

东灵山地区不同森林群落叶功能性状比较

宝 乐, 刘艳红*

(北京林业大学, 省部共建森林培育与保护重点实验室, 北京 100083)

摘要:植物功能性状(plant functional trait)是近年来生态研究的热点。其中叶功能性状(leaf functional trait)与植株生物量和植物对资源的获得、利用及利用效率的关系最为密切。研究了东灵山地区叶功能性状之间的关系、叶功能性状与地形因子的关系,并对不同群落叶功能性状进行了比较。通过 Pearson 相关分析发现,叶干物质含量(LDMC)与比叶面积(SLA)、叶氮浓度(LNC)、叶磷浓度(LPC)、叶钾浓度(LKC)负相关;叶大小与叶厚度正相关;SLA 与 LNC、LPC、LKC 正相关;LNC 与 LPC、LKC 正相关;LPC 与 LKC 正相关。通过灰色关联度分析发现,对叶大小、LNC、LKC 来讲,海拔是各项地形因子中的首要影响因子;对 LDMC、叶厚度来讲,坡度对其影响最大;对 SLA、LPC 来讲,坡位是其首要影响因子。依据乔木层的 SLA 和 LDMC 将 5 种群落分成 3 类,第一类是黑桦林和山杨林,第二类是辽东栎林,第三类是胡桃楸林和糠椴林。群落的分类情况符合该地带性植被优势度类型的分类情况,LDMC 和 SLA 是最能体现群落间差异的叶功能性状。

关键词:功能性状;群落;地形因子;叶干物质含量;比叶面积

文章编号:1000-0933(2009)07-3692-12 中图分类号:Q948 文献标识码:A

Comparison of leaf functional traits in different forest communities in Mt. Dongling of Beijing

BAO Le, LIU Yan-Hong*

Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education and Beijing, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3692 ~ 3703.

Abstract: Plant functional trait has been a hot topic in ecological research in recent years. Of which leaf functional trait is most closely related with biomass, resource acquisition and utilization, and resource use efficiency of plants. In this study, relationships among different leaf functional traits and between leaf functional traits and topographic factors were studied in Mt. Dongling of Beijing, and comparisons of leaf functional traits were made among different forest communities. Pearson Correlation analysis showed that leaf dry matter content (LDMC) was negatively correlated with specific leaf area (SLA), leaf nitrogen content (LNC), leaf phosphorus content (LPC) and leaf potassium content (LKC); Leaf size was positively correlated with leaf thickness; SLA had positive correlation with LNC, LPC and LKC; LNC had positive correlation with LPC and LKC; LPC was positively correlated with LKC. Based on grey relational grade analysis, elevation was the most influential topographic factor for leaf size, LNC and LKC; LDMC and leaf thickness was most affected by steepness of slope; and slope position affected SLA and LPC the most. According to the SLA and LDMC of tree layer, the five communities can be classified into three groups: the first group consists of *Betula dahurica* and *Populus davidiana*, the second group contains mainly *Quercus liaotungensis*, and the third group consists of *Juglans mandshurica* and *Tilia mandshurica*. The community classification is consistent with the classification by dominant plants of the zonal vegetation, LDMC and SLA are the leaf functional traits that reflect the differences between communities best.

Key Words: functional traits; community; topographic factors; leaf dry matter content; specific leaf area

基金项目:省部共建北京市重点学科项目生态学资助项目(XK100220555)

收稿日期:2009-03-01; 修订日期:2009-04-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liuyh@bjfu.edu.cn

植物功能性状(plant functional trait)是能够响应生存环境的变化并(或)对生态系统功能有一定影响的植物性状,如叶片大小和寿命、种子大小和扩散模式、冠层高^[1];它反映了植物在表征生态系统功能方面的生态指示作用,强调其与生态系统过程和函数的关系^[2]。在各项植物功能性状中,叶功能性状(leaf functional trait)与植株生物量和植物对资源的获得、利用及利用效率的关系密切,能够反映植物适应环境变化所形成的生存对策,并且这些功能性状具有易测定的特点,可以同时大量植物种类进行比较。国外相关研究起步较早,有大量的研究成果常为后人所引用^[1,3~8]。而国内相关研究多集中在同一生境中多个物种的叶性状的研究^[9~14],或同一物种在不同环境梯度上的叶性状变化^[15~18],也有对群落优势种的叶片生态解剖特征^[19,20]或光合生理特征^[21]进行的研究。虽然物种水平上的研究较多,但群落水平上的植物功能性状研究基本属空白。McGill^[22]曾指出,群落生态学应该以植物功能性状为基础,通过研究性状、环境梯度、相互作用、行为趋势这4个方面得到群落生态的普遍规律。东灵山作为冀西-京西太行山地的重要组成部分^[23],其阔叶林群落对华北暖温带落叶阔叶林具有典型意义。本文选取暖温带落叶阔叶林主要林型辽东栎林、黑桦林、胡桃楸林、山杨林和糠椴林作为研究对象,通过 LDMC、叶大小、SLA、叶厚度、LNC、LPC 和 LKC 等 7 种功能性状,研究了:(1)叶功能性状间的关系在森林群落中所呈现的特征、不同的地形因子对叶功能性状的影响大小,(2)常见落叶阔叶林群落的叶功能性状间有何异同,哪些功能性状最能表现群落间差异,叶功能性状是否与其植被优势度类型和演替的相关性等问题。并从叶功能性状的角度,对群落水平上的植物功能性状进行一些初探。

1 研究区域和研究方法

1.1 研究地点概况

东灵山地区位于北纬 39°48′~40°00′,东经 115°24′~115°36′,为典型暖温带大陆性季风气候,年平均气温 2.7℃,年降水量 500mm 左右,且多集中在 6~8 月份,约为全年降水的 75%,无霜期 160d 以下。冬季受西伯利亚和蒙古高压的影响,多西北风,寒冷干燥;夏季受东南海洋气流北移的影响,雨水较多。土壤主要为褐土及棕壤。属于太行山系小五台山余脉,海拔多为 1000m 以上^[24]。落叶阔叶林是本地区的地带性植被,分布最为广泛,构成了基本的山地森林景观。其他植被类型有落叶阔叶灌丛、温性针叶林、寒温性针叶林和草甸^[25]。

1.2 野外调查和样品采集

本研究于 2008 年 7 月在东灵山地区小龙门林场进行。采用样方调查法,对辽东栎、黑桦、胡桃楸、山杨、糠椴等 5 种主要林型进行样方调查。每种林型随机选择 3 个 20m×20m 样地,在样地中进行群落学调查。对乔木进行每木检尺,记录树高、胸径、冠幅,再将样地分成 16 个 5m×5m 的单元格在坐标纸上标记每棵树的位置。在样地的 4 个角距边缘 1m 处各设 1 个 5m×5m 的大样方,调查灌木的种类、株数、株高和盖度;在每个 5m×5m 大样方的 4 个角再选择 4 个 1m×1m 的小样方,调查草本的种类、株高和盖度。记录每个样地的海拔高度、坡度、坡位和坡向。

计算每个样地乔木层、灌木层、草本层各物种的重要值,选取重要值占优势(大于 0.1 的)的物种进行叶片采集。确定优势种后,每个样地中,每一优势种选择 5 株或 10 株(乔木、灌木为 5 株,草本为 10 株)生长成熟、长势良好的个体,采集完全展开、没有病虫害且未被遮光(一些阴生植物除外)的叶片。乔木尽量选取在树冠外层枝条上的叶片。乔木和灌木通常先采下枝条,再用剪刀剪下叶片,草本则直接剪下叶片(均不带叶柄)。将叶片置于两片湿润的滤纸之间,放入自封袋内,带回实验室,放入冰箱保鲜层中储存。不同生活型植物叶片采集数量及测定分配如表 1 所示。

1.3 植物叶片的测定

测定叶干物质含量(leaf dry matter content, LDMC)、叶大小(leaf size)、比叶面积(specific leaf area, SLA)、叶厚度(leaf thickness)、叶氮浓度(leaf nitrogen concentration, LNC)、叶磷浓度(leaf phosphorus concentration, LPC)、叶钾浓度(leaf kalium concentration, LKC)等 7 项指标。

1.3.1 LDMC 的测定方法

将叶片放入 5℃ 的黑暗环境中储存 12h,取出后迅速用滤纸吸干叶片表面的水分,在 1/100 的电子天平上

称重(饱和鲜重)。将叶片放入 80℃ 箱内烘干 24h 后取出称重(干重)。 $LDMC = \text{叶片干重}(\text{mg}) / \text{叶片饱和鲜重}(\text{g})$ ^[26]。

表 1 叶片采集数量
Table 1 Quantity of Leaf Collection

取样类型 Collecting types	采集数量 Collecting quantity	用途 Uses	
		LDMC,LS,SLA,LT	LNC,LPC,LKC
乔木 Tree	5 株×4 个方向×10 个叶片	4 个方向×20 个叶片	4 个方向×30 个叶片
	5individuals×4directions×10leaves	4directions×20leaves	4directions×30leaves
灌木 Shrub	5 株×10 个叶片	20 个叶片	30 个叶片
	5individuals×10leaves	20leaves	30leaves
草本 Herbage	10 株×5 个叶片	20 个叶片	30 个叶片
	10individuals×5leaves	20leaves	30leaves

$LDMC$ 为叶干物质含量; LS 为叶大小; SLA 为比叶面积; LT 为叶厚度; LNC 为叶氮浓度; LPC 为叶磷浓度; LKC 为叶钾浓度 $LDMC$ in table represents leaf dry matter content; LS represents leaf size; SLA represents specific leaf area; LT represents leaf thickness; LNC represents leaf nitrogen concentration; LPC represents leaf phosphorus concentration; LKC represents leaf kalium concentration

1.3.2 叶大小和 SLA 的测定方法

用 Epson Perfection V700 Photo 扫描仪进行叶面积扫描,用 Winfolia 2007 进行叶面积的计算,得到的叶面积大小即叶大小(cm^2); $SLA = \text{叶片面积}(\text{m}^2) / \text{叶片干重}(\text{kg})$ ^[26]。

1.3.3 叶厚度的测定方法

选用精度为 0.02mm 游标卡尺,在叶片上沿着主脉的方向均匀选 3 个点,测量叶片主脉一侧约 0.25cm 处的厚度^[12],3 个厚度值做平均即叶片的厚度,每组 20 片叶子,其平均值即该组叶片的平均厚度。

1.3.4 叶片氮、磷、钾浓度的测定

叶片全氮的测定采用凯氏定氮法;叶片全磷的测定采用钼锑抗比色法;叶片全钾的测定采用火焰光度法^[27]。 $LNC(\text{mg/g}) = \text{叶片全氮}(\text{mg}) / \text{叶片干重}(\text{g})$; $LPC(\text{mg/g}) = \text{叶片全磷}(\text{mg}) / \text{叶片干重}(\text{g})$; $LKC(\text{mg/g}) = \text{叶片全钾}(\text{mg}) / \text{叶片干重}(\text{g})$ ^[26]。

1.4 数据处理与分析

1.4.1 重要值的计算

采集叶片之前进行乔木层、灌木层、草本层各物种重要值的计算,选取重要值占优势(大于 0.1)的物种进行叶片采集和测定。重要值的计算公式如下:乔木重要值 = (相对密度 + 相对优势度 + 相对频度)/300;灌木重要值 = (相对密度 + 相对盖度 + 相对频度)/300;草本重要值 = (相对高度 + 相对盖度 + 相对频度)/300。15 个样地共采集优势种样品 155 份。各群落测定的优势种如表 2 所示。

1.4.2 Pearson 相关分析

测定 15 个样地 155 份优势种样品的叶功能性状值后,用 SPSS 13.0 进行叶功能性状间的 Pearson 相关检验。

1.4.3 灰色关联度分析

用 DPS 软件对 15 个样地的地形因子和 155 个优势种样品的叶功能性状进行灰色关联度分析。数据输入过程中,各项功能性状及海拔、坡度数据均以实际观测记录值表示;坡位数据 1 表示上坡位,2 表示中坡位,3 表示下坡位。坡向数据是以朝东为起点(即为 0°)顺时针旋转的角度表示,采取每 45°为一个区间的划分等级制的方法,以数字表示各等级:1 表示北坡(247.5 ~ 207.5°),2 表示东北坡(292.5 ~ 337.5°),3 表示西北坡(202.5 ~ 247.5°),4 表示东坡(337.5 ~ 22.5°),5 表示西坡(167.5 ~ 202.5°),6 表示东南坡(22.5 ~ 67.5°),7 表示西南坡(112.5 ~ 167.5°),8 表示南坡(67.5 ~ 112.5°),即数字越大,表示越向阳,越干热^[28]。各群落地形因子如表 3 所示。

1.4.4 群落间叶功能性状的比较

将各优势种的叶功能性状值,根据这些植物的重要值进行加权,获得各样地乔木层、灌木层、草本层的叶

功能性状加权值,同一林型群落间进行平均,从而对不同林型群落进行比较。用 Excel 2003 完成计算。

表 2 各样地优势种组成
Table 2 Dominant species in sample plots

样地 Plot No.	乔木层优势种 Dominant species in tree layer	灌木层优势种 Dominant species in shrub layer	草本层优势种 Dominant species in herb layer
1	辽东栎 <i>Quercus liaotungensis</i>	大花溲疏、土庄绣线菊、胡枝子 <i>Deutzia grandiflora</i> , <i>Spiraea pubescens</i> , <i>Lespedeza bicolor</i>	银背风毛菊、蓝萼香茶菜 <i>Saussurea nivea</i> , <i>Rabdosia japonica</i>
2	辽东栎 <i>Quercus liaotungensis</i>	五角枫幼树、土庄绣线菊 <i>Acer mono saplings</i> , <i>Spiraea pubescens</i>	银背风毛菊、白莲蒿、蓝萼香茶菜、草乌、大油芒 <i>Saussurea nivea</i> , <i>Artemisia gmelinii</i> , <i>Rabdosia japonica</i> , <i>Aconitum kusnezoffii</i> , <i>Spodiopogon sibiricus</i>
3	辽东栎 <i>Quercus liaotungensis</i>	胡枝子、五角枫幼树、大果榆、大花溲疏 <i>Lespedeza bicolor</i> , <i>Acer mono saplings</i> , <i>Ulmus macrocarpa</i> , <i>Deutzia grandiflora</i>	大油芒、东亚唐松草、多歧沙参、蓝萼香茶菜 <i>Spodiopogon sibiricus</i> , <i>Thalictrum minus</i> , <i>Adenophora wawreana</i> , <i>Rabdosia japonica</i>
4	黑桦 <i>Betula dahurica</i>	毛榛、小花溲疏 <i>Corylus mandshurica</i> , <i>Deutzia parviflora</i>	华北风毛菊、多歧沙参、铃兰、宽叶苔草 <i>Saussurea mongolica</i> , <i>Adenophora wawreana</i> , <i>Convallaria majalis</i> , <i>Carex orthostachys</i>
5	黑桦、辽东栎 <i>Betula dahurica</i> , <i>Quercus liaotungensis</i>	六道木 <i>Abelia biflora</i>	大油芒、山楂叶悬钩子、华北风毛菊、银背风毛菊 <i>Spodiopogon sibiricus</i> , <i>Rubus crataegifolius</i> , <i>Saussurea mongolica</i> , <i>Saussurea nivea</i>
6	黑桦、辽东栎 <i>Betula dahurica</i> , <i>Quercus liaotungensis</i>	雀儿舌头、土庄绣线菊、胡枝子、六道木 <i>Lepotopus chinensis</i> , <i>Spiraea pubescens</i> , <i>Lespedeza bicolor</i> , <i>Abelia biflora</i>	矮苔草 * <i>Carex humilis</i> *
7	胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>	小花溲疏、大叶白蜡幼树、五角枫幼树 <i>Deutzia parviflora</i> , <i>Fraxinus chinensis saplings</i> , <i>Acer mono saplings</i>	大油芒、五味子 <i>Spodiopogon sibiricus</i> , <i>Schisandra chinensis</i>
8	胡桃楸、黑桦 <i>Juglans mandshurica</i> , <i>Betula dahurica</i>	小花溲疏、土庄绣线菊、大叶白蜡幼树 <i>Deutzia parviflora</i> , <i>Spiraea pubescens</i> , <i>Fraxinus chinensis saplings</i>	大油芒、蛇莓、三籽两型豆 <i>Spodiopogon sibiricus</i> , <i>Duchesnea indica</i> , <i>Amphicarpaea trisperma</i>
9	胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>	卫矛、毛榛、冻绿、五角枫幼树 <i>Euonymus alatus</i> , <i>Corylus mandshurica</i> , <i>Rhamnus utilis</i> , <i>Acer mono saplings</i>	白花碎米荠 <i>Cardamine leucantha</i>
10	山杨、华北落叶松 * <i>Populus davidiana</i> , <i>Larix principis-rupprechtii</i> *	土庄绣线菊、五角枫幼树、大叶白蜡幼树 <i>Spiraea pubescens</i> , <i>Acer mono saplings</i> , <i>Fraxinus chinensis saplings</i>	大油芒 <i>Spodiopogon sibiricus</i>
11	山杨、胡桃楸 <i>Populus davidiana</i>	土庄绣线菊、大叶白蜡、小花溲疏 <i>Spiraea pubescens</i> , <i>Fraxinus chinensis saplings</i> , <i>Deutzia parviflora</i>	大油芒、三籽两型豆、蛇莓 <i>Spodiopogon sibiricus</i> , <i>Amphicarpaea trisperma</i> , <i>Duchesnea indica</i>
12	山杨 <i>Populus davidiana</i>	五角枫幼树、胡枝子 <i>Acer mono saplings</i> , <i>Lespedeza bicolor</i>	盘果菊、蛇莓 <i>Prenanthes tatarinowii</i> , <i>Duchesnea indica</i>
13	糠椴 <i>Tilia mandshurica</i>	小花溲疏、五角枫幼树 <i>Deutzia parviflora</i> , <i>Acer mono saplings</i>	草本稀少 Herbage is rare
14	糠椴 <i>Tilia mandshurica</i>	糠椴幼树、五角枫幼树、小花溲疏 <i>Tilia mandshurica saplings</i> , <i>Acer mono saplings</i> , <i>Deutzia parviflora</i>	草本稀少 Herbage is rare
15	糠椴、黑桦、五角枫 <i>Tilia mandshurica</i> , <i>Betula dahurica</i> , <i>Acer mono</i>	小花溲疏 <i>Deutzia parviflora</i>	矮苔草 * <i>Carex humilis</i> *

* 华北落叶松为针形叶,矮苔草为线形细毛状叶,与其他阔叶物种差别大,在此未进行取样和比较 *Larix principis-rupprechtii* 's leaves are aciculiform, *Carex humilis* 's leaves are slender hairy and linear, which did not been collected and compared because of their differences from others

2 结果与分析

2.1 叶功能性状间相互关系

对所有样地优势种的采集样品进行叶功能性状间的 Pearson 相关检验,其结果见表 4。

表 3 各样地地形因子

Table 3 Topographic factors of sample plots

样地 Plot No.	林型 Forest types	海拔 Elevation(m)	坡度 Gradient(°)	坡位 Position	坡向 Direction
1	辽东栎 <i>Quercus liaotungensis</i>	1390	31	2	5
2	辽东栎 <i>Quercus liaotungensis</i>	1460	30	1	5
3	辽东栎 <i>Quercus liaotungensis</i>	1296	32.5	2	5
4	黑桦 <i>Betula dahurica</i>	1416	17	3	5
5	黑桦 <i>Betula dahurica</i>	1485	28	1	5
6	黑桦 <i>Betula dahurica</i>	1175	32	1	5
7	胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>	1263	25	2	1
8	胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>	1178	5	3	3
9	胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>	1227	8	3	8
10	山杨 <i>Populus davidiana</i>	1222	7.5	2	6
11	山杨 <i>Populus davidiana</i>	1124	8	3	1
12	山杨 <i>Populus davidiana</i>	1225	8	3	8
13	糠椴 <i>Tilia mandshurica</i>	1144	30	2	1
14	糠椴 <i>Tilia mandshurica</i>	1152	29	2	1
15	糠椴 <i>Tilia mandshurica</i>	1204	30	2	1

表 4 叶功能性状 Pearson 相关系数

Table 4 Pearson correlation coefficients among leaf functional traits ($N=155$)

	<i>LDMC</i>	<i>LS</i>	<i>SLA</i>	<i>LT</i>	<i>LNC</i>	<i>LPC</i>	<i>LKC</i>
<i>LDMC</i>	1	-0.083	-0.595 **	-0.035	-0.353 **	-0.327 **	-0.551 **
<i>LS</i>	-0.083	1	-0.045	0.658 **	0.027	-0.011	0.126
<i>SLA</i>	-0.595 **	-0.045	1	-0.146	0.173 *	0.214 **	0.327 **
<i>LT</i>	-0.035	0.658 **	-0.146	1	0.061	-0.047	0.080
<i>LNC</i>	-0.353 **	0.027	0.173 *	0.061	1	0.215 **	0.733 **
<i>LPC</i>	-0.327 **	-0.011	0.214 **	-0.047	0.215 **	1	0.203 *
<i>LKC</i>	-0.551 **	0.126	0.327 **	0.080	0.733 **	0.203 *	1

* * $P < 0.01$, * $P < 0.05$; 表中 *LDMC* 为叶干物质含量; *LS* 为叶大小; *SLA* 为比叶面积; *LT* 为叶厚度; *LNC* 为叶氮浓度; *LPC* 为叶磷浓度; *LKC* 为叶钾浓度 *LDMC* in table represents leaf dry matter content; *LS* represents leaf size; *SLA* represents specific leaf area; *LT* represents leaf thickness; *LNC* represents leaf nitrogen concentration; *LPC* represents leaf phosphorus concentration; *LKC* represents leaf kalium concentration

从表 4 中可以看出, *LDMC* 与 *SLA*、*LNC*、*LPC*、*LKC* 在 0.01 水平上呈现显著负相关; 叶大小与叶厚度在 0.01 水平上显著正相关; *SLA* 在 0.01 水平上与 *LPC*、*LKC* 显著正相关, 在 0.05 水平上与 *LNC* 正相关; *LNC* 在 0.01 水平上与 *LPC*、*LKC* 显著正相关; *LPC* 与 *LKC* 在 0.05 水平上显著正相关。

2.2 叶功能性状与地形因子的关系

研究表明, 地形因子的差异也影响着叶功能性状, 不同的地形因子对每种功能性状的影响程度也是不同的。若把叶功能性状与地形因子看作一个灰色系统, 便可以通过灰色关联度分析来判别影响每个叶功能性状的主导地形因子。进而对影响叶功能性状的地形因子进行排序。

本文选取 *LDMC*、叶大小、*SLA*、叶厚度、*LNC*、*LPC*、*LKC* 等 7 个叶功能性状分别作为因变量, 以海拔高度、坡度、坡位、坡向 4 个地形因子为自变量, 以 15 个样地的实测数据进行灰色关联度分析(表 5)。灰色关联度值越大, 自变量数列对因变量的影响越大。

由表 5 可见, 影响 *LDMC* 的各地形因子排序为坡度 > 海拔 > 坡向 > 坡位; 影响叶大小的各地形因子排序为海拔 > 坡度 > 坡位 > 坡向; 影响 *SLA* 的各地形因子排序为坡位 > 海拔 > 坡向 > 坡度; 影响叶厚度的各地形因子排序为坡度 > 海拔 > 坡向 > 坡位; 影响 *LNC* 的各地形因子排序为海拔 > 坡位 > 坡向 > 坡度; 影响 *LPC* 的

各地形因子排序为坡位 > 海拔 > 坡向 > 坡度;影响 *LKC* 的各地形因子排序为海拔 > 坡位 > 坡向 > 坡度。总结来说,对叶大小、*LNC*、*LKC* 来讲,海拔对其影响最大,是各项地形因子中的首要影响因子;对 *LDMC*、叶厚度来讲,坡度对其影响最大;对 *SLA*、*LPC* 来讲,坡位是其首要影响因子。

表 5 叶功能性状与地形因子灰色关联度分析

Table 5 Grey relational grade analysis between leaf functional traits and topographic factors

关联矩阵 Relation matrix	海拔 Elevation	坡度 Gradient	坡位 Position	坡向 Direction
<i>LDMC</i>	0.3495	0.4073	0.3259	0.3466
<i>LS</i>	0.4669	0.4144	0.3821	0.3282
<i>SLA</i>	0.4081	0.3591	0.4092	0.3725
<i>LT</i>	0.3812	0.3912	0.3293	0.3302
<i>LNC</i>	0.5869	0.4029	0.5145	0.4178
<i>LPC</i>	0.4205	0.3333	0.4816	0.3668
<i>LKC</i>	0.5004	0.3507	0.4784	0.3950

LDMC 为叶干物质含量;*LS* 为叶大小;*SLA* 为比叶面积;*LT* 为叶厚度;*LNC* 为叶氮浓度;*LPC* 为叶磷浓度;*LKC* 为叶钾浓度 *LDMC* in table represents leaf dry matter content; *LS* represents leaf size; *SLA* represents specific leaf area; *LT* represents leaf thickness; *LNC* represents leaf nitrogen concentration; *LPC* represents leaf phosphorus concentration; *LKC* represents leaf kalium concentration

2.3 不同群落间叶功能性状的比较

生物群落的各个成员由于其优势度不同,在决定群落的结构和生态功能上作用不同,生物群落与其所在环境也有着不可分割的联系,生境特征决定着群落类别;反过来群落也不断影响着生境的许多特征^[29]。因此,本文试图依据优势度的概念,对群落中各物种的叶功能性状进行加权,从而得到整个群落的叶功能性状总体特征,进而从叶功能性状的角度比较不同群落的演替特征、与生境的适应性等。在植物群落中,优势度通常以重要值来表示。

2.3.1 不同群落叶功能性状变化趋势

由图 1 可以看出各群落叶干物质含量和比叶面积的变化趋势(图 1)。草本植物的叶干物质含量普遍比乔木和灌木低,而其比叶面积普遍高于乔木和灌木。不同生活型物种对叶片氮的分配策略不同,乔木和灌木往往分配较多的生物量和氮于细胞壁,以增强叶片韧性,同时积累较多的光合产物为越冬和翌年的生长做准备,因此其比叶重较高(*SLA* 较低),分配到光合器中的氮较少,以致其光合能力较低。而草本植物分配较多的有机氮于类囊体和 RuBP 羧化酶中使其具有较高的光合能力,植物生长加快,尤其是地上部分生长迅速,叶片较薄,叶面积增大,*SLA* 较高^[30]。就变化趋势而言,灌木和草本在群落间的变化趋势较为接近,乔木则略有

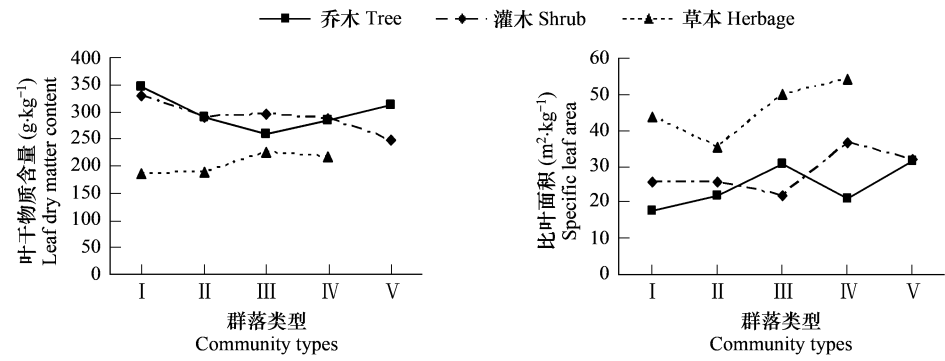


图 1 不同群落叶干物质含量及比叶面积变化趋势

Fig.1 The variation of LDMC and SLA between different communities

I 辽东栎林 *Quercus liaotungensis*; II 黑桦林 *Betula dahurica*; III 胡桃楸林 *Juglans mandshurica*; IV 山杨林 *Populus davidiana*; V 糠椴林 *Tilia mandshurica*

差别。乔木比叶面积在辽东栎林(17.81)中最低,胡桃楸林(30.54)和糠椴林(31.72)中较高,黑桦林(21.74)和山杨林(21.03)则居二者之间。乔木叶干物质含量则是辽东栎林(346.45)最高,胡桃楸林最低(259.80)。

图2为各群落叶大小和叶厚度的变化趋势(图2)。在数值大小上,乔灌木之间没有出现明显的差异,但各群落间差值很大。除黑桦林草本叶大小外,草本和灌木的变化趋势较为近似,乔木略有差别。乔木叶大小以糠椴林(72.94)为最高,辽东栎林(49.73)和胡桃楸林(46.41)次之,黑桦林(21.13)和山杨林(29.42)最小。乔木叶大小的变化基本体现了主要优势树种叶片的特性。乔木叶厚度的变化趋势与叶大小近似,但变化幅度较小。

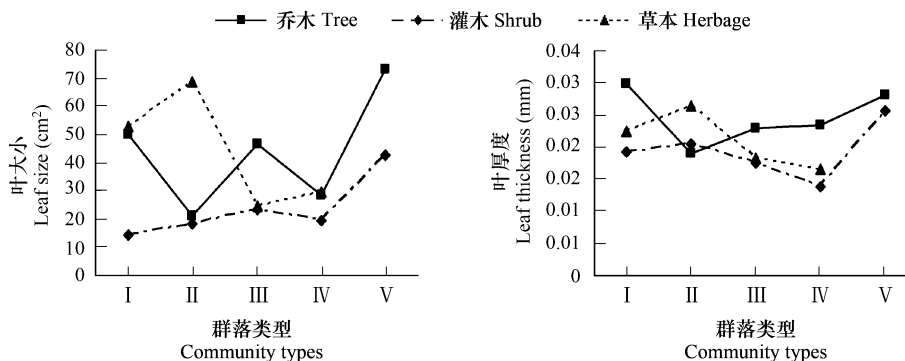


图2 不同群落叶大小与叶厚度变化趋势

Fig. 2 The variation of leaf size and leaf thickness between different communities

I 辽东栎林 *Quercus liaotungensis*; II 黑桦林 *Betula dahurica*; III 胡桃楸林 *Juglans mandshurica*; IV 山杨林 *Populus davidiana*; V 糠椴林 *Tilia mandshurica*

图3为各群落的叶氮浓度和叶磷浓度(图3)。叶氮浓度除胡桃楸林以外,各生活型间差异较小。乔木叶氮浓度以辽东栎林(15.08)为最高,山杨林(9.74)最低。叶磷浓度草本>乔木>灌木,群落间变化趋势非常接近。乔木叶磷浓度以胡桃楸林(1.65)为最高,黑桦林(1.68)为最低。

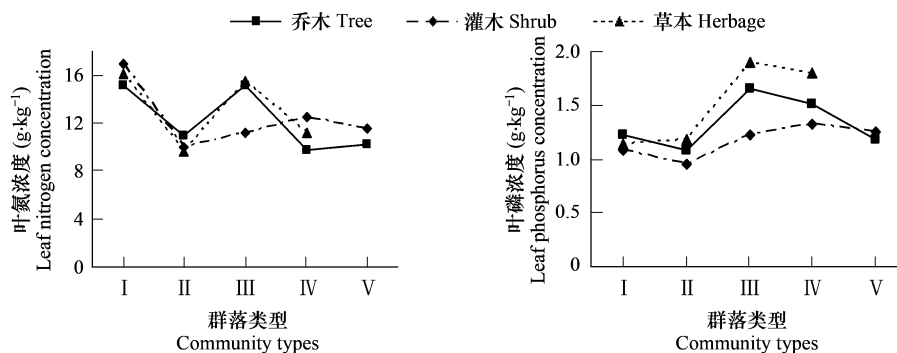


图3 不同群落叶氮浓度与叶磷浓度变化趋势

Fig. 3 The variation of LNC and LPC between different communities

I 辽东栎林 *Quercus liaotungensis*; II 黑桦林 *Betula dahurica*; III 胡桃楸林 *Juglans mandshurica*; IV 山杨林 *Populus davidiana*; V 糠椴林 *Tilia mandshurica*

图4为各群落的叶钾浓度的变化。草本叶钾浓度明显高于乔木和灌木。乔木和灌木各群落间叶钾浓度变化趋势较为近似。

2.3.2 不同群落优势植物 N:P 比特征

图5为各群落不同生活型叶片 N:P 比。乔木层、灌木层、草本层的 N:P 比在群落间的变化趋势基本一致,

且不同生活型的 N:P 比在数值上接近。以乔木 N:P 比为例,辽东栎林(12.32)为最高,以山杨林(6.21)为最低。结合图 3 与图 5 可以发现,辽东栎林 LNC 很高,而 LPC 较低,从而有最高的 N:P 比;与之相反的是山杨林,呈现低 LNC、高 LPC 的特征,因此 N:P 比最低。黑桦林和糠椴林 LNC 和 LPC 均比较低,胡桃楸林 LNC 和 LPC 均比较高,它们的 N:P 比居中。

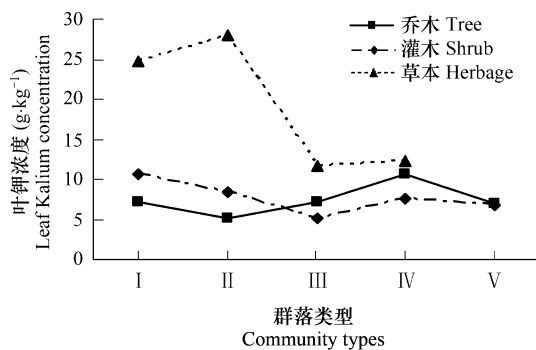


图 4 不同群落叶钾浓度变化趋势

Fig. 4 The variation of LKC between different communities

I 辽东栎林 *Quercus liaotungensis*; II 黑桦林 *Betula dahurica*; III 胡桃楸林 *Juglans mandshurica*; IV 山杨林 *Populus davidiana*; V 糠椴林 *Tilia mandshurica*

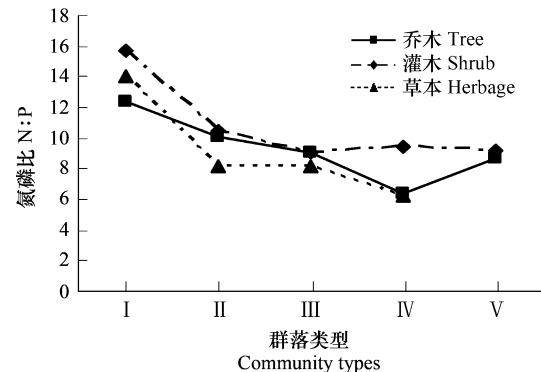


图 5 不同群落氮磷比变化趋势

Fig. 5 The variation of N:P between different communities

I 辽东栎林 *Quercus liaotungensis*; II 黑桦林 *Betula dahurica*; III 胡桃楸林 *Juglans mandshurica*; IV 山杨林 *Populus davidiana*; V 糠椴林 *Tilia mandshurica*

3 结论与讨论

3.1 叶功能性状间相互关系

本研究中,叶氮浓度与叶磷浓度、叶钾浓度呈正相关,叶磷浓度与叶钾浓度呈正相关。

许多研究表明,叶干物质含量与比叶面积之间呈显著的负相关关系^[8,31~33],叶氮浓度与比叶面积在多数研究中呈现正相关关系^[32,33],这与本研究结论相同。叶片厚度通常被作为一个非常有价值的特性,它可能与资源获取、水分保存和同化有关^[12]。Reich 等^[34]以及 Witkowski 等^[35]研究发现养分贫瘠环境中,植物叶片较厚。Reich^[34]认为比叶面积较低的植物叶常形成厚度较大而面积较小的叶片。刘金环等^[12]对科尔沁沙地 23 种植物研究发现,叶干物质含量与厚度呈负相关。曾小平等^[10]对 25 种亚热带植物耐阴性进行研究,得出了叶片厚度与叶大小呈极显著正相关,比叶面积与叶大小呈显著正相关的结论。本研究中叶厚度与叶大小呈正相关,体现出了叶片越大,厚度越大的特点。这方面的研究有待进一步深入,如叶厚度与叶大小及其他叶形态指标是否存在异速生长或同速生长的规律等。迄今为止,对于叶磷浓度和叶钾浓度相关性的研究较少,但有研究指出,叶氮、磷和钾含量三者之间有时也表现出显著的相关关系^[5]。任书杰^[36]等研究比较中国东部南北样带各个功能群叶氮含量和叶磷含量的相关性发现,除针叶、蕨类和裸子植物外,其它 9 种不同功能型的叶氮含量和叶磷含量均达到极显著相关。

3.2 叶功能性状与地形因子的关系

植物的生长发育不仅取决于自身生理特性,也受到环境条件的影响。本研究通过灰色关联度分析,对影响各叶功能性状的地形因子进行了排序。对叶大小、LNC、LKC 来讲,海拔对其影响最大,是各项地形因子中的首要影响因子;对 LDMC、叶厚度来讲,坡度对其影响最大;对 SLA、LPC 来讲,坡位是其首要影响因子。

海拔对植物功能性状的影响机理主要是随着海拔的升高,植物生长发育逐渐受到温度和水分限制,因而适应性会发生显著变化,尤其叶片对环境变化反应更为敏感。东灵山低海拔地区气候温暖,年降水量较少而蒸散率较高,因而环境较为干旱;随海拔的升高,降水量增大,温度降低,温度和水分的变化影响了叶功能性状^[15]。曾有研究表明,随着海拔的升高,植物的叶大小和叶氮含量均呈降低的趋势^[37,38],也有研究得出了叶氮、磷和钾含量随海拔的升高而增大的结论^[15]。坡度与垂直光照强度和光照面积呈负相关关系,与土壤水分

之间存在负相关关系^[39],从而间接影响了水热分布。在山地环境中,坡位直接影响到光照条件,上坡位太阳辐射和紫外线照射最强^[15]。此外,坡位对土壤的深度,质地和矿物质含量都有影响^[40]。同样,坡向也影响着山地的光照及水分条件。Hanba^[41]等研究发现,从坡底至坡顶,植物的叶氮含量和比叶面积呈现下降趋势。祁建^[15,40]等在对辽东栎叶片的研究中发现,叶磷含量与坡度显著相关;叶干物质含量在坡位间有极显著差异,而比叶面积和叶氮含量差异不显著。Ackerly^[42]等对灌木丛树种的研究发现,在物种个体水平上,南坡上叶大小变化范围大,而在北坡上没有小叶物种;在群落水平上,随日照增加,叶大小的变化增加。

3.3 不同群落间叶功能性状的比较

目前,植物生态策略的研究越来越倾向于一些可测量的植物功能性状,如单位面积叶质量与叶寿命之间的权衡等,已被全球广泛接受和认同。同时,植物生态策略方面的研究也延伸到了对叶片 N:P 比、养分限制与生长策略关系的研究上。叶片 N:P 比在大约 15 时被认为是临界状况,当 N:P 比大于 16 时,植物生长对 P 的响应强烈;相反,植物生长对 N 添加的响应强烈^[43]。本研究中,N:P 比小于 14,表明大多数植物生长主要受氮素的限制。辽东栎林的灌木和草本 N:P 比介于 14~16,受氮磷元素的共同限制。

就各群落而言,辽东栎林 LNC 很高,LPC 较低,N:P 比最高;而山杨林 LNC 很低,LPC 较高,呈现最低的 N:P 比;黑桦林和糠椴林 LNC 和 LPC 均比较低,胡桃楸林 LNC 和 LPC 均比较高,它们的 N:P 比居中。这可能与森林土壤中的氮、磷元素含量有关。土壤中的氮、磷元素影响和限制着植物的生长状况和生产力,并且会影响演替的进展方向^[44]。土壤养分随着演替的进行不断发生变化,且变化复杂。曾有研究表明随着演替的进行,土壤的全氮和有机质含量增加明显^[45],土壤活性磷一般被认为是逐渐减少的^[46]。根据阎恩荣^[47]等对常绿阔叶林研究发现,物种水平的 N:P 比大小不一,但演替系列总体的变化特征表现出了较高的一致性;在群落水平上,演替初期 N:P 比极小(7.38),随着演替的进行显著增高(>16),进入演替中期时略有下降(14~16),而到演替中后期时显著升高(18~20)。辽东栎林和山杨林的氮磷特征,可能由于两种群落分别处于演替的不同阶段而造成。辽东栎为该地带性植被演替后期优势树种,山杨林是演替前期的先锋树种,两者在土壤养分上的差异造成了其氮磷特征的差异。

SLA 和 LDMC 是在植物资源利用分类轴上划分植物种类的最佳变量^[12],它们与植物的相对生长速率和资源利用有紧密的关系。叶干物质含量主要反映的是植物对养分元素的保有能力^[40]。比叶面积能够反映植物对碳的获取与利用的平衡关系^[8]。叶干物质含量的增加,即比叶面积的减小,使叶片内部水分向叶片表面扩散的距离或阻力增大,降低植物内部水分散失^[40]。比叶面积大的植物能很好的适应资源丰富环境,而比叶面积小的植物在贫瘠的环境中适应性更强^[40]。结合前面各群落的 SLA 和 LDMC,可以将各群落分为 3 种类型。黑桦林和山杨林体现出较高的叶干物质含量和较低的比叶面积,可分为一类;辽东栎林叶干物质含量非常高、比叶面积非常低,可单独作为一类;胡桃楸林和糠椴林呈现低叶干物质含量、高比叶面积的特征。

暖温带落叶阔叶林是华北的地带性植被。按其与生境湿度的关系可分为几类,即偏旱生的针叶林、旱生和中生的栎类林、中生和偏湿生的落叶阔叶林、山杨桦木林和沟谷森林等^[23]。本研究对阔叶林群落的 3 类划分符合该地带性植被优势度类型的分类情况。其中山杨桦木林是一类,其构成树种是典型的先锋物种,多分布于经常遭受各种自然干扰和人为干扰的立地上。前述分类结果中的第一类是黑桦林和山杨林,恰好符合山杨桦木林的特征。从叶功能性状的角度,它们体现出较高的叶干物质含量和较低的比叶面积。同时山杨林的 N:P 比很低,黑桦林 N:P 比较低,体现出早期先锋树种的特征。旱生和中生的栎类林寿命长且抗旱抗瘠薄,多组成演替后期群落,干扰后萌芽力强,在干旱和贫瘠的土壤上不容易被其他树种替代^[23]。分类结果中的第二类为辽东栎林,属于旱生和中生的栎类林。从叶功能性状的角度,其特征为叶干物质含量非常高、比叶面积非常低,体现出适应干旱生境叶片的特征,而其 N:P 比非常高,则体现了演替后期优势树种的特征。分类结果的第三类是胡桃楸林和糠椴林。按照植被优势度类型的划分糠椴林属于中生和偏湿生的落叶阔叶林,胡桃楸林属于沟谷森林的类型^[23]。由于胡桃楸林生于土质肥厚、湿润、排水良好的沟谷两旁,其叶功能性状的特征呈现出低叶干物质含量、高比叶面积的特征,与偏湿生的糠椴林近似。因此它们在分类结果中被分成一类。因

此,LDMC 和 SLA 是最能体现群落间差异的叶功能性状。

References:

- [1] Díaz S, Cabido M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001,16(11): 646—655.
- [2] Meng T T, Ni J, Wang G H. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 2007, 31(1): 150—165.
- [3] Garnier E, Cortez J, Billès G, *et al.* Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 2004,85, 2630—2637.
- [4] Wright I J, Reich P B, Westoby M, *et al.* The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004,428: 821—827.
- [5] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, *et al.* Assessing the generality of global leaf trait relationship. *New Phytologist*, 2005,166:485—496.
- [6] Vendramini F, Díaz S, Gurvich D E, *et al.* Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*, 2002, 154,147—157.
- [7] Roche P, Díaz-Burlinson N, Gachet S. Congruency analysis of species ranking based on leaf traits: which traits are the more reliable. *Plant Ecology*, 2004, 174, 37—48.
- [8] Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 1999,143:155—162.
- [9] Li Y H, Luo T X, Lu Q. Comparison s of leaf traits among 17 major plant species in Shazhuyu Sand Control Experimental Station of Qinghai Province. *Acta Ecologica Sinica*, 2005,25(5): 994—999.
- [10] Zeng X P, Zhao P, Cai X A. Shade tolerance of 25 low subtropical plants. *Journal of Beijing Forestry University*, 2006,28(4):88—95.
- [11] Chen F Y, Luo T X, Zhang L. Comparison of leaf construction cost in dominant tree species of the evergreen broad-leaved forest in Jiulian Mountain, Jiangxi Province. *Acta Ecologica Sinica*, 2006,26(8):2485—2493.
- [12] Liu J H, Zeng D H, Don Koo Lee. Leaf traits and their interrelationships of main plant species in southeast Horqin sandy land. *Chinese Journal of Ecology*, 2006, 25(8):921—925.
- [13] Liu F D, Wang Z S, Zhang M. Photosynthesis in relation to leaf nitrogen, seedlings and saplings in tropical montane China phosphorus and specific leaf area of rain forest of Hainan Island, South China. *Acta Ecologica Sinica*, 2007,27(11):4651—4661.
- [14] Wan H W, Yang Y, Bai S Q. Variations in leaf functional traits of six species along a nitrogen addition gradient in *Leymus chinensis* Steppe in Inner Mongolia. *Journal of Plant Ecology*, 2008,32(3):611—621.
- [15] Qi J, Ma K M, Zhang Y X. The altitudinal variation of leaf traits of *Quercus liaotungensis* and associated environmental explanations. *Acta Ecologica Sinica*, 2007,27(3):930—937.
- [16] Hu Q W, Song M H, Ouyang H. Variations in Leaf N, P of *Picea crassifolia* along the Altitude Gradient in Qilian Mountains. *Acta Bot. Boreo1. Occident. Sin.*, 2007,27(10):2072—2079.
- [17] Li F L, Bao W K, Liu J H. Leaf characteristics and their relationship of *Cotinus coggygia* in arid river valley located in the upper reaches of Minjiang River with environmental factors depending on its altitude gradients. *Acta Bot. Boreo1. -Occident. Sin.*, 2005,25(11):2277—2284.
- [18] Zhang L, Luo T X, Deng K M. Vertical variations in specific leaf area and leaf dry matter content with canopy height in *Pinus yunnanensis*. *Journal of Beijing Forestry University*, 2008,30(1):40—44.
- [19] Peng S L, Li Y L, Yu H. Ecoanatomical Study on Leaf Characteristics of Dominant Spedes in Diferent Succession Stages of Forest Communities in Dinghushan. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2002,10(1):1—8.
- [20] Shi G R, Tang Y, Zhang Z. Leaf anatomy of dominant plant species in the successional communities of Xiangshan Mountain, Huaibei, China. *Journal of Plant Ecology (formerly Acta Phytocologica Sinica)*, 2006,30(2):314—322.
- [21] Hu Q P, Guo Z H, Li C Y. Leaf morphology and photosynthetic characteristics of seedlings of a deciduous and an evergreen broad-leaved species under different light regimes in subtropical forests. *Acta Ecologica Sinica*, 2008,28(7):3262—3270.
- [22] McGill B J, Enquist B J, Weiher E, *et al.* Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 2006, 21(4): 178—185.
- [23] Xu H C ed. *Natural Forests in North China*. Beijing: Chinese Scientific Technological Press, 2004. 31—32.
- [24] Cong P T, Wang R L, Wang S L, *et al.* Study on the simulation and evaluation of forestry ecosystem health of *Quercus liaotungensis* in Donglingshan. *Journal of System Simulation*, 2003,15(5):640—642.
- [25] Wang W, Li Q K, Ma K P. Establishment and spatial distribution of *Quercus Liaotungensis* Koidz. seedlings in Dongling Mountain. *Acta*

- Phytoecologica Sinica, 2000, 24(5): 595—600.
- [26] Cornelissen J H C, Lavorel S, Gamier E, *et al.* A handbook of protocols for Standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany, 2003, 51: 335—380.
- [27] Bao S D ed. Analysis method of soil agricultural chemistry. Third edition. Beijing: Chinese Agricultural Press, 2000.
- [28] Zhang F, Zhang J T, Zhang F. Pattern of forest vegetation and its environmental interpretation in Zhuweigou, Lishan Mountain Nature Reserve. Acta Ecologica Sinica, 2003, 23(3): 421—427.
- [29] Ge Feng. Modern Ecology. Beijing: Science Press, 2002. 210—211.
- [30] Zheng S X, Shangguan Z P. Photosynthetic characteristics and their relationships with leaf nitrogen content and leaf mass per area in different plant functional types. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(1): 171—181.
- [31] Wsetoby M. A leaf-height-seed, (LHS) plant ecology strategy scheme. Plant and Soil, 1998, 199: 213—227.
- [32] Wright I J, Reich P B, Westoby M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. Functional Ecology, 2001, 15: 423—434.
- [33] Reich P B, Uhl C, Walters M B, *et al.* Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 Amazonian tree species. Oecologia, 1991, 86: 16—24.
- [34] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S, *et al.* Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. Oecologia, 1998, 114: 471—482.
- [35] Witkowski E T, Lamont B B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. Oecologia, 1991, 88: 486—493.
- [36] Ren S J, Yu G R, Tao B, *et al.* Leaf Nitrogen and Phosphorus Stoichiometry Across 654 Terrestrial Plant Species in NSTEC. Environmental Science, 2007, 28(12): 2665—2672.
- [37] Craine J M, Lee W G. Covariation in leaf and root traits for native and non-native grasses along an altitudinal gradient in New Zealand. Oecologia, 2003, 134: 471—478.
- [38] Hölscher D, Schmitt S, Kupfer K. Growth and leaf traits of four broad-leaved tree species along a hillside gradient. Forstwissenschaftliches Centralblatt, 2002, 121: 229—239.
- [39] Jin L, Du X G, Hou F J, *et al.* Effects of hillside slopes on plant community succession of re-natural farm land in the Loess Plateau. Pratacultural Science, 2007, 24(7): 66—71.
- [40] Qi J, Ma K M, Zhang Y X. Comparisons on leaf traits of *Quercus liaotungensis* Koidz. on different slope positions in Dongling Mountain of Beijing. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(1): 122—128.
- [41] Hanba Y T, Noma N, Umeki K. Relationships between leaf characteristics, tree sizes and species distribution along a slope in a warm temperate forest. Ecological Research, 2000, 15: 393—403.
- [42] Ackerly D D, Knight C A, Weiss S B, *et al.* Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. Oecologia, 2002, 130: 449—457.
- [43] Fu D G, Duan C Q. Advances in plant functional traits in plant ecology. In: Duan C Q ed. Advances in ecological sciences. Beijing: Higher Education Press, 2007. 97—121.
- [44] Zbigniew Dzwonko, Stefan Gawronski. The role of woodland fragments, soil types, and dominant species in secondary succession on the western Carpathian foothills. Vegetatio, 1994, 111: 149—160.
- [45] Zhang Q F, You W H, Song Y C. Effect of plant community succession on soil chemical properties in Tiantong, Zhejiang Province. Chinese Journal of Applied Ecology, 1999, 10: 19—22.
- [46] LI Q K, MA K P. Advances in plant succession ecophysiology. Acta Phytoecologica Sinica, 2002, 26(Supplement): 9—19.
- [47] Yan E R, Wang X H, Zhou W. N:P stoichiometry in secondary succession in evergreen broad-leaved forest, Tiantong, East China. Journal of Plant Ecology, 2008, 32(1): 13—22.

参考文献:

- [2] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境及生态系统功能. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150—165.
- [9] 李永华, 罗天祥, 卢琦, 等. 青海省沙珠玉治沙站 17 种主要植物叶性因子的比较. 生态学报, 2005, 25(5): 994—999.
- [10] 曾小平, 赵平, 蔡锡安, 等. 25 种南亚热带植物耐阴性的初步研究. 北京林业大学学报, 2006, 28(4): 88—95.
- [11] 陈飞宇, 罗天祥, 张林, 等. 江西九连山常绿阔叶林主要树种叶建成消耗的比较. 生态学报, 2006, 26(8): 2485—2493.
- [12] 刘金环, 曾德慧, Don Koo Lee. 科尔沁沙地东南部地区主要植物叶片性状及其相互关系. 生态学杂志, 2006, 25(8): 921—925.
- [13] 刘福德, 王中生, 张明. 海南岛热带山地雨林幼苗幼树光合与叶氮、叶磷及比叶面积的关系. 生态学报, 2007, 27(11): 4651—4661.
- [14] 万宏伟, 杨阳, 白世勤. 羊草草原群落 6 种植物叶片功能特性对氮素添加的响应. 植物生态学报, 2008, 32(3): 611—621.

- [15] 祁建,马克明,张育新. 辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 叶特性沿海拔梯度的变化及其环境解释. 生态学报,2007,27(3):930~937.
- [16] 胡启武,宋明华,欧阳华. 祁连山青海云杉叶片氮、磷含量随海拔变化特征. 西北植物学报,2007,27(10):2072~2079.
- [17] 李芳兰,包维楷,刘俊华. 岷江上游干旱河谷海拔梯度上四川黄栌叶片特征及其与环境因子的关系. 西北植物学报,2005,25(11):2277~2284.
- [18] 张林,罗天祥,邓坤枚,等. 云南松比叶面积和叶干物质含量随冠层高度的垂直变化规律. 北京林业大学学报,2008,30(1):40~44.
- [19] 彭少麟,李跃林,余华,等. 鼎湖山森林群落不同演替阶段优势种叶生态解剖特征研究. 热带亚热带植物学报,2002,10(1):1~8.
- [20] 史刚荣,汤盈,张铮. 淮北相山恢复演替群落优势树种叶片的生态解剖. 植物生态学报,2006,30(2):314~322.
- [21] 胡启鹏,郭志华,李春燕,等. 不同光环境下亚热带常绿阔叶树种和落叶阔叶树种幼苗的叶形态和光合生理特征. 生态学报,2008,28(7):3262~3270.
- [23] 徐化成. 中国华北天然林. 北京:中国科学技术出版社,2004. 31~32.
- [24] 丛沛桐,王瑞兰,王珊林,等. 东灵山辽东栎林生态系统健康仿真与评价研究. 系统仿真学报,2003,15(5):640~642.
- [25] 王巍,李庆康,马克平. 东灵山地区辽东栎幼苗的建立和空间分布. 植物生态学报,2000,24(5):595~600.
- [27] 鲍士旦. 土壤农化分析. 第3版. 北京:中国农业出版社,2000.
- [28] 张峰,张金屯,张峰. 历山自然保护区猪尾沟森林群落植被格局及环境解释. 生态学报,2003,23(3):421~427.
- [29] 戈峰. 现代生态学. 北京:科学出版社,2002. 210~211.
- [30] 郑淑霞,上官周平. 不同功能型植物光合特性及其与叶氮含量、比叶重的关系. 生态学报,2007,27(1):171~181.
- [36] 任书杰,于贵瑞,陶波,等. 中国东部南北样带654种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究. 环境科学,2007,28(12):2665~2672.
- [39] 金樑,杜晓光,侯扶江,等. 黄土高原山地坡度对退耕农田生态系统自然植被演替初期的影响. 草业科学,2007,24(7):66~71.
- [40] 祁建,马克明,张育新. 北京东灵山不同坡位辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 叶属性的比较. 生态学报,2008,28(1):122~128.
- [43] 付登高,段昌群. 植物功能性状在植物生态学中的研究进展. 见:段昌群主编. 生态科学进展. 北京:高等教育出版社,2007. 97~121.
- [45] 张庆费,由文辉,宋永昌. 浙江天童植物群落演替对土壤化学性质的影响. 应用生态学报,1999,10:19~22.
- [46] 李庆康,马克平. 植物群落演替过程中植物生理生态学特性及其主要环境因子的变化. 植物生态学报,2002,26(增刊):9~19.
- [47] 阎恩荣,王希华,周武. 常绿阔叶林演替系列植物群落的 N:P 化学计量特征. 植物生态学报,2008,32(1):13~22.