

亚热带富磷和贫磷立地植物叶片形态的适应性特点

温家豪^{1,2}, 孙宁骁^{1,2}, 陶慧敏^{1,2}, 姬华伟^{1,2}, 刘春江^{1,2,3}

(1. 上海交通大学 农业与生物学院, 低碳农业研究中心, 上海 200240;
2. 国家林业局上海城市森林生态系统国家定位观测研究站, 上海 200240;
3. 农业部都市农业(南方)重点实验室, 上海 200240)

摘要: 在我国亚热带地区, 一般形成磷(P)、钙(Ca)、镁(Mg)缺乏和铁(Fe)、铝(Al)富集为特征的土壤, 但在磷酸岩地区则发育形成了磷和其他营养元素富集的土壤。这些富磷和贫磷土壤立地, 为检验植物叶形态性状与土壤营养元素的关系提供了理想条件。在本研究中, 在富磷和贫磷立地上分别选取 9 种共有木本植物作为研究对象, 测量叶干重(leaf dry mass, LM)、叶面积(leaf area, LA)、比叶面积(specific leaf area, SLA)、叶长(LL)、叶宽(LW)、叶长宽比(叶形指数, leaf index, LLW)等指标, 并测量其所在立地土壤 C、N、P、K、Ca、Mg、Mn、Fe、Zn、Cu、Na、Al 等元素含量。结果显示, 富磷区落叶阔叶植物 LM、LA、LL 和 LW 均显著小于贫磷区, 而富磷区常绿针叶 LM 和 LL 显著小于贫磷区。常绿阔叶叶形态指标在贫磷和富磷立地之间没有显著差异, 且仅叶长宽比和土壤 Na 元素含量相关。叶形态特征与土壤 N 和 P 之外元素呈现正向或负向的显著相关关系。我们的研究表明, 不同植物叶片形态性状对土壤养分形成了不同的适应策略。

关键词: 叶形态性状; 植物功能型; 元素含量; 富磷土壤; 亚热带

中图分类号: Q 948; S158

文献标识码: A

Adaptive characteristics of leaf morphological traits of woody plants at phosphorus-rich and -deficient sites in subtropics

WEN Jia-hao^{1,2}, SUN Ning-xiao^{1,2}, TAO Hui-min^{1,2}, JI Hua-wei^{1,2}, LIU Chun-jiang^{1,2,3}

(1. School of Agriculture and Biology and Research Centre for Low-Carbon Agriculture, Shanghai Jiaotong University, Shanghai 200240, China; 2. Shanghai Urban Forest Research Station, State Forestry Administration, Shanghai 200240, China; 3. Key Laboratory of Urban Agriculture, Ministry of Agriculture, Shanghai 200240, China)

Abstract: Subtropical soils are generally characterized as deficient in phosphorus (P), calcium (Ca) and magnesium (Mg), but rich in iron (Fe) and aluminum (Al). However, soils developed in phosphate rock are extremely P-rich in subtropical forests, southwestern China. The P-rich and P-deficient sites provide us a natural laboratory to examine the correlations between leaf morphological traits and soil nutrients. We investigated leaf dry mass (LM), leaf area (LA), specific leaf area (SLA), leaf length (LL), leaf width (LW) and the ratio of leaf length to width (leaf index, LLW) of 9 woody plant species at both P-rich and P-deficient sites. And we also investigated soil C, N, P, K, Ca, Mg, Mn, Fe, Zn, Cu, Na and Al concentrations. Firstly, deciduous broadleaves had lower LM, LA, LL and LW whilst evergreen conifers had lower LM and

收稿日期: 2017-11-27

基金项目: 国家自然科学基金项目 (NSFC 31670626, 31270640 和 31070532)

作者简介: 温家豪(1993-), 男, 硕士生, 研究方向: 全球变化生态学, email: wenjiaha@foxmail.com;

刘春江(1957-)为本文通讯作者, 男, 教授, 博士生导师, 研究方向: 陆地生态系统, email: chjliu@sytu.edu.cn

LL at P-rich sites than at P-deficient sites. This suggests that there are different responses for plant functional groups at two P sites. Secondly, there were no significant differences of leaf morphological traits for evergreen broadleaves at two P sites, except for Na and leaf index. It indicates that evergreen broadleaves have less sensitivity to varied soil nutrients. Finally, not only N and P, but also other elements in soil were correlated to leaf morphological traits. It suggests that there are intricate correlation networks between soil nutrient and leaf morphological traits. Our results show different plant leaf morphological traits adopt various adaptive strategies to soil nutrients.

Key words: leaf morphological traits; plant functional groups; multiple nutrients; phosphorus-rich soils; subtropics

植物功能性状是指能够反映植物生长发育过程对环境变化的响应的核心植物属性,而叶形态性状是植物功能性状的一个重要部分^[1]。植物叶片形态及其功能特性对于植物生长、生态系统的食物链物质流动和全球生物化学循环极其重要^[2]。植物叶形态性状主要包括叶干重(leaf dry mass, LM)、叶面积(leaf area, LA)、比叶面积(specific leaf area, SLA)、叶长(LL)、叶宽(LW)、叶长宽比(叶形指数, leaf index, LLW)等指标。其中,比叶面积和叶长宽比是较为重要的性状,两者均能够反映植物对不同外界环境的适应性特征^[3-4]。

研究植物叶片性状在自然环境梯度上的变化,能够显示植物生态学策略的适应性特点。植物叶片形态性状对外界环境(例如,土壤元素含量)变化极其敏感^[5]。Jenny^[6]从发现全球尺度上植物 SLA 和土壤元素[尤其是氮(N)]含量显著相关。肖迪等^[7]发现 N 添加对不同植物 SLA 有显著影响。Bucci^[8]等发现,热带稀树草原土壤 N、磷(P)的添加显著增加多数物种的叶面积;而张宇平^[9]发现 N 和 P 添加对温带草地大多数物种的叶形态没有显著影响。然而,目前大多数研究仅集中在人为控制性实验上,对于自然条件下土壤元素含量变化对叶形态影响研究较少,尤其是在亚热带地区。

在亚热带地区,由于强烈的风化和淋溶作用,土壤形成通常是 P、钙(Ca)、镁(Mg)元素流失,铁(Fe)、铝(Al)元素富集的过程,然而,在我国西南部分磷酸岩地区形成富磷土壤^[10],同时其他元素(例如,Ca、Mg等)也呈现增加现象。与此同时,亚热带酸性土壤下,高含量的锰(Mn)、铝(Al)和铁(Fe)对植物生长有一定的负作用^[11-14]。在磷酸岩地区,极端富 P 的土壤同时也有着高含量的 Ca、Mg,这为植物、动物、微生物提供了不同周边贫 P 的营养元素环境^[15-17]。因此,在亚热带地区,植物会形成不同

的生态适应策略以适应土壤养分环境^[18]。本研究主要目的是,从叶形态的变化了解不同植物对亚热带富磷和贫磷立地的生态适应策略。该区域森林植被有常绿阔叶、落叶阔叶和常绿针叶植物构成。在本次研究中,我们调查了富磷和贫磷立地上 9 种木本植物(3 种功能型)的 LM、LA、SLA、LL、LW、LLW 等 6 个叶形态指标,以回答如下的科学问题:(1)在亚热带富磷和贫磷立地上,3 种功能型植物的叶形态指标是否有显著的适应性变化?(2)如果有显著变化,哪些土壤元素对叶形态变化有重要影响?

1 材料和方法

1.1 样地信息

本研究样地位于云南省中部云贵高原(海拔约 2 000 m),地处 21°8'32"~29°15'8"N,97°31'39"~106°11'47"E。研究区域内磷酸岩矿区呈散岛状分布,富磷区岩石 P_2O_5 含量约 0.67%,贫磷区为 0.05%,其他化学组分在富磷和贫磷区也均有变化(表 1)。根据世界土壤资源参比基础(WRB),该区域内土壤主要类型为铁铝土和强淋溶土^[19]。2016 年,富磷区和贫磷区气候条件类似,年均温分别为 15.4 和 16.2 °C,年均降水量(1981—2010)分别为 944.5 和 910.1 mm,降雨均集中在 7 月和 8 月。该区域地带性植被为半湿润常绿阔叶林和暖温带针叶林,主要由常绿阔叶、落叶阔叶和常绿针叶树构成。

1.2 样品收集

根据林分类型,富磷区(昆明)选取 9 个样地,贫磷区(楚雄)选取 10 个样地,每个样地内设立 20 m × 20 m 的样方,每 2 个样方间的距离不低于 0.8 km(表 2)。在本研究区域内,由栓皮栎(*Quercus variabilis*)、麻栎(*Quercus acutissima*)和滇青冈(*Cyclobalanopsis glaucoides*)组成的壳斗科构成了

表 1 富磷区磷酸岩和贫磷区非磷酸岩化学成分组成(平均值±标准误)

Tab. 1 Chemical compositions (mean±se, %) of phosphate rocks at P-rich sites and Non-phosphate rock at P-deficient site

	富磷区 P-rich sites	贫磷区 P-deficient sites
SiO ₂	73.79±10.86	77.80±5.11
Al ₂ O ₃	13.26±4.12	15.73±3.42
Fe ₂ O ₃	6.97±4.61	2.67±0.50
TiO ₂	1.60±1.33	0.48±0.07
K ₂ O	1.47±0.38	2.65±1.16
P ₂ O ₅	0.67±0.53	0.05±0.01
MgO	0.77±0.46	0.43±0.18
Na ₂ O	0.20±0.15	0.05±0.01
MnO	0.11±0.033	0.07±0.011
ZrO ₂	0.049±0.020	0.043±0.006
Cr ₂ O ₃	0.032±0.008	0.037±0.007
Rb ₂ O	0.005±0.001	0.008±0.003
SrO	0.016±0.007	0.006±0.002
Y ₂ O ₃	0.008±0.003	0.005±0.001

大部分常绿和落叶阔叶林,常绿针叶林主要由云南松(*Pinus yunnanensis*)和云南油杉(*Keteleeria evelyniana*)构成。除部分样地仅有 1 种或 2 种功能型植物主导以外,每个样地内选取常绿阔叶、落叶阔叶和常绿针叶 3 种功能型的优势树种。

叶片和土壤样品收集于 2016 年 8 月份,叶片样品从健康个体朝南面的中上层枝条上选取中等大小的成熟叶片。每个样地的每个种随机选取 9 到 15 棵健康个体随后混合成 1 个样品,考虑到叶龄会影响常绿树的元素含量^[20],仅选取当年生叶片分析使用。本研究中,我们共收集 2 科 9 种的 206 份叶片样品(表 3),其中 3 个种为落叶阔叶树,3 个种为常绿阔叶树,3 个种为常绿针叶树。另外,每个样地采集 9 份表层土样品(0~10 cm)和岩石样品各自混合成 1 个土壤样品和岩石样品。部分样地纯针叶林下土壤额外单独收集。

1.3 样品分析

1.3.1 叶片形态特征分析

阔叶树每份样品选取 20~30 片叶片用游标卡尺测量叶长(从叶尖至叶柄顶端)和叶宽(选取叶片宽度最大位置),然后用 imageJ 1.0 (National Institutes of Health, 2015)测量叶面积。针叶树每份样品选取约 50 针叶用游标卡尺测量叶长和叶宽,然后用圆柱法估测叶面积。随后所有样品在

表 2 云南中部富磷和贫磷样地地理位置概况

Tab. 2 Geographical location (latitude, longitude and altitude) at study sites in Yunnan Province, southwestern China

样地 Site	样地编号 Site ID	纬度/°N Latitude	经度/°E Longitude	高度/m Altitude
富磷区				
昆明安宁	AN	24.98	102.44	1 850
昆明林科院	LK	25.15	102.75	1 985
昆明黑龙潭	HL	25.14	102.75	1 941
昆明西山	XS	24.93	102.63	2 292
昆明华亭寺	HT	24.97	102.63	2 154
昆明龙门	LM	24.96	102.63	2 160
昆明棋盘山	QP	25.05	102.58	2 467
昆明筇竹寺	QZ	25.07	102.62	2 165
昆明秋木园	QM	24.98	102.45	1 880
贫磷区				
楚雄情人谷	QR	25.07	101.61	1 922
楚雄伏龙村	FL	25.24	101.53	1 857
楚雄化佛山	HF	25.31	101.39	2 218
楚雄紫溪山	ZS	25.03	101.40	2 372
楚雄紫霞山庄	ZX	25.01	101.40	2 439
楚雄紫顶寺	ZD	25.00	101.42	2 455
楚雄土官庄	TG	25.09	101.56	1 919
禄丰五台山	WS	25.28	102.13	2 148
禄丰埡口	YK	25.30	102.12	2 140
禄丰嘎里四	GL	25.33	102.12	2 335

60 °C 下烘干 72 h。比叶面积(SLA, cm²/g)计算为叶干重和叶面积的比率。长宽比(叶形指数)等于叶长和叶宽的比率。

1.3.2 样品化学分析

所有样品采集后储存于冷冻箱内并立即送回实验室。土壤和岩石样品自然风干 1 个月至恒重。随后所有样品磨碎过筛(60 目)。运用美国 Perkin Elmer 公司的 PE 2400 型元素分析仪(CHNS/O Analyzer)进行 C、N、有效 P、有效 K、有效 Ca、有效 Mg 含量分析^[21];样品经过前期处理后,用美国热电公司的 Iris Advantage 1000 型电感耦合等离子体发射光谱仪进行 P、K、Ca、Mg、Mn、Fe、Zn、Cu、Na、Al 等元素含量分析。土壤硝态氮和铵态氮使用鲜土紫外分光光度法,用法国 Smartchem 全自动间断化学分析仪测量。运用波长色散型 X 射线荧光光谱仪(XRF)进行岩石成分量测定。

1.3.3 数据分析

同一叶形态性状、同一元素在贫富磷立地间的差异显著性分析采用 t-test 检验;叶形态性状和土

表 3 云南中部富磷和贫磷样地植物物种概况
Tab. 3 List of plants from which samples were collected in 19 sites

功能型 Functional group	种 Species	科 Family	样地 Site
落叶阔叶	麻栎(<i>Quercus acutissima</i>)	壳斗科	XS, QM, QR, TG
	栓皮栎(<i>Quercus variabilis</i>)	壳斗科	AN, HL, LK, XS, QR, FL, ZS, TG, WS, YK
	槲栎(<i>Quercus aliena</i>)	壳斗科	XS, HT, ZS, TG, WS, YK
常绿阔叶	滇石栎(<i>Lithocarpus dealbatus</i>)	壳斗科	QZ, HF, YK, GL
	滇青冈(<i>Cyclobalanopsis glaucoides</i>)	壳斗科	QZ, QR, HF,
	元江栲(<i>Castanopsis orthacantha</i>)	壳斗科	QZ, HF, ZX
常绿针叶	华山松(<i>Pinus armandii</i>)	松科	XS, LM, QP, ZD, YK
	云南松(<i>Pinus yunnanensis</i>)	松科	AN, HL, LK, QP, QM, QR, FL, HF, ZS, ZX, TG, WS, YK, GL
	云南油杉(<i>Keteleeria evelyniana</i>)	松科	AN, XS, HT, LM, QM, QR, FL, HF, ZS, TG, WS, YK, GL

壤元素的相关性网络分析图基于 $P < 0.05$ 的皮尔森相关系数 (Pearson correlation) 使用 Pajek 5.02 绘制, 算法采用 Hubs-Authorities^[22]。

通过测定贫富磷区土壤元素含量发现, 除 Na 元素外, 其余所有所测元素的总量和有效态量均为富磷区大于贫磷区 (表 4)。其中富磷区 P 含量约为贫磷区的 20 倍, 富磷区有效磷含量约为贫磷区的 6 倍。

2 结果分析

物种水平上, 栓皮栎、麻栎和滇青冈的 SLA 均为富磷区大于贫磷区, 槲栎、滇石栎和华山松的

2.1 物种水平上贫富磷立地叶形态性状比较

表 4 富磷区和贫磷区土壤元素总量和有效态量以及变异系数差异 (平均值 ± 标准误)

Tab. 4 Total and available element concentrations (mean ± se) and CV (coefficient of variation) of soils at P-rich and P-deficient sites

元素 Variables	富磷区 P-rich sites	变异系数/% CV	贫磷区 P-deficient sites	变异系数/% CV
C	39.43 ± 3.53 **	76.92	24.34 ± 2.72 **	74.38
N	2.62 ± 0.22 ***	55.76	1.49 ± 0.17 ***	74.38
P	2.23 ± 0.49 ***	145.29	0.13 ± 0.02 ***	97.95
K	8.91 ± 0.77 *	58.92	6.91 ± 0.54 *	52.53
Ca	3.68 ± 0.78 ***	144.77	0.57 ± 0.13 ***	159.25
Mg	2.64 ± 0.13 **	32.30	2.03 ± 0.14 **	47.63
Mn	1.01 ± 0.09 ***	63.69	0.40 ± 0.04 ***	71.20
Fe	81.35 ± 7.70 ***	64.20	22.10 ± 1.16 ***	35.36
Zn	0.78 ± 0.09 ***	74.66	0.01 ± 0.01 ***	492.22
Cu	0.21 ± 0.03 ***	94.33	0.01 ± 0.003 ***	139.54
Na	0.33 ± 0.02 **	39.43	0.46 ± 0.04 **	53.38
Al	66.85 ± 3.86 ***	39.15	37.03 ± 1.56 ***	28.24
铵态氮	0.023 ± 0.004 *	122.64	0.012 ± 0.002 *	128.24
硝态氮	0.007 ± 0.001 **	113.55	0.003 ± 0.0003 **	69.49
有效磷	0.045 ± 0.014 **	202.52	0.007 ± 0.001 **	65.65
有效钾	0.158 ± 0.013	53.61	0.141 ± 0.009	42.14
有效钙	1.328 ± 0.134 ***	67.87	0.410 ± 0.051 ***	83.16
有效镁	0.160 ± 0.022 ***	90.51	0.053 ± 0.006 ***	71.62

注: * 表示同一性状在富磷区和贫磷区的差异 (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$) 下同。

Note: * Means the differences of the trait between P-rich and P-deficient sites (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ and *** $P < 0.001$). The same as below.

SLA 为贫磷区大于富磷区; 栓皮栎、麻栎和云南松的 LLW 在贫磷区大于富磷区; 相反, 榲栎、元江栲和华山松的 LLW 在富磷区大于贫磷区相反, 且显著相关。栓皮栎和华山松的 LM、LA、SLA、LL、LW 和 LLW 在贫富磷立地均有显著差异(表 5)。

2.2 功能型水平上贫富磷立地叶形态性状比较

3 种不同功能型中, 落叶阔叶的 LM、LA、LL 和 LW 在富磷区均显著小于贫磷区, 常绿针叶的 LM 和 LL 在富磷区显著小于贫磷区。在 2 种立地上, 落叶阔叶的 SLA 最大, 常绿阔叶其次, 常绿针叶最小。

2.3 土壤养分与叶形态性状相关性

3 种不同功能型中, 落叶阔叶和常绿针叶的

SLA 和 LW 呈正相关, 而在常绿阔叶中呈负相关。在常绿阔叶和落叶阔叶中 LLW 和 LM 呈负相关, 而在常绿针叶中呈正相关。

3 种不同功能型中, 常绿阔叶的叶形态指标与土壤中元素含量有较少显著相关的联系, 仅长宽比和 Na 呈显著正相关。土壤中 P 与落叶阔叶的 LM、LA、LL 和 LW 以及常绿针叶的 LM、LA 和 LL 呈显著负相关。常绿针叶的 SLA 和土壤中的 Mn、Fe、Zn、Cu、Na、Al 等微量元素有显著相关关系; 落叶阔叶的 LM 和 SLA 与土壤中的 Mn、Fe、Cu、Na、Al 等元素有显著相关关系。落叶阔叶和常绿阔叶的 LA、常绿针叶的 LW 是各自相关性网络图的主要的权重中心。

表 5 亚热带富磷和贫磷立地内 9 个优势种叶片的形态特征(平均值±标准误)

Tab. 5 Leaf morphological traits(mean±se) of 9 species at P-rich and P-deficient sites in subtropics

物种 Species	立地 P-sites	叶重/g Leaf dry mass	叶面积/cm ² Leaf area	比叶面积 Specific leaf area	叶长/cm Leaf length	叶宽/cm Leaf width	长宽比 Length:Width
栓皮栎	富磷区	0.51±0.01*	49.25±0.66*	98.65±0.63***	15.34±0.10*	5.25±0.04*	2.95±0.17***
	贫磷区	0.54±0.01*	47.30±0.59*	91.45±0.94***	15.67±0.10*	5.13±0.04*	3.08±0.15***
麻栎	富磷区	0.53±0.15*	48.73±1.31	93.18±1.24***	15.87±0.21***	5.34±0.09	3.02±0.04***
	贫磷区	0.58±0.02*	47.90±1.17	85.12±1.41***	17.60±0.25***	5.22±0.08	3.42±0.06***
榲栎	富磷区	0.90±0.52*	80.37±3.66	94.81±2.44***	17.33±0.36	7.54±0.24	2.39±0.05*
	贫磷区	0.78±0.20*	79.92±2.05	106.15±1.49***	17.32±0.19	7.83±0.12	2.26±0.24*
滇石栎	富磷区	0.25±0.01	20.04±1.02***	80.58±0.90**	10.65±0.32	3.07±0.08**	3.48±0.06
	贫磷区	0.28±0.01	23.94±0.74***	87.12±1.58**	11.28±0.22	3.35±0.05**	3.38±0.54
滇青冈	富磷区	0.29±0.02	25.52±1.15*	89.04±1.99***	10.91±0.32*	4.07±0.12**	2.70±0.06
	贫磷区	0.31±0.01	22.50±0.60*	74.39±1.15***	10.09±0.16*	3.73±0.06**	2.72±0.04
元江栲	富磷区	0.32±0.02	23.47±1.57	73.47±1.96	10.03±0.40	3.69±0.11*	2.72±0.07*
	贫磷区	0.36±0.02	25.31±1.14	70.91±1.00	10.18±0.18	4.08±0.11*	2.53±0.06*
油杉	富磷区	0.02±0.00	1.36±0.02	60.57±0.68	4.63±0.05**	0.45±0.01	10.47±0.15
	贫磷区	0.02±0.00	1.33±0.02	60.79±0.64	4.45±0.05**	0.45±0.01	10.18±0.11
云南松	富磷区	0.04±0.00	1.61±0.41	46.00±0.93	19.15±0.27	0.07±0.00**	291.05±6.01*
	贫磷区	0.03±0.00	1.57±0.07	45.60±1.41	19.93±0.68	0.06±0.00**	324.58±9.95*
华山松	富磷区	0.01±0.00*	0.65±0.03*	53.35±1.76**	13.15±0.27**	0.05±0.00*	318.82±12.25***
	贫磷区	0.01±0.00*	0.64±0.02*	61.89±1.65**	11.97±0.27**	0.05±0.00*	247.84±8.65***

表 6 亚热带富磷和贫磷立地内 3 种不同功能型植物叶片的形状特征(平均值±标准误)

Tab. 6 Leaf morphological traits(mean±se) of 3 plant functional groups at P-rich and P-deficient sites in subtropics

	常绿阔叶		常绿针叶		落叶阔叶	
	富磷区 P-rich sites	贫磷区 P-deficient sites	富磷区 P-rich sites	贫磷区 P-deficient sites	富磷区 P-rich sites	贫磷区 P-deficient sites
叶重/g	0.28±0.01	0.31±0.01	0.030±0.00*	0.031±0.00*	0.57±0.01*	0.61±0.01*
叶面积/cm ²	22.59±0.74	23.49±0.44	1.31±0.02	1.38±0.03	54.03±0.91*	56.84±0.89*
比叶面积	81.01±1.05	78.75±0.95	53.97±0.64	53.50±0.81	96.98±0.76	94.97±0.77
叶长/cm	10.55±0.20	10.56±0.12	11.47±0.33*	12.77±0.44*	15.76±0.10***	16.38±0.09***
叶宽/cm	3.53±0.07	3.64±0.04	0.24±0.01	0.22±0.01	5.62±0.06**	5.92±0.60**
长宽比	3.04±0.05	2.94±0.04	170.70±7.65	188.04±7.75	2.87±0.02	2.88±0.02

3 讨论

我们的研究结果显示,地质上的差异(磷酸岩和非磷酸岩)显著影响了土壤元素含量(表 1、表 4),进而改变了植物叶片形态性状,但不同植物有着不同生态适应策略。例如,9 个优势植物种在贫富磷立地上均表现出显著差异,但是,栓皮栎、麻栎、滇青冈 SLA 在富磷区大于贫磷区,而榭栎、滇石栎和华山松 SLA 为贫磷区大于富磷区;栓皮栎、麻栎、云南松 LLW 在富磷区小于贫磷区,榭栎、元江栲、华山松 LLW 在富磷区大于贫磷区(表 5)。一般认为,土壤中 N 和 P 的增加会提高 LA 和 SLA^[8,23],因为 N、P 的增加有利于植物的生长从而提高植物的光合效率^[6]。本研究中不同种和功能型的 SLA 和 LLW 在贫富磷立地上的变化呈现出不同的趋势,如落叶阔叶树比常绿树(常绿阔叶树和常绿针叶树)有更高的 SLA,这和 Wright 的结果一致^[24],这说明不同植物对土壤养分变化的敏感性不同,为适应同一种外界环境的变化,不同的植物表现出不同的反应机

制^[25]。通常来说,较小的 SLA 和 LA 是对贫瘠环境下的一种适应,有利于植物更好的获取资源和提高水分利用效率^[3,26],预示着植物开始趋向于保守的生长策略^[23]。

不同功能型水平上,落叶阔叶植物 LM、LA、LL、LW 在富磷区均显著小于贫磷区,而常绿针叶仅 LM 和 LL 在富磷区均小于贫磷区,常绿阔叶的 6 个叶形态指标在贫富磷立地上均无显著差异(表 6);同时,常绿阔叶的叶形态指标只有长宽比与土壤中的 Na 呈显著正相关关系(表 7),表明相比于常绿针叶和落叶阔叶,常绿阔叶对亚热带土壤养分的变化不敏感,这和 Scalon 等人在热带地区的土壤养分添加试验的结果一致^[27]。另外,在 2 种立地内,落叶阔叶 SLA > 常绿阔叶 SLA > 常绿针叶 SLA,这是因为落叶阔叶树仅在生长季合成光合产物,因而 SLA 大;而常绿阔叶树需要经历炎热、干旱等多种不良环境条件,因而需要更小的 SLA 以适应不良环境胁迫^[28-29]。

在本研究中,不同功能型的植物叶形态特征之间、叶形态和土壤元素含量之间有着不同的关系。如图 1 所示,土壤中的 N、P 与常绿阔叶叶形态指标

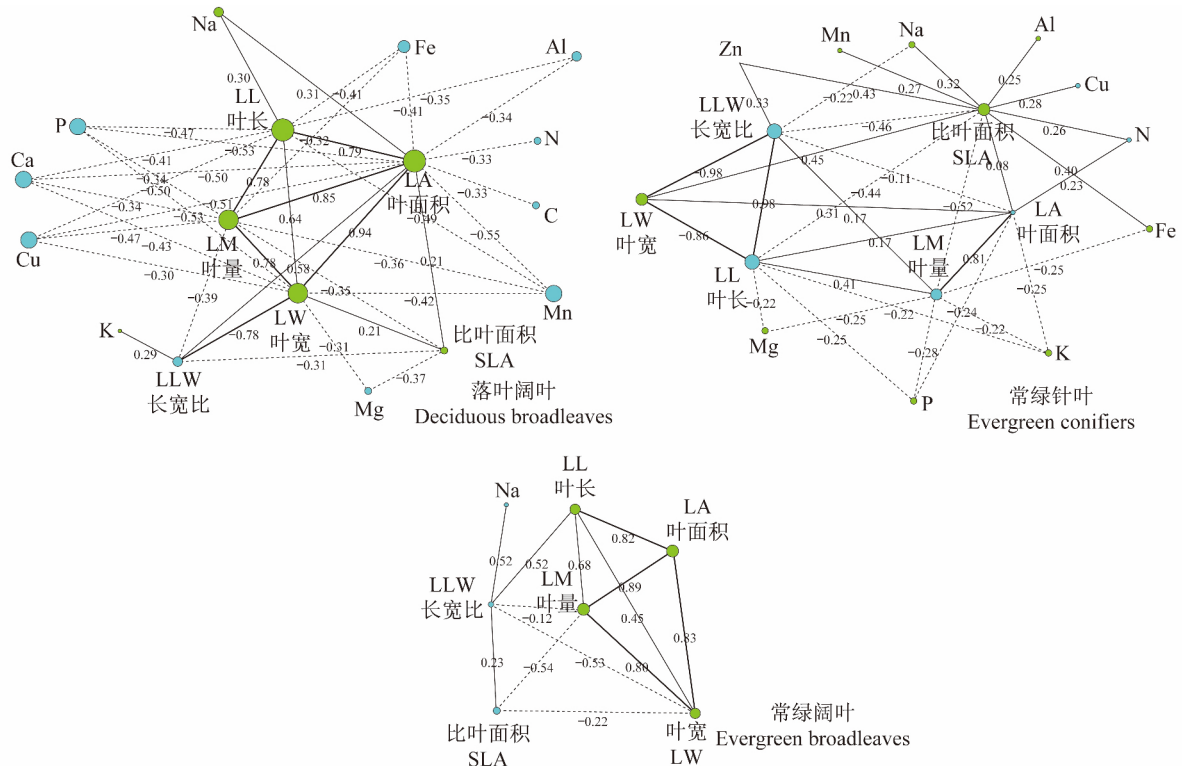


图 1 亚热带地区贫富磷立地上 3 种不同功能型植物叶形态特征之间、叶形态特征和土壤元素之间的相关性网络图
实线代表显著正相关,虚线代表显著负相关,红色数字为皮尔森相关系数。圆圈越大代表权重越大,绿色圆圈代表整个网络关系的权重中心

Fig. 1 Correlation networks among variables in leaf morphological traits and element concentrations in soil
The line represents the correlation between two variables, when the associated probability was significant at the 0.05 probability level.
A dotted line means that the correlation is negative, the bigger the node, the bigger the weight function of the node

不显著,只有 Na 正向影响常绿阔叶的 LLW。而在落叶阔叶和常绿针叶中,P 与 LM、LA、LL 显著负相关。N 和常绿针叶的 LA、SLA 正相关,和落叶阔叶的 LA 负相关。N、P 和植物的氨基酸、核酸、蛋白质等紧密相关,对植物的光合作用有直接影响,因而与落叶阔叶和常绿针叶的多个叶形态指标有显著关联^[30]。Ca、Mg 和植物代谢、光合作用有一定关联^[31]。在本研究中,土壤 Ca、Mg 和落叶阔叶的 LM、LA、SLA、LL、LW 呈显著负相关,Mg 和常绿针叶 LM、LL 呈显著负相关。除此之外,Mn、Fe、Zn、Cu 等与多个叶形态指标也存在正向或负向的显著关系,这可能和土壤中元素自身的相互作用有关,具体机制有待进一步验证。本研究提升了我们对于除 N、P 外其他多元素对于植物叶形态的影响的认识。

4 结论

在亚热带地质条件引起的富磷和贫磷立地上,植物叶形态性状发生了显著变化,主要表现在 3 个方面。首先,栓皮栎、麻栎和滇青冈的比叶面积均为富磷区大于贫磷区;相反,榿栎、滇石栎和华山松的比叶面积为贫磷区大于富磷区;栓皮栎、麻栎和云南松的长宽比在贫磷区大于富磷区;相反,榿栎、元江栲和华山松的长宽比在富磷区大于贫磷区,这暗示了不同种对土壤养分的变化有不同的响应。其次,常绿阔叶的叶形态指标在贫磷和富磷立地差异不显著,且仅有长宽比和土壤中 Na 相关,这说明相比于落叶阔叶和常绿针叶,常绿阔叶的叶形态对土壤养分的变化不敏感。最后,除 N、P 外,土壤中的 K、Ca、Mg、Mn、Fe、Zn、Cu、Na、Al 等元素与叶形态特征有正向或负向的显著关系,这说明土壤养分变化与植物叶形态是一个复杂的网络关联。

致谢: 感谢上海交通大学分析测试中心对本研究中测试工作的支持!

参考文献:

[1] Reich P B. The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies [J]. **International Journal of Plant Sciences**, 2003, 164(S3): S143-S64.

[2] Price C A, Enquist B J. Scaling mass and morphology in leaves: An extension of the WBE model [J]. **Ecology**, 2007, 88(5): 1132-1141.

[3] Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predic-

tors of plant strategies [J]. **New Phytologist**, 2010, 143(1): 155-162.

- [4] 吴丽丽, 康宏樟, 庄红蕾, 等. 区域尺度上栓皮栎叶性状变异及其与气候因子的关系 [J]. **生态学杂志**, 2010, 29(12): 2309-2316.
- [5] McDonald P, Fonseca C, Overton J, *et al.* Leaf-size divergence along rainfall and soil-nutrient gradients: is the method of size reduction common among clades? [J]. **Functional Ecology**, 2003, 17(1): 50-57.
- [6] Ordonez J C, Van Bodegom P M, Witte J P M, *et al.* A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility [J]. **Global Ecology and Biogeography**, 2009, 18: 137-149.
- [7] 肖迪, 王晓洁, 张凯, 等. 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 [J]. **植物生态学报**, 2016, 40(7): 686-701.
- [8] Bucci S J, Scholz F G, Goldstein G, *et al.* Nutrient availability constrains the hydraulic architecture and water relations of savannah trees [J]. **Plant Cell & Environment**, 2006, 29(12): 2153-2167.
- [9] 张宇平. 养分添加对内蒙古温带草地植物功能性状的影响 [D]. 呼和浩特市: 内蒙古大学, 2016.
- [10] 田升平. 中国磷矿基本特征及分布规律 [J]. **化工矿产地质**, 2000(1): 11-16.
- [11] Baxter I R, Vitek O, Lahner B, *et al.* The leaf ionome as a multivariable system to detect a plant's physiological status [J]. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 2008, 105(33): 12081-12086.
- [12] Cronan C S, Grigal D F. Use of calcium/aluminum ratios as indicators of stress in forest ecosystems [J]. **Journal of Environmental Quality**, 1995, 24(2): 209-226.
- [13] Millaleo R, Reyesdiaz M, Ivanov A G, *et al.* Manganese as essential and toxic element for plants: transport, accumulation and resistance mechanisms [J]. **Journal of Soil Science & Plant Nutrition**, 2010, 10(4): 470-481.
- [14] 沈宏, 严小龙. 铝对植物的毒害和植物抗铝毒机理及其影响因素 [J]. **土壤通报**, 2001, 32(6): 281-285.
- [15] Ji H, Du B, Liu C. Elemental stoichiometry and compositions of weevil larvae and two acorn hosts under natural phosphorus variation [J]. **Scientific Reports**, 2017, 7: 45810.
- [16] Zhou X, Sun X, Du B, *et al.* Multielement stoichiometry in *Quercus variabilis* under natural phosphorus variation in subtropical China [J]. **Scientific Reports**, 2015, 5: 7839.
- [17] Zhu F, Lu X, Liu L, *et al.* Phosphate addition enhanced soil inorganic nutrients to a large extent in

- three tropical forests [J]. **Scientific Reports**, 2015, 5:7923.
- [18] Townsend A R, Cleveland C C, Asner G P, *et al.* Controls over foliar n:p ratios in tropical rain forests [J]. **Ecology**, 2007, 88(1):107-118.
- [19] FAO I. World reference base for soil resources [M]. World soil resources reports, 1998.
- [20] Doust J L. A comparative study of life history and resource allocation in selected Umbelliferae [J]. **Biological Journal of the Linnean Society**, 2010, 13 (2): 139-154.
- [21] 南京农学院. 土壤农化分析 [M]. 北京: 农业出版社, 1980.
- [22] Batagelj V, Mrvar A. Pajek— Analysis and visualization of large networks [J]. **Lecture Notes in Computer Science**, 2004, 77-103.
- [23] Rose L, Rubarth M C, Herteld D, *et al.* Management alters interspecific leaf trait relationships and trait-based species rankings in permanent meadows [J]. **Journal of Vegetation Science**, 2013, 24 (2): 239 - 250.
- [24] Wright I J, Reich P B, Falster D S, *et al.* Assessing the generality of global leaf trait relationships [J]. **New Phytologist**, 2005, 166(2):485-496.
- [25] Hovenden M J, Vander Schoor J K. Nature vs nurture in the leaf morphology of Southern beech, *Nothofagus cunninghamii* (Nothofagaceae) [J]. **New Phytologist**, 2004, 161(2):585-594.
- [26] Aerts R, III F S C. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns [J]. **Advances in Ecological Research**, 2000, 30 (08):1-67.
- [27] Scalon M C, Haridasan M, Franco A C. Influence of long-term nutrient manipulation on specific leaf area and leaf nutrient concentrations in savanna woody species of contrasting leaf phenologies [J]. **Plant & Soil**, 2017, 421(1-2):233-244.
- [28] Coley P D, Bryant J P. Resource availability and plant antiherbivore defense [J]. **Science**, 1985, 230 (4728): 895-899.
- [29] Cunningham S A, Summerhayes B, Westoby M. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients [J]. **Ecological Monographs**, 1999, 69(4):569-588.
- [30] Niklas K J, Owens T, Reich P B, *et al.* Nitrogen/phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth [J]. **Ecology Letters**, 2005, 8(6):636-642.
- [31] Mengel K, Kirkby E A, Kosegarten H, *et al.* Principles of Plant Nutrition [M]. International Potash Institute, 1982.

(上接第 21 页)

- [16] Zhao H, Du Y, Gao P, *et al.* Antennal transcriptome and differential expression analysis of five chemosensory gene families from the Asian honeybee *Apis cerana cerana* [J]. **PLoS One**, 2016, 11(10):e0165374.
- [17] Chen D, Guo R, Xu X, *et al.* Uncovering the immune responses of *Apis mellifera ligustica*, larval gut to *Ascospaera apis*, infection utilizing transcriptome sequencing [J]. **Gene**, 2017, 621:40-50.
- [18] Wen C J, Hong W. Targeting the Hippo signaling pathway for tissue regeneration and cancer therapy [J]. **Genes (Basel)**, 2016, 7(9):55.
- [19] 吉新彦, 钟国轩, 赵斌. 哺乳动物 Hippo 信号通路分子机制研究进展 [J]. **遗传**, 2017, 39(7):546-567.
- [20] Ahmed A A, Mohamed A D, Gener M, *et al.* YAP and the Hippo pathway in pediatric cancer [J]. **Molecular & Cellular Oncology**, 2017, 4(3):e1295127.
- [21] Robinson S C, Klobucar K, Pierre C C, *et al.* Kaiso differentially regulates components of the Notch signaling pathway in intestinal cells [J]. **Cell Communication & Signaling**, 2017, 15(1):24.
- [22] 张悦, 马蕾, 宋守君, 等. Notch 信号通路调控 Th17 细胞的研究进展 [J]. **医学研究生学报**, 2017, 30(6):657-660.
- [23] Ahmad S M. Conserved signaling mechanisms in *Drosophila* heart development [J]. **Developmental Dynamics an Official Publication of the American Association of Anatomists**, 2017, 246(9):641-656.
- [24] Raftery N, Stevenson N J. Advances in anti-viral immune defence: revealing the importance of the IFN JAK/STAT pathway [J]. **Cellular & Molecular Life Sciences**, 2017, 74(14):2525-2535.
- [25] Welsch K, Holstein J, Laurence A, *et al.* Targeting JAK/STAT signaling in inflammatory skin diseases with small molecule inhibitors [J]. **European Journal of Immunology**, 2017, 47(7):1096-1107.
- [26] Geng T, Lv D D, Huang Y X, *et al.* JAK/STAT signaling pathway-mediated immune response in silkworm (*Bombyx mori*) challenged by *Beauveria bassiana* [J]. **Gene**, 2016, 595(1):69-76.