

DOI: 10.5846/stxb201508291793

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. 生态学报, 2017, 37(3): - .

Zhang K, Hou J H, He N P. Leaf functional trait distribution and controlling factors of *Pinus tabulaeformis*. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(3): - .

油松叶功能性状分布特征及其控制因素

张 凯¹, 侯继华^{1,*}, 何念鹏²

¹ 北京林业大学, 北京 100083

² 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101

摘要: 植物叶功能性状能够直接或间接反应植物对环境的适应策略, 这种适应策略会间接影响植物的生长、繁殖和生存。目前已有大量关于植物叶功能性状与环境间关系的研究, 但这些研究多使用性状平均值代替物种, 忽略了性状的种内变化。油松是我国重要的造林树种, 对我国陆地生态系统起着重要的作用, 研究其叶功能性状与环境的关系有助于我们更好的理解种内功能性状与环境间的关系。本研究于 2014 年 6—9 月对辽宁、内蒙、北京、山西、陕西、宁夏、青海等地天然油松进行采样并对其重要的 8 个叶功能性状的分布特征及主控环境因子进行了研究, 结果表明: 1) 油松各叶性状值存在较大的种内变异系数 (4.82%—25.85%), 除 1 年生 LCC 油松各叶功能性状值在不同研究地点间差异显著 ($P < 0.05$); 2) 油松叶长 (LL)、叶厚 (LT)、比叶面积 (SLA)、气孔密度 (SD)、叶氮含量 (LNC) 存在较弱的经度格局, LT、SD、LNC 存在较弱的纬度格局 ($0.05 < R^2 < 0.3$), 水热条件的变化以及较大的局部效应是造成这种格局的可能原因; 3) 控制油松各叶性状分布的主要环境因子各不相同, 其中 LL 主要受到年平均降水量和海拔高度的影响; LT 主要受到年均温和土壤体积含水率的影响; SLA 主要受到年平均降水量和土壤氮含量的影响; 叶干物质含量 (LDMC) 主要受到水因子的影响; SD 主要受到海拔高度的影响; LNC 主要受到海拔和水因子的影响; 叶磷含量 (LPC) 主要受到土壤磷含量的影响。

关键词: 油松; 叶功能性状; 分布特征; 主控因素; 通径分析

Leaf functional trait distribution and controlling factors of *Pinus tabulaeformis*

ZHANG Kai¹, HOU Jihua^{1,*}, HE Nianpeng²

¹ Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

² Institute Of Geographic Sciences And Natural Resources Research, Chinese Academy of Science, Beijing 100101, China

Abstract: Leaf functional traits can directly or indirectly reflect the adaptation strategy of plants to the environment, influencing their survival, growth, and reproduction. Until recently, there have been many studies on the relationship between leaf functional traits and environment, but most have used the single or mean value of the traits to represent one species, ignoring considerable intraspecific variations. *Pinus tabulaeformis* is one of the main afforestation tree species in China, playing an important role in terrestrial ecosystems. Thus, the relationship between the leaf functional traits of *P. tabulaeformis* and environmental factors could elucidate the relationship between intraspecific variations and environmental factors. The results of this study could provide a theoretical basis for better protection, development, and utilization of *P. tabulaeformis* forests under global climate change. In the present paper, we analyzed the environment factors and distribution of eight leaf functional traits of *P. tabulaeformis* in its natural distribution range, including leaf length (LL), leaf thickness (LT), specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), stomatal density (SD), leaf nitrogen concentration

基金项目: 国家自然科学基金青年基金项目 (31000263); 教育部科学技术重点项目 (107014); 生物多样性与生态工程教育部重点实验室开放课题资助; 中央高校基本科研业务费专项资金 (TD2011-07); 国家自然科学基金面上项目 (31470506); 中国科学院地理研究所“可桢杰出青年学者”项目 (2013RC102) 资助

收稿日期: 2015-08-29; 网络出版日期: 2016-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: houjihua@bjfu.edu.cn

(LNC), leaf phosphorus concentration (LPC), and leaf carbon concentration (LCC), from leaves collected in Inner Mongolia Liaoning, Beijing, Shanxi, Shaanxi, Ningxia and Qinghai Provinces, from June to September 2014. The results showed that 1) The leaf functional traits of *P. tabuliformis* showed significant intraspecific variations, and the variation coefficient was between 4.82% and 25.85%. The traits, except the LCC of annual leaves, showed significant differences between different research sites ($P < 0.05$), the intraspecific variation of LPC was the highest (23.29% for annual leaves and 25.85% for perennial leaves), and the intraspecific variation of LDMC was the lowest (5.91% for annual leaves and 4.82% for perennial leaves). 2) There were significant correlations between the leaf trait and the longitude and latitude ($P < 0.05$). LL, LT, SLA, SD, and LNC of *P. tabuliformis* leaves exhibited a weak longitude distribution pattern, and LT, SD, and LNC exhibited a weak latitude distribution pattern. The combined effect of changing hydrothermal conditions along longitude and latitude and strong local effects could contribute to the formation of these patterns. There was also significant variation among different individuals at the same site, suggesting large local effects, which could weaken the longitude and latitude distribution pattern on the large scale, leading to a small R value ($0.05 < R^2 < 0.3$). 3) The pattern of leaf functional traits was affected by various environmental factors, and each leaf trait of *P. tabuliformis* was affected by several factors. Further, the main controlling factors of different traits were different; the controlling factors of annual and perennial leaves were different in some traits. In the present study, we found that the LL was mainly affected by the mean annual precipitation and altitude, LT was mainly affected by the mean annual temperature and volumetric soil water content, SLA was mainly affected by the mean annual precipitation and soil nitrogen content, LDMC was mainly affected by water factors, SD was mainly affected by altitude, LNC was mainly affected by altitude and water factors, and LPC was mainly affected by soil phosphorus content.

Key Words: *Pinus tabuliformis*; leaf functional traits; distribution characteristics; main controlling factor; path analysis

植物功能性状是植物个体可以测量的、能够直接或间接反应植物适应策略的性状^[1],这种适应策略会间接影响植物的生长、繁殖和生存^[2]。国外研究表明,植物生长策略和植物对资源的利用能力与叶功能性状具有紧密的联系,同时植物对环境变化形成的生存对策也可以通过叶功能性状反映出来^[3]。随着植物叶经济谱理论的提出^[4],叶功能性状及其与环境间关系的研究越发成为生态研究的热点问题。研究表明,常绿植物的比叶重随着年平均气温和年降水量的增加而降低^[5],植物叶片中的氮、磷含量极易受环境条件(如土壤的养分含量,生长季的温度及年降水量)的影响,全球 452 个样点的 1280 种植物叶氮和叶磷含量都随着纬度升高和温度降低而增加,氮磷比则降低^[4]。我国对于叶功能性状与环境间关系的研究起步较晚,多集中在小尺度海拔梯度上叶性状与环境之间关系的研究^[6-7]或大尺度环境梯度下同一科属植物叶功能性状与环境因子之间的关系^[8-9]。然而在环境梯度上植物功能性状的变化不仅受到环境的影响,还受系统发育的影响^[10-11],种内植物性状会沿着环境梯度而发生变化,这种变化能够使植物种在新的环境下存活、生长和繁殖^[12],用单一物种研究环境梯度下性状间的关系可以更好的区分环境对性状的影响^[11]。戚德辉等^[13]研究表明不同环境因素在不同程度上对铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)功能性状产生影响,对铁杆蒿功能性状影响大小依次是年均降雨量、年均温和年均蒸发量。杨利民等^[14]研究表明水分条件是影响中国东北样带羊草(*Leymus chinensis*)气孔密度变化的主要因子。苏文华等^[15]人对滇石栎(*Lithocarpus dealbatus*)的研究发现其功能性状存在较大的种内变异并且与生境纬度和温度有关。张慧文等^[7]的研究发现土壤含水量和土壤氮含量是天山云杉叶片功能特征沿海拔梯度变化的主要驱动因子。这些在种内水平的研究可以弱化系统发育的影响,凸显环境对功能性状变化的影响。综上所述,在研究植物功能性状与环境间关系时(尤其在大尺度上),往往使用性状平均值代替物种,忽略性状的种内变化。然而对于分布区较广的物种而言,由于受到不同环境条件以及系统发育的影响,其种内功能性状在环境梯度上的变异不容忽视。本研究有助于更好的区分环境对油松叶性状的影响进一步了解植物种内叶功能性状与环境之间的关系,同时也是对植物功能性状与环境

间关系研究的重要补充。

油松(*Pinus tabulaeformis*)是我国特有种,具有耐低温、干旱和瘠薄的生态学特性,是优良的造林树种,在中国辽宁、吉林、内蒙古、河北、河南、山西、陕西、山东、甘肃、宁夏、青海以及四川北部等地皆有分布^[16]。天然油松林对中国北方森林群落具有很强的代表性,同时对陆地生态系统碳循环和碳储存也起到了重要的作用^[17]。国内对于油松的研究较早,但早期研究多集中在其遗传特征^[18-21]与形态特征^[22]之上,随着近年来植物功能性状研究的开展,人们逐渐意识到功能性状对于植物生长发育繁殖以及其与环境之间相互关系的重要性,对油松功能性状的研究理应受到重视。油松天然分布区纬度变化范围在 31°—44°N 之间;经度变化范围在 101°30′—124°45′E;海拔变化范围在 100—2800 m 之间,分布区内气候条件,土壤状况,地形因子等都存在较大差异^[23]。Diaz 等^[24]在区域尺度上的研究发现植物功能性状与气候的关系比全球尺度更加紧密,在不同区域间和不同性状间也存在差异。由此我们推断天然油松各叶功能性状在其分布区内亦存在较大的差异,并且存在一定的分布格局,而且各性状分布的主控因素不同。本文通过在油松天然分布区内 9 个代表性样点进行取样研究,试图 1) 探明油松这一物种的各个叶功能性状分布特征 2) 揭示油松各性状分布的主控因素,进一步理解种内功能性状与环境间的相互关系进而对我们在全球变化的背景下更好的保护发展和利用油松这一物种提供理论指导。

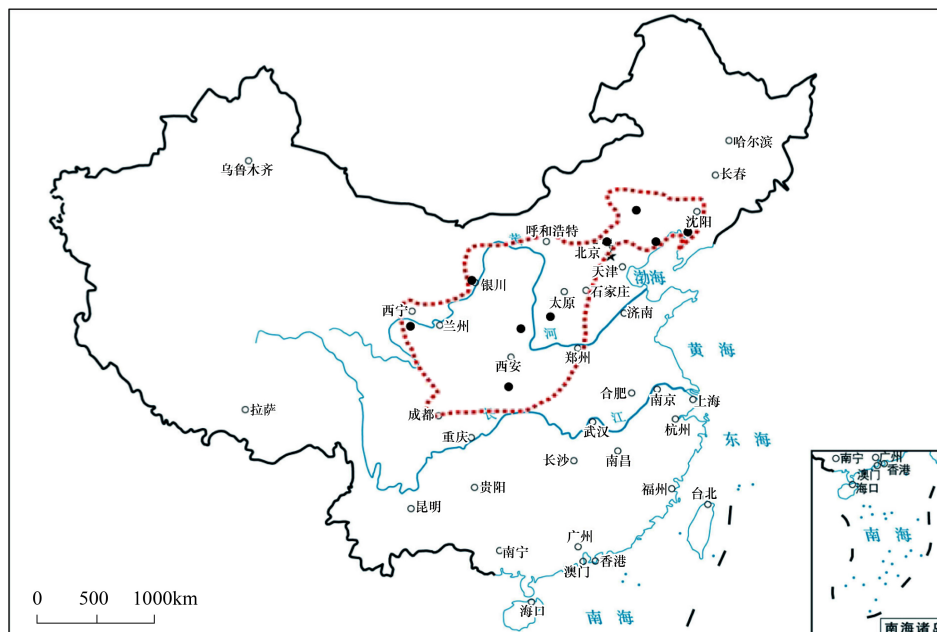


图 1 油松分布图及取样点

Fig.1 Distribution of *Pinus tabulaeformis* and the sampling points

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本研究在天然油松林分布区内选择 9 个代表性的样点,包括北京市延庆县松山自然保护区、辽宁省鞍山市千山自然保护区、辽宁省绥中县三山林场、内蒙古黑里河自然保护区、山西省太岳山灵空山自然保护区、陕西省宁陕县火地塘、陕西省黄龙县蔡家川林场、青海省海南藏族自治州贵德县、宁夏省银川市贺兰山自然保护区(图 1)。各研究区位于 101°—124°E, 33°—42°N 之间,海拔变化范围在 138—2804 m 之间,年均温 4.8—10℃,年降水量 254.2—1100 mm 之间,土壤以棕壤和褐土为主。各研究地区环境条件差异较大,详细情况见表 1。

表 1 研究地区自然状况

Table 1 The natural eco-environment status of research area

研究地点 Research sites	年均温/℃ MAT	年降水/mm MAP	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔/m Altitude	优势种 Dominant species
北京松山	8.5	493	115°49'E	40°32'N	1200	油松 <i>Pinus tabulaeformis</i> 、蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i> 、山杨 <i>Pobulus davidiana</i> 、胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>
辽宁千山	8.7	729.5	123°8'E	41°00'N	260	油松、五角枫 <i>Acer mono Maxim</i> 胡桃楸、康椴 <i>Tilia mandshurica</i> 忍冬 <i>Lonicera japonica</i>
辽宁绥中	9.1	645	119°59'E	40°17'N	138	油松、五角枫、胡桃楸、荆条 <i>Vitex negundo linn</i>
内蒙黑里河	4.8	465	118°28'E	41°21'N	1138	油松、蒙古栎、白桦 <i>Betula platyphylla</i> 、蒙椴 <i>Tilia mongolica</i>
山西太岳山	8.7	788.6	112°7'E	36°39'N	1496	油松、蒙古栎、白桦、山杨、毛榛 <i>Corylus mandshurica</i> 胡枝子 <i>Lespedeza bicolor</i>
陕西火地塘	10	1100	108°28'E	33°26'N	1643	油松、山杨、锐齿栎 <i>Quercus aliena</i> 红桦 <i>Betula albo-sinensis</i> 、光皮桦 <i>Betula luminifera</i> 、华山松 <i>Pinus armandii</i>
陕西黄龙县	8.6	602	109°57'E	35°52'N	1190	油松、山杨、白桦、侧柏 <i>Platycladus orientalis</i>
宁夏贺兰山	8.3	304	105°55'E	38°44'N	2131	油松、青海云杉 <i>Picea crassifolia</i> 、山杨、白桦、蒙古扁桃 <i>Amygdalus mongolica</i>
青海贵德	7.2	254.2	101°36'E	36°05'N	2804	油松、水栒子 <i>Cotoneaster multiflorus</i> 、小檗 <i>Berberis thunbergii</i> 、蔷薇 <i>Rosa multiflora</i> 、虎榛子 <i>Ostryopsis davidiana</i>

1.2 样地设置和样品采集

本研究于 2014 年 6 月至 9 月按照从南到北的顺序依次在各个研究地点进行样地设置和样品采集。为减少林分条件及地形因子的影响在所有研究地点选取林龄相近(林龄通过咨询当地林业工作人员及油松胸径综合判断)林分情况较为相似的天然油松成熟林,并在每一个研究地点选择坡度较为平缓的阳坡或半阳坡设置 3 个 20m×20m 样地,用 GPS 测定每一个样地的经纬度与海拔并记录,用 EM50 仪器测定每一样地内土壤体积分含水率(土壤中水分体积与土壤总体积的比值)与温度。然后在每一个样地内挑选三株长势良好无病虫害的油松采集叶片,每株油松按其东南西北四个方向各取一枝生长良好的枝条,在每个枝条上选取无病虫害的一年生与多年生松针各 50 束,将采集的松针置于两片湿润的滤纸之间,分开装进自封袋,放入保温盒中储存。最后在每个样地对角线等距离用体积为 100cm³的环刀取 3 份土样装入铝盒中并做好标记。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 植物样品的测定

在每一个自封袋内随机选取 20 束松针,取出后迅速用滤纸吸干表面的水分。用 1/10000 的电子天平称量其饱和鲜重并用精度为 0.01mm 的数显游标卡尺测定每一束松针的叶长(leaf length, LL)、中间部位叶宽(leaf width, LD)以及叶厚(leaf thickness, LT),油松松针单面弧面面积采用公式 $S = \pi * LD * LL / 2$ 计算^[25],油松单束松针面积 = 2S + 2LD * LL。另随机选取 5—10 束松针减掉其头尾两部分保留 3—5cm 置于福尔马林溶液中保存。回到实验室后将松针放入 85℃ 烘箱内烘干 48h 至恒重并测定其干重,取出浸泡在福尔马林溶液中的松针风干 24h,叶片气孔个数通过 SEM(Scanning Electron Microscope S-3400N)拍摄照片计数。再据此计算其他指标。计算公式如下:叶干物质含量(leaf dry matter content, LDMC) = 叶片干重(mg)/叶片鲜重(mg);比叶面积(specific leaf area, SLA) = 叶面积(cm²)/叶干重(g);气孔密度(stomatal density, SD) = 气孔个数(stomatal)/照片面积(mm²)。将烘干叶片磨粉过细筛后,采用重铬酸钾外加热法测定有机碳含量(leaf carbon concentration, LCC);经 H₂SO₄-H₂O₂法消煮后,用凯氏定氮法测定全氮含量(leaf nitrogen concentration, LNC),钼锑抗比色法测定全磷含量(leaf phosphorus concentration, LPC)^[26]。

1.3.2 土壤样品的测定

将铝盒中的土样取出放于塑料薄膜上自然风干并测定其干重。土壤容重(soil unit weight, SUW)=土壤干重(g)/(100cm³)。然后去除草根、石块后研磨过 0.15mm 筛经四分法取样用于土壤 C、N、P 含量的测量。采用重铬酸钾外加加热法测定有机碳含量;经 H₂SO₄-H₂O₂法消煮后,用凯氏定氮法测定全氮含量;经 H₂SO₄-HClO₄法消煮后,用钼锑抗比色法测定全磷含量^[26]。土壤体积含水率由 EM50 直接读出。

1.4 环境因子数据集建立

不同经纬度环境条件对植物功能性状的影响主要来源于气候、土壤以及地形因子的影响^[24]。通过数据的调查与整理,我们建立了油松叶功能性状主要影响因素的数据集,其中气候数据通过中国气象科学数据共享服务网(<http://www.esi.cn/>)以及相关文献^[27-34]查询得出,土壤数据与海拔由本实验测得:1)气候因素:年均温(mean annual temperature, MAT)、年降水量(mean annual precipitation, MAP)、日照百分率(percentage of sunshine, SP)、空气相对湿度(air relative humidity, ARH);2)土壤因素:土壤体积含水率(volumetric soil moisture content, SMC_v)、土壤容重(soil unit weight, SUW)、土壤氮含量(soil nitrogen concentration, SNC)、土壤磷含量(soil phosphorus concentration, SPC)、土壤碳含量(soil carbon concentration, SCC);3)地形因素:海拔(altitude; Alt)

1.5 数据分析

首先对油松各叶性状值进行描述性分析(descriptive analysis),得到各叶性状值的分布特征及其变异程度,并采用线性回归分析(Linear Regression)探讨各叶性状值与经纬度之间的相关关系及其在不同经纬度上的分布格局;然后通过单因素(one-way ANOVA)方差分析检验油松各叶功能性状值在不同地区是否存在显著差异;最后通过通径分析(path analysis)得出各环境因子对油松功能性状的直接影响以及其通过其他环境因子对油松功能性状的间接影响大小,找出直接影响油松各功能性状的主要环境因子。采用 SPSS 17.0(SPSS, Chicago, USA)软件进行统计分析,采用 Excel 2010(Microsoft Office 2013, New York, USA)和 Minitab 16(State College, PA, USA)软件作图。

2 结果与分析

2.1 油松叶性状分布特征

2.1.1 油松叶性状统计特征

油松各叶性状值基本满足正态分布趋势且都存在较大的标准差及变异系数,一年生油松 LL、LT、SLA、LDMC、SD、LNC、LPC、LCC 平均值分别为 9.65cm、1.38mm、127.59cm²/g、369.8mg/g、68.68stomatal/mm²、1.21%、0.13%、49.77%。其中油松 LPC 含量变异系数最大为 23.29%,LDMC 变异系数最小为 5.91%。多年生油松 LL、LT、SLA、LDMC、SD、LNC、LPC、LCC 平均值分别为 11.16cm、1.41mm、102.85cm²/g、460mg/g、64.2stomatal/mm²、1.17%、0.077%、51.35%。其中油松 LPC 含量变异系数最大为 25.85%;LDMC 变异系数最小为 4.82%。其余各指标详细分布特征见图 2,图 3。

2.1.2 油松叶性状分布空间格局

油松一年生 LL、LT、SLA、SD、LNC 随经度的增加而增加;LT、SD、LNC 随纬度的增加而增加。油松多年生 LT、SLA、SD 随经度的增加而增加;LT、SD 随纬度的增加而增加。以上各性状值与分布区经纬度存在显著相关关系($P<0.05$),但各拟合方程的 R^2 较低($0.05<R^2<0.3$)。

2.2 油松叶性状分布控制因素

2.2.1 叶功能性状地理差异分析

除一年生 LCC 外油松各叶性状值在不同研究地点之间皆存在显著性差异($P<0.05$),这种显著性差异是油松对不同生境的适应性变化产生的结果。各研究地之间环境因子存在较大的差异且各环境因子之间相互影响共同作用于油松,通过通径分析有助于我们进一步了解各环境因子对油松叶功能性状的直接以及间接影

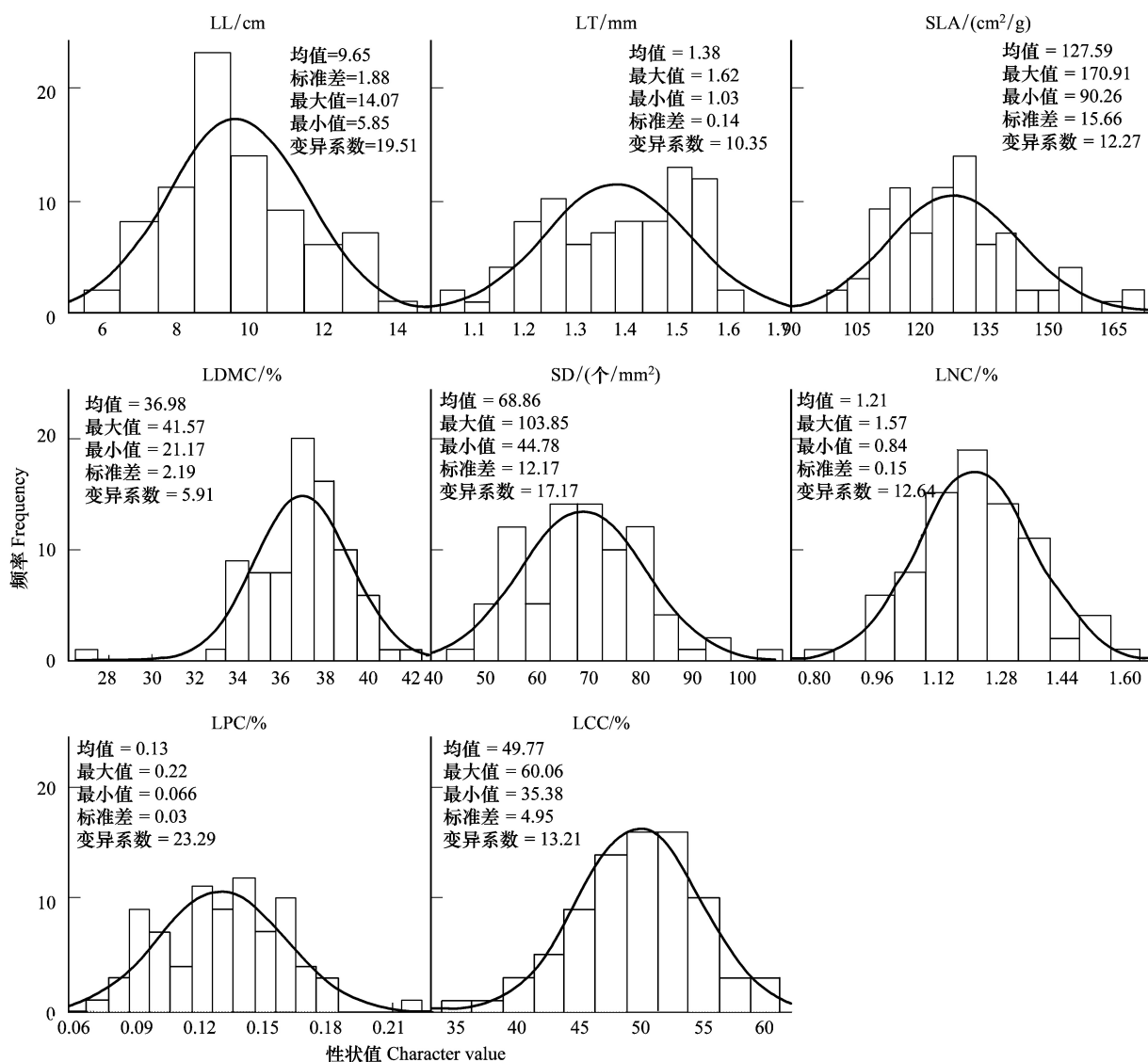


图2 油松一年叶各性状统计分析

Fig.2 Statistical characteristics of annual leaf functional traits

LL, 叶长 Leaf length; LT, 叶厚 Leaf thickness; SLA, 比叶面积 Specific leaf area; LDMC, 叶干物质含量 Leaf dry matter content; SD, 气孔密度 Stomatal density; LNC, 叶氮含量 Leaf nitrogen concentration; LPC, 叶磷含量 Leaf phosphorus concentration; LCC, 叶碳含量 Leaf carbon concentration

响程度。

2.2.2 油松各叶性状分布通径分析

通过表3可知油松LL主要受到年平均降水量和海拔高度的影响,其中年降水量对其产生正效应而海拔高度产生负效应;LT主要受到年均温和土壤体积含水率的影响,且都产生显著的负效应;SLA主要受到年平均降水量土壤氮含量的影响,海拔高度对油松的直接影响较小,但其通过其他环境因子对油松比叶面积起着显著的负效应;一年生LDMC主要受到土壤体积含水率与土壤氮含量的影响而多年生LDMC主要受到土壤磷含量和空气相对湿度影响;SD主要受到海拔高度的影响,同时也在一定程度上受到年均温和年降水量的影响,其中年降水量对气孔密度产生正效应,年均温度与海拔高度对气孔密度产生负效应;一年生LNC主要受到空气相对湿度和土壤磷含量的影响而多年生LNC主要受到海拔和年降水量的影响;土壤磷含量对LPC产生显著的正效应,年降水量对一年生LPC影响较小但对多年生LPC产生显著的负效应。

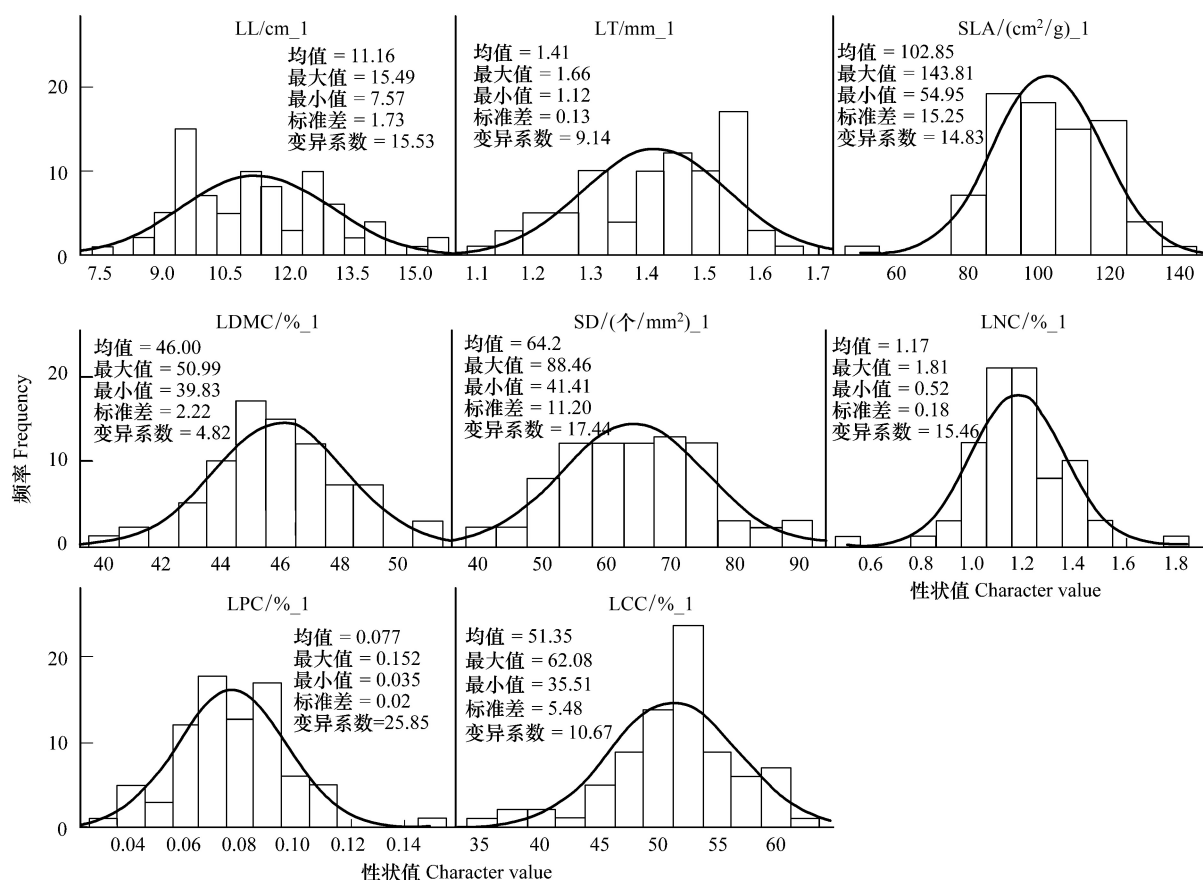


图3 油松多年叶各性状频度分布图

Fig.3 Statistical characteristics of perennial leaf functional traits

LL, 叶长 Leaf length; LT, 叶厚 Leaf thickness; SLA, 比叶面积 Specific leaf area; LDMC, 叶干物质含量 Leaf dry matter content; SD, 气孔密度 Stomatal density; LNC, 叶氮含量 Leaf nitrogen concentration; LPC, 叶磷含量 Leaf phosphorus concentration; LCC, 叶碳含量 Leaf carbon concentration

3 讨论

3.1 油松各叶性状分布特征

由于物种的分布区内生境不是一致的,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适应性变化的表现或反应形式之一,每个物种都有一定的适应幅度,在功能性状方面它们的变化也是有限的^[15]。Hallik 等^[35]的研究表明功能性状的种间变异系数可高达 95%而种内变异系数则不超过 30%。本研究中油松各功能性状的种内变异系数在 4.82%—25.85%之间,支持上述结论。虽然油松各性状种内变异系数没有超过 30%,但在不同研究地点各功能性状值都存在显著差异(表 2),由此可见种内变异虽然较小却也是生物对不同生境适应性变化的直接体现,因此在研究功能性状与环境间相关关系时,不能简单的使用性状平均值代替物种而忽略种内变异。

随着科学家对全球环境变化的研究,对于能够响应和影响环境变化的重要植物叶功能性状在全球分布格局上的研究受到了更大的关注^[36],这些研究主要针对全球范围内的不同植物叶片、种子、树干性状^[37-40]等,本研究发现油松一年生 LL、LT、SLA、SD、LNC 呈现出经度格局;LT、SD 及 LNC 呈现出纬度格局。油松多年生 LT、SLA、SD 呈现出经度格局;LT、SD 呈现纬度格局,并且都表现出显著的相关性,其余各性状则并未表现出与经纬度的相关性。由此可知油松物理性状相较于化学性状而言体现出更明显的经纬度分布格局,这与不同经纬度地区温度以及降水的梯度性变化息息相关,因此在探讨植物物种功能性状分布格局及其驱动力时,选

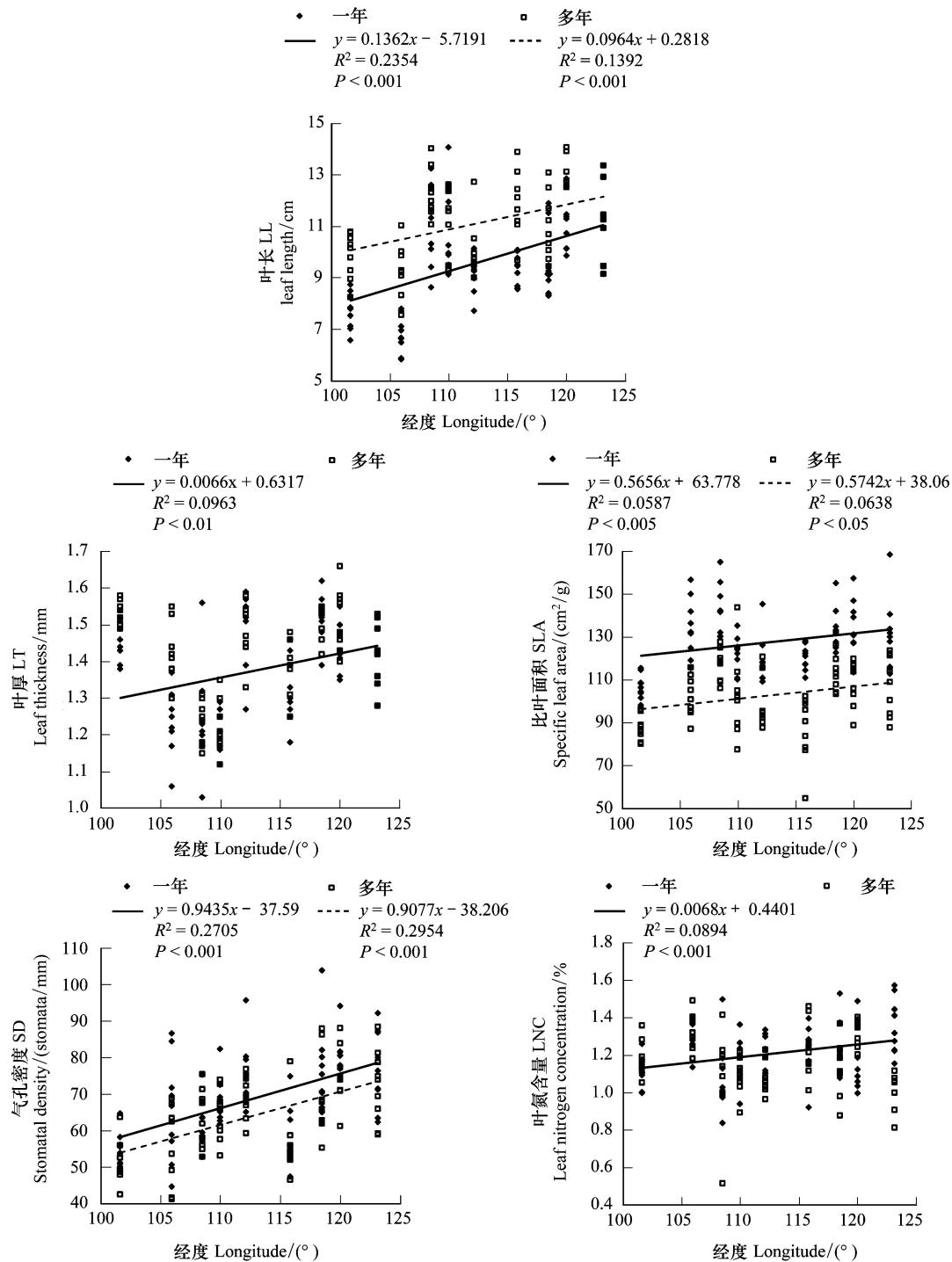


图4 油松叶性状经度分布格局

Fig.4 The longitude distribution pattern of the leaf functional traits of *pinus tabulaeformis*

LL, 叶长 Leaf length; LT, 叶厚 Leaf thickness; SLA, 比叶面积 Specific leaf area; SD, 气孔密度 Stomatal density; LNC, 叶氮含量 Leaf nitrogen concentration; 只将与经度存在显著回归关系的性状作图列出

择物理性状更为合适。根据经典的植被、物种与气候的关系,全球、洲际和区域尺度的气候与植物功能性状应该有密切的联系,经向和纬向地形地貌的地理空间变异对植物叶功能性状的影响主要来自于气温、降水和土壤特性的梯度变化^[41]。在我国油松天然分布区内,随着纬度增加,不仅气温降低并且降水量减少^[23],这可能是油松叶性状纬度分布格局形成的主要原因;自西向东由于我国地形地貌以及降水量的变化油松分布平均海

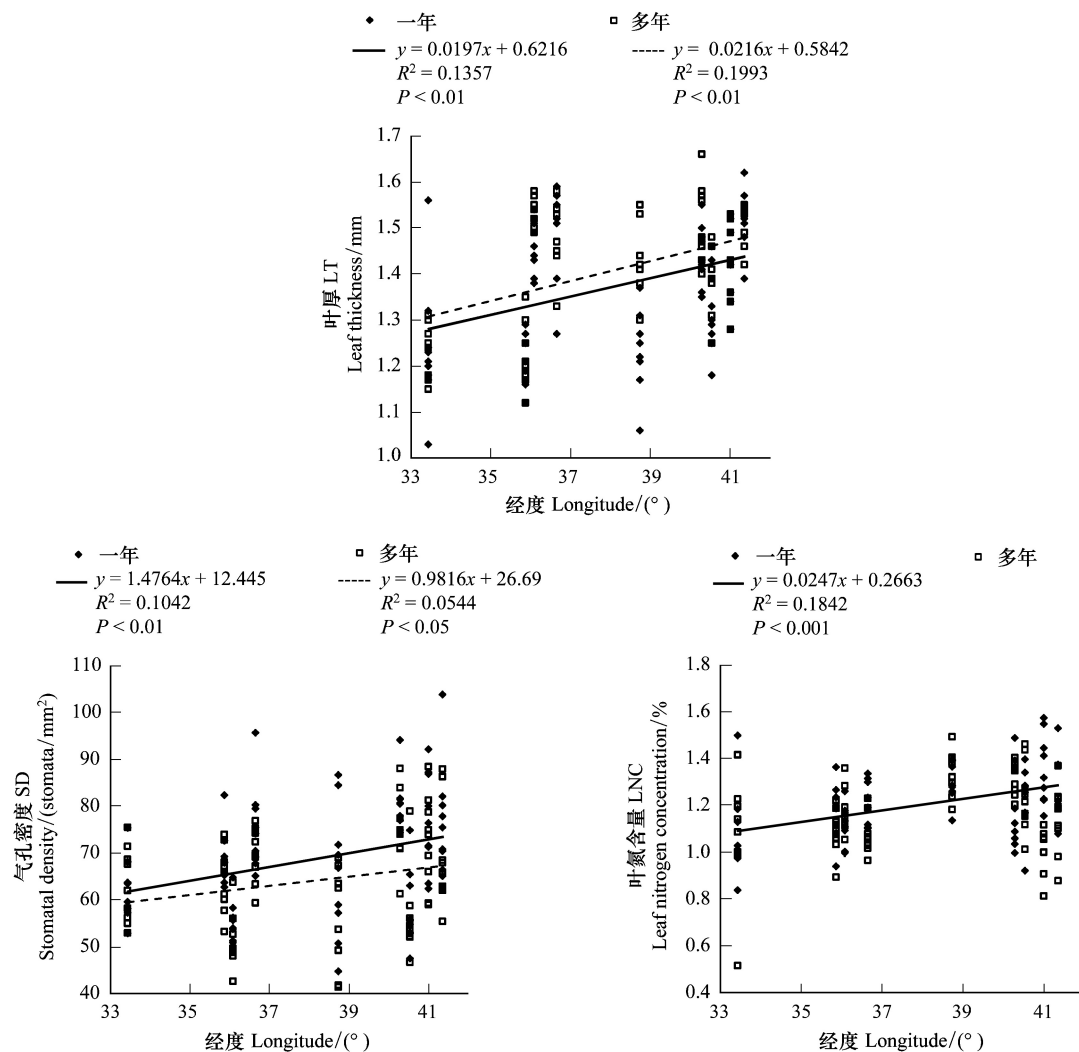


图5 油松叶性状纬度分布格局

Fig.5 The latitude distribution pattern of the leaf functional traits of *pinus tabulaeformis*

LT, 叶厚 Leaf thickness; SD, 气孔密度 Stomatal density; LNC, 叶氮含量 Leaf nitrogen concentration; 只将与纬度存在显著回归关系的性状绘图列出

拔高度下降^[16],影响油松不同分布区内的温度与降水情况,这可能是油松叶性状经度分布格局形成的主要原因。然而由于同一地区不同个体之间各性状存在很大的变异(表2)即存在非常大的局部效应(Local effect),显著降低了大尺度上叶性状的经纬度格局,导致各性状值虽与经纬度存在显著的相关性($0.05 < P < 0.0001$),但 R^2 较低($0.05 < R^2 < 0.3$)。

3.2 油松各叶性状分布主控因素

大量研究表明,植物各叶性状与气候条件、土壤养分、海拔高度等存在显著的相关关系^[4,42-45]。在区域尺度上,植物功能性状与气候的关系更加紧密,但不同区域间和不同性状间也存在不少差异^[4]。本研究发现油松各叶功能性状受到多种因素的共同作用,但不同的性状主控因素各不相同,一年生叶与多年生叶性状间控制因素也存在一定差异(表3),因此在对油松等针叶树种叶功能性状进行研究时,叶龄对其的影响不容忽视。

LL 主要受到年平均降水量和海拔高度的影响(表3)。Jacobs(1999)^[46]等研究表明叶片长宽与年平均降水量正相关,这与本文研究结果一致。水分是植物细胞扩张生长的动力,植物细胞在扩张生长的过程中,需要充足的水分使细胞产生膨胀压力,随着降水量的增加油松叶片在生长发育的过程中可利用的水分含量增加,充足的水分条件有利于油松叶细胞的扩张生长,增加油松针叶长度。另外在油松天然分布区内随着海拔的升

表 2 叶性状方差分析表

Table 2 Analysis of variance table of leaf functional traits

性状 Trait	叶龄 Leafage	组间方差 Between group variable	组内方差 Within group variable	F 值 F value	显著性 Significance
叶长	一年	185.3	98.4	16.954	0.000 **
LL/cm	多年	134.314	106.046	11.399	0.000 **
叶厚	一年	1.046	0.575	16.357	0.000 **
LT/mm	多年	0.955	0.374	22.966	0.000 **
比叶面积	一年	9847.527	9772.943	9.069	0.000 **
SLA/(cm ² /g)	多年	8197.259	10410.091	7.087	0.000 **
叶干物质含量	一年	108.038	274.788	3.539	0.002 **
LDMC/(mg/g)	多年	73.735	320.292	2.072	0.050 *
气孔密度	一年	5888.964	5950.591	8.907	0.000 **
SD/(s/mm ²)	多年	4759.019	5274.128	8.121	0.000 **
叶氮含量	一年	0.558	1.312	3.826	0.001 **
LNC/%	多年	0.898	1.731	4.670	0.000 **
叶磷含量	一年	0.023	0.050	4.082	0.000 **
LPC/%	多年	0.013	0.018	6.688	0.000 **
叶碳含量	一年	290.249	1671.729	1.563	0.151
LCC/%	多年	461.770	1939.326	2.143	0.042 *

(1) LL, 叶长 Leaf length; LT, 叶厚 Leaf thickness; SLA, 比叶面积 Specific leaf area; LDMC, 叶干物质含量 Leaf dry matter content; SD, 气孔密度 Stomatal density; LNC, 叶氮含量 Leaf nitrogen concentration; LPC, 叶磷含量 Leaf phosphorus concentration; LCC, 叶碳含量 Leaf carbon concentration. (2) *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$.

高,降水量与温度降低(表 1),温度降低会使油松生长季缩短,进而导致其叶长减小。年均温与土壤体积含水率对油松 LT 产生显著的负效应(表 3)。大量研究表明叶厚与温度存在负相关关系,Higuchi 等^[47]认为这是由于随着温度升高植物叶片栅栏组织与海绵组织细胞的层数及厚度减少导致的而刘全宏等^[48]认为这可能是低温影响到叶原基的分化以及幼叶细胞的生长导致的,本研究支持上述结论但其机理还有待进一步研究。土壤体积含水率体现了当年生长季油松林土壤中可利用水分状况,其数值能在一定程度上表征当年气候干旱程度。在干旱环境下,植物叶片倾向于变得小而厚,叶肉细胞排列紧密,细胞很少出现质壁分离,这样的组织结构可以较好的吸收和保持水分,提高水分传输效率^[49],是植物对环境的一种适应机制。

SLA 主要受到年平均降水量、土壤氮含量的影响。海拔高度的直接通径系数较小分别为-0.009 和-0.004,但其通过年降水量以及土壤氮含量对油松 SLA 起着显著的负效应(表 3)。Baigorri 等(1999)^[50]研究表明,比叶重与环境中水分状况密切相关,在气候干燥、土壤水分短缺的环境中生长的植物叶片比叶重增加,而相对含水量降低,从而导致 SLA 减小。以往研究发现多数植物的 SLA 都是随着海拔的上升减小,导致这种现象的根本原因是随着海拔上升温度的降低及生长季的缩短^[51],但在本研究中油松 SLA 随海拔升高而降低主要是由于降水量的减少。一方面降水减少会显著增加油松叶片厚度(表 3),导致油松 SLA 降低;另一方面本研究中海拔与纬度共同对温度产生影响,各研究地区海拔较高之处纬度较低,从而削弱了海拔对温度的影响作用。通过表 3 可以发现土壤氮含量对叶氮含量会产生微弱的正效应,但对油松比叶面积却产生显著的负效应(表 3),而大量研究表明叶氮含量与比叶面积存在正相关关系。由此可见环境条件虽然会对植物不同性状产生不同的影响但植物功能性状间的相互关系主要是由于植物对资源利用的权衡策略决定的,气候及环境条件对其的影响是适中的^[4]。

LDMC 能够在一定程度上反映植物对其生境资源的利用状况,并且它不容易受到其它叶片性状的限制,如叶片组分和叶片厚度,但是容易受到水因子的束缚^[52]。油松 LDMC 控制因素较为复杂,其中一年生 LDMC 主控因素为土壤体积含水率与土壤氮含量;多年生 LDMC 主控因素为土壤磷含量和相对湿度(表 3)。总体上 LDMC 主要受到水分条件以及土壤养分的控制,但在不同生长阶段对其产生影响的关键因子并不相同。造成

表 3 油松各叶性状主要影响因素通径系数
Table 3 Path coefficients of main factors controlling the leaf functional traits of *Pinus tabulaeformis*

叶性状 Leaf trait	影响因素 Influence factor	一年生叶 Annual leaves					多年生叶 Perennial leaves				
		直接通径 Direct path coefficient		间接通径 Indirect path coefficient			直接通径 Direct path coefficient		间接通径 Indirect path coefficient		
		年降水量 MAP	海拔 Alt.	土壤容重 SUW	空气相对湿度 ARH	总和 Total	年降水量 MAP	海拔 Alt.	土壤容重 SUW	空气相对湿度 ARH	总和 Total
叶长 LL/cm	MAP/mm	0.314	—	0.133	0.039	0.294	—	0.04	0.035	—	0.075
	Alt./m	-0.276	-0.139	-0.163	-0.005	-0.307	-0.169	—	-0.043	—	-0.212
	SUW/(g/cm ³)	0.261	0.16	—	0.015	0.347	0.195	0.056	—	—	0.251
	ARH/%	0.044	0.277	0.031	0.092	0.4	—	—	—	—	—
叶厚 LT/mm	—	—	MAT	SMC _v	SPC	—	SMC _v	MAT	SPC	MAP	—
	MAT/°C	-0.723	—	0.008	0.21	0.218	—	0.009	0.167	0.012	0.164
	SMC _v /%	-0.474	0.012	—	0.174	0.186	0.01	—	0.202	0.166	0.378
	SPC/%	0.36	-0.422	-0.229	—	-0.651	-0.293	-0.343	—	0.153	-0.789
比叶面积 SLA/(cm ² /g)	—	—	—	—	—	—	-0.026	-0.355	0.193	—	-0.188
	MAP/mm	—	MAP	SNC	Alt.	—	SNC	MAP	Alt.	—	—
	Alt./m	0.314	—	0.083	0.004	0.087	—	-0.108	-0.002	—	-0.11
	SNC/%	-0.204	-0.127	—	-0.005	-0.132	0.112	—	0.002	—	0.114
叶干物质含量 LDMC/(mg/g)	Alt./m	-0.009	-0.139	-0.108	—	-0.247	-0.147	-0.118	—	—	-0.265
	—	—	SMC _v	SNC	MAT	—	SPC	ARH	Alt.	—	—
	SMC _v /%	-0.403	—	0.071	0.003	0.074	—	-0.18	0.013	—	-0.167
	SNC/%	-0.265	0.108	—	0.009	0.117	0.214	—	0.003	—	0.217
气孔密度 SD/(stomatal/mm ²)	MAT/°C	-0.16	0.006	0.016	—	0.022	-0.19	0.04	—	—	-0.186
	—	—	Alt.	MAT	MAP	—	Alt.	MAP	MAT	—	—
	Alt./m	-0.524	—	0.046	-0.06	-0.014	—	-0.111	0.035	—	-0.076
	MAT/°C	-0.253	0.096	—	0.089	0.185	0.21	—	-0.115	—	0.095
叶氮含量 LNC/%	MAP/mm	0.148	0.215	-0.152	—	0.063	0.094	0.162	—	—	0.256
	—	—	ARH	SPC	MAP	—	Alt.	MAP	SNC	—	—
	ARH/%	-0.516	—	0.227	0.025	0.252	—	0.074	0.017	—	0.091
	SPC/%	0.446	-0.263	—	0.016	-0.247	-0.101	—	-0.013	—	-0.114
叶磷含量 LPC/%	MAP/mm	0.028	-0.456	0.284	—	-0.172	0.121	0.067	—	—	0.188
	—	—	SPC	MAP	—	—	SPC	MAT	MAP	—	—
	SPC/%	0.153	—	0.033	—	0.033	—	0.087	-0.112	—	-0.025
	MAP/mm	0.059	0.085	—	—	0.085	0.241	—	-0.121	—	0.12
		—	—	—	—	—	0.23	0.09	—	—	0.32

MAP, 年降水量; MAT, 年均温; Mean annual precipitation; MAT, 年降水量; Alt., 海拔; Altitude; ARH, 空气相对湿度; SMC_v, 土壤体积含水率; Volumetric soil moisture content; SUW, 土壤容重; Soil unit weight; SNC, 土壤氮含量; Soil nitrogen concentration; SPC, 土壤磷含量; Soil phosphorus concentration. Direct path coefficient: 直接通径系数, 表示环境因子对油松叶性状的直接影响; Indirect path coefficient: 间接通径系数, 表示某一因子通过其他因子对油松叶性状的间接影响。数值大小表示影响程度, “-”表示负效应, 无符号表示正效应。

这种差别可能是由于油松分布区较广,具有丰富的遗传多样性^[21],本研究未考虑遗传因素的影响。而油松叶干物质含量总体变异系数最小(图 2,3),其在各样点间的差异可能主要是由于地区间的遗传差异导致的,环境因子对其解释力较低。

SD 主要受到海拔高度的影响(表 3),与徐鹏彬等(2008)^[53]对色季拉山东坡急尖长苞冷杉叶气孔密度的研究结果一致,同时也受到年均温(负效应)和年降水量(正效应)的影响。费松林等(1999)^[54]研究表明,温度升高有利于植物气孔密度增加,李芬兰等(2005)^[49]分析认为温度升高导致叶片蒸腾作用加强,植物会面临大量的失水,因此小而密的气孔可以防止由于蒸腾而导致的水分散失,这与本研究得到的结果相反,分析可能原因有 1):温度、海拔、降水都对油松气孔密度产生显著的影响(表 3),而海拔差异通常导致温度、降水、光照和土壤等环境因子发生相应的变化,造成热量和水分重新分配,使植物生长的环境条件更为复杂,也使植物叶功能性状对环境产生复杂的适应性变化^[7],它们之间通过复杂的相互关系对油松气孔密度产生影响,不能单独用温度解释其变化原因。2)研究物种的差异:研究发现不同物种气孔密度与温度降水海拔等的关系并不相同^[55-57]。

油松一年生 LNC 主要受到空气相对湿度(负效应)以及土壤磷含量的影响。多年生 LNC 主要受到海拔高度(正效应)和年平均降水量(负效应)的影响,而土壤氮含量对其影响较小(表 3)。以往有大量针对植物叶片氮磷含量与温度降水以及海拔之间相互关系的研究,发现气候越是干旱,叶片具有越高的氮磷含量^[42],植物叶片的氮磷含量随海拔升高而增加^[45],这与本研究得到的结论基本相同。而水分是植物生长发育所必需的,与其他因子相比,植物功能性状对水分的响应更为显著,但研究结果发现油松叶片在不同生长发育阶段对其叶氮含量起到关键性作用的水因子并不相同(表 3)。LPC 主要受到土壤磷含量的影响,其中年降水量还对多年生叶磷含量产生显著的负效应(表 3)。磷元素作为构成细胞的重要元素,植物对磷元素的获取主要是通过根系从土壤中吸收,而油松作为演替后期地带性顶级群落,由于生产力的下降、新鲜凋落物与腐殖质中 N:P 比的增大,会导致其受到 P 元素的限制^[58],因此土壤中磷元素的含量极大的限制了油松叶磷含量。

3.3 磷元素对油松生长的限制性作用

国外研究表明,一个稳定且长期未受到灾难性干扰的森林生态系统,在其演替后期由于生产力下降、新鲜凋落物与腐殖质中 N:P 比的增大,会导致该森林生态系统逐渐受到 P 元素的限制,并随着时间的推移,这种限制性作用随之增强^[58]。而国内研究也发现中国植被的氮磷比较全球平均值高^[41],容易受到磷元素的限制。本研究发现油松一年生叶磷含量为 1.3%(图 2)多年生叶叶磷含量为 0.077%(图 3),明显低于 Reich 等研究发现的全球平均水平 0.15%^[37]。由通径分析的结果可知油松 LT、LDMC、LNC、LPC 都在一定程度上受到土壤磷含量的影响,由此我们推断,在油松天然分布区内,磷元素含量可能是各油松成熟林生长的重要限制性因素。

4 结论

1) 油松各叶性状值基本满足正态分布趋势且都存在较大的标准差及变异系数,其中 LPC 含量变异系数最大,一年生叶为 23.29%,多年生叶为 25.85%;LDMC 变异系数最小,一年叶为 5.91%,多年叶为 4.82%。部分叶功能性状分布存在较弱经纬度格局,水热条件的变化以及较大的局部效应是造成这种经纬度格局的主要原因。

2) 除一年生 LCC 外油松各叶功能性状在不同研究区域间差异极显著且在同一区域不同个体间存在较大变异。

3) 油松各叶性状分布的主控因素不同。其中 LL 主要受到年平均降水量和海拔高度的影响;LT 主要受到年均温和土壤体积含水率的影响;SLA 主要受到年平均降水量和土壤氮含量的影响;LDMC 主要受到水因子的影响;SD 主要受到海拔高度的影响;LNC 主要受到海拔和水因子的影响;LPC 主要受到土壤磷含量的影响。

参考文献 (References):

- [1] Violle C, Navas M L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 2007, 116(5): 882-892.
- [2] Bernhardt-Römermann M, Römermann C, Nuske R, Parth A, Klotz S, Schmidt W, Stadler J. On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses. *Oikos*, 2008, 117(10): 1533-1541.
- [3] Westoby M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 1998, 199(2): 213-227.
- [4] 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 Ü, 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. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [5] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, Falster D S, Groom P K, Hikosaka K, Lee W, Lusk C H, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Warton D I, Westoby M. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, 2005, 14(5): 411-421.
- [6] 祁建, 马克明, 张育新. 辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 叶特性沿海拔梯度的变化及其环境解释. *生态学报*, 2007, 27(3): 930-937.
- [7] 张慧文, 马剑英, 孙伟, 陈发虎. 不同海拔天山云杉叶功能性状及其与土壤因子的关系. *生态学报*, 2010, 30(21): 5747-5758.
- [8] 董莉莉, 刘世荣, 史作民, 冯秋红. 中国南北样带上栲属树种叶功能性状与环境因子的关系. *林业科学研究*, 2009, 22(4): 463-469.
- [9] 冯秋红, 史作民, 董莉莉, 刘世荣. 南北样带温带区栲属树种功能性状间的关系及其对气象因子的响应. *植物生态学报*, 2010, 34(6): 619-627.
- [10] Felsenstein J. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 1985, 125(1): 1-15.
- [11] Wright I J, Ackerly D D, Bongers F, Harms K E, Ibarra-Manriquez G, Martinez-Ramos M, Mazer S J, Muller-Landau H C, Paz H, Pitman N C A, Poorter L, Silman M R, Vriesendorp C F, Webb C O, Westoby M, Wright S J. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven Neotropical forests. *Annals of Botany*, 2007, 99(5): 1003-1005.
- [12] Byars S G, Papst W, Hoffmann A A. Local adaptation and cogradient selection in the alpine plant, *Poa hiemata*, along a narrow altitudinal gradient. *Evolution*, 2007, 61(12): 2925-2941.
- [13] 戚德辉, 温仲明, 杨士梭, 王红霞, 郭茹. 基于功能性状的铁杆蒿对环境变化的响应与适应. *应用生态学报*, 2015, 26(7): 1921-1927.
- [14] 杨利民, 韩梅, 周广胜, 李建东. 中国东北样带关键种羊草水分利用效率与气孔密度. *生态学报*, 2007, 27(1): 16-24.
- [15] 苏文华, 施展, 杨波, 杨建军, 赵冠华, 周睿. 滇石栎沿纬度梯度叶片功能性状的种内变化. *植物分类与资源学报*, 2015, 37(3): 309-317.
- [16] 徐化成. 油松. 北京: 中国林业出版社, 1990: 18-23.
- [17] 杨洪晓, 吴波, 张金屯, 林德荣, 常顺利. 森林生态系统的固碳功能和碳储量研究进展. *北京师范大学学报: 自然科学版*, 2005, 41(2): 172-177.
- [18] 徐晓春, 荣文琛, 吴天林, 岳水林. 马尾松种源、林分和单株遗传变异的初步研究. *林业科技通讯*, 1990, (8): 4-7.
- [19] 翁殿伊, 王同立, 杨井泉. 油松地理种源选择试验初探. *河北林业科技*, 1983, (3): 5-8.
- [20] 徐化成, 孙肇凤, 郭广荣, 冯林. 油松天然林的地理分布和种源区的划分. *林业科学*, 1981, 17(3): 258-270.
- [21] 王磊, 樊军锋, 刘永红, 杨培华, 王孟昌. 我国油松主要分布区种质资源遗传多样性. *东北林业大学学报*, 2009, 37(12): 3-7, 13-13.
- [22] 徐化成, 唐谦, 张淑娟, 马虹. 油松气候生态型的研究. *林业科学*, 1986, 22(1): 10-20.
- [23] 徐化成. 油松地理变异和种源选择. 北京: 中国林业出版社, 1992: 6-16.
- [24] Diaz S, Cabido M, Casanoves F. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 1998, 9(1): 113-122.
- [25] 张林, 金冬梅. 针叶树种叶面积的主要测定方法//第八届全国生物多样性保护与持续利用研讨会论文集. 金华: 国际生物多样性计划中国委员会, 中科院生物多样性委员会, 2008.
- [26] 鲍士旦. 土壤农化分析. 北京: 中国农业出版社, 2000: 135-155.
- [27] 张赞, 赵亚洲, 张春雨, 赵秀海. 北京松山油松种群结构及空间分布格局. *应用与环境生物学报*, 2009, 15(2): 175-179.
- [28] 张赞, 张春雨, 赵秀海. 内蒙古黑里河天然油松林主要树种的空间分布格局. *西北植物学报*, 2009, 29(1): 167-173.
- [29] 奇凯, 张春雨, 侯继华, 吴蕾, 邹璐, 赵秀海. 赤峰市黑里河天然油松林空间分布格局研究. *水土保持研究*, 2010, 17(4): 239-242.
- [30] 陈振举, 孙雨, 何兴元, 陈玮, 邵雪梅, 张华宇, 王忠钰, 刘筱或. 千山油松年轮宽度年表的建立及其与气候的关系. *应用生态学报*, 2007, 18(10): 2191-2201.

- [31] 赵鹏祥, 赵臻, 郝红科. 黄龙山蔡家川林场森林类型碳密度及其变化研究. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2011, 39(7): 77-82.
- [32] 许浩, 张源润, 胡天华, 季波, 何建龙, 蔡进军, 王继飞. 宁夏贺兰山自然保护区油松林碳储量及分布格局. 生态环境学报, 2013, 32(11): 1785-1789.
- [33] 吴昊, 张明霞, 王得祥. 秦岭南坡油松-锐齿槲栎混交林群落不同层次多样性特征及环境解释. 西北植物学报, 2013, 33(10): 2086-2094.
- [34] 李永华, 罗天祥, 卢琦, 田晓娅, 吴波, 杨恒华. 青海省沙珠玉治沙站 17 种主要植物叶性因子的比较. 生态学报, 2005, 25(5): 994-999.
- [35] Hallik L, Niinemets Ü, Wright I J. Are species shade and drought tolerance reflected in leaf-level structural and functional differentiation in Northern Hemisphere temperate woody flora?. New Phytologist, 2009, 184(1): 257-274.
- [36] Wright I J, Reich P B, Westoby M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high-and low-rainfall and high-and low-nutrient habitats. Functional Ecology, 2001, 15(4): 423-434.
- [37] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [38] Moles A T, Ackerly D D, Tweddle J C, Dickie J B, Smith R, Leishman M R, Mayfield M M, Pitman A, Wood J T, Westoby M. Global patterns in seed size. Global Ecology and Biogeography, 2007, 16(1): 109-116.
- [39] Moles A T, Warton D I, Warman L, Swenson N G, Laffan S W, Zanne A E, Pitman A, Hemmings F A, Leishman M R. Global patterns in plant height. Journal of Ecology, 2009, 97(5): 923-932.
- [40] Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis S L, Swenson N G, Zansen A E. Towards a worldwide wood economics spectrum. Ecology Letters, 2009, 12(4): 351-366.
- [41] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境及生态系统功能. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150-165.
- [42] Prior L D, Bowman D M J S, Eamus D. Seasonal differences in leaf attributes in Australian tropical tree species: family and habitat comparisons. Functional Ecology, 2004, 18(5): 707-718.
- [43] Craine J M, Lee W G. Covariation in leaf and root traits for native and non-native grasses along an altitudinal gradient in New Zealand. Oecologia, 2003, 134(4): 471-478.
- [44] Hölscher D, Schmitt S, Kupfer K. Growth and leaf traits of four broad-leaved tree species along a hillside gradient. Forstwissenschaftliches Centralblatt, 2002, 121(5): 229-239.
- [45] Han W X, Fang J Y, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. New Phytologist, 2005, 168(2): 377-385.
- [46] Jacobs B F. Estimation of rainfall variables from leaf characters in tropical Africa. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 1999, 145(1/3): 231-250.
- [47] Higuchi H, Sakuratani T, Utsunomiya N. Photosynthesis, leaf morphology, and shoot growth as affected by temperatures in cherimoya (*Annona cherimola* Mill.) trees. Scientia Horticulturae, 1999, 80(1/2): 91-104.
- [48] 刘全宏, 王孝安, 田先华, 肖娅萍. 太白红杉 (*Larix chinensis*) 叶的形态解剖学特征与环境因子的关系. 西北植物学报, 2001, 21(5): 885-893.
- [49] 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. 植物学通报, 2005, 22(S): 118-127.
- [50] Baigorri H, Antolín M C, Sánchez-Díaz M. Reproductive response of two morphologically different pea cultivars to drought. European Journal of Agronomy, 1999, 10(2): 119-128.
- [51] 杨冬梅, 章佳佳, 周丹, 钱敏杰, 郑瑶, 金灵妙. 木本植物茎叶功能性状及其关系随环境变化的研究进展. 生态学杂志, 2012, 31(3): 702-713.
- [52] Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. New Phytologist, 1999, 143(1): 155-162.
- [53] 徐鹏彬. 中国温带地区 4 种针叶林树种叶属性对海拔梯度的响应研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2012.
- [54] 费松林, 方精云, 樊拥军, 赵坤, 刘雪皎, 崔克明. 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. 植物学报, 1999, 41(9): 1002-1009.
- [55] Sam O, Jeréz E, Dell' Amico J, Ruiz-Sanchez M C. Water stress induced changes in anatomy of tomato leaf epidermes. Biologia Plantarum, 2000, 43(2): 275-277.
- [56] 王瑞丽, 于贵瑞, 何念鹏, 王秋凤, 赵宁, 徐志伟. 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. 生态学报, 2016, 36(8): 1-10.
- [57] 张晓艳, 杨惠敏, 侯宗东, 王根轩. 土壤水分和种植密度对春小麦叶片气孔的影响. 植物生态学报, 2003, 27(1): 133-136.
- [58] Wardle D A, Walker L R, Bardgett R D. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. Science, 2004, 305(5683): 509-513.