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

北京百花山落叶阔叶林群落内木本植物的叶片功能性状变异特征

高永龙 孙艳丽 徐铭泽 刘杉

Variation characteristics in leaf functional traits of woody plants in deciduous broadleaved forest community in Baihua Mountain of Beijing

Gao Yonglong, Sun Yanli, Xu Mingze, Liu Shan

引用本文:
高永龙, 孙艳丽, 徐铭泽, 刘杉. 北京百花山落叶阔叶林群落内木本植物的叶片功能性状变异特征[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(4):40–51. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220462
Gao Yonglong, Sun Yanli, Xu Mingze, Liu Shan. Variation characteristics in leaf functional traits of woody plants in deciduous broadleaved forest community in Baihua Mountain of Beijing[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(4):40–51. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220462

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220462

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

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

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

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

中国东北部典型树种功能性状地理变异规律研究

Geographical variations of functional traits of typical tree species in northeastern China

北京林业大学学报, 2019, 41(3): 42–48. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20180352

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

基于分层的典型中亚热带天然阔叶林的种间关联性

Study on interspecific associations of typical mid–subtropical natural broadleaved forest based on stratification

北京林业大学学报, 2017, 39(12): 10–16. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20170182

DOI:10.12171/j.1000−1522.20220462

北京百花山落叶阔叶林群落内木本植物的叶片功能性状变异特征

高永龙[1] 孙艳丽[1] 徐铭泽[2] 刘 杉[2]
（1. 北京市园林绿化规划和资源监测中心，北京市林业碳汇与国际合作事务中心，北京 101118；
2. 北京林业大学水土保持学院，北京 100083）

摘要:【目的】通过揭示不同生活型植物叶片形态结构性状与生化性状的变异特征、变异来源，以及各功能性状间的相互关系，为阐明典型温带落叶阔叶林木本植物的共存机制提供理论依据。**【方法】**本研究于 2021 年 7—8 月，以北京百花山自然保护区落叶阔叶林内 23 种落叶木本植物为研究对象，分析灌木（12 种）、乔木（11 种）2 种生活型植物 8 个关键叶片功能性状的变异特征与相互关系，进一步探讨了叶片性状的变异来源和基于叶片性状的植物生态适应策略。**【结果】**（1）乔木、灌木 2 种生活型植物在叶片碳、氮、磷含量，叶片相对含水量和叶组织密度方面没有显著差异，乔木的比叶面积显著低于灌木，其叶厚度和叶干物质含量显著高于灌木。（2）对于大多数叶性状而言，物种变异是解释叶片功能性状变异的主要因素。影响叶厚度与比叶面积变异的主要因素均是物种和生活型，叶干物质含量的变异由物种、个体和生活型三者共同解释。（3）大部分灌木植物位于叶经济谱中快速投资–收益型物种的一端，而乔木物种位于缓慢投资–收益型物种的一端，表明群落内植物在适应环境差异时存在不同的性状权衡策略，比叶面积是划分 2 种生活型植物生态策略的关键叶性状。**【结论】**不同生活型植物通过优化结构性状组合，适应冠层垂直梯度的资源再分配，生境的细微环境差异将会促进群落共存和植物的生态位分化。

关键词：叶片功能性状；种间变异；乔木；灌木；落叶阔叶林；物种共存
中图分类号：S792；Q948.1 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2024)04−0040−12
引文格式：高永龙，孙艳丽，徐铭泽，等. 北京百花山落叶阔叶林群落内木本植物的叶片功能性状变异特征［J］. 北京林业大学学报，2024，46(4)：40−51. Gao Yonglong, Sun Yanli, Xu Mingze, et al. Variation characteristics in leaf functional traits of woody plants in deciduous broadleaved forest community in Baihua Mountain of Beijing[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(4): 40−51.

Variation characteristics in leaf functional traits of woody plants in deciduous broadleaved forest community in Baihua Mountain of Beijing

Gao Yonglong[1] Sun Yanli[1] Xu Mingze[2] Liu Shan[2]
(1. Beijing Forestry and Parks Planning and Resource Monitoring Center, Beijing Forestry Carbon and International Cooperation Affairs Center, Beijing 101118, China;
2. School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: ［**Objective**］ This study aimed to provide a theoretical basis for elucidating the coexistence mechanism of typical temperate deciduous broadleaved woody plants by revealing the variation characteristics, sources of variation, and interrelationships among functional traits of leaf morphology and biochemical traits of different life forms of plants. ［**Method**］ We investigated 8 leaf functional traits for 23 woody plants, including 12 shrubs and 11 trees in a deciduous broadleaved forest in Baihuashan Nature

收稿日期: 2022−11−14 **修回日期:** 2023−03−30
基金项目: 国家重点研发计划项目（2020YFA0608103），北京园林绿化生态系统监测网络项目（GJH-2023-027）。
第一作者: 高永龙，高级工程师。主要研究方向：植物生理生态、碳汇研究、生态监测与森林经营。Email: w15901560@139.com 地址：101118 北京市通州区宋庄南三街 211 号。
责任作者: 孙艳丽，高级工程师。主要研究方向：植物生理生态、碳汇研究、生态监测与森林经营。Email: 85638687@qq.com 地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

Reserve in Beijing, analyzed the variation characteristics of the leaf functional traits and relationships between these traits, and further examined the driving forces of the variations and plant ecological adaptation strategies. [**Result**] (1) There was no significant difference in leaf carbon, nitrogen and phosphorus content, leaf relative water content and leaf tissue density between tree and shrub species. However, the specific leaf area of tree species was significantly lower than that of shrub species, and leaf thickness and leaf dry matter content were significantly higher than that of shrub species. (2) For most leaf traits, species was the best factor to explain the variation in leaf functional traits. The variations in leaf thickness and specific leaf area mainly came from species itself and life form, and the variation in leaf dry matter content was explained by species, individuals and life form. (3) In addition, the results of trait information axis showed that most shrub species were located at the end of the fast investment income of the leaf economic spectrum, while tree species were located at the end of the slower investment income. These differences indicated that there were diverse trade-off strategies for plant traits to adapt to environmental heterogeneity, and according to our findings, the specific leaf area was the key variable to divide the ecological strategies of two life-form plants. [**Conclusion**] Different life-form woody plants can acclimate to the resource variation along a vertical canopy gradient by optimizing a combination of leaf structural traits. The slight environmental differences between habitats will accelerate niche differentiation of coexisting plants in the community.

Key words: leaf functional trait; interspecific variation; tree; shrub; deciduous broadleaved forest; species coexistence

功能性状目前被广泛接受的定义为：植物体具有的对其定植、存活、生长、繁殖、死亡和最终适合度存在显著影响的形态、生理和物候等属性[1−2]。叶片作为植物与环境直接接触面积最大的器官，叶片功能性状的变异可以反映植物对生境的综合适应。叶经济谱理论（leaf economics spectrum，LES）自提出以来便引起了学界的广泛关注，该理论以关键叶片结构、化学与生理性状间的耦合关系为基础，通过一系列性状组合，量化了维管植物资源获取的性状权衡策略[3]。谱的一端代表植物的“快速投资–收益型”策略，拥有该特征的物种具有廉价的组织投资和快速的投资回报，而另一端代表植物的“缓慢投资–收益型”策略，这些物种具有昂贵的组织投资和较慢的投资回报等性状特征[4]。

在众多的叶片性状中，那些涉及植物资源利用、防御机制和叶片营养等方面的经济性状通常作为叶经济谱的核心性状被广泛使用，其中性状的变异程度，以及性状与性状间的内在联系是研究的热点之一[5−6]。例如：比叶面积是表征植物生长状况的重要指标，通常与叶片光合能力和植物生长速率正相关[7]；叶片相对含水量和叶组织密度反映了植物的抗旱性和韧性，均与比叶面积和叶厚度呈负相关，与叶片寿命正相关[8]；叶片化学计量特征，如氮、磷含量能反映植物的资源获取状况，反映叶片在投资与存储间的平衡关系[9]。这些研究表明，性状的变异并不是独立存在的，而是更倾向于网状关联的，探讨性状及其功能之间的相互联系对于深入理解群落共建和物种共存的机制提供了新的窗口。

近年来，叶经济谱理论尽管在全球或区域尺度已经得到广泛的验证[10−11]，但目前仍不清楚在大的空间尺度下得到的叶片性状变异规律，是否同样适用于解释局地或微小生境植物群落的适应策略，关于后者的研究缺乏大量田间数据的支撑。近期的一些研究结果对于叶经济谱理论的适用范围提出了挑战。特定生境中一些植物叶片结构性状，如比叶重与叶氮含量、叶磷含量的关系可能是解耦的[12]。委内瑞拉热带常绿落叶混交林中，具有高叶氮浓度的植物具有较低的单位质量的净光合速率、光合氮利用效率和比叶面积，这与叶经济谱给出的预期关系相反[13]。即使是同一种植物，典型荒漠优势灌木黑沙蒿（*Artemisia ordosica*）叶性状的投资–再收益策略随着生境的变化而变化[14]。这些研究结果表明，基于性状的植物叶经济谱理论需要协调不同时空尺度的兼容问题[15]。特别是在局地环境中，共存植物的性状变异模式可能会因为环境承压、生物之间的相互竞争而发生改变，这意味着在评估更小尺度的植物性状权衡策略时，需要与个体发育过程、植物功能型特征和局部气候等诸多因素联系起来[16−18]。

另一方面，目前对于叶片功能性状变异来源的理解仍存在一定的分歧。一般认为，群落中植物功能性状变异取决于物种[19]。种内的个体性状差异通常较小，在一些较大的空间尺度可以忽略不计[20]。但一些观点认为：种内性状变异在促进物种共存方面起到了关键作用，不考虑种内性状变异将会低估

物种间生态位，并造成功能性状重叠[21−22]。另有研究表明：不同功能性状的变异来源受多重因素驱动[23]，植物功能性状的变异程度反映了对环境的综合适应。例如：在常绿落叶阔叶混交林中，比叶面积的变化主要来源于叶习性，而其他叶性状指标变化主要由种间差异导致[24]。格氏栲（*Castanopsis kawakamii*）天然林林窗植物叶氮含量由种内性状变异主导，叶磷含量则主要受林窗大小影响[25]。植物功能性状变异的机制是复杂多变的，目前学界对于性状可塑性变化的认知主要依赖于特定的物种、群落特征和环境信息。

在树冠密集的温带森林中，生长季期间，从树冠顶部到底部的光照可用性变化可以达到 10～50 倍[26]。位于高大乔木冠层上部的叶片遮蔽了林下灌木整个植株，并产生了强烈的光照梯度，这种光资源分配的垂直差异可能驱动了林下灌木的性状权衡，同时加强了不同生活型植物在叶片形态构建与资源获取方面的性状差异[18]。目前对于林下灌木如何长期适应这种环境差异仍未达成共识。有研究称，低光照环境显著降低了植物叶片的比叶重、叶厚度、净光合速率和暗呼吸速率，耐阴性强的资源保守型灌木预计将在光线不足的生境中占据优势[9,27]。另有研究表明，林下灌木通过增加比叶面积和地上生物量等适应策略，来提升对林下间隙光斑的利用，以提高光合碳同化和资源利用效率[28]。此外，灌木或草本型植物的种间和种内竞争可能会随着可获得的资源减少而增加，导致同一生活型植物的种间变异幅度增加，性状变异权衡趋于多样化[17,29]。总体而言，当下对于不同生活型植物的性状研究多集中在亚热带阔叶林[30−31]、温带荒漠草原[32]等植被类型，针对温带落叶阔叶林群落植物的研究还较少。

百花山自然保护区位于北京西部山区，是以暖温带次生落叶阔叶林生态系统为主的自然保护区。特殊的地理位置和典型的山地垂直森林生态系统，使其成为华北土石山区植被结构、生物多样性最为丰富的地区之一[33]。本研究以北京百花山落叶阔叶林 23 种木本植物为研究对象，研究乔木与灌木不同生活型植物叶片比叶面积、叶厚度、叶组织密度、叶片相对含水量和叶干物质含量 5 个结构性状，叶氮含量、叶磷含量和叶碳含量 3 个化学性状的变异特征、变异来源，以及各功能性状间的相互关系。拟探讨如下科学问题：（1）百花山落叶阔叶林群落内，不同生活型木本植物的叶片功能性状是否存在显著差异？（2）哪些叶片功能性状的变异可以指示乔木与灌木植物在生态适应策略方面的差异？该结果将为阐明典型温带落叶阔叶林木本植物的共存机制提供理论依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

百花山国家级自然保护区位于北京市门头沟区清水镇境内（115°25′～115°42′E，39°48～40°05′N），属于太行山脉北端。该保护区占地面积为 21 743.1 hm^2，主峰海拔 1 991 m。气候类型为温带大陆性气候，年均温 6～7 ℃，年降水量 450～720 mm，雨季（6—8 月）降水量约占全年总量的 70% 左右。

该区域土壤类型以褐土为主，主要的植被类型为暖温带落叶阔叶林。林内具有明显的垂直冠层结构。乔木层高度 7～15 m 左右，盖度 70%～75%。优势树种包括白桦（*Betula platyphylla*）、黑桦（*Betula dahurica*）、榆树（*Ulmus pumila*）、核桃楸（*Juglans mandshurica*）和蒙古栎（*Quercus mongolica*）等。灌木层一般 3 m 以下，盖度约 30%。常见物种包括土庄绣线菊（*Spiraea pubescens*）、溲疏（*Deutzia scabra*）和牛叠肚（*Rubus crataegifolius*）等。草本层高度一般 50 cm 以下，盖度在 20% 左右，主要物种有披针叶苔草（*Carex lanceolata*）、野青茅（*Deyeuxia arundinacea*）、知风草（*Eragrostis ferruginea*）等。

1.2 样品采集与功能性状指标测定

2021 年 7—8 月，在百花山国家级自然保护区的天然落叶阔叶林内（海拔 1 000～1 400 m），布设了 5 个不连续的 100 m × 100 m 的大样地，在其中随机布设 3 个 30 m × 20 m 的样方，距离林分边缘 > 30 m，总计 15 个标准样方。进行常规群落学调查时，记录样方中所有胸径（DBH）≥ 1 cm 的木本植物（灌木和乔木）的胸径、冠幅、高度、相对坐标和生境信息等。调查结果（表 1）显示：共采集了 12 种灌木和 11 种乔木，涵盖 13 科 17 属，所有物种叶习性均为落叶。

根据标准化的功能性状测定手册[34−35]，对样方内木本植物进行叶样采集。首先每个物种随机挑选 5 个个体进行采样，当样方中某个物种的个体数不足 5 个时，则全部进行采样。对于乔木植物，利用高枝剪采集树冠上部全光照条件下的完整枝条 2～3 根，每根枝条上选取健康、无病虫害的完整叶片 10～20 片。灌木直接在样株上采样，叶片选择标准和数量与乔木保持一致。本文选择 8 种具有代表性的叶片功能性状，来反映区域内木本植物的生态适应策略，所选植物叶功能性状指标及其主要功能生态含义见表 2。

选取 5 枚完全展开的成熟新叶，在叶片沿主脉方向，避开叶片主脉，随机选择 5 个不同部位，使用

表 1　百花山自然保护区内 23 种木本植物的基本信息

Tab. 1　Basic information of 23 woody plants in Baihua Mountain Nature Reserve

物种 Species	科名 Family name	生活型 Life form
大叶胡枝子 *Lespedeza davidii*	豆科 Leguminosae	灌木 Shrub
胡枝子 *Lespedeza bicolor*	豆科 Leguminosae	灌木 Shrub
光萼溲疏 *Deutzia glabrata*	虎耳草科 Saxifragaceae	灌木 Shrub
溲疏 *Deutzia scabra*	虎耳草科Saxifragaceae	灌木 Shrub
瘤枝卫矛 *Euonymus verrucosus*	卫矛科 Celastraceae	灌木 Shrub
栓翅卫矛 *Euonymus phellomanus*	卫矛科 Celastraceae	灌木 Shrub
六道木 *Abelia biflora*	忍冬科 Caprifoliaceae	灌木 Shrub
长白忍冬 *Lonicera ruprechtiana*	忍冬科 Caprifoliaceae	灌木Shrub
牛叠肚 *Rubus crataegifolius*	蔷薇科 Rosaceae	灌木 Shrub
土庄绣线菊 *Spiraea pubescens*	蔷薇科 Rosaceae	灌木Shrub
绣线菊 *Spiraea salicifolia*	蔷薇科 Rosaceae	灌木 Shrub
巧玲花 *Syringa pubescens*	木犀科 Oleaceae	灌木Shrub
华北落叶松 *Larix gmelinii* var. *principis-rupprechtii*	松科 Pinaceae	乔木Tree
黑桦 *Betula dahurica*	桦木科 Betulaceae	乔木 Tree
白桦 *Betula platyphylla*	桦木科 Betulaceae	乔木 Tree
白腊 *Fraxinus chinensis*	木犀科 Oleaceae	乔木 Tree
核桃楸 *Juglans mandshurica*	胡桃科 Juglandaceae	乔木 Tree
黄榆 *Ulmus macrocarpa*	榆科 Ulmaceae	乔木 Tree
裂叶榆 *Ulmus laciniata*	榆科 Ulmaceae	乔木 Tree
榆树 *Ulmus pumila*	榆科 Ulmaceae	乔木Tree
蒙古栎 *Quercus mongolica*	壳斗科 Fagaceae	乔木 Tree
五角枫 *Acer pictum* subsp. *mono*	槭树科 Aceraceae	乔木 Tree
山杨 *Populus davidiana*	杨柳科 Salicaceae	乔木 Tree

表 2　所选植物叶功能性状指标及其主要功能

Tab. 2　Selected plant leaf functional traits and their main functions

叶性状类型 Type of leaf trait	变量 Variable	英文缩写 English abbreviation	单位 Unit	生态学含义 Ecological implication
生物化学性状 Biochemical trait	叶氮含量 Leaf nitrogen content	LNC	%	资源获取和衡量光合潜力 Resource acquisition and photosynthetic potential evaluation
	叶碳含量 Leaf carbon content	LCC	%	构建和防御 Building and defense
	叶磷含量 Leaf phosphorus content	LPC	%	资源获取和生长代谢 Resource acquisition and growth metabolism
形态结构性状 Morphological and structural trait	叶厚度 Leaf thickness	L_t	mm	生存策略以及光合呼吸、蒸腾相关的碳成本 Survival strategy and carbon costs related to photosynthetic respiration and transpiration
	叶干物质含量 Leaf dry matter content	LDMC	g/g	抗逆性和对抗物理危害(如食草动物、风、冰雹)的防御能力 Resistance and defense capability against physical hazards such as herbivores, wind, and hail
	比叶面积 Specific leaf area	SLA	cm^2/g	植物的生长状况、资源获取及叶片截获光的能力 Growth status, resource acquisition, and capture light ability of plants
	叶片相对含水量 Leaf relative water content	LRWC	g/cm^2	植物的水分状况、抗旱性及环境适应 Water status, drought resistance, and environmental adaptation of plants
	叶组织密度 Leaf tissue density	LTD	g/cm^3	叶片的韧性和抗逆性 Toughness and stress resistance of leaves

精度为 0.01 mm 的电子数显游标卡尺测量其叶厚度。采用叶面积仪(LI-COR 3000C Area Meter，LI-COR，Lincoln，USA)测定每个叶片面积。叶体积为叶面积与叶厚度的乘积。将叶片放入水中，在 5 ℃

的黑暗环境中储藏 12 h[36]，取出后迅速用吸水纸吸去叶片表面的水分，使用万分之一电子天平测定其饱和鲜质量，接着随后将叶片装入信封置于 80 ℃烘箱中，72 h 至质量恒定，称取叶干质量。分别计算比叶面积（叶面积/干质量，cm^2/g），叶干物质含量（干质量/饱和鲜质量，g/g），叶片相对含水量（（鲜质量–干质量）/（饱和鲜质量–干质量），%），叶组织密度（叶干质量/叶体积，g/cm^3）。采用元素分析仪（Vario Max CN Element analyzer，Elementar，Germany）测定叶片的全碳、全氮和全磷含量。

1.3 数据分析

采用 Shapiro-Wilk 函数对性状数据进行正态分布检验，不满足正态分布的数据通过 log 函数进行标准化处理。使用变异系数表征物种间叶片功能性状的变异程度。采用独立样本 *t* 检验分析灌木和乔木 2 种生活型植物功能性状间的差异是否显著，数据集由每个物种性状的平均值构成。

采用混合效应模型分析生活型、物种和个体对植物叶片功能性状变异的影响。其中，生活型（乔木和灌木）设置为固定效应，物种和个体为随机效应。对 3 个嵌套尺度的功能性状变异进行方差分解，分别计算上述因素对性状变异的相对贡献[19,24]。

利用 Pearson 相关分析检验 23 种木本植物不同性状间的相关性，在相关分析中统计所有物种性状的相关程度，不区分灌木和乔木物种。采用标准化主轴分析检验两两性状关系在灌木与乔木间的差异。采用主成分分析对 8 个叶片功能性状包含的综合信息进行提取，检验木本植物叶片功能性状的分布特征和共变模式[37]。上述统计分析与画图均在 R 语言 4.1.0 中完成。所有显著性水平均设置为 $P = 0.05$。

2 结果与分析

2.1 叶功能性状的变异特征

8 个叶片功能性状的种间差异特征如图 1 和表 3 所示。总体而言，叶干物质含量和比叶面积的变异系数最高（48.0% 和 45.2%），叶磷含量、叶厚度、叶组织密度次之（均在 30% 左右），叶氮含量和叶片相对含水量的变异系数较低（18.2% 和 19.3%），而叶碳含量变异系数最低（变异系数 < 5%）（表 3）。独立样本 *t* 检验结果（图 1）表明，乔木植物在叶氮含量、叶碳含量、叶磷含量、叶片相对含水量和叶组织密度方面与灌木植物没有显著差异，但乔木植物的叶厚度和叶组织密度均值显著高于灌木均值，其比叶面积均值显著低于灌木均值。

百花山和全国其他典型研究区的植物叶片氮、磷含量、氮磷比如表 4 所示。百花山木本植物的叶氮含量和叶磷含量的平均值分别为 2.30% 和 0.14%，低于北京和周边植物平均水平。与全国陆生植物的平均水平相比，百花山木本植物的叶氮含量要更高，但叶磷含量略低。氮磷比（N∶P）反映了植物的生长受限状况，N∶P 大于 16 表示植物生长受磷限制，N∶P 小于 14 表示植物受氮限制，N∶P 在 14 ~ 16 时，受氮磷的共同限制[38]。本研究发现：百花山 23 种木本植物 N∶P 的平均值为 16.43，接近全国陆生植物的平均水平。表明与其他地区的木本植物相比，该区域植被的生长普遍受到磷的生长限制。

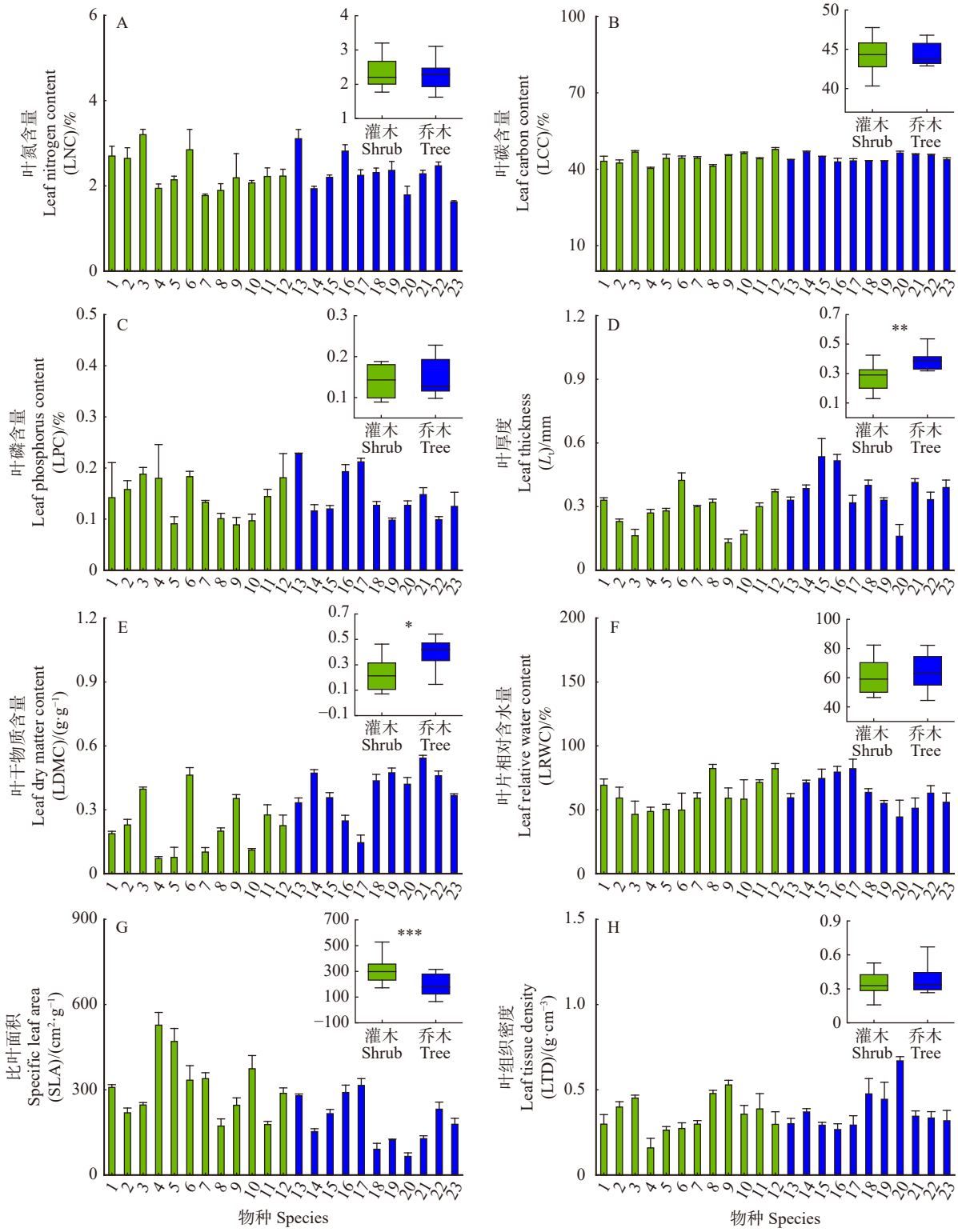
2.2 功能性状的变异性来源

嵌套式方差分析结果表明，生活型、物种和个体对 8 个功能性状的变异具有不同效应（图 2）。叶氮含量、叶碳含量、叶磷含量、叶片相对含水量和叶组织密度的变异主要来源于物种（65.6% ~ 85.1%），生活型对于上述叶片功能性状变异的贡献率普遍较低（< 10%）。物种和生活型共同主导了叶厚度和比叶面积变异，物种解释了叶厚度和比叶面积变异的 52.1% 和 49.6%，生活型分别解释了叶厚度和比叶面积变异的 39.2% 和 37.7%。叶干物质含量的变异受物种、个体和生活型共同影响，其分别解释了叶干物质含量变异的 44.1%、27.1% 和 20.3%。

2.3 叶功能性状的相关性

表 5 显示：叶氮含量与叶磷含量呈显著正相关；叶组织密度与叶厚度和比叶面积呈显著负相关，与叶干物质含量呈显著正相关；叶厚度与叶片相对含水量呈显著正相关；比叶面积与叶干物质含量存在显著负相关。SMA 检验结果表明，比叶面积–干物质含量、比叶面积–叶组织密度、叶组织密度–叶干物质含量、叶组织密度–叶厚度、叶氮含量–叶磷含量和叶片相对含水量–叶厚度 6 组叶性状的 SMA 回归斜率在灌木和乔木之间差异并不显著（表 6）。此外，叶片相对含水量–叶厚度的正线性关系仅在乔木植物中显著（$P < 0.05$），在灌木植物中不显著（$P > 0.05$）。叶组织密度–叶干物质含量的正相关关系分别在灌木和乔木中均不显著（$P > 0.05$）。

主成分分析结果显示了不同生活型木本植物的性状变异内在规律。图 3 显示：主成分 1 和主成分 2 分别解释了 8 个叶性状变异总方差的 33.4% 和 22.1%，总解释度为 55.5%；相比灌木物种，乔木物种表现出了更好的聚集性。表 7 显示：主成分 1 主要与叶氮含量、叶磷含量和叶组织密度正相关，与叶碳含量和比叶面积负相关。主成分 2 主要与叶氮含量和比叶面积正相关，与叶厚度和叶干物质含量负相关。结合图 3 和表 7 结果可知，乔木物种大部分的功能性状沿着 PC1 轴发生变化，即乔木的叶片功能



1. 大叶胡枝子; 2. 光萼溲疏; 3. 胡枝子; 4. 瘤枝卫矛; 5. 六道木; 6. 牛叠肚; 7. 栓翅卫矛; 8. 溲疏; 9. 土庄绣线菊; 10. 绣线菊; 11. 长白忍冬; 12. 巧玲花; 13. 榆树; 14. 白桦; 15. 白腊; 16. 核桃楸; 17. 黑桦; 18. 黄榆; 19. 裂叶榆; 20. 华北落叶松; 21. 蒙古栎; 22. 五角枫; 23. 山杨。*、**和***分别代表灌木与乔木在 $P < 0.05$、$P < 0.01$ 和 $P < 0.001$ 水平存在显著差异。1, *Lespedeza davidii*; 2, *Deutzia glabrata*; 3, *Lespedeza bicolor*; 4, *Euonymus verrucosus*; 5, *Abelia biflora*; 6, *Rubus crataegifolius*; 7, *Euonymus phellomanus*; 8, *Deutzia scabra*; 9, *Spiraea pubescens*; 10, *Spiraea salicifolia*; 11, *Lonicera ruprechtiana*; 12, *Syringa pubescens*; 13, *Ulmus pumila*; 14, *Betula platyphylla*; 15, *Fraxinus chinensis*; 16, *Juglans mandshurica*; 17, *Betula dahurica*; 18, *Ulmus macrocarpa*; 19, *Ulmus laciniata*; 20, *Larix gmelinii* var. *principis-rupprechtii*; 21, *Quercus mongolica*; 22, *Acer pictum* subsp. *mono*; 23, *Populus davidiana*. *, **, and *** represent significant differences between shrubs and trees at the levels of $P < 0.05$, $P < 0.01$, and $P < 0.001$, respectively.

图 1　百花山典型木本植物叶片功能性状的种间差异

Fig. 1　Interspecific differences in functional traits of typical woody plant leaves in Baihua Mountain

表 3 北京百花山 23 种木本植物叶片功能性状统计特征

Tab. 3 Statistical characteristics of leaf functional traits of 23 woody plants in Baihua Mountain, Beijing

统计特征 Statistical characteristics	LNC/%	LCC/%	LPC/%	L_t/mm	LDMC/(g·g^{-1})	LRWC/%	SLA/(cm^2·g^{-1})	LTD/(g·cm^{-3})
平均值 ± 标准偏差 Mean ± standard deviation	2.3 ± 0.4	44.3 ± 1.8	0.10 ± 0.04	0.3 ± 0.1	0.30 ± 0.10	62.4 ± 12.0	251.0 ± 114.0	0.4 ± 0.1
最小值 Min. value	1.6	40.3	0.09	0.1	0.07	44.4	65.4	0.2
最大值 Max. value	3.2	47.8	0.20	0.6	0.50	82.3	527.7	0.7
变异系数 Coefficient of variation/%	18.2	4.1	28.7	32.8	48.0	19.3	45.2	30.3

表 4 百花山 23 种木本植物叶氮、磷含量、氮磷比与其他研究结果比较

Tab. 4 Comparison of leaf nitrogen and phosphorus content and the ratio of nitrogen to phosphorus of 23 woody plants in Baihua Mountain with other studies

研究区 Study area	物种数 Species number	LNC/%	LPC/%	N:P	参考文献 Reference
北京百花山 Baihua Mountain, Beijing	23	2.30	0.14	16.43	
科尔沁沙地 Horqin Sandy Land	52	2.47	0.26	10.40	[32]
金沙江干热河谷 Dry Hot Valley of Jinsha River	22	2.05	0.26	8.03	[39]
江西武夷山 Wuyi Mountain, Jiangxi	14	1.71	0.09	19.73	[30]
青藏高原东缘 Eastern margin of the Qinghai-Tibet Plateau	29	1.31	0.14	10.31	[40]
云南普洱 Pu'er, Yunnan	152	2.09	0.14	16.50	[31]
吉林长白山 Changbai Mountain, Jilin	48	2.15	0.22	10.81	[41]
北京和周边地区 Beijing and surrounding areas	358	2.61	0.20	13.90	[42]
全国陆生植物 National terrestrial plants	753	2.02	0.15	16.30	[43]

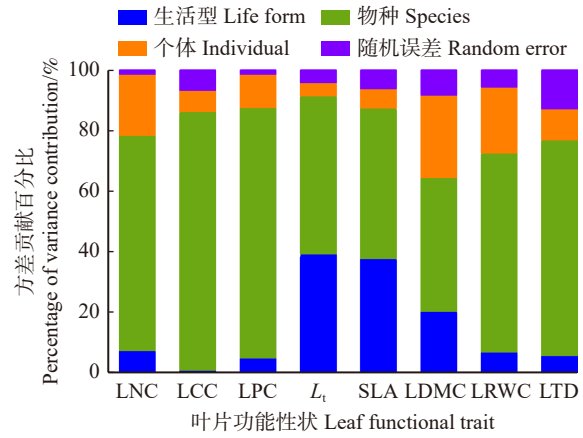


图 2 生活型、物种和个体对植物叶片功能性状变异的贡献

Fig. 2 Contribution of life form, species and individuals to the variation of plant leaf functional traits

性状朝着更高的叶氮含量、叶磷含量和叶组织密度，更小的叶碳含量和比叶面积的性状组合模式演变。而灌木类型植物沿着更高的叶氮含量和比叶面积，更小的叶厚度和叶干物质含量的 PC2 轴发生变化。不同生活型木本植物的性状变异特征反映了乔木和灌木植物在生态适应策略上的趋异表现。

3 讨 论

3.1 叶功能性状的变异特征

群落内植物可以通过性状可塑性变化来平衡资源竞争带来的负面影响，其性状变异的幅度一定程度上反映了植物生态适应性范围。一些研究发现：不同叶性状间的种间变异幅度差异非常大，即使是同一性状，其在时空尺度的变异程度差异也很大[38,44]。

表 5 叶片功能性状的 Pearson 相关系数

Tab. 5 Pearson correlation coefficients of leaf functional traits

叶片功能性状 Leaf functional trait	LNC	LCC	LPC	L_t	LDMC	LRWC	SLA
LCC	0.01						
LPC	0.56**	−0.14					
L_t	0.08	−0.15	0.20				
LDMC	0.21	0.39	−0.10	0.25			
LRWC	−0.05	−0.10	0.12	0.46*	−0.23		
SLA	0.09	−0.24	0.24	−0.13	−0.75**	−0.09	
LTD	−0.14	0.27	−0.39	−0.49*	0.43*	−0.18	−0.73**

注：*代表两两叶片性状在$P < 0.05$水平存在显著相关；**代表两两叶片性状在$P < 0.01$水平存在显著相关。Notes: * represents significant correlations between pairwise leaf traits at the level of $P < 0.05$. ** represents significant correlations between pairwise leaf traits at the level of $P < 0.01$.

表 6　灌木与乔木组间两两叶片性状关系的 SMA 检验

Tab. 6　SMA test for the relationship of pairwise leaf traits between shrubs and trees

类别 Category	生活型 Life form	R^2	P	斜率 Slope	95%置信区间 95% confidence interval
SLA-LDMC	灌木 Shrub	0.30	< 0.05	-854.08_a	（−488.72，−1 492.56）
	乔木 Tree	0.59	< 0.001	-732.46_a	（−4 467.08，−1 179.86）
SLA-LTD	灌木 Shrub	0.66	< 0.01	$-1\,046.08_a$	（−1 564.72，−699.35）
	乔木 Tree	0.65	< 0.001	-716.80_a	（−1 102.74，−465.93）
LTD-LDMC	灌木 Shrub	0.23	0.12	0.82_a	（0.45，1.47）
	乔木 Tree	0.17	0.21	1.04_a	（0.55，1.97）
LTD-L_t	灌木 Shrub	0.29	< 0.05	-1.20_a	（−2.11，−0.68）
	乔木 Tree	0.50	< 0.05	-1.16_a	（−1.93，−0.70）
LRWC-L_t	灌木 Shrub	0.13	0.26	142.13_a	（76.57，263.81）
	乔木 Tree	0.34	< 0.05	118.57_a	（66.43，211.65）
LNC-LPC	灌木 Shrub	0.29	< 0.05	11.29_a	（6.44，19.81）
	乔木 Tree	0.34	< 0.05	9.39_a	（5.27，16.74）

注：相同小写字母表示SMA回归斜率在灌木和乔木间差异不显著。Note: the same lowercase letters indicate that there is no significant difference in SMA regression slope between shrubs and trees.

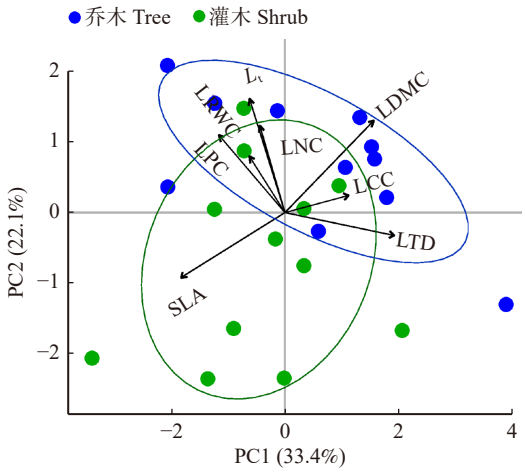


图 3　叶片功能性状的主成分分析

Fig. 3　Principal components analysis (PCA) of leaf functional traits

表 7　PCA 主成分载荷的差异

Tab. 7　Differences in PCA principal component load scores

叶片功能性状 Leaf functional trait	主成分1 Principal component 1	主成分2 Principal component 2
LNC	0.46	0.28
LCC	−0.25	−0.05
LPC	0.48	0.03
L_t	0.05	−0.51
LDMC	0.12	−0.54
LRWC	0.21	−0.10
SLA	−0.26	0.47
LTD	0.37	0.01

本研究发现：百花山木本植物的 8 个叶功能性状的变异幅度范围为 4.1% ~ 45.2%，其中叶碳含量的种间变异性最低，叶干物质含量最高。总体而言，叶片生化性状（叶氮含量、叶磷含量和叶碳含量）的变异程度普遍低于叶片形态结构性状，这表明叶片生化性状倾向于惰性性状一类，其变化可能受到场地土壤养分有效性的限制。

另一方面，灌木和乔木植物作为温带落叶阔叶林的主体部分，其生长特性和性状变异特征受人为干扰、地形地貌等诸多因素的共同影响，区分同一生境下不同生活型植物的性状适应差异，对于深入理解群落内物种共存的生态学机制具有重要意义[15]。本研究发现：除了灌木的比叶面积、叶厚度和叶干物质含量与乔木存在显著差异，其他性状在不同生活型间均没有显著差异，这与目前在亚热带阔叶林中的多数研究结果不一致[11,45]。在百花山落叶阔叶林内，乔木与灌木在个体高度和根系深度方面存在显著的差异，这导致了不同生活型植物在性状变异的选择上存在权衡，不同生活型植物主要是通过调整资源获取相关的结构性状，来适应局部的环境差异，如光照、土壤水分在林内垂直空间上的差异[29,46]。

3.2　叶功能性状的变异来源

一项整合全球 629 个群落（或地块）的研究表明：种内变异大约占群落性状总变异的 25% ~ 32%，并且随着物种丰富度和空间范围的增加，性状种内变异的程度随之减少[20]。在局部环境中，对于叶性状变异来源的研究正逐渐由种间和种内水平，向生活型、叶习性和科属等更细致的分类水平延伸[28,47]。有研究认为，叶片生化性状比形态性状具有更高的种内性状变异[48]。高山植物的叶磷含量变异主要由个体（即种内）和亲缘关系（如科属）两大因素驱动，

而叶碳含量的变异主要是由物种变异引起的[19]。在本研究中，对于 8 个叶性状而言，个体变异对于叶性状变异的解释度普遍较低（4% ~ 27%），这与桂林岩溶石山青冈（*Quercus glauca*）群落植物性状的低种内变异性的结果相似[11]。

本研究表明，物种对各性状变异的解释度最高（44% ~ 85%），这与之前的研究结果一致[8,19]。表明百花山木本植物叶性状主要受到遗传因素限制，种间变异对群落构建和维持生物多样性起到了主导作用。此外，研究发现，生活型对共存木本植物叶性状变异的影响随着叶性状指标的变化而变化。生活型对叶厚度和比叶面积变异的解释度仅次于物种（37% ~ 39%），表明木本植物的叶厚度和比叶面积变异主要来自于不同生活型植物间的差异，而非同一种生活型植物内的种间差异。不同于亚热带常绿落叶阔叶混交林，植物叶干物质含量的变化主要来源于种间变异和种内变异的结果[24]，百花山木本植物的叶干物质含量变异由物种、个体和生活型共同决定，生活型对其叶干物质含量变异的解释度略低于个体水平（图 2）。这意味着，对于暖温带落叶阔叶林，仅考虑植物的种内差异和种间差异，将会高估相同生活型植物叶干物质含量的整体变异性。

3.3 叶功能性状间的相互关系与生态策略

叶片性状间的相互关系为建立叶尺度的生态经济框架提供了基础，丰富了人们对于环境变化引起植物组织变化的理解。本研究发现，叶氮含量与叶磷含量具有显著正相关关系，该结果与北京周边地区的研究发现一致[35]。比叶面积和叶干物质含量是比较生态学中描述植物生态行为的首选指标，通常被看作植物在资源获取变异轴的 2 个对立的方向（即获得型与保守型）。在不同群落类型中，比叶面积与叶干物质含量被证实存在显著的负相关关系[49−50]。我们的结果与前人研究结果一致。针对桂林喀斯特地区主要木本植物的研究发现，叶组织密度与比叶面积和叶干物质含量的变化密切[8,11]。本研究发现：在不考虑生活型的情况下，百花山群落木本植物的叶组织密度均随着叶干物质含量的增加而增加，共存植物的叶性状适应策略趋于保守。但就灌木或乔木同一生活型植物而言，两种性状间的正相关关系并不显著，这表明叶组织密度与叶干物质含量的协同变异主要是由于乔木与灌木之间的性状差异所决定的。类似的，以往的研究认为，叶厚度越大的植物，叶片相对含水量普遍更高，这是由于较厚的叶片增加了叶片内部水分向叶表面扩散的距离或阻力，从而降低植物内部水分散失[28]。本研究中，叶片相对含水量与叶厚度的正相关关系仅在乔木植物中显著，在灌木植物中两者的关系是解耦的。在冠层下部的低温和低光照环境中，灌木叶片的实际蒸腾量要远小于乔木叶片，其叶片相对含水量的种间变异较小。像绣线菊（*Spiraea salicifolia*）、长白忍冬（*Lonicera ruprechtiana*）等灌木虽然叶片较薄，但叶片的相对含水量同样很高（图 1），表明灌木植物在叶厚度方面的差异并不能反映其叶片储存和维持水分的能力。

功能多样性体现了植物在资源获取、繁衍发育、环境耐受等多个性状轴信息的差异，反映了共存物种的互补与冗余[51−52]。不同生活型物种的分布与数量特征，与光照等非生物因子的垂直梯度差有关[25]。研究发现：灌木和乔木物种在性状轴上具有显著的分异特征，即大部分灌木植物位于叶经济谱中快速投资–收益型物种的一端，特点为高比叶面积、低叶厚度和叶干物质含量。相反的，乔木物种位于缓慢投资–收益型物种的一端（表 7，图 3）。该结果与之前在北京植物园的研究结果一致[6]。灌木所表现出的强竞争策略是对林下低光照环境的一种资源优化。通过增加叶面捕光面积，提高叶片透光率，从而提高自身的碳同化效率[28]。乔木物种所表现出的保守型资源获取策略与冠层强光和强风环境有关[18,29]，增强防御性状的属性，有助于乔木物种维持自身的机械稳定性。但这一结果并不是偶然现象，出于不同的环境适应目标，同一生境下植物性状组合的演变差异可以节约资源竞争的相对成本，促进生态位的高度分化。

此外，本研究中叶氮含量与比叶面积并未表现出明显的相关性，这与一些研究报道的两者之间存在强耦合关系的结论有所出入[5,38]，与叶经济谱所预测的高叶片营养与高比叶面积相匹配的性状组合模式并不一致。该结果意味着，百花山群落木本植物在适应局部生境时，结构性状的变异并不受叶片养分有效性的限制，而是趋于独立发展的。研究认为，植物在叶片形态结构（叶厚度、比叶面积和叶组织密度等）方面的碳投资调整是维持该群落生物多样性的关键因素。不同生活型植物通过优化结构性状组合，适应冠层垂直梯度的资源再分配，生境的细微环境差异将会促进群落共存和植物的生态位分化。

4 结　　论

本文于 2021 年 7—8 月，研究了北京百花山落叶阔叶林群落内 23 种落叶木本植物（即 12 种灌木和 11 种乔木）的 8 种叶片功能性状变异特征，得出以下结论。

（1）乔木和灌木型植物的叶片性状差异体现在

在比叶面积、叶厚度和叶干物质含量方面，叶碳含量、叶氮含量、叶磷含量、叶片相对含水量和叶组织密度方面并没有显著差异。

（2）对于大多数叶片性状而言，物种变异是解释叶片功能性状变异的主要因素。

（3）比叶面积可以反映百花山暖温带落叶阔叶林不同生活型木本植物间的资源获取策略差异。

参 考 文 献

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

[2] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展 [J]. 中国科学:生命科学, 2015, 45(4): 325−339.
Liu X J, Ma K P. Plant functional traits: concepts, applications and future directions[J]. Scientia Sinica: Vitae, 2015, 45(4): 325−339.

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

[4] 陈莹婷, 许振柱. 植物叶经济谱的研究进展 [J]. 植物生态学报, 2014, 38: 1135−1153.
Chen Y T, Xu Z Z. Review on research of leaf economics spectrum[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2014, 38: 1135−1153.

[5] 王钊颖, 陈晓萍, 程英, 等. 武夷山 49 种木本植物叶片与细根经济谱 [J]. 植物生态学报, 2021, 45(3): 242−252.
Wang Z Y, Chen X P, Cheng Y, et al. Leaf and fine root economics spectrum across 49 woody plant species in Wuyi Mountains[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2021, 45(3): 242−252.

[6] 宋贺, 于鸿莹, 陈莹婷, 等. 北京植物园不同功能型植物叶经济谱 [J]. 应用生态学报, 2016, 27(6): 1861−1869.
Song H, Yu H Y, Chen Y T, et al. Leaf economics spectrum among different plant functional types in Beijing Botanical Garden, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(6): 1861−1869.

[7] 刘福德, 王中生, 张明, 等. 海南岛热带山地雨林幼苗幼树光合与叶氮、叶磷及比叶面积的关系 [J]. 生态学报, 2007, 27(11): 4651−4661.
Liu D F, Wang Z S, Zhang M, et al. Photosynthesis in relation to leaf nitrogen, phosphorus and specific leaf area of seedings and saplings in tropical montane rain forest of Hainan Island, South China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(11): 4651−4661.

[8] 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.

[9] Onoda Y, Wright I J, Evans J R, et al. Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum[J]. New Phytologist, 2017, 214(4): 1447−1463.

[10] Zhao Y T, Ali A, Yan E R. The plant economics spectrum is structured by leaf habits and growth forms across subtropical species[J]. Tree Physiology, 2017, 37: 173−185.

[11] 刘润红, 白金连, 包含, 等. 桂林岩溶石山青冈群落主要木本植物功能性状变异与关联 [J]. 植物生态学报, 2020, 44(8): 828−841.
Liu R H, Bai J L, Bao H, et al. Variation and correlation in functional traits of main woody plants in the *Cyclobalanopsis glauca* community in the karst hills of Guilin, southwest China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2020, 44(8): 828−841.

[12] Messier J, McGill1 B J, Lechowicz M J. How do traits vary across ecological scales? a case for trait-based ecology[J]. Ecology Letters, 2010, 13: 838−848.

[13] Ávila-Lovera E, Urich R, Coronel I, et al. Seasonal gas exchange and resource-use efficiency in evergreen versus deciduous species from a tropical dry forest[J]. Tree Physiology, 2019, 39: 1561−1571.

[14] 代远萌, 李满乐, 徐铭泽, 等. 毛乌素沙地沙丘不同固定阶段黑沙蒿叶性状特征 [J]. 植物生态学报, 2022, 46(11): 1376−1387.
Dai Y M, Li M L, Xu M Z, et al. Leaf traits of *Artemisia ordosica* at different dune fixation stages in Mau Us Sandy Land[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2022, 46(11): 1376−1387.

[15] 何念鹏, 刘聪聪, 张佳慧, 等. 植物性状研究的机遇与挑战: 从器官到群落 [J]. 生态学报, 2018, 38(19): 6787−6796.
He N P, Liu C C, Zhang J H, et al. Perspectives and challenges in plant traits: from organs to communities[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(19): 6787−6796.

[16] Adler P B, Salguero-Gómez R, Compagnoni A, et al. Functional traits explain variation in plant life history strategies[J]. PNAS, 2014, 111: 740−745.

[17] Winkler D E, Belnap J, Duniway M C, et al. Seasonal and individual event-responsiveness are key determinants of carbon exchange across plant functional types[J]. Oecologia, 2020, 193: 811−825.

[18] Coble A P, Fogel M L, Parker G G. Canopy gradients in leaf functional traits for species that differ in growth strategies and shade tolerance[J]. Tree Physiology, 2017, 37(10): 1415−1425.

[19] Henn J J, Buzzard V, Enquist B J, et al. Intraspecific trait variation and phenotypic plasticity mediate alpine plant species response to climate change[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 1548.

[20] Siefert A, Violle C, Chalmandrier L, et al. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities[J]. Ecology Letters, 2015, 18: 1406−1419.

[21] Ackerly D D, Cornwell W K. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components[J]. Ecology Letters, 2007, 10: 135−145.

[22] Jung V, Violle C, Mondy C, et al. Intraspecific variability and trait-based community assembly[J]. Journal of Ecology, 2010, 98: 1134−1140.

[23] 郭志文, 赵文霞, 罗久富, 等. 大岗山亚热带常绿阔叶林 16 种木

本植物功能性状的变异特征 [J]. 福建师范大学学报, 2019, 35(1): 82−87.
Guo Z W, Zhao W X, Luo J F, et al. The variation characteristics of plant functional traits among 16 woody plants in subtropical broad-leaved forest at Dagang Mountain[J]. Journal of Fujian Normal University, 2019, 35(1): 82−87.

[24] 唐青青, 黄永涛, 丁易, 等. 亚热带常绿落叶阔叶混交林植物功能性状的种间和种内变异 [J]. 生物多样性, 2016, 24(3): 262−270.
Tang Q Q, Huang Y T, Ding Y, et al. Interspecific and intraspecific variation in functional traits of subtropical evergreen and deciduous broad-leaved mixed forests[J]. Biodiversity Science, 2016, 24(3): 262−270.

[25] 江蓝, 魏晨思, 何中声, 等. 格氏栲天然林林窗植物群落功能性状的变异 [J]. 植物生态学报, 2022, 46(3): 267−279.
Jiang L, Wei C S, He Z S, et al. Functional trait variation of plant communities in canopy gaps of *Castanopsis kawakamii* natural forest[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2022, 46(3): 267−279.

[26] Niinemets U, Keenan T F, Hallik L. A worldwide analysis of within-canopy variations in leaf structural, chemical and physiological traits across plant functional types[J]. New Phytologist, 2015, 205: 973−993.

[27] 郑坚, 吴朝辉, 陈秋夏, 等. 遮荫对降香黄檀幼苗生长和生理的影响 [J]. 林业科学, 2016, 52(12): 50−57.
Zheng J, Wu Z H, Chen Q X, et al. Influence of shading on growth and physiology of *Dalbergia odorifera* seedlings[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2016, 52(12): 50−57.

[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] 罗恬, 俞方圆, 练琚愉, 等. 冠层垂直高度对植物叶片功能性状的影响: 以鼎湖山南亚热带常绿阔叶林为例 [J]. 生物多样性, 2022, 30(5):4−17.
Luo T, Yu F Y, Lian J Y, et al. Impact of canopy vertical height on leaf functional traits in a lower subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan[J]. Biodiversity Science, 2022, 30(5): 4−17.

[30] 武盼盼, 曾利剑, 雷平, 等. 江西武夷山南方铁杉林主要树种叶片养分含量及再吸收效率 [J]. 林业科学, 2022, 58(1): 12−21.
Wu P P, Zeng L J, Lei P, et al. Content of leaf nutrients and resorption efficiency of major tree species in *Tsuga chinensis* forest in Wuyi Mountain, Jiangxi Province[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2022, 58(1): 12−21.

[31] 黄小波, 刘万德, 苏建荣, 等. 云南普洱季风常绿阔叶林 152 种木本植物叶片 C、N、P 化学计量特征 [J]. 生态学杂志, 2016, 35(3): 567−575.
Huang X B, Liu W D, Su J R, et al. Stoichiometry of leaf C, N and P across 152 woody species of a monsoon broad-leaved evergreen forest in Pu' er, Yunnan Province[J]. Chinese Journal of Ecology, 2016, 35(3): 567−575.

[32] 赵红洋, 李玉霖, 王新源, 等. 科尔沁沙地 52 种植物叶片性状变异特征研究 [J]. 中国沙漠, 2010, 30(6): 1292−1298.
Zhao H Y, Li Y L, Wang X Y, et al. Variations in leaf traits of 52 plants in Horqin Sand Land[J]. Journal of Desert Research, 2010, 30(6): 1292−1298.

[33] 胡淑萍, 余新晓, 刘彦, 等. 北京百花山落叶阔叶林群落的物种多样性特征 [J]. 中国水土保持科学, 2008, 6(3): 102−106.
Hu S P, Yu X X, Liu Y, et al. Species diversity of deciduous broad-leaved forest communities in Baihua Mountain, Beijing[J]. Science of Soil and Water Conservation, 2008, 6(3): 102−106.

[34] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide[J]. Australian Journal of Botany, 2003, 51: 335−380.

[35] Pérez-Harguindeguy, Díaz S, Garnier E, et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide[J]. Australian Journal of Botany, 2016, 64: 715−716.

[36] 姜晓燕, 高圣杰, 蒋燕, 等. 毛乌素沙地植被不同恢复阶段植物群落物种多样性、功能多样性和系统发育多样性 [J]. 生物多样性, 2022, 30(5): 18−28.
Jiang X Y, Gao S J, Jiang Y, et al. Species diversity, functional diversity, and phylogenetic diversity in plant communities at different phases of vegetation restoration in the Mu Us Sandy Grassland[J]. Biodiversity Science, 2022, 30(5):18−28.

[37] de Long J R, Jackson B G, Wilkinson A, et al. Relationships between plant traits, soil properties and carbon fluxes differ between monocultures and mixed communities in temperate grassland[J]. Journal of Ecology, 2019, 107: 1704−1719.

[38] 宋彦涛, 周道玮, 王平, 等. 松嫩草地 66 种草本植物叶片性状特征 [J]. 生态学报, 2013, 33(1): 79−88.
Song Y T, Zhou D W, Wang P, et al. Leaf traits of 66 herbaceous species in Songnen grassland in Northeast China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(1): 79−88.

[39] 李鸿博, 许云蕾, 余志祥, 等. 金沙江干热河谷典型植物叶片 C、N、P 生态化学计量特征研究 [J]. 西北林学院学报, 2021, 36(3): 10−16.
Li H B, Xu Y L, Yu Z X, et al. Eco-stoichiometric characteristics pf C, N and P in the leaves of typical plants in dry-hot valley of Jinsha River[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2021, 36(3): 10−16.

[40] 蔡琴, 丁俊祥, 张子良, 等. 青藏高原东缘主要针叶树种叶片碳氮磷化学计量分布格局及其驱动因素 [J]. 植物生态学报, 2019, 43(12): 1048−1060.
Cai Q, Ding J X, Zhang Z L, et al. Distribution patterns and driving factors of leaf C, N and P stoichiometry of coniferous species on the eastern Qinghai-Xizang Plateau, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2019, 43(12): 1048−1060.

[41] 杨蕾, 孙晗, 樊艳文, 等. 长白山木本植物叶片氮磷含量的海拔梯度格局及影响因子 [J]. 植物生态学报, 2017, 41(12): 1228−1238.
Yang L, Sun H, Fan Y W, et al. Changes in leaf nitrogen and

phosphorus stoichiometry of woody plants along an altitudinal gradient in Changbai Mountain, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2017, 41(12): 1228−1238.

[42] 韩文轩, 吴漪, 汤璐瑛, 等. 北京及周边地区植物叶的碳氮磷元素计量特征 [J]. 北京大学学报 (自然科学版), 2009, 45(5): 855−859.
Han W X, Wu Y, Tang L Y, et al. Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry across plant species in Beijing and its periphery[J]. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis, 2009, 45(5): 855−859.

[43] Han W X, Fang J Y, Guo D L, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China[J]. New Phytologist, 2005, 168(2): 377−385.

[44] Vilà-Cabrera A, Martínez-Vilalta J, Retana J. Functional trait variation along environmental gradients in temperate and Mediterranean trees[J]. Global Ecology and Biogeography, 2015, 24: 1377−138.

[45] 钟巧连, 刘立斌, 许鑫, 等. 黔中喀斯特木本植物功能性状变异及其适应策略 [J]. 植物生态学报, 2018, 42(5): 562−572.
Zhong Q L, Liu L B, Xu X, et al. Variations of plant functional traits and adaptive strategy of woody species in a karst forest of central Guizhou Province, southwestern China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2018, 42(5): 562−572.

[46] 李艳朋, 倪云龙, 许涵, 等. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林植物功能性状变异与不同垂直层次个体生长的关联 [J]. 生物多样性, 2021, 29(9): 1186−1197.
Li Y P, Ni Y L, Xu H, et al. Relationship between variation of plant functional traits and individual growth at different vertical layers in a subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan[J]. Biodiversity Science, 2021, 29(9): 1186−1197.

[47] Ye Y H, Kitayama K, Onoda Y. A cost-benefit analysis of leaf carbon economy with consideration of seasonal changes in leaf traits for sympatric deciduous and evergreen congeners: implications for their coexistence[J]. New Phytologist, 2022, 234: 1047−1058.

[48] Auger S, Shipley B. Inter-specific and intra-specific trait variation along short environmental gradients in an old-growth temperate forest[J]. Journal of Vegetation Science, 2013, 24: 419−428.

[49] 宝乐, 刘艳红. 东灵山地区不同森林群落叶功能性状比较 [J]. 生态学报, 2009, 29(7): 3693−3703.
Bao L, Liu Y H. Comparison of leaf functional traits in different forest communities in Mt. Dongling of Beijing[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3693−3703.

[50] 罗达, 史彦江, 宋锋惠, 等. 38 个榛种质资源叶功能性状与光合特征变异及其相关性 [J]. 生态学杂志, 2021, 40(1): 11−22.
Luo D, Shi Y J, Song F H, et al. Variation and correlation of leaf functional traits and photosynthetic characteristics of 38 hazelnut germplasm resources[J]. Chinese Journal of Ecology, 2021, 40(1): 11−22.

[51] Spasojevic M J, Suding K N. Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes[J]. Journal of Ecology, 2012, 100: 652−661.

[52] 程毅康, 张辉, 王旭, 等. 功能多样性和谱系多样性对热带云雾林群落构建的影响 [J]. 植物生态学报, 2019, 43(3): 217−226.
Cheng Y K, Zhang H, Wang X, et al. Effects of functional diversity and phylogenetic diversity on the tropical cloud forest community assembly[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2019, 43(3): 217−226.

（责任编辑　范　娟　赵田芸
责任编委　徐程扬）