

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2016.10027

李超, 赵广东, 王兵, 史作民, 邓宗富, 夏晨, 陈和东. 中亚热带樟科 3 种植物幼苗叶结构型性状的种间差异及其相关性[J]. 植物科学学报, 2016, 34(1): 27-37

Li C, Zhao GD, Wang B, Shi ZM, Deng ZF, Xia C, Chen HD. Interspecific differences and correlation among leaf structural traits of three plant seedlings of Lauraceae in the mid-subtropical zone of China[J]. *Plant Science Journal*, 2016, 34(1): 27-37

中亚热带樟科 3 种植物幼苗叶结构型性状的种间差异及其相关性

李超¹, 赵广东^{1*}, 王兵¹, 史作民¹, 邓宗富², 夏晨², 陈和东²

(1. 中国林业科学研究院, 森林生态环境与保护研究所, 国家林业局森林生态环境重点实验室, 北京 100091;

2. 中国林业科学研究院, 亚热带林业实验中心, 江西分宜 336600)

摘要: 为了揭示植物叶功能性状对全球气候变化的响应和适应规律, 以樟科 3 种植物幼苗为研究对象, 将其人工采集的种子经低温沙藏并于温室培育, 然后将幼苗移栽到野外同质园中自然生长, 研究中亚热带樟科植物刨花楠 (*Machilus pauhoi*)、香樟 (*Cinnamomum camphora*) 和闽楠 (*Phoebe bournei*) 两年生幼苗生长季节 9 种叶结构型性状的种间差异及其相关性。结果显示, (1) 在 3 种植物幼苗中, 香樟叶面积、叶厚度、叶体积、叶氮磷比最大, 叶氮浓度最高, 叶组织密度最小; 闽楠叶组织密度、叶干物质含量最大, 叶磷浓度最高, 叶面积、叶体积、比叶面积、叶氮磷比最小, 叶氮浓度最低; 刨花楠比叶面积最大, 叶厚度、叶干物质含量最小, 叶磷浓度最低; 3 种植物幼苗的叶厚度之间均无显著差异。(2) Pearson 相关分析和线性回归分析结果表明, 樟科 3 种植物幼苗的叶面积与叶体积间呈极显著正相关 ($P < 0.01$)、与叶干物质含量间呈极显著负相关 ($P < 0.01$)、与叶磷浓度间呈极显著负相关 ($P < 0.01$)、与叶组织密度间呈显著负相关 ($P < 0.05$)、与叶氮浓度间呈显著正相关 ($P < 0.05$); 叶厚度与比叶面积间呈显著负相关 ($P < 0.05$)、与叶干物质含量间呈显著正相关 ($P < 0.05$); 叶体积与叶组织密度间呈极显著负相关 ($P < 0.01$)、与叶氮浓度间呈极显著正相关 ($P < 0.01$)、与叶磷浓度间呈显著负相关 ($P < 0.05$); 叶组织密度与叶磷浓度间呈显著正相关 ($P < 0.05$); 比叶面积与叶干物质含量间呈极显著负相关 ($P < 0.01$)、与叶磷浓度间呈极显著负相关 ($P < 0.01$); 叶干物质含量与叶磷浓度间呈极显著正相关 ($P < 0.01$)。这表明在同质园中生长的刨花楠、香樟和闽楠幼苗的 9 种叶结构型性状表现出一定的种间差异, 不同物种同一叶结构型性状指标的大小顺序、种间差异及其显著性不同; 3 种植物幼苗不同叶结构型性状之间的相关性及其显著程度也不同。本研究结果为揭示樟科 3 种植物幼苗叶功能性状对全球气候变化的响应和适应规律提供了基础数据。

关键词: 樟科; 植物幼苗; 叶结构型性状; 种间差异; 相关关系

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2016)01-0027-11

Interspecific Differences and Correlation among Leaf Structural Traits of Three Plant Seedlings of Lauraceae in the Mid-Subtropical Zone of China

LI Chao¹, ZHAO Guang-Dong^{1*}, WANG Bing¹, SHI Zuo-Min¹, DENG Zong-Fu²,
XIA Chen², CHEN He-Dong²

(1. Key Lab of Forest Ecology and Environment, State Forestry Administration, Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; 2. Experimental Center of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Fenyi, Jiangxi 336600, China)

Abstract: Following manual collection of seeds stored in sand under low temperature and then

收稿日期: 2015-07-19, 退修日期: 2015-09-30。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (31170306, 30870193, 31290223)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31170306, 30870193, 31290223)。

作者简介: 李超 (1989-), 男, 硕士研究生, 研究方向为植物生理生态学 (E-mail: lichaoneil@163.com)。

* 通讯作者 (Author for correspondence. E-mail: zhaogdc@126.com)。

cultivated in greenhouse, *Machilus pauhoi*, *Cinnamomum camphora* and *Phoebe bournei* (Lauraceae) seedlings from the mid-subtropical zone of China were transplanted to the common garden in the Jiangxi Dagangshan Forest Ecosystem Research Station. Interspecific differences and correlations in leaf size, leaf thickness, leaf volume, leaf tissue density, specific leaf area, leaf dry matter content, leaf nitrogen concentration, leaf phosphorus concentration, and ratio of nitrogen and phosphorus concentration of two-year old seedlings in the growing season were investigated to provide basic data and scientific reference material on the responses of the leaf functional traits to global climate change. Results showed that: (1) Among the three plant seedlings, leaf size, leaf thickness, leaf volume, leaf nitrogen content and ratio of leaf nitrogen and phosphorus concentration were highest in *C. camphora*, and leaf tissue density was lowest. Leaf tissue density, leaf dry matter content and leaf phosphorus concentration were highest in *P. bournei*, while leaf size, leaf volume, specific leaf size, ratio of leaf nitrogen and phosphorus concentration, and leaf nitrogen content were lowest. Specific leaf area was highest in *M. pauhoi*, while leaf thickness, leaf dry matter content, and leaf phosphorus concentration were lowest. Leaf thickness of the three plant seedling species showed no significant differences; (2) Pearson and line regression analyses indicated that leaf size showed highly significant positive correlation with leaf volume ($P < 0.01$), and highly significant negative correlation with leaf dry matter content and leaf phosphorus concentration ($P < 0.01$). The correlations between leaf size and leaf tissue density and leaf nitrogen concentration were significantly negative and positive, respectively ($P < 0.05$). The correlations between leaf thickness and specific leaf area and leaf dry matter content were significantly negative and positive, respectively ($P < 0.05$). The correlations between leaf volume and leaf tissue density and leaf nitrogen concentration were highly significantly negative and positive, respectively ($P < 0.01$). Leaf volume also showed significant negative correlation with leaf phosphorus concentration ($P < 0.05$). Leaf tissue density showed significant positive correlation with leaf phosphorus concentration ($P < 0.05$). Specific leaf area exhibited highly significant positive correlation with leaf dry matter content and leaf phosphorus concentration, respectively ($P < 0.01$). Leaf dry matter content showed highly significant positive correlation with leaf phosphorus concentration ($P < 0.01$). The nine leaf structural traits of the three plant seedlings of Lauraceae exhibited certain interspecific differences, but the order and significance were different. Furthermore, the correlations and significance of the nine leaf structural traits of the three plant seedlings were different.

Key words: Lauraceae; Plant seedlings; Leaf structural traits; Interspecific differences; Correlation

植物功能性状(plant functional traits)是在形态、生理、物候等方面表征植物的生态策略、决定植物如何应对环境因素,并且进一步影响其他营养级和生态系统特性的植物性状^[1]。植物功能性状具有普遍性,并能将环境、植物个体和生态系统结构、过程与功能紧密地联系起来^[2,3],因此植物功能性状的变化在一定范围内有助于解释许多重要的生态问题^[1]。叶片是植物进化过程中对环境变化

比较敏感而且可塑性较强的器官,受水分、温度、光照、降水量、海拔等环境因子的影响显著,叶片性状反映了植物对环境变化的适应策略^[4,5]。叶功能性状(leaf functional trait)与植物的生长对策、植株生物量及植物利用资源的关系最为密切^[6]。叶功能性状分为结构型性状(leaf structural trait)和功能型性状(leaf functional type trait)。结构型性状指叶片的生物化学结构特征,包括叶面积、比

叶面积、叶厚度、叶干物质含量等, 此性状相对稳定并可以很好地反映植物为获得最大化碳收获而采取的生存适应策略^[7]; 功能型性状主要包括净光合速率、呼吸速率和气孔导度等, 此性状体现叶片的生长代谢指标, 并随时间和空间的变异相对较大, 因此难以深入解释植物在长期进化过程中的适应机理^[8, 9]。

樟科 (Lauraceae) 是热带及亚热带植物区系的主要科之一^[10], 具有十分重要的经济和生态价值^[11]。幼苗是森林生态系统中的重要组成部分之一, 在维持森林生态系统物种多样性、群落演替和物种更新等方面发挥着重要作用^[12]。木本植物幼苗的更新是一个极为重要的生态学过程, 是森林群落演替、植被生态恢复过程中的重要阶段^[13, 14]; 而且幼苗个体对周围环境较敏感, 死亡率远高于成年个体, 因此幼苗更新是决定种群数量、分布以及维持物种多样性的关键因素^[15]。目前国内外对植物叶性状的研究主要集中在全球、区域、群落和物种尺度上的大量植物多个叶性状的差异分析以及叶性状与环境因子的相关关系方面^[16-22], 而对生长在相同环境条件下的不同植物多个叶性状差异及其相关关系的研究相对较少^[23]。在大尺度研究背景下, 开展小尺度(区域性)试验对研究叶功能性状对环境变化响应的细节具有重要意义^[24]。同质园 (common garden) 试验是将不同植物种植在周围气候、水文、地貌等条件相对一致的区域内进行研究^[25], 这已成为野外比较、分析不同植物同一叶性状对环境响应和适应的重要方法和手段^[26-30]。

本研究以同质园中的中亚热带樟科植物刨花楠 (*Machilus pauhoi*)、香樟 (*Cinnamomum camphora*) 和闽楠 (*Phoebe bournei*) 的两年生幼苗为研究对象, 通过测定其生长季节的 9 种叶结构型性状指标, 揭示相同环境条件下刨花楠、香樟和闽楠幼苗的叶性状特征, 比较 3 种植物叶性状的差异, 分析其叶性状间的相关关系, 为揭示刨花楠、香樟和闽楠叶结构型性状对全球气候变化的响应和适应规律提供基础数据和参考。

1 研究区自然概况

研究区位于江西大岗山森林生态系统国家定位观测研究站, 地理位置为 27°30'~27°50'N, 114°30'~114°45'E, 海拔 167.8 m, 地处长江中

下游低山丘陵区。该地区属亚热带湿润气候, 雨量充沛、光照充足, 非常适合植物生长。该区年平均气温 15.8~17.7℃, 年积温 5355℃, 极端最高温 39.9℃, 极端最低温 -8.3℃, 年平均日照时数 1656.9 h, 年蒸发量 504 mm, 年降水量 1590.9 mm(其中 4-6 月降水量占全年降水量的 45%), 年太阳辐射总量约 487 kJ/cm², 年均相对湿度 80%, 无霜期 265 d。地带性植被为天然常绿阔叶混交林, 代表物种为青冈栎 (*Cyclobalanopsis glauca*)、丝栗栲 (*Castanopsis fargesii*)、苦槠 (*Castanopsis sclerophylla*)、刺栲 (*Castanopsis hystrix*)、木荷 (*Schima superba*)、甜槠 (*Castanopsis eyrei*) 等^[31]。

2 研究方法

2.1 采种、播种和育苗

2012 年 10 月, 人工采集果实饱满、无病虫害且生长于林冠阳面和中上部的 13 种植物种子。13 种植物分别为: 壳斗科 (Fagaceae) 的丝栗栲、苦槠、锥栗 (*Castanea henryi*)、板栗 (*C. mollissima*)、麻栎 (*Quercus acutissima*) 和大叶青冈 (*Cyclobalanopsis jenseniana*); 樟科 (Lauraceae) 的刨花楠、闽楠和香樟; 木兰科 (Magnoliaceae) 的观光木 (*Tsoongiodendron odorum*)、乐昌含笑 (*Michelia chapensis*) 和深山含笑 (*M. maudiae*); 山茶科 (Theaceae) 的银木荷 (*Schima argentea*)。

将种子低温沙藏后于 2013 年春季在温室播种, 待种子萌发并生长一段时间后将幼苗移栽到塑料钵中(土沙质量比为 3:1)继续培养, 4 月初选取株高及长势基本一致的幼苗移栽到周围无高大乔木和灌木遮挡的同质园 (common garden) 中 12 个栽培小区内。每个栽培小区从东到西依次栽种大叶青冈、闽楠、深山含笑、乐昌含笑、观光木、银木荷、丝栗栲、香樟、刨花楠、板栗、麻栎、锥栗和苦槠幼苗各 2 行, 每行 36 株, 株行距均为 0.3 m × 0.4 m。每个栽培小区四周埋设深 50 cm、高出土壤表层 10 cm 的 PVC 隔水板。每两个栽培小区之间设置 50 cm 的缓冲区。植物幼苗生长期人工定期除草和防治病虫害, 进行常规田间管理^[23]。同质园土壤的理化性质见表 1。

2.2 叶片样品采集

2014 年 7 月, 选取同质园中生长状况基本一

表 1 同质园土壤的理化性质

Table 1 Soil properties of the common garden at Jiangxi Dagangshan forest ecosystem research station

土层 (cm) Soil layer	土壤全氮 (g/kg) Soil total nitrogen	土壤全磷 (g/kg) Soil total phosphorus	土壤全钾 (g/kg) Soil total potassium	土壤含水量 (%) Soil water content	土壤容重 (g/cm ³) Soil bulk density
0 ~ 10	0.61 ± 0.05 a	0.26 ± 0.03 ab	0.77 ± 0.16 a	21.77 ± 0.61 a	1.37 ± 0.04 a
10 ~ 30	0.46 ± 0.03 b	0.28 ± 0.03 a	0.92 ± 0.22 a	20.03 ± 0.42 b	1.38 ± 0.02 a
30 ~ 50	0.33 ± 0.01 c	0.22 ± 0.02 b	0.82 ± 0.05 a	18.65 ± 0.58 c	1.39 ± 0.03 a

注: 表中数值为平均值 ± 标准差; 同列数据后的不同小写字母表示同一测定指标在 0.05 水平上差异显著, 下同。

Notes: Data in the table are mean ± SE; Different normal letters in the same column indicate significant differences at the 0.05 level of the same indicator. Same below.

致的刨花楠、香樟、闽楠幼苗各 5 株, 从每株幼苗的中上部分别选取无病虫害、生长良好的成熟叶片 20 片装入塑料袋并贴好标签带回实验室, 备用。

2.3 叶结构型性状测定方法

叶结构型性状 9 种指标包括: 叶面积 (leaf size, LS)、叶厚度 (leaf thickness, LT)、叶体积 (leaf volume, LV)、叶组织密度 (leaf tissue density, LD)、比叶面积 (specific leaf area, SLA)、叶干物质含量 (leaf dry matter content, LDMC)、叶氮浓度 (leaf nitrogen concentration, LNC)、叶磷浓度 (leaf phosphorus concentration, LPC) 和叶氮磷比 (ratio of leaf nitrogen and phosphorus concentration, N/P)。叶结构型性状测定步骤为:

(1) 每种植物幼苗以 20 片叶片样品为一组, 每组叶片样品用 LI-3000C 便携式叶面积仪 (LI-COR Inc., Lincoln, USA) 测量每个叶片的叶面积 (LS), 然后沿叶片主脉方向均匀选取 3 个点, 用电子游标卡尺 (精度 0.01 mm) 测量叶片主脉一侧约 0.25 cm 处的厚度, 其平均值即为该叶片的厚度 (LT)。

(2) 将已测叶面积与叶厚度的各组叶片样品浸泡于清水中, 每隔 5 h 测量 1 次叶重, 直至叶重不再增加为止, 取出叶片迅速用吸水纸吸除叶片表面的水分, 用电子天平 (精度 0.01 g) 称取叶片的饱和鲜重; 再将样品放入 65℃ 烘箱内烘干至恒重, 测量叶片的干重。

叶体积 (LV) = 叶面积 (cm²) × 叶厚度 (cm); 叶组织密度与植物叶片的寿命有密切关系, 叶组织密度 (LD) = 叶干重 (g) / 叶体积 (cm³)^[32]; 比叶面积即叶面积与叶干重的比例, 与植物的光拦截效率直接相关^[33], 同时也可用来反映植物的碳获取策略^[34], 比叶面积 (SLA) = 叶面积 (cm²) / 叶干重 (g)^[1]; 叶干物质含量是反映植物生态行为差异的一个叶片特征, 可以表示为叶干重和叶鲜重的比

值, 叶干物质含量 (LDMC) = 叶干重 (g) / 叶饱和鲜重 (g)^[35]。

(3) 将烘干后的各组叶片样品磨碎过 1 mm 筛, 采用 KDY9830 全自动凯氏定氮仪测定叶氮浓度^[36], 用 IRIS Intrepid II XSP 等离子发射光谱仪 (Thermo Electron, Waltham, USA) 测定叶磷浓度^[37]。叶氮浓度 (LNC) = 叶全氮 (mg) / 叶干重 (g); 叶磷浓度 (LPC) = 叶全磷 (mg) / 叶干重 (g); 叶氮磷比 (N/P) = 叶氮浓度 (mg/g) / 叶磷浓度 (mg/g)^[1]。

2.4 数据处理与分析

采用 Excel 2013 对数据进行处理和作图, 并对叶结构型性状进行两两间线性分析, 拟合回归方程, 计算相关系数。运用 SPSS 22.0 (SPSS Inc., Chicago, USA) 进行单因素方差分析 (One-Way ANOVA), 采用 Duncan 法检验不同树种幼苗叶结构型性状间的差异显著性, 应用 Pearson 相关分析检验种间水平上叶片各结构型性状间的相关关系。

3 结果与分析

3.1 叶结构型性状的种间差异分析

在樟科 3 种植物幼苗中 (表 2), 叶面积大小为: 香樟 > 刨花楠 > 闽楠, 3 种植物幼苗叶面积间差异显著 ($P < 0.05$); 叶厚度大小为: 香樟 > 闽楠 > 刨花楠, 3 种植物幼苗的叶厚度间差异不显著; 叶体积大小为: 香樟 > 刨花楠 > 闽楠, 3 种植物幼苗叶体积间差异显著 ($P < 0.05$); 叶组织密度大小为: 闽楠 > 刨花楠 > 香樟, 其中, 闽楠叶组织密度显著大于刨花楠和香樟 ($P < 0.05$), 刨花楠和香樟叶组织密度间差异不显著; 比叶面积大小为: 刨花楠 > 香樟 > 闽楠, 其中, 刨花楠比叶面积显著大于香樟和闽楠 ($P < 0.05$), 香樟和闽楠比叶面积间差异不显著; 叶干物质含量大小为: 闽

表 2 樟科 3 种植物幼苗叶结构型性状的种间差异
Table 2 Interspecific differences analyses on leaf structural traits of the three plant seedlings of Lauraceae

植物幼苗 Plant seedlings	叶结构型性状指标 Indicators of leaf structural traits				
	叶面积 LS (cm ²)	叶厚度 LT (mm)	叶体积 LV (cm ³)	叶组织密度 LD (g/cm ³)	比叶面积 SLA (cm ² /g)
刨花楠 <i>Machilus pauhoi</i>	11.69 ± 0.79 b	0.19 ± 0.02 a	0.19 ± 0.015 b	0.54 ± 0.02 b	108.56 ± 6.54 a
香樟 <i>Cinnamomum camphora</i>	13.64 ± 0.22 a	0.21 ± 0.01 a	0.29 ± 0.01 a	0.52 ± 0.02 b	92.34 ± 1.97 b
闽楠 <i>Phoebe bournei</i>	5.72 ± 0.08 c	0.21 ± 0.01 a	0.12 ± 0.005 c	0.57 ± 0.03 a	88.58 ± 1.38 b

植物幼苗 Plant seedlings	叶结构型性状指标 Indicators of leaf structural traits			
	叶干物质含量 LDMC (g/g)	叶氮浓度 LNC (mg/g)	叶磷浓度 LPC (mg/g)	叶氮磷比 N/P
刨花楠 <i>Machilus pauhoi</i>	0.33 ± 0.016 c	15.28 ± 0.36 b	1.32 ± 0.03 b	11.47 ± 0.18 b
香樟 <i>Cinnamomum camphora</i>	0.37 ± 0.003 b	19.07 ± 1.92 a	1.43 ± 0.15 b	13.49 ± 0.4 a
闽楠 <i>Phoebe bournei</i>	0.43 ± 0.019 a	15.19 ± 0.81 b	1.68 ± 0.06 a	9.08 ± 0.25 c

Notes: LS; Leaf size; LT; Leaf thickness; LV; Leaf volume; LD; Leaf tissue density; SLA; Specific leaf area; LDMC; Leaf dry matter content; LNC; Leaf nitrogen concentration; LPC; Leaf phosphorus concentration; N/P; Ratio of nitrogen and phosphorus concentration. Same below.

楠 > 香樟 > 刨花楠, 3 种植物幼苗叶干物质含量间差异显著 ($P < 0.05$); 叶氮浓度大小为: 香樟 > 刨花楠 > 闽楠, 其中, 香樟叶氮浓度显著大于刨花楠和闽楠 ($P < 0.05$), 刨花楠和闽楠叶氮浓度间差异不显著; 叶磷浓度大小为: 闽楠 > 香樟 > 刨花楠, 其中, 闽楠叶磷浓度显著大于香樟和刨花楠 ($P < 0.05$), 香樟和刨花楠叶磷浓度间差异不显著; 叶氮磷比的大小为: 香樟 > 刨花楠 > 闽楠, 3 种植物叶氮磷比间差异显著 ($P < 0.05$)。

3.2 叶结构型性状的 Pearson 和线性相关分析

Pearson 相关分析和线性相关分析表明 (图 1), 樟科 3 种植物幼苗的叶面积和叶体积之间呈极显著正相关 ($R^2 = 0.8425$, $P < 0.01$), 与叶组织密度间呈显著负相关 ($R^2 = 0.3277$, $P < 0.05$); 3 种植物幼苗的叶面积与比叶面积间呈不显著正相关 ($R^2 = 0.1776$, $P = 0.421$), 而叶面积与叶干物质含量间呈极显著负相关 ($R^2 = 0.5235$, $P < 0.01$); 3 种植物幼苗的叶厚度与比叶面积间呈显著负相关 ($R^2 = 0.2991$, $P < 0.05$), 而叶厚度与叶干物质含量间呈显著正相关 ($R^2 = 0.3325$, $P < 0.05$); 3 种植物幼苗的叶体积与叶组织密度间呈极显著负相关 ($R^2 = 0.4681$, $P < 0.01$); 3 种植物幼苗的比叶面积与叶干物质含量间呈极显著负相关 ($R^2 = 0.7005$, $P < 0.01$)。

樟科 3 种植物幼苗的叶面积与叶氮浓度之间呈显著正相关 ($R^2 = 0.3553$, $P < 0.05$), 叶面积与叶磷浓度间呈极显著负相关 ($R^2 = 0.4874$, $P <$

0.01); 3 种植物幼苗的叶厚度与叶氮浓度、叶磷浓度之间均呈不显著正相关 ($R^2 = 0.0260$, $P = 0.161$; $R^2 = 0.0425$, $P = 0.206$); 3 种植物幼苗的叶体积与叶氮浓度间呈极显著正相关 ($R^2 = 0.5367$, $P < 0.01$), 而叶体积与叶磷浓度间呈显著负相关 ($R^2 = 0.2791$, $P < 0.05$); 3 种植物幼苗的叶组织密度与叶氮浓度间呈不显著负相关 ($R^2 = 0.0741$, $P = -0.272$), 而叶组织密度与叶磷浓度间呈显著正相关 ($R^2 = 0.3505$, $P < 0.05$); 3 种植物幼苗的比叶面积、叶干物质含量与叶氮浓度之间均呈不显著负相关 ($R^2 = 0.0563$, $P = -0.237$; $R^2 = 0.0088$, $P = -0.094$), 而比叶面积、叶干物质含量与叶磷浓度之间分别呈极显著负相关 ($R^2 = 0.4197$, $P < 0.01$) 和极显著正相关 ($R^2 = 0.6110$, $P < 0.01$) (表 3)。

4 讨论

4.1 叶结构型性状的种间差异

植物功能性状是连接植物与环境的桥梁, 可以反映植物对环境的适应能力^[38]。冯秋红和董莉莉等^[21, 22]对中国南北样带 9 种主要栲属物种的研究显示, 植物的叶厚度为 0.10 ~ 0.65 mm, 8 种栲属物种的比叶面积、叶干物质含量分别为 114.02 ~ 232.72 cm²/g、0.32 ~ 0.45 g/g, 而本研究中樟科 3 种植物幼苗的叶厚度、比叶面积、叶干物质含量则分别为 0.19 ~ 0.21 mm、88.58 ~ 108.56 cm²/g 和 0.33 ~ 0.43 g/g。Han 等^[17]研

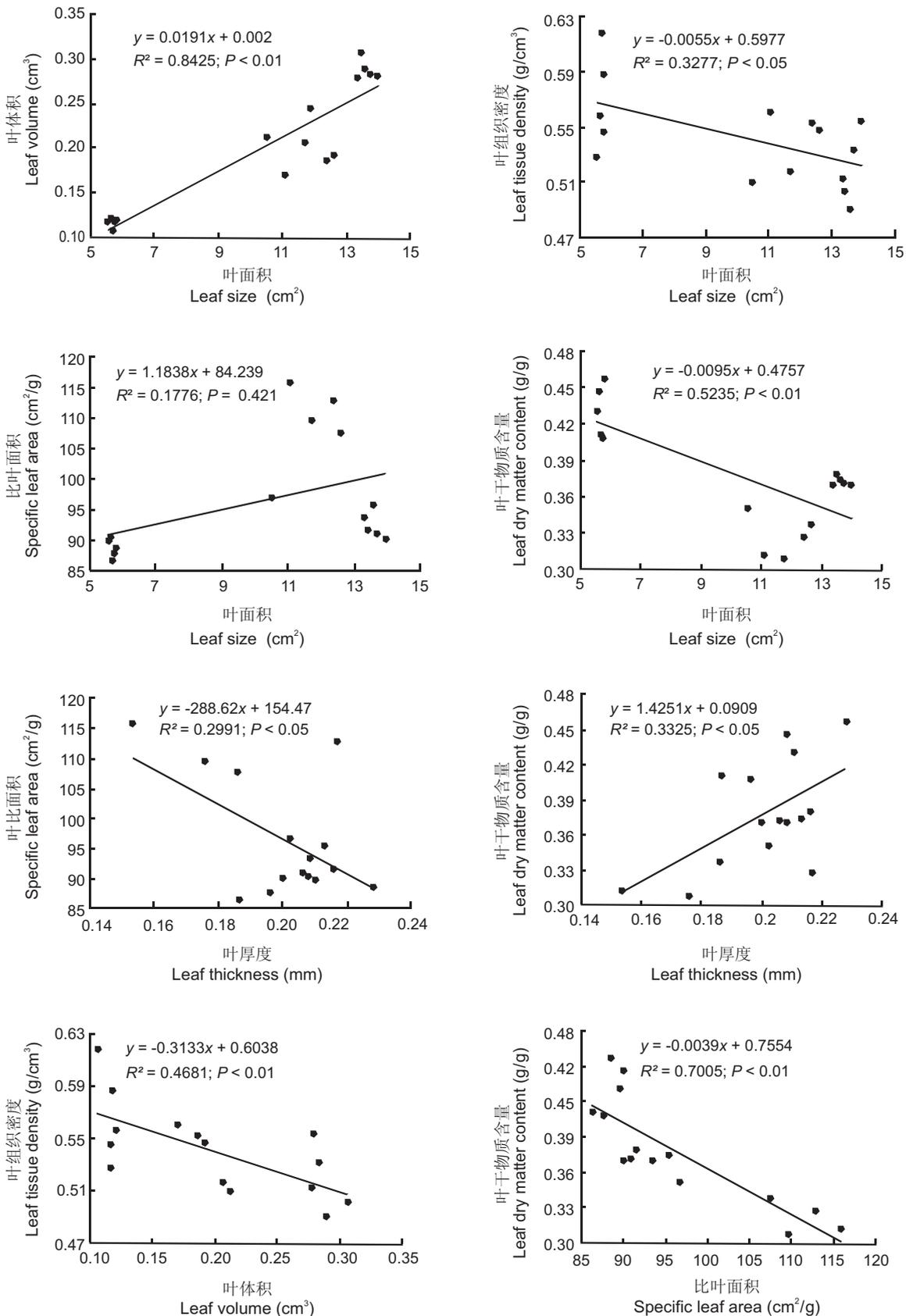


图1 樟科3种植物幼苗叶面积、叶厚度、叶体积、叶组织密度、比叶面积、干物质含量之间的线性关系
Fig. 1 Linear correlation between LS, LT, LV, LD, SLA and LDMC of the three plant seedlings of Lauraceae

表 3 樟科 3 种植物幼苗叶面积、叶厚度、叶体积、叶组织密度、比叶面积、叶干物质含量与叶氮、磷浓度之间的线性关系
Table 3 Linear correlation between LS, LT, LV, LD, SLA, LDMC, LNC, and LPC of the three plant seedlings of Lauraceae

叶结构型性状 Leaf structural traits		拟合方程 Fitting equation	相关系数 Correlation coefficient	差异显著性 Significance of difference
叶面积与叶氮浓度	LS and LNC	$y = 0.3818x + 12.562$	$R^2 = 0.3553$	$P < 0.05$
叶面积与叶磷浓度	LS and LPC	$y = -0.0363x + 1.8537$	$R^2 = 0.4874$	$P < 0.01$
叶厚度与叶氮浓度	LT and LNC	$y = 19.389x + 12.618$	$R^2 = 0.0260$	$P = 0.161$
叶厚度与叶磷浓度	LT and LPC	$y = 2.0134x + 1.0735$	$R^2 = 0.0425$	$P = 0.206$
叶体积与叶氮浓度	LV and LNC	$y = 22.512x + 12.011$	$R^2 = 0.5367$	$P < 0.01$
叶体积与叶磷浓度	LV and LPC	$y = -1.318x + 1.7415$	$R^2 = 0.2791$	$P < 0.05$
叶组织密度与叶氮浓度	LD and LNC	$y = -18.271x + 26.4$	$R^2 = 0.0741$	$P = -0.272$
叶组织密度与叶磷浓度	LD and LPC	$y = 3.2258x - 0.2676$	$R^2 = 0.3505$	$P < 0.05$
比叶面积与叶氮浓度	SLA and LNC	$y = -0.0541x + 21.732$	$R^2 = 0.0563$	$P = -0.237$
比叶面积与叶磷浓度	SLA and LPC	$y = -0.012x + 2.6353$	$R^2 = 0.4197$	$P < 0.01$
叶干物质含量与叶氮浓度	LDMC and LNC	$y = -4.5704x + 18.236$	$R^2 = 0.0088$	$P = -0.094$
叶干物质含量与叶磷浓度	LDMC and LPC	$y = 3.0905x + 0.3123$	$R^2 = 0.6110$	$P < 0.01$

究表明,我国 753 种陆生植物的叶氮浓度、叶磷浓度、叶氮磷比分别为 11.7 ~ 22.2 mg/g、0.81 ~ 1.56 mg/g 和 13.0 ~ 17.4, 而本研究中樟科 3 种植物幼苗的叶氮浓度、叶磷浓度、叶氮磷比分别为 15.19 ~ 19.07 mg/g、1.32~1.68 mg/g 和 9.08 ~ 13.49, 其中,叶氮浓度、叶磷浓度显著高于全国 753 种陆生植物,而叶氮磷比则显著小于全国 753 种陆生植物。可见,即使在相似的生境中,植物叶片的一些性状特征仍然存在一定的种间差异^[39]。

4.2 叶结构型性状间的相关性

李晓兰等^[40]对科尔沁沙地菊科草本植物叶片形态特征的研究表明,22 种菊科植物叶体积与叶组织密度之间呈显著负相关,而本实验樟科 3 种植物幼苗叶结构型性状的研究结果显示叶体积与叶组织密度之间呈极显著负相关。科尔沁沙地 22 种菊科草本植物的叶厚度与叶体积间呈极显著正相关、与叶组织密度间呈极显著负相关,而本实验樟科 3 种植物幼苗叶厚度与叶体积、叶组织密度相关性均不显著。施宇等^[41]对黄土丘陵区延河流域 149 种植物的研究表明,植物叶氮浓度与比叶面积之间呈极显著正相关、与叶组织密度间呈极显著负相关,而本实验结果显示,叶氮浓度与二者之间均呈不显著负相关;科尔沁沙地 22 种菊科草本植物^[40]、黄土丘陵区延河流域 149 种植物^[41]的叶组织密度与比叶面积之间均呈极显著负相关,而本研究中樟科 3 种植物幼苗的叶组织密度与比叶面积之间呈不显著负相关。可见,在植物生长发育过程中,由于受到物理、生理等因素的综合作用,不同叶性状间存

在相互促进或制约的关系^[42],从而反映出植物对环境的趋同适应特征,但由于植物的叶性状受环境的影响很大,因此不同研究区域植物叶性状间的相关关系也存在一定的差异^[43]。

植物叶片的比叶面积主要反映植物对碳的获取与利用的平衡关系,并与植物的相对生长速率和资源利用有密切关系^[43, 44];叶干物质含量是表征叶片在自然状态下的含水率状况,主要反映植物对养分的保有能力^[45]。Wilson 等^[43]对英国植物区系研究表明,叶干物质含量相对于比叶面积能更好地预测植物在资源利用轴上的位置。还有研究认为,比叶面积和叶干物质含量间呈负相关,叶干物质含量是量化植物功能的最佳性状,可代替相对生长速率等叶性状,用于大尺度上的监测和研究^[46-48]。本研究中樟科 3 种植物幼苗的比叶面积与叶干物质含量间呈极显著负相关关系,也进一步证实了前人的研究结果。

氮、磷作为陆地生态系统中植物生长的主要限制元素,两者之间的正相关关系具有全球尺度上的普遍性^[16, 19, 49]。大量研究表明,叶片氮含量较高的植物往往具有较快的代谢速率和较大的比叶面积,叶片的寿命也较短^[7, 16, 50, 51]。但在本实验中,叶氮浓度与叶磷浓度间呈不显著正相关,表明在幼苗时期,叶氮、叶磷浓度的相关性尚未良好体现出来。植物叶氮磷比是衡量生物体营养状况和判断植物群落受养分限制情况的重要指标^[52],付登高等^[53]研究表明,叶氮磷比在大约 15 时被认为是临界状态,而当叶氮磷比大于 16 时,植物生长对磷

元素的响应强烈,当叶氮磷比小于14时,植物生长对氮元素的需求响应强烈。本研究中樟科3种植物幼苗的叶氮磷比在9~14之间,说明樟科植物的生长更容易受到叶氮浓度的限制。

相关研究表明,在养分贫瘠的环境中植物叶片较厚^[54],即叶厚度与养分含量间呈负相关关系,但本研究中叶厚度与养分元素间均呈不显著的正相关关系。比叶面积反映了单位鲜重叶片表面积的大小^[55],曾小平等^[56]对25种南亚热带植物盆栽幼苗的研究表明,叶面积与比叶面积间呈显著正相关,但本研究中樟科3种植物幼苗的叶面积与比叶面积的正相关关系未达到显著水平。研究表明,植物比叶面积的大小和叶干物质含量的多少主要取决于叶厚度和叶组织密度^[6, 43, 57],比叶面积较低的植物常形成厚度较大而面积较小的叶片^[54],本实验结果与前人的研究结果相同。前人的研究表明,科尔沁沙地东南部地区主要植物的叶厚度与叶干物质含量间呈负相关关系^[8];植物叶厚度对比叶面积的影响要大于叶厚度对叶干物质含量的影响^[6]。在本研究中,叶厚度与比叶面积间呈显著负相关($R^2 = 0.2991$, $P < 0.05$)、与叶干物质含量间呈显著正相关($R^2 = 0.3325$, $P < 0.05$)。

Wright等^[16]对全球植物叶经济谱的研究表明,比叶面积、叶氮浓度和叶磷浓度间均呈正相关关系,李永华等^[58]对青海省沙珠玉治沙站地区17种主要植物的研究表明,叶氮浓度随比叶面积的增加而增加,而本实验结果显示,叶氮浓度与叶磷浓度间无显著正相关关系,比叶面积与叶氮浓度间呈不显著负相关关系、与叶磷浓度间呈极显著负相关。冯秋红等^[21]对中国南北样带温带区栎属植物的研究表明,叶干物质含量与叶氮浓度、叶磷浓度间的相关性不显著,而在本研究中,叶干物质含量与叶氮浓度间呈不显著负相关、与叶磷浓度间呈极显著正相关。

5 结论

植物功能性状作为连接植物与环境的桥梁,近年来已成为生态学和全球气候变化研究的热点之一^[16]。本研究结果表明,在同质园中生长的刨花楠、香樟和闽楠幼苗的9种叶结构型性状表现出一定的种间差异,不同物种同一叶结构型性状数据的大小、排列顺序以及种间差异的显著性不同;3种

植物幼苗不同叶结构型性状之间的相关性及其显著程度也不相同。本研究结果为揭示这3种植物叶功能性状对全球气候变化的响应和适应规律提供了基础数据,在此基础上,下一步我们拟采用人工控制施氮(+N)、减水(-W)、施氮和减水(+N-W)的方法对同质园中所有物种叶片、细根功能性状特征及其相关关系进行研究,更加深入和全面揭示中亚热带常见植物功能性状对全球气候变化的响应与适应规律。

参考文献:

- [1] Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurrich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, Ray P, Enrico L, Pausas JG, Vos AC, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson JG, Thompson K, Morgan HD, Steege H, Heijden MGA, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti MV, Conti G, Staver AC, Aquino S, Cornelissen JHC. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide[J]. *Aust J Bot*, 2013, 61(3): 167-234.
- [2] Clark DL, Wilson M, Roberts R. Plant traits—a tool for restoration? [J]. *Appl Veg Sci*, 2012, 15(4): 449-458.
- [3] Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurrich DE. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide[J]. *Aust J Bot*, 2003, 51(4): 335-380.
- [4] 丁凌子, 陈亚军, 张教林. 热带雨林木质藤本植物叶片性状及其关联[J]. *植物科学学报*, 2014, 32(4): 362-370. Ding LZ, Chen YJ, Zhang JL. Leaf traits and their associations among liana species in tropical rainforest[J]. *Plant Science Journal*, 2014, 32(4): 362-370.
- [5] 陈洁, 李玉双, 庞莉莉, 王庆亚. 江苏不同居群狗尾草叶片解剖特征的比较研究[J]. *植物科学学报*, 2015, 33(4): 448-457. Chen J, Li YS, Pang LL, Wang QY. Comparative studies on leaf anatomical characteristics of *Setaria viridis* in different populations in Jiangsu [J]. *Plant Science Journal*, 2015, 33(4): 448-457.
- [6] Westoby M. A leaf-height-seed(LHS) plant ecology strategy scheme[J]. *Plant Soil*, 1998, 199(2): 213-227.
- [7] 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[J]. *植物生态学报*, 2004, 28(6): 844-852. Zhang L, Luo TX. Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(6): 844-852.
- [8] 刘金环, 曾德慧, Don Koo Lee. 科尔沁沙地东南部地区主要植物叶片性状及其相互关系[J]. *生态学杂志*, 2006, 25

- (8): 921–925.
- Liu JH, Zeng DH, Don Koo Lee. Leaf traits and their inter-relationships of main plant species in southeast Horqin sandy land [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2006, 25 (8): 921–925.
- [9] 黄文娟, 李志军, 杨赵平, 白冠章. 胡杨异形叶结构型性状及其相互关系[J]. *生态学报*, 2010, 30(17): 4636–4642.
- Huang WJ, Li ZJ, Yang ZP, Bai GZ. The structural traits of *Populus euphratica* heteromorphic leaves and their correlations[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(17): 4636–4642.
- [10] Werff H VD, Richter HG. Toward an improved classification of Lauraceae[J]. *Ann Mo Bot Gard*, 1996, 83(3): 409–418.
- [11] 李捷, 李锡文. 世界樟科植物系统学研究进展[J]. *云南植物研究*, 2004, 26(1): 1–11.
- Li J, Li XW. Advances in Lauraceae systematic research on the world scale[J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2004, 26(1): 1–11.
- [12] Swamy V, Terborgh J, Dexter K G, Best BD, Alvarez P, Cornejo F. Are all seeds equal? Spatially explicit comparisons of seed fall and sapling recruitment in a tropical forest [J]. *Ecol Lett*, 2011, 14(2): 195–201.
- [13] 陈圣宾, 宋爱琴, 李振基. 森林幼苗更新对光环境异质性的响应研究进展[J]. *应用生态学报*, 2005, 16(2): 365–370.
- Chen SB, Song AQ, Li ZJ. Research advance in response of forest seedling regeneration to light environmental heterogeneity[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(2): 365–370.
- [14] 韩有志. 林分空间异质性与水曲柳的更新格局和过程[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2002.
- Han YZ. Spatial heterogeneity and pattern and process of manchurian ash (*Fraxinus mandshurica* Rupr.) regeneration[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2002.
- [15] Clark DB, Clark DA. Seedling dynamics of a tropical tree: impacts of herbivory and meristem damage[J]. *Ecology*, 1985, 66(6): 1884–1892.
- [16] Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, 428 (6985): 821–827.
- [17] Han WX, Fang JY, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China[J]. *New Phytol*, 2005, 168(2): 377–385.
- [18] Read QD, Moorhead LC, Swenson NG, Bailey JK, Sanders NJ. Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species [J]. *Funct Ecol*, 2014, 28(1): 37–45.
- [19] 任书杰, 于贵瑞, 陶波, 王绍强. 中国东部南北样带 654 种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究[J]. *环境科学*, 2008, 28(12): 2665–2673.
- Ren SJ, Yu GR, Tao B, Wang SQ. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 654 terrestrial plant species in NSTEC [J]. *Environmental Science*, 2008, 28 (12): 2665–2673.
- [20] 董廷发, 冯玉龙, 类延宝, 张丽坤. 干旱和湿润生境中主要优势树种叶片功能性状比较[J]. *生态学报*, 2012, 31(5): 1043–1049.
- Dong TF, Feng YL, Lei YB, Zhang LK. Comparison on leaf functional traits of main dominant woody species in wet and dry habitats [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2012, 31(5): 1043–1049.
- [21] 冯秋红, 史作民, 董莉莉, 刘世荣. 南北样带温带区栎属树种功能性状间的关系及其对气象因子的响应[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(6): 619–627.
- Feng QH, Shi ZM, Dong LL, Liu SR. Relationships among functional traits of *Quercus* species and their response to meteorological factors in the temperate zone of the north-south transect of Eastern China[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(6): 619–627.
- [22] 董莉莉, 刘世荣, 史作民, 冯秋红. 中国南北样带上栲属树种叶功能性状与环境因子的关系[J]. *林业科学研究*, 2009, 22(4): 463–469.
- Dong LL, Liu SR, Shi ZM, Feng QH. Relationships between leaf traits of *Castanopsis* species and the environmental factors in the north-south transect of Eastern China[J]. *Forest Research*, 2009, 22(4): 463–469.
- [23] 李东胜, 史作民, 刘世荣, 许中旗, 黄选瑞. 南北样带温带区栎属树种幼苗功能性状的变异研究[J]. *林业科学研究*, 2013, 26(2): 156–162.
- Li DS, Shi ZM, Liu SR, Xu ZQ, Huang XR. Variation of functional traits of *Quercus* seedlings from different provenances of temperate zone of NSTEC [J]. *Forest Research*, 2013, 26(2): 156–162.
- [24] 王玉平, 陶建平, 刘晋仙, 何泽. 不同光环境下 6 种常绿阔叶林树种苗期的叶片功能性状[J]. *林业科学*, 2012, 48(11): 23–29.
- Wang YP, Tao JP, Liu JX, He Z. Response of leaf functional traits to different light regimes in an evergreen broad-leaved forest in the Jinyun Mountain [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2012, 48(11): 23–29.
- [25] Reich PB, Oleksyn J, Modrzyński J, Mrozinski P, Hobbie SE, Eissenstat DM, Chorover J, Chadwick OA, Hale CM, Tjoelker MG. Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species [J]. *Ecol Lett*, 2005, 8(8): 811–818.
- [26] Premoli AC, Raffaele E, Mathiasen P. Morphological and phenological differences in *Nothofagus pumilio* from contrasting elevations: evidence from a common garden [J]. *Austral Ecol*, 2007, 32(5): 515–523.

- [27] Kimball S, Campbell D. Physiological differences among two *Penstemon* species and their hybrids in field and common garden environments [J]. *New Phytol*, 2009, 181(2): 478–488.
- [28] Tjoelker MG, Craine JM, Wedin D. Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species [J]. *New Phytol*, 2005, 167(2): 493–508.
- [29] Warren CR, Dreyer E, Tausz M. Ecotype adaptation and acclimation of leaf traits to rainfall in 29 species of 16-year-old *Eucalyptus* at two common gardens [J]. *Funct Ecol*, 2006, 20(6): 929–940.
- [30] 赵晓焱, 王传宽, 霍宏. 兴安落叶松 (*Larix gmelinii*) 光合能力及相关因子的种源差异 [J]. 生态学报, 2008, 28(8): 3798–3807.
Zhao XY, Wang CK, Huo H. Variations in photosynthetic capacity and associated factors for *Larix gmelinii* from diverse origins [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(8): 3798–3807.
- [31] 王致远, 赵广东, 王兵, 邓宗富, 夏晨, 罗嘉东, 王财英. 丝栗栲、苦槠和青冈幼苗叶片功能性状对增温和施氮的响应 [J]. 东北林业大学学报, 2014, 42(12): 43–49.
Wang ZY, Zhao GD, Wang B, Deng ZF, Xia C, Luo JD, Wang CY. Responses of leaf functional traits of *Castanopsis fargesii*, *Castanopsis sclerophylla* and *Cyclobalanopsis glauca* seedlings to warming and nitrogen addition under artificial control conditions [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2014, 42(12): 43–49.
- [32] Craine JM, Froehle J, Tilman DG. The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients [J]. *Oikos*, 2001, 93(2): 274–285.
- [33] Milla R, Reich PB. The scaling of leaf area and mass; the cost of light interception increases with leaf size [J]. *P Roy Soc Lond B Bio*, 2007, 274(1622): 2109–2115.
- [34] Wright IJ, Westoby M, Reich PB. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span [J]. *J Ecol*, 2002, 90(3): 534–543.
- [35] 胡劲鸿, 贾子瑞, 李青粉, 王军辉, 雷曙光, 王海仓. 云杉属 7 个种针叶性状种间和种内变异分析 [J]. 西北植物学报, 2013, 33(12): 2529–2536.
Hu MH, Jia ZR, Li QF, Wang JH, Lei SG, Wang HC. Interspecific and intraspecific variation of needle character of seven *Picea* species [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2013, 33(12): 2529–2536.
- [36] 安晓娟, 李萍, 戴伟, 尹其悦, 王丹, 莫莉. 亚热带几种林分类型土壤有机碳变化特征及与土壤性质的关系 [J]. 中国农学通报, 2012, 28(22): 53–58.
An XJ, Li P, Dai W, Yi QY, Wang D, Mo L. The variation characteristics of soil organic carbon and its relationship with soil properties in typical subtropical plantations [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2012, 28(22): 53–58.
- [37] 陈彩云, 白莉萍, 龙健, 刘锐敏, 陆海波. 堆肥污泥对杨树幼苗主要抗逆生理动态变化的影响 [J]. 生态环境学报, 2012, 21(10): 1763–1770.
Chen CY, Bai LP, Long J, Liu MR, Lu HB. Dynamic changes of main stress-resistance physiology in poplar seedlings exposed to composted sewage sludge [J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2012, 21(10): 1763–1770.
- [38] 杨士俊, 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 [J]. 应用生态学报, 2015, 25(12): 3413–3419.
Yang SJ, Wen ZM, Miao LP, Qi DH, Hua DW. Responses of plant functional traits to micro-topographical changes in hilly and gully region of the loess plateau, China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2015, 25(12): 3413–3419.
- [39] 牛书丽, 蒋高明, 高雷明, 李永庚, 刘美珍. 内蒙古浑善达克沙地 97 种植物的光合生理特征 [J]. 植物生态学报, 2003, 27(3): 318–324.
Niu SL, Jiang GM, Gao LM, Li YG, Liu MZ. Comparison of gas exchange traits of different plant species in hunshandak sand area [J]. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2003, 27(3): 318–324.
- [40] 李晓兰, 李雪华, 蒋德明, 刘志民, 王红梅, 姬兰柱. 科尔沁沙地 22 种菊科草本植物叶片形态特征研究 [J]. 生态学杂志, 2005, 24(12): 1397–1401.
Li XL, Li XH, Jiang DM, Liu ZM, Wang HM, Ji LZ. Leaf morphological characters of 22 compositae herbaceous species in Horqin sandy land [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24(12): 1397–1401.
- [41] 施宇, 温仲明, 龚时慧. 黄土丘陵区植物叶片与细根功能性状关系及其变化 [J]. 生态学报, 2011, 31(22): 6805–6813.
Shi Y, Wen ZM, Gong SH. Comparisons of relationships between leaf and fine root traits in hilly area of the loess plateau, Yanhe River basin, Shaanxi Province, China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(22): 6805–6814.
- [42] 洪陈洁, 林晗, 洪伟, 王珉, 洪滔. 不同品系福建山樱花叶功能性状研究 [J]. 热带亚热带植物学报, 2015, 23(2): 191–196.
Hong CJ, Lin H, Hong W, Wang M, Hong T. Leaf functional characteristics in different strains of *Prunus campanulata* [J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2015, 23(2): 191–196.
- [43] Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies [J]. *New Phytol*, 1999, 143(1): 155–

- 162.
- [44] Garnier E. Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species[J]. *J Ecol*, 1992, 80(4): 665–675.
- [45] 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[J]. *生态学报*, 2008, 28(1): 122–128.
- QI J, Ma KM, Zhang YX. Comparisons on leaf traits of *Quercus liaotungensis* Koidz. on different slope positions in Dongling Mountain of Beijing[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(1): 122–128.
- [46] Garnier E, Laurent G, Bellmann A, Debain S, Berthelie P, Ducout B, Roumet C, Navas ML. Consistency of species ranking based on functional leaf traits [J]. *New Phytol*, 2001, 152(1): 69–83.
- [47] Vendramini F, Díaz S, Gurvich DE, Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species[J]. *New Phytol*, 2002, 154(1): 147–157.
- [48] Roche P, Díaz-Burlinson N, Gachet S. Congruency analysis of species ranking based on leaf traits: which traits are the more reliable? [J]. *Plant Ecol*, 2004, 174(1): 37–48.
- [49] Reich PB, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *P Natl Acad Sci USA*, 2004, 101(30): 11001–11006.
- [50] Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS, Affiliations A. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning [J]. *P Natl Acad Sci*, 1997, 94(25): 13730–13734.
- [51] He JS, Wang ZH, Wang XP, Schmid B, Zuo WY, Zhou M, Zheng CY, Wang MF, Fang JY. A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau [J]. *New Phytol*, 2006, 170(4): 835–848.
- [52] 曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索[J]. *植物生态学报*, 2005, 29(6): 1007–1019.
- Zeng DH, Chen GS. Ecological stoichiometry: a science to explore the complexity of living systems [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2005, 29(6): 1007–1019.
- [53] 付登高, 段昌群. 植物功能性状在植物生态学中的研究进展[M]//段昌群. *生态科学进展*. 北京: 高等教育出版社, 2007: 97–121.
- Fu DG, Duan CQ. Advances in Plant Functional Traits in Plant Ecology[M]//Duan CQ ed. *Advances in Ecological Sciences*. Beijing: Higher Education Press, 2007: 97–121.
- [54] Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS, Vose JM, Volin JC, Gresham C, Bowman WD. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups [J]. *Oecologia*, 1998, 114(4): 471–482.
- [55] 徐兴友, 张凤娟, 王子华, 尹伟伦, 王华芳. 燕山地区 6 种花灌木幼苗耐旱特性的研究[J]. *西北植物学报*, 2007, 27(10): 2080–2088.
- Xu WY, Zhang FJ, Wang ZH, Yi WL, Wang HF. Relationship between drought resistance and leaf water balance ability of six shrubs in Yanshan area [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2007, 27(10): 2080–2088.
- [56] 曾小平, 赵平, 蔡锡安, 饶兴权, 刘惠, 马玲, 李长洪. 25 种南亚热带植物耐阴性的初步研究[J]. *北京林业大学学报*, 2006, 28(4): 88–95.
- Zeng XP, Zhao P, Cai XA, Rao XQ, Liu H, Ma L, Li CH. Shade-tolerance of 25 low subtropical plants [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2006, 28(4): 88–95.
- [57] Garnier E, Cordonnier P, Guillerme JL, Sonié L. Specific leaf area and leaf nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in Mediterranean old-fields [J]. *Oecologia*, 1997, 111(4): 490–498.
- [58] 李永华, 罗天祥, 卢琦, 田晓娅, 吴波, 杨恒华. 青海省沙珠玉治沙站 17 种主要植物叶性因子的比较[J]. *生态学报*, 2005, 25(5): 995–999.
- Li YH, Luo TX, Lu Q, Tian XY, Wu B, Yang HX. Comparisons of leaf traits among 17 major plant species in Shazhuyu Sand Control Experimental Station of Qinghai Province [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(5): 995–999.

(责任编辑: 张平)