北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

不同混交模式对杉木人工林叶功能性状的影响

陈婷萱 谢海萍 王晋旭 叶张龙 谢文磊 易敏 赖猛

Effects of different mixed patterns on the functional traits of leaves in *Cunninghumia lanceolata* plantation

Chen Tingxuan, Xie Haiping, Wang Jinxu, Ye Zhanglong, Xie Wenlei, Yi Min, Lai Meng

引用本文:
陈婷萱, 谢海萍, 王晋旭, 叶张龙, 谢文磊, 易敏, 赖猛. 不同混交模式对杉木人工林叶功能性状的影响[J]. 北京林业大学学报, 2025, 47(12):97–108. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250189
Chen Tingxuan, Xie Haiping, Wang Jinxu, Ye Zhanglong, Xie Wenlei, Yi Min, Lai Meng. Effects of different mixed patterns on the functional traits of leaves in *Cunninghumia lanceolata* plantation[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(12):97–108. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250189

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250189

您可能感兴趣的其他文章
Articles you may be interested in

五大连池火山山杨叶功能性状的变异特征
Variation characteristics of leaf functional traits of *Populus davidiana* in Wudalianchi Volcano, northeastern China
北京林业大学学报, 2021, 43(2): 81–89. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200089

胡杨叶功能性状的协同与权衡及对树龄、土壤因子的响应
Coordination and trade–off of leaf functional traits in *Populus euphratica* and their response to tree age and soil factors
北京林业大学学报, 2024, 46(5): 82–92. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220522

不同火烈度下山西太岳山油松林灌木层物种多样性和叶功能性状
Species diversity and leaf functional traits of shrub layer in *Pinus tabuliformis* forest under different fire intensities in Taiyue Mountain, Shanxi Province of northern China
北京林业大学学报, 2024, 46(6): 38–47. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230324

干旱胁迫环境中黄栌幼苗叶功能性状变异与产地地理气候因子的关系
Relationship between leaf functional trait variation of *Cotinus coggygria* seedling and location geographical–climatic factors under drought stress
北京林业大学学报, 2020, 42(2): 68–78. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190079

兰州市典型夏花树种功能性状对城市异质生境的响应
Responses of typical plant functional traits among summer–flowering tree species in heterogeneous city habitats in Lanzhou City of northwestern China
北京林业大学学报, 2023, 45(10): 90–99. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210476

郁闭度对樟子松林下人工更新阔叶树种生长的影响
Effects of canopy density on the growth of broadleaved tree species under artificial regeneration of *Pinus sylvestris* forest
北京林业大学学报, 2023, 45(8): 65–73. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220275

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250189

不同混交模式对杉木人工林叶功能性状的影响

陈婷萱 谢海萍 王晋旭 叶张龙 谢文磊 易 敏 赖 猛
（江西农业大学林学院，亚热带森林资源培育江西省重点实验室，江西 南昌 330045）

摘要:【目的】研究杉木的叶功能性状对不同混交模式的响应以及杉木生长性状与叶功能性状之间的相关性，探究杉木在不同混交模式下的生长策略，以期从杉木叶功能性状变化角度揭示混交效应对杉木生长的影响机制，从而为杉阔混交林中阔叶树种的选择提供理论依据。**【方法】**以檫木、香樟、枫香、乐昌含笑和火力楠 5 种速生阔叶树作为混交树种，设置杉木−檫木、杉木−香樟、杉木−枫香、杉木−乐昌含笑和杉木−火力楠 5 种混交模式，以杉木纯林作为对照，分析不同混交模式下杉木的叶形态性状、叶绿体色素含量、叶非结构性碳水化合物含量、叶片养分碳、氮、磷含量的差异以及杉木生长性状与叶功能性状之间的相关性。**【结果】**(1)混交林杉木的叶长、叶宽、叶面积、叶厚及叶绿体色素(叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素和总叶绿素)含量显著高于杉木纯林，而比叶面积呈现相反趋势；其中杉木−枫香模式下杉木的叶宽、叶厚、叶面积、叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量及总叶绿素含量表现最优。(2)杉木非结构性碳水化合物在不同混交模式间的差异达极显著水平，然而非结构性碳水化合物在不同模式间未形成规律性分布特征。(3)混交林叶片氮、磷和钾养分含量显著高于杉木纯林，表明混交模式能有效改善杉木的光合产物积累与养分利用效率。(4)在生长期和非生长期内，杉木的生长性状总体上与叶形态性状、叶绿体色素含量以及养分含量呈正相关关系，与非结构性碳水化合物呈负相关关系。**【结论】**杉−阔混交模式能显著影响杉木叶功能性状，从而提升其生长速率。其中，杉木−枫香混交林在叶片形态构建和光合效能提升方面表现出显著优势。研究结果为杉木人工林的可持续经营提供了重要的理论支撑和实践指导。

关键词：杉木；阔叶树种；混交模式；叶功能性状；生长性状；生长策略
中图分类号：S791.27 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2025)12−0097−12
引文格式：陈婷萱，谢海萍，王晋旭，等. 不同混交模式对杉木人工林叶功能性状的影响［J］. 北京林业大学学报，2025，47(12)：97−108. Chen Tingxuan, Xie Haiping, Wang Jinxu, et al. Effects of different mixed patterns on the functional traits of leaves in *Cunninghumia lanceolata* plantation［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(12): 97−108.

Effects of different mixed patterns on the functional traits of leaves in *Cunninghumia lanceolata* plantation

Chen Tingxuan Xie Haiping Wang Jinxu Ye Zhanglong Xie Wenlei Yi Min Lai Meng
(Jiangxi Provincial Key Laboratory of Subtropical Forest Resources Cultivation, College of Forestry, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, Jiangxi, China)

Abstract: ［**Objective**］This research investigates the responses of leaf functional traits in *Cunninghamia lanceolata* to different mixed planting patterns and the correlation between its growth and leaf functional traits. The study aims to elucidate the growth strategies of *C. lanceolata* in these mixed-species plantation systems and reveal how the mixing effect influences its growth through changes in leaf functional traits, thereby providing a theoretical basis for selecting broadleaved tree species in mixed plantations. ［**Method**］Using five fast-growing broad-leaved trees (*Sassafras tzumu*, *Cinnamomum camphora*,

收稿日期: 2025−05−28 **修回日期:** 2025−07−14
基金项目: 中央财政推广项目 [JXTG(2023)02]，江西省科技厅面上基金项目(20242BAB25386)。
第一作者: 陈婷萱。主要研究方向：森林培育。Email: sea1067488960@163.com 地址：330045 江西省南昌市经开区志敏大道 1101 号江西农业大学林学院。
责任作者: 赖猛，教授。主要研究方向：森林培育，林木遗传育种。Email: laimeng21@163.com 地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

Liquidambar formosana, *Michelia chapensis*, and *Michelia macclurei*) as mixed species, five mixed patterns of *Cunninghamia lanceolata-Sassafras tzumu*, *Cunninghamia lanceolata-Cinnamomum camphora*, *Cunninghamia lanceolata-Liquidambar formosana*, *Cunninghamia lanceolata-Michelia chapensis*, and *Cunninghamia lanceolata-Michelia macclurei* were established, with a pure *Cunninghamia lanceolata* plantation as the control. The study aimed to analyze the differences in leaf morphological traits, chloroplast pigment content, leaf non-structural carbohydrate content, and leaf nutrient (carbon, nitrogen, phosphorus) contents of *C. lanceolata* under different mixed patterns, as well as the correlation between its growth traits and leaf functional traits. [**Result**] (1) The leaf length, leaf width, leaf area, leaf thickness, and chloroplast pigment (including chlorophyll a, chlorophyll b, carotenoids, and total chlorophyll) contents of *C. lanceolata* in mixed forests were significantly higher than those in pure plantations, whereas the specific leaf area showed an opposite trend. Among the mixed patterns, the *C. lanceolata-L. formosana* pattern resulted in the highest values for leaf width, leaf thickness, leaf area, chlorophyll a, chlorophyll b, and total chlorophyll contents in *C. lanceolata*. (2) The non-structural carbohydrate content of *C. lanceolata* showed highly significant differences across the mixed patterns; however, no discernible pattern was observed in its distribution among them. (3) The leaf nitrogen, phosphorus, and potassium contents in mixed plantations were significantly higher than those in the pure plantation, indicating that mixed patterns can effectively enhance the accumulation of photosynthetic products and nutrient use efficiency in *C. lanceolata*. (4) During both the growth and non-growth periods, the growth traits of *C. lanceolata* were generally positively correlated with leaf morphological traits, chloroplast pigment contents, and nutrient contents, but negatively correlated with non-structural carbohydrate contents. [**Conclusion**] The *C. lanceolata*-broadleaf mixed plantation pattern can significantly influence the leaf functional traits of *C. lanceolata*, thereby enhancing its growth rate. Among them, the *C. lanceolata-Liquidambar formosana,* demonstrated significant advantages in leaf morphological development and photosynthetic efficiency improvement. The findings of this study provide important theoretical support and practical guidance for the sustainable management of *C. lanceolata* plantations.

Key words: *Cunninghamia lanceolata*; broad-leaved tree species; leaf functional traits; mixed patterns; growth traits; growth strategy

人工林是世界森林资源重要的组成部分，它在生态环境的恢复和重建以及经济发展中发挥着巨大的作用[1]。第九次全国森林资源清查数据显示，我国人工林中混交林面积达到了 19.02%，但仍然存在人工林中纯林占比大且针叶化严重的问题[2−3]。人工纯林由于树种单一、结构简单、生物多样性低，在进入中龄阶段后可能会出现大面积病虫灾害，造成巨大损失；同时，人工针叶纯林能够酸化土壤，使其难以形成具有较好水土保持性能的乔、灌、草配套的植被条件[4]。因此，人工混交林在改善生态功能、提升服务价值和提高生产力方面的优势日益受到重视[5]。

杉木（*Cunninghamia lanceolata*）为我国南方常用的造林用材树种，其人工林面积达到了 990.20 万 hm^2，占全国人工乔木林总面积的 17.33%[2]。由于片面追求丰产、经营措施不合理等原因，我国南方大面积经营的杉木人工纯林普遍出现了生产力下降和地力衰退两大问题[6−7]。而混交林不仅能够促进杉木生长，还能够增加林分物种多样性和群落结构的复杂性，提高林分的自肥能力和系统的稳定性[8−9]。此外，混交林具有长期经济收益优势，在维护地力和长期生产力等方面明显优于纯林[10]。综上，营造混交林是有效解决生产力下降和地力衰退这两大问题的关键措施之一。

植物功能性状是植物在漫长进化过程中长期适应外界环境后所呈现出来的能够客观反映植物对外界环境适应性的特征，是植物与环境相互作用的结果[11]。叶片功能性状作为植物功能性状的重要组成部分，在植物的适应性进化过程中，对环境变化较为敏感且表现出较大的可塑性，与植物生物量及其对资源的获取和利用密切相关，且具有测量简便、可操作性强和可较好反映植物生理功能等特点[12−13]。近几年来，关于叶功能性状对混交模式的响应的研究逐渐受到关注。如 Qin 等[14]研究显示，在马尾松（*Pinus massoniana*）纯林、马尾松−麻栎（*Quercus acutissima*）混交林、马尾松−枫香（*Liquidamabar formosana*）混交林和马尾松−化香树（*Platycarya*

strobilacea）混交林 4 种林型中，3 种混交林的植物叶片养分含量均高于马尾松纯林林型。刺槐（*Robinia pseudoacacia*）和白榆（*Ulmus pumila*）在不同混交比例下叶片的净光合速率、蒸腾速率和气孔导度皆优于单一栽培模式[15]。

不同树种组成影响下的叶功能性状动态变化与种间相互作用密切相关，且树种组成与林分生产力之间的关系本质上由种间相互作用的净效应决定[16]。需要强调的是，这些相互作用往往与多重生物和非生物因子存在关联，具体包括土壤肥力水平、气候特征、林分年龄、资源可利用性以及植物功能多样性等因素[17]。以蓝桉（*Eucalyptus globulus*）和黑荆（*Acacia mearnsii*）的混交林为例，两者生长特性随时间推移呈现显著差异，表明资源可用性变化与时空动态演变会显著改变种间相互作用强度及其作用方向[18]。尽管目前针对人工混交林生产力与树种组成关系的研究已覆盖树木生长规律、养分循环特征、生物生产力及生态经济效益等多个方面[19−20]，但关于种间相互作用对叶功能性状的影响效应，以及叶功能性状动态响应与生产力形成之间的作用机制仍然知之甚少。为此，本研究以杉木−檫木（*Sassafras tzumu*）、杉木−香樟（*Cinnamomum camphora*）、杉木−枫香、杉木−乐昌含笑（*Michelia chapensis*）、杉木−火力楠（*Michelia macclurei*）5 种典型混交模式为研究对象，拟通过分析生长期与非生长期内杉木在不同混交模式下其叶片功能性状的响应变化以及生长性状与叶功能性状之间的相互关系，以期从叶功能性状响应变化角度揭示混交效应对杉木生长的影响机制，明确杉木与不同阔叶树种混交后的生态适应策略，从而为杉阔混交林中阔叶树种的选择提供理论依据。

1　研究区概况与研究方法

1.1　研究区概况

试验区设置于江西省永丰县官山林场（27°26′N，115°51′E），气候属于亚热带湿润季风气候区。地貌以低山与丘陵为主，多年平均气温 1.0 ~ 8.1 ℃，最高月平均气温 33 ℃，最低月平均气温 1.4 ℃，多年平均降水量为 1 552.3 mm，降水量年内分配不均，40% ~ 60% 集中在 4—6 月，年平均湿度达 75% ~ 80%，年平均风向北向，年平均风速 1.8 m/s。试验地海拔高度为 100 ~ 200 m，土壤类型以红壤为主，土层厚度大多为 40 ~ 100 cm，腐殖质层厚 8 ~ 20 cm，有机质含量 1% ~ 5%，pH 值 4.5 ~ 5.5。样地内林下灌草较少，主要植被有菝葜（*Smilax china*）、狗脊（*Woodwardia japonica*）、乌毛蕨（*Blechnopsis orientalis*）、紫萁（*Osmunda japonica*）等。

1.2　研究方法

1.2.1　试验设计

2019 年 2 月开始进行造林，选择杉木−檫木（SM−CM）、杉木−香樟（SM−XZ）、杉木−枫香（SM − FX）、杉木−乐昌含笑（SM−LCHX）、杉木−火力楠（SM−HLN）5 种混交模式，杉木纯林（SM）作为对照，共 6 种模式，杉木及混交树种均采用同批次 1 年生裸根苗。本试验采用完全随机区组设计，3 次重复，6 种处理，共计 18 个试验样方，采用沿等高线布设区组的方式，确保每个区组内 6 个样方的海拔、坡度、坡向等基本一致。每个样方面积为 20 m × 20 m，造林株行距为 2.0 m × 2.0 m。混交处理方式为行间混交，2 行杉木与 1 行混交树种的布局。

1.2.2　生长性状测定与样品采集

2024 年 11 月对 18 块样地进行调查，对试验样地内各处理下的杉木进行每木检尺，记录其树高（*H*）和胸径（*D*），同时采用二元材积公式计算杉木的材积。计算公式为

$$V = aD^bH^c$$

式中：a = 0.000 058 777 042，b = 1.969 983 1，c = 0.896 461 57。

分别于生长期（2024 年 5 月）和非生长期（2024 年 11 月）采集样品，在每种处理下的 3 个样方内随机选取长势良好、无病虫害，处于正常光照下的 4 株杉木设置为样株，按东西南北 4 个方向选取样株上的枝条，采集叶片，每株采集 24 枚完全伸展、无病虫害且叶缘完整的当年生叶片，放入自封袋，再放入干冰盒内保存，用于后续测定杉木叶片功能性状。

1.2.3　叶片形态性状测定

将所采集的鲜叶样品表面洗净并擦干，进行叶形态性状测定。将叶平展于 Epson Expression V850 扫描仪进行扫描，通过 WINSEEDLE 分析图像得出叶片面积；使用游标卡尺（精度为 0.01 mm）分别测定叶片最长位置（从针叶基部到叶尖端的最大直线距离）和中间位置的宽度作为叶长和叶宽，并避开主叶脉，均匀选取 3 个点通过游标卡尺测量厚度，取 3 个厚度的平均值作为叶厚；将测量过的鲜叶进行 1 h 杀青后，放入 85 ℃ 的烘箱内烘干至质量恒定，再使用电子天平（精度 0.000 1 g）称取干叶得到干质量；叶面积和叶干质量比值即为比叶面积[21]。

1.2.4　叶片营养物质测定

将烘干后的叶片剪碎，通过重铬酸钾容量法−加热法测定叶片有机碳含量，全自动凯氏定氮仪法测定叶片全氮含量，钼锑抗比色法测定叶片全磷含量[22]；采用蒽酮比色法测定可溶性糖、淀粉及总非结

构性碳水化合物含量[23]；采用 95% 乙醇比色法测定叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、类胡萝卜含量以及叶绿素含量[24]。

1.2.5 叶功能性状在不同混交模式间的差异

为探究不同混交模式对杉木叶功能性状的影响，本研究采用双因素方差分析（Two-Way ANOVA）进行显著性检验，并运用邓肯法（Duncan's test）进行多重比较，通过柱状图展示关键叶功能性状在不同混交模式间的具体差异。

1.2.6 叶功能性状与生长性状间的相关性分析

为揭示杉木生长性状（树高、胸径和材积）与叶片功能性状间的内在联系，进行 Pearson 相关性分析，绘制热图以可视化其相关关系。

1.3 数据分析

运用 SPSS 25.0 软件进行数据分析，利用 Origin 2024 软件进行制图。

2 结果与分析

2.1 不同混交模式对杉木叶片形态性状的影响

无论在生长期还是非生长期，杉木叶片的形态性状在不同混交模式间的差异均达到了极显著水平（$P < 0.01$）（表 1）。总体来看，杉木–枫香混交模式的叶长、叶宽、叶厚和叶面积表现最优，而杉木纯林叶形态指标表现最差（除比叶面积外）（图 1）。具体来说：在生长期，杉木–枫香模式下叶长、叶宽、叶厚和叶面积分别为 37.09 mm、2.84 mm、0.24 mm、0.79 cm^2，相比于杉木纯林分别增加了 24.16%、16.98%、24.30% 和 25.00%；在非生长期，杉木–枫香模式下叶长、叶宽、叶厚和叶面积分别为 47.10 mm、3.34 mm、0.28 mm 和 1.00 cm^2，相比于杉木纯林分别高出了 18.16%、10.02%、25.49% 和 20.06%（图 1）。此外，不同混交模式下，杉木各叶形态性状在生长期和非生长期之间的差异均达到了显著性水平（$P < 0.05$）（图 1）。以上结果表明，枫香混交有效促进了杉木的叶片发育，这一优势可能直接转化为其生产力的提升。

2.2 不同混交模式对杉木叶片叶绿体色素含量的影响

无论在生长期还是非生长期，杉木叶片叶绿体色素含量在不同混交模式间的差异均达到了显著性水平（$P < 0.05$）（表 2）。总体来看，杉木–枫香混交模式叶绿体色素含量最高，而杉木纯林叶绿体色素含量最低（除生长期内类胡萝卜素含量）（图 2）。具体来说：在生长期，杉木–枫香模式下的叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量和总叶绿素含量分别为 0.600、0.290 和 0.898 mg/g，与杉木纯林相比分别增加了 83.32%、54.10% 和 72.72%；在非生长期，杉木–枫香模式下叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、类胡萝卜素和总叶绿素含量分别为 1.51、0.60、0.33 和 2.10 mg/g，与杉木纯林相比分别增加了 51.07%、50.50%、50.92% 和 51.22%（图 2）。各混交模式下，杉木叶绿体色素含量在生长期和非生长期之间的差异达到了显著性水平（$P < 0.05$）（图 2）。这些结果表明，杉木–枫香混交模式可能通过维持较高的叶绿体色素含量（尤其是在非生长期）来显著增强杉木的光合能力，进而为其生长优势提供关键的生理保障。

2.3 不同混交模式对杉木叶片营养物质含量的影响

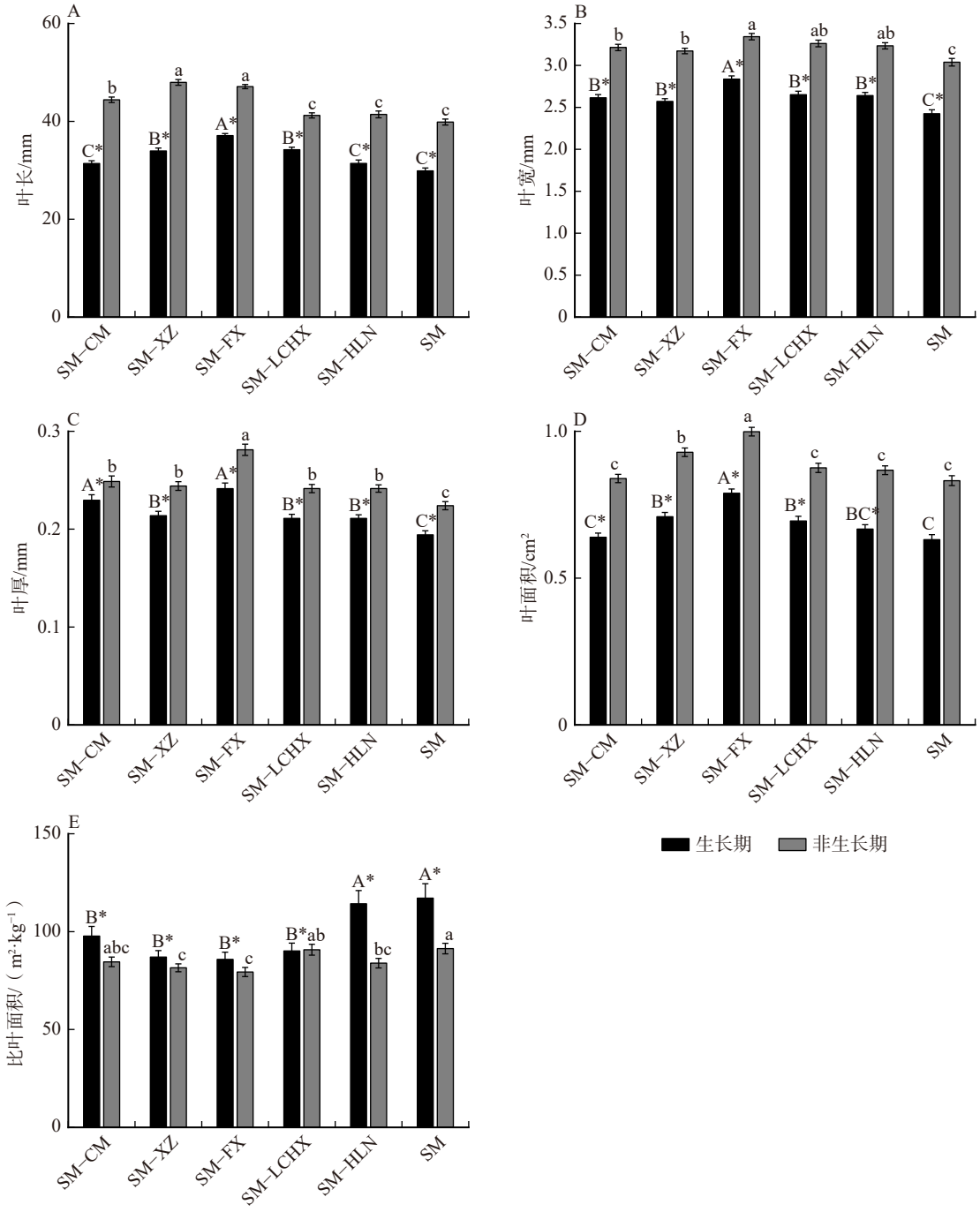
无论在生长期还是非生长期，杉木叶片的各非结构碳水化合物（可溶性糖、淀粉和总非结构碳水化合物）含量在不同混交模式间的差异均达到了极显著水平（$P < 0.01$）（表 3）。具体来说：在生长期内，杉木–火力楠混交模式下可溶性糖含量、淀粉含量和总非结构碳水化合物含量最大，分别为 20.21、40.40 和 60.61 mg/g；在非生长期内，杉木–枫香混交模式下的可溶性糖含量最大，为 33.02 mg/g，而可溶性淀粉和总非结构碳水化合物含量在杉木–香樟混交模式下的平均值最大，分别为 36.58 和 63.37 mg/g（图 3A，B，C）。此外，在不同混交模式下，各杉木叶片非结构碳水化合物性状在生长期和非生长期之间的差异大多达到了显著性水平（$P < 0.05$）（图 3A，B，C）。

叶片养分含量方差分析结果表明：无论在生长期还是非生长期，杉木叶碳含量、氮含量和磷含量在

表 1 不同混交模式下杉木叶片形态性状方差分析

Tab. 1 Analysis of variance of leaf morphological indicators of *Cunninghamia lanceolata* under different mixed patterns

叶形态指标	生长期				非生长期			
	平方和	均方	*F*	*P*	平方和	均方	*F*	*P*
叶长	4 889.16	977.83	20.72	< 0.01	8 112.71	1 622.54	34.34	< 0.01
叶宽	12.79	2.55	11.67	< 0.01	7.46	1.49	6.98	< 0.01
叶厚	0.19	0.03	12.13	< 0.01	0.25	0.05	15.86	< 0.01
叶面积	2.40	0.48	14.51	< 0.01	2.87	0.57	17.33	< 0.01
比叶面积	137 951.86	27 590.37	6.99	< 0.01	17 057.12	3 411.42	3.91	< 0.01



SM−CM. 杉木−檫木; SM−XZ. 杉木−香樟; SM−FX. 杉木−枫香; SM−LC. 杉木−乐昌含笑; SM−HLN. 杉木−火力楠; SM. 杉木纯林。不同大写字母表示生长期内不同混交模式间存在显著差异，不同小写字母表示非生长期内不同混交模式间存在显著差异（$P < 0.05$）; *表示同一混交模式下生长期和非生长期存在显著差异（$P < 0.05$）。下同。

图 1　杉木叶片形态指标在不同混交模式之间差异

Fig. 1　Differences in leaf morphological indicators of *Cunninghamia lanceolata* among different mixed patterns

表 2　不同混交模式下杉木叶绿体色素含量方差分析

Tab. 2　Analysis of variance of leaf chloroplast pigment contents of *C. lanceolata* under different mixed patterns

叶绿体色素含量	生长期				非生长期			
	平方和	均方	*F*	*P*	平方和	均方	*F*	*P*
叶绿素a含量	0.78	0.16	5.63	< 0.01	1.78	0.35	2.39	< 0.05
叶绿素b含量	0.11	0.02	2.49	< 0.05	0.57	0.11	2.70	< 0.05
总叶绿素含量	1.09	0.22	3.74	< 0.01	4.01	0.80	2.94	< 0.05
类胡萝卜素	0.04	0.01	3.01	< 0.05	0.17	0.03	3.15	< 0.05

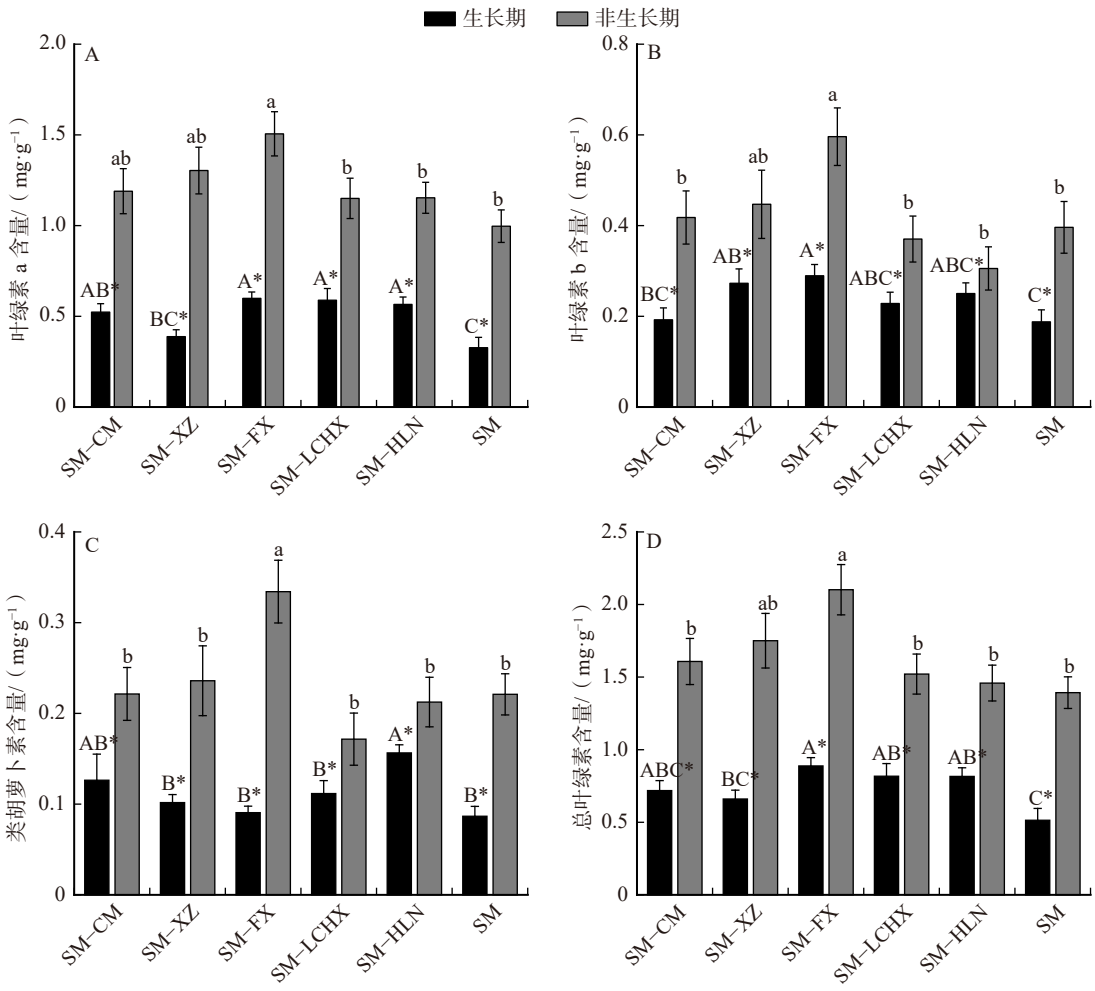


图 2 叶片叶绿体色素含量在不同混交模式间的差异

Fig. 2 Differences in leaf chloroplast pigment contents of *C. lanceolata* among different mixed patterns

表 3 杉木叶片养分物质含量方差分析

Tab. 3 Analysis of variance of leaf nutrient contents of *C. lanceolata* under different mixed patterns

叶片养分物质含量	生长期				非生长期			
	平方和	均方	*F*	*P*	平方和	均方	*F*	*P*
可溶性糖含量	1 365.10	273.02	6.71	< 0.01	3 300.99	713.56	17.97	< 0.01
淀粉含量	5 413.55	1 082.71	8.82	< 0.01	5 228.62	1 045.72	8.97	< 0.01
总非结构碳水化合物含量	9 969.82	1 993.96	11.88	< 0.01	11 155.49	2 231.09	13.85	< 0.01
碳含量	131 957.38	26 391.47	4.79	< 0.01	66 664.47	13 332.89	5.21	< 0.01
氮含量	174.155	34.83	6.71	< 0.01	109.98	21.99	3.45	< 0.01
磷含量	9.397	1.87	6.16	< 0.01	2.13	0.42	3.01	< 0.05

不同混交模式间的差异均达到了显著水平（$P < 0.05$）（表 3）。具体来说：在生长期，杉木纯林中各养分含量最低，而叶碳含量、氮含量以及磷含量分别在杉木–香樟、杉木–枫香和杉木–檫木混交模式下达到最高，相比杉木纯林分别增加了 14.40%、56.69% 和 63.80%；在非生长期，叶碳含量、叶氮含量和叶磷含量皆在杉木–乐昌含笑模式下最高，分别为 916.91、18.37 和 1.55 g/kg，相比养分含量最低的杉木纯林分别增加了 10.69%、23.12% 和 48.42%（图 3D，E，F）。此外，不同模式下，各杉木叶片养分含量在生长期和非生长期之间的差异大多达到了显著性水平（$P < 0.05$）（图 3D，E，F）。综上所述，混交模式极显著地调控了杉木的非结构性碳水化合物积累，且其分布具有树种特异性；同时，混交模式显著提升了叶片养分含量，为杉木生长提供了更优的资源保障。

2.4 杉木生长性状与叶功能性状之间的相关性

对生长期和非生长期内不同混交模式下杉木的生长性状（树高、胸径和材积）与各叶功能性状进行

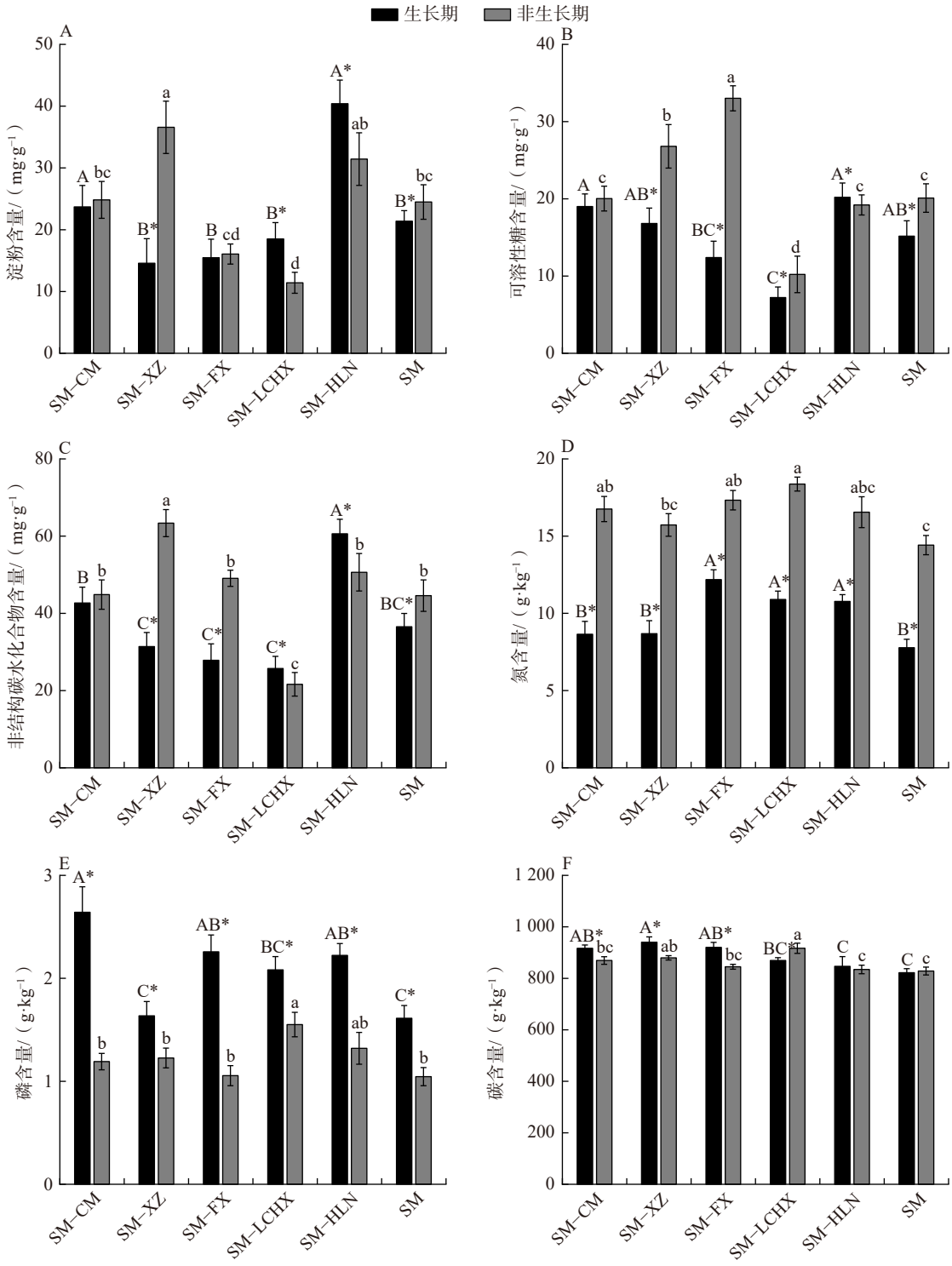


图 3　叶片营养物质含量在不同混交模式间的差异

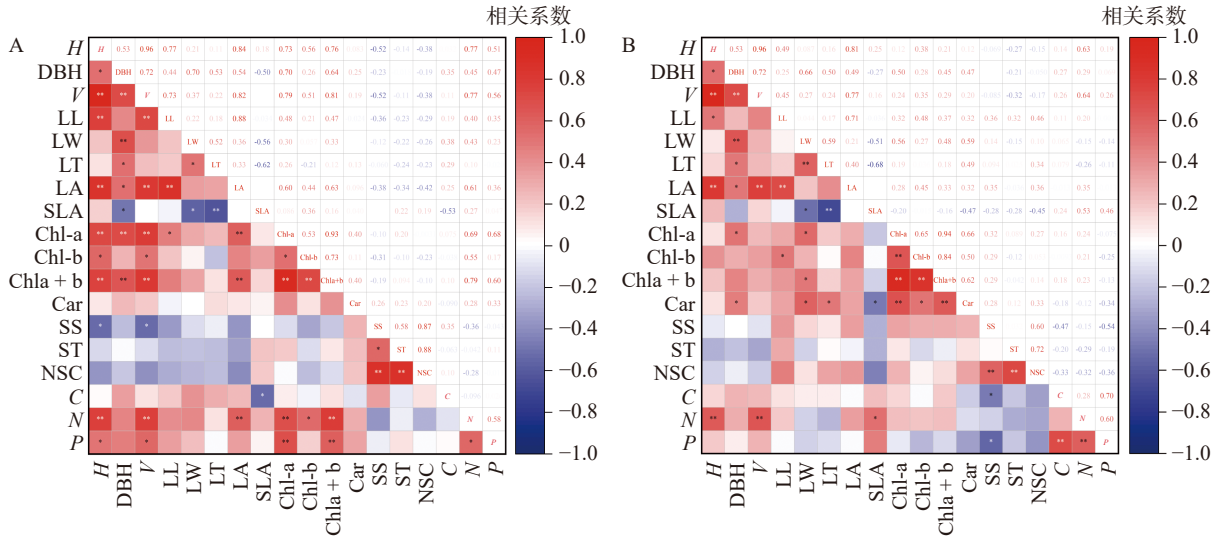
Fig. 3　Differences in leaf nutrient contents of *C. lanceolata* among different mixed patterns

相关性分析，结果(图 4)显示：在生长期内，生长性状与大多数形态性状呈显著性正相关关系($P < 0.05$)；在叶绿体色素含量方面，生长性状与叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量和总叶绿素含量整体呈显著性正相关($P < 0.05$)；在营养物质含量方面，生长性状与大多数非结构碳水化合物含量呈负相关关系，而与养分 C、N、P 含量呈正相关关系。在非生长期内，生长性状与叶功能性状各指标的相关关系与生长期内基本一致，然而其相关性系数绝对值较小，相关性紧密程度相比于生长期较弱。以上结果表明，叶片形态、光合色素及养分含量是驱动杉木生长的关键性状，其与生长性状的关联在生长期更强。

3　讨　　论

3.1　混交效应对杉木叶片形态的影响

叶功能性状在混交林和纯林之间有着不同的适



*. $P<0.05$；**. $P<0.01$。*H*. 树高；*D*. 胸径；*V*. 材积；LL. 叶长；LW. 叶宽；LT. 叶厚；LA. 叶面积；SLA. 比叶面积；Chl-a. 叶绿素a含量；Chl-b. 叶绿素b含量；Chla + b. 总叶绿素含量；Car. 类胡萝卜素；SS. 可溶性糖含量；ST. 淀粉含量；NSC. 总非结构碳水化合物含量；*C*. 碳含量；*N*. 氮含量；*P*. 磷含量。

图 4 生长期(A)和非生长期(B)内杉木生长性状与叶片功能性状之间的相关性分析

Fig. 4 Correlation analysis between growth traits and leaf functional traits in *C. lanceolata* during growing (A) and non-growing seasons (B)

应方式，其中叶长、叶宽、叶面积和叶厚等针叶形态性状在特定环境下具有稳定性，可反应植物的生长和光合速率[25]。本研究结果显示，不同杉阔混交模式下杉木的叶长、叶宽、叶面积及叶厚等形态性状均显著优于纯林杉木。这一现象可能源于阔叶树种具有较大的树冠和发达的侧枝，而杉木作为针叶树种冠层较稀疏，两者的混交模式通过优化群落林冠结构，增加了杉木可利用的空间资源，从而促进了混交林中杉木叶片形态特征的提升[26−27]。比叶面积能反映植物的碳收获策略，与植物的生长和生存对策有着紧密联系，是反映植物对不同生活环境适应特性的一个指标[25]。本研究中，杉木纯林的比叶面积要高于杉木混交林，这可能是由于杉木纯林下的土壤贫瘠，养分较混交林更少，需要杉木保持体内营养以维持生长，这也与 Wilson 等[28]的比叶面积大的植物保持体内营养的能力较强的研究结论较为一致。混交林分中杉木单叶面积较纯林显著增大，但比叶面积呈现相反变化趋势。相关研究[29]表明：杉阔混交模式会引发杉木碳同化能力的适应性下调，其通过叶面积的补偿性扩展机制，可有效缓解因比叶面积降低而造成的碳同化效率的衰减。查美琴[30]研究显示：混栽条件下杉木幼苗的总叶面积和叶片厚度均高于纯林，但单叶面积与比叶面积在两种处理间无显著差异。Qin 等[14−15]研究表明，人工混交林中马尾松叶片的干物质含量显著高于纯林，而其比叶面积和单叶面积在纯林与混交林间差异不显著。这些结果表明，树种混交对林木叶功能性状的影响具有复杂性，其效应受树种特性、林龄、混交配置比例及立地环境等多重因素的共同调控。在各混交模式中，杉木−枫香混交林内的杉木叶片形态性状表现最佳，这一现象主要源于两者林冠结构的高效互补。枫香作为落叶阔叶树种，其树冠较为开展，而与杉木(针叶树种，冠层较稀疏)混交后，群落林冠结构得到优化。这种结构有助于增加林内光照的透射与散射，改善林内光环境，从而促进杉木叶片扩展，增加叶面积[31]。

3.2 混交效应对杉木叶片叶绿体色素和营养物质含量的影响

光合作用效率是决定植物生产力的核心[32]。对叶绿体色素含量的分析表明，混交林中杉木叶片的叶绿素 a、类胡萝卜素和总叶绿素的含量显著高于杉木纯林($P<0.05$)，这与廖竞业等[33]研究杉木与红锥(*Castanopsis hystrix*)混交关系所得结论相同。陈琴等[34]也报道了类似现象，其在杉木与台湾桤木(*Alnus formosana*)、大叶相思(*Acacia auriculiformis*)、杨梅(*Myrica rubra*)和刺槐等固氮树种的混交试验中，同样观察到杉木叶片叶绿素含量在混交模式下高于纯林。本研究中发现，杉木混交造林通过促进光合色素的积累，提升光合作用效率。各混交模式中，杉木−枫香混交模式下叶绿体色素含量最高，原因可能在于其光照条件的优化。杉木−枫香混交模式通过两者在林冠结构上的时空互补，以及枫香作为中度耐荫树种对弱光环境的生理适应性(在遮荫下提高叶绿素含量)，共同优化了林内的光照条件，进而促进了叶绿体色素的合成与积累[35]。

植物生长发育与体内营养物质水平密切相关，同时其生理生化特性也直接关联着植物体内各类营

养物质的代谢与分布。非结构性碳水化合物是植物光合作用的主要产物，以可溶性糖和淀粉的形式为植物生长和生存提供所需要的能量，可响应于适应环境变化[33]。本研究发现，生长期内，杉木−火力楠混交模式下杉木的可溶性糖、淀粉及总结构性碳水化合物含量显著高于其他混交模式及纯林（$P < 0.05$）。造成此结果的原因可能是相较于其他伴生树种，火力楠的生长速度、树高和冠幅扩张可能对杉木造成的竞争压力相对较小。尤其是在关键的幼林期，火力楠更倾向于一种“温和”的伴生树种，其常绿冠层结构与杉木形成垂直分层，在资源利用方面以互补为主，而非强烈的竞争主导。在低竞争、高资源供应的混交条件下，林木将光合产物优先分配给存储器官，而非用于竞争性生长[36]。同时，地下生态位的互补性发挥了关键作用，火力楠深根系与杉木浅根系的配置降低了水分和养分的直接竞争，改善了土壤速效养分含量，混交系统通过根系互作进一步促进了养分交换，驱动杉木将更多光合产物分配至碳储备而非防御性消耗[37−38]。除此之外，火力楠能够降低杉木在土壤中释放的化感物质含量，减弱其对杉木根系生长的抑制，这一关键干预促使杉木叶片合成的非结构性碳水化合物得以高效再分配—原本因响应胁迫消耗的碳资源转而以可溶性糖、淀粉形式储存于叶片，同时通过韧皮部定向输送至根系，根系养分吸收能力同步增强，从而形成良性循环[39]。

叶片碳、氮、磷 3 种元素均对植物的生长及生理机制调节有重要作用，其三者的变化能够反映植物对环境的适应情况[40]。本研究发现混交林下杉木叶片碳、氮、磷含量同样显著高于杉木纯林（$P < 0.05$）。这表明杉木与阔叶树混交能够促进杉木叶片光合产物的提升，提高其养分的积累，同时也能促进杉木对土壤养分的吸收，以提高根系所吸收的养分传输到叶片的效率。然而，杉木与闽楠（*Phoebe bournei*）混交效应研究[34]中，杉木叶片碳、氮、磷含量在纯林和混交林间差异均未达到显著水平。这表明植物在受到外界环境影响时，其代谢能力与养分利用策略存在一定可塑性，通过调节生理生态过程，影响植物对养分的吸收、贮存与消耗，这综合反映了叶片对生境变化的适应性[41−42]。

3.3　杉木生长性状与叶功能性状相关性分析

植物叶功能性状与植株的生长特性紧密相关。本研究发现杉木的树高、胸径等生长指标与叶长、叶宽及叶面积呈正相关关系。这可能是因为叶片形态的扩大（如叶面积增加）提高了光能截获效率，进而增强了光合作用速率，促使叶片合成更多光合产物，为杉木的生长发育提供了物质基础。此外，叶面积的增加不仅提升了光能截获能力，还可能通过扩大叶绿体总色素库（如叶绿素 a、b 含量）进一步增强光反应效率[43]，这可能是生长性状与叶片光合色素含量呈正相关的潜在原因。非结构性碳水化合物是植物光合产物分配与碳储备的核心载体[44]。本研究发现，杉木的树高、胸径等生长性状与非结构碳水化合物含量整体呈负相关关系。这可能是因为快速生长的杉木需要大量消耗非结构碳水化合物来提供能量（如呼吸作用）和构建新组织（如细胞壁形成），生长量越大，非结构碳水化合物储备消耗越多。有研究[45−46]表明，在光热条件适宜、水分与养分充足的生境中，光合产物主要驱动细胞分裂与分化，促进树高与胸径增长，非结构碳水化合物作为中间代谢库被快速消耗；而胁迫环境（如干旱、低温或营养匮乏）下，生长受到抑制促使碳转向抗逆防御或后期恢复。生长性状与叶片养分含量呈正相关关系，说明充足的养分供应和高效的养分分配是促进生长的重要因素，这与杨承栋等[47]的研究结论一致。生长性状与叶片养分含量（尤其是氮素）的正相关性主要源于氮素在光合碳同化过程中的核心调控作用。叶片氮含量的升高直接驱动叶绿体发育和光合关键酶合成：一方面，氮是叶绿素的必需元素，高叶氮含量可促进叶绿素 a/b 含量增加，从而提升光能捕获效率；另一方面，氮占 Rubisco 酶总量的 30% 以上，其活性随叶片氮分配比例升高而增强，直接加速卡尔文循环中的 CO_2 固定速率[48]。因此，叶片氮含量越高，其光合效率越强，生物量积累也更多。

本研究证实，杉阔混交能通过优化林分环境，显著改善杉木的叶功能性状。其中，杉木−枫香模式在提升叶形态构建和叶绿素含量方面效果最佳，而杉木−火力楠模式则更有利于碳储存。生长性状与叶片形态、色素含量呈正相关，但与非结构性碳水化合物呈负相关，揭示了混交林中杉木“光捕获”与“碳消耗”之间的资源权衡策略。然而，本研究基于造林后 6 年的观测数据，难以揭示混交系统中长期动态。随着林分郁闭，种间对光资源和养分的竞争可能加剧。因此，未来将建立覆盖 15 ~ 20 年完整周期的定位观测体系，追踪从幼龄林到近熟林各阶段的生态过程演变，以全面解析混交模式的长期效应。

4　结　　论

本研究针对杉木纯林连栽导致的地力衰退与生产力下降问题，以树种混交作为改善人工林生态功能的关键措施，创新性地从“叶功能性状”这一生理学核心视角出发，通过设置杉木−檫木、杉木−香樟、杉木−枫香、杉木−乐昌含笑和杉木−火力楠 5 种典

型混交模式，系统探究了不同混交模式对杉木叶片形态、光合色素、非结构性碳水化合物及养分含量的影响，并与杉木纯林进行对比。研究得到以下结论。

（1）杉木叶片形态性状和叶绿体色素含量在不同混交模式之间具有显著性差异；杉阔混交模式下杉木叶形态性状（叶长、叶宽、叶面积、叶厚）和叶绿体色素含量（叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素和总叶绿素）相较于杉木纯林显著提高（$P < 0.05$），而杉木纯林的比叶面积要高于杉木混交林；各混交模式中，杉木−枫香模式下杉木叶形态和叶绿体色素含量表现最优。

（2）杉木非结构性碳水化合物在不同混交模式间的差异达极显著水平，然而非结构碳水化合物在不同模式间未形成规律性分布特征；混交林叶片氮、磷和钾养分含量显著高于杉木纯林（$P < 0.05$），证实混交模式能有效改善杉木的光合产物积累与养分利用效率。

（3）在生长期和非生长期内，杉木的生长性状与叶形态性状、叶绿体色素含量以及养分含量为正相关关系，与非结构碳水化合物为负相关关系，杉阔混交能显著影响杉木叶功能性状，进而提升其生长速率。

研究结果从叶功能性状层面揭示了杉木 × 枫香混交林的应用潜力，为杉木人工林的近自然经营与可持续管理提供了重要的理论依据和实践方向。未来可在此基础上开展长期定位观测，并深入探究其地下生态位互补与微生物驱动等内在机制。

参 考 文 献

［1］ 彭舜磊, 王得祥, 赵辉, 等. 我国人工林现状与近自然经营途径探讨 [J]. 西北林学院学报, 2008, 23(2): 184−188.
Peng S L, Wang D X, Zhao H, et al. Discussion the status quality of plantation and near nature forestry management in China[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2008, 23(2): 184−188.

［2］ 国家林业和草原局. 中国森林资源报告（2014—2018）[M]. 北京: 中国林业出版社, 2019.
National Forestry and Grassland Administration. Forest resources report in China (2014–2018)[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2019.

［3］ 盛炜彤. 关于我国人工林长期生产力的保持 [J]. 林业科学研究, 2018, 31(1): 1−14.
Sheng W T. On the maintenance of long-term productivity of plantation in China[J]. Forest Research, 2018, 31(1): 1−14.

［4］ 陈幸良, 巨茜, 林昆仑. 中国人工林发展现状、问题与对策 [J]. 世界林业研究, 2014, 27(6): 54−59.
Chen X L, Ju X, Lin K L. Development status, issues and countermeasures of China's plantations[J]. World Forestry Research, 2014, 27(6): 54−59.

［5］ 李婷婷, 吴水荣, 王林龙, 等. 国内外混交林研究进展 [J]. 世界林业研究, 2022, 35(5): 42−48.
Li T T, Wu S R, Wang L L, et al. Progress in national and international research on mixed forest[J]. World Forestry Research, 2022, 35(5): 42−48.

［6］ 王刚. 杉木人工林土壤肥力指标及其评价 [D]. 南京: 南京林业大学, 2008.
Wang G. Index of soil fertility and evaluation of Chinese fir plantation[D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2008.

［7］ 夏丽丹, 张虹, 杨靖宇, 等. 杉木凋落物土壤生态功能研究进展 [J]. 世界林业研究, 2019, 32(2): 7−12.
Xia L D, Zhang H, Yang J Y, et al. Research advances in soil ecological functions of *Cunninghamia lanceolata* litters[J]. World Forestry Research, 2019, 32(2): 7−12.

［8］ 吴兴德. 杉木枫香混交林生长及其效应研究 [J]. 福建林业科技, 2006(3): 73−76.
Wu X D. Study on growth and effects of mixed forest *Ccunninghamia lanceolata* and *Liquidambar formosana*[J]. Journal of Fujian Forestry Science and Technology, 2006(3): 73−76.

［9］ 田甜, 白彦锋, 张旭东, 等. 杉木人工林地力衰退的原因及对策研究 [J]. 林业科技通讯, 2019(4): 6−10.
Tian T, Bai Y F, Zhang X D, et al. Causes and countermeasures of soil fertility decline in *Cunninghamia lanceolata* plantations[J]. Forest Science and Technology, 2019(4): 6−10.

［10］ 王林龙, 吴水荣, 袁红姗. 混交林与纯林的生态经济优势机理分析 [J]. 林业经济问题, 2018, 38(4): 18−22.
Wang L L, Wu S R, Yuan H S. Analysis of the mechanism of ecological and economic advantages of mixed forests and pure forests[J]. Issues of Forestry Economics, 2018, 38(4): 18−22.

［11］ Violle C, Navas M L, Vile D, et al. Let the concept of trait be functional[J]. Oikos, 2007, 116(5): 882−892.

［12］ 孙梅, 田昆, 张赟, 等. 植物叶片功能性状及其环境适应研究 [J]. 植物科学学报, 2017, 35(6): 940−949.
Sun M, Tian K, Zhang Y, et al. Research on leaf functional traits and their environmental adaptation[J]. Plant Science Journal, 2017, 35(6): 940−949.

［13］ Zirbel C R, Bassett T, Grman E, et al. Plant functional traits and environmental conditions shape community assembly and ecosystem functioning during restoration[J]. Journal of Applied Ecology, 2017, 54(4): 1070−1079.

［14］ Qin J, Shangguan Z. Effects of forest types on leaf functional traits and their interrelationships of *Pinus massoniana* coniferous and broad-leaved mixed forests in the subtropical mountain, Southeastern China[J]. Ecology and Evolution, 2019, 9(12): 6922−6932.

［15］ Qin J, Xi W, Rahmlow A, et al. Effects of forest plantation types on leaf traits of *Ulmus pumila* and *Robinia pseudoacacia* on the Loess Plateau, China[J]. Ecological Engineering, 2016, 97: 416−425.

［16］ Lei P, Scherer-Lorenzen M, Bauhus J. Belowground facilitation and competition in young tree species mixtures[J]. Forest Ecology

and Management, 2012, 265: 191−200.

[17] Ammer C. Diversity and forest productivity in a changing Climate[J]. New Phytologist, 2019, 221(1): 50−66.

[18] Forrester D I, Vanclay J K, Forrester R I. The balance between facilitation and competition in mixtures of *Eucalyptus* and *Acacia* changes as stands develop[J]. Oecologia, 2011, 166(1): 265−272.

[19] Chomel M, DesRochers A, Baldy V, et al. Non-additive effects of mixing hybrid poplar and white spruce on aboveground and soil carbon storage in boreal plantations[J]. Forest Ecology and Management, 2014, 328: 292−299.

[20] Niccoli F, Danise T, Innangi M, et al. Tree species composition in mixed plantations influences plant growth, intrinsic water use efficiency and soil carbon stock[J]. Forests, 2021, 12(9): 1251.

[21] 苏仁峰, 易敏, 张露, 等. 针叶性状与湿地松产脂能力关系 [J]. 江西农业大学学报, 2022, 44(4): 910−918.
Su R F, Yi M, Zhang L, et al. Relationship between resin yield and needle traits of *Pinus elliottii*[J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2022, 44(4): 910−918.

[22] Mao Q G, Lu X K, Zhou K J, et al. Effects of long-term nitrogen and phosphorus additions on soil acidification in an N-rich tropical forest[J]. Geoderma, 2017, 285: 57−63.

[23] Lai M, Dong L, Su R, et al. Needle functional features in contrasting yield phenotypes of slash pine at three locations in southern China[J]. Industrial Crops and Products, 2023, 206: 117613.

[24] Jia T, Fang X M, Yuan Y, et al. Phosphorus addition alter the pine resin flow rate by regulating tree growth and non-structural carbohydrates in a subtropical slash pine plantation[J]. Industrial Crops and Products, 2023, 119: 116782.

[25] 陈龙池, 汪思龙, 陈楚莹. 杉木人工林衰退机理探讨 [J]. 应用生态学报, 2004, 15(10): 1953−1957.
Chen L C, Wang S L, Chen C Y. Degradation mechanism of Chinese fir plantation[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2004, 15(10): 1953−1957.

[26] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide[J]. Australian Journal of Botany, 2023, 51(4): 335−380.

[27] 张任好. 福建含笑−杉木混交林生长状况及生态效益 [J]. 林业科学研究, 1999, 12(5): 544−547.
Zhang R H. The growth status and ecological benefits of the mixed forest of *Michelia fujianensis* and Chinese fir in Fujian[J]. Forest Research, 1999, 12(5): 544−547.

[28] Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies: variation in leaf structure[J]. New Phytologist, 1999, 143(1): 155−162.

[29] 李淑英. 混交模式对闽楠和杉木叶片、细根功能性状的影响 [D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2019.
Li S Y. Effects of mixed model on leaf and root functional traits of *Phoebe bournei* and *Cunninghamia lanceolata*[D]. Changsha: Central South University of Forestry & Technology, 2019.

[30] 查美琴. 杉木和阔叶树幼苗不同混交模式影响林木生长的调控机制 [D]. 太谷: 山西农业大学, 2022.
Zha M Q. The regulatory mechanism of different mixed patterns of *Cunninghamia lanceolata* and broad-leaved seedlings affecting tree[D]. Taigu: Shanxi Agricultural University, 2022.

[31] 张凤英. 杉木枫香不同混交方法造林初期效果分析 [J]. 河北林业科技, 2017(2): 40−43.
Zhang F Y. Study on different mixed methods afforestation between *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook and *Liquidambar formosana* Hance[J]. Journal of Hebei Forestry Science and Technology, 2017(2): 40−43.

[32] 裴斌, 张光灿, 张淑勇, 等. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响 [J]. 生态学报, 2013, 33(5): 1386−1396.
Pei B, Zhang G C, Zhang S Y, et al. Effects of soil drought stress on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities in *Hippophae rhamnoides* Linn. seedings[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(5): 1386−1396.

[33] 廖竞业, 张威伦, 陈家裕, 等. 不同混交模式对红椎与杉木生长和生理特性的影响 [J]. 林业科技情报, 2023, 55(4): 4−6.
Liao J Y, Zhang W L, Chen J Y, et al. Effects of different mixed patterns on the growth and physiological characteristics of red vertex and Chinese fir[J]. Forestry Science and Technology Information, 2023, 55(4): 4−6.

[34] 陈琴, 黄开勇, 戴俊, 等. 混交模式下固氮树种对杉木氮含量及其酶活性的影响 [J]. 南方农业学报, 2016, 47(4): 608−613.
Chen Q, Huang K Y, Dai J, et al. Effects of nitrogen-fixing tree species on total N content and enzyme activity of *Cunninghamia lanceolata* under mixed plantation pattern[J]. Journal of Southern Agriculture, 2016, 47(4): 608−613.

[35] 郭思. 南方典型套种树种的耐荫机制研究 [D]. 福州: 福建农林大学, 2020.
Guo S. Study on shade tolerance mechanism of typical interplanting tree species in south China[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2020.

[36] 王子纯, 王晨, 李耀翔, 等. 小兴安岭天然针阔混交林非结构性碳水化合物对间伐强度的响应 [J]. 中南林业科技大学学报, 2022, 42(6): 45−54.
Wang Z C, Wang C, Li Y X, et al. Responses of NSC to different thinning intensities in natural coniferous and broad-leaved mixed forests in Xiaoxing'an Mountains[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2022, 42(6): 45−54.

[37] 黄羽. 闽南山地杉木羽火力楠不同混交比例造林效果研究 [J]. 防护林科技, 2018(10): 11−13.
Huang Y. Mixed effect of different ratio *Cunninghamia lanceolata* and *Michelia macclurei* in Fujian southern mountain[J]. Protection Forest Science and Technology, 2018(10): 11−13.

[38] 胡雪花, 贺梓晴, 康骏杰, 等. 混种对杉木和火力楠幼苗生物量及非结构性碳水化合物的影响 [J]. 森林与环境学报, 2025, 45(1): 73−81.
Hu X H, He Z Q, Kang J J, et al. Effects of intercropping on seedlings biomass and non-structural carbohydrates in

Cunninghamia lanceolata and *Michelia macclurei*[J]. Journal of Forest and Environment, 2025, 45(1): 73−81.

[39] 陈龙池. 杉木人工林土壤中毒性化感物质的鉴定与来源 [D]. 沈阳: 中国科学院沈阳应用生态研究所, 2009.
Chan L C. Identification and sources of toxic and allergenic substances in the soil of Chinese fir plantations[D]. Shenyang: Shenyang Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, 2009.

[40] Güsewell S. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance[J]. New Phytologist, 2004, 164(2): 243−266.

[41] 尹晓雷, 刘旭阳, 金强, 等. 不同管理模式对茶树碳氮磷含量及其生态化学计量比的影响 [J]. 植物生态学报, 2021, 45(7): 749−759.
Yin X L, Liu X Y, Jin Q, et al. Effects of different management methods on carbon, nitrogen, and phosphorus contents and their stoichiometric ratios in tea plants[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2021, 45(7): 749−759.

[42] 王怀宾, 胥晓, 杨万勤, 等. 城市园林不同生活型植物叶片碳、氮、磷生态化学计量特征及其对台风的响应 [J]. 生态学报, 2021, 41(22): 8931−8938.
Wang H B, Xu X, Yang W Q, et al. The ecological stoichiometry of carbon, nitrogen and phosphorus in urban garden plants with different life forms and its response to typhoon Hagupit[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(22): 8931−8938.

[43] 叶旺敏, 熊德成, 杨智杰, 等. 模拟增温对杉木幼树生长和光合特性的影响 [J]. 生态学报, 2019, 39(7): 2501−2059.
Ye W M, Xiong D C, Yang Z J, et al. Effect of soil warming on growth and photosynthetic characteristics of *Cunninghamia lanceolata* saplings[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(7): 2501−2059.

[44] 梅莉, 王政权, 程云环, 等. 林木细根寿命及其影响因子研究进展 [J]. 植物生态学报, 2004, 28(5): 704−710.
Mei L, Wang Z Q, Cheng Y H, et al. A review: factors influencing fine root longevity in forest ecosystems[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2004, 28(5): 704−710.

[45] Plavcová L, Jupa R, Mészáros M, et al. Whole-tree storage of non-structural carbohydrates in apple and pear trees on size-controlling rootstocks[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2023, 42(12): 7759−7769.

[46] Deng X X, Xiao W F, Zeng L X, et al. Trade-off of NSC allocation in response to the phosphorus limitation caused by increased stand age in *Pinus massoniana*[J]. Forest Ecology and Management, 2024, 561: 121883.

[47] 杨承栋, 焦如珍, 孙启武, 等. 杉木幼龄林叶片营养元素含量与林木生长的相关性 [J]. 林业科学, 2002, 38(6): 24−29.
Yang C D, Jiao R Z, Sun Q W, et al. Correlativity between growth and nutrient contents in foliage of young Chinese fir plantation[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2002, 38(6): 24−29.

[48] 王东光, 尹光天, 邹文涛, 等. 氮素营养对闽楠幼苗生长及光合特性的影响 [J]. 林业科学研究, 2013, 26(1): 70−75.
Wang D G, Yin G T, Zou W T, et al. Effects of nitrogen loading on growth and photosynthetic characteristics of *Phoebe bournei* seedlings[J]. Forest Research, 2013, 26(1): 70−75.

（责任编辑 赵田芸
责任编委 马履一）