

DOI: 10.5846/stxb202103230765

徐睿, 刘静, 王利艳, 颜耀, 马祥庆, 李明. 不同地理种源杉木根叶功能性状与碳氮磷化学计量分析. 生态学报, 2022, 42(15): 6298–6310.

Xu R, Liu J, Wang L Y, Yan Y, Ma X Q, Li M. Analysis of Root and leaf functional traits and C, N, P stoichiometry of *Cunninghamia lanceolata* from different provenances. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(15): 6298–6310.

不同地理种源杉木根叶功能性状与碳氮磷化学计量分析

徐 睿¹, 刘 静¹, 王利艳¹, 颜 耀¹, 马祥庆^{1,2}, 李 明^{1,2,*}

1 福建农林大学林学院, 福州 350002

2 国家林草局杉木工程技术研究中心, 福州 350002

摘要:为认识地理环境因子对不同种源杉木的影响及其响应和适应特征, 对生长在同质园的 7 个种源 3 年生杉木王幼树根、叶功能性状及碳氮磷化学计量与环境因子的关系进行了研究。结果表明: 不同地理种源杉木功能性状种源间变异系数为 7.3%—18.9%, 化学计量种源间变异系数为 1.6%—18.9%, 均小于 20%, 叶、根 C 含量变异系数较小, 说明 C 是植物体最稳定的元素。不同地理种源杉木幼树叶厚、比叶面积、叶组织密度、比叶重、叶干物质含量差异显著, 表明杉木叶片形态具有较强的可塑性来适应不同种源地地理环境变化。不同地理种源杉木根 N 含量、根 C:N 和根 C:P 差异极显著, 反映不同种源地气候与土壤养分对根系化学计量特征的潜在影响。江西文公山种源的杉木比叶面积最大, 比根长、根干物质含量最小; 安徽休宁种源的杉木叶片 C 含量、C:P、根 C:N、N:P 最小, 细根 N、P 含量最高; 江西安福山种源的杉木细根 C:N 最大, 叶片 N:P、细根 C、N、P 含量、C:N、C:P 最小。不同种源地经度与杉木叶组织密度、叶 C:P 呈极显著正相关。随着降水梯度升高, 不同种源杉木叶根 N:P、比叶面积、比叶重升高。随海拔升高和气温的降低, 叶片厚度增加, 叶组织密度减小, 叶干物质含量减小, 比叶面积减小。对不同地理种源杉木功能性状间的权衡关系分析表明, 不同种源杉木根比表面积与比叶面积呈显著负相关且与比叶重呈极显著正相关, 叶片及细根 N 含量与 P 含量均呈极显著正相关, 说明杉木叶、根面积存在关联性, 根长与根面积生长趋势相同, 根叶对 N、P 元素含量的响应也相同。

关键词: 地理种源; 杉木; 功能性状; 碳氮磷化学计量

Analysis of Root and leaf functional traits and C, N, P stoichiometry of *Cunninghamia lanceolata* from different provenances

XU Rui¹, LIU Jing¹, WANG Liyan¹, YAN yao¹, MA Xiangqing^{1,2}, LI Ming^{1,2,*}

1 College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

2 Chinese Fir Engineering Technology Research Center of National Forestry and Grassland Administration, Fuzhou 350002, China

Abstract: The relationship between leaf and root functional traits, carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) stoichiometry and environmental factors of 3-year-old ancient Chinese fir seedlings collected from 7 different geographical provenances and sown in a homogenous orchard was analyzed to reveal the influence of geographical environment factors on different provenances of the Chinese fir and their response and adaptation characteristics. The results showed that the coefficient of variation of functional traits was 7.3% to 18.9%, and the coefficient of variation of stoichiometry provenances was 1.6% to 18.9%. The coefficient of variation of C content in leaves and roots were relatively small, indicating that C is the most stable element in the Chinese fir. There were significant differences in leaf thickness, specific leaf area, leaf tissue density, specific leaf weight, and leaf dry matter content of Chinese fir from different geographical provenances, indicating

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31971674)

收稿日期: 2021-03-23; 网络出版日期: 2022-04-07

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: limingly@126.com

that Chinese fir leaf morphology had strong plasticity to adapt to the geographical environment variety of different provenances. The differences in root N content, root C:N and root C:P were extremely significant, reflecting the potential effects of climate and soil nutrients of different provenances on root stoichiometry. The provenance of Wengongshan Mountain in Jiangxi Province had the largest specific leaf area, but the specific root length and root dry matter content was the smallest. The contents of C and C:P in leaves and the C:N and N:P in roots of the Chinese fir from Xiuning, Anhui provenance were the smallest, and the contents of N and P in fine roots was the highest. The C:N of the fine roots from Anfushan, Jiangxi provenance was the largest, while the content of N:P in leaves, and the contents of C, N, P, C:N and C:P in fine roots were the smallest. The longitude of the different geographical provenance was significantly positively correlated with the leaf tissue density and leaf C:P. Following the precipitation gradient increases, the N:P of leaf root, specific leaf area, and leaf mass per area increased. With altitude increasing and temperature decreasing, leaf thickness increased, leaf tissue density decreased, leaf dry matter content decreased, and specific leaf area decreased. The analysis of the trade-off relationship between the functional traits of the Chinese fir from different provenances shows that the root specific surface area of different provenances is significantly negatively correlated with the specific leaf area, and extremely significantly positively correlated with the specific leaf weight. The N and P concentrations of leaf and root are extremely significant positive correlation, so there is a correlation between the leaf area and root area of Chinese fir, the growth of root length and root area have the same trend, and the corresponding N and P element contents of roots and leaves are also the same.

Key Words: provenances; *Cunninghamia lanceolata*; functional traits; C, N, P stoichiometry

植物功能性状是指植物体所具有的一系列与其定植、存活、生长和死亡密切相关的核心植物属性^[1]。作为连接植物与环境的桥梁,植物功能性状反映了植物不同物种或种群在长期进化过程中对生存环境的生长适应和竞争能力^[2]。植物中碳(C)、氮(N)磷(P)元素的化学计量特征能够反映植物的生长速率、养分利用效率和限制性元素及植物自身随环境的变化,是探讨生态系统和植物关系的新思路^[3-4],也为研究植物应对不同生境条件的功能性状权衡关系拓宽思路,因此,近年来被频繁应用于植物功能性状的研究中。地理分布广泛的同种植物在漫长的进化和演替过程中,会对长期气候地理环境变化产生适应性响应,从而形成特定的变异类型或地理种源,这也体现了植物对生长环境的长期适应策略^[5]。植物比叶面积、比根长等功能性状和 C、N、P 含量及其化学计量比在不同地理生境和不同物种之间变化很大,这些功能性状的变化,体现了植物体在生境差异较大的不同地理种源之间的适应性分化和表型可塑性。

植物根系和叶片是植物最为重要的功能器官,其功能性状和碳氮磷化学计量特征差异最能反映植物对异质性生存环境的适应策略和竞争能力^[6]。C、N、P 是植物体所必须的生命元素,也是植物生长发育的关键性限制元素,C、N、P 化学元素在植物生长代谢水平上的限制作用可通过化学计量来衡量^[7-8]。植物根系既要为植物从土壤中吸收养分和水分,又要将光合作用的产物转化成有机质返还土壤^[3]。当土壤环境发生变化时,根系会通过改变自身形态生理性状的方式来提高对其土壤养分的吸收能力^[9],同时也会使植物根系的化学计量随之改变^[10],从而有效提高植物对环境的适应性。尤其以直径小于 2mm 的细根对外界环境响应最为敏感,也最能反映植物根系随外界环境的变化^[11]。叶片在植物各功能器官中与环境接触面积最大、对环境响应最敏感^[12],可塑性较大,易受环境因子影响^[13]。叶片也是光合作用发生的器官,对植物的养分循环以及贮存养分有着重要作用^[14]。植物叶片功能性状具有相对稳定性、容易测量、并能很快量化的特性,且能反映植物对各种环境因子的生态适应性^[15],叶片结构和化学计量特征是反应植物生长地理环境的关键因素^[16]。

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)是我国南方人工造林的重要树种,水平分布在我国整个亚热带、热带北缘、暖温带南缘等气候区的 19 个省份,垂直分布在海拔 130-2900m 的丘陵山地,其面积和蓄积量约占全国人工乔木林主要优势树种的 1/5 和 1/4^[17-18]。目前杉木地理分布格局并不是按照经度和纬度进行地带性分化,而是表现出“多中心起源”的特点,俞新妥等将全国杉木划分为 9 个种源区和“三带五区”的分布区^[19]。不同种源杉木的生长、叶片光合、木材密度、养分利用效率等功能性状均存在较大差异^[20]。这些不同地理种

源杉木功能性状的差异,其实质可能为历史上分布极为广泛的杉木对不同生存环境的长期适应性响应而产生的分化。以往对不同地理种源杉木的研究中,通常较为关注其引种栽培后的速生性状差异,而忽略了不同种源间根、叶功能性状及化学计量特征的差异,也缺乏对这些性状特征与环境因子关系的探讨。因此,本研究选取采集自树龄百年以上、种源地较为明确的杉木王群体同质园扦插苗为研究对象,对 7 个不同地理种源的 3 年生杉木幼树进行根、叶功能性状及 C、N、P 化学计量分析,以期解决以下 3 个问题:(1)种源地气候是否可以解释不同种源的杉木根、叶主要功能性状与 C、N、P 计量的差异?(2)主要功能性状间是否存在权衡关系?(3)主要功能性状与 C、N、P 计量是否受种源地气候环境的影响?杉木王记录了当地气候环境因子的变化,形成了适应当地地理环境的独特功能性状和化学计量特征,对这些性状特征与气候环境因子相关性的分析能够探究不同种源杉木的适应性特征和功能性状权衡关系,也有助于认识当前杉木地理分布格局的形成原因^[21]。

1 研究方法

1.1 样品地理信息

试验所选用材料于 2016 年采集自 7 个不同地理种源的杉木王,2016 年,取不同地理种源杉木王顶端带顶芽的 2-3 节作为插穗,带回福建农林大学同质园圃进行扦插,将插穗根部蘸浓度为 100mg/L 的 ABT 生根粉的泥浆后,插入营养土育苗基质,等苗高达 40cm 后进行栽植。该同质园圃位于杉木中心产区,属中亚热带季风气候,温暖湿热、降水充沛、光照充足、土层深厚,适宜于杉木生长。本研究选取对杉木生长与分布有重要影响的种源地经纬度、海拔、积温、降水等气候环境因子进行功能性状与种源地地理环境因子的相关性分析。样品种源地经纬度和海拔通过手持 GPS 数据测量获得,气象数据来源于国家气象局气象数据中心(<http://data.cma.cn/>)采样点气象数据的近 30 年平均值获得(表 1)。

表 1 不同杉木王及种源地特征
Table 1 Stand characteristics of *C. lanceolata* from different provenances

种源地 Provenance	海拔/m Altitude	纬度 Latitude	经度 Longitude	年平均降水 Mean annual precipitation/ mm	年平均气温 Mean annual temperature/ ℃	1 月气温 January temperature/ ℃	7 月气温 July temperature/ ℃	>10℃年积温 Annual accumulated temperature of >10℃/℃	生长季均温 Mean temperature during the growing season/℃	生长季 降水量 Precipitation during the growing season/mm
四川泸定	1866	29°35'18"N	102°05'29"E	815.6	17.1	6.7	22.7	4517.5	17.63	541.1
安徽休宁	256	29°18'00"N	117°55'07"E	1748	16.5	4.2	27.9	5335.1	19.21	1378.6
江西文公山	168	28°39'25"N	117°47'60"E	1947	17.1	5.3	28.0	5571.5	19.73	1571.4
湖南常德	186	27°37'13"N	111°29'57"E	1365.9	17.4	5.0	28.0	5665.0	20.16	1032.35
浙江庆元	272	27°30'48"N	119°03'25"E	1746.9	18.0	7.6	27.3	5968.8	20.17	1436.1
江西安福山	564	23°52'25"N	114°30'56"E	1573.2	17.9	6.2	28.6	5890.8	20.39	1222.55
广西金秀	658	29°36'24"N	110°10'12"E	1722	17.6	9.2	24.3	6056.9	19.60	1357.6

1.2 样品采集

2019 年 11 月在 3 年生的不同种源杉木同质园圃中分别选取 5 株标准株,每株取从顶端向下数的第 2 节上 20 片中等大小的健康叶片用于叶片功能性状和 C、N、P 元素含量测定。采用收获法采集标准株直径小于 2mm 的细根,用于根功能性状测量及 C、N、P 元素含量测定。

1.3 功能性状的测量

使用千分之一天平测量杉木叶饱和鲜重,再使用 ImageJ 分析叶片扫描图以获得叶面积。叶片经 80℃烘干至恒重后测量干重,计算比叶面积、叶组织密度和比叶重。其中,比叶面积(Specific leaf area, SLA)=叶面积/叶干重,叶组织密度(Leaf tissue density, LTD)=叶干重/(叶面积×叶厚度)^[22],比叶重(Leaf mass per area,

LMA)= 叶干重/叶面积,叶干物质含量(Leaf dry matter content, LDMC)= 叶干重/叶饱和鲜重^[23]。使用千分之一天平称量杉木根饱和鲜重,再使用 WINRHIZO 根系分析系统扫描分析根表面积。根经 80℃ 烘干至恒重后测量干重,计算比根长、根比表面积和根干物质含量。其中,比根长(specific root length, SRL)= 根长/根干重^[24],根比表面积(root specific surface area, RSA)= 根表面积/根干物质重,根干物质含量(Root dry matter content, RDMC)= 根干重/根饱和鲜重^[25]。

1.4 C、N、P 含量测定

烘干至恒重后的杉木根、叶样品磨碎成粉末,后过 0.15mm 筛,使用 Vario Max 碳氮元素分析仪(德国 Elementar)测定 C、N 含量,并计算碳氮比。粉碎过筛后的根、叶样品使用 ETHOS UP 微波消解仪(美国 Milestone)加入硝酸 5mL、30%过氧化氢 1mL 进行消解后,使用钼锑抗比色法测得全磷含量,并计算碳磷比和氮磷比。

1.5 数据分析

采用 SPSS 22.0 和 Canoco 5 软件对数据进行统计分析。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和 Duncan 法进行多重比较($\alpha=0.05$)对不同地理种源杉木王幼树功能性状进行显著性分析,用 Pearson 法分析各功能性状间的相关性,用主成分分析法(PCA)筛选出对杉木王幼树影响较大的代表性环境因子,用冗余分析(RDA)分析各环境因子对杉木王幼树功能性状的影响。利用 SPSS 22.0 和 Canoco 5 软件作图。图表中数据为平均值±标准差。

2 结果与分析

2.1 不同地理种源杉木王幼树功能性状及 C、N、P 化学计量特征差异

对不同地理种源杉木王幼树功能性状及化学计量进行方差分析,结果显示各种源间叶厚、比叶面积、叶组织密度、比叶重、叶干物质含量、叶 N 含量、叶 C:N、根 N 含量、根 C:N、C:P 均存在极显著差异,根比表面积、叶 P 含量、叶 C:P、根 P 含量存在显著差异(表 2)。

表 2 不同地理种源杉木王幼树功能性状及 C、N、P 化学计量方差分析
Table 2 Variance analysis on and C,N,P stoichiometry of *C. lanceolata* from different provenances

功能性状 functional traits	df	SS	均方 MS	F	P
叶厚 Leaf thickness	6	0.091	0.015	10.151	0.000 **
叶面积 Leaf area	6	0.448	0.075	2.32	0.061
比叶面积 Specific leaf area	6	12048.494	2008.082	5.164	0.001 **
叶组织密度 Leaf tissue density	6	0.140	0.023	4.806	0.002 **
比叶重 Leaf mass per area	6	0.000	0.000	8.254	0.000 **
叶干物质含量 Leaf dry matter content	6	0.048	0.008	4.348	0.003 **
比根长 Specific root length	6	38154.334	6359.056	2.364	0.057
根比表面积 Root specific surface area	6	2597.798	432.966	3.344	0.013 *
根干物质含量 Root dry matter content	6	0.032	0.005	1.878	0.120
叶 C Leaf C	6	1871.322	311.887	1.259	0.308
叶 N Leaf N	6	83.861	13.977	6.515	0.000 **
叶 P Leaf P	6	0.776	0.129	3.136	0.018 *
叶 C:N Leaf C:N	6	202.875	33.813	9.305	0.000 **
叶 C:P Leaf C:P	6	210041.397	35006.9	3.177	0.017 *
叶 N:P Leaf N:P	6	88.03	14.672	1.106	0.384
根 C Root C	6	10192.96	1698.827	0.847	0.545
根 N Root N	6	143.928	23.988	4.535	0.002 **
根 P Root P	6	0.356	0.059	3.138	0.018 *
根 C:N Root C:N	6	1916.764	319.461	7.480	0.000 **
根 C:P Root C:P	6	328510.382	54751.73	4.943	0.001 **
根 N:P Root N:P	6	72.840	12.140	0.683	0.665

* 表示显著关系($P<0.05$); ** 表示极显著关系($P<0.01$)

不同地理种源杉木种源间变异系数为 7.3%—18.9%, 其中比叶重变异系数最大(18.9%), 其次是叶组织密度(17.9%)、叶厚(17.7%)、比叶面积(17.4%)、比根长(15.6%)、根比表面积(11.5%)、叶干物质含量(9.2%)、叶面积(7.5%), 最小是根干物质含量(7.3%)。不同地理种源杉木叶厚、比叶面积、叶组织密度、比叶重、叶干物质含量、N 含量、叶 C:N、根 N 含量、根 C:N、根 C:P 差异极显著, 根比表面积、叶 P 含量、叶 C:P、根 P 含量差异显著(表 3)。

对不同地理种源杉木王幼树功能性状进行分析, 结果显示江西文公山的比根长、根干物质含量最小; 安徽休宁叶面积、叶组织密度、比叶重、根比表面积最大、比叶面积最小; 江西安福山比根长最大; 浙江庆元叶干物质含量最大, 叶厚、根比表面积最小; 广西金秀叶厚、叶面积、比叶面积最大, 叶组织密度、比叶重最小; 四川泸定叶干物质含量最小(表 3)。

对不同地理种源杉木王幼树 C、N、P 化学计量特征进行分析, 结果显示种源间变异系数为 1.6%—18.9%, 其中根 N 含量最大(18.9%), 其次为根 C:N(18.3%)、叶 C:P(17.3%)、根 C:P(15.9%)、叶 P 含量(15.5%)、根 P 含量(15.2%)、叶 N:P(11.4%)、根 N:P(10.2%)、叶 N 含量(9.8%)、叶 C:N(8.0%)、根 C 含量(4.3%), 叶 C 含量最小(1.6%)。江西文公山叶 C 含量、根 N:P 最大; 安徽休宁叶 C 含量、C:P、根 C:N、N:P 最小, 根 N、P 含量最高; 四川泸定叶 N、P、细根 C:P 含量最高, 叶 C:N 最小; 湖南常德叶 C:P 最大; 浙江庆元叶 C:N 最大、N、P 含量最低; 江西安福山根 C:N 最大, 叶 N:P、根 C、N、P 含量、C:N、C:P 最小; 广西金秀根 C 含量最高(表 4、表 5)。

2.2 不同地理种源杉木王幼树功能性状及化学计量与地理因子冗余分析

对选取的 10 个种源地环境因子进行主成分(PCA)分析(表 6), 筛选其中单一变量解释度>10%的 5 环境因子, 即年平均气温、海拔、经度、生长季降水量、年平均降水量, 进行冗余(RDA)分析, 结果显示年平均气温与根 C:P、叶 C:N、根干物质含量呈显著正相关, 与根 C 含量呈极显著负相关; 海拔与比根长呈极显著正相关性, 与叶面积、叶 P 含量呈显著正相关, 与叶干物质含量、叶 N:P 呈极显著负相关; 经度与叶组织密度、叶 C:P 含量呈极显著正相关, 与叶 N 含量、根比表面积呈极显著负相关; 生长季降水及年平均降水量均与比叶重呈极显著正相关, 叶干物质含量、根 N:P、叶 N:P 呈显著正相关, 与比根长呈极显著负相关(图 1)。

2.3 不同地理种源杉木王幼树功能性状及化学计量相关性分析

对不同地理种源杉木王幼树功能性状和碳氮磷化学计量间相关性进行分析, 结果显示叶厚与叶组织密度、叶干物质含量呈极显著负相关, 与比叶面积、叶 C:N 呈显著负相关, 与比叶重、叶 N 含量呈显著正相关; 叶面积与叶组织密度呈极显著负相关, 与比叶重、叶干物质含量呈显著负相关, 与比叶面积呈显著正相关; 比叶面积与叶组织密度、比叶重呈极显著负相关, 与根比表面积、根 N 含量呈显著负相关, 与叶 C:N、根 C:N、C:P 呈显著正相关; 叶组织密度与比叶重、叶干物质含量呈极显著正相关, 与根 C:P 呈显著负相关; 比叶重与根比表面积呈极显著正相关, 与根 N、P 含量呈显著正相关, 与根 C:N、C:P 呈极显著负相关; 叶干物质含量与叶 N、P 含量呈显著负相关, 与叶 C:N、C:P 呈显著正相关; 比根长与根比表面积呈极显著正相关; 根比表面积与叶 C 含量、根 C:N、C:P 呈极显著负相关, 与根 N 含量呈显著正相关; 根干物质含量与根 C 含量呈显著负相关; 叶片 N 含量与 P 含量呈极显著正相关、与叶 C:N、C:P 呈极显著负相关; 叶片 P 含量与叶 C:N、C:P、N:P 呈极显著负相关; 叶 C:P 与叶 N:P 呈极显著正相关; 根 C 含量与 N:P 呈极显著正相关; 根 N 含量与根 C、P 含量、N:P 呈极显著正相关、与根 C:N、C:P 呈极显著负相关; 根 P 含量与根 C:N、C:P 呈极显著负相关; 根 C:N 与根 C:P、N:P 呈极显著正相关(表 7)。

3 讨论

3.1 不同地理种源杉木叶、根功能性状及化学计量差异

处于不同生态环境的同种物种, 经过长期对当地生境的适应, 发生地理变异, 形成不同的地理种源^[26], 但每个物种都具有一定的适应范围, 其功能性状的变异具有一定的限度^[27], 本研究结果显示, 不同地理种源杉

表 3 不同地理种源杉木王幼树功能性状差异
Table 3 Differences of functional traits of *C. lanceolata* from different provenances

种源地 Provenance	叶厚/mm Leaf thickness	叶面积 Leaf area/cm ²	比叶面积 Specific leaf area/ (cm ² /g)	叶组织密度 Leaf tissue density/(g/cm ³)	比叶重 Leaf mass per area/ (g/cm ²)	叶干物质含量 Leaf dry matter content/(g/g)	比根长 Specific root length/(cm/g)	根比表面积 Root specific surface area/(cm ² /g)	根干物质含量 Root dry matter content/(g/g)
四川泸定	0.26±0.03cd (10.8%)	1.47±0.10a (6.5%)	114.62±7.23b (6.3%)	0.34±0.05b (15.9%)	0.0088±0.0006b (6.5%)	0.35±0.02ab (5.7%)	259.29±49.11abc (18.9%)	71.74±8.75a (12.2%)	0.44±0.02b (4.9%)
安徽休宁	0.28±0.02d (6.8%)	1.38±0.19ab (13.6%)	112.67±25.75a (22.9%)	0.33±0.06b (18.2%)	0.0094±0.0021c (22.8%)	0.45±0.03ab (7.5%)	209.21±49.54bc (23.7%)	76.8±10.84b (14.1%)	0.42±0.03ab (7.5%)
江西文公山	0.25±0.06d (23.8%)	1.49±0.20b (13.4%)	106.45±20.53c (19.3%)	0.42±0.12a (29.5%)	0.0097±0.0015a (15.1%)	0.4±0.09a (21.5%)	231.42±56.30a (24.3%)	76.57±6.93a (9.0%)	0.35±0.05ab (14.8%)
湖南常德	0.33±0.03bc (8.2%)	1.41±0.14a (10.1%)	94.8±5.83ab (6.1%)	0.33±0.04b (12.8%)	0.0106±0.0006ab (5.9%)	0.39±0.02bc (5.5%)	204.04±33.78abc (16.6%)	71.32±6.82a (9.6%)	0.44±0.01ab (1.7%)
浙江庆元	0.2±0.02a (9.9%)	1.57±0.25ab (15.9%)	121±16.78ab (13.9%)	0.41±0.03b (7.3%)	0.0084±0.0012ab (14.2%)	0.47±0.02c (4.4%)	172.3±48.66ab (28.2%)	64.26±12.08a (18.8%)	0.44±0.05b (11.3%)
江西安福山	0.34±0.02b (5.2%)	1.54±0.09a (6.0%)	67.68±0.94ab (1.4%)	0.42±0.04b (10.4%)	0.014±0.0015ab (10.6%)	0.39±0.01a (2.6%)	243.91±49.91c (20.5%)	94.01±6.91a (7.4%)	0.42±0.08b (19.1%)
广西金秀	0.36±0.05ab (13.5%)	1.75±0.07a (4.1%)	127.75±26.92ab (21.1%)	0.23±0.03b (12.9%)	0.0082±0.0017ab (20.3%)	0.38±0.02ab (5.9%)	163.5±32.04abc (19.6%)	71.39±15.58a (21.8%)	0.40±0.05b (13.0%)
总体 Total	0.29±0.05 (17.7%)	1.51±0.11 (7.5%)	106.42±18.55 (17.4%)	0.35±0.06 (17.9%)	0.0099±0.0019 (18.9%)	0.4±0.04 (9.2%)	211.95±33.02 (15.6%)	75.15±8.62a (11.5%)	0.42±0.03a (7.3%)

同列不同字母表示差异显著 ($P<0.05$); 括号内数值表示变异系数

表 4 不同地理种源杉木王幼树叶化学计量差异

Table 4 Differences of leaf stoichiometry of *C. lanceolata* from different provenances

种源地 Provenance	C/(g/kg)	N/(k/kg)	P/(k/kg)	C:N	C:P	N:P
四川泸定	466.58±6.70ab (1.4%)	18.95±1.46c (7.7%)	1.87±0.38c (20.2%)	24.75±1.55a (6.3%)	257.69±43.47a (16.9%)	10.54±2.31a (21.9%)
安徽休宁	450.18±5.32a (1.1%)	15.97±0.70b (3.9%)	1.56±0.30abc (17.2%)	28.23±1.17b (3.7%)	236.33±59.62a (9.2%)	11.17±2.11a (17.8%)
江西文公山	474.16±38.73c (7.3%)	15.37±1.65ab (9.6%)	1.37±0.20ab (13.3%)	30.95±1.21cd (3.5%)	352.53±56.75ab (14.4%)	11.36±1.52a (12.0%)
湖南常德	468.11±6.50ab (1.2%)	14.96±1.3ab (7.8%)	1.33±0.16ab (10.5%)	31.55±2.94cd (8.3%)	367.3±41.08ab (10.8%)	8.97±5.27a (10.5%)
浙江庆元	465.39±4.07ab (0.8%)	13.42±1.98a (14.8%)	1.23±0.25a (20.7%)	32.36±1.05d (2.9%)	345.46±49.48b (21.2%)	11.36±2.99a (26.3%)
江西安福山	473.1±8.29ab (1.6%)	15.32±1.26ab (7.4%)	1.81±0.25bc (12.5%)	29.8±2.4bcd (7.4%)	247.48±35.78a (12.8%)	8.33±0.83a (8.9%)
广西金秀	464.63±4.24ab (0.9%)	16.09±0.86b (5.4%)	1.8±0.44bc (24.4%)	28.97±1.74bc (6.0%)	275.48±71.96a (26.1%)	9.43±2.07a (21.9%)
总计 Total	466.06±7.32 (1.6%)	15.73±1.55 (9.8%)	1.57±0.24 (15.5%)	29.52±2.36 (8.0%)	297.47±51.43 (17.3%)	10.17±1.16 (11.4%)

同列不同字母表示差异显著 ($P<0.05$) ; 括号内数值表示变异系数

表 5 不同地理种源杉木王幼树根化学计量差异

Table 5 Differences of root stoichiometry of *C. lanceolata* from different provenances

种源地 Provenance	C/(k/kg)	N/(k/kg)	P/(k/kg)	C:N	C:P	N:P
四川泸定	419.15±5.31a (1.1%)	9.73±1.13ab (11.7%)	0.96±0.10ab (9.3%)	42.56±5.74c (12.1%)	460.31±10.02b (2.3%)	10.7±1.77a (17.8%)
安徽休宁	393.55±72.84a (18.5%)	14.31±3.81c (26.6%)	1.37±0.33c (23.7%)	28.12±2.85a (10.1%)	261.25±59.77a (20.5%)	14.3±2.54 (17.7%)
江西文公山	420.99±22.62a (5.4%)	11.3±2.32bc (20.6%)	1.00±0.15ab (14.8%)	39.47±10.79b (27.3%)	399.11±50.85b (19.1%)	11.29±1.56a (13.8%)
湖南常德	426.59±7.75a (1.8%)	11.61±0.52bc (4.5%)	1.18±0.30bc (25.7%)	36.79±1.32b (3.6%)	384.69±91.42b (23.8%)	10.42±2.25a (21.6%)
浙江庆元	397.01±52.23a (11.8%)	9.76±2.5ab (22.9%)	0.96±0.16ab (14.6%)	42.96±7.20b (16.8%)	423.26±36.51b (7.7%)	8.99±1.44a (23.3%)
江西安福山	384.72±56.5a (13.1%)	7.18±1.58a (19.6%)	0.85±0.14a (14.8%)	54.78±7.02b (11.5%)	455.81±62.85b (12.3%)	8.34±0.64a (6.9%)
广西金秀	431.97±24.43a (5.7%)	11.29±1.09bc (9.7%)	1.13±0.09abc (7.8%)	38.74±4.29b (11.1%)	368.74±10.59b (2.9%)	9.61±0.86a (8.9%)
总计 Total	410.57±17.07 (4.2%)	10.74±2.03 (18.9%)	1.06±0.16 (15.2%)	40.49±7.42 (18.3%)	393.31±62.61 (15.9%)	9.76±1 (10.2%)

同列不同字母表示差异显著 ($P<0.05$) ; 括号内数值表示变异系数

表 6 种源地环境因子对杉木王种源功能性状及化学计量解释度

环境因子 Environmental factor	解释度 Explains/%	<i>F</i>	<i>P</i>
年平均气温 Mean annual temperature/℃	26.7	1.8	0.186
海拔 Altitude/m	20.5	1.3	0.262
经度 Longitude/°E	17.7	1.1	0.384
生长季降水量 Growing season precipitation/mm	12	0.7	0.566
年平均降水 Mean annual precipitation/mm	11.8	0.7	0.614
生长季均温 Growing season mean temperature/℃	9.1	0.5	0.666
7 月气温 July temperature/℃	8.6	0.5	0.74
1 月气温 January temperature/℃	8	0.4	0.724
>10℃ 年积温 Annual accumulated temperature of>10℃/℃	6.2	0.3	0.814
纬度 Latitude/°N	1.2	<0.1	0.998

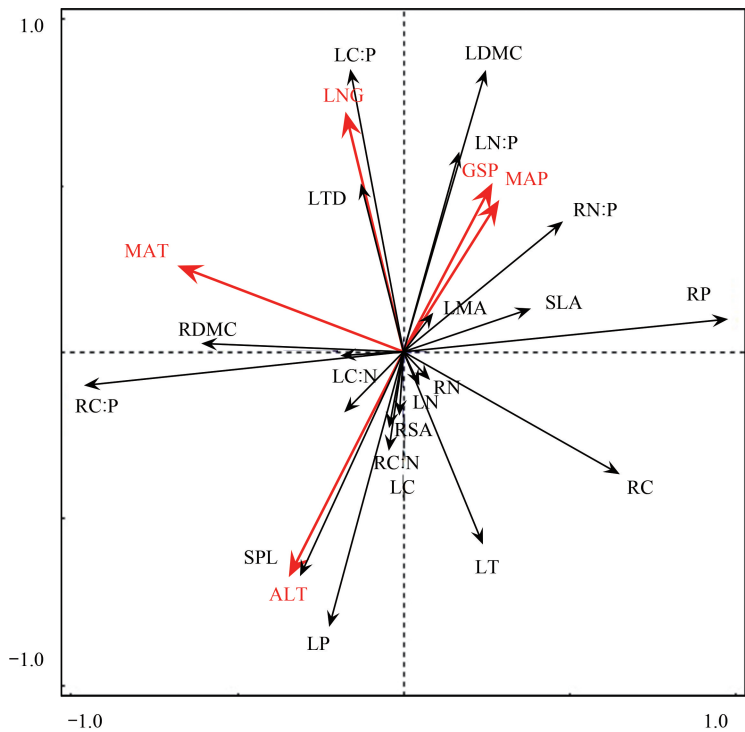


图 1 不同地理种源杉木王功能性状及化学计量与地理环境因子 RDA 分析

Fig.1 Redundancy analysis functional traits andstoichiometryof *C. lanceolata* from different provenances

LT:叶厚 leaf thickness; LA:叶面积 leaf area; SLA:比叶面积 specific leaf area; LTD:叶组织密度 Leaf tissue density; LMA:比叶重 Leaf mass per area; LDMC:叶干物质含量 leaf dry matter content; SRL:比根长 specific root length; RSA:根比表面积 root specific surface area; PDMC:根干物质重 Root dry matter content; LC:叶 C 含量 leaf C correlationson; LN:叶 N 含量 leaf N correlationson; LP:叶 P 含量 leaf P correlationson; LC:N:叶 C:N leaf C:N; LC:P:叶 C:P leaf C:P; LN:P:叶 N:P leaf N:P; RC:根 C 含量 root C correlationson; RN:根 N 含量 root N correlationson; RP:根 P 含量 root P correlationson; RC:N 根 C:N root C:N; RC:P:根 C:P root C:P; RN:P:根 N:P root N:P; MAT:年平均气温 Mean annual temperature; ALT 海拔 Altitude; LNG:经度 Longitude; GSP:生长季降水量 Growing season precipitation; MAP:年平均降水 Mean annual precipitation

表 7 不同地理种源杉木功能性状及化学计量相关性分析

Table 7 Correlation coefficients of functional traits and stoichiometry of *C. lanceolata* from different provenances

	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	C10	C11	C2	C13	C14	C15	C16	C17	C18	C19	C20
C2	0.274																			
C3	-0.347*	0.369*																		
C4	-0.538**	-0.543**	-0.549**																	
C5	0.384*	-0.338*	-0.945**	0.541**																
C6	-0.514**	-0.375*	-0.032	0.531**	0.041															
C7	0.057	-0.183	-0.223	0.072	0.236	-0.308														
C8	0.182	-0.195	-0.424*	0.216	0.534**	-0.105	0.541**													
C9	-0.057	0.000	0.022	-0.089	-0.100	-0.096	0.061	-0.157												
C10	0.099	-0.048	0.015	-0.146	-0.169	-0.130	-0.278	-0.463**	0.102											
C11	0.363*	-0.122	-0.251	-0.134	0.200	-0.356*	-0.046	-0.074	-0.024	0.211										
C12	0.089	-0.212	-0.117	0.004	0.097	-0.372*	0.263	0.020	0.026	0.067	0.457**									
C13	-0.341*	0.169	0.342*	0.024	-0.318	0.339*	-0.075	-0.096	-0.023	0.078	-0.868**	-0.475**								
C14	-0.144	0.183	0.145	0.001	-0.145	0.365*	-0.267	-0.011	0.018	0.054	-0.436**	-0.942**	0.479**							
C15	0.060	0.145	0.008	-0.067	-0.010	0.206	-0.288	0.005	-0.029	0.036	0.102	-0.796**	0.011	0.835**						
C16	0.186	0.207	0.011	-0.139	-0.038	0.149	-0.245	-0.278	-0.399*	0.079	0.241	0.027	-0.088	-0.064	0.094					
C17	0.291	0.193	-0.347*	0.120	0.421*	0.123	-0.087	0.388*	-0.321	-0.121	0.106	-0.099	-0.099	0.060	0.169	0.514**				
C18	0.077	0.074	-0.311	0.232	0.371*	0.180	0.146	0.312	-0.059	-0.124	0.041	-0.001	0.032	-0.056	0.008	0.088	0.502**			
C19	-0.221	-0.085	0.400*	-0.212	-0.465**	-0.152	0.112	-0.492**	0.140	0.090	-0.069	0.124	0.105	-0.125	-0.194	-0.145	-0.866**	-0.602**		
C20	-0.047	-0.005	0.408*	-0.351*	-0.506**	-0.126	-0.198	-0.550**	0.152	0.134	-0.008	0.085	-0.005	-0.049	-0.097	0.114	-0.557**	-0.857**	0.679**	
C21	0.288	0.127	-0.142	-0.066	0.185	-0.004	-0.208	0.194	-0.295	-0.062	0.074	-0.100	-0.151	0.099	0.161	0.459**	0.675**	-0.283	-0.473**	0.105

* 表示显著关系 ($P < 0.05$); ** 表示极显著关系 ($P < 0.01$); C1: 叶厚; C2: 叶面积; C3: 比叶面积; C4: 叶组织密度; C5: 比叶重; C6: 叶干物质含量; C7: 比根长; C8: 根比表面积; C9: 根干物质重; C10: 叶 C 含量; C11: 叶 N 含量; C12: 叶 P 含量; C13: 叶 C:N 比; C14: 叶 C:P 比; C15: 叶 N:P 比; C16: 根 C 含量; C17: 根 N 含量; C18: 根 C 含量; C19: 根 C:N 比; C20: 根 C:P 比; C21: 根 N:P 比

木功能性状种源间变异系数为 7.3%—18.9%,化学计量种源间变异系数为 1.6%—18.9%,均小于 20%,叶厚、比叶面积、叶组织密度、比叶重等性状变异系数较大且种源间差异极显著,说明这些功能性状对环境的适应较为敏感。比叶面积表示植物单位叶片干重对光的接受和截获面积,体现植物对环境资源的利用能力和对获得资源的保存能力,与植物的同化率和生存对策密切相关^[28]。以往研究表明,在资源丰富的环境中往往具有较高的比叶面积^[29-30],当植物受养分限制或种间竞争时,通过增加比根长、根比表面积提高对养分的获取能力或竞争力。本研究中,广西金秀和浙江庆元种源杉木比叶面积最大,而比根长和根比表面积均很小,表明这两地杉木受当地养分条件限制较小。C 元素是植物各种生理生化过程的底物和能量来源,N、P 是各种蛋白质和遗传物质的重要组成元素^[31],植物 C:N 和 C:P 反映植物对 N、P 元素的利用效率,而 N:P 代表植物养分限制状况^[32]。本研究结果显示,各种源地杉木叶 C、N、P 含量均大于根,除安徽休宁外,其它种源地 C:N、C:P 均为根大于叶,而叶、根 N:P 均为呈现显著差异,这说明杉木根对 N、P 的利用率大于叶,且各种源地杉木生长均为受到养分限制。由于叶片对 C、N、P 利用效率低于根,所以当叶片生长造成细胞快速分裂使得叶片产生大量的养分需求,光合作用所产生的 C 逐渐积累,根也向叶片输送更多的 N、P 用于合成蛋白质和核酸,使得杉木叶片 N、P 含量较高^[33]。不同地理种源杉木叶、根 C 含量未呈现显著差异,且变异系数最小。C 的吸收主要是通过植物光合作用,而杉木体内的 C 含量保持在稳定水平,这与张婷婷等对植物生态化学计量内稳性特征的研究结果一致^[34]。不同种源地杉木叶、根 C:N、C:P 及 N、P 含量均呈现显著或极显著差异,表明杉木叶、根 N、P 含量随生境变化趋势相同,以保证 N:P 不变,这一结论与 Pearson 相关性分析一致,即叶片与细根 N、P 含量均呈极显著正相关。叶片和细根养分元素间的变异格局存在明显的一致性,这一结论与 Zhao^[35]和 Liu^[36]等分别就中国东部样地带和内蒙古草地植物中叶片-细根间的养分分配关系的研究结果一致。

3.2 不同地理种源杉木叶、根功能性状及化学计量相关性

叶组织密度反映了植物叶片的承载力和防御力,与叶片周转生长速度密切相关,叶组织密度的增大有利于增强植物对非生物因素的防御能力^[37]。比叶重是比叶面积的反比,其大小受叶片厚度和密度的影响,比叶重越大表明单位叶面积积累的干物质越多,对贫瘠环境的耐受能力随之增强^[38]。通过对不同地理种源杉木功能性状相关性分析表明,比叶重与叶厚、叶组织密度呈显著正相关,与比叶面积呈极显著负相关。因此,叶厚与叶组织密度同时增大,则叶干物质含量增大,比叶面积减小,比叶重增大,杉木对恶劣环境适应性越强。叶干物质含量与叶 N、P 含量呈显著负相关,与叶 C:N、C:P 呈显著正相关;比根长与根比表面积呈极显著正相关。叶片 N 含量与 P 含量呈极显著正相关、与叶 C:N、C:P 呈极显著负相关,N、P 元素共同作用于杉木蛋白质与核酸的合成,故而呈极显著正相关。各种源地杉木叶片 C 含量差异不显著,N、P 含量升高,C:P、N:P 均下降,这与李世杰^[39]对贵州东南部常见森林植物叶片研究不同,这也说明 C、N、P 化学计量在同种植物内与多种植物间的权衡存在差异。不同地理种源杉木叶 N、P 含量呈极显著相关,这与张蕾蕾^[40]等对刨花楠的研究结果一致,但王楚楚^[41]等对翅荚木的研究结果不同,这说明不同植物叶片对环境适应性策略也存在差异。杉木根 N、P 含量呈极显著正相关,这一结果与王珊^[42]对不同降水条件下的红砂、珍珠的研究一致,说明不同植物根系在适应不同生境条件过程中的权衡机制相同。比叶面积与叶 N、P 含量未成显著相关性,比根长与根 N、P 含量也未呈现显著相关,与李曼^[43]对武夷山森林植物的研究结果不同,但比叶面积与比根长之间不存在显著相关性的结论相同,这说明不同生境条件植物的响应机制不完全相同。徐冰^[44]等的研究指出,叶片与细根性状的关系,主要受细根性状的影响,而细根性状在不同环境、生活型及功能群中均存在较大的差异,且根比表面积与比叶面积呈显著负相关,与比叶重呈极显著正相关,说明杉木根系面积生长制约叶面积生长,而根长对叶面积并无显著关联。比根长与根比表面积呈极显著正相关,根 N 含量与根 P 含量呈极显著正相关,与李淑英^[45]对杉木混交林研究结果一致,这说明杉木根长、根面积生长趋势相同。

3.3 种源地环境因子对不同种源地杉木种源叶、根功能性状及化学计量的影响

根据主成分(PCA)分析筛选后可知,年平均气温、海拔、经度、生长季降水量和年平均降水量等 5 个环境因子对杉木功能性状及 C、N、P 化学计量有较大影响。连政华^[46]对蒙古栎、水曲柳、山杨的研究结果表明,年

平均气温与比叶面积呈显著负相关、与比叶重呈显著正相关。Reich^[47]等对全球多种植物研究表明,随温度升高,植物叶 N、P 含量减少, N:P 增加。陈嘉静^[48]等的刨花楠同质园实验表明,比叶重与纬度呈显著负相关,即随温度的升高而上升。本研究冗余(RDA)分析结果显示,不同地理种源杉木比叶面积、叶 N、P 含量变化趋势与上述结论一致,但显著性不明显,而比叶重未成明显趋势,这可能是由于本研究选取的 7 个种源地年平均气温相差不大导致的。杉木叶 P 含量与年平均降水及生长季降水呈极显著负相关,与叶 N 含量相关性不显著,但是经度影响降水,我国降水趋势从东到西,随经度减小而降低,杉木叶 N 含量与经度呈极显著负相关,也就说明叶 N 含量随降水减少而升高,这与 Santiago^[49]等对巴拿马森林的研究结论一致。已有结果表明,植物在适应干旱的生境得过程中为了保水或提高水分利用效率,会把更多的氮投入到叶片中^[50]。植物叶片氮是光合物质代谢和植物生长的关键性因子,是合成叶绿素和有关光合蛋白的重要成分^[51],磷是核酸、磷脂的组分,对植物的光合能力具有重要影响^[52]。降水量增大,光照强度降低,植物为提高光合作用效率,大量合成叶绿素和光合蛋白,因而 N 含量升高,而 P 含量降低。本研究中,不同杉木种源间年平均降水量和生长季降水量与比叶面积、叶组织密度呈显著正相关,这与袁泉^[53]针叶林有较低比叶面积和叶组织密度体现对干旱生境适应的结果一致。本研究中,不同杉木种源间海拔与比叶重、叶干物质含量呈极显著负相关,与叶面积呈显著正相关,与比叶面积、叶组织密度呈负相关、叶厚呈正相关。Körner^[54]等对阿尔卑斯山植物的研究表明,随海拔升高和气温的降低,叶片厚度增加,密度减小,干物质含量减小,比叶面积减小,这一结果与本研究结论一致。但是,由于本研究选取的 7 个种源地年平均气温相差不大,因而海拔对气温的影响较小,所以年平均气温与比叶面积、叶组织密度、比叶重影响均不显著。

4 结论

对不同地理种源杉木根、叶功能性状的研究表明,不同地理种源杉木的叶功能形状及化学计量相较于根差异性更显著,这说明叶功能性状比根更具有可塑性,对环境的适应性变化更明显。总体上,不同地理种源间杉木根功能性状的稳定性要优于叶片。C 是杉木体内最稳定的元素,杉木根对 N、P 的利用效率要高于叶片,且叶片和细根养分的变异格局存在一致性。对不同地理种源杉木根、叶主要功能性状的权衡关系研究表明,根比表面积与比叶面积呈显著负相关,与比叶重呈极显著正相关,比根长与根比表面积呈极显著正相关,叶片及细根 N 含量与 P 含量均呈极显著正相关,杉木叶、根面积存在关联性,根长与根面积生长趋势相同,根叶对 N、P 元素含量的响应也相同。对不同地理种源杉木功能性状和 C、N、P 计量与种源地气候环境的关系研究表明,随着温度梯度升高,不同种源杉木根 C 含量降低,根干物质含量升高;随着经度梯度升高,不同种源杉木叶 C:P、叶组织密度升高,叶根 N 含量降低;随着降水梯度升高,不同种源杉木叶根 N:P、比叶面积、比叶重升高;随着海拔梯度升高,不同种源杉木比根长、叶 P 含量升高、比叶重降低。

总体上,本研究初步揭示了不同地理种源杉木根、叶功能性状和 C、N、P 化学计量的差异、权衡关系及与种源地气候环境因子的关联。然而,受限于种源地数量和气候环境因子调查数据的不足,本研究结果仍然未能充分阐明气候环境对杉木地理分布格局的影响。将调查的种源地覆盖杉木全部栽培分布区,并补充种源地土壤营养、日照时长、坡向等微地形与微环境因子,将有助于提高研究数据的全面性和准确性。

参考文献(References):

- [1] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学, 2015, 45(4): 325-339.
- [2] 雷羚洁, 孔德良, 李晓明, 周振兴, 李国勇. 植物功能性状、功能多样性与生态系统功能: 进展与展望. 生物多样性, 2016, 24(8): 922-931.
- [3] 崔浩, 张前前, 陈明月, 吴琴, 冯哲, 汪琴, 胡启武. 鄱阳湖南矶湿地 22 种植物根系碳氮及其化学计量研究. 生态学报, 2020, 40(3): 864-873.
- [4] 王凯, 李依杭, 姜涛, 姚宏佳, 詹舒婷. 干旱胁迫对杨树幼苗氮磷化学计量特征及分配格局的影响. 生态学杂志, 2017, 36(11): 3116-3122.

- [5] Nabais C, Hansen J K, David-Schwartz R, Klisz M, López R, Rozenberg P. The effect of climate on wood density: What provenance trials tell us? *Forest Ecology and Management*, 2018, 408: 148-156.
- [6] 杨冬梅, 章佳佳, 周丹, 钱敏杰, 郑瑶, 金灵妙. 木本植物茎叶功能性状及其关系随环境变化的研究进展. *生态学杂志*, 2012, 31(3): 702-713.
- [7] 原雅楠, 李正才, 王斌, 张雨洁, 黄盛怡. 榿树种内 C、N、P 生态化学计量特征研究. *林业科学研究*, 2019, 32(6): 73-79.
- [8] 陈明月. 鄱阳湖典型湿地常见植物根系性状及与叶性状关联研究[D]. 南昌: 江西师范大学, 2018.
- [9] 贾林巧, 陈光水, 张礼宏, 陈廷廷, 姜琦, 陈宇辉, 范爱连, 王雪. 罗浮栲和米槠细根形态功能性状对短期氮添加的可塑性响应. *应用生态学报*, 2019, 30(12): 4003-4011.
- [10] 姜琦, 陈光水, 陈廷廷, 张礼宏, 闫晓俊, 熊德成. 增温下土壤资源异质分布对杉木幼苗生长的影响. *应用生态学报*, 2019, 30(7): 2156-2164.
- [11] 李秉钧, 颜耀, 张辉, 何宗明, 刘雨晖, 马祥庆. 不同种源杉木细根根序及碳氮计量的比较分析. *森林与环境学报*, 2019, 39(6): 561-567.
- [12] 余华, 钟全林, 程栋梁, 张中瑞, 徐朝斌, 郑文婷, 裴盼. 不同种源刨花楠林下幼苗叶片碳氮磷化学计量特征. *林业科学*, 2018, 54(12): 22-32.
- [13] 赵晶. 温度和光照对两种栎属植物幼苗叶形态与结构性状的影响[D]. 济南: 山东大学, 2013.
- [14] 张兴. 刺槐萌生林化学计量特征及其土壤细菌多样性研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2019.
- [15] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich D E, Reich P B, ter Steege H, 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.
- [16] Roa-Fuentes L L, Templer P H, Campo J. Effects of precipitation regime and soil nitrogen on leaf traits in seasonally dry tropical forests of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Oecologia*, 2015, 179(2): 585-597.
- [17] 费裕翀, 吴庆锥, 张筱, 路锦, 季春杉, 林开敏, 曹世江, 林思祖, 曹光球. 不同林下植被管理措施对杉木大径材培育林土壤特性与出材量的影响. *应用与环境生物学报*, 2020, 26(3): 626-634.
- [18] Kang H J, Seely B, Wang G Y, Cai Y X, Innes J, Zheng D X, Chen P L, Wang T L. Simulating the impact of climate change on the growth of Chinese fir plantations in Fujian province, China. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 2017, 47(1): 20.
- [19] 李云晓. 杉木地理种源遗传多样性和遗传分化[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2015: 1-85.
- [20] 俞新妥, 傅瑞树. 不同种源杉木光合性状的比较研究. *福建林学院学报*, 1989, 9(3): 223-237.
- [21] 马祥庆. 中国杉木王. 北京: 中国林业出版社, 2014: 36-168.
- [22] 郑颖. 延河流域植物叶片与细根功能性状的时空变化[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2014.
- [23] 臧淑敏. 中国几种典型落叶栎属植物的叶经济谱研究[D]. 济南: 山东大学, 2020.
- [24] 林强. 磷添加对芒萁功能性状的影响. *中国水土保持科学*, 2020, 18(4): 130-138.
- [25] 胡慧, 包维楷, 李芳兰. 岷江上游 4 个栽培树种细根功能性状垂直分布的差异性. *生态学杂志*, 2020, 39(1): 46-56.
- [26] 安海龙, 谢乾瑾, 刘超, 夏新莉, 尹伟伦. 水分胁迫和种源对黄柳叶功能性状的影响. *林业科学*, 2015, 51(10): 75-84.
- [27] 张凯, 侯继华, 何念鹏. 油松叶功能性状分布特征及其控制因素. *生态学报*, 2017, 37(3): 736-749.
- [28] 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*, (2021-01-26) [2021-03-23]. <https://doi.org/10.19675/j.cnki.1006-687x.2020.09069>.
- [29] Kraft N J B, Ackerly D D. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs*, 2010, 80(3): 401-422.
- [30] Yang J, Ci X Q, Lu M M, Zhang G C, Cao M, Li J, Lin L X. Functional traits of tree species with phylogenetic signal co-vary with environmental niches in two large forest dynamics plots. *Journal of Plant Ecology*, 2014, 7(2): 115-125.
- [31] 曾昭霞, 王克林, 刘孝利, 曾毅平, 宋同清, 彭晚霞, 张浩, 杜虎. 桂西北喀斯特区原生林与次生林鲜叶和凋落叶化学计量特征. *生态学报*, 2016, 36(7): 1907-1914.
- [32] Herbert D A, Williams M, Rastetter E B. A model analysis of N and P limitation on carbon accumulation in Amazonian secondary forest after alternate land-use abandonment. *Biogeochemistry*, 2003, 65(1): 121-150.
- [33] 李发奎. 黑果枸杞器官间生态化学计量特征比较研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2019.
- [34] 张婷婷, 刘文耀, 黄俊彪, 胡涛, 汤丹丹, 陈泉. 植物生态化学计量内稳性特征. *广西植物*, 2019, 39(s): 701-712.
- [35] Zhao N, Yu G R, He N P, Xia F C, Wang Q F, Wang R L, Xu Z W, Jia Y L. Invariant allometric scaling of nitrogen and phosphorus in leaves, stems, and fine roots of woody plants along an altitudinal gradient. *Journal of Plant Research*, 2016, 129(4): 647-657.
- [36] Liu G F, Freschet G T, Pan X, Cornelissen J H C, Li Y, Dong M. Coordinated variation in leaf and root traits across multiple spatial scales in

- Chinese semi-arid and arid ecosystems. *New Phytologist*, 2010, 188(2): 543-553.
- [37] Freschet G T, Cornelissen J H C, Van Logtestijn R S P, Aerts R. Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. *Journal of Ecology*, 2010, 98(2): 362-373.
- [38] 孙梅, 田昆, 张贇, 王行, 管东旭, 岳海涛. 植物叶片功能性状及其环境适应研究. *植物科学学报*, 2017, 35(6): 940-949.
- [39] 李世杰. 贵州省东南部地区常见森林类型植物叶片 N、P 化学计量学特征. *贵州林业科技*, 2016, 44(3): 8-13.
- [40] 张蕾蕾, 钟全林, 程栋梁, 费玲, 李静, 吴永宏, 张中瑞, 王卫军. 刨花楠不同相对生长速率下林木叶片碳氮磷的适应特征. *生态学报*, 2016, 36(9): 2607-2613.
- [41] 王楚楚, 钟全林, 程栋梁, 余华, 徐朝斌. 引种期同质园翅荚木主要叶功能性状与种源地环境关系. *生态学报*, 2019, 39(13): 4892-4899.
- [42] 王珊. 不同降水条件下混生红砂与珍珠光合特性及化学计量特征研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2019.
- [43] 李曼. 武夷山主要森林类型植物根、茎、叶功能性状关联研究[D]. 福州: 福建师范大学, 2017.
- [44] 徐冰, 程雨曦, 甘慧洁, 周文嘉, 贺金生. 内蒙古锡林河流域典型草原植物叶片与细根性状在种间及种内水平上的关联. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 29-38.
- [45] 李淑英. 混交模式对闽楠和杉木叶片、细根功能性状的影响[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2019.
- [46] 连政华. 中国东北部主要树种功能性状地理变异[D]. 北京: 北京林业大学, 2019.
- [47] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [48] 陈嘉静, 余华, 徐朝斌, 钟全林. 种源与同质园环境对刨花楠幼苗叶功能性状的影响. *应用与环境生物学报*, 2019, 25(3): 648-654.
- [49] Santiago L S, Kitajima K, Wright S J, Mulkey S S. Coordinated changes in photosynthesis, water relations and leaf nutritional traits of canopy trees along a precipitation gradient in lowland tropical forest. *Oecologia*, 2004, 139(4): 495-502.
- [50] 董廷发. 不同水分和海拔生境中主要优势树种叶片功能性状的比较研究[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2012.
- [51] Evans J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C_3 plants. *Oecologia*, 1989, 78(1): 9-19.
- [52] 刘广路, 范少辉, 唐晓鹿, 刘希珍. 毛竹向杉木林扩展过程中叶功能性状的适应策略. *林业科学*, 2017, 53(8): 17-25.
- [53] 袁泉. 金华北山植物叶片功能性状及其与环境的关系[D]. 金华: 浙江师范大学, 2020.
- [54] Christian K. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Berlin: Springer, 1999.