

DOI: 10.5846/stxb201905080930

孙嘉伟, 罗丽莹, 李淑英, 王光军, 何功秀, 文仕知. 闽楠叶片功能性状及表型可塑性对其与杉木混交响应. 生态学报, 2021, 41(7): 2855-2866.

Sun J W, Luo L Y, Li S Y, Wang G J, He G X, Wen S Z. Response of *Phoebe bournei* leaf functional traits and phenotypic plasticity to its mixture with the Chinese fir. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(7): 2855-2866.

# 闽楠叶片功能性状及表型可塑性对其与杉木混交响应

孙嘉伟<sup>1</sup>, 罗丽莹<sup>1</sup>, 李淑英<sup>1</sup>, 王光军<sup>1,2,\*</sup>, 何功秀<sup>3</sup>, 文仕知<sup>3</sup>

1 中南林业科技大学生命科学与技术学院, 长沙 410004

2 南方林业生态应用技术国家工程实验室, 长沙 410004

3 中南林业科技大学林学院, 长沙 410004

**摘要:**慢生(闽楠)与速生(杉木)树种混交后,植物是如何改变功能性状来适应环境,在资源获取与分配权衡中来实现共存?是人工林精准提质改造过程中的关键问题,研究了闽楠(*Phoebe bournei*)与杉木(*Cunninghamia lanceolata*)混交后,其叶厚(LT)、叶面积(LA)、比叶面积(SLA)、碳含量(LC)、氮含量(LN)、磷含量(LP)和氮磷比(N:P) 7 项性状指标的差异,探讨其各性状间的变异大小及其相关关系。结果表明:(1)与闽楠纯林相比,混交林闽楠叶片叶面积、比叶面积、叶碳含量、叶氮含量和氮磷比分别增加了 16.78%、8.50%、3.12%、21.38%和 17.61%,而叶厚与叶磷含量减少了 8.80%和 25.87%,除叶碳含量差异不显著,其他 6 项功能性状差异性均达到显著( $P<0.05$ )。(2)混交使闽楠叶 LC、LN、LP 含量与 LT、LA、SLA 相关性均发生明显的变化,对其叶厚、叶面积、比叶面积及其交互作用对叶片 C:N、C:P、N:P 产生一定的影响,表明混交闽楠叶功能性状间的相关关系发生了适应性调整;(3)闽楠主要叶片功能性状的表型可塑性指数分布在 0.04—0.33 之间,叶厚、叶面积、比叶面积和氮磷比的可塑性变化不敏感( $PPI<0.20$ ),叶氮含量、磷含量的可塑性变化较敏感( $PPI>0.20$ ),其大小排序为  $LP>LN>N:P>LA>SLA>LT>LC$ 。以上结果表明了闽楠杉木混交造林模式对闽楠叶形态性状可塑性变化影响较小,没有受到生长空间和光资源的限制,混交是一种较好的造林模式。但闽楠叶氮、磷含量可塑性变化在混交模式中十分敏感,表明生长过程中可能会受到 N、P 的限制,在培育过程中应注意 N 肥和 P 肥的及时补充。这一研究结果,将为今后速生树种与珍贵树种混交造林模式研究提供理论与数据支撑。

**关键词:**表型可塑性; 叶片功能性状; 闽楠; 混交林模式

## Response of *Phoebe bournei* leaf functional traits and phenotypic plasticity to its mixture with the Chinese fir

SUN Jiawei<sup>1</sup>, LUO Liying<sup>1</sup>, LI Shuying<sup>1</sup>, WANG Guangjun<sup>1,2,\*</sup>, HE Gongxiu<sup>3</sup>, WEN Shizhi<sup>3</sup>

1 Faculty of Life Science and Technology, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China

2 National Engineering Laboratory for Applied Forest Ecological Technology, Changsha 410004, China

3 Faculty of Forestry, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China

**Abstract:** It is a key issue in the improvement of plantation quality that how slow-growing *Phoebe bournei* species change their functional traits to adapt to the environment and achieve coexistence in the trade-off of resource acquisition and distribution after mixed with fast-growing Chinese fir species. In this paper, we selected *Phoebe bournei* pure forest and *Phoebe bournei*—Chinese fir mixed forest with the same initial conditions and similar ages in the Jindong State-owned Forest Farm in Qiyang County, Yongzhou City, Hunan Province as the research objects. Samples were collected in different seasons to calculate the responses of the leaf functional traits to the mixed pattern, and compared the differences of *Phoebe*

基金项目:林业公益行业科研重大专项(201504301);湖南省自然科学基金项目(2019JJ40529);湖南省科技创新项目(2018NK2051)

收稿日期:2019-05-08; 网络出版日期:2021-01-27

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wanggj652@163.com



*bournei* leaf functional traits between the mixed forest and the pure forest. We mainly studied 7 traits including the leaf thickness (LT), leaf area (LA), specific leaf area (SLA), leaf carbon content (LC), leaf nitrogen content (LN), leaf phosphorus content (LP), and nitrogen-phosphorus ratio (N:P) of *Phoebe bournei* leaves in both *Phoebe bournei* pure forest and forest mixed with *Cunninghamia lanceolata* in Jindong National Forest Farm in Hunan Province, and also discussed the correlations and plasticity of these traits. The results indicated that (1) comparing with *Phoebe bournei* pure forest, LA, SLA, LC, LN, and N:P of *Phoebe bournei* leaves in mixed forest increased by 16.78%, 8.50%, 3.12%, 21.38%, and 17.61%, respectively, while the leaf thickness and phosphorus content reduced by 8.80% and 25.87%. All of the functional traits had significant differences ( $p < 0.05$ ) except the LC. (2) *Phoebe bournei* hybridization led to significant changes of the correlations between LC, LN, LP and LT, LA, SLA traits. There is also a certain impact on LT, LA, SLA and their interactions as well as leaf C:N, C:P, N:P, which means that the correlations between the *Phoebe bournei* leaf functional traits have been adjusted adaptively. (3) The phenotypic plasticity index of the main *Phoebe bournei* leaf functional traits was distributed between 0.04 and 0.33. LT, LA, SLA and N:P were not sensitive to plasticity changes ( $PPI < 0.20$ ), while leaf nitrogen and phosphorus contents were more sensitive to plasticity changes ( $PPI > 0.20$ ). And the order was  $LP > LN > N:P > LA > SLA > LT > LC$ . The results above showed that the mixed mode had non-significant effect on the plasticity changes of *Phoebe bournei* leaf morphological traits, which was not limited by growth space and light resource. However, the plasticity changes of LN and LP were sensitive to mixing. In this case, the growth process may be restricted by N and P. As there is also an obvious interspecific competition in mixed forest, nitrogen and phosphate fertilizers should be applied during the cultivation process. This research result will provide theoretical and data support for the future research on mixed afforestation model of fast-growing and precious tree species.

**Key Words:** phenotypic plasticity; leaf functional trait; *Phoebe bournei*; mixed forest

不同植物叶片功能性状的协调表达具有自适应价值,在有限资源竞争中,功能性状是如何实现共存,是我们理解生物多样性控制的核心<sup>[1]</sup>。在与环境相互作用过程中,绝大多数植物通过调节植物器官的形态结构及内部生理特征来适应林分环境的变化<sup>[2]</sup>。叶片作为植物光合作用发生的重要器官,对环境变化极为敏感且可塑性较大<sup>[3]</sup>,N是合成叶绿素和有关光合蛋白的重要成分,对植物光合作用和生长起着关键作用<sup>[4]</sup>,P是核酸、磷脂的组分,也是许多辅酶的组分,影响植物的渗透调节能力和保水力,来提高植物抗逆性和适应外界环境条件的能力<sup>[5]</sup>。植物叶片功能性状(如:叶面积(Leaf area, LA)、比叶面积(Specific leaf area, SLA)、叶片厚度(Leaf thickness, LT)、叶片氮含量(Leaf nitrogen content, LN)、叶片磷含量(Leaf phosphorus content, LP)等)作为植物形态、生理等特性适应外部生存环境表现出来变化<sup>[6]</sup>,即是不同功能性状间的权衡的结果<sup>[7]</sup>,也是植物依赖于生态位的稳定共存机制解决环境异质适应性所采取的权衡策略<sup>[8]</sup>,表现为植物表型可塑性<sup>[9]</sup>。植物通过叶片将这种变化体现在叶功能性状特征上<sup>[10]</sup>是维持生长发育的基础,因此叶功能性状不但与植物资源获取能力和生存对策有密切的联系<sup>[11]</sup>,而且能够反映物种在生长过程中对环境变化和资源竞争的响应<sup>[12]</sup>。近年来,国内外开展了植物叶性状与气候<sup>[13]</sup>、地形地貌<sup>[14]</sup>、放牧干扰<sup>[15]</sup>和生物入侵<sup>[16]</sup>等环境因素之间的响应,在植物生命周期中功能性状影响植物生长和耐荫性<sup>[17]</sup>。SLA是植物体投入单位质量的干物质所获得的捕光面积,比叶面积较高的物种生长速率较高,LT是衡量叶片光合能力的重要指标,常绿树种通常采取保守性策略,保持内部稳定增加抵御风险的能力,SLA形态上改变和LT来抗干扰<sup>[18]</sup>。“防御性”投入较少,养分利用效率较低<sup>[19]</sup>。在群落物种共存中,通过分析功能性状在时空上的离散格局验证生态位分化以及中性过程<sup>[20]</sup>,群落资源分配及种间竞争对群落物种共存格局的影响。影响植物表型可塑性不仅来自各种积极和消极环境变化,植物自身通过缓冲、平衡、抵抗或促进的调控机制来适应环境变化呈现出整体性结果<sup>[21]</sup>。可塑性指数能够直观地表达植株形态、生理生态性状对异质环境的响应程度<sup>[22]</sup>,在适应环境过程中发挥重要作用。不同植物、同一植物的不同器官以及同一器官的不同指标都可能存在不同式样和不同程度的可塑性,通常采用表型可塑性指数(PPI, Phenotypic plasticity index)和变异系数(CV, Coefficient of variation)来表示可塑性定量化指标,通过对自然界协同进化过程中植物的适应特征与性状的可塑性分析,可以解释植物



在不同生存环境中的生态应对策略<sup>[23]</sup>。

闽楠 (*Phoebe bournei*), 是樟科楠木属常绿阔叶大乔木树种, 其幼龄期喜阴且树形与杉木相似呈宝塔形。闽楠属国家二级珍稀渐危种, 是湖南、贵州等省“国家储备林基地”建设项目的首选树种, 具有较高生态效益和经济价值。由于闽楠幼林期生长缓慢, 人工培育要 50—60 年以上才能成材, 营林科技工作者从提高林地资源利用有效性<sup>[24-26]</sup>的角度, 选择针叶速生的杉木 (*Cunninghamia lanceolata*) 与阔叶慢生的闽楠进行人工混交造林, 以提高人工林地生产力。本文针对两树种混交后, 闽楠叶片形态 (叶面积、比叶面积、叶厚) 和化学性状 (叶氮含量、叶磷含量和氮磷比) 是否产生变异? 明确混交模式下闽楠叶片表型可塑性的变化, 揭示其叶片功能性状表型可塑性是否向有利于共存的调节适合度进化? 进而为研究闽楠功能性状对混交模式的树种共存机制, 以及闽楠高效栽培和利用提供数据支撑。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究地概况

本研究试验地设置于湖南省永州市祁阳县金洞国有林场 (26°02′10″—26°21′37″N, 110°53′43″—112°13′57″E), 林场总面积为 54841.1 hm<sup>2</sup>, 该地区位于湘江中上游, 属南岭山脉阳明山的余脉, 为中亚热带东南季风湿润气候区, 年均温 18℃, 最高气温 40℃, 最低气温为 -8.4℃, 年降雨量为 1745 mm, 主要集中在 4—6 月, 年日照 1617 h, 全年无霜期 302 d, 相对湿度为 75%—82%, 热量充足, 雨量充沛。地势西南高, 东北低, 平均海拔为 650 m, 土壤为变色砂岩和页岩发育成的山地黄壤, 土质肥沃, 有机质含量较高。该地区的土地利用类型以人工林为主, 闽楠是金洞林场的乡土树种, 分布广泛, 长势较好。样地内林下灌草较少, 主要植被有华南紫萁 (*Osmunda vachelli*)、铁芒萁 (*Dicranopteris linearis*)、菰 (*Smilax china*)、长羽复叶耳蕨 (*Arachniodes longipinna*) 等。

### 1.2 实验设置

试验于 2017 年 7 月开始, 在对金洞林场进行全面考查的基础上, 选取起始条件基本一致且林龄相近的闽楠纯林 (*Phoebe bournei* forest, PF) 和闽楠-杉木混交林 (*Phoebe bournei* and *Cunninghamia lanceolata* mixed forest, MF, 以下简称混交林) 作为研究对象, 每种林型各设置 3 块 20 m×20 m 的固定样地。对样方内树木进行每木检尺, 记录株数、树高、胸径、冠幅和枝下高等。由于实际造林设计中闽楠-杉木混交林与闽楠纯林密度限制, 两种林分样地的密度分别为每公顷 2610 株和 901 株, 混交林中闽楠与杉木比例为 4:7, 折算每公顷的闽楠栽植密度 (949 株/hm<sup>2</sup>) 与纯林 (901 株/hm<sup>2</sup>) 相近。由于混交林分密度明显大于纯林, 其平均树高为 (8.6±0.3) m, 比纯林 (9.1±0.3) m 低, 平均胸径为 (9.4±1.1) cm, 比纯林 (12.6±0.8) m 小, 平均冠幅为 (5.03±1.26) m<sup>2</sup>, 比纯林 (6.91±2.04) m<sup>2</sup> 小。林分基本情况见表 1。

试验于 2017 年 7 月—2018 年 4 月期间, 按季节分别进行样品采集, 每次在固定样方中, 随机选取 3 株长势良好无病虫害的闽楠采集叶片, 选取闽楠冠层外侧不同方向枝条采集叶片, 每株选取 30 枚生长成熟、没有病虫害的叶片, 将采集的叶片置于两片湿润的滤纸之间, 放入自封袋, 用于叶片功能性状指标的测定。同时测定金洞林场闽楠纯林和混交林样地的土壤理化性质 (表 2)。

### 1.3 测定指标及方法

将所采集的叶片样品表面擦洗干净, 平展于 Epson Expression 11000XL 扫描仪扫描成图, 并用 Image J 软件计算叶片面积; 避开主叶脉, 均匀选取 3 个点用螺旋测微仪 (精度为 0.01 mm) 测定叶厚度, 取其平均值作为单片叶片厚度; 将测过叶面积和叶厚度的叶片杀青 2 小时后, 放入 85℃ 的烘箱内烘干 48 h 至恒重, 用电子天平 (精度为 0.0001 g) 称取叶干重, 根据叶面积 (LA) 计算比叶面积 (SLA = LA/叶干重); 将烘干并粉碎的叶片样品过 0.18 mm 筛以备用, 采用全自动凯氏定氮仪测定叶片全氮含量、钼锑抗比色法测定叶片全磷含量; 土壤的容重采用环刀法测定; 土壤 pH 值采用 (PHS-25A) 测定。



表 1 样地基本概况

Table 1 General information of sample plots

林分类型 Forest types	林龄 Ages/a	密度 Density/ (株/hm <sup>2</sup> )	混交比例 Mixed ratio	树种组成 Tree species	平均高度 Mean height/m	平均胸径 Mean DBH/cm	平均冠幅 Average crown/m	枝下高 Clear bole height/m
闽楠-杉木混交林 <i>Phoebe bournei</i> and Chinese fir mixed forest, MF	12	2610	4:7	闽楠× 杉木	8.6±0.3 8.7±0.2	9.4±1.1 10.8±1.2	1.6±0.4 1.4±0.3	2.7±0.3 2.4±0.4
闽楠纯林 <i>Phoebe bournei</i> pure forest, PF	13	901	1:0	闽楠	9.1±0.3	12.6±0.8	2.2±0.5	2.4±0.3

DBH: 胸径 Diameter at breast height

表 2 金洞林场样地的土壤理化性质

Table 2 The physical and chemical properties of sample plots soil in Jingdong forest farm

林分类型 Forest types	土层 Soil layer/cm	pH	土壤容重 Soil bulk /(g/cm <sup>3</sup> )	含水率 Moisture content/%	有机碳 SOC/ (g/kg)	全氮 TN/ (g/kg)	全磷 TP/ (g/kg)
闽楠-杉木混交林 <i>Phoebe bournei</i> and Chinese fir mixed forest, MF	0—10 10—20 20—40	4.06±0.10a 4.08±0.09a 4.07±0.11a	1.45±0.05a 1.49±0.04a 1.50±0.05a	18.41±1.22a 18.32±1.18a 18.04±1.19a	22.53±3.46a 14.93±4.17b 11.89±3.28c	1.93±0.22a 1.55±0.21b 1.22±0.45c	0.30±0.03a 0.26±0.06ac 0.24±0.05c
闽楠纯林 <i>Phoebe bournei</i> pure forest, PF	0—10 10—20 20—40	4.13±0.12a 4.11±0.09a 4.11±0.11a	1.43±0.04a 1.44±0.05a 1.47±0.05a	17.35±1.15a 17.36±1.16a 17.33±1.15a	17.60±4.94a 15.58±3.12a 12.35±2.12b	1.57±0.08a 1.28±0.30b 1.08±0.24b	0.50±0.05a 0.54±0.14a 0.49±0.05a

不同写字母表示同一处理中不同深度土层之间的差异显著 ( $P<0.05$ ); SOC: 土壤有机质 Soil organic matter; TN: 全氮 Total nitrogen; TP: 全磷 Total phosphorus

#### 1.4 叶功能性状可塑性计算

叶功能性状对混交模式的响应程度用可塑性指数表示,参考 Valladares 等<sup>[27]</sup>的方法计算求得,混交林中闽楠某一叶性状的可塑性指数 (Plasticity index, PPI) 为:混交林样地数值减去纯林样地数值,二者之差的绝对值,除以纯林样地数值。PPI 取值为 0—1,其值越大表示表型可塑性越大。

#### 1.5 数据处理与分析

数据处理与统计分析用 Excel 2010 和 SPSS 18.0,作图用 Sigmaplot 14。用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 检验闽楠叶功能性状在混交林和纯林之间差异;对闽楠叶片性状间进行 Pearson 相关检验;

### 2 结果与分析

#### 2.1 两种造林模式闽楠叶片性状对比

纯林中闽楠叶片叶厚、叶面积和比叶面积的 95% 置信区间 (95% Confidence interval, CI) 分别为 0.242—0.252 mm、10.8—12.64 cm<sup>2</sup>、128.76—134.33 m<sup>2</sup>/kg, 平均值分别为 0.25 mm、11.68 cm<sup>2</sup>、131.76 m<sup>2</sup>/kg, 叶碳含量 (LC)、叶氮含量 (LN)、叶磷含量 (LP) 95% CI 分别为 556.02—607.50、15.51—16.28、1.28—1.57 g/kg, 平均值分别为 587.12、15.9、1.43 g/kg。混交林闽楠的叶厚、叶面积和比叶面积 95% CI 分别为 0.223—0.232 mm、12.6—14.62 cm<sup>2</sup>、136.67—146.77 m<sup>2</sup>/kg, 平均值分别为 0.228 mm、13.64 cm<sup>2</sup>、142.96 m<sup>2</sup>/kg, 叶碳含量、叶氮含量和叶磷含量 95% CI 分别为 594.93—616.98、18.46—20.46、0.91—1.0 g/kg, 平均值分别为 605.46、19.3、1.06 g/kg。

混交林中闽楠的叶面积、比叶面积、叶氮含量均显著高于纯林,而叶厚和叶磷含量均显著低于纯林。混交林闽楠叶片叶面积、比叶面积、叶氮含量分别增加了 16.78%、8.50% 和 21.38%。叶碳含量变化非常小,而叶厚与叶磷含量减少了 8.80% 和 25.87%。纯林与混交林分的 6 项叶功能性状的变异系数呈现相同规律 (表 3), 叶面积变异程度最大,分别为 17% 和 15%, 叶碳含量变化最小,仅为 3%, 变异系数大小为 LA>LP>LT>SLA>LN>LC。



表 3 纯林与混交模式的闽楠叶功能性状对比

Table 3 Comparison of *Phoebe bournei* leaf functional traits between mixed and pure forests

因子	纯林闽楠叶功能性状指标 (PF)						混交林闽楠叶功能性状指标 (MF)					
	Index of leaf functional trait in <i>Phoebe bournei</i> pure forest						Index of leaf functional trait in <i>Phoebe bournei</i> mixed forest					
Parameters	LT/mm	LA/cm <sup>2</sup>	SLA/ (m <sup>2</sup> /kg)	LC/ (g/kg)	LN/ (g/kg)	LP/ (g/kg)	LT/mm	LA/cm <sup>2</sup>	SLA/ (m <sup>2</sup> /kg)	LC/ (g/kg)	LN/ (g/kg)	LP (g/kg)
均值 Mean	0.25	11.68	131.76	587.12	15.90	1.43	0.228	13.64	142.96	605.44	19.5	1.06
均值的标准误差 SE of Mean	0.003	0.41	1.49	5.60	0.22	0.079	0.003	0.54	2.38	6.06	0.53	0.03
95%置信区间上限	0.252	12.64	134.33	594.22	16.28	1.57	0.232	14.62	146.77	617.32	20.46	1.00
Lower 95% CI												
95%置信区间下限	0.242	10.8	128.76	573.40	15.51	1.28	0.223	12.6	136.67	595.04	18.46	0.91
Upper 95% CI												
偏度 Skewness	-0.124	0.389	0.587	-1.711	-0.836	-0.223	-0.124	0.659	0.627	1.052	-1.136	-0.229
峰度 Kurtosis	-0.150	0.077	1.155	3.837	1.713	-1.812	-0.450	0.057	0.402	-0.681	2.058	-0.364
变异系数 CV	0.1	0.17	0.14	0.03	0.04	0.17	0.11	0.15	0.14	0.03	0.08	0.08
最小值 Min	0.19	3.69	100.67	556.02	14.57	1.11	0.175	4.57	101.30	591.83	16.15	0.82
最大值 Max	0.32	22.21	175.35	607.50	16.9	1.71	0.31	28.35	221.97	634.57	21.69	1.06

LT: 叶片厚度 Leaf thickness; LA: 叶面积 Leaf area; SLA: 比叶面积 Specific leaf area; LC: 叶片碳含量 Leaf carbon content; LN: 叶片氮含量 Leaf nitrogen content; LP: 叶片磷含量 Leaf phosphorus content



## 2.2 叶形态与 C、N、P 含量性状间的相关性

对比纯林与混交模式的闽楠叶片叶厚、叶面积和比叶面积 3 个形态性状与 LC、LN、LP 含量性状相关性分析结果(图 1),混交林导致闽楠叶片的形态性状与叶片化学性状相关性产生变化,尽管相关性变化均没有达到显著性( $P>0.05$ ),但对比图形(图 1)中分布位置可以看出,LC、LN、LP 含量与 LT、LA、SLA 相关性均发生较清楚的变化,从影响程度上对比,混交林闽楠叶碳含量与叶面积、比叶面积相关性均大于纯林,叶氮含量与叶厚、叶面积、比叶面积相关性均小于纯林,叶磷含量与叶厚、比叶面积相关性均大于纯林,表明混交闽楠叶氮含量受形态变异影响小,叶碳磷含量都随着叶形态变异而产生变化。

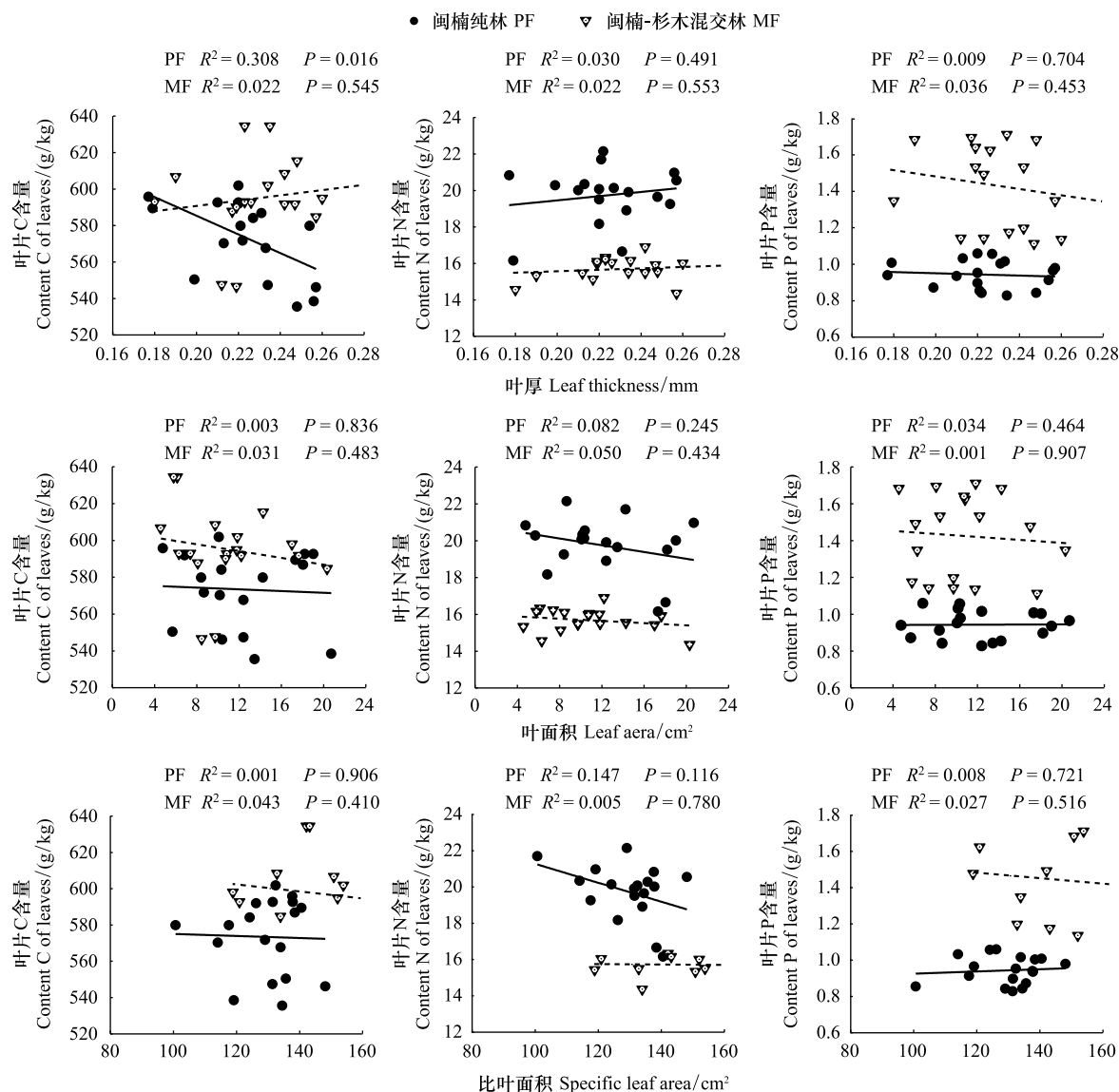


图 1 混交与纯林闽楠叶形态与 C、N、P 含量的相关关系

Fig.1 The Correlation coefficients between *Phoebe bournei* leaf functional traits and C, N, P contents of pure and mixed forests

MF: 闽楠-杉木混交林, *Phoebe bournei* and Chinese fir mixed forest; PF: 闽楠纯林 *Phoebe bournei* pure forest

## 2.3 叶片 C、N、P 化学计量比的差异性

混交模式对闽楠叶片的 C、N、P 化学计量比也产生了影响(图 2)。纯林中闽楠叶片 C:N、C:P 和 N:P 平均值分别为 29.27、610.87 和 21.10, 95% 置信区间分别为 25.68—36.49、552.92—678.99 和 16.04—25.40, 混交林中闽楠叶片 C:N、C:P 和 N:P 平均值分别为 37.97、427.56 和 11.29, 95% 置信区间分别为 33.93—40.71、



433.66—539.96 和 8.93—14.30。混交林闽楠叶片 C:N 提升了 22.91%, 而 C:P 和 N:P 分别降低了 42.87% 和 86.89%。混交造林模式闽楠叶片化学计量比性状方差分析结果表明, C:N、C:P 和 N:P 差异性均达到极显著 ( $P<0.001$ , 图 2), 表明混交造林对闽楠叶片 C:P 和 N:P 性状有较大的影响。

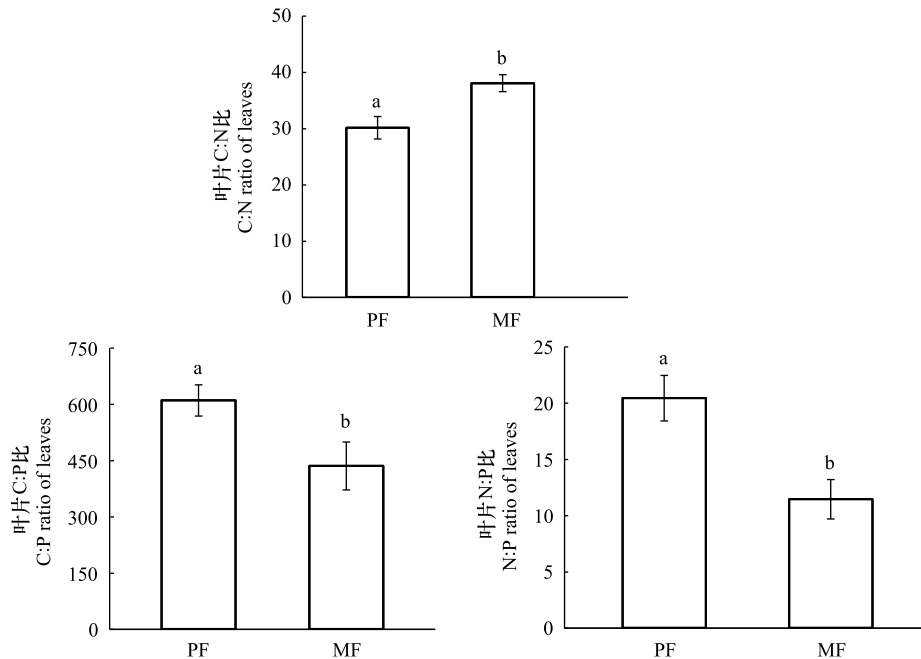


图 2 闽楠纯林与混交林叶片 C、N、P 化学计量比的差异比较

Fig.2 Comparisons of the differences of C, N, P stoichiometric ratio of *Phoebe bournei* leaves between mixed and pure forests

不同小写字母表示纯林与混交林间差异极显著 ( $P<0.001$ ); 图中数据为平均值 $\pm$ 标准差

纯林与混交林闽楠叶片 LT、LA、SLA 形态性状与叶片 C:P 和 N:P 相关性分析 (图 3) 表明, 混交对闽楠叶片形态性状与 C:P 和 N:P 的相关性均没有达到显著性 ( $P>0.05$ ), 但混交叶片的 C:P 和 N:P 均明显变小, 表明混交林闽楠叶片的 C:P、N:P 受 LA、SLA 变异影响在变小, 受 LT 变化的影响增加了。

#### 2.4 闽楠叶形态及交互作用对其化学计量比的影响

从造林模式、叶形态及其交互作用对叶 C、N、P 化学计量比性状的协方差分析 (表 4) 可以看出, 闽楠造林

表 4 造林模式与叶形态及其交互作用对 C、N、P 化学计量比性状的影响

Table 4 Effects of Afforestation Mode, Leaf Shape and Their Interaction on C, N, P Stoichiometric Characters

变异来源 Source of variation	C:N		C:P		N:P	
	F	P	F	P	F	P
造林模式 (F)	0.607	0.443	1.679	0.209	2.144	0.157
叶厚 (LT)	0.506	0.493	2.315	0.142	0.120	0.733
叶面积 (LA)	0.009	0.927	0.319	0.578	0.260	0.615
比叶面积 (SLA)	0.385	0.540	0.140	0.712	0.685	0.417
F $\times$ LT	10.740	0.003	0.699	0.412	5.576	0.027
F $\times$ LA	0.090	0.762	0.866	0.362	0.113	0.740
F $\times$ SLA	2.839	0.106	0.016	0.853	0.003	0.959
F $\times$ LT $\times$ SA	0.041	0.960	0.036	0.964	0.148	0.863
F $\times$ LA $\times$ SLA	0.248	0.783	0.009	0.991	0.026	0.974

F: 造林模式, Forest type; LT: 叶片厚度 Leaf thickness; LA: 叶面积 Leaf area; SLA: 比叶面积 Specific leaf area



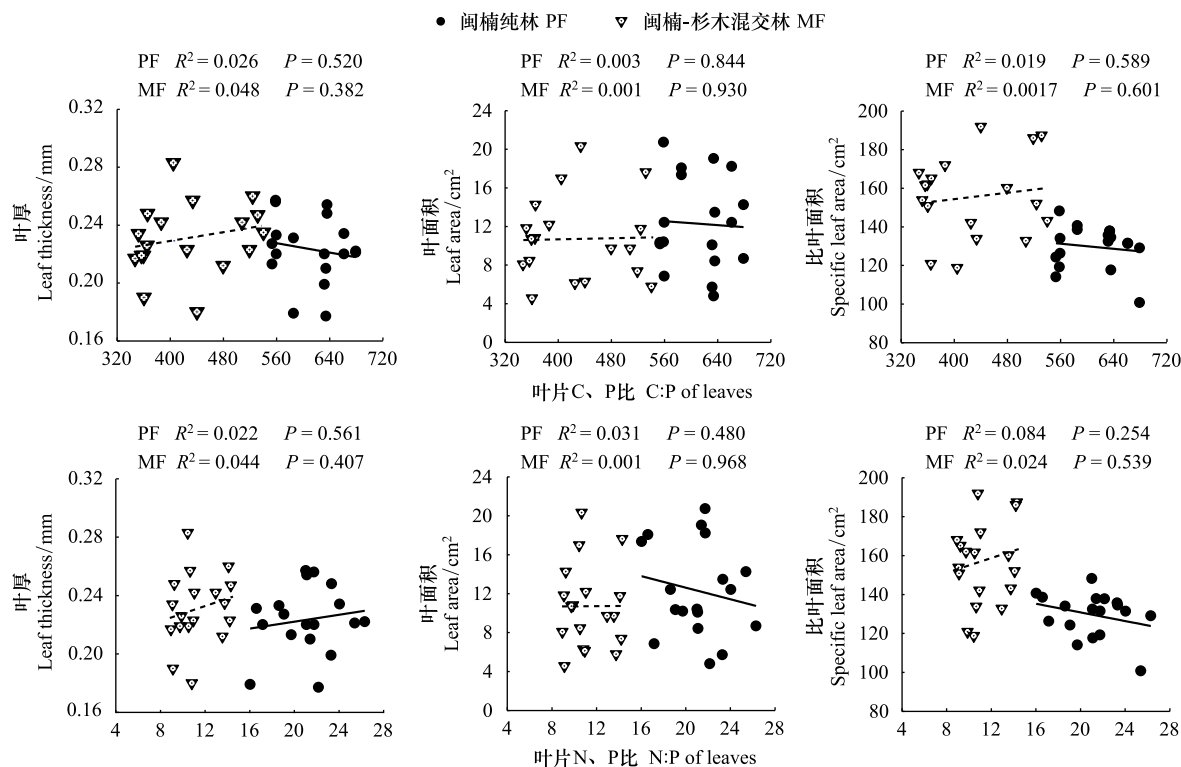


图3 混交林与纯林闽楠叶形态与化学计量比的相关性

Fig.3 The Correlation coefficients between *Phoebe bournei* leaf functional traits and stoichiometric ratios of pure and mixed forests

模式与叶厚、叶面积、比叶面积及其交互作用对叶片 C:N、C:P、N:P 产生一定的影响, 闽楠混交模式对叶片 N:P 影响较大 ( $P=0.157$ ), 叶厚对叶片 C:P 影响较大 ( $P=0.142$ ), 但影响还没有达到显著性 ( $P>0.05$ ), 造林模式叶面积、比表面积变异对叶片 C:N、C:P、N:P 影响很小, 闽楠混交模式与叶厚交互作用, 对叶片 C:N、N:P 的影响达到显著性 ( $P<0.05$ )。

由主成分分析 (Principal Component Analysis, PCA) 图 4 可以看出, 闽楠纯林与混交林分别对不同的性状指标造成了影响。在闽楠纯林中, LN、N:P、C:P 以及 LT 是受影响最大的 4 个指标; 而在闽楠混交林中, LA、C:N、LP、LC 以及 SLA 受到的影响最大。

## 2.5 混交对闽楠叶功能性状可塑性的影响

以闽楠纯林叶片功能性状为参照, 计算混交林闽楠叶片的 LC、LA、LT、SLA、LN、LP、N:P 功能性状可塑性指数 (图 5), 分别为 0.04、0.17、0.09、0.08、0.23、0.33、0.19, 其中, 叶片性状中叶氮含量、磷含量的可塑性变化较敏感 ( $0.20 < PPI < 0.60$ ), 而叶厚、叶面积、比叶面积、叶碳含量和氮磷比的可塑性变化最不敏感 ( $PPI < 0.20$ )。对混交模式下闽楠叶功能性状的可塑性指数大

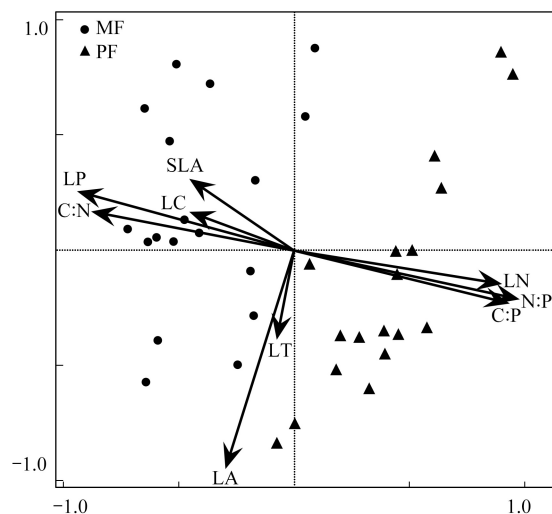


图4 闽楠叶功能性状的主成分分析 (Principal Component Analysis, PCA)

Fig.4 PCA analysis of leaf functional trait on *Phoebe bournei* pure and mixed forests

LT: 叶片厚度 Leaf thickness; LA: 叶面积 Leaf area; SLA: 比叶面积 Specific leaf area; LC: 叶片碳含量 Leaf carbon content; LN: 叶片氮含量 Leaf nitrogen content; LP: 叶片磷含量 Leaf phosphorus content



小进行了排序(图5),叶性状可塑性变化趋势为  $LP > LN > N:P > LA > LT > SLA > LC$ , 总体呈现为叶化学特征可塑性指数大于叶形态可塑性指数。在叶功能性状指标中, 叶磷含量、氮含量和叶面积三项性状变异性最大( $CV > 20\%$ ), 而叶厚和比叶面积性状变异性最小( $CV < 10\%$ ), 可塑性变化最敏感, 往往具有较大的变异性。混交对闽楠叶片生长响应程度(PPI)与其变异性(CV)之间相关关系(图6), 符合线性方程拟合关系:  $y = 0.0124x - 0.0199$ ,  $R^2 = 0.854$ ,  $P < 0.01$ 。

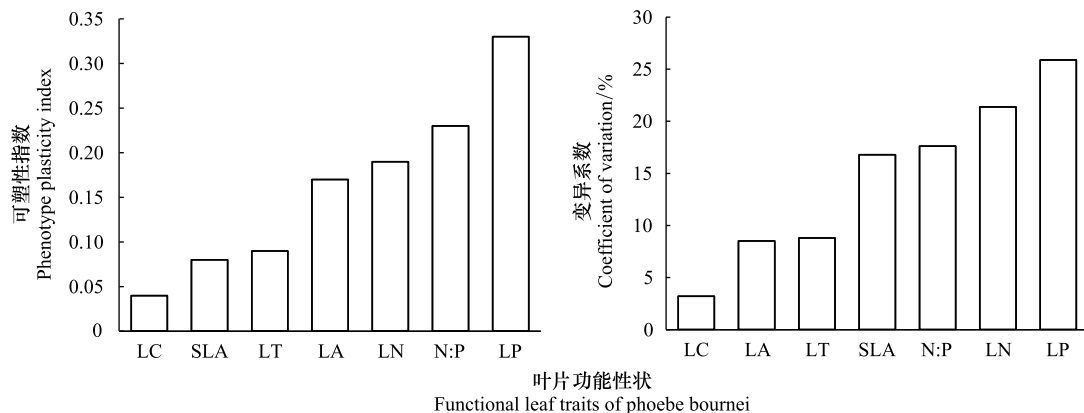


图5 混交模式下闽楠叶功能性状的表型可塑性指数(PPI)与变异系数(CV)

Fig.5 Phenotype plasticity index (PPI) and Variation of coefficient (CV) of *Phoebe bournei* functional leaf traits in mixed forest

### 3 讨论

#### 3.1 闽楠形态性状对混交模式的适应

叶功能性状与生长环境密切相适应,植物通过调节叶片形态结构及内部生理特征来适应林分环境的变化,将这种变化体现在植物功能性状特征上<sup>[10]</sup>。本文研究表明,混交林中闽楠叶片不但具有相对较高的LA、SLA,树木密度大的生长环境,有利于叶片增大叶面积获得更多的光资源,而且减小了LT,利于光强度到达叶片内部叶绿体,缩短CO<sub>2</sub>在叶内的传导距离,使得叶片具有更高的光合能力<sup>[28]</sup>,使得叶片的功能性状朝更加适应环境的方向发展。同时,闽楠在树高、冠幅和树高胸径比等形态上提高了对混交的适应性,闽楠与杉木混交,闽楠的冠幅大、枝叶茂密,而杉木为针叶树种,树冠小,枝叶稀疏,二者树木混交改善了群落和林冠结构,有利于林木形态互补特性,为闽楠生长提供更多光照资源。这表现与杉木混交林中,影响闽楠生长过程中叶片性状变异,主要不是对阳光的竞争,而是对N、P养分的竞争。

#### 3.2 闽楠叶化学性状对混交模式的响应

一般来说,植物的生态位越相似,竞争也就越激烈<sup>[29]</sup>,纯林中闽楠个体由于具有相似的生态习性,个体之间对空间资源的竞争剧烈。闽楠与杉木混交,二者在不同生长阶段对资源需求各异,相对闽楠纯林中的竞争压力低,植物留存在抗逆组织中的磷素减少,所以LP显著降低;另外,叶氮含量相对偏高,这可能是由于混交林中闽楠的光合能力和生长速率受限较小,叶片会通过增加氮的投资来满足对氮的较高需求。叶片的N:P

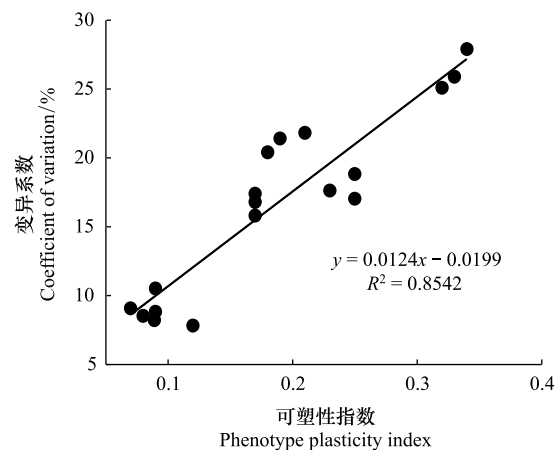


图6 混交林闽楠叶功能性状变异系数(CV)与可塑性指数(PPI)的相关关系

Fig.6 The Correlation coefficients between variation of coefficient (CV) and Phenotype plasticity index (PPI) of *Phoebe bournei* leaf functional traits in mixed forest



可以作为判断植物生长是否受到养分限制的重要指标<sup>[30]</sup>。Koerselman 等<sup>[31]</sup>对欧洲湿地植物的研究发现,当植物 N:P 大于 16 时,植物生长受磷元素的限制;N:P 小于 14 时植物生长受氮元素的限制,介于中间则被认为受两者共同限制。本研究中闽楠叶片 N:P 的变化规律反映了混交林主要受磷元素的制约,纯林受到氮、磷元素的共同制约。混交模式下闽楠叶片氮磷含量的变化一方面受到植物自身供应需求的影响,另一方面混交模式能够通过改变林内土壤状况来影响植物养分含量<sup>[17]</sup>。土壤养分与植物叶片性状的关系试验还有待进一步研究。

### 3.3 闽楠叶片性状间的关系

在全球尺度上,比叶面积、叶寿命、叶碳含量、叶磷含量及单位物质的光合能力等互相具有密切的相关性<sup>[2,32]</sup>。Stearns<sup>[33]</sup>认为,通常植物可利用的资源总量是有限的,植物对某一功能性状的资源投入较多,必然会减少对其他性状的资源投入。本研究中,混交林中闽楠 SLA 与 LA、LN 的内在联系更为紧密,而与 LT 的相关程度减弱,SLA 一定时,混交模式下闽楠趋于更小的 LT 和更高的 LA、LN,反映了植物灵活的资源分配策略:混交模式下林内环境条件较为优越,为了最大化地满足生长,闽楠可能将大部分物质用于建设光合组织,如增大光捕获面积,从而导致“防御性的投入”较少,叶厚降低;N:P 与 LP 在混交林内的相关强度低于纯林,反映了闽楠在两种林分内对养分需求的差异。此外,本研究表明,混交林内 LN 与 LP 含量趋于正相关关系,这与前人的结论一致<sup>[34]</sup>,而在纯林内,LN 与 LP 关系未达到显著水平,原因可能在于制约 N、P 的环境因子不同<sup>[34]</sup>。闽楠在纯林和混交林中叶功能性状相关性的差异,表明植物性状的权衡关系会沿环境梯度发生相应的动态变化,即环境因子既改变植物性状,也控制和影响植物性状间的关系从而影响植物的资源利用策略。

### 3.4 闽楠叶功能性状的表型可塑性

本文用闽楠纯林叶片为参照系,研究混交林闽楠叶片 7 种性状的表型可塑性指数发现,LN(0.23)、LP(0.33)、N:P(0.19)可塑性幅度较大,而 LA(0.17)、LT(0.09)、SLA(0.08)、LC(0.04)的可塑性幅度相对较小,呈现为叶化学特征可塑性指数大于叶形态可塑性指数。试验结果表明利用闽楠与杉木树形态、叶形态和光能利用等差异性,叶厚、叶面积、比叶面积、叶碳含量和氮磷比的可塑性变化为不敏感( $PPI < 0.20$ )。在闽楠林混交杉木增加 1.5 倍密度,对闽楠叶片的功能性状影响较小。王振兴等<sup>[35]</sup>研究表明,闽楠幼树在光照强度降低时,采取了以地上部分生长为主的生存策略,也证明了闽楠林与杉木混交造林的可行性。本文计算闽楠叶片性状表型可塑性指数 PPI 为 0.04—0.33,叶氮含量、磷含量的可塑性变化较敏感( $PPI > 0.20$ ),表明叶片化学性状的可塑性比叶形态的可塑性的表现更为快速,这与 Siefert 等<sup>[36]</sup>得到的结论一致。N、P 通常限制植物生长和植被生产力,由于闽楠混交林分密度增加了 3 倍,对养分资源的种间竞争在植物叶片生理活动过程中呈现积极的响应<sup>[37]</sup>。本研究中闽楠叶片性状表型可塑性指数排序与变异系数的排序结果不一致,闽楠叶片不同性状在协同变化的同时可塑性变小的程度却有较大差异,这种非对称性在生态系统中普遍存在<sup>[38]</sup>,表明闽楠混交林充分利用树种间生态位的差异,其叶功能性状间的权衡关系发生了适应性调整。混交林闽楠叶片性状的表型可塑性指数结果,有助于通过选择适当的混交模式,探究大径材杉木与珍贵树种闽楠结合的林分经营模式,进一步提高林地生产力,发挥植物更大的生长潜力,实现闽楠混交林的可持续经营。

## 4 结论

混交模式使闽楠叶功能性状除碳含量差异不显著外,叶厚、叶面积、比叶面积、叶氮、叶磷、C:N、C:P、N:P 都产生了显著性差异,叶片 C:N 提升了 22.91%,而 C:P 和 N:P 分别降低了 42.87% 和 86.89%。混交使闽楠叶 LC、LN、LP 含量与 LT、LA、SLA 相关性均发生清楚的变化,对其叶厚、叶面积、比叶面积及其交互作用对叶片 C:N、C:P、N:P 产生一定的影响,叶片表型可塑性指数分布在 0.04—0.33 之间,叶氮含量、磷含量的可塑性变化较敏感,且变异性较大,表明了闽楠与杉木混交模式对闽楠叶形态性状可塑性变化影响较小,没有受到生长空间和光资源的限制,闽楠杉木混交是一种较好的造林模式。但闽楠叶氮、磷含量的可塑性在混交模式中非常敏感,表明生长过程中可能会受到 N、P 的限制,在培育过程中应注意 N 肥和 P 肥的及时补充。



## 参考文献 (References):

- [ 1 ] Damián X, Ochoa-López S, Gaxiola A, Fornoni J, Domínguez C A, Boege K. Natural selection acting on integrated phenotypes: covariance among functional leaf traits increases plant fitness. *New Phytologist*, 2020, 225(1):546-557.
- [ 2 ] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985):821-827.
- [ 3 ] Poorter L, Bongers F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 2006, 87(7):1733-1743.
- [ 4 ] Chen Z H, Zha T S, Jia X, Wu Y J, Wu B, Zhang Y Q, Guo J B, Qin S G, Chen G P, Peltola H. Leaf nitrogen is closely coupled to phenophases in a desert shrub ecosystem in China. *Journal of Arid Environments*, 2015, 122:124-131.
- [ 5 ] 祝介东, 孟婷婷, 倪健, 苏宏新, 谢宗强, 张守仁, 郑元润, 肖春旺. 不同气候带间成熟林植物叶性状间异速生长关系随功能型的变异. *植物生态学报*, 2011, 35(7):687-698.
- [ 6 ] 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.
- [ 7 ] Messier J, Lechowicz M J, McGill B J, Violle C, Enquist B J. Interspecific integration of trait dimensions at local scales: the plant phenotype as an integrated network. *Journal of Ecology*, 2017, 105(6):1775-1790.
- [ 8 ] Pigliucci M. *Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2001:125-128.
- [ 9 ] de Kroon H, Huber H, Stuefer J F, van Groenendaal J M. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *The New Phytologist*, 2005, 166(1):73-82.
- [ 10 ] 殷东生, 沈海龙. 森林植物耐荫性及其形态和生理适应性研究进展. *应用生态学报*, 2016, 27(8):2687-2698.
- [ 11 ] Garnier E, Shipley B, Roumet C, Laurent G. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 2001, 15(5):688-695.
- [ 12 ] Westoby M. A Leaf-Height-Seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 1998, 199(2):213-227.
- [ 13 ] 冯秋红, 史作民, 董莉莉, 刘世荣. 南北样带温带区栎属树种功能性状间的关系及其对气象因子的响应. *植物生态学报*, 2010, 34(6):619-627.
- [ 14 ] 刘玉平, 刘贵峰, 达福白乙拉, 程伟燕, 陈志婧, 姜丽丽. 地形因子对大青沟自然保护区不同森林群落叶性状的影响. *林业科学*, 2017, 53(3):154-162.
- [ 15 ] 道日娜, 宋彦涛, 乌云娜, 霍光伟, 王晓朦, 徐志超. 克氏针茅草原植物叶片性状对放牧强度的响应. *应用生态学报*, 2016, 27(7):2231-2238.
- [ 16 ] 张常隆, 李扬苹, 冯玉龙, 郑玉龙, 类延宝. 表型可塑性和局域适应在紫茎泽兰入侵不同海拔生境中的作用. *生态学报*, 2009, 29(4):1940-1946.
- [ 17 ] Falster D S, Duursma R A, FitzJohn R G. How functional traits influence plant growth and shade tolerance across the life cycle. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(29):E6789-E6798.
- [ 18 ] 吴漫玲, 朱江, 朱强, 黄小, 王进, 刘易. 星斗山常绿落叶阔叶混交林木本植物叶功能性状及其多样性特征分析. *西北植物学报*, 2019, 39(9):1678-1691.
- [ 19 ] 胡耀升, 么旭阳, 刘艳红. 长白山森林不同演替阶段比叶面积及其影响因子. *生态学报*, 2015, 35(5):1480-1487.
- [ 20 ] 李西良, 侯向阳, 吴新宏, 萨茹拉, 纪磊, 陈海军, 刘志英, 丁勇. 草甸草原羊草茎叶功能性状对长期过度放牧的可塑性响应. *植物生态学报*, 2014, 38(5):440-451.
- [ 21 ] Van Kleunen M, Fischer M. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 2005, 166(1):49-60.
- [ 22 ] 成向荣, 邢文黎, 苑海静, 熊静, 虞木奎. 披针叶茴香对变化光环境的表型可塑性. *生态学报*, 2019, 39(6):1935-1944.
- [ 23 ] Brown J H, Whitham T G, Ernest S K M, Gehring C A. Complex species interactions and the dynamics of ecological systems: long-term experiments. *Science*, 2001, 293(5530):643-650.
- [ 24 ] Búz S, Homeier J. Functional traits determine tree growth and ecosystem productivity of a tropical montane forest: Insights from a long-term nutrient manipulation experiment. *Global Change Biology*, 2018, 24(1):399-409.
- [ 25 ] Kumar M B, Jose S. Phenotypic plasticity of roots in mixed tree species agroforestry systems: review with examples from peninsular India. *Agroforestry Systems*, 2018, 92(1):59-69.
- [ 26 ] Balvanera P, Pfisterer A B, Buchmann N, He J S, Nakashizuka T, Raffaelli D, Schmid B. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 2006, 9(10):1146-1156.



- [27] Valladares F, Sanchez-Gomez D, Zavala M A. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*, 2006, 94(6):1103-1116.
- [28] Parkhurst D F. Diffusion of CO<sub>2</sub> and other gases inside leaves. *New Phytologist*, 1994, 126(3):449-479.
- [29] 孙澜, 苏智先, 张素兰, 严贤春, 邹利娟. 马尾松-川灰木人工混交林种内、种间竞争强度. *生态学杂志*, 2008, 27(8):1274-1278.
- [30] Gusewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, 164(2):243-266.
- [31] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6):1441-1450.
- [32] 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.
- [33] Stearns S C. *The Evolution of Life Histories*. Oxford: University Press, 1992.
- [34] 陈婵, 王光军, 赵月, 周国新, 李栋, 高吉权. 会同杉木器官间 C、N、P 化学计量比的季节动态与异速生长关系. *生态学报*, 2016, 36(23):7614-7623.
- [35] 王振兴, 朱锦懋, 王健, 汪滢, 卢钰茜, 郑群瑞. 闽楠幼树光合特性及生物量分配对光环境的响应. *生态学报*, 2012, 32(12):3841-3848.
- [36] Siefert A, Violle C, Chalmandrier L, Albert C H, Taudiere A, Fajardo A, Aarssen L W, Baraloto C, Carlucci M B, Cianciaruso M V, de L Dantas V, de Bello F, Duarte L D S, Fonseca C R, Freschet G T, Gaucherand S, Gross N, Hikosaka K, Jackson B, Jung V, Kamiyama C, Katabuchi M, Kembel S W, Kichenin E, Kraft N J B, Lagerström A, Le Bagousse-Pinguet Y, Li Y Z, Mason N, Messier J, Nakashizuka T, Overton J M, Peltzer D A, Pérez-Ramos I M, Pillar V D, Prentice H C, Richardson S, Sasaki T, Schamp B S, Schöb C, Shipley B, Sundqvist M, Sykes M T, Vandewalle M, Wardle D A. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, 2015, 18(12):1406-1419.
- [37] Tong R, Zhou B Z, Jiang L N, Ge X G, Cao Y H. The growth of Chinese fir is limited by nitrogen: Evidences from N:P ratio, N or P variability and NuRE based on a regional investigation. *Forest Ecology and Management*, 2020, 460:117905.
- [38] Peng S S, Piao S L, Ciais P, Myneni R B, Chen A P, Chevallier F, Dolman A J, Janssens I A, Peñuelas J, Zhang G X, Vicca S, Wan S Q, Wang S P, Zeng H. Asymmetric effects of daytime and night-time warming on northern Hemisphere vegetation. *Nature*, 2013, 501(7465):88-92.