

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201702001

引文格式: 潘云龙, 朱清波, 陈欣凡, 等. 从异龄叶性状分析几种常绿阔叶植物变异与关联 [J]. 广西植物, 2017, 37(6):791–798

PAN YL, ZHU QB, CHEN XF, et al. Variation and correlation of several evergreen broad-leaved trees on uneven-aged foliar traits [J]. Guihaia, 2017, 37(6):791–798

# 从异龄叶性状分析几种常绿阔叶植物变异与关联

潘云龙<sup>1,2</sup>, 朱清波<sup>1,2</sup>, 陈欣凡<sup>1,2</sup>, 李彬<sup>1,2</sup>, 欧阳玉莹<sup>1,2</sup>,  
许灵煜<sup>1</sup>, 吴承祯<sup>1,2,3</sup>, 洪滔<sup>1,2\*</sup>(1. 福建农林大学 林学院, 福州 350002; 2. 福建省高校森林生态系统过程与经营  
重点实验室, 福州 350002; 3. 武夷学院, 福建 南平 354300)

**摘要:** 该研究从个体与物种两个水平分析福建省鬼洞山中亚热带常绿阔叶次生林中七种阔叶树种异龄叶的平均叶面积(*MLA*)、比叶面积(*SLA*)和叶干物质含量(*LDMC*)三个性状的变异及关联,探讨叶性状物质分配策略对植物生活策略优化的限制性影响。结果表明:(1)对七种阔叶树种的个体和物种水平变异系数而言,均为  $MLA(82.9\%;76.9\%)>SLA(38.9\%;35.5\%)>LDMC(25.4\%;23.8\%)$ ;在个体和物种水平上当年生叶片 *MLA* 变异系数(71.5%;64.0%)小于往年生叶片(72.2%;65.8%),*SLA*、*LDMC* 值则相反。(2)在个体和物种水平,当年生叶 *MLA* 对往年生叶 *MLA* 变异的解释率分别为 50.1%和 61.5%,当年生叶 *SLA* 对往年生叶 *SLA* 变异的解释率分别为 56.6%和 77.0%,当年生叶 *LDMC* 对往年生叶 *LDMC* 变异的解释率分别为 51.7%和 68.3%。(3)7 种亚热带常绿阔叶植物异龄叶 *MLA*、*SLA* 与 *LDMC* 变化规律说明,当年生叶与往年生叶投资相同干物质,当年叶可形成更大的叶面积,且叶面积建成的消耗较往年叶小。研究认为,异龄叶性状在异龄叶间存在变异与关联,叶面积形成过程中生物量建成与消耗的协调可能影响植物叶片的发育。

**关键词:** 平均叶面积, 比叶面积, 叶干物质含量, 变异系数

中图分类号: Q948, S718.3 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2017)06-0791-08

## Variation and correlation of several evergreen broad-leaved trees on uneven-aged foliar traits

PAN Yun-Long<sup>1,2</sup>, ZHU Qing-Bo<sup>1,2</sup>, CHEN Xin-Fan<sup>1,2</sup>, LI Bin<sup>1,2</sup>, OUYANG Yu-Ying<sup>1,2</sup>,  
XU Ling-Yu<sup>1</sup>, WU Cheng-Zhen<sup>1,2,3</sup>, HONG Tao<sup>1,2\*</sup>(1. College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 2. Key Laboratory of Fujian  
Universities for Forest Ecological System Process and Management, Fuzhou 350002, China; 3. Department of  
Ecology and Resource Engineering, Wuyi University, Nanping 354300, Fujian, China)

**Abstract:** The changes of foliar traits within uneven-aged leaves reflect life strategy optimization under the complex environment of plants. Analysis on life strategy optimization of evergreen board-leaved plants from foliar traits of uneven-aged leaves could help us better understand plant adaption and evolution and material allocation strategy. In the paper, seven

收稿日期: 2017-02-03 修回日期: 2017-03-09

**基金项目:** 国家林业局成果孵化基金(6213C011110, 6213C011108);福建省科技厅重大项目(2012NZ01)[Supported by the State Forestry Administration Achievements Incubation Fund (6213C011110, 6213C011108); the Key Program of Fujian Provincial Department of Science and Technology (2012NZ01)]。

**作者简介:** 潘云龙(1991-),男,甘肃定西人,硕士研究生,从事海岸带环境与生态过程研究,(E-mail) fjpnyunlong@163.com。

\*通信作者: 洪滔,博士,副教授,从事森林生态学、海岸带环境与生态过程研究,(E-mail) henrihong@163.com。

common broad-leaved tree species were studied in subtropical evergreen secondary forests of Guidong Hill of Fuzhou, Fujian Province. The variability and correlation of *MLA* (mean leaf area), *SLA* (specific leaf area) and *LDMC* (leaf dry matter content) in current-year and former-year leaves were compared at both individual and species levels. The results were as follows: (1) At both individual and species levels, variance coefficients were the highest in *MLA* (82.9% and 76.9%), followed by *SLA* (38.9% and 35.5%) and *LDMC* (25.4% and 23.8%). The variability coefficients of *MLA* were lower in current-year leaves (71.5% and 64%) than that of previous-year leaves (72.2% and 65.8%), while *SLA* and *LDMC* showed the reverse trend. (2) At individual level, the values of *MLA*, *SLA* and *LDMC* in current-year leaves explained 50.1%, 56.5% and 51.7% of the former-year leaves, while at the species level, they were 61.5%, 77.0% and 68.3% respectively. (3) The change of *MLA*, *SLA* and *LDMC* in uneven-aged foliar traits in seven broad-leaved trees showed that as to the same dry matter invested, larger leaf area and lower leaf construction cost could be found in current-year leaves. In conclusion, uneven-aged foliar traits vary and connect significantly with change of leaf age. Trade-offs between biomass construction and cost in leaf area production might affect plant leaf development.

**Key words:** mean leaf area, leaf area, leaf dry matter, coefficient of variation

植物叶片是维管植物进行光合作用和蒸腾作用的器官,是植物—大气系统能量交换的基本单元(毛伟等,2012),对环境变化具有重要的指示意义(张林等,2008)。植物叶片适应环境变化所形成的生存对策(Ackerly, 1999; Coley, 1988; Vendramini et al, 2002; Westoby, 1998)称为植物叶性状(leaf traits),叶性状作为植物体最重要的变化性状,能够反映植物因环境的变化而形成的内在生理及外在形态方面的适应对策及植物资源的利用能力,被认为是环境状况的敏感指示者(许松葵和薛立,2012),具有重要的生态学及植物生理学研究价值(Chapin et al, 1987; Wright et al, 2004; 张林和罗天祥,2004)。

近年来,随着对自然环境变化研究的深入,叶性状成为研究植物对环境适应机理的热点(李永华等,2005)。植物往年生叶片因生活史较长,结构成熟固化,叶片中很大一部分物质用于增加叶肉细胞密度或构建保卫结构(张林和罗天祥,2004; Wrigh et al, 2004; Anacke et al, 2011),因此,面对环境因子变化时,可能响应不敏感(Oguchi et al, 2003);此外,随叶龄增加,叶片衰老过程中结构改变、叶片内部  $\text{CO}_2$  导度下降、扩散受阻,叶内主要养分元素含量及叶片光合能力衰退,由此引起的资源再分配导致异龄叶对环境响应表现出较大的差异(Field, 1983; Bleecker, 1998; Ono et al, 2001)。而当年生叶处于叶片生长初期,需投入更多资源于强化光合器官、获得最大的光资源竞争优势(Field & Mooney, 1983; 夏莹莹等,2008),以增大光截获能力去补偿自身建成消耗来应对环境变化(Tilman, 1998),也有学者认为,展叶过程中叶片的光合作用强度与叶寿命成反比(Warren, 2006),叶龄低的个体,一般要比叶龄高

的光合能力强,对于水分胁迫的调节能力较往年生的叶片强(Sultan, 2000),因此,当环境因子发生扰动时,当年生叶对环境的响应可能较生长后期的叶片更为敏感(Wright et al, 2004)。由于当年生叶与往年生叶在获取资源能力及维持生态系统稳定性方面具有不同的生态功能,由此推断,常绿阔叶次生植物异龄叶间的叶性状因生长策略、生活史不同可能产生差异。平均叶面积(mean leaf area, *MLA*)、比叶面积(specific leaf area, *SLA*)和叶干物质含量(leaf dry matter content, *LDMC*)是植物叶片的三个关键叶性状,综合反应植物利用资源的能力以及适应环境的生存对策。其中, *MLA* 反映植物获取光资源的能力; *SLA* 反映了叶片捕获光照资源的能力和形成干物质的结果; *LDMC* 为叶片的干重与鲜重之比,表征了叶片在自然状态下的含水率状况。前人对 *MLA*、*SLA* 和 *LDMC* 等主要叶片特性之间的关系进行了研究(Niinemet, 2001)。本项目组也曾研究叶片在不同环境下的适应策略(王英姿等, 2009)及海岸山地优势树种叶性状海拔资源位特征(洪滔等, 2013),薛立和曹鹤(2010)预测了逆境情况下叶性状变化特征,王希群等(2005)对叶面积指数进行研究,黄海峡等(2013)分析常绿植物新老叶特征等,但对中亚热带常绿阔叶次生林植物叶性状当年生叶与往年生叶性状对环境变化的响应的研究仍然鲜见报道(李善家等, 2013)。

本研究通过实验生态学方法,分析福建鬼洞山 7 种常绿阔叶林常见树种的叶片性状的变化特征,探讨不同演替阶段物种的叶性状对环境的响应及其在两类不同叶龄间的差异,为中亚热带海洋性季风型气候森林生态系统的经营与管理、生物多样性保

护和退化生态系统的恢复与重建提供依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究地概况

研究区位于福建省福州市西郊鬼洞山(119°55'15" E, 26°02'22" N), 属于中亚热带海洋性季风型气候, 年平均气温 16~21 °C, 最高温 42.3 °C, 最低温-1.2 °C; 年均降水量 900~2 100 mm, 年相对湿度约为 77%。山系呈东北—西南走向, 绵延 1.19 km。主脊山脉相对高度为 113.7 m, 属丘陵地形, 山脉北坡地势陡峻, 区域物种多样性丰富, 南坡地势平缓, 物种组成种类较少。土壤类型为地带性红壤。研究区内生态群落类型复杂多样, 后经过多次人为干预, 形成中亚热带次生林典型独特的植被群落。植被群落主要树种有, 三叉苦(*Euodia lepta*)、台湾相思(*Acacia confusa*)、车轮梅(*Raphiolepis indica*)、银合欢(*Leucaena glauca*)、樟树(*Cinnamomum camphora*)、桉树(*Eucalyptus*)、黄梁木(*Anthocephalus chinensis*)、野牡丹(*Common melastoma*)、芒萁(*Dicranopteris dichotoma*)等, 林间郁闭度 0.89(郝兴华等, 2012), 分布均匀, 长势旺盛。其中台湾相思和银合欢均为优势木, 优势度分别为 0.96 和 0.67。

### 1.2 研究方法

野外工作于 2016 年 10 月进行, 在该研究地次生林典型区内设定 50 m × 50 m 样地, 并进行每木检尺。每样地选择 3 株标准木进行叶片采集。采集叶片时, 依据枝条上芽鳞痕形成的节环来区分不同年龄枝段, 将当年生枝段上已完全展开的叶片定义为当年生叶, 其他较老枝条上的叶片统称为往年生叶片。采集高大乔木叶片时, 使用高枝剪从每株个体的 3 个不同方向各采剪 1 条生长良好的枝条, 小灌木只采剪 1 条枝条, 以防过度破坏。每株个体皆采集两类叶片 20~40 片并进行叶片打湿处理, 放入自封袋密封并置于水桶内带回实验室。在 6 h 内, 从每个自封袋中取 40 片完好无损的叶片清洗擦干, 称其鲜重。用叶面积仪 CI-203(美国产)测定样品叶面积(S), 每叶重复 3 次。将叶片装入信封置于干燥箱中以 80 °C 烘干至恒重, 再称量其干重。

### 1.3 数据处理与分析

通过以下公式计算出每株叶片的  $MLA$  (cm<sup>2</sup>)、 $SLA$  (m<sup>2</sup> · kg<sup>-1</sup>) 和  $LDMC$  (mg · g<sup>-1</sup>):

$$MLA = \frac{\sum_{i=1}^n Si}{n} \quad (1)$$

$$SLA = \frac{\sum_{i=1}^n Si}{W_i} \quad (2)$$

式中,  $\sum_{i=1}^n Si$  为样品面积,  $n$  为总叶片数,  $W_i$  为样品干重。

$$LDMC = \frac{1000 W_d}{W} \quad (3)$$

式中,  $W_d$  为样品干重,  $W$  为样品鲜重。为避免从单一物种类型讨论植物叶性状变异与关联, 本文从个体与物种两个角度探讨阔叶树种异龄叶 3 个性状( $MLA$ 、 $SLA$  和  $LDMC$ ) 值的变异和关联。以掌握叶片随年龄变化不同的性状特征。计算异龄叶性状变异系数, 以体现叶性状变异程度。

$$CV(\%) = \frac{SD}{M} \quad (4)$$

式中,  $CV$  为变异系数,  $SD$  为标准偏差,  $M$  为平均值。

通过配对数据  $t$  检验来判断叶片性状在当年生和往年生叶片之间的差异。采用建立线性回归方程验证叶龄间物质投资策略的转变是否会对异龄叶性状的关联产生影响, 于个体和物种两个水平分别拟合当年生叶和往年生叶 3 个叶性状( $MLA$ 、 $SLA$  和  $LDMC$ ) 的关系。

## 2 结果与分析

### 2.1 七种阔叶树种叶性状特征

对七种阔叶树种的 3 个叶性状分析后发现, 七种树种当年叶与往年叶的  $MLA$  的差异较  $SLA$  和  $LDMC$  值最为明显。差异最大的树种是黄梁木与银合欢, 往年生叶的  $MLA$  约为当年叶的 3 倍, 樟树、野牡丹往年生叶的  $MLA$  约为当年叶的 2 倍。七种树种异龄叶的  $SLA$  与  $LDMC$  间差异并不十分明显。

### 2.2 当年生叶与往年生叶性状变异

鬼洞山的 7 种常绿阔叶树种个体的  $MLA$ 、 $SLA$  和  $LDMC$  表现出一定规律。个体水平的  $MLA$  变异系数远高于  $SLA$  和  $LDMC$ , 分别为 82.9% > 38.9% > 25.4%。当年生叶与往年生叶的  $MLA$ 、 $SLA$  和  $LDMC$  的变异系数均呈现相同规律, 分别为 71.5% > 39.4% > 25.6% 和 72.2% > 37.2% > 24.1%。但当年生叶  $MLA$

表 1 鬼洞山七种阔叶树种当年生叶与往年生叶的性状特征

Table 1 Leaf traits of current-and previous-year leaves in seven broad-leaved trees in Guidong Hill

| 物种<br>Species                    | 多度<br>Abundance | MLA                                                    |                                                       | SLA                                                                      |                                                                         | LDMC                                                        |                                                            |
|----------------------------------|-----------------|--------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------|
|                                  |                 | 当年生叶片<br>Current-<br>year leaves<br>(cm <sup>2</sup> ) | 往年生叶片<br>Former-<br>year leaves<br>(cm <sup>2</sup> ) | 当年生叶片<br>Current-<br>year leaves<br>(m <sup>2</sup> · kg <sup>-1</sup> ) | 往年生叶片<br>Former-<br>year leaves<br>(m <sup>2</sup> · kg <sup>-1</sup> ) | 当年生叶片<br>Current-<br>year leaves<br>(mg · g <sup>-1</sup> ) | 往年生叶片<br>Former-<br>year leaves<br>(mg · g <sup>-1</sup> ) |
| 三叉苦 <i>Evodia lepta</i>          | 5               | 17.8±5.9                                               | 30.8±7.9                                              | 17.9±2.5                                                                 | 15.4±1.6                                                                | 333.9±30.8                                                  | 367.8±21.0                                                 |
| 台湾相思 <i>Acacia confuse</i>       | 6               | 4.2±1.4                                                | 6.4±2.3                                               | 9.7±1.3                                                                  | 9.4±1.9                                                                 | 434.0±79.7                                                  | 451.9±109.0                                                |
| 桉树 <i>Eucalyptus</i>             | 3               | 9.9±5.4                                                | 15.6±11.0                                             | 10.4±5.3                                                                 | 7.4±5. 8                                                                | 321.5±85.1                                                  | 371.1±259.7                                                |
| 樟树 <i>Cinnamomum bodinieri</i>   | 6               | 13.4±6.2                                               | 26.2±5.9                                              | 11.8±3.2                                                                 | 11.4±3.0                                                                | 497.4±51.0                                                  | 487.8±42.3                                                 |
| 野牡丹 <i>Paeonia delavayi</i>      | 5               | 13.2±6.1                                               | 26.0±2.9                                              | 17.5±3.8                                                                 | 15.4±4.3                                                                | 283.6±21.9                                                  | 338.9±77.4                                                 |
| 银合欢 <i>Leucaena leucocephala</i> | 5               | 2.2±1.5                                                | 6.5±2.2                                               | 12.2±7.6                                                                 | 14.1±7.2                                                                | 396.8±51.5                                                  | 587.0±73.7                                                 |
| 黄梁木 <i>Neolamarckia cadamba</i>  | 3               | 14.8±2.6                                               | 53.0±9.2                                              | 12.2±4.6                                                                 | 9.1±0.9                                                                 | 347.9±124.0                                                 | 470.7±46.6                                                 |

表 2 鬼洞山七种阔叶树种个体水平和物种水平叶 *MLA*

Table 2 *MLA* at individual and species levels in seven broad-leaved trees in Guidong Hill

| 叶片类型<br>Leaf type        | 水平<br>Level   | 平均叶面积 <i>MLA</i> (cm <sup>2</sup> ) |          |                       |
|--------------------------|---------------|-------------------------------------|----------|-----------------------|
|                          |               | 平均值 ± 标准偏差<br>$\bar{x} \pm SD$      | 范围 Range | 变异系数<br><i>CV</i> (%) |
| 当年生叶 Current-year leaves | 个体 Individual | 10.7 ± 7.7                          | 0.8~33.4 | 71.5                  |
|                          | 物种 Species    | 10.9 ± 6.9                          | 2.2~17.8 | 64.0                  |
| 往年生叶 Former-year leaves  | 个体 Individual | 21.2 ± 15.3                         | 2.6~72.3 | 72.2                  |
|                          | 物种 Species    | 22.2 ± 14.6                         | 6.4~53.0 | 65.8                  |
| 总体 Total                 | 个体 Individual | 15.7 ± 13.0                         | 0.8~72.3 | 82.9                  |
|                          | 物种 Species    | 16.5 ± 12.7                         | 2.2~53.0 | 76.9                  |

表 3 鬼洞山七种阔叶树种个体水平和物种水平叶 *SLA*

Table 3 *SLA* at individual and species levels in seven broad-leaved trees in Guidong Hill

| 叶片类型<br>Leaf type        | 水平<br>Level   | 比叶面积 <i>SLA</i> (m <sup>2</sup> · kg <sup>-1</sup> ) |          |                       |
|--------------------------|---------------|------------------------------------------------------|----------|-----------------------|
|                          |               | 平均值 ± 标准偏差<br>$\bar{x} \pm SD$                       | 范围 Range | 变异系数<br><i>CV</i> (%) |
| 当年生叶 Current-year leaves | 个体 Individual | 13.8 ± 5.4                                           | 4.8~36.4 | 39.4                  |
|                          | 物种 Species    | 13.9 ± 4.9                                           | 9.7~17.9 | 35.2                  |
| 往年生叶 Former-year leaves  | 个体 Individual | 12.4 ± 4.6                                           | 5.1~29.4 | 37.2                  |
|                          | 物种 Species    | 12.3 ± 4.3                                           | 7.4~15.4 | 35.2                  |
| 总体 Total                 | 个体 Individual | 13.1 ± 5.1                                           | 4.8~36.4 | 38.9                  |
|                          | 物种 Species    | 13.1 ± 4.7                                           | 7.4~17.9 | 35.5                  |

值明显小于往年生叶,而当年生叶 *SLA* 和 *LDMC* 值均大于往年生叶片。3 个叶性状在异龄叶间均存在显著差异,往年生叶片 *MLA* 值显著大于当年生叶片 ( $t=-6.00$ ,  $P<0.001$ ), 往年生叶片 *SLA* 值显著小于

表 4 鬼洞山七种阔叶树种个体水平和物种水平叶 *LDMC*  
Table 4 *LDMC* at individual and species levels in seven broad-leaved trees in Guidong Hill

| 叶片类型<br>Leaf type        | 水平<br>Level   | 叶干物质含量 <i>LDMC</i> ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ) |             |                       |
|--------------------------|---------------|--------------------------------------------------------|-------------|-----------------------|
|                          |               | 平均值 $\pm$ 标准偏差<br>$\bar{x} \pm SD$                     | 范围 Range    | 变异系数<br><i>CV</i> (%) |
| 当年生叶 Current-year leaves | 个体 Individual | 410.8 $\pm$ 105.2                                      | 229.3~801.4 | 25.6                  |
|                          | 物种 Species    | 405.6 $\pm$ 96.6                                       | 283.6~497.4 | 23.8                  |
| 往年生叶 Former-year leaves  | 个体 Individual | 456.8 $\pm$ 110.1                                      | 235.7~757.3 | 24.1                  |
|                          | 物种 Species    | 454.6 $\pm$ 103.6                                      | 338.9~587.0 | 22.8                  |
| 总体 Total                 | 个体 Individual | 432.8 $\pm$ 109.9                                      | 229.3~801.4 | 25.4                  |
|                          | 物种 Species    | 430.1 $\pm$ 102.4                                      | 283.6~587.0 | 23.8                  |

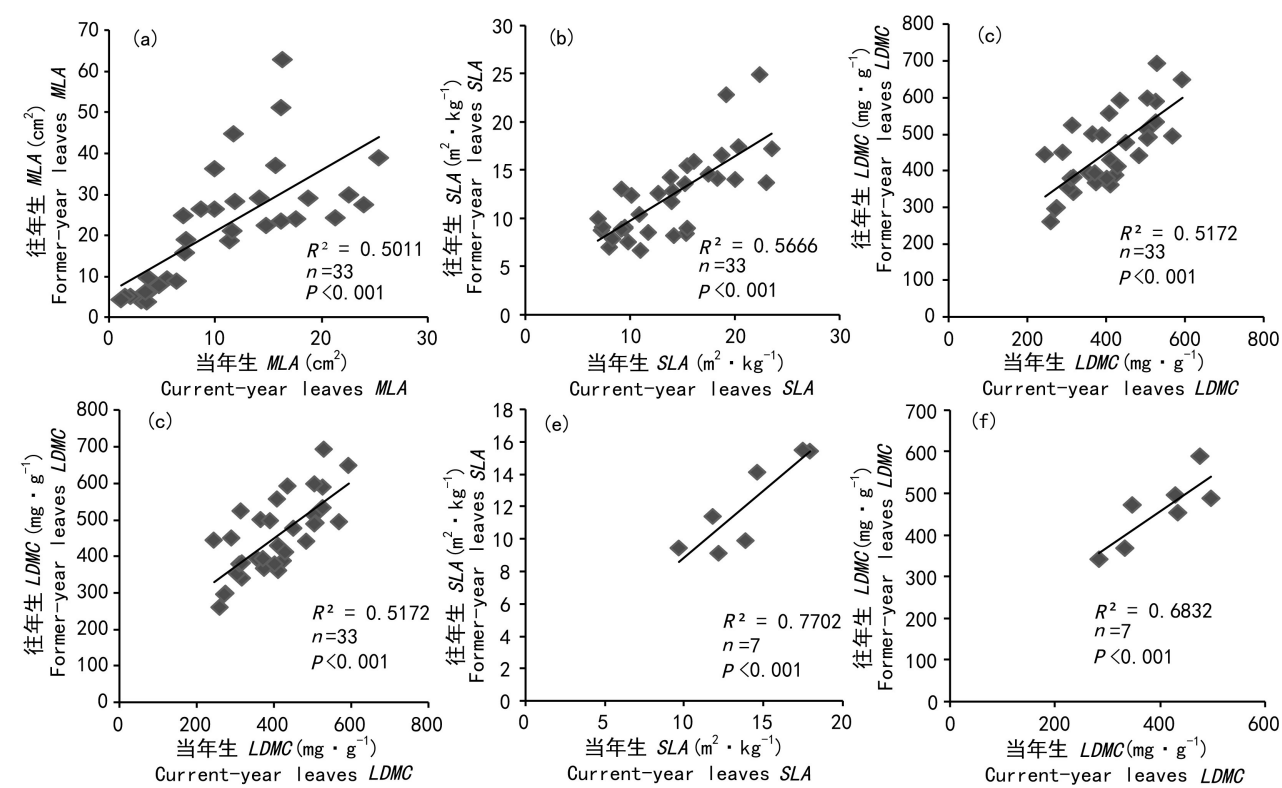


图 1 鬼洞山七种阔叶树种在个体和物种水平上当年生与往年生叶性状回归关系  
Fig. 1 Regression model in leaf traits at individual and species levels of current-and former-year leaves in seven broad-leaved trees in Guidong Hill

当年生叶片 ( $t=2.72, P<0.001$ ), 往年生叶片 *LDMC* 值显著大于当年生叶片 ( $t=-3.74, P<0.001$ )。物种水平的异龄叶间 *MLA*、*SLA* 和 *LDMC* 值与变异系数的变化规律与个体水平的规律相似。

2.3 当年生叶与往年生叶性状关联性

当年生与往年生叶在个体的 *MLA*、*SLA* 和

*LDMC* 三个指标均表现为显著线性关系 ( $P<0.001$ )。当年生叶 *MLA*、*SLA*、*LDMC* 对往年生叶片 *MLA*、*SLA*、*LDMC* 的解释率分别为 50.1% (图 1:a)、56.6% (图 1:b) 和 51.7% (图 1:c)。在物种水平上, 当年生叶与往年生叶的 *MLA*、*SLA* 和 *LDMC* 三个指标也都同样具显著线性关系 ( $P<0.001$ )。当年生与

往年生叶物种水平  $MLA$  ( $R^2=0.6153$ ) 与个体水平比较,关联性  $SLA$  ( $R^2=0.7702$ )、 $LDMC$  ( $R^2=0.6832$ ) 高 (图 1:d, e, f)。可能由于将同一物种个体的数据平均后进行基本统计分析,使 7 个树种的叶性状值分布较个体水平更为聚集,降低了部分物种的离散值,导致当年生与往年生叶物种水平的 3 个叶性状指标相关性均大于个体水平。

### 3 讨论

#### 3.1 当年叶与往年叶叶性状的变异

常绿阔叶植物叶片生活史较长,面临复杂多变的环境状况,为适应环境条件变化,无论是环境梯度上还是群落内部都表现出极大的可塑性,在全球范围内叶面积变化达到 6 个 ( $0.03 \sim 1\,872\text{ cm}^2$ ) 数量级 (Milla & Reich, 2007), 本研究中  $MLA$  变化达到 3 个数量级 (个体水平上  $0.8 \sim 72.3\text{ cm}^2$ , 物种水平上  $2.2 \sim 53.0\text{ cm}^2$ )。变异程度在个体和物种水平分别达到 82.9% 和 76.9%, 变异程度较浙江天童山植被叶性状 (黄海侠等, 2013) 表现出更大的环境可塑性。究其原因,一方面可能是当年生叶处于叶片发育的前期,对环境影响较往年生叶更敏感,因此当年生叶片具有较大的可塑性 (变异系数为 82.9%)。另一方面,往年生叶片因当年生叶片的生长,原本所处优势生态位被新叶占据 (黄海侠等, 2013), 光资源获取较之减少,且往年生叶受多年环境因子变化的影响,植物体的叶器官开始适应环境的变化,因此,对环境变化的响应更迟缓 (变异系数为 76.9%), 故叶片的可塑性较低 (Kayama et al, 2002), 个体水平上当年生叶与往年生叶  $MLA$  的变幅分别为  $0.8 \sim 33.4\text{ cm}^2$  和  $2.6 \sim 72.3\text{ cm}^2$ , 物种水平分别为  $2.2 \sim 17.8\text{ cm}^2$  和  $6.4 \sim 53.0\text{ cm}^2$ , 均表现出往年生叶片  $MLA$  显著大于当年生叶片 ( $P < 0.001$ ), 说明叶龄也是影响  $MLA$  变异的重要因素。

7 个树种叶片的  $SLA$  和  $LDMC$  值也受叶龄的影响。本研究表明,无论个体水平还是物种水平,相比于往年生叶片,当年生叶片的  $LDMC$  显著减小,  $SLA$  显著增大。这表明与往年生叶片相比,在消耗相同的物质情况下,当年生叶片可构建更大的叶面积,故其单位面积叶片的建成消耗较小。因为新生叶片为获得更多的光资源以进行光合作用,以牺牲叶片的厚度和质量为前提,尽快将叶片展开张大,因此叶片较薄,干物质密度较小,建成消耗较低 (Long et al,

2011)。而往年生叶由于年龄的增加逐渐老化,植物将更大比例的养分传输给正在发育的新组织 (张林等, 2008), 同时  $\text{Ca}^{2+}$  等营养元素进入叶片后不易转移到其他植物组织,容易在往年叶中沉积,导致叶组织密度增加 (Niinemets et al, 2006), 因此往年生叶片的  $SLA$  值较小,  $LDMC$  值较大。 $SLA$  和  $LDMC$  值能体现植物生活史策略的综合性状,  $SLA$  和  $LDMC$  相反的变化现象恰恰反映了植物在快速提升光资源获取能力和高效储存物质这两种生物量投资策略之间的权衡 (Poorter & Garnier, 1999)。结合实验的结果发现,当年生叶片的  $SLA$  较高、 $LDMC$  较低,而往年生叶片正好相反,表明试验常绿阔叶树种倾向于让当年生叶片快速积累生物量以扩大受光面积、提高叶片光合效能,以应对环境因子扰动,随着叶龄的增加往年生叶片中养分浓度逐渐降低并偏向于结构投资,叶片生活史策略发生较大转变 (Kayama et al, 2002)。

植物改变自身表型来响应环境变化,叶性状的变异系数表示叶片的可塑性,变异系数越大则说明叶片性状值越分散,性状的可塑性则越强。反之则表明叶片性状更为聚拢和稳定。实验结果体现  $SLA$  和  $LDMC$  的变异系统大小规律在当年生叶片和往年生叶片的对比上与前人研究结果一致 (黄海侠等, 2013), 而  $MLA$  值的变异系数大小规律与前人所做研究有所不同,有可能因环境因子及植被自身特点所致,有待深入研究。

#### 3.2 当年叶与往年叶叶性状关联

植物叶片生活史策略可通过分析叶片性状 ( $MLA$ 、 $SLA$  和  $LDMC$ ) 在当年生和往年生叶片之间的关联性来得到体现 (黄海侠等, 2013)。本研究从个体水平到物种水平,  $MLA$  在当年生和往年生叶片间的相关性均大于  $SLA$  和  $LDMC$ , 表明在叶片生长初期,新生叶片在生长当年为获得更多光资源于强化光合器官、增大光截获能力以补偿自身建成消耗来应对翌年环境变化带来的生长风险 (Schaffer, 1989), 因此,当年将叶片尽可能地展开至最大 (Schaffer, 1989; Sultan, 2000; Williams, 1987)。而在生长后期,随叶龄增加,叶片衰老过程中叶细胞结构改变、叶片内部  $\text{CO}_2$  导度下降、扩散受阻,叶内主要养分元素含量及叶片光合能力衰退 (Ono et al, 2001; Kitajima et al, 1997; Field & Mooney, 1983), 在这种情况下,再通过增大  $MLA$  从而提升光合物质的收益已不显著,因此,  $MLA$  的增大程度在叶片生长

早期较生长后期大; *SLA* 能够反映植物对资源获取和利用的权衡关系 (Silva et al, 2014), 当年生叶片为较迅速的获取光资源和碳生产, *SLA* 较大, *LDMC* 较小, 通常叶片较薄 (洪陈洁等, 2015)。说明此时叶片具有更优的光资源获取能力和较为活跃的代谢水平 (Sims & Percy, 1992)。然而, 往年生叶片受长期生长和环境因素的影响, 导致叶片衰老过程中空间位置条件改变、 $\text{Ca}^{2+}$  及次生代谢物累积, 叶内主要养分元素含量衰退, 为延长叶片停留时间, 其在保卫组织和防御结构上额外投资, 使其叶片较厚 (Karavın & Kilinc, 2011) 来应对外界环境因子胁迫 (Reich et al, 1998)。因此, 面对环境因子变化时, *SLA* 变小、*LDMC* 变大, 与前人研究结果一致 (王英姿等, 2009)。可见, 往年生叶片 *SLA* 和 *LDMC* 的变化很大程度上取决于植株所处环境因子的刺激及生长策略的影响。

分析 7 种亚热带常绿阔叶异龄叶性状差异, 其当年叶与往年叶存在变异与关联, 表现出较大的环境可塑性, 认为其叶片生活策略受环境因子影响较大, 其机理有待进一步深入研究。

## 参考文献:

- ACKERLY DD, 1999. Self-shading, carbon gain and leaf dynamics: a test of alternative optimality models [J]. *Oecologia*, 119(3): 300–310.
- ANACKER B, RAJAKARUNA N, ACKERLY D, et al, 2011. Ecological strategies in California chaparral: interacting effects of soils, climate, and fire on specific leaf area [J]. *Plant Ecol Divers*, 4 (2–3): 179–188.
- BLEECKER AB, 1998. The evolutionary basis of leaf senescence: Method to the madness? [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 1(1), 73–78.
- CHAPIN FS, BLOOM AJ, FIELD CB, et al, 1987. Plant-responses to multiple environmental-factors [J]. *Bioscience*, 37 (1): 49–57.
- COLEY PD, 1988. Effects of plant-growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense [J]. *Oecologia*, 74(4): 531–536.
- FIELD C, 1983. Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program [J]. *Oecologia*, 56(2–3): 341–347.
- FIELD C, MOONEY HA, 1983. Leaf age and seasonal effects on light, water, and nitrogen use efficiency in a California shrub [J]. *Oecologia*, 56(2), 348–355.
- HONG CJ, LIN H, HONG W, et al, 2015. Leaf functional characteristics in different strains of *Prunus campanulata* [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 23(2): 191–196. [洪陈洁, 林晗, 洪伟, 等, 2015. 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, 23(2): 191–196.]
- HONGT, WU CZ, CHEN C, et al, 2013. Elevational resource niche of *SLA* of 5 dominant trees in Fujian coastal hilly region [J]. *J For Environ*, 33(1): 7–11. [洪滔, 吴承祯, 陈灿, 等, 2013. 福建海岸山地 5 种优势树种叶形态特征对海拔资源位的响应 [J]. 福建林学院学报, 33(1): 7–11.]
- HONG T, WU CZ, CHEN C, et al, 2013. Chlorophyll traits of several tree species in multi-elevation resource niche of Southeastern Coastal Zone in Fujian [J]. *J Fujian Agric For Univ (Nat Sci Ed)*, 33(1): 7–11. [洪滔, 吴承祯, 陈灿, 等, 2013. 闽东南海岸山地几种树种海拔资源位的叶绿素特征 [J]. 福建农林大学学报 (自然科学版), 42(1): 35–39.]
- HUANG HX, YANG XD, SUN BW, et al, 2013. Variability and association of leaf traits between current-year and former-year leaves in evergreen trees in Tiantong, Zhejiang, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 37(10): 912–921. [黄海侠, 杨晓东, 孙宝伟, 等, 2013. 浙江天童常绿植物当年生与往年生叶片性状的变异与关联 [J]. 植物生态学报, 37(10): 912–921.]
- HAO XH, HONG W, WU CZ, et al, 2012. Characteristics of leaf element concentrations of twelve nutrients in *Acacia confusa* and *Leucaena glauca* in secondary forests of acid rain region in Fuzhou [J]. *Acta Ecol Sin*, 32(22): 6964–6971. [郝兴华, 洪伟, 吴承祯, 等, 2012. 福州酸雨区次生林中台湾相思与银合欢叶片的 12 种元素含量 [J]. 生态学报, 32(22): 6964–6971.]
- KARAVIN N, KILINC M, 2011. Variation in *SLA* and *LMA* of deciduous *Quercus cerris* var. *cerris* and evergreen *Phillyrea latifolia* according to directional, seasonal and climatical parameters [J]. *Eko*, 20: (81): 21–29.
- KAYAMA M, SASA K, KOIKE T, 2002. Needle life span, photosynthetic rate and nutrient concentration of *Picea glehnii*, *P. jezoensis* and *P. abies* planted on serpentine soil in northern Japan [J]. *Tree Physiol*, 22: (10): 707–716.
- KITAJIMA K, MULKEY SS, WRIGHT SJ, 1997. Decline of photosynthetic capacity with leaf age in relation to leaf longevity for five tropical canopy tree species [J]. *Am J Bot*, 84(5): 702–708.
- LONG W, ZANG R, SCHAMP BS, et al, 2011. Within-and among-species variation in specific leaf area drive community assembly in a tropical cloud forest [J]. *Oeco*, 167(4): 1103–1113.
- LI JS, SU PX, ZHANG HN, et al, 2013. Characteristics and relationships of foliar water and leaf functional traits of desert plants [J]. *Plant Physiol J*, 49(2): 153–160. [李善家, 苏培玺, 张海娜, 等, 2013. 荒漠植物叶片水分和功能性状特征及其相互关系 [J]. 植物生理学报, 49(2): 153–160.]
- LI YH, LUO TX, LU Q, 2005. Comparisons of leaf traits among 17 major plant species in Shazhuyu Sand Control Experimental Station of Qinghai Province [J]. *Acta Ecol Sin*, 25(5): 994–999. [李永华, 罗天祥, 卢琦, 2005. 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, 25(5): 994–999.]
- MAO W, LI YL, ZHANG TH, et al, 2012. Research advances of plant leaf traits at different ecology scale [J]. *J Dese Res*, 32(1): 33–41. [毛伟, 李玉霖, 张铜会, 等, 2012. 不同尺度生态学中植物叶性状研究概述 [J]. 中国沙漠, 32(1): 33–41.]
- MILLA R, REICH PB, 2007. The scaling of leaf area and mass: the cost of light interception increases with leaf size [J]. *Proc Roy Soc B: Biol Sci*, 274(1 622): 2109–2115.
- NIINEMET Ü, 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area density and thickness in tress and shrubs [J]. *Ecology*, 82(2): 453–469.

- NIINEMETS Ü, CESCATTI A, RODEGHIERO M, et al, 2006. Complex adjustments of photosynthetic potentials and internal diffusion conductance to current and previous light availabilities and leaf age in Mediterranean evergreen species *Quercus ilex* [J]. *Plant Cell Environ*, 29(6): 1159–1178.
- OGUCHI R, HIKOSAKA K, HIROSE T, 2003. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? [J]. *Plant Cell Environ*, 2003, 26(4): 505–512.
- ONO K, NISHI Y, WATANABE A, et al, 2001. Possible mechanisms of adaptive leaf senescence [J]. *Plant Biol*, 3(3): 234–243.
- POORTER H, GARNIER E, 1999. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components [J]. *Handb Func Plant Ecol*: 81–120.
- REICH PB, WALTERS MB, ELLSWORTH DS, et al, 1998. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span; a test across biomes and functional groups [J]. *Oecologia*, 114 (4): 471–482.
- SILVA ÁML, LOPES SDF, VITORIO LAP, 2014. Plant functional groups of species in semiarid ecosystems in Brazil: wood basic density and SLA as an ecological indicator [J]. *Braz J Bot*, 37 (3): 229–237.
- SIMS DA, PEARCY RW, 1992. Response of leaf anatomy and photosynthetic, capacity in *Alocasia macrorrhize* (Araceae) to a transfer from low to high light [J]. *Am J Bot*, 79(4): 449–455.
- SULTAN SE, 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history [J]. *Trend Plant Sci*, 5(12): 537–542.
- SCHAFER WM, FOX GA, 1989. Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities [J]. *Bull Math Biol*, 51 (3): 409–411.
- VENDRAMINI F, DIAZ S, GURVICH DE, et al, 2002. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species [J]. *New Phytol*, 154(1): 147–157.
- WANG XQ, MA LY, JIA ZK, et al, 2005. Research and application advances in leaf area index (LAI) [J]. *Chin J Ecol*, 24(5): 537–541. [王希群, 马履一, 贾忠奎, 等, 2005. 叶面积指数的研究与应用进展 [J]. *生态学报*, 24 (5): 537–541.]
- WANG YZ, HONG W, WU CZ, et al, 2009. Research on leaf traits for different age leaves of dominant species in *Castanopsis carlessi* forests in Lingshishan National Forest Park [J]. *J For Environ*, 29(3): 203–209. [王英姿, 洪伟, 吴承祯, 等, 2009. 灵石山米槠林优势种群不同叶龄叶属性的研究 [J]. *福建林学院学报*, 29(3): 203–209.]
- WARREN CR, 2006. Why does photosynthesis decrease with needle age in *Pinus pinaster* [J]. *Tree*, 20(2): 157–164.
- WESTOBY M, 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme [J]. *Plant soil*, 199(2): 213–227.
- WILLIAMS K, PERCIVAL F, MERINO J, et al, 1987. Estimation of tissue construction cost from heat of combustion and organic nitrogen content [J]. *Plant Cell Environ*, 10(9): 725–734.
- WRIGHT IJ, GROOM PK, LAMMONT BB, et al, 2004. Short Communication: Leaf trait relationships in Australian plant species [J]. *Func Plant Biol*, 31(5): 551–558.
- WRIGHT IJ, RICH PB, WESTOBY M, et al, 2004. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 428(6985): 821–827.
- XIA YY, MAO ZJ, MA LX, et al, 2008. Effect of water conditions on proline and chlorophyll contents in *Pinus koraiensis* and *Pinus sibirica* [J]. *Bull Bot Res*, 28(3): 330–335. [夏莹莹, 毛子军, 马立祥, 等, 2008. 水分条件对红松和西伯利亚红松针叶脯氨酸与叶绿素含量的影响 [J]. *植物研究*, 28(3): 330–335.]
- XU SK, XUE L, 2012. Leaf characteristics of six broadleaved stands [J]. *J NW For Univ*, 27(6): 20–25. [许松葵, 薛立, 2012. 6种阔叶树种幼林的叶性状特征 [J]. *西北林学院学报*, 27(6): 20–25.]
- XUE L, CAO H, 2010. Changes of leaf traits of plants under stress resistance [J]. *Ecol Environ Sci*, 19(8): 2004–2009. [薛立, 曹鹤, 2010. 逆境下植物叶性状变化的研究进展 [J]. *生态环境学报*, 19(8): 2004–2009.]
- ZHANG L, LUO TX, 2004. Advances in ecological studies on leaf life span and associated leaf traits [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2004, 28 (6): 844–852. [张林, 罗天祥, 2004. 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*, 28(6): 844–852.]
- ZHANG L, LUO TX, DENG KM, et al, 2008. Vertical variations in specific leaf area and leaf dry matter content with canopy height in *Pinus yunnanensis* [J]. *J Beijing For Univ*, 30(1): 40–44. [张林, 罗天祥, 邓坤枚, 等, 2008. 云南松比叶面积和叶干物质含量随冠层高度的垂直变化规律 [J]. *北京林业大学学报*, 30(1): 40–44.]

( 上接第 775 页 Continue from page 775 )

- status with atmospheric circulations in Tibetan Plateau and surroundings [J]. *Nat Clim Change*, 2(9): 663–667.
- ZHAO BB, NIU KC, DU GZ, 2009. The effect of grazing on above ground biomass allocation of 27 plant species in an alpine meadow

plant community in Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Acta Ecol Sin*, 29(3): 1596–1606. [赵彬彬, 牛克昌, 杜国祯, 2009. 放牧对青藏高原东缘高寒草甸群落 27 种植物地上生物量分配的影响 [J]. *生态学报*, 29(3): 1596–1606.]