北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

油松异龄叶功能性状对氮磷添加的响应

付琪瑶 梁婉婷 陈浩博 刘艺萌 于江珊 侯继华

Responses of functional traits of different-aged leaves of *Pinus tabuliformis* to nitrogen and phosphorus addition

Fu Qiyao, Liang Wanting, Chen Haobo, Liu Yimeng, Yu Jiangshan, Hou Jihua

引用本文:
付琪瑶, 梁婉婷, 陈浩博, 刘艺萌, 于江珊, 侯继华. 油松异龄叶功能性状对氮磷添加的响应[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(4):125-137. doi: 10.12171/j.1000-1522.20250322
Fu Qiyao, Liang Wanting, Chen Haobo, Liu Yimeng, Yu Jiangshan, Hou Jihua. Responses of functional traits of different-aged leaves of *Pinus tabuliformis* to nitrogen and phosphorus addition[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(4):125-137. doi: 10.12171/j.1000-1522.20250322

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000-1522.20250322

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

胡杨叶功能性状的协同与权衡及对树龄、土壤因子的响应

Coordination and trade-off of leaf functional traits in *Populus euphratica* and their response to tree age and soil factors

北京林业大学学报, 2024, 46(5): 82-92. https://doi.org/10.12171/j.1000-1522.20220522

不同混交模式对杉木人工林叶功能性状的影响

Effects of different mixed patterns on the functional traits of leaves in *Cunninghumia lanceolata* plantation

北京林业大学学报, 2025, 47(12): 97-108. https://doi.org/10.12171/j.1000-1522.20250189

不同火烈度下山西太岳山油松林灌木层物种多样性和叶功能性状

Species diversity and leaf functional traits of shrub layer in *Pinus tabuliformis* forest under different fire intensities in Taiyue Mountain, Shanxi Province of northern China

北京林业大学学报, 2024, 46(6): 38-47. https://doi.org/10.12171/j.1000-1522.20230324

北京松山油松叶功能性状沿海拔梯度的变化及其环境解释

Variations in leaf functional traits along the altitude gradient of *Pinus tabuliformis* and its environmental explanations in Beijing Songshan Mountain

北京林业大学学报, 2021, 43(4): 47-55. https://doi.org/10.12171/j.1000-1522.20200292

五大连池火山山杨叶功能性状的变异特征

Variation characteristics of leaf functional traits of *Populus davidiana* in Wudalianchi Volcano, northeastern China

北京林业大学学报, 2021, 43(2): 81-89. https://doi.org/10.12171/j.1000-1522.20200089

穿透雨减少与氮添加耦合作用下毛竹林土壤磷组分转化机制

Transformation mechanism of soil phosphorus fractions in *Phyllostachys edulis* forests under coupled effects of throughfall reduction and nitrogen addition

北京林业大学学报, 2025, 47(5): 100-109. https://doi.org/10.12171/j.1000-1522.20240402

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250322

油松异龄叶功能性状对氮磷添加的响应

付琪瑶　梁婉婷　陈浩博　刘艺萌　于江珊　侯继华
（北京林业大学生态与自然保护学院，北京 100083）

摘要:【目的】揭示油松异龄叶片资源分配特征及其功能性状对养分添加的响应机制，以期为阐明森林生态系统中植物对养分变化的适应策略及其生态学意义提供理论支撑。**【方法】**在山西太岳山灵空山林场设置 N、P 添加控制试验，系统测定油松不同年龄叶片的结构性状、色素性状及化学性状 3 大类共 8 个叶片功能性状，结合土壤养分动态监测，采用 Pearson 相关检验和回归分析探讨异龄叶多性状间的协同与权衡关系，利用冗余分析评估显著影响油松叶功能性状的关键土壤环境因子，解析不同年龄叶片功能性状对养分输入的响应规律。**【结果】**(1)在结构性状和色素性状方面：低 N 处理使当年生针叶的比叶面积(SLA)显著增加 18.5%，同时使其叶干物质含量(LDMC)显著降低 7.96%，即 N 添加促进了当年生叶资源获取能力的提升；叶绿素(CHL)含量仅在当年生叶中因 N 添加而显著提升，而二年生叶 CHL 含量在低 N 处理下显著降低了 16.0%；相比之下，P 添加和 N + P 联合效应对其影响有限。(2)在化学性状方面：低 N、低 P 添加显著提高了二年生针叶的 P 含量，高 P、N + P 添加显著抑制了当年生、一年生针叶的 P 含量，N、P 和 N + P 这 3 种养分添加处理均显著增加了当年生叶的 C 含量，但均未显著改变叶片 N 含量，反映出异龄叶化学性状对外源养分输入响应具有明显差异，其适应过程主要通过 P 分配调整和 C 积累变化来实现。(3)不同发育阶段叶片表现出明显的功能分化，当年生叶有较低的叶厚(LT)、LDMC，较高的 SLA、叶 N 含量和叶 P 含量，趋向“快速投资收益型”的积极策略；往年生叶有较高的 LT、LDMC，较低的 SLA、叶 N 含量和叶 P 含量，倾向“缓慢投资收益型”的保守策略，反映出油松异龄叶通过策略分化适应养分环境变化。(4)叶性状之间普遍存在显著相关性，并在异龄叶之间存在着不同的制约关系，表明叶片功能协同与资源分配关系会随叶龄变化而发生调整。(5)导致不同发育阶段下叶功能性状改变的主导土壤因子并不相同，影响油松当年生叶的关键因子是土壤 pH 值，一年生叶的关键因子是土壤全磷含量，而二年生叶的关键因子是土壤含水量，体现了叶片在不同发育阶段对土壤环境的敏感程度存在差异。**【结论】**N、P 添加对油松针叶功能性状有显著影响，且不同年龄的叶片对养分添加的响应存在差异，这为解析常绿树种不同年龄的叶片适应 N、P 沉降的机制以及揭示植物在养分变化背景下通过性状协同优化资源配置的过程提供了新的见解。

关键词：油松；氮添加；磷添加；叶龄；叶功能性状；适应策略
中图分类号：S791.254；Q142.3　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1000−1522(2026)04−0125−13
引文格式：付琪瑶，梁婉婷，陈浩博，等. 油松异龄叶功能性状对氮磷添加的响应 [J]. 北京林业大学学报，2026，48(4)：125−137. Fu Qiyao, Liang Wanting, Chen Haobo, et al. Responses of functional traits of different-aged leaves of *Pinus tabuliformis* to nitrogen and phosphorus addition[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(4): 125−137.

Responses of functional traits of different-aged leaves of *Pinus tabuliformis* to nitrogen and phosphorus addition

Fu Qiyao　Liang Wanting　Chen Haobo　Liu Yimeng　Yu Jiangshan　Hou Jihua
(School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: [**Objective**] To elucidate the resource allocation patterns of leaves from different age classes of *Pinus tabuliformis* and the mechanisms underlying their functional traits' responses to nutrient addition, with

收稿日期: 2025−08−23　**修回日期:** 2025−10−21
基金项目: 国家自然科学基金项目(31872683)。
第一作者: 付琪瑶。主要研究方向：氮沉降与叶功能性状研究。Email: 2282308588@qq.com　地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学生态与自然保护学院。
责任作者: 侯继华，教授，博士生导师。主要研究方向：暖温带森林生态系统生物多样性和植物功能性状研究。Email: houjihua@bjfu.edu.cn　地址：同上。
本刊网址: https://j.bjfu.edu.cn; https://journal.bjfu.edu.cn

the aim of providing a theoretical foundation for understanding the adaptive strategies of plants to nutrient fluctuations in forest ecosystems and their ecological significance. [**Method**] In this study, we established a controlled nitrogen and phosphorus addition experiment in the Lingkong Mountain Forest Farm of Taiyue Mountain, Shanxi Province. We systematically measured eight functional traits across three major categories—structural, pigment, and chemical characteristics—in leaves of different ages from *P. tabuliformis*. Combining this with dynamic monitoring of soil nutrients, we employed Pearson correlation tests and regression analysis to explore the synergistic and trade-off relationships among multiple traits in leaves of different ages. Additionally, we utilized redundancy analysis to identify key soil environmental factors significantly influencing the functional traits of *P. tabuliformis* leaves and to elucidate the response patterns of these traits to nutrient inputs. [**Result**] (1) Regarding structural and pigment characteristics, low N treatment significantly increased the specific leaf area (SLA) of current-year needles by 18.5%, while simultaneously reducing their leaf dry matter content (LDMC) by 7.96%; indicating that nitrogen application enhanced the resource acquisition capacity of current-year leaves; Chlorophyll (CHL) content increased significantly only in current-year leaves with N addition, while second-year CHL decreased significantly by 16.0% under low N treatment. In contrast, P addition and the combined N + P effect had limited impact. (2) Regarding chemical properties, low N and low P addition significantly increased P content in second-year needles. High P and N + P additions significantly suppressed P content in both current-year and one-year-old needles. All three nutrient addition treatments significantly increased carbon content in current-year leaves, but none significantly altered leaf N content. This reflects distinct differences in the response of leaves of different ages to exogenous nutrient inputs, with the adaptation process primarily achieved through adjustments in P allocation and changes in carbon accumulation. (3) Leaves at different developmental stages showed marked functional differentiation. Current-year leaves had lower leaf thickness (LT) and LDMC, but higher SLA, leaf N content, and leaf P content, indicating an acquisitive “fast investment-return” strategy. In contrast, older leaves had higher LT and LDMC, but lower SLA, leaf N content, and leaf P content, reflecting a conservative “slow investment-return” strategy. These findings indicate that leaves of different ages in *P. tabuliformis* adapt to changes in the nutrient environment through strategic differentiation. (4) Leaf traits were generally significantly correlated, and the trade-off relationships among traits varied with leaf age, indicating that functional coordination and resource allocation patterns shift across developmental stages. (5) The dominant soil factors driving changes in leaf functional traits differed among leaf ages: soil pH was the main factor for current-year leaves, soil total phosphorus for 1-year-old leaves, and soil water content for 2-year-old leaves. These results suggest that leaves at different developmental stages differ in their sensitivity to soil environmental conditions. [**Conclusion**] Nitrogen and phosphorus additions significantly affected the functional traits of *P. tabuliformis* needles, and leaves of different ages showed distinct responses to nutrient inputs. These findings provide new insights into understanding the mechanisms by which leaves of different ages in evergreen tree species adapt to N and P deposition, as well as revealing the process of plant resource allocation optimization through trait coordination under changing nutrient conditions.

Key words: *Pinus tabuliformis*; nitrogen addition; phosphorus addition; leaf age; leaf functional traits; adaptation strategy

近 30 年来，全球活性氮沉降量增幅超过 150%，而磷输入因生物地球化学循环仅增加约 20%，这导致陆地生态系统普遍面临 N/P 化学计量失衡[1−2]。外源性 N 和 P 输入可通过调控土壤微生物的活性、养分有效性和植物光能利用效率，改变植物的资源分配策略，进而促进植物生长发育[3]。由于 N 和 P 的生物化学循环紧密耦合，N 添加会提高土壤以及植物体内 P 的活性，加快 P 在陆地生态系统中的循环速率[4]。然而，持续过量 N 沉降可以通过促进土壤酸化降低 P 有效性，进而加剧土壤中 N/P 失衡，最终可能驱动陆地生态系统由传统 N 限制向 P 限制或 N、P 共同限制的模式转换[5−6]。因此，N 沉降与 P 限制的耦合效应可能通过资源再分配过程，深刻影响森林生态系统的物质循环和植物生理代谢。

植物功能性状是指与植物定植、存活、生长和死亡紧密相关的一系列核心属性，是连接植物与环境的重要纽带，可单独或协同作用驱动植物生长策略对环境变化做出响应，进而显著影响生态系统功能[7]。叶片是植物对环境变化最为敏感的器官，其功能性状作为研究植物资源获取与适应策略的核心指标，能够直接反映植物对环境的响应[8]。叶片的结构性状，如叶面积（leaf area，LA）、比叶面积（specific leaf area，SLA）、叶厚度（leaf thickness，LT）和叶干物质含量（leaf dry matter content，LDMC）；以及化学性状，如叶碳、氮和磷含量，可表征植物的碳同化能力、防御策略和养分周转效率，从而指示植物在不同环境条件下的资源利用效率与生存适应策略[9]。同时，叶绿素（chlorophyll，CHL）作为植物最主要的光合色素，其含量直接影响光合作用速率，进一步决定植物的能量获取能力。由于叶片功能性状对环境变化高度敏感，当外界资源可利用状况发生变化时，植物会通过调整叶性状以优化生长并增强适应能力[7]。具体而言，外源 N 和 P 的输入可通过改变土壤养分供应状况，进而影响植物的叶片形态和化学性状。例如，Liu 等[10]在青藏高原 N、P 添加试验中发现，N、P 添加使高寒草地植物的株高、比叶面积、叶 N 含量和叶 P 含量增加，而降低了其叶干物质含量。杨全等[11]的研究结果表明，N 添加显著增加了白羊草（*Bothriochloa ischaemum*）和长芒草（*Stipa bungeana*）的叶长（leaf length，LL）、叶宽（leaf width，LW）、叶 N 含量和比叶面积，降低了叶干物质含量，而 P 添加的影响则有限。还有研究指出，N 添加通过改变植物的叶结构性状（如 LDMC、LA、SLA 等）来优化植物的光合作用速率和资源利用效率，进而影响生态系统的碳循环等过程[12−13]。上述研究表明，植物功能性状在不同养分供应下呈现差异性表达，解析叶性状的复杂性有助于揭示植物适应策略的多样性及其对环境变化的响应机制。

然而，叶片性状在同一植物个体不同叶龄间存在显著差异。对于常绿针叶树种，叶片内部资源分配差异影响了其功能性状与资源权衡策略。叶经济谱为量化常绿树种异龄叶的资源分配机制提供了重要框架[14]。老龄针叶可能通过提高非结构性碳水化合物（non-structural carbohydrate，NSC）储存以增强抗逆性（保守策略），而新生针叶则通过扩大平均 LA 和提高 SLA 等形态可塑性特征，增强光截获和 C 收益能力（获取策略）[15−16]。此外，叶片老化通常伴随养分含量下降、叶片光合能力衰退，SLA 随叶龄的增大而降低，LDMC 随叶龄增加而增大[17]。这种资源再分配会影响植物叶片功能性状的适应策略，导致异龄叶对环境响应表现出显著差异。尽管当前研究[8, 18]已揭示植物可通过调整叶片功能性状（如 SLA、光合速率）响应单一养分胁迫，但异龄叶在 N、P 耦合胁迫下的差异化适应机制仍鲜有报道，尤其对于叶寿命长达数年的常绿针叶树种。因此，探讨 N、P 联合效应对常绿树种异龄叶功能性状的影响，对理解其养分利用策略及环境适应机制具有重要理论价值。

油松（*Pinus tabuliformis*）是我国北方广泛分布的针叶树种，能适应沙漠化、盐碱化和贫瘠土壤环境，具有重要的生态和经济价值。目前有关 N、P 添加对植物叶片功能性状的研究多集中于 N 胁迫，而对不同叶龄叶片响应差异的关注相对不足。因此，本研究以油松为对象，通过多梯度 N、P 添加实验，拟解决以下科学问题：（1）异龄叶功能性状（结构、色素、化学计量）如何响应 N、P 单独添加及其耦合作用；（2）不同叶龄叶片在养分添加下是否采取差异化资源分配策略；（3）土壤环境因子如何驱动异龄叶片功能性状的变化。本研究通过系统分析油松异龄叶功能性状对 N、P 添加的响应机制，探讨叶功能性状之间及其与土壤环境因子之间的关系，揭示常绿树种叶片的资源分配特征及其对土壤条件变化的适应策略，以期为人工林的培育与经营管理提供理论依据。

1　研究区概况与研究方法

1.1　研究区概况

本研究区位于山西省长治市沁源县太岳山灵空山林场内（36°38′N，112°07′E）。该地属于暖温带大陆性季风气候，四季分明，昼夜温差大，年均温 9.3 ~ 12.3 ℃，年均降水量 662 mm，降水多集中于夏季，约占全年降水量的 60%；年均日照 2 600 h，年平均无霜期 110 ~ 125 d；地势呈西高东低，平均海拔 1 500 m；土壤多为褐土和棕壤。森林类型以暖温带落叶阔叶林为主，乔木树种主要有油松、蒙古栎（*Quercus mongolica*）、侧柏（*Platycladus orientalis*）、白皮松（*Pinus bungeana*）、白桦（*Betula platyphylla*）等，灌木主要有毛榛（*Corylus mandshurica*）、沙棘（*Hippophae rhamnoides*）、黄刺玫（*Rosa xanthina*）、胡枝子（*Lespedeza bicolor*）等，草本主要有小红菊（*Dendranthema chanetii*）、羊胡子草（*Eriophorum scheuchzeri*）、细叶苔草（*Carex rigescens*）等[19]。

1.2　研究方法

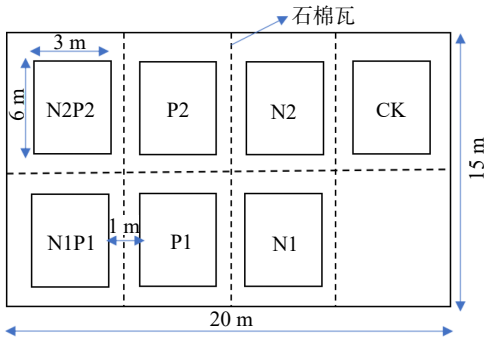
1.2.1　试验设计

在林场附近选取 15 m × 20 m 的试验样地，样地内共设置 7 个 6 m × 3 m 的小样方，间隔为 1 m

(图 1)。2015 年 10 月向样地内移栽大小较为一致的 3 年生油松幼苗，每个小样方中油松幼苗各 15 株，随机种植，株间距约 40 cm。于 2016 年开始 N、P 添加试验，根据样地本底值信息，同时参照北美 Harvard Forest 的高浓度氮添加试验[20]以及 Bobbink 等[21]的低浓度氮添加试验，共设置 7 个处理，包括：对照(CK，0 kg/(hm^2 ·a))，2 个剂量的 N 添加(N1，25 kg/(hm^2 ·a)；N2，75 kg/(hm^2 ·a))，2 个剂量的 P 添加(P1，2.5 kg/(hm^2 ·a)；P2，7.5 kg/(hm^2 ·a))，2 个剂量 N + P 添加(N1P1，25 kg/(hm^2 ·a) + 2.5 kg/(hm^2 ·a)；N2P2，75 kg/(hm^2 ·a) + 7.5 kg/(hm^2 ·a))，每个处理间用石棉瓦隔开，避免相互影响。2016 年 5 月开始施氮，每月 1 次，到 10 月结束，一般在月初避开雨天进行。根据设定的施肥浓度，将不同量的硝酸铵、过磷酸钙溶于 3 L 水中，然后均匀喷施在其相应的样方地面上，对照组施加同等量的纯水，其他水源均来自天然降水。每次施肥前，将样地内的杂草人工锄除。

1.2.2 样品采集

每个处理随机选取 9 株油松幼树作为重复，2024 年 8 月进行样品采集。每株个体按东、南、西、北 4 个方向各取一枝生长良好的枝条，并在每个枝条上采集无病虫害、完全展开的健康的当年生叶、一年生叶、二年生叶，每株每个叶龄采集约 20 束针叶。其中，油松当年生叶为嫩绿色，质地较脆，叶长明显短于老叶；一年生针叶为深绿色，叶片韧性较强；二年生叶明显衰老，叶尖呈褐色，针叶表皮颜色发白。将同一植株不同方位的同叶龄叶片样品等比例均匀混合，获得各叶龄混合样品。采集的针叶样品置于两片湿润的滤纸之间，装入自封袋中，于保温箱中冷藏保存。在每个样方内按照五点取样法采集 0～10 cm 的土壤样本，将同一样方内 5 个土壤样品混合均匀后，带回实验室，后续土壤相关指标重复测定 3 次。研究区土壤主要理化性质详见表 1。



CK 为对照；N1、N2 表示氮添加量分别为 25、75 kg/（hm^2·a）；P1、P2 表示磷添加量分别为 2.5、7.5 kg/（hm^2·a）；N1P1、N2P2 表示氮磷共同添加处理。下同。

图 1 试验样地设计图

Fig. 1 Diagram of the experimental plot design

1.2.3 性状测定

为全面表征油松的资源利用策略，本研究共测定 8 项叶功能性状，可分为 3 大类：结构性状，包括叶片厚度(LT)、比叶面积(SLA)、叶干物质含量(LDMC)；化学性状，包括叶碳含量(leaf carbon content，LCC)、叶氮含量(leaf nitrogen content，LNC)、叶磷含量(leaf phosphorus content，LPC)、N/P 值；色素性状，包括叶绿素含量(CHL)。各指标的具体测定方法如下。

新鲜油松针叶带回实验室后，迅速用滤纸吸干表面的水分。用精度为 0.01 mm 的数显游标卡尺手工测量单松针的叶长(LL，cm)、中间部位叶宽(LW，mm)、叶厚(LT，mm)，每 5 根一组，取平均值，计算单针叶面积(LA，cm^2)[22]。用电子天平(精度为 0.01 g)称取上述 5 根针叶的总饱和鲜质量(LFW，g)，然后在 85 ℃ 下烘干 24 h 至质量恒定，称其总干质量(LDW，g)，再计算比叶面积(SLA，cm^2/g，LA 和 LDW 的比值)、叶干物质含量(LDMC，g/g，LDW 和 LFW 的比值)。取新鲜针叶样品，采用乙醇浸提法测定叶绿素(CHL)含量，经烘干研磨过筛后的针叶采用重铬酸钾外加热法测定有机碳含量(LCC，mg/g)；

表 1 试验样地土壤基本情况

Tab. 1 Soil basic information of test plots

处理	pH值	EC /(ms·cm^{-1})	SWC/%	SOC/(g·kg^{-1})	TN/(g·kg^{-1})	TP/(g·kg^{-1})
CK	7.24 ± 0.01c	11.71 ± 0.20ab	5.05 ± 0.02g	11.30 ± 0.03d	0.94 ± 0.01bc	0.49 ± 0.00b
N1	7.45 ± 0.03b	12.13 ± 0.48a	6.95 ± 0.08d	14.75 ± 0.69a	1.04 ± 0.02b	0.49 ± 0.00b
N2	7.19 ± 0.10c	12.21 ± 0.41a	8.81 ± 0.10b	8.51 ± 0.35f	0.86 ± 0.04cd	0.47 ± 0.01c
P1	7.58 ± 0.01a	12.19 ± 0.21a	7.30 ± 0.07c	13.74 ± 0.02b	1.30 ± 0.02a	0.52 ± 0.01a
P2	7.52 ± 0.03ab	12.21 ± 0.17a	6.06 ± 0.08e	7.24 ± 0.24g	1.29 ± 0.18a	0.51 ± 0.01a
N1P1	7.53 ± 0.06ab	11.43 ± 0.44b	10.16 ± 0.03a	12.02 ± 0.03c	0.94 ± 0.02bc	0.44 ± 0.00d
N2P2	7.50 ± 0.01ab	10.01 ± 0.04c	5.41 ± 0.22f	9.56 ± 0.05e	0.80 ± 0.04d	0.47 ± 0.01c

注：EC. 土壤电导率；SWC. 土壤含水量；SOC. 土壤有机碳含量；TN. 土壤全氮含量；TP. 土壤全磷含量。下同。不同小写字母表示不同处理间差异显著($P < 0.05$)。

经浓硫酸−过氧化氢消煮后，用连续流动分析仪（AA3，SEAL Analytical GmbH，Germany）测定全氮（LNC，mg/g）、全磷含量（LPC，mg/g）[23]。

采用烘干法测定土壤含水率（SWC，%），土壤 pH 值采用 pH 计测定，土壤电导率（EC，ms/cm）采用电导率仪进行测定[24]。土壤有机碳（SOC，mg/g）、全氮（TN，mg/g）、全磷含量（TP，mg/g）的测定方法同上述植物样品。

1.2.4　异龄叶多性状间的协同与权衡关系

采用双因素方差分析（Two-way ANOVA）检验养分添加及叶龄对各功能性状的影响是否显著，采用 Pearson 相关检验和回归分析探讨异龄叶多性状间的协同与权衡关系，进一步对具有显著相关性的性状组合进行线性回归分析，回归斜率用于表征性状间的变异速率，斜率绝对值越大，说明性状间耦合关系越紧密。此外，采用标准化主轴分析（standardized major axis，SMA）对不同叶龄间回归关系的斜率进行差异显著性检验，若斜率间存在显著差异，则说明针叶年龄对性状间相关关系的影响显著。

1.2.5　土壤因子对油松叶功能性状的影响

为进一步探究植物叶功能性状如何受土壤因子变化的调控，分别将 3 个叶龄阶段的 8 个油松叶功能性状指标（LT、SLA、LDMC、CHL、LCC、LNC、LPC、N/P）作为响应变量，6 个土壤指标（SWC、EC、SOC、TN、TP、pH）作为解释变量进行冗余分析（redundancy analysis，RDA），评估显著影响油松叶功能性状的关键土壤环境因子，并进一步分析不同叶龄叶片在环境响应上的差异性，揭示土壤理化性质对叶片性状协同变化的驱动作用。

1.3　数据分析

所有统计分析通过 Micorsoft Excel 2019 和 SPSS 22.0 软件完成，使用 Origin 2022 和 R 4.3.1 软件完成绘图。

2　结果与分析

2.1　氮磷添加对不同叶龄针叶结构性状的影响

N、P 添加处理对油松不同叶龄针叶的结构性状 LT、SLA、LDMC 有显著影响（$P < 0.01$，表 2）。不同 N 添加处理下，各叶龄油松针叶的 SLA 表现出较为一致的响应趋势（图 2），即 N 添加条件下 3 个叶龄针叶的 SLA 相较于对照（CK）均有所提高，且当年生针叶的 SLA 在 N1 处理下显著高于 CK（$P < 0.05$），升幅为 18.5%；与 SLA 变化趋势不同，当年生针叶的 LDMC 在 N1 处理下相较于 CK 显著降低（$P < 0.05$），降幅为 7.96%。这表明低 N 输入主要改变了当年生针叶的结构构建特征，表现为叶面积扩展增强，组织干物质积累降低。单独 P 添加下，二年生针叶的 LDMC 在 P1 处理下较 CK 显著降低了 5.79%。N + P 添加相较于 CK 并未显著影响各年龄针叶的结构性状。总体来看，叶龄因素对油松针叶的结构性状（LT、SLA、LDMC）影响显著（表 2），不同叶龄间针叶 SLA 表现为当年生 > 一年生 > 二年生，LT、LDMC 均表现为二年生 > 一年生 > 当年生（图 2）。这一结果表明，不同叶龄针叶在结构构建方面存在差异，当年生叶片较薄、组织较疏松，而往年生叶片则表现出较高的组织致密性和结构稳定性。

表 2　氮磷添加处理和叶龄对叶功能性状的双因素方差分析（*F* 值）

Tab. 2　Two-way ANOVA of the effects of N, P addition treatment and leaf age on leaf functional traits (*F* value)

性状	处理	叶龄	处理 × 叶龄
叶厚度（LT）	6.261**	17.856**	0.446
比叶面积（SLA）	5.241**	93.955**	0.704
叶干物质含量（LDMC）	4.575**	137.859**	0.570
叶绿素含量（CHL）	5.294**	10.668**	0.852
叶碳含量（LCC）	3.443**	4.656*	4.924**
叶氮含量（LNC）	1.436	153.170**	0.349
叶磷含量（LPC）	19.460**	280.770**	6.681**
N/P	10.164**	61.212**	6.399**

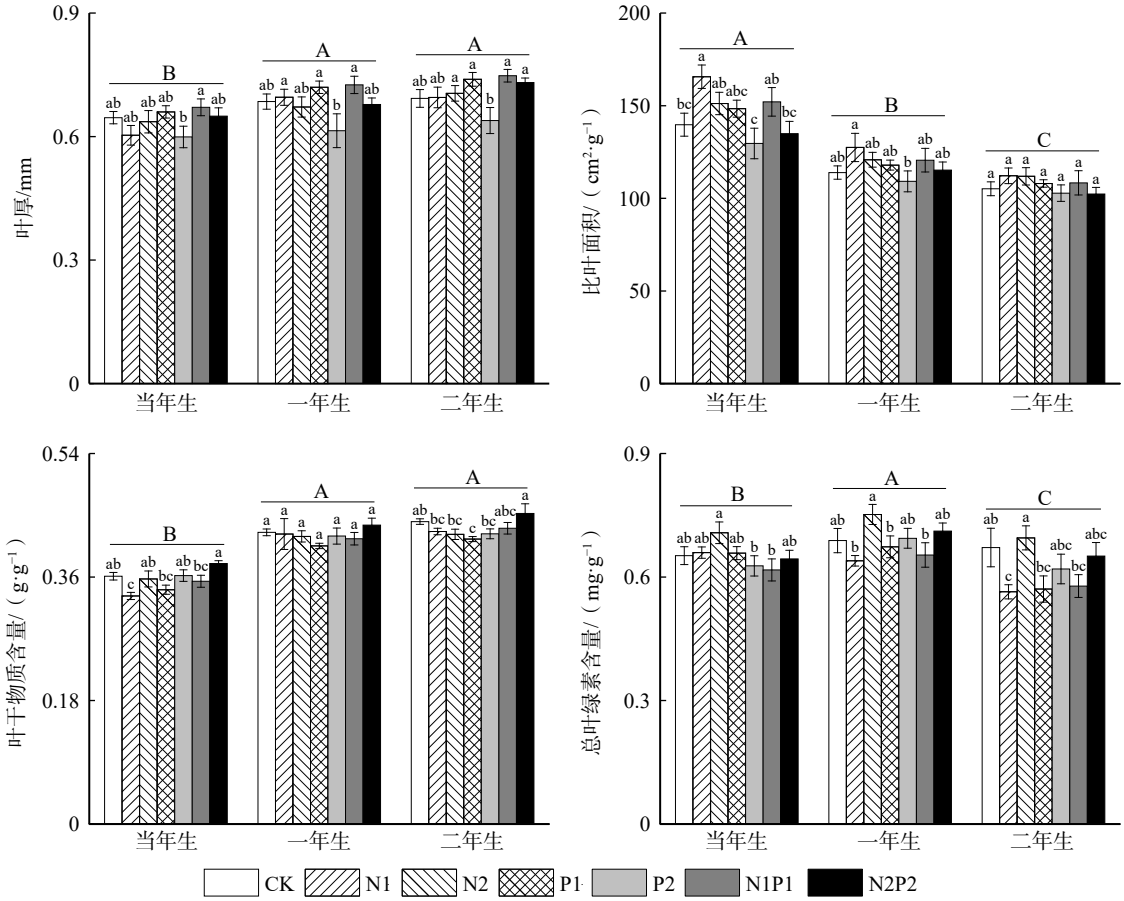
注：*表示在0.05水平上影响显著，**表示在0.01水平上影响显著。

2.2　氮磷添加对不同叶龄针叶色素性状的影响

N、P 添加对油松不同叶龄针叶的色素性状 CHL 有显著影响（$P < 0.01$，表 2）。相较于 CK，不同 N 处理对当年生针叶的 CHL 均表现为促进作用，但在 N1 处理下显著降低了二年生针叶的 CHL（$P < 0.05$），降幅为 16.0%。这表明 N 增加促进了新生叶的光合作用机制，提升了光能利用能力。P 添加、N + P 添加相较于 CK 对各年龄针叶 CHL 均未产生显著影响。总体来看，叶龄因素对油松针叶的 CHL 影响显著（$P < 0.01$，表 2），不同叶龄间针叶 CHL 含量表现为一年生 > 当年生 > 二年生（图 2）。这一结果表明，不同发育阶段叶片在色素积累水平上存在明显差异，其中一年生叶具有相对较高的色素含量。

2.3　氮磷添加对不同叶龄针叶 C、N、P 含量及其计量比的影响

N、P 添加对油松不同叶龄针叶的 LCC、LNC、LPC、N/P 有不同程度的影响（表 2）。单独 N 添加下，相较于 CK，仅当年生针叶的 LCC 在 N1 处理下显著增加了 7.81%（图 3），表明 N 输入促进了新生叶的碳同化能力，有利于其快速生长和结构构建。N1 处理显著提升了二年生针叶的 LPC、显著降低了其



不同小写字母表示同一叶龄不同处理间差异显著（$P < 0.05$），不同大写字母表示不同叶龄间差异显著（$P < 0.05$）。下同。

图 2 养分添加对不同年龄油松针叶结构性状及叶绿素含量的影响

Fig. 2 Effect of nutrient addition on structural traits and chlorophyll content of *Pinus tabuliformis* needles from different ages

N/P 值（$P < 0.05$）。单独 P 添加下，相较于 CK，当年生针叶的 LCC 在 P1、P2 处理下均呈显著上升趋势（$P < 0.05$）；各叶龄针叶的 LPC 对 P 添加响应存在差异，当年生针叶的 LPC 在 P2 处理下显著降低了 22.72%，二年生针叶的 LPC 在 P1 处理下显著增加了 31.28%。N + P 添加处理显著提高了当年生针叶的 LCC，增幅为 8.70%；当年生和一年生针叶的 LPC 在 N + P 添加处理下显著降低（$P < 0.05$）。总体来看，叶龄因素对油松针叶的各元素含量及其化学计量比影响显著（表 2），不同叶龄间 LCC 含量、N/P 值表现为一年生 > 二年生 > 当年生，LNC 含量表现为当年生 > 一年生 > 二年生，LPC 含量表现为当年生 > 二年生 > 一年生（图 3）。这种基于叶龄形成的养分分配规律表明，油松新生叶以养分积累为主，满足快速生长的需求；衰老叶以结构维持为主，承担资源保存和抗逆功能。

2.4 油松各叶龄针叶功能性状间的相关性分析

Pearson 相关性分析表明，油松不同叶龄叶片功能性状之间普遍存在显著相关关系（图 4）。总体来看，SLA 与 LT、LDMC 之间普遍呈显著负相关，反映出叶片在结构构建过程中存在资源获取与保守之间的权衡关系；同时，LNC 与 CHL 之间的显著正相关表明叶片 N 积累与光合色素形成具有较强协同性；此外，LNC 与 LPC 及其与 N/P 之间的相关性说明叶片 N、P 含量变化具有一定耦合特征，养分分配过程受元素协同与化学计量平衡的共同影响。不同叶龄比较发现，当年生叶片中化学性状与色素性状之间的相关关系更为突出，而一年生和二年生叶片中结构性状与养分性状之间的联系相对增强，表明油松叶片在不同发育阶段可能采取不同的性状组合模式。Pearson 分析从整体上揭示了叶片功能性状之间存在协同与权衡关系，为进一步分析关键性状之间的耦合强度及其变化规律提供了基础。

为深入揭示油松在养分添加下的形态构建策略和元素协同机制，将油松叶片相关性显著的性状组合 SLA 与 LT、LDMC，LNC 与 LPC、CHL 进行最优拟合，发现各叶龄叶片性状间呈现不同程度的线性相关（图 5）。3 个叶龄的 SLA 与 LDMC、LNC 与 CHL 的模型拟合 R^2 整体上较高（$P < 0.01$），线性关系较好，这表明叶片在结构性状与资源获取能力之间，以及 N 素与光合功能之间存在稳定的协同关系。一年生叶的 SLA 与 LT、LNC 与 LPC 的线性关系较

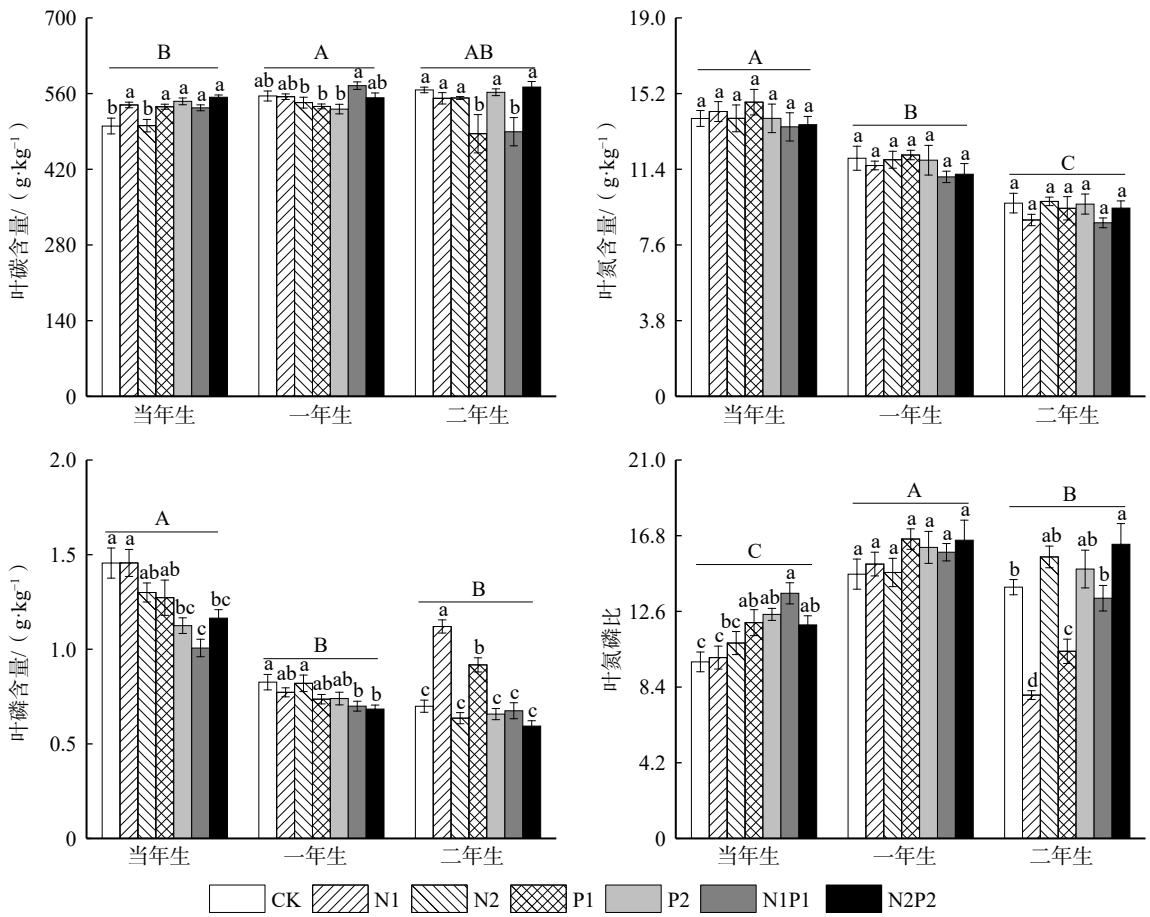
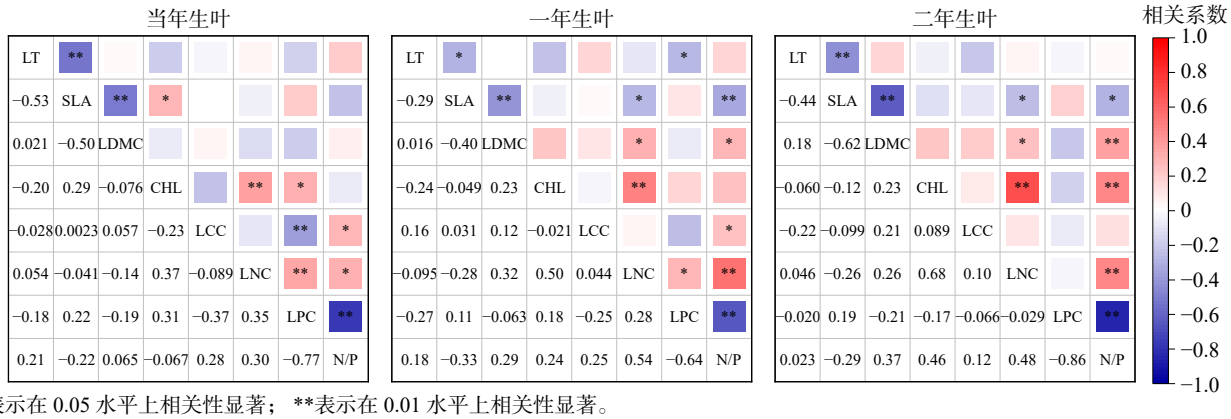


图 3　养分添加对不同年龄油松针叶 C、N、P 含量及其计量比的影响

Fig. 3　Effect of nutrient addition on C, N, P content and their stoichiometric ratios of *P. tabuliformis* needles from different ages



*表示在 0.05 水平上相关性显著； **表示在 0.01 水平上相关性显著。

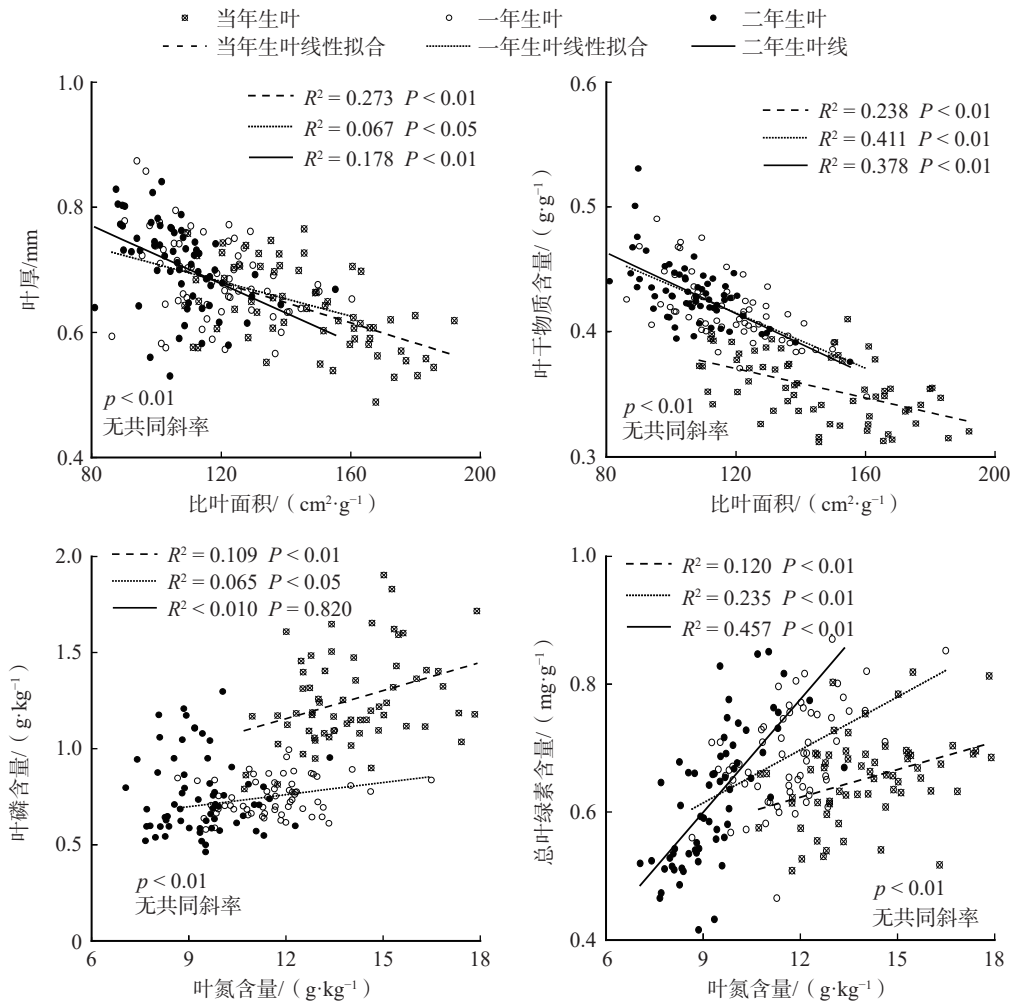
图 4　油松当年生叶、一年生叶和二年生叶功能性状间相关性

Fig. 4　Correlation of leaf functional traits between current-year leaves, one-year-old leaves and two-year-old leaves in *P. tabuliformis*

弱($P < 0.05$)；二年生叶的 LNC 和 LPC 不存在显著的线性关系($P > 0.05$)。此外，叶性状间相关关系的回归斜率在不同叶龄间均存在显著差异，其中 LDMC 随 SLA 的变异速率顺序表现为二年生 > 一年生 > 当年生，表明成熟叶片具有更强的结构稳定性，在结构致密性调整方面对资源获取变化更加敏感；LPC 随 LNC 的变异速率顺序表现为当年生 > 一年生 > 二年生，反映出新生叶片中 N、P 耦合关系更为紧密，养分协同程度更高，支持其快速生长与光合构建需求。

2.5　土壤因子对油松叶功能性状的影响

N、P 添加对土壤理化性质产生了显著影响(表 1)，进一步探究土壤因子对油松叶功能性状的影响，结果(图 6)显示，影响油松异龄叶功能性状的主要土壤因子有所不同。当年生油松叶功能性状在第 1 轴、第 2 轴的解释率分别为 27.49% 和 8.57%，前两轴的累积解释叶性状特征率为 36.06%，其中 RDA 第一轴主要反映了 pH 和 TN 的变化梯度，形



小写字母 $p < 0.01$ 代表叶片功能性状间相关性的斜率随叶龄不同而显著变化。

图 5 油松叶片功能性状间的回归分析

Fig. 5 Linear fitting results of leaf functional traits in *P. tabuliformis*

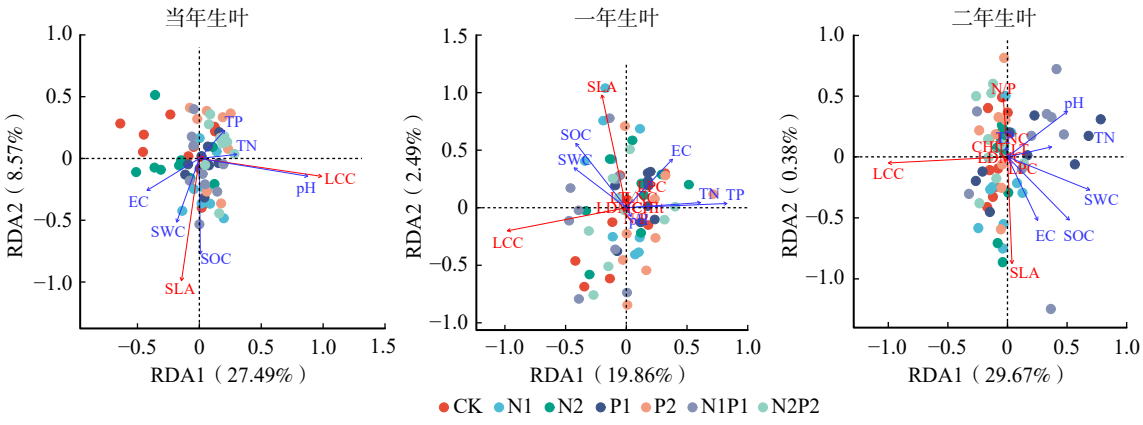


图 6 油松叶功能性状与土壤因子的冗余分析

Fig. 6 Redundancy analysis of leaf functional traits of *P. tabuliformis* and soil factors

成了一个从“低 pH、低 TN”到“高 pH、高 TN”的生态梯度。总体土壤因子对当年生叶功能性状的重要性排序为 pH（R^2 = 0.325，P = 0.001）> SOC（R^2 = 0.149，P = 0.011）> EC（R^2 = 0.100，P = 0.034）> SWC（R^2 = 0.048，P = 0.222）> TN（R^2 = 0.040，P = 0.284）> TP（R^2 = 0.034，P = 0.351），其中 pH、SOC 和 EC 的影响达到显著水平（$P < 0.05$），是影响当年生叶功能性状的主要土壤因子。一年生油松叶功能性状在第 1 轴、第 2 轴的解释率分别为 19.86% 和 2.49%，前两轴的累积解释叶性状特征率为 22.35%，其中 RDA 第一轴主要由 TP 和 TN 驱动，构成了从“低 TP、低 TN”到“高 TP、高 TN”的土壤养分梯度。

总体土壤因子对一年生叶功能性状的重要性排序为 TP(R^2 = 0.195, P = 0.005) > TN(R^2 = 0.106, P = 0.039) > SOC(R^2 = 0.093, P = 0.055) > SWC(R^2 = 0.085, P = 0.068) > EC(R^2 = 0.048, P = 0.222) > pH(R^2 = 0.001, P = 0.961)。其中 TP 和 TN 的影响达到显著水平(P < 0.05)，是影响一年生叶功能性状的主要土壤因子。二年生油松叶功能性状在第 1 轴、第 2 轴的解释率分别为 29.67% 和 0.38%，前两轴的累积解释叶性状特征率为 30.05%，其中 RDA 第一轴主要由 TN、SWC 和 pH 和共同主导，表征了从“干旱、贫瘠”向“湿润、肥沃”生境的转变。土壤因子对二年生叶功能性状的重要性排序为 SOC(R^2 = 0.127, P = 0.018) > SWC(R^2 = 0.110, P = 0.036) > pH(R^2 = 0.085, P = 0.068) > EC(R^2 = 0.055, P = 0.188) > TN(R^2 = 0.043, P = 0.258) > TP(R^2 = 0.001, P = 0.983)。其中 SOC 和 SWC 的影响达到显著水平(P < 0.05)，是影响二年生叶功能性状的主要土壤因子。综上，不同叶龄油松叶片受土壤环境因子的主导作用存在明显差异，这一结果从环境驱动角度揭示了异龄叶片功能性状对环境因子的响应具有显著分化特征，不同土壤因子通过差异化调控作用共同驱动了叶片性状在不同发育阶段的变化。

3　讨　　论

在养分输入变化背景下，植物通过调整叶片功能性状实现资源获取与利用的动态平衡，这已成为生态学研究的重要内容。然而，对于常绿针叶树而言，同一植株内部不同叶龄叶片在资源分配与适应策略上存在差异，其对养分变化的响应过程具有明显的阶段性特征。基于此，从叶龄分化角度探讨叶功能性状的协同变化及其环境驱动机制，对于深化理解植物资源利用策略具有重要意义。

3.1　氮磷添加对叶功能性状的影响

SLA 和 LDMC 是反映植物适应特定生境的两个关键叶功能性状[25]。一般认为，SLA 增加表示植物具有更高的光能捕获效率和相对生长速率，倾向于资源获取策略[26]。在本研究中，单独 N 添加显著提高了油松当年生针叶的 SLA，并降低了其 LDMC，这与前人的研究结果[27−28]一致。可能原因是土壤可利用性 N 增加，植物可获取的养分也随之增多，当年生针叶相较于往年生针叶有着更强的资源利用能力，能通过增大 SLA、降低 LDMC 来提高光资源竞争和生长能力。油松当年生针叶表现出的这种显著的性状可塑性及积极利用策略，也在一定程度上反映了油松对 N 元素具有较高的需求和响应灵敏度。本研究还发现，低 P 处理下同样增加了针叶 SLA、降低了其 LDMC，但并不显著，表明 N 添加较 P 添加更有利于油松对养分资源的获取。N 素是 CHL 的主要组成成分，一般认为，适量 N 添加有利于植物对 N 的吸收和利用，促进植物 CHL 的合成，进而影响植物生长发育[29]。然而，本研究中 N 处理仅促进了当年生叶 CHL 的合成，但抑制了二年生叶的积累，可能是由于二者所处的光环境不同，当年生叶处于树冠顶端及外层，因光照竞争优势而具有更大的光合潜力，为优化其光能捕获效率，对 N 素需求更迫切，以合成更多的 CHL，氮添加恰好满足了这一需求，从而直接提升了当年生叶的 CHL 含量。此外，该结果可能与叶片内部资源“按需分配”策略有关。在资源有限的情况下，植物会主动回收老叶中的 N 素等资源，并限制向其进行新的投资[30]，N 添加可能强化了对低效老叶（二年生叶）的养分回收过程，将更多的 N 素分配给贡献率更高的当年生叶，导致二年生叶的 CHL 含量相对下降。

植物体的 C、N、P 含量在一定程度上可以反映其在不同发育阶段的营养状况和对环境变化的响应能力[31]。有研究[32]指出，适度 N、P 供应通常可促进植物对 N 的吸收并增加叶片 N 含量。然而，本研究中 N、P 添加并未显著提高叶片 N 含量，且叶片 N 含量与 TN、TP 相关性较弱。这一现象可能与本区域土壤养分匮乏有关，对照样地 TN 仅为 0.94 g/kg，依据全国第二次土壤普查养分分级标准属于 4 级（较低水平）。在养分限制条件下，植物可能优先将获取的 N、P 供给地下部分以维持其快速生长发育，导致向叶片输送的养分受限，表现为叶片 N 含量无明显变化。相比之下，叶 P 含量对养分输入的响应更为敏感。一般情况下，N 素添加可促进植物对 P 的吸收[33]，本研究中表现为叶片 P 含量提升，可能是因为 N 素提高了土壤磷酸酶的活性，促进 P 素矿化到植物可利用的状态，从而被叶片快速吸收。此外，外源 P 的直接输入增加土壤 P 库的大小，植物能够吸收和固定更多的 P，在一定程度上缓解了植物所面临的 P 限制。然而，本研究还发现 N、P 共同添加时产生了拮抗作用，对叶片 P 含量产生抑制，这可能是由于 NP 共同输入改变了土壤原有的化学计量平衡，从而激发了土壤微生物的活性。微生物群落会优先竞争利用这些外源养分，通过固持土壤中速效磷，将其转化为有机磷或难以利用的形态，使其有效性降低，进而削弱了植物对 P 的吸收和利用，导致叶片 P 含量下降[34]。未来可通过分析微生物群落结构来验证这一假设。C 作为组成植物体的结构性物质，其受环境的影响较小从而含量相对稳定，一般认为养分添加对叶片 C 含量影响较小[35]。但本研究发现，3 种

养分添加处理均显著增加了当年生叶的 C 含量，可能是由于当年生针叶处于活跃生长期，C 同化能力强，外源养分输入可能会促进叶片光合作用对 CO_2 的固定，通过提高光合产物的累积使得叶片中 C 含量升高，表明养分添加后当年生叶通过更高效的 C 积累来支持生长，体现出其“资源获取型”的积极生长策略。

植物叶片的 N/P 可以表征其生长过程中受 N 或 P 限制的情况[36]。Güsewell 等[37]研究表明：植物叶片的 N/P > 16，存在 P 限制；N/P < 14，存在 N 限制；N/P 为 14 ~ 16，则同时存在 N、P 限制。本研究中，由于单施 P 使植物二年生叶片 P 含量显著增加，但叶片 N 含量变化不显著，导致观察到的 N/P 比值显著降低，且平均叶片 N/P 小于 14，表明施 P 在改善土壤 P 素供应不足，缓解 P 限制的同时，也在一定程度上加剧了 N 限制的风险。上述结果表明，养分添加通过调节叶片结构性状和化学性状，显著影响油松叶片的资源获取策略。然而，由于不同叶龄叶片在生理功能和资源需求上的差异，其对养分添加的响应可能存在明显分化，有必要进一步从叶龄角度进行分析。

3.2 油松异龄叶功能性状的差异

植物在不同生长阶段资源的分配策略存在差异，具体表现为异龄叶功能性状特征发生明显变化[16]。本研究中，油松针叶的 LT 和 LDMC 均表现出二年生叶 > 一年生叶 > 当年生叶的变化规律。由于当年生针叶处于生长发育初期，干物质积累较少，而随叶龄增加，叶片为抵御环境胁迫加强结构的建构，会增加木质化组织和叶肉密度，同时因 Ca^{2+}和次生代谢物的沉积，导致老叶的 LT、LDMC 相对较高。这种趋于保守的结构强化策略，有效增强了老叶的物理支撑，表明针叶生长后期更倾向于对资源的保持、利用以及抵抗外界干扰，使其能更好地适应贫瘠环境。相比之下，当年生针叶具有较高的 SLA，以较低的 C 资源获取更大的 LA，从而提高对光照、水分和养分的获取利用能力，这也与当年生叶采取的“快速投资收益型”生长策略相契合。而随着叶片老化，表皮失水增加、气孔控制能力下降等导致叶片水分关系恶化，此时较低的 SLA 有利于减少水分散失并实现利用效率最大化[17]。

在养分分配方面，当年生叶的 N 和 P 含量显著高于往年生叶，一方面是因为当年生叶在生长初期需要较多的资源来优化同化器官、最大程度地获取光资源，这符合养分优先分配原则，即植物倾向于将资源分配给需求更强的新生组织；另一方面，N、P 作为植物中可转移的元素，常由老化组织向新生组织重新分配，从而提高后者的营养水平，使当年生叶中的养分元素含量较高。不同叶龄间，一年生叶的 C 含量显著高于当年生叶，这可能由于随着叶片成熟，针叶更注重结构的投资，光合产物满足自身基本生理需求外，剩余部分可能更多地转化为淀粉等碳水化合物储存起来，导致叶 C 含量升高。这种物质分配策略的变化表明叶片物质投资和分配格局是随叶龄变化的。

3.3 油松叶功能性状之间及其与环境因子的关系

植物在长期的环境适应下，各性状会呈现一定的相关性，最终会形成一系列的适应特定环境的最佳功能性状组合[38]。本研究中，油松异龄叶性状通过协调形成功能分异的性状组合，实现植物资源分配与生存策略的权衡。SLA、LT、LDMC 是反映植物获取资源能力以及利用养分、水分资源效率的重要指标。研究表明，油松 3 个年龄叶片 SLA 均与 LT、LDMC 之间呈负相关关系，这与先前研究[8]结果一致。此外，随针叶年龄的增加，LDMC 随 SLA 的变异速率逐渐增大，表明随 SLA 的减小，老叶 LDMC 增加速率高于新叶。这意味着在光资源减少的情况下，老叶能累积更多干物质，合成更多防御化合物（如木质化、丹宁酸、酚类等）以增强叶片抗损伤能力，提高环境胁迫的适应性。在养分关系方面，植物营养元素之间通常具有相关性，代表植物对元素的吸收存在拮抗或协调作用[39]。Wright 等[8]研究表明，植物体内 N、P 元素存在动态平衡并协同变化。本研究中，当年生和一年生针叶的 LNC 与 LPC 呈正相关关系，而在二年生针叶中相关性不显著，这表明与老叶相比，新生叶由于资源获取能力强，能最大程度地从土壤中汲取 N、P 元素并分配给其他植物器官用于营养物质的合成，形成更稳定的内部平衡，从而维持了 N、P 之间的协调性。在叶片化学计量方面，不论当年生叶或往年生叶，其 N/P 均与 N 含量呈显著或极显著的正相关关系，与 P 含量呈极显著负相关关系，说明油松针叶 N/P 的变化由 LNC、LPC 共同驱动的，这与欧晓岚等[40]的研究结果相一致。N 作为合成 CHL 和光合作用酶的重要组分，对植物光合作用提供重要支持，因而叶 N 含量与 CHL 含量呈极显著的正相关关系，与普遍结论一致[41]。此外，叶片养分含量与 LT、SLA 和 LDMC 之间同样也表现出显著或极显著相关性，说明叶片养分对于植物形态构建具有重要意义。

植物叶功能性状的差异不仅与自身的生长特性有关，还与其外界的环境因子密切相关。本研究发现，N、P 添加显著改变了土壤理化性质，进而可能影响不同发育阶段叶片的性状。冗余分析结果显示，

影响油松当年生叶的关键因子是土壤 pH 值; 一年生叶的关键因子是 TP 含量, 而二年生叶的关键因子是 SWC。土壤 pH 值能够影响土壤微生物活动、有机物合成与分解。在一定范围内, 土壤 pH 值越高, 微生物活性越高, 能够提升 TP 的有效性进而影响植物光合作用[42]。油松由于当年生叶的净光合速率高于老叶, 需要消耗更多的 P 元素进行 ATP 合成, 因此其功能性状更易受土壤 pH 值变化的影响。土壤 TP 含量是油松一年生叶功能性状的主要影响因子, 一年生针叶主要承担干物质贮存的作用[43], TP 含量增加可有效促进叶片干物质含量及有机 C 的积累, 进而增加针叶体积促进其生长。结合多年生叶含水量显著低于当年生叶可知, 叶片在生长发育过程中, 水资源匮乏时会优先分配至新生叶, 以最大化光合收益[30]。因此, SWC 成为影响二年生叶功能性状的主导因素。需要指出的是, 尽管部分土壤因子显著驱动了叶功能性状的变异, 但本研究中 RDA 模型的总体解释率较低, 可能源于植物根系对土壤养分的吸收与周转, 以及土壤微生物作用的共同影响, 表明叶功能性状受多层级调控, 今后可通过监测该样地的根系指标及微生物群落结构验证这一假设。

不同叶龄针叶通过功能分工和性状协同实现资源利用效率的优化, 体现出植物在不同养分环境中的适应策略。本研究从叶龄分化的角度揭示了油松叶功能性状在养分添加条件下的协同变化及其环境驱动机制, 丰富了叶经济谱在不同叶龄叶片尺度上的应用。然而, 本研究主要基于地上叶片性状进行分析, 尚未涉及地下部分及微生物过程, 因而对植物整体资源分配机制的解释仍具有一定局限性, 未来研究可结合根系功能性状及微生物群落结构, 进一步揭示植物−土壤的协同调控机制。

4　结　　论

本研究针对常绿针叶植物异龄叶对 N、P 输入响应机制认识不足的问题, 以油松为对象, 利用野外多梯度 N、P 添加控制试验, 通过测定不同叶龄针叶的结构性状、色素性状及化学性状, 结合土壤环境因子分析, 探讨了异龄叶功能性状的响应规律及其资源分配策略。研究得到以下结论。

(1)N、P 添加对油松针叶功能性状具有显著影响。N 添加对叶片结构性状和色素性状的调控作用更为显著, 而 P 及 N + P 处理的影响相对较弱; 化学性状方面, 叶 P 含量的响应更为敏感, 表明不同养分在调控叶功能性状过程中存在差异化作用机制。此外, 不同年龄的叶片对养分添加的响应存在差异, 其中当年生针叶及二年生针叶对养分变化更为敏感, 当年生叶展现出更高的生长活力和光合效率, 而往年生叶具有更强的组织构建和结构稳定性。

(2)油松异龄叶表现出显著的适应策略分化, 即“双策略协同”的生存机制。当年生叶有较低的 LT、LDMC, 较高的 SLA、叶 N 含量和叶 P 含量, 表现出“快速投资收益型”的资源获取策略; 反之往年生叶有较高的 LT、LDMC, 较低的 SLA、叶 N 含量和叶 P 含量, 倾向于“缓慢投资收益型”的保守维持策略。

(3)油松叶功能性状之间普遍存在显著相关性, 各叶龄叶片在 SLA−LDMC、LNC−LPC 等关键性状组合上表现出不同的制约权衡关系。与此同时, 驱动不同叶龄叶片功能性状变化的关键土壤因子并不相同, 表明不同发育阶段的叶片对外界资源的需求和敏感程度存在差异。

本研究结果为理解常绿针叶树种对 N、P 沉降的响应机制提供了新的见解, 并为人工林的养分管理和可持续经营提供科学参考。未来可进一步结合光合生理参数、根系性状及微生物群落分析, 深入揭示常绿针叶树种地上−地下协同响应 N、P 输入的生态机制。

参　考　文　献

[1] IPCC. Climate change 2021: the physical science basis, contribution to the Sixth Assessment Report[R]. Cambridge: Cambridge University Press, 2021.

[2] Peñuelas J, Sardans J, Filella I. Assessment of the impacts of climate change on Mediterranean terrestrial ecosystems based on data from field experiments and long-term monitored field gradients in Catalonia [J]. Environmental and Experimental Botany, 2018, 152: 49−59.

[3] Elser J J, Bracken M E S, Cleland E E, et al. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems [J]. Ecology Letters, 2007, 10(12): 1135−1142.

[4] Marklein A R, Houlton B Z. Nitrogen inputs accelerate phosphorus cycling rates across a wide variety of terrestrial ecosystems [J]. New Phytologist, 2012, 193(3): 696−704.

[5] Penuelas J, Poulter B, Sardans J, et al. Human-induced nitrogen-phosphorus imbalances alter natural and managed ecosystems across the globe [J]. Nature Communications, 2013, 4: 2934.

[6] Elser J J, Peace A L, Kyle M, et al. Atmospheric nitrogen deposition is associated with elevated phosphorus limitation of lake zooplankton [J]. Ecology Letters, 2010, 13(10): 1256−1261.

[7] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. Australian Journal of Botany, 2003, 51(4): 335−380.

[8] Wright I J, Reich P B, Westoby M. The worldwide leaf economics spectrum [J]. Nature, 2004, 428: 821−827.

[9] 盘远方, 陈兴彬, 姜勇, 等. 桂林岩溶石山灌丛植物叶功能性状

和土壤因子对坡向的响应 [J]. 生态学报, 2018, 38(5): 1581−1589.
Pan Y F, Chen X B, Jiang Y, et al. Changes in leaf functional traits and soil environmental factors in response to slope gradient in Karst hills of Guilin [J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(5): 1581−1589.

[10] Liu H, Li Y, Ren F, et al. Trait-abundance relation in response to nutrient addition in a Tibetan alpine meadow: the importance of species trade-off in resource conservation and acquisition [J]. Ecology and Evolution, 2013, 7(24): 10575−10581.

[11] 杨全, 陈志飞, 周俊杰, 等. 黄土丘陵区草地植被群落优势种叶片功能性状对氮磷添加的响应 [J]. 应用生态学报, 2019, 30(11): 3697−3706.
Yang Q, Chen Z F, Zhou J J, et al. Responses of leaf functional traits of dominant plant species in grassland communities to nitrogen and phosphorus addition in loess hilly-gully region [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(11): 3697−3706.

[12] 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.
Xiao D, Wang X J, Zhang K, et al. Effects of nitrogen addition on leaf traits of common species in natural *Pinus tabuliformis* forests in Taiyue Mountain, Shanxi Province, China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2016, 40(7): 686−701.

[13] 王雪, 雒文涛, 庾强, 等. 半干旱典型草原养分添加对优势物种叶片氮磷及非结构性碳水化合物含量的影响 [J]. 生态学杂志, 2014, 33(7): 1795−1802.
Wang X, Luo W T, Yu Q, et al. Effects of nutrient addition on nitrogen, phosphorus and non-structural carbohydrates concentrations in leaves of dominant plant species in a semiarid steppe [J]. Chinese Journal of Ecology, 2014, 33(7): 1795−1802.

[14] Pan Y, Cieraad E, Armstrong J, et al. Global patterns of the leaf economics spectrum in wetlands [J]. Nature Communications, 2020, 11(1): 4519.

[15] 王凯, 邢仕奇, 张日升, 等. 不同密度下樟子松非结构性碳水化合物变化规律 [J]. 生态学杂志, 2024, 43(9): 2607−2614.
Wang K, Xing S Q, Zhang R S, et al. Changes of non-structural carbohydrates of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* under different stand densities [J]. Chinese Journal of Ecology, 2024, 43(9): 2607−2614.

[16] 黄海侠, 杨晓东, 孙宝伟, 等. 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 [J]. 植物生态学报, 2013, 37(10): 912−921.
Huang H X, Yang X D, Sun B W, et al. Variability and association of leaf traits between current-year and former-year leaves in evergreen trees in Tiantong, Zhejiang, China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2013, 37(10): 912−921.

[17] 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 [J]. 植物生态学报, 2021, 45(3): 253−264.
Zhang Z Y, Jin G Z, Liu Z L. Effects of needle age on leaf traits and their correlations of *Pinus koraiensis* across different regions [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2021, 45(3): 253−264.

[18] Palmroth S, Bach L H, Nordin A, et al. Nitrogen-addition effects on leaf traits and photosynthetic carbon gain of boreal forest understory shrubs [J]. Oecologia, 2014, 175(2): 457−470.

[19] 温馨, 王天罡, 程小琴. 山西太岳山不同径级油松种内竞争与叶功能性状 [J]. 生态学报, 2024, 44(22): 10300−10308.
Wen X, Wang T G, Cheng X Q. The intraspecious competition and leaf functional traits of *Pinus tabulaeformis* with different diameter classes in Taiyue Mountain, Shanxi Province [J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(22): 10300−10308.

[20] Magill A H, Aber J D, Currie W S, et al. Ecosystem response to 15 years of chronic nitrogen additions at the Harvard Forest LTER, Massachusetts, USA [J]. Forest Ecology and Management, 2004, 196(1): 7−28.

[21] Bobbink R, Hicks K, Galloway J, et al. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis [J]. Ecological Applications, 2010, 20(1): 30−59.

[22] 李轩然, 刘琪璟, 蔡哲, 等. 千烟洲针叶林的比叶面积及叶面积指数 [J]. 植物生态学报, 2007, 31(1): 93−101.
Li X R, Liu Q J, Cai Z, et al. Specific leaf area and leaf area index of conifer plantations in Qianyanzhou Station of subtropical China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2007, 31(1): 93−101.

[23] 张英利, 许安民, 尚浩博, 等. AA3 型连续流动分析仪测定土壤和植物全氮的方法研究 [J]. 西北农林科技大学学报 (自然科学版), 2006, 34(10): 128−132.
Zhang Y L, Xu L M, Shang H B, et al. Determination study of total nitrogen in soil and plant by continuous flow analytical system [J]. Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition), 2006, 34(10): 128−132.

[24] 解雪峰, 孙晓敏, 吴涛, 等. 互花米草入侵对滨海湿地生态系统的影响研究进展 [J]. 应用生态学报, 2020, 31(6): 2119−2128.
Xie X F, Sun X M, Wu T, et al. Impacts of *Spartina alterniflora* invasion on coastal wetland ecosystem: advances and prospects [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(6): 2119−2128.

[25] 庞志强, 姜丽莎, 缪祥蓉, 等. 昆明市主要园林植物叶性状及叶经济谱研究 [J]. 西南林业大学学报 (自然科学), 2019, 39(4): 53−60.
Pang Z Q, Jiang L S, Miao X R, et al. Leaf traits and leaf economics spectrum of main garden plants in Kunming [J]. Journal of Southwest Forestry University, 2019, 39(4): 53−60.

[26] Rose L, Rubarth M C, Hertel 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.

[27] 万宏伟, 杨阳, 白世勤, 等. 羊草草原群落 6 种植物叶片功能特性对氮素添加的响应 [J]. 植物生态学报, 2008, 32(3): 611−621.
Wan H Y, Yang Y, Bai S Q, et al. Variations in leaf functional traits of six species along a nitrogen addition gradient in *Leymus chinensis* steppe in Inner Mongolia [J]. Journal of Plant Ecology, 2008, 32(3): 611−621.

[28] 邓鑫欣, 董先勇, 贺畅, 等. 氮添加对喜旱莲子草入侵和竞争力的影响 [J]. 应用与环境生物学报, 2025, 31(6): 908−919.
Deng X X, Dong X Y, He C, et al. Effects of nitrogen addition on the invasion and competitiveness of invasive plant *Alternanthera*

philoxeroides [J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2025, 31(6): 908−919.

[29] 冯欢欢, 高思齐, 高晋丽, 等. 氮添加对大兴安岭泥炭地典型植物叶片叶绿素和养分含量的影响 [J]. 生态学杂志, 2025, 44(5): 1456−1464.
Feng H H, Gao S Q, Gao J L, et al. Effect of nitrogen addition on leaf chlorophyll and nutrient content of typical plant species in peatland of the Great Hing' an Mountains [J]. Chinese Journal of Ecology, 2025, 44(5): 1456−1464.

[30] 魏雅芬, 方杰, 赵学勇, 等. 科尔沁沙地樟子松人工林不同年龄针叶生理生态性状 [J]. 植物生态学报, 2011, 35(12): 1271−1280.
Wei Y F, Fang J, Zhao X Y, et al. Eco-physiological traits of different-age needles of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantation in Horqin sandy land of China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2011, 35(12): 1271−1280.

[31] Zhang Q, Xiong G M, Li J X, et al. Nitrogen and phosphorus concentrations and allocation strategies among shrub organs: the effects of plant growth forms and nitrogen-fixation types [J]. Plant and Soil, 2018, 427(1-2): 305−319.

[32] 刘姝萱, 安慧, 张馨文, 等. 氮磷添加对荒漠草原植物−凋落物−土壤生态化学计量特征的影响 [J]. 生态学报, 2022, 42(21): 8773−8783.
Liu S X, An H, Zhang X W, et al. Effects of nitrogen and phosphorus addition on the ecological stoichiometry of plant-litter-soil in desert grassland [J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(21): 8773−8783.

[33] 张文瑾, 佘维维, 秦树高, 等. 氮和水分添加对黑沙蒿群落优势植物叶片氮磷化学计量特征的影响 [J]. 植物生态学报, 2024, 48(5): 590−600.
Zhang W J, She W W, Qin S G, et al. Effects of nitrogen and water addition on leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of the dominant species in an *Artemisia ordosica* community [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2024, 48(5): 590−600.

[34] 葛艳灵, 田沁瑞, 林峰, 等. 晋西黄土区典型人工林叶片−凋落物−土壤−微生物的化学计量特征 [J]. 东北林业大学学报, 2025, 53(10): 79−91.
Ge Y L, Tian Q R, Lin F, et al. Stoichiometric characteristics of leaf-litter-soil-microbe in typical plantations in the loess area of western Shanxi province [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2025, 53(10): 79−91.

[35] 黄菊莹, 赖荣生, 余海龙, 等. N 添加对宁夏荒漠草原植物和土壤 C∶N∶P 生态化学计量特征的影响 [J]. 生态学杂志, 2013, 32(11): 2850−2856.
Huang J Y, Lai R S, Yu H L, et al. Responses of plant and soil C∶N∶P stoichiometry to N addition in a desert steppe of Ningxia, Northwest China [J]. Chinese Journal of Ecology, 2013, 32(11): 2850−2856.

[36] 宋沼鹏, 何念鹏, 侯继华. 不同种源五角枫幼苗叶片 N、P 化学计量学特征对氮添加的响应 [J]. 生态学报, 2018, 38(1): 254−262.
Song Z P, He N P, Hou J H. Effect of nitrogen addition on leaf nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics of different provenance *Acer mono* seedlings [J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(1): 254−262.

[37] Güsewell S. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance [J]. New Phytologist, 2004, 164(2): 243−266.

[38] 隆庆之, 杜虎, 苏樑, 等. 喀斯特常绿落叶阔叶林木本植物功能性状变异及其适应策略 [J]. 生态学报, 2023, 43(21): 8875−8883.
Long Q Z, Du H, Su L, et al. Variation of plant functional traits and adaptive strategies in Karst evergreen deciduous broad-leaved forest [J]. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(21): 8875−8883.

[39] 胡聪, 胡刚, 张忠华, 等. 广西澄江喀斯特湿地沉水植物碳、氮、磷化学计量特征 [J]. 生态学报, 2021, 41(13): 5300−5308.
Hu C, Hu G, Zhang Z H, et al. Stoichiometric characteristics of submerged macrophytes in the Chengjiang karst wetland, Guangxi, China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(13): 5300−5308.

[40] 欧晓岚, 刘艳红. 不同坡向及径级油松异龄叶的功能性状 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2017, 41(4): 80−88.
Ou X L, Liu Y H. Effect of age, slope aspects and diameter classes on leaf functional traits of *Pinus tabulaeformis* in Songshan, Beijing [J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition), 2017, 41(4): 80−88.

[41] 缪雨珏, 宗宁, 李振威. 高寒植物功能性状权衡策略研究进展 [J]. 应用与环境生物学报, 2025, 31(7): 1157−1172.
Miao Y J, Zong N, Li Z W. Research progress on trade-off strategies for functional traits in alpine plants [J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2025, 31(7): 1157−1172.

[42] 邹旭阁, 王寅, 王健铭, 等. 胡杨叶功能性状的协同与权衡及对树龄、土壤因子的响应 [J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(5): 82−92.
Zou X G, Wang Y, Wang J M, et al. Coordination and trade-off of leaf functional traits in *Populus euphratica* and their response to tree age and soil factors [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(5): 82−92.

[43] 杨克彤, 陈国鹏. 红豆杉幼树异龄叶的功能性状 [J]. 应用生态学报, 2022, 33(2): 329−336.
Yang K T, Chen G P. Functional traits of leaves with different ages of *Taxus wallichiana* var. *chinensis* saplings [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2022, 33(2): 329−336.

（责任编辑　赵田芸
责任编委　刘世荣）