

DOI: 10.20103/j.stxb.202501240185

杨玉洁, 逢晨, 崔君滕, 钟杰超, 赵芸, 宋昱君, 耿鹏飞, 刘志理, 金光泽. 鲁东地区黑松和赤松的枝叶功能性状变异及其生态策略. 生态学报, 2025, 45(19): - .

Yang Y J, Pang C, Cui J T, Zhong J C, Zhao Y, Song Y J, Geng P F, Liu Z L, Jin G Z. Variation of branch and leaf functional traits of *Pinus thunbergia* and *Pinus densiflora* in Ludong region and their ecological strategies. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(19): - .

鲁东地区黑松和赤松的枝叶功能性状变异及其生态策略

杨玉洁¹, 逢晨², 崔君滕², 钟杰超², 赵芸², 宋昱君², 耿鹏飞³, 刘志理^{1,4,5}, 金光泽^{1,4,5,*}

1 东北林业大学生态学院, 哈尔滨 150040

2 青岛林业调查规划设计院有限公司, 青岛 266061

3 国际竹藤中心三亚研究基地, 三亚 572000

4 东北林业大学森林生态系统可持续经营教育部重点实验室, 哈尔滨 150040

5 东北林业大学东北亚生物多样性研究中心, 哈尔滨 150040

摘要: 枝条和叶片功能性状的变异及其相关性是影响植物资源分配和碳投资策略的关键因素。本研究以鲁东地区青岛崂山区人工林中黑松 (*Pinus thunbergia*) 和赤松 (*Pinus densiflora*) 为研究对象, 通过测量当年生和多年生枝条、叶片的叶质量密度 (leaf mass density, LMD)、叶干物质含量 (leaf dry matter content, LDMC)、总叶面积 (total leaf area, TLA)、枝木质密度 (branch wood density, BWD)、枝干物质含量 (branch dry matter content, BDMC)、出叶强度 (leaf intensity volume, LIV) 和比枝长 (specific branch length, SBL), 采用单因素方差分析法 (One-Way ANOVA) 对不同年龄阶段和树种间的性状差异进行检验, 利用标准化主轴估计 (standardized major axis estimation, SMA) 分析不同树种和不同年龄枝条、叶片性状间的相关性, 并通过主成分分析法 (principal component analysis, PCA) 探究多性状间的协作关系。研究表明: 黑松和赤松的叶质量密度、叶干物质含量和枝木质密度均随枝叶年龄的增加而显著上升, 而比枝长和出叶强度则与枝叶年龄呈负相关。此外, 枝条、叶片性状间的相关性因树种和枝叶年龄的不同而呈现显著性变化。在树种水平上, 黑松叶质量和枝干物质含量高, 比枝长和出叶强度低, 表现为“缓慢投资-收益”型 (保守型) 策略; 赤松则相反, 表现为“快速投资-收益”型 (获取性) 策略; 进一步分析发现, 2 个树种在当年生倾向于选择获取型策略, 在多年生则偏向于选择保守型策略。总体而言, 黑松和赤松在不同年龄阶段的枝条和叶片性状变异及权衡模式存在显著差异, 这种差异反映了二者在资源分配和碳投资策略上的分化。研究结果为进一步理解常绿针叶树种的生态适应策略提供了重要依据。

关键词: 黑松; 赤松; 植物功能性状; 枝叶年龄; 性状变异; 权衡关系

Variation of branch and leaf functional traits of *Pinus thunbergia* and *Pinus densiflora* in Ludong region and their ecological strategies

YANG Yujie¹, PANG Chen², CUI Junteng², ZHONG Jiechao², ZHAO Yun², SONG Yujun², GENG Pengfei³, LIU Zhili^{1,4,5}, JIN Guangze^{1,4,5,*}

1 School of Ecology, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

2 Qingdao Forestry Survey and Design Institute Co., Ltd, Qingdao 266061, China

3 Sanya Research Base, International Centre for Bamboo and Rattan, Sanya 572000, China

基金项目: 黑龙江省自然科学基金 (TD2023C006); 中央高校基本科研业务费专项资金 (2572022DS13)

收稿日期: 2025-01-24; **网络出版日期:** 2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: taxus@126.com

4 Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management of Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

5 Northeast Asia Biodiversity Research Center, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: The variation in functional traits of branches and leaves, along with their correlations, plays a crucial role in shaping plant resource allocation and carbon investment strategies. Understanding these trait dynamics is essential for elucidating species-specific ecological adaptations, particularly in evergreen conifers. This study investigated the branch and leaf functional traits of two dominant plantation species, *Pinus thunbergia* and *Pinus densiflora*, in the Laoshan District of Qingdao, located in the eastern Shandong Peninsula. We measured key morphological and physiological traits, including leaf mass density (LMD), leaf dry matter content (LDMC), total leaf area (TLA), branch wood density (BWD), branch dry matter content (BDMC), leaf intensity volume (LIV), and specific branch length (SBL), in both current-year and perennial-year branches and leaves. Differences in these traits across age classes and between species were assessed using one-way analysis of variance (One-way ANOVA), while trait correlations were examined using standardized major axis estimation (SMA). Principal component analysis (PCA) was further employed to explore the multidimensional coordination among traits and identify potential trade-offs. The results demonstrated that LMD, LDMC, and BWD significantly increased with branch and leaf age in both species, indicating a shift toward greater structural investment and resource conservation in older tissues. In contrast, SBL and LIV exhibited a negative correlation with age, suggesting a decline in resource acquisition efficiency over time. Notably, the strength and direction of trait correlations varied significantly between species and age classes, highlighting divergent ecological strategies. At the species level, *Pinus thunbergia* exhibited a ‘slow investment-return’ strategy (conservative strategy), characterized by higher LMD and BDMC but lower SBL and LIV, which enhances stress tolerance and long-term resource retention. Conversely, *Pinus densiflora* displayed a ‘fast investment-return’ strategy (acquisitive strategy), with opposite trait patterns favoring rapid growth and resource acquisition. Furthermore, age-dependent shifts in strategy were observed: both species tended toward an acquisitive strategy in current-year branches and leaves but transitioned to a conservative strategy in perennial tissues, reflecting adaptive adjustments to ontogenetic and environmental constraints. These findings underscore the importance of age and species-specific trait variations in mediating ecological strategies. The divergent resource allocation patterns between *P. thunbergia* and *P. densiflora* provide insights into their niche differentiation and competitive coexistence in plantation ecosystems. Moreover, the observed trade-offs between acquisitive and conservative traits highlight the dynamic balance between growth and persistence in evergreen conifers. This study contributes to a deeper understanding of plant functional ecology and offers a theoretical basis for forest management and species selection in afforestation projects under changing environmental conditions.

Key Words: *Pinus thunbergia*; *Pinus densiflora*; plant functional traits; branch and leaf age; trait variation; trade-offs

植物功能性状是植物个体在长期演变和自然选择中逐渐形成的能对植物的生长、存活和死亡产生显著影响的植物属性,和植物的生存策略密切相关^[1-4]。深入研究植物功能性状关系有利于揭示植物的生长策略和资源分配方式^[5-7]。

叶片和枝条作为植物体的重要组成部分,在植物生长发育和生态适应中发挥着关键作用。叶片是植物进行光合作用的主要器官,其形态特征(如叶面积和叶质量等)直接反映了植物的资源获取和利用能力^[8-9]。叶质量密度(leaf mass density, LMD)是叶片干质量与面积的比值,与叶片寿命和抗逆性呈正相关,但与光合速率呈负相关^[9]。叶干物质含量(leaf dry matter content, LDMC)反映了叶片的投资策略,其高低与叶片的结构投资和寿命密切相关^[10-12]。在冠层尺度上,总叶面积(total leaf area, TLA)是决定树木光捕获能力的关键驱动因子,直接影响其碳获取效率;在光照竞争激烈的环境中,TLA的种间变异往往反映了不同树种在光资源利用策略上的差异^[13]。枝条具有一定的水分运输和机械支撑能力,枝条大小与植物的空间扩展以及光截

获能力息息相关^[14-16],枝条变异能够反映植物在资源分配和生境适应上的策略。枝木质密度 (branch wood density, BWD) 与枝条的机械强度和水分运输效率相关,其高低直接影响植物的抗风性和抗旱性^[17]。出叶强度 (leaf intensity volume, LIV) 作为反映单位枝条长度上叶片数量的指标,其变异直接影响植物的光捕获效率和资源分配策略^[18-19]。然而,植物的枝条、叶片并非独立,枝条大小会影响叶片的分布^[20-21],而叶片的大小和数量会对枝条的生长和维持产生影响^[22],叶片的大小和数量不同,植物对光的吸收能力和获得碳的能力也会不同^[23-26]。范宏坤等^[27]研究表明不同叶性状的变异程度存在很大差异,LDMC 显著影响植物光合生理特征。研究发现枝条、叶片性状间经常相互协调运作,比如枝横截面积与单叶面积成正比,而这两者与出叶强度成反比,而且这种关系在全球范围内普遍存在于所有植物种群和群落^[28]。植物对环境所采取的生活对策是源于功能性状间的权衡,通过这种方式影响群落间的生物多样性以及决定各物种所占有的生态位^[29]。

种间变异和种内变异共同驱动枝条和叶性状的变异。结合种间变异和种内变异可以反映物种对环境变化和资源竞争的响应^[30]。种间变异是自然群落中物种共存的基础^[31]。但是,近几年研究发现种内变异也发挥着重要作用,种内性状变异在性状总变异中所占比例可达 25% 以上^[32-33]。植物叶性状的种间变异和种内变异对于植物群落的构建具有重要的生态学意义^[34]。大多数研究表明,植物器官年龄是性状变异的主要驱动因素之一^[35-36]。以往关于常绿树种性状的研究通常以完全展开的当年生叶片为研究对象,忽略了叶片衰老对性状的影响。Kuusk 等^[37]对地中海 3 种松树的研究发现针叶体积因针叶年龄的不同而不同,而对海岸松 (*Pinus pinaster*) 的研究发现,针叶密度因针叶年龄的影响而不同^[38]。Liu 等^[35]对三种针叶植物枝条性状的研究表明,不同枝龄的小枝条投资收益策略存在差异,当年生小枝条具有高比枝条长,低干物质含量,倾向于“快投资-收益”策略;而多年生小枝条则相反。Yang 等^[39]对不同生境白桦 (*Betula platyphylla*) 小枝生物量分配研究发现不同生境下白桦小枝生物量分配存在差异。植物在生长发育过程中个体大小通常会发生明显变化,其枝条、叶片性状间也存在一定的变异^[36, 40]。但目前对黑松 (*Pinus thunbergia*) 和赤松 (*Pinus densiflora*) 枝叶性状的研究较少,因此本研究通过研究分布在同一地区的黑松和赤松在不同年龄下的枝叶性状变异及权衡,并探索其生态策略可为青岛沿海地区营造防护林选择物种提供理论依据。

黑松、赤松是我国东部沿海营造海岸林和瘠薄山地的重要造林树种,在海岸防护和荒山绿化中发挥着重要作用。黑松作为滨海先锋树种,根系发达,具有强耐盐性且耐干旱贫瘠,适合崂山滨海沙地、花岗岩风化土贫瘠生境;针叶角质层厚、枝条柔韧性高,可抵御崂山常见的强海风,深根系能固定沙土,减少海岸侵蚀,尤其是冬春季的防风效果更明显^[41-42],且其低矮、匍匐的冠层结构可有效降低风速,减少滨海区域的盐雾沉积,保护内陆生态系统。赤松作为山地适生种,其根系与菌根真菌共生效率高,可以吸收崂山花岗岩发育的棕壤中的磷和铁,能够适应微酸性环境;赤松次生代谢物含量较高,对松材线虫和松毛虫的天然抗性优于黑松,密集的浅根系和凋落物层能增强崂山陡坡地的土壤持水性,减少降雨冲刷导致的水土流失^[43]。在崂山从海岸到山地的梯度上,黑松与赤松的分布呈现空间互补,共同维持区域生态稳定性。以往研究多是从种子萌发、幼苗、叶片及育种角度研究黑松、赤松在沿海防护林的作用^[44-46],很少对其枝条和叶片进行研究。因此本研究以鲁东地区青岛崂山区人工林中黑松和赤松作为研究对象,测定 2 种树种当年生和多年生枝条、叶片的性状,包括叶质量密度、叶干物质含量、总叶面积、枝木质密度、枝干物质含量 (branch dry matter content, BDMC)、出叶强度和比枝长 (specific branch length, SBL),旨在探讨以下问题:(1) 黑松与赤松的枝条和叶片功能性状在树种间及不同年龄阶段是否存在显著差异?(2) 枝条与叶片性状间的相关性是否受树种和年龄的调控?(3) 黑松与赤松是否表现出不同的生态策略? 这种策略是否随年龄动态变化?

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究样地位于山东省青岛市崂山区,崂山 (36°05'N — 36°19'N, 120°24'E — 120°42'E) 处于山东半岛南部的黄海之滨。崂山主峰海拔 1132.7 m,东、南两面临海,海岸线长 87.3 km。崂山属于温带季风大陆性气

候,四季变化和季风进退均较明显,年均温 11.9 °C,年均降雨量约 800 mm,年日照时间 2622.3 h^[47]。

崂山土壤的成土母岩主要是中生代花岗岩酸性岩类及喷发熔岩基性岩类,土壤类型主要为棕壤。赤松为崂山区原生树种,黑松于 1894 年首次由日本引入青岛崂山^[47],目前黑松人工林已成为青岛崂山主要的森林类型,且崂山以纯林为主^[48]。根据 2021 年林草生态综合监测数据显示,青岛市黑松林面积 4.66 万 hm²,赤松林面积 0.54 万 hm²^[48]。

1.2 样本采集

于 2022 年 9 月间在青岛崂山区进行黑松和赤松的取样。在所选择地中,因核心区采样需规避保护区法规,且陡峭地形增加了采样难度,符合健康成株标准样树有限,因此选取成年树中生长状况良好的 11 株黑松 (15 cm < DBH < 27 cm) 和 10 株赤松 (13 cm < DBH < 25 cm)。对每株样树测定胸径和树高,用激光测距仪测量树的冠幅,并在不同冠层(上、中、下)的不同方向(南、北)随机获取 6 个具有完整多年生龄级的样枝,用来弥补样树株数的不足,根据枝条上芽鳞痕形成的节环辨别不同年龄枝条段。本研究将新生枝条段作为当年生枝条,往年枝条段作为多年生枝条,而针叶年龄则与其所在枝条段年龄相对应。随后从样枝上取下所有针叶并将其按年龄分装在保温箱,及时带回实验室进行形态性状的测定。

1.3 叶功能性状的测定

将新鲜针叶分别从不同小枝条上取下后,数清每个小枝条上的针叶数量,记为 n ;将针叶排放整齐用直尺 (0.01 cm) 测定针叶的整体长度为叶长,记为 l ;因黑松、赤松针叶可近似看成圆柱体,用游标卡尺 (0.01 mm) 随机选取针叶测其直径,测定三次取其平均值,求出半径,记为 r 。将位于黑暗条件下去离子水中浸泡了 12 h 的针叶取出,用滤纸吸干表面的水分,用电子天平 (精度为 0.0001 g) 称其叶饱和鲜质量;最后,将松针放入 65 °C 烘箱内烘干 48 h 至质量恒定并称量得到叶干质量。将测量出的每株样树上 6 个样枝的针叶数据取其平均值作为该样针叶的数据。相关性状的计算方法如下:

$$\text{总叶面积 (total leaf area, TLA): } S = 2\pi r l n \quad (1)$$

$$\text{总叶体积 (total leaf volume, TLV): } V = \pi r^2 l n \quad (2)$$

$$\text{叶质量密度 (leaf mass density, LMD): 叶干质量/叶体积} \quad (3)$$

$$\text{叶干物质含量 (leaf dry matter content, LDMC): 叶干质量/叶饱和鲜质量} \quad (4)$$

1.4 枝条功能性状的测定

将针叶从枝条上取下后,用电子天平 (精度为 0.0001 g) 称其饱和鲜质量;用直尺 (0.01 cm) 测定枝条的整体长度,即枝长;采用排水法测定枝条的体积;最后,将枝条放入 65 °C 烘箱内烘干 48 h 至质量恒定并称量。将测量出的每株样树上 6 个样枝的枝条数据取其平均值作为样树枝条的数据。相关性状的计算方法如下:

$$\text{枝木质密度 (branch wood density, BWD): 枝干质量/枝体积} \quad (5)$$

$$\text{枝干物质含量 (branch dry matter content, BDMC): 枝干质量/枝饱和鲜质量} \quad (6)$$

$$\text{比枝长 (specific branch length, SBL): 枝长/枝干质量} \quad (7)$$

$$\text{出叶强度}^{[49]} \text{ (leaf intensity volume, LIV): 枝上叶片数量/枝体积} \quad (8)$$

1.5 统计分析

本研究运用一般线性模型分析树种和年龄对枝条、叶片性状的影响。针对不同树种、不同年龄枝条、叶片性状的差异性,利用单因素方差分析 (One-Way ANOVA) 法进行检验,显著性水平设置为 $\alpha = 0.05$ 。性状间相关关系采用标准主轴分析法 (standardized major axis, SMA) 分析,通过 R 语言 smart 包^[50-51] 执行。显著性水平设置为 $P = 0.05$ 。基于异速生长理论,将幂函数关系 $y = bx^a$ 线性转换为 $\lg y = \lg b + a \lg x$ 进行拟合, x 、 y 分别表示两个功能性状, $\lg b$ 表示截距, a 是斜率,即异速生长参数或相对生长的指数。最后利用主成分分析法 (principal component analysis, PCA) 探究多性状间的协作关系,主成分分析后,根据性状载荷方向和已有植物经济谱理论^[18, 52],将 PC 轴解释为资源经济策略轴。通过比较不同树种和年龄枝条、叶片性状在 PC 间的位置分布,评估其经济策略差异。统计分析采用 SPSS 27.0 和 R (smatr 包) 软件,并利用 SigmaPlot 14.0 和

GraphPad Prism 9.0 软件进行绘图。

2 结果与分析

2.1 枝叶性状变异及其与树种和年龄的关系

树种对叶质量密度、枝木质密度、比枝长和出叶强度存在极显著影响,树种对叶干物质含量和总叶面积存在显著影响;年龄对叶质量密度、叶干物质含量、总叶面积和枝木质密度存在极显著影响,年龄对比枝长和出叶强度存在显著影响;树种和年龄的交互作用对总叶面积和出叶强度存在显著影响(表1)。树种和年龄对枝条、叶片性状影响进一步分析发现,枝条、叶片年龄对叶质量密度、叶干物质含量和枝木质密度均存在显著影响,且均表现为多年生显著大于当年生。当年生阶段,树种对叶质量密度、枝木质密度、比枝长和出叶强度存在显著影响,黑松的叶质量密度和枝木质密度显著大于赤松,而黑松的比枝长和出叶强度显著小于赤松;多年生阶段,树种对叶质量密度、叶干物质含量、总叶面积、枝木质密度、比枝长和出叶强度均存在显著影响,除比枝长和出叶强度黑松显著低于赤松外,其它性状黑松显著大于赤松(图1)。

表1 树种及年龄对枝条、叶片性状影响的方差分析

Table 1 Analysis of variance for the effect of tree species and age on branch and leaf traits

变异来源 Source of variation	F						
	LMD	LDMC	TLA	BWD	BDMC	SBL	LIV
树种 Tree species	54.662***	11.533**	7.578**	13.991***	3.414	20.134***	38.104***
年龄 Age	88.365***	36.851***	16.591***	21.110***	0.048	11.230**	11.433**
树种×年龄 Tree×age	3.158	0.076	9.842**	0.176	1.452	0.048	4.816*

* ($P < 0.05$) ** ($P < 0.01$) *** ($P < 0.001$)代表树种、年龄、树种×年龄对枝条、叶片性状影响的显著性;LMD:叶质量密度 leaf mass density; LDMC:叶干物质含量 leaf dry matter content; TLA:总叶面积 total leaf area; BWD:枝木质密度 branch wood density; BDMC:枝干物质含量 branch dry matter content; SBL:比枝长 specific branch length; LIV:出叶强度 leaf intensity volume

2.2 枝叶性状权衡及其影响因素

对黑松和赤松枝条、叶片性状间进行相关性分析发现,黑松当年生枝条、叶片的枝木质密度与总叶面积以及叶干物质含量与叶质量密度间存在显著的正相关关系,枝干物质含量与枝木质密度间存在显著的负相关关系。黑松多年生枝条、叶片除比枝长与枝木质密度间存在显著的负相关关系外,叶干物质含量与叶质量密度、枝干物质含量与枝木质密度以及出叶强度与比枝长间存在显著的正相关关系(图2)。

赤松当年生枝条、叶片的比枝长与枝木质密度间存在显著的负相关关系。赤松多年生枝条、叶片的枝木质密度与总叶面积以及出叶强度与比枝长间存在显著的正相关关系,比枝长与总叶面积、比枝长与枝木质密度以及出叶强度与枝木质密度间存在显著的负相关关系(图2)。

当年生阶段,黑松叶干物质含量与叶质量密度以及比枝长与枝干物质含量间存在显著的正相关关系,枝干物质含量与枝木质密度存在极显著的负相关关系;赤松的比枝长与总叶面积以及比枝长与枝木质密度间存在显著的负相关关系。多年生阶段,黑松叶干物质含量与叶质量密度、枝干物质含量与枝木质密度以及出叶强度与比枝长间均存在显著的正相关关系,比枝长与枝木质密度间存在极显著的负相关关系;赤松的比枝长与总叶面积以及比枝长与枝木质密度间存在极显著的负相关关系,出叶强度与比枝长间存在极显著的正相关关系(图3)。

2.3 黑松和赤松枝叶性状的主成分分析

主成分分析结果发现,黑松和赤松不同年龄枝条、叶片性状 PC1 和 PC2 合计方差贡献率分别为 67.51% 和 71.91%;不同树种当年生和多年生 PC1 和 PC2 合计方差贡献率分别为 72.21% 和 73.15%,很好地反映了枝条、叶片性状的经济谱特征。叶质量密度、比枝长、出叶强度和枝木质密度均与 PC1 轴有较强的相关性,叶干物质含量、枝干物质含量和总叶面积均与 PC2 轴有较强的相关性,说明 7 个枝条叶性状均可作为枝条、叶片性状分化的指标。在枝条、叶片年龄水平上,当年生均表现为低叶质量密度、叶干物质含量、枝干物质含量和

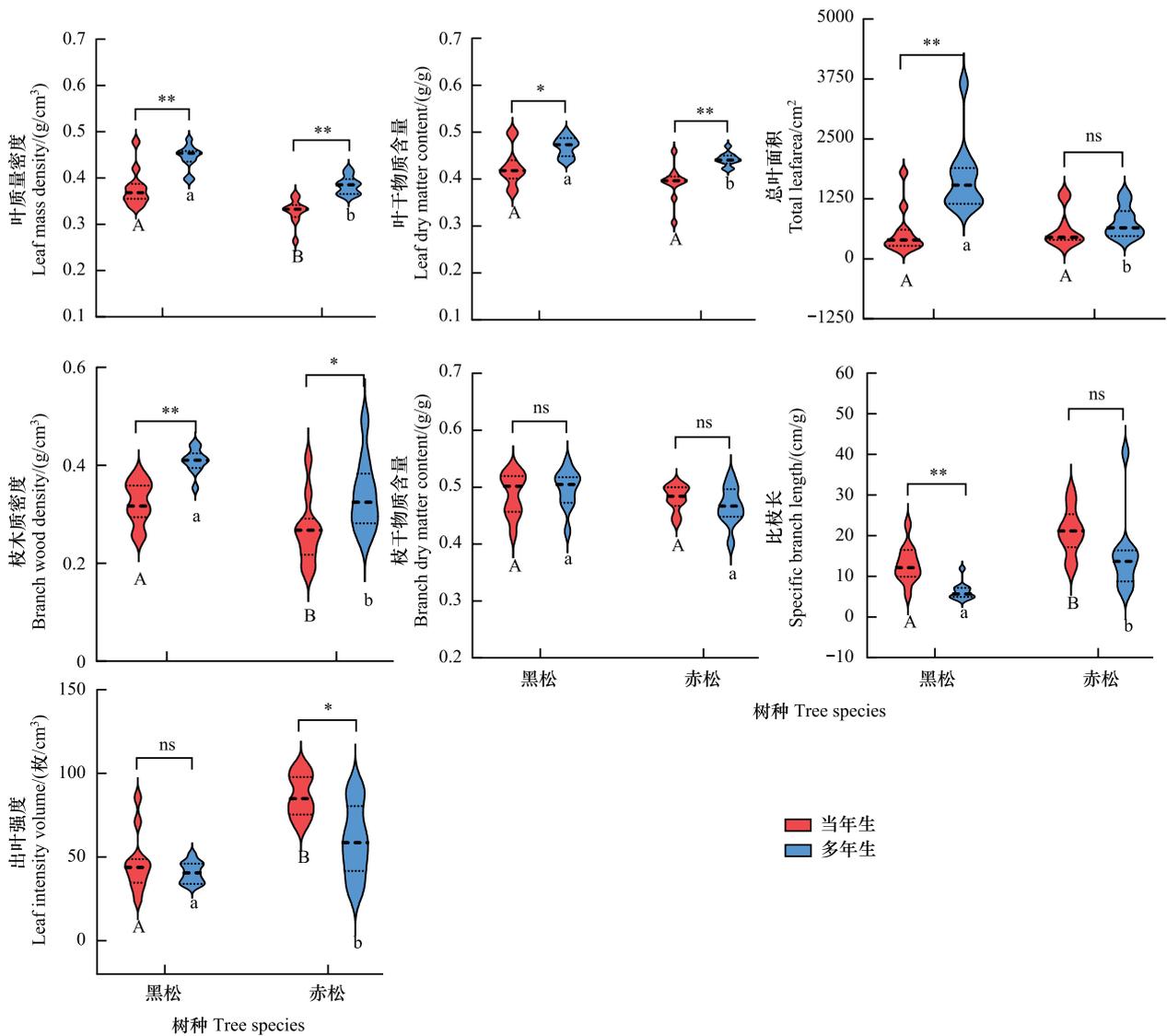


图 1 黑松和赤松不同年龄枝条和叶性状的变异

Fig.1 Variations in leaf and branch traits at different ages in *P. thunbergia* and *P. densiflora*

* ($P < 0.05$) ** ($P < 0.01$) 代表黑松、赤松枝条叶性状在不同年龄下的显著性; 不同大写字母代表黑松、赤松枝条叶性状在当年生下的显著性差异 ($P < 0.05$); 不同小写字母代表黑松、赤松枝条叶性状在多年生下的显著性差异 ($P < 0.05$); ns 代表差异不显著

高比枝长、出叶强度, 倾向于获取型; 多年生均表现为高叶质量密度、叶干物质含量、枝干物质含量和低比枝长、出叶强度, 倾向于保守型。在树种水平上, 黑松表现为高叶质量密度、叶干物质含量、枝干物质含量和低比枝长、出叶强度, 倾向于保守型; 赤松表现为低叶质量密度、叶干物质含量、枝干物质含量和高比枝长、出叶强度, 倾向于获取型 (图 4)。

3 讨论

3.1 黑松与赤松枝叶性状的种间差异及适应策略

在植物进化的历程中, 枝条与叶片性状并非孤立地起作用, 而是通过协同变化共同构建适应环境的功能性状组^[53-54]。本研究揭示了黑松和赤松在枝条、叶片性状上的种间和种内变异及其权衡关系。树种和年龄是驱动性状变异的重要因素, 但其影响程度存在差异。

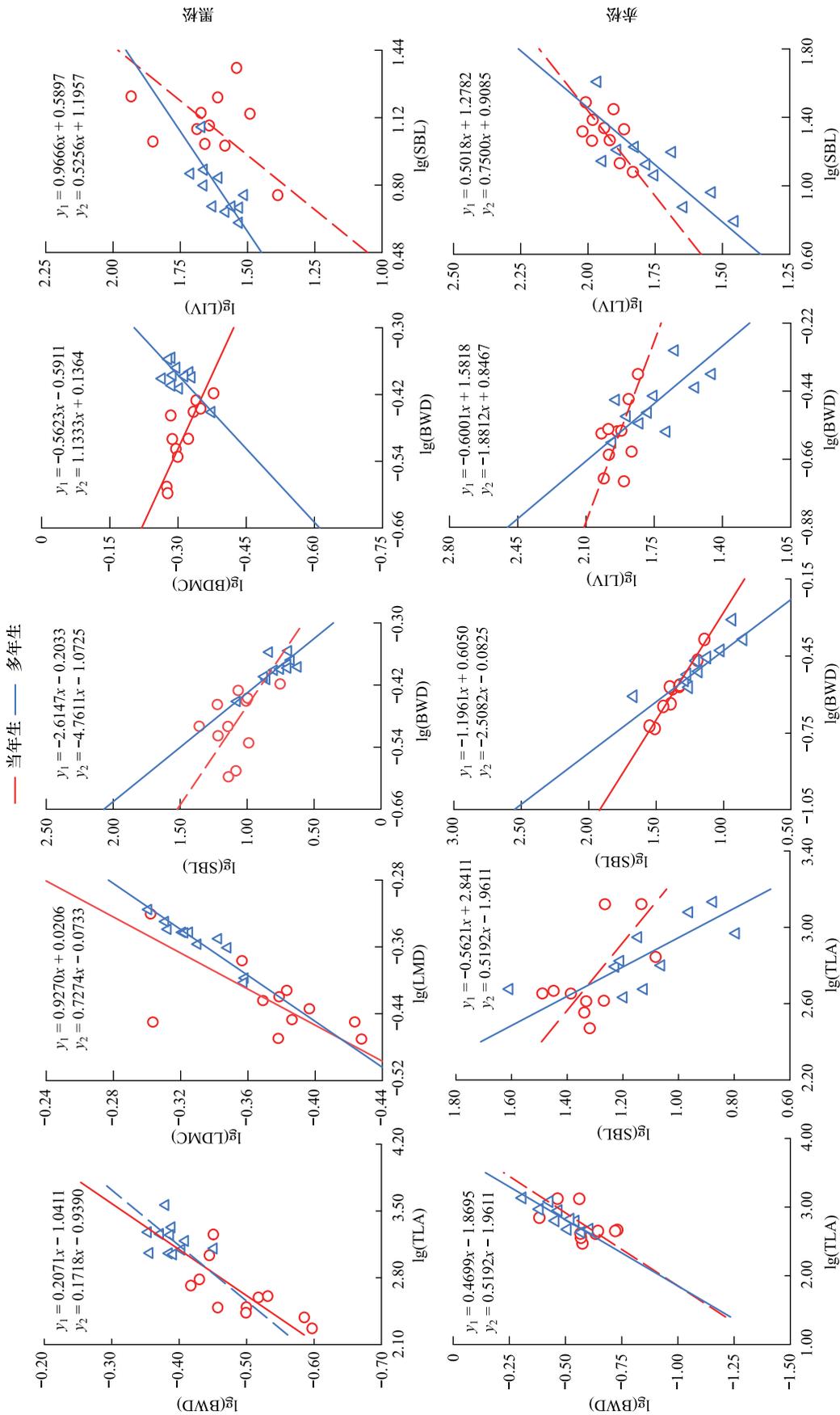


图 2 枝条叶性状相关系数在不同年龄的变异

Fig. 2 Variations in branch and leaf trait correlations across age

枝条、叶片性状间的显著关系用回归线表示。实线表示性状间存在显著相关关系, 反之用虚线表示。

LMD: 叶质量密度 leaf mass density; LDMC: 叶干物质含量 leaf dry matter content; BWD: 枝条木质密度 branch wood density; BDMC: 枝条干物质含量 branch dry matter content; SBL: 枝条长度 specific branch length; LIV: 出叶强度 leaf intensity volume; TLA: 总叶面积 total leaf area. 下同。

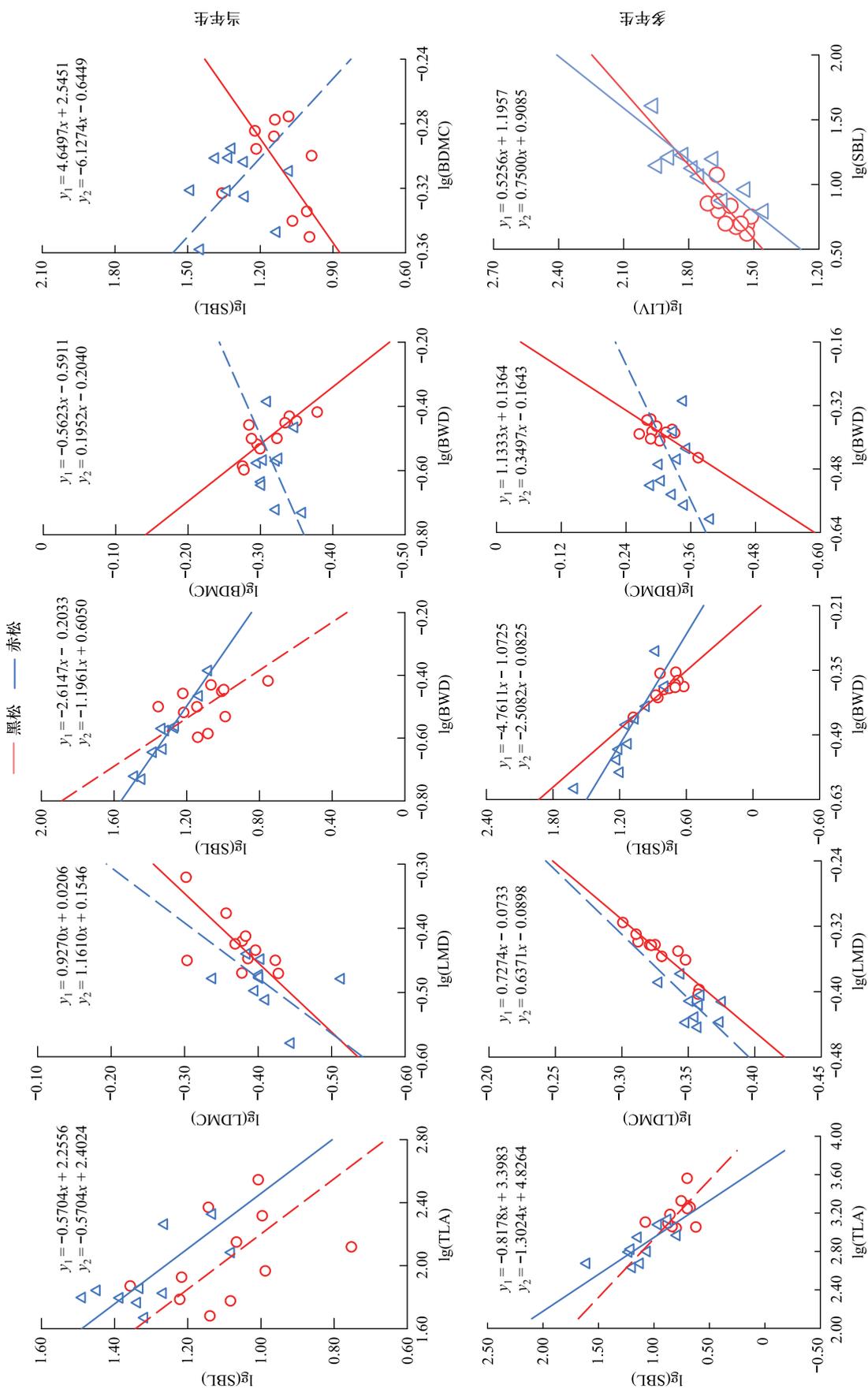


图 3 枝条叶性状相关关系在不同树种间的变异
Fig. 3 Variations of branch and leaf trait correlations across tree species

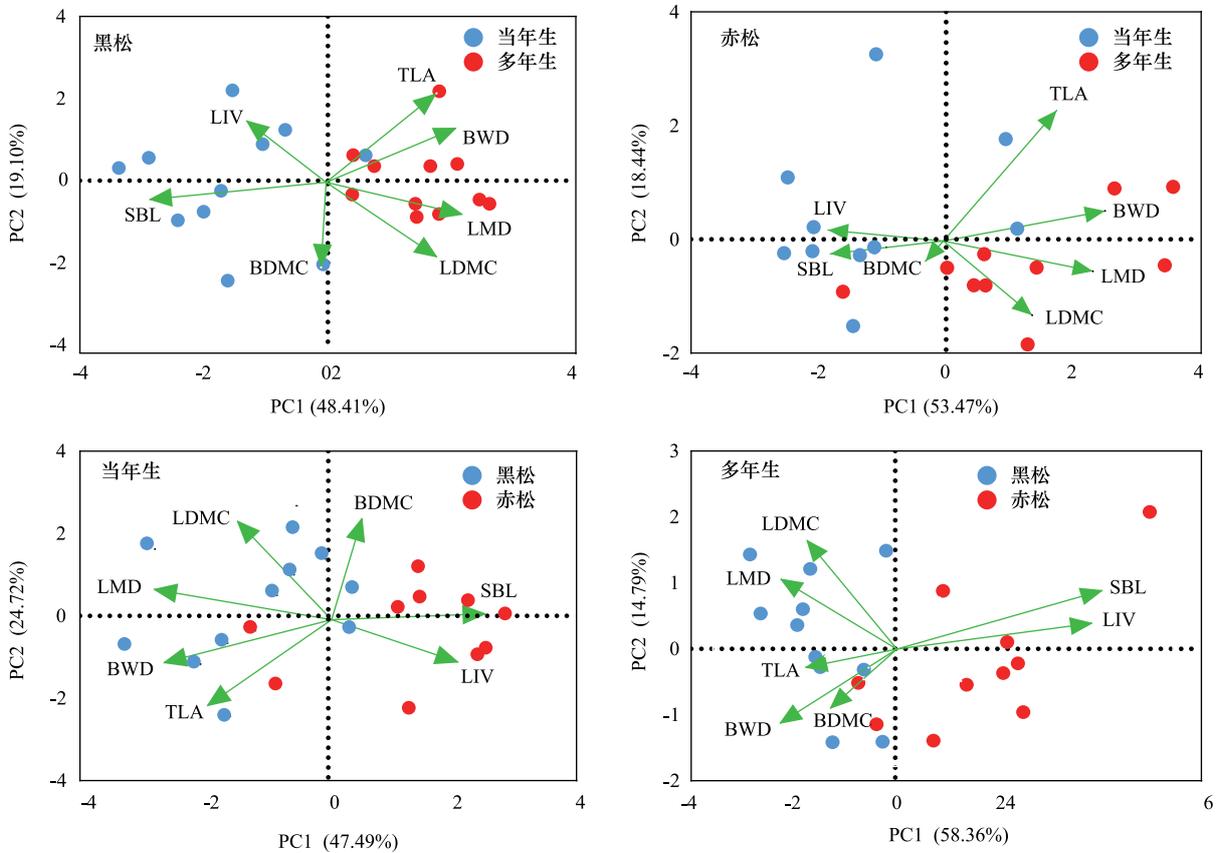


图 4 不同树种不同年龄枝条叶性状的主成分分析

Fig.4 Principal component analysis of branch and leaf traits of different tree species at different ages

黑松和赤松的叶质量密度、叶干物质含量和枝木质密度均随枝条、叶片年龄的增加而显著上升。叶质量密度和叶干物质含量反映了植物对资源的利用效率,其中叶干物质含量的增加主要源于细胞壁投入的增加和代谢物在老叶中的沉积^[54-56]。枝木质密度的上升则与多年生枝条水力特性的变化有关,多年生枝条需要更强的输水结构和机械支撑能力以维持更多的叶片和小枝条,而当年生枝条的管胞较窄较短,水流阻力较大^[57-58]。这些变化表明,随着枝条年龄的增加,黑松和赤松逐渐倾向于资源保护策略^[35,59]。此外,比枝长、出叶强度与枝条、叶片年龄呈负相关,这与植物对水分和机械支持需求的减少有关^[49]。黑松表现出高叶质量密度、叶干物质含量和枝木质密度,低比枝长和出叶强度,而赤松则呈现相反的趋势,表明黑松更倾向于资源利用,赤松则更注重资源获取,这可能是两者适应不同环境压力的生态策略。

在性状间的相关性方面,叶干物质含量与叶质量密度呈显著正相关,反映了叶片组织密度的增加^[60]。总叶面积与枝木质密度也呈显著正相关,表明叶片数量的增加需要更强的枝条支撑能力^[61]。出叶强度与比枝长呈显著正相关,说明叶片数量的增加需要更结实的枝条支撑^[49]。黑松多年生枝条的干物质含量与枝木质密度呈显著正相关,进一步验证了在资源有限条件下,植物通过性状间的协同变化来应对环境波动的生态策略^[54,62]。

3.2 黑松与赤松的生态策略及其在沿海防护林建设中的应用

叶经济谱被提出后,关于叶性状间权衡关系方面的研究越发受到重视^[3, 4, 9],植物通过调整性状之间的相关关系形成最适合自身的生存策略^[3, 63-64]。主成分分析结果表明,2 种树种均表现出当年生枝叶倾向于“获取型策略”(如较低的叶质量密度、较高的比枝长),而多年生枝叶偏向“保守型策略”(如较高的叶干物质含量和较低の出叶强度)。整体来看,黑松表现为保守型策略,这使得黑松可在资源匮乏或环境压力较大的

季节中能够生存;赤松表现为获取性策略,这使得赤松能够在资源丰富的季节快速生长,形成有效的植被覆盖。鲁东地区属于温带季风气候,夏季温暖湿润,冬季寒冷干燥,沿海地区还受到盐雾和海风的影响。而黑松和赤松的生态策略选择表明在沿海防护林建设中,可优先选择黑松和赤松。2个树种既能够在资源丰富的季节快速生长,形成有效屏障,同时在逆境条件下可保持较高的存活率。保守型物种主导的森林生态系统可能比资源获取型物种主导的森林生态系统对大气 CO₂ 上升和全球变暖的反馈更大^[65]。因此在资源匮乏或环境压力大的季节条件下,可优先选择黑松,其较强的适应性和稳定性可以提高生态修复效果的长期稳定性,适用于沿海防护林建设及逆境生态修复。而在资源丰富、环境压力较小的地区,可优先选择赤松,可利用其快速生长和高效资源利用的优势用于快速绿化及短期生态修复以快速完成植被覆盖。考虑到单层林结构在抵御自然灾害是防护能力低,生态稳定性差,易发生林木病虫害和森林火灾^[47, 66-67],可以考虑黑松-赤松混交林。而在防护林的林分结构设计中,通过考虑黑松、赤松当年生和多年生枝条、叶片的性状差异,可合理配置不同年龄的植株,以形成多层次、多功能的防护林体系。本研究尚存不足,为进一步深化对黑松和赤松枝条、叶片性状变异及权衡的理解,并为树种选择和功能定位提供更为科学的依据,未来的研究可通过分子生物学手段,研究黑松和赤松在当年生和多年生枝条、叶片性状变异中的基因表达和调控机制,揭示其生态策略的分子基础;也可将鲁东地区的研究结果与其它地区进行比较,通过探讨不同环境条件下的黑松和赤松枝叶性状变异及权衡的共性和差异,为全球气候背景下的生态修复提供科学依据。

4 结论

植物枝叶性状的变异是多种因素综合作用的结果。本研究中枝叶性状及其相关关系在不同树种及针叶年龄间均存在显著差异,随着枝条、叶片年龄的增大,黑松和赤松的叶质量密度、叶干物质含量和枝木质密度呈现增大的趋势,而比枝长和出叶强度呈现减小的趋势,这表明随着枝条、叶片年龄的增大,黑松与赤松均表现为从选择获取型策略向选择保守型策略转变;不考虑针叶年龄,2个树种枝叶性状及相关关系也存在显著差异,且通过枝叶性状变异和调整枝叶性状间的相关关系形成了最适合自身的生态策略,黑松表现为保守型策略,赤松表现为获取性策略。

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] Verheijen L M, Aerts R, Bönisch G, Kattge J, Van Bodegom P M. Variation in trait trade-offs allows differentiation among predefined plant functional types: implications for predictive ecology. *New Phytologist*, 2016, 209(2): 563-575.
- [3] Anderegg L D L. Why can't we predict traits from the environment. *New Phytologist*, 2023, 237(6): 1998-2004.
- [4] Falster D S, Duursma R A, FitzJohn R G. How functional traits influence plant growth and shade tolerance across the life cycle. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(29): E6789-E6798.
- [5] 刘聪聪, 何念鹏, 李颖, 张佳慧, 闫璞, 王若梦, 王瑞丽. 宏观生态学中的植物功能性状研究: 历史与发展趋势. *植物生态学报*, 2024, 48(1): 21-40.
- [6] 叶俊龙, 郭梁, 赵璐峰, 唐建军, 胡亮亮, 陈欣. 农业生态系统植物功能性状研究进展. *应用生态学报*, 2023, 34(11): 3144-3156.
- [7] 潘权, 郑华, 王志恒, 文志, 杨延征. 植物功能性状对生态系统服务影响研究进展. *植物生态学报*, 2021, 45(10): 1140-1153.
- [8] 张林, 罗天祥. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展. *植物生态学报*, 2004, 28(6): 844-852.
- [9] 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(6985): 821-827.
- [10] Hättenschwiler S, Coq S, Barantal S, Handa I T. Leaf traits and decomposition in tropical rainforests: revisiting some commonly held views and towards a new hypothesis. *New Phytologist*, 2011, 189(4): 950-965.
- [11] 周济源, 何俊洁, 郭治远, 王贝贝, 张兴旺, 郭传友. 淮北相山主要优势物种比叶面积与叶干物质含量初步研究. *淮北师范大学学报: 自然科学版*, 2013, 34(3): 51-54.
- [12] 高君亮, 罗凤敏, 赵英铭, 张景波, 原伟杰, 孙非, 郝玉光. 乌兰布和沙漠绿洲 3 种杨树比叶面积和叶干物质含量研究. *西北林学院学*

- 报, 2016, 31(1): 15-20.
- [13] 冉佳璇, 罗光浪, 何世强, 丁贵杰, 谭伟, 戚玉娇. 马尾松林叶面积指数季节动态的测定. 中南林业科技大学学报, 2024, 44(5): 56-66.
- [14] Almeras T, Costes E, Salles J C. Identification of biomechanical factors involved in stem shape variability between apricot tree varieties. *Annals of Botany*, 2004, 93(4): 455-468.
- [15] 卢艺苗, 王满堂, 陈晓萍, 吕敏, 钟全林, 程栋梁. 江西常绿阔叶林木本植物不同冠层高度当年生小枝茎构型对叶生物量的影响. 应用生态学报, 2019, 30(11): 3653-3661.
- [16] 王小月. 泰山 9 个树种枝条木质部储存能力和机械强度的解剖特征[D]. 泰安: 山东农业大学, 2023.
- [17] Poorter L, McDonald I, Alarcón A, Fichtler E, Licona J C, Peña-Claros M, Sterck F, Villegas Z, Sass-Klaassen U. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*, 2010, 185(2): 481-492.
- [18] Díaz S, Kattge J, Cornelissen J H C, Wright I J, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Colin Prentice I, Garnier E, Bönisch G, Westoby M, Poorter H, Reich P B, Moles A T, Dickie J, Gillison A N, Zanne A E, Chave J, Joseph Wright S, Sheremet'ev S N, Jactel H, Baraloto C, Cerabolini B, Pierce S, Shipley B, Kirkup D, Casanoves F, Joswig J S, Günther A, Falczuk V, Rüger N, Mahecha M D, Gorné L D. The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 2015, 529(7585): 167-171.
- [19] 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维率对展叶效率的影响. 植物生态学报, 2017, 41(6): 650-660.
- [20] Canham C D, Denslow J S, Platt W J, Runkle J R, Spies T A, White P S. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 1990, 20(5): 620-631.
- [21] Posada J M, Sievänen R, Messier C, Perttunen J, Nikinmaa E, Lechowicz M J. Contributions of leaf photosynthetic capacity, leaf angle and self-shading to the maximization of net photosynthesis in *Acer saccharum*: a modelling assessment. *Annals of Botany*, 2012, 110(3): 731-741.
- [22] Xiang S, Liu Y L, Fang F, Wu N, Sun S C. Stem architectural effect on leaf size, leaf number, and leaf mass fraction in plant twigs of woody species. *International Journal of Plant Sciences*, 2009, 170(8): 999-1008.
- [23] Osada N, Nabeshima E, Hiura T. Geographic variation in shoot traits and branching intensity in relation to leaf size in *Fagus crenata*: a common garden experiment. *American Journal of Botany*, 2015, 102(6): 878-887.
- [24] Fan Z X, Sterck F, Zhang S B, Fu P L, Hao G Y. Tradeoff between stem hydraulic efficiency and mechanical strength affects leaf-stem allometry in 28 *Ficus* tree species. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1619.
- [25] 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.
- [26] 杨冬梅, 占峰, 张宏伟. 清凉峰不同海拔木本植物小枝内叶大小-数量权衡关系. 植物生态学报, 2012, 36(4): 281-291.
- [27] 范宏坤, 曾涛, 金光泽, 刘志理. 小兴安岭不同生长型阔叶植物叶性状变异及权衡. 植物生态学报, 2024, 48(3): 364-376.
- [28] Levionnois S, Coste S, Nicolini E, Stahl C, Morel H, Heuret P. Scaling of petiole anatomies, mechanics and vasculatures with leaf size in the widespread Neotropical pioneer tree species *Cecropia obtusa* Trécul (Urticaceae). *Tree Physiology*, 2020, 40(2): 245-258.
- [29] Ellner S P, Snyder R E, Adler P B, Hooker G. An expanded modern coexistence theory for empirical applications. *Ecology Letters*, 2019, 22(1): 3-18.
- [30] 李露, 金光泽, 刘志理. 阔叶红松林 3 种阔叶树种柄叶性状变异与相关性. 植物生态学报, 2022, 46(6): 687-699.
- [31] Khadivi A. Morphological characterization and interspecific variation among five species of *Ziziphus* genus to select superiors in Iran. *BMC Plant Biology*, 2023, 23(1): 550.
- [32] Anderegg L D L, Berner L T, Badgley G, Sethi M L, Law B E, HilleRisLambers J. Within-species patterns challenge our understanding of the leaf economics spectrum. *Ecology Letters*, 2018, 21(5): 734-744.
- [33] Albert C H, Thuiller W, Yoccoz N G, Soudant A, Boucher F, Saccone P, Lavorel S. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*, 2010, 98(3): 604-613.
- [34] 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.
- [35] Liu C, Jin G Z, Liu Z L. Importance of organ age in driving intraspecific trait variation and coordination for three evergreen coniferous species. *Ecological Indicators*, 2021, 121: 107099.
- [36] 于青含, 金光泽, 刘志理. 植株大小、枝龄和环境共同驱动红松枝性状的变异. 植物生态学报, 2020, 44(9): 939-950.
- [37] Kuusk V, Niinemets Ü, Valladares F. A major trade-off between structural and photosynthetic investments operative across plant and needle ages in three Mediterranean pines. *Tree Physiology*, 2018, 38(4): 543-557.
- [38] Eimil-Fraga C, Sánchez-Rodríguez F, Álvarez-Rodríguez E, Rodríguez-Soalleiro R. Relationships between needle traits, needle age and site and stand parameters in *Pinus pinaster*. *Trees*, 2015, 29(4): 1103-1113.
- [39] Yang F, Xie L H, Huang Q Y, Cao H J, Wang J F, Wang J B, Liu Y N, Ni H W, Mu L Q. Twig biomass allocation of *Betula platyphylla* in different habitats in Wudalianchi Volcano, Northeast China. *Open Life Sciences*, 2021, 16(1): 758-765.
- [40] Liu Z L, Hikosaka K, Li F R, Jin G Z. Variations in leaf economics spectrum traits for an evergreen coniferous species: Tree size dominates over environment factors. *Functional Ecology*, 2020, 34(2): 458-467.
- [41] 刘玉静, 董周焱, 柏新富, 卜庆梅. 烟台海岸防护林带 6 树种资源利用效率比较. 山东农业大学学报: 自然科学版, 2015, 46(4): 570-575.

- [42] 董周焱. 烟台海岸木本植物的资源利用效率研究与评价[D]. 烟台: 鲁东大学, 2014.
- [43] 李宗泰, 战丽杰, 梁燕, 葛忠强, 曹振飞, 杜振宇, 匡兴建. 山东省赤松林叶片化学计量特征及其与林分特征和土壤养分的关系. 中国农学通报, 2022, 38(22): 20-30.
- [44] 于学宁, 谭焕鹏, 唐志波, 杨亚玲, 王文, 毛培利, 卢小军. 枯落物厚度和林分密度对沿海黑松防护林内种子萌发和幼苗生长的影响. 山东林业科技, 2025, 55(1): 9-14.
- [45] 任奕炜, 衣华鹏, 钟小瑛. 砂质海岸不同密度黑松叶片养分重吸收特征. 林业科学研究, 2022, 35(5): 164-171.
- [46] 李淑臣, 孙柏友, 占臣祥, 李观合, 袁涛, 朱东方, 姜召成, 张自和. 日本赤松良种选育技术研究. 山东林业科技, 2008, 38(3): 7-13.
- [47] 朱长伟, 徐颖澜, 张明晓, 陈加伟, 李士美. 青岛崂山黑松林分结构特征研究. 林业调查规划, 2019, 44(1): 33-39.
- [48] 崔君滕, 逢晨, 赵芸, 刘琦, 钟杰超, 刘强. 青岛市主要树种胸径生长量模型构建. 林业勘查设计, 2024, 53(6): 25-30.
- [49] Yan E R, Wang X H, Chang S X, He F L. Scaling relationships among twig size, leaf size and leafing intensity in a successional series of subtropical forests. *Tree Physiology*, 2013, 33(6): 609-617.
- [50] Warton D I, Duursma R A, Falster D S, Taskinen S. Smatr 3-an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution*, 2012, 3(2): 257-259.
- [51] 邵晨, 李耀琪, 罗奥, 王志恒, 席祯翔, 刘建全, 徐晓婷. 不同生活型被子植物功能性状与基因组大小的关系. 生物多样性, 2021, 29(5): 575-585.
- [52] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [53] Ishida A, Nakano T, Yazaki K, Matsuki S, Koike N, Lauenstein D L, Shimizu M, Yamashita N. Coordination between leaf and stem traits related to leaf carbon gain and hydraulics across 32 drought-tolerant angiosperms. *Oecologia*, 2008, 156(1): 193-202.
- [54] 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.
- [55] 黄海侠, 杨晓东, 孙宝伟, 张志浩, 阎恩荣. 浙江天童常绿植物当年生与往年生叶片性状的变异与关联. 植物生态学报, 2013, 37(10): 912-921.
- [56] Kuusk V, Niinemets Ü, Valladares F. Structural controls on photosynthetic capacity through juvenile-to-adult transition and needle ageing in Mediterranean pines. *Functional Ecology*, 2018, 32(6): 1479-1491.
- [57] Osada N. Crown development in a pioneer tree, *Rhus trichocarpa*, in relation to the structure and growth of individual branches. *New Phytologist*, 2006, 172(4): 667-678.
- [58] De Micco V, Aronne G, Baas P. Wood anatomy and hydraulic architecture of stems and twigs of some Mediterranean trees and shrubs along a mesic-xeric gradient. *Trees*, 2008, 22(5): 643-655.
- [59] 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.
- [60] 朱远忠, 黄文达, 于海伦, 何远政, 王怀海, 史尚彬, 寇志强. 科尔沁沙质草地不同水热梯度植物群落叶功能性状特征. 中国沙漠, 2024, 44(2): 143-150.
- [61] Seidel D, Annighöfer P, Stiers M, Zemp C D, Burkardt K, Ehbrecht M, Willim K, Kreft H, Hölscher D, Ammer C. How a measure of tree structural complexity relates to architectural benefit-to-cost ratio, light availability, and growth of trees. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(12): 7134-7142.
- [62] 雷茂林. 基于构件理论和功能性状的植物出叶策略研究[D]. 西安: 西北大学, 2018.
- [63] Osnas J L D, Lichstein J W, Reich P B, Pacala S W. Global leaf trait relationships: mass, area, and the leaf economics spectrum. *Science*, 2013, 340(6133): 741-744.
- [64] Cui E Q, Weng E S, Yan E R, Xia J Y. Robust leaf trait relationships across species under global environmental changes. *Nature Communications*, 2020, 11: 2999.
- [65] Li R S, Wang Y, Yuan C Y, Zhang W D, Wang Q K, Guan X, Chen L C, Wang S L, Han J M, Yang Q P. Leaf economics spectrum prevails over nutrient resorption in regulating the temperature sensitivity of litter decomposition in a subtropical forest ecosystem. *Biology and Fertility of Soils*, 2023, 59(8): 901-910.
- [66] 张丹, 李传荣, 许景伟, 刘立川, 周振, 王晓磊, 黄超. 沙质海岸黑松分枝格局特征及其抗风折能力分析. 植物生态学报, 2011, 35(9): 926-936.
- [67] Poorter H, Niklas K J, Reich P B, Oleksyn J, Poot P, Mommer L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 2012, 193(1): 30-50.