含水率等沿海拔变化显著。此外,大量研究表明叶功能性状间关系对海拔存在一定的响应,如沿着海拔梯度,随着巴郎山异型柳气孔导度的增加,其净光合速率也随之增加<sup>[19]</sup>。天山云杉叶绿素含量和叶氮、磷、钾含量在海拔梯度上显著正相关,比叶重和叶氮含量在海拔梯度上极显著负相关<sup>[22]</sup>。长白山地区,植物在适宜的环境压力和分布范围内,气孔密度与气孔长度沿海拔梯度存在稳定的负相关关系<sup>[23]</sup>。神农架海拔梯度上常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、落叶阔叶林、亚高山针叶林这4种典型森林类型乔木叶绿素含量与叶厚呈显著正相关<sup>[24]</sup>。

油松(*Pinus tabuliformis*),为中国特有种,具有喜光、耐旱、耐寒、耐贫瘠等生态学特性,广泛分布于全国。在秦岭中段由于立地条件限制,山脊不适合其他树种生长,油松却依靠其耐瘠薄的特性在山脊上生存,形成稳定的山脊油松林,在该地区生物多样性维持及生态服务功能发挥等方面具有重要意义。目前,关于秦岭中段山脊油松的研究主要集中在群落天然更新和种群结构动态<sup>[25]</sup>,但其对环境的适应与响应等方面尚未见相关报道。本研究以秦岭中段山脊油松为对象,采取典型取样法,分析其叶功能性状差异及其沿海拔梯度的适应性变化规律,探讨山脊油松随海拔变化环境的适应策略,为秦岭山地山脊油松林可持续发展与利用提供理论指导。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于陕西省宁陕县火地塘林区(33°18′~33°28′N, 108°21′~108°39′E),地处秦岭中段南

坡,属于北亚热带和暖温带过渡地带。年均气温 8~10℃,年降水量 900~1 200 mm,年蒸发量 800~950 mm,年日照时数 1 100~1 300 h,无霜期 170 d<sup>[26]</sup>。区内地势陡峭,地形复杂,土壤以山地棕壤为主。油松是该区的典型树种之一,在非山脊地区常与栎类混交形成典型的松栎混交林,在立地条件较差的山脊形成稳定的油松纯林。山脊油松林主要分布在海拔 1 300~2 100 m 高山山脊和支脊上。

## 1.2 样地设置与样品采集

于 2019 年 8 月在海拔 1 300~1 600 m、1 600~1 900 m、1 900~2 100 m 的山脊和非山脊天然油松成熟林内分别选择 3 个 20 m×20 m 样方,共计 12 个。每个样方内选择 3 棵长势良好且健康无病虫害的油松(年龄和胸径大小相似的成年个体),在树冠中层东南西北四个方向分别采集一枝无遮光长势较好的枝条,每根枝条上采集 1 年生、2 年生、3 年生叶片各 50 束。将其中的 8~10 束剪去头尾留中间 3~5 cm 部分放入标准固定液(FAA 固定液)中用于气孔密度测定,其他叶片装入塑封袋标记好放入 4℃ 的保温箱内保存带入室内用于其他性状的测定。

## 1.3 测定指标及方法

将采集的叶片带回室内擦干叶片表面水分,用千分之一天平称量其饱和鲜重,用精度为 0.02 mm 的游标卡尺测量叶长(leaf length, LL),在叶片二分之一处测量叶宽(leaf width, LD)和叶厚(leaf thickness, LT),之后将其装入牛皮纸袋中放入 105℃ 烘箱中杀青 15 min,再调至 75℃ 烘至恒重测量干重。计算公式如下:油松松针单面弧面面积  $S = \pi \times LD \times LL / 2$ ,油松单束松针面积 =  $2S + 2LD \times LL$ <sup>[9]</sup>。叶干物质含量(leaf dry matter content, LDMC) = 叶干重(g)/叶鲜重(g)×100%,比叶面积(specific leaf area, SLA) = 叶面积(cm<sup>2</sup>)/叶干重(g)。将 FAA 固定液中的松叶晾 24 h 后置于扫描电子显微镜(SEM)下拍摄照片统计气孔个数,气孔密度(stomata density, SD) = 气孔个数(个)/照片面积(mm<sup>2</sup>)。叶绿素含量[chlorophyll concentration, Chl(a+b)]测定采用二甲基亚砷浸提法<sup>[27]</sup>;油松叶片碳含量(leaf carbon concentration, LCC)测定采用重铬酸钾外加热法;叶氮含量(leaf nitrogen content, LNC)测定采用 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 消解,AA3 连续流动分析仪测定法;叶磷含量(leaf phosphorus content, LPC)测定采用 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 消煮,钒钼黄比色法;叶钾含量(leaf potassium content, LKC)测定采用 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 消煮,火焰光度法<sup>[28]</sup>。

## 1.4 数据分析

对山脊和非山脊油松叶片功能性状进行 One-way ANOVA 和 LSD 差异显著性检验,得到山脊和非山脊油松各叶性状的统计特征及差异性分析;然后对油松各叶功能性状进行 Pearson 相关关系分析,以揭示山脊和非山脊油松叶功能性状之间的相关性及其差异。

## 2 结果与分析

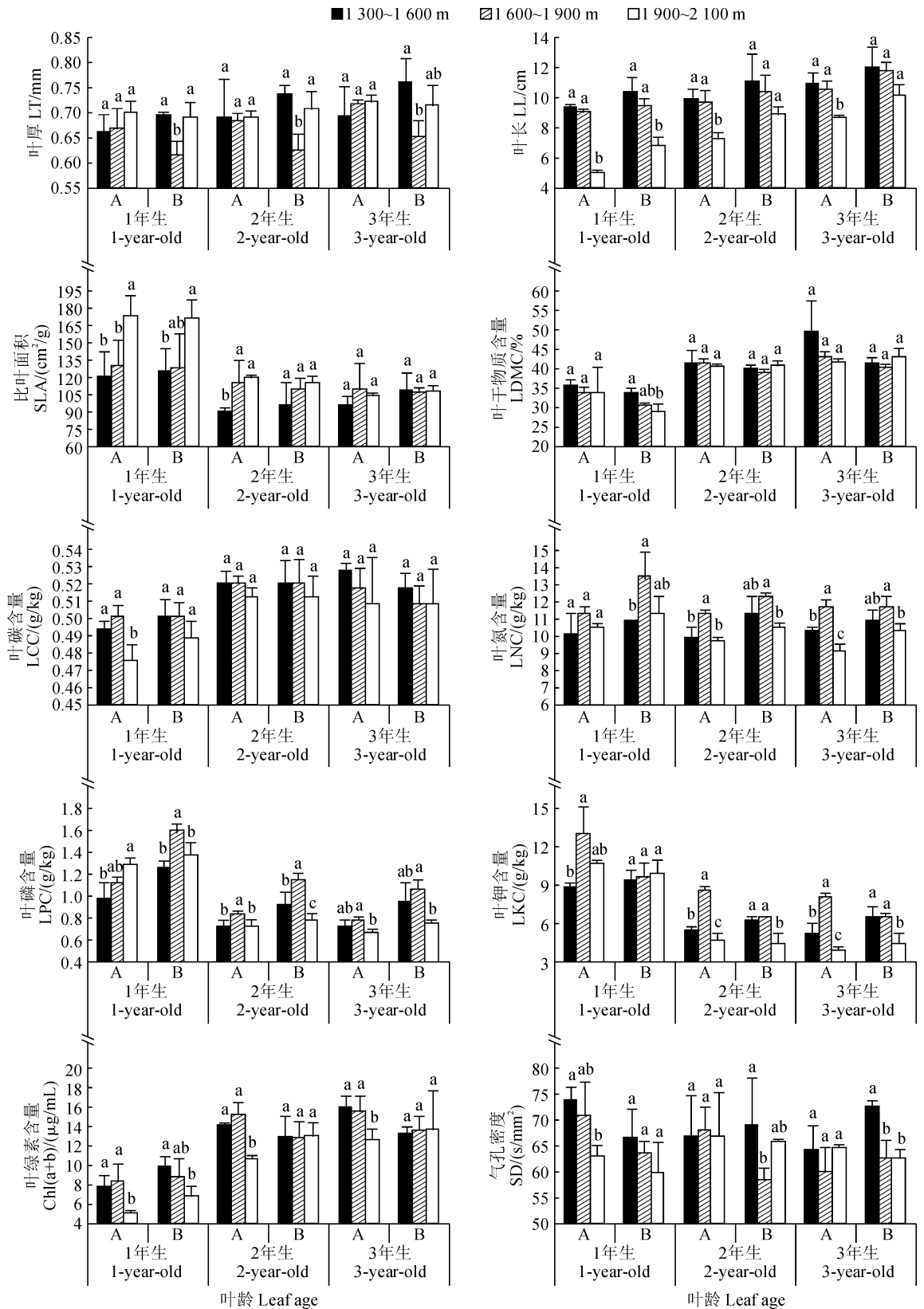
### 2.1 山脊油松叶功能性状特征

**2.1.1 山脊和非山脊油松叶功能性状差异** 图 1、表 1 显示,1 年生叶 LDMC、SD 表现出山脊油松 > 非山脊油松趋势,其中 LDMC 在海拔 1 600~1 900 m 山脊和非山脊间差异显著( $P < 0.05$ );LL、LNC、LPC 和 Chl(a+b)含量表现出山脊油松 < 非山脊油松趋势,其中 LL 在海拔 1 900~2 100 m 山脊与非山脊间差异极显著( $P < 0.01$ ),LPC 在海拔 1 300~1 600 m 山脊与非山脊间差异显著( $P < 0.05$ ),而在海拔 1 600~1 900 m 时差异极显著( $P < 0.01$ )。其他叶功能性状在山脊和非山脊间未表现出明显规律。

图 1、表 1 显示,2 年生叶 LL、LNC、LPC 表现出山脊油松 < 非山脊油松趋势,其中 LL 在海拔 1 900~2 100 m 山脊和非山脊间差异显著( $P < 0.05$ ),LNC 在海拔 1 600~1 900 m 山脊和非山脊间差异极显著( $P < 0.01$ ),而在海拔 1 900~2 100 m 时差异显著( $P < 0.05$ )。LPC 在海拔 1 300~1 600 m 时山脊和非山脊间差异显著( $P < 0.05$ ),而在海拔 1 600~1 900 m 时差异极显著( $P < 0.01$ ),其他 2 年生各叶功能性状在山脊和非山脊间未表现出明显的分布规律。

图 1、表 1 显示,3 年生叶 LL、LNC、LPC 表现出山脊油松 < 非山脊油松趋势,其中 LL、LNC 在海拔 1 900~2 100 m 山脊和非山脊间差异显著( $P < 0.05$ ),LPC 在海拔 1 600~1 900 m 山脊和非山脊间差异极显著( $P < 0.01$ ),而在海拔 1 900~2 100 m 时差异显著( $P < 0.05$ )。其他 3 年生各叶功能性状在山脊和非山脊间未表现出明显分布规律。

**2.1.2 山脊和非山脊油松叶功能性状随海拔变化趋势** 山脊和非山脊油松 1 年生各叶功能性状随海拔变化及其在不同海拔段差异性如图 1 所示。随着海拔升高,山脊油松 1 年生叶 LNC、LKC 与 SLA、LPC、LT 类似,均呈上升趋势,但是随海拔变化趋势不显著;LL、LDMC、LCC、Chl(a+b)含量、SD 均呈下降趋势;非山脊油松 1 年生叶 LNC、LPC 与 SLA、



A. 山脊; B. 非山脊; 不同小写字母表示山脊或非山脊相同叶龄叶性状不同海拔段的差异显著 ( $P < 0.05$ )

图1 山脊和非山脊油松不同叶龄叶功能性状分布图

A. Ridge; B. Non-ridge; Different normal letters indicate significant differences at different altitudes of leaf traits of same age leaf on ridge or non-ridge ( $P < 0.05$ )

Fig. 1 Distribution of *Pinus tabulaeformis* leaf functional traits on ridge and non-ridge

表 1 山脊和非山脊油松不同叶龄叶性状方差分析

Table 1 Variance analysis of *Pinus tabulaeformis* leaf traits on ridge and non-ridge

叶性状 Leaf trait	海拔 Altitude	自由度 <i>df</i>	1 年生 1-year-old		2 年生叶 2-year-old		3 年生叶 3-year-old	
			<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
LL	I	1	2.919	0.163	1.009	0.372	1.515	0.286
	II	1	2.027	0.228	0.617	0.476	6.432	0.064
	III	1	24.034	<0.01	17.142	<0.05	12.32	<0.05
LNC	I	1	0.933	0.389	3.726	0.126	1.555	0.28
	II	1	4.905	0.091	28.351	<0.01	0.019	0.897
	III	1	1.822	0.248	8.857	<0.05	9.631	<0.05
LPC	I	1	8.407	<0.05	10.489	<0.05	4.381	0.104
	II	1	122.842	<0.01	98.454	<0.01	32.941	<0.01
	III	1	1.374	0.306	3.182	0.149	16.132	<0.05
LDMC	I	1	3.231	0.147				
	II	1	11.963	<0.05				
	III	1	1.55	0.281				
Chl(a+b)	I	1	4.986	0.089				
	II	1	0.07	0.805				
	III	1	6.761	0.06				
SD	I	1	4.282	0.107				
	II	1	3.312	0.143				
	III	1	0.736	0.439				

注:LL 为叶长; LNC 为叶氮含量; LPC 为叶磷含量; LDMC 为叶干物质含量; Chl(a+b) 为叶绿素含量; SD 为气孔密度; I. 1 300~1 600 m; II. 1 600~1 900 m; III. 1 900~2 100 m; 下同

Note: LL is leaf length; LNC is leaf nitrogen content; LPC is leaf phosphorus content; LDMC is leaf dry matter content; Chl(a+b) is chlorophyll concentration; SD is stomata density; I. 1 300~1 600 m; II. 1 600~1 900 m; III. 1 900~2 100 m; The same as below

LKC 类似,均呈上升趋势,但随海拔变化趋势不显著,LT 与 LCC、Chl(a+b) 含量、SD、LL、LDMC 相似,均呈下降趋势,但随海拔变化趋势也不显著。

在海拔 1 300~2 100 m 范围内,山脊油松 1 年生叶 LL 差异极显著( $P < 0.01$ ),除 LT、LDMC、LNC 外,其他各性状差异均显著( $P < 0.05$ );非山脊油松 1 年生叶 LL、LPC 差异均极显著( $P < 0.01$ ),除 LCC、LKC 和 SD 不显著外,其它各性状均显著( $P < 0.05$ )。

山脊和非山脊油松 2 年生叶功能性状随海拔变化及其在不同海拔段差异性如图 1 所示。随着海拔的升高,山脊油松 2 年生叶 LT、SD 与 SLA 类似,均呈上升趋势,但随海拔变化趋势不显著;LNC、LKC 与 LL、LDMC、LCC、Chl(a+b) 含量同样呈下降趋势,但随海拔变化趋势不显著,LPC 则无显著变化趋势;非山脊油松 2 年生叶 Chl(a+b) 含量和 LDMC 与 SLA 一样,随海拔升高呈升高趋势,但是随海拔变化趋势不显著;LT、LNC、LPC、SD 与 LL、LCC、LKC 类

似,虽随海拔升高呈下降趋势,但随海拔变化趋势不显著。

在海拔 1 300~2 100 m 范围内,山脊油松 2 年生叶 LL、LNC、LKC、Chl(a+b) 含量差异均极显著( $P < 0.01$ ),SLA 和 LPC 差异均显著( $P < 0.05$ ),其他各性状差异均不显著。非山脊油松 2 年生叶 LPC、LKC 差异极显著( $P < 0.01$ ),LT、LNC 和 SD 差异显著( $P < 0.05$ ),其他各性状差异均不显著。

山脊和非山脊油松 3 年生叶功能性状随海拔变化及其在不同海拔段差异性如图 1 所示。随着海拔的升高,山脊油松 3 年生叶 SLA、SD 与 LT 类似呈上升趋势,但随海拔变化趋势不显著,LNC、LPC、LKC 与 LL、LDMC、LCC、Chl(a+b) 含量同样呈下降趋势,但随海拔变化趋势不显著;非山脊油松 3 年生叶 LDMC 与 Chl(a+b) 含量类似呈上升趋势,但随海拔变化趋势不显著,LT、SLA、LCC、LNC、LPC 与 LL、LKC、SD 同样呈下降趋势,但随海拔变化趋势不显著。

在海拔 1 300~2 100 m 范围内,山脊油松 3 年生叶 LL、LNC、LKC 差异极显著( $P<0.01$ ),LPC、Chl(a+b)含量差异显著( $P<0.05$ ),其他各性状差异均不显著。非山脊油松 3 年生叶 SD 差异极显著( $P<0.01$ ),LT、LPC、LKC 和 LCC 差异均显著( $P<0.05$ ),其他各性状差异均不显著。

## 2.2 山脊和非山脊油松叶不同功能性状之间的相关性

山脊和非山脊油松 1 年生叶 SLA 与 LL、LCC、

Chl(a+b)含量极显著负相关( $P<0.01$ ),表现为比叶面积越大,叶长越短,叶碳含量和叶绿素含量越低;LNC 与 LPC 极显著正相关( $P<0.01$ ),表现为叶磷含量越高,叶氮含量也越高,同时叶干物质含量越低,气孔密度越小(表 2)。

山脊和非山脊油松 2 年生叶 LDMC 与 SD 呈显著的正相关关系( $P<0.05$ ),表现为叶干物质含量越高,气孔密度越大,同时叶厚越厚,叶长越短,叶氮、磷、钾含量越低,叶绿素含量越低(表 3)。

表 2 油松 1 年生叶性状间 Pearson 相关系数

Table 2 Pearson correlation coefficient of 1-year-old leaf traits of *Pinus tabulaeformis* growing on ridge and non-ridge

性状 Leaf trait	LT	LL	SLA	LDMC	LCC	LNC	LPC	LKC	Chl(a+b)	SD
LT	1									
LL	-0.374	1								
SLA	0.048	-0.744**	1							
LDMC	0.170	0.098	-0.322	1						
LCC	-0.296	0.746**	-0.621**	0.081	1					
LNC	-0.460	0.214	-0.213	-0.368	0.332	1				
LPC	-0.326	-0.115	0.210	-0.528*	0.010	0.756**	1			
LKC	-0.194	-0.189	0.176	-0.051	-0.070	0.032	-0.039	1		
Chl(a+b)	-0.301	0.761**	-0.628**	0.075	0.698**	0.279	0.028	0.086	1	
SD	-0.226	0.411	-0.343	0.377	0.040	-0.227	-0.608**	0.190	0.381	1

注:LT 为叶厚;SLA 为比叶面积;LCC 为叶碳含量;LKC 为叶钾含量。\* 和 \*\* 分别表示显著( $P<0.05$ )和极显著( $P<0.01$ )相关。下同

Note: LT is leaf thickness; SLA is specific leaf area; LCC is leaf carbon concentration; LKC is leaf potassium content. \* and \*\* indicate significant ( $P<0.05$ ) and extremely significant ( $P<0.01$ ) correlation, respectively. The same as below

表 3 油松 2 年生叶性状间 Pearson 相关系数

Table 3 Pearson correlation coefficient of 2-year-old leaf traits of *Pinus tabulaeformis* growing on ridge and non-ridge

性状 Leaf trait	LT	LL	SLA	LDMC	LCC	LNC	LPC	LKC	Chl(a+b)	SD
LT	1									
LL	0.076	1								
SLA	-0.168	-0.282	1							
LDMC	0.423	-0.126	-0.202	1						
LCC	0.134	0.104	-0.388	0.122	1					
LNC	-0.371	0.574*	-0.054	-0.135	0.082	1				
LPC	-0.465	0.496*	-0.061	-0.481*	0.020	0.872**	1			
LKC	-0.152	0.430	-0.037	-0.004	0.366	0.548*	0.387	1		
Chl(a+b)	-0.120	0.448	-0.016	0.131	0.065	0.189	0.064	0.523*	1	
SD	0.495*	-0.239	-0.224	0.557*	0.115	-0.291	-0.455	-0.073	0.007	1

表 4 油松 3 年生叶性状间 Pearson 相关系数

Table 4 Pearson correlation coefficient of 3-year-old leaf traits of *Pinus tabulaeformis* growing on ridge and non-ridge

性状 Leaf trait	LT	LL	SLA	LDMC	LCC	LNC	LPC	LKC	Chl(a+b)	SD
LT	1									
LL	0.054	1								
SLA	0.026	0.082	1							
LDMC	-0.325	-0.046	-0.241	1						
LCC	0.205	0.082	-0.402	0.320	1					
LNC	-0.335	0.656**	0.211	-0.163	-0.189	1				
LPC	-0.204	0.746**	0.115	-0.448	-0.179	0.756**	1			
LKC	0.100	0.567*	0.158	-0.220	0.133	0.787**	0.540*	1		
Chl(a+b)	-0.423	0.026	-0.252	0.539*	0.029	0.329	-0.104	0.103	1	
SD	0.237	0.150	-0.079	0.001	0.122	-0.161	0.192	-0.083	-0.049	1

山脊和非山脊油松 3 年生叶 LL 与 LPC 呈极显著正相关 ( $P < 0.01$ ), 表现为叶长越长, 叶磷含量越高, 同时叶氮含量、叶钾含量也越高; LDMC 与 Chl(a+b) 含量呈显著正相关 ( $P < 0.05$ ), 表现为叶干物质含量越高, 叶绿素含量越高(表 4)。

### 3 讨论

#### 3.1 山脊和非山脊油松叶功能性状特征

坡位是影响植物生长和叶功能性状的重要因素之一<sup>[29]</sup>。本研究中 1 年生叶 SD 和 LDMC 表现出山脊油松 > 非山脊油松的规律, Chl(a+b) 含量表现出山脊油松 < 非山脊油松的规律, 与其他研究结果一致<sup>[30-31]</sup>。不同叶龄叶 LL、LNC、LPC 都表现出山脊油松 < 非山脊油松的规律。SD 是衡量植物蒸腾作用和与外界气体交换的重要指标之一<sup>[32]</sup>, 受温度和光照强度、海拔的影响<sup>[33]</sup>。LDMC 可反映植物在自然状态下的含水率和对环境资源的利用状况<sup>[17]</sup>, 主要受到土壤含水率和有效钾限制<sup>[34]</sup>。N、P、K 是植物生长发育的必需元素, 叶氮位于叶绿体类囊体薄膜内通过对 RuBP 酶活性和数量等的影响进一步对 CO<sub>2</sub> 的同化效率产生影响, 与光合作用有密切联系<sup>[35]</sup>; P 与植物的能量代谢中的氧化磷酸化和光合磷酸化过程有直接关系, 同时还能调节 N 在植物体内迁移, 将光合产物用于生长构建<sup>[36]</sup>; K 与植物的抗性显著相关, K 含量越高, 抗性越强<sup>[14]</sup>。Chl(a+b) 含量主要用于光合作用, 主要受到光照条件的影响。山脊光照强度大, 温度较高, 辐射较强, 山脊油松使气孔变得小而密来降低蒸腾作用, 达到水分平衡<sup>[37]</sup>, 同时山脊土壤养分贫瘠含水率低, 山脊油松通过增大叶 LDMC 来增强对环境的利用程度, 并将

过多的氮素用于细胞壁等非光合组织的构建, 使叶片变得更加坚硬<sup>[38]</sup>。所以山脊油松 1 年生叶 SD、LDMC 较大。而非山脊光照强度小, 非山脊油松通过增加叶长扩展叶面积来接收光能以维持最大的光合面积, 同时增加叶绿素含量和提高氮的利用率用以增大净光合速率来快速生长, 同时也需要更多的磷提供能量来满足需要。所以不同叶龄叶 LL、LPC、LNC 均呈现出非山脊油松 > 山脊油松的规律。

植物叶功能性状不仅与坡位有关, 与海拔也有显著的相关关系<sup>[22]</sup>。山脊油松各叶龄叶 LT 与海拔呈正相关关系, 这与其他研究结果一致<sup>[39-40]</sup>, 这可能与温度降低植物叶片栅栏组织与海绵组织细胞的层数和厚度增加有关<sup>[8]</sup>。但非山脊油松叶 LT 与海拔负相关, 这可能是海拔对非山脊的水热状况再次分配, 非山脊油松的叶厚不只受温度单一因素的影响。有研究表明, 叶长与海拔呈负相关关系<sup>[9]</sup>, 这是因为温度随海拔升高而降低导致植物生长季缩短, 叶长随之缩短, 这与本研究结果一致。山脊和非山脊油松不同叶龄叶 SLA 基本上都随海拔降低而减小, 这与朱军涛等研究结果相同<sup>[41]</sup>, 原因是秦岭火地塘实验林场降雨量随海拔升高而增大<sup>[42]</sup>, 低海拔干旱环境中, 较小 SLA 有利于提高水分利用率<sup>[41]</sup>。山脊油松不同叶龄叶 LDMC 随海拔均呈增大趋势, 这是由于随海拔降低土壤含水率减少, 山脊油松为了充分利用环境资源而形成较低叶 LDMC, 这与其他研究结果类似<sup>[17]</sup>。非山脊油松 1 年生叶 LDMC 随海拔升高而显著下降, 但 2~3 年生叶 LDMC 则随海拔升高, 可能是非山脊油松 1 年生叶充分利用资源不断合成干物质, 2~3 年生叶主要是

进行光合作用以快速生长<sup>[43]</sup>。山脊和非山脊油松叶 LCC 与海拔负相关,随着海拔升高,油松的生长季节缩短,LCC 随积累的有机物随之减少,这与 Hoch 等研究结果一致<sup>[44]</sup>。山脊和非山脊油松 1 年生叶 LNC、LPC、LKC 随海拔均呈上升趋势,2~3 年生叶 LNC、LPC、LKC 均呈下降趋势,因为 1 年生叶 LNC、LPC 主要受到土壤磷的影响,多年生叶 LNC、LPC 主要受到降雨量的影响,环境越干旱,叶 LNC、LPC 越高<sup>[9]</sup>,秦岭火地塘土壤磷含量和降雨量均随海拔升高<sup>[26]</sup>,这与 Han 等<sup>[39]</sup>研究结果相似。山脊油松不同叶龄叶 Chl(a+b) 含量均随海拔呈下降趋势,减少叶绿素含量有利于减少叶片对可见光的吸收,使植物免受强辐射损伤<sup>[45]</sup>,非山脊油松 1 年生叶 Chl(a+b) 含量随海拔升高而降低,2~3 年生叶 Chl(a+b) 含量随海拔升高而升高,可能是因为非山脊油松 1 年生叶为了快速积累干物质用于叶绿素合成的氮相对较少,随着海拔的升高,生长季节缩短,叶绿素含量相应地减少,2~3 年生叶有了较多的干物质,为保持正常的光合作用而增大叶绿素含量。SD 与温度负相关,与降雨量正相关<sup>[9]</sup>。山脊油松 1 年生叶 SD 随海拔呈下降趋势,2~3 年生叶 SD 呈上升趋势,可能原因是山脊 1 年生叶 SD 受温度影响较大,2、3 年叶 SD 受降雨量影响较大,这点需要更多的相关研究进一步证实。非山脊油松不同叶龄叶 SD 随海拔均呈下降趋势,温度越高,植物蒸腾作用越强,植物通过减小气孔密度来防止水分过度散失<sup>[37]</sup>。

### 3.2 山脊和非山脊油松各叶性状之间的相关关系

研究植物叶功能性状间相互关系对理解植物在不同生境中采取的生态策略有重要意义<sup>[24]</sup>。本研究中,山脊和非山脊油松各叶龄叶 LNC、LPC、LKC 之间均显著正相关,这与其他研究结果一致<sup>[22,45]</sup>,因为氮磷钾是协同元素,通常在植物体内相互配合协调一致地完成某一生理活动<sup>[46]</sup>。植物体内氮的利用率与光合密切相关<sup>[22]</sup>,而叶长能有效地扩展叶面积以提高植株本身光合能力<sup>[12]</sup>,因此本研究中山脊和非山脊油松 2~3 年生叶 LL 与 LNC、LPC 显著正相关,表现为叶长越长,叶氮磷含量越高。此外,本研究还发现山脊和非山脊油松 1~2 年生叶 LDMC 与 LPC 显著负相关,这与王玉平等<sup>[47]</sup>研究类似,表现为随着叶干物质含量减少,分配到单位质量光合器官的磷随之增多,以满足较高光合的能量供应。

山脊油松叶片注重干物质的积累,生长较非山脊缓慢。随着海拔升高,山脊油松 1 年生叶片光合面积、组织的构建成本、蒸腾作用和与环境气体交换能力、对单一环境资源获取和利用程度均降低,但对环境资源的整体利用效率增加,机械防御能力、抗性增强,养分循环加快;2~3 年生叶片蒸腾作用和机械防御能力均增强,养分循环减慢,对单一环境资源获取和利用程度及抗性降低。综上,山脊独特的生境条件造就了山脊油松独特的生长策略,随着海拔升高,山脊油松表现出多元化的适应策略以应对土壤养分、温度等环境因素的变化,使得山脊油松成为秦岭林区广泛分布的独特群落格局。

### 参考文献:

- [1] VIOLLE C, NAVAS M L, VILE D, *et al.* Let the concept of trait be functional[J]. *Oikos*, 2007, **116**(5): 882-892.
- [2] BERNHARDT-RÖMERMANN M, RÖMERMANN C, NUSKE R, *et al.* On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses[J]. *Oikos*, 2008, **117**(10): 1 533-1 541.
- [3] 孟婷婷,倪健,王国宏. 植物功能性状与环境及生态系统功能[J]. *植物生态学报*, 2007, **31**(1): 150-165.  
MENG T T, NI J, WANG G H. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning[J]. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 2007, **31**(1): 150-165.
- [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] VENDRAMINI F, DÍAZ S, GURVICH D E, *et al.* Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species[J]. *New Phytologist*, 2002, **154**(1): 147-157.
- [6] 何念鹏,刘聪聪,张佳慧,等. 植物性状研究的机遇与挑战:从器官到群落[J]. *生态学报*, 2018, **38**(19): 6 787-6 796.  
HE N P, LIU C C, ZHANG J H, *et al.* Perspectives and challenges in plant traits: from organs to communities[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(19): 6 787-6 796.
- [7] 郑志兴,孙振华,张志明,等. 干热河谷植物叶片、树高和种子功能性状比较[J]. *生态学报*, 2011, **31**(4): 982-988.  
ZHENG Z X, SUN Z H, ZHANG Z M, *et al.* Comparison of leaf, height and seed functional traits of species in dry-hot valleys[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **31**(4): 982-988.
- [8] HIGUCHI H, SAKURATANI T, UTSUNOMIYA N. Photosynthesis, leaf morphology, and shoot growth as affected by temperatures in cherimoya (*Annona cherimola* Mill.) trees[J]. *Scientia Horticulturae*, 1999, **80**(1-2): 91-104.
- [9] 张凯,侯继华,何念鹏. 油松叶功能性状分布特征及其控制



- 因素[J]. 生态学报, 2017, **37**(3): 736-749.
- ZHANG K, HOU J H, HE N P. Leaf functional trait distribution and controlling factors of *Pinus tabulaeformis*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, **37**(3): 736-749.
- [10] 宋光, 温仲明, 郑颖, 等. 陕北黄土高原刺槐植物功能性状与气象因子的关系[J]. 水土保持研究, 2013, **20**(3): 125-130.
- SONG G, WEN Z M, ZHENG Y, *et al.* Relationships between plant functional traits of *Robinia pseudoacacia* and meteorological factors in Loess Plateau, North Shaanxi, China[J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2013, **20**(3): 125-130.
- [11] WRIGHT I J, REICH P B, CORNELISSEN J H C, *et al.* Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2005, **14**(5): 411-421.
- [12] 李秋元, 陈海滨. 锐齿栎林分叶长宽比和叶干重面积比的变化[J]. 西北林学院学报, 1994, **9**(1): 8-11.
- LI Q Y, CHEN H B. Variations in the ratios of length to breadth and dry-weight to area of oak-leaves[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 1994, **9**(1): 8-11.
- [13] PRIOR L D, BOWMAN D M J S, EAMUS D. Seasonal differences in leaf attributes in Australian tropical tree species: Family and habitat comparisons[J]. *Functional Ecology*, 2004, **18**(5): 707-718.
- [14] 白宝璋. 植物生理学[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 1996.
- [15] REICH P B, OLEKSYN J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *PNAS*, 2004, **101**(30): 11 001-11 006.
- [16] YANG L M, HAN M, ZHOU G S, *et al.* The changes in water-use efficiency and stoma density of *Leymus chinensis* along Northeast China Transect[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, **27**(1): 16-23.
- [17] 宝乐, 刘艳红. 东灵山地区不同森林群落叶功能性状比较[J]. 生态学报, 2009, **29**(7): 3 692-3 703.
- BAO L, LIU Y H. Comparison of leaf functional traits in different forest communities in Mt. Dongling of Beijing[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, **29**(7): 3 692-3 703.
- [18] LUO Y K, HU H F, ZHAO M Y, *et al.* Latitudinal pattern and the driving factors of leaf functional traits in 185 shrub species across Eastern China[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2019, **12**(1): 67-77.
- [19] 冯秋红, 程瑞梅, 史作民, 等. 巴郎山异型柳叶片功能性状及性状间关系对海拔的响应[J]. 生态学报, 2013, **33**(9): 2 712-2 718.
- FENG Q H, CHENG R M, SHI Z M, *et al.* Response of leaf functional traits and the relationships among them to altitude of *Salix dissa* in Balang Mountain[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, **33**(9): 2 712-2 718.
- [20] LUO J X, ZANG R G, LI C Y. Physiological and morphological variations of *Picea asperata* populations originating from different altitudes in the mountains of Southwestern China[J]. *Forest Ecology and Management*, 2006, **221**(1-3): 285-290.
- [21] ZHAO C, CHEN L, MA F, *et al.* Altitudinal differences in the leaf fitness of juvenile and mature alpine spruce trees (*Picea crassifolia*) [J]. *Tree Physiology*, 2008, **28**(1): 133-141.
- [22] 张慧文, 马剑英, 孙伟, 等. 不同海拔天山云杉叶功能性状及其与土壤因子的关系[J]. 生态学报, 2010, **30**(21): 5 747-5 758.
- ZHANG H W, MA J Y, SUN W, *et al.* Altitudinal variation in functional traits of *Picea schrenkiana* var. *tianshanica* and their relationship to soil factors in Tianshan Mountains, Northwest China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, **30**(21): 5 747-5 758.
- [23] 王瑞丽, 于贵瑞, 何念鹏, 等. 气孔特征与叶片功能性状之间关联性沿海拔梯度的变化规律——以长白山为例[J]. 生态学报, 2016, **36**(8): 2 175-2 184.
- WANG R L, YU G R, HE N P, *et al.* Altitudinal variation in the covariation of stomatal traits with leaf functional traits in Changbai Mountain[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(8): 2 175-2 184.
- [24] 罗璐, 申国珍, 谢宗强, 等. 神农架海拔梯度上4种典型森林的乔木叶片功能性状特征[J]. 生态学报, 2011, **31**(21): 6 420-6 428.
- LUO L, SHEN G Z, XIE Z Q, *et al.* Leaf functional traits of four typical forests along the altitudinal gradients in Mt. Shennongjia[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **31**(21): 6 420-6 428.
- [25] 黄雅昆. 秦岭中段山脊油松林群落及种群结构和动态研究[D]. 陕西杨陵: 西北农林科技大学, 2016.
- [26] 张巧明, 王得祥, 龚明贵, 等. 秦岭火地塘林区不同海拔森林土壤理化性质[J]. 水土保持学报, 2011, **25**(5): 69-73.
- ZHANG Q M, WANG D X, GONG M G, *et al.* Changes in physicochemical properties of forest soil along different altitudes in Huoditang of Qinling Mountains[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2011, **25**(5): 69-73.
- [27] 王学奎, 黄见良. 植物生理生化实验原理与技术[M]. 3版. 北京: 高等教育出版社, 2015.
- [28] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [29] 王雪艳, 曹建军, 张小芳, 等. 地形因子对黄土高原山杏叶片功能性状的影响[J]. 应用生态学报, 2019, **30**(8): 2 591-2 599.
- WANG X Y, CAO J J, ZHANG X F, *et al.* Effects of topographic factors on leaf traits of apricot in the Loess Plateau, Northwest China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(8): 2 591-2 599.
- [31] LIU Y, LIU G, DAFU B, *et al.* Effects of topographic factors on leaf traits of dominant species in different forest communities in Daqinggou Nature Reserves[J]. *scientia Silvae Sinicae*, 2017, **53**(3): 154-162.

- [32] 张立荣, 牛海山, 汪诗平, 等. 增温与放牧对矮嵩草草甸 4 种植物气孔密度和气孔长度的影响[J]. 生态学报, 2010, **30**(24): 6 961-6 969.  
ZHANG L R, NIU H S, WANG S P, *et al.* Effects of temperature increase and grazing on stomatal density and length of four alpine *Kobresia* meadow species, Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, **30**(24): 6 961-6 969.
- [33] 费松林, 方精云, 樊拥军, 等. 贵州梵净山亮叶水青冈叶片和木材的解剖学特征及其与生态因子的关系[J]. 植物学报, 1999, **41**(9): 1 002.  
FEI S L, FANG J Y, FAN Y J, *et al.* Anatomical characteristics of leaves and woods of *Fagus lucida* and their relationship to ecological [J]. *Acta Botanica Sinica*, 1999, **41**(9): 1 002.
- [34] 马金, 吴林芳, 韦霄, 等. 鼎湖山季风常绿阔叶林两种优势树种的生境适应研究: 叶片功能性状和水力结构特征[J]. 广西植物, 2015, **35**(2): 261-268.  
MA J, WU L F, WEI X, *et al.* Habitat adaptation of two dominant tree species in a subtropical monsoon forest: Leaf functional traits and hydraulic properties[J]. *Guihaia*, 2015, **35**(2): 261-268.
- [35] EVANS J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C<sub>3</sub> plants[J]. *Oecologia*, 1989, **78**(1): 9-19.
- [36] 唐洋, 温仲明, 刘静, 等. 黄土丘陵区刺槐对不同立地环境的适应机制[J]. 水土保持通报, 2019, **39**(5): 46-53.  
TANG Y, WEN Z M, LIU J, *et al.* Adaptation mechanism of *Robinia pseudoacacia* under different site conditions in Loess Hill and Gully Region[J]. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 2019, **39**(5): 46-53.
- [37] 李芳兰, 包维楷. 植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应[J]. 植物学通报, 2005, **22**(S): 118-127.  
LI F L, BAO W K. Responses of the morphological and anatomical structure of the plant leaf to environmental change [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2005, **22**(S): 118-127.
- [38] TURNER I M. Sclerophylly: primarily protective[J]. *Functional Ecology*, 1994, **8**(6): 669.
- [39] HAN W X, FANG J Y, GUO D L, *et al.* Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China[J]. *New Phytologist*, 2005, **168**(2): 377-385.
- [40] 幸福梅, 刘济铭, 杨小林, 等. 色季拉山急尖长苞冷杉叶片及细根性状随海拔的变异特征[J]. 生态学报, 2017, **37**(8): 2 719-2 728.  
XIN F M, LIU J M, YANG X L, *et al.* Variation in leaf and fine root traits with altitude in *Abies georgei* var. *smithii* in Mt. Shergyla [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, **37**(8): 2 719-2 728.
- [41] 朱军涛, 李向义, 张希明, 等. 昆仑山北坡驼绒藜叶片功能性状及其海拔差异性[J]. 中国沙漠, 2010, **30**(6): 1 325-1 330.  
ZHU J T, LI X Y, ZHANG X M, *et al.* Leaf functional traits of *Ceratoides latens* in northern slope of Kunlun Mountain and its regional difference with the altitude[J]. *Journal of Desert Research*, 2010, **30**(6): 1 325-1 330.
- [42] 董立民, 刘淑明, 辛继红. 秦岭火地塘林场气候要素随海拔高度的变化[J]. 水土保持通报, 1995, **15**(3): 16-19.  
DONG L M, LIU S M, XIN J H. Variations of the climatic elements with elevation at Huoditang forest farm in Qinling Mountain range[J]. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 1995, **15**(3): 16-19.
- [43] 段媛媛, 宋丽娟, 牛素旗, 等. 不同林龄刺槐叶功能性状差异及其与土壤养分的关系[J]. 应用生态学报, 2017, **28**(1): 28-36.  
DUAN Y Y, SONG L J, NIU S Q, *et al.* Variation in leaf functional traits of different-aged *Robinia pseudoacacia* communities and relationships with soil nutrients[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, **28**(1): 28-36.
- [44] HOCH G, KÖRNER C. Global patterns of mobile carbon stores in trees at the high-elevation tree line[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2012, **21**(8): 861-871.
- [45] 胡耀升, 么旭阳, 刘艳红. 长白山不同演替阶段森林植物功能性状及其与地形因子间的关系[J]. 生态学报, 2014, **34**(20): 5 915-5 924.  
HU Y S, YAO X Y, LIU Y H. The functional traits of forests at different succession stages and their relationship to terrain factors in Changbai Mountains [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, **34**(20): 5 915-5 924.
- [46] WRIGHT I J, REICH P B, CORNELISSEN J H C, *et al.* Assessing the generality of global leaf trait relationships[J]. *New Phytologist*, 2005, **166**(2): 485-496.
- [47] 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.  
WANG Y P, TAO J P, LIU J X, *et al.* Response of leaf functional traits to different light regimes in an evergreen broad-leaved forest in the Jinyun Mountain [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2012, **48**(11): 23-29.

(编辑:潘新社)