

# 基于叶干质量比的杉木比叶面积估算模型的构建

彭 曦 闫文德 王凤琪 王光军 玉昉永 赵梅芳\*

中南林业科技大学生命科学与技术学院, 长沙 410004; 湖南会同杉木林国家重点野外科学观测研究站, 湖南会同 418307; 南方林业生态应用技术国家工程实验室, 长沙 410004

**摘 要** 随着叶片功能性状研究的不断深入, 通过简单易测量的叶片指标, 同时探究植物生活史权衡对策和估算林分生产力的研究需求日益增长, 例如叶干质量比(LDMC)和比叶面积(SLA)的相互转换。杉木(*Cunninghamia lanceolata*)是亚热带重要的常绿针叶树种, 基于LDMC对杉木SLA进行估算, 能够为核算SLA提供途径, 为机理解释和生产估算构建连接途径, 为小区域到大尺度、精算到估算搭建桥梁。该研究在湖南会同和河南信阳两个杉木生长区, 对处于不同小生境(坡向、坡位和冠层深度)以及不同生活史(林龄和叶龄)的叶片进行抽样和采集, 通过测得不同叶龄的单叶LDMC和SLA, 初步探究在不同因子下两个性状值的分布差异, 进一步基于LDMC构建SLA估算模型并讨论以叶龄为差分因子对模型的影响。结果表明: 1)杉木SLA平均值为 $(103.15 \pm 69.54) \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ , LDMC为 $0.39 \pm 0.11$ ; 2)杉木LDMC和SLA可用非线性模型进行估算, 模型符合估算要求; 3)其中一年生叶的拟合效果最好, 老叶(大于二年生叶)的拟合优度较低, 老叶较低的SLA ( $52.28\text{--}75.74 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ )可能暗示LDMC的变化保持相对独立性。该研究基于杉木LDMC的SLA估算模型可信且有效, 且不同叶龄对LDMC和SLA的影响可能预示着杉木叶片的响应敏感性和生活史权衡策略。

**关键词** 杉木; 比叶面积; 叶干质量比; 模型估算; 叶片功能性状

彭曦, 闫文德, 王凤琪, 王光军, 玉昉永, 赵梅芳 (2018). 基于叶干质量比的杉木比叶面积估算模型的构建. 植物生态学报, 42, 209–219. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0132

## Specific leaf area estimation model building based on leaf dry matter content of *Cunninghamia lanceolata*

PENG Xi, YAN Wen-De, WANG Feng-Qi, WANG Guang-Jun, YU Fang-Yong, and ZHAO Mei-Fang\*

Faculty of Life Science and Technology, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China; Huitong National Field Station for Scientific Observation and Research of Chinese Fir Plantation Ecosystem in Hunan Province, Huitong, Hunan 418307, China; and National Engineering Laboratory for Applied Forest Ecological Technology in Southern China, Changsha 410004, China

### Abstract

**Aims** With progresses of leaf functional traits study, there is an increasing demand to explore the life history strategy and trade-offs in plants, as well as estimate stand productivity, by employing easy and simple leaf parameters. For instance, the interconversion between leaf dry matter content (LDMC) and specific leaf area (SLA) just fit the bill. *Cunninghamia lanceolata* serves as one of the most important afforestation evergreen needle species in subtropical zone. Building the SLA estimation model based on LDMC could provide a new approach to estimate SLA, and establish a connection path between mechanism explanation and productivity evaluation. Moreover, it could also build a bridge between individual level and large-scale, as well as between actuarial and estimation.

**Methods** Leaf samples were collected from two sampling sites located in *C. lanceolata* growing region: Huitong County of Hunan Province and Xinyang City of Henan Province. The samples covered fundamentally different niches (aspect, slope position, and canopy depth), and different life history (stand age and leaf age). SLA and LDMC were determined along leaf age gradients, and their value distributions in linkage to different factors were discussed. A general model based on LDMC of *C. lanceolata* was built to estimate SLA, and the impact of leaf age on the model was explored.

**Important findings** The SLA of *C. lanceolata* was  $(103.15 \pm 69.54) \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ , while LDMC was  $0.39 \pm 0.11$ . The

收稿日期Received: 2017-05-30 接受日期Accepted: 2018-01-23

基金项目: 国家林业公益性行业科研专项(201404316)和国家自然科学基金(31600355)。Supported by the National Forestry Industry Research Special Funds for Public Welfare Projects (201404316) and the National Natural Science Foundation of China (31600355).

\* 通信作者Corresponding author (zhao\_mei\_fang.2017@aliyun.com)

*LDMC* and *SLA* of *C. lanceolata* can be estimated by nonlinear model ( $R^2 = 0.7184$ ,  $p < 0.001$ ), which meets the estimation requirements. One-year-old leaves showed the best fitting model ( $R^2 = 0.889$ ,  $p < 0.001$ ), while old leaves (more than 2-year-old) showed the worst ( $R^2 = 0.1001$ ,  $p < 0.001$ ). Old leaves with a lower *SLA* ( $52.28\text{--}75.74\text{ cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ ) might imply the relative independence among the variation of *LDMC*. The model based on *LDMC* to evaluate *SLA* is credible and effective. The effects on *LDMC* and *SLA* along leaf age gradients indicate leaf sensitivity, life history strategies and trade-offs.

**Key words** *Cunninghamia lanceolata*; specific leaf area; leaf dry matter content; model estimation; leaf functional traits

Peng X, Yan WD, Wang FQ, Wang GJ, Yu FY, Zhao MF (2018). Specific leaf area estimation model building based on leaf dry matter content of *Cunninghamia lanceolata*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 209–219. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0132

随着叶片经济谱(*LES*) (Wright *et al.*, 2004)研究的不断深入, 叶片功能性状从生产估算到个体的适应和进化的量化研究、从区域经营到全球生物功能地理参考和预测的相互转换成为近年来的研究热点 (Lavorel & Garnier, 2002)。其中叶干质量比(*LDMC*)和比叶面积(*SLA*)作为易于测量的两个叶片性状, 具有一定的样本普适性, 是一对相互关联的重要指标。*LDMC*是叶干质量(*LDM*)和叶鲜质量(*LFM*)的比值, *SLA*是指单位干质量的鲜叶表面积大小。联合两个指标, 不仅能探索和预测个体行为、群落结构以及生态系统应对气候和环境变化的协调机制和权衡策略(Díaz *et al.*, 1998; Wilson *et al.*, 1999; Díaz & Cabido, 2009), 而且能用于从单株叶片的光合能力指示个体净生产能力、冠层光合能力, 从区域生产经营扩展到全球生产力的变化和验证(Kattge *et al.*, 2009; Wirth & Lichstein, 2009; Zaehle & Friend, 2010; Osnas *et al.*, 2013), 实现从小区域到大尺度、从精算到估算的转换(Kattge *et al.*, 2011)。

*LDMC*指示植物含水状况、养分和物质的储存能力和分配策略, 与水分利用效率密切相关 (Cornelissen *et al.*, 2003)。例如在干旱和贫瘠的环境下, *LDMC*可能更适用于单独预测个体植物行为和生活史对策(Garnier *et al.*, 2001a, 2001b; Hodgson *et al.*, 2011; Smart *et al.*, 2017), 被认为是鉴别和定位植物资源分配单元的最佳变量(Wilson *et al.*, 1999)。*SLA*预示着叶片光截取和碳获取能力(Westoby, 1998), 与光合、呼吸、蒸腾等生理过程密切相关。*SLA*作为主导变量(Westoby *et al.*, 2002), 能灵敏地反映植物在不同环境下的光合过程和适应特征 (Garnier *et al.*, 2001b), 预测冠层光环境变化下的植物潜在光合固碳能力(Ellsworth & Reich, 1993)。*SLA*常被用来估算作物产量、森林生物量(Bertin, 1998)和生态系统净生产力(Smart *et al.*, 2017), 促进农林

生产经营(Landsberg & Gower, 1997; Bertin, 1998)。同时, *LDMC*和*SLA*是一对相互联系的重要指标, 它们能共同指示植物在不同生长阶段的生长策略。例如, 在叶片生长早期, 叶片需要获得较强的光资源获取能力、充足的含水率支持较强的代谢活动, 会表现出较高的*SLA*和较低的*LDMC* (Field & Mooney, 1983; Sims & Pearcy, 1992)。

然而, *SLA*不仅易受叶片自身大小、厚度、形状的影响(Witkowski & Lamont, 1991), 而且受限叶片干质量和叶面积两个指标。目前对植物*SLA*的测定局限性主要表现在两方面: 一是叶面积测量技术瓶颈, 二是样本的局限性。例如, 叶面积的测定经常受限测量技术上的困难(Cornelissen *et al.*, 2003), 长久以来都不是一项简单的工作, 总是伴随着人力、物力和时间的高花费(Wilson *et al.*, 1999; Roche *et al.*, 2004), 且并不适用于所有样本, 一些针叶甚至无叶植物的叶面积测定至今很困难(Wilson *et al.*, 1999)。也有大量研究探讨*SLA*和*LDMC*的关联(李玉霖等, 2005; 张林等, 2008; 任昱等, 2015), 其理解主要针对*SLA*和*LDMC*对环境因子的响应, 常探究指标与环境因子间的关联而不是关系, 但用特定环境下的性状相关性来指导现实问题, 往往收效甚微。

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)作为亚热带最重要的造林常绿树种, 有速生丰产的优点, 叶形为介于阔叶和针叶之间的线形披针状, 单叶小而多, 生活周期长。已有研究表明, 对杉木*SLA*的仪器实测值在 $74\text{--}104\text{ cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$  (李轩然等, 2007; 李凯和项文化, 2011), 而模型预测值在 $37\text{--}50\text{ cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$  (Zhao *et al.*, 2009)。已有研究中, 杉木*SLA*值的不确定性大, 主要由于其测定难度大, 导致其结果不适合用于生产经营高效性、风险评估有效性及相关科学研究进展。*LDMC*的测定相对于*SLA*更加简便高效, 但对杉

木LDMC对SLA构建通用估算模型研究鲜有报道。不同叶龄能反映杉木叶片的生活史不同适应策略(Reich *et al.*, 1991a, 1991b), 已有假设认为在老叶或者低SLA (低于 $90 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ )的叶片中, LDMC的变化可能保持一定的相对独立性(Garnier *et al.*, 2001b), 因此以叶龄为差分因子探究叶龄对LDMC和SLA关系的影响很重要。

基于上述论证, 本研究提出以下假设: 1)杉木LDMC和SLA的估算模型能够达到SLA的估算要求; 2)叶片不同叶龄会对LDMC和SLA的关系产生影响, 这种影响可能体现了杉木叶片在不同生长序列下的适应策略。为验证以上假设, 本研究以生长在中心产区湖南会同和非中心产区河南信阳的杉木树种为研究对象, 对抽样采集的每一片杉木单叶的SLA和LDMC分别进行测定, 探究以下3个问题: 1) LDMC与SLA在林龄级、坡向、叶龄、坡位、冠层深度等5个因子下数据的分布差异; 2)以LDMC为自变量, 构建SLA通用估算模型; 3)叶龄作为差分因子对通用模型的影响。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究地概况

本研究试验地设在中国杉木中心产区的湖南会同杉木林生态系统国家野外科学观测研究站(109.75° E, 26.83° N)和非中心产区的河南信阳南湾实验林场(113.97° E, 31.88° N), 两地海拔高度范围分别为270–400 m、300–500 m, 均系低山丘陵地貌。湖南会同与河南信阳同属于亚热带季风气候, 气候温和, 年平均气温15.1–16.8 °C, 空气湿润, 年平均相对湿度均在77%以上, 雨热同期, 年降水量分别为1 304 mm和1 106 mm, 降水量年内分布不均, 集中在夏季, 日照充沛, 年日照时间均在1 900 h以上, 其光照和水热条件均适宜杉木生长。湖南会同林分密度约为2 400株·hm<sup>-2</sup>, 河南信阳为1 500–1 800株·hm<sup>-2</sup>。土壤类型均为山地黄壤。

### 1.2 研究方法

于杉木生长期4月在湖南会同、河南信阳的不同林龄(幼龄林、中龄林、成熟林、过熟林)各设置2块样方(10 m × 10 m), 共8块。在每个样方内随机选取生长状况良好的3株杉木。为保持叶龄序列, 分别在树冠上层、中层、下层以及冠层以下部位(即临近凋落但未凋落的枝叶)用高枝剪随机采集生长健康、无

病虫害的杉木整枝作为标准枝; 同时记录其背景信息如坡位、坡向、海拔等。将采集样品加入湿纸巾放在自封袋内, 用不透光容器保存并尽快带回实验室。

### 1.3 测量指标和方法

目前国内外对针叶的叶龄判别尚无统一原则, 本研究采用“节点法”和“主干法”(王希华等, 2000; 刘卓明, 2014), 根据枝条上芽鳞痕形成的节环, 以及叶片颜色相对深浅程度、叶片大小和相对硬度、舒展程度等, 对杉木不同龄级的叶片综合判断, 并将杉木叶龄分为新生叶、一年生、二年生以及老叶(二年以上)。在每个标准枝上分不同龄级随机选取已完全展开、无病虫害的4片小叶, 对每片小叶(共计374片)分别进行形态指标测量。先用电子天平(精确到0.000 1 g)测量小叶鲜质量(LFM, g), 再用游标卡尺(精确到0.002 cm)和手持叶面积仪(Yaxin-1242, 北京雅欣理仪科技有限公司)对杉木叶面积(LA, cm<sup>2</sup>)进行测定。将测定后的样品放入105 °C烘箱内杀青15 min, 再经70 °C烘干48 h至恒质量, 在干燥器内冷却至室温后称量叶干质量(LDM, g)。

通过LA、LDM、LFM互转算分别求得其LDMC和SLA:

$$LDMC = LDM/LFM \quad (1)$$

$$SLA = LA/LDM \quad (2)$$

### 1.4 数据分析

为了了解杉木LDMC和SLA在不同因子下值的分布差异, 本研究就林龄级、坡向、叶龄、坡位、冠层深度等5个因子, 通过LDMC和SLA在5个因子下的基本数据分析和统计分布, 用平均值、标准误差等统计量描述, 简单探讨LDMC和SLA值的分布状况。若在不同因子影响下皆有LDMC和SLA值的涉及, 值的分布范围较广, 则达到模型建立要求。

本研究以LDMC为自变量, SLA为因变量, 根据散点图的分布情况, 通过线性模型( $y = ax + b$ )、指数模型( $y = ax^b$ 和 $y = a(1 + x)^b$ )、抛物线模型( $y = ax^2 + bx + c$ )等多个模型进行初步迭代筛选, 最终选择拟合度较好的非线性模型 $y = a(1 + x)^b$ 对二者拟合, 来探讨杉木LDMC和SLA的基本通用估算模型。

为了提高模型的鲁棒性(Robustness), 需要将模型进行进一步离散化特征分析。已有大量研究专注探讨叶性状在气候和环境变化下的响应(Reich *et al.*, 1991b; 侯兆疆等, 2014; 史元春等, 2015), 而从叶

生活史角度出发,探索叶性状随着叶自身生长发育的响应与变化的研究不多。本研究以杉木不同叶龄级为差分因子,将得到的通用模型进行进一步的离散化分析,探讨叶龄对模型的影响。

本研究的数据整理用Microsoft Excel 2010; 描述性统计分析和模型拟合用IBM SPSS Statistics 19.0完成; 图表用OriginPro 8.0绘制。

## 2 结果

### 2.1 LDMC和SLA值在不同因子下的分布特征

综合环境异质性和部分样本采集难度较大(如冠层最上方叶片较难采集)等因素考虑,本研究样本抽样并未在不同背景环境下完全均匀抽样,但叶片性状主要受林分的光照和水分等微气象环境的多重影响(James & Bell, 2000; Nicotra *et al.*, 2011), 本研究样本总体覆盖不同林龄(幼龄林、中龄林、成熟林、过熟林), 坡向(平地、南坡、东西坡、北坡, 其中南坡为阳坡, 北坡为阴坡, 东西坡为半阳坡)、叶龄(新生叶、一年生叶、二年生叶、老叶)、坡位(左上坡、右上坡、中坡、左下坡、右下坡)、冠层深度

(上层、中层、下层、冠层以下), 值的覆盖较广, 为模型构建建立基础。*LDMC*和*SLA*在上述不同因子背景下的总体分布特征(图1)中, *LDMC*的总体平均值为 $0.39 \pm 0.11$ , 范围在0.38–0.40 (平均值的95%置信区间); *SLA*总体平均值为 $(103.15 \pm 69.54) \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ , 范围在96.08–110.22  $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$  (平均值的95%置信区间)。杉木*SLA*的偏差相比*LDMC*的较大, 说明*SLA*更易受环境影响而表现出更大的变异性。

在不同林龄级的影响下, *SLA*在中龄林最大( $(120.82 \pm 81.78) \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ), 成熟林最小( $(65.35 \pm 8.02) \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ), *LDMC*的变化趋势完全相反。在坡向的影响下, *SLA*从阳坡(南坡)( $(113.43 \pm 73.05) \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ )到阴坡(北坡)( $(64.01 \pm 11.73) \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ )逐渐减小, *LDMC*则反之。随着叶龄的增加, 老叶表现出最小的*SLA* ( $(64.01 \pm 11.73) \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ )和最大的*LDMC* ( $0.45 \pm 0.06$ ), 其他叶龄*SLA*和*LDMC*值范围相近。杉木*SLA*随冠层深度的升高而降低, 下层最大( $(122.91 \pm 80.65) \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ), 上层最小( $(70.98 \pm 18.58) \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ), *LDMC*反之。杉木会不断向上生长捕捉阳光, 并不断凋落下层枝叶以减小自身消耗, 冠层以下表现出

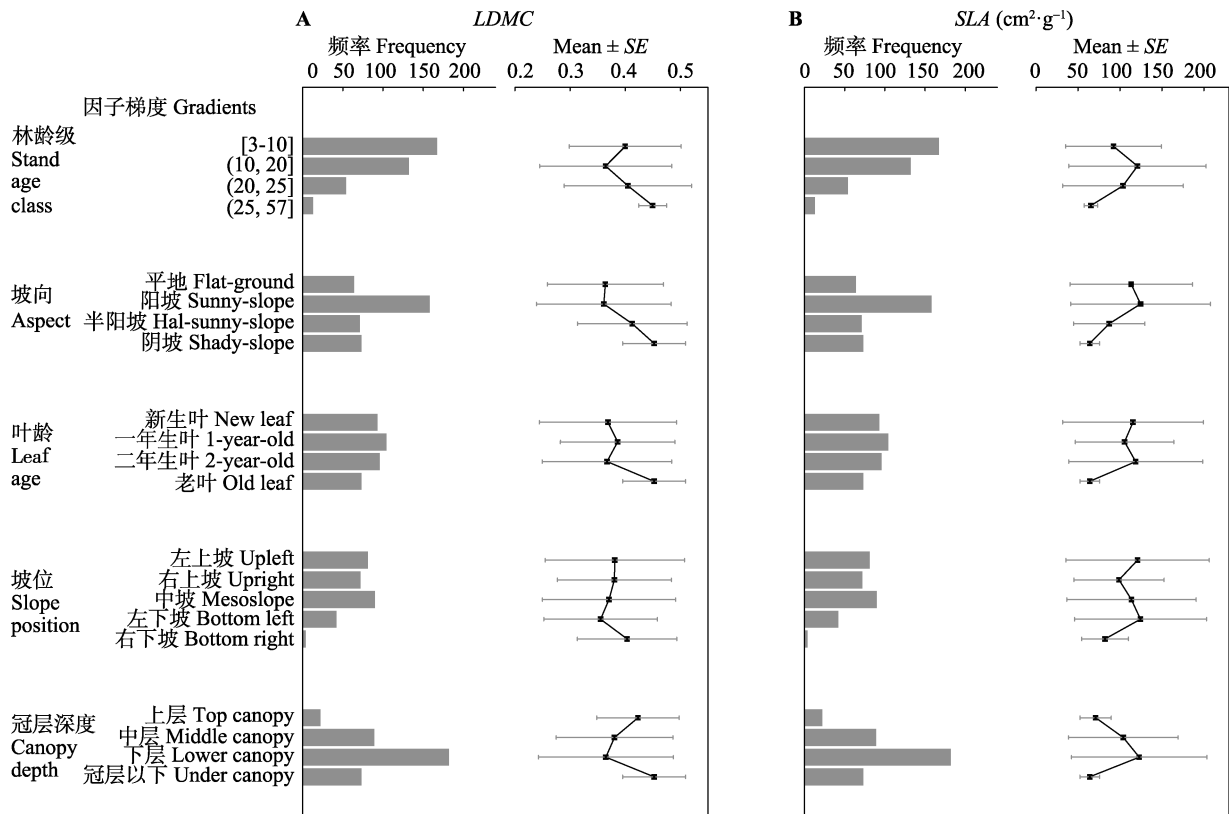


图1 杉木叶干质量比(*LDMC*) (A)、比叶面积(*SLA*) (B)在不同因子变异梯度下的总体抽样特征及均值离散化程度( $n = 374$ )。  
Fig. 1 Summary characteristics and degree of discretization of leaf dry matter content (*LDMC*) (A) and specific leaf area (*SLA*) (B) of *Cunninghamia lanceolata* along different factors gradients ( $n = 374$ ).

最小的 $SLA$  ( $(64.01 \pm 11.73) \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ )和最大的 $LDMC$  ( $0.45 \pm 0.06$ )。  $LDMC$ 和 $SLA$ 在左上坡、右上坡、中坡和左下坡的分布差异不大, 集中在 $0.36\text{--}0.38$ 和 $98.82\text{--}124.41 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ , 且变化规律不明显。

## 2.2 杉木 $SLA$ 估算模型的构建

杉木 $SLA$ 估算模型拟合结果如图2A所示,  $y = 477.6576 \times (1 + x)^{-4.9841}$  ( $R^2 = 0.7184$ ,  $p < 0.001$ ),  $p < 0.001$ 表明 $LDMC$ 和 $SLA$ 之间的关系可以用该模型表明, 其模型建立有效。结合图2B的拟合残差图, 残差随机分布在 $[-100, 100]$ , 不呈现任何线性或非线性相关趋势, 无明显异质性, 且表现出同方差性。个别极端值存在可能是测量导致的误差, 在可接受范围内。同时, 该估算模型误差可能出现在 $LDMC$ 值较小时( $LDMC < 0.15$ ), 会造成 $SLA$ 估算结果偏低( $LDMC < 0.1$ 时, 残差远小于0)或偏高( $0.1 < LDMC < 0.15$ 时, 残差远大于0)的情况。除此之外,  $SLA$ 残差均合理分布在0左右。结合残差图和 $R^2$ , 模型的建立有效且可信度较高。

## 2.3 叶龄对模型离散特征的影响

为了提高模型的鲁棒性, 以叶龄为例, 将叶龄作为差分因子将模型进行进一步离散化分析。将4个不同龄级分别进行模型拟合(图3A):

新生叶:  $y = 438.8273 \times (1 + x)^{-4.67523}$  ( $R^2 = 0.693$ ,  $p < 0.001$ );

一年生叶:  $y = 588.93814 \times (1 + x)^{-5.67528}$  ( $R^2 = 0.889$ ,  $p < 0.001$ );

二年生叶:  $y = 477.80289 \times (1 + x)^{-4.77043}$  ( $R^2 = 0.639$ ,  $p < 0.001$ );

老叶:  $y = 116.07319 \times (1 + x)^{-1.60273}$  ( $R^2 = 0.100$ ,

$p < 0.001$ );

4个模型都为 $p < 0.001$ , 图3B中所示残差图都呈随机分布在 $[-100, 100]$ 间, 无明显异质性, 散点分布不呈现任何线性或非线性相关趋势, 表现出同方差性, 说明模型有效。其中拟合效果最好的是一年生叶( $R^2 = 0.889$ )。随着叶龄的增加, 杉木 $SLA$ 呈下降趋势,  $LDMC$ 和 $SLA$ 之间的拟合曲线斜率逐渐平缓, 异龄回归模型中的指数 $b$ 的绝对值为一年生叶( $5.67528$ ) > 二年生叶( $4.77043$ ) > 新生叶( $4.67523$ ) > 老叶( $1.60276$ ), 老叶的模型拟合效果不佳( $R^2 = 0.100$ )。

## 3 讨论

### 3.1 $SLA$ 和 $LDMC$ 的分布差异

$SLA$ 和 $LDMC$ 暗示着植物快速扩展光截取能力和高效存储物质用于叶结构建成这两种资源分配策略的转变(Reich *et al.*, 1992; Grime *et al.*, 1997; Shipley *et al.*, 2006; Hodgson *et al.*, 2011)。叶片 $SLA$ 和 $LDMC$ 不仅会对冠层深度(Ellsworth & Reich, 1993; 张林等, 2008)、坡向(党晶晶等, 2015; 欧晓岚和刘艳红, 2017)等小生境的环境梯度变化做出响应, 还会因自身的生长发育(如林龄和叶龄)(Wyka *et al.*, 2008; Karavin, 2013; 黄海侠等, 2014)而不断调整生活史策略。本研究中杉木的 $SLA$ 范围在 $96.08\text{--}110.22 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ , 已有研究中杉木 $SLA$ 在 $74\text{--}104 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ (李轩然等, 2007; 李凯和项文化, 2011), 本研究的抽样样本既包含不同产区杉木, 又包含不同林龄级和叶龄级杉木, 以及不同小生境梯度(冠层、坡向、坡位等), 而已有研究样本受限于特定的林龄级等(李轩

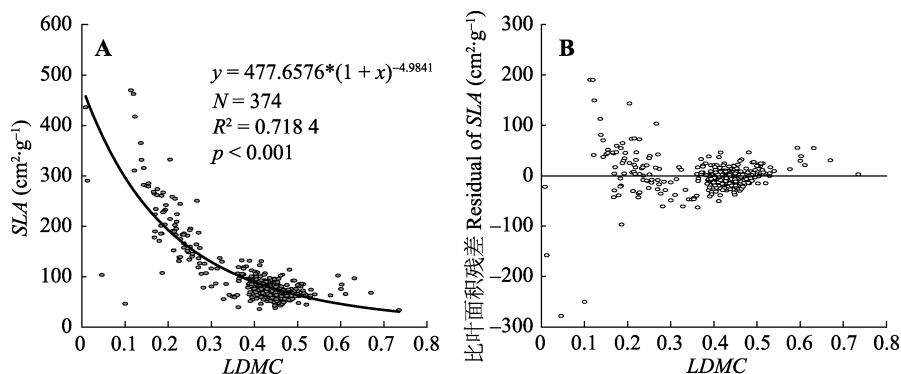


图2 杉木基于叶干质量比( $LDMC$ )的比叶面积( $SLA$ )非线性拟合模型(A)和 $SLA$ 对 $LDMC$ 的回归残差散点图(B)。模型选择 $y = a(1 + x)^b$ ;  $N$ , 样本量;  $R^2$ , 修正的决定系数;  $p$ , 差异性显著度。

Fig. 2 Nonlinear fitting model of specific leaf area ( $SLA$ ) based on leaf dry matter content ( $LDMC$ ) (A) and  $SLA$  scatter plot the regression residuals of  $LDMC$  (B) of *Cunninghamia lanceolata*. Model selection  $y = a(1 + x)^b$ ;  $N$ , sampling size;  $R^2$ , adjusted R-squared;  $p$ , significant difference degree.

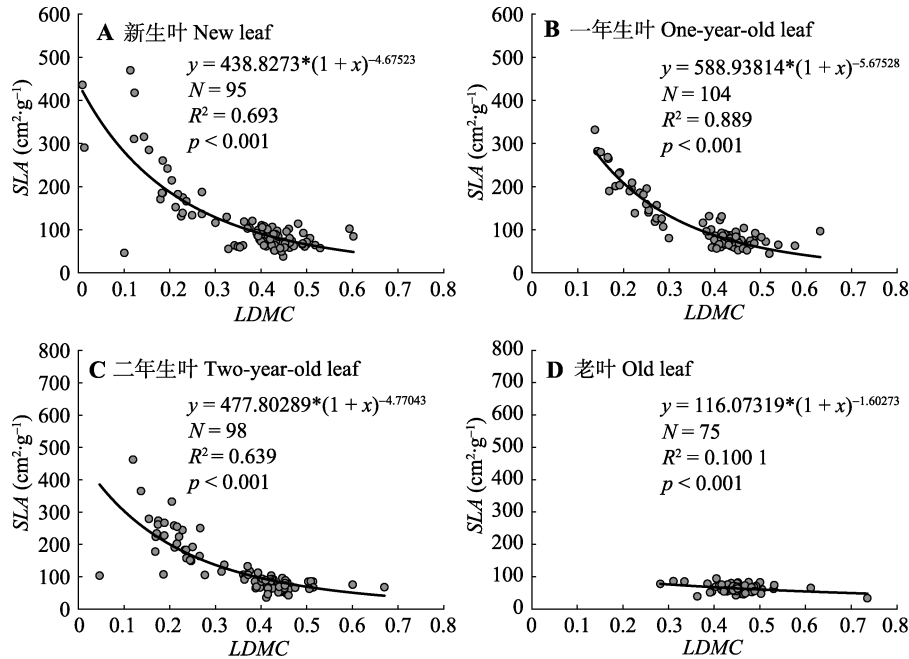


图3 不同叶龄梯度下杉木基于叶干质量比(LDMC)的比叶面积(SLA)非线性拟合模型。模型选择 $y = a(1 + x)^b$ ;  $N$ , 样本量;  $R^2$ , 修正的决定系数;  $p$ , 差异性显著度。

Fig. 3 Nonlinear fitting model of specific leaf area (SLA) based on leaf dry matter content (LDMC) of *Cunninghamia lanceolata* along different leaf age gradients. Model selection  $y = a(1 + x)^b$ ;  $N$ , sampling size;  $R^2$ , adjusted R-squared;  $p$ , significant difference degree.

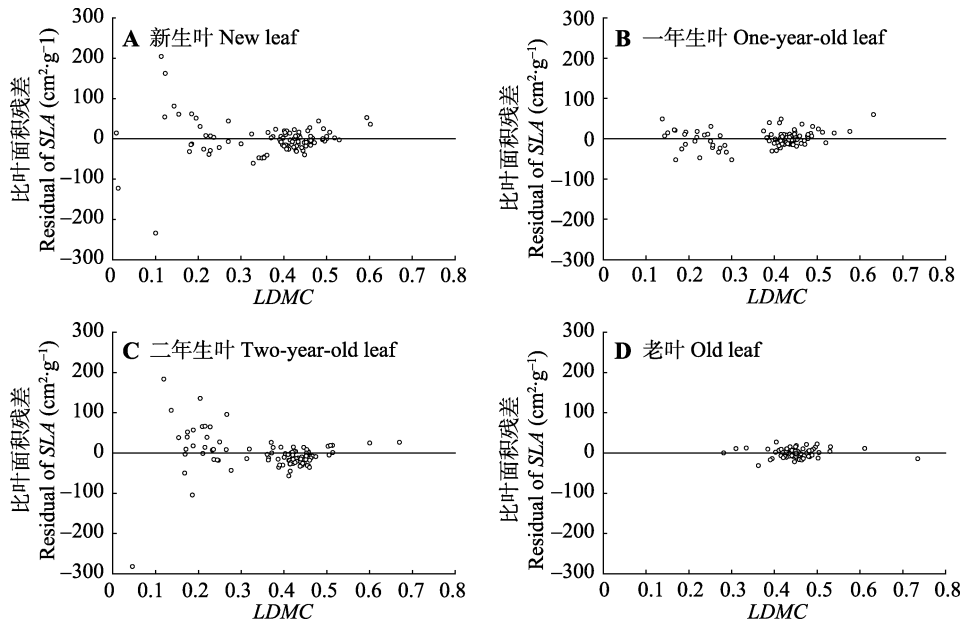


图4 不同叶龄梯度下杉木比叶面积(SLA)对叶干质量比(LDMC)的回归残差散点图。

Fig. 4 Specific leaf area (SLA) scatter plot the regression residuals of leaf dry matter content (LDMC) of *Cunninghamia lanceolata* along different leaf age gradients.

然等, 2007; 李凯和项文化, 2011)。杉木的SLA较小 (Garnier *et al.*, 1997), 已有研究认为低SLA的物种更能适应干旱和贫瘠的环境 (Wilson *et al.*, 1999; Westoby *et al.*, 2002), 这预示着杉木作为亚热带最重要的用材树种, 能很好地面对和适应未来可能出现的降水减少带来干旱胁迫增加的环境变化。

叶片采取不同的资源配比来适应光照和水分条件在冠层的垂直变化, 冠层上部的叶片在充分接受光照的同时, 也会受到强光胁迫, 还要面对水分运输投资较大而相对缺水的环境, 因此会表现出小的叶面积和低的含水量来减少蒸腾和过度消耗 (Ellsworth & Reich, 1993; 覃鑫浩, 2015)。对落叶阔

叶树种的研究表明, 在最隐蔽位置的叶片会出现最大的 $SLA$  (Ellsworth & Reich, 1993), 但杉木叶片的生长会在冠层最外层萌芽的同时, 将老叶“往里推”, 并且不断凋落下层的老枝和老叶, 使冠层不断向上“攀升”, 这使得常绿树种的最隐蔽位置可能是年老的叶片, 并不一定出现最大的 $SLA$ , 如本研究中的冠层以下叶片表现出最小 $SLA$  ( $(64.01 \pm 11.73) \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ )和最大 $LDMC$  ( $0.45 \pm 0.06$ )。与此类似, 坡向小生境内植物的光、温、水条件进行再分配, 营造不同的小气候生境(Cantón *et al.*, 2004)。杉木在阳坡(南坡)表现出最大 $SLA$  ( $(113.43 \pm 73.05) \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ), 这与已有研究不同。已有研究认为阔叶植物在阴坡倾向于伸展大叶使光合收益最大化, 而在阳坡注重干物质的积累(Ellsworth & Reich, 1993; 党晶晶等, 2015)。杉木作为典型的造林树种, 在阴坡生长较好, 一旦成林, 林下灌木和草本较少, 竞争不太激烈。但在阳坡, 物种丰富度较高, 杉木竞争力较弱。本研究采样时间在4月, 正值气温回暖时期, 温度适宜, 太阳辐射适中, 此时杉木叶片可能更倾向于分配更大的 $SLA$ 和更低的叶建成消耗, 使投资最小化和收益最大化, 从而有利于竞争(Reich *et al.*, 1991b), 因此此时杉木倾向于在阳坡表现出高 $SLA$ 和低 $LDMC$ 。而在其他月份, 同一生境不同物种对光与水的竞争相对缓和, 杉木在阳坡对 $SLA$ 的分配则可能相应减小。杉木叶片在10–20年生阶段普遍处于快速扩展自身规模阶段, 不断扩大其叶面积来提高光截取能力, 并通过高的含水量满足其自身的生理活动, 且具有较大的环境可塑性。这与已有研究发现杉木在度过速生期(5–11年)后, 叶片生物量随林龄的增加而降低的观点(郑勇平等, 1991; 杨明等, 2010; 俞月凤等, 2013)一致。随着林龄的增加,  $SLA$  ( $(65.35 \pm 8.02) \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ )显著减小,  $LDMC$  ( $0.45 \pm 0.03$ )达到最大, 此时环境可塑性也最小。这与对其他松柏类或阔叶树种的研究结果(张林等, 2008; 段媛媛等, 2017)类似,  $SLA$ 呈先增大后减小的变化, 在接近成熟阶段, 达到最大的 $SLA$ 和最小的 $LDMC$ 。也有研究认为树龄或林龄对 $SLA$ 的影响不显著(Greenwood *et al.*, 2008; Karavın, 2013), 以及通过控制实验, 根据水力限制假说认为, 叶性状可能与树龄无关, 而与树的大小或体积有关(Matsuzaki *et al.*, 2004; Mencuccini *et al.*, 2005)。本研究并不能区分探讨林龄和树大小的影响, 需要进一步研究。

### 3.2 杉木 $SLA$ 估算模型的分析

$SLA$ 作为叶片重要的结构性状, 不仅能指示叶片的功能策略及对环境响应, 而且是重要的生产力衡量指标(Bertin, 1998; Wright *et al.*, 2004; Smart *et al.*, 2017)。但其测量技术仍存在局限性, 例如, 叶面积测定效率较低、精确度有待提高, 破损鲜叶和一些针叶甚至无叶的比叶面积测定较难等问题(Wilson *et al.*, 1999; Cornelissen *et al.*, 2003; Roche *et al.*, 2004)。为了解决这一问题, 已有研究认为用干比叶面积(干叶面积和叶干质量的比值)来对鲜叶 $SLA$ 进行模型估算(Torrez *et al.*, 2013), 在一定程度上规避了鲜叶叶面积测量困难的问题(如鲜叶破损、枯萎等), 但依然留下了叶面积测量的技术瓶颈, 无法有效地解决针叶甚至无叶的物种 $SLA$ 的测定。其他研究则常用典型的线性模型( $y = ax + b$ )和非线性模型( $y = ax^b$ )对 $LDMC$ 和 $SLA$ 进行拟合(李玉霖等, 2005; 周济源等, 2013; 高君亮等, 2016), 其研究旨在从特定环境出发, 环境参数与多个叶片性状数值可能并非一一对应, 通常仅用相关系数( $r$ )来探讨二者的相关性和关联, 对其关联程度的高低关注较少, 因此用这种相关性来指导通用的现实问题时, 时常会面临由于环境不一或者树种不一而产生的矛盾, 收效甚微。本研究一方面证实了杉木在非特定环境下(如无干旱胁迫、光照胁迫等), 随着 $LDMC$ 的增大,  $SLA$ 呈极显著的负相关, 二者存在明显的权衡这一通用关联(李玉霖等, 2005; 蒋艾平等, 2016)。另一方面, 本研究从两个性状自身特点出发, 探讨两个性状之间数值一一对应的关系, 建立杉木 $SLA$ 估算的通用模型。其模型决定系数( $R^2$ )达到0.718 4, 且残差分布合理, 说明模型建立有效, 能够满足基本的杉木 $SLA$ 估算要求。

### 3.3 叶龄对模型的影响

杉木叶片生活周期较长, 其 $LDMC$ 和 $SLA$ 在不同叶龄下的分配策略能表现叶片生活史弹性适应策略(Reich *et al.*, 1991b; Frak *et al.*, 2001; 霍宏和王传宽, 2007; 黄海侠等, 2014)。老叶往往表现出最小的 $SLA$  ( $(64.01 \pm 11.73) \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ )和最大的 $LDMC$  ( $0.45 \pm 0.06$ ), 以及最小的变异程度(0.18和0.13), 这是由于随着叶龄增加, 叶片内次生代谢物积累, 叶片为了防虫食和提高外界干扰的防御能力, 会减小叶面积、增加保卫构造组织, 叶片变厚、含水率降低, 以减少失水(Witkowski & Lamont, 1991; Reich *et al.*,

1998; Kayama *et al.*, 2002), 随着光合能力的减弱, 生长发育受到限制, 老叶的形态可塑性最小(Field & Mooney, 1983; Ono *et al.*, 2001)。而新生叶、一年生叶和二年生叶都呈现出高SLA低LDMC, 以及较大的形态可塑性(Frak *et al.*, 2001; Wyka *et al.*, 2008)。

就单株植物而言, 已有大量研究探讨叶片LDMC和SLA随环境梯度变化的空间异质性(Jullien *et al.*, 2009; 苗艳明等, 2012; 胡耀升等, 2015)。常绿树种叶片生活周期长, 生活史策略复杂。研究异龄下LDMC和SLA的特征, 能了解杉木在结构规模扩展过程中表现出的时间异质性及养分分配策略和形态弹性适应机制。将叶龄作为差分因子将通用模型离散化后, 4个叶龄下LDMC和SLA都表现出极显著相关性( $p < 0.01$ ), 模型拟合程度最好的是一年生叶( $R^2 = 0.889$ ), 残差分布也最为平稳, 无明显的异常值, 可见一年生叶LDCM和SLA的分配策略较为稳定。而新生叶和二年生叶有个别值处于低LDMC和高SLA, 超出模型拟合范围, 这种情况可能是由于新生叶会优先采取快速扩展其光截取能力来满足自身的快速发展, 而二年生叶被新生叶和一年生叶“推进”冠层较为隐蔽位置, 但还不到凋落时期, 因此也会出现低LDMC和SLA来满足自身需求(Athokpam *et al.*, 2013)。随着叶龄的增加, LDMC和SLA之间的拟合曲线斜率逐渐平缓( $b$ 的绝对值降低), 说明随着生活史的推移, 杉木叶片干物质逐渐积累(LDMC增大, SLA减小), 二者之间的响应灵敏度降低。另一方面也表现为老叶的拟合效果不明显( $R^2 = 0.100$ ), 老叶LDMC范围在0.28–0.73间, 但SLA范围仅集中在(52.28–75.74)  $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ , 老叶保持低SLA来加大自身叶生产投资, 稳定自身生活状态, 以此延长寿命(Gratani & Bombelli, 2000; Sterck *et al.*, 2006)。老叶的LDMC和SLA模型拟合优度较低, 验证了低SLA (低于90  $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ )的叶片, 其LDMC的变化可能保持一定的相对独立性的假设(Garnier *et al.*, 2001b)。

已有的叶面积测定技术瓶颈导致了SLA值的不确定性大, 本研究通过基于LDMC的SLA估算模型构建, 补充了杉木单叶SLA的数据空白, 为核算SLA提供了途径, 提高了杉木SLA估算模型的精度及稳定性, 为验证和完善其他树种的SLA及相关叶功能

性状的测定提供了借鉴; 为杉木生长模拟, 解释、探索生态学机理和生产估算提供了连接途径, 为个体适应机制的精算和大尺度的估算构建了桥梁; 对今后杉木树种研究、提高杉木人工林经营管理及相关的连续性科学研究具有现实意义。

**致谢** 感谢中南林业科技大学的李维佳、李瑾同学在样品采集和试验测定时给予的帮助。

## 参考文献

- Athokpam FD, Garkoti SC, Borah N (2013). Periodicity of leaf growth and leaf dry mass changes in the evergreen and deciduous species of southern Assam, India. *Ecological Research*, 29, 153–165.
- Bertin N (1998). Short and long term fluctuations of the leaf mass per area of tomato plants—Implications for growth models. *Annals of Botany*, 82, 71–81.
- Cantón Y, Del Barrio G, Solé-Benet A, Lázaro R (2004). Topographic controls on the spatial distribution of ground cover in the tabernas badlands of SE Spain. *Catena*, 55, 341–365.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.
- Dang JJ, Zhao CZ, Li Y, Hou ZJ, Dong XG (2015). Relationship between leaf traits of *Melica przewalskyi* and slope aspects in alpine grassland of Qilian Mountains, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 23–31. [党晶晶, 赵成章, 李钰, 侯兆疆, 董小刚 (2015). 祁连山高寒草地甘肃臭草叶性状与坡向间的关系. 植物生态学报, 39, 23–31.]
- Díaz S, Cabido M (2009). Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, 8, 463–474.
- Díaz S, Cabido M, Fernando C (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9, 113–122.
- Duan YY, Song LJ, Niu SQ, Huang T, Yang GH, Hao WF (2017). Variation of leaf functional traits of different aged *Robinia pseudoacacia* communities and relationships with soil nutrients. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 28, 28–36. [段媛媛, 宋丽娟, 牛素旗, 黄婷, 杨改河, 郝文芳 (2017). 不同林龄刺槐叶功能性状差异及其与土壤养分的关系. 应用生态学报, 28, 28–36.]
- Ellsworth DS, Reich PB (1993). Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia*, 96, 169–178.
- Field C, Mooney HAJ (1983). Leaf age and seasonal effects on light, water, and nitrogen use efficiency in a california shrub. *Oecologia*, 56, 348–355.
- Frak E, Roux XL, Millard P, Dreyed E, Jaouen G, Saint-Joanis B, Wendler R (2001). Changes in total leaf nitrogen and



- partitioning of leaf nitrogen drive photosynthetic acclimation to light in fully developed walnut leaves. *Plant, Cell & Environment*, 24, 1279–1288.
- Gao JL, Luo FM, Zhao YM, Zhang JB, Yuan WJ, Sun F, Hao YG (2016). Specific leaf area and leaf dry matter content of three kinds of poplar in Ulan Buh desert oasis. *Journal of Northwest Forestry University*, 31(1), 15–20. [高君亮, 罗凤敏, 赵英铭, 张景波, 原伟杰, 孙非, 郝玉光 (2016). 乌兰布和沙漠绿洲3种杨树比叶面积和叶干物质含量研究. 西北林学院学报, 31(1), 15–20.]
- Garnier E, Cordonnier P, Guillermin JL (1997). Specific leaf area and leaf nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in mediterranean old-fields. *Oecologia*, 111, 490–498.
- Garnier E, Laurent G, Bellmann A, Debain S, Berthelie P, Ducout B, Roumet C, Navas ML (2001a). Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*, 152, 69–83.
- Garnier E, Shipley B, Roumet C, Laurent G (2001b). A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 15, 688–695.
- Gratani L, Bombelli A (2000). Correlation between leaf age and other leaf traits in three mediterranean maquis shrub species: *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia* and *Cistus incanus*. *Environmental and Experimental Botany*, 43, 141–153.
- Greenwood MS, Ward MH, Day ME, Adams SL, Bond BJ (2008). Age-related trends in red spruce foliar plasticity in relation to declining productivity. *Tree Physiology*, 28, 225–232.
- Grime JP, Thompson K, Hunt R, Hodgson JG, Cornelissen JHC, Rorison IH, Hendry GAF, Ashenden TW, Askew AP, Band SR, Booth RE, Bossard CC, Campbell BD, Cooper JEL, Davison AW, Gupta PL, Hall W, Hand DW, Hannah MA, Hillier SH, Hodgkinson DJ, Jalili A, Liu Z, Mackey JML, Matthews N, Mowforth MA, Neal AM, Reader RJ, Reiling K, Ross-Fraser W, Spencer RE, Sutton F, Tasker DE, Thorpe PC, Whitehouse J (1997). Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*, 79, 259–281.
- Hodgson JG, Montserrat-Martí G, Charles M, Jones G, Wilson P, Shipley B, Sharafi M, Cerabolini BEL, Cornelissen JHC, Band SR, Bogard A, Castro-Díez P, Guerrero-Campo J, Palmer C, Pérez-Rontomé MC, Carter G, Hynd A, Romo-Díez A, de Torres Espuny L, Royo Pla F (2011). Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany*, 108, 1337–1345.
- Hou ZJ, Zhao CZ, Li Y, Zhang Q, Ma XL (2014). Trade-off between height and branch numbers in *Stellera chamaejasme* on slopes of different aspects in a degraded alpine grassland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 281–288. [侯兆疆, 赵成章, 李钰, 张茜, 马小丽 (2014). 不同坡向高寒退化草地狼毒株高和枝条数的权衡关系. 植物生态学报, 38, 281–288.]
- Hu YS, Yao XY, Liu YH (2015). Specific leaf area and its influencing factors of forests at different succession stages in Changbai Mountains. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 1480–1487. [胡耀升, 么旭阳, 刘艳红 (2015). 长白山森林不同演替阶段比叶面积及其影响因子. 生态学报, 35, 1480–1487.]
- Huang HX, Yang XD, Sun BW, Zhang ZH, Yan ER (2014). Variability and association of leaf traits between current-year and former-year leaves in evergreen trees in Tiantong, Zhejiang, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 912–921. [黄海侠, 杨晓东, 孙宝伟, 张志浩, 阎恩荣 (2014). 浙江天童常绿植物当年生与往年生叶片性状的变异与关联. 植物生态学报, 37, 912–921.]
- Huo H, Wang CK (2007). Effects of canopy position and leaf age on photosynthesis and transpiration of *Pinus koraiensis*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18, 1181–1186. [霍宏, 王传宽 (2007). 冠层部位和叶龄对红松光合蒸腾特性的影响. 应用生态学报, 18, 1181–1186.]
- James SA, Bell DT (2000). Influence of light availability on leaf structure and growth of two *Eucalyptus globulus* ssp. *Globulus provenances*. *Tree Physiology*, 20, 1007–1018.
- Jiang AP, Jiang JM, Liu J (2016). Response of leaf traits of *Sassafras tsumu* (Hemsl.) Hemsl. along an altitudinal gradient. *Chinese Journal of Ecology*, 25, 1467–1474. [蒋艾平, 姜景民, 刘军 (2016). 檫木叶片性状沿海拔梯度的响应特征. 生态学杂志, 25, 1467–1474.]
- Jullien A, Allirand J-M, Mathieu A, Andrieu B, Ney B (2009). Variations in leaf mass per area according to N nutrition, plant age, and leaf position reflect ontogenetic plasticity in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Field Crops Research*, 114, 188–197.
- Karavin N (2013). Effects of leaf and plant age on specific leaf area in deciduous tree species *Quercus cerris* L. var. *cerris*. *Bangladesh Journal of Botany*, 42, 301–306.
- Kattge J, Díaz S, Lavorel S, Prentice IC, Leadley P, Bönsch G, Garnier E, Westoby M, Reich PB, Wright IJ, Cornelissen JHC, Violle C, Harrison SP, Van Bodegom PM, Reichstein M, Enquist BJ, Soudzilovskaia NA, Ackerly DD, Anand M, Atkin O, Bahn M, Baker TR, Baldocchi D, Bekker R, Blanco CC, Blonder B, Bond WJ, Bradstock R, Bunker DE, Casanoves F, Cavender-Bares J, Chambers JQ, Chapin III FS, Chave J, Coomes D, Cornwell WK, Craine JM, Dobrin BH, Duarte L, Durka W, Elser J, Esser G, Estiarte M, Fagan WF, Fang J, Fernández-Méndez F, Fidelis A, Finegan B, Flores O, Ford H, Frank D, Freschet GT, Fyllas NM, Gallagher RV, Green WA, Gutierrez AG, Hickler T, Higgins SI, Hodgson JG, Jalili A, Jansen S, Joly CA, Kerkhoff AJ, Kirkup D, Kitajima K, Kleyer M, Klotz S, Knops JMH, Kramer K, Kühn I, Kurokawa H, Laughlin D, Lee TD, Leishman M, Lens F, Lenz T, Lewis SL, Lloyd J, Llusià J, Louault F, Ma S, Mahecha MD, Manning P, Massad T, Medlyn BE, Messier J, Moles AT, Müller SC, Nadrowski K,

- Naeem S, Niinemets Ü, Nöllert S, Nüske A, Ogaya R, Oleksyn J, Onipchenko VG, Onoda Y, Ordoñez J, Overbeck G, Ozinga WA, Patiño S, Paula S, Pausas JG, Peñuelas J, Phillips OL, Pillar V, Poorter H, Poorter L, Poschlod P, Prinzing A, Proulx R, Rammig A, Reinsch S, Reu B, Sack L, Salgado-Negret B, Sardans J, Shiodera S, Shipley B, Siefert A, Sosinski E, Soussana JF, Swaine E, Swenson N, Thompson K, Thornton P, Waldram M, Weiher E, White M, White S, Wright SJ, Yguel B, Zaehle S, Zanne AE, Wirth C (2011). TRY—A global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17, 2905–2935.
- Kattge J, Knorr W, Raddatz T, Wirth C (2009). Quantifying photosynthetic capacity and its relationship to leaf nitrogen content for global-scale terrestrial biosphere models. *Global Change Biology*, 15, 976–991.
- Kayama M, Sasa K, Koike T (2002). Needle life span, photosynthetic rate and nutrient concentration of *Picea glehnii*, *P. jezoensis* and *P. abies* planted on serpentine soil in northern Japan. *Tree Physiology*, 22, 707–716.
- Landsberg JJ, Gower ST (1997). Applications of physiological ecology to forest management. *Tree Physiology*, 17, 601–602.
- Lavorel S, Garnier E (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the holy grail. *Functional Ecology*, 16, 545–556.
- Li K, Xiang WH (2011). Comparison of specific leaf area, SPAD value and seed mass among subtropical tree species in hilly area of central Hunan, China. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 31, 213–218. [李凯, 项文化 (2011). 湘中丘陵区12个树种比叶面积、SPAD值和种子干质量的比较. 中南林业科技大学学报, 31, 213–218.]
- Li XR, Liu QJ, Cai Z, Ma ZQ (2007). Specific leaf area and leaf area index of conifer plantations in Qianyanzhou station of subtropical China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 93–101. [李轩然, 刘琪璟, 蔡哲, 马泽清 (2007). 千烟洲针叶林的比叶面积及叶面积指数. 植物生态学报, 31, 93–101.]
- Li YL, Cui JY, Su YZ (2005). Specific leaf area and leaf dry matter content of some plants in different dune habitats. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 304–311. [李玉霖, 崔建垣, 苏永中 (2005). 不同沙丘生境主要植物比叶面积和叶干物质含量的比较. 生态学报, 25, 304–311.]
- Liu ZM (2014). *Research on the Nutrient Dynamics and Internal Absorption of Cunninghamia lanceolata Foliar*. Master degree dissertation, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou. [刘卓明 (2014). 杉木针叶养分含量动态及其内吸收率研究. 硕士学位论文, 福建农林大学, 福州.]
- Matsuzaki J, Norisada M, Kodaira J, Suzuki M, Tange T (2004). Shoots grafted into the upper crowns of tall Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) show foliar gas exchange characteristics similar to those of intact shoots. *Trees*, 19, 198–203.
- Mencuccini M, Martínez-Vilalta J, Vanderklein D, Hamid HA, Korakaki E, Lee S, Michiels B (2005). Size-mediated ageing reduces vigour in trees. *Ecology Letters*, 8, 1183–1190.
- Miao YM, Lü JZ, Bi RC (2012). Distribution pattern of leaf traits in canopy of typical broad-leaved trees in Taiyue Mountain. *Guihaia*, 32, 483–486. [苗艳明, 吕金枝, 毕润成 (2012). 太岳山典型阔叶乔木冠层叶片性状的分布格局. 广西植物, 32, 483–486.]
- Nicotra AB, Leigh A, Boyce CK, Jones CS, Niklas KJ, Royer DL, Tsukaya H (2011). The evolution and functional significance of leaf shape in the angiosperms. *Functional Plant Biology*, 38, 535–552.
- Ono K, Nishi Y, Watanabe A, Terashima I (2001). Possible mechanisms of adaptive leaf senescence. *Plant Biology*, 3, 234–243.
- Osnas JL, Lichstein JW, Reich PB, Pacala SW (2013). Global leaf trait relationships: Mass, area, and the leaf economics spectrum. *Science*, 340, 741–744.
- Ou XL, Liu YH (2017). Age, slope aspects and diameter classes affect the leaf functional traits of *Pinus tabulaeformis* in Songshan, Beijing. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 41(4), 80–88. [欧晓岚, 刘艳红 (2017). 北京松山不同坡向和径级油松异龄叶功能性状特征. 南京林业大学学报(自然科学版), 41(4), 80–88.]
- Qin XH (2015). Spatial heterogeneity of specific leaf area and leaf construction cost of *Quercus liaotungensis* canopy. *Forest Resources Management*, (4), 145–150. [覃鑫浩 (2015). 辽东栎冠层叶建成消耗与比叶面积的空间异质性. 林业资源管理, (4), 145–150.]
- Reich PB, Uhl C, Walters MB, Ellsworth DS (1991a). Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia*, 86, 16–24.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1991b). Leaf age and season influence the relationships between leaf nitrogen, leaf mass per area and photosynthesis in maple and oak trees. *Plant, Cell & Environment*, 14, 251–259.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1992). Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, 62, 365–392.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS, Vose JM, Volin JC, Gresham C, Bowman WD (1998). Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: A test across biomes and functional groups. *Oecologia*, 114, 471–482.
- Ren Y, Lu Q, Wu B, Li MH (2015). Specific leaf area and leaf dry matter content of *Nitraria tangutorum* in the artificially simulated precipitation. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 4707–4715. [任昱, 卢琦, 吴波, 李明虎 (2015). 不同模拟增雨下白刺比叶面积和叶干物质含量的比较. 生态学报, 35, 4707–4715.]
- Roche P, Díaz-Burlinson N, Gachet S (2004). Congruency

- analysis of species ranking based on leaf traits: Which traits are the more reliable? *Plant Ecology*, 174, 37–48.
- Shi YC, Zhao CZ, Song QH, Du J, Chen J, Wang JW (2015). Slope-related variations in twig and leaf traits of *Robinia pseudoacacia* in the northern mountains of Lanzhou. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 362–370. [史元春, 赵成章, 宋清华, 杜晶, 陈静, 王继伟 (2015). 兰州北山刺槐枝叶性状的坡向差异性. *植物生态学报*, 39, 362–370.]
- Shipley B, Lechowicz MJ, Wright IJ (2006). Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology*, 87, 535–541.
- Sims DA, Pearcy RW (1992). Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia macrorrhiza* (Araceae) to a transfer from low to high light. *American Journal of Botany*, 79, 449–455.
- Smart SM, Glanville HC, Blanes MDC, Mercado LM, Emmett BA, Jones DL, Cosby BJ, Marrs RH, Butler A, Marshall MR, Reinsch S, Herrero-Jáuregui C, Hodgson JG, Field K (2017). Leaf dry matter content is better at predicting above-ground net primary production than specific leaf area. *Functional Ecology*, 31, 1336–1344.
- Sterck FJ, Poorter L, Schieving F (2006). Leaf traits determine the growth-survival trade-off across rain forest tree species. *The American Naturalist*, 167, 756–765.
- Torrez V, Jørgensen PM, Zanne AE (2013). Specific leaf area: A predictive model using dried samples. *Australian Journal of Botany*, 61, 350–357.
- Wang XH, Zhang J, Zhang ZX (2000). Leaf longevity of evergreen broad-leaved species of Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province. *Acta Phytocologica Sinica*, 24, 625–629. [王希华, 张婕, 张正祥 (2000). 浙江天童国家森林公园主要常绿阔叶树种叶子寿命的研究. *植物生态学报*, 24, 625–629.]
- Westoby M (1998). A leaf-height-seed (lhs) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199, 213–227.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002). Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125–159.
- Wilson PJ, Thompson KEN, Hodgson JG (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143, 155–162.
- Wirth C, Lichstein JW (2009). The imprint of species turnover on old-growth forest carbon balances—Insights from a trait-based model of forest dynamics. *Old-Growth Forests*, 81–113.
- Witkowski ETF, Lamont BB (1991). Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, 88, 486–493.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas M-L, Niinemets UI, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Wyka T, Robakowski P, Zytowskiak R (2008). Leaf age as a factor in anatomical and physiological acclimative responses of *Taxus baccata* L. needles to contrasting irradiance environments. *Photosynthesis Research*, 95, 87–99.
- Yang M, Wang SL, Zhang WD, Wang QK (2010). Dynamics of biomass and nutrient accumulation in a Chinese-fir plantation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 21, 1674–1680. [杨明, 汪思龙, 张伟东, 王清奎 (2010). 杉木人工林生物量与养分积累动态. *应用生态学报*, 21, 1674–1680.]
- Yu YF, Song TQ, Zeng FP, Peng WX, Wen YG, Huang CB, Wu QB, Zeng ZX, Yu Y (2013). Dynamics changes of biomass and its allocation in *Cunninghamia lanceolata* plantations of different stand ages. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 1660–1666. [俞月凤, 宋同清, 曾馥平, 彭晚霞, 温远光, 黄承标, 吴庆标, 曾昭霞, 于扬 (2013). 杉木人工林生物量及其分配的动态变化. *生态学杂志*, 32, 1660–1666.]
- Zaehele S, Friend AD (2010). Carbon and nitrogen cycle dynamics in the O-CN land surface model: 1. Model description, site-scale evaluation, and sensitivity to parameter estimates. *Global Biogeochemical Cycles*, 24, 1468–1470.
- Zhang L, Luo TX, Deng KM, Li WH (2008). Vertical variations in specific leaf and leaf dry matter content with canopy height in *Pinus yunnanensis*. *Journal of Beijing Forestry University*, 30(1), 40–44. [张林, 罗天祥, 邓坤枚, 李文华 (2008). 云南松比叶面积和叶干物质含量随冠层高度的垂直变化规律. *北京林业大学学报*, 30(1), 40–44.]
- Zhao MF, Xiang WH, Peng CH, Tian DL (2009). Simulating age-related changes in carbon storage and allocation in a Chinese fir plantation growing in southern China using the 3-PG model. *Forest Ecology and Management*, 257, 1520–1531.
- Zheng YP, Zhu H, Xu HN, Xu FH, Zhou YQ (1991). The characteristics of growing processes of Chinese fir and division of its growth stages. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 8, 219–226. [郑勇平, 朱浩, 徐焕农, 许凤华, 周岳泉 (1991). 杉木生长过程特征和生长期划分. *浙江林学院学报*, 8, 219–226.]
- Zhou JY, He JJ, Guo ZY, Wang BB, Zhang XW, Guo CY (2013). A study on specific leaf area and leaf dry matter content of five dominant species in Xiangshan Mountain, Huaibei City, Anhui Province. *Journal of Huaibei Normal University (Natural Science)*, 34(3), 51–54. [周济源, 何俊洁, 郭治远, 王贝贝, 张兴旺, 郭传友 (2013). 淮北相山主要优势物种比叶面积与叶干物质含量初步研究. *淮北师范大学学报(自然科学版)*, 34(3), 51–54.]

责任编辑: 李镇清 责任编辑: 李 敏

扫码加入读者圈  
听语音, 看问答

DOI: 10.17521/cjpe.2017.0132