

雅安周公山不同发育阶段峨眉含笑の枝叶性状

彭 希, 赵安玖, 陈智超, 吕佳瑶, 李曜汐

(四川农业大学 林学院, 四川 成都 611130)

摘要: 【目的】研究不同发育阶段峨眉含笑 *Michelia wilsonii* 的枝叶性状, 可了解峨眉含笑种群枝叶之间对资源的权衡利用情况, 预测枝叶性状的空间分布情况。【方法】以四川省雅安周公山不同发育阶段的峨眉含笑为研究对象, 采用标准化主轴分析(SMA)、主成分分析(PCA)和地统计方法, 研究不同发育阶段峨眉含笑枝叶性状的相关性和空间特征。【结果】①不同发育阶段叶鲜质量、叶干质量、叶干鲜比、叶面积、比叶面积、叶厚度、1年生小枝密度、2年生小枝密度、2年生小枝干鲜比之间差异显著($P<0.05$), 1年生小枝干鲜比差异不显著($P>0.05$)。②不同发育阶段叶性状间呈显著相关($P<0.05$), 小枝性状间呈显著相关($P<0.05$), 叶片性状与小枝性状相关不显著($P>0.05$)。③整体种群枝叶性状的最优半方差拟合函数以线性模型为主, 呈随机分布。大树阶段以指数和球状模型为主, 呈聚集分布, 而中小树阶段的空间相关性差。【结论】峨眉含笑种群的生态策略随着发育阶段的增加由快收益向慢收益转变, 采用半方差函数能够预测枝叶性状的分布情况。图2表7参30

关键词: 植物学; 发育阶段; 叶性状; 小枝性状; 相关性; 半方差函数

中图分类号: S718.3 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2021)01-0065-09

Twig and leaf traits of *Michelia wilsonii* at different developmental stages in Zhougong Mountain, Ya'an

PENG Xi, ZHAO Anjiu, CHEN Zhichao, LÜ Jiayao, LI Yaoyi

(College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, Sichuan, China)

Abstract: [Objective] This study, with an examination of the twig and leaf traits of *Michelia wilsonii* at different developmental stages, is aimed to research the balanced utilization of such resources so as to better predict the spatial distribution of the branch and leaf traits. [Method] With the *M. wilsonii* of Zhougong Mountain in Ya'an selected as the research object, the standardized major axis regression (SMA), principal component analysis (PCA) and geostatistical methods were employed to study the correlation and spatial characteristics of twig and leaf traits at different developmental stages. [Result] (1) The fresh leaf weight, dry leaf weight, dry matter content, leaf area, specific leaf area, leaf thickness, annual twig density, biennial twig density and biennial twig dry matter content were significantly different among developmental stages ($P<0.05$), while the annual twig dry matter content was not significantly different among developmental stages ($P>0.05$); (2) There was a significant correlation between leaf traits among developmental stages ($P<0.05$) and a significant correlation between twig traits ($P<0.05$) while the correlation among leaf and twig traits was weak ($P>0.05$); (3) The optimal model of the semi-variogram function was linear model for the twig and leaf traits among the whole population, with a distribution of randomness while the big tree stage, with a distribution of aggregation, mainly followed the exponential and spherical model; the spatial correlation of small and

收稿日期: 2020-03-16; 修回日期: 2020-09-29

基金项目: 国家林业和草原局珍稀濒危物种野外救护与繁育项目 (003Z2400)

作者简介: 彭希, 从事植物生态学研究。E-mail: 814099943@qq.com。通信作者: 赵安玖, 副教授, 从事群落生态学研究。E-mail: anjiu_zhao@sicau.edu.cn

medium tree stage is weak. [Conclusion] As developmental stages advance, the yielding of profits by *M. wilsonii* slows down and the distribution of twig and the employment of the semivariance function can help predict leaf traits. [Ch, 2 fig.7 tab. 30 ref.]

Key words: botany; developmental stage; leaf trait; twig trait; correlation; semivariogram

植物功能性状是指对植物个体生存与发展有着一定影响的植物特征,与植物自身的生存策略密切相关^[1-2]。植物的生物学特性间接反映植物各功能性状间的权衡方式,影响着植物在群落中的生存与发展。在植物的各种器官间,小枝和叶片是植物器官分支系统中最敏感的部分,在植物的不同发育阶段,小枝和叶性状是植物与环境相互作用的结果^[3]。植物如何通过调整小枝内各构件之间的生长关系,来适应不断变化的环境,是研究植物生态策略的重要内容^[4]。作为植物光合作用重要的器官,叶片能够将光能转化为自身发育所需要的物质,其大小直接影响着植物个体的发育模式以及对光能的捕获和转化能力^[5]。小枝是植物叶片直接着生的器官,它能够传输茎运输过来的养分及叶光合作用产生的同化物质,与植物在空间上的开展情况密切相关,并决定着叶片的投资方式^[6]。小枝与叶片之间的关系是植物个体在不同发育阶段的生态策略体现^[7]。不同物种对环境的适应情况不同,因此生存策略方式也不同,即快速高效策略和慢速高质量策略^[8-10]。物种内存在不同发育阶段的植物个体,它们在环境中获得的资源情况不同。为了提高对环境的适应性,植物枝叶可能会在不同发育阶段有着不同的投资方式。植物小枝与叶片对环境变化的敏感性强,植物个体在不同发育阶段的生态策略容易在其性状上表现出来^[10]。种群空间格局指种群个体在空间上的分布情况,是与外界环境相互作用的结果,在一定程度上反映种群的生态策略方式^[11]。目前,关于种群空间格局的研究主要集中在不同物种间、物种内不同发育阶段等方面^[11-12],在植物性状间空间格局的分析较少。地统计学作为研究植物空间格局的重要方法,可以真实反映植物的空间变化^[13]。SIEFERT^[14]采用半方差变异函数对农田植物叶功能性状的空间格局进行了研究,发现叶功能性状具有中等空间自相关性,植物功能性状在空间上是连续变化的,进而能够预测植物性状的空间变化情况。探究植物枝叶性状的空间变化有助于理解植物对环境的适应策略。峨眉含笑 *Michelia wilsonii* 是多年生常绿乔木,主要生长于气候湿润,海拔 600~2 000 m 的常绿阔叶林中。虽然峨眉含笑的结实量较多,但其自然更新困难,分布区域较小,现已濒临灭绝,为国家Ⅱ级保护树种。目前,对于峨眉含笑的研究主要集中在群落结构、凋落物特征等方面^[15-16],对其生态策略方式还不清楚。因此,本研究以四川省雅安周公山峨眉含笑优势阔叶林为基础,选取种群内不同发育阶段个体为研究对象,分析枝叶性状在空间上的自相关性,以期了解峨眉含笑枝叶性状之间的资源权衡方式和生态策略方式提供依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于四川省雅安周公山国家森林公园内(29°58'09"N, 103°02'58"E)。该区属亚热带季风性湿润气候,降水量大,年均降水量为 1 774.3 mm;湿度大,年平均相对湿度 79%;气温较低,年平均气温 14.0 ℃,海拔 900~1 180 m;土壤类型以山地黄壤为主。研究区内植被丰富,以常绿阔叶林为主,除峨眉含笑优势树种外,伴生有杉木 *Cunninghamia lanceolata*、华中樱桃 *Cerasus conradinae*、栗 *Castanea mollissima*、日本杜英 *Elaeocarpus japonicus*、刺楸 *Kalopanax septemlobus*、灯台 *Bothrocaryum controversum*、南酸枣 *Choerospondias axillaris* 等乔木树种,林分郁闭度为 0.8~0.9;林下主要有水竹 *Phyllostachys heteroclada*、姬蕨 *Hypolepis punctata* 及一些禾草等植物,盖度达 80% 以上^[15]。

1.2 样地设置

在峨眉含笑种群分布较多的地区,建立 1 块 200 m×200 m 的固定样地,并将样地划分为 100 个 20 m×20 m 的样方。逐一对样方内所有胸径≥5 cm 的峨眉含笑个体进行挂牌登记,并记录胸径、树高等信息,以便进行后期采样工作。

1.3 枝叶采集

于 2018 年 7 月采集样地内峨眉含笑个体的叶片和枝条。根据研究区域峨眉含笑种群的年龄结构及数量动态特征^[16],将其划分为小树(胸径 5~15 cm)、中树(胸径 15~25 cm)和大树(胸径>25 cm)3 个阶

段。定义当年生小枝为 1 年生小枝，沿着 1 年生小枝依次向内为 2 年生、3 年生小枝。为了保证每株树采集的 1、2 年生枝条和叶来自同一个树枝，本研究在树冠南部枝条分叉处直径约 1 cm 粗的地方剪取 1 个树枝，从树枝上采集 6 个能明显区分 1、2 年生的小枝。采集小枝上成熟的当年生叶片 15 片，并将 1、2 年生小枝中均匀生长的部分截断，将其保存在自封袋中，做好标记带回实验室进行后续指标测定。共采集 20 株小树、59 株中树、34 株大树的枝叶。

1.4 指标测定

叶片鲜质量使用电子天平 (精度 0.000 1 g) 称量；将称量过后的叶片放入烘箱中，在 105 ℃ 下烘 20 min 进行杀青，然后在 80 ℃ 下烘 48 h，用电子天平称其干质量 (精度 0.000 1 g)。用叶面积 (LI-3100C, LI COR, 美国) 扫描仪测定叶片后，在 PS6 中计算叶片面积；用游标卡尺测量叶片厚度 (精度 0.01 mm)。叶干鲜比=叶片干质量 (g)/叶片鲜质量 (g)；比叶面积=叶片面积 (cm²)/叶片干质量 (g)。将所有小枝浸入去离子水中 8~12 h，待小枝达到饱和状态后将其取出，用排水法测量小枝体积。将测量完体积的小枝，用吸水纸吸去表面水分后用电子天平称量 (精度 0.000 1 g)，获得小枝鲜质量，然后将其放入烘箱中 80 ℃ 烘 48 h，用电子天平称量 (精度 0.000 1 g)，获得小枝干质量。小枝干鲜比=小枝干质量 (g)/小枝鲜质量 (g)；小枝密度=小枝干质量 (g)/小枝体积 (cm³)。

1.5 数据处理

采用单因素方差分析对峨眉含笑种群不同发育阶段枝叶性状进行差异分析；采用标准化主轴分析计算枝叶性状间的相关性。为了使枝叶性状呈正态分布，对其进行对数转换 (以 10 为底数)。数据分析在 R 语言的 smatR 包中进行。

通过主成分分析获得每株树木第 1 轴枝叶性状的得分值，然后采用半方差函数法对峨眉含笑种群不同发育阶段枝叶性状主成分得分进行空间格局分析^[17-18]。其计算公式为：

$$\gamma(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{i=1}^{N(h)} [Z(x_i) - Z(x_i + h)]^2. \quad (1)$$

式 (1) 中： $\gamma(h)$ 为林木个体间距为 h 时的半方差函数值； $N(h)$ 为林木个体间距为 h 时的样本对数； $Z(x_i)$ 为林木个体 i 在位置点 x_i 处的实测值； $Z(x_i + h)$ 为林木个体在位置点 $x_i + h$ 处的实测值。通过半方差值进行模型拟合，绘制半方差函数图。

本研究选取 4 种模型进行拟合 (球状模型、指数模型、高斯模型和线性模型)，选取模型决定系数 (R^2) 最大和残差最小的模型。通过最优模型获得基台值 ($C_0 + C$)、偏基台值 (C)、块金值 (C_0) 和变程 (A)，求得结构方差比 $[C/(C_0 + C)]$ 来表示研究区变量的最大变异程度。一般认为结构方差 $> 75\%$ 时，空间自相关性强；结构方差位于 $25\% \sim 75\%$ 时，空间自相关性中等，结构方差 $< 25\%$ 时，空间自相关弱，此时不宜采用克里格 (Kriging) 插值进行变量预测。

2 结果与分析

2.1 峨眉含笑不同发育阶段枝叶性状特征

不同发育阶段叶鲜质量、叶干质量和 2 年生小枝密度差异显著 ($P < 0.05$)，大树与中树、小树之间叶面积、比叶面积、1 年生小枝密度差异显著 ($P < 0.05$)，中树和小树之间叶干鲜比和 2 年生小枝干鲜比差异显著 ($P < 0.05$)，其余性状差异不显著 ($P > 0.05$) (表 1)。叶鲜质量、叶干质量、叶面积、叶厚、1 年生小枝干鲜比、1 年生小枝密度随着林木胸径的增加呈显著增加 ($P < 0.05$)，比叶面积随着林木胸径的增加显著降低 ($P < 0.05$) (表 2)。主成分分析前 2 轴的解释总方差为 56.99%，其中第 1 轴的解釋方差为 39.95%，第 2 轴的解釋方差为 17.04% (图 1)。对枝叶性状进行排序，叶性状与第 1 排序轴的相关性较高，枝性状与第 2 排序轴相关性较好。在第 1 排序轴中，除比叶面积外，从左到右，枝叶性状增加，幼树有着较高的比叶面积值，而大树除比叶面积外，其他枝叶性状较高；在第 2 排序轴中，从下到上，枝性状逐渐增加，叶性状逐渐减小，幼树有着较低的枝叶性状。这意味着更高发育阶段的个体有着更高的枝叶性状。

表1 不同发育阶段枝叶性状特征

Table 1 Traits of twig and leaf in different development stages

发育阶段	叶鲜质量/g	叶干质量/g	叶厚/mm	叶干鲜比	叶面积/cm ²	比叶面积/(cm ² ·g ⁻¹)	1年生小枝干鲜比	1年生小枝密度/(g·cm ⁻³)	2年生小枝干鲜比	2年生小枝密度/(g·cm ⁻³)
大树	1.20±0.23 a	0.44±0.09 a	0.21±0.03 a	0.37±0.05 ab	50.52±6.15 a	113.37±18.12 b	0.38±0.02 a	0.45±0.04 a	0.41±0.03 a	0.45±0.04 a
中树	0.96±0.22 b	0.37±0.10 b	0.18±0.03 b	0.38±0.06 a	46.56±7.42 b	130.10±26.26 a	0.37±0.02 a	0.42±0.04 b	0.41±0.02 a	0.43±0.04 b
小树	0.84±0.14 c	0.31±0.07 c	0.18±0.03 b	0.35±0.03 b	43.41±5.79 b	140.67±21.46 a	0.38±0.03 a	0.42±0.03 b	0.39±0.02 b	0.40±0.04 c

说明: 不同字母表示不同发育阶段同一性状差异显著($P<0.05$)

表2 枝叶性状与胸径之间的相关系数

Table 2 Correlation coefficient between twig, leaf traits and DBH

性状	叶鲜质量	叶干质量	叶厚	叶干鲜比	叶面积	比叶面积	1年生小枝干鲜比	1年生小枝密度	2年生小枝干鲜比	2年生小枝密度
胸径	0.60**	0.52**	0.38**	-0.41**	-0.01	0.44**	0.22*	0.41**	0.15	0.41**

说明: * $P<0.05$; ** $P<0.01$

2.2 不同发育阶段枝叶性状相互关系

标准化主轴分析发现(表3): 叶性状之间及枝性状之间有着较强的相关关系, 叶性状与茎性状之间相关性较弱, 仅叶鲜质量和叶干质量与小枝性状具有相关性。主成分分析(PCA)也发现(图1): 叶性状与小枝性状存在正交关系。从表4~6可以看出: 不同发育阶段叶性状间相关显著($P<0.05$), 其中, 大树和中树阶段叶性状间相关性均比小树阶段的段相关性强; 不同发育阶段枝性状之间相关性从大到小依次为小树、中树、大树。枝叶性状之间相关性, 除了小树阶段叶干质量和1年生小枝密度, 大树阶段叶鲜质量和1年生小枝干鲜比、1年生小枝密度, 中、小树阶段比叶面积和1年生小枝密度, 中树阶段叶厚和1年生小枝密度显著相关外($P<0.05$), 其余均不显著($P>0.05$)。

2.3 不同发育阶段枝叶性状半方差分析

在不同发育阶段枝叶性状中, 选择第1轴的林木个体枝叶性状主成分得分进行半变异函数方差分

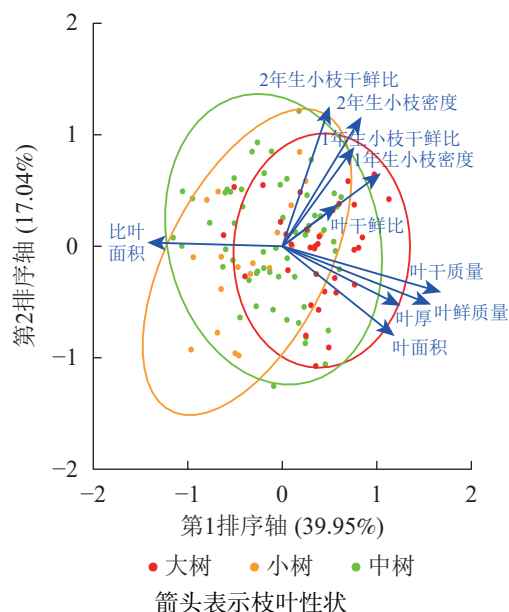


图1 不同发育阶段枝叶性状主成分排序图

Figure 1 PCA ordination of twig and leaf traits at different developmental stages

表3 整个发育阶段枝叶性状之间的相关系数

Table 3 Correlation coefficient between the twig and leaf traits in the whole development stage

性状	LFW	LDW	LT	LDMC	LA	SLA	ABDMC	ABTD	BBDMC	BBTD
LFW	1									
LDW	0.850**	1								
LT	0.585**	0.604**	1							
LDMC	-0.028	0.304**	0.138	1						
LA	0.722**	0.697**	0.408**	0.052	1					
SLA	-0.588**	-0.733**	-0.513**	-0.496**	-0.284**	1				
ABDMC	0.310**	0.253**	0.083	0.030	0.065	-0.220**	1			
ABTD	0.371**	0.395**	0.295**	0.098	0.151	-0.374**	0.440**	1		
BBDMC	0.076	0.133	0.026	0.171	0.031	-0.099	0.255**	0.216**	1	
BBTD	0.250**	0.258**	0.149	0.172	0.095	-0.291	0.325**	0.352**	0.507**	1

说明: * $P<0.05$; ** $P<0.01$ 。LFW. 叶鲜质量; LDW. 叶干质量; LT. 叶厚; LDMC. 叶干鲜比; LA. 叶面积; SLA. 比叶面积; ABDMC. 1年生小枝干鲜比; ABTD. 1年生小枝密度; BBDMC. 2年生小枝干鲜比; BBTD. 2年生小枝密度

表 4 大树阶段枝叶性状之间的相关系数

Table 4 Correlation coefficient between the twig and leaf traits in big tree stage										
性状	LFW	LDW	LT	LDMC	LA	SLA	ABDMC	ABTD	BBDMC	BBTD
LFW	1									
LDW	0.817**	1								
LT	0.623**	0.616**	1							
LDMC	-0.017	0.183	0.135	1						
LA	0.651**	0.638**	0.472*	0.003	1					
SLA	-0.540**	-0.607**	-0.433**	-0.567*	-0.264	1				
ABDMC	0.344*	0.170	0.124	0.164	0.108	-0.024	1			
ABTD	0.449*	0.305	0.294	-0.026	0.183	0.031	0.547**	1		
BBDMC	0.020	-0.077	-0.058	0.226	0.086	-0.056	0.219	0.004	1	
BBTD	0.259	0.045	0.244	0.147	0.206	-0.205	0.024	0.176	0.279	1

说明：* $P<0.05$ ；** $P<0.01$ 。LFW. 叶鲜质量；LDW. 叶干质量；LT. 叶厚；LDMC. 叶干鲜比；LA. 叶面积；SLA. 比叶面积；ABDMC. 1年生小枝干鲜比；ABTD. 1年生小枝密度；BBDMC. 2年生小枝干鲜比；BBTD. 2年生小枝密度

表 5 中树阶段枝叶性状之间的相关系数

Table 5 Correlation coefficient between the twig and leaf traits in middle tree stage										
性状	LFW	LDW	LT	LDMC	LA	SLA	ABDMC	ABTD	BBDMC	BBTD
LFW	1									
LDW	0.831**	1								
LT	0.486**	0.573**	1							
LDMC	-0.043	0.394**	0.248	1						
LA	0.732**	0.695**	0.301*	0.125	1					
SLA	-0.506**	-0.718**	-0.509**	-0.540**	-0.212	1				
ABDMC	0.228	0.175	-0.033	-0.072	-0.075	-0.248	1			
ABTD	0.124	0.236	0.070	0.166	-0.033	-0.348*	0.373*	1		
BBDMC	-0.047	0.097	-0.044	0.030	-0.086	0.037	0.232	0.187	1	
BBTD	-0.024	0.066	-0.025	0.118	-0.196	-0.118	0.369*	0.240	0.511**	1

说明：* $P<0.05$ ；** $P<0.01$ 。LFW. 叶鲜质量；LDW. 叶干质量；LT. 叶厚；LDMC. 叶干鲜比；LA. 叶面积；SLA. 比叶面积；ABDMC. 1年生小枝干鲜比；ABTD. 1年生小枝密度；BBDMC. 2年生小枝干鲜比；BBTD. 2年生小枝密度

表 6 小树阶段枝叶性状之间的相关系数

Table 6 Correlation coefficient between the twig and leaf traits in small tree stage										
性状	LFW	LDW	LT	LDMC	LA	SLA	ABDMC	ABTD	BBDMC	BBTD
LFW	1									
LDW	0.737**	1								
LT	0.510*	0.471*	1							
LDMC	-0.122	0.336	0.105	1						
LA	0.438	0.437	0.361	-0.360	1					
SLA	-0.342	-0.649*	-0.246	-0.472*	0.196	1				
ABDMC	0.393	0.481*	0.029	0.262	0.219	-0.243	1			
ABTD	0.368	0.570*	0.478*	0.315	0.094	-0.645*	0.336	1		
BBDMC	0.266	0.346	0.372	0.343	0.007	-0.377	0.413	0.679**	1	
BBTD	0.268	0.448	0.126	0.335	0.172	-0.388	0.570*	0.573**	0.775**	1

说明：* $P<0.05$ ；** $P<0.01$ 。LFW. 叶鲜质量；LDW. 叶干质量；LT. 叶厚；LDMC. 叶干鲜比；LA. 叶面积；SLA. 比叶面积；ABDMC. 1年生小枝干鲜比；ABTD. 1年生小枝密度；BBDMC. 2年生小枝干鲜比；BBTD. 2年生小枝密度

析(表 7 和图 2)。对整体林分而言，单木整体性状、叶性状和枝性状的结构方差比分别为 25.2%、31.8%、0，单木整体性状和叶性状具有中等程度的空间自相关，枝性状空间自相关性弱，拟合最优模型为线

表7 枝叶性状半方差模型及参数

Table 7 Isotropic semi-variogram model and parameters of twig and leaf traits

发育阶段	变量	模型	块金值 C_0	基台值 C_0+C	结构方差比 $C/(C_0+C)/\%$	有效变程 A/m	决定系数 R^2	残差
整个发育阶段	单木整体性状	线性	0.105 2	0.140 7	25.2	144.95	0.630	0.001 0
	叶	线性	0.114 0	0.167 1	31.8	144.95	0.625	0.002 2
	枝	线性	0.091 7	0.091 7	0	144.95	0.509	0.004 3
大树	单木整体性状	球状	0.045 9	0.092 8	50.5	75.60	0.382	0.004 6
	叶	球状	0.056 1	0.113 2	50.4	73.70	0.328	0.008 9
	枝	指数	0.052 1	0.105 2	50.5	212.10	0.370	0.000 3
中树	单木整体性状	高斯	0.009 2	0.083 0	88.9	2.77	0.001	0.001 3
	叶	线性	0.113 4	0.113 4	0	78.30	0.039	0.002 2
	枝	线性	0.078 9	0.078 9	0	78.30	0.000	0.004 9
小树	单木整体性状	球状	0.015 3	0.085 6	82.1	9.00	0.040	0.020 3
	叶	球状	0.003 7	0.059 4	93.8	10.10	0.117	0.008 2
	枝	线性	0.144 6	0.144 6	0	82.42	0.449	0.070 9

性,说明其性状表现呈随机分布。在大树阶段,单木整体、叶性状和枝性状的结构方差比分别为50.5%、50.4%和50.5%,具有中等的空间自相关程度,有效变程分别为75.60、73.70和212.70 m,拟合最优模型分别为球状模型、球状模型和指数模型,呈聚集分布,枝性状的有效变程最大,说明枝性状的空间连续性更大。在中树和小树阶段,模型拟合效果差,且结构方差低,说明小树阶段枝叶性状空间自相关性弱,不宜采用克里格插值(Kriging)空间预测。

3 讨论

3.1 不同发育阶段枝叶性状的差异

植物之间的生存策略方式会在植物的性状上表现出来。比叶面积与植物的光合利用效率有关^[19],本研究中比叶面积随着林木大小增加显著降低,这与其他不同物种及生境下得到的研究结果一致^[20]。耿梦娅等^[21]通过对不同发育阶段叶性状的研究发现:发育后期的植物个体有着更大更厚的叶片,且不同的发育阶段叶片性状差异显著,与本研究结果相符。较高的林木在进行长距离水分运输时,必须克服阻力问题,而较高的茎干鲜比将有利于水分的运输^[22]。本研究发现:枝干鲜比与林木大小的关系不显著,可能是研究区内湿度高,水资源没有成为限制植物生长的环境因子,这与HE等^[23]的研究结果一致。研究还发现:随着林木的发育,小枝密度逐渐增大,高密度的小枝除了能够加强对外界环境的抵抗外,还能够承载更大更多的叶片;较低的小枝密度意味着有更低构造细胞的成本,有利于小树阶段枝条的快速生长^[24]。这反映了种群的生态策略方式从小树到大树阶段由快收益向慢收益转变,这是物种的生存策略所决定的。自然界中,无论从单个物种的发育阶段还是不同生活型的物种来看,大部分矮小的林木有着小的叶片,高大的林木个体叶片和枝密度更高^[25],与本研究结果相符。

3.2 枝叶性状间的相关性

本研究发现:在小枝与叶片的10个性状中,叶性状间的相关性强,与FORTUNEL等^[26]的研究结果一致。部分性状间在小树阶段相关性较低或不显著,可能是在激烈的竞争环境下,由于生存策略的优化方式,不同器官间的权衡方式在各性状间独立运行的原因^[27]。小枝与叶功能性状相关性较弱,仅小枝密度与叶鲜质量和干质量呈正相关,然而MÉNDEZ-ALONZO等^[28]研究发现:茎密度与水分传导速率呈显著负相关,本研究结果与其相反,原因是茎的密度远大于小枝密度,足以支持林木生长的需要,因此更应该考虑长距离运输过程中高密度组织细胞带来的水分运输问题,这是茎与小枝不同的功能作用造成的。对茎叶经济谱的研究发现^[9,29]:茎经济谱与叶经济谱呈正交状态,本研究中小枝与叶性状在排序轴呈正交状态,这是造成枝叶性状相关性弱的重要原因。叶片质量与枝密度呈显著正相关,较大的枝密度意味着小枝能够承受更多的质量负荷。对不同发育阶段叶片质量与枝密度之间的相关性分析发现:这种

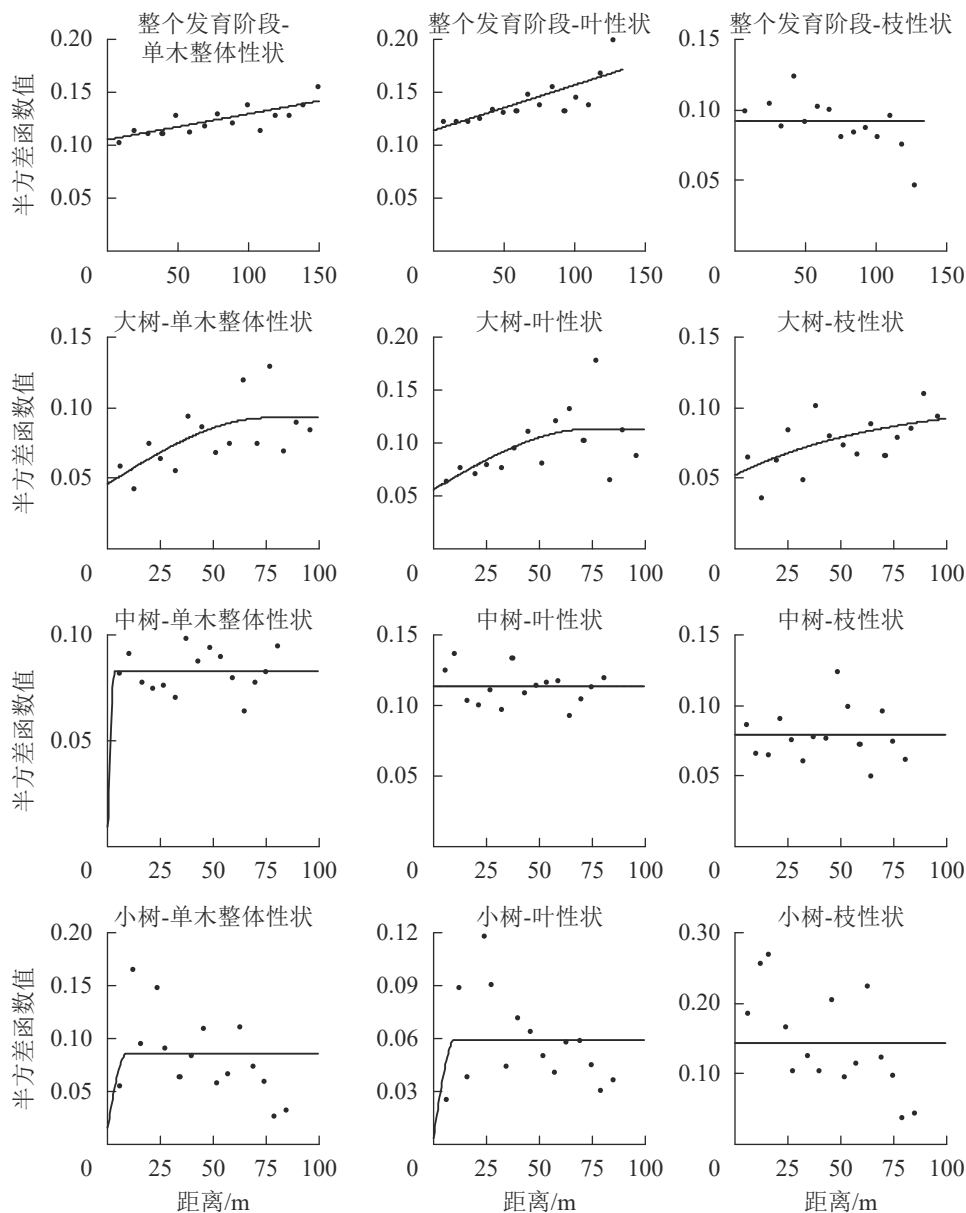


图 2 枝叶性状半方差函数图

Figure 2 Isotropic semi-variogram of twig and leaf functional traits

现象在大树阶段表现得更加显著，其原因是小枝密度与叶生物量密切相关^[6]，本研究也发现大树有着更大更厚的叶。通过研究 4 个枝性状之间的关系，两两之间呈正相关，较高的小枝密度需要更多的结构组织，这种现象在不同的发育阶段都有着不同程度的表现，小树阶段小枝性状间相关性更大，这主要是因为小树阶段的生物学特征决定的。关于茎经济谱^[9]的研究表明：茎密度与茎干鲜比密切相关，本研究中小枝性状间也出现这种相关性。对于茎经济谱理论，同样也能适用于小枝部分性状的研究。

3.3 不同发育阶段枝叶性状空间特征

在地统计学分析中，整体林分的枝叶性状分布模式以随机分布为主，其空间自相关性为中等，其原因是天然林中阔叶树种的分布方式常以随机分布为主^[29]。大树阶段，枝叶性状以聚集分布为主，刘妍妍^[30]通过对阔叶林的空间格局分析发现：具有较大叶片的个体通常以聚集形式分布，与本研究相符。叶片和小枝性状是影响植物冠幅大小的重要因素，能够影响成年植物冠层的结构形式及发展状态，进而影响植物对资源的获取能力。大树阶段枝性状主成分得分的有效影响变程均大于整体和叶性状，说明枝条的开展情况比叶的大小更能加剧大树个体之间的影响。中、小树阶段枝叶性状的拟合效果和结构方差比较小，不成连续变化状态，中、小树阶段林木枝叶性状的预测不宜采用克里格 (Kriging) 插值估算，与

SIEFERT^[14]的研究不一致,主要原因可能是中、小树阶段的空间格局分布方式为随机分布,林木间的距离较远,空间自相关性弱。若要预测样地整体功能性状的表现,需要测量更多林木个体的功能性状值。

综上所述,不同发育阶段枝叶性状差异显著,大树倾向于高质量的投资策略,小树的投资策略为快速投资;不同发育阶段叶性状间和小枝性状间相关性显著;峨眉含笑种群大树阶段枝叶性状具有空间自相关性。

4 参考文献

- [1] SANTIAGO L S, WRIGHT S J. Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form [J]. *Funct Ecol*, 2007, **21**(1): 19 – 27.
- [2] BLONDER B, BALDWIN B G, ENQUIST B J, *et al.* Variation and macroevolution in leaf functional traits in the Hawaiian silversword alliance (Asteraceae) [J]. *J Ecol*, 2016, **104**(1): 219 – 228.
- [3] 史元春, 赵成章, 宋清华, 等. 兰州北山刺槐枝叶性状的坡向差异性[J]. *植物生态学报*, 2015, **39**(4): 362 – 370.
SHI Yuanchun, ZHAO Chengzhang, SONG Qinghua, *et al.* Slope-related variations in twig and leaf traits of *Robinia pseudoacacia* in the northern mountains of Lanzhou [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2015, **39**(4): 362 – 370.
- [4] 郭浩, 庄伟伟, 李进. 古尔班通古特沙漠中 4 种荒漠草本植物的生物量与化学计量特征[J]. *植物研究*, 2019, **39**(3): 421 – 430.
GUO Hao, ZHUANG Weiwei, LI Jin. Characteristics of biomass and stoichiometry of four desert herbaceous plants in the Gurbantunggut Desert [J]. *Bull Bot Res*, 2019, **39**(3): 421 – 430.
- [5] BROUAT C, GIBERNAU M, AMSELLEM L, *et al.* Corner's rules revisited: ontogenetic and interspecific patterns in leaf-stem allometry [J]. *New Phytol*, 1998, **139**(3): 459 – 470.
- [6] 卢艺苗, 王满堂, 陈晓萍, 等. 江西常绿阔叶林木本植物不同冠层高度当年生小枝茎构型对叶生物量的影响[J]. *应用生态学报*, 2019, **30**(11): 3653 – 3661.
LU Yimiao, WANG Mantang, CHEN Xiaoping, *et al.* Effects of the current-year shoot stem configuration on leaf biomass in different canopy heights of woody plants in evergreen broad-leaved forest in Jiangxi Province, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2019, **30**(11): 3653 – 3661.
- [7] 赵文霞, 邹斌, 郑景明, 等. 常绿阔叶林常见树种根茎叶功能性状的相关性[J]. *北京林业大学学报*, 2016, **38**(6): 35 – 41.
ZHAO Wenxia, ZOU Bin, ZHENG Jingming, *et al.* Correlations between leaf, stem and root functional traits of common tree species in an evergreen broad-leaved forest [J]. *J Beijing For Univ*, 2016, **38**(6): 35 – 41.
- [8] POORTER L, MCDONALD I, ALARCÓN A, *et al.* The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species [J]. *New Phytol*, 2010, **185**(2): 481 – 492.
- [9] BARALOTO C, PAINE C E T, POORTER L, *et al.* Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees [J]. *Ecol Lett*, 2010, **13**(11): 1338 – 1347.
- [10] 王英姿. 灵石山米楮林优势树种不同年龄叶片养分特征[J]. *浙江农林大学学报*, 2012, **29**(6): 835 – 843.
WANG Yingzi. Nutrient characteristics of uneven-aged leaves for dominant species with a *Castanopsis carlesii* forest in Lingshishan National Forest Park [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2012, **29**(6): 835 – 843.
- [11] ZHANG Zhonghua, HU Gang, ZHU Jiedong, *et al.* Spatial patterns and interspecific associations of dominant tree species in two old-growth karst forests, SW China [J]. *Ecol Res*, 2010, **25**(6): 1151 – 1160.
- [12] YUAN Zhiliang, WEI Boliang, CHEN Yun, *et al.* How do similarities in spatial distributions and interspecific associations affect the coexistence of *Quercus* species in the Baotianman National Nature Reserve, Henan, China [J]. *Ecol Evol*, 2018, **8**(5): 2580 – 2593.
- [13] 潘萍, 孙玉军, 欧阳勋志, 等. 江西省马尾松林生态系统碳密度空间变异特征[J]. *应用生态学报*, 2019, **30**(6): 1885 – 1892.
PAN Ping, SUN Yujun, OUYANG Xunzhi, *et al.* Spatial variation of carbon density in *Pinus massoniana* forest in Jiangxi Province, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2019, **30**(6): 1885 – 1892.
- [14] SIEFERT A. Spatial patterns of functional divergence in old-field plant communities [J]. *Oikos*, 2012, **121**(6): 907 – 914.
- [15] 蒲悦, 毛绘友, 刘群, 等. 四川盆地西缘峨眉含笑-喜树混交林凋落物量及碳氮磷动态特征[J]. *应用与环境生物学报*, 2019, **25**(2): 262 – 267.

- PU Yue, MAO Huiyou, LIU Qun, *et al.* Dynamic characteristics of C, N, and P and leaf litterfall in a *Michelia wilsonii* and *Camptotheca acuminata* mixed forest on the western edge of the Sichuan Basin [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2019, **25**(2): 262 – 267.
- [16] 肖书礼, 付梦媛, 杨科, 等. 极小种群野生植物峨眉含笑的种群结构与数量动态[J]. 西北植物学报, 2019, **39**(7): 1279 – 1288.
- XIAO Shuli, FU Mengyuan, YANG Ke, *et al.* Population structure and quantitative dynamics of an extremely small population, *Michelia wilsonii* [J]. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 2019, **39**(7): 1279 – 1288.
- [17] ZENNER E K, HIBBS D E. A new method for modeling the heterogeneity of forest structure [J]. *For Ecol Manage*, 2000, **129**: 75 – 87.
- [18] 范瑞瑞. 武夷山 59 种木本植物树皮、茎干、叶片功能性状特征及其关联研究[D]. 福州: 福建师范大学, 2018.
- FAN Ruirui. *Charactics and Correlation of Functional Traits of Bark, Wood and Leaf in 59 Woody Plants in the Wuyi Mountains, Eastern China*[D]. Fuzhou: Fujian Normal University, 2018.
- [19] PRENTICE I C, DONG N, GLEASON S M, *et al.* Balancing the costs of carbon gain and water transport: testing a new theoretical framework for plant functional ecology [J]. *Ecol Lett*, 2013, **17**(1): 82 – 91.
- [20] MARTIN A R, THOMAS S C. Size-dependent changes in leaf and wood chemical traits in two Caribbean rainforest trees [J]. *Tree Physiol*, 2013, **33**(12): 1338 – 1353.
- [21] 耿梦娅, 陈芳清, 吕坤, 等. 濒危植物长柄双花木 (*Disanthus cercidifolius* var. *longipes*) 叶功能性状随生长发育阶段的变化[J]. 植物科学学报, 2018, **36**(6): 851 – 858.
- GENG Mengya, CHEN Fangqing, LÜ Kun, *et al.* Effects of developmental stage on the leaf functional traits of the endangered shrub species *Disanthus cercidifolius* var. *longipes* [J]. *Plant Sci J*, 2018, **36**(6): 851 – 858.
- [22] KENZO T, INOUE Y, YOSHIMURA M, *et al.* Height-related changes in leaf photosynthetic traits in diverse Bornean tropical rain forest trees [J]. *Oecologia*, 2015, **177**(1): 191 – 202.
- [23] HE Dong, YAN Enrong. Size-dependent variations in individual traits and trait scaling relationships within a shade-tolerant evergreen tree species [J]. *Am J Bot*, 2018, **105**(7): 1165 – 1174.
- [24] CHAVE J, COOMES D, JANSEN S, *et al.* Towards a worldwide wood economics, spectrum [J]. *Ecol Lett*, 2009, **12**(4): 351 – 366.
- [25] LIU Xiaojuan, SWENSON N G, LIN Dunmei, *et al.* Linking individual-level functional traits to tree growth in a subtropical forest [J]. *Ecology*, 2016, **97**(9): 2396 – 2405.
- [26] FORTUNEL C, FINE P V A, BARALOTO C. Leaf, stem and root tissue strategies across 758 Neotropical tree species [J]. *Funct Ecol*, 2012, **26**(5): 1153 – 1161.
- [27] CORLANDWEHR V, MEREDITH R L, OZINGA W A, *et al.* Do plant traits retrieved from a database accurately predict on-site measurements? [J]. *J Ecol*, 2013, **101**(3): 662 – 670.
- [28] MÉNDEZ-ALONZO R, PAZ H, ZULUAGA R C, *et al.* Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees [J]. *Ecology*, 2012, **93**(11): 2397 – 2406.
- [29] 税伟, 陈毅萍, 简小枚, 等. 喀斯特原生天坑植物群落空间格局特征: 以云南沾益天坑为例[J]. 应用生态学报, 2018, **29**(6): 1725 – 1735.
- SHUI Wei, CHEN Yiping, JIAN Xiaomei, *et al.* Spatial pattern of plant community in original karst tiankeng: a case study of Zhanyi Tiankeng in Yunnan, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2018, **29**(6): 1725 – 1735.
- [30] 刘妍妍. 典型阔叶红松林木本植物的空间分布格局及其与生境的关联性[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2014.
- LIU Yanyan. *Spatial Distribution and Habitat Associations of Trees in a Typical Mixed Broad-leaved Korean Pine (*Pinus koraiensis*) Forest*[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2014.