

DOI: 10.20103/j.stxb.202309021892

孙彰镁, 汤松波, 王淑, 林谕彤, 赖媛, 邹滨, 张蓉昀, 肖以华, 旷远文. 3 种落叶栎植物功能性状在喀斯特和非喀斯特生境的异同. 生态学报, 2024, 44 (24): 11317-11330.

Sun Z M, Tang S B, Wang S, Lin Y T, Lai Y, Zou B, Zhang R Y, Xiao Y H, Kuang Y W. Comparison of plant functional traits of three deciduous *Quercus* species growing at karst and non-karst habitats. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44 (24): 11317-11330.

3 种落叶栎植物功能性状在喀斯特和非喀斯特生境的异同

孙彰镁^{1, 2}, 汤松波³, 王淑^{1, 2}, 林谕彤^{1, 2}, 赖媛^{1, 2}, 邹滨⁴, 张蓉昀⁴, 肖以华⁵, 旷远文^{1, 2, *}

1 中国科学院华南植物园, 广州 516050

2 中国科学院大学, 北京 100049

3 华东师范大学生态与环境科学学院, 上海 200241

4 广东大瑶山省级自然保护区管理处, 韶关 512200

5 中国林业科学研究院热带林业研究所, 广州 510520

摘要: 栎属 (*Quercus*) 植物广泛分布于北半球从温带至热带森林中, 并在喀斯特和非喀斯特生境中生长良好。探究落叶栎植物功能性状在喀斯特和非喀斯特生境间的差异, 可以为揭示其对喀斯特生境的适应策略和喀斯特地区植被恢复树种的选择提供科学依据。以喀斯特和非喀斯特生境的栓皮栎 (*Q. variabilis*)、麻栎 (*Q. acutissima*) 和白栎 (*Q. fabri*) 为对象, 比较细胞水平上的气孔大小 (SZ)、气孔长度 (SL)、气孔密度 (SD)、气孔孔隙指数 (SPI), 组织水平上的叶片厚度 (LT)、上表皮厚度 (AD)、下表皮厚度 (AB)、栅栏组织比 (PTR), 叶片水平上的比叶面积 (SLA)、叶片干物质含量 (LDMC) 和植物个体水平上的非结构性碳水化合物 (NSC)、构建成本 (L_{cc}) 和水分利用效率 (iWUE) 13 个植物功能性状的异同及其与土壤、气候因子的关系。结果发现: (1) 生境是 3 种落叶栎除 AD 和 LDMC 外的 11 种植物功能性状变异的主要来源, 3 种落叶栎 SPI, LT, AB, PTR, SLA, NSC, L_{cc} 和 iWUE 在喀斯特和非喀斯特生境间差异显著, 且这种差异在树种间呈现非一致性; (2) 两种生境下, 落叶栎叶片水平的性状均与年均降雨量显著相关, 但喀斯特生境下, 落叶栎细胞、组织和植物个体水平的功能性状与年均降雨量、年均温、土壤总氮、总磷含量和土壤 pH 显著相关, 非喀斯特生境下, 这三个水平的功能性状与年均降雨量、年均温、土壤总氮、总磷含量显著相关; (3) 13 种植物功能性状间的关联性在两种生境下差异明显, 在喀斯特生境下, 落叶栎 SPI-SD, AD-NSC, PTR-NSC, SLA- L_{cc} 和 AB-iWUE 间存在显著关联性, 在非喀斯特生境下, 仅 SLA- L_{cc} 和 AB-iWUE 间存在显著关联性, 体现了落叶栎不同生物学水平的功能性状为适应喀斯特生境的权衡。结果显示, 喀斯特生境下栓皮栎植物功能性状变异性大于麻栎和白栎, 可在喀斯特植被恢复实践中优先选用。

关键词: 喀斯特生境; 落叶栎; 叶片功能性状; 生态适应

Comparison of plant functional traits of three deciduous *Quercus* species growing at karst and non-karst habitats

SUN Zhangmei^{1, 2}, TANG Songbo³, WANG Shu^{1, 2}, LIN Yutong^{1, 2}, LAI Yuan^{1, 2}, ZOU Bin⁴, ZHANG Rongyun⁴, XIAO Yihua⁵, KUANG Yuanwen^{1, 2, *}

1 South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 516050, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

基金项目: 2021 年省级生态公益林效益补偿资金项目

收稿日期: 2023-09-02; **网络出版日期:** 2024-09-09

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: kuangyw@scbg.ac.cn

3 School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China

4 Guangdong Dayaoshan Provincial Nature Reserve Management Office, Shaoguan 512200, China

5 Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520, China

Abstract: *Quercus* species (Fagaceae) are widely distributed from temperate to tropical forests in the northern hemisphere and can grow well at both karst and non-karst habitats. Revealing the differences in plant functional traits of deciduous *Quercus* species commonly growing at karst and non-karst habitats is critical to understand their underlying adaptive mechanisms and can provide scientific basis for the selection of tree species in karst vegetation restoration practice. In this study, 13 plant functional traits including stomatal size (SZ), stomatal length (SL), stomatal density (SD), and stomatal pore index (SPI) at the cellular scale, leaf thickness (LT), thickness of adaxial epidermis (AD), thickness of abaxial epidermis (AB), and palisade mesophyll thickness to leaf thickness ratio (PTR) at the tissue scale, specific leaf area (SLA), and leaf dry matter content (LDMC) at the leaf scale, non-structural carbohydrates (NSC), leaf construction cost (L_{cc}) and intrinsic water-use efficiency (iWUE) at the whole-plant scale of three deciduous *Quercus* species, i.e., *Q. variabilis*, *Q. acutissima* and *Q. fabri* growing at both karst and non-karst habitats in Guangdong Province were determined and compared. The correlations of the 13 plant functional traits with local climatic and edaphic variables were detected, too. The results showed that: 1) habitat was the main contributor to the variation of the studied functional traits except for AD and LDMC of the studied deciduous *Quercus* species; the traits of SPI, LT, AB, PTR, SLA, NSC, L_{cc} and iWUE were significantly different between karst and non-karst habitats, and the differences were species-dependent; 2) at both habitats, the traits at the leaf scale were significantly correlated with mean annual precipitation; but at karst habitat, the traits at the cellular, tissue and whole-plant scales were significantly correlated with mean annual precipitation, mean annual temperature, soil total nitrogen, phosphorus contents and soil pH, while at non-karst habitat, those traits were significantly correlated with only mean annual precipitation, mean annual temperature, soil total nitrogen, and phosphorus contents; 3) the correlations among the 13 plant functional traits were more complex at karst habitat than those at non-karst habitat, with significance existing in SPI-SD, AD-NSC, PTR-NSC, SLA- L_{cc} and AB-iWUE at karst habitat, while only in SLA- L_{cc} and AB-iWUE at non-karst habitat, indicating the trade-offs of functional traits at different biological scales of the deciduous *Quercus* species for the adaptation to karst habitat. The results also imply *Q. variabilis* can be preferentially adopted for vegetation restoration due to its greater variability in plant functional traits than *Q. acutissima* and *Q. fabri* when growing at karst habitat.

Key Words: karst habitat; deciduous *Quercus*; leaf functional traits; ecological adaptation

喀斯特生境复杂多样,生物多样性高,是生物地理学、生态学研究的“天然实验室”^[1]。喀斯特生境由于土壤浅薄,土被不连续,土壤持水能力差,植物生长缓慢,生态系统抵抗外界干扰的阈值较低,一旦破坏难以恢复^[2]。在人类干扰增加和全球变化的双重影响下,喀斯特生境容易发生土壤侵蚀严重、水土流失加剧、基岩裸露面积增加等石漠化现象^[3],其生态系统稳定性和生态系统服务功能严重降低^[4]。开展喀斯特区生态保护和修复是国家生态文明建设的重大需求^[5],也是夯实岩溶区生态安全屏障的现实要求。

广东喀斯特区域集中分布在粤西、粤北 6 市 21 县,面积约占土地总面积 5.9%,这些区域地处珠江主要水体如东江、西江、北江中上游,对珠江下游区域生态安全影响重大。基于树种优选和乔灌木搭配的人工造林是加快粤北山区植被恢复的有效手段,也是岩溶区森林生态系统“固碳增汇”、提升喀斯特森林生态系统服务功能的重要途径。甄选对喀斯特生境适应性强的树种是植被恢复成功的关键。壳斗科栎属(*Quercus*)植物广泛分布于北半球从温带至热带森林中^[6],也是我国阔叶林重要的建群种之一^[7-8],在植被恢复、资源利用、水土保持等方面具有重要作用。受亚热带季风气候影响,喀斯特地区植物多样性丰富^[9-10],以栓皮栎(*Q. variabilis*)、麻栎(*Q. acutissima*)和白栎(*Q. fabri*)为代表的落叶栎在喀斯特区域分布广泛。因此,研究落

叶栎对喀斯特生境的适应策略,可以为该区域植被恢复和林分改造提供科学依据。

植物对环境适应策略存在种间差异,且这些差异可以体现在不同生物学水平的植物功能性状及性状间的协同或权衡关系上^[11-12]。例如,在细胞水平,植物通过气孔调节与外界环境的水分和 CO₂ 交换^[13],气孔大小 (Stomatal size, SZ)、气孔长度 (Stomatal length, SL)、气孔密度 (Stomatal density, SD) 和气孔孔隙指数 (Stomatal pore index, SPI) 对环境变化的响应敏感,并可影响植物的水分利用效率 (Intrinsic water-use efficiency, iWUE) 和光合作用等^[14];在组织水平上,叶片解剖结构 (栅栏和海绵组织厚度) 和角质层厚度是决定植物光合性能和耐旱性的内在关键因子^[15];在器官水平上,比叶面积 (Specific leaf area, SLA)、叶片干物质含量 (Leaf dry matter content, LDMC) 等可表征植物对资源获取的能力^[16];在个体水平上,叶构建成本 (Leaf construction cost, L_{CC})、iWUE 等能表征植物对环境变化适应性^[17],而非结构性碳水化合物 (Non-structural carbohydrates, NSC) 含量等可反映植物的防御能力^[18]。在环境变化影响下,植物往往通过不同植物功能性状的关联和权衡来提高适应性^[19]。植物功能性状对森林生态系统结构、过程和功能的重要影响^[14],已成为预测植物个体、植被群落和森林生态系统应对全球气候变化响应等生态学前沿问题的重要指标^[20-21]。

对贵州喀斯特生境和非喀斯特生境 43 个共有树种的植物功能性状对比研究发现^[18],并非所有共有树种的功能性状如 L_{CC} 在喀斯特生境和非喀斯特生境下都存在显著差异,表明通过降低构建成本并非树种适应喀斯特生境的唯一策略;有些树种如朴树 (*Celtis sinensis*)、水麻 (*Debregeasia orientalis*)、构树 (*Broussonetia papyrifera*) 和拐枣 (*Hovenia acerba*) 可以通过叶片富集有机酸的途经来提高适应能力,可推荐为喀斯特植被恢复的首选树种或先锋种。然而,在喀斯特和非喀斯特生境都广泛分布的落叶栎树种对喀斯特生境的适应策略是否也有其特异性,还有待验证。基于此,本研究以广东境内喀斯特和非喀斯特生境共有的栓皮栎、麻栎和白栎为研究对象,对比 3 种落叶栎 13 种植物功能性状在喀斯特和非喀斯特生境的异同,探究植物功能性状和土壤、气候因子之间的关联性,揭示 3 种落叶栎对喀斯特生境的潜在适应策略。研究结果将为喀斯特植被恢复实践中目标树种的选择提供科学依据,服务于粤北喀斯特区域低质低效森林生态系统服务功能的精准提升。

1 材料与方法

1.1 采样地点

根据广东省林业局 2012 年《广东省岩溶地区第二次石漠化监测报告》,韶关是广东省岩溶分布最大的市区,石漠化面积占国土面积 53.3%,其域内的乐昌是喀斯特生境的典型代表,喀斯特地貌占全县面积 27%,属于峰林平原型石漠化类型,是广东省石灰岩县(市)中石漠化程度最高的县级行政区,全县仅存的次生林植被退化严重,水土流失加剧,石漠化进程加快,成为制约当地经济发展的主要因素。本研究以乐昌市梅花镇的次生林 (25°08'00"—25°22'55"N, 112°01'59"—113°9'38"E) 为喀斯特生境代表,以广州市华南国家植物园内的次生林 (23°10'45"—23°11'28"N, 113°21'20"—113°21'48"E) 为非喀斯特生境代表。所选区域均属典型的亚热带季风气候,有明显的干湿季之分^[22]。两种生境的气象、土壤的基本信息见表 1。

表 1 喀斯特与非喀斯特生境基本信息

Table 1 Information of karst and non-karst habitats in this study

生境 Habitat	地点 Location	年均温 Mean annual temperature/℃	年均降雨量 Mean annual precipitation/ mm	干旱指数 Aridity index	土壤有机质 Soil organic matter/ (g/kg)	土壤总氮 Soil total nitrogen/ (g/kg)	土壤总磷 Soil total phosphorous/ (g/kg)	土壤酸度 Soil pH
非喀斯特 Non-karst	广州	22.03±0.02	1679±5.22	0.76±0.01	20.73±2.03	2.34±0.21	0.63±0.02	5.66±0.13
喀斯特 Karst	乐昌	18.40±0.48	1431±27.61	0.85±0.03	44.39 ±8 .62	1.43±0.32	0.25±0.04	6.22±0.79

气象数据来源当地气象台,土壤数据为本研究测定

1.2 样品采集与处理

在每个生境的次生林中,各选择 5 株生长健康、胸径大小相近且无明显冠层压迫的麻栎、栓皮栎和白栎,用高枝剪在冠层四周采集成熟功能叶 20—30 片,置于密封袋,放入便携式车载冰箱保存。同时分别在 5 株对应的样树根部周围采集 0—20 cm 土层样品,混成一个混合样,装于密封袋中带回实验室,风干,磨碎后备分析,每种分析保证 3—5 个实验重复。

1.3 植物功能性状

本研究所选择的 13 种植物功能性状如表 2。从采集的叶片中随机选取 3 片,用刀片轻轻刮取呈透明状的叶片下表皮(若叶片表皮具有绒毛,则先用刀片轻轻刮去绒毛,再刮取叶片下表皮),置于载玻片上,用光学显微镜(B302,重庆奥特光学仪器有限公司)进行观察。首先在 10 倍目镜下,随机选取 3 个不同位置长方形区域对气孔数量计数,测定单位面积内气孔密度(SD),然后在 40 倍目镜下测定气孔长度(SL)、气孔宽度(SW)、保卫细胞厚度(GCT),并依据公式计算气孔大小($SZ = SL \times GCT \times 2$)、气孔孔隙指数($SPI = SD \times SL^2 \times 10^{-4}$)。每个样品气孔性状测定至少进行 27 个重复。

随机选取 3 片叶片,避开主叶脉切片,削取横切面薄片置于载玻片上,在 40 倍目镜下,随机选取 3 个不同位置测量叶片厚度(LT)、上下表皮厚度(AD 和 AB)、栅栏组织厚度和海绵组织厚度,并依据公式栅栏组织比($PTR = \text{栅栏组织厚度} / LT \times 100\%$),计算 PTR。每个样品的解剖性状测定至少进行 27 个重复。

随机选取 10 片完整鲜叶,用湿巾擦拭干净后,称其鲜重(精确到 0.0001 g)后用 Li-3000A 叶面积仪(Li-Cor, Lincoln, NE, USA)测量叶面积(LA),于 65℃ 烘干至恒重后再称其干重(精确到 0.0001 g),并计算比叶面积(SLA)和叶片干物质含量(LDMC)。叶片稳定碳同位素比值 $\delta^{13}C$ 采用同位素质谱仪(Isoprime100, UK)测定,并根据公式^[23]计算植物水分利用效率(iWUE);叶片非结构性碳水化合物含量(NSC)采用“蒽酮法”测定^[24]。

称取 0.5 g 粉末状叶片样在马弗炉(525 ± 25)℃下灼烧 5 h 后测定灰分含量(Ash)^[25],另取 0.5 g 粉末状叶片样在全自动氧弹热量仪(Model 6400, Parr, IL, USA)完全燃烧,测定叶片干重热值(CV),计算去灰分热值: $Hc = CV / (1 - \text{Ash})$ 。叶片构建成本(CC_{mass})采用 Williams 等^[26]公式计算:

$$CC_{\text{mass}} = [(0.06968 Hc - 0.065) (1 - \text{Ash}) + 7.5 (KN/14.0067)] / 0.89$$

式中, Hc 为除去灰分的燃烧热值(kJ/g), Ash 为灰分含量(g/g), N 为全氮含量(g/g), K 表示 N 的氧化还原状态(硝态 N: +5; 氨态 N: -3)。乐昌地区和华南植物园土壤的主要氮源是硝态氮, K 值取 +5。叶片单位面积构建成本为单位质量成本与比叶面积的比值^[27],即 $L_{\text{CC}} = CC_{\text{mass}} / \text{SLA}$ 。

1.4 土壤理化性质测定

土壤有机质含量(SOM, g/kg)采用重铬酸钾-外加加热法进行测定;土壤总氮含量(SN, g/kg)测定采用凯氏定氮法,土壤总磷含量(SP, g/kg)测定采用钼锑抗比色法;土壤 pH 值测定采用玻璃电极法测定^[28]。土壤理化性质见表 1。

1.5 数据处理与分析

采用双因素方差分析(Two-way ANOVA)计算生境、物种及其交互作用的方差组分,用于评估三者对各性状的影响程度。由于每个物种在每种生境下只有 3—5 个重复,因此检验单个物种各性状在不同生境中的差异时,采用非参数检验,在 R 语言中使用基础分析包中的 kruskal.test 函数进行分析。采用混合效应模型比较不同性状在不同生境之间的差异,以生境为固定因子,以物种为随机因子,对于有显著差异的性状($P < 0.05$),采用 LSD-Tukey 事后多重比较。混合效应模型使用 R 语言中 lmerTest 包中的 lmer 函数进行分析,使用 emmeans 包中的 emmeans 函数进行事后多重比较。采用 R 语言 relaimpo 包对相对重要性进行分析,解释各变量的贡献率。使用 R 语言中 FactoMineR 和 factoextra 包进行主成分分析;使用 R 包 pcalg 中的 pc 和 idaFast 函数估计生境中叶片功能性状间的相关性^[29]。数据处理和可视化分析均在 R 语言(版本号:v.4.1.3)中进行。

表 2 植物功能性状名称、简写及单位

Table 2 Name, abbreviations and units of the plant functional traits

植物功能性状 Plant functional traits		简写 Abbreviation	单位 Unit
细胞水平 Cellular scale	气孔大小	SZ	μm^2
	气孔长度	SL	μm
	气孔密度	SD	个/ mm^2
	气孔孔隙指数	SPI	%
组织水平 Tissue scale	叶片厚度	LT	μm
	上表皮厚度	AD	μm
	下表皮厚度	AB	μm
	栅栏组织比	PTR	—
器官水平 Organ scale	比叶面积	SLA	cm^2/g
植物个体水平 Whole-plant scale	叶片干物质含量	LDMC	g/g
	叶片构建成本	L_{cc}	g 葡萄糖当量/ m^2 叶面积
	水分利用效率	iWUE	$\mu\text{mol}/\text{mol}$
	非结构性碳水化合物	NSC	mg/g

2 结果与分析

2.1 植物功能性状的变异来源

3 种落叶栎 13 种植物功能性状在喀斯特和非喀斯特间发生变异的来源有生境、树种和生境与树种之间交互(图 1)。方差分析结果表明,除 AD 和 LDMC 外,生境可以解释其余 11 种植物功能性状在喀斯特和非喀斯特生境的变异来源($P<0.05$),其中 NSC (75.42%)、 L_{cc} (63.75%)、SLA (63.61%)、LT (53.68%)受生境因子影响较大。除 SD、AD、LDMC 和 L_{cc} 外,树种可以解释其余 9 种植物功能性状在 2 种生境间的变异来源($P<0.05$),其中 iWUE (56.09%)、PTR (42.86%)受树种影响较大。生境与树种的交互作用能解释 SZ、SL、SD、LT、SLA、 L_{cc} 、iWUE、NSC 的变异来源($P<0.05$),其中气孔性状 SZ (82.35%)、SL (68.17%)、SD (27.04%)主要受到生境与树种的交互作用影响。

2.2 生境和树种对植物功能性状的影响

总体上,在喀斯特生境下,3 种落叶栎的气孔孔隙指数(SPI)、栅栏组织比(PTR)和比叶面积(SLA)要显著低于非喀斯特生境,但叶片厚度(LT)、下表皮厚度(AB)、水分利用效率(iWUE)、非结构性碳水化合物(NSC)和单位面积构建成本(L_{cc})却显著高于非喀斯特生境,其他性状在 2 种生境间无显著差异(图 2)。生境显著影响了 3 种落叶栎的 8 种植物功能性状。

在不同落叶栎间,植物功能性状的变异在喀斯特和非喀斯特生境间变异呈现非一致性(图 3)。栓皮栎除 SZ、AD 和 PTR 外,其他 10 个性状在 2 种生境间差异显著,其中 SL、LT、AB、LDMC、 L_{cc} 、iWUE 和 NSC 在喀斯特生境显著高于非喀斯特生境,而 SD、SPI、SLA 则显著低于非喀斯特生境;白栎 SZ、PTR、SLA、iWUE、 L_{cc} 、NSC 6 种植物功能性状在生境中差异显著;其中 SZ、 L_{cc} 、NSC 和 iWUE 在喀斯特生境显著高于非喀斯特生境,而 PTR 和 SLA 则显著低于非喀斯特生境;麻栎除 SD、AD、SLA、 L_{cc} 、iWUE 外,其余 8 种功能性状在生境中差异显著,其中 LT、AB、NSC 在喀斯特生境显著高于非喀斯特生境,而 SZ、SL、SPI、PTR、LDMC 则显著低于非喀斯特生境。

2.3 环境因子对植物功能性状影响的生境特异性

在喀斯特生境(图 4),3 种落叶栎细胞水平上的功能性状主要受气候因子 MAP、MAT (SL、SD、SPI)和土壤因子 SN、pH (SL 和 SZ)的调控;在组织水平上,除 LT 受气候因子 MAP 和 MAT 影响外,AD、AB 和 PTR 均受土壤因子 SP、SOM 和 pH 影响;在叶片水平上,SLA 和 LDMC 均受到 MAP 调控;在个体水平上,iWUE 和

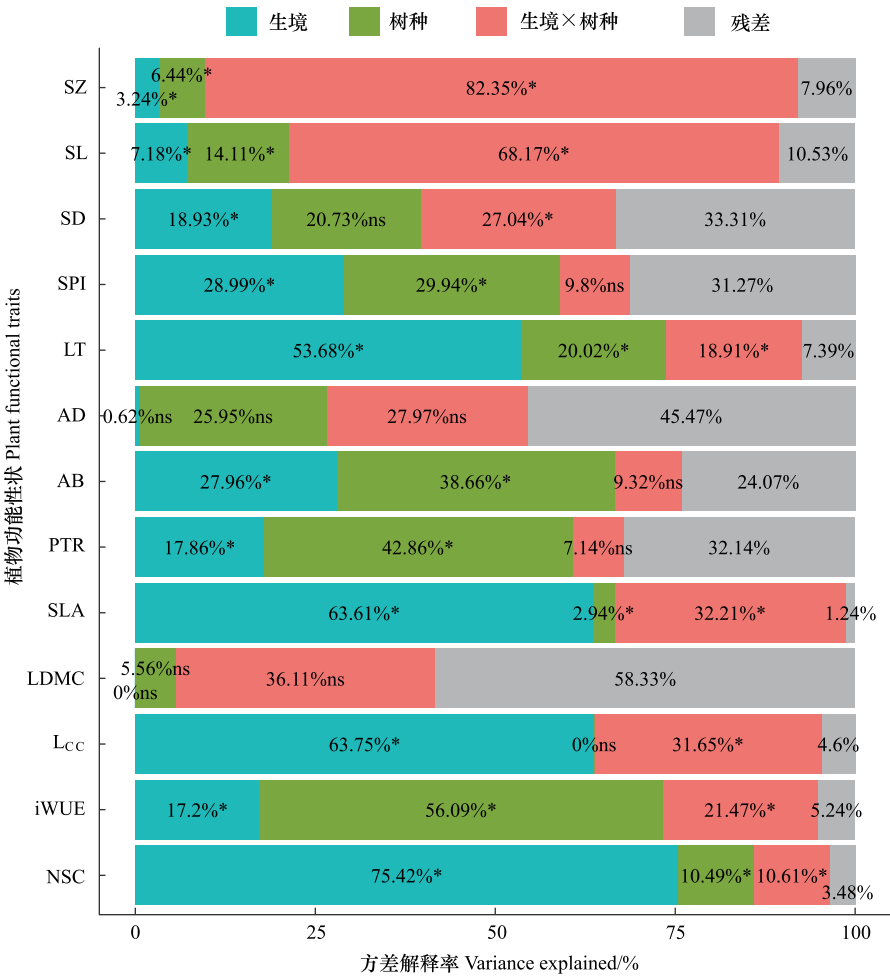


图1 生境、树种及其交互作用对落叶栎植物功能性状的影响

Fig.1 Effects of habitat, *Quercus* species and their interaction on the studied plant functional traits

SZ:气孔大小;SL:气孔长度;SD:气孔密度;SPI:气孔孔隙指数;LT:叶片厚度;AD:上表皮厚度;AB:下表皮厚度;PTR:栅栏组织比;SLA:比叶面积;LDMC:叶片干物质含量;L_{cc}:叶片构建成本;iWUE:水分利用效率;NSC:非结构性碳水化合物;*:影响在 $P < 0.05$ 水平下显著

NSC 则同时受到气候因子 MAP 和土壤因子 pH、SN 和 SP 共同影响。

在非喀斯特生境(图4),气候因子 MAP 和土壤因子 SN、SP 是影响细胞水平功能性状的主要因子;气候因子 MAP 和 MAT 则是影响组织水平功能性状的共同因子;气候因子 MAP 是影响器官水平功能性状的最主要因子,而 MAP 和 SN 则是决定3种落叶栎个体水平功能性状的重要因子。

2.4 适应策略的生境间差异

在喀斯特生境(图5),三种栎类功能性状主成分分析结果显示,其累计特征值百分率分别为51%和30.4%,两者累计贡献率达81.4%。第一排序轴主要与NSC、PTR呈正相关,与AD、SZ呈负相关;第二排序轴主要与iWUE、L_{cc}、LT、SL呈正相关,而与SLA、AB呈负相关。其中,栓皮栎功能性状变异性较大,反映了其适应性相对较强。在非喀斯特生境(图5),三种栎类功能性状主成分分析结果显示,其累计特征值百分率分别为55.1%和22.3%,两者累计贡献率达75.4%。第一排序轴主要与PTR、SZ、SD呈正相关,与LT、AB呈负相关;第二排序轴主要与L_{cc}、NSC、SL、SPI呈正相关,而与SLA、iWUE呈负相关。其中,白栎功能性状变异性较大,反映了其适应性相对较强。

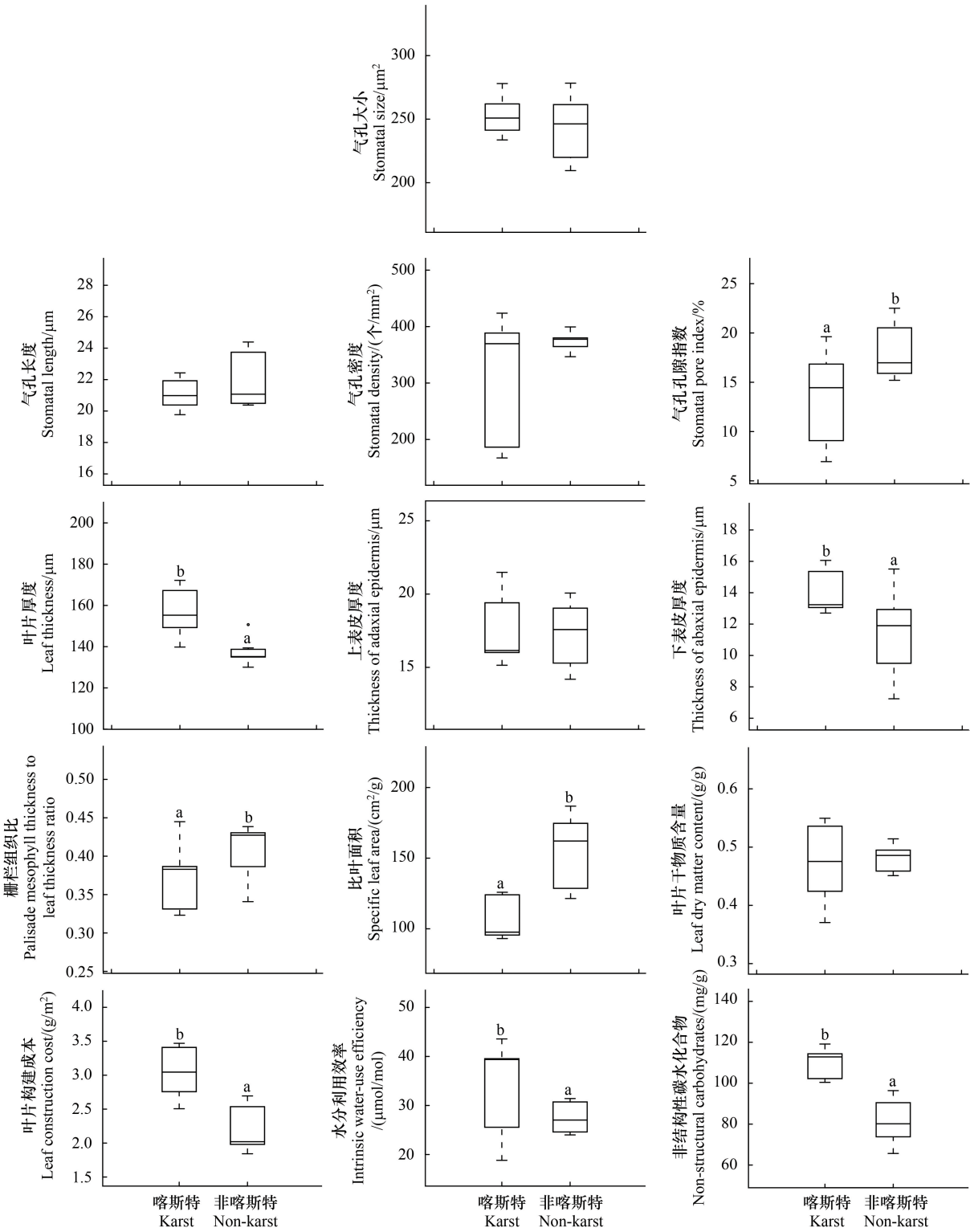


图2 3种落叶栎植物功能性状在喀斯特和非喀斯特生境之间的差异

Fig.2 Differences of the studied plant functional traits of three deciduous *Quercus* species between karst and non-karst habitats

不同小写字母表示两种生境间的差异显著 ($P < 0.05$). 每个箱线图上的方框上下线和黑色横线分别表示上四分位数和下四分位数和中位数;上须和下须分别表示最大值和最小值

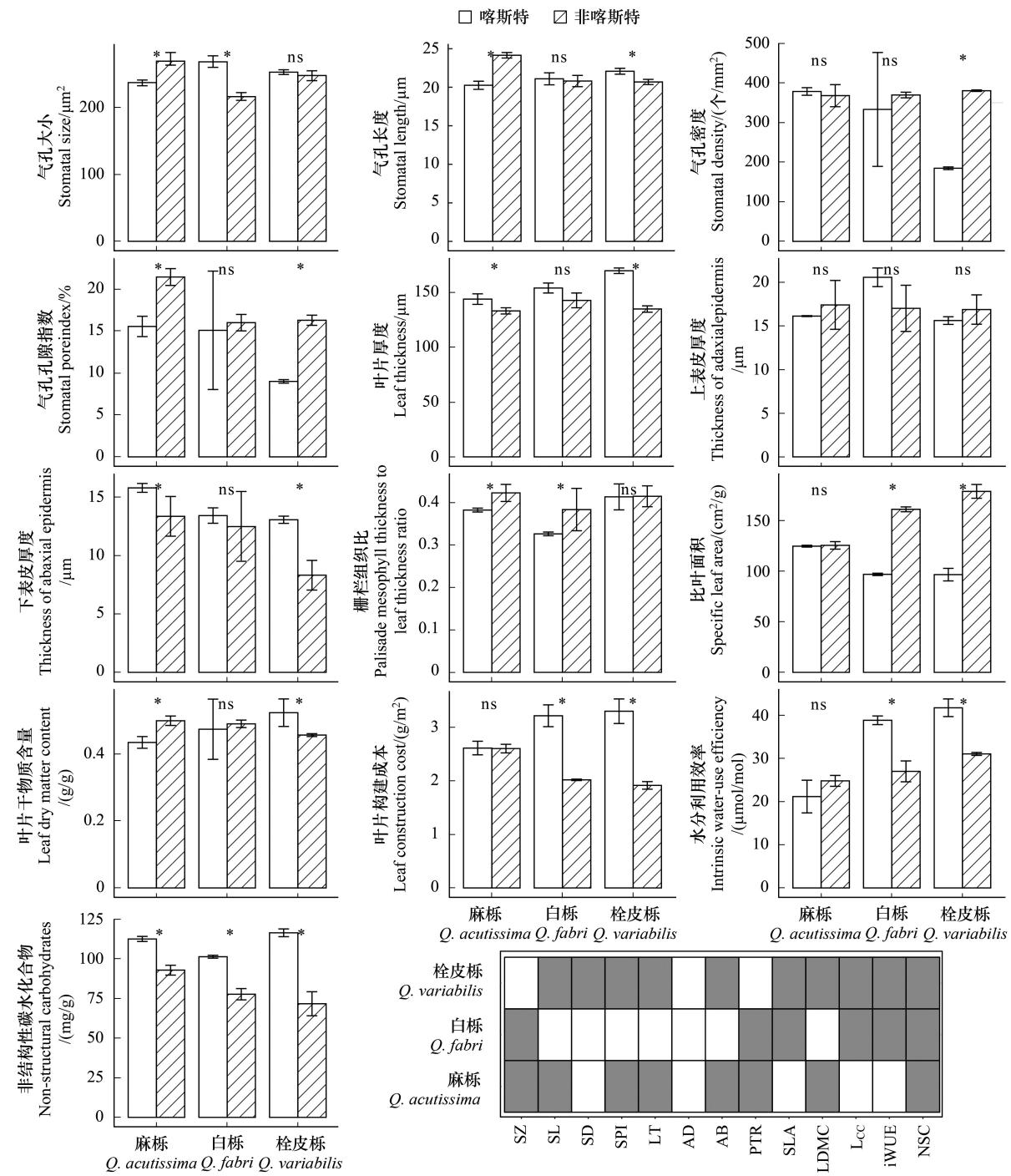


图3 麻栎、白栎和栓皮栎 13 种植物功能性状在喀斯特和非喀斯特生境间的差异

Fig.3 Variation of the studied plant functional traits within *Q. variabilis*, *Q. fabri*, and *Q. acutissima* from karst and non-karst habitats

*: 影响在 $P < 0.05$ 水平下显著, ns: 影响不显著; 不同树种植物功能性状在 2 种生境差异达到显著水平的, 以灰色填充

2.5 植物功能性状关联性的生境差异

3 种落叶栎植物功能性状间的相关性存在明显的生境特异性 (图 6)。在喀斯特生境, 植物功能性状间的关联性远比非喀斯特生境复杂; 在细胞水平上, SD 与 SPI 显著正相关, 同时, AD-NSC、AB-iWUE、SLA- L_{cc} 存在显著负相关, PRT-NSC 显著正相关。在非喀斯特生境, 栎类功能性状之间的关联性简单, 仅在 SLA- L_{cc} 和 AB-iWUE 间存在显著负相关, 从其相关系数看, 其相关程度与喀斯特生境接近: SLA- L_{cc} 分别为 -0.98 和

-0.94;而 AB-iWUE 分别为-0.91 和-0.96。

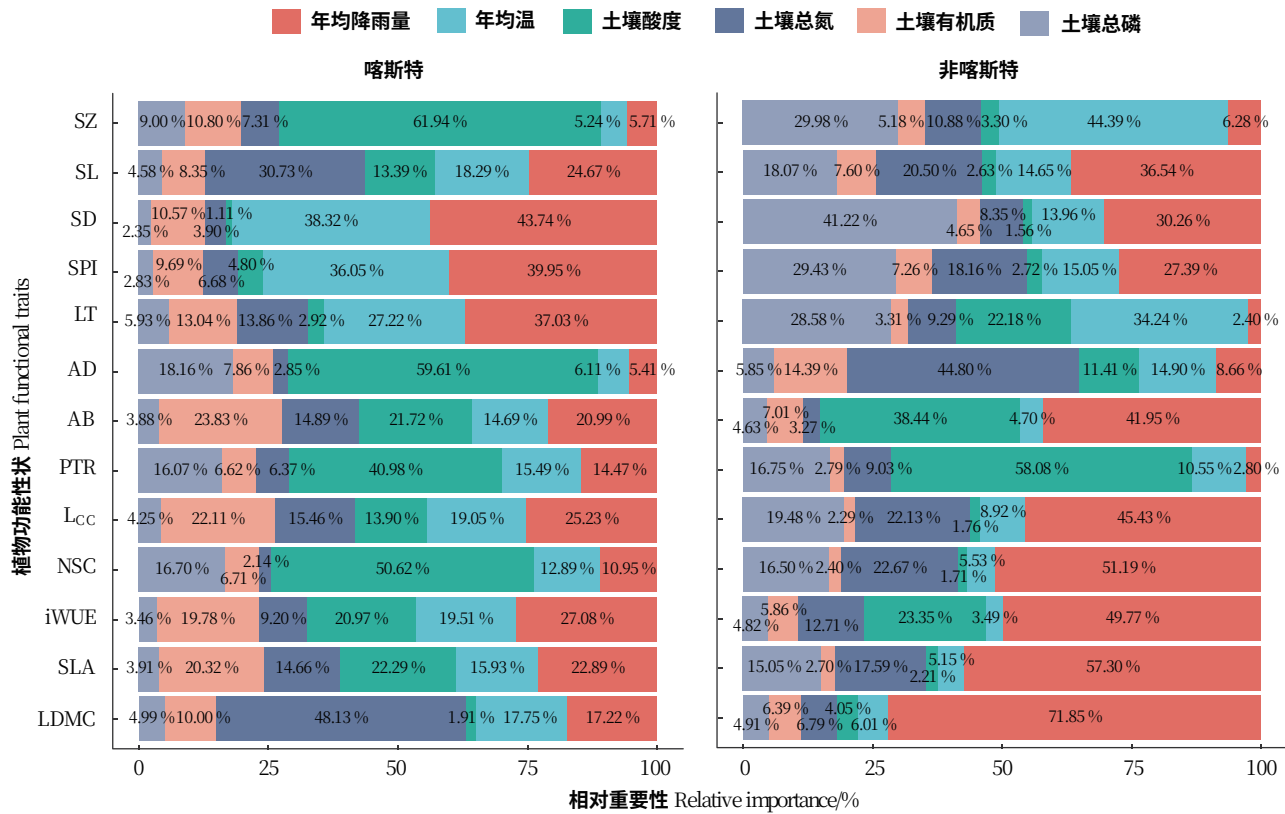


图 4 生境因子对落叶栎植物功能性状的影响
Fig.4 Effect size of environmental factors on plant functional traits of the studied *Quercus* species

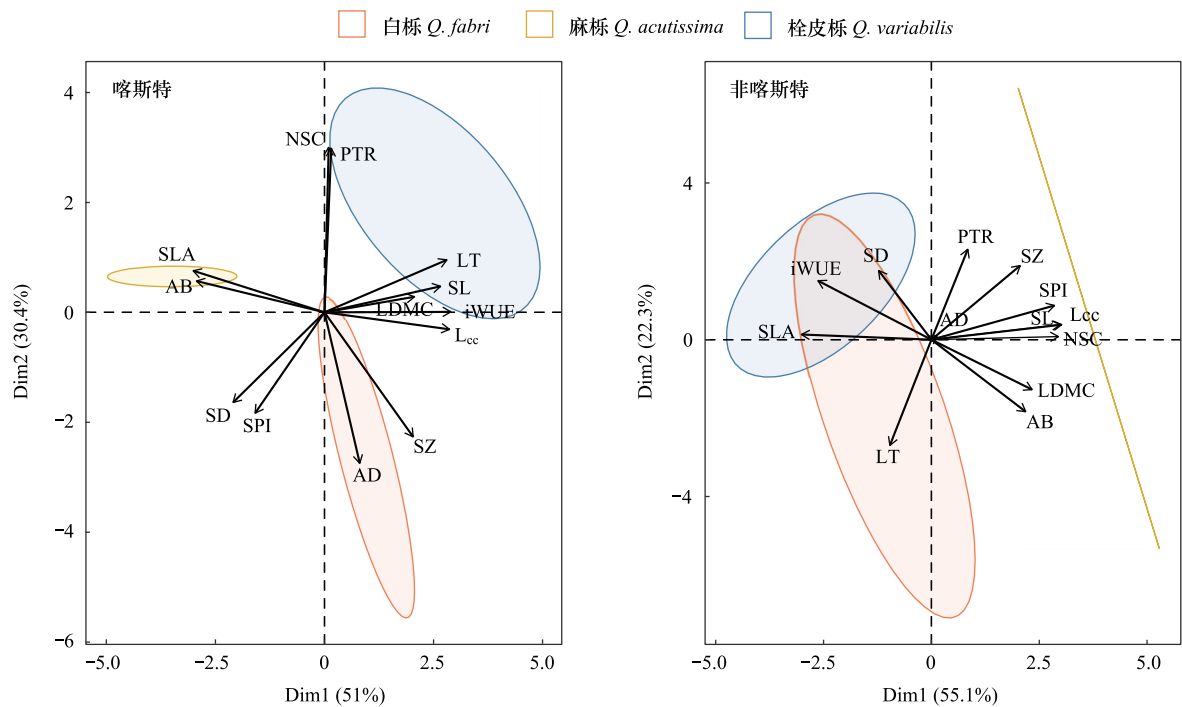


图 5 不同生境下落叶栎植物功能性状的主成分分析
Fig.5 Principal component analysis of plant function traits Karst habitat of the studied *Quercus* species in different habitat

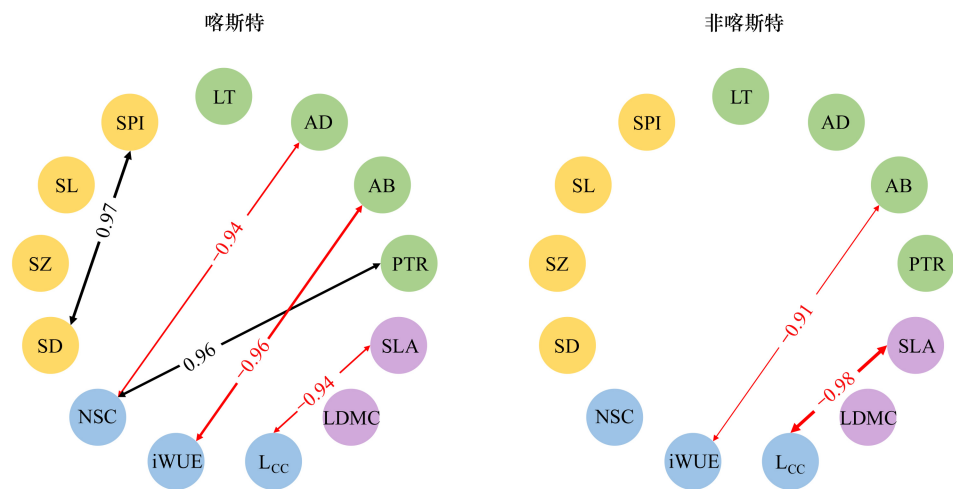


图 6 在喀斯特和非喀斯特生境中源自 *idaFast* 函数的叶片功能性状的相关性

Fig.6 Correlations of the studied leaf functional traits derived from the *idaFast* function in karst and non-karst habitats

两个显著相关的性状用线连接($P < 0.05$, 黑色表示正效应, 红色表示负效应), 效果大小由线上数字显示, 缺失边表示两个性状之间没有因果关系

3 讨论

植物功能性状既能反映植物对特定生境的适应性^[11], 也能表征不同植物物种间对环境变化的表型可塑性^[30–31]。本研究发现, 生境是除 3 种落叶栎 AD 和 LDMC 之外的 11 种功能性状的变异来源 (图 1), 而物种则可以解释 9 种功能性状的变异来源。植物功能性状在物种间和物种内的分异^[32–33]可以解释生境和物种对落叶栎 13 种植物功能性状变异来源的差异性。物种间功能性状的差异性可在一定程度上降低共存物种间的竞争^[34], 但喀斯特和非喀斯特生境的显著差异, 尤其是土壤可利用水分的差异^[18, 35], 是落叶栎以植物功能性状的分异适应 2 种不同生境的生态策略之一, 满足植物在不同生境下对资源的获取。本研究证实, 生境是造成 3 种落叶栎植物功能性状在喀斯特和非喀斯特生境间出现差异性的重要来源, 而树种间植物功能性状的差异也不容忽视。

总体上, 落叶栎的 8 种植物功能性状 (细胞水平的 SPI, 组织水平的 AB、LT、PTR, 叶片水平的 SLA 和个体水平的 NSC、L_{cc}、iWUE) 在喀斯特和非喀斯特生境间存在显著差异 (图 2), 表明生境对 3 种落叶栎的影响在不同生物学水平的功能性状上均能得到表征。3 种落叶栎在喀斯特生境下 SPI、PTR 和 SLA 显著低于非喀斯特生境, 但 LT、AB、iWUE、NSC 和 L_{cc} 却显著高于非喀斯特生境。SPI 反映了植物叶片的气孔导度和光合能力^[36]; SLA 则表征植物资源获取的能力^[37], 较高 SLA 指示植物获取资源的能力较强, 较低 SLA 有助于植物减小蒸腾作用^[14], 有利于植物适应喀斯特干旱、贫瘠的生境。此外, SLA 较低的植物通常养分再利用效率提高, 并将能量用于结构构建和保卫防御^[38–39]; 叶绿体存在于叶片栅栏组织之中影响着植物的光合与生长^[40], 而较高的 LT、AB 和 PTR 有助于减小叶片蒸腾速率、增强植物储水能力, 使其具有较好的抗旱能力^[14, 41]; iWUE 则是反映植物的水分利用策略并提升对环境胁迫适应能力的有效指标^[42], iWUE 高的植物对于干旱生境的适应性更强; L_{cc} 可以表征植物的环境适应及资源利用策略^[17], 低成本构建策略物种往往具有较强的竞争能力, 可以更有效地获取资源^[43]; 较高 L_{cc} 的植物适应能力更强, 在土壤较贫瘠生境会以更厚的叶片或更致密的组织应对环境胁迫, 提高养分重吸收效率达到资源利用最大化^[39, 44]; NSC 是参与植物生命和代谢过程的重要能量物质^[45], 可以指示植物在环境胁迫下光合碳的积累和分配^[46–48], 以抵御外界胁迫并维持自身正常生命活动^[49]。

在细胞水平,喀斯特生境下 3 种落叶栎 SPI 显著低于非喀斯特生境,且主要受到年均降雨量和年均温等环境因子的调控(图 4),这可能是因为落叶栎能通过快速调整 SL、SD 降低 SPI 实现对喀斯特生境干旱的适应(图 6)。在组织水平,相较非喀斯特生境,3 种落叶栎通过较大的 LT、AB 适应喀斯特生境土体不连续,降雨量少、持水性差等不利条件^[50],这与刘方等^[4]研究发现喀斯特生境下叶片具有叶小而厚等特征一致。因为较低的 SPI 和较厚的叶片及表皮厚度有助于减小叶片蒸腾速率、提高水分利用效率,使其具有较好抗旱能力^[14, 40]。在器官水平,喀斯特生境中 3 种落叶栎的功能性状 SLA 显著小于非喀斯特生境(图 2),且主要受到年均降雨量、土壤有机质含量和 pH 的共同影响(图 4),这与 Ordoñez 等^[51]发现在贫瘠干旱生境下植物具有较高的 LT 和较低的 SLA 的结果一致,植物降低其 SLA 有利于适应喀斯特生境干旱、贫瘠的条件。在植物个体水平上,喀斯特生境下 3 种落叶栎 L_{cc} 则主要受到年均降雨量和土壤有机质含量的影响,而非喀斯特生境下 L_{cc} 主要受到年均降雨量和土壤总氮含量影响(图 4),表明与 L_{cc} 受生境因子尤其是降水和土壤肥力调控,这与 Martinez 等^[52]的结果一致。具有较高 L_{cc} 的植被适应能力更强,在土壤较贫瘠生境会以更厚的叶片或更致密的组织应对环境胁迫,提高养分重吸收效率达到资源利用最大化^[37, 44]。喀斯特生境 3 种落叶栎的 NSC 均高于非喀斯特生境(图 3),在喀斯特生境下 NSC 主要受到 pH 的影响,非喀斯特生境下则主要受到年均降雨量的影响(图 4)。Signori-Müller 等^[53]对亚马逊森林 82 种不同群落植物研究发现,NSC 对干旱响应敏感,能通过较高的 NSC 适应水分胁迫。本研究中喀斯特生境年均降雨量较低、干旱指数较高,且土壤保水能力差,3 种落叶栎生长受到水分胁迫,可以通过积累更多的 NSC 防止因碳供应不足而导致的生长限制。

植物采取不同的资源权衡策略适应外界环境变化^[54],且在表型可塑性的影响下,不同生境下植物叶片功能性状会呈现出不同程度的种内变异^[55-57]。3 种落叶栎的不同植物功能性状在喀斯特和非喀斯特生境间差异的非一致性(图 3)还表明栎类对喀斯特生境气候、土壤养分变化适应的种间差异性。喀斯特生境下,3 种落叶栎可能主要通过调节细胞水平性状 SL,组织水平性状 PTR、AD、AB,个体水平性状 NSC、iWUE 和 L_{cc} 增强对环境的适应能力(图 5);在非喀斯特生境,3 种落叶栎可能主要通过调节组织水平性状 LT、PTR,细胞水平性状 SZ、SD,叶片水平性状 SLA,个体水平性状 iWUE 和 L_{cc} 提高适应性(图 5)。3 种落叶栎类的上述植物功能性状在两种生境间的显著差异,是其资源利用和分配策略适应性调整的综合反映^[58-59]。本研究中,生境可以解释 3 种落叶栎上述除 AD 的 10 种功能性状的变异来源(图 1)。在喀斯特生境,上述功能性状受土壤因子影响更大,在非喀斯特生境则主要受到气候因子的调控(图 4),这可能是因为植物需要通过功能性状间的权衡适应喀斯特生境土壤养分贫瘠条件^[59]。生境因子对喀斯特生境植物功能性状的影响表明(图 4),土壤因子能解释植物 SL (57.04%)、PTR (70.04%)、AB (64.32%)、NSC (76.16%)、iWUE (53.41%)、 L_{cc} (55.72%) 的变异来源。其中 SL 主要受到土壤总氮 (30.73%) 的调控;土壤 pH 是 PTR (29.96%)、NSC (23.84%) 主要的影响因子;AB 主要受到土壤有机质 (23.83%) 的影响,但气候因子年均降雨量 (20.99%) 的影响也不容忽视。相对而言,气候因子对喀斯特生境上述功能性状影响较小,但年均降雨量是个体水平性状 iWUE (27.08%)、 L_{cc} (25.23%) 的主要影响因子。土壤与气候因子植物功能性状的调控存在差异,同时也要考虑其交互作用的影响^[51]。

本研究发现,在 3 种落叶栎中栓皮栎植物功能性状在喀斯特生境下拥有更大的变异性,表明其适应性可能更强(图 5)。细胞水平上,喀斯特生境下栓皮栎和麻栎 SPI 显著低于非喀斯特生境(图 3),植物在干旱条件下通过减少气孔开放以节约水分、减少气体交换^[60],更好的适应喀斯特生境干旱胁迫。同时,通过调节组织水平性状 AB 以提高白栎与栓皮栎 iWUE;调节 PTR、AD 增加 3 种落叶栎 NSC;并通过减小器官水平性状 SLA,增加白栎与栓皮栎 L_{cc} (图 3、图 6)。Fu 等^[59]对喀斯特森林与非喀斯特森林植物叶片功能性状研究表明,在喀斯特生境植物叶片在结构和生理上比非喀斯特生境保水能力更强、水分利用效率更高。据此推断,栓皮栎对喀斯特生境的适应性要高于麻栎和白栎。Gouveia 等^[61]对不同降雨梯度下栓皮栎的叶片性状进行研究同样发现,栓皮栎叶片可塑性高,能通过降低 SLA、增加 LT 和 iWUE 增强对于干旱胁迫的适应。较高的 LT、AB、iWUE 和较低的 SPI、SLA 有利于栓皮栎减少水分消耗维持较高的养分利用效率;而较高的 L_{cc} 、NSC 则有

利于栓皮栎将养分用于叶片结构构建和保卫防御以适应喀斯特地区低温、干旱、贫瘠的生境条件。因此,栓皮栎对喀斯特生境的适应性要强于麻栎和白栎,在 3 种落叶栎中应当优先选择栓皮栎作为喀斯特地区植被恢复、构建和林分改造树种。

4 结论

本研究通过对比喀斯特和非喀斯特生境间 3 种共有落叶栎 13 种不同水平的植物功能性状的异同,发现生境是造成 3 种落叶栎除 AD 和 LDMC 外的 11 种植物功能性状在喀斯特和非喀斯特生境间出现显著差异的重要因子。在喀斯特和非喀斯特生境间,3 种落叶栎 SPI、PTR、SLA、LT、AB、iWUE、NSC 和 L_{cc} 差异显著,且这种差异在 3 个树种间呈现非一致性,表明落叶栎类植物在不同生境下的生态适应策略存在差异。落叶栎类多种植物功能性状在生境之间的变化受气候和土壤因子调控,且调控效应具明显的生境特异性,在喀斯特生境其组织水平功能性状受气候和土壤因子共同调控,而在非喀斯特生境主要受气候因子调控。此外,本研究中的 13 种植物功能性状在喀斯特生境间的关联性要远比非喀斯特生境复杂,在喀斯特生境下,落叶栎 SPI-SD、AD-NSC、PTR-NSC、SLA- L_{cc} 和 AB-iWUE 间存在显著关联性,体现了落叶栎不同生物学水平的植物功能性状之间为适应喀斯特生境的权衡关系。栓皮栎植物功能性状在喀斯特生境变异性大于麻栎和白栎,并基于不同生物学水平植物功能性状在喀斯特和非喀斯特生境的差异性,栓皮栎对喀斯特生境的适应性要优于麻栎和白栎,在喀斯特植被恢复、构建和林分改造中值得优先推荐。

参考文献 (References):

- [1] 朱华. 中国南方石灰岩(喀斯特)生态系统及生物多样性特征. 热带林业, 2007, 35(S1): 44-47.
- [2] 万福绪, 张金池. 黔中喀斯特山区的生态环境特点及植被恢复技术. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2003, 27(1): 45-49.
- [3] Xu E Q, Zhang H Q, Li M X. Mining spatial information to investigate the evolution of karst rocky desertification and its human driving forces in Changshun, China. The Science of the Total Environment, 2013, 458/459/460: 419-426.
- [4] 刘方, 王世杰, 刘元生, 何腾兵, 罗海波, 龙健. 喀斯特石漠化过程土壤质量变化及生态环境影响评价. 生态学报, 2005, 25(3): 639-644.
- [5] 严令斌. 土壤微生物群落与植物功能性状对喀斯特小生境水热的响应机制[D]. 贵阳: 贵州大学, 2020.
- [6] Gil-Pelegrín E, Peguero-Pina J J, Sancho-Knapik D. Oaks and people: a long journey together. Gil-Pelegrín E, Peguero-Pina J J, Sancho-Knapik D, eds. Tree Physiology. Cham: Springer International Publishing, 2017: 1-11.
- [7] Fang J Y, Wang Z H, Tang Z Y. Atlas of woody plants in China: distribution and climate. Berlin: Springer Science & Business Media, 2011: 185-189.
- [8] 王良民, 任宪威, 刘一樵. 我国落叶栎的地理分布. 北京林学院学报, 1985, 7(2): 57-69.
- [9] 郭柯, 刘长成, 董鸣. 我国西南喀斯特植物生态适应性与石漠化治理. 植物生态学报, 2011, 35(10): 991-999.
- [10] 张中峰, 尤业明, 黄玉清, 李先琨, 张金池, 张德楠, 何成新. 模拟喀斯特生境条件下干旱胁迫对青冈栎苗木的影响. 生态学报, 2012, 32(20): 6318-6325.
- [11] Violle C, Navas M L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. Let the concept of trait be functional!. Oikos, 2007, 116(5): 882-892.
- [12] Li Y, Mo Y X, Cui H L, Zhang Y H, Dossa G, Tan Z H, Song L. Intraspecific plasticity and co-variation of leaf traits facilitate *Ficus tinctoria* to acclimate hemiepiphytic and terrestrial habitats. Tree Physiology, 2024, tpae007.
- [13] Bucher S F, Auerswald K, Tautenhahn S, Geiger A, Otto J, Müller A, Römermann C. Inter-and intraspecific variation in stomatal pore area index along elevational gradients and its relation to leaf functional traits. Plant Ecology, 2016, 217(3): 229-240.
- [14] Liu C C, Li Y, Xu L, Chen Z, He N P. Variation in leaf morphological, stomatal, and anatomical traits and their relationships in temperate and subtropical forests. Scientific Reports, 2019, 9(1): 5803.
- [15] Tian M, Yu G R, He N P, Hou J H. Leaf morphological and anatomical traits from tropical to temperate coniferous forests: mechanisms and influencing factors. Scientific Reports, 2016, 6: 19703.
- [16] Gao J, Wang J F, Wang K Q, Li Y H, Zhang X. Patterns and drivers of community specific leaf area in China. Global Ecology and Conservation, 2022, 33: e01971.
- [17] Navas M L, Ducout B, Roumet C, Richarte J, Garnier J, Garnier E. Leaf life span, dynamics and construction cost of species from Mediterranean old-fields differing in successional status. The New Phytologist, 2003, 159(1): 213-228.
- [18] Tang S B, Liu J F, Lambers H, Zhang L L, Liu Z F, Lin Y T, Kuang Y W. Increase in leaf organic acids to enhance adaptability of dominant plant species in karst habitats. Ecology and Evolution, 2021, 11(15): 10277-10289.

- [19] Prentice I C, Dong N, Gleason S M, Maire V, Wright I J. Balancing the costs of carbon gain and water transport: testing a new theoretical framework for plant functional ecology. *Ecology Letters*, 2014, 17(1): 82-91.
- [20] 何念鹏, 刘聪聪, 张佳慧, 徐丽, 于贵瑞. 植物性状研究的机遇与挑战: 从器官到群落. *生态学报*, 2018, 38(19): 6787-6796.
- [21] He N P, Liu C C, Tian M, Li M L, Yang H, Yu G R, Guo D L, Smith M D, Yu Q, Hou J H. Variation in leaf anatomical traits from tropical to cold-temperate forests and linkage to ecosystem functions. *Functional Ecology*, 2018, 32(1): 10-19.
- [22] Liu J X, Zhang D Q, Huang W J, Zhou G Y, Li Y L, Liu S Z. Quantify the loss of major ions induced by CO₂ enrichment and nitrogen addition in subtropical model forest ecosystems. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2014, 119(4): 676-686.
- [23] Ehleringer J R, Cerling T E. Atmospheric CO₂ and the ratio of intercellular to ambient CO₂ concentrations in plants. *Tree Physiology*, 1995, 15(2): 105-111.
- [24] Mitchell P J, O'Grady A P, Tissue D T, White D A, Ottenschlaeger M L, Pinkard E A. Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. *The New Phytologist*, 2013, 197(3): 862-872.
- [25] 侯皓, 刘慧, 贺鹏程, 华雷, 许秋园, 叶清. 木兰科常绿与落叶物种叶片构建策略的差异. *热带亚热带植物学报*, 2019, 27(3): 272-278.
- [26] Williams K, Percival F, Merino J, Mooney H A. Estimation of tissue construction cost from heat of combustion and organic nitrogen content. *Plant, Cell & Environment*, 1987, 10(9): 725-734.
- [27] Nagel J M, Griffin K L. Construction cost and invasive potential: comparing *Lythrum salicaria* (Lythraceae) with co-occurring native species along pond banks. *American Journal of Botany*, 2001, 88(12): 2252-2258.
- [28] 刘光崧. 土壤理化分析与剖面描述. 北京: 中国标准出版社, 1996.
- [29] Kalisch M, Mächler M, Colombo D, Maathuis M H, Bühlmann P. Causal inference using graphical models with the R package pcalg. *Journal of Statistical Software*, 2012, 47(11): 1-26.
- [30] Midolo G, De Frenne P, Hölzel N, Wellstein C. Global patterns of intraspecific leaf trait responses to elevation. *Global Change Biology*, 2019; 25: 2485-2498.
- [31] Bjorkman A D, Myers-Smith I H, Elmendorf S C, Normand S, Rüger N, Beck P S A, Blach-Overgaard A, Blok D, Cornelissen J H C, Forbes B C, Georges D, Goetz S J, Guay K C, Henry G H R, HilleRisLambers J, Hollister R D, Karger D N, Kattge J, Manning P, Prevéy J S, Rixen C, Schaepman-Strub G, Thomas H J D, Vellend M, Wilmsking M, Wipf S, Carbognani M, Hermanutz L, Lévesque E, Molau U, Petraglia A, Soudzilovskaia N A, Spasojevic M J, Tomaselli M, Vowles T, Alatalo J M, Alexander H D, Anadon-Rosell A, Angers-Blondin S, Beest M, Berner L, Bjrk R G, Buchwal A, Buras A, Christie K, Cooper E J, Dullinger S, Elberling B, Eskelinen A, Frei E R, Grau O, Grogan P, Hallinger M, Harper K A, Heijmans M M P D, Hudson J, Hülber K, Iturrate-Garcia M, Iversen C M, Jaroszynska F, Johnstone J F, Jrgensen R H, Kaarlejvi E, Klady R, Kuleza S, Kulonen A, Lamarque L J, Lantz T, Little C J, Speed J D M, Michelsen A, Milbau A, Nabe-Nielsen J, Nielsen S S, Ninot J M, Oberbauer S F, Olofsson J, Onipchenko V G, Rumpf S B, Semenchuk P, Shetti R, Collier L S, Street L E, Suding K N, Tape K D, Trant A, Treier U A, Tremblay J, Tremblay M, Venn S, Weijers S, Zamin T, Boulanger-Lapointe N, Gould W A, Hik D S, Hofgaard A, Jónsdóttir I S, Jorgenson J, Klein J, Magnusson B, Tweedie C, Wookey P A, Bahn M, Blonder B, Bodegom P M, Bond-Lamberty B, Campetella G, Cerabolini B E L, Chapin F S, Cornwell W K, Craine J, Dainese M, Vries F T, Díaz S, Enquist B J, Green W, Milla R, Niinemets, Onoda Y, Ordoez J C, Ozinga W A, Penuelas J, Poorter H, Poschold P, Reich P B, Sandel B, Schamp B, Sheremetev S, Weiher E. Plant functional trait change across a warming tundra biome. *Nature*, 2018, 562(7725): 57-62.
- [32] Kraft N J B, Crutsinger G M, Forrester E J, Emery N C. Functional trait differences and the outcome of community assembly: an experimental test with vernal pool annual plants. *Oikos*, 2014, 123(11): 1391-1399.
- [33] Albert C H, Grassein F, Schurr F M, Vieilledent G, Violle C. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2011, 13(3): 217-225.
- [34] Kraft N J B, Godoy O, Levine J M. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(3): 797-802.
- [35] Guo Y L, Wang B, Mallik A U, Huang F Z, Xiang W S, Ding T, Wen S J, Lu S H, Li D X, He Y L, Li X K. Topographic species-habitat associations of tree species in a heterogeneous tropical karst seasonal rain forest, China. *Journal of Plant Ecology*, 2016, 10(3): 450-460.
- [36] Sack L, Cowan P D, Jaikumar N, Holbrook N M. The 'hydrology' of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species. *Plant, Cell & Environment*, 2003, 26(8): 1343-1356.
- [37] 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 U, 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.
- [38] 祁建, 马克明, 张育新. 北京东灵山不同坡位辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 叶属性的比较. *生态学报*, 2008(01): 122-128.
- [39] Reich P B, Wright I J, Cavender-Bares J, Craine J M, Oleksyn J, Westoby M, Walters M B. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 2003, 164(S3): S143-S164.
- [40] Liu W S, Zheng L, Qi D H. Variation in leaf traits at different altitudes reflects the adaptive strategy of plants to environmental changes. *Ecology and Evolution*, 2020, 10(15): 8166-8175.
- [41] Ennajeh M, Vadel A M, Cochard H, Khemira H. Comparative impacts of water stress on the leaf anatomy of a drought-resistant and a drought-

- sensitive olive cultivar. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 2010, 85(4): 289-294.
- [42] 王庆伟, 于大炮, 代力民, 周莉, 周旺明, 齐光, 齐麟, 叶雨静. 全球气候变化下植物水分利用效率研究进展. *应用生态学报*, 2010, 21(12): 3255-3265.
- [43] Baruch Z, Goldstein G. Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO₂ assimilation of native and invasive species in Hawaii. *Oecologia*, 1999, 121(2): 183-192.
- [44] 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.
- [45] 潘庆民, 韩兴国, 白永飞, 杨景成. 植物非结构性贮藏碳水化合物的生理生态学研究进展. *植物学通报*, 2002, 19(1): 30-38.
- [46] Körner C. Carbon limitation in trees. *Journal of ecology*, 2003, 91(1): 4-17.
- [47] 郑云普, 王贺新, 姜鑫, 杨庆朋, 徐明. 木本植物非结构性碳水化合物变化及其影响因子研究进展. *应用生态学报*, 2014, 25(4): 1188-1196.
- [48] Hoch G. Cell wall hemicelluloses as mobile carbon stores in non-reproductive plant tissues. *Functional Ecology*, 2007, 21(5): 823-834.
- [49] Niinemets Ü. Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management*, 2010, 260(10): 1623-1639.
- [50] 钟巧连, 刘立斌, 许鑫, 杨勇, 郭银明, 许海洋, 蔡先立, 倪健. 黔中喀斯特木本植物功能性状变异及其适应策略. *植物生态学报*, 2018, 42(5): 562-572.
- [51] Ordoñez J C, Van Bodegom P M, Witte J P M, Wright I J, Reich P B, Aerts R. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 2009, 18(2): 137-149.
- [52] Martínez F, Lazo Y O, Fernández-Galiano R M, Merino J A. Chemical composition and construction cost for roots of Mediterranean trees, shrub species and grassland communities. *Plant, Cell & Environment*, 2002, 25(5): 601-608.
- [53] Signori-Müller C, Oliveira R S, de Vasconcellos Barros F, Tavares J V, Gilpin M, Diniz F C, Zevallos M J M, Yupayccana C A S, Acosta M, Bacca J, Chino R S C, Cuellar G M A, Cumapa E R M, Martinez F, Mullisaca F M P, Nina A, Sanchez J M B, da Silva L F, Tello L, Tintaya J S, Ugarteche M T M, Baker T R, Bittencourt P R L, Borma L S, Brum M, Castro W, Coronado E N H, Cosio E G, Feldpausch T R, Fonseca L D M, Gloor E, Llampazo G F, Malhi Y, Mendoza A M, Moscoso V C, Araujo-Murakami A, Phillips O L, Salinas N, Silveira M, Talbot J, Vasquez R, Mencuccini M, Galbraith D. Non-structural carbohydrates mediate seasonal water stress across Amazon forests. *Nature Communications*, 2021, 12: 2310.
- [54] 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.
- [55] 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.
- [56] Jung V, Violle C, Mondy C, Hoffmann L, Muller S. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 2010, 98(5): 1134-1140.
- [57] Meng H, Wei X, Franklin S B, Wu H, Jiang M. Geographical variation and the role of climate in leaf traits of a relict tree species across its distribution in China. *Plant Biology*, 2017, 19(4): 552-561.
- [58] Burton J I, Perakis S S, McKenzie S C, Lawrence C E, Puettmann K J. Intraspecific variability and reaction norms of forest understorey plant species traits. *Functional Ecology*, 2017, 31(10): 1881-1893.
- [59] Fu P L, Zhu S D, Zhang J L, Finnegan P M, Jiang Y J, Lin H, Fan Z X, Cao K F. The contrasting leaf functional traits between a karst forest and a nearby non-karst forest in south-west China. *Functional Plant Biology: FPB*, 2019, 46(10): 907-915.
- [60] Lin H, Chen Y J, Zhang H L, Fu P L, Fan Z X. Stronger cooling effects of transpiration and leaf physical traits of plants from a hot dry habitat than from a hot wet habitat. *Functional Ecology*, 2017, 31(12): 2202-2211.
- [61] Gouveia A C, Freitas H. Modulation of leaf attributes and water use efficiency in *Quercus suber* along a rainfall gradient. *Trees*, 2009, 23(2): 267-275.