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

胡杨叶功能性状的协同与权衡及对树龄、土壤因子的响应

邹旭阁 王寅 王健铭 曲梦君 朱威霖 赵航 司建华 李景文

Coordination and trade-off of leaf functional traits in *Populus euphratica* and their response to tree age and soil factors

Zou Xuge, Wang Yin, Wang Jianming, Qu Mengjun, Zhu Weilin, Zhao Hang, Si Jianhua, Li Jingwen

引用本文:
邹旭阁, 王寅, 王健铭, 曲梦君, 朱威霖, 赵航, 司建华, 李景文. 胡杨叶功能性状的协同与权衡及对树龄、土壤因子的响应[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(5):82–92. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220522
Zou Xuge, Wang Yin, Wang Jianming, Qu Mengjun, Zhu Weilin, Zhao Hang, Si Jianhua, Li Jingwen. Coordination and trade–off of leaf functional traits in *Populus euphratica* and their response to tree age and soil factors[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(5):82–92. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220522

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220522

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

极端干旱区绿洲植物叶功能性状及其对土壤水盐因子的响应

Leaf functional traits of oasis plants in extremely arid areas and its response to soil water and salt factors

北京林业大学学报, 2019, 41(10): 20–29. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20190128

胡杨异形叶性状与其个体发育的关系

Relationship between heteromorphic leaf traits of *Populus euphratica* and its individual development

北京林业大学学报, 2019, 41(2): 62–69. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20180364

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

北京松山油松叶功能性状沿海拔梯度的变化及其环境解释

Variations in leaf functional traits along the altitude gradient of *Pinus tabuliformis* and its environmental explanations in Beijing Songshan Mountain

北京林业大学学报, 2021, 43(4): 47–55. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200292

植物功能性状及其叶经济谱对城市热环境的响应

Response of plant functional traits and leaf economics spectrum to urban thermal environment

北京林业大学学报, 2018, 40(9): 72–81. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20180132

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

DOI:10.12171/j.1000−1522.20220522

胡杨叶功能性状的协同与权衡及对树龄、土壤因子的响应

邹旭阁[1] 王 寅[1] 王健铭[1] 曲梦君[1] 朱威霖[1] 赵 航[1] 司建华[2] 李景文[1]
（1. 北京林业大学生态与自然保护学院，北京 100083；2. 中国科学院西北生态环境资源研究院，甘肃 兰州 730000）

摘要:【目的】探究不同树龄胡杨叶功能性状的特征及其影响因素，揭示胡杨叶功能性状的种内变异及其适应特性，为胡杨的保护与管理提供理论依据。**【方法】**以不同树龄的胡杨为研究对象，通过相关性分析和方差分解等方法，研究胡杨叶片形态、光合生理、养分性状的变化特征以及对树龄和土壤因子的响应。**【结果】**随着树龄的增加，叶干物质含量、叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、叶绿素总量以及叶片碳、氮、磷含量呈增加趋势，而比叶面积、叶厚度呈减小趋势。各叶功能性状之间存在一定的相关性，其中叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、叶绿素总量与叶片碳含量、叶氮含量、叶磷含量、叶干物质含量协同变化，与比叶面积和叶片厚度权衡变化，并且性状间的关系受树龄调控。比叶面积、叶干物质含量、叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、叶碳含量、叶氮含量、叶磷含量主要受土壤 pH 和树龄的影响，叶片厚度、叶绿素总量主要受土壤氮含量和树龄的影响，表明树龄、土壤 pH、土壤全氮含量是胡杨叶功能性状的主要影响因子，并且与土壤因子相比，树龄对叶功能性状变异的解释率更高，可以解释胡杨叶功能性状 15.1% ~ 38.1% 的变异。**【结论】**随着树龄的增加，胡杨通过一定的性状变异和性状组合适应环境的变化，各叶功能性状的影响因子不同，其中树龄和土壤因子共同调控叶功能性状的变化，并且树龄在决定胡杨叶功能性状变异方面可能起着更为关键的作用。

关键词：胡杨；叶功能性状；树龄；土壤因子；协同；权衡
中图分类号：S792.11 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2024)05−0082−11
引文格式：邹旭阁，王寅，王健铭，等. 胡杨叶功能性状的协同与权衡及对树龄、土壤因子的响应［J］. 北京林业大学学报，2024，46(5)：82−92. Zou Xuge, Wang Yin, Wang Jianming, et al. Coordination and trade-off of leaf functional traits in *Populus euphratica* and their response to tree age and soil factors［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(5): 82−92.

Coordination and trade-off of leaf functional traits in *Populus euphratica* and their response to tree age and soil factors

Zou Xuge[1] Wang Yin[1] Wang Jianming[1] Qu Mengjun[1] Zhu Weilin[1]
Zhao Hang[1] Si Jianhua[2] Li Jingwen[1]
(1. School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2. Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, Gansu, China)

Abstract:［**Objective**］This study aims to investigate the characteristics and influencing factors of leaf functional traits of *Populus euphratica* at different tree ages. Additionally, it aims to explore the intraspecific variation and adaptation characteristics of leaf functional tarits. The findings of this study aim to establish a theoretical basis for protection and management of *P. euphratica.*［**Method**］In this study, *P. euphratica* trees of different tree ages were selected as research object, and the changes in leaf morphology, photosynthetic physiology, nutrient traits and their responses to tree age and soil factors were studied by means of correlation analysis and variance decomposition.［**Result**］With the increase of tree age, leaf dry matter content, chlorophyll a content, chlorophyll b content, total chlorophyll content, leaf carbon content,

收稿日期: 2022−12−29 **修回日期:** 2023−04−10
基金项目: 中国科学院“西部之光”交叉团队项目，国家自然科学基金项目 (32271703)。
第一作者: 邹旭阁。主要研究方向：恢复生态学。Email: ZzXG123@bjfu.edu.cn 地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学。
责任作者: 李景文，教授，博士生导师。主要研究方向：恢复生态学和生物多样性。Email: Lijingwenhy@bjfu.edu.cn 地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

leaf nitrogen content, and leaf phosphorus content increased, while specific leaf area and leaf thickness decreased. There was a certain correlation between the leaf functional traits, in which chlorophyll a content, chlorophyll b content and total chlorophyll content were significantly positively correlated with leaf dry matter content, leaf carbon content, leaf nitrogen content, and leaf phosphorus content, negatively correlated with specific leaf area and leaf thickness, and the relationship between traits was regulated by tree age. The specific leaf area, leaf dry matter content, chlorophyll a content, chlorophyll b content, leaf carbon content, leaf nitrogen content and leaf phosphorus content were mainly affected by tree age and soil pH, and leaf thickness and total chlorophyll content were mainly affected by tree age and soil total nitrogen content. It showed that tree age, soil pH and soil total nitrogen content were the main influencing factors of leaf functional traits, and compared with soil factors, tree age had a higher explanation rate for the variation of leaf functional traits, which could explain 15.1%−38.1% of the variation. [**Conclusion**] With the increase of tree age, *P. euphratica* adapts to environmental changes through certain trait variations and trait combinations, and the influencing factors of leaf functional traits are different. Among them, tree age and soil factors jointly regulate the change of leaf functional traits, and tree age may play a more critical role in determining the variation of leaf functional traits in *P. euphratica*.

Key words: *Populus euphratica*; leaf functional trait; tree age; soil factor; coordination; trade-off

植物性状是植物在长期进化过程中与环境相互适应形成的，这些性状能够较好地反映植物应对环境变化的生存策略[1]。作为植物光合、呼吸和蒸腾作用的重要器官，叶片功能性状能够反映植物对环境变化的响应和适应策略，植物生长适应策略常随生长发育阶段和环境的不同而改变[2−3]。在乔木生长发育过程中，随着植物的生长，林冠层逐渐郁闭，植株对光资源进行竞争，同时植物体内长距离水分运输难度增大，叶功能性状通常表现为更保守的资源获取和利用策略[4]。例如：树龄较高的同一物种，通常具有较小的比叶面积，较大的叶干物质含量，采取保守的光合和水分利用策略来适应荫蔽和干旱胁迫。另一方面，土壤理化性质等环境因素的异质性也会引起植物叶功能性状的变异[5−6]。对不同林龄刺槐（*Robinia pseudoacacia*）的叶面积、叶片含水量及其影响因子的研究表明，土壤全氮含量是显著影响因子[7]。可见，树龄大小和环境条件是影响植物叶片功能性状的重要驱动因素。

植物的功能策略通常通过不同性状的同时表达来实现，性状间相互协同或权衡来适应环境的变化。Wright 等[8]提出的叶片经济谱，明确了比叶质量与叶片单位干物质的最大光合能力、寿命以及单位干物质的氮、磷含量等密切相关，比叶质量低的植物，其叶寿命较短，单位干物质营养元素含量较高，光合能力强，单位叶面积的经济投入低，使植物资源的利用效率高而生长速度快，在全球尺度上阐明了叶功能性状间的相关性。但叶片经济谱在种间和种内可能存在差异，叶片经济谱表明，比叶面积与叶片氮含量显著正相关，而王雪梅等[9]在氮浓度梯度下发现车桑子（*Dodonaea viscosa*）的比叶面积与叶片氮含量间并没有这种相关性。并且有研究发现：油松（*Pinus tabuliformis*）的叶片单位质量氮含量在海拔方向上呈正相关趋势，这与叶片性状表现出的随海拔增加的资源保守策略（即较低的比叶面积和叶面积）相反，与叶经济型谱并不相符[10]。对此，大量研究解释：叶经济谱是针对性状的物种平均值进行的研究，忽略了物种内部存在的较大变异，这导致叶性状间的关系在种间和种内可能存在差异[11]。植物性状之间的协同权衡关系以及性状–环境因子的相关关系，在物种内部和物种之间是否呈一致性变化，尚未得到明确的答案。此外，处于不同生长阶段的植物，由于其本身需求不同，通常采取的生存策略有较大的差异，Liu 等[12]强调了树木年龄对种内性状变异和性状–性状关系的重要性，与成树相比，幼树和幼苗受到光照的严重限制，通常具有较高的耐荫性，基于碳增益假说，幼树具有更高的比叶面积、单位质量叶氮含量和低于成树的叶片厚度。并且有研究表明，单位质量叶氮含量和叶磷含量之间关系的斜率在幼树和成树间存在差异，这与不同树龄中的叶片氮磷比有关，成树的叶氮磷比高于幼树，更容易受到磷的限制[13−15]。

胡杨（*Populus euphratica*）是在极端干旱条件下唯一大面积成林的树种，也是绿洲河岸林建群种，在生态系统功能、固沙和调节绿洲气候方面发挥着关键作用[16]。目前国内外对胡杨种群动态、形态结构特征、营养元素及对环境因子的响应等方面展开了广泛研究[17−19]。为了提高环境的适应能力，胡杨通过改变叶功能性状来适应干旱贫瘠的环境[20]。有研究[21]表明：随着干旱胁迫增强，胡杨通过增加叶片厚度、减少比叶面积等改变叶片形态的方式来减少体

内水分流失，进而提高胡杨光合面积和持水能力。环境胁迫可影响植物叶绿素含量，温云梦[22]发现，胡杨在不同环境下的叶绿素含量随着干旱程度的增大而降低，这种变化主要是为了增强胡杨的抗逆能力以抵御环境胁迫。在干旱地区，水分条件可能会影响叶片养分含量、叶片分解、养分吸收与同化，这种资源投资和再投资的过程本质上是干旱地区植物适应干旱环境的生存策略[23−24]。曹生奎等[25]研究发现：随着土壤含水量的减小，胡杨叶片碳、氮含量逐渐升高，推测在水分短缺时，胡杨通过提高叶片养分含量来适应缺水环境。由此可见，叶功能性状在胡杨适应外界干旱环境中起着至关重要的作用。但目前关于不同树龄胡杨的叶形态、养分、光合生理性状是如何协同、权衡适应干旱胁迫环境的研究较少。

本研究针对不同树龄的胡杨叶功能性状，试图解决以下 2 个科学问题：(1)胡杨的叶形态–养分–光合生理性状具有怎样的协同与权衡关系?(2)树龄和土壤条件如何驱动胡杨叶功能性状的变化?进而揭示胡杨适应干旱环境的生态策略，为胡杨保护与管理提供理论依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究地点位于内蒙古额济纳旗，该地区气候极端干旱，属于典型温带大陆性气候，具有降雨量少、蒸发量大、日照时间长、温差大、常年风沙多的气候特点。年均降水量为 37 mm，年均蒸发量 3 800 mm 以上，年均气温 8.3 ℃，年最高气温 42.5 ℃，年最低气温−36.4 ℃。该地区是我国典型的极端干旱区，也是我国胡杨林的重要分布区。

1.2 试验设计和取样

本研究采用空间代替时间的方法，在额济纳旗林场的胡杨人工林内取样。该试验林地包含不同年龄的个体，繁育过程中所用的胡杨种子均采集于同一片母树林。自 2009 年，每年在胡杨的需水关键期(特别是 4 月和 8 月)，采用相同的输水模式(模拟人工生态输水)对不同树龄的试验地模拟自然过程进行漫灌，输送相同且充足的水量，确保胡杨的生长需水。2021 年于胡杨生长旺季，分别选取 1、2、3、6、9 和 12 年生胡杨个体进行取样，在每个年龄段的试验地随机设置 3 个 20 m × 20 m 的调查临时样方，每个样方内随机选择长势良好、无病虫害的 5 株胡杨，同时调查树高、胸径，以反映不同树龄胡杨的生长情况(表 1)。胡杨具有异形叶特征，为了避免环境和异形叶对功能性状的影响，因此本研究中，在保证采样叶片包含所有叶片类型的前提下，从胡杨树冠中下层的东、西、南、北 4 个方位各采集 5 片健康的叶片用于叶性状的测定[26]。土壤样品的取样是在设置的临时样方内，使用土钻钻取 0 ~ 10 cm 土层的土壤，去除土壤样品中的石子、根系等杂质，装入密封袋内带回实验室进行处理。

表 1 不同树龄胡杨人工林基本特征

Tab. 1 Basic characteristics of *Poplus euphratica* at different tree ages

树龄/a Tree age/year	平均胸径 Mean DBH/cm	平均树高 Mean tree height/m
1	0.33	0.34
2	1.52	0.73
3	2.05	1.33
6	3.01	2.63
9	7.81	7.94
12	12.73	11.79

1.3 叶片功能性状的测定

1.3.1 叶片形态性状的测定

将采集的叶片清洗干净，测量叶片鲜质量；使用游标卡尺(精确到 0.01 mm)测量叶片厚度(leaf thickness，LT)，测量时避开主脉，沿主脉在不同位置重复测量 3 次取平均值。使用 V700 扫描仪扫描后，利用 Image J 软件分析图像并计算叶面积。然后将叶片在 105 ℃ 杀青 10 min，在 80 ℃ 的烘箱中持续烘干 48 h 直至质量恒定，完成干质量的测量。叶片比叶面积(specific leaf area，SLA)为叶面积与叶片干质量的比值，叶干物质含量(leaf dry matter content，LDMC)为叶片干质量与叶片鲜质量的比值。

1.3.2 叶片养分的测定

将烘干至质量恒定叶片用粉碎机粉碎，过筛后用于叶片养分含量的测定。其中叶碳含量(leaf carbon content，LCC)的测定采用重铬酸钾外加热法，叶氮含量(leaf nitrogen content，LNC)的测定采用凯氏定氮酸消化法，叶磷含量(leaf phosphorus content，LPC)的测定采用钼锑抗比色法。

1.3.3 叶绿素含量的测定

利用乙醇浸提法测定叶绿素含量。在野外，于上午 09:00—10:00，剪取相同位置、大小一致的叶片，避开叶脉，称取 0.2 g 剪成细丝放入 15 mL 试管中，加入 10 mL 无水乙醇，在室温下避光静置浸泡，直至叶片完全发白。提取液在紫外分光光度计 663 和 645 nm 下比色，并分别计算叶绿素 a 含量(chlorophyll a content，Chla)、叶绿素 b 含量(chlorophyll b content，Chlb)，叶绿素总量(total chlorophyll content，Chl(a + b))为叶绿素 a 含量和叶绿素 b 含量之和。

$$\mathrm{Chla} = (12.72A_{663} - 2.59A_{645})VN(1\,000W)^{-1} \quad (1)$$

$$\mathrm{Chlb} = (22.88A_{645} - 4.67A_{663})VN(1\,000W)^{-1} \quad (2)$$

式中：V 表示提取液体积（mL）；W 表示称取叶片质量（g）；N 为稀释倍数；A_{663} 和 A_{645} 分别表示在 663 nm 和 645 nm 波长下的吸光度值。

1.4　土壤理化性质的测定

将土壤样品置于室内自然风干、研磨过筛后用于土壤理化性质的测定，分别用重铬酸钾法测定土壤有机碳含量（soil organic carbon，SOC），凯氏定氮法测定土壤全氮含量（soil total nitrogen，STN），钼蓝法测定土壤全磷含量（soil total phosphorus，STP）。利用电导率仪测量土壤电导率（soil electric conductivity，SEC），pH 计测量土壤 pH。

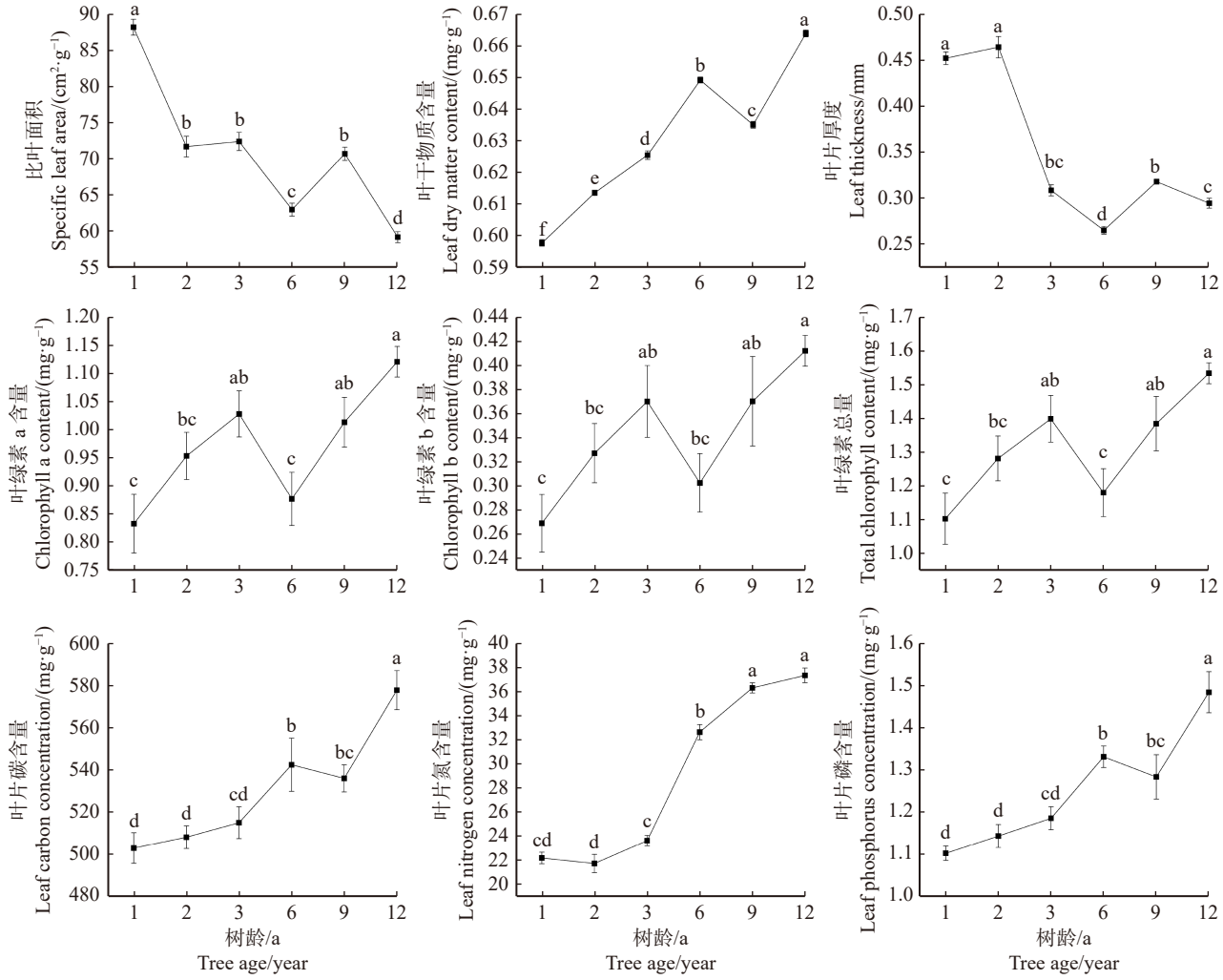
1.5　数据处理与分析

采用 Excel 2010、SPSS 20.0 和 R 4.2.1 对数据进行整理和统计分析。采用单因素方差分析和多重比较进行叶片功能性状的差异分析；采用 Pearson 法和主成分分析检验叶片多性状间的相关性以及协同与权衡关系；同时对叶片功能性状与树龄、土壤因子的相关性进行分析，并采用逐步回归法筛选出显著因子，最后利用方差分解分析土壤因子和树龄对叶功能性状的相对影响，同时使用 Origin 2022 进行作图。

2　结果与分析

2.1　不同树龄胡杨叶形态、养分、光合生理性状差异

叶片功能性状按照表型特征、光合特性和生长代谢，可分为形态性状（比叶面积、叶干物质含量、叶片厚度）、光合生理性状（叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素总量）、养分性状（叶碳含量、叶氮含量、叶磷含量）。图 1 显示：就叶片形态性状而言，随着树龄的增长，除 9 年生树龄外，叶干物质含量逐渐增加，6 种树龄胡杨间的叶干物质含量存在显著差异（$P < 0.05$）；而比叶面积和叶片厚度随树龄增加整体上呈逐渐减小的趋势，且大多树龄间存在显著差异（$P < 0.05$）；就光合生理性状而言，随着树龄的增长，除



不同小写字母表示不同树龄中差异显著（$P < 0.05$）。Different small letters mean significant differences at $P < 0.05$ level among varied tree ages.

图 1　不同树龄胡杨叶形态、养分、光合生理性状差异

Fig. 1　Leaf morphology-nutrient-photosynthetic physiological traits of *Populus euphratica* at different tree ages

6 年生树龄外，叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素总量整体上呈逐渐增加的趋势，且均在 12 年生时含量最高；就叶片养分性状而言，随着树龄的增长，叶碳含量、叶氮含量、叶磷含量大多呈逐渐增加的趋势，其中 12 年生胡杨的叶碳含量和叶磷含量显著高于其他树龄（$P < 0.05$）。

2.2 胡杨叶形态、养分、光合生理性状间的协同与权衡

表 2 显示：比叶面积与叶片厚度极显著正相关，与叶干物质含量、叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、叶绿素总量、叶碳含量、叶氮含量极显著负相关，与叶磷含量显著负相关；叶干物质含量与叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、叶绿素总量、叶片碳、氮、磷养分含量极显著正相关，与叶片厚度极显著负相关；叶片厚度与叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、叶绿素总量显著负相关，与叶片碳、氮、磷养分含量极显著负相关；叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素总量与叶片氮、磷养分含量极显著正相关，与叶片碳含量显著正相关；而叶片碳、氮、磷含量之间极显著正相关。

表 2 叶形态、养分、光合生理性状间的相关性系数

Tab. 2 Correlation coefficients among leaf morphology, nutrient, photosynthetic physiological traits

性状 Trait	SLA	LDMC	LT	Chla	Chlb	Chl(a + b)	LCC	LNC
LDMC	−0.837**							
LT	0.627**	−0.796**						
Chla	−0.334**	0.353**	−0.246*					
Chlb	−0.282**	0.325**	−0.246*	0.909**				
Chl(a + b)	−0.322**	0.350**	−0.251*	0.988**	0.963**			
LCC	−0.568**	0.576**	−0.446**	0.263*	0.213*	0.232*		
LNC	−0.619**	0.818**	−0.659**	0.302**	0.268**	0.296**	0.494**	
LPC	−0.541*	0.661**	−0.520**	0.332**	0.239**	0.304**	0.490**	0.565**

注：SLA. 比叶面积；LDMC. 叶干物质含量；LT. 叶片厚度；Chla. 叶绿素a含量；Chlb. 叶绿素b含量；Chl(a + b). 叶绿素总量；LCC. 叶碳含量；LNC. 叶氮含量；LPC. 叶磷含量。*表示在0.05水平上显著相关，**表示在0.01水平上极显著相关。下同。Notes: SLA, specific leaf area; LDMC, leaf dry matter content ; LT, leaf thickness; Chla, chlorophyll a content; Chlb, chlorophyll b content; Chl(a + b), total chlorophyll content; LCC, leaf carbon content; LNC, leaf nitrogen content; LPC, leaf phosphorus content. * means significant correlation at 0.05 level, ** means extremely significant correlation at 0.01 level. Same as below.

对于胡杨叶功能性状进行主成分分析，结果（表 3）表明：2 个主成分共携带 77.9% 的原始信息，其中第 1、2 主成分分别解释了 54.0%、23.9% 的原始信息，选择前 2 个主成分做 PCA 排序图（图 2）。

表 3 叶片功能性状初始因子载荷矩阵和主成分贡献率

Tab. 3 Factor matrix and principal component contribution rate of leaf functional traits

指标 Index	主成分 Principal component（PC）	
	PC1	PC2
SLA	−0.361	0.209
LDMC	0.402	−0.241
LT	−0.338	0.246
Chla	0.311	0.479
Chlb	0.293	0.495
Chl(a + b)	0.311	0.495
LCC	0.292	−0.198
LNC	0.354	−0.225
LPC	0.323	−0.170
特征值 Eigenvalue	4.863	2.153
贡献率 Contribution rate/%	54.0	23.9
累计贡献率 Cumulative contribution rate/%	54.0	77.9

由图 2 可知：叶片碳、氮、磷含量、叶干物质含量、叶绿素含量协同变化，它们与比叶面积和叶片厚度存在显著权衡关系。树龄较高的胡杨保持较高的叶片养分含量、叶绿素含量和叶干物质含量、较低的叶片厚度和比叶面积。主导多性状关系的主轴（PC1）中，胡杨通过改变叶片形态以及协同较高的叶绿素含量和叶片养分含量来适应树龄的变化。

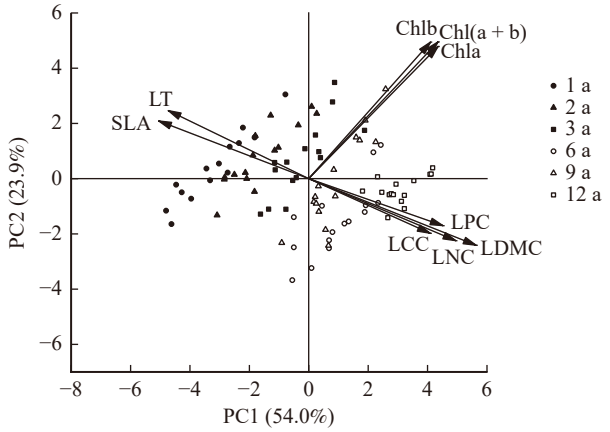


图 2 叶片形态、养分、光合性状间的协同与权衡

Fig. 2 Coordination and trade-offs of leaf morphology, nutrient and photosynthetic traits

2.3　不同树龄胡杨多性状的协同与权衡

对于不同树龄胡杨叶功能性状进行主成分分析，并选择前 2 个主成分做 PCA 排序图。图 3 显示：胡杨叶形态、光合生理、养分性状在不同树龄中表现出不同的协同与权衡关系，总体上，6 个树龄中，叶片的光合生理性状（Chla、Chlb、Chl（a + b））协同变化，比叶面积与叶绿素含量在少数树龄中存在协同变化的关系，各性状在不同树龄中表现出协同与权衡关系，并形成不同特色的功能组合。

2.4　胡杨叶形态、养分、光合生理性状与土壤因子、树龄的相关性

表 4 显示：土壤养分含量（土壤有机碳、全氮、全磷）与叶干物质含量、叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、叶绿素总量、叶片氮、磷含量极显著正相关，与比叶面积极显著负相关，与叶片厚度显著或极显著负相关；土壤 pH 与叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、叶绿素总量、叶片碳含量显著负相关，与比叶面积、叶片厚度极显著正相关，与叶干物质含量、叶片氮、磷含量极显著负相关；土壤电导率与叶干物质含量、叶片碳、氮、磷含量极显著正相关，与比叶面积、叶片厚度显著负相关；树龄与叶干物质含量、叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、叶绿素总量、叶片碳、氮、磷含量极显著正相关，与比叶面积极显著负相关，与叶片厚度显著负相关。

2.5　树龄、土壤因子对胡杨叶形态、养分、光合生理性状的相对作用

本研究对树龄和土壤因子进行前向选择，发现叶功能性状受树龄、土壤氮含量、土壤 pH 的共同影响。将得到的显著因子归为土壤因子和树龄 2 组变量，采用方差分解分析以上 2 组变量对叶功能性

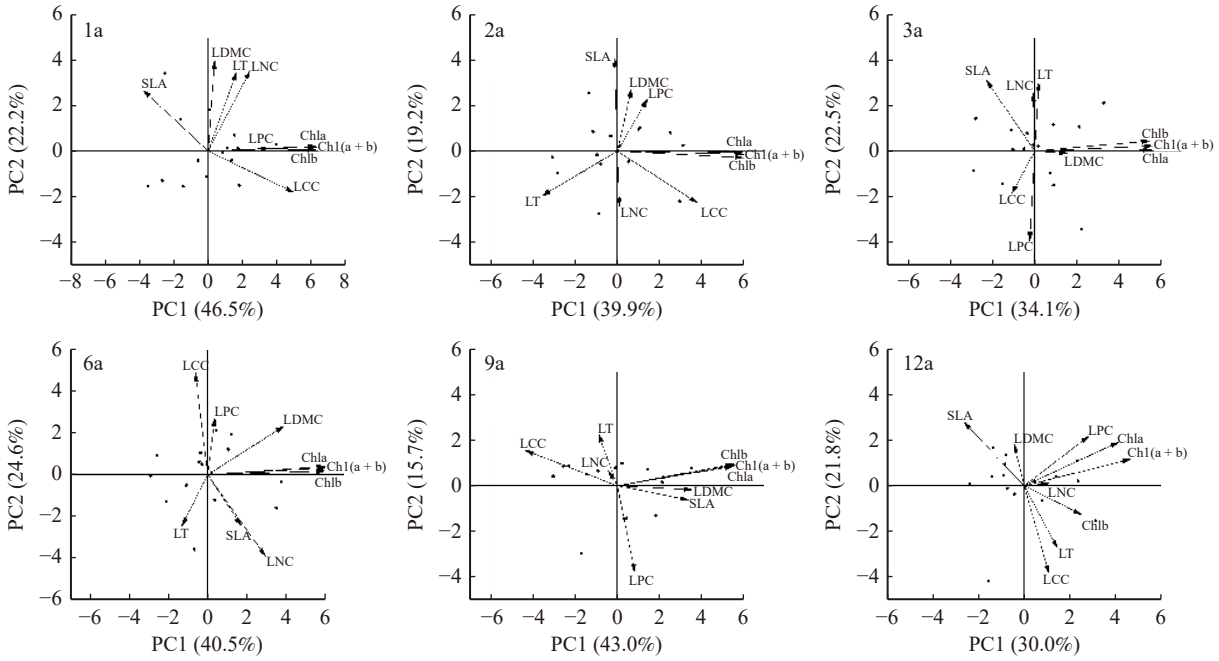


图 3　不同树龄胡杨叶形态、养分、光合生理性状间的 PCA 分析

Fig. 3　PCA analysis of leaf multiple traits of *Poplus euphratica* at different tree ages

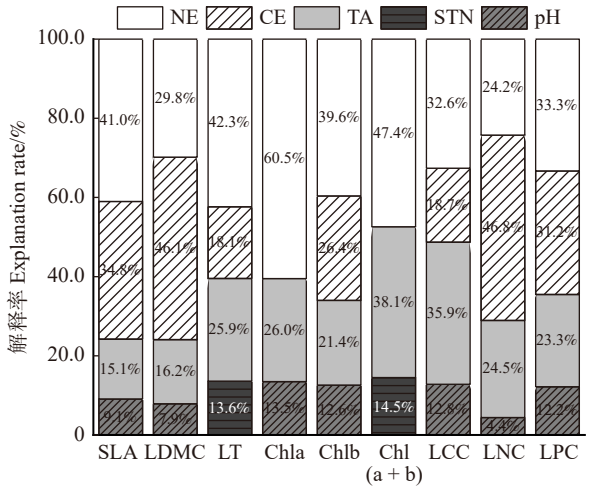
表 4　叶片功能性状与土壤因子、树龄的相关性系数

Tab. 4　Correlation coefficients of leaf functional traits with soil factors and tree age

性状 Trait	SOC	STN	STP	pH	SEC	TA
SLA	−0.669**	−0.784**	−0.741**	0.687**	−0.531*	−0.659**
LDMC	0.812**	0.891**	0.814**	−0.753**	0.687**	0.903**
LT	−0.578*	−0.719**	−0.697**	0.617**	−0.467*	−0.534*
Chla	0.623**	0.616**	0.599**	−0.474*	0.499	0.709**
Chlb	0.628**	0.651**	0.677**	−0.532*	0.387	0.713**
Chl（a + b）	0.629**	0.633**	0.630**	−0.497*	0.479	0.715**
LCC	0.702**	0.708**	0.542*	−0.457*	0.619**	0.757**
LNC	0.884**	0.848**	0.713**	−0.736**	0.644**	0.854**
LPC	0.759**	0.801**	0.680**	−0.684**	0.818**	0.816**

注：SOC. 有机碳含量；STN. 土壤全氮含量；STP. 土壤全磷含量；pH. 土壤pH ；SEC. 土壤电导率；TA. 树龄。下同。Notes: SOC, soil organic carbon; STN, soil total nitrogen; STP, soil total phosphorus; pH, soil pH; SEC, soil electric conductivity; TA, tree age. The same below.

状的解释率。图 4 可以得出：土壤 pH 和树龄是比叶面积、叶干物质含量、叶绿素 b、叶氮含量、叶磷含量的显著影响因子，树龄的单独解释率均高于土壤 pH 的单独解释率，且共同解释率大于两者的单独解释率，表明树龄和土壤 pH 的共同作用是这 5 个性状的主要影响因素；土壤氮含量和树龄是叶片厚度的显著影响因子，且树龄的单独解释率高于土壤氮含量的单独解释率，无共同解释率，表明树龄为叶片厚度的主要影响因素；土壤氮含量和树龄也是叶绿素总量的显著影响因子，且共同解释率大于两者的单独解释率，表明树龄和土壤氮含量的共同作用是叶绿素总量的主要影响因素；土壤 pH 和树龄是叶绿素 a、叶碳含量的显著影响因子，且树龄的单独解释率均高于土壤 pH 的单独解释率，无共同解释率，表明树龄是叶绿素 a、叶碳含量的主要影响因素。综上，树龄和土壤因子（土壤 pH、土壤氮含量）共同调控着胡杨叶功能性状的变化，其中树龄的贡献更大，可以解释胡杨叶功能性状 15.1% ~ 38.1% 的变异。



CE. 共同解释率；NE. 未解释率。CE, co-explanation rate; NE, no-explanation rate.

图 4 树龄、土壤因子对叶形态、养分、光合生理性状的解释

Fig. 4 Explanation of leaf morphology, nutrients, and photosynthetic physiological traits by tree age and soil factors

3 讨 论

3.1 不同树龄胡杨叶形态、养分、光合生理性状的变化规律

植物在长期干旱胁迫影响下会形成一定的性状特征来维持自身的生长发育。本研究中，叶干物质含量随着树龄的增加整体上呈逐渐增加的趋势，而比叶面积和叶片厚度大体上逐渐减小。叶干物质含量体现了植物对养分的获取、保持能力，叶干物质含量的增加表明胡杨生长后期更倾向于对资源的保持、利用以及抵抗外界干扰，使胡杨能更好地适应干旱贫瘠的环境，这与单凌飞[27]的研究结果一致。叶片厚度与资源获取、水分保存等有关，生长前期的胡杨生活在水分稀少、光照充分的环境下，较厚的叶片有利于减少热量交换和水分的散失，使其更有利于适应干旱胁迫；而生长后期的胡杨叶片较薄，有利于促进对资源的利用和提高光合作用能力，进而为合成有机物提供能量，生长前期叶片厚度大于后期，说明胡杨生长前期更倾向于提高自身的保水性和资源获取能力[28]。比叶面积和植物抗旱能力密切相关，生长前期的胡杨比叶面积较大，这是因为较小树龄的胡杨由于资源不足，无法承受大面积的建设成本和较长的收益周期，较高的比叶面积有利于植物吸收养分，从而保证植物快速获取资源，促进快速生长；而生长后期比叶面积的减小，这可能与水分条件有关，较高树龄的胡杨在进行长距离水分运输时，受到的阻力较大，导致比叶面积的减小，这有助于降低蒸腾作用，保持较高生长速率[29−30]。

本研究还发现：随着树龄的增加，6 年生树龄除外，叶绿素 a、叶绿素 b 和叶绿素总量整体上呈逐渐增加，叶绿素含量的增加，有利于促进光合作用，进而制造更多的光合产物，以促进胡杨生长发育[31]。不同树龄胡杨的叶绿素含量存在显著差异，表明不同树龄胡杨的叶绿素调节策略存在差异，树龄较小的胡杨叶绿素含量较少，光合能力较弱，这可能与幼龄胡杨忍耐高温胁迫有关；随着树龄的增长，叶绿素含量的增加，加速了对光能的吸收和转化，光合能力逐渐增强，不断制造有机物，以满足逐渐增大的植株对物质和能量的需求[32]。叶片养分含量与植物资源获取能力和生存策略紧密相关，植物可通过加快养分循环来抵御外界环境[33]。本研究中，随着树龄的增加，叶片碳、氮、磷含量大多逐渐增加。这是因为树龄的增长，胡杨树高和胸径增大，叶片不断生长，代谢逐渐旺盛，需要不断合成干物质，同时需要大量的蛋白质和核酸，导致叶片中的碳、氮、磷含量逐渐增加，它们在植物体内循环并参与各种代谢过程，以适应外界环境变化[34]。

综上，胡杨叶性状的特征表现出大树龄的胡杨要比小树龄的胡杨有更强的抵御外界干扰和资源利用能力。随着树龄的增长，胡杨个体通过调整叶片的形态、养分性状和叶绿素含量等，增强光合作用、降低蒸腾作用、加快生长，为繁殖期的到来和适应环境胁迫储存能量。

3.2 胡杨叶性状间的协同与权衡

植物叶功能性状不是孤立变化的，而是通过一系列的调整和平衡形成性状组合来适应环境。本研

究中，比叶面积与叶厚度极显著正相关，与石义强等[35]研究结果保持一致，可能与物种特殊性有关，叶性状间的这种关系可能是胡杨在适应环境中形成的独特性状组合。同时比叶面积与叶干物质含量极显著负相关，这与前人[36−37]的研究结果一致，说明叶性状间的这种关系是植物在适应环境中普遍存在的共性。胡杨叶碳、氮、磷含量之间呈极显著正相关，这是由于碳、氮、磷是植物不可或缺的营养元素，在生长发育的各个阶段均发挥着重要的作用，故它们之间有紧密的相关性[38]。同时，叶片养分含量与比叶面积、叶干物质含量和叶厚度之间同样具有显著或极显著相关性，说明叶片养分对于植物形态构建具有重要意义[39]。有些性状间的关联已被大量研究所证实，但仍有一些性状间的关系因研究尺度、研究植物类群等的不同存在差异[40−41]。相关研究表明，比叶面积与叶氮含量呈正相关，即比叶面积越大，叶氮含量越大，但本研究中，比叶面积与叶氮含量极显著负相关，这可能与研究区域的气候特点和物种特性有关，在面对干旱环境时，胡杨通过减小比叶面积降低植物蒸腾作用，从而减少体内水分散失，同时增加叶氮含量用于叶片建成，提高叶片对外界环境的适应能力，反映了胡杨在额济纳地区经过环境筛选形成了一套适合自身的性状组合[42−43]。

本研究中，叶绿素含量与叶片养分含量、叶干物质含量协同变化，它们与比叶面积和叶片厚度存在权衡关系，叶性状在不同树龄中相互承接、延续，各性状的分异与特征促使其发展并形成不同特色的功能组合。其中，比叶面积和叶绿素含量均与光合能力相关，但本研究两者相互独立，与 Wright 等[8]提出的叶经济型谱并不相符，对此已有大量研究提出解释：叶性状协调反映了叶片性状具有很强的全局相关性，但在局部尺度和种内水平上并不一定成立，性状间的相互关系尚不清楚。比叶面积与叶绿素含量在少数树龄中存在协同变化的关系，不同树龄中比叶面积对叶绿素含量的敏感性不同，这与 Liu 等[15]研究结果相似，即涉及比叶面积的关系在植物的不同发育阶段存在差异，不同树龄时期叶片的干扰掩盖了原有的规律。已有学者证实，性状–性状关系的模式可以被树龄所改变，本研究也发现相似的结果，胡杨叶性状间的关系在不同树龄中存在差异，有些性状间的相关性只在某些树龄中存在，表明胡杨叶功能性状对外界环境变化的适应存在一定的协同变异性，但这种关系不具有普适性。一方面，可能是因为单个树龄内部叶片性状变化差异较小，相似的叶片特征限制了性状之间关系的表达；另一方面，可能是因为不同叶功能性状具有不同的选择压力，这种特征阻碍了性状间关系的表达[44]。

3.3　土壤因子和树龄对胡杨叶性状的相对影响

土壤决定了植物对资源的利用策略，对植物功能性状的塑造起着重要作用[39]。本研究发现，土壤 pH 和土壤氮含量是影响胡杨叶性状的主要土壤因子。土壤 pH 值可以影响功能性状的变异，这是因为额济纳风沙危害严重、水资源短缺，造成大面积的土壤盐渍化，因此土壤 pH 成为影响叶功能性状的主要影响因子之一，其直接作用于土壤中元素的转换，不但影响植物对养分的吸收，而且影响群落的物种组成和功能性状的变异[45]。并且有研究[46]表明，土壤 pH 值越高，微生物活性越高，能够通过影响土壤磷的利用效率进而影响光合作用，从而导致植物叶性状发生不同程度的变化。另外，额济纳地区土壤全氮含量空间格局分布不均，缺乏氮元素，而土壤氮元素作为植物生长所需的营养元素，在植物的组成和构建中发挥关键作用，植物通过吸收土壤氮一部分转为氨基酸，合成蛋白质；另一部分与碳、氢、氧离子结合形成叶绿素[39,47]。已有研究[48]表明，植物在氮素提高的环境下会通过改变自身功能性状来增强光合作用。除此之外，林婉奇等[49]的研究也表明，叶绿素含量与氮元素有很密切的相关性，氮的增加能够促进叶绿素的合成，提高光合速率。

本研究还发现，土壤因子和树龄均能影响胡杨叶功能性状，但不同叶性状受其影响程度不同，与土壤因素相比，树龄的解释率更大，可以解释胡杨叶功能性状 15.1%～38.1% 的变异，说明树龄可能在决定胡杨叶片性状变异方面起着更为关键的作用。这与众多学者得出的叶性状与树龄显著相关的研究结果[15,30,50]相似。这是因为随着树龄的增加，树木结构复杂性增加，可能导致叶片机械强度、激素调节、吸收营养物质的能力以及对环境条件的适应能力发生变化[51−53]。较大树龄的胡杨与小树龄胡杨相比，可以获得较多的光资源，进而合成更多的碳水化合物，促进叶片的形态构建、养分循环和光合作用，并通过影响植物叶功能性状来改变生长策略。

4　结　　论

本研究发现，胡杨叶片功能性状间存在显著相关性，且该关系受树龄调控，表现出大树龄的胡杨要比小树龄的胡杨有更强的抵御外界干扰和资源利用能力的特点。树龄和土壤因子共同调控胡杨叶性状的变化，且相较于土壤因子，树龄对叶性状变异的影响更为显著。本研究丰富了不同树龄胡杨叶功能性状的特征及其影响因素，这对于理解胡杨叶片功能性状的种内变异及其适应特性具有重要意义。

参 考 文 献

[1] 戚德辉, 温仲明, 杨士梭, 等. 基于功能性状的铁杆蒿对环境变化的响应与适应 [J]. 应用生态学报, 2015, 26(7): 1921−1927.
Qi D H, Wen Z M, Yang S S, et al. Trait-based responses and adaptation of *Artemisia sacrorum* to environmental changes[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2015, 26(7): 1921−1927.

[2] Rozendaal D M A, Hurtdo V H, Poorter L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light: relationships with light demand and adult stature[J]. Functional Ecology, 2006, 20(2): 207−216.

[3] 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.

[4] 庞世龙, 欧芷阳, 申文辉, 等. 桂西南喀斯特地区优势木本经济植物叶功能性状变异及其适应策略 [J]. 广西植物, 2021, 41(5): 707−714.
Pang S L, Ou Z Y, Shen W H, et al. Leaf function traits variations and adaptive strategies of dominant woody economic plants in karst area of Southwest Guangxi[J]. Guihaia, 2021, 41(5): 707−714.

[5] Fajardo A, Siefert A. Intraspecific trait variation and the leaf economics spectrum across resource gradients and levels of organization[J]. Ecology, 2018, 99(5): 1024−1030.

[6] Sun L, Wang H F, Cai Y, et al. Disentangling the interspecific and intraspecific variation in functional traits of desert plant communities under different moisture gradients[J]. Forests, 2022, 13(7): 1088.

[7] 段媛媛, 宋丽娟, 牛素旗, 等. 不同林龄刺槐叶功能性状差异及其与土壤养分的关系 [J]. 应用生态学报, 2017, 28(1): 28−36.
Duan Y Y, Song L J, Niu S Q, et al. Variation in leaf functional traits of different-aged *Robinia pseudoacacia* and relationships with soil nutrients[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2017, 28(1): 28−36.

[8] Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The world-wide leaf economics spectrum[J]. Nature, 2004, 428: 821−827.

[9] 王雪梅, 闫帮国, 史亮涛, 等. 车桑子幼苗生物量分配与叶性状对氮磷浓度的响应差异 [J]. 植物生态学报, 2020, 44(12): 1247−1261.
Wang X M, Yan B G, Shi L T, et al. Different responses of biomass allocation and leaf traits of *Dodonaea viscosa* to concentrations of nitrogen and phosphorus[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2020, 44(12): 1247−1261.

[10] 刘思文, 艾也博, 刘艳红. 北京松山油松叶功能性状沿海拔梯度的变化及其环境解释 [J]. 北京林业大学学报, 2021, 43(4): 47−55.
Liu S W, Ai Y B, Liu Y H. Variations in leaf functional traits along the altitude gradient of *Pinus tabuliformis* and its environmental explanations in Beijing Songshan Mountain[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2021, 43(4): 47−55.

[11] Wang Z H, Townsend P A, Kruger E L. Leaf spectroscopy reveals divergent inter-and intra-species foliar trait covariation and trait-environment relationships across NEON domains[J]. New Phytologist, 2022, 235: 923−938.

[12] Liu Z L, Jiang F, Li F R, et al. Coordination of intra and inter-species leaf traits according to leaf phenology and plant age for three temperate broadleaf species with different shade tolerances[J]. Forest Ecology and Management, 2019, 434: 63−75.

[13] Valladares F, Niinemets U. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences[J]. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, 2008, 39: 237–257.

[14] Martin A R, Thomas S C. Size-dependent changes in leaf and wood chemical traits in two Caribbean rainforest trees[J]. Tree Physiology, 2014, 33(12): 1338−1353.

[15] Liu F D, Yang W J, Wang Z S, et al. Plant size effects on the relationships among specific leaf area, leaf nutrient content, and photosynthetic capacity in tropical woody species[J]. Acta Oecologica-International Journal of Ecology, 2010, 36(2): 149−159.

[16] Keyimu M, Halik Ü, Betz F, et al. Vitality variation and population structure of a riparian in the lower reaches of the Tarim River, NW China[J]. Journal of Forestry Research, 2018, 29: 749−760.

[17] 王晶, 殷飞, 林宁. 叶尔羌河流域荒漠河岸林胡杨叶片和凋落叶的生态化学计量特征 [J]. 植物资源与环境学报, 2021, 30(5): 42−49.
Wang J, Yin F, Lin N. Ecological stoichiometric characteristics of leaf of *Populus euphratica* from desert riparian forest in Yarkant River Basin[J]. Journal of Plant Resources and Environment, 2021, 30(5): 42−49.

[18] 王希义, 徐海量, 潘存德, 等. 塔里木河下游珍稀濒危植物胡杨的种群生存特征研究 [J]. 西北植物学报, 2017, 37(11): 2282−2289.
Wang X Y, Xu H L, Pan C D, et al. Population survival characteristics of *Populus euphratica* which is rare and endangered in the lower reaches of Tarim River[J]. Acta Botanica Sinica of Northwest China, 2017, 37(11): 2282−2289.

[19] 张肖, 吕瑞恒, 梁继业, 等. 胡杨生殖构件空间分布特征及其养分动态分析 [J]. 干旱区研究, 2017, 34(1): 95−103.
Zhang X, Lü R H, Liang J Y, et al. Spatial distribution of reproductive shoots and dynamic change of nutrient contents of *Populus euphratica*[J]. Arid Zone Research, 2017, 34(1): 95−103.

[20] 李端, 司建华, 张小由, 等. 胡杨 (*Populus euphratica*) 对干旱胁迫的生态适应 [J]. 中国沙漠, 2020, 40(2): 17−23.
Li D, Si J H, Zhang X Y, et al. Ecological adaptation of *Populus euphratica* to drought stress[J]. Journal of Desert Research, 2020, 40(2): 17−23.

[21] 热孜也木·阿布力孜, 玉米提·哈力克, 塔依尔江·艾山, 等. 塔里木河下游胡杨叶片性状特征及其对水分胁迫的响应 [J]. 东北林业大学学报, 2019, 47(5): 46−51.
Reziya Abulizi, Umut Halik, Tayierjiang Aishan, et al. Leaf characteristics of *Populus euphratica* and its response to water

stress in the lower reaches of Tarim River[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2019, 47(5): 46−51.

[22] 温云梦. 不同地下水埋深下胡杨叶片色素及光谱变化特征分析 [D]. 阿拉尔: 塔里木大学, 2022.
Wen Y M. Characterization of pigment and spectral changes of poplar leaves under different groundwater depths of groundwater burial[D]. Aral: Tarim University, 2022.

[23] Wang L L, Zhao G X, Li M, et al. C∶N∶P stoichiometry and leaf traits of halophytes in an arid saline environment, Northwest China[J]. PLoS One, 2015, 10(3): 1−16.

[24] Zhang X L, Zhou J H, Guan T Y, et al. Spatial variation in leaf nutrient of dominant desert riparian plant species in an arid inland river basin of China[J]. Ecology and Evolution, 2019, 9(3): 1523−1531.

[25] 曹生奎, 冯起, 司建华, 等. 荒漠河岸林胡杨养分状况研究 [J]. 中国沙漠, 2011, 31(5): 1131−1140.
Cao S K, Feng Q, Si J H, et al. Status of foliar nutrients in *Populus euphratica* desert riparian forest in northwestern China[J]. Journal of Desert Research, 2011, 31(5): 1131−1140.

[26] 王文娟, 吕慧, 钟悦鸣, 等. 胡杨异形叶性状与其个体发育的关系 [J]. 北京林业大学学报, 2019, 41(2): 62−69.
Wang W J, Lü H, Zhong Y M, et al. Relationship between heteromorphic leaf traits of *Populus euphratica* and its individual development[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2019, 41(2): 62−69.

[27] 单凌飞, 丁颖慧, 王双蕾, 等. 胡杨不同发育阶段叶片光合作用及其光响应特征 [J]. 生态科学, 2019, 38(6): 22−29.
Shan L F, Ding Y H, Wang S L, et al. Leaf photosynthesis and light response characteristics of *Populus euphratica* in different developmental stages[J]. Ecological Science, 2019, 38(6): 22−29.

[28] 庞志强, 卢炜丽, 姜丽莎, 等. 滇中喀斯特 41 种不同生长型植物叶性状研究 [J]. 广西植物, 2019, 39(8): 1126−1138.
Pang Z Q, Lu W L, Jiang L S, et al. Leaf traits of different growing plants in karst area of Shilin, China[J]. Guihaia, 2019, 39(8): 1126−1138.

[29] Kenozo T, Inoue Y, Yoshimura M, et al. Height-realted changes in leaf photosynthetic in diverse Bornean tropical rain forest trees[J]. Oecologia, 2015, 177: 191−202.

[30] Liao L C, Jiang H, Long W X, et al. Leaf functional traits are related to tree size and location in cotton trees *Bombax malabaricum*[J]. Tropical Conservation Science, 2020, 13: 1−9.

[31] Shao Q S, Wang H Z, Guo H P, et al. Effects of shade treatments on photosynthetic characteristics, chloroplast ultrastructure, and physiology of *Anoectochilus roxburghii*[J]. PLoS One, 2014, 9(2): e85996.

[32] 翟占伟, 龚吉蕊, 罗亲普, 等. 氮添加对内蒙古温带草原羊草光合特性的影响 [J]. 植物生态学报, 2017, 41(2): 196−208.
Zhai Z W, Gong J R, Luo Q P, et al. Effects of nitrogen addition on photosynthetic characteristics of *Leymus chinensis* in temperate grassland of Nei Mongol, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2017, 41(2): 196−208.

[33] 冯秋红, 史作民, 董莉莉, 等. 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 Q H, Shi Z M, Dong L L, et al. Relationships among functional traits of *Quercus* species and their response to meteorological factors in temperate zone of North-South transect of eastern China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(6): 619−627.

[34] 何斌, 李青, 冯图, 等. 不同林龄马尾松人工林针叶功能性状及其与土壤养分的关系 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2020, 44(2): 181−190.
He B, Li Q, Feng T, et al. Variation in leaf functional traits of different-aged *Pinus massoniana* communities and relationships with soil nutrients[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition), 2020, 44(2): 181−190.

[35] 石义强, 热孜也木·阿布力孜, 玉米提·哈力克, 等. 胡杨叶功能性状差异及其与树形因子的关系 [J]. 森林与环境学报, 2023, 43(1): 1−7.
Shi Y Q, Reziya Abulizi, Umut Halik, et al. Diffenences in leaf functional traits of *Populus euphratica* at different growth stages and its relationship with tree shape factors[J]. Journal of Forest and Environment, 2023, 43(1): 1−7.

[36] 李耀琪, 王志恒. 植物叶片形态的生态功能、地理分布与成因 [J]. 植物生态学报, 2021, 45(10): 1154−1172.
Li Y Q, Wang Z H. Leaf morphological traits: ecological function, geographic distribution and gdrivers[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2021, 45(10): 1154−1172.

[37] 周丽丽, 钱瑞玲, 李树斌, 等. 滨海沙地主要造林树种叶片功能性状及养分重吸收特征 [J]. 应用生态学报, 2019, 30(7): 2320−2328.
Zhou L L, Qian R L, Li S B, et al. Leaf functional traits and nutrient resorption among major silviculture tree species in coastal sandy site[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(7): 2320−2328.

[38] 胡耀升, 么旭阳, 刘艳红. 长白山不同演替阶段森林植物功能性状及其与地形因子间的关系 [J]. 生态学报, 2014, 34(20): 5915−5924.
Hu Y S, Yao X Y, Liu Y H. The functional traits of forests at different succession stages and their relationship to terrain factors in Changbai Mountains[J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(20): 5915−5924.

[39] 王敬哲, 陈志强, 陈志彪, 等. 南方红壤侵蚀区不同植被恢复年限下芒萁叶功能性状对土壤因子的响应 [J]. 生态学报, 2020, 40(3): 900−909.
Wang J Z, Chen Z Q, Chen Z B, et al. Response of functional traits of *Dicranopteris dichotoma* leaves to soil factors in different vegetation restoration years in red soil erosion area of southern China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(3): 900−909.

[40] Lusk C H, Reich P B, Montgomery R A, et al. Why are evergreen leaves so contray about shade?[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2008, 23(6): 299−303.

[41] Poorter H, Niinemets U, Poorter L, et al. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-

analysis[J]. New Phytologist, 2009, 182(3): 565−588.

[42] 苏文华, 施展, 杨波, 等. 滇石栎沿纬度梯度叶片功能性状的种内变化 [J]. 植物分类与资源学报, 2015, 37(3): 309−317.
Su W H, Shi Z, Yang B, et al. Intraspecific functional trait variation in a tree species (*Lithocarpus dealbatus*) along latitude[J]. Plant Diversity and Resources, 2015, 37(3): 309−317.

[43] 蔡海霞, 吴福忠, 杨万勤. 干旱胁迫对高山柳和沙棘幼苗光合生理特征的影响 [J]. 生态学报, 2011, 31(9): 2430−2436.
Cai H X, Wu F Z, Yang W Q. Effects of drough stress on the photosynthetisis of *Salix paraqplesia* and *Hippophae rhamnoides* seedlings[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(9): 2430−2436.

[44] 杨克彤, 陈国鹏. 红豆杉幼树异龄叶的功能性状 [J]. 应用生态学报, 2022, 33(2): 329−336.
Yang K T, Chen G P. Functional traits of leaves with different ages of *Taxus wallichiana* var. *chinensis* saplings[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2022, 33(2): 329−336.

[45] 冷芬, 杨在君, 吴一超, 等. 土壤 pH 值对何首乌生理及其光合特性和有效成分含量的影响 [J]. 西北植物学报, 2020, 40(9): 1566−1573.
Leng F, Yang Z J, Wu Y C, et al. Physiological and photosynthetic characteristics and active component content of *Polygonum multiflorum* Thunb. under different soil pH values[J]. Acta Botanica Sinica of Northwest China, 2020, 40(9): 1566−1573.

[46] 王琇瑜, 黄晓霞, 和克俭, 等. 滇西北高寒草甸植物群落功能性状与土壤理化性质的关系 [J]. 草业学报, 2020, 29(8): 6−17.
Wang X Y, Huang X X, He K J, et al. The relationship between plant functional traits and soil physicochemical properties in alpine meadows in Northwestern Yunnan Province, China[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2020, 29(8): 6−17.

[47] 李维, 向芬, 周凌云, 等. 氮素减施对茶树光合作用和氮肥利用率的影响 [J]. 生态学杂志, 2020, 39(1): 93−98.
Li W, Xiang F, Zhou L Y, et al. Effects of nitrogen fertilizer reduction on photosynthesis and nitrogen use efficiency in tea plants[J]. Chinese Journal of Ecology, 2020, 39(1): 93−98.

[48] 王萌, 徐冰, 张大勇, 等. 内蒙古克氏针茅草地主要植物叶片功能性状对氮素添加的响应 [J]. 北京师范大学学报 (自然科学版), 2016, 52(1): 32−38.
Wang M, Xu B, Zhang D Y, et al. Leaf functional trait response to nitrogen addition of abundant species in an Inner Mongolia stipa steppe[J]. Journal of Beijing Normal University (Natural Science), 2016, 52(1): 32−38.

[49] 林婉奇, 蔡金桓, 薛立. 不同密度樟树 (*Cinnamomum camphora*) 幼苗生长和叶片性状对氮磷添加的响应 [J]. 生态学报, 2019, 39(18): 6738−6744.
Lin W Q, Cai J H, Xue L. Responses of *Cinnamomum camphora* seedling growth and leaf traits to additions of nitrogen and phosphorus under different densities[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(18): 6738−6744.

[50] Smith E A, Collette S B, Boynton T A, et al. Developmental contributions to phenotypic variation in functional leaf traits within quaking aspen clones[J]. Tree Physiology, 2011, 31(1): 68−77.

[51] Damián X, Fornoni J, Domínguez C A, et al. Ontogenetic changes in the phenotypic integration and modularity of leaf functional traits[J]. Functional Ecology, 2018, 32(2): 234−246.

[52] Song Z P, Liu Y H, Su H X, et al. N-P utilization of *Acer mono* leaves at different life history stages across altitudinal gradients[J]. Ecology and Evolution, 2019, 10: 1−12.

[53] Henn J J, Danmschen E I. Plant age affects intraspecific variation in functional traits[J]. Plant Ecology, 2021, 222(6): 669−680.

（责任编辑 范 娟 赵田芸
责任编委 孟 平）