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

林龄对杉木叶片质量面积异速生长关系的影响

李清琴 欧阳帅 陈艺凤 郭志红 廖以淞 胡保安 邓湘雯 陈亮

Effects of stand age on allometric relationship between leaf mass and leaf area in *Cunninghamia lanceolata*

Li Qingqin, Ouyang Shuai, Chen Yifeng, Guo Zhihong, Liao Yisong, Hu Baoan, Deng Xiangwen, Chen Liang

引用本文:
李清琴, 欧阳帅, 陈艺凤, 郭志红, 廖以淞, 胡保安, 邓湘雯, 陈亮. 林龄对杉木叶片质量面积异速生长关系的影响[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(2):125–131. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250395
Li Qingqin, Ouyang Shuai, Chen Yifeng, Guo Zhihong, Liao Yisong, Hu Baoan, Deng Xiangwen, Chen Liang. Effects of stand age on allometric relationship between leaf mass and leaf area in *Cunninghamia lanceolata*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(2):125–131. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250395

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250395

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

塔里木盆地典型荒漠灌木枝叶异速生长关系
Allometry relationship of branches and leaves of typical desert shrubs in the Tarim Basin, Xinjiang of northwestern China
北京林业大学学报, 2025, 47(8): 77–87. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250036

不同混交模式对杉木人工林叶功能性状的影响
Effects of different mixed patterns on the functional traits of leaves in *Cunninghumia lanceolata* plantation
北京林业大学学报, 2025, 47(12): 97–108. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250189

长白山主要林分物种多度分布与性状分布的关系
Relationship between species abundance distribution and trait distribution in main forest stand of Changbai Mountain, northeastern China
北京林业大学学报, 2024, 46(8): 47–56. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230050

东北胡桃楸次生林生长随林龄和林分密度的变化规律
Growth patterns of *Juglans mandshurica* secondary forest with stand age and stand density in Northeast China
北京林业大学学报, 2024, 46(6): 10–19. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230171

黄土丘陵区不同林龄刺槐养分利用特征和林分质量研究
Nutrient utilization characteristics and stand quality of *Robinia pseudoacacia* at different stand ages in the loess hilly region of northwestern China
北京林业大学学报, 2023, 45(12): 90–99. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230058

寒温带不同林龄白桦林叶片碳氮磷含量及生态化学计量特征
Leaf carbon, nitrogen and phosphorus contents and ecological stoichiometry characteristics of *Betula platyphylla* forests of different ages in cold and temperate regions
北京林业大学学报, 2025, 47(11): 77–84. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250207

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250395

林龄对杉木叶片质量−面积异速生长关系的影响

李清琴[1] 欧阳帅[1,2] 陈艺凤[1] 郭志红[1] 廖以淞[1]
胡保安[1,2] 邓湘雯[1,2] 陈 亮[1,2]
（1. 中南林业科技大学生态环境学院，湖南 长沙 410004；2. 湖南会同杉木林生态系统国家野外科学观测研究站，湖南 会同 438107）

摘要:【目的】基于“收益递减”假说，探讨不同林龄杉木叶片质量与叶片面积之间的异速生长特征及其动态变化规律，为杉木人工林的资源管理与生产力提升提供科学依据。**【方法】**以湖南会同杉木林生态系统国家野外科学观测研究站 4、10、18、23、28 和 39 年生杉木人工林为研究对象，测定鲜叶质量与鲜叶面积以及干叶质量与干叶面积之间的“收益递减”规律及其随林龄的变化规律。**【结果】**(1)不同林龄杉木的鲜叶质量−鲜叶面积以及干叶质量−干叶面积之间的异速生长指数(α)存在显著差异($P < 0.05$)；除 39 年林龄鲜叶质量−鲜叶面积的 α 显著大于 1 外，其他林龄阶段的 α 值均显著小于 1。(2)整体上，鲜叶面积−鲜叶质量的异速生长指数均低于干叶面积−干叶质量，且其拟合优度(R^2)更高，表明鲜叶质量与鲜叶面积的关联性相较于干叶更强。**【结论】**研究发现，杉木叶片质量−叶片面积异速生长关系对林龄变化的响应显著，这反映了叶片发育过程中资源投入与收益的动态调节机制。本研究为理解人工林叶片功能性状在发育过程中的适应性机制提供了新视角，并为杉木人工林科学经营、养分管理及生产力提升提供了重要理论依据。

关键词：收益递减；林龄；功能性状；异速生长；杉木
中图分类号：S718.5 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2026)02−0125−07
引文格式：李清琴，欧阳帅，陈艺凤，等. 林龄对杉木叶片质量−面积异速生长关系的影响［J］. 北京林业大学学报，2026，48(2)：125−131. Li Qingqin, Ouyang Shuai, Chen Yifeng, et al. Effects of stand age on allometric relationship between leaf mass and leaf area in *Cunninghamia lanceolata*［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(2): 125−131.

Effects of stand age on allometric relationship between leaf mass and leaf area in *Cunninghamia lanceolata*

Li Qingqin[1] Ouyang Shuai[1,2] Chen Yifeng[1] Guo Zhihong[1] Liao Yisong[1]
Hu Baoan[1,2] Deng Xiangwen[1,2] Chen Liang[1,2]
(1. College of Ecology and Environment, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, Hunan, China;
2. Huitong National Station for Scientific Observation and Research of Chinese Fir Plantation Ecosystem in Hunan Province, Huitong 438107, Hunan, China)

Abstract: ［**Objective**］ Based on the hypothesis of “diminishing return”, this study investigates the allometric relationship between leaf mass and leaf area in Chinese fir across a chronosequence of stand ages, with an emphasis on identifying stage-specific patterns associated with forest development. ［**Method**］ Chinese fir plantations aged 4, 10, 18, 23, 28, and 39 years at the Huitong Chinese Fir Forest Ecosystem National Field Observation and Research Station in Hunan Province, central China were selected. The diminishing-return patterns and age-related variations in the relationship between fresh leaf mass and fresh leaf area as well as dry leaf mass and dry leaf area were examined. ［**Result**］ (1) The allometric scaling exponent (α) for both fresh leaf mass-fresh leaf area and dry leaf mass-dry leaf area differed significantly among stand ages ($P < 0.05$). With the exception of fresh leaf mass-fresh leaf area exponent in 39-year-old

收稿日期: 2025−10−15 **修回日期:** 2025−12−09
基金项目: 国家重点研发计划(2023YFD220040204)，中南林业科技大学研究生科研创新项目(2025CX01101)。
第一作者: 李清琴。主要研究方向：森林生态学。Email：liqingqin716@163.com 地址：410004 湖南省长沙市韶山南路 498 号中南林业科技大学生态环境学院。
责任作者: 欧阳帅，教授，博士生导师。主要研究方向：森林生态学。Email：yangshuai8613@163.com 地址：同上。
本刊网址: https://j.bjfu.edu.cn；https://journal.bjfu.edu.cn

stands, which was significantly greater than 1, all other α values were significantly less than 1. (2) Overall, α values for fresh leaf mass-fresh leaf area were consistently lower than those for dry leaf mass-dry leaf area, and the fresh leaf mass-fresh leaf area relationship exhibited higher goodness of fit (R^2). These results indicated a stronger coupling between fresh leaf mass and fresh leaf area than dry leaves. [**Conclusion**] The allometric relationships of Chinese fir leaves are strongly regulated by stand age, reflecting dynamic adjustments in resource investment and return during leaf development. These findings provide new insights into the adaptive strategies of leaf functional traits during plantation development and offer scientific guidance for resource management and productivity enhancement in Chinese fir plantations.

Key words: diminishing returns; stand age; functional traits; allometry; Chinese fir

叶片是植物进行光合作用的主要场所，也是陆地生态系统能量固定与碳循环的核心载体。叶片性状作为植物功能性状的重要组成部分，不仅体现了植物内在的生理代谢与形态结构特征，也反映出植物对特定生境的适应策略[1]。其中，叶面积作为叶片的基本生理学特征之一，直接影响植物对光的截获能力以及光对树冠的穿透作用。叶片质量和叶片面积的大小直接影响到植物的冠层结构和发育模式，进而影响植物的光能利用效率和碳获取能力[2]。研究[3]表明，叶片面积和叶片质量之间存在异速生长关系，异速生长规律可体现植物的结构和功能性状特点及其相互关系，同时也能揭示植物不同器官对环境资源变化所采取的生态策略[4]。因此，叶片质量和叶片面积之间的异速生长关系已成为植物功能生态学研究的热点之一[5]。叶片面积与物质投入（生物量）间的异速生长关系通常遵循“收益递减”假说，即叶片面积的扩大对单位面积生物量积累的增益效应随之减弱。该假说在植物资源分配研究中具有重要价值，已在多个研究中得到了广泛验证：Hu 等[6]探讨了茶树（*Camellia sinensis*）叶片面积与干物质的比例关系，发现茶树叶片面积与干物质的比例关系呈现出“收益递减”现象；Guo 等[7]通过对比鲜叶质量与鲜叶面积、干叶质量与干叶面积 2 个指标，分析落叶树种生长过程中生物量增加与叶片表面积扩展的关系，发现“收益递减”在此表现为：当叶片面积持续增大时，单位面积所能积累的鲜质量或干质量的速率会持续降低；Avalos 等[8]通过测量大量棕榈科（Arecaceae）植物的比叶面积和植物尺寸数据，发现随着植物体积的增大，比叶面积呈现下降趋势，该变化趋势符合“收益递减”假说；Yang 等[9]研究了 6 种生长在青藏高原东部的高海拔杜鹃（*Rhododendron* spp.），包括斑点杜鹃（*Rhododendron maculiferum*）、头花杜鹃（*Rhododendron capitatum*）、山光杜鹃（*Rhododendron oredoxa* ）、陇蜀杜鹃（*Rhododendron przewalskii*）、褐黄杜鹃（*Rhododendron watsonii*）、红棕杜鹃（*Rhododendron rufum*），探究了叶片质量与叶片面积之间的异速生长关系，发现这些杜鹃品种的鲜叶质量与鲜叶面积均符合“收益递减”规律，为该假说的普适性研究提供了数据支持。

然而，先前研究忽略了不同林龄阶段叶片质量与叶片面积之间的异速生长关系是否有差异。随着植物的不断生长，其结构与功能需求不断变化，不同林龄阶段的生长模式也会影响叶片质量与叶片面积之间的异速生长指数，在探究毛竹（*Phyllostachys edulis*）年龄对叶片质量与叶片面积关系的影响中发现，不同年龄阶段的异速生长指数也会发生相应变化，并且“收益递减”程度随着毛竹年龄增长而增加[10]。同时，不同叶龄的叶片在质量–面积异速生长关系上也表现出显著差异，表明发育阶段会调整生物量分配以优化光合面积扩张[11]。此外，有研究[3]进一步证明，不同林龄的叶片在叶身和叶柄生物量分配上的差异同样会引起异速生长指数的变化，甚至在季节性生长阶段，叶片质量–叶片面积关系也会发生可塑性变化，说明生长阶段对异速生长关系具有普遍调控作用[1]。以上研究共同表明，林龄是调控叶片异速生长关系的重要因素。

杉木（*Cunninghamia lanceolata*）以生长快、品质好、产量高等特点广受重视[12]。根据国家林业和草原局 2019 年公布的第九次全国资源清查结果，我国杉木人工林面积约 9.87 万 hm^2、蓄积量 7.55 亿 m^3，均居主要造林树种首位[13]，木材产量占据全国商品林 20% 以上[14]。不同林龄杉木在叶片结构和功能上的发育差异显著，其叶片投入与光合潜能之间的关系可能会随林龄发生系统性变化。已有研究[15−16]表明，随着林龄增长，杉木叶片的结构特征、含水状态及光合效率均表现出显著差异，但林龄对杉木叶片质量–叶片面积异速生长关系的影响仍缺乏系统研究。

综上，尽管已有研究揭示了叶片质量与叶片面积之间的异速生长规律，但林龄对异速生长关系的影响仍不明确。鉴于此，本研究选择 6 个林龄阶段（4、10、18、23、28 和 39 年生）的杉木人工林为研究对象，研究叶片质量、叶片面积随林龄的变化特征，

并建立鲜叶质量与鲜叶面积以及干叶质量与干叶面积的异速生长关系，检验不同林龄与叶片“收益递减”变化规律的联系，重点回答以下科学问题：(1)杉木叶片质量–叶片面积异速生长关系是否随林龄发生改变；(2)不同林龄杉木叶片质量–叶片面积关系是否遵循“收益递减”假说。研究结果旨在揭示林龄对杉木叶片异速生长关系的影响，阐释人工林叶片功能性状的发育适应机制，并为杉木人工林的精准经营与生产力提升提供理论支撑。

1　研究地概况与研究方法

1.1　研究地概况

研究地位于湖南会同杉木林生态系统国家野外科学观测研究站(26°41′50″～26°47′08″N，109°35′26″～109°38′45″E)。该区域地处云贵高原向长江中下游平原的过渡地带，地貌类型为丘陵山地，地形较开阔，样地海拔在 300～500 m，属于亚热带湿润气候区，年平均气温 15～17 ℃，年平均降水量 1 270～1 650 mm。土壤发育于板岩与页岩母岩之上，属山地红壤，质地介于黏质土与壤土之间。地带性植被为中亚热带常绿阔叶林，该区林下植物种及主要伴生种包括冬青(*Ilex purpurea*)、杜茎山(*Maesa japonica*)、狗脊蕨(*Woodwardia japonica*)、铁芒箕(*Dicranopteris linearis*)、铁线蕨(*Adiantum capillus-veneris*)、桃金娘(*Rhodomyrtus tomentosa*)及华南毛蕨(*Cyclosorus parasiticus*)等。

1.2　样地设置与样品采集

本研究按照“时空替代法”(以空间序列代替时间序列)，每个林龄设置了长期观测固定样地(20 m × 20 m)，设置 4 块平行样地，并进行了详细的每木检尺(记录胸径、冠幅和树高等)、林下植被等样地调查，详细信息见表 1。选择立地条件基本一致的 6 种不同林龄(4、10、18、23、28、39 a)阶段的杉木人工林，分别种植于 1985、1996、2001、2006、2014 和 2020 年，涵盖了杉木生长的幼龄、中龄、近熟、成熟及过熟期发育阶段，并控制坡位、坡向与土壤类型等关键因子，使林龄成为主要解释变量。为避免伪重复并保证林龄间可比性，本研究以“树”为统计重复、以“叶片”为子样。于 2024 年 9 月，在各林龄阶段样地内(避开林缘≥ 10 m)随机选取 5 株健康、无严重病虫害的样树，于上、中、下各冠层随机采集约 300～500 片叶，剔除机械损伤、虫蛀叶，为避免叶片失水皱缩，将叶片放入塑料自封袋内，并立即送回实验室进行指标测定。

1.3　指标测定及方法

用电子天平测量鲜叶质量(FM)，随后将叶片逐片扫描，置于烘箱内 80 ℃ 烘干 48 h 至恒质量，取出冷却至室温后，用电子天平测干叶质量(DM)，扫描记录。用 ImageJ 软件对扫描叶片进行计算，得出鲜叶面积(FA)和干叶面积(DA)，进而计算单位面积鲜叶质量(FMA = FM/FA)、单位面积干叶质量(DMA = DM/DA)、叶片相对含水量(RWC =(FM − DM)/FM)和叶片绝对含水量(AWC = FM − DM)。

1.4　数据分析

幂律函数通常用于描述 2 个变量之间的幂关系，其中 1 个量会随着另 1 个量的幂而变化[17]。例如，

$$\mathrm{FM}:\mathrm{FA}=\beta\mathrm{FM}^{\alpha}\text{[18]} \tag{1}$$

式中：β 是归一化常数，α 是异速生长指数。$\alpha=1$ 时，鲜叶面积与鲜叶质量的增加是同步的，为“收益稳定型(constant returns)”；$\alpha>1$ 时，鲜叶面积增量要大于鲜叶质量的，为“收益递增(increasingreturns)”[19]；$\alpha<1$ 时，鲜叶面积增量小于鲜叶质量的，为“‘‘收益递减”(diminishing returns)”。为了稳定鲜叶质量与鲜叶面积的方差，对幂函数方程两边同时取对数，得到公式(2)。

$$\lg \mathrm{FA}=\lg\beta+\alpha\lg \mathrm{FM} \tag{2}$$

可以简写为

$$y=\gamma+\alpha x \tag{3}$$

式中：$y=\lg \mathrm{FA}$，$x=\lg \mathrm{FM}$，$\gamma=\lg\beta$。

采用单因素方差分析(ANOVA)对不同林龄鲜叶质量、干叶质量、叶片绝对含水量、叶片相对含水量、鲜叶面积和干叶面积的差异进行显著性检验，显著性水平设定为 $\alpha=0.05$；当正态性或方差齐性不满足

表 1　不同林龄杉木人工林样地基本信息

Tab. 1　Basic information of Chinese fir plantation sample plots across varied stand ages

林龄/a	平均胸径/cm	平均树高/m	林分密度/(株·hm^{-2})	pH	土壤含水率
4	6.12 ± 2.33	4.35 ± 1.21	2 186	4.77 ± 0.12a	0.40± 0.10a
10	10.10 ± 0.38	6.45 ± 0.15	2 083	4.66 ± 0.03b	0.32 ± 0.02b
18	12.94 ± 1.31	7.36 ± 0.58	2 046	4.50± 0.09c	0.31 ± 0.02b
23	16.94 ± 5.71	9.07 ± 0.21	2 016	4.46 ± 0.09c	0.30 ± 0.02bc
28	20.11 ± 0.79	14.71 ± 0.87	2 005	4.45 ± 0.09c	0.30± 0.02bc
39	30.11 ± 7.77	20.14 ± 0.56	1 995	4.51 ± 0.04b	0.31 ± 0.02b

注：表中数据为平均值 ± 标准差；同列不同小写字母表示林龄间差异显著($P<0.05$)。下同。

时，改用 Kruskal–Wallis 检验，并以 Dunn–Bonferroni 进行事后比较。所有统计分析与作图均使用 R 语言（R4.4.3）软件完成。

2 结果与分析

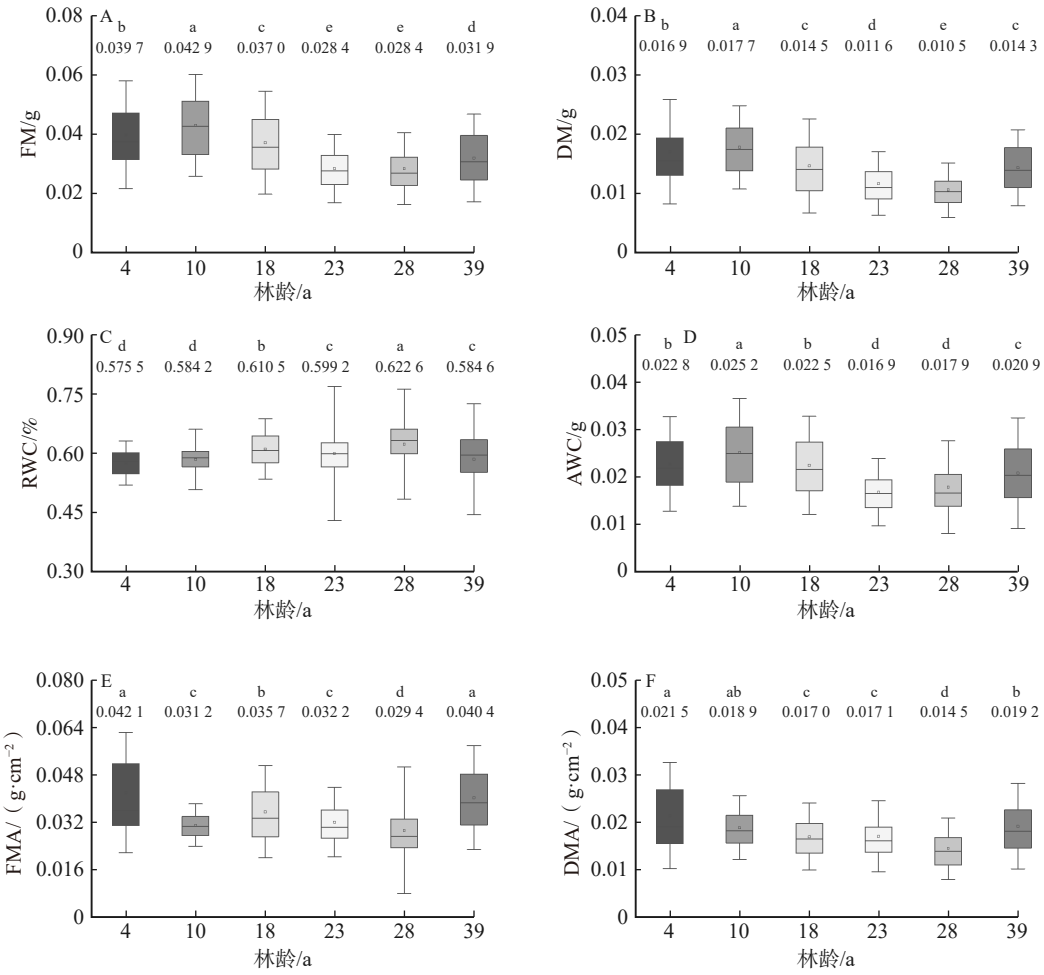
2.1 不同林龄叶片生物量与水分特征

6 种林龄阶段杉木的鲜叶质量（FM）与干叶质量（DM）均存在显著差异（$P < 0.05$），其中，10 年林龄阶段的 FM 与 DM 均值均高于其他年龄阶段（图 1A、1B）。叶片相对含水量（RWC）均值在 28 年林龄阶段达到峰值，18 年林龄阶段次之（图 1C）。而 10 年林龄阶段的叶片绝对含水量（AWC）均值最高，18 年林龄阶段次之（图 1D）。单位面积鲜叶质量（FMA）呈现“4 年林龄高－18 ~ 28 年林龄降低－39 年林龄回升”的趋势：4 年和 39 年林龄阶段的 FMA 较高，而 18 ~ 28 年林龄阶段内，FMA 显著降低（图 1E）。单位面积干叶质量（DMA）整体变化趋势与 FMA 基本一致：4 年林龄阶段最高；18 ~ 28 年林龄阶段的 DMA 持续降低且处于较低水平；在 39 年林龄阶段再次升高，但未达到 4 年林龄阶段的峰值（图 1F）。

2.2 不同林龄杉木鲜叶质量、干叶质量与叶面积的异速生长关系

杉木鲜叶质量（FM）与鲜叶面积（FA）对数转换后的线性拟合结果如图 2A 所示，横轴表示 FM 的常用对数，纵轴表示 FA 的常用对数，其中斜率为 0.679，$\alpha < 1$。这表明 FA 的增量比 FM 的增量要小，二者非同速增长。6 种林龄杉木 FM 与 FA 对数转换后的线性拟合结果如图 2B 所示，横轴表示 FM 的常用对数，纵轴表示 FA 的常用对数，α 在 0.51 ~ 1.11 之间，除 39 年林龄斜率大于 1，其他林龄阶段的斜率均显著小于 1，其中 28 年林龄阶段的杉木叶片斜率最小。

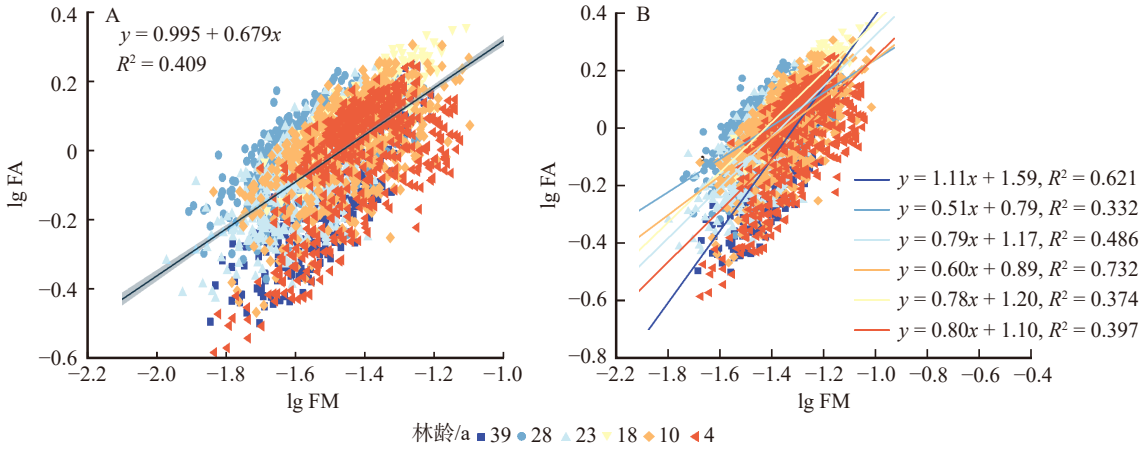
杉木干叶质量（DM）与干叶面积（DA）对数转换后的线性拟合结果如图 3A 所示，横轴表示 DM 的常用对数，纵轴表示 DA 的常用对数，其中斜率为 0.549，$\alpha < 1$，表明 DA 的增长速率比 DM 慢，二者非同速增长。杉木叶片 6 种林龄阶段杉木 DM 与 DA 对数转换后的线性拟合结果如图 3B 所示，横轴表示 DM 的常用对数，纵轴表示 DA 的常用对数，结果



FM. 鲜叶质量；DM. 干叶质量；AWC. 叶片绝对含水量；RWC. 叶片相对含水量；FMA. 单位面积鲜叶质量；DMA. 单位面积干叶质量。箱线图中须线为 ± SD；字母下方为该林龄均值，不同小写字母表示林龄间差异显著（$P < 0.05$）。下同。

图 1 不同林龄杉木叶片功能性状比较

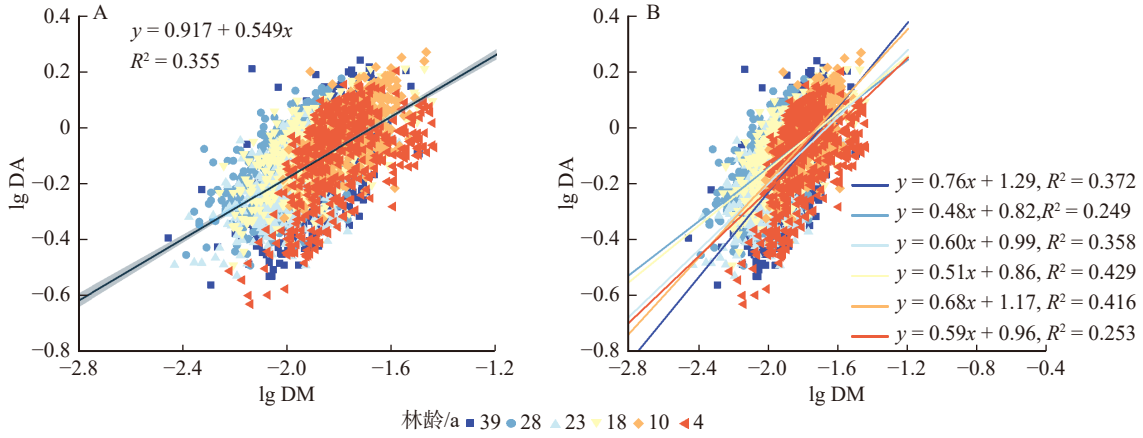
Fig. 1 Comparison of leaf functional traits of Chinese fir across different stand ages



A. 合并所有林龄样本的总体拟合结果；B. 6个林龄分别拟合的结果。

图 2　不同林龄杉木鲜叶质量(FM)与鲜叶面积(FA)的异速生长关系

Fig. 2　Allometric relationship between FM and FA in *Cunninghamia lanceolata* at different stand ages



A. 合并所有林龄样本的总体拟合结果；B. 6个林龄分别拟合的结果。

图 3　不同林龄杉木干叶质量(DM)与干叶面积(DA)的异速生长关系

Fig. 3　Allometric relationship between DM and DA in *Cunninghamia lanceolata* at different stand ages

显示斜率在 0.48 ~ 0.76 之间，α 都显著小于 1，且 28 年林龄阶段的斜率最小(0.48)。

2.3　不同林龄杉木叶片面积与叶片质量的异速生长指数

不同林龄阶段，杉木鲜叶质量、干叶质量与面积比例关系如图 4 所示。结果显示，所有林龄阶段的异速生长指数均显著小于 1，且鲜叶面积(FA)–鲜叶质量(FM)异速生长指数低于干叶面积(DA)–干叶质量(DM)的异速生长指数，从最小到最大林龄阶段，FA−FM 和 DA−DM 的异速生长指数均值都呈现先降低后上升的趋势，整体呈现 V 型分布特征，其中，10 年林龄阶段，FA−FM 和 DA−DM 的异速生长指数均值达到最低水平。

3　讨　　论

不同林龄杉木叶片质量与叶片面积之间均呈显著正相关，除 39 年林龄外，其余阶段的异速生长指数均小于 1，说明叶片面积扩展速度低于生物量积累速度，表现为典型的“收益递减”特征(图 2 ~ 3)，验证了“收益递减”假说在杉木人工林中的适用性，异速生长指数反映了叶片生物量投入相对于面积扩展的效率。本研究结果表明，不同林龄阶段的叶片生物量－叶片面积关系在投入－收益平衡上发生了系统性调整，表现出明显的发育阶段性。这种阶段性变化可能是由于叶片自身发育调控与林分外部环境因子随林龄变化共同作用的结果。随着林龄增加，林分郁闭度与光照透过率下降导致冠层光环境分层，中龄阶段弱光下，叶片为维持光合而增加结构投入，导致单位面积生物量成本上升[20]。同时，土壤理化性质、养分与水分供给等环境条件也随林龄变化而波动，可能对异速生长关系产生叠加效应[21]，如幼龄林土壤肥力较高、有机质丰富，有利于叶片面积扩展，而成熟林土壤养分下降与根际竞争限制了光合面积的进一步提升，这些环境因子的差异可能影响异速生长指数的变化。上述分析表明，林龄效应与立地条件的交互作用在异速生长关系的形成中具有重要影响[3]。

进一步分析异速生长指数随林龄的变化，不同林龄杉木干叶质量–干叶面积和鲜叶质量–鲜叶面积

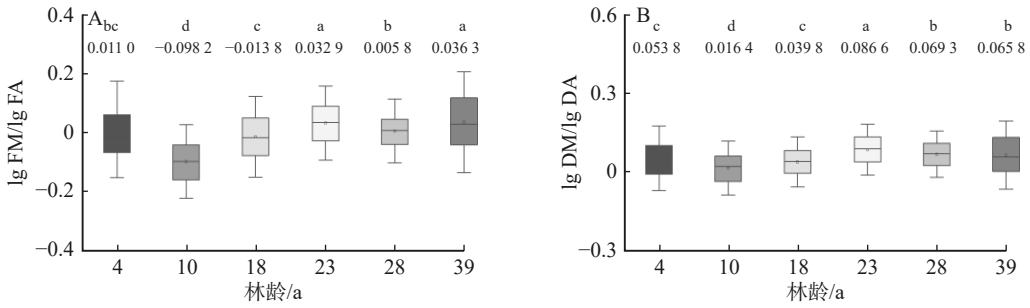


图 4 不同林龄杉木叶片质量与叶片面积的异速生长指数比较

Fig. 4 Comparation of allometric exponents for leaf mass and leaf area in *Cunninghamia lanceolata* at different stand ages

的异速生长指数均小于 1，并且呈现先下降后上升的趋势（图 4）。说明随着林龄的增加，叶片面积增长所带来的光合收益低于结构投入的增长速率，叶片扩展的边际效益逐渐下降[18]。中龄阶段，异速生长指数显著下降，与单位面积干叶质量（DMA）的持续降低及单位面积鲜叶质量（FMA）的波动相一致，说明“收益递减”可能由结构性约束所驱动[7]。从“边际效益递减”理论解释，在幼龄阶段，叶片面积扩张能够显著提高光能截获效率；而随着叶片加厚与机械组织比例升高，新增生物量更多用于支撑与输导而非光合，光合组织比例下降，“收益递减”效应随之增强[5]。此外，林龄增加导致冠层封闭和光照梯度扩大，使叶片处于不同光环境中，形成差异化结构策略，进一步影响异速关系。成熟阶段，叶片光合潜能趋于稳定，但结构成本持续上升，是“收益递减”机制的重要表现[22]。

在水分利用方面，叶片相对含水量（RWC）与叶片绝对含水量（AWC）在不同林龄间均存在显著差异（图 1C ~ 1D），其中，RWC 呈幼龄最高－中龄下降－过熟略有回升的“M”型，其变化规律与异速生长指数（α）的林龄变化特征（图 4）基本一致，表明水分利用与叶片质量－叶片面积关系密切相关，是调控异速生长关系的重要生态因子[23]。幼龄阶段，叶片细胞膨压高、含水量充足，有利于维持气孔开放与光合速率，促进叶片面积扩展和生物量积累[24]；中龄阶段，随林分郁闭、蒸腾受限及土壤水分利用效率下降，光合潜能受抑，“收益递减”效应增强；到过熟阶段，叶片结构储水与渗透调节功能增强，能在较低含水状态下维持基本光合活性，实现结构与功能的稳定性调节[25]。

此外，环境因子的差异也可能在水分利用与异速关系的形成中产生影响。例如，坡位、坡向、光照强度及土壤持水性差异均可能影响叶片水分平衡与光合潜能[26–27]，从而间接改变异速生长指数。已有研究[28]表明，坡向显著影响树种枝叶异速生长关系[28]，但也有研究[29–30]认为，异速关系在不同光照与海拔条件下保持稳定，表明环境因子更可能调控异速生长“强度”，而非“方向”，这与本研究中所有林龄 a 均小于 1（除 39 年林龄阶段外）的结果一致。

综上，杉木叶片异速关系的林龄变化反映了由“扩张型投资”向“维持型投资”的结构优化过程。这一机制揭示了杉木在长期发育中，通过调整结构与功能投入比例，应对环境资源变化，以实现能量利用效率最大化的生理基础。未来研究建议在统一立地梯度上开展采样与长期监测，并量化光、水等关键环境因子对光合潜能与水分利用“收益递减”的贡献与交互，以提高结论的精确性与生态解释力，进一步评估水分利用与“收益递减”对经营决策与碳汇功能的综合影响。

4 结 论

不同林龄杉木叶片质量与叶片面积之间存在异速生长关系，除 39 年林龄杉木外，异速生长指数均小于 1，表明叶片扩展速度低于生物量积累速度，符合“收益递减”规律，且相同林龄下，鲜叶面积–鲜叶质量的异速生长指数低于干叶面积–干叶质量，且鲜叶面积–鲜叶质量异速生长关系的拟合优度更高，表明鲜叶质量（水分的“即时投入”）对叶片面积（收益）的响应更强，更能直接反映光合功能。这些结果揭示了林龄对杉木叶片发育过程中异速生长关系的影响，并为深入了解人工林叶片功能性状随发育的生态适应性策略提供新视角。同时，结合本研究中异速生长指数在不同林龄阶段呈现的“幼龄较高－中龄最低－成熟回升”特征，为杉木人工林科学经营、养分管理及生产力提升提供重要理论依据。

参 考 文 献

[1] Liu M D, Niklas K J, Niinemets Ü, et al. Comparison of the scaling relationships of leaf biomass versus surface area between spring and summer for two deciduous tree species [J]. Forests, 2020, 11(9): 1010.

[2] Jin N, Yu X C, Dong J L, et al. Vertical variation in leaf functional traits of *Parashorea chinensis* with different canopy layers [J]. Frontiers in Plant Science, 2024, 15: 1335524.

[3] Guo X C, Schrader J, Shi P J, et al. Leaf-age and petiole biomass play significant roles in leaf biomass scaling relationships [J].

Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1322245.
[4] Midgley J, Bond W. Leaf size and inflorescence size may be allometrically related traits [J]. Oecologia, 1989, 78(3): 427−429.
[5] Vasseur F, Violle C, Enquist B J, et al. A common genetic basis to the origin of the leaf economics spectrum and metabolic scaling allometry [J]. Ecology Letters, 2012, 15(10): 1149−1157.
[6] Hu Y X, Sun J, Cui S J, et al. “Diminishing returns” in the scaling of leaf area vs. dry mass across 94 teas in China [J]. Botany Letters, 2024, 171(4): 420−423.
[7] Guo X C, Niklas K J, Li Y R, et al. Diminishing returns: a comparison between fresh mass vs. area and dry mass vs. area in deciduous species [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 832300.
[8] Avalos G, Frazer K, le Gall H. Plant size influences specific leaf area in palms: a case for the diminishing returns hypothesis [J]. Oecologia, 2025, 207(4): 56.
[9] Yang K, Chen G, Xian J, et al. Scaling relationship between leaf mass and leaf area: a case study using six alpine *Rhododendron* species in the eastern Tibetan Plateau [J]. Global Ecology and Conservation, 2021, 30: e01754.
[10] Guo X C, Shi P J, Niinemets Ü, et al. “Diminishing returns” for leaves of five age-groups of *Phyllostachys edulis* culms [J]. American Journal of Botany, 2021, 108(9): 1662−1672.
[11] Jiao Y B, Niklas K J, Wang L, et al. Influence of leaf age on the scaling relationships of lamina mass vs. area [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 860206.
[12] 张勇强, 李智超, 厚凌宇, 等. 林分密度对杉木人工林下物种多样性和土壤养分的影响 [J]. 土壤学报, 2020, 57(1): 239−250.
Zhang Y Q, Li Z C, Hou L Y, et al. Effects of stand density on species diversity and soil nutrients in *Cunninghamia lanceolata* plantations [J]. Acta Pedologica Sinica, 2020, 57(1): 239−250.
[13] 张超. 杉木皆伐更新杉木木荷混交林生长效益分析 [J]. 福建林业科技, 2023, 50(4): 44−47.
Zhang C. Growth benefit analysis of mixed forest of *Cunninghamia lanceolata* and *Schima superba* after clear-cutting and regeneration [J]. Journal of Fujian Forestry Science and Technology, 2023, 50(4): 44−47.
[14] 谢凤麟. 抚育间伐对杉木生长的影响 [J]. 河南农业, 2023(26): 31−33.
Xie F L. Effects of tending thinning on the growth of *Cunninghamia lanceolata* [J]. Henan Agriculture, 2023(26): 31−33.
[15] Jiao J, Wu C, Sun H, et al. Intra-specific variation and correlation of functional traits in *Cunninghamia lanceolata* at different stand ages [J]. Plants, 2025, 14(17): 2675.
[16] Xi P, Zhao M F, Liu S G, et al. Half-leaf width symmetric distribution reveals buffering strategy of *Cunninghamia lanceolata* [J]. BMC Plant Biology, 2021, 21(1): 222.
[17] 王颖. 氮磷添加对杉木林土壤有机碳的影响及其驱动机制 [D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2023.
Wang Y. Effect of nitrogen and phosphorus addition on soil organic carbon and its driving mechanism in Chinese fir plantations[D]. Changsha: Central South University of Forestry and Technology, 2023.
[18] Niklas K J, Cobb E D, Niinemets Ü, et al. “Diminishing returns” in the scaling of functional leaf traits across and within species groups [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2007, 104(21): 8891−8896.
[19] 刘艳杰, 刘玉龙, 王传宽, 等. 东北温带森林 5 个羽状复叶树种叶成本–效益关系比较 [J]. 植物生态学报, 2023, 47(11): 1540−1550.
Liu Y J, Liu Y L, Wang C K, et al. Comparison of leaf cost-benefit relationships among five pinnate compound leaf tree species in temperate forests of Northeast China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2023, 47(11): 1540−1550.
[20] Ji M, Jin G, Liu Z. Effects of ontogenetic stage and leaf age on leaf functional traits and the relationships between traits in *Pinus koraiensis* [J]. Journal of Forestry Research, 2021, 32(6): 1−13.
[21] Xiang W H, Li L H, Ouyang S, et al. Effects of stand age on tree biomass partitioning and allometric equations in Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations [J]. European Journal of Forest Research, 2021, 140(2): 317−332.
[22] 孔令仑, 黄志群, 何宗明, 等. 不同林龄杉木人工林的水分利用效率与叶片养分浓度 [J]. 应用生态学报, 2017, 28(4): 1069−1076.
Kong L L, Huang Z Q, He Z M, et al. Water use efficiency and leaf nutrient concentration in *Cunninghamia lanceolata* plantations of different ages [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2017, 28(4): 1069−1076.
[23] Huang W W, Ratkowsky D A, Hui C, et al. Leaf fresh weight versus dry weight: which is better for describing the scaling relationship between leaf biomass and leaf area for broad-leaved plants? [J]. Forests, 2019, 10(3): 256.
[24] Li S B, Huang X Y, Zheng R P, et al. Xylem plasticity of root, stem, and branch in *Cunninghamia lanceolata* under drought stress: implications for whole-plant hydraulic integrity [J]. Frontiers in Plant Science, 2024, 15: 1308360.
[25] Konôpka B, Murgaš V, Šebeň V, et al. Stand-level biomass and leaf trait models for young naturally regenerated forests of European hornbeam [J]. Forests, 2023, 14(6): 1084.
[26] 许竹锐, 王世虎, 高青青, 等. 冀北山地不同坡向白桦枝叶异速生长关系研究 [J]. 西北林学院学报, 2024, 39(1): 52−58.
Xu Z R, Wang S H, Gao Q Q, et al. Allometric growth relationships between branches and leaves of *Betula platyphylla* on different slopes in northern Hebei mountainous area [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2024, 39(1): 52−58.
[27] Huang Y, Lu F. A two-step approximation for quantifying the effects of geographical location, environment and stand on tree allometry [J]. Journal of Plant Ecology, 2025, 18(2): rtaf014.
[28] 高青青, 于小萌, 许竹锐, 等. 坡向对冀北山地蒙古栎幼树生长及生物量分配的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2023, 45(12): 1−10.
Gao Q Q, Yu X M, Xu Z R, et al. Effects of slope aspect on growth and biomass allocation of *Quercus mongolica* saplings in the mountains area of northern Hebei Province, northern China [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2023, 45(12): 1−10.
[29] Sun J, Fan R R, Niklas K J, et al. “Diminishing returns” in the scaling of leaf area vs. dry mass in Wuyi Mountain bamboos, southeast China [J]. American Journal of Botany, 2017, 104(7): 993−998.
[30] Dettmann G T, MacFarlane D W, Radtke P J, et al. Testing a generalized leaf mass estimation method for diverse tree species and climates of the continental United States [J]. Ecological Applications, 2022, 32(7): e2646.

（责任编辑　范　娟　李　契
责任编委　张会儒）