

DOI: 10.5846/stxb201809202054

熊静, 邢文黎, 虞木奎, 成向荣. 杉木人工林下原生与引入树种叶性状变异特征. 生态学报, 2019, 39(6): - .

Xiong J, Xing W L, Yu M K, Cheng X R. Variations in leaf traits of native and introduced tree species in *Cunninghamia lanceolata* plantations. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(6): - .

杉木人工林下原生与引入树种叶性状变异特征

熊 静^{1,2}, 邢文黎^{1,2}, 虞木奎¹, 成向荣^{1,*}

1 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 杭州 311400

2 南京林业大学, 南京 210037

摘要:叶性状在表征植物资源利用和生存策略方面具有重要作用。构建异龄复层林是改造人工纯林的有效措施,探究引入与原生树种叶性状变异有利于林下伴生树种的筛选。研究了引入乔灌木树种(如闽楠、蚊母树等 13 个树种)与原生乔灌木树种(苦槠、红紫珠等 6 个树种)的叶片形态、光合色素、碳氮磷生态化学计量和非结构性碳水化合物特征。结果表明:(1)总体上引入与原生乔木和灌木树种的叶形态性状差异较小,原生乔木的叶长和比叶面积显著小于引入树种与原生灌木。引入与原生树种间光合色素具有显著差异,引入乔木叶绿素含量显著高于原生乔木,不同功能群植物的比叶面积—叶绿素关系格局存在策略位移现象。引入树种叶碳含量显著大于原生树种,叶氮和叶磷含量显著大于原生乔木;引入树种和原生灌木的碳、氮、磷养分含量的变异系数较大;引入与原生树种叶碳氮磷生态化学计量没有一致变化规律。引入灌木叶可溶性糖含量、原生灌木淀粉含量均显著高于乔木树种,灌木的非结构性碳水化合物总量也显著高于乔木。(2)引入与原生树种叶性状呈显著协同变化趋势。所有叶性状中,比叶面积、叶绿素含量、叶氮含量、叶磷含量在乔木和灌木中均呈极显著正相关关系。主成分分析显示,引入乔木和灌木树种的叶性状接近,引入树种与原生灌木之间叶性状差异相对较小,但与原生乔木间的叶性状差异较大。总体上引入树种的叶性状与原生树种具有趋同适应特征,但不同生活型植物叶性状在林下弱光环境中仍产生一定分异,引入灌木可能比引入乔木更适应杉木林下生境。

关键词:杉木;引入树种;原生树种;叶性状;生态适应

Variations in leaf traits of native and introduced tree species in *Cunninghamia lanceolata* plantations

XIONG Jing^{1,2}, XING Wenli^{1,2}, YU Mukui¹, CHENG Xiongrong^{1,*}

1 Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400, China

2 NanJing Forestry University, Nanjing 210037, China

Abstract: Leaf traits of plants play crucial roles in determining resource utilization and survival strategies. Single-layered monoculture plantations are converted to multi-layered mixed plantations is an effective measure to improve plantation quality. To study the variation of the leaf traits of introduced and native species is beneficial to select the associated tree species under forest. This study assessed the traits of leaf morphology, photosynthetic pigments, carbon, nitrogen and phosphorus ecological stoichiometry, and non-structural carbohydrates of introduced arbors and shrubs species (such as *Phoebe bournei* and *Distylium racemosum*) and native arbors and shrubs species (such as *Castanopsis sclerophylla* and *Callicarpa rubella*). The results showed that leaf length and specific leaf area of native arbors were significantly smaller than those of the introduced species and native shrubs, and the other leaf morphological traits were little difference between introduced and native species. Photosynthetic pigment content differed markedly between the introduced and native species,

基金项目:国家重点研发计划项目(2017YFC0505500,2017YFC0505502)

收稿日期:2018-09-20; 网络出版日期:2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chxr@caf.ac.cn

and the chlorophyll content of native arbors was significantly lower than that of the introduced arbors. The relationship of specific leaf area and chlorophyll varied among different functional groups. The leaf carbon content of the introduced tree species was distinctly higher than that of the native tree species, and the leaf nitrogen and phosphorus contents were significantly higher than those of the native arbors. The coefficients of variation of nutrient contents of the introduced species and native shrubs were higher than that of the native arbors. The variations in leaf carbon, nitrogen, and phosphorus eco-stoichiometry differed in the introduced and native tree species. The soluble sugar content in the introduced shrubs and the starch content in the native shrubs were markedly higher than those of arbors, and the content of the non-structural carbohydrates in the shrubs was distinctly higher than that in the arbors. The leaf traits of the introduced and native tree species showed a significant synergistic change. For the arbor and shrub species, there was a marked positive correlation among the leaf area, chlorophyll content, and leaf nitrogen and phosphorus contents. Based on principal component analysis (PCA), the leaf traits were similar between the introduced arbors and shrubs. The differences of leaf traits were relatively smaller between introduced tree species and native shrubs, while there was a large difference between introduced tree species and native arbors. The leaf traits of introduced and native tree species showed convergent adaptation. However, the leaf traits of different life forms still had some differences in the low-light environment. The introduced shrubs may be more suitable for the understory environments in *Cunninghamia lanceolata*.

Key Words: *Cunninghamia lanceolata*; introduced tree species; native tree species; leaf traits; ecological adaptation

人工林在全球森林资源中扮演着重要角色,是缓解采伐天然林资源提供木材供给的有效补充,但普遍存在结构不尽合理、生产力不高、生态功能较弱和生态稳定性下降的问题^[1]。目前,人工林的可持续经营理论与多目标经营的优化模式仍在不断实践探索中。杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.)是亚热带地区主要造林树种之一,其造林面积占世界人工林面积的6.5%,占我国人工林面积的19%,人工林蓄积量的25%,在我国林业生产中具有重要的地位^[2]。随着杉木人工林集约经营发展,杉木连栽导致的土壤质量退化、林分生产力降低等问题日益突出^[3-4]。改变人工纯林单一林分结构,构建复层异龄林对改善林地土壤质量,提高林地生产力发挥了重要作用^[5-6]。

光是影响森林中林下植物生长和分布最主要的环境因素^[7],是构建异龄复层林最主要的限制因子之一。植物对林下弱光环境的适应能力大小对其生长发育和生产力高低至关重要。叶片是植物物质生产、能量转换及交换的主要器官,其性状特征直接影响群落的结构和功能^[8]。叶性状是植物的重要特性之一,属于植物功能性状的二级性状,具有相对的稳定性^[9]。叶性状分为功能型性状和结构型性状,包括叶的形态、养分和渗透调节物质等^[10],易测定且可同时对大量植物种类进行比较^[11]。叶性状可直接影响植物的基本行为与功能^[12-13],能反映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及功能的关系^[14]。在众多植物性状中,植物的一些叶片性状与植物的生存对策及植物利用资源的能力紧密联系,通常为适应环境变化而形成一系列生存对策^[11],同时植物叶功能性状之间亦存在相关性,这反映出植物对环境的趋同适应特征^[8]。随着全球环境及气候的变化,应用叶性状因子(如形态、解剖结构、化学计量等)研究植物在不同生境中的适应机制成为生理生态学领域近年来研究中的热点^[15-17]。目前对叶性状的研究主要集中在干扰和胁迫^[12,18]、不同地区或流域特殊环境下植物叶性状间关系^[19-22]或集中在某一物种或生活型水平上叶性状的研究^[12,22-24],但叶性状在人工林林分结构改造上的探究较少。研究小区域小尺度不同生活型植物在形态、生理及光合作用方面的叶功能性状的差异性表达,有利于探究植物的适应机制,同时也有利于筛选与该地区植物生长及适应机制紧密联系的关键性状。本研究通过同质园试验在浙江省开化县林场杉木纯林下套种耐阴性伴生乔木和灌木树种,探讨其与林下生境过滤后自然更新的原生乔木与灌木树种之间叶性状差异性及相关性,以期亚热带地区杉木复层异龄林伴生树种的筛选及其对林下环境适应机制解析提供一定理论参考与科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

研究区位于浙江省开化县林场城关分场小桥头林区(118°25'E, 29°09'N)(图1)。该区年日照总时数1334.1 h,年平均气温16.4℃,年平均降雨量1814 mm,无霜期252 d,气候属亚热带季风气候。土壤类型为红黄壤,pH为4.0—4.9。供试杉木纯林为1996年春季造林,初植密度为2500株/hm²,2006年进行1次抚育间伐,目前保留密度为1358株/hm²,平均树高和胸径分别为16.7 m和21.6 cm,林分郁闭度约0.85。

1.2 试验方法

2011年3月,在小桥头林区杉木人工林下引入13种耐阴树种(无外来种)构建杉木复层异龄林,树种详细信息见表1。灌木树种沿等高线栽植,密度3000株/hm²;乔木树种沿杉木行间栽植,密度2500株/hm²,具体树种配置方式见图1。造林苗木均采用1年生健壮容器苗,每个树种块状随机栽植于杉木林下,面积0.2—0.5 hm²。为比较引入树种与原生树种之间叶性状的关系,同时选择杉木林下自然生长的优势乔木与灌木(表1)。根据研究需要,将所有树种分为原生树种与引入树种;原生树种又分为原生乔木与原生灌木;引入树种分为引入乔木与引入灌木。

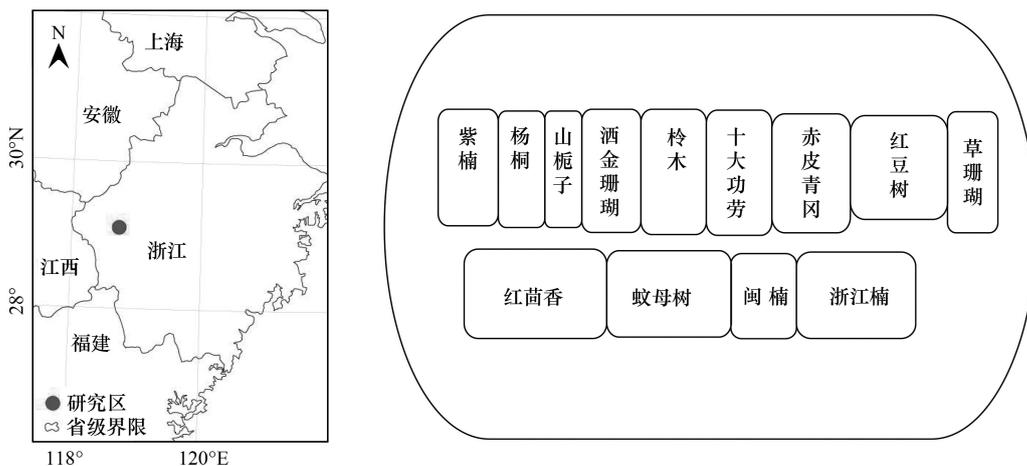


图1 试验区地理位置及引入树种栽植配置图

Fig.1 Geographical location of the test area and planting configuration map of introduced tree species

1.3 叶性状测定

2017年8月在杉木人工林下分别选取引入和原生树种的当年生中上部小枝上的健康成熟叶片150—200片,避开林窗与林缘,采集的叶片编号后及时放入装有冰袋的保温箱内。将采集的叶片带回实验室后,一部分用于叶片形态指标分析,如叶长(Leaf length, LL)、叶宽(Leaf width, LW)、叶长/叶宽(LL/LW)、叶面积(Leaf area, LA)等指标用LI-8400plus叶面积仪测定后采用WinFOLIA分析系统确定,扫描后的叶片烘干至恒重测叶干重(Leaf dry weight, LDW)并计算比叶面积(Specific leaf area, SLA)=扫描叶面积/扫描叶干重。剩余叶片用于生理和养分含量测定,叶绿素a(Chlorophyll a, Chla)、叶绿素b(Chlorophyll b, Chlb)含量采用乙醇—丙酮比色法测定;叶片淀粉(Starch, St)含量采用高氯酸水解—蒽酮比色法测量;可溶性糖(Soluble sugar, SS)采用蒽酮比色法量;非结构性碳水化合物(Non-structural carbohydrate, NSC)为淀粉与可溶性糖含量总和;叶碳(C)含量采用TOC分析仪测定;叶氮(N)含量用浓硫酸—过氧化氢消煮—半微量凯氏定氮法测定;叶片磷(P)含量采用HClO₄—H₂SO₄消煮—钼锑抗比色法测定^[25]。

1.4 数据处理

采用Excel 2013和SPSS 22进行数据分析和处理。以SPSS 22统计分析软件对实验数据进行方差分析、

并对不同功能群进行 Duncan 多重比较检验,对叶性状的相关性进行 Pearson 相关分析,不同功能群叶性状的线性相关图采用对数函数转换后的数据进行绘制。以 Canoco 4.5 对叶性状数据进行主成分分析;表中数据为平均值(Mean)±标准差(Standard of deviation, SD);变异系数(Coefficient of variation, CV) = (标准差/平均值) × 100%。研究区位置图采用 ArcGIS 10.2 绘制。

表 1 引入树种与原生树种植物名录及功能群分类

Table 1 Introduced species and native species list and classification of functional groups

植物种 Plant species	科目 Family	生活型 Life form	引入树种/原生树种 Introduced/Native species
红豆树 <i>Ormosia hosiei</i>	豆科 <i>Leguminosae</i>	乔木	引入种
紫楠 <i>Phoebe sheareri</i>	樟科 <i>Lauraceae</i>	乔木	引入种
浙江楠 <i>Phoebe chekiangensis</i>	樟科 <i>Lauraceae</i>	乔木	引入种
闽楠 <i>Phoebe bournei</i>	樟科 <i>Lauraceae</i>	乔木	引入种
赤皮青冈 <i>Cyclobalanopsis gilva</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	乔木	引入种
红茴香 <i>Illicium henryi</i>	木兰科 <i>Magnoliaceae</i>	乔木	引入种
杨桐 <i>Adinandra millettii</i>	山茶科 <i>Theaceae</i>	乔木	引入种
柃木 <i>Eurya japonica</i>	山茶科 <i>Theaceae</i>	灌木	引入种
草珊瑚 <i>Sarcandra glabra</i>	金粟兰科 <i>Chloranthaceae</i>	灌木	引入种
洒金珊瑚 <i>Aucuba japonica</i>	山茱萸科 <i>Cornaceae</i>	灌木	引入种
山栀子 <i>Gardenia jasminoides</i>	茜草科 <i>Rubiaceae</i>	灌木	引入种
十大功劳 <i>Mahonia fortunei</i>	小檗科 <i>Berberidaceae</i>	灌木	引入种
蚊母树 <i>Distylium racemosum</i>	金缕梅科 <i>Hamamelidaceae</i>	灌木	引入种
苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i>	壳斗科 <i>Fagaceae</i>	乔木	原生种
石楠 <i>Photinia serratifolia</i>	蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	乔木	原生种
菝葜 <i>Smilax china</i>	百合科 <i>Liliaceae</i>	灌木	原生种
红紫珠 <i>Callicarpa rubella</i>	马鞭草科 <i>Verbenaceae</i>	灌木	原生种
大叶白纸扇 <i>Mussaenda esquirolii</i>	茜草科 <i>Rubiaceae</i>	灌木	原生种
格药柃 <i>Eurya muricata</i>	山茶科 <i>Theaceae</i>	灌木	原生种

2 结果与分析

2.1 原生树种与引入树种叶性状特征

根据原生树种与引入树种叶性状分析(表 2)可知:总体上引入树种各叶形态参数数值略大于原生树种,其中引入与原生树种的叶宽、叶长宽比、叶面积与叶干重无显著差异(表 2)。引入树种的叶长比原生乔木大 32% ($P < 0.05$),而与原生灌木无显著差异。引入树种比叶面积显著高于原生乔木 ($P < 0.05$),而与原生灌木无显著差异。无论是引入树种或原生树种,其叶面积、叶干重及比叶面积均表现出较高的变异性,其中原生乔木总体叶片形态指标变异系数普遍较低。

引入树种的总叶绿素含量显著高于原生树种 ($P < 0.05$)。引入乔木的总叶绿素含量显著高于引入灌木 ($P < 0.05$),原生灌木的总叶绿素含量显著高于原生乔木 ($P < 0.05$),引入乔木与原生灌木的总叶绿素含量无显著差异。引入乔木的叶绿素 a 含量显著高于其他树种 ($P < 0.05$),原生灌木的叶绿素 b 含量显著高于其他树种 ($P < 0.05$);引入树种与原生灌木的叶绿素 a 及叶绿素 b 含量的变异系数高于原生乔木。引入树种的叶绿素 a/b 显著大于原生植物 ($P < 0.05$),引入乔木和引入灌木的叶绿素 a/b 比值接近,分别比原生乔木和原生灌木高 60% 和 45%。

引入树种叶碳含量显著高于原生树种 ($P < 0.05$),尤其是引入乔木叶碳含量最高。原生灌木叶氮含量最高,其次为引入乔木,原生乔木和引入灌木的叶氮含量没有显著差异。引入乔木和灌木树种与原生灌木的叶磷含量没有显著差异,但引入乔木和原生灌木叶磷含量显著高于原生乔木 ($P < 0.05$)。引入树种与原生树种

的叶氮、磷含量的变异系数高于叶碳含量。引入树种与原生乔木的叶碳/氮均显著大于原生灌木 ($P < 0.05$), 引入树种与原生灌木的叶碳/磷显著小于原生乔木 ($P < 0.05$), 引入乔木与原生树种的叶氮/磷显著大于引入灌木 ($P < 0.05$)。

灌木树种的非结构性碳水化合物总量显著大于乔木树种 ($P < 0.05$), 引入灌木显著小于原生灌木 ($P < 0.05$)。引入树种与原生乔木之间的淀粉含量差异不显著, 但均显著小于原生灌木 ($P < 0.05$)。引入乔木与原生树种间的可溶性糖含量无显著差异, 但均显著小于引入灌木 ($P < 0.05$)。引入树种的可溶性糖与淀粉含量的比值显著高于原生树种 ($P < 0.05$), 其中引入灌木的可溶性糖与淀粉含量的比值取得最大值。引入树种与原生树种的可溶性糖及淀粉均表现出较高的变异性。

表 2 原生树种与引入树种叶性状特征

Table 2 Characteristics of leaves' traits in native and introduced tree species

叶性状 Leaves characteristics	原生乔木 Native arbors		原生灌木 Native shrubs		引入乔木 Introduced arbors		引入灌木 Introduced shrubs	
	平均值± 标准偏差	变异 系数/%	平均值± 标准偏差	变异 系数/%	平均值± 标准偏差	变异 系数/%	平均值± 标准偏差	变异 系数/%
	Mean±SD	CV	Mean±SD	CV	Mean±SD	CV	Mean±SD	CV
LL/cm	7.7±0.66b	8.56	9.53±4.00ab	42.04	11.68±3.36a	28.81	10.93±4.14a	37.88
LW/cm	2.97±0.30a	10.05	4.5±2.33a	51.95	3.99±1.86a	46.57	4.42±2.15a	48.77
LL/LW	2.61±0.10a	3.69	2.23±0.57a	25.38	3.17±0.72a	22.81	2.95±1.70a	57.54
LA/cm ²	15.19±2.99a	19.73	30.48±25.50a	83.66	33.91±27.76a	81.88	36.24±29.28a	80.8
LDW/g	0.34±0.13a	38.60	0.23±0.14a	65.80	0.29±0.22a	77.89	0.29±0.22a	74.59
SLA/(cm ² /g)	48.49±12.72b	26.23	124.75±31.54a	25.37	124.49±37.55a	30.16	120.21±36.44a	30.32
Chla/(mg/g)	1.17±0.29c	24.70	2.33±0.85b	36.74	3.64±0.98a	26.92	2.54±0.70b	27.58
Chlb/(mg/g)	1.04±0.19bc	19.15	1.56±0.47a	30.60	1.29±0.34ab	26.41	0.92±0.26c	28.85
Chla/b	1.13±0.19c	16.31	1.52±0.36b	23.95	2.81±0.11a	3.79	2.78±0.19a	6.98
Chla+b/(mg/g)	2.21±0.46c	20.81	4.00±1.35ab	33.90	4.93±1.32a	26.75	3.46±0.96b	27.78
C/(g/kg)	452.78±37.6bc	8.30	434.69±30.30c	6.97	500.55±23.63a	4.72	463.16±35.23b	7.61
N/(g/kg)	15.14±1.49c	9.86	25.6383±8.59a	33.53	20.26±5.33b	26.31	16.32±3.40bc	20.81
P/(g/kg)	0.74±0.12b	21.41	1.33±0.50a	47.52	1.13±0.34a	30.51	1.03±0.28ab	26.96
C/N	30.22±4.53a	16.09	20.60±1.49b	37.95	26.27±6.60a	25.12	29.52±6.30a	21.36
C/P	626.84±13.19a	14.99	391.90±186.23b	37.96	486.85±153.06b	31.44	478.60±126.29b	26.39
N/P	20.60±1.49a	7.23	20.01±2.78a	13.92	18.64±4.11ab	22.04	16.24±2.54b	15.63
St/(mg/g)	7.21±0.89b	12.32	12.92±5.04a	39.04	6.28±0.98b	15.57	8.79±4.65b	52.9
SS/(mg/g)	2.10±0.85b	40.41	3.66±1.05b	28.93	3.00±1.60b	53.16	6.13±2.76a	44.98
SS/St	0.31±0.15c	50.88	0.30±0.07c	26.20	0.47±0.23b	49.17	0.83±0.54a	65.04
NSC/(mg/g)	9.31±0.32c	3.49	16.58±0.35a	34.86	9.30±2.32c	24.93	14.91±6.59b	44.21

不同小写字母表示同一叶性状在不同功能群之间具有显著差异 ($P < 0.05$); SD: 标准偏差, Standard of deviation; CV: 变异系数, Coefficient of variation; LL: 叶长, Leaf length; LW: 叶宽, Leaf width; LL/LW: 叶长/叶宽, Leaf length/Leaf width; LA: 叶面积, Leaf area; LDW: 叶干重, Leaf dry weight; SLA: 比叶面积, Specific leaf area; Chla: 叶绿素 a, Chlorophyll a; Chlb: 叶绿素 b, Chlorophyll b; Chla/b: 叶绿素 a/b, Chlorophyll a/b; Chla+b: 叶绿素 a+b, Chlorophyll a+b; C: 碳, Carbon; N: 氮, Nitrogen; P: 磷, Phosphorus; C/N: 碳/氮, Carbon/Nitrogen; C/P: 碳/磷, Carbon/Phosphorus; N/P: 氮/磷, Nitrogen/Phosphorus; St: 淀粉, Starch; SS: 可溶性糖, Soluble sugar; SS/St: 可溶性糖/淀粉, Soluble sugar/Starch; NSC: 非结构性碳水化合物, Non-structural carbohydrate

2.2 原生树种与引入树种的叶性状相关性

引入树种与原生树种的叶性状具有显著的正相关关系 ($R^2 = 0.2354, P = 0.032$, 图 2), 其中原生乔木与原生灌木 ($R^2 = 0.96, P < 0.001$, 图 2)、引入乔木与引入灌木 ($R^2 = 0.9789, P < 0.001$, 图 2) 的叶性状之间呈高度线性正相关, 表明原生树种之间、或引入树种之间叶性状的相关度均较强。引入乔木与原生乔木 (图 2)、引入乔木与原生灌木 (图 2)、引入灌木与原生乔木 (图 2)、引入灌木与原生灌木 (图 2) 的叶性状之间也呈现良好的

正相关关系 ($P < 0.05$), 表明在杉木人工林下乔木与灌木的叶性状特征变化趋势类似。

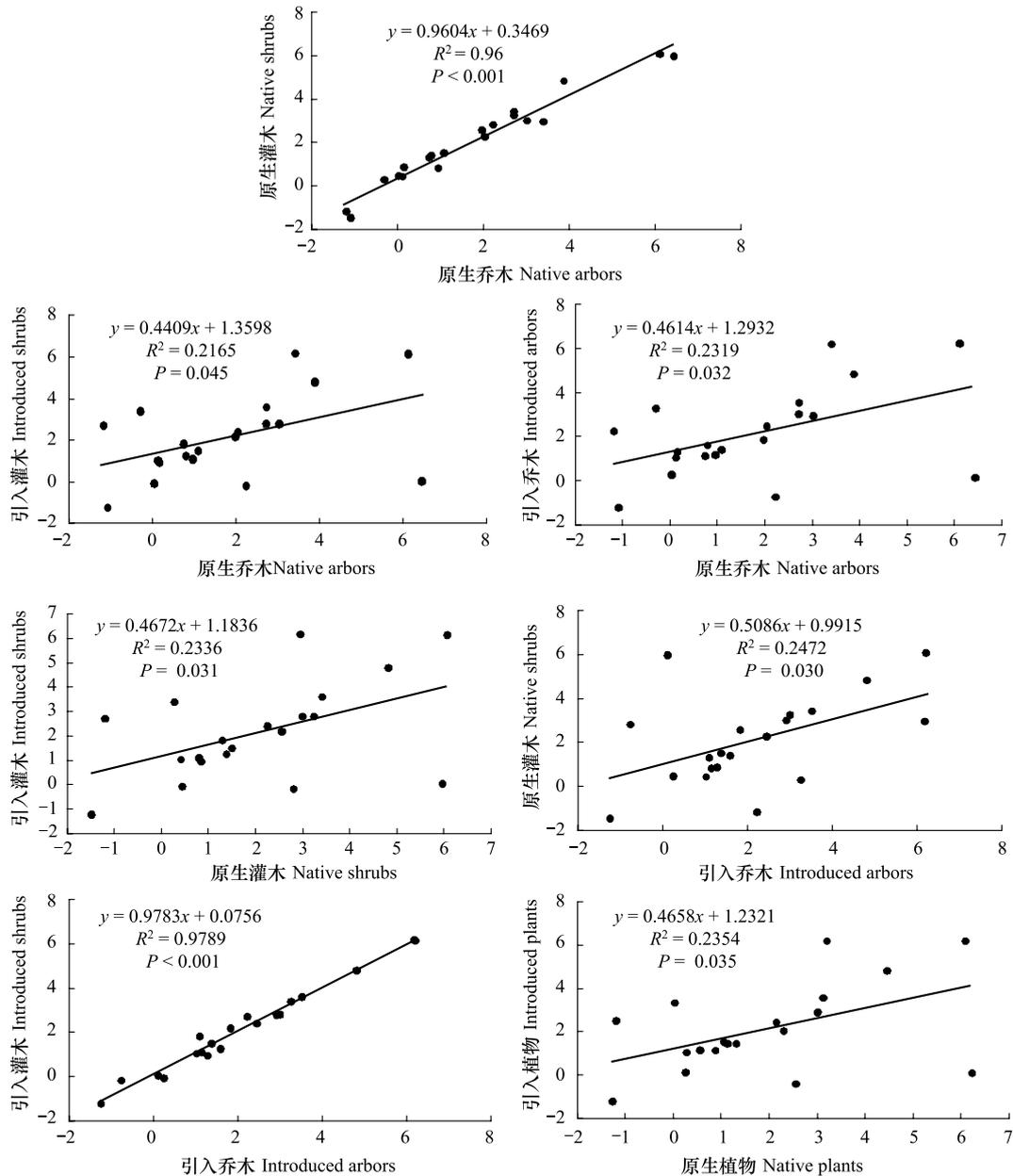


图2 不同功能群间叶性状的线性关系

Fig.2 Linear relationship of leaf traits among different functional groups

从表3可以看出,总体上引入乔木与原生乔木的叶绿素含量与叶长宽比及叶干重无显著相关性,而与叶长、叶宽、叶面积及比叶面积呈显著正相关 ($P < 0.05$)。叶片养分含量中,叶碳、氮、磷含量与比叶面积呈极显著正相关 ($P < 0.01$),与色素含量呈显著正相关 ($P < 0.05$),叶碳/氮、叶碳/磷、叶氮/磷与比叶面积、叶绿素含量呈极显著负相关 ($P < 0.01$)。非结构性碳水化合物中可溶性糖含量与其他叶性状无显著相关性,叶片淀粉含量、总非结构性碳水化合物含量与色素含量、叶氮含量和叶磷含量呈极显著负相关 ($P < 0.01$),与比叶面积呈显著负相关 ($P < 0.05$)。

引入灌木与原生灌木间 Pearson 相关性分析显示:总体上叶绿素含量与叶形态性状呈显著正相关 ($P < 0.05$),而与叶干重无显著相关性。叶片养分含量中,叶碳含量与叶长宽比呈极显著负相关 ($P < 0.01$),而与其他形态性状及色素含量无显著相关性;叶氮含量和叶磷含量与叶宽、比叶面积及色素含量呈极显著正相关

表 3 乔木之间及灌木之间叶性状 Pearson 相关性
Table 3 Pearson correlation of leaf traits between introduced and native arbors or shrubs

	LL	LW	LL/LW	LA	LDM	SLA	Chla	Chlb	Chla/b	C	N	P	C/N	C/P	N/P	St	SS	SS/St	NSC	
LL	1	0.866**	0.014	0.909**	0.859**	0.402*	0.399*	0.208	0.139	0.386*	0.024	0.306	0.464**	-0.321	-0.458**	-0.238	0.239	-0.015	0.004	
LW	0.859**	1	-0.389*	0.964**	0.886**	0.384*	0.554**	0.404*	0.027	0.590**	0.14	0.486**	0.695**	-0.449*	-0.616**	-0.319	0.005	-0.258	0.067	
LL/LW	0.027	-0.478*	1	-0.255	-0.241	-0.069	-0.326	-0.375*	0.176	-0.392*	-0.473**	-0.338	-0.423*	0.223	0.288	0.117	0.514**	0.538**	-0.147	
LA	0.920**	0.986**	-0.338	1	0.939**	0.35	0.503**	0.287	0.123	0.498**	0.148	0.348	0.593**	-0.345	-0.536**	-0.371*	0.167	-0.116	-0.019	
LDM	0.697**	0.876**	-0.502**	0.854**	1	0.07	0.354	0.119	0.174	0.32	0.177	0.179	0.456*	-0.157	-0.374*	-0.419*	0.27	-0.066	-0.049	
SLA	0.311	0.196	0.134	0.215	-0.243	1	0.602**	0.482**	0.001	0.620**	0.091	0.561**	0.510**	-0.581**	-0.571**	0.059	-0.328	-0.149	-0.054	
Chla	0.419*	0.389*	0.04	0.418*	0.038	0.676**	1	0.507**	0.286	0.925**	0.166	0.440*	0.464**	-0.398*	-0.424*	-0.055	-0.065	-0.032	-0.219	
Chlb	0.245	0.390*	-0.229	0.390*	0.158	0.436*	0.842**	1	-0.639**	0.790**	-0.073	0.834**	0.631**	-0.789**	-0.579**	0.423*	-0.379*	-0.625**	0.590**	
Chla/b	0.459*	0.223	0.365	0.279	-0.153	0.698**	0.780**	0.333	1	-0.077	0.332	-0.528**	-0.264	0.545**	0.236	-0.587**	0.420*	0.760**	-0.890**	
Chla+b	0.395*	0.399*	-0.013	0.423*	0.063	0.646**	0.994**	0.896**	0.710**	1	0.054	0.681**	0.620**	-0.628**	-0.557**	0.134	-0.202	-0.304	0.119	
C	0.457*	0.28	0.205	0.321	0.088	0.401*	0.422*	0.095	0.606**	0.367	1	0.096	0.264	0.035	-0.235	-0.408*	0.064	0.262	-0.423*	
N	0.113	0.271	-0.285	0.238	-0.058	0.698**	0.757**	0.758**	0.445*	0.777**	0.252	1	0.862**	-0.940**	-0.821**	0.273	0.156	-0.502**	0.495**	
P	0.512**	0.627**	-0.336	0.603**	0.328	0.565**	0.676**	0.629**	0.473*	0.684**	0.407*	0.826**	1	-0.819**	-0.953**	-0.231	-0.167	-0.370*	0.212	
C/N	-0.064	-0.231	0.256	-0.21	0.033	-0.522**	-0.706**	-0.813**	-0.307	-0.746**	0.016	-0.920**	-0.742**	1	0.853**	-0.282	0.272	0.466**	-0.485**	
C/P	-0.419*	-0.496**	0.241	-0.481*	-0.216	-0.490**	-0.576**	-0.574**	-0.387*	-0.590**	-0.191	-0.755**	-0.941**	0.767**	1	0.245	0.209	0.268	-0.127	
N/P	-0.611**	-0.566**	0.134	-0.564**	-0.478*	-0.074	-0.056	0.036	-0.185	-0.039	-0.295	-0.072	-0.595**	0.011	0.643**	1	0.632**	-0.362*	0.670**	
St	-0.275	-0.407*	0.193	-0.417*	-0.146	-0.408*	-0.774**	-0.840**	-0.413*	-0.807**	-0.001	-0.686**	-0.577**	0.758**	0.548**	-0.021	0.257	0.044	0.603**	
SS	-0.152	-0.295	0.261	-0.288	-0.373	-0.039	-0.039	-0.269	0.29	-0.086	0.209	-0.219	-0.201	0.177	0.148	0.084	0.273	0.771**	-0.299	
SS/St	0.317	0.026	0.447*	0.073	-0.267	0.505**	0.486*	0.008	0.875**	0.402*	0.593**	0.133	0.213	-0.002	-0.16	-0.174	0.645**	1	-0.740**	
NSC	-0.510**	-0.273	-0.345	-0.328	0.097	-0.708**	-0.777**	-0.349	-0.982**	-0.711**	-0.590**	-0.432*	-0.490**	0.279	0.399*	0.24	0.406*	-0.209	-0.860**	1

表左下角为原生乔木与引入灌木间 Pearson 相关性, 右上角为原生灌木与引入灌木间 Pearson 相关性。表中*表示在 0.05 水平上达到显著水平 ($P < 0.05$), **表示在 0.01 水平上达到极显著水平 ($P < 0.01$)

($P < 0.01$);总体上叶碳/氮、叶碳/磷、叶氮/磷与叶形态性状及叶绿素含量呈显著负相关($P < 0.05$)。非结构性碳水化合物与比叶面积、叶绿素 a+b 含量无显著相关性;淀粉与叶形态性状及叶绿素 a 含量呈负相关($P < 0.05$);可溶性糖含量与叶绿素 b 含量呈显著负相关($P < 0.05$);非结构性碳水化合物总量与叶绿素 b 含量、叶氮含量、叶氮/磷呈显著正相关,与叶绿素 a/b、叶碳含量、叶碳/氮呈显著负相关($P < 0.05$)。

基于叶性状和功能群的主成分分析(PCA)表明,前 2 个主成分可以解释叶性状变异总方差的 87.9%,其中 PC1 可以解释总方差的 48.8%, PC2 可以解释总方差的 39.1%(图 3)。叶长、叶宽、叶面积、比叶面积、叶绿素 a、叶绿素 a+b、可溶性糖等对 PC1 轴的贡献率较大;叶碳/氮、叶长宽比、叶碳含量、叶绿素 b、淀粉、总非结构性碳水化合物总量等对 PC2 轴的贡献率较大。引入乔木(IA)与引入灌木(IS)树种在叶碳含量、叶绿素 a/b、可溶性糖、叶绿素 a、叶面积等与其他功能群植物差异较大。原生乔木(NA)在叶碳/磷、叶碳/氮、叶干重等与其他功能群植物差异较大。原生灌木(NS)在淀粉、叶绿素 b、叶氮、叶磷含量等与其他功能群植物差异较大。引入乔木与引入灌木的叶性状较为接近;引入树种与原生灌木的叶性状差异相对较小,而与原生乔木差异较大;原生乔木与原生灌木树种的叶性状差异相对较大。

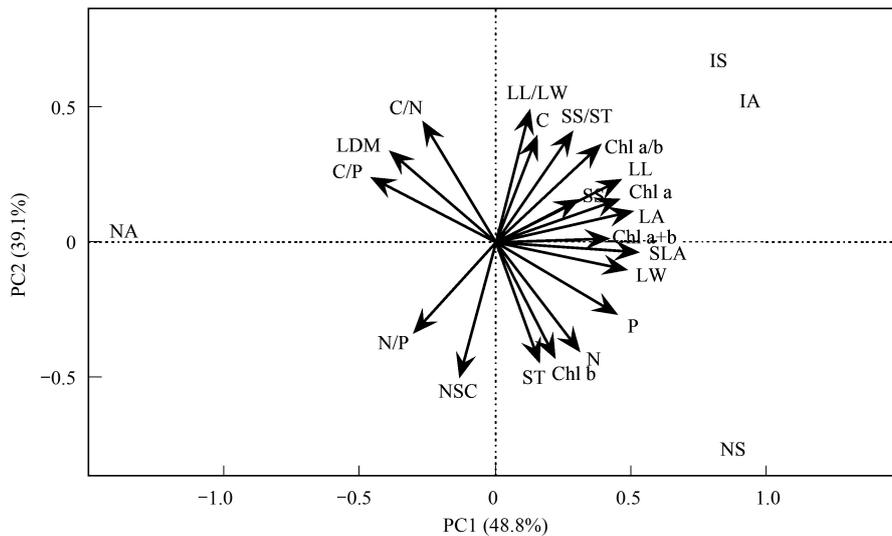


图 3 原生植物与引入植物叶性状的主成分分析

Fig.3 Principal component analysis (PCA) of traits of native and introduced plants

NA:原生乔木,Native arbores;NS:原生灌木,Native shrubs;IA:引入乔木,Introduced arbores;IS:引入灌木,Introduced shrubs

3 讨论

植物叶性状受环境的影响很大^[26],而植物自身作为自组织有机体,对外界环境适应并非单一性状的适应,通常是和其他性状协同适应^[27]。形态性状是植物适应环境变异最直接的外在表现,比叶面积则是植物功能生态学研究中最常用性状,是植物比较生态学研究中的首选指标^[11-12],可以反映植物获取资源能力,亦可作为叶遮阴度的指数使用^[28]。通过对山梔子(*Gardenia jasminoides*)和浙江楠(*Phoebe chekiangensis*)在不同光照下叶片特征研究发现,比叶面积随有效光照强度降低而显著增加^[29-30]。此外,一般在低光环境下生长的植物,会出现叶片更加宽大,叶长宽比也往往较小的现象^[31]。随着杉木林分郁闭度增加,林下植物自然更新受到弱光限制,从而发生生境过滤作用,通过长期适应与环境选择出叶性状与林下弱光环境相适应的原生树种。本研究中引入乔木的叶长及比叶面积显著大于原生乔木,表明其受林下弱光环境影响,引入乔木树种通过增加比叶面积协同叶长调整,来加强捕获光能,以促进光合作用和维持自身的正常生长发育。本研究表明引入乔木与引入灌木的比叶面积没有显著差异,Chen 等^[32]、刘贵峰等^[14]研究也发现乔灌木间的比叶面积没有明显差异;而原生灌木的比叶面积大于原生乔木,这与吕金枝等^[33]对山西霍山 30 种不同功能型植物间的叶面

积关系一致。本研究中引入树种与原生树种比叶面积变化的差异可能与引入灌木在低光环境的自我调节能力的大小和适应策略有关。

变化环境中,植物主要通过两条适应策略,其一为改变叶性状,其二则调整植物性状间的关系^[34]。叶绿素与植物光合作用密切相关,本研究中引入乔木的叶绿素 a 及总叶绿素含量显著高于原生乔木,说明引入乔木通过增加叶绿素 a 含量加快光合产物的合成提高自身生产力,以及协同较高的叶面积与比叶面积来适应林下弱光环境,这与梯度弱光胁迫下杨桐(*Adinandra millettii*)及紫楠(*Phoebe sheareri*)的生理响应一致^[35-36]。然而有研究指出随着光照减弱,光合色素调节主要以叶绿素 b 的提高为主^[37],低光环境中耐阴植物叶绿素 b 含量增加的幅度往往高于叶绿素 a,从而形成较低的叶绿素 a/b,以提高植物对蓝光的利用效率^[38]。本研究中灌木树种之间叶形态性状及叶绿素 a 含量无显著变化,这可能反映了引入灌木树种受林下弱光环境的影响较小,但引入灌木的叶绿素 b 含量显著低于原生灌木,说明引入灌木与原生灌木的比叶面积—叶绿素关系格局发生了位移现象,引入灌木对林下弱光的捕获和利用能力小于原生灌木,原生灌木的适应性可能更强。

碳是植物体内干物质最主要的构成元素,叶碳含量高则表明其比叶重大,光合速率低,生长速率慢,具有较强的防御能力^[39]。本研究中引入树种的叶碳含量显著大于原生树种,根据叶碳含量适应策略可初步将耐阴性排序为:引入乔木<原生乔木、引入灌木<原生灌木。叶片氮、磷含量是植物与环境长期适应结果,研究表明在弱光环境中植物可通过增加氮在捕光组分中的含量和分配来提高光能捕获能力,或通过增加磷的投资比例来增大细胞的分裂能力,进而获得较大的比叶面积^[37]。本研究中比叶面积、叶绿素、叶氮含量、叶磷含量之间的极显著正相关关系在不同功能群中变化趋势一致,表明林下植物主要通过形态适应或生理调节促进比叶面积及色素含量的增加以适应林下弱光环境。氮和磷是陆地生态系统植物生长的主要限制因子,可以直接反映植物受养分胁迫的状态^[40]。一些研究者采用氮/磷来诊断植物的元素受限状况^[41],在对欧洲湿地植物的研究发现,当氮/磷<14,植物受氮制约,当氮/磷>16,植物受磷制约^[42]。本研究中,大多数植物的氮/磷>16,说明该地区植物主要受磷制约;引入树种的氮/磷显著小于原生树种,表明引入树种的氮、磷内稳性可能较原生树种强。有研究表明,内稳性较弱的树种的适应性更强^[43],进一步说明原生树种的适应性高于引入树种;而内稳性较高的树种的养分利用方式可能更加保守^[44],因而内稳性较高的引入树种在弱光环境中更倾向于生存而非生长,这种保守性策略可能是导致其光合产物低于原生树种的主要原因。

非结构性碳水化合物是植物光合作用的主要产物,包括淀粉和可溶性糖,不仅可以反映植物碳收支状况^[45],亦可表征植物生长和存活的能力以及应对外界胁迫的缓冲能力^[46]。淀粉是植物主要的长期能量储存物质之一,是植物储存器官中最重要碳水化合物^[47]。可溶性糖是光合作用的直接产物,是植物通过生理调节适应环境变化的重要机制^[48]。引入乔木与原生乔木的淀粉、可溶性糖含量及非结构性碳水化合物总量无显著差异,但引入乔木的可溶性糖含量与淀粉的比值显著大于原生乔木,说明引入乔木主要以可溶性糖形式参与机体代谢及抵御外界胁迫为主,而原生乔木的光合产物则以淀粉的形式用于能量储存及自身生长,这一结论辅证了引入乔木的耐阴性小于原生乔木。引入灌木与原生灌木的非结构性碳水化合物总量接近,但引入灌木的可溶性糖含量与淀粉的比值显著大于原生灌木,表明引入灌木的耐阴性较原生灌木弱,其亦发动了可溶性糖调节机制,通过增加可溶性糖含量来调节渗透压、缓冲弱光胁迫压力。乔木一般处在森林群落中的优势层,接收到的光照最强,光合作用也最为充分,植物叶片的碳同化能力最大,而灌木处于次优势层,由于乔木层的遮挡其碳同化能力较弱,因此灌木的非结构性碳水化合物较乔木低^[49-50]。本研究中不论是引入树种或原生树种,其中乔木非结构性碳水化合物均显著低于灌木,这可能是引入或原生的乔木与灌木树种均处在林下层,灌木能够进行正常生长,而乔木并未处在适宜的生态位上,林下光照不足制约了光合作用。

在植物生长发育过程中,由于受到物理、生理等因素的综合作用,不同叶性状间存在相互促进或制约关系^[51]。本研究也发现,引入树种与原生树种的叶性状呈显著线性相关,乔木或灌木的叶绿素含量与叶形态性状、叶氮、叶磷含量与叶绿素含量均呈显著正相关,其淀粉含量均与比叶面积呈显著负相关,说明相同生活型植物叶性状对弱光环境的响应具有高度相似性^[52],表现出较高的趋同适应特征。另外植物类群和生活型对

性状分异产生一定影响^[53],PCA 排序结果显示叶性状在引入乔木与引入灌木间的差异较小,但原生乔木与原生灌木间叶性状的差异较大,这反映了不同生活型植物的叶性状仍具有一定差异。

4 结论

本研究探讨了杉木人工纯林改造为杉木复层异龄林 7 年后,林下引入乔灌木树种与原生乔灌木树种的叶性状变异特征,研究发现引入树种与原生树种的叶形态性状差异较小,引入树种及原生灌木的比叶面积及色素含量显著高于原生乔木,引入树种主要通过高比叶面积—叶绿素 a 来适应林下弱光环境,原生树种主要采用增加比叶面积—叶绿素 b 适应策略。引入乔木的叶碳氮磷含量均大于引入灌木,而原生乔木均小于灌木,引入与原生树种均受土壤磷元素制约。引入灌木的可溶性糖含量最高,原生乔木的淀粉含量最高,灌木的非结构性碳水化合物显著大于乔木,灌木之间光合产物较为接近,乔木之间无显著差异。引入树种与原生树种的叶性状高度相关,表现出趋同适应特征。引入乔木与灌木的叶性状较为接近,引入树种与原生乔木和灌木叶性状存在一定差异,这不仅与植物遗传特性密切相关,也与植物耐阴性和所处生态位有关。综合叶性状分析,本研究中引入灌木树种的适应性优于乔木树种。因此,在研究区构建杉木异龄复层林需根据林木生态适应特征,进行适当间伐,降低林分郁闭度,将有利于林下植被层的快速恢复,尤其是伴生乔木树种需要更多的光照资源和生长空间。

参考文献 (References):

- [1] 刘世荣, 杨子静, 王晖. 中国人工林经营发展战略与对策: 从追求木材产量的单一目标经营转向提升生态系统服务质量和效益的多目标经营. 生态学报, 2018, 38(1): 1-10.
- [2] 张秋芳, 吕春平, 贝昭贤, 谢锦升, 吕茂奎, 林伟盛, 陈岳民, 杨玉盛. 野外模拟增温对亚热带杉木叶片膜脂过氧化及保护酶活性的影响. 植物生态学报, 2016, 40(12): 1230-1237.
- [3] 罗云建, 张小全. 杉木连栽地力退化和杉阔混交林的土壤改良作用. 生态学报, 2007, 27(2): 715-724.
- [4] 俞元春, 邓西海, 盛炜彤, 范少辉, 林庆祥, 雷凌青. 杉木连栽对土壤物理性质的影响. 南京林业大学学报, 2000, 24(6): 36-40.
- [5] 葛乐, 虞木奎, 成向荣, 凌高潮, 吴统贵, 刘志龙, 王宗星, 张翠. 杉木林下套种不同树种对土壤改良效应初探. 土壤通报, 2011, 42(4): 948-952.
- [6] 徐雪蕾, 卢妮妮, 王新杰, 王廷蓉, 张鹏. 不同套种模式下草珊瑚生物量与土壤理化性质的相关性. 东北林业大学学报, 2016, 44(10): 61-64.
- [7] 刘从, 田甜, 李珊, 王芳, 梁宇. 中国木本植物幼苗生长对光照强度的响应. 生态学报, 2018, 38(2): 518-527.
- [8] 张林, 罗天祥. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展. 植物生态报, 2004, 28(6): 844-852.
- [9] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境 and 生态系统功能. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150-165.
- [10] 薛立, 曹鹤. 逆境下植物叶性状变化的研究进展. 生态环境学报, 2010, 19(8): 2004-2009.
- [11] 刘金环, 曾德慧, Lee D K. 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.
- [12] 张曦, 王振南, 陆姣云, 杨梅, 杨惠敏. 紫花苜蓿叶性状对干旱的阶段性响应. 生态学报, 2016, 36(9): 2669-2676.
- [13] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich D E, Reich P B, Steege H T, Morgan H D, van der Heijden M G A, Pausas J G, Poorter H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany, 2003, 51(4): 335-380.
- [14] 刘贵峰, 刘玉平, 达福白乙拉, 程伟燕, 高学磊, 姜丽丽. 大青沟自然保护区主要森林群落优势种的叶性状. 生态学报, 2017, 37(14): 4646-4655.
- [15] 李永华, 罗天祥, 卢琦, 田晓娅, 吴波, 杨恒华. 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.
- [16] 李晓玲, 温浩然, 王雪松, 杨进, 黄成名. 三峡库区不同生境下中华蚊母树叶片表型可塑性及其与土壤环境因子的关系. 生态学报, 2018, 38(10): 3581-3591.
- [17] 马剑平, 姜生秀, 付贵全, 高松涛, 满多清, 刘克彪. 遮阳对紫斑牡丹光合特性和叶片性状特征的影响. 经济林研究, 2018, 36(2): 169-174.
- [18] 安慧. 放牧干扰对荒漠草原植物叶性状及其相互关系的影响. 应用生态学报, 2012, 23(11): 2991-2996.
- [19] 陈晨, 刘丹辉, 吴键军, 康慕谊, 张金屯, 刘全儒, 梁钰. 东灵山地区辽东栎叶性状与地形因子关系. 生态学杂志, 2015, 34(8): 2131-2139.

- [20] 党晶晶, 赵成章, 李钰, 侯兆疆, 董小刚. 高寒草地甘肃臭草茎-叶性状的坡度差异性. 植物生态学报, 2014, 38(12): 1307-1314.
- [21] 郭茹, 温仲明, 王红霞, 戚德辉. 延河流域植物叶性状间关系及其在不同植被带的表达. 应用生态学报, 2015, 26(12): 3627-3633.
- [22] 刘海涛, 贾志清, 朱雅娟, 于洋, 李清雪. 高寒沙地不同林龄乌柳的水分生理特性及叶性状. 应用生态学报, 2012, 23(9): 2370-2376.
- [23] 刘超, 武娟, 王襄平, 尹伟伦, 张淑静. 内蒙古灌木叶性状关系及不同尺度的比较. 北京林业大学学报, 2012, 34(6): 23-29.
- [24] 杭夏子, 翁殊斐, 袁喆. 华南 5 种园林灌木叶性状特征及其对环境响应的研究. 西北林学院学报, 2014, 29(2): 243-247.
- [25] 张治良, 瞿伟菁, 李小方. 植物生理学实验指导(第四版). 北京: 高等教育出版社, 2009.
- [26] 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(1): 155-162.
- [27] 高景, 徐波, 王金牛, 周海燕, 王彦星, 吴彦. 南方灌草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. 生态学杂志, 2015, 34(9): 2424-2431.
- [28] 曾小平, 赵平, 蔡锡安, 饶兴权, 刘惠, 马玲, 李长洪. 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.
- [29] 成向荣, 周俊宏, 陈永辉, 武克壮, 虞木奎. 山柃子幼苗表型可塑性对不同光环境的响应. 江西农业大学学报, 2016, 38(1): 180-186.
- [30] 李冬林, 向其柏. 光照条件对浙江楠幼苗生长及光合特性的影响. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2004, 28(5): 27-31.
- [31] 杨兴洪, 邹琦, 赵世杰. 遮荫和全光下生长的棉花光合作用和叶绿素荧光特征. 植物生态学报, 2005, 29(1): 8-15.
- [32] Chen F S, Niklas K J, Zeng D H. Important foliar traits depend on species-grouping: analysis of a remnant temperate forest at the Keerqin Sandy Lands, China. *Plant and Soil*, 2011, 340(1/2): 337-345.
- [33] 吕金枝, 苗艳明, 张慧芳, 毕润成. 山西霍山不同功能型植物叶性特征的比较研究. 武汉植物学研究, 2010, 28(4): 460-465.
- [34] 王玉平, 陶建平, 刘晋仙, 何泽. 不同光环境下 6 种常绿阔叶林树种苗期的叶片功能性状. 林业科学, 2012, 48(11): 23-29.
- [35] 吴江, 刘鹏, 吴家胜. 遮光对杨桐生长及叶片色素质量分数的影响. 浙江林学院学报, 2010, 27(5): 786-789.
- [36] 周俊宏, 成向荣, 虞木奎, 诸葛建军. 紫楠幼苗生长、叶性状和生物量分配对林窗不同生境的响应. 东北林业大学学报, 2015, 43(12): 21-24, 50-50.
- [37] 熊静, 王臣, 邢文黎, 虞木奎, 成向荣, 张翠. 朱砂根幼苗在不同光照强度下的形态和生理响应. 植物科学学报, 2018, 36(5): 736-744.
- [38] Beneragama C K, Goto K. Chlorophyll *a*; *b* ratio increases under low-light in 'shade-tolerant' *Euglena gracilis*. *Tropical Agricultural Research*, 2010, 22(1): 12-25.
- [39] Poorter L, Bongers F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 2006, 87(7): 1733-1743.
- [40] 任书杰, 于贵瑞, 陶波, 王绍强. 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): 2665-2673.
- [41] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, Falster D S, Garnier E, Hikosaka K, Lamont B B, Lee W, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Villar R, Warton D I, Westoby M. Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist*, 2005, 166(2): 485-496.
- [42] Tessier J T, Raynal D J. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an Indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40(3): 523-534.
- [43] Persson J, Fink P, Goto A, Hood J M, Jonsa J, Kato S. To be or not to be what you eat; regulation of stoichiometric homeostasis among autotrophs and heterotrophs. *Oikos*, 2010, 119(5): 741-751.
- [44] Yu Q, Chen Q, Elser J J, He N, Wu H, Zhang G, Wu J G, Bai Y F, Han X G. Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability. *Ecology Letters*, 2010, 13(11): 1390-1399.
- [45] 李娜妮, 何念鹏, 于贵瑞. 中国东北典型森林生态系统植物叶片的非结构性碳水化合物研究. 生态学报, 2016, 36(2): 430-438.
- [46] Myers J A, Kitajima K. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. *Journal of Ecology*, 2007, 95(2): 383-395.
- [47] 李东胜, 史作民, 刘世荣, 耿丽君. 南北样带温带区栎属树种种子化学组成与气候因子的关系. 生态学报, 2012, 32(24): 7857-7865.
- [48] Hoch G, Richter A, Körner C. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant, Cell & Environment*, 2003, 26(7): 1067-1081.
- [49] Litton C M, Ryan M G, Knight D H. Effects of tree density and stand age on carbon allocation patterns in postfire lodgepole pine. *Ecological Applications*, 2004, 14(2): 460-475.
- [50] Rachmilevitch S, Huang B R, Lambers H. Assimilation and allocation of carbon and nitrogen of thermal and nonthermal *Agrostis* species in response to high soil temperature. *New Phytologist*, 2006, 170(3): 479-490.
- [51] 施宇, 温仲明, 龚时慧. 黄土丘陵区植物叶片与细根功能性状关系及其变化. 生态学报, 2011, 31(22): 6805-6814.
- [52] 毛伟, 李玉霖, 张铜会, 赵学勇, 黄迎新, 宋琳琳. 不同尺度生态学中植物叶性状研究概述. 中国沙漠, 2012, 32(1): 33-41.
- [53] 陈文, 王桔红, 马瑞君, 齐威, 刘坤, 张丽娜, 陈学林. 粤东 89 种常见植物叶功能性状变异特征. 生态学杂志, 2016, 35(8): 2101-2109.