

DOI: 10.5846/stxb202004230968

何家莉, 王金牛, 周天阳, 宋怡珂, 查琳, Niyati Naudiyal, 石凝, 吴彦. 青藏高原东南缘陇蜀杜鹃当年生小枝茎叶性状对海拔变化的响应. 生态学报, 2021, 41(6): 2349-2358.

He J L, Wang J N, Zhou T Y, Song Y K, Zha L, Niyati Naudiyal, Shi N, Wu Y. Responses of stem and leaf traits of *Rhododendron przewalskii* to altitude in the southeastern Qinghai-Tibet Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(6): 2349-2358.

青藏高原东南缘陇蜀杜鹃当年生小枝茎叶性状对海拔变化的响应

何家莉¹, 王金牛^{2,*}, 周天阳³, 宋怡珂², 查琳², Niyati Naudiyal², 石凝², 吴彦²

¹ 四川师范大学生命科学学院, 成都 610101

² 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041

³ 中国科学院武汉植物园, 武汉 430074

摘要:通过在青藏高原东南缘的岷江源区三处高山林草交错带采集陇蜀杜鹃当年生小枝, 测量小枝的茎长、茎粗与茎生物量, 沿海拔梯度自然分布的空间变化对比其当年生小枝的茎结构与生物量及其相互关系, 接着比较了总叶质量和比叶面积的变化, 最后通过典范对应分析(CCA)探究小枝茎叶性状与土壤因子的相关关系, 有助于理解陇蜀杜鹃适应异质环境的生态适应对策。结果表明: (1)除弓杠岭外, 斗鸡台与卡卡山土壤因子在海拔间差异显著, 相似海拔不同山地间土壤因子也存在显著差异。(2)除卡卡山高海拔比叶面积显著小于低海拔外, 其他样地的小枝茎性状(茎长、茎粗、比茎长和茎生物量)和叶性状(总叶质量和比叶面积)在海拔间并无显著差异, 相似海拔不同坡体间茎粗、茎生物量以及比茎长差异也未达到显著水平($P>0.05$), 但弓杠岭(3963 m)的茎长显著大于卡卡山(3921 m) ($P<0.05$)。 (3)小枝茎长、茎粗与茎生物量之间均为异速生长关系, 且茎生物量累积速率大于茎长和茎粗增加的速率, 且茎长的增加速率约为茎粗的 2.8 倍。 (4)CCA 排序结果表明, 11 个土壤环境因子中, 碳含量、碳氮比、有机碳含量、总磷和容重对植物性状有显著的影响, 但在海拔及不同山体间影响小枝茎叶性状的土壤因子不同。由此可知, 较小的海拔梯度变化对小枝茎叶性状影响较小, 土壤因子是导致小枝茎叶性状差异的重要原因之一。

关键词: 陇蜀杜鹃; 当年生小枝; 茎生物量; 茎结构性状; 异速生长; CCA 排序

Responses of stem and leaf traits of *Rhododendron przewalskii* to altitude in the southeastern Qinghai-Tibet Plateau

HE Jiali¹, WANG Jinniu^{2,*}, ZHOU Tianyang³, SONG Yike², ZHA Lin², NIYATI Naudiyal², SHI Ning², WU Yan²

¹ College of Life Science, Sichuan Normal University, Chengdu 610101, China

² Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Science, Chengdu 610041, China

³ Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Science, Wuhan 430073, China

Abstract: The current year twigs of *Rhododendron przewalskii* were collected across three forest-grassland ecotones in the headwater region of Minjiang River in the southeastern Qinghai-Tibet Plateau. Along altitudinal gradients of their natural spatial distribution, stem length, stem thickness, and stem biomass of the twigs, as well as their relationships were measured and compared. Then, we compared total leaf mass and specific leaf area. Lastly, the relationships between stem

基金项目: 国家自然科学基金项目(41661144045; 31971436); 中国科学院西北生态环境与资源研究院冰冻圈国家重点实验室开放课题(SKLCS-OP-2018-07)

收稿日期: 2020-04-23; **网络出版日期:** 2021-01-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangjn@cib.ac.cn

and leaf traits and soil factors were evaluated by canonical correspondence analysis (CCA). The results show that except for Gonggangling, the soil factors of Doujitai and Kaka Mountains differed significantly between altitudes, and there were also significant differences in soil factors between different mountains at similar altitudes. Except that the high altitude specific leaf area of Kaka Mountain is significantly smaller than that of low altitude. Neither traits of stem (stem length, stem thickness, specific stem length and stem biomass) have no significant differences between altitudinal sites. Stem thickness, stem biomass, and specific stem length from similar altitudes also show no significant differences across sampling sites ($P > 0.05$). However, the stem length at Gonggangling (3963 m) is significantly greater than that at Kaka Mountain (3921 m) ($P < 0.05$). The relationships between stem length, stem thickness and stem biomass exhibit allometric growth, while stem length has an invariant allometric scaling relationship with stem thickness (SMA slope 2.8). The CCA results show that, carbon content, carbon to nitrogen ratio (C/N), soil organic carbon (SOC), total phosphorus (TP) and soil bulk density (SBD) were the main factors affecting stem and leaf traits. In general, small changes between different altitude gradients have little effect on stem and leaf traits of twigs, and soil environmental factors can be important reasons triggering the differences of the stem and leaf trait.

Key Words: *Rhododendron przewalskii*; current year twig; stem biomass; stem morphological traits; allometry; CCA

植物为了适应外界环境通常表现出一定的表型性状,即表型可塑性是植物克服环境压力的重要途径之一,具有重要的适应及生态进化意义^[1-2]。枝条作为植物体运输水和有机物的重要通道,且支撑着其上叶、花及果实生长发育。通过调整枝条结构能改变叶、花和果实的空间排布方式,进而提高光的捕获效率、传粉授粉的成效和种子的扩散等^[3-7],反映了物种对资源的利用和适应策略^[8-10]。

植物整个生命周期均离不开光照、水分等环境因子的影响^[3,11-12],不同环境下植物体枝茎结构的调整反映了对可利用资源如光、热等环境因子的响应以及相邻个体间竞争状态^[7,13-15]。植物枝条的结构可以用枝条的茎长、茎粗和茎纤细率表示,茎长和茎纤细率直接影响其上叶片的空间排布以及资源利用获取的效率,茎粗则影响机械支撑强度与水分和养分在器官间的分配效率。海拔作为重要的地形因子,使得温度、降水和光照强度等环境因子在小范围内呈梯度性变化^[16-20]。海拔作为综合环境因子,上升到一定高度后所导致的低温以及大风雪等胁迫都可能影响植物体抗逆性和适应性,功能小枝的形态及资源分配相应的调整有助于减轻环境压力且充分利用养分资源。高海拔的植物倾向于增加小枝茎的投资,如较粗的茎能够支撑较重的繁殖与光合构件,同时也能抵抗较大的风力,而较长的茎有利于植物体捕获光能、花的授粉效率、种子的扩散等^[3,5-6]。但是,高寒地带的大风雪等外界环境对植物体作用的机械拉力限制了小枝不能随意过度延伸,所以小枝茎的结构在纵向与径向上具有一定的权衡特征。近年来国内外有关小枝功能性状研究主要集中在小枝-叶大小关系上,包括茎构型或茎生物量与叶大小关系在不同物种或森林群落间的差异^[21-27]或单一物种枝叶关系在生境梯度上的变化^[2,22,28]。陇蜀杜鹃(*Rhododendron przewalskii*)广泛分布于青藏高原东南缘高山林草交错带,研究其位于不同山体的当年生小枝茎叶性状和茎性状间相关关系,通过综合分析小枝功能性状沿着海拔变化的空间异质性响应,对于理解高寒环境梯度下灌丛植物的适应性特征以及生态学内涵非常关键。

以陇蜀杜鹃为研究对象,通过分析三处不同山体沿着海拔梯度陇蜀杜鹃灌丛小枝茎叶性状的变化,基于小枝形态和生物量的相互关系变化以及小枝茎叶性状与土壤因子的关系,拟阐明如下三个问题:(1)小枝茎、叶性状在不同山体海拔梯度下的空间异质性变化;(2)小枝茎功能指标之间的相关性;(3)个体水平的不同海拔小枝茎叶性状与土壤因子的关系。从而探究高寒灌丛陇蜀杜鹃个体尺度上小枝茎叶性状沿着海拔综合环境梯度变化的空间可塑性及其生态适应性意义。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

试验地位于岷江源区,该区地处青藏高原的东南部边缘地带,以卡卡山和祁让沟为南界,斗鸡台为北界,

地理位置为 103°39′—103°43′E, 33°02′—33°28′N 之间。岷江源区地势高亢,地貌类型多样,海拔基本在 3400 m 以上,受东南季风控制,属于山地季风气候。年均气温 5—10℃,最低气温为-10—-20℃,最高气温 30℃。年降水量为 700 mm 左右,全年降雨不均,雨季降雨量占全年降雨量的 70%左右,积雪期长达 4—6 个月^[29-31]。

岷江源区为浩瀚的原始森林,植被类型多样,组成成分复杂,植被垂直带结构分明^[29]。陇蜀杜鹃作为岷江源区主要的高山伴生灌木之一,主要分布在海拔 3600 m 以上的开阔草甸区域,在卡卡山的林草交错带及针阔叶混交林下也有分布(海拔 3600 m 以上)。

1.2 试验设计

在岷江源区选择斗鸡台、弓杠岭、卡卡山三座山作为取样地,在陇蜀杜鹃的自然分布地取样,在斗鸡台 3834 m 和 3779 m、弓杠岭 4040 m 和 3963 m、卡卡山 3921 m 和 3836 m 处取样,具体样地信息见表 1。在每个海拔设置一条宽度为 30 m 的水平样带,设置 3 个 10 m×10 m 的样方,随机选取样方内长势良好的 3 个杜鹃灌丛,每个灌丛取叶片完好的当年生小枝两枝,装入自封袋后带回实验室。这里的当年生小枝为枝条最末端无分支的当年生枝条,包括其上的叶、花和果实^[17]。在每个海拔取样的灌丛附近使用环刀(规格 100 cm³)对地表 10 cm 以下处各取 3 个土样,将采集的土壤放入自封袋,带回实验室进行测定。

表 1 取样的样地基本信息

Table 1 Basic information of sampling location

取样地 Sampling plots	取样海拔 Elevation/m	经纬度 Latitude and longitude	生境类型 Habitat type	备注 Notes
斗鸡台	高海拔 3834	33°02′13.75″N, 103°43′28.53″E	开阔草甸	山顶
	低海拔 3779	33°02′15.80″N, 103°43′28.15″E	林草交错带	山坡;有背风面
弓杠岭	高海拔 4040	33°03′25.47″N, 103°41′10.75″E	开阔草甸	山顶
	低海拔 3963	33°03′16.33″N, 103°41′12.68″E	开阔草甸	山坡;有背风面
卡卡山	高海拔 3921	32°59′03.28″N, 103°40′12.04″E	开阔草甸	山顶
	低海拔 3836	32°59′11.83″N, 103°40′26.46″E	林草交错带	山坡

1.3 测定方法

取样时,使用精度为 0.01 m 卷尺测定取样灌丛的高度以及冠幅。样品取回后使用精度为 0.01 mm 游标卡尺,测量新鲜小枝的茎长和茎粗。使用平板扫描仪(CanoScan5600F, Canon, Tokyo, Japan)扫描新鲜叶后用 Photoshop CC 计算叶面积。随后在 75℃ 条件下烘干小枝及叶片至恒重,使用精度为 0.001 g 的电子天平称量小枝的茎生物量与叶生物量。获得的指标包括:茎性状(茎长(Stem length, SL);茎粗(Stem diameter, SD);比茎长(Specific stem length, SSL);茎生物量(Stem Biomass, SB))、叶性状(总叶质量(Total leaf mass, TLM);比叶面积(Specific leaf area, SLA))和灌丛大小(高度(Shrub height, SH);冠幅(Shrub width, SW))。其中比茎长(SSL)=茎长(SL)/茎生物量(SB)。

土壤指标测定:利用烘干称重法测定土壤含水量(soil variable water content, VWC)及土壤容重(Soil bulk density, SBD)。土壤有机碳(Soil organic carbon, SOC)含量的测定采用重铬酸钾外加热法,全碳(Total carbon, TC)和全氮(Total nitrogen, TN)含量采用元素分析仪(vario EL III, Elementar, Langenselbold, Germany)测定。全磷(Total phosphorus, TP)含量采用 HNO₃-H₂O₂ 微波消解—钼锑抗比色法测定,土壤 pH 利用 METTLER TOLEDO pH 计测定(水土比为 2.5:1)。

2 数据分析

对所取得的小枝数据使用 Levene's test 检验方差齐性,对不符合正态分布的数据进行对数转换使其满足正态分布,使用单因素方差分析比较海拔及样地间小枝茎叶性状的差异,若方差不齐,使用非参数检验进行比较分析。根据相关生长模型 $y = b x^a$ 对三个样地不同海拔的小枝 SL、SD 和 SB 进行相关生长分析,方程可转化为 $\log(y) = \log(b) + a \log(x)$, x 和 y 代表特征参数,包括小枝 SL、SD 和 SB, b 为标准化常数, a 为异速生长指

数, $a=1$ 为等速生长关系, $a \neq 1$ 为异速生长关系^[32], 在双对数直角坐标系中, a 表示斜率, $\log(b)$ 为截距。相关生长模型的参数确定, 采用标准化主轴估计 (Standardized major axis estimation, SMA), 利用 R 语言 SMATR 包完成^[33-34]。

为了直观地反映陇蜀杜鹃小枝茎叶性状与土壤因子之间的相关关系, 使用约束排序分析性状与环境因子之间的关系, 采用典范对应分析 (Canonical correspondence analysis, CCA)。用前选法 (forward selection) 和 Monte Carlo 转置法确定对茎叶性状有重要且独立作用的土壤因子变量组合, 使用该组合用于 CCA 中并绘制排序图。植物性状与土壤环境的 CCA 排序图中, 箭头表示环境因子, 箭头越长表明对研究样本的影响越大, 箭头连线与排序轴上的投影表明与排序轴相关性大小。环境变量间的夹角代表其相关性, 夹角越小, 相关性越大, 研究对象到环境变量箭头的距离决定了其相关性大小, 距离越大, 关联性越小^[35]。

数据分析在 SPSS 19.0 下进行, 柱状图与散点图使用 Origin 9.0 绘制, CCA 分析及出图均使用 Canoco for Windows 5.0 软件完成。

3 结果与分析

3.1 不同山体土壤养分在海拔间的变化

研究结果表明, 除弓杠岭外, 卡卡山和斗鸡台海拔间土壤因子差异显著 (表 2)。具体表现为卡卡山位点高海拔 C/N (10.28 ± 0.21) 显著小于低海拔 (12.86 ± 0.13) ($P < 0.05$), 土壤的 TP (1.36 ± 0.18) g/kg 比低海拔 TP (0.88 ± 0.02) g/kg 多 0.48 g/kg, 差异显著 ($P < 0.05$), 其余养分指标则无显著性差异 ($P > 0.05$)。斗鸡台位点 N%, TN (g/kg)、VWC% 在海拔间无显著差异 ($P > 0.05$), 高海拔土壤的 C (7.08 ± 0.60)%、SOC (3.87 ± 0.36)%、TC (70.78 ± 6.05) g/kg、TOC (38.76 ± 3.64) g/kg、C/N (10.58 ± 0.87)、pH 值 (5.01 ± 0.09) 均显著小于低海拔 (16.96 ± 1.59 ; 8.73 ± 0.37 ; 169.57 ± 15.97 ; 87.31 ± 3.70 ; 16.93 ± 0.77 ; 6.41 ± 0.29) ($P < 0.05$), SBD (1.00 ± 0.06) g/cm³ 及 TP (1.01 ± 0.01) g/kg 则显著大于低海拔 (0.54 ± 0.07 ; 0.59 ± 0.05) ($P < 0.05$)。相似海拔不同位点比较结果则表明, 斗鸡台高海拔土壤的 TP (1.01 ± 0.01) g/kg 显著大于卡卡山低海拔 (0.88 ± 0.02) ($P < 0.05$), 其土壤 pH 值 (5.01 ± 0.09) 也显著大于卡卡山位点 (4.43 ± 0.04) ($P < 0.05$)。卡卡山高海拔土壤 pH 值 (4.37 ± 0.06) 与 C/N (10.28 ± 0.21) 则显著小于弓杠岭低海拔 (5.41 ± 0.13 ; 11.36 ± 0.19) ($P < 0.05$), SBD (0.99 ± 0.02) 显著大于弓杠岭位点的 SBD (0.87 ± 0.03) g/cm³ ($P < 0.05$)。

表 2 不同山体土壤环境因子在海拔间的变化

Table 2 Variation of soil environmental factors between altitudes of different mountains

指标 Soil factors	卡卡山		弓杠岭		斗鸡台	
	高海拔	低海拔	高海拔	低海拔	高海拔	低海拔
N/%	0.65±0.09Aa	0.77±0.08Aa	0.56±0.03a	0.59±0.06Aa	0.68±0.11Aa	1.00±0.07a
C/%	6.72±1.03Aa	9.90±1.04Aa	6.18±0.29a	6.70±0.68Aa	7.08±0.60Ab	16.96±1.59a
SOC/%	4.39±0.19Aa	5.83±1.82Aa	4.20±0.85a	4.45±0.53Aa	3.87±0.36Ab	8.73±0.37a
TN/(g/kg)	6.52±0.92Aa	7.71±0.86Aa	5.66±0.35a	5.90±0.60Aa	6.86±1.14Aa	10.01±0.73a
TC/(g/kg)	67.27±10.34Aa	99.00±10.43Aa	61.78±2.98a	67.07±6.78Aa	70.78±6.05Ab	169.57±15.97a
TOC/(g/kg)	43.89±1.90Aa	58.44±10.56Aa	42.06±8.51a	44.52±5.32Aa	38.76±3.64Ab	87.31±3.70a
C/N	10.28±0.21Bb	12.86±0.13Aa	10.95±0.50a	11.36±0.19Aa	10.58±0.87Ab	16.93±0.77a
TP(g/kg)	1.36±0.18Aa	0.88±0.02Bb	0.98±0.16a	1.05±0.07Aa	1.01±0.01Aa	0.59±0.05b
pH	4.37±0.06Ba	4.43±0.04Ba	5.79±0.51a	5.41±0.13Aa	5.01±0.09Ab	6.41±0.29a
VWC/%	42.97±3.77Aa	47.07±2.24Aa	35.82±3.91a	40.65±1.29Aa	41.82±0.63Aa	48.27±8.38a
SBD/(g/cm ³)	0.99±0.02Aa	0.88±0.04Aa	0.77±0.01a	0.87±0.03Ba	1.00±0.06Aa	0.54±0.07b

SOC%: 有机碳含量 Soil organic carbon content; TN: 全氮 Total nitrogen; TC: 全碳 Total carbon; TOC: 总有机碳 Total organic carbon; TP: 全磷 Total phosphorus; VWC: 土壤含水量 Soil variable water content; SBD: 土壤容重 Soil bulk density; 表同一行中, 不同小写字母表示在海拔间差异显著 ($P < 0.05$), 不同大写字母表示相似海拔不同样地间 (卡卡山低海拔 VS 斗鸡台高海拔; 卡卡山高海拔 VS 弓杠岭低海拔) 差异显著 ($P < 0.05$)

3.2 不同山体植物功能小枝性状在海拔间的变化

斗鸡台、弓杠岭和卡卡山三处样地的灌丛小枝 SL(mm)、SD(mm)、SB(g) 和 SSL(mm/g)、TLM(g) 在不同海拔间均无显著性差异 ($P>0.05$, $P>0.05$, $P>0.05$) (图 1)。除卡卡山位点高海拔 SLA(cm^2/g) 显著大于低海拔外,斗鸡台和弓杠岭的 SLA 在海拔间并无显著差异 ($P>0.05$)。弓杠岭(3963 m)和卡卡山(3921 m)性状比较结果表明(图 1),位于弓杠岭低海拔的灌丛小枝 SL 显著大于卡卡山高海拔 ($P<0.05$),其余性状(SD、SB、SSL、SLA 和 TLM)均无显著差异 ($P>0.05$)。卡卡山低海拔(3836 m)和斗鸡台高海拔(3834 m)的海拔位置相似但生境类型不同,卡卡山低海拔为林草交错带,斗鸡台高海拔为开阔草甸。以生境类型作单因素方差分析发现,林草交错带的灌丛小枝 SL、SD、SB、SSL、SLA 和 TLM 与开阔草甸的小枝性状并无显著差异 ($P>0.05$)。

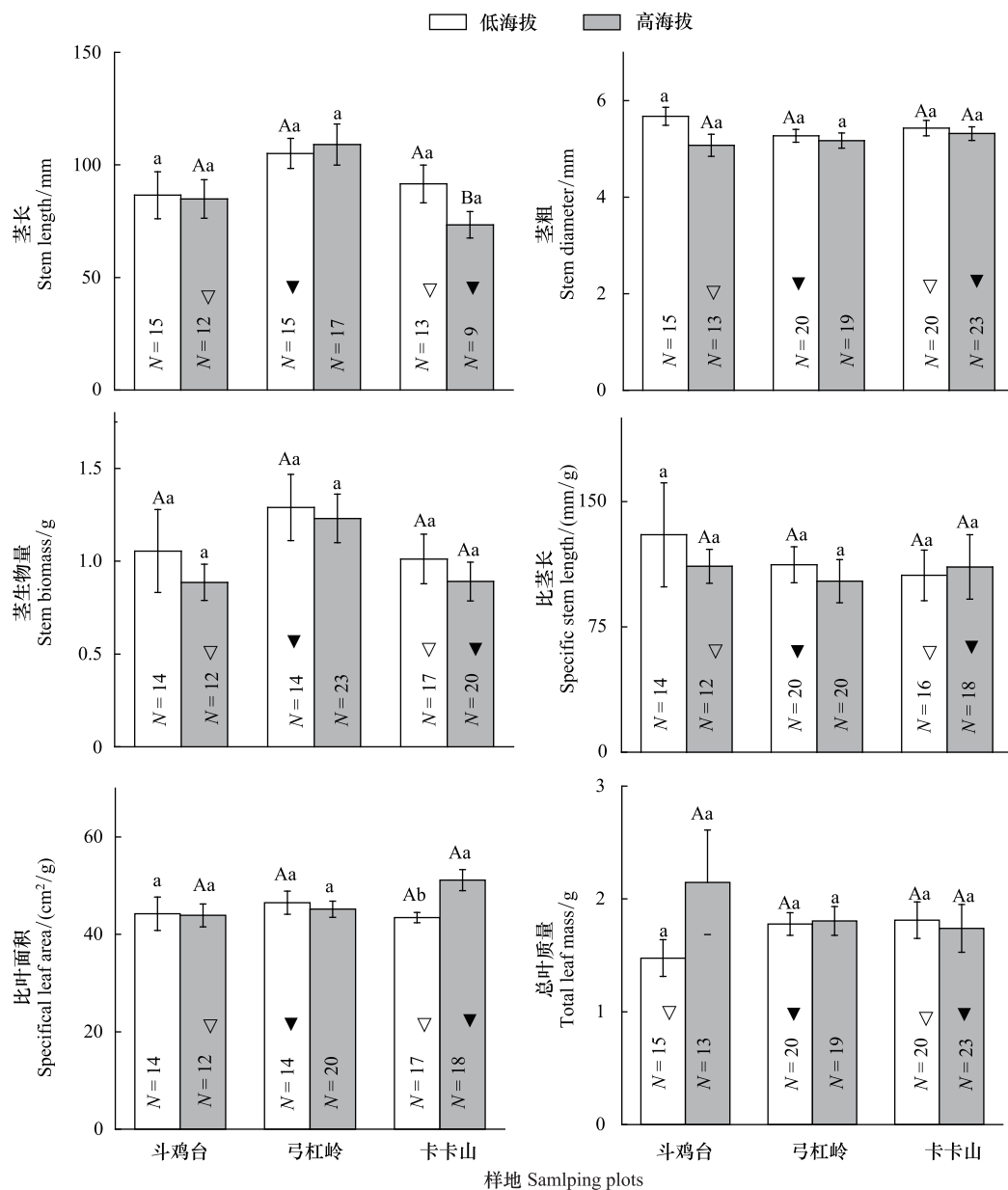


图 1 陇蜀杜鹃当年生小枝功能性状在三处样地海拔间的比较。

Fig.1 Comparison of the functional traits of the twigs of *R. przewalskii* in different elevations in three plots

不同小写字母表示在同一样地不同海拔间差异显著 ($P<0.05$); ▽, ▼ 分别表示不同样地的相似海拔, 不同大写字母表示在相似海拔不同样地间差异显著 ($P<0.05$)

3.3 陇蜀杜鹃功能小枝不同性状之间的相关关系

小枝性状间的相关性分析结果表明(表3),弓杠岭小枝 SL、SD 和 SB 两两之间均具有显著的正相关关系(低海拔 SB-SL $R^2=0.384$, $P<0.01$; SB-SD $R^2=0.281$, $P<0.01$; SL-SD $R^2=0.172$, $P<0.05$; 高海拔 SB-SL $R^2=0.425$, $P<0.01$; SB-SD $R^2=0.514$, $P<0.01$; SL-SD $R^2=0.329$, $P<0.01$),斗鸡台样点其小枝 SB 和 SL 有显著的正相关关系($R^2=0.512$, $P<0.05$; $R^2=0.580$, $P<0.01$),卡卡山低海拔 SB 与 SD 有显著正相关关系($R^2=0.381$, $P<0.01$)。进一步对具有显著相关性状进行异速生长分析发现(表3),斗鸡台小枝 SL 与 SB 在高、低海拔均为异速生长关系,且 SL 增加速率慢于 SB 累积的速率,其 SMA 斜率分别为 1.577(CI=1.060, 2.346)和 1.847(CI=1.074, 3.178)。弓杠岭高海拔小枝 SL 与 SB 为异速生长关系,且 SL 增加速率小于 SB 累积速率,其 SMA 斜率为 1.322(CI=1.010, 1.732),低海拔则为等速生长关系($P>0.05$, 表3);SD 和 SB 在高、低海拔均为异速生长关系,其 SMA 斜率分别为 4.145(CI=3.270, 5.252)和 3.928(CI=2.768, 5.574),SB 增加速率大于 SD 增加速率;SL 与 SD 在高、低海拔均为异速生长关系,且 SL 增加速率远大于 SD 增加速率,SL 增加的速率约 SD 增加速率的 2.8 倍。卡卡山低海拔 SB 与 SD 为异速生长关系,其 SMA 斜率为 5.404(CI=3.736, 7.816),表明 SB 累积速率比 SD 增加的速率快。

表3 陇蜀杜鹃功能小枝不同植物性状之间的异速生长分析
Table 3 Allometric growth between different plant traits of functional twigs of *R. przewalskii*

样点 Sampling plots	海拔 Elevations/m	因变量-自变量 y-x	R^2	P	斜率(95%置信区间) Slope (95% confidence interval)	等速生长检验 Test of isometry P
斗鸡台	低海拔	茎生物量-茎长	0.512	0.019	1.847(1.074, 3.178)	0.029
		茎生物量-茎粗	0.225	0.165	—	—
		茎长-茎粗	0.392	0.052	—	—
	高海拔	茎生物量-茎长	0.580	0.001	1.577(1.060, 2.346)	0.026
		茎生物量-茎粗	0.291	0.137	—	—
		茎长-茎粗	0.001	0.881	—	—
弓杠岭	低海拔	茎生物量-茎长	0.384	0.001	1.259(0.888, 1.785)	0.188
		茎生物量-茎粗	0.281	0.005	3.928(2.768, 5.574)	<0.001
		茎长-茎粗	0.172	0.043	2.838(1.917, 4.200)	<0.001
	高海拔	茎生物量-茎长	0.425	<0.001	1.322(1.010, 1.732)	0.042
		茎生物量-茎粗	0.514	<0.001	4.145(3.270, 5.252)	<0.001
		茎长-茎粗	0.329	<0.001	2.789(2.095, 3.713)	<0.001
卡卡山	低海拔	茎生物量-茎长	0.009	0.686	—	—
		茎生物量-茎粗	0.381	0.002	5.404(3.736, 7.816)	0.054
		茎长-茎粗	0.078	0.207	—	—
	高海拔	茎生物量-茎长	0.022	0.443	—	—
		茎生物量-茎粗	0.040	0.238	—	—
		茎长-茎粗	0.002	0.792	—	—

“—”表明无相关性,不再进行等速生长检验

3.4 不同山体处植物性状与关键环境因子的 CCA 排序

由表4可知,不同山体 CCA 排序前两轴的累计解释拟合变异均达到 98% 以上,说明 CCA 前两轴已能够较好地反映植物性状与土壤环境因子之间的关系。

由图2可以看出,斗鸡台高海拔的植物性状受 C% 和 C/N 影响, C% 对 SB 影响最大,其次为 SD 与 SL, C% 与 C/N 对 SLA 的作用大小差别不大。此外, SH 也受到 C/N 的影响。低海拔性状则受 C%、SOC% 和 TP 影响。其中 SH 与 C% 关联性最大,其次是 SOC%。SW、SB、SL、SD 和 SLA 则受 TP 影响, TP 对 SL、SD 影响最大,对 SB、SW 和 SLA 影响较小。

表 4 植物性状与环境因子 CCA 排序

Table 4 CCA ordinations of plant traits and environmental factors

样地 Plots	排序轴 Axis	高海拔 High elevation				低海拔 Low elevation			
		轴 1 Axis 1	轴 2 Axis 2	轴 3 Axis 3	轴 4 Axis 4	轴 1 Axis 1	轴 2 Axis 2	轴 3 Axis 3	轴 4 Axis 4
斗鸡台	特征值	0.0352	0.0158	0.268	0.0341	0.0705	0.0089	0.001	0.1241
	解释变异	9.66	13.98	87.42	96.77	32.85	36.97	37.45	95.23
	范式典范相关	0.3536	0.5084	0	0	0.6174	0.8738	0.2561	0
	解释拟合变异	69.07	100			87.7	98.71	100	
弓杠岭	特征值	0.0152	0.0026	0.0001	0.158	0.0013	0.0004	0.0863	0.0414
	解释变异	5.15	6.04	6.07	59.53	0.85	1.11	58.33	85.8
	范式典范相关	0.3039	0.1763	0.0513	0	0.1707	0.1276	0	0
	解释拟合变异	84.94	99.55	100		76.4	100		
卡卡山	特征值	0.0056	0.0037	0.0001	0.0652	0.0018	0.0002	0.0774	0.0343
	解释变异	5.12	8.44	8.56	67.88	1.47	1.63	63.58	91.05
	范式典范相关	0.3123	0.3464	0.206	0	0.1858	0.0612	0	0
	解释拟合变异	59.78	98.58	100		89.67	100		

弓杠岭高海拔植物性状受 SOC%、C/N 和 SBD 影响, SBD 对 SL 的影响作用最大, 其次为 SLA。SH 则受到 SOC% 和 C/N 影响。C/N 对 SH 的影响最大, 其次为 SW, 对 SB 影响作用最小。低海拔植物性状则受 C% 与 SOC% 的影响, SLA 受 C% 和 SOC% 影响最大, SB 和 SH 则主要受 SOC% 影响, SL 主要受 C% 影响(图 2)。

卡卡山高海拔植物性状受 C%、SBD 和 SOC% 影响。其中 SLA 主要受 SBD 影响, SOC% 其次。C% 对性状的影响 SH>SW>SD>SL>SB。低海拔植物性状受 SOC% 和 C/N 影响, 其中 SLA 主要受 SOC% 影响, C/N 其次。SOC% 对 SW 的影响最大, C/N 则影响 SL 和 SD(图 2)。

4 讨论

植物性状在面对环境胁迫时其表型具有高度的可塑性, 对提高在胁迫环境中的适合度有重要作用^[36-37]。山地木本植物其小枝性状在海拔梯度的变化已被广泛讨论, 但结果存在一定的差异。本研究发现小枝茎的形态在海拔间无显著差异, 且茎结构及其生物量并未表现出随海拔上升的变化, 但 Zhu 等^[38]在研究武夷山海拔梯度上三种森林群落的小枝与叶片关系变化时发现, 中海拔混交林的小枝茎生物量小于其他海拔的常绿林与阔叶林。李曼等^[39]在研究黄山松时发现, 随着海拔上升, 小枝茎长以及茎粗有上升的趋势, 而卢宏典^[40]关于黄山松小枝性状与海拔以及季节的关系研究时发现, 尽管在生长末期茎长、茎粗以及茎纤细率在海拔间无显著差异, 随着季节更替植物处于生长旺季时则表现出高海拔茎长、茎粗以及茎纤细率大于低海拔的现象。本研究与前人结果有异可能是与前人研究植物生活型及群落组成的不同, 其次海拔跨度小于前人所研究的海拔跨度。此外, 已有研究表明较长的小枝茎有助于增加光的获取以及提高繁殖成效^[5-6]。本研究发现弓杠岭(3963 m)的小枝茎显著长于卡卡山(3921 m)的茎, CCA 排序结果表明弓杠岭低海拔小枝长受土壤碳含量和有机碳含量影响, 而卡卡山高海拔小枝长受土壤碳含量和容重影响。而两位点的土壤碳氮比、pH 值和容重有显著差异, 故土壤容重可能是造成小枝茎长差异的原因。从样地信息看(表 1), 弓杠岭取样地在地势, 较卡卡山取样的山顶受到的风、雪等外界环境压力较小, 因此小枝茎增加受到的限制较小, 也可能是两个位点的小枝茎长有显著差异的原因。叶性状仅卡卡山位点比叶面积在海拔间有显著差异, 表现为低海拔大于高海拔。CCA 排序表明卡卡山两个海拔的比叶面积均受土壤有机碳含量的影响, 而卡卡山海拔间有机碳含量并无显著差异, 说明土壤有机碳含量并不是造成比叶面积差异的原因。有研究表明^[41]植物在高海拔较低海拔具有较小的比叶面积, 高海拔的比叶面积较小可能是对有限资源的适应性表现, 此外高海拔较大的风力容易给植物体造成损伤, 叶片面积减小使得比叶面积较小。CCA 排序结果表明茎叶性状受土壤因子影响, 且海拔间及

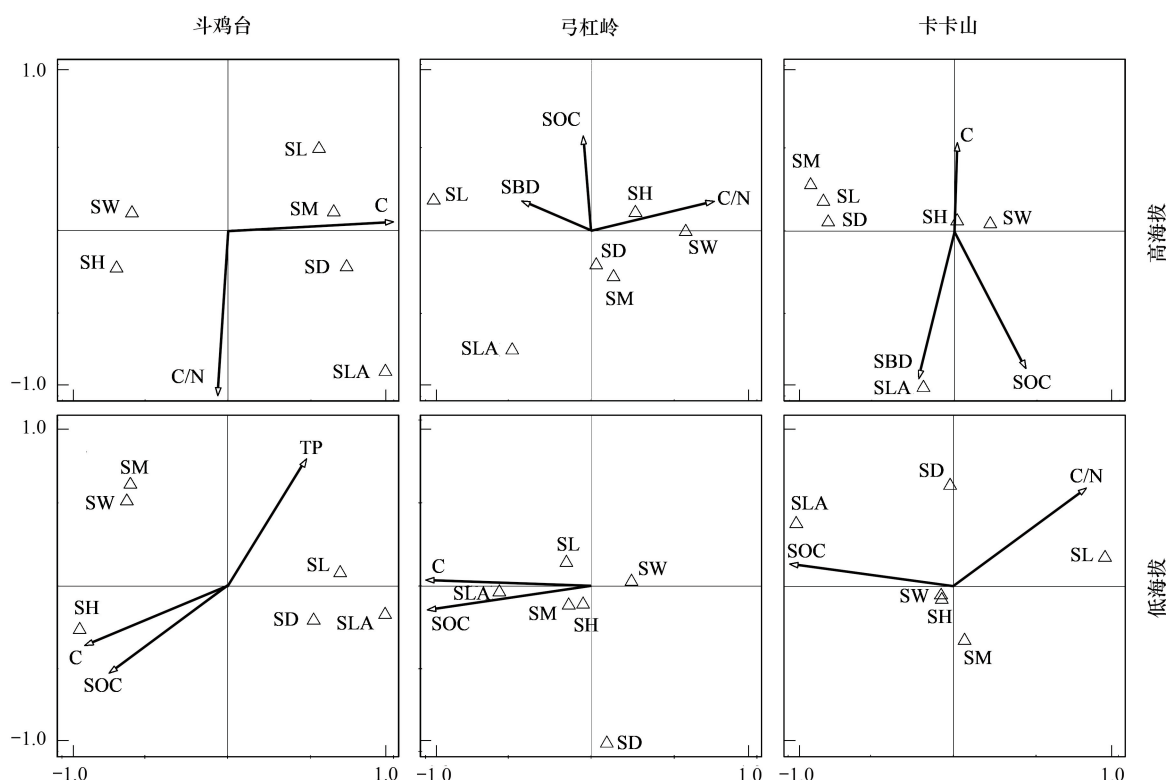


图2 三处陇蜀杜鹃植物性状与关键环境因子的 CCA 排序图

Fig.2 CCA ordination diagram of plant traits and significant environmental factors at three sites

SH: 灌丛高度 Shrub height; SW: 灌丛大小 Shrub width

样地间受影响程度及因子有差异。

向双^[42]关于亚热带阔叶林植物的研究得出茎生物量增长与茎长的异速生长指数约 1.5, 本研究结果与其大体一致, 但茎生物量与茎粗的异速生长指数约为 4.5, 显著大于前人的研究结果值^[40]。已有研究表明^[43]较高的木密度有助于增加茎对病原体以及外界物理伤害的抵抗力, 陇蜀杜鹃的茎生物量累积速率远大于径向生长速率可能是对于处在高寒生境下的一种保护机制。研究还发现茎结构与茎生物量在不同海拔以及样地表现出不完全一致的相关生长关系, 即具有相对高的空间异质性。如在弓杠岭位点, 随着海拔降低小枝茎长与茎生物量由异速生长关系转变为等速生长关系, 茎粗与茎生物量成异速生长关系, 且随海拔降低, 小枝茎生物量累积速率减慢。卡卡山低海拔茎粗与茎生物量呈异速生长关系, 至高海拔则变为不相关。可见茎结构与茎生物量相关关系较为复杂, 在海拔以及不同的样地间相关关系差异较大, 既与植物自身的物种属性和发育阶段有关, 也受到所处的生境的微环境以及种间关系等外部干扰作用。植物纵向的生长与捕获光的效率以及种子的扩散有关, 小枝纵向生长的同时需要进行径向生长以增强其机械支撑, 以及增加水分及养分的运输^[5], 所以二者之间的权衡是研究植物生活史对策重要内容之一^[43-44]。本研究发现陇蜀杜鹃当年生小枝纵向生长与径向生长也存在显著性异速生长的权衡关系, 且小枝的纵向生长速率约为径向生长速率的 2.8 倍, 远远大于陈国鹏^[45]研究的沙柳丛生枝其基径与枝长的异速生长指数结果 (值为 0.70), 这多半是因为选取的不同研究植物物种以及小枝与丛生枝的差别所导致。其研究中上端茎纵向生长的速率远大于径向生长的速率, 这就与本研究涉及的当年生小枝非常类似。当年生小枝茎长的增加是上部竞争资源的需要, 植物茎干在群落中所处的空间位置决定了其竞争能力和对资源的获取能力^[46], 而使得植物生长过程中, 当年生小枝纵向生长速率较高。因此当年生小枝作为代谢活跃的构件在纵向生长的速率远远大于径向生长。但是, 斗鸡台与卡卡山的小枝茎长与茎粗并未表现出明显的相关关系, 这多半与植物发育阶段以及所处群落结构有关, 已有研究表明

植物的异速生长指数并非固定不变^[47-49]。

5 结论

沿着海拔梯度所产生的土壤因子变化是高寒地带陇蜀杜鹃灌丛的小枝茎叶性状产生差异的原因之一。小枝茎生物量的累计速率大于茎长和茎粗的增加速率,提高了小枝的机械支撑作用,避免在伸长以及增粗的过程中受到外界的机械损伤。当年生小枝作为代谢活跃的构件,为了占取空间上的有利位置,其纵向生长的速率远大于径向生长。

参考文献 (References):

- [1] Pigliucci M, Murren C J, Schlichting C D. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental Biology*, 2006, 209 (12): 2362-2367.
- [2] Li Y G, Liu X H, Ma J W, Zhao X M, Xu L A. Phenotypic variation in *Phoebe bournei* populations preserved in the primary distribution area. *Journal of Forestry Research*, 2018, 29(1): 35-44.
- [3] Aiba S I, Kitayama K. Structure, composition and species diversity in an altitude-substrate matrix of rain forest tree communities on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology*, 1999, 140(2): 139-157.
- [4] Thomas S C, Winner W E. Photosynthetic differences between saplings and adult trees: an integration of field results by meta-analysis. *Tree Physiology*, 2002, 22(2/3): 117-127.
- [5] Wang X P, Fang J Y, Tang Z Y, Zhu B. Climatic control of primary forest structure and DBH-height allometry in Northeast China. *Forest Ecology and Management*, 2006, 234(1/3): 264-274.
- [6] Feldpausch T R, Banin L, Phillips O L, Baker T R, Lewis S L, Quesada C A, Affum-Baffoe K, Arets E J M M, Berry N J, Bird M, Brondizio E S, de Camargo P, Chave J, Djagbletey G, Domingues T F, Drescher M, Fearnside P M, França M B, Fyllas N M, Lopez-Gonzalez G, Hladik A, Higuchi N, Hunter M O, Iida Y, Salim K A, Kassim A R, Keller M, Kemp J, King D A, Lovett J C, Marimon B S, Marimon-Junior B H, Lenza E, Marshall A R, Metcalfe D J, Mitchard E T A, Moran E F, Nelson B W, Nilus R, Nogueira E M, Palace M, Patiño S, Peh K S H, Raventos M T, Reitsma J M, Saiz G, Schrödt F, Sonké B, Taedoumg H E, Tan S, White L, Wöll H, Lloyd J. Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences*, 2011, 8(5): 1081-1106.
- [7] Niklas K J, Cobb E D. Size-dependent variation in plant form. *Current Biology*, 2017, 27(17): R900-R905.
- [8] 龙嘉翼, 赵宇萌, 孔祥琦, 陈治羊, 王秀松, 赵凯, 曹然, 黄丽莎, 吕娇, 崔义, 余玉磊, 徐程扬. 观赏灌木小枝和叶性状在林下庇荫环境中的权衡关系. *生态学报*, 2018, 38(22): 8022-8030.
- [9] Yang D M, Niklas K J, Xiang S, Sun S C. Size-dependent leaf area ratio in plant twigs: implication for leaf size optimization. *Annals of Botany*, 2010, 105(1): 71-77.
- [10] Meng F Q, Cao R, Yang D M, Niklas K J, Sun S C. Trade-offs between light interception and leaf water shedding: a comparison of shade- and sun-adapted species in a subtropical rainforest. *Oecologia*, 2014, 174(1): 13-22.
- [11] Osada N. Height-dependent changes in shoot structure and tree allometry in relation to maximum height in four deciduous tree species. *Functional Ecology*, 2011, 25(4): 777-786.
- [12] 李利平, 安尼瓦尔·买买提, 王襄平. 新疆山地针叶林乔木胸径-树高关系分析. *干旱区研究*, 2011, 28(1): 47-53.
- [13] Niklas K J, Kerchner V. Mechanical and photosynthetic constraints on the evolution of plant shape. *Paleobiology*, 1984, 10: 79-101.
- [14] Yagi T, Kikuzawa K. Patterns in size-related variations in current-year shoot structure in eight deciduous tree species. *Journal of Plant Research*, 1999, 112(3): 343-352.
- [15] 李俊慧, 彭国全, 杨冬梅. 常绿和落叶阔叶物种当年生小枝茎长度和茎纤细率对展叶效率的影响. *植物生态学报*, 2017, 41(6): 650-660.
- [16] Körner C. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 2007, 22(11): 569-574.
- [17] Xiang S, Wu N, Sun S C. Within-twigs biomass allocation in subtropical evergreen broad-leaved species along an altitudinal gradient: allometric scaling analysis. *Trees*, 2009, 23(3): 637-647.
- [18] Malhi Y, Silman M, Salinas N, Bush M, Meir P, Saatchi S. Introduction: elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Global Change Biology*, 2010, 16(12): 3171-3175.
- [19] 罗璐, 申国珍, 谢宗强, 喻杰. 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. *生态学报*, 2011, 31(21): 6420-6428.
- [20] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. *中国科学: 生命科学*, 2015, 45(4): 325-339.
- [21] Westoby M, Wright I J. The leaf size-twigs size spectrum and its relationship to other important spectra of variation among species. *Oecologia*, 2003, 135(4): 621-628.
- [22] Sun S C, Jin D M, Shi P L. The leaf size-twigs size spectrum of temperate woody species along an altitudinal gradient: an invariant allometric scaling relationship. *Annals of Botany*, 2006, 97(1): 97-107.

- [23] 李亚男, 杨冬梅, 孙书存, 高贤明. 杜鹃花属植物小枝大小对小枝生物量分配及叶面积支持效率的影响: 异速生长分析. 植物生态学报, 2008, 32(5): 1175-1183.
- [24] 刘志国, 蔡永立, 李恺. 亚热带常绿阔叶林植物叶-小枝的异速生长. 植物生态学报, 2008, 32(2): 363-369.
- [25] Milla R. The leafing intensity premium hypothesis tested across clades, growth forms and altitudes. *Journal of Ecology*, 2009, 97(5): 972-983.
- [26] 李志波, 李平衡, 王权, 徐璐. 梭梭和多枝怪柳的末端小枝异速生长特征研究. 植物研究, 2013, 33(3): 274-281.
- [27] Yang X D, Yan E R, Chang S X, Wang X H, Zhao Y T, Shi Q R. Twig-leaf size relationships in woody plants vary intraspecifically along a soil moisture gradient. *Acta Oecologica*, 2014, 60: 17-25.
- [28] Wright I J, Falster D S, Pickup M, Westoby M. Cross-species patterns in the coordination between leaf and stem traits, and their implications for plant hydraulics. *Physiologia Plantarum*, 2006, 127(3): 445-456.
- [29] 关文彬, 吴建安, 梁广林, 王棒, 马克明, 刘国华, 汪西林. 岷江源区植被分类及其主要类型//中国生物多样性保护与研究进展——第五届全国生物多样性保护与持续利用研讨会论文集. 杭州: 中国科学院生物多样性委员会, 国家环境保护总局自然生态保护司, 国家林业局野生动植物保护司, 国家海洋局环境保护司, 2002: 288-300.
- [30] 王乾. 岷江源区种子植物图谱. 成都: 四川大学出版社, 2016: 1-2.
- [31] 徐波, 王金牛, 石福孙, 高景, 吴宁. 青藏高原东缘野生暗紫贝母生物量分配格局对高山生态环境的适应. 植物生态学报, 2013, 37(3): 187-196.
- [32] Harvey P H, Pagel M D. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford: Oxford University Press, 1991.
- [33] Warton D I, Wright I J, Falster D S, Westoby M. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 2006, 81(2): 259-291.
- [34] Falster D. User's guide to SMATR: standardised major axis tests & routines version 2.0, copyright 2006[2020-04-23] https://manualzz.com/doc/4151511/user-s-guide-to-smatr-standardised-major-axis-tests-and-ro...?__cf_chl_jschl_tk__=2e85e7de598c6d2c258b93d9f8253a93178432cf-1596186506-0-Aa75WJBGdYyBCC8Pwta_to5XWRZWYj7o_QhtW38MTdfsdOVp7Hd49xExq8S2HwLPArWtXIVAAAs8dFgphBPUuUn_gwJf89SCs_YMP92s4uT8RVvK83-X5DuJuLWKZTEhXk2MR0gyFLQF16FJc7ZH0lm8SLOP_SNK44na0gJgA8N_D1bj5Wh9hTc0Q7RToS-j_ZE6q-5PVNI_ggzuz3-BzNwvJTzsfFa7WghUu7XDs06D0eNYui6GP5wPc9ioyjr1PVLALSbt2LNhy9w4zV316i62WCvauEwdA8b3or6PL0VCxZPPLG_Gnc30mCt_yJhZx0a5AhJOINCh2F3U_DJl1eYB1w3eazHWZTuuBygHG0I7_Hzj3KKhmf2CLw5DJuwDtmFs7qLhHhZUtX_8VM1pW31w8kDeSLPn_C5Pa5K4QT3W43wW0DhXlalGVBSzAA56g.
- [35] Mench M, Bes C. Assessment of ecotoxicity of topsoils from a wood treatment site. *Pedosphere*, 2009, 19(2): 143-155.
- [36] Maherali H, DeLucia E H. Influence of climate-driven shifts in biomass allocation on water transport and storage in ponderosa pine. *Oecologia*, 2001, 129(4): 481-491.
- [37] 郭茹, 温仲明, 王红霞, 戚德辉. 延河流域植物叶性状间关系及其在不同植被带的表达. 应用生态学报, 2015, 26(12): 3627-3633.
- [38] Zhu G J, Niklas K J, Li M, Sun J, Lyu M, Chen X P, Wang M T, Zhong Q L, Cheng D L. "Diminishing Returns" in the scaling between leaf area and twig size in three forest communities along an elevation gradient of Wuyi mountain, China. *Forests*, 2019, 10(12): 1138.
- [39] 李曼, 郑媛, 郭英荣, 程林, 卢宏典, 郭炳桥, 钟全林, 程栋梁. 武夷山不同海拔黄山松枝叶大小关系. 应用生态学报, 2017, 28(2): 537-544.
- [40] 卢宏典. 武夷山黄山松小枝主要性状及其与海拔、季节关系研究[D]. 福州: 福建师范大学, 2016.
- [41] 向琳, 陈芳清, 耿梦娅, 王玉兵, 吕坤, 杨世林. 井冈山鹿角杜鹃群落灌木层植物叶功能性状对海拔梯度的响应. 热带亚热带植物学报, 2019, 27(2): 129-138.
- [42] 向双. 中国西部亚热带常绿阔叶林木本植物小枝功能生态学初步研究[D]. 成都: 中国科学院成都生物研究所, 2008.
- [43] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich D E, Reich P B, ter Steege H, Morgan H D, van der Heijden M G A, Pausas J G, Poorter H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51: 335-380.
- [44] 李涛. 荒漠植物异速生长指数及其空间格局适应降雨梯度变化的规律与机制研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2010.
- [45] 陈国鹏. 沙柳丛生枝异速生长关系与数量动态研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2016.
- [46] King D A, Maindonald J H. Tree architecture in relation to leaf dimensions and tree stature in temperate and tropical rain forests. *Journal of Ecology*, 1999, 87(6): 1012-1024.
- [47] Aiba S I, Kohyama T. Crown architecture and life-history traits of 14 tree species in a warm-temperate rain forest: significance of spatial heterogeneity. *Journal of Ecology*, 1997, 85(5): 611-624.
- [48] 樊艳文, 王襄平, 曾令兵, 武嫻. 北京栓皮栎林胸径—树高相关生长关系的分析. 北京林业大学学报, 2011, 33(6): 146-150.
- [49] 卢妮妮, 王新杰, 张鹏, 高志雄, 郭琦, 陈阳, 李海萍. 不同林龄杉木胸径树高与冠幅的通径分析. 东北林业大学学报, 2015, 43(4): 12-16.