

DOI: 10.20103/j.stxb.202208122290

解书文, 金光泽, 刘志理. 小兴安岭不同耐荫性树种枝叶性状变异及权衡. 生态学报, 2023, 43(22): 9314-9327.

Xie S W, Jin G Z, Liu Z L. Variation and trade-off of twig and leaf traits of different shade tolerance species in Xiaoxingan Mountains. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(22): 9314-9327.

小兴安岭不同耐荫性树种枝叶性状变异及权衡

解书文, 金光泽, 刘志理*

东北林业大学生态研究中心, 森林生态系统可持续经营教育部重点实验室, 东北亚生物多样性研究中心, 哈尔滨 150040

摘要:随着植株生长, 不同耐荫性树种枝叶性状对资源的响应策略存在差异。探究不同耐荫性树种在不同径级间枝叶性状变异及其相关关系, 对理解植物功能性状种内和种间变异以及植物对资源的响应策略具有重要意义。以黑龙江凉水国家级自然保护区阔叶红松 (*Pinus koraiensis*) 林中不同径级 (小树、中等树和大树) 的喜光树种 (白桦 *Betula platyphylla*、枫桦 *Betula costata*) 和耐荫树种 (春榆 *Ulmus japonica*、紫椴 *Tilia amurensis*、色木槭 *Acer mono*) 为研究对象, 测定其出叶强度、枝横截面积、枝干重、单叶面积、总叶面积、总叶干重共 6 个枝叶性状。利用单因素方差 (LSD) 分析检验不同耐荫性树种在不同径级间其枝、叶性状是否存在显著差异; 以标准化主轴估计 (SMA) 对不同耐荫性树种枝叶性状间相关关系进行分析。结果表明: 除枝干重外, 耐荫树种枝叶性状均大于喜光树种; 不同耐荫性树种大树枝横截面积均最大, 中等树叶面积均最小; 喜光树种不同径级间枝干重、总叶干重和出叶强度无显著差异, 而耐荫树种均存在显著差异。随径级增大, 不同耐荫性树种枝横截面积与叶面积均呈正异速生长关系, 且除耐荫树种枝横截面积与单叶面积外, 均存在共同斜率; 不同耐荫性树种出叶强度与单叶面积存在共同斜率为 -0.51 和 0.47, 小树和中等树枝横截面积与总叶面积和总叶干重的异速生长指数均与 1 存在显著差异, 而大树与 1 无显著差异。结果表明: 不同耐荫性树种在不同径级间对资源的获取策略存在差异, 不同耐荫性树种小树阶段均表现出资源获取策略, 大树阶段则表现出资源保守型策略。与耐荫树种相比, 喜光树种表现为快速生长策略, 而随着径级增大不同耐荫性树种这种差异逐渐消失, 本研究结果为森林演替过程中种内和种间的相互作用提供了一个新的视角。

关键词:耐荫性; 径级; 变异; 权衡; 枝叶性状

Variation and trade-off of twig and leaf traits of different shade tolerance species in Xiaoxingan Mountains

XIE Shuwen, JIN Guangze, LIU Zhili*

Center for Ecological Research, Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management-Ministry of Education, Northeast Asia Biodiversity Research Center, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: The response strategies of twig-leaf traits to resources varied with plant growth. Exploring the variation and correlation of twig and leaf traits of different functional tree species in different diameter classes is of great significance for understanding the variation of plant functional traits within species (diameter class) and between species (shade tolerant) and the response strategy of plants to resources. In Liangshui National Nature Reserve of Heilongjiang Province. Small, medium, and large trees of shade intolerant tree species (*Betula platyphylla* and *Betula costata*) and shade-tolerant tree species (*Ulmus japonica*, *Tilia amurensis*, and *Acer mono*) were selected. The volume-based leafing intensity, twig cross-sectional area, twig dry weight, individual leaf area, total leaf area, and total leaf dry weight were measured. One-way analysis of variance (ANOVA) was used to test whether there were significant differences between different diameter classes

基金项目:国家重点研发计划青年科学家项目 (2022YFD2201100); 国家自然科学基金 (32071533); 中央高校基本科研业务费专项资金 (2572022DS13)

收稿日期: 2022-08-12; 采用日期: 2023-09-07

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liuzl2093@126.com

and different functional types. The method of standardized major axis (SMA) was used to test the effect of diameter class and functional type on the correlation between twig-leaf traits. Result indicates that: all shade-tolerant species had greater twig and leaf traits than shade-intolerant species, except for twig dry weight; all shade-tolerant species had the largest twig cross-sectional area in large trees and the smallest leaf area in middle trees; there were no significant differences in twig dry weight, total leaf dry weight, and the volume-based leafing intensity among different diameter classes of shade-intolerant species, while all shade-tolerant species had significant differences. As the diameter of the tree increases, there is a positive anisotropic growth relationship between twig cross-sectional area and leaf area for different shade-tolerant species, with the exception of shade-tolerant species, where there is a common slope between twig cross-sectional area and individual leaf area; the volume-based leafing intensity and individual leaf area for different shade-tolerant species have a common slope of -0.51 and -0.47 , and the anisotropic growth indices of twig cross-sectional area and total leaf area and total leaf dry weight for small and middle trees are significantly different from 1, while large trees are not significantly different from 1. The results showed that different shade-tolerant species and their resource acquisition strategies differ between different diameter classes, with all shade-tolerant species showing a resource acquisition strategy at the small tree stage and a resource conservative strategy at the large tree stage. The shade-intolerant species showed a fast growth strategy compared to the shade-tolerant species, and the difference between shade-intolerant and shade-tolerant species gradually disappeared as the diameter level increased. The results provide a new perspective on intraspecific and interspecific interactions during forest succession.

Key Words: shade tolerant; diameter class; variation; trade-off; twig-leaf traits

植物功能性状是植物在长期演变和发展过程中逐渐形成并且能够直接反映出植物自身对于外界环境适应策略的核心属性,与植物的生存策略密切相关^[1-2],且各性状间相互联系、相互作用,不应被单独看待与分析。叶是光合作用的主要器官,其大小(叶面积和质量)代表其资源获取和利用能力^[3-4],枝具有一定的水分运输和机械支撑能力,枝大小(长度、质量、横截面积)与植物的空间扩展以及光截获能力息息相关^[5-6]。当年生小枝是植物对外界环境变化最敏感的部位之一,其枝叶性状变化能够反映植物的生长生存策略^[7-8]。森林演替过程中既存在种间变异也存在种内变异。一般来说,种间变异高于种内变异,而最近研究发现种内变异与种间变异同等重要,甚至高于种间变异^[9-10]。那么耐荫性和个体大小(径级)如何影响枝叶性状变异及权衡关系有待研究。

种间变异是目前研究的热点,不同耐荫性树种是研究种间变异的主要维度之一。喜光树种和耐荫树种对光的需求与响应策略存在差异,这被认为是推动森林更新和群落演替的关键驱动力^[11-12]。喜光树种一般为演替早期物种,具有较强的光合能力^[13];耐荫树种为演替后期物种,具有较低的光饱和点以及较弱的光合能力^[14]。但无论是喜光树种还是耐荫树种,其枝叶对光的获取策略,都直接影响着植物的生存、生长和分布^[15-16]。目前仅对耐荫性的植物研究集中于幼苗和幼树^[17-19],而随着植物个体生长,植物耐荫性以及枝叶的响应策略也会随之发生变化^[14,20-21],对于高大的长寿木本植物,不同生长过程中植株性状的差异反映了植物为更好的生长生存而进行资源分配的权衡策略^[22-23]。以往研究表明小树往往比大树拥有更大、更薄的叶子和更细长的茎,这表现为小树的资源获取策略^[24]。随着树木的生长,其呼吸成本和繁殖分配的比例升高,树木高度的增加也对机械力支撑和水力运输能力提出更高的要求,大树选择小而厚的叶子和更粗的枝,这通常表现为大树的资源保守型策略^[25-28]。鉴于植物生长过程中一些枝叶性状变化以及权衡策略明显不同,且关于植物生长过程中(小树、中等树、大树)不同耐荫性植物枝叶变异及权衡策略,枝叶性状间是等速或异速生长关系目前仍存在争论^[8,29]。因此,考虑种内和种间性状变异时,明确径级和耐荫性是如何改变异速生长指数对于植物生长过程中枝叶变异的权衡策略具有重要意义。

小兴安岭是我国重点森林生态功能区,也是生态安全战略格局的重要部分,研究植物生长过程中不同耐

荫植物枝叶性状的变异及性状间的相关关系对东北地区森林经营管理以及全国生态安全具有重要意义。本研究以小兴安岭地区原始阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林中常见的阔叶树种为研究对象,根据树种耐荫性分为两类:喜光树种(白桦 *Betula platyphylla*、枫桦 *Betula costata*)和耐荫树种(春榆 *Ulmus japonica*、紫椴 *Tilia amurensis*、色木槭 *Acer mono*)。本研究针对每个树种不同径级(小树、中等树和大树)的样树,测定当年生枝叶性状,包括枝横截面积、单叶面积、当年生枝支撑所有叶片的总叶面积、总叶干重、枝干重和出叶强度(单位枝体积着生的叶片数量),旨在验证如下假设:随着径级增大(1)不同耐荫性树种都将增大对枝的投资,而减小对叶的投资;(2)喜光树种和耐荫树种的枝、叶性状的差异将减小;(3)不同耐荫性树种枝叶性状间异速生长指数也减小且大树阶段其异速生长指数不存在差异。研究结果可为森林演替过程中种内和种间的相互作用提供了一个新的视角。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

野外调查在黑龙江凉水国家级自然保护区(128°47'8"—128°57'19"E, 47°6'49"—47°16'10"N)典型阔叶红松林内进行,保护区位于小兴安岭南端达里带领支脉的东坡地,气候类型属于温带大陆性季风气候,冬季寒冷多风雪,夏季降雨集中(占全年60%以上)且雨热同期,春季降水少易干旱,秋季易出现早霜。年平均气温-0.3℃,年平均降水量676 mm,地带性土壤为暗棕壤,年无霜期100—120 d。

1.2 数据采集

于2020年7—8月在阔叶红松林内,选取5种阔叶树种:白桦、枫桦、春榆、紫椴和色木槭,每个树种分为3个径级进行取样,即小树(3 cm<胸高直径 DBH≤8 cm)、中等树(15 cm<DBH≤20 cm)和大树(35 cm<DBH≤45 cm)。在相同坡向及近似坡度条件下(坡度差异<5°)随机选取每个径级的样树10株,且每两株样树间距离大于10 m,以此来减小空间自相关对实验结果产生的影响(表1)。在每株样树的不同冠层位置随机选取6个完整的当年生枝,并立即用封口袋密封于保温箱中冷藏保存。返回实验室后,首先摘除当年生样枝上的所有叶片并记录叶数量(即:总叶数量),通过扫描仪(CanoScan liDE 400)扫描所有叶片获得数字图像,使用Batch软件计算总叶面积;其次,用直尺(精度为0.1 cm)测量枝长度,用游标卡尺(精度为0.01 cm)测量基径(基于基径计算枝横截面积)。最后,将枝、叶样品置于65℃烘箱中烘至恒重后称量干重。单叶面积=总叶面积/总叶数量;出叶强度=总叶数量/(枝横截面积×枝长)。

表1 样树胸径信息概况表

Table 1 Summary information on DBH for sample trees

树种 Species	参数 Parameters	小树 Small tree	中等树 Middle tree	大树 Large tree
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	胸径 DBH/cm	5.6±0.3c	18.8±1.4b	41.0±2.2a
枫桦 <i>Betula costata</i>	胸径 DBH/cm	4.9±0.9c	17.3±0.6b	41.8±1.8a
春榆 <i>Ulmus japonica</i>	胸径 DBH/cm	4.0±0.7c	17.8±1.7b	42.4±1.6a
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	胸径 DBH/cm	4.4±0.6c	17.7±1.5b	43.0±2.8a
色木槭 <i>Acer mono</i>	胸径 DBH/cm	3.8±0.6c	17.2±1.8b	41.3±2.2a

DBH:胸高直径 Diameter at breast height; 同一树种不同小写字母表示胸径在不同径级间存在显著差异($P<0.05$)

1.3 统计分析

运用广义线性模型(GLM)分析耐荫性和径级对枝叶性状的影响^[30]。针对不同径级、不同耐荫性枝叶性状的差异性,利用最小显著差异法(LSD)进行检验,显著性水平设置为 $\alpha=0.05$ 。枝叶性状间的相关性采用皮尔逊(Pearson)相关性分析法($P<0.05$)。检查数据是否符合正态分布,若不符合,对其进行对数转换后再进行分析。采用函数关系如下:

$$y = bx^a$$
$$\lg(y) = \lg(b) + a\lg(x)$$

式中, x 和 y 分别为枝叶性状, b 为截距, a 为斜率,即相对生长指数或异速生长参数。采用 Warton^[31] 研究方法判定性状间相关关系的斜率与 1 是否存在显著差异,当 $|a|=1$ 为等速变化关系,反之,为异速变化关系^[32]。采用标准化主轴估计法(standardized major axis, SMA)利用似然比检验的 smatr 软件包中的 SMA 函数来检验异速指数之间的显著差异^[33]。所有分析采用 R-3.6.1 对数据进行统计分析,并利用 R 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 径级和耐荫性对枝叶性状变异的影响

耐荫性对枝横截面积、单叶面积、总叶面积、总叶干重、枝干重及出叶强度均存在显著影响($P<0.05$),且耐荫树种(除枝干重外)均显著大于喜光树种(图 1)。而径级仅对枝横截面积和总叶干重存在显著影响($P<0.05$),对其它性状均无显著影响(表 2)。

表 2 耐荫性和径级对枝-叶功能性状的影响
Table 2 Effects of functional type and diameter class on twig-leaf shade tolerance.

性状 Trait	参数 Parameter	耐荫性 Shade tolerance	径级 Diameter class	截距 Intercept
枝横截面积	Estimate Std.	0.05	0.00	0.47
Twig cross-sectional area	P	0.00 ***	0.00 ***	0.00 ***
单叶面积	Estimate Std.	0.21	0.00	0.73
Individual leaf area	P	0.00 ***	0.13	0.00 ***
总叶面积	Estimate Std.	0.24	0.00	1.44
Total leaf area	P	0.00 ***	0.48	0.00 ***
总叶干重	Estimate Std.	0.15	0.00	-0.50
Total leaf dry weight	P	0.00 ***	0.00 ***	0.00 ***
枝干重	Estimate Std.	-0.13	0.00	-0.75
Twig dry weight	P	0.00 ***	0.09	0.00 ***
出叶强度	Estimate Std.	0.25	0.00	-1.20
Volume-based leafing intensity	P	0.00 ***	0.39	0.00 ***

* * * 代表 $P<0.001$,即存在极显著影响

喜光树种枝横截面积随径级增大而增大,单叶面积和总叶面积随径级增加呈先减后增趋势,但喜光树种不同径级间总叶干重、枝干重及出叶强度均无显著差异。耐荫树种总叶干重随径级增大呈上升趋势,枝横截面积和枝干重也随径级增大而增大,单叶面积和总叶面积呈先减小后增大的趋势,相反,出叶强度则呈先增大后减小的趋势(图 1, $P<0.05$)。

不同耐荫性树种枝横截面积在小树和中等树阶段均无显著差异,在大树阶段则表现出显著差异(图 1, $P<0.05$)。小树和中等树阶段耐荫树种枝干重显著大于喜光树种,大树无显著差异(图 1),同时,耐荫树种的叶面积和出叶强度大于喜光树种(图 1, $P<0.05$)。不同径级间枝叶生物量分配占比均存在显著差异,耐荫树种对总叶干重的投资比例显著大于喜光树种,且中等树对总叶干重所占比重最大(图 2)。

2.2 径级对不同耐荫树种枝叶性状的相关关系的影响

不同耐荫性树种枝叶性状间均存在显著相关关系(图 3, $P<0.05$)。不同耐荫性树种不同径级间枝横截面积与单叶面积、总叶面积均显著正相关,且均呈异速生长关系(图 4, $P<0.05$)。耐荫树种不同径级枝横截面积与单叶面积的斜率存在显著差异(图 4, $P<0.05$),而喜光树种存在共同斜率为 0.78,但其截距存在显著差异(图 4, $P<0.05$)。喜光树种和耐荫树种枝横截面积与总叶面积在不同径级间存在共同斜率分别为 1.12 和 0.89(图 4)。喜光树种和耐荫树种不同径级间枝横截面积与总叶干重均显著正相关,喜光树种其斜率为小树>中等树>大树(图 4, $P<0.05$),耐荫树种其斜率为大树>小树>中等树(图 4, $P<0.05$)。

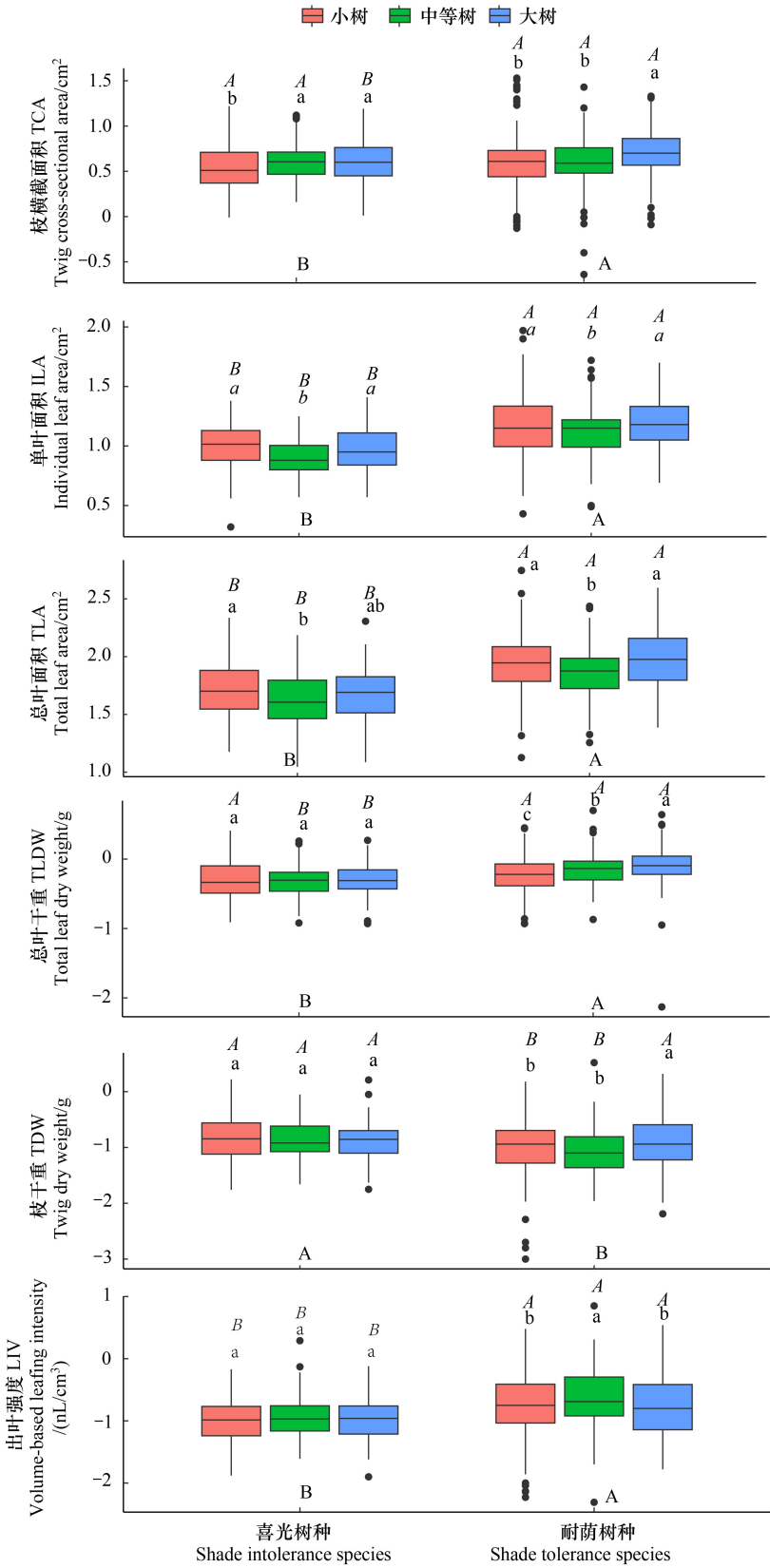


图 1 不同耐荫性不同径级间枝叶性状的差异

Fig.1 Differences of twig and leaf traits among different diameter classes of different shade tolerance. 小写字母代表不同径级内差异,大写字母代表不同耐荫性树种间差异,不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

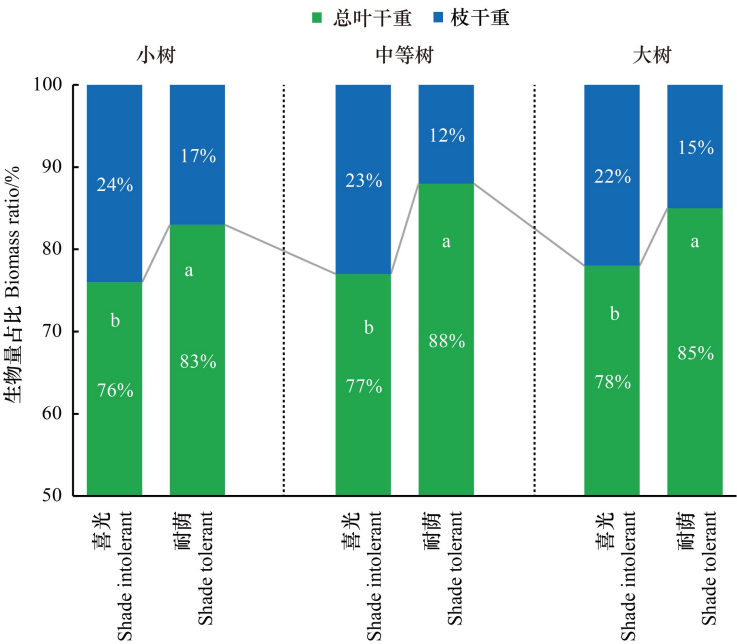


图 2 不同耐荫性枝叶生物量分配

Fig.2 Biomass distribution among twig and leaves of different shade tolerance

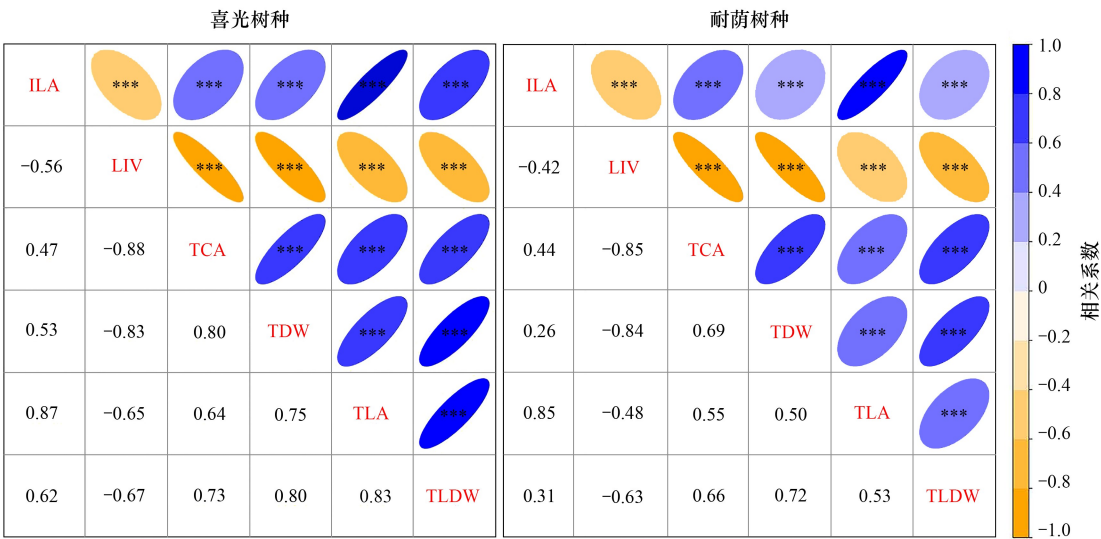


图 3 枝叶性状间相关性

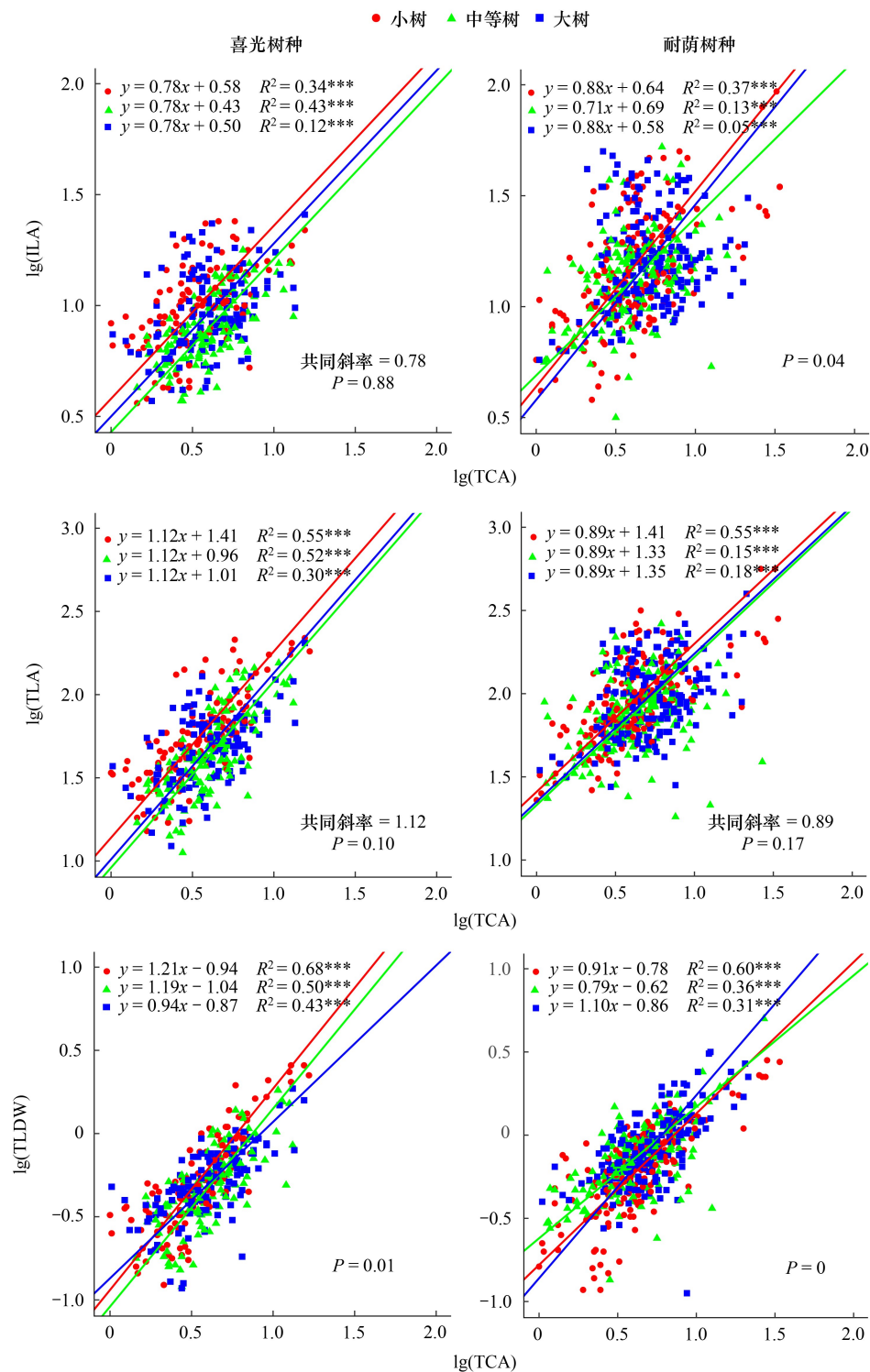
Fig.3 Correlations among twig-leaf traits

TCA:枝横截面积;ILA:单叶面积;TLA:总叶面积;TLDW:总叶干重;TDW:枝干重;LIV:出叶强度;***表示枝叶性状间显著相关($P<0.001$);椭圆越窄表示相关性越强

不同耐荫性树种不同径级间枝横截面积与出叶强度显著负相关,其斜率的绝对值显著大于1,呈异速生长关系,且径级对其相关关系均存在显著影响,喜光树种的斜率为中等树>大树>小树(图4, $P<0.05$),耐荫树种的斜率为大树>中等树>小树(图4, $P<0.05$)。喜光树种和耐荫树种不同径级间出叶强度与单叶面积均显著负相关,其斜率的绝对值均小于1,呈负异速生长关系,且其斜率在不同径级间不存在显著差异(图4)。

2.3 不同耐荫性树种枝叶性状间相关关系的差异

不同耐荫性树种在不同径级间枝横截面积与单叶面积均存在共同斜率,分别为0.84、0.74和0.85,但其截距耐荫树种显著大于喜光树种(图5, $P < 0.05$);不同耐荫性树种大树阶段枝横截面积与总叶面积和总叶干重的斜率差异不显著(图5),且其斜率呈接近1的等速生长关系,而小树与中等树阶段喜光树种的斜率显著大于1(图5, $P < 0.05$),耐荫树种的斜率显著小于1(图5, $P < 0.05$);不同耐荫性树种中等树阶段枝横截面积与出叶强度的斜率不存在显著差异,小树和大树阶段耐荫树种的斜率显著大于喜光树种,且均呈大于1的负异速生长关系(图5, $P < 0.05$);不同耐荫性树种出叶强度与单叶面积在不同径级间存在共同斜率分别为-0.53、



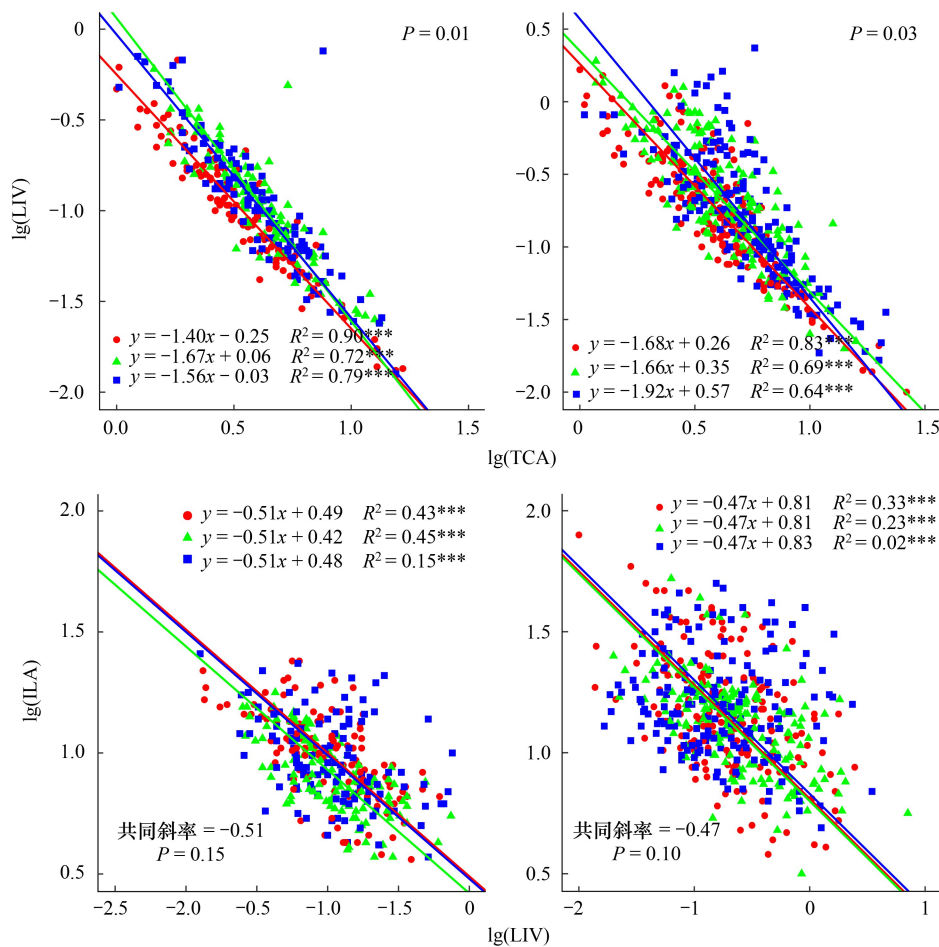


图 4 不同耐荫性不同径级枝叶性状相关关系的差异性

Fig.4 Differences in correlation of twig-leaf traits of different diameter classes of different shade tolerance

TCA: 枝横截面积 Twig cross-sectional area; ILA: 单叶面积 Individual leaf area; TLA: 总叶面积 Total leaf area; TLDW: 总叶干重 Total leaf dry weight; TDW: 枝干重 Twig dry weight; LIV: 出叶强度 Volume-based leafing intensity; $P < 0.05$ 表示不同径级间斜率存在显著差异, $P > 0.05$ 表示不同径级间存在共同斜率(即不存在显著差异); *** 表示枝叶性状间显著相关($P < 0.001$)

-0.44和-0.49,呈负异速生长关系(图 5, $P < 0.05$),但耐荫树种截距显著高于喜光树种。同时,小树阶段耐荫性对枝横截面积与总叶面积、总叶干重和出叶强度的斜率存在显著影响,而随径级增大,大树阶段耐荫性仅对枝横截面积与出叶强度的斜率存在显著影响(图 5, $P < 0.05$)。

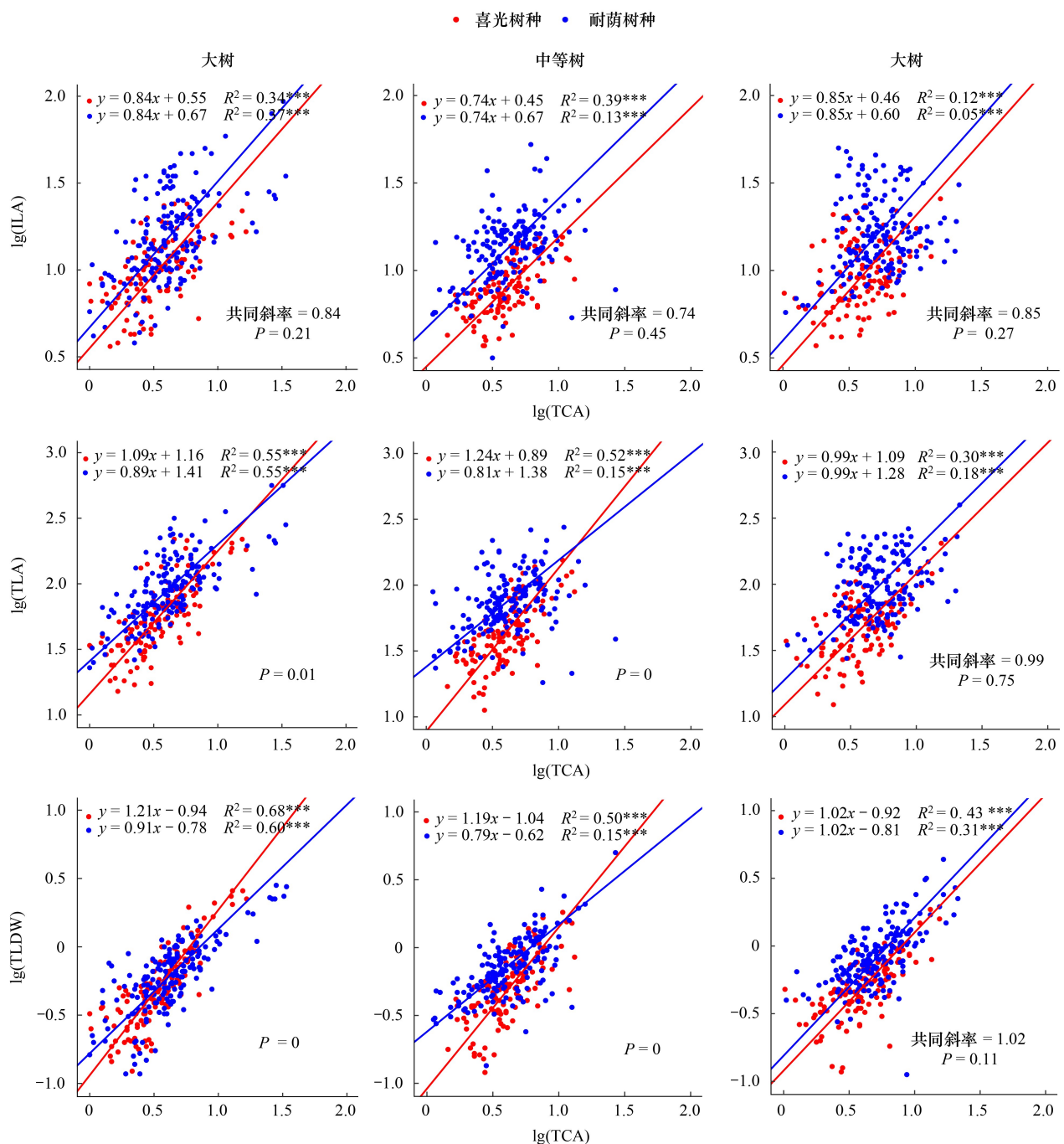
3 讨论

3.1 耐荫性和径级对枝叶性状变异的影响

以往研究将种间差异作为性状变异的主要来源,种内差异常常被忽略;然而最近研究表明,单方面考虑种间或种内差异具有一定局限性,因此,同时考虑种内种间变异有助于更清楚地认知植物种群、群落以及生态系统功能^[34-35]。本研究中耐荫性对当年枝的枝横截面积、叶面积、总叶干重、枝干重及出叶强度均有显著影响;而径级仅对枝横截面积和总叶干重存在显著影响(表 2)。这与 Delagrang 等^[13]研究结果一致,表明枝叶性状变异不仅受耐荫性的影响,同时也受径级的影响;但耐荫性可能是枝叶性状变异的重要原因,而径级可能是次要原因。不同耐荫性树种枝叶性状均存在显著差异(图 1, $P < 0.05$),这可能是不同耐荫性树种本身的遗传特性引起的差异^[36]。耐荫树种一般属于演替后期物种,具有较强的耐荫能力,随着演替进行,植被高度和覆盖率的增加,林下光环境变差,为了提高光捕获效率,演替后期树种选择了更大的叶面积^[14,37]。而喜光树种

大多属于演替前期树种,对光需求量大^[13],具有较强的光合能力以及呼吸速率,较高的呼吸速率也意味着会造成植物水分流失过多^[38–39],所以喜光树种可能倾向选择相对较小的叶^[40]。更大更多的叶子需要一定比例的枝来支持,因此耐荫树种的枝横截面积显著大于喜光树种;然而,耐荫树种的枝干重却显著小于喜光树种,原因可能是喜光树种的树冠较狭窄且垂直延伸,喜光树种拥有更长更细的小枝,并通过调整茎和叶柄的伸长去获得更多的光资源^[41–43]。本次研究结果也表明,喜光树种对枝的生物量分配相对较大,而耐荫树种倾向给予叶更多生物量分配(图2, $P < 0.05$)。

随径级的增大,喜光树种和耐荫树种枝横截面积均呈上升趋势(图1, $P < 0.05$),耐荫树种的枝干重也呈上升趋势,这与我们的假设相一致,与小树相比,径级增大需要对茎和枝条进行更高的生物量投资,增强机械支撑能力,以应对风和降雨造成的树冠负荷和阻力^[25]。此外,植株高度延长了水分输送的距离,增加了水分向上运输的难度,其可能增加枝的导管直径或数量以保证水分运输效率;而随径级增加喜光树种枝干重始终保



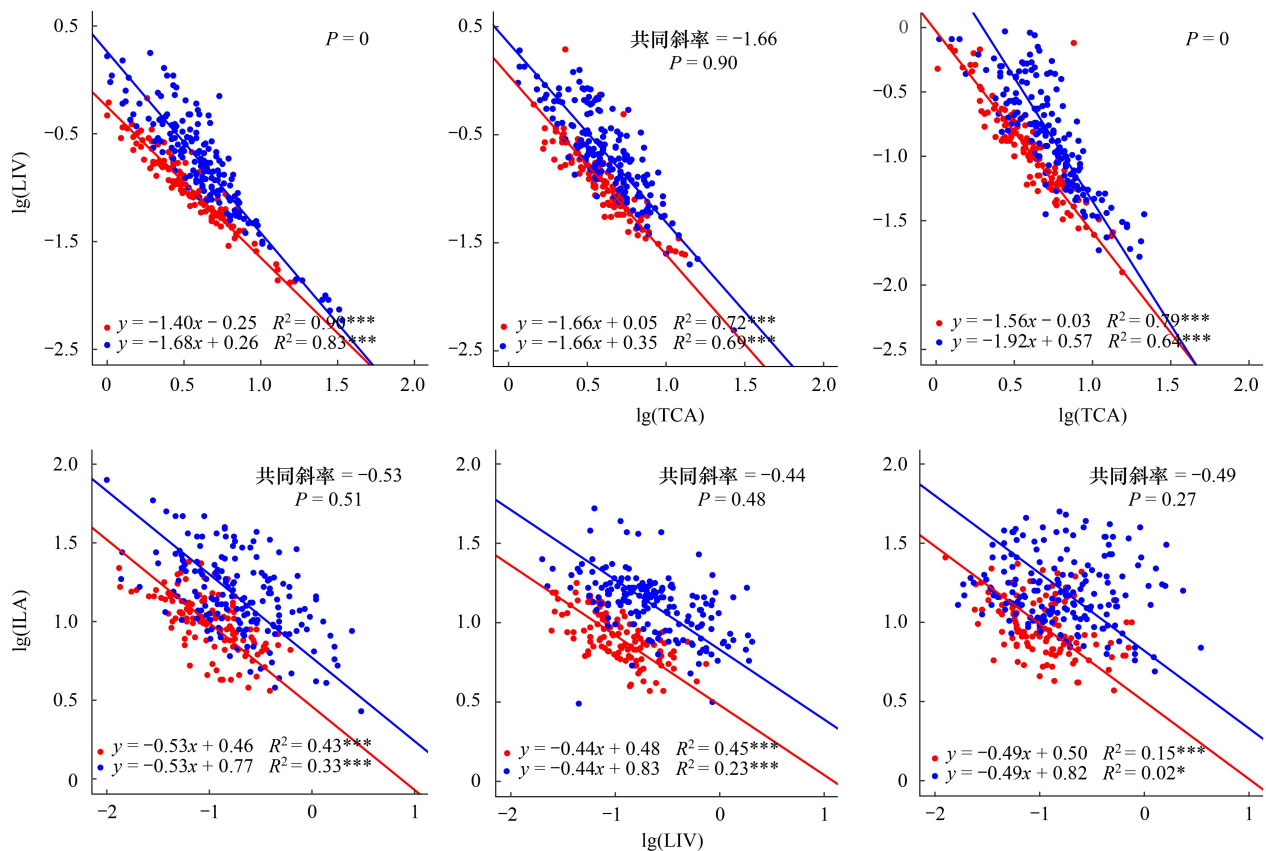


图5 不同耐荫性枝叶性状相关关系的差异性

Fig.5 Differences in the relationship between twig-leaf traits of different shade tolerance

持一个平衡状态(图1),这与我们假设不一致,喜光树种小树生长速率较快,为了在林隙闭合前达到一定的冠层高度,确保未来对光资源的获取,小树可能在枝和茎伸长生长方面进行更多的投资和维持^[37]。不同耐荫性树种单叶面积和总叶面积呈先下降后上升的趋势,这与我们的假设不一致,小树生活在林冠下层,光照不足,为了满足其光照需求而选择了较大的叶面积^[36],随着植株高度的增加来自风的压力更大,中等树可能倾向于对茎的投资^[44],同时选择更多更小的叶片可以降低来自外界环境的压力胁迫^[45],相比中等树,大树拥有更强的水分获取能力,水分运输以及机械支撑的平衡使得大树选择了相对较大的叶面积^[20,46]。叶面积和数量存在一定的权衡关系,这也可能是导致耐荫树种随径级增大出叶强度先上升后下降的原因。

不同耐荫性树种大树阶段枝干重无显著差异,这与我们的假设一致,表明随植株的生长,将会增大对枝的投资,而喜光树种枝横截面积显著小于耐荫树种(图1),这与我们假设不一致的原因可能是耐荫树种具有较宽的树冠,让叶片重叠最小化,从而最大限度地捕获光,相反,喜光物种应该偏向较窄的树冠,投入更多的资源进行垂直生长,以致更好的与其它物种竞争,从而确保未来对光的获取^[37,47-48]。随径级的增大,耐荫树种叶面积始终显著均大于喜光树种(图1),这可能是遗传因素导致的差异^[49]。同时,耐荫物种比喜光物种具有较低的光补偿点,只要叶片有助于植物的碳增加,它们就可以被保留下来,这将允许堆叠更多的叶层,并保持较高的叶面积^[50],这可能也是导致出叶强度和总叶面积大于喜光树种的原因。不同耐荫性树种小树阶段总叶干重无显著差异,而随着径级的增大,耐荫树种中等树和大树阶段总叶干重显著大于喜光树种(图1),这与我们假设不一致,一般来说,喜光树种的光饱和点低于耐荫树种,这意味着在相同光照条件下,耐荫树种光合速率大于喜光树种,且能制造更多的光合产物^[14,37]。因此,随着植株生长,所处的光照条件越来越好,其所制造的光合产物将会逐渐增多,这可能也是耐荫树种随径级增大总叶干重逐渐上升的原因。

3.2 径级对不同耐荫性树种枝叶性状相关关系的影响

“Corner's rules”认为一定大小的枝横截面积能够支撑一定大小的叶面积^[29],本研究结果表明,随径级增大枝横截面积与单叶面积、总叶面积均呈正异速生长关系(图4),这表明枝叶大小关系随植株生长存在固有的平衡关系。但我们发现其异速生长常数存在显著差异,且随径级增大先减小后增大,小树生长在林冠下层光照条件有限,根据最优分配理论,小树为了快速生长将更多的生物量分配给叶^[51],这可能表现为小树快速生长的资源获取策略;同时,植物对光的需求随植株大小的增加而增加,大树大枝往往有利于叶片的伸展,并具有更大的叶片面积,以最大限度地提高光合效率^[52];随径级的增大,喜光树种横截面积与总叶干重其异速生长指数呈下降趋势,这与我们的假设相一致,随着植株的生长,其为了保证水力运输和机械支撑的平衡,将加大对枝的投资。而耐荫树种其异速生长指数随径级的增大呈先减小后增大的趋势,耐荫树种小树生长林下庇荫的环境中,而随着植株生长,光照条件不在是限制光合作用的主要因素,其能够制造更多的光合产物。不同耐荫性树种出叶强度与单叶面积存在显著大于-1 共同斜率(图4),这表明出叶强度增加速度大于单叶面积减小的速度。本研究地点春季降水量少且易发生干旱,为避免干旱胁迫,单叶面积增加较缓慢可能是植物倾向于选择小而厚的叶片,其保水能力较强^[53],可以更好地进行物质和能量交换^[54-55];同时,由于夏季降雨集中较高的出叶强度可以降低外界环境带来的损失^[44],因此,小而厚的叶片以及较高的出叶强度可能是更好的选择。根据“Corner's rules”理论和“出叶强度优势”假说,叶大小、叶数量和枝横截面积间的权衡关系,导致了枝横截面积与出叶强度的负相关关系^[56],其斜率的绝对值显著大于1(图4),大树和中等树可能面临着强光、高温、干旱等环境压力,而小叶具有较强的热交换能力,同时更多的叶数量可以降低环境变化带来的风险^[53-55],小树与大树和中等树相比,当枝增大时,为满足自身快速生长的需求而选择更大的叶面积增强光合能力而不是更多叶数量来规避风险。

3.3 不同耐荫性树种枝叶性状间相关关系的差异

光对幼苗和幼树早期生长具有很强的限制性,喜光树种通常将更多的资源分配给叶^[57],牺牲了非叶组织并产生相对细长的树干,进而导致树木的生长的机械安全性降低,死亡率升高^[58]。相比之下,耐荫物种的死亡率较低,在低光照水平下可以长期存活,这也是耐荫树种在庇荫环境下的优势所在^[59]。因此,我们认为随着枝横截面积增大喜光树种单叶面积增加速率应大于耐荫树种,而耐荫性未对任何径级的异速生长指数产生影响,尽管这与我们的假设不一致,但这表明喜光树种可能通过增加叶数量来满足快速生长的需求。同时,随径级的增大,枝横截面积与总叶面积和总叶干重的异速生长指数在大树阶段不存在显著差异(图5),这与我们的假设一致。喜光树种通常表现为快速生长策略,小树和中等树阶段为了占据有利的生态位,将更多的生物量用于构建更大的叶面积以获取更多的资源,而耐荫树种属于演替后期树种,一般表现为忍耐型策略,选择较厚、致密且构建良好的叶子,有助于在庇荫环境下更好的生存。大树阶段,无论喜光树种还是耐荫树种通常表现为资源保守策略,且光照条件不再是其光合作用的主要限制因素,这可能是其异速生长指数不存在差异原因。植物形态可塑性的调整通常被认为是植物实现资源优化分配的重要手段,而异速生长可能表现为不同耐荫性树种在不同径级资源获取策略的差异。我们发现大树阶段其呈接近1 的等速生长关系,与 Sun^[60]和 Brouat 等^[29]研究结果一致,而小树和中等树阶段不同耐荫性树种分别呈现出大于或小于1 的异速生长关系,这也表明研究枝叶性状是等速还是异速生长关系时应考虑径级大小的影响。喜光树种具有较高的光合适应性^[38-39],而耐荫树种光合能力较弱,小树主要生活在林冠下层光照不充足的环境中,且又面临着其他植物的竞争,小树出叶强度急剧下降的原因可能是为了通过增大叶面积来增强光合能力用于自身生长^[36],而大树相对小树而言,光照资源充足,但越大的树木叶片聚集性越强^[61],减少自遮避更充分的利用资源可能是导致大树出叶强度急剧下降的原因^[62]。

不同耐荫性树种在不同径级的出叶强度与单叶面积存在共同斜率,且均呈负异速生长关系(图5),其斜率绝对值均显著小于1,这与 Milla^[63]和李曼等^[64]研究一致,而李锦隆等^[65]和 Kleiman 等^[56]认为出叶强度与单叶面积呈接近-1 的等速生长关系,这与本研究结果不一致。造成差异的原因可能是:(1)李锦隆等采样点

降水以及温度与本研究地点存在极大差异。(2) Kleiman 等取样时,植株高度均为小于 5 m,且几乎不受遮蔽,本研究中由于遮蔽以及个体大小而导致的枝叶性状的可塑性变化可能是导致差异的另一原因。不同耐荫性树种在小树阶段枝横截面积与总叶面积、总叶干重和出叶强度的异速生长指数均存在显著差异,而大树阶段仅枝横截面积和出叶强度的异速生长指数存在显著差异,这说明随着树木生长,枝叶性状间差异变得不明显。这与 Messier 等^[66]的研究结果一致,即小树阶段中度耐荫和耐荫树种在树冠形态和分配比例上存在显著差异,而随着植株生长,这些差异逐渐消失。但本文仅对有限的表型性状进行研究,因此,该结果是否适用于其它功能性状和树种还需进一步探究。

4 结论

与径级相比,耐荫性对枝叶性状变异的影响更强。随着径级增大,无论是喜光树种还是耐荫树种均会加大对枝的投资,其枝叶权衡关系的异速生长指数或异速生长常数存在显著差异。小树倾向于资源获取策略,中等树表现出较强的适应能力,大树则偏向资源保守型策略。对于异速生长指数,枝横截面积与总叶面积和总叶干重在中等树呈等速生长,小树和大树呈异速生长。此外,不同耐荫性树种随着径级的增加,枝叶相关关系的差异逐渐减小。本研究对森林演替过程中植物种内和种间的相互作用提供了一个新的视角。

参考文献 (References):

- [1] Díaz S, McIntyre S, Lavorel S, Pausas J G. Does hairiness matter in Harare? Resolving controversy in global comparisons of plant trait responses to ecosystem disturbance. *New Phytologist*, 2002, 154(1): 7-9.
- [2] 杨士梭, 温仲明, 苗连朋, 戚德辉, 花东文. 黄土丘陵区植物功能性状对微地形变化的响应. *应用生态学报*, 2014, 25(12): 3413-3419.
- [3] 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. *植物生态学报*, 2004, 28(6): 844-852.
- [4] 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 L, 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.
- [5] Alméras T, Costes E, Salles J C. Identification of biomechanical factors involved in stem shape variability between apricot tree varieties. *Annals of Botany*, 2004, 93(4): 455-468.
- [6] 卢艺苗, 王满堂, 陈晓萍, 吕敏, 钟全林, 程栋梁. 江西常绿阔叶林木本植物不同冠层高度当年生小枝茎构型对叶生物量的影响. *应用生态学报*, 2019, 30(11): 3653-3661.
- [7] Kattge J, Bönisch G, Díaz S, Lavorel S, Prentice I C, Leadley P, Tautenhahn S, Werner G, Aakala T. TRY plant trait database-enhanced coverage and open access. *Global Change Biology*, 2020, 26(1): 119-188.
- [8] Sun S C, Jin D M, Shi P L. The leaf size-twig size spectrum of temperate woody species along an altitudinal gradient: an invariant allometric scaling relationship. *Annals of Botany*, 2006, 97(1): 97-107.
- [9] Violle C, Enquist B J, McGill B J, Jiang L, Albert C H, Hulshof C, Jung V, Messier J. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 2012, 27(4): 244-252.
- [10] 刘润红, 白金连, 包含, 农娟丽, 赵佳佳, 姜勇, 梁士楚, 李月娟. 桂林岩溶石山青冈群落主要木本植物功能性状变异与关联. *植物生态学报*, 2020, 44(8): 828-841.
- [11] Lienard J, Florescu I, Strigul N. An appraisal of the classic forest succession paradigm with the shade tolerance index. *PLoS One*, 2015, 10(2): e0117138.
- [12] Hamerlynck E P, Knapp A K. Leaf-level responses to light and temperature in two co-occurring *Quercus* (Fagaceae) species: implications for tree distribution patterns. *Forest Ecology and Management*, 1994, 68(2/3): 149-159.
- [13] Delagrèze S, Messier C, Lechowicz M J, Dizengremel P. Physiological, morphological and allocational plasticity in understory deciduous trees: importance of plant size and light availability. *Tree Physiology*, 2004, 24(7): 775-784.
- [14] 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.
- [15] Poorter H, Niklas K J, Reich P B, Oleksyn J, Poot P, Mommer L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *The New Phytologist*, 2012, 193(1): 30-50.
- [16] Giertych M J, Karolewski P, Oleksyn J. Carbon allocation in seedlings of deciduous tree species depends on their shade tolerance. *Acta Physiologiae*

- Plantarum, 2015, 37(10): 216.
- [17] Portsmouth A, Niinemets. Structural and physiological plasticity in response to light and nutrients in five temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Functional Ecology*, 2007, 21(1): 61-77.
- [18] Caquet B, Montpied P, Dreyer E, Epron D, Collet C. Response to canopy opening does not act as a filter to *Fagus sylvatica* and *Acer* sp. advance regeneration in a mixed temperate forest. *Annals of Forest Science*, 2010, 67(1): 105.
- [19] 冯晓燕, 刘宁, 郭晋平, 张芸香. 控制光照条件下华北山地 4 个混交树种幼苗幼树的形态响应和可塑性. *林业科学*, 2013, 49(11): 42-50.
- [20] Liu Z L, Hikosaka K, Li F R, Zhu L J, Jin G Z. Plant size, environmental factors and functional traits jointly shape the stem radius growth rate in an evergreen coniferous species across ontogenetic stages. *Journal of Plant Ecology*, 2021, 14(2): 257-269.
- [21] 于青含, 金光泽, 刘志理. 植株大小、枝龄和环境共同驱动红松枝性状的变异. *植物生态学报*, 2020, 44(9): 939-950.
- [22] 杨桂娟, 胡海帆, 孙洪刚, 张建国, 段爱国. 林分年龄、造林密度和林分自然稀疏对杉木人工林个体大小分化和生产力关系的影响. *林业科学*, 2019, 55(11): 126-136.
- [23] Damián X, Fomoni J, Domínguez C A, Boege K. Ontogenetic changes in the phenotypic integration and modularity of leaf functional traits. *Functional Ecology*, 2018, 32(2): 234-246.
- [24] He D, Yan E R. Size-dependent variations in individual traits and trait scaling relationships within a shade-tolerant evergreen treespecies. *American Journal of Botany*, 2018, 105(7): 1165-1174.
- [25] Niklas K J, Enquist B J. Canonical rules for plant organ biomass partitioning and annual allocation. *American Journal of Botany*, 2002, 89(5): 812-819.
- [26] Ryan M G, Binkley D, Fownes J H. Age-related decline in forest productivity: pattern and process. *Advances in Ecological Research*, 1997, 27: 213-262.
- [27] Rose K E, Atkinson R L, Turnbull L A, Rees M. The costs and benefits of fast living. *Ecology Letters*, 2009, 12(12): 1379-1384.
- [28] Brown J H, Gillooly J F, Allen A P, Savage V M, West G B. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 2004, 85(7): 1771-1789.
- [29] Brouat C, Gibernau M, Amsellem L, McKey D. Corner's rules revisited: ontogenetic and interspecific patterns in leaf-stem allometry. *New Phytologist*, 1998, 139(3): 459-470.
- [30] Liu Z L, Hikosaka K, Li F R, Jin G. Variations in leaf economics spectrum traits for an evergreen coniferous species: tree size dominates over environment factors. *Functional Ecology*, 2020, 34: 458-467.
- [31] Warton D I, Weber N C. Common slope tests for bivariate errors-in-variables models. *Biometrical Journal*, 2002, 44(2): 161-174.
- [32] Harvey P H, Pagel M D. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford: Oxford University Press, 1991.
- [33] Warton D I, Wright I J, Falster D S, Westoby M. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 2006, 81(2): 259.
- [34] 刘润红, 梁士楚, 黄冬柳, 黄昶吟, 李娇凤, 常斌, 姜勇. 漓江河岸带木本植物功能性状跨尺度变异研究. *生态学报*, 2019, 39(21): 8038-8047.
- [35] Auger S, Shipley B. Inter-specific and intra-specific trait variation along short environmental gradients in an old-growth temperate forest. *Journal of Vegetation Science*, 2013, 24(3): 419-428.
- [36] Parkhurst D F, Loucks O L. Optimal leaf size in relation to environment. *The Journal of Ecology*, 1972, 60(2): 505.
- [37] Galia Selaya N, Oomen R J, Netten J J C, Werger M J A, Anten N P R. Biomass allocation and leaf life span in relation to light interception by tropical forest plants during the first years of secondary succession. *Journal of Ecology*, 2008, 96(6): 1211-1221.
- [38] Bazzaz F A, Carlson R W. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia*, 1982, 54(3): 313-316.
- [39] Kenzo T, Inoue Y, Yoshimura M, Yamashita M, Tanaka-Oda A, Ichie T. Height-related changes in leaf photosynthetic traits in diverse Bornean tropical rain forest trees. *Oecologia*, 2015, 177(1): 191-202.
- [40] Niinemets Ü, Kull K. Leaf weight per area and leaf size of 85 Estonian woody species in relation to shade tolerance and light availability. *Forest Ecology and Management*, 1994, 70(1/2/3): 1-10.
- [41] Whitelam G C, Johnson C B. Photomorphogenesis in *Impatiens parviflora* and other plant species under simulated natural canopy radiations. *New Phytologist*, 1982, 90(4): 611-618.
- [42] Morgan D C, O'Brien T, Smith H. Rapid photomodulation of stem extension in light-grown *Sinapis alba* L. *Planta*, 1980, 150(2): 95-101.
- [43] Mullen J L, Weinig C, Hangarter R P. Shade avoidance and the regulation of leaf inclination in *Arabidopsis*. *Plant, Cell and Environment*, 2006, 29(6): 1099-1106.
- [44] Sterck F J, Schieving F, Lemmens A, Pons T L. Performance of trees in forest canopies: explorations with a bottom-up functional\structural plant growth model. *New Phytologist*, 2005, 166(3): 827-843.

- [45] Brown V, Lawton J H. Herbivory and the evolution of leaf size and shape. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 1991, 333(1267): 265-272.
- [46] Fan Z, Sterck F, Zhang S B, Fu P L, Hao G Y. Tradeoff between stem hydraulic efficiency and mechanical strength affects leaf-stem allometry in 28 *Ficus* tree species. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1619.
- [47] Kohyama T, Hotta M. Significance of allometry in tropical saplings. *Functional Ecology*, 1990, 4(4): 515.
- [48] Sheil D, Salim A, Chave J, Vancley J, Hawthorne W D. Illumination-size relationships of 109 coexisting tropical forest tree species. *Journal of Ecology*, 2006, 94(2): 494-507.
- [49] Valladares F, Niinemets Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, 39: 237-257.
- [50] Poorter L, Bongers L, Bongers F. Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology*, 2006, 87(5): 1289-1301.
- [51] Puglielli G, Laanisto L, Poorter H, Niinemets Ü. Global patterns of biomass allocation in woody species with different tolerances of shade and drought: evidence for multiple strategies. *New Phytologist*, 2021, 229(1): 308-322.
- [52] Chen F S, Niklas K J, Liu Y, Fang X M, Wan S Z, Wang H M. Nitrogen and phosphorus additions alter nutrient dynamics but not resorption efficiencies of Chinese fir leaves and twigs differing in age. *Tree Physiology*, 2015, 35(10): 1106-1117.
- [53] Scoffoni C, Rawls M, McKown A, Cochard H, Sack L. Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: relationship to leaf size and venation architecture. *Plant Physiology*, 2011, 156(2): 832-843.
- [54] 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.
- [55] Li T, Deng J M, Wang G X, Cheng D L, Yu Z L. Isometric scaling relationship between leaf number and size within current-year shoots of woody species across contrasting habitats. *Polish Journal of Ecology*, 2009, 57: 659-667.
- [56] Kleiman D, Aarssen L W. The leaf size/number trade-off in trees. *Journal of Ecology*, 2007, 95(2): 376-382.
- [57] Poorter L. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Functional Ecology*, 2001, 15(1): 113-123.
- [58] Sterck F J, Bongers F. Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. *American Journal of Botany*, 1998, 85(2): 266-272.
- [59] Lin J, Harcombe P A, Fulton M R, Hall R W. Sapling growth and survivorship as a function of light in a mesic forest of southeast Texas, USA. *Oecologia*, 2002, 132(3): 428-435.
- [60] Sun J, Wang M T, Lyu M, Niklas K J, Zhong Q L, Li M, Cheng D L. Stem and leaf growth rates define the leaf size vs. number trade-off. *AoB PLANTS*, 2019, 11(6): plz063.
- [61] Niinemets Ü. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecological Research*, 2010, 25(4): 693-714.
- [62] Meng F Q, Cao R, Yang D M, Niklas K J, Sun S C. Within-twigs leaf distribution patterns differ among plant life-forms in a subtropical Chinese forest. *Tree Physiology*, 2013, 33(7): 753-762.
- [63] Milla R. The leafing intensity premium hypothesis tested across clades, growth forms and altitudes. *Journal of Ecology*, 2009, 97(5): 972-983.
- [64] 李曼, 郑媛, 郭英荣, 程林, 卢宏典, 郭炳桥, 钟全林, 程栋梁. 武夷山不同海拔黄山松枝叶大小关系. *应用生态学报*, 2017, 28(2): 537-544.
- [65] 李锦隆, 王满堂, 李涵诗, 陈晓萍, 孙俊, 钟全林, 程栋梁. 冠层高度对江西 69 种阔叶树小枝单叶生物量与出叶强度关系的影响. *林业科学*, 2021, 57(2): 62-71.
- [66] Messier C, Nikinmaa E. Effects of light availability and sapling size on the growth, biomass allocation, and crown morphology of understory sugar maple, yellow birch, and beech. *Écoscience*, 2000, 7(3): 345-356.