



摩天岭北坡森林木本植物叶性状在物种和群落水平沿海拔梯度的变化

何桂萍¹,田青^{1*},李宗杰²,宋玲玲¹,张守昊¹,曹雪萍¹,杨文娟³

(1 甘肃农业大学 林学院,兰州 730070; 2 兰州大学 资源环境学院,兰州 730000; 3 两当县林业局 林业工作站,甘肃两当 742400)

摘要:该研究采用样线和样地相结合的方法,对甘肃省白水江国家级自然保护区摩天岭北坡大垭子梁森林不同海拔(1 600~2 100 m)的植物群落进行野外调查、采样分析,并运用线性回归分析、Pearson 相关性分析及曲线拟合分析方法,研究木本植物的比叶面积(SLA)、叶干物质含量(LDMC)、叶碳氮磷含量(LCC、LNC、LPC)及其计量比(C/N、C/P、N/P)等叶性状变化特征,以及在物种和群落水平随海拔梯度的变化趋势和相关性。结果表明:(1)摩天岭北坡大垭子梁山地森林为落叶阔叶林带,共有木本植物 13 科 23 种,其中乔木 6 种,灌木 17 种,且整体上灌木种类较为丰富。此外,有些物种在不同海拔间都有分布,如华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)、胡枝子(*Lespedeza bicolor*)等,反映出不同植物对于异质环境的适应。(2)8 个叶功能性状中变异系数最小的是 LCC(4.6%),属于弱变异,最大的是 SLA(42.1%),其他叶性状都属于中等变异,表明在其他叶性状的协同作用下,使得木本植物的碳获取保持在一定的水平以确保群落的稳定性。(3)叶片功能性状间的关联性普遍存在,是植物适应环境的一种对策。该研究表明 SLA-LNC 以及 LNC-LPC 在物种和群落水平上的相关性及其相关程度均一致,而其他叶性状间相关关系则有所不同,这为以后进行大尺度研究时对叶性状的选择提供了一定的依据。(4)叶性状随海拔的变化趋势,除 C/N 和 N/P 在物种和群落水平上变化趋势不一致外,其他各个性状随海拔的总体变化趋势基本一致,但显著程度只有 LNC 一致外其他均不同,反映了木本植物的不同叶片功能性状对海拔造成的不同环境的适应。

关键词:海拔;叶性状;物种水平;群落水平;摩天岭北坡

中图分类号:Q948.114

文献标志码:A

Change in Leaf Functional Traits of Woody Plants Along Altitudinal Gradients at Species and Community Levels on the Motianling Northern Slope

HE Guiping¹, TIAN Qing^{1*}, LI Zongjie², SONG Lingling¹,
ZHANG Shouhao¹, CAO Xueping¹, YANG Wenjuan³

(1 College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China; 2 College of Resources and Environment, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China; 3 Forestry Workstation, Liangdang Forestry Bureau, Liangdang, Gansu 742400, China)

Abstract: The study, using combination of sample lines and plots, carried out investigation and sam-

收稿日期:2017-10-19;修改稿收到日期:2018-01-18

基金项目:国家自然科学基金(31260122)

作者简介:何桂萍(1992—),女,在读硕士研究生,主要从事水土保持与植被恢复研究。E-mail: 1429019102@qq.com

* 通信作者:田青,教授,硕士生导师,主要从事水土保持与恢复生态学方面的教学和研究。E-mail: tqing@gsau.edu.cn

pling analysis of plant community at different altitudes in the Motianling northern slope Dayazi of Gansu Baishuijiang National Nature Reserve. Using linear regression analysis, Pearson correlation analysis and curve fitting analysis method, the study researched on specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), leaf carbon, nitrogen and phosphorus contents (LCC, LNC, LPC) and stoichiometric (C/N, C/P, N/P) change characteristic of woody plants. Besides, variation trend and correlation of leaf traits at species and community levels with elevation gradient. The results showed that: (1) at deciduous broad-leaved forest belts on the Motianling northern slope Dayazi, there are 23 species of woody plants belonging to 13 families, including 6 trees and 17 shrubs. Among them, the species of shrubs are superfluous trees. In addition, a few species are distributed at different altitudes, such as *Larix principis-rupprechtii* and *Lespedeza bicolor*, which reflect the adaptation of different plants to heterogeneous environments. (2) The coefficient of variation of leaf functional traits in the smallest is LCC (4.6%), SLA is the biggest (42.1%), of which only LCC variation is weak, and the other leaf traits belong to moderate variation. These show that the woody plant carbon gain is maintained at a certain level based on synergy in other leaf traits to ensure the stability of the community. (3) Correlation between leaf functional traits is widespread, which is a strategy of plant adaptation to environment. The study shows that the correlations between SLA-LNC and LNC-LPC are the same in species and community levels and the degree of correlation, and the correlation between other leaf traits are different, which provides a certain basis on selection of traits for future research. (4) The trend of leaf functional traits varied with altitude: apart from the variation trend of C/N and N/P at two levels, the other traits show basically the same trend with altitude at the species and community levels, but the significant degree of LNC was the same, the others were different. This phenomena reflects the adaptation of different leaf functional traits of woody plants to different environments at altitudes.

Key words: elevation; leaf traits; species level; community level; Motianling northern slope

叶片不仅是植物进行光合作用的主要器官,而且与环境的接触面积最大,其某些特性会发生改变以适应特定的环境,其结构特征最能体现环境因子对植物的影响或植物对环境的适应^[1],在植物及植物种群生活史中具有重要作用。叶片功能性状是植物功能性状的重要组成部分,与植株生物量、生长策略和资源的获取、利用密切相关,反映了植物适应环境变化的生存对策^[2],会随着环境因子的变化而改变。

研究植物叶片功能性状沿环境梯度的变化可以更好地认识植物对环境的适应机制。海拔在较小的空间范围内浓缩了不同的环境类型,各种环境因子(水分、气温、光照、气压、CO₂和土壤肥力等)在不同海拔表现出连续的梯度性变化^[3],这对研究植物及其群落对环境的响应提供了很好的场所。

比叶面积(SLA)、叶干物质含量(LDMC)、叶片碳氮磷含量(LCC、LNC、LPC)及其化学计量比(C/N、C/P、N/P)是叶片的主要功能性状指标^[2],这些性状特征及其之间的关系可提供植物资源利用策略^[4-5]和植物对异质环境的适应^[6]等重要信息。

本研究位于甘肃省白水江国家级自然保护区的主体区域—摩天岭北坡森林植被区,该区西邻青藏

高原、东接秦岭山地、南近横断山脉和华中地区,多方植物区系在此交汇,地带性植物群落组成相当复杂,从山麓到高山,拥有中国亚热带、暖温带、中温带和寒温带的多种代表性群落类型,相对高差较大,具有浓缩的环境梯度和高度异质化的生境,气候和植被垂直分布明显,是岷山至秦岭物种基因交流和过渡的重要通道。该区物种数分别占甘肃省、全国和全世界物种数的61.89%、10.39%和1.73%^[7],已被联合国教科文组织批准为世界人与生物圈保护区,并纳入国际生物圈保护区网络,其生态安全对中国生物多样性的保护起着重要作用。目前,尽管国内外对于叶片性状沿海拔梯度的变化特征及作用机制进行了大量研究,但对于甘肃省白水江国家级自然保护区摩天岭北坡迄今为止仍是相关研究的薄弱区域。其次,植物叶片功能的研究大多集中于物种、功能群水平揭示单个物种对环境的响应机制,群落水平的研究较少^[8],将物种水平和群落水平进行比较研究的相对更少。

本研究在对摩天岭北坡海拔1 604~2 072 m的大垭子梁森林植物群落进行野外调查的基础上,对木本植物的比叶面积(SLA)、叶干物质含量(LDMC)、叶碳氮磷含量(LCC、LNC、LPC)以及化学计

量比(C/N、C/P、N/P)等指标进行测度计算,试图探讨以下问题:(1)摩天岭北坡主要木本植物叶片功能性状的特征如何?(2)物种和群落水平上主要木本植物叶片功能性状随海拔是否有明显的变化规律?其变化的形式是否相同?(3)这些叶片功能性状间是否存在显著相关性?如果显著,其形式如何?

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于甘肃省白水江国家级自然保护区摩天岭北坡大垭子梁,地理坐标为 $104^{\circ}16' \sim 105^{\circ}27' E$, $32^{\circ}16' \sim 33^{\circ}15' N$,平均海拔1 475 m,土壤为棕壤,年平均气温 $15.6^{\circ}C$,最热月(7月) $25.1^{\circ}C$,最冷月(1月) $4.4^{\circ}C$,年平均降水量为 $840 \sim 50.3$ mm,年内分布不均,70%降水主要集中在6~8月。该区在甘肃省内太阳辐射量最低($4\ 800 \sim 5\ 000$ MJ· $m^{-2} \cdot a^{-1}$),日照时数约为1 800 h,是水热组合条件最佳的地区。

1.2 试验设计

在摩天岭北坡大垭子梁海拔为 $1\ 600 \sim 2\ 100$ m地段,采用样线和样地相结合的调查方法,设置1条样线,且样线内按照海拔每升高大约100 m设置1个 $20\ m \times 20\ m$ 的乔木样方,每个乔木样方对角线2个角上分别设1个 $10\ m \times 10\ m$ 的灌木样方,共计6个乔木样方,12个灌木样方。记录样方内出现的木本植物种类,用GPS测量每块样地的海拔数据。另外,样线的选址尽量回避人为和自然干扰较大的地段、迹地和大型林窗,选择林相相对整齐的植物群落。

1.3 样品采集

调查样方内出现的主要物种及其高度、郁闭度、胸径,选择生长状况良好、病虫害干扰程度较小的枝条上采集完全展叶并充分接受日光照射的完整的且没有病虫害的叶片,每一个样点每种30片。乔木尽量选取在树冠外层枝条上的叶片。乔木、灌木先采下枝条,再用剪刀剪下叶片。

1.4 样品测定

对刚采集到的叶片应立即装入打湿信封袋并用自封袋封口保存后回野外台站进行测定叶片鲜重;然后将收集回来的叶片,首先运用数码相机和Auto CAD软件测定叶面积^[9],最后将叶片放入 $72^{\circ}C$ 烘箱内,烘干48 h至恒重后取出称重(干重),最后将样品带回甘肃农业大学林学院环境生态实验室进行后续指标的测定。其中,比叶面积(SLA)即为叶面

积与叶片干重的比值,而叶干物质含量(LDMC)即为叶片干重与叶片鲜重的比值。叶碳含量(LCC)的测定用德国生产的Multi C/N 3000碳氮分析仪进行测定,叶氮含量(LNC)和磷含量(LPC)测定时应对样品用 $H_2SO_4-H_2O_2$ 消煮,其中叶氮含量(LNC)用全自动凯氏定氮仪进行测定,叶磷含量(LPC)采用钼锑抗比色法进行测定。

1.5 数据处理

本研究中物种水平植物叶片功能性状采用每个物种叶片的平均值,群落功能性状值的计算,直接以群落为单元,用重要值加权平均得到,重要值等于相对高度、相对多度和相对盖度的算术平均,数据采用Excel 2016软件进行初步处理和作图,通过SPSS 19.0软件完成叶功能性状间的相关性分析和曲线拟合等。

2 结果与分析

2.1 不同海拔主要木本植物

实地调查表明,摩天岭北坡大垭子梁山地森林海拔 $1\ 600 \sim 2\ 100$ m为落叶阔叶林带,样地调查后共整理出木本植物13科23种,其中乔木6种,灌木17种,不同海拔区域的木本植物优势种组成详见表1。表1显示,不同海拔其林相均为混交林,物种组成形式都为乔灌混交,灌木较乔木而言,种类较为丰富,但有个别物种在不同海拔间都有分布,如华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)、胡枝子(*Lespedeza bicolor*)等,这表明这2种木本植物较其他物种而言,在该研究区分布较广,也从侧面反映出植物对于环境的适应。

2.2 叶片性状分布规律

木本植物叶性状的描述性统计结果如表2所示,本研究比较了8个叶功能性状的变异系数,其大小顺序 $SLA > LPC > C/P > C/N > N/P > LNC > LDMC > LCC$,表明研究区木本植物单位重量的叶面积的变化较大,而其叶碳含量则较稳定。其中SLA最小的物种是针叶常绿乔木油松(*Pinus tabuliformis*),为 $41.866\ cm^2/g$,最大的是落叶匍匐灌木悬钩子蔷薇(*Rosa rubus*),为 $330.526\ cm^2/g$,其叶片为卵状椭圆形或倒卵形。一般情况下,针叶树种的SLA比其他叶形树种的SLA小,体现出常绿植物和落叶植物不同的资源利用策略。C是构成植物体内干物质的基本元素,LCC最小的是灌木植物中国黄花柳(*Salix sinica*),为 $418.749\ g/kg$,最大的物种是乔木油松(*Pinus tabuliformis*),为

494.717 g/kg, 这说明不同生长型的物种叶片C含量存在较大差异。

2.3 叶性状与海拔的关系

2.3.1 物种水平 所有物种的叶性状指标随着海拔梯度变化的分析表明(图1), LNC与海拔有显著

的相关性($P<0.05$), 即随着海拔的升高而升高; LPC与海拔有极显著的相关性($P<0.01$), 即随着海拔的升高而升高; C/P与海拔有极显著的相关性($P<0.01$), 即随着海拔的升高而降低, 这表明由于海拔梯度导致各种环境因子的变化使得植物吸收营

表1 摩天岭北坡森林木本植物优势种组成

Table 1 Dominant species composition of forest woody plants on the Motianling northern slope forest

样地序号 Order number	海拔 Altitude/m	林相 Appearance of a forest	主要木本植物 Main woody plant	
			乔木 Tree	灌木 Shrub
I	1 604	混交林 Mixed forest	石栎 <i>Lithocarpus glabra</i>	胡枝子 <i>Lespedeza bicolor</i> 槲栎 <i>Quercus aliena</i> 矮桦 <i>Betula potaninii</i> 金银忍冬 <i>Lonicera maackii</i> 悬钩子蔷薇 <i>Rosa rubus</i>
II	1 716	混交林 Mixed forest	油松 <i>Pinus tabuliformis</i>	李 <i>Prunus salicina</i> 中国黄花柳 <i>Salix sinica</i> 牛奶子 <i>Elaeagnus umbellata</i> 鸡骨柴 <i>Elsholtzia fruticosa</i> 黄栌 <i>Cotinus coggygria</i>
III	1 827	混交林 Mixed forest	华北落叶松 <i>Larix principis-rupprechtii</i> 板栗 <i>Castanea mollissima</i> 华山松 <i>Pinus armandii</i>	胡枝子 <i>Lespedeza bicolor</i> 亮叶忍冬 <i>Lonicera ligustrina</i> 金银忍冬 <i>Lonicera maackii</i> 虎榛子 <i>Ostryopsis davidiana</i> 金花忍冬 <i>Lonicera chrysanthia</i> 木姜子 <i>Litsea pungens</i>
IV	1 926	混交林 Mixed forest	华北落叶松 <i>Larix principis-rupprechtii</i>	胡枝子 <i>Lespedeza bicolor</i> 悬钩子蔷薇 <i>Rosa rubus</i> 多齿长尾槭 <i>Acer caudatum</i>
V	2 005	混交林 Mixed forest	华北落叶松 <i>Larix principis-rupprechtii</i> 油松 <i>Pinus tabuliformis</i>	胡枝子 <i>Lespedeza bicolor</i> 扁刺蔷薇 <i>Rosa sweginzowii</i>
VI	2 072	混交林 Mixed forest	华北落叶松 <i>Larix principis-rupprechtii</i> 冬瓜杨 <i>Populus purdonii</i>	山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>

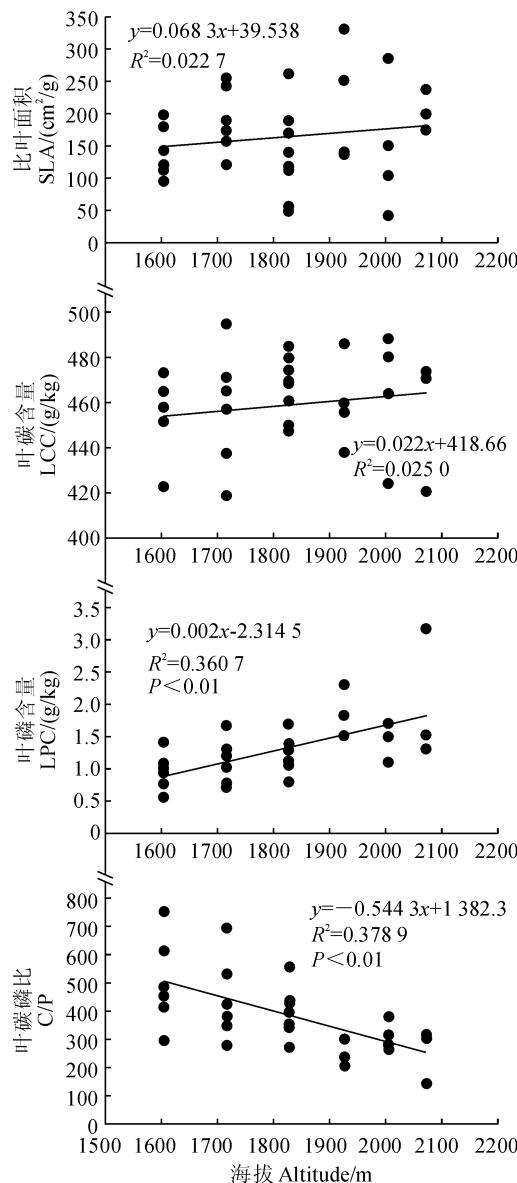
表2 摩天岭北坡森林木本植物叶性状的描述性统计

Table 2 Descriptive statistics for leaf traits of forest woody plants on the Motianling northern slope forest

植物功能性状 Plant functional trait	数值范围 Range of values	平均值±标准误 Mean±SE	变异系数 CV/%
比叶面积 SLA/(cm ² /g)	41.866~330.526	164.006±12.205	42.1
叶干物质含量 LDMC/(g/g)	0.250~0.558	0.385±0.022	25.2
叶碳含量 LCC/(g/kg)	418.749~494.717	458.725±3.741	4.6
叶氮含量 LNC/(g/kg)	11.084~37.298	23.666±1.208	28.8
叶磷含量 LPC/(g/kg)	431.873~467.515	451.303±7.255	38.3
叶碳氮比 C/N	12.607~40.332	21.144±1.205	32.2
叶碳磷比 C/P	148.505~754.590	390.610±23.781	34.4
叶氮磷比 N/P	11.463~34.390	19.127±1.088	31.9

养元素 P 时所能同化 C 的能力减弱。N/P 与海拔有极显著的相关性 ($P < 0.01$), 即随着海拔的升高而降低, 这可能与温度的变化有关。而 SLA 和 LCC 随海拔的升高有增加的趋势, LDMC 和 C/N 有降低的趋势, 但 4 个功能性状与海拔的关系都不显著 ($P > 0.05$)。

2.3.2 群落水平 群落水平叶性状随海拔梯度的变化分析表明(图 2), 群落 LNC 和 LPC 都与海拔有显著的 ($P < 0.05$) 相关性, 即随着海拔的升高而增大。SLA、LCC 和 C/N 都随海拔的升高有增加趋势, LDMC 和 N/P 有先减小后增加的趋势, C/P 则随海拔的升高有减小的趋势, 但趋势都不显著 ($P > 0.05$)。



2.4 叶性状间相互关系

2.4.1 物种水平 由各性状指数间的 Pearson 相关分析结果(表 3)知, SLA 与 LNC 显著正相关 ($P < 0.05$), 与 C/N 显著负相关 ($P < 0.05$); LCC 与 N/P 呈显著负相关关系 ($P < 0.05$); LNC 与 LPC 具有极显著正相关关系 ($P < 0.01$), 与 C/N、C/P 具有极显著负相关关系 ($P < 0.01$); LPC 与 C/N、C/P、N/P 均具有极显著负相关关系 ($P < 0.01$); C/N 与 C/P 呈极显著正相关关系 ($P < 0.01$); C/P 与 N/P 呈极显著正相关关系 ($P < 0.01$), 其他叶性状间无明显相关关系。

对显著与极显著相关的叶性状间进行曲线拟合

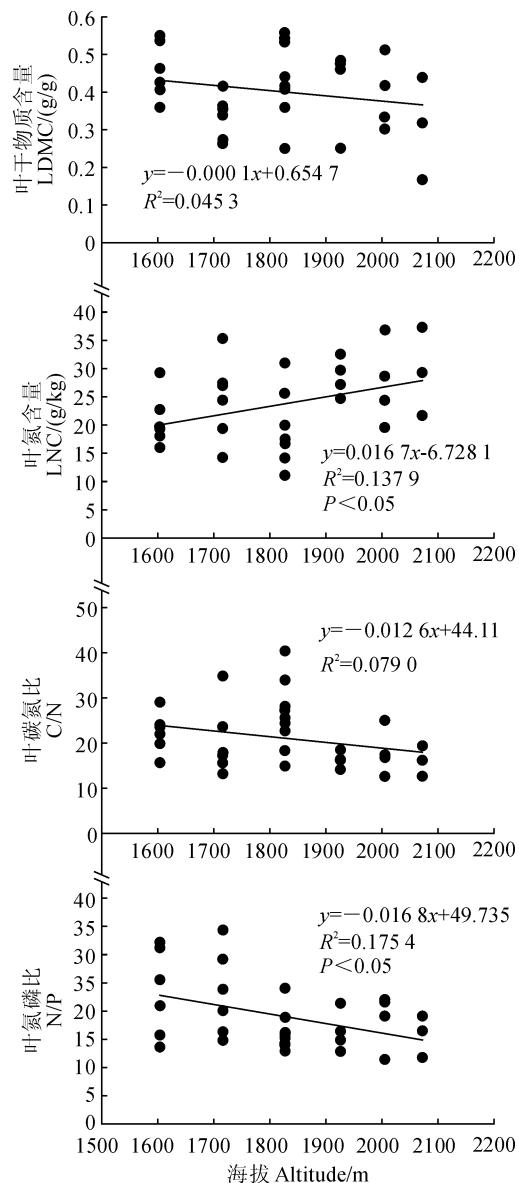


图 1 摩天岭北坡物种水平叶性状随海拔梯度的变化

Fig. 1 Variation of leaf traits with elevation gradient on the Motianling northern slope at species level

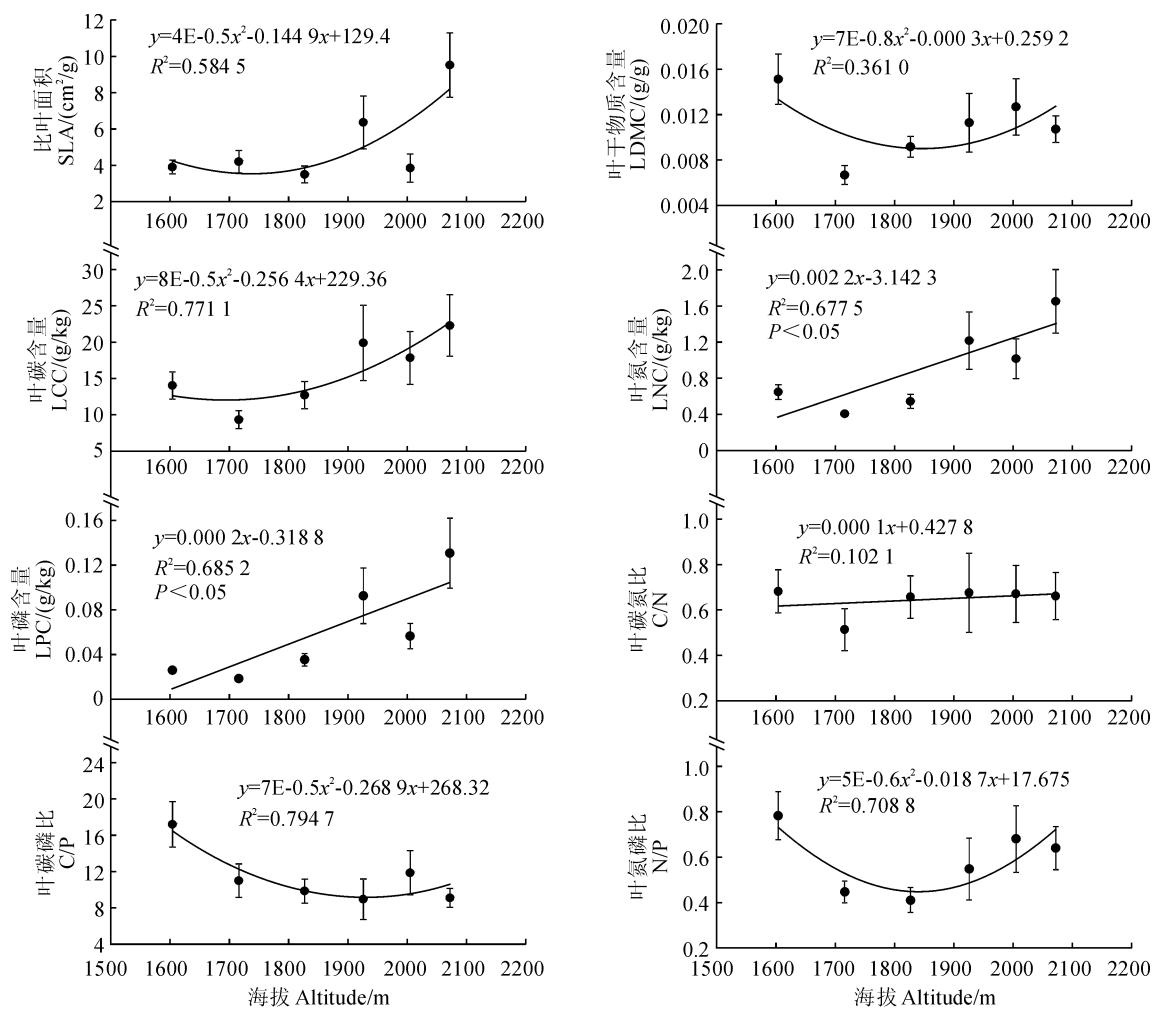


图 2 摩天岭北坡群落水平叶性状随海拔梯度的变化

Fig. 2 Variation of leaf traits with elevation gradient on the Motianling northern slope at community level

表 3 摩天岭北坡森林叶性状间的相关系数矩阵

Table 3 Correlation matrix among leaf traits of the Motianling northern slope forest

项目 Item	比叶面积 SLA	叶干物质含量 LDMC	叶碳含量 LCC	叶氮含量 LNC	叶磷含量 LPC	叶碳氮比 C/N	叶碳磷比 C/P	叶氮磷比 N/P
比叶面积 SLA	1							
叶干物质含量 LDMC	-0.079	1						
叶碳含量 LCC	-0.331	-0.038	1					
叶氮含量 LNC	0.399*	-0.034	0.035	1				
叶磷含量 LPC	0.129	-0.313	0.292	0.607**	1			
叶碳氮比 C/N	-0.407*	0.056	0.187	-0.923**	-0.505**	1		
叶碳磷比 C/P	-0.070	0.200	-0.154	-0.581**	-0.862**	0.564**	1	
叶氮磷比 N/P	0.274	0.206	-0.376*	0.277	-0.527**	-0.343	0.551**	1

注:左下角部分为叶性状之间的相关系数; * 表示 $P < 0.05$, ** 表示 $P < 0.01$

Note: The lower left corner is the correlation coefficient between leaf traits; * represents $P < 0.05$, ** represent $P < 0.01$

(图 3),结果表明随着 SLA 的升高 LNC 和 C/N 分别呈对数型上升 ($y = 5.8109 \ln x - 5.3859, R^2 = 0.1703$) 和幂函数型 ($y = 84.623 x^{-0.287}, R^2 =$

0.2109) 下降的趋势;随着 LCC 的升高 N/P 呈线性下降,拟合方程为 $y = -0.1085x + 68.915 (R^2 = 0.1417)$;随着 LNC 的升高, LPC 呈二次曲线型 (y

$=0.0012x^2-0.0154x+0.9419, R^2=0.3834$)增加, C/N 和 C/P 都呈幂函数型 ($y=458.18x^{-1}, R^2=0.9762$; $y=333.8x^{-0.705}, R^2=0.3813$) 下降趋势; 随着 LPC 的升高, C/N、C/P 和 N/P 都成幂函数型下降趋势 ($y=22.327x^{-0.466}, R^2=0.2953$; $y=454.27x^{-0.96}, R^2=0.9831$; $y=20.346x^{-0.493}, R^2=0.3452$)。随着 C/N 的增加, C/P 呈幂函数型上升 ($y=51.26x^{0.6572}, R^2=0.3393$) 趋势; 随着 C/P 的增加, N/P 呈幂函数型上升趋势, 其拟合方程为 $y=1.0484x^{0.4836} (R^2=0.3106)$ 。

2.4.2 群落水平 在群落水平上分析植物功能性

状间的相关性, 可以了解植物群落整体性状组合对环境梯度的规律性响应。对 8 个叶性状进行 Pearson 相关分析, 结果(表 4)表明, SLA 与 LNC、LPC 分别呈显著 ($P < 0.05$) 和极显著 ($P < 0.01$) 正相关。LDMC 与 N/P 呈显著正相关 ($P < 0.05$), LCC 与 LNC、LPC 都呈极显著正相关 ($P < 0.01$)。LNC 与 LPC 呈极显著正相关 ($P < 0.01$)。

在群落水平上对显著和极显著相关的叶性状间进行曲线拟合(图 4), 结果表明随着 LCC 的增大, LNC 呈二次曲线型 ($y=0.0057x^2-0.0851x+0.713, R^2=0.9973$) 增加; 而 SLA 与 LNC、SLA 与 LPC、

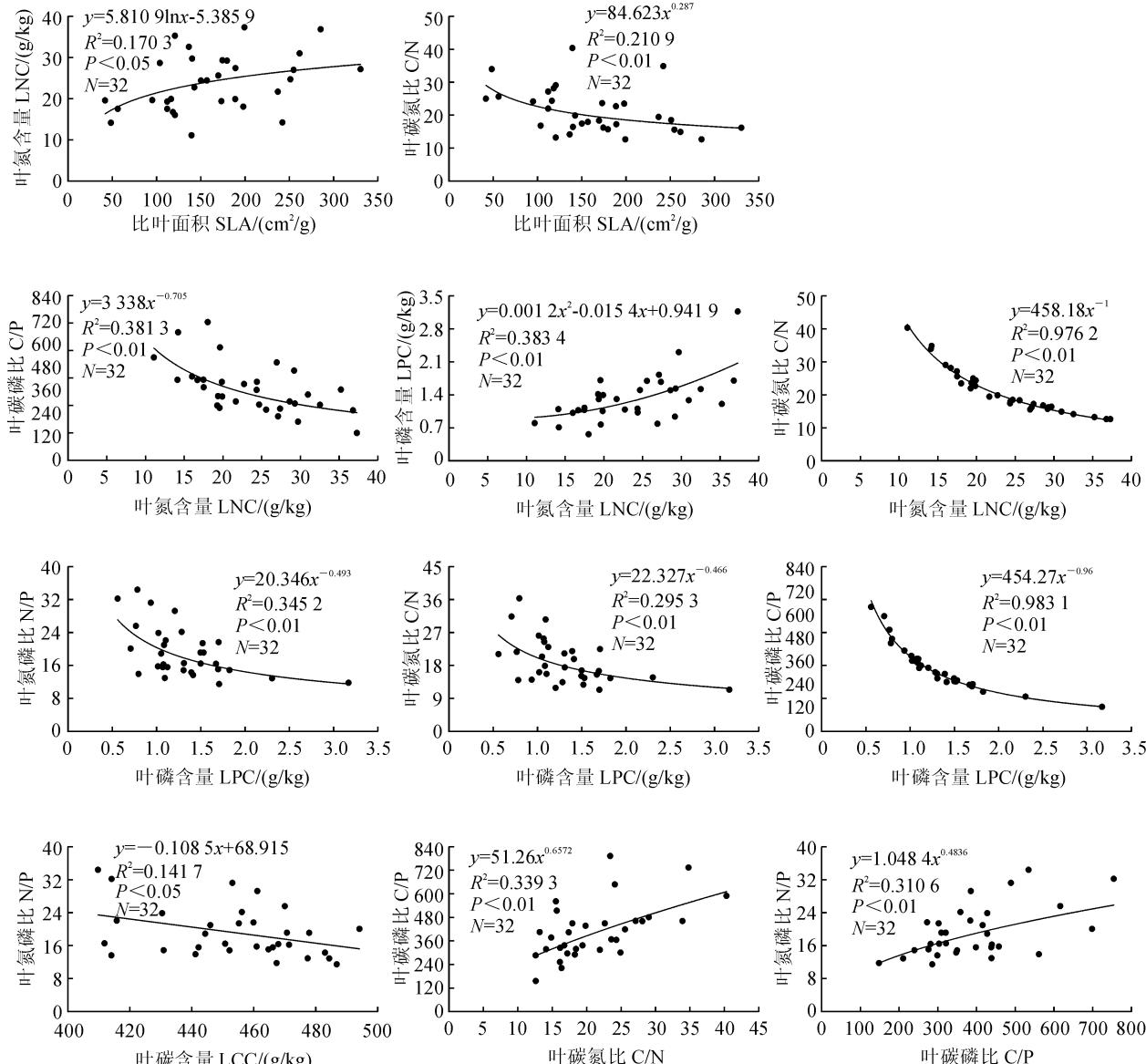


图 3 摩天岭北坡森林物种水平显著相关的叶性状间的曲线拟合

Fig. 3 Curve fitting between leaf traits with significant correlation on species level of the Motianling northern slope forest

表 4 摩天岭北坡森林群落各性状值间的相关系数

Table 4 Correlation of community weighted mean trait values on the Motianling northern slope forest

项目 Item	比叶面积 SLA	叶干物质含量 LDMC	叶碳含量 LCC	叶氮含量 LNC	叶磷含量 LPC	叶碳氮比 C/N	叶碳磷比 C/P	叶氮磷比 N/P
比叶面积 SLA	1							
叶干物质含量 LDMC	-0.032	1						
叶碳含量 LCC	0.776	0.416	1					
叶氮含量 LNC	0.884 *	0.266	0.975 **	1				
叶磷含量 LPC	0.929 **	0.107	0.935 **	0.979 **	1			
叶碳氮比 C/N	0.178	0.801	0.664	0.503	0.424	1		
叶碳磷比 C/P	-0.495	0.652	-0.358	-0.434	-0.573	0.149	1	
叶氮磷比 N/P	0.145	0.901 *	0.428	0.358	0.180	0.558	0.673	1

注:左下角部分为叶性状之间的相关系数。其中, * 表示 $P < 0.05$, ** 表示 $P < 0.01$

Note: The lower left corner is the correlation coefficient between leaf traits. Among them, * represents $P < 0.05$, ** represent $P < 0.01$

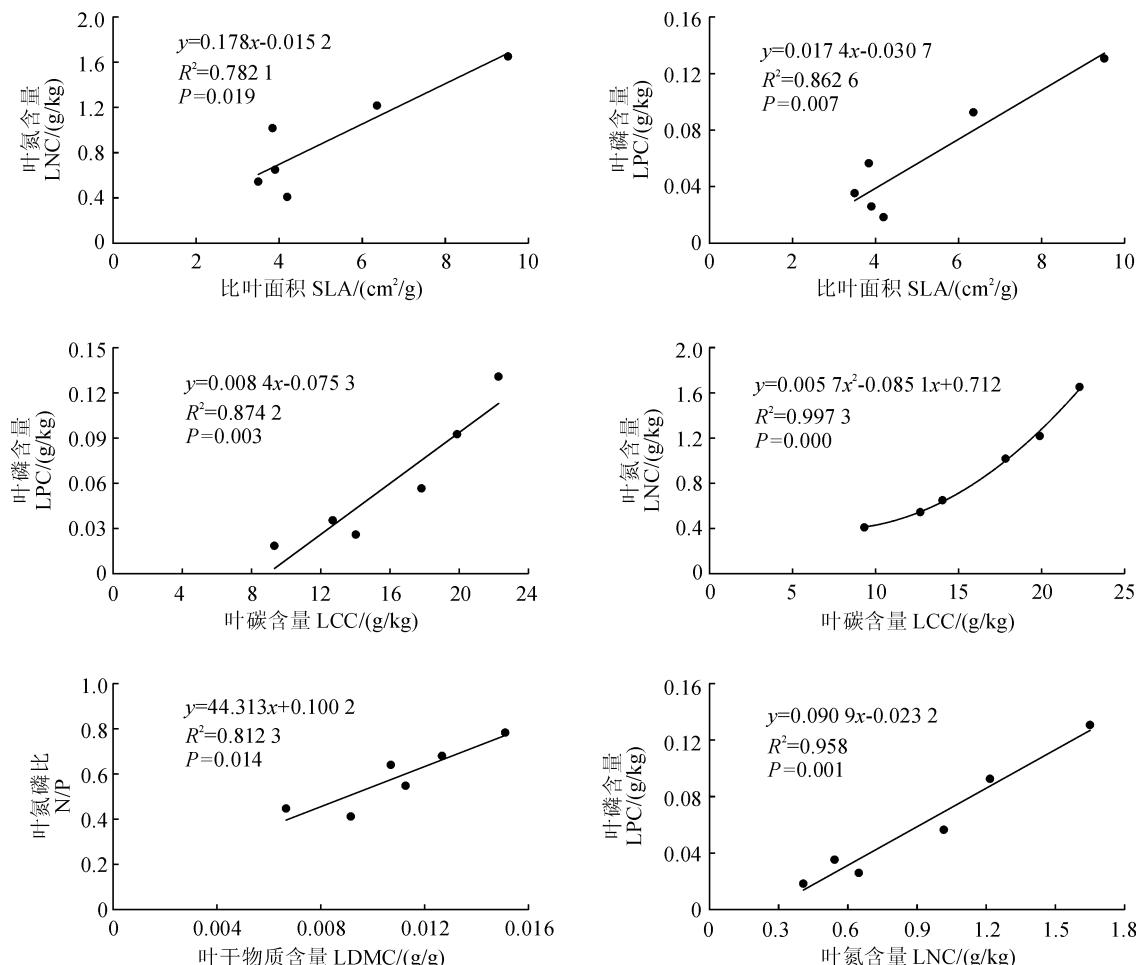


图 4 摩天岭北坡森林物种水平显著相关的叶性状间的曲线拟合

Fig. 4 Curve fitting between leaf traits with significant correlation on species level of the Motianling northern slope

LDMC 与 N/P、LCC 与 LPC 以及 LNC 与 LPC 都随前者的增加呈直线型增长 ($y = 0.178x - 0.0152$, $R^2 = 0.7821$; $y = 0.0174x - 0.0307$, $R^2 = 0.8626$; $y = 44.313x + 0.1002$, $R^2 = 0.8123$; $y = 0.0909x - 0.0232$, $R^2 = 0.958$)。

$y = 0.0084x - 0.0753$, $R^2 = 0.8742$; $y = 0.0057x^2 - 0.0851x + 0.712$, $R^2 = 0.9973$; $y = 0.00084x - 0.0753$, $R^2 = 0.8742$; $y = 0.0909x - 0.0232$, $R^2 = 0.958$ 。

3 讨 论

3.1 叶片性状间相互关系

不同海拔梯度具有不同的水热组合进而形成不同的生境类型,而物种要对不同的生境做出适应性变化。功能性状的变化就是这种适应性变化的表现之一,每个物种都有一定的适应幅度,在叶功能性状方面它们的变化也是有限的^[10]。Hallik 等^[11]研究表明功能性状的种间变异系数可高达 95%,本研究中木本植物各功能性状的变异系数在 4.6%~42.1% 之间,它们从大到小依次为 $SLA > LPC > C/P > C/N > N/P > LNC > LDMC > LCC$ 。其中,只有 LCC 属于弱变异,表现出较强的内稳定性,这与黄小波等^[12]对普洱木本植物 C、N、P 的研究一致,他认为是由于 C 在植物体内主要起骨架作用导致的;也与陈婵等^[13]对会同杉木器官间 C、N、P 的研究相同,认为其原因是 C 的吸收主要是通过植物光合作用,进而使植物体内的 C 含量保持在稳定水平。其他叶性状都属于中等变异(一般而言, $CV \leq 20\%$ 弱变异;在 $20\% \leq CV \leq 50\%$ 中等变异; $CV \geq 50\%$ 为强变异^[14]),其中 SLA 变异系数最大,这表明研究区木本植物单位重量的叶面积的变化较大,这可能是由于植物在垂直空间分布的差异,使得不同生长型的植物捕获光资源能力不同造成的,这也从侧面反映出植物对于环境的适应。

功能性状并不是孤立发挥作用的,植物在长期适应环境过程中,通过内部不同功能间的调整,最终形成一系列适应某种环境的功能性状的组合^[15]。摩天岭北坡木本植物在物种水平上有 11 对显著($P < 0.05$)或极显著($P < 0.01$)相关的叶性状,而在群落水平只有 6 对,这表明物种对各种环境因子的响应要比群落明显。大量研究表明,SLA 与 LNC 具有显著($P < 0.05$)正相关关系^[16-20],该研究在两个水平均验证了这一点,这与许格希^[21]对海南尖峰岭热带山地雨林林冠主要功能性状的研究结果相一致,即物种和群落水平 SLA 均与 LNC 含量存在显著正相关关系。这是由于 SLA 可以反映获取资源的能力,SLA 大的植物具有较高的生产力^[22],而养分的吸收又与植物碳的同化和对资源的利用密切相关,故 SLA 与 LNC 呈显著正相关。但两个水平二者曲线拟合的结果却不同,物种水平二者之间呈对数型上升趋势,群落水平则呈直线型上升趋势,这可能与群落的物种组成等有关。

N、P 元素是植物生命活动必需的营养元素,两

者之间表现出很好的相关性^[23]。本研究中 LNC 与 LPC 在两个水平上均表现为极显著正相关($P < 0.01$),但曲线拟合的结果却有所差异,物种水平二者之间呈二次曲线型增加趋势,群落水平则呈线性增加趋势。这与刘超等^[24]对内蒙古灌木叶性状关系的研究和张奇平^[20]对天目山主要树种叶性状的研究,以及张月强^[25]对泰山木本植物功能性状间关系的研究结果一致,即叶片 N 与 P 呈显著正相关关系,这可能是由于 N/P 是判断植物生长限制的依据之一,而一个稳定的群落其限制植物生长的元素基本上也是稳定的,故氮磷间总呈显著的正相关关系。

而其他叶性状相关关系在两个水平上都有所差异,如 SLA 与 LPC 在两个水平上都呈正相关,但显著性不同;LCC 与 N/P 在物种水平和群落水平上相关性和显著性均不同;物种水平 LPC 与 C/N 和 N/P 均呈极显著负相关,而在群落水平则都呈不显著的正相关。产生上述差异的原因,可能与研究的尺度有关,因为有研究表明物种水平的植物功能性状关系更多地受表型可塑性和物种基因的影响,而群落水平上的植物功能性状则更多地受环境的影响。

3.2 叶性状对海拔变化的响应特征

植物为适应不同的生境而形成资源利用方面不同的生态对策,植物功能性状能够响应生存环境的变化并对生态系统功能有一定影响^[26],它反映了植物在表征生态系统功能方面的生态指示作用,强调其与生态系统过程和功能的关系^[27],也反映了植物在特定环境中生长、繁殖和生存的能力。海拔是影响植物生长、发育和繁殖的重要环境因素之一,随着海拔的升高,其他环境和生态因子会发生梯度变化,如气温和土温下降,年降水量增加,光照和紫外线增强等,进而会对植物叶性状产生影响。

我们比较了物种和群落水平各个叶功能性状随海拔的变化趋势,结果表明除 C/N 和 N/P 在两个水平上变化趋势不一致外,其他各个性状在两个水平随海拔的总体变化趋势基本一致,但显著程度不同,这反映出木本植物的不同叶片功能性状对海拔造成的不同环境的适应。其中,SLA 随海拔有增加的趋势,且趋势均不显著,这与已有研究不同,Körner^[28]在总结以往的大量研究后指出,双子叶草本、灌木和乔木在极地、温带和热带地区的 SLA 随海拔升高而减小,导致这种现象的原因可能是随海拔的上升,植物叶片厚度增加和叶肉细胞密度增大的缘故。

在植物生长限制元素判断方面, N、P 是各种蛋白质和遗传物质不可缺少的组成成分, 对植物的生长发育起着重要作用。大量的研究表明, LNC 随海拔梯度的增加呈现降低趋势^[18-20, 22], 但也有学者认为, LNC 的海拔响应无统一趋势。该研究中, 在物种和群落水平上, LNC 与海拔都呈显著($P < 0.05$)正相关, 即随着海拔的升高都呈增加的趋势, 这与 Reich 等^[29]对全球 452 个样点的 1 280 种植物叶片及 Han 等^[30]对中国 753 种陆地植物的研究结果一

致, 其原因可能是由于高海拔植物叶片受低温和生长季较短的影响而导致生物量的下降造成的。本研究中, LPC 在 2 个水平上都与海拔呈正相关, 但相关程度有所不同, 分别为极显著($P < 0.01$)和显著($P < 0.05$), 表现为随海拔的升高呈增加的趋势。这与 Han 等^[30]对中国 753 种木本植物的叶氮磷含量的研究以及张月强^[25]对泰山木本植物的叶功能性状的研究一致, 这表明植物对营养元素 P 的需要随海拔升高而增加。

参考文献:

- 王勤陵, 王 静. 植物形态结构与环境[M]. 兰州: 兰州大学出版社, 1989.
- 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.
- 宋璐璐, 樊江文, 吴绍洪. 植物叶片性状沿海拔梯度变化研究进展[J]. 地理科学进展, 2011, 30(11): 1 431-1 439.
SONG L L, FAN J W, WU S H. Research advances on changes of leaf traits along an altitude gradient[J]. *Progress in Geography*, 2011, 30(11): 1 431-1 439.
- WILSON P J, THOMPSON K, HODGSON J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies[J]. *New Phytologist*, 2010, 143(1): 155-162.
- VENDRAMINI F, DIAZ 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.
- KLICH, M G. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity [J]. *Environmental and Experimental Botan*, 2000, 44(3): 171-183.
- 马克明, 傅伯杰, 郭旭东. 农业区城市化对植物多样性的影响: 遵化的研究[J]. 应用生态学报, 2001, 12(6): 837-840.
MA K M, FU B J, GUO X D. Impact of urbanization in rural areas on plant diversity: a case study in Zunhua City[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, 12(6): 837-840.
- 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.
- 田 青, 曹致中, 张 睿. 基于数码相机和 Auto CAD 软件测定园林植物叶面积的简便方法[J]. 草原与草坪, 2008, (3): 25-28.
TIAN Q, CAO Z Z, ZHANG R. Digital camera and Auto CAD based method for measuring the leaf area of landscape plants[J]. *Grassland and Turf*, 2008, (3): 25-28.
- 苏文华, 施 展, 杨 波, 等. 滇石栎沿纬度梯度叶片功能性状的种内变化[J]. 植物分类与资源学报, 2015, 37(3): 309-317.
SU W H, SHI Z, YANG B, et al. Intraspecific functional trait variation in a tree species(*Lithocarpus dealbatus*) along latitude[J]. *Plant Diversity and Resources*, 2015, 37(3): 309-317.
- HALLIK L, NIINEMETS, WRIGHT I J. Are species shade and drought tolerance reflected in leaf-level structural and functional differentiation in Northern Hemisphere temperate woody flora? [J]. *New Phytologist*, 2009, 184(1): 257-274.
- 黄小波, 刘万德, 苏建荣, 等. 云南普洱季风常绿阔叶林 152 种木本植物叶片 C、N、P 化学计量特征[J]. 生态学杂志, 2016, 35(3): 567-575.
HUANG X B, LIU W D, SU J R, et al. Stoichiometry of leaf C, N and P across 152 woody species of a monsoon broad-leaved evergreen forest in Pu'er, Yunnan Province[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, 35(3): 567-575.
- 陈 婵, 王光军, 赵 月, 等. 会同杉木器间 C、N、P 化学计量比的季节动态与异速生长关系[J]. 生态学报, 2016, 36(23): 7 614-7 623.
CHEN C, WANG G J, ZHAO Y, et al. Seasonal dynamics and allometric growth relationships of C, N, and P stoichiometry in the organs of *Cunninghamia lanceolata* from Huitong[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(23): 7 614-7 623.
- 秦 娟, 孔海燕, 刘 华. 马尾松不同林型土壤 C、N、P、K 的化学计量特征[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2016, 44(2): 68-76.

- QIN J, KONG H Y, LIU H. Stoichiometric characteristics of soil C, N, P and K in different *Pinus massoniana* forests [J]. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 2016, **44**(2): 68-76.
- [15] 施宇,温仲明,龚时慧.黄土丘陵区植物叶片与细根功能性状关系及其变化[J].生态学报,2011,31(22):6 805-6 814.
- SHI Y, WEN Z M, GONG S H. Comparisons of relationships between leaf and fine root traits in hilly area of the Loess Plateau, Yanhe River basin, Shaanxi Province, China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **31**(22): 6 805-6 814.
- [16] 苗艳明,吕金枝,毕润成.不同功能型植物叶氮含量与光合特性关系研究[J].植物研究,2012,32(4):425-429.
- MIAO Y M, LÜ J Z, BI R C. Relationships between leaf nitrogen content and photosynthetic characteristics in different plant functional types[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2012, **32**(4): 425-429.
- [17] 赵文霞.亚热带常绿阔叶林常见树种根茎叶功能性状研究[D].北京:北京林业大学,2016.
- [18] 胡耀升.长白山森林不同演替阶段植物功能性状及其影响因子的研究[D].北京:北京林业大学,2014.
- [19] 李宏伟.黄土高原子午岭森林群落叶功能性状与功能多样性研究[D].西安:陕西师范大学,2012.
- [20] 张奇平.天目山主要树种叶性状在海拔梯度和微地形上的分异格局[D].上海:华东师范大学,2011.
- [21] 许格希.海南尖峰岭热带山地雨林林冠功能多样性与系统发育研究[D].北京:中国林业科学研究院,2016.
- [22] 李善家,苏培玺,张海娜,等.荒漠植物叶片水分和功能性状特征及其相互关系[J].植物生理学报,2013,49(2):153-160.
- LI S J, SU P X, ZHANG H N, et al. Characteristics and relationships of foliar water and leaf functional traits of desert plants[J]. *Plant Physiology Communications*, 2013, **49**(2): 153-160.
- [23] FONSECA C R, OVERTON J M, COLLINS B, et al. Shifts in trait combinations along rainfall and phosphorus gradients [J]. *Journal of Ecology*, 2000, **88** (6): 964 - 977.
- [24] 刘超,武娴,王襄平,等.内蒙古灌木叶性状关系及不同尺度的比较[J].北京林业大学学报,2012,(6):23-29.
- LIU C, WU X, WANG X P, et al. Relationships among shrub leaf traits in Inner Mongolia and comparison in different spatial scales[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2012, (6):23-29.
- [25] 张月强.探究泰山木本植物功能性状间的关系及对环境因子的响应[D].济南:山东大学,2014.
- [26] LAVOREL S, GARNIER E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail[J]. *Funct Ecol*, 2002, **16**: 545-556.
- [27] 孟婷婷,倪健,王国宏.植物功能性状与环境和生态系统功能[J].植物生态学报,2007,(1):150-165.
- MENG T T, NI J, WANG G H. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2007, (1):150-165.
- [28] KÖRNER C. Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems (Second Edition) [M]. New York: Springer Berlin, 2003.
- [29] REICH P B, OLEKSYN J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2004, **101** (30): 11 001-11 006.
- [30] 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.

(编辑:潘新社)