

DOI: 10.5846/stxb202006031431

杨巧, 朱润军, 杨畅宇, 李仕杰, 程希平. 基于树形结构的木棉叶功能性状差异性研究. 生态学报, 2022, 42(7): 2834-2842.

Yang Q, Zhu R J, Yang C Y, Li S J, Cheng X P. Variation in leaf functional traits of *Bombax ceiba* Linnaeus communities based on tree structure. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(7): 2834-2842.

基于树形结构的木棉叶功能性状差异性研究

杨 巧, 朱润军, 杨畅宇, 李仕杰, 程希平*

西南林业大学地理与生态旅游学院, 昆明 650224

摘要: 叶功能性状不仅反应植物对资源的利用能力, 还涉及植物对自身结构和环境的生存适应策略。以不同生长阶段的木棉为研究对象, 于 2019 年 12 月实地测量树高、冠幅等 5 个主要树形因子和采样测定叶面积、比叶面积、叶干物质含量、叶片含水量等 14 个叶功能性状, 分析其不同生长阶段的变化规律和相互关系, 探讨叶功能性状对树形结构的响应。结果表明: 不同生长阶段的木棉叶功能性状之间存在差异 ($P < 0.05$), 且表现出一定的相关性 ($P < 0.05$, $P < 0.01$); 木棉叶片的面积、长度、宽度、周长、鲜重、饱和重、干重、比叶质量和干物质含量等功能性状是随生长阶段变化的主要指标。影响木棉叶片各性状的树形因子也不相同, 其中叶面积主要受到冠幅的影响, 叶片鲜重和饱和重主要受到枝下高的影响, 叶片干重和相对含水量主要受到树高的影响, 比叶面积、叶片含水量和干物质含量主要受到树高、尖削度的影响, 比叶质量主要受到胸径、尖削度、树高的影响。随着木棉的生长, 叶功能性状表现出受树形结构的影响而具有较强的表型可塑性, 有利于其适应内外环境的变化。因此, 叶功能性状之间的变化差异和相关组合, 反映了不同生长阶段的木棉对树形结构的适应性调整和对资源的利用策略, 在一定程度上为探索西双版纳热带雨林区的生态保护和可持续发展提供相关科学依据。

关键词: 树形结构; 生长阶段; 叶功能性状; 木棉; 西双版纳

Variation in leaf functional traits of *Bombax ceiba* Linnaeus communities based on tree structure

YANG Qiao, ZHU Runjun, YANG Changyu, LI Shijie, CHENG Xiping*

School of geography and ecotourism, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

Abstract: The leaf functional traits of plants not only reflect their abilities to use resources, but also represent their adaptation strategies to structural and environmental changes. Therefore, leaf functional traits are critical indicators of biogeochemical coupling in terrestrial ecosystems. In the present study, *Bombax ceiba* Linnaeus at different growth stages was taken as the main research subject, five main tree shape factors (i.e., height and crown breadth) were measured, and 14 leaf functional traits were quantified, including leaf area, specific leaf area, leaf dry matter content and leaf water content. We conducted the research in Menglun Town, Mengla County, Xishuangbanna Autonomous Prefecture in December 2019. We analyzed the changing patterns and mutual relations at different growth stages, and explored the responses of leaf functional traits to tree structure based on a variety of statistical analysis methods (i.e., One-way analysis of variance and multiple linear stepwise regression analysis). The results showed that leaf functional traits of *Bombax ceiba* Linnaeus differed in different growth periods (from primary growth stage to tertiary growth stage) ($P < 0.05$), although they were also correlated certainly ($P < 0.05$, $P < 0.01$). Principal component analysis showed that leaf area, leaf length, leaf width, leaf perimeter, leaf fresh weight, leaf saturated weight, leaf dry weight, leaf mass per area, and leaf dry matter content were the

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31860206)

收稿日期: 2020-06-03; 网络出版日期: 2021-12-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xipingcheng@swfu.edu.cn

main indicators with the increasing growth stage. The pattern of leaf functional traits was affected by various tree factors, which formed the best functional combination through the functional coordination among multiple characters so that plants could well adapt to environmental changes. We found that leaf area was mainly affected by the crown breadth. The leaf fresh weight and leaf saturated weight were mainly affected by the height to crown base. The leaf dry weight and leaf relative water content were mainly affected by the height, specific leaf area, leaf water content and leaf dry matter content were mainly affected by the height and taperingness, and leaf mass per area was mainly affected by the diameter, taperingness and height. With the growth of *Bombax ceiba* Linnaeus, the leaf functional traits showed strongly phenotypic plasticity influenced by tree structure, which was helpful to adapt to the changes in internal and external environment. Therefore, the variation and related combinations of leaf functional traits at different periods reflect the adaptability of *Bombax ceiba* Linnaeus to the tree structure and resource utilization strategies, which to a certain extent also provide relevant scientific basis for the exploration of the ecological protection and sustainable development of the tropical rain forest in Xishuangbanna.

Key Words: tree structure; growth period; leaf functional traits; *Bombax ceiba* Linnaeus; Xishuangbanna

植物在长期的进化和自然选择的过程中,通过调整结构和优化功能来适应生长所需主要资源以及环境因子的空间异质性,提高其生存、生长竞争能力^[1-3]。叶片作为植物体与环境接触最多的主要营养器官,叶功能性状(Leaf functional traits)受自身遗传因素和环境因子的共同影响,被认为是植物生长和发育中重要的易测形态学特性指标,不仅间接影响植物的繁殖、生存和生长,还反映植物对自身树形结构和外界环境的响应^[4-6]。

随着叶经济谱理论的提出,植物叶功能性状在不同树种、林龄等之间的差异及其与环境因子的关系成为生态研究的热点^[7-10]。通常,常绿树种的叶厚度、叶干物质含量和叶绿素含量高于落叶树种^[11]。随着林龄的增长,刺槐叶面积、比叶面积、含水量等呈先增大后减小的趋势,且土壤全氮含量是影响比叶面积的关键因子;也有研究表明比叶面积随着种群密度降低而逐渐减小,但水分利用效率却显著增加,对此影响最大气象因子是年均降水量、年均温度和年日照时数^[12-14]。油松叶面积、比叶面积等随海拔梯度升高呈降低趋势,而叶干物质含量、单位质量的氮含量等则呈相反趋势^[15]。综上所述,叶功能性状的研究主要侧重于同一物种在不同环境中的变化或相同环境中多个物种间的对比分析,而有关叶功能性状对树形结构的动态响应则相对较少。叶功能性状的变化不仅受环境的影响,还与自身系统发育息息相关,如植株高度、冠幅宽度等树形结构会影响光获取、热量负荷和种子扩散^[16-17]。因此,树形结构将直接或间接地影响叶功能性状的生理生态过程。

木棉(*Bombax ceiba* Linnaeus)作为我国热带和亚热带地区典型的指示性落叶植物,目前的研究主要集中在化学成分及药理作用、纤维的细微结构及性能、遗传多样性、育种与繁殖、栽培及管理、光合特性等方面^[18-27]。而木棉叶特性变化的研究则较少,尤其是不同生长阶段的木棉叶功能性状差异以及对树形结构的响应还有待进一步加强。为此,本文以不同生长阶段的木棉为研究对象,选取 14 个有代表性的叶功能性状进行差异分析及相关性分析,并分析其与主要树形结构的关系,以期解决以下几个问题:(1)不同生长阶段木棉叶功能性状是否存在差异?(2)其叶功能性状之间存在何种联系?(3)影响叶片主要功能性状的树形因子?研究结果有助于深入认识和揭示木棉的生态策略。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于云南省西双版纳自治州勐腊县勐仑镇境内,地貌以山原盆地和山丘沟谷镶嵌交错为主,土壤类型为砖红壤。海拔 480—1400m,年平均气温在 21—22℃ 之间,年均降水量 1200—1600mm,属热带季风气候。植被带属于热带季节雨林向灌木林过渡的森林,乔木主要以大药树(*Antiaris toxicaria* Lesch)、高榕(*Ficus altissima* Bi.)、木棉(*Bombax ceiba* Linnaeus)等为主,灌木以南山花(*Prismatomeris connate* Y.Z.Ruan)、粗叶木

(*Lasianthus chinensis* (Champ.) Benth) 等最为常见, 草本以冬叶 (*Barringtonia racemosa* (L.) Spreng)、耳草 (*Hedyotis auricularia* Linnaeus) 等为主。

1.2 样本采集与测量

通过野外实地调查, 在勐仑镇境内分别随机选取胸径小于 10cm (一级生长阶段)、大于等于 10cm 且小于等于 60cm (二级生长阶段)、大于 60cm (三级生长阶段) 的总计 30 株木棉, 每株木棉从东南西北四个方位的冠层中部外圈摘取充分伸展且健康完整 20 枚叶片, 用于叶功能性状的测量。

1.2.1 树形测定

树高 (Height, H)、胸径 (Diameter, D)、冠幅 (Crown breadth, CB) 和枝下高 (Height to crown base, HCB) 使用丈量尺测量, 从东西南北四个方位数分枝数 (Number of branches, NB), 并利用相机拍下木棉全貌, 使用 CAD 软件测算削尖度 (Taperingness, T)。

1.2.2 叶片性状测定

利用 CID 便携式激光叶面积仪 (CID CI-202, USA) 测定每片叶的长 (Leaf length, LL)、宽 (Leaf width, LW)、长宽比 (Leaf aspect ratio, R)、叶面积 (Leaf area, LA)、周长 (Perimeter, P)、形状因子 (Form factor, F); 通过岛津分析天平 (ATY124, Japan) 称其鲜重 (Leaf fresh weight, LFW)、然后将叶片在蒸馏水中浸泡至少 24h, 擦干叶片表面水后称其饱和重 (Leaf Saturated Weight, LSW); 将测定完的叶子放入编号的牛皮纸信封, 在 105℃ 中杀青 30min 后, 再在 (80±5)℃ 的烘箱中烘 48h 直至叶片达到恒重, 即为叶片干重 (Leaf Dry Weight, LDW)。叶片各功能计算公式如下:

比叶面积 (Specific leaf area, SLA) = LA/LDW

比叶质量 (Leaf mass per area, LMA) = LDW/LA

叶片干物质含量 (Leaf dry matter content, LDMC) = LDW/LSW

叶片含水量 (Leaf water content, LWC) = (LFW-LDW)/LDW×100%

叶片相对含水量 (Leaf relative water content, LRWC) = (LFW-LDW)/(LSW-LDW)×100%

1.3 数据处理

采用 EXCEL 2010、SPSS 20.0 和 Sigmaplot 14.0 对数据进行整理及统计分析。采用单因素 (one-way ANOVA) 方差分析和 Duncan 多重比较进行叶功能性状的差异分析, 采用 Pearson 法对木棉叶功能性状的各项指标进行相关性分析, 选用主成分分析法筛选木棉叶功能性状随生长阶段变化的主要指标, 并使用逐步回归分析法确定影响木棉叶功能性状的主要树形因子。(图表数据均为平均值±标准差)。

2 结果与分析

2.1 叶功能性状差异

叶功能性状是反映植物生长的核心指标, 随着木棉的生长, 其叶功能性状 (不) 存在显著差异 (图 1), 具体为木棉叶面积、比叶面积、叶片长度、长宽比、含水量随径级增大而降低, 呈现出一级>二级>三级生长阶段的规律, 但叶片长宽比和含水量在二、三级阶段不存在显著差异; 叶片宽度、周长、鲜重、饱和重、干重则先增大再减小, 呈现出二级>三级>一级生长阶段的变化趋势, 而宽度和周长在一、二级阶段不存在显著差异, 叶片各状态质量在二、三级阶段不存在显著差异; 叶片形状因子先减小再增大, 其变化趋势为: 一级>三级>二级生长阶段, 但其一、三级阶段不存在显著差异; 叶片相对含水量、比叶质量、叶片干物质含量随径级增大而增大, 其变化规律为: 三级>二级>一级生长阶段, 而叶片相对含水量和叶干物质含量在二、三级阶段不存在显著差异。

2.2 叶功能性状相关性分析及主成分分析

叶片按其表型特征、化学结构特性以及生长代谢分为形态性状 (叶长、宽、周长、长宽比)、结构性状 (形状因子、叶面积、比叶面积、比叶质量、叶干物质含量) 和生理性状 (叶鲜重、饱和重、干重、叶片含水量、相对含水量), 各性状的变化在一定程度上反应植物对树形结构的适应, 且各性状关系紧密 (表 1)。生理性状间 LWC

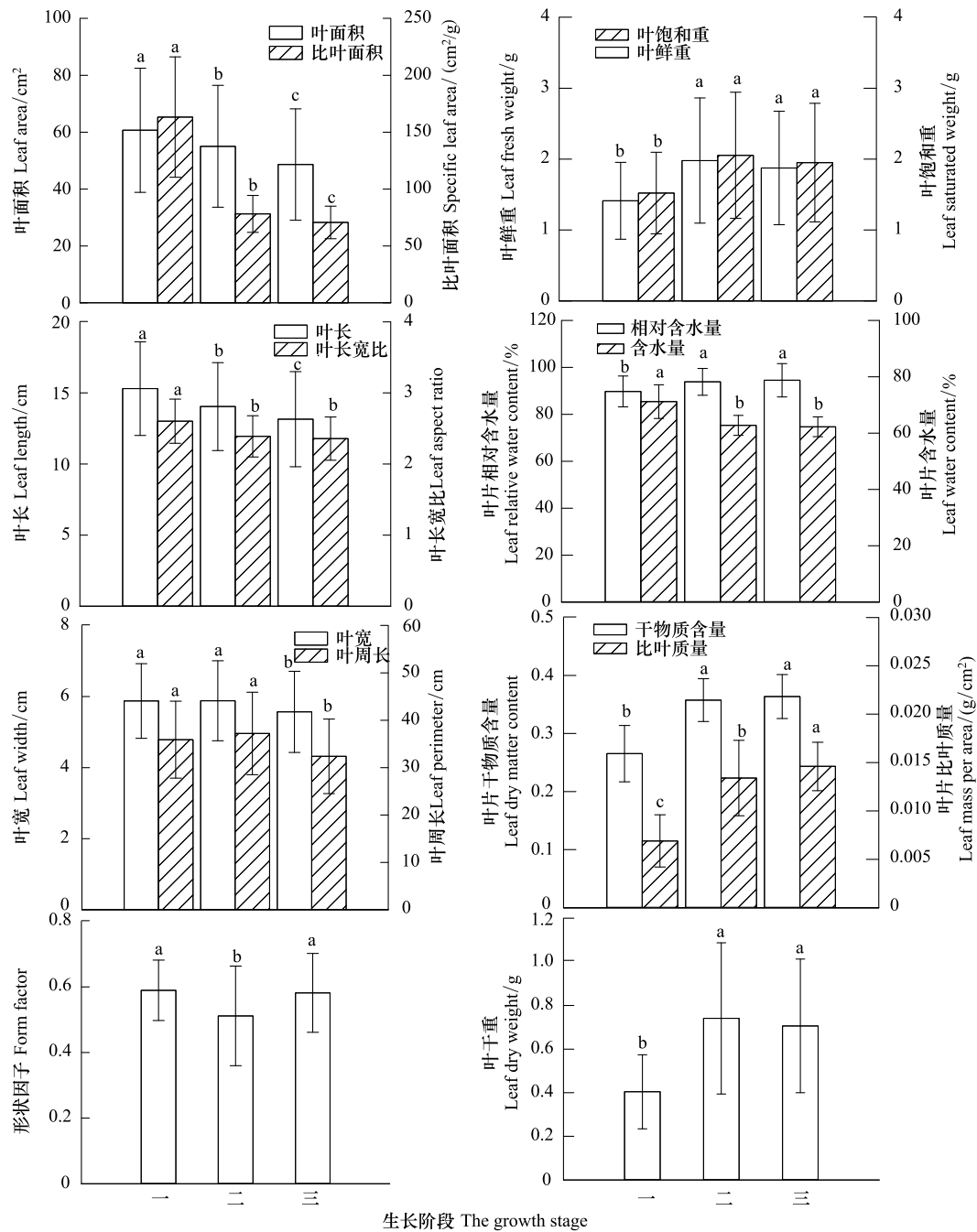


图 1 不同生长阶段木棉叶功能性状

Fig.1 Leaf functional traits of different growth periods *Bombax ceiba* Linnaeus communities不同字母表示差异显著性 ($P < 0.05$)

与 LFW、LSW、LDW 呈显著负相关;结构性状间 LDMC 与 LMA、SLA 与 F 和 LA 都呈显著负相关;形态性状间除 LW 与 R 之外均呈显著正相关。结构与形态性状中 F、LDMC 与形态性状呈显著负相关;LA 则与形态性状呈显著正相关;除 SLA 与 P 不相关之外,其余均呈显著正相关;LMA 与 LW 和 P 不相关,其余皆是负相关。结构与生理性状中 F 与 LWC、LRWC 不相关,其余皆是负相关;LA 与生理性状均是显著正相关;SLA 与 LWC 呈显著正相关,其余均是负相关;LMA、LDMC 与 LWC 呈显著负相关,其余皆是正相关。形态与生理性状中 R 与叶片重量不相关、与 LWC 呈显著负相关,其余均呈显著正相关。

表 1 木棉叶功能性状间的相关性系数

Table 1 Correlation coefficients among leaf functional traits of *Bombax ceiba* Linnaeus

性状 Traits	叶长 LL	叶宽 LW	周长 P	长宽比 R	形状因子 F	叶面积 LA	比叶 面积 SLA	比叶 质量 LMA	叶干物 质含量 LDMC	叶鲜重 LFW	叶饱和重 LSW	叶干重 LDW	叶片 含水量 LWC
叶宽 LW	0.830 **												
周长 P	0.881 **	0.841 **											
长宽比 R	0.590 **	0.051	0.364 **										
形状因子 F	-0.239 **	-0.167 **	-0.574 **	-0.193 **									
叶面积 LA	0.934 **	0.916 *	0.849 **	0.348 **	-0.087 *								
比叶面积 SLA	0.237 **	0.108 **	0.071	0.249 **	0.149 **	0.193 **							
比叶质量 LMA	-0.247 **	-0.064	-0.065	-0.331 **	-0.213	-0.213 **	-0.868 **						
叶干物质含量 LDMC	-0.255 **	-0.111 **	-0.097 **	-0.272 **	-0.089 **	-0.203 **	-0.876 **	0.832 **					
叶鲜重 LFW	0.692 **	0.815 **	0.739 **	0.079	-0.189 **	0.785 **	-0.351 **	0.353 **	0.276 **				
叶饱和重 LSW	0.702 **	0.810 **	0.739 **	0.105	-0.189 **	0.790 **	-0.340 **	0.336 **	0.234 **	0.985 **			
叶干重 LDW	0.514 **	0.671 **	0.604 **	-0.020	-0.191 **	0.609 **	-0.550 **	0.558 **	0.536 **	0.947 **	0.933 **		
叶片含水量 LWC	0.278 **	0.178 **	0.143 **	0.210 **	0.075	0.239 **	0.864 **	-0.802 **	-0.955 **	-0.202 **	-0.204 **	-0.481 **	
叶片相对含水量 LRWC	0.053	0.216 **	0.146 **	-0.239 **	-0.066	0.104 *	-0.150 **	0.198 **	0.242 **	0.289 **	0.153 **	0.245 **	0.050

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; LL:叶长 Leaf length; LW:叶宽 Leaf width; P:周长 Perimeter; R:叶长宽比 Leaf aspect ratio; F:形状因子 Form factor; LA:叶面积 Leaf area; SLA:比叶面积 Specific leaf area; LMA:比叶质量 Leaf mass per area; LDMC:叶干物质含量 Leaf dry matter content; LFW:叶鲜重 Leaf fresh weight; LSW:叶饱和重 Leaf Saturated Weight; LDW:叶干重 Leaf dry weight; LWC:叶片含水量 Leaf water content; LRWC:叶片相对含水量 Leaf relative water content

由主成分的初始因子载荷矩阵可知,木棉叶功能性状各指标的公因子方差较大,其中 LFW 的公因子方差最大,为 0.971;R 的公因子方差较小,为 0.721。按照 SPSS 分析中特征值>1 的原则,提取了 4 个特征值分别为 5.989、4.388、1.329、1.063 的主成分,这 4 个主成分的贡献率分别为 42.775%、31.343%、9.495%、7.589%,累计贡献率为 91.203%(>85%)(表 2),表明这 4 个主成分是叶功能性状变化的主要成分因素。通过对木棉叶功能性状的主成分分析结果表明,LA、LL、LW、P、LFW、LSW、LDW、LMA、LDMC 与第 1 主成分显著正相关,即可作为叶功能性状的主要指标;R、LWC、SLA 与第 2 主成分显著正相关;LRWC 与第 3 主成分显著正相关;F 与第 4 主成分显著正相关。

表 2 叶功能性状初始因子载荷矩阵及主成分贡献率

Table 2 Factor matrix and principal component contribution rate of leaf functional traits

指标 Indices	主成分 1 Principal component 1	主成分 2 Principal component 2	主成分 3 Principal component 3	主成分 4 Principal component 4	公因子方差 Communality variance
叶面积 LA	0.873	0.415	0.096	0.161	0.970
叶长 LL	0.832	0.488	-0.149	0.074	0.958
叶宽 LW	0.885	0.276	0.257	0.001	0.926
周长 P	0.883	0.300	-0.195	-0.242	0.966
长宽比 R	0.224	0.456	-0.663	0.154	0.721
形状因子 F	-0.326	0.049	0.574	0.704	0.933
叶鲜重 LFW	0.960	-0.151	0.143	0.075	0.971
叶饱和重 LSW	0.953	-0.126	0.073	0.158	0.954
叶干重 LDW	0.883	-0.413	0.073	0.120	0.970
叶片含水量 LWC	-0.121	0.910	0.239	-0.198	0.939
叶片相对含水量 LRWC	0.237	-0.178	0.559	-0.601	0.762
比叶面积 SLA	-0.223	0.917	0.126	-0.036	0.908
比叶质量 LMA	0.227	-0.906	-0.064	-0.076	0.883
叶干物质含量 LDMC	0.183	-0.932	-0.069	0.018	0.908
特征值 Eigenvalue	5.989	4.388	1.329	1.063	
贡献率 Contribution rate/%	42.775	31.343	9.495	7.589	
累计贡献率 Accumulative contribution rate/%	42.775	74.118	83.613	91.203	

2.3 树形结构差异及其对叶功能性状的影响

通过对比不同生长阶段木棉树形因子的差异可知(表3),木棉树高、冠幅、枝下高、分枝数都呈现出随着生长阶段的增加而增大的趋势,即三级>二级>一级生长阶段,而尖削度则表现为一级>三级>二级生长阶段。

表 3 不同生长阶段木棉树形结构的描述性统计

Table 3 Descriptive statistics for the different growth period of tree structure in <i>Bombax ceiba</i> Linnaeus communities					
生长阶段 The growth stage	树高 Height	冠幅 Crown breadth	枝下高 Height to crown base	分枝数 Number of branches	尖削度 Taperingness
一级生长阶段 Primary growth stage	1.616±0.639c	1.392±0.827c	0.679±0.512c	13.200±6.601c	100.090±12.239a
二级生长阶段 Secondary growth stage	16.443±4.832b	9.914±4.144b	6.250±2.163b	15.100±5.351b	94.280±11.032c
三级生长阶段 Tertiary growth stage	18.482±1.987a	17.059±3.947a	6.673±1.163a	18.700±4.254a	97.440±15.252b

同列不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

通过逐步回归分析木棉叶功能性状对树形因子的响应关系(表4),发现:叶面积与冠幅显著相关;叶片鲜重、饱和重与枝下高显著相关,叶片干重、相对含水量与树高显著相关;叶片含水量、比叶面积、干物质含量与树高、尖削度显著相关,在其回归方程中,树高的标准回归系数(分别为-0.824、-0.900、0.909)均大于尖削度的标准回归化系数(分别为-0.448、-0.354、0.428),表明树高是影响叶片含水量、比叶面积以及干物质含量的主要因子,而尖削度则是次要因子;叶片比叶质量与胸径、尖削度、树高显著相关,树高的标准化回归系数(0.732)大于其尖削度(0.369)、胸径(0.230),表明影响叶片比叶质量的主要是树高,其次是尖削度和胸径。因此,植物叶功能性状受冠幅、枝下高、尖削度、树高、胸径的共同影响。

表 4 叶功能性状与树形结构的逐步回归分析

Table 4 Stepwise regression analysis of leaf functional traits and tree structure			
性状 Traits	逐步回归方程 Stepwise regression equations	标准化系数 Standardization regressive coefficient	确定系数 R^2 Coefficient of determination
叶面积 LA	LA = 61.504-0.708CB	$B_{CB} = -0.456$	0.208
叶鲜重 LFW	LFW = 1.359+0.087HCB	$B_{HCB} = 0.575$	0.331
叶饱和重 LSW	LSW = 1.476+0.081HCB	$B_{HCB} = 0.538$	0.289
叶干重 LDW	LDW = 0.302+0.018H	$B_H = 0.676$	0.457
叶片含水量 LWC	LWC = 0.923-0.002T-0.006H	$B_T = -0.448, B_H = -0.824$	0.679
叶片相对含水量 LRWC	LRWC = 0.887+0.003H	$B_H = 0.617$	0.381
比叶面积 SLA	SLA = 308.521-5.717H-1.386T	$B_H = -0.900, B_T = -0.354$	0.748
比叶质量 LMA	LMA = -0.005+0.003D+0.000T+0.000H	$B_D = 0.230, B_T = 0.369, B_H = 0.732$	0.854
叶干物质含量 LMDC	LMDC = 0.079+0.002T+0.006H	$B_T = 0.428, B_H = 0.909$	0.780

H:树高 Height;D:胸径 Diameter;CB:冠幅 Crown breadth;HCB:枝下高 Height to crown base;T:削尖度 Taperingness

3 讨论

叶功能性状是叶片经济型谱中易测量的复合型结构参数指标。不仅能定量测定植物在单位叶面积的投入成本,值的高低也能反应植物对资源的获取能力、利用效率和对环境的适应策略^[28]。不同生长阶段的木棉叶功能性状变化明显,叶片形态、结构和生理性状各指标间有显著的相关性,且受树形发育的强烈影响。

3.1 不同生长阶段木棉叶功能性状的变化规律

植物的叶功能性状取决于自身的生理特性,由于木棉的生长具有阶段差异性,其叶功能性状的变化是适应这种差异的表现或反应形式之一。木棉生长的前期,通过增大叶面积、比叶面积增强捕光能力和光合速率,合成植株快速生长所需营养(图1);同时,叶片含水量的变化趋势也说明了木棉在生长初期的高代谢,共同满足其生理生长活动的旺盛,提高物种生存竞争能力(图1);而后进入生长稳定期或停滞期的木棉,通过减小叶

面积、比叶面积来降低植物的蒸腾作用,避免叶片消耗过多的养分、水分;叶片含水量的降低使木棉在生长后期代谢低、积累更多有效资源,此变化趋势也与众多的研究相符^[29-33]。叶片相对含水量对植物的抗旱育种和保水性状具有重要意义;叶干物质含量体现植物对养分的获取与保持能力,高叶干物质含量的植物能更好地锁住体内营养成分并减少流失,且抵抗雨水冲刷、风等物理侵害能力更强,也不会轻易地被动物踩踏和啃食;低比叶质量的植物具有快速的生长,高比叶质量植物则具有较高的资源利用和保持能力^[34-38]。木棉叶片相对含水量、干物质含量、比叶质量的变化规律都集中表现出在其生长阶段的后期比前期具有更强的抵御外界干扰和资源利用能力(图1)。

可见,随着木棉径级的改变,叶功能性状具较强的可塑性,整体体现出了生长前期的木棉为扩大生存竞争优势,资源的获取和流动相对较强;而生长后期的木棉更能充分有效利用资源维持生长,充分体现出植物随着自身结构的变化采取不同的资源利用策略来适应外界的改变。

3.2 叶片形态、结构和生理性状的耦合关系

植物叶功能性状间的作用并不是单独存在,而是关系密切,并通过不同性状组合的调整和平衡来适应环境^[39-40]。通常,在许多研究中比叶面积与叶干物质含量、比叶质量有极强的负相关关系^[41-43],本次研究中也体现出相同的关系;同时叶干物质含量与比叶面积的显著负相关是陆生植物群落中普遍存在的特征^[44-45],表明用于叶片构建的资源分配随叶大小而呈反向变化。叶片含水量与叶面积、比叶面积呈显著正相关(表1),有利于木棉合成保护组织,加快生长速度和竞争有限资源,也与前人的研究相一致^[12]。叶面积、比叶面积减小的同时叶片含水量也降低,表明木棉的代谢率下降,叶片养分资源流失减缓,叶片干物质含量也随即增加^[46]。叶片相对含水量与比叶质量、叶片干物质含量呈显著正相关,以及比叶质量与叶干物质含量显著正相关,说明木棉将更多干物质投入到抵御不良环境中,对物理胁迫的抵抗更强^[47-48]。因此,叶片形态、结构和功能性状的协同相关将最大程度地削弱由逆境导致的不利影响,进而影响植物形态的构建和生长。

3.3 叶功能性状对树形结构的响应

相关研究表明气象因子(降水量、温度、湿度等)、地形因子(海拔、坡向、坡度等)、土壤资源(全氮、全磷、有机碳含量等)会影响叶功能性状和树形结构^[13,49-52]。随着木棉生长阶段的改变,其树高、冠幅等也相应增加,以便更好地利用优势资源维持生长,而尖削度所呈现的规律表明在其生长的初期需扩展枝条来获得更多空间资源,合成快速生长期需要的养分(表3)。

本研究中,则通过植物本身的构造差异,尝试对叶功能性状与树形结构进行逐步回归分析。其结果显示,叶面积与冠幅呈现负相关,叶片含水量、比叶面积与树高、尖削度负相关,而干物质含量则相反。叶片鲜重、饱和重与枝下高呈正相关,说明其枝下高(即叶片的相对受光位置)越高,木棉叶片具有较强的养分获取能力。叶片干重、相对含水量与树高呈正相关,体现了木棉叶片在较高位置具有相对较强的资源优势,同时更具极端环境下的抗旱能力。比叶质量与树高、尖削度、胸径呈正相关,说明较高大的木棉具有更强的资源贮存(固水、固土)能力。综上,冠幅、枝下高、尖削度、树高、胸径是共同影响木棉叶功能性状的主要因子(表4)。

4 结论

植物通常通过对自身形态和生理特性的调整,来寻求合适的资源分配。本研究中随着木棉的生长,叶片所受的水热条件不同,其叶功能性状存在不同程度的差异和一定的相关性,整体体现出木棉生长的一级阶段具更快的资源流动速率,而在后期则更能稳定地适应自身和环境的变化。同时,冠幅、枝下高、尖削度、树高、胸径等树形因子形成不同的组合来影响木棉叶功能性状的变化。另外,人类活动(放牧强度、耕作方式等)和环境的差异(土地利用类型、海拔、坡向、降水、季节等)都可影响叶功能性状和树形结构。在未来的研究中,应增加对叶组织密度、气孔数量和特征等小尺度的测量,从多维度探究木棉生长的变化趋势,分析其与环境的关联,为今后进一步明确木棉生长策略提供科学依据。

参考文献 (References):

- [1] Mouton T L, Matheson F E, Stephenson F, Champion P D, Wadhwa S, Hamer M P, Catlin A, Riis T. Environmental filtering of native and non-native stream macrophyte assemblages by habitat disturbances in an agricultural landscape. *Science of the Total Environment*, 2019, 659: 1370-1381.
- [2] Wright I J, Dong N, Maire V, Prentice I C, Westoby M, Diaz S, Gallagher R V, Jacobs B F, Kooyman R, Law E A, Leishman M R, Niinemets Ü, Reich P B, Sack L, Villar R, Wang H, Wilf P. Global climatic drivers of leaf size. *Science*, 2017, 357(6354): 917-921.
- [3] 潘莹萍, 陈亚鹏. 叶片水力性状研究进展. *生态学杂志*, 2014, 33(10): 2834-2841.
- [4] 黄庆阳, 谢立红, 曹宏杰, 杨帆, 倪红伟. 五大连池火山山杨叶功能性状的变异特征. *北京林业大学学报*, 2021, 43(2): 81-89.
- [5] de Oliveira A C P, Nunes A, Rodrigues R G, Branquinho C. The response of plant functional traits to aridity in a tropical dry forest. *Science of the Total Environment*, 2020, 747: 141177.
- [6] Dutilleul P, Han L W, Valladares F, Messier C. Crown traits of coniferous trees and their relation to shade tolerance can differ with leaf type: a biophysical demonstration using computed tomography scanning data. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 172.
- [7] 何斌, 李青, 冯图, 薛晓辉, 李望军, 刘勇. 不同林龄马尾松人工林针叶功能性状及其与土壤养分的关系. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2020, 44(2): 181-190.
- [8] Oktavia D, Jin G Z. Variations in leaf morphological and chemical traits in response to life stages, plant functional types, and habitat types in an old-growth temperate forest. *Basic and Applied Ecology*, 2020, 49: 22-33.
- [9] da Silveira T I, Boeger M R T, Maranhão L T, de Melo J C F, Soffiatti P. Functional leaf traits of 57 woody species of the Araucaria forest, Southern Brazil. *Brazilian Journal of Botany*, 2015, 38(2): 357-366.
- [10] 闫晓俊, 钟波元, 陈廷廷, 张礼宏, 宋涛涛, 陈光水. 大气和土壤增温对杉木幼苗叶片功能性状的影响. *生态学报*, 2019, 39(15): 5653-5661.
- [11] 熊玲, 龙翠玲, 廖全兰, 薛飞. 茂兰喀斯特森林木本植物叶的功能性状及其相互关系. *应用与环境生物学报*, (2021-01-16). <https://kns.cnki.net/KCMS/detail/detail.aspx?dbcode=CJFQ&dbname=CAPJLAST&filename=YYHS2021012500A>.
- [12] 段媛媛, 宋丽娟, 牛素旗, 黄婷, 杨改河, 郝文芳. 不同林龄刺槐叶功能性状差异及其与土壤养分的关系. *应用生态学报*, 2017, 28(1): 28-36.
- [13] 宋光, 温仲明, 郑颖, 丁曼. 陕北黄土高原刺槐植物功能性状与气象因子的关系. *水土保持研究*, 2013, 20(3): 125-130.
- [14] 李群, 赵成章, 王继伟, 赵连春, 徐婷, 韩玲. 张掖湿地芦苇比叶面积和水分利用效率的关系. *生态学报*, 2017, 37(15): 4956-4962.
- [15] 刘思文, 艾也博, 刘艳红. 北京松山油松叶功能性状沿海海拔梯度的变化及其环境解释. *北京林业大学学报*, 2021, 43(4): 47-55.
- [16] 张晶, 左小安, 吕朋, 岳喜元, 张婧. 科尔沁沙地典型草地植物功能性状及其相互关系. *干旱区研究*, 2018, 35(1): 137-143.
- [17] 朱润军, 杨巧, 李仕杰, 杨畅宇, 程希平. 植物表型可塑性对环境因子的响应研究进展. *西南林业大学学报*, 2021, 41(1): 183-187.
- [18] Sichaem J, Inthanon K, Funnimid N, Phontree K, Phan H V T, Tran T M D, Niamnont N, Srikittiwan K, Sedlak S, Duong T H. Chemical Constituents of the Stem Bark of *Bombax ceiba*. *Chemistry of Natural Compounds*, 2020, 56(5): 909-911.
- [19] Bhargava S, Shah M B. Evaluation of efficacy of *Bombax ceiba* extract and its major constituent, mangiferin in streptozotocin (STZ)-induced diabetic rats. *Journal of Complementary & Integrative Medicine*, 2021, 18(2): 311-318.
- [20] Hassan M O. Leaf litter of *Bombax ceiba* L. threatens plant cover and floristic diversity in a new urban ecosystem. *Flora*, 2018, 242: 22-30.
- [21] Sheikh J, Singh N, Srivastava M. Functional dyeing of cellulose-based (Linen) fabric using *Bombax Ceiba* (Kapok) flower extract. *Fibers and Polymers*, 2019, 20(2): 312-319.
- [22] 郑艳玲, 马焕成, Robert S, 高柱, 郑元. 环境因子对木棉种子萌发的影响. *生态学报*, 2013, 33(2): 382-388.
- [23] 郑艳玲, 高柱, 马焕成. 木棉对不同浇水频率及持续干旱的生理响应. *林业科技*, 2017, 42(2): 1-5.
- [24] 吴金山, 王亚沉, 徐诗涛, 赵庆杰, 李英英, 于旭东. 3种木棉光合特性及碳汇能力研究. *华中师范大学学报: 自然科学版*, 2017, 51(1): 72-78.
- [25] 赵高卷, 徐兴良, 马焕成, 黄冬, 杨建军, 舒媛媛, 葛雯, 平盼. 红河干热河谷木棉种群的天然更新. *生态学报*, 2016, 36(5): 1342-1351.
- [26] 张永强, 沈海岑, 陈峥, 黄颂谊. 广州市异木棉属种质资源遗传评价. *中国农学通报*, 2018, 34(33): 74-83.
- [27] 李仕杰, 朱润军, 杨巧, 杨畅宇, 程希平. 不同生境下木棉幼苗光响应特性及最适模型拟合. *西部林业科学*, 2020, 49(5): 149-154.
- [28] 刘明秀, 梁国鲁. 植物比叶质量研究进展. *植物生态学报*, 2016, 40(8): 847-860.
- [29] 丁曼, 温仲明, 郑颖. 黄土丘陵区植物功能性状的尺度变化与依赖. *生态学报*, 2014, 34(9): 2308-2315.
- [30] 宋贺, 于鸿莹, 陈莹婷, 许振柱, 周广胜. 北京植物园不同功能型植物叶经济谱. *应用生态学报*, 2016, 27(6): 1861-1869.
- [31] Wright I J, Westoby M, Reich P B. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for

- leaf life span. *Journal of Ecology*, 2002, 90(3): 534-543.
- [32] 王飞, 郭树江, 樊宝丽, 张卫星, 王方琳, 韩福贵, 张裕年, 孙涛. 不同年代梭梭叶功能性状差异及其与土壤因子的关系. *草业科学*, 2020, 37(12): 2486-2496.
- [33] 董雪, 郝玉光, 辛智鸣, 李新乐, 段瑞兵, 刘芳, 赵英铭, 黄雅茹. 平茬年限和林龄对沙冬青叶片功能性状及土壤化学计量特征的影响. *草业学报*, 2019, 28(10): 122-133.
- [34] 李泽东, 李亦然, 周晓莹, 张如明, 程甜甜, 张永涛. 3 种华北石质山区造林树种抗旱性评价. *中国水土保持科学*, 2019, 17(5): 100-109.
- [35] 戚德辉, 温仲明, 杨士梭, 王红霞, 郭茹. 基于功能性状的铁杆蒿对环境变化的响应与适应. *应用生态学报*, 2015, 26(7): 1921-1927.
- [36] Gutschick V P, Wiegand F W. Optimizing the canopy photosynthetic rate by patterns of investment in specific leaf mass. *The American Naturalist*, 1988, 132(1): 67-86.
- [37] 曹永慧, 周本智, 葛晓改, 倪霞, 王小明. 毛竹比叶质量时空变化及对截雨干旱的响应. *林业科学研究*, 2019, 32(6): 31-39.
- [38] 邱东, 吴甘霖, 刘玲, 涂文琴, 陶冶. 城市香樟叶片干物质含量及比叶面积的时空变异. *云南大学学报: 自然科学版*, 2019, 41(3): 609-618.
- [39] 王敬哲, 陈志强, 陈志彪, 潘宗涛. 南方红壤侵蚀区不同植被恢复年限下芒萁叶功能性状对土壤因子的响应. *生态学报*, 2020, 40(3): 900-909.
- [40] 余华, 钟全林, 黄云波, 程栋梁, 裴盼, 张中瑞, 徐朝斌, 郑文婷. 不同种源刨花楠林下幼苗叶功能性状与地理环境的关系. *应用生态学报*, 2018, 29(2): 449-458.
- [41] de la Riva E G, Tosto A, Pérez-Ramos I M, Navarro-Fernández C M, Olmo M, Anten N P R, Marañón T, Villar R. A plant economics spectrum in Mediterranean forests along environmental gradients: is there coordination among leaf, stem and root traits?. *Journal of Vegetation Science*, 2016, 27(1): 187-199.
- [42] 黄雅茹, 马迎宾, 郝玉光, 张家祺, 张建平, 李帅, 马媛, 张冉昊. 乌兰布和沙漠绿洲防护林杨树叶片性状研究. *中国农业科技导报*, 2020, 22(5): 42-50.
- [43] 马迎宾, 黄雅茹, 苏智, 赵英铭, 张格, 刘明虎. 乌兰布和沙漠绿洲 3 种杨树叶片性状研究. *中南林业科技大学学报*, 2019, 39(8): 10-15.
- [44] 欧晓岚, 刘艳红. 不同坡向及径级油松异龄叶的功能性状. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2017, 41(4): 80-88.
- [45] Rosbakh S, Römermann C, Poschlod P. Specific leaf area correlates with temperature: new evidence of trait variation at the population, species and community levels. *Alpine Botany*, 2015, 125(2): 79-86.
- [46] 张秀芳, 穆振北, 林美娇, 江森华, 巩嘉欣, 游巍斌. 琅岐岛 4 种优势植物叶功能性状及其影响因子. *应用与环境生物学报*, 2020, 26(3): 667-673.
- [47] 冯家宝, 范顺祥, 侯煜飞, 尉永望, 马天蕊, 高英月, 张志东. 河北省森林草原区草本植物叶功能性状种间和种内变异. *东北林业大学学报*, 2021, 49(1): 23-28.
- [48] 李金航, 朱济友, Jandug C M B, 赵凯, 徐程扬. 干旱胁迫环境中黄栌幼苗叶功能性状变异与产地地理-气候因子的关系. *北京林业大学学报*, 2020, 42(2): 68-78.
- [49] 高林浩, 孙晗, 白雪卡, 代爽, 樊艳文, 刘超, 王襄平, 尹伟伦. 气候、系统发育对长白山乔灌木比叶面积与叶元素含量关系的影响. *北京林业大学学报*, 2020, 42(2): 19-30.
- [50] 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.
- [51] 全国明, 谢俊芳, 章家恩, 毛丹鹃. 氮、磷养分对飞机草营养器官表型可塑性的影响. *生态学杂志*, 2014, 33(10): 2625-2632.
- [52] 王宁, 陈浩, 董莹莹, 袁美丽. 土壤水分对入侵植物节节麦表型可塑性和化感作用的影响. *草地学报*, 2018, 26(2): 402-408.