

DOI: 10.20103/j.stxb.202308301865

王钰雯, 何梅香, 江国东, 尹鹏翔, 应文博, 杨青松. 乌蒙乡不同海拔梯度刺叶高山栎叶功能性状特征及其对环境因子的响应. 生态学报, 2024, 44(16): 7238-7248.

Wang Y W, He M X, Jiang G D, Yin P X, Ying W B, Yang Q S. Characteristics of leaf functional traits of *Quercus spinosa* and their responses to environmental factors at different altitude gradients in Wumeng township. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(16): 7238-7248.

乌蒙乡不同海拔梯度刺叶高山栎叶功能性状特征及其对环境因子的响应

王钰雯^{1,2}, 何梅香^{1,2}, 江国东^{1,2}, 尹鹏翔^{1,2}, 应文博^{1,2}, 杨青松^{1,2,*}

1 云南民族大学 民族药资源化学国家民族事务委员会-教育部重点实验室, 昆明 650504

2 云南民族大学 民族医药学院, 昆明 650504

摘要: 为理解刺叶高山栎 (*Quercus spinosa*) 对于高海拔环境的适应机制, 探究其生态适应策略, 通过测定云南禄劝乌蒙乡三个不同海拔梯度样地刺叶高山栎的 12 个叶功能性状特征, 利用方差分解分析和冗余分析揭示叶功能性状对环境因子的响应, 进一步利用叶片性状网络与主成分分析对其生存适应策略进行解析。结果表明: (1) 乌蒙乡刺叶高山栎叶功能性状均存在变异, 变异系数范围在 6.12%—54.97% 之间, 其中叶含水量变异程度最高, 变异系数为 54.97%, 叶碳含量变异程度最小, 变异系数为 6.12%; (2) 乌蒙乡刺叶高山栎绝大部分叶功能性状存在显著的沿海拔分异规律: 比叶面积、叶绿素含量、叶碳含量和叶氮含量均随海拔上升呈显著上升趋势, 叶厚度、叶干重、叶干物质含量、叶含水量和叶碳氮含量比沿海拔上升呈显著下降趋势; (3) 研究区域内, 土壤因子对刺叶高山栎叶功能性状变异起决定作用, 土壤总钾、总氮、速效磷与含水量是重要土壤因子; (4) 乌蒙乡刺叶高山栎形成以比叶面积为中心的叶功能性状网络, 并通过调节以叶碳含量为代表性状 (即资源获取) 与叶氮磷含量比为代表性状 (即养分利用) 两个功能模块适应环境变化; (5) 研究区域内, 在不同海拔梯度分布的刺叶高山栎适应环境变化采取不同经济策略: 高海拔分布的刺叶高山栎通过提高光合效率以及采取更为积极的“快速投资-收益型”资源策略以适应生境。总之, 乌蒙乡不同海拔梯度刺叶高山栎叶功能性状沿海拔梯度分异明显, 土壤养分及其含水量是造成这种分异的主要因素, 导致了不同的适应策略产生。

关键词: 刺叶高山栎; 叶功能性状; 土壤因子; 叶经济谱; 生态策略

Characteristics of leaf functional traits of *Quercus spinosa* and their responses to environmental factors at different altitude gradients in Wumeng township

WANG Yuwen^{1,2}, HE Meixiang^{1,2}, JIANG Guodong^{1,2}, YIN Pengxiang^{1,2}, YING Wenbo^{1,2}, YANG Qingsong^{1,2,*}

1 Key Laboratory of Ethnic Medicine Resource Chemistry, State Ethnic Affairs Commission & Ministry of Education, Yunnan Minzu University, Kunming 650504, China

2 School of Ethnomedicine and Ethnopharmacy, Yunnan Minzu University, Kunming 650504, China

Abstract: To understand the ecological adaptation mechanism and strategies of *Q. spinosa* to high-altitude environments, 12 leaf functional traits (here after LFTs) of the alpine oaks from three different altitudinal plots in Wumeng township, Luquan, Yunnan, China were characterized. Furthermore, variance partitioning analysis (VPA) and redundancy analysis (RDA) were used to reveal the response of the LFTs to environmental factors, and leaf trait networks (LTNs) and principal component analysis (PCA) were employed to analyze the survival adaptation strategies of the species. The results showed that: (1) All the LFTs of the oaks in Wumeng township were variable, with the coefficients of variation ranging from 6.12%

基金项目: 国家自然科学基金 (31460137); 云南省高层次人才支持计划项目 (YNWR-QNBJ-2020-287)

收稿日期: 2023-08-30; **网络出版日期:** 2024-06-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yangqskm@163.com

to 54.97%, of which leaf water content (LWC) had the highest degree of variation with a coefficient of variation of 54.97%, and leaf carbon content (LCC) had the lowest with a coefficient of variation of 6.12%. (2) Significant change trend along the increase in altitude were observed in the most LFTs of the oak in Wumeng township. There was a significant upward trend as the altitude increases in the specific leaf area (SLA), chlorophyll content (CC), LCC, and leaf nitrogen content (LNC), while there was a significant downward trend in the leaf thickness (LT), leaf dry weight (LDW), leaf dry matter content (LDMC), LWC, and carbon-to-nitrogen ratio (C/N). (3) In the study area, soil factors determined the variation in LFTs of the oak, and among the different soil factors, the total kalium content (TK), total nitrogen content (TN), available phosphorus content (AP) and soil water content (SWC) were stand out as important soil factors. (4) Centered around the specific leaf area (SLA), a network was formed among the various LFTs of the oak in Wumeng township. The species adaption to the environmental changes through the network was adjusted by two functional modules: resource acquisition functional (RAF) module represented by the LCC and nutrient utilization functional (NUF) module represented by the nitrogen-to-phosphorus ratio (N/P). (5) In the study area, the different economic strategies adapting to environmental changes were discovered in the oak at different elevation gradients. An improved photosynthetic efficiency and more proactive “fast investment-return” resource strategy were took by the oak at high altitudes to adapt to the high-altitude habits. In conclusion, the significant variation was observed in the LFTs of *Q. spinosa* along the altitude gradients in Wumeng Township, and nutrients and water content of the soil were the main factors causing the variation, which leading to the generation of different adaptation strategies.

Key Words: *Quercus spinosa*; leaf functional traits; soil factors; leaf economics spectrum; ecological strategies

植物功能性状是能够代表植物生态策略的形态、生理及物候等特征,能决定植物如何响应环境因子和影响生态系统属性^[1-3]。在多种植物适应性进化的过程中,叶片性状对环境变化较为敏感且表现出较大的可塑性。因此研究者们致力于通过对植物叶片性状的研究,解析不同植物对不同的环境条件表现出的不同适应策略,反映植物在自然生长条件下适应环境的最优原则^[4-6]。如 Hecking 等^[7]对横跨纽约和新英格兰北部山地的温带-北方森林 13 种树种的 9 种叶性状数据进行了分析,结果表明树种生态策略与资源获取和对环境的耐受性之间的权衡有关;王超等^[8]对不同海拔梯度上(3800—4300m)急尖长苞冷杉叶片功能性状的变异特征及各性状与环境因子之间的相互关系进行研究,猜测急尖长苞冷杉通过保守的资源权衡策略适应高海拔的逆境环境。近年来,通过复杂网络的理念可视化植物多种性状间的关系,并利用网络参数来量化多种性状关系的变化,为揭示植物对环境或资源变化响应与适应策略提供了全新的方法,为分析植物生存策略与适应对策提供了重要帮助^[9-12]。

刺叶高山栎(*Q. spinosa*)为壳斗科(Fagaceae)栎属常绿树种,刺叶高山栎及其近缘种在我国是构成硬叶常绿阔叶林的重要建群种与优势种,在我国西南屏障地区具有非常重要的生态作用^[13-15]。刺叶高山栎的核心分布范围在海拔 1900—2900m,对极端环境具有很强的适应性^[16],目前对于刺叶高山栎的研究集中于其生理生态、系统发育、进化历史及遗传结构等方面^[17-19],对于其叶片功能性状的特征及其生态适应策略研究报道较少^[20]。基于 12 个叶功能性状及其网络并结合环境因子相关性分析,本研究试图回答:1) 乌蒙乡不同海拔分布刺叶高山栎叶功能性状的分异如何? 其与海拔之间存在怎样的关系? 2) 乌蒙乡刺叶高山栎叶功能性状不同海拔变异的影响因素有哪些? 其是如何适应这些影响因素的?

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究区域位于云南省昆明市禄劝县乌蒙乡,该乡位于乌蒙山脉腹地(图 1)。研究区域为亚热带季风性湿润气候,年均气温在 13.4—15.6℃,降水量在 1000—1300mm 之间,区内日照时数约为 1000h,年日照率约为 25%,无霜期为 210d—220d^[21]。乌蒙乡海拔在 2400—2900m 分布着保存完好的刺叶高山栎林,是研究不同海拔梯度刺叶高山栎叶功能性状生态适应规律的理想区域。

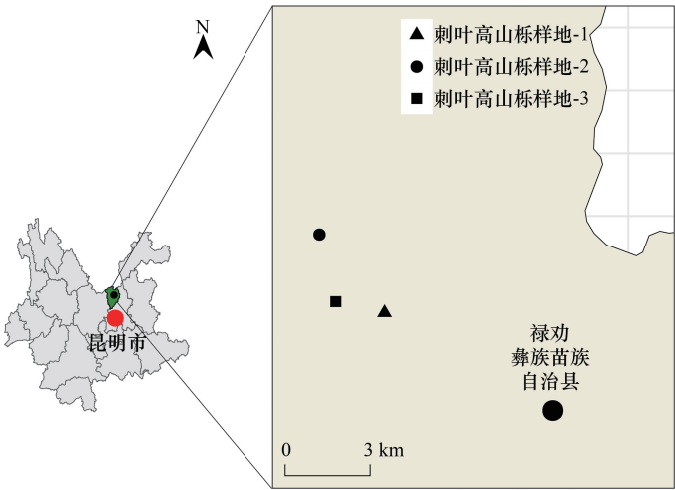


图 1 研究区域位置图

Fig.1 Location map of the study area

1.2 野外调查

于 2022 年 7 月分别选取低海拔((2423±50)m)、中海拔((2624±50)m)、高海拔((2897±50)m)分布的三个刺叶高山栎样地(50m×50m)进行样方调查和材料采集,样地基本信息见表 1。叶片的采集方法参照植物功能性状测量标准手册^[1]。同时采用五点采样法采集表层 0—20cm 的土壤制成混样。叶片与土壤样品做好标记后带回实验室进行分析。

表 1 三个不同海拔梯度刺叶高山栎样地基本信息

Table 1 General information of *Quercus spinosa* sample plots at three different altitude gradients

海拔 Altitude/m	经度 Latitude	纬度 Elevation	年均温 MAT/℃	年降水量 MAP/mm	坡向 Aspect/(°)	坡位 Slope position	坡度 Slope/(°)	土壤类型 Soil type
2423	26°2'56.31"E	102°47'36.16"N	9.6	1071	东北 38	中坡	25.8667	黄壤
2624	26°4'26.73"E	102°46'13.14"N	11.8	1002	东 88	中坡	28.4667	黄棕壤
2897	26°3'9.08"E	102°46'33.99"N	11.8	1002	北 3	中坡	15.7333	砖红壤

MAT:年均温 Mean annual temperature;MAP:年降水量 Mean annual precipitation

1.3 实验方法

每个样方各取出 30 片完整、无虫食、大小均匀的叶片用于叶功能性状和生态化学计量指标的测定。首先,参照肖迪等^[22]用电子天平(精度:0.0001g)分别称量叶鲜重(Leaf fresh weight, LFW)、叶片饱和鲜重(Leaf saturated fresh weight, LSFW)和叶干重(Leaf dry weight, LDW)。通过 Image J 软件计算叶面积(Leaf area, LA),游标卡尺测量叶片厚度(Leaf thickness, LT)。上述测量均重复 3 次,取平均值。根据上述指标,再分别计算:

比叶面积(Specific leaf area, SLA): $SLA = LA/LDW$;

叶干物质含量(Leaf dry matter content, LDMC): $LDMC = LDW/LSFW$;

叶含水量(Leaf water content, LWC): $LWC = (LFW - LDW)/LFW$ 。

用乙醇法^[23]测定叶绿素含量(Chlorophyll content, CC),用重铬酸钾外加热法^[24]测定叶片碳含量(Leaf carbon content, LCC);用德国 SEAL AA3 型连续流动分析仪^[25]测定叶片氮含量(Leaf nitrogen content, LNC)、磷含量(Leaf phosphorus content, LPC)以及土壤全氮含量(Total nitrogen content, TN)、全磷含量(Total phosphorus content, TP)和有效磷含量(Available phosphorus content, AP);用普析 A3 AFG-12 型火焰原子吸收

分光光度计^[26]测定土壤全钾含量(Total kalium content, TK)和速效钾含量(Available kalium content, AK);用玻璃电极法测定土壤的 pH 值;参照乔胜英^[27]测定土壤含水量(Soil water content, SWC)和容重(Soil bulk density, SBD)。

1.4 数据分析

用 Microsoft Excel 2010 对数据进行初步整理,在 R 4.2.0 中完成数据分析和绘图。采用单因素方差分析(One-way, ANOVA)以及 Tukey 多重比较评估叶功能性状、元素含量及土壤因子间的差异;用最小二乘法线性回归(OLS)分析叶功能性状沿海拔的分异规律;用主成分分析(PCA)、冗余分析(RDA)以及方差分解分析(VPA)探讨功能性状与环境因子间相互关系^[28]。用 igraph 包绘制叶功能性状网络,其余绘图用 ggplot2 包完成。

2 结果与分析

2.1 乌蒙乡刺叶高山栎叶功能性状及土壤因子特征

方差分析结果表明,乌蒙乡刺叶高山栎叶功能性状的变异系数范围在 6.12%—54.97%之间(表 2)。LCC 在不同海拔的刺叶高山栎叶片中最为稳定,变异系数为 6.12%;而 LWC 表现出较强的变异,变异系数为 54.97%。除 LT、SLA、LCC、C/N、N/P 是高低海拔间差异显著,与中海拔差异不显著外,其余的性状在三个不同海拔间均存在显著差异(表 2)。值得注意的是,C/P 是高低海拔间差异不显著,而与中海拔差异显著。

依据变异系数大小,本研究认为主要受遗传因素调控的叶功能性状有:LDMC、LCC、LNC、C/N(变异系数 CV≤10%);受遗传与环境因素共同调控的性状有:LT、SLA、CC、LPC、N/P、C/P(10%<CV≤30%);主要受环境因素调控的性状有:LDW、LWC(CV>30%)。

表 2 不同海拔梯度刺叶高山栎叶功能性状参数及其变异系数

Table 2 Values and variation coefficient of the LFTs of *Quercus spinosa* at different altitude gradients

叶功能性状 Leaf functional trait	2423m	2624m	2897m	变异系数 CV/%
叶厚度 LT/mm	0.32±0.02a	0.33±0.04a	0.30±0.03b	11.31
叶干重 LDW/g	0.36±0.03a	0.25±0.05b	0.19±0.05c	31.44
比叶面积 SLA/(cm ² /g)	76.86±3.60a	76.64±8.18a	93.75±18.5b	17.27
叶干物质含量 LDMC/%	59.04±4.46a	52.66±5.05b	55.44±3.42c	9.06
叶含水量 LWC/%	17.31±6.53a	32.29±8.67b	10.62±1.11c	54.97
叶绿素含量 CC/(mg/g)	2.18±0.30a	3.41±0.19b	4.12±0.33bc	26.27
叶碳含量 LCC/(mg/g)	420.82±26.09a	457.83±9.29b	467.25±86.00b	6.12
叶氮含量 LNC/(mg/g)	11.72±0.23a	13.85±0.25b	14.11±0.28c	8.35
叶磷含量 LPC/(mg/g)	0.94±0.13a	1.4±0.26b	1.06±0.16c	24.18
碳氮含量比 C/N	36.03±2.59a	33.08±0.99b	33.04±5.75b	6.86
氮磷含量比 N/P	12.73±1.48a	10.26±2.20a	13.65±2.10b	19.73
碳磷含量比 C/P	456.19±56.22a	340.45±78.67b	446.72±83.60a	20.60

LFTs:叶片功能性状 Leaf functional traits; CV:变异系数 Coefficient of variation; LT:叶厚度 Leaf thickness; LDW:叶干重 Leaf dry weight; SLA:比叶面积 Specific leaf area; LDMC:叶干物质含量 Leaf dry matter content; LWC:叶含水量 Leaf dry matter content; CC:叶绿素含量 Chlorophyll content; LCC:叶碳含量 Leaf carbon content; LNC:叶氮含量 Leaf nitrogen content; LPC:叶磷含量 Leaf phosphorus content; C/N:碳氮含量比; N/P:氮磷含量比; C/P:碳磷含量比;表中同行的不同字母表示差异显著($P<0.05$)

土壤因子的变异系数范围在 9.76%—63.08%之间(表 3),变异最小的土壤因子是 AK,变异系数为 9.76%,变异最大的是 TN,变异系数为 63.08%。总体上,乌蒙乡不同海拔土壤环境存在显著异质性,除 pH、AK 是高低海拔间差异明显,与中海拔差异不明显外,其余的土壤因子在三个不同海拔间均存在显著差异(表 3)。

2.2 乌蒙乡刺叶高山栎叶功能性状沿海拔的分异

线性回归分析结果显示,SLA、CC、LCC 和 LNC 含量随海拔上升呈显著上升趋势,且存在高相关性,相关系数均超过 0.5,CC 与海拔的相关系数甚至达到了 0.92(图 2);LT、LDW、LDMC、LWC 和 C/N 沿海拔上升呈显著下降趋势,LDW 和 C/N 与海拔存在高相关性,相关系数分别达到 0.82 和 0.57;LPC 和 N/P 随海拔上升略有升高,C/P 在不同海拔没有分异,但均不显著。

表 3 不同海拔梯度土壤因子指标数值及其变异系数

Table 3 Values and variation coefficient of the soil factors indicators at different altitude gradients

土壤因子 Soil factors	2423m	2624m	2897m	变异系数 CV/%
土壤酸碱值 pH	5.21±0.53a	5.5±0.45ab	5.72±0.78b	11.56
土壤含水量 SWC/%	19.22±4.32a	41.1±11.5b	31.88±8.87c	40.66
土壤容重 SBD/(kg/m ³)	1.79±0.27a	1.10±0.22b	1.34±0.25c	26.65
土壤总氮 TN/(mg/g)	0.84±0.29a	6.14±1.02b	7.86±1.05c	63.08
土壤总磷 TP/(mg/g)	3.10±0.26a	3.94±0.58b	5.00±1.2c	27.49
土壤总钾 TK/(mg/g)	9.34±1.08a	3.53±0.37b	6.9±1.26c	39.2
速效磷 AP/(mg/g)	0.45±0.14a	0.35±0.12b	0.64±0.14c	37.81
速效钾 AK/(mg/g)	0.05±0.01a	0.05±0.01a	0.06±0.01b	9.76

pH:土壤酸碱值;SWC:土壤含水量 Soil water content;SBD:土壤容重 Soil bulk density;TN:土壤总氮 Total nitrogen content;TP:土壤总磷 Total phosphorus content;TK:土壤总钾 Total kalium content;AP:速效磷 Available phosphorus content;AK:速效钾 Available kalium content

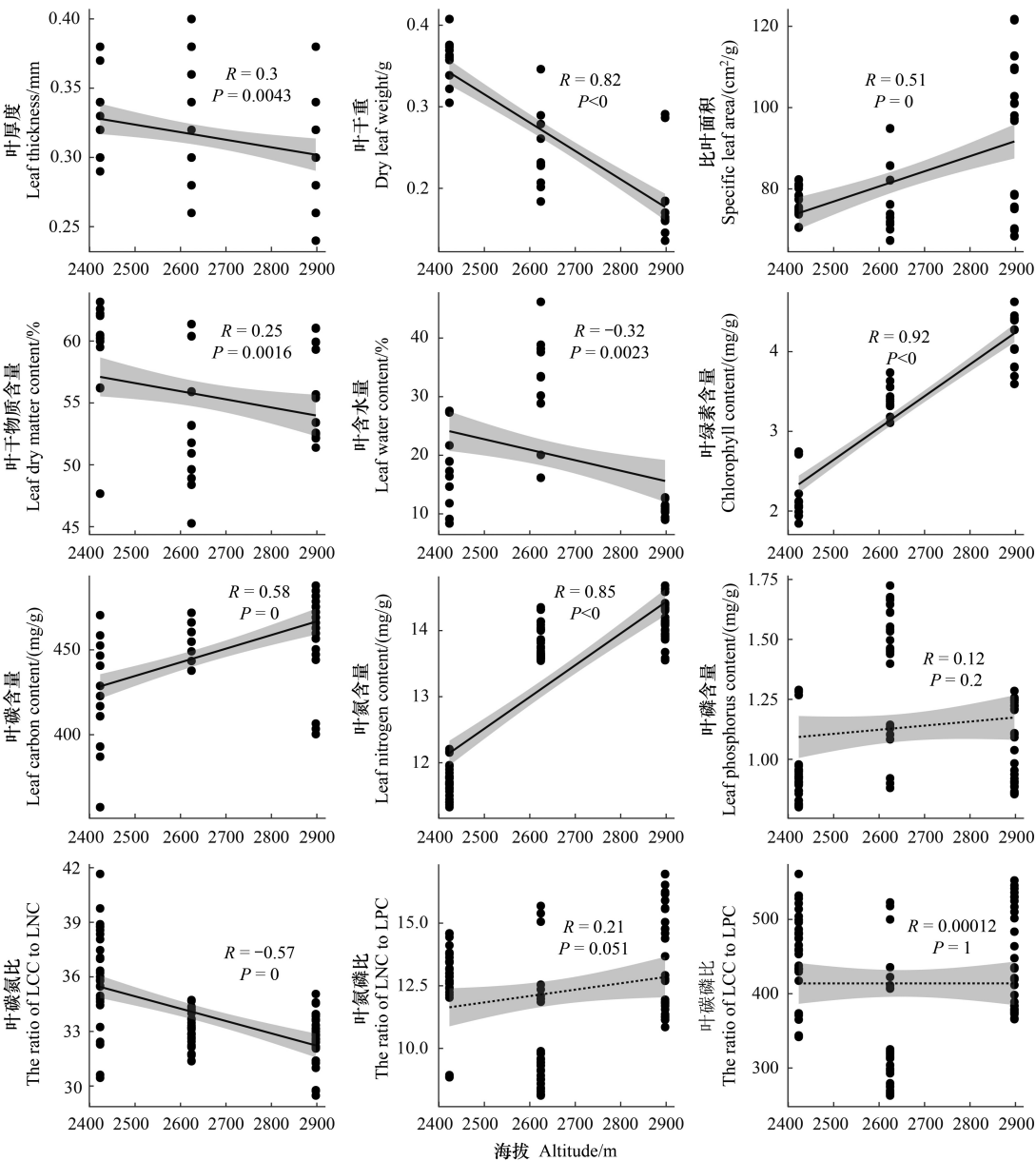


图 2 刺叶高山栎叶功能性状参数沿海拔变化趋势

Fig.2 Trends in the LFTs parameters of *Quercus spinosa* along a altitude gradients

LFTs:叶片功能性状 Leaf functional traits;图中由实线拟合的回归线表示线性关系显著 ($P<0.05$),由虚线拟合的回归线则表示线性关系不显著 ($P>0.05$);灰色阴影区域代表 95%的置信区间

2.3 乌蒙乡刺叶高山栎叶功能性状网络

相关性矩阵结果表明,不同的叶功能性状间存在着不同的相关关系(图3)。如SLA与除LT和LCC而外的其余叶功能性状、LDMC与除LT和C/N而外的其余叶功能性状均存在极显著相关关系(图3);而LT仅与LDW、SLA、LWC和CC有显著相关关系。N/P与C/P具有最高显著正相关($r=0.94$)关系;LPC与C/P具有最高显著负相关($r=-0.95$)关系。又如LDW与LNC($r=-0.84$)和CC($r=-0.79$)均呈显著负相关;CC和LNC呈显著正相关($r=0.88$);LPC与N/P($r=-0.91$)呈显著负相关(图3)。

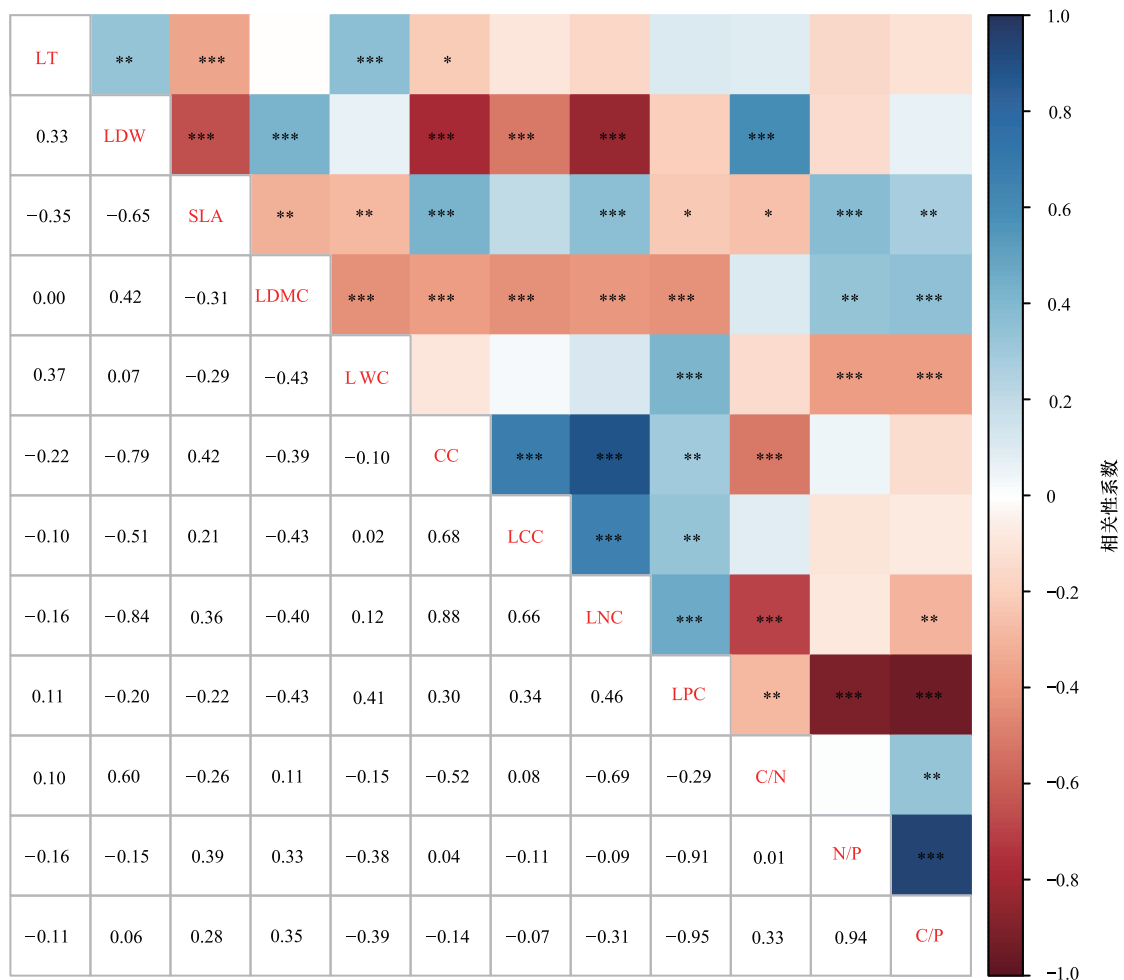


图3 乌蒙乡刺叶高山栎叶片各功能性状间的相关性

Fig.3 Correlation between the LFTs of *Quercus spinosa* in Wumeng township

LT:叶厚度 Leaf thickness; LDW:叶干重 Leaf dry weight; SLA:比叶面积 Specific leaf area; LDMC:叶干物质含量 Leaf dry matter content; LWC:叶含水量 Leaf dry matter content; CC:叶绿素含量 Chlorophyll content; LCC:叶碳含量 Leaf carbon content; LNC:叶氮含量 Leaf nitrogen content; LPC:叶磷含量 Leaf phosphorus content; C/N:碳氮含量比; N/P:氮磷含量比; C/P:碳磷含量比; 不同数字以及不同色块表示不同功能性状间的 pearson 相关性系数,星号表示相关显著性水平 (* : $P < 0.05$; ** : $P < 0.01$; *** : $P < 0.001$)

根据不同的叶功能性状间相关性检验结果,绘制乌蒙乡刺叶高山栎叶片各功能性状间的相关性网络图和网络聚类图。结果表明,刺叶高山栎叶片各功能性状间关系紧密,相互之间连通性与协同性较强(图4);根据网络各节点参数可知,比叶面积(SLA)是整个网络中起着重要调控作用的“中心性状”,其度中心性(Degree)为10.0、紧密度(Closeness)为0.08、介数(Betweenness)为5.62,三个指标均为最高(表4),说明在刺叶高山栎适应环境的过程中SLA发挥着重要的作用。通过网络聚类,将刺叶高山栎的叶性状网络聚为了两个模块(图4),分别是以叶碳含量(LCC,聚类系数为0.9)为中心性状的模块和以氮磷含量比(N/P,聚类系数为1.0)

为中心性状的模块。

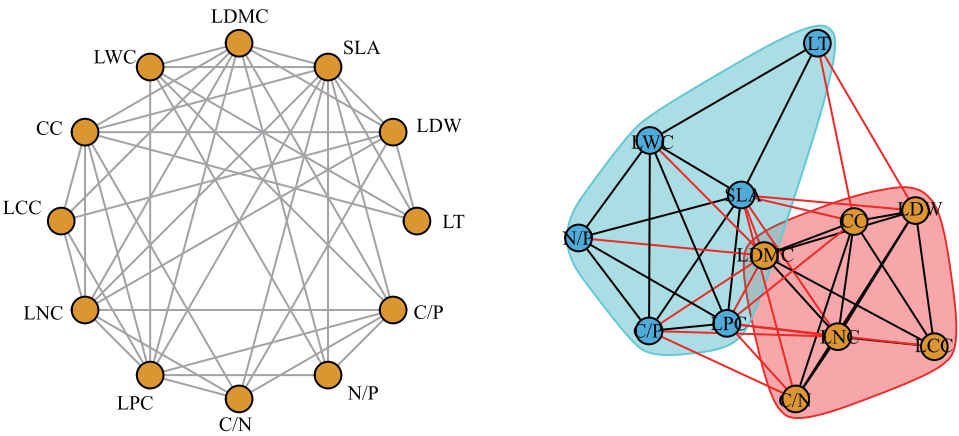


图 4 乌蒙乡刺叶高山栎叶片各功能性状间的相关性网络及网络聚类

Fig.4 Correlation network and network clustering among the LFTs of *Quercus spinosa* in Wumeng township

LT:叶厚度 Leaf thickness;LDW:叶干重 Leaf dry weight;SLA:比叶面积 Specific leaf area;LDMC:叶干物质含量 Leaf dry matter content;LWC:叶含水量 Leaf dry matter content;CC:叶绿素含量 Chlorophyll content;LCC:叶碳含量 Leaf carbon content;LNC:叶氮含量 Leaf nitrogen content;LPC:叶磷含量 Leaf phosphorus content;C/N:碳氮含量比;N/P:氮磷含量比;C/P:碳磷含量比;每个不同节点代表植物的不同性状,边代表性状之间的关系,黑色的边代表相同聚类模块之间的关系,红色的边代表不同聚类模块之间的关系

表 4 乌蒙乡刺叶高山栎叶功能性状相关性网络中各节点参数

Table 4 Node parameters of correlation network among the LFTs of *Quercus spinosa* in Wumeng township

叶功能性状 Leaf functional trait	网络节点参数 Network node parameter			
	度中心性 Degree	紧密度 Closeness	介数 Betweenness	聚类系数 Clustering coefficient
叶厚度 LT	4.00	0.06	0.58	0.67
叶干重 LDW	7.00	0.07	2.03	0.67
比叶面积 SLA	10.00	0.08	5.62	0.60
叶干物质含量 LDMC	9.00	0.08	4.07	0.64
叶含水量 LWC	6.00	0.06	1.58	0.73
叶绿素含量 CC	8.00	0.07	2.53	0.68
叶碳含量 LCC	5.00	0.06	0.17	0.90
叶氮含量 LNC	8.00	0.07	1.57	0.75
叶磷含量 LPC	9.00	0.08	3.90	0.64
碳氮含量比 C/N	6.00	0.06	0.62	0.80
氮磷含量比 N/P	5.00	0.06	0.00	1.00
碳磷含量比 C/P	7.00	0.07	1.33	0.76

2.4 乌蒙乡刺叶高山栎叶片功能性状对环境因子的响应

对乌蒙乡刺叶高山栎叶功能性状与土壤、地形以及气候因子进行 VPA 方差分解,结果显示三组环境因子对刺叶高山栎叶功能性状变异合计解释度为 54.52%(图 5),其中三者共同作用解释度为 16.13%;土壤因子(X1)和地形因子(X2)的共同作用解释了 13.79%,和气候因子(X3)共同作用解释了 12.19%;三组环境因子的单独解释率均较低,土壤因子为 4.53%、地形因子为 3.91%、气候因子为 3.60%。

由于研究区域地理尺度小导致气候因子的差异不明显,而土壤因子差异性显著(表 2),推测土壤因子对刺叶高山栎叶功能性状的变异解释度更大。对乌蒙乡刺叶高山栎叶功能性状与土壤因子进行冗余分析,结果表明各土壤因子解释了刺叶高山栎叶功能性状总变异的 46.6%,其中前两轴的解釋率分别为 27.89%和

14.94%(图6);对叶功能性状变异影响最大的土壤因子为TK、AP、TN。

乌蒙乡刺叶高山栎各项叶功能性状与土壤因子之间的相关性各异:叶片 LDMC 随着土壤 TK、SBD 增加和 TN 减少而增加;叶片 SLA 随着土壤 AP、AK 和 TP 的增加而增加;叶片 CC 和 LNC 随着土壤 TN、TP 增加和 TK、SBD 减少而增加;叶片 LCC 随着土壤 TN、SWC 增加和 TK、SBD 减少而增加;叶片 LPC、LWC 和 LT 随着土壤 SWC 的增加而增加(图6)。

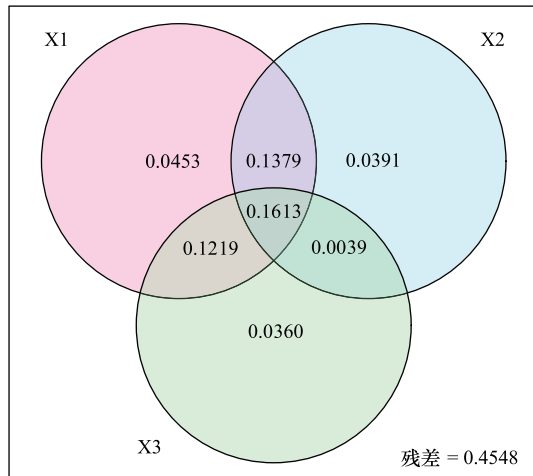


图5 刺叶高山栎叶功能性状与环境因子的方差分解分析

Fig. 5 Variance partitioning analysis between the LFTs of *Quercus spinosa* and environmental factors

X1 为土壤因子组,包含土壤 pH、土壤含水量、土壤容重、土壤总氮、土壤总磷、土壤总钾、土壤速效钾及土壤速效磷;X2 为地形因子组,包含海拔、坡向和坡度;X3 为气候因子组,包含年均温与年降水量

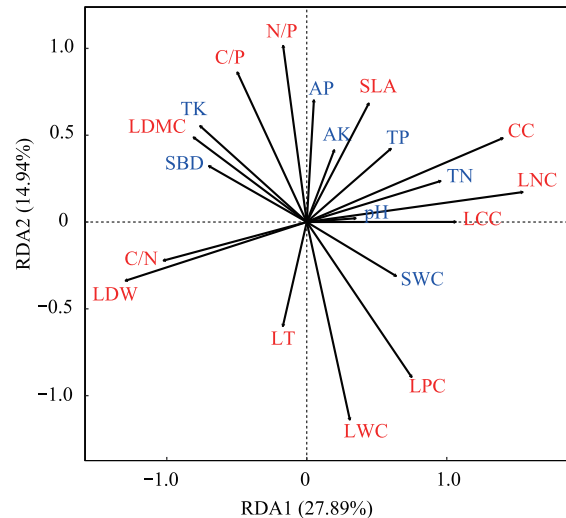


图6 刺叶高山栎叶功能性状与土壤因子的冗余分析

Fig. 6 Redundancy analysis between the LFTs of *Quercus spinosa* and soil factors

pH: 土壤酸碱值;SWC: 土壤含水量 Soil water content;SBD: 土壤容重 Soil bulk density;TN: 土壤总氮 Total nitrogen content;TP: 土壤总磷 Total phosphorus content;TK: 土壤总钾 Total kalium content;AK: 速效钾 Available kalium content;AP: 速效磷 Available phosphorus content

2.5 乌蒙乡不同海拔刺叶高山栎的叶经济权衡

叶功能性状主成分分析结果表明,PC1(37.1%)和PC2(27.7%)共同解释了刺叶高山栎叶功能性状变异的64.8%(图7)。与PC1关系密切的包括LDMC、LDW、LCC、LNC、LPC、C/N、C/P和CC,主要表征了刺叶高山栎叶片的光合作用以及叶片建成成本,代表了刺叶高山栎叶片的资源获取策略。与PC2相关的则是SLA、N/P、LT、LWC,表示了叶片的水分及养分利用策略。

低海拔(2423m)的刺叶高山栎位于PC1轴的正方向,与其余两个海拔的刺叶高山栎有着明显的分离;而中、高海拔(2624m和2897m)的刺叶高山栎二者位置更为相近,甚至有部分重叠。同时,低海拔刺叶高山栎叶片有着更高的LDMC与LDW,说明在叶片建成方面投入的资源更多。而中海拔的具有更高的LWC与LPC,高海拔的则有着更高的SLA、CC、LCC和LNC,表明这两个海拔的刺叶高山栎在叶片水分及养分方面投入的资源更多。

3 讨论

3.1 乌蒙乡刺叶高山栎叶功能性状沿海拔的分异规律

通常来讲,生存环境越恶劣,植物的叶干重就会越大,从而使得SLA变小。如云南元谋干热河谷不同海拔植物SLA随海拔升高而减小^[29]。而本研究发现随着海拔的升高,刺叶高山栎叶片SLA呈显著上升趋势。说明随着海拔的上升,刺叶高山栎更倾向于通过减少结构性碳投资与提高光合速率,采取“获取型”的生活权衡策略。这与普遍的研究结果不同,或许就是刺叶高山栎为适应低纬度高海拔特殊生境而采取的特殊策略。

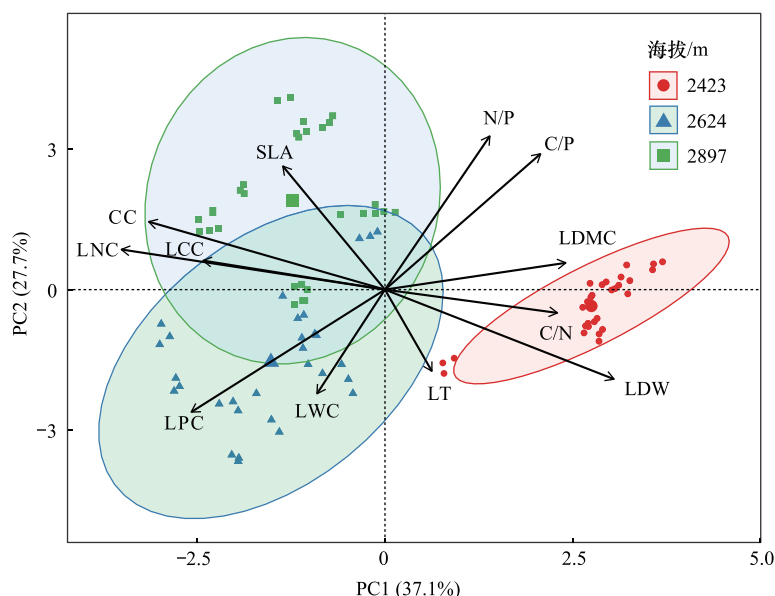


图7 不同海拔梯度刺叶高山栎叶功能性状的主成分分析

Fig.7 Principal component analysis of the LFTs of *Quercus spinosa* in different altitude gradients

乌蒙乡刺叶高山栎 LDMC 对海拔梯度的响应表现为沿海拔上升呈显著下降的趋势,也体现出“获取型”的生活权衡策略。这与陈晨等^[30]对北京东灵山南坡地区不同地形辽东栎(*Q. mongolica*)叶性状的研究结果相似,辽东栎 LDMC 沿海拔梯度升高呈下降趋势。同时,乌蒙乡刺叶高山栎 LWC 也随海拔上升呈显著下降的趋势,表明该区域刺叶高山栎叶片对水分的保存与同化能力具有同步性。由此推测刺叶高山栎对阳光和水分资源的利用具有协同效应,这可能是同域高山栎类植物中,刺叶高山栎分布海拔较低的原因^[16]。

另外,本研究中刺叶高山栎 CC 与 LNC 随着海拔的升高而增加,该规律符合温度-植物生理假说(TPPH),即随着海拔的升高而温度降低,使得植物 LNC 增加,因为高 LNC 可以补偿低温下叶片生理过程的低效率^[31],同时促进光合作用关键酶 Rubisco 的合成^[32],从而提高叶光合效率以保持稳定的光合碳获取能力,以适应高海拔的低气温、强光照、短生长季等特有环境胁迫。

Wang 等^[33]发现巴朗山川滇高山栎(*Q. aquifolioides*)灌丛组织 N/P 随海拔升高而升高,认为 P 可能成为高海拔川滇高山栎生长的限制因素。但乌蒙乡刺叶高山栎 LPC 并没有显著沿海拔梯度的变化规律,似乎不存在 P 限制,其 N/P 和 C/P 也没有显著沿海拔梯度的变化规律。这可能是由于乌蒙乡地处滇中富磷地区^[34],不同海拔土壤中 TP 与 AP 含量丰富且随着海拔升高而增加。李丽等^[35]和李鸿博等^[36]也发现横断山区高山栎类植物各器官 C、N、P 含量受海拔的影响较小,认为 N、P 元素并非高山栎生长发育的限制性元素。因此,N、P 元素是否限制刺叶高山栎分布还需要进一步研究。

3.2 乌蒙乡刺叶高山栎叶功能性状对环境因子的响应

根据 VPA 结果显示,土壤、气候和地形因子间的相互作用明显对刺叶高山栎叶功能性状的变异贡献度更大。相较于气候与地形因子,土壤因子在刺叶高山栎生长过程中作为关键环境因素发挥显著作用,该结果符合以往研究结果,土壤因子对于小区域尺度上植物性状的影响显著^[37-38]。具体到本研究,TK、AP 和 TN 三个土壤养分指标在刺叶高山栎叶功能性状塑造的过程中发挥着较大的作用。另外,推测土壤 SWC 是造成刺叶高山栎 LWC 变异的重要因素,因为 SWC 与变异程度最大的 LWC 呈显著正相关关系。而乌蒙乡刺叶高山栎 LWC 和 LDMC 具有相同的变化趋势,可以认为 SWC 也是刺叶高山栎生长的主要影响因素。总之,乌蒙乡刺叶高山栎叶功能性状对环境因子响应的过程中,土壤养分及其含水量是影响刺叶高山栎生长的重要因子。

3.3 不同海拔刺叶高山栎叶片对环境的适应策略

叶功能性状的变异反映了植物叶片对不同环境的适应和表现^[39],在本研究中 LDW(CV = 31.44%)与

LWC(CV = 54.97%)具有较强的变异系数,表明乌蒙乡刺叶高山栎倾向于通过调节叶干重与叶含水量等性状来适应环境变化。在刺叶高山栎的叶功能性状关系网络中比叶面积(SLA)是中心性状,结合主成分分析结果,也表明乌蒙乡刺叶高山栎适应策略中养分和水分利用是关键的性状维度。另外,叶功能性状关系网络也表明乌蒙乡刺叶高山栎中存在叶经济谱,且基本符合全球大尺度上叶片的资源权衡策略^[40]。在网络聚类中形成了以LCC和N/P为代表性性状的两个功能模块,通过对这两个功能模块进行调节优化从而适应不同的环境。具体适应策略可能是:低海拔的刺叶高山栎在获取资源后主要将其投资到叶片建成与组织结构的维度;中海拔的刺叶高山栎则主要是集中于维持叶片的水分生理过程,采取了保守的水分利用策略;而高海拔的刺叶高山栎更多的是将资源投资到叶片的光合作用维度,通过提高光合效率适应海拔提升而造成的环境协变。相较于低海拔的刺叶高山栎,中高海拔刺叶高山栎均采取了更为积极的生活策略,说明随着海拔的升高刺叶高山栎更倾向于采取“快速投资-收益型”的生活策略。

4 结论

本研究在小尺度的局域海拔梯度上,对刺叶高山栎的叶功能性状变异以及性状沿海拔的分异规律进行了分析,表明大部分刺叶高山栎叶功能性状差异显著,且具有明显的海拔分异规律。生态适应策略分析表明乌蒙乡刺叶高山栎中叶经济谱的存在,且不同海拔刺叶高山栎的叶经济谱不同,表明其对不同环境的适应策略存在差异。高海拔刺叶高山栎通过提高光合效率以及采取更为积极的“快速投资-收益”型资源策略以适应高海拔的环境。在对环境因子的响应过程中,验证了小尺度局域刺叶高山栎叶功能性状与土壤因子的关系更为密切,发现土壤养分及其含水量对刺叶高山栎的影响更大。研究揭示了乌蒙乡不同海拔刺叶高山栎对于环境因子的响应,有助于理解刺叶高山栎对于高海拔环境的适应机制。

参考文献(References):

- [1] Pérez-Harguindeguy N, Diaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte M S, Cornwell W K, Craine J, Gurvich D, Urcelay C, Veneklaas E, Reich P, Poorter L, Wright I J, Ray P, Enrico L, Pausas J G, Vos A C, Cornelissen J. New handbook for standardise measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2013, 61: 167-234.
- [2] 何念鹏, 刘聪聪, 张佳慧, 徐丽, 于贵瑞. 植物性状研究的机遇与挑战: 从器官到群落. *生态学报*, 2018, 38(19): 6787-6796.
- [3] Westoby M, Falster D S, Moles A T, Vesk P A, Wright I J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 125-159.
- [4] 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): 736-749.
- [5] 田岳梨, 杨航, 王芳玲, 康海斌, 薛悦, 王得祥. 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. *西北植物学报*, 2021, 41(2): 300-309.
- [6] 张自琰, 金光泽, 刘志理. 不同区域针叶年龄对红松叶性状及相关关系的影响. *植物生态学报*, 2021, 45(3): 253-264.
- [7] Hecking M J, Zuskert J M, Drake J E, Dovciak M, Burton J I. Montane temperate-boreal forests retain the leaf economic spectrum despite intraspecific variability. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2022, 4: 754063.
- [8] 王超, 卢杰, 姚慧芳, 于德水, 段斐, 周晨霓. 急尖长苞冷杉叶功能性状特征及其环境响应. *森林与环境学报*, 2022, 42(2): 123-130.
- [9] He N P, Li Y, Liu C C, Xu L, Li M X, Zhang J H, He J S, Tang Z Y, Han X G, Ye Q, Xiao C W, Yu Q, Liu S R, Sun W, Niu S L, Li S G, Sack L, Yu G R. Plant trait networks: improved resolution of the dimensionality of adaptation. *Trends in Ecology & Evolution*, 2020, 35(10): 908-918.
- [10] Li Y, Liu C C, Xu L, Li M X, Zhang J H, He N P. Leaf trait networks based on global data: representing variation and adaptation in plants. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 710530.
- [11] Li Y, Liu C C, Sack L, Xu L, Li M X, Zhang J H, He N P. Leaf trait network architecture shifts with species-richness and climate across forests at continental scale. *Ecology Letters*, 2022, 25(6): 1442-1457.
- [12] Wang X T, Ji M F, Zhang Y H, Zhang L, Akram M A, Dong L W, Hu W G, Xiong J L, Sun Y, Li H L, Degen A A, Ran J Z, Deng J M. Plant trait networks reveal adaptation strategies in the drylands of China. *BMC Plant Biology*, 2023, 23(1): 266.
- [13] 周浙昆, 普春霞, 陈文允. 青藏高原隆起和高山栎组(壳斗科)分布的关系. *地球科学进展*, 2003, 18(6): 884-890.
- [14] 周浙昆, 杨青松, 夏珂. 栎属高山栎组植物化石推测青藏高原的隆起. *科学通报*, 2007, 52(3): 249-257.
- [15] Liao Z Y, Nobis M P, Xiong Q L, Tian X L, Wu X G, Pan K W, Zhang A P, Wang Y, Zhang L. Potential distributions of seven sympatric sclerophyllous oak species in Southwest China depend on climatic, non-climatic, and independent spatial drivers. *Annals of Forest Science*, 2021, 78(1): 5.

- [16] Yang Q S, Chen W Y, Xia K, Zhou Z K. Climatic envelope of evergreen sclerophyllous oaks and their present distribution in the eastern Himalaya and Hengduan Mountains. *Journal of Systematics and Evolution*, 2009, 47(3): 183-190.
- [17] Yang Y C, Zhu J, Feng L, Zhou T, Bai G Q, Yang J, Zhao G F. Plastid genome comparative and phylogenetic analyses of the key Genera in Fagaceae: highlighting the effect of Codon composition bias in phylogenetic inference. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 82.
- [18] Ju M M, Feng L, Yang J, Yang Y C, Chen X D, Zhao G F. Evaluating population genetic structure and demographic history of *Quercus spinosa* (Fagaceae) based on specific length amplified fragment sequencing. *Frontiers in Genetics*, 2019, 10: 965.
- [19] Feng L, Zheng Q J, Qian Z Q, Yang J, Zhang Y P, Li Z H, Zhao G F. Genetic structure and evolutionary history of three alpine sclerophyllous oaks in east himalaya-Hengduan mountains and adjacent regions. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1688.
- [20] 冯秋红, 程瑞梅, 史作民, 刘世荣, 刘兴良, 何飞, 曹慧明. 巴郎山刺叶高山栎叶片 $\delta^{13}C$ 对海拔高度的响应. *生态学报*, 2011, 31(13): 3629-3637.
- [21] 周杰, 彭明春, 王崇云, 曹文馨, 杨光能, 彭晓昶, 刘鹏举, 宋紫玲, 朱守引, 冉秋月, 杨永霞. 乌蒙山峨眉栎、华木荷群落特征研究. *广西植物*, 2019, 39(2): 248-260.
- [22] 肖迪, 王晓洁, 张凯, 何念鹏, 侯继华. 氮添加对山西太岳山天然油松林主要植物叶片性状的影响. *植物生态学报*, 2016, 40(7): 686-701.
- [23] 高俊凤. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [24] 郭屹立, 李冬兴, 王斌, 白坤栋, 向悟生, 李先琨. 北热带喀斯特季节性雨林土壤和 6 个常见树种凋落物的 C、N、P 化学计量学特征. *生物多样性*, 2017, 25(10): 1085-1094.
- [25] 肖聪, 陈小玲, 方睿霞, 高艳菊, 张东, 王石发, 王保秀, 杨青松. 川滇高山栎氮磷含量快速测定研究. *山东林业科技*, 2020, 50(1): 7-12, 45.
- [26] 于佳琦, 许良, 姜海霞, 国大旺, 刘景林. 空气—乙炔火焰原子吸收光谱法测定抗风湿类蒙药中 8 种微量元素. *药物分析杂志*, 2016, 36(6): 1006-1010.
- [27] 乔胜英. 土壤理化性质实验指导书. 武汉: 中国地质大学出版社, 2012.
- [28] Lai J S, Zou Y, Zhang S, Zhang X G, Mao L F. Glmm.hp: an R package for computing individual effect of predictors in generalized linear mixed models. *Journal of Plant Ecology*, 2022, 15(6): 1302-1307.
- [29] 杨锐, 张博睿, 王玲玲, 杨建军, 苏文华, 张光飞, 杨波, 周睿. 元谋干热河谷植物功能性状组合的海拔梯度响应. *生态环境学报*, 2015, 24(1): 49-56.
- [30] 陈晨, 刘丹辉, 吴键军, 康慕谊, 张金屯, 刘全儒, 梁钰. 东灵山地区辽东栎叶性状与地形因子关系. *生态学杂志*, 2015, 34(8): 2131-2139.
- [31] He J S, Wang Z H, Wang X P, Schmid B, Zuo W Y, Zhou M, Zheng C Y, Wang M F, Fang J Y. A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau. *New Phytologist*, 2006, 170(4): 835-848.
- [32] Reich P B, Walters M B. Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species: II. Variation in nitrogen vis-a-vis specific leaf area influences mass- and area-based expressions. *Oecologia*, 1994, 97(1): 73-81.
- [33] Wang A, Wang X, Tognetti R, Lei J P, Pan H L, Liu X L, Jiang Y, Wang X Y, He P, Yu F H, Li M H. Elevation alters carbon and nutrient concentrations and stoichiometry in *Quercus aquifolioides* in southwestern China. *The Science of the Total Environment*, 2018, 622-623: 1463-1475.
- [34] Yuan J, Sun N X, Du H M, Muhammad U, Kang H Z, Du B M, Yin S, Liu C J. Correlated metabolic and elemental variations between the leaves and seeds of oak trees at contrasting geologically derived phosphorus sites. *Science of The Total Environment*, 2019, 691: 178-186.
- [35] 李丽, 胡君, 于倩楠, 阳小成, 李婷, 刘庆. 横断山区高山栎组灌木型植物 C、N、P 生态化学计量特征. *山地学报*, 2018, 36(6): 878-888.
- [36] 李鸿博, 陈诗, 黄耀华, 康定旭, 伍建榕, 马焕成. 横断山脉亚高山带高山栎叶片生态化学计量及内稳性特征. *植物研究*, 2023, 43(6): 923-931.
- [37] 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.
- [38] 王琇瑜, 黄晓霞, 和克俭, 孙晓能, 吕曾哲舟, 张勇, 朱涓, 曾睿钦. 滇西北高寒草甸植物群落功能性状与土壤理化性质的关系. *草业学报*, 2020, 29(8): 6-17.
- [39] Messier J, McGill B J, Lechowicz M J. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters*, 2010, 13(7): 838-848.
- [40] 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 L, 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: 821-827.