

文章编号: 1008-2786-(2017)5-653-10

DOI: 10.16089/j.cnki.1008-2786.000264

贡嘎山林线峨眉冷杉叶片功能属性特征

赵小祥^{1,2}, 王根绪¹, 彭阿辉^{1,2}, 张莉^{1,2}, 冉飞¹, 杨阳¹, 杨燕^{1*}

(1. 中国科学院 水利部 成都山地灾害与环境研究所, 四川 成都 610041;

2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘 要: 本文以贡嘎山东坡、西坡和东北坡四处林线峨眉冷杉叶片为研究对象, 分析测试了叶片比叶面积(SLA)、全氮(N)、全磷(P)、全碳(C)和碳同位素, 并结合林下土壤有机碳(SOC)、总氮(TN)、总磷(TP)、有效氮(AN)、有效磷(AP)含量, 从叶片化学计量特征、水分和养分利用效率的角度, 试图利用植物叶片功能属性探讨林线植物峨眉冷杉的现存可能机制。结论显示, 环贡嘎山林线峨眉冷杉林线的叶片 N:P 均低于 10, 说明已经发生了较为明显的 N 限制; 林线处相较于低海拔林下土壤有更低的土壤有机质、有效氮和磷, 以及更低的比叶面积(SLA), 说明该区域冷杉的分布和生长可能受到可获取的土壤养分限制, 峨眉冷杉生长转向资源保守型, 减缓生长以适应可利用资源贫瘠的环境。研究结果从某种程度上说明, 土壤养分利用状况和植物本身的资源利用策略也是影响贡嘎山林线峨眉冷杉生长和分布一个不容忽视的可能潜在因子, 在未来模型碳估算中应当予以考虑。

关键词: 峨眉冷杉; 林线; 土壤养分; 比叶面积; 碳同位素

中图分类号: X173

文献标志码: A

在过去的一百多年间(1880—2012), 地球表面平均温度上升了 0.85 °C^[1], 而过去百年间(1914—2013)中国地表年平均气温的增幅为 0.91 °C, 高于全球平均水平, 气候变暖明显。分布于高海拔地区的高山生态系统更是展现出对气候变暖快速响应和敏感性^[2]。作为郁闭森林和高寒植被之间的生态过渡带, 高山林线由于其响应气候变化的高度敏感性^[3], 被认为是气候变化的理想监测器^[4]。林线的形成机制研究为准确预测气候变化对高山生态系统优势植物种群动态变迁提供理论依据^[5]。

温度升高导致高山林线向上扩张^[6-8]、没有变化^[9], 或者是其它因素造成林线发生变化^[10-11], 但是温度被认为是控制林线形成的主要原因被大多数

学者认可, 但是其潜在的生理生态学机理时至今日, 依然饱受争议^[12]。过去的林线研究趋向于认为低温限制了植物叶片光合产物的分配, 进而阻止了林线植物的生长和向上迁移, 即“生长受限”假说^[13-14]。而近年来的大尺度林线观测研究结果显示, 气候变化对林线物种分布及生存不是单纯通过影响光合作用或者细胞分裂来抑制生长^[15-16], 也可能与大气 CO₂ 的增加有关^[17]。植物叶片功能性状一般暗示着植物种群如何应对、适应环境变化^[18]、也能揭示为什么植物在典型生境下生理生态过程适应环境变化的独特性, 更是了解植物群落结构动态和功能变化的有效指标^[19]。可见, 高山林线植物叶片功能性状研究有助于更全面地理解林线形

收稿日期(Received date): 2017-06-22; 改回日期(Accepted date): 2017-09-08

基金项目(Foundation item): 中国科学院前沿科学重点研究计划(QYZDJ-SSW-DQC006); 国家自然科学基金青年基金项目(31100323, 31300416); 国家重点研发计划课题(2017YFC0504900)[Chinese Academy of Sciences Foreword Science Key Research Program(QYZDJ-SSW-DQC006); National Natural Science Youth Fund Project(31100323, 31300416); National Key Research and Development Program of China(2017YFC0504900)]

作者简介(Biography): 赵小祥(1994-), 男, 硕士研究生, 湖南常德人, 从事高山植物对气候变化响应的研究[Zhao Xiaoxiang(1994-), male, M. Sc. candidate, born in ChangDe, Hunan Province, research on alpine plants response to climate change] E-mail: zhaoxiaoxiang94@163.com, Tel: 13219066769

* 通讯作者(Corresponding author): 杨燕, 女, 博士, 副研究员, 从事高山生态系统对气候变化的响应研究[Yang Yan, female, Ph. D., associate professor, research on alpine ecosystem response to climate change] E-mail: yyang@imde.ac.cn

成机理,及其与气候变化的关系,且日益受到关注。

植物叶片的碳氮磷含量(C、N、P)是植物叶片重要的功能性状指标^[18,20],且它们之间关系密切^[21]。C:P和C:N不仅反映植物生长速度,而且展现植物利用氮磷的效率^[22]。比叶面积(SLA)是表征植物在环境变化下资源获取策略的重要特征^[23],其与植物生长及对环境响应的资源利用策略密切联系^[24],也是植物进行碳储存的重要依据^[25]。植物低比叶面积意味着每单位植物叶片将会有更多的干物质投入,叶片会保持低生长率和长寿命,属于资源利用保守型;反之,植物则能快速利用资源、加速生长,属于资源获取型^[23]。植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 和C:N可以分别用来表征植物叶片的水分利用效率(WUE)和氮利用效率^[26,22]。大部分自然生态系统中的植物在水分和氮素利用效率上存在一种权衡关系^[27],且这种关系易于受到环境变化的干扰^[28]。

国内外关于养分对林线的影响及单独的叶片功能性状研究颇多。Malanson与Butler^[29]海拔梯度上土壤养分的实验结果认为林线应该分布于土壤养分高的地方,且土壤氮含量也会限制瑞典高山白桦林线^[30]。一般情况下,高山林线由于海拔高、气温低,严重影响树木根的活性(尤其是小根),从而即使在养分充足的地方,林线分布也受限^[30-31]。Müller最新的研究认为喜马拉雅的林线随着海拔其土壤及叶片C、N、P化学计量比暗示着其林线养分短缺^[32]。国内关于土壤养分对林线的影响研究较少,主要探讨林线对气候变化的响应^[33]、林线及种群结构动态^[34-35]。叶片功能性状的研究在国外开展的比较早,最近在国外争论的核心为:以叶面积(leaf area)或叶质量(leaf mass)为基础的标准化性状指标之间的区别,以及各自适用的领域^[36-37]。中国开展叶片功能性状的研究较晚,且现阶段研究主要集中于海拔、样带梯度上叶片功能性状的变化^[26,38]、叶片功能性状之间的关系^[39-40]、氮沉降对其影响^[41]、以及对人类活动的响应^[42]。而叶片功能性状和土壤养分两者是如何共同影响林线的分布还有它们之间的联系还缺少相关研究。

峨眉冷杉(*Abies fabri Craib*)是分布于西南亚高山暗针叶林的优势物种,也是川西亚高山林区主要的建群种。成熟峨眉冷杉较粗高,一般高18~35m,且林下灌丛植被较单一,以杜鹃科植物为主。整体上峨眉冷杉海拔分布范围一般是2800~3800m^[43],大部分是纯林,主要分布于四川西部的康定、雅安等市,其中宝兴县蓄积量最丰。关于其林线的研究主要聚焦于冷杉林线“碳饥饿”机制^[44-45]、冷杉的地理分布^[46-47]和阴阳坡对林线的潜在影响^[43],而从

叶片功能性状及其水碳利用平衡策略角度探讨峨眉冷杉林线形成机理的研究未见报道。本文以环贡嘎山东坡、西坡和东北坡林线的峨眉冷杉叶片为研究对象,探寻林线叶片的功能性状、水分和养分利用效率的共性特征;对比分析东北坡林线及其分布下限叶片的养分、水分利用效率和土壤中有效养分的关系,试图揭示贡嘎山峨眉冷杉林线分布的可能功能特征格局和可能机制。其结论可为西南、整个中国乃至世界山地生态系统在全球气候变化条件下的陆地生态系统的模型研究提供更翔实的数据支撑,也为区域森林生态系统管理和政策的制定提供丰富经验和科学指导。

1 研究材料与研究方法

1.1 研究区概况

我们的研究区采样点为贡嘎山东坡、东北坡、西坡(阴、阳)的四处杉林线(图1),其中东北坡雅加埂(29°20'N~30°00'N,101°30'E~102°10'E)冷杉分布的上限和下限。其地处青藏高原东缘,冬季受青藏高原寒冷气候影响,夏季受中国东部湿润季风影响,季节变化明显,降水集中且季节分布不均匀,主要集中于5—10月。其山体海拔高,在植被、土壤、降水等方面表现出明显垂直地带性。东北坡雅家埂2013年植物生长旺盛期(6—8月)温度日均值

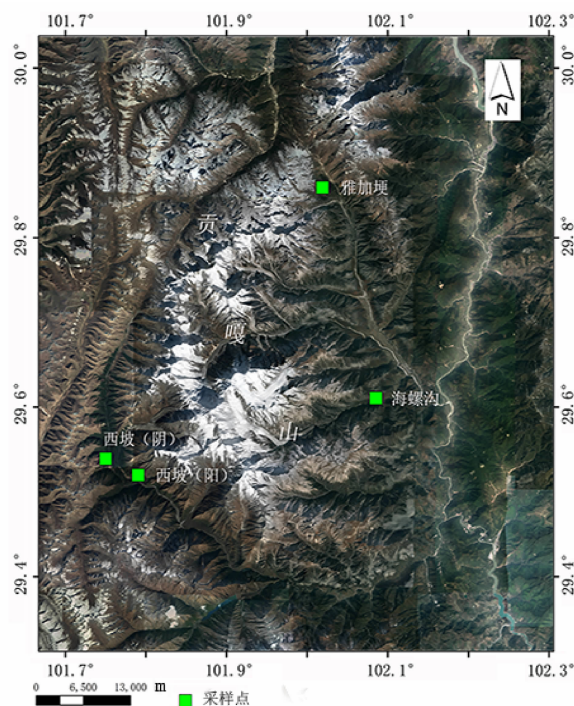


图1 贡嘎山林线采样点

Fig. 1 Location of sampling in Mt. Gongga

在 3094 m 和 4131 m 分别为 16.75 °C 和 12.99 °C, 降水量总和分别为 738.4 和 577.4 mm^[48]。

1.2 样品的采集和分析

(1) 样品的采集

2013 年 7 月底和 8 月初分别在贡嘎山东坡海螺沟、东北坡雅加埂和贡嘎山西坡(阴、阳坡)四处林线峨眉冷杉采集冷杉叶片。为了避免光线对叶片产生影响,我们选取三个不同方向采集叶片。样品采集后用滤纸(纯水浸湿)包裹,且及时放于自封袋中储藏于采样专用的冷藏箱(<5 °C)中,然后带回实验室保存分析。

(2) 叶片功能性状测定

新鲜叶片用洁净纸巾擦干后放入扫描仪(LIED110, Hewlett-Packard Development company, USA)中扫描成像,然后导入 ImageJ 软件(National Institute of health, USA)中测得其叶面积。然后装入洁净干燥信封中放入恒温为 65 °C 的烘箱中烘干 48 小时,用天平(万分之一的精度)测定其干重。将称重后的干叶片进行研磨粉碎,然后用 0.2 mm 直径孔筛过筛,来测定 C、N、P 元素含量。稳定碳同位素采用稳定同位素质谱仪(Thermo Fisher Delta V Advantage, USA)测定。叶片的 C、N 含量采用元素分析法测定(Elementar, Vario Macro cube, Germany),P 含量测定采用酸溶-钼锑抗比色法,在 700 nm 处自外分光比色。以上所有叶片的采集和分析方法参考于 Pérez-Harguindeguy^[49]和彭阿辉等^[50]。

(3) 土壤取样及指标测定

在我们采集叶片的林下土壤取深度为 10 cm 的土样,每个点取六个样本,三个重复。在实验室内用重铬酸钾氧化法测林下土壤有机碳(SOC)含量,凯氏定氮法测全氮含量(TN),HClO₄-H₂SO₄ 消煮-钼锑抗比色法测全磷含量(TP)^[51]。酸水解法测有效氮(AN),盐酸和硫酸溶液浸提法测有效磷(AP)。

1.4 数据处理与分析

本实验数据使用 SPSS16.0 对雅加埂上限(林线)与下限冷杉叶片单因素方差分析(One-way ANOVA),来检验叶片功能性状数据之间的差异显著性,同样上限(林线)与下限土壤养分差异也采用单因素方差分析(One-way ANOVA),用 LSD 方法检验各组间的差异性,且都用字母法标记,显著水平为 $P < 0.05$;在 SPSS16.0 中用 Pearson 相关分析法分析四地林线叶片各指标之间的相关关系;图用 Sigmaplot10.0 进行绘制。

2 结果与分析

2.1 林线冷杉叶片 C、N、P 化学计量比及其之间相互关系

四处林线冷杉叶片的碳含量(C)与氮(N)、磷(P)含量相关性不显著,但是叶片总氮(N)和总磷(P)有显著正相关关系($P < 0.01$,图 2-C),且 C:P

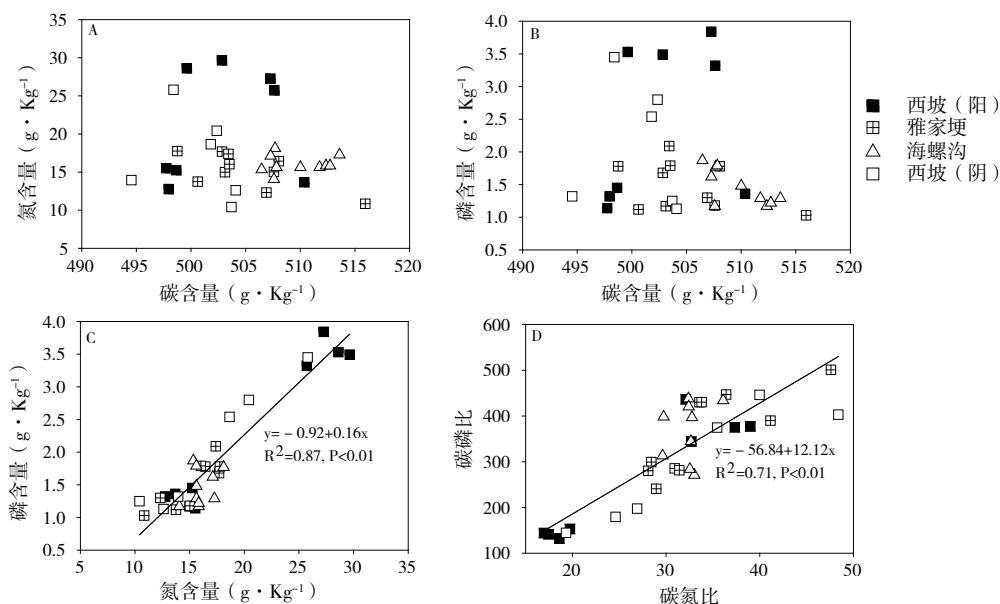


图2 叶片 N、P、C 含量之间及 C:P、C:N 的相互关系

Fig. 2 Relationships between leaf N and C concentration (A), between leaf P and C concentration (B), between leaf N and P concentration (C), and between C:P and C:N (D)

与 C:N 同样也是显著正相关关系 ($P < 0.01$, 图 2-D)。表明在贡嘎山峨眉冷杉林线的叶片氮(N)和磷(P)吸收和利用具有相互促进作用。

2.2 林线冷杉叶片比叶面积与叶片 C、N、P 及其化学计量比的相互关系

冷杉叶片的氮(N)、磷(P)含量与比叶面积(SLA)显著正相关($P < 0.01$, 图 3-B, C)。叶片比叶面积与 C:N、C:P、N:P 均表现出显著的负相关关系($P < 0.05$, 图 3-D, E, F)。可见, 峨眉冷杉林线叶片比叶面积如果越大其对 N、P 元素的利用效率越低。

2.3 林线冷杉叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与叶片 SLA、(C、N、P) 化学计量比的相互关系

冷杉叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与叶片 C:N、C:P、N:P 化学计量比极显著的负相关关系($P < 0.01$, 图 4-A, B, C), 说明林线峨眉冷杉水分利用效率和 N、P 养分

的利用存在着制约, 产生了一种权衡(trade off)。但是 $\delta^{13}\text{C}$ 与 SLA 有着极显著的正相关关系($P < 0.01$, 图 4-D), 说明冷杉叶片 SLA 越高其水分利用效率越高。

2.4 峨眉冷杉分布下线和林线叶片功能性状及土壤养分

林线叶片氮(N)含量显著高于下限冷杉叶片($P < 0.05$), 其碳氮比(C:N)显著低于下限($P < 0.05$, 图 5-C, D), 表明林线处冷杉相对较低的氮利用效率。林线和分布下限处冷杉叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 差异不显著, 表明水分利用效率没有差异(图 4-E)。

林线与下限的土壤养分差异显著(图 5-A)。林线土壤有机质(SOC)、土壤总氮(TN)、土壤有效氮(AN)、土壤有效磷(AP)含量分别是下限的 73%、82%、69%、43%, 均显著低于分布下线林下土壤, 土壤中总 P 的含量差异不显著。

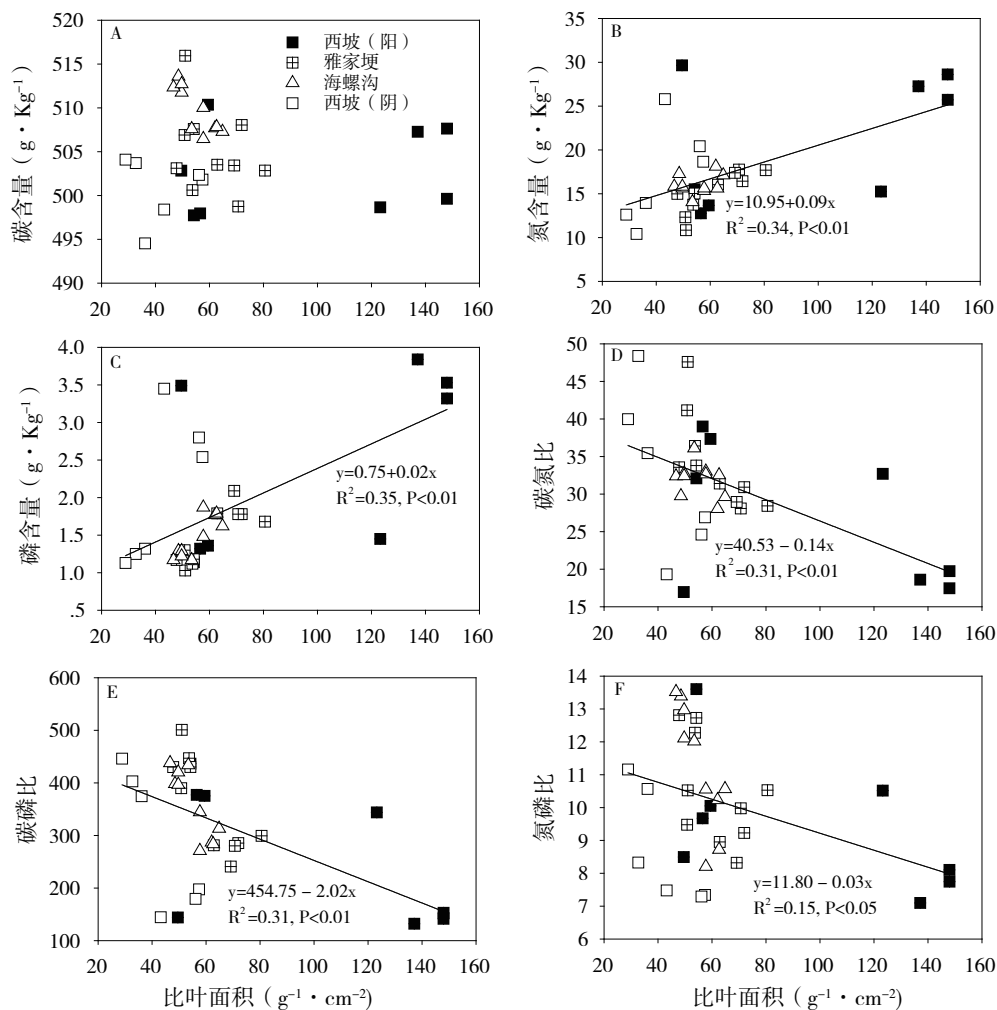


图 3 叶片 C、N、P 含量及比值与比叶面积的关系

Fig. 3 Specific leaf area (SLA) related with leaf C, N, P, C:N, C:P, and N:P

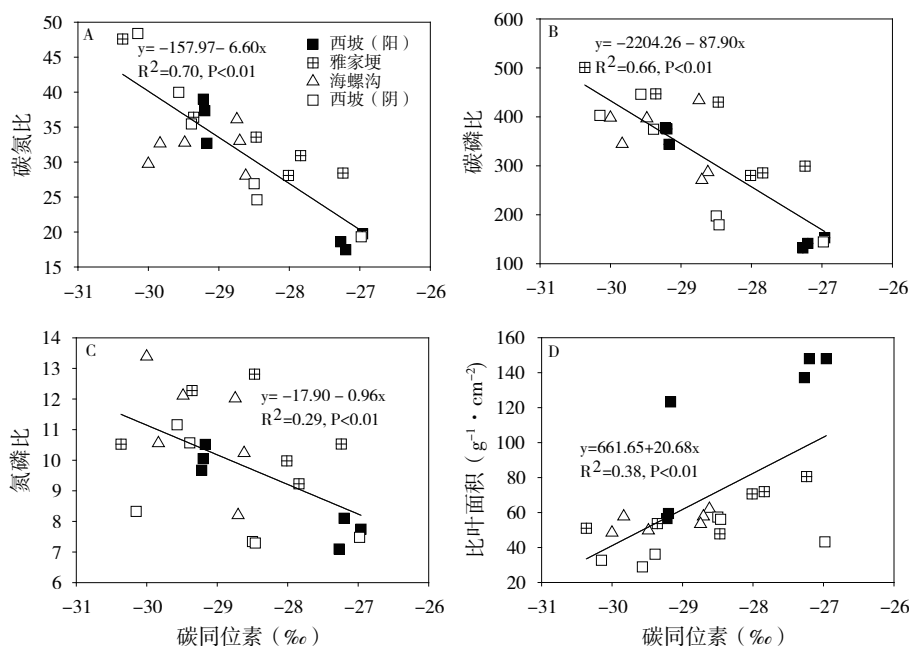


图4 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与 C:N、C:P、N:P、比叶面积的关系

Fig. 4 Carbon isotope ratio ($\delta^{13}\text{C}$) related with C:N, C:P, N:P, and SLA.

3 讨论

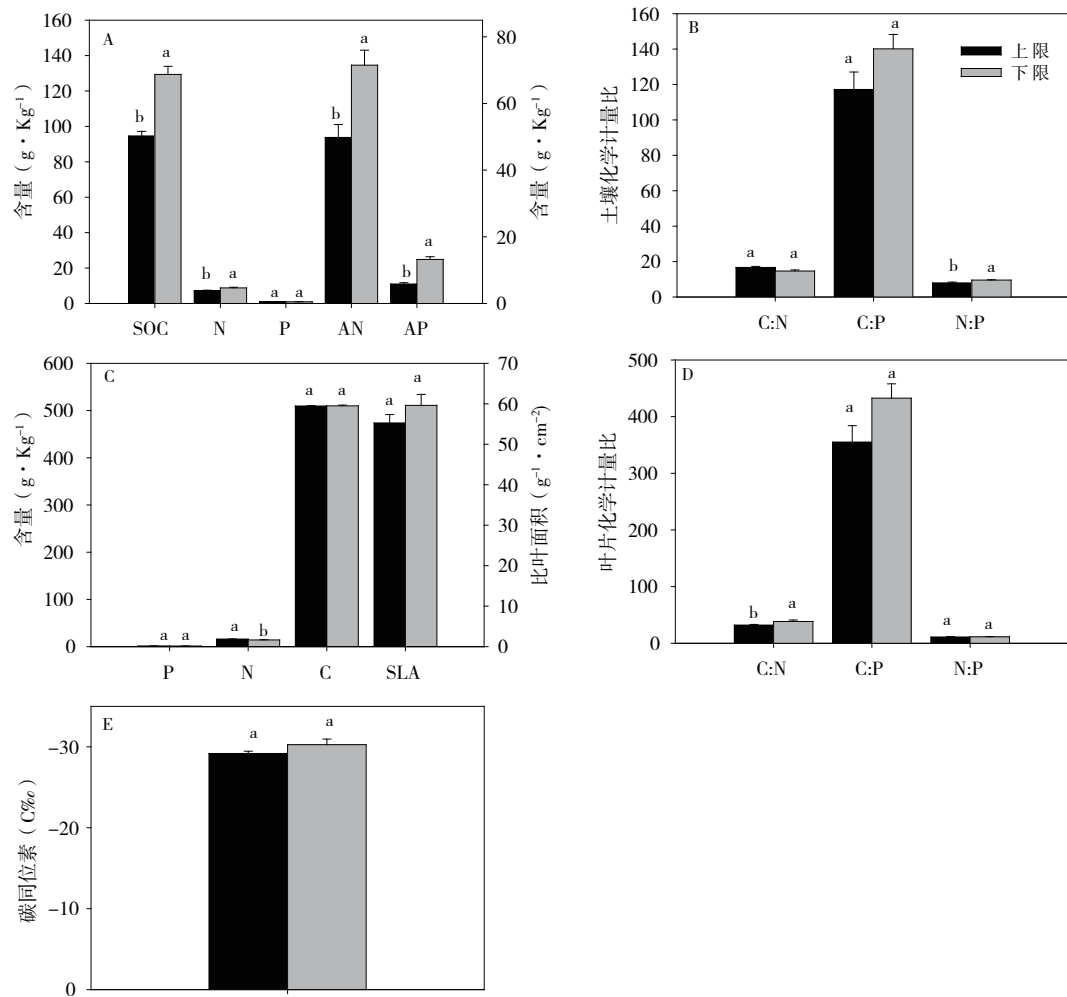
植物叶片 N:P 低于 10 就会发生 N 限制,而高于 20 时就会发生 P 限制^[52]。本研究三个方向四个样点处峨眉冷杉林线叶片 N:P 都低于 10,这说明贡嘎山峨眉冷杉在林线的生长已经发生了 N 限制。Müller^[32]在喜马拉雅山南面的尼泊尔林线自然生态区多点取样结果显示,该区域的林线植物生长也受到氮限制。他解释这种氮限制是由于林线处更少的灌木层凋落物输入到土壤,以及凋落物本身低的矿化速率降低导致的土壤有效氮含量降低,引起植物叶片可利用氮含量降低,进而导致氮限制。本研究中也观测到林线处土壤的养分含量低于分布下限处,因此我们推测贡嘎山林线处峨眉冷杉的生长也是受到了土壤中养分供给的限制,进而出现氮限制。此外,青藏高原东部海拔 4900 m 以上的林线观测研究结果显示,林线上方茂密的灌木抑制林线幼树的生长,减缓了气候变暖导致的林线爬升^[11]。可见,种间竞争的生物因素也是影响青藏高原高海拔地区林线动态变化的一个重要因素。

比叶面积是衡量植物生长及其对环境变化响应的资源利用策略的一个重要指标,更高的比叶面积意味着植物采用快速利用资源策略,促进植物快速生长^[23]。植物叶片的 C:N 和 C:P 可以用来表征

植物吸收 N、P 元素时所能同化碳的能力,反映了植物养分利用效率的高低。环贡嘎山林线处冷杉叶片的 C:N, C:P 与比叶面积呈现出显著正相关,意味着冷杉如果采取资源获取型而加速生长的时候,必然伴随着低的养分利用效率(低的氮和磷利用效率)。可见,林线处冷杉的资源利用策略存在一种权衡,从而限制冷杉的快速生长。

C^{13} 值反映了叶片气孔导度与光合速率之间的平衡,常用来衡量植物的长期水分利用效率(WUE)^[50]。环贡嘎山取样的林线处冷杉 C^{13} 与叶片 C:N 显示出显著负相关,说明该处冷杉叶片存在明显的水分利用效率与氮素利用相率的权衡关系,即林线处冷杉对水分和氮素的利用产生一种权衡^[53-54]。贡嘎山的峨眉冷杉幼苗施氮和控制水分试验也发现,峨眉冷杉具有很强的水分和养分权衡策略,以应对环境改变^[55]。可见,环贡嘎山林线处冷杉的生长并不能通过自身资源利用策略地改变而快速生长,主要是受到氮磷元素和水分利用效率的综合影响。

考虑到林线处冷杉叶片资源利用策略与资源获取策略的相互权衡关系,本研究试图进一步研究林线与非林线处土壤养分和植物叶片功能特征,探讨养分获取和叶片资源利用策略对林线冷杉生长的影响。我们选择贡嘎山东北坡雅家埂林线和冷杉分布海拔的下限林下土壤为研究对象,结果发现林线土



注:不同小写字母代表具有显著差异性,柱状图为 $\text{SD} \pm \text{SE}$,图 A 中 AN 和 AP 的单位为 $\text{mg} \cdot \text{Kg}^{-1}$,
图 A, B 为土壤养分差异,图 C, D 为叶片功能特征差异,图 E 为碳同位素差异

图 5 雅加埂冷杉上限和下限土壤养分差异、叶片功能性状差异、碳同位素差异

Fig. 5 The difference of soil stoichiometric traits (A, B), leaf functional traits (C, D) and carbon isotope ($\delta^{13}\text{C}$) (E) of *Abies fabri* at altitude - limit up and down (C, D) in Yajiangeng

壤有机质、土壤总氮、土壤有效氮、土壤有效磷含量均显著低于分布下限的林下土壤,只有土壤中总磷的含量差异不显著。可见,贡嘎山峨眉冷杉林线分布在土壤养分较低的地区。有研究认为林线即使分布在养分充足的区域,高寒地区较冷的土壤温度限制根系对养分的吸收,降低植物对土壤养分利用效率,进而限制林线植物生长^[56]。贡嘎山峨眉冷杉的增温控制试验研究结果显示,峨眉冷杉在自然环境和增温处理下均受到氮限制^[57],说明温度增加并不能改变贡嘎山地区峨眉冷杉受到氮限制的现状。因此,峨眉冷杉林线分布受限的主要因素可能并不是低温,而是本身分布区域的土壤养分较低。另一方面,与海拔分布下限冷杉相比,林线处冷杉叶片更低

的 C:N、不变的 C:P 和 C^{13} 和结果进一步说明贡嘎山地区峨眉冷杉林线处生长受氮限制的事实。而林线处更低的比叶面积也说明林线冷杉朝着资源保守型发展,生长受限。当然,林线受到“碳饥饿”^[13-14]限制,温度控制^[58]、环境干扰^[59](例如风、雪、雨的影响)、以及繁殖更新后代受挫^[60],这些都是单方面在一定环境条件下上解释林线成因,整体层面考虑林线形成的说服力不足,仍值得探讨。

总之,我们的结果显示贡嘎山地区林线区域的土壤有效氮、磷以及有机质含量、土壤 C:P 和 N:P 均显著低于低海拔分布区土壤,一定程度上说明该区域林线处峨眉冷杉的分布和生长可能受到该区域可获取的土壤养分的限制,生长转向资源保守型,从

而减缓生长以适应较差的可利用资源环境。尽管有研究认为种间竞争^[11]是限制青藏高原高海拔地区林线分布的主要因子,但是林线区域土壤有效养分的供给也是喜马拉雅山区林线区域所面临的另一个可能因素^[32]。可见,土壤养分利用状况以及植物本身的资源利用策略对该区域林线植物生长和分布也是一个不容忽视的潜在因子,未来需要进一步深入研究。当然,林线的形成和变化,单单考虑某一方面因素,可能比较局限。在未来的研究方向中应该考虑气候、土壤养分、植物自身的生存策略、生物之间的作用等,定量分析他们对林线形成和变化的贡献,以及他们共同对林线产生的影响,使林线研究更加清晰。

致谢:感谢中国科学院贡嘎山站各位老师、同学、相关管理人员的帮助!

参考文献 (References)

- [1] IPCC. Climate change: impact adaptation, and vulnerability [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2014: 189.
- [2] WALTHER G R, POST E, CONVEY P, et al. Ecological responses to recent climate change [J]. *Nature*, 2002, **416**(6879): 389 – 395.
- [3] GUILLEMETTE M, STEPHEN J B. Carbon isotopes in Ombrogenic peat bog plants as climatic indicators: calibration from an altitudinal transect in Switzerland [J]. *Organic Geochemistry*, 2001, **32**(2): 233 – 245.
- [4] THEURILLAT J P, GUISAN A. Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: a review [J]. *Climate Change*, 2001, **50**(1–2): 77 – 109.
- [5] GRACE J, BERNINGER F, NAGY L. Impacts of climate change on the treeline [J]. *Annals of Botany*, 2002, **90**(4): 537 – 544.
- [6] PENUELAS J, BOADA M. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain) [J]. *Global Change Biology*, 2003, **9**(2): 131 – 140.
- [7] KIRDYANOV A V, HAGEDORN F, KNORRE A A, et al. 20th century tree-line advance and vegetation changes along an altitudinal transect in the Putorana Mountains, northern Siberia [J]. *Boreas*, 2012, **41**(1): 56 – 67.
- [8] DANBY R, HIK D S. Variability, contingency and rapid change in recent subarctic alpine tree line dynamics [J]. *Journal of Ecology*, 2007, **95**(2): 352 – 363.
- [9] LIANG E Y, WANG Y F, ECKSTEIN D, et al. Little change in the fir tree-line position on the southeastern Tibetan Plateau after 200 years of warming [J]. *New Phytologist*, 2011, **190**(3): 760 – 769.
- [10] BATLLORI E, GUTIERREZ E. Regional tree line dynamics in response to global change in the Pyrenees [J]. *Journal of Ecology*, 2008, **96**(6): 1275 – 1288.
- [11] LIANG E Y, SHI Y F, PIAO S L, et al. Species interactions slow warming-induced upward shifts of treelines on the Tibetan Plateau [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2016, **113**(16): 4381 – 4385.
- [12] HOCH G, POPP M, KORNER C. Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline [J]. *Oikos*, 2002, **98**(3): 361 – 374.
- [13] KORNER C. Are-assessment of high elevation treeline positions and their explanation [J]. *Oecologia*, 1998, **115**(4): 445 – 459.
- [14] KORNER C. Carbon limitation in trees [J]. *Journal of Ecology*, 2003, **91**(1): 4 – 17.
- [15] JAMES J C, GRACE J, HOAD S P. Growth and photosynthesis of *Pinus sylvestris* at its altitudinal limit in Scotland [J]. *Journal of Ecology*, 1994, **82**(2): 297 – 306.
- [16] 王晓春, 周晓峰, 孙志虎. 高山林线与气候变化关系研究进展 [J]. *生态学杂志*, 2005, **24**(3): 301 – 305 [WANG Xiaochun, ZHOU Xiaofeng, SUN Zhihu. Research advances in the relationship between alpine timberline and climate change [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, **24**(3): 301 – 305]
- [17] 侯颖, 杨红超, 王开运. 亚高山林线优势种形态结构和竞争力对 CO₂ 浓度和温度升高的响应 [J]. *生态学杂志*, 2011, **30**(11): 2413 – 2420 [HOU Ying, YANG Hongchao, WANG Kaiyun. Responses of morphological structure and competition capability of dominant plant species in subalpine timberline to elevated atmospheric CO₂ concentration and air temperature [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2011, **30**(11): 2413 – 2420]
- [18] REICH P B, ELLSWORTH S, WALTERS M B. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups [J]. *Functional Ecology*, 1998, **12**(6): 948 – 958.
- [19] 冯秋红, 史作民, 董莉莉. 植物功能性状对环境的响应及其应用 [J]. *林业科学*, 2008, **44**(4): 126 – 131 [FENG QiuHong, SHI Zuoming, DONG L L. Response of Plant Functional Traits to Environment and Its Application [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2008, **44**(4): 126 – 131]
- [20] BURNS K C. Patterns in specific leaf area and the structure of a temperate health community [J]. *Diversity and Distributions*, 2004, **10**(2): 105 – 112.
- [21] NIKLAS K J, OWENS T, REICH P B. Nitrogen/phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth [J]. *Ecology letter*, 2005, **8**(6): 636 – 642.
- [22] VITOUSEK P. Nutrient cycling and nutrient use efficiency [J]. *American Naturalist*, 1982, **119**(4): 553 – 573.
- [23] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, **428**(6985): 821 – 827.
- [24] GARNIER E, SHIPLEY B, ROUMET C, et al. Standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content [J]. *Functional Ecology*, 2001, **15**(5): 688 – 695.
- [25] 罗璐, 申国珍, 谢宗强, 等. 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 [J]. *生态学报*, 2011, **31**(21): 6420 –

- 6428 [LUO Lu, SHEN Guozhen, XIE Zongqiang, et al. Leaf functional traits of four typical forests along the altitudinal gradients in Mt. Shennongjia [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **31**(21): 6420–6428]
- [26] WARREN C R, MCGRATH J F, ADAMS M A. Water availability and carbon isotope discrimination in conifers [J]. *Oecologia*, 2001, **127**(4): 476–486.
- [27] Chen S, Bai Y, Zhang L, et al. Comparing physiological responses of two dominant grass species to nitrogen addition in Xilin river Basin of China [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2005, **53**(1): 65–75.
- [28] Sheng W, Ren S, Yu G R, et al. Patterns and driving factors of WUE and NUE in natural forest ecosystems along the North-South Transect of Eastern China [J]. *Journal of Geographical Sciences*, 2011, **21**(4): 651–665.
- [29] Malanson G P, Butler D R. Tree tundra competitive hierarchies, soil fertility gradients, and treeline elevation in Glacier-National-Park, Montana [J]. *Physical Geography*, 1994, **15**(2): 166–180.
- [30] SVEINBJORNSSON B. Soil carbon and nitrogen mineralization at different elevations in the Chugach mountains of south-central Alaska, USA [J]. *Arctic Antarctic Alpine Research*, 1995, **27**(1): 29–37.
- [31] SCHULZE E D, KELLIHER F M, KORNER C, et al. Relationship among maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance, carbon assimilation rate, and plant nitrogen nutrition: a global ecology scaling exercise [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1994, **25**(1): 629–660.
- [32] MULLER M, OELMANN Y, SCHICKHOFF U et al. Himalayan treeline soil and foliar C: N: P stoichiometry indicate nutrient shortage with elevation [J]. *Geoderma*, 2017, **291**: 21–32.
- [33] 刘鸿雁, 王红亚, 崔海亭. 太白山高山带 2000 多年以来气候变化与林线的响应 [J]. *第四纪研究*, 2003, **23**(3): 299–308 [LIU Hongyan, WANG Hongya, CUI Haiting. Climatic changes and timberline responses over the past 2000 years on the alpine zone of Mt. Taibai [J]. *Quaternary sciences*, 2003, **23**(3): 299–308]
- [34] 常锦峰, 王襄平, 张新平, 等. 大兴安岭北部太白山高山林线动态与气候变化的关系 [J]. *山地学报*, 2009, **27**(6): 702–711 [CHANG Jingfeng, WANG Xiangping, ZHANG Xinping, et al. Alpine timberline dynamics in relation to climatic variability in the northern Daxingan Mountains [J]. *Mountain Research*, 2009, **27**(6): 702–711]
- [35] 任青山, 杨小林, 崔国发, 等. 西藏色季拉山林线冷杉种群结构与动态 [J]. *生态学报*, 2007, **27**(7): 2669–2677 [REN Qingshan, YANG Xiaolin, CUI Guofa, et al. Smith fir population structure and dynamics in the timberline ecotone of the Sejila Mountain, Tibet, China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, **27**(7): 2669–2677]
- [36] Lloyd J, Bloomfield K, Domingues T F, et al. Photosynthetically relevant foliar traits correlating better on a mass vs an area basis: of ecophysiological relevance or just a case of mathematical imperatives and statistical quicksand? [J]. *New Phytologist*, 2013, **199**(2): 311–321.
- [37] Westoby M, Reich P B, Wright I J. Understanding ecological variation across species: area-based vs. mass-based expression of leaf traits [J]. *New Phytologist*, 2013, **199**(2): 322–323.
- [38] 李东胜, 史作民, 冯秋红, 等. 中国东部南北样带暖温带区栎属树种叶片形态性状气条件的响应 [J]. *植物生态学报*, 2013, **37**(9): 793–802 [LI Dongsheng, SHI Zuoming, FENG QiuHong, et al. Response of leaf morphometric traits of *Quercus* species to climate in the temperate zone of the North-South Transect of Eastern China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2013, **37**(9): 793–802]
- [39] 于鸿莹, 陈莹婷, 许振柱, 等. 内蒙古荒漠草原植物叶片功能性状关系及其经济谱分析 [J]. *植物生态学报*, 2014, **38**(10): 1029–1040 [YU Hongying, CHEN Yingting, XU Zhengzhu, et al. Analysis of relationships among leaf functional traits and economics spectrum of plant species in the desert steppe of Nei Mongol [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, **38**(10): 1029–1040]
- [40] 高景, 徐波, 王金牛, 等. 南方灌丛典型灌木不同叶片性状的相关性及其对不同光环境的响应 [J]. *生态学杂志*, 2015, **34**(9): 2424–2431 [GAO Jing, XU Bo, WANG Jinniu, et al. Correlations among leaf traits of typical shrubs and their responses to different light environments in shrub-grassland of southern China [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2015, **34**(9): 2424–2431]
- [41] 刘红梅, 李洁, 于丽, 等. 养分添加对贝加尔针茅草原 6 种植物叶片性状的影响 [J]. *草业学报*, 2017, **26**(5): 81–91 [LIU Hongmei, LI Ji, YU Li, et al. Effects of nutrient addition on leaf traits of six plant species in a *Stipa baicalensis* grassland in Inner Mongolia, China [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2017, **26**(5): 81–91]
- [42] 道日娜, 宋彦涛, 乌云娜, 等. 克氏针茅草原植物叶片性状对放牧强度的响应 [J]. *应用生态学报*, 2016, **27**(7): 2231–2238 [DAO Rina, SONG Yantao, WU Yunna, et al. Response of plant leaf traits to grazing intensity in *Stipa krylovii* steppe [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, **27**(7): 2231–2238]
- [43] 冉飞, 梁一鸣, 杨燕, 等. 贡嘎山雅家埂峨眉冷杉林线种群的时空动态 [J]. *生态学报*, 2014, **34**(23): 6872–6878 [RAN Fei, LIANG Yiming, YANG Yan, et al. Spatial-temporal dynamics of an *Abies fabri* population near the alpine treeline in the Yajiageng area of Gongga Mountain, China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, **34**(23): 6872–6878]
- [44] LI M H, XIAO W F, WANG S G, et al. Mobile carbohydrates in Himalayan treeline trees I. Evidence for carbon gain limitation but not for growth limitation [J]. *Tree Physiology*, 2008, **28**(8): 1287–1296.
- [45] 何吉成, 罗天祥, 徐雨晴. 藏东南色季拉山急尖长苞冷杉 (*Abies georgei* var. *smithii*) 林线的生态气候特征 [J]. *生态学报*, 2009, **29**(1): 38–46 [HE Jicheng, LUO Tianxiang, XU Yuqing. Characteristics of eco-climate at smith fir timberline in the Sergyemla Mountains, Southeast Tibetan Plateau [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, **29**(1): 38–46]

- [46] ZHANG L, LIU S R, SUN P S, WANG T L, et al. Using DEM to predict *Abies faxoniana* and *Quercus aquifolioides* distributions in the upstream catchment basin of the Min River in southwest China [J]. *Ecological Indicators*, 2016, 69: 91–99.
- [47] 刘增力, 方精云, 朴世龙. 中国冷杉、云杉和落叶松属植物的地理分布 [J]. *地理学报*, 2002, 57(5): 577–587 [LIU Zengli, FANG Jingyun, PIAO Shilong. Geographical Distribution of Species in Genera *Abies*, *Picea* and *Larix* in China [J]. *Acta Geographica Sinica*, 2002, 57(5): 577–587]
- [48] 崔海军, 王根绪, 杨燕, 等. 高山草地植物群落数量特征沿海拔梯度变化及其影响因素 [J]. *生态学杂志*, 2015, 34(11): 3016–3023 [CUI Haijun, WANG Gengxu, YANG Yan, et al. Variation in community characteristics and its influencing factors of alpine grasslands along an elevation gradient [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 34(11): 3016–3023]
- [49] PEREZ-HARGUINDEGUY, DIAZ S, GARNIER E, et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide [J]. *Australian Journal of Botany*, 2013, 61(3): 167–234.
- [50] 彭阿辉, 王根绪, 罗辑, 等. 贡嘎山常绿阔叶阔叶混交林主要树种叶功能性状 [J]. *生态学杂志*, 2016, 35(10): 1–7 [PENG Ahui, WANG Gengxu, LUO Ji, et al. Leaf functional traits of main plants in a mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest in Mt. Gongga [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, 35(10): 1–7]
- [51] 鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 33–68 [BAO S D. Soil Agro-Chemistry Analysis [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2000: 33–68]
- [52] GUSEWELL S. N: P ratio in terrestrial plants: variation and functional significance [J]. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243–266.
- [53] PATTERSON T B, GUY R D, DANG Q L. Whole-plant nitrogen and water-relations traits, and their associated trade-offs, in adjacent muskeg and upland boreal spruce species [J]. *Oecologia*, 1997, 110(2): 160–168.
- [54] 展小云, 于贵瑞, 盛文萍, 等. 中国东部南北样带森林优势植物叶片的水分利用效率和氮素利用效率 [J]. *应用生态学报*, 2012, 23(3): 587–594 [ZHANG Xiaoyun, YU Guirui, SHENG Wenping, et al. Foliar water use efficiency and nitrogen use efficiency of dominant plant species in main forests along the North-South Transect of East China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, 23(3): 587–594]
- [55] YANG Y, GUO J Y, WANG G X, et al. Effects of drought and nitrogen addition on photosynthetic characteristics and resource allocation of *Abies fabri* seedlings in eastern Tibetan Plateau [J]. *New Forests*. 2012, 43(4): 505–518.
- [56] SVEINBJORNSSON B, DAVIS J, ABADIE W, et al. Soil carbon and nitrogen mineralization at different elevations in the Chugach mountains of south-central Alaska USA [J]. *Arctic and Alpine Research*, 1995, 27(1): 29–37.
- [57] 羊留冬, 杨燕, 王根绪, 等. 短期增温对贡嘎山峨眉冷杉幼苗生长及其 CNP 化学计量特征的影响 [J]. *生态学报*, 2011, 31(13): 3668–3676 [YANG Liudong, YANG Yan, WANG Gengxu, et al. Short-term effects of warming on growth and stoichiometrical characteristics of *Abies fabri* (Mast.) Craib seedling in Gongga mountain [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(13): 3668–3676]
- [58] KORNER C, PAULSEN J. A world-wide study of high altitude treeline temperatures [J]. *Journal of Biogeography*, 2004, 31(5): 713–732.
- [59] TRANQUILLINI W. *Physiological Ecology of the Alpine Timberline*. New York: Springer-Verlag, 1979: 91–111.
- [60] SVEINBJORNSSON B, KAUFMAN H, NORDELL O. Treeline ecology of Mountain Birch in the Torneträsk Area [J]. *Ecological Bulletins*, 1996, 45: 65–70.

Leaf Functional Traits of *Abies fabri* (Mast.) in the Treeline of Gongga Mountain

ZHAO Xiaoxiang^{1, 2}, WANG Genxu¹, PENG Ahui^{1, 2}, ZHANG Li^{1, 2},
RAN Fei¹, YANG Yang¹, YANG Yan^{1*}

(1. Institute of Mountain Hazards and Environment, CAS, Chengdu 610014, China;

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: In the present study, *Abies fabri* leaves at the treeline of four sites including eastern slope, western slope, shady and sunny sites of the north-eastern slope surrounding Mt. Gongga were collected at the growing season of 2013. Needles specific leaf area (SLA), total nitrogen (TN), total phosphorus (TP), total carbon (TC) concentrations, and carbon isotope ratio ($\delta^{13}\text{C}$) were measured as functional traits. Moreover, soil samples at the

altitude-limited up and down were collected to measure soil organic carbon (SOC), total nitrogen (TN), total phosphorus (TP), available nitrogen (AN), available phosphorus (AP). All the traits based on needles and soil nutrients could be helpful for us to explore the potential mechanism of resource use strategy of *Abies fabri* in treeline. Our results showed that needles N: P ratio in treeline site was lower than 10, indicating N limitation at this area. Compared with altitude-limited down site, the lower SOC, AP, AN, and SLA in treeline sites indicated that soil available nutrient might probably be one factor to limit *Abies fabri* growth in this areas. Additionally, lower SLA in treeline sites also suggested that conservative strategy in *Abies fabri* was taken to just adapt low resource availability in treeline areas. Generally, our results suggested, to some extent, that soil nutrient utilization and the self resource utilization strategy should be considered as possible factors for *Abies fabri* growth and distribution in treeline areas of Gongga Mt., particularly for C estimation using model in the future.

Key Words: *Abies fabri*; treeline; soil nutrient; specific leaf area; carbon isotope