

阔叶红松林3种阔叶树种柄叶性状变异与相关性

李 露 金光泽 刘志理*

东北林业大学生态研究中心, 森林生态系统可持续经营教育部重点实验室, 东北亚生物多样性研究中心, 哈尔滨 150040

摘 要 叶包括叶片和叶柄, 二者在结构和功能上密切相关, 探究叶片性状和叶柄性状变异及性状间相关关系的影响因素对了解植物叶水平上的生物量分配策略具有重要意义。该研究以阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林内3种主要阔叶树种白桦(*Betula platyphylla*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、五角枫(*Acer pictum* subsp. *mono*)为研究对象, 每个树种选取小树(胸径: 1–6 cm)、中等树(胸径: 15–20 cm)、大树(胸径: 35–45 cm)各10株样树; 另针对大树, 考虑取样冠层位置对其结果的影响。通过测定叶片面积、叶片干质量、叶柄长和叶柄干质量, 主要探讨树种、植株大小和冠层位置(大树)对叶片性状和叶柄性状变异及其性状间相关性的影响。结果显示: (1)树种和植株大小对4个性状均存在显著影响, 3个树种小树的叶柄长和叶柄干质量显著小于大树, 紫椴和五角枫小树的叶片干质量也显著小于大树, 而白桦和紫椴小树的叶片面积显著大于大树; 对于大树, 冠层位置对4个性状变异的影响因树种而异。(2)叶片性状和叶柄性状表现为显著的异速生长关系, 且3个树种的回归斜率为紫椴>白桦>五角枫; 在白桦不同植株大小间的回归斜率为小树>大树>中等树, 而紫椴和五角枫大树的回归斜率最大; 对于大树, 在不同冠层位置叶片性状和叶柄性状间的相关关系存在共同斜率。研究结果表明叶片性状和叶柄性状的变异及其相关关系受树种和植株大小的显著影响, 冠层位置对大树柄叶性状变异及相关关系的影响则相对较小。

关键词 叶片性状; 叶柄性状; 植株大小; 冠层位置; 异速生长

李露, 金光泽, 刘志理 (2022). 阔叶红松林3种阔叶树种柄叶性状变异与相关性. 植物生态学报, 46, 687-699. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0045

Variations and correlations of lamina and petiole traits of three broadleaved species in a broadleaved Korean pine forest

LI Lu, JIN Guang-Ze, and LIU Zhi-Li*

Center for Ecological Research, Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management-Ministry of Education, Northeast Asia Biodiversity Research Center, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract

Aims The lamina and petiole of a leaf are closely related in structure and function, of which the variation and correlation are important for understanding the strategies of biomass allocation at the leaf level.

Methods In this study, we sampled *Betula platyphylla*, *Tilia amurensis* and *Acer pictum* subsp. *mono* in a broadleaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) forest in Northeast China and explored effects of species, tree size and canopy position on variations in and correlations between lamina and petiole traits. For each species, we selected 10 trees for small (diameter at breast height (DBH): 1–6 cm), intermediate (DBH: 15–20 cm), and large sizes (DBH: 35–45 cm), respectively. For the large-sized trees, we took canopy position into account. We measured lamina area (LA), lamina dry mass (LDM), petiole length (PL), and petiole dry mass (PDM).

Important findings (1) The four traits significantly varied with species and tree size. PL and PDM of the small trees were significantly lower than those of large trees for the three species. LDM of the small trees was significantly less than that of the large trees for *T. amurensis* and *A. pictum* subsp. *mono*, while LA of the small trees was significantly greater than that of the large trees for *B. platyphylla* and *T. amurensis*. For the large trees, the effect of canopy position on the variations in the four traits was species-depended. (2) There was a significant allometric scaling relationship between the lamina and petiole traits for all the three species. The regression slopes ranked as *T. amurensis* > *B. platyphylla* > *A. pictum* subsp. *mono*; the slopes for *B. platyphylla* ranked as small size > large size > intermediate size, while the slopes for the large-sized trees were the greatest among different tree sizes for *T. amurensis* and *A. pictum* subsp. *mono*. Canopy position had no significant effect on the regression slope for the

收稿日期Received: 2022-01-27 接受日期Accepted: 2022-03-29

基金项目: 国家自然科学基金(31971636和32071533)和中央高校基本科研业务费专项资金(2572022DS13)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31971636 and 32071533) and the Fundamental Research Funds for the Central Universities (2572022DS13).

* 通信作者Corresponding author (liuzl2093@126.com)

large-sized trees. These results showed that species and tree size significantly influenced the variations in and correlations between the lamina and petiole traits for the three temperate tree species, while canopy position had little effect for the large-sized trees.

Key words lamina trait; petiole trait; tree size; canopy position; allometric scaling

Li L, Jin GZ, Liu ZL (2022). Variations and correlations of lamina and petiole traits of three broadleaved species in a broadleaved Korean pine forest. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 687-699. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0045

叶是植物进行光合作用获取碳的主要器官和能量转换器, 一个完整的阔叶通常由叶片和叶柄两部分组成, 叶片可以拦截光并为光合作用提供场所 (Blonder *et al.*, 2011; Fajardo *et al.*, 2020; Baird *et al.*, 2021); 叶柄可以调节叶片的空间位置, 提供生物力学支撑和承担水分运输功能 (Poorter & Rozendaal, 2008)。作为植物与环境连接的重要纽带, 叶性状随光照、水分等资源的不同而发生变化 (Gspaltl *et al.*, 2013; Osnas *et al.*, 2018), 同时叶的大小也会影响植物的适应能力和竞争能力。尽管有不少研究描述了叶性状沿海拔、纬度、季节、冠层等尺度的变异 (Weerasinghe *et al.*, 2014; 杨继鸿等, 2019; Dong *et al.*, 2020), 但近年来才开始关注叶内组成部分(叶片和叶柄)间的生长关系 (Price & Weitz, 2012; 潘少安等, 2015)。

叶片和叶柄在结构及功能上密切相关。由于叶片的光截留经济学和叶柄的机械生物力学要求, 叶片的增大必然会增加叶柄上的生物量投资 (Niinemets *et al.*, 2006; Xiang *et al.*, 2009)。不同大小的叶通过改变叶柄长度来减少个体内部对光的相互遮挡以进行有效的光捕捉 (Takenaka, 1994; 潘少安等, 2015), 自遮阴大小和机械需求会不成比例地随着叶片大小的增加而增加 (Xiang *et al.*, 2009), 因此大叶片通常会比小叶片有更大比例的叶柄投资 (Pickup *et al.*, 2005)。以往对叶水平上生物量分配策略的研究表明叶片和叶柄之间具有异速生长关系 (Li *et al.*, 2008; 祝介东等, 2011; Price & Weitz, 2012), 这是植物叶性状间优化的标志性证据之一。尽管叶性状之间的关系已被前人研究所证明, 但影响叶片性状和叶柄性状变异的原因以及引起它们之间生长关系变化的因素仍不清晰。

种间变异和种内变异共同驱动叶性状的变异。结合种间变异和种内变异可以反映出物种对环境变化和资源竞争的响应 (Albert *et al.*, 2010; Plourde *et al.*, 2015)。种间变异是自然群落中物种共存的基础 (Díaz *et al.*, 2016), 以往研究也更多关注性状的

种间变异 (Niklas *et al.*, 2007; Dong *et al.*, 2020), 叶习性和耐阴性是引起叶性状种间变异的核心因素 (Lusk *et al.*, 2008; 唐青青等, 2016)。然而, 近期研究表明种内变异也不容忽视, 可占性状总变异的25%以上 (Albert *et al.*, 2010)。种内变异通常包括个体间变异和个体内变异, 不同的植株大小和生境等因素可引起个体间变异 (Poorter *et al.*, 2006; 姚婧等, 2013; Dayrell *et al.*, 2018), 然而有研究表明在局域尺度上, 环境因素对性状的影响程度远小于植株大小 (Liu *et al.*, 2020; 于青含等, 2020); 在个体内, 叶性状的变异主要源于叶着生的冠层位置以及方向的差异 (Koike *et al.*, 2001; Niinemets *et al.*, 2015; 金明月等, 2018)。尽管引起叶性状变异的因素很多, 但对叶片性状和叶柄性状及其相关关系的系统研究还尚少。

不同大小的植株生长状况不同, 光环境和水胁迫随树高的变化对叶大小具有重要影响 (Osada *et al.*, 2002)。较高的植株可以获得更多的光, 但同时水分运输和遭受风拉拽的压力也会增大 (Gspaltl *et al.*, 2013)。随树高增加, 支持结构的导管直径会增大 (Fajardo *et al.*, 2020), 植物需要在叶柄上投入更多的生物量来保持机械稳定性 (Galia Selaya *et al.*, 2008)。小树通常生长在阴蔽的环境中, 为捕获更多的光会投资于叶面积的增大, 一般而言, 小树比大树具有更大的叶面积 (姚婧等, 2013; Dayrell *et al.*, 2018)。虽然叶性状在不同大小的植株个体间存在差异, 但叶片性状和叶柄性状在不同植株大小个体间的相关关系却很少被揭示。

在大树个体内, 冠层位置是叶光捕获和机械稳定性的重要决定因素 (Poorter *et al.*, 2006), 植株利用冠层的垂直高度形成了与光有效性、风速和水汽压相关的异质性环境, 从而影响叶片的光合作用和蒸腾作用 (Pollastrini *et al.*, 2017)。位于冠层上部的叶会遮蔽下部和内部的叶, 上部的叶适应强光且呼吸作用和光合能力均较高 (Weerasinghe *et al.*, 2014; Niinemets *et al.*, 2015); 随冠层深度的增加光穿透率

显著下降,冠层下部的叶光截留效率随光利用率的降低而降低(Weerasinghe *et al.*, 2014),冠层内光照的局部变化会影响叶性状(Koike *et al.*, 2001),叶片面积、叶片质量和叶片厚度随冠层内光利用率的增加而增加已被众多研究所证明(Niinemets *et al.*, 2015)。对于不同生长策略的物种,在其冠层内均存在一个光梯度的性状响应谱,但对不同冠层位置叶柄性状变异以及叶片性状和叶柄性状间相关关系的研究尚未见报道。

本研究以小兴安岭阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林内3种主要落叶单叶乔木为研究对象,分别为:白桦(*Betula platyphylla*)、紫椴(*Tilia amurensis*)和五角枫(*Acer pictum* subsp. *mono*)。针对每个树种的小树、中等树、大树各选择10株样树;对于大树,将树冠从树冠顶端到第一活枝高平均分成上、中、下3层。测定指标包括叶片面积、叶片干质量、叶柄长和叶柄干质量,其中用叶片面积、叶片干质量表征叶片大小,叶柄长、叶柄干质量表征叶柄大小。本研究旨在探讨以下问题: 1)在树种间,叶片和叶柄性状及其相关关系是否存在显著差异? 2)在个体间随着植株大小的变化,叶片和叶柄性状是否存在显著差异? 对于大树,在个体内随冠层位置的改变,叶片和叶柄性状是否也存在显著差异? 植株大小对叶片和叶柄性状的影响是否会大于冠层位置? 3)不同大小的植株叶片性状和叶柄性状间是保持固定的异速生长状态还是发生了异速生长状态的变化? 同样,在大树的不同冠层位置叶片性状和叶柄性状间的相关关系是否会发生变化?

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究地点(47.17° N, 128.88° E)位于黑龙江凉水国家级自然保护区,保护区位于小兴安岭南坡,森林总蓄积量为188万m³,地带性植被是阔叶红松混交林。海拔280–707 m,平均坡度10°–15°,属于低山丘陵地貌。气候类型为温带大陆性季风气候。年平均气温–0.3 °C,年降水量676 mm,全年平均降水日数120–150天,年积雪日130–150天,年平均相对湿度78%。

1.2 样本采集和性状测定

依托阔叶红松林9 hm²固定样地,选取白桦、紫椴、五角枫作为研究对象,且3个树种的耐阴性逐渐增强(Niinemets & Valladares, 2006)。于2020年8月,在所选样地相同的坡向及近似的坡度条件下(坡度差异<5°),每个树种选取30株生长状况良好的样树,并参照凉水阔叶红松林不同生长阶段树木胸径(DBH)的生长规律(韩大校和金光泽, 2017),每个树种小树(DBH: 1–6 cm)、中等树(DBH: 15–20 cm)、大树(DBH: 35–45 cm)各选取10株。在本研究中,样树周围土壤养分相对一致(表1),且任意两株样树之间的距离至少10 m,以减少空间自相关对实验结果的影响。树高和第一活枝高均采用超声波测高测距仪测定,样树信息见表1。针对小树和中等树,每株样树随机选取15–30片完整的叶;针对大树,将树冠从树冠顶端到第一活枝高平均分成上、中、下3层,在每一冠层分南、北2个方向,共计6个采样方位,

表1 阔叶红松林3种树种样树及土壤因子信息(平均值±标准误)

Table 1 Information on sample trees and soil factors for the three species in a broadleaved Korean pine forest (mean ± SE)

树种 Species	植株大小 Tree size	胸径 DBH (cm)	树高 Tree height (m)	第一活枝高 FLBH (m)	土壤氮含量 Soil N content (mg·g ⁻¹)	土壤磷含量 Soil P content (mg·g ⁻¹)	土壤pH Soil pH	土壤含水量 Soil water content (g·g ⁻¹)
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	小树 Small tree	5.13 ± 0.08 ^c	6.30 ± 0.25 ^c	–	5.47 ± 0.44 ^b	1.06 ± 0.07 ^a	4.31 ± 0.04 ^a	0.91 ± 0.14 ^a
	中等树 Middle tree	18.83 ± 0.43 ^b	14.42 ± 0.34 ^b	–	9.28 ± 0.67 ^a	1.24 ± 0.08 ^a	4.33 ± 0.10 ^a	1.23 ± 0.14 ^a
	大树 Large tree	41.00 ± 0.69 ^a	18.89 ± 0.44 ^a	6.44 ± 0.45	9.49 ± 1.16 ^a	1.15 ± 0.07 ^a	4.29 ± 0.12 ^a	1.32 ± 0.22 ^a
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	小树 Small tree	4.35 ± 0.23 ^c	4.40 ± 0.29 ^c	–	7.12 ± 0.62 ^b	1.34 ± 0.09 ^a	4.49 ± 0.16 ^a	1.10 ± 0.18 ^a
	中等树 Middle tree	17.70 ± 0.47 ^b	12.60 ± 0.76 ^b	–	6.88 ± 0.45 ^b	1.25 ± 0.07 ^a	4.34 ± 0.16 ^a	0.83 ± 0.05 ^a
	大树 Large tree	43.04 ± 0.88 ^a	18.92 ± 0.82 ^a	6.84 ± 0.70	9.30 ± 0.66 ^a	1.24 ± 0.09 ^a	5.56 ± 0.12 ^a	1.09 ± 0.08 ^a
五角枫 <i>Acer pictum</i> subsp. <i>mono</i>	小树 Small tree	3.22 ± 0.18 ^c	4.94 ± 0.31 ^c	–	5.89 ± 0.37 ^b	1.05 ± 0.09 ^b	5.11 ± 0.11 ^b	0.62 ± 0.04 ^b
	中等树 Middle tree	17.19 ± 0.58 ^b	11.18 ± 0.38 ^b	–	7.14 ± 0.57 ^b	1.23 ± 0.08 ^b	4.69 ± 0.18 ^c	1.07 ± 0.15 ^a
	大树 Large tree	41.32 ± 0.70 ^a	14.00 ± 0.95 ^a	4.79 ± 0.48	10.09 ± 0.59 ^a	1.67 ± 0.09 ^a	5.74 ± 0.11 ^a	1.13 ± 0.06 ^a

同列不同小写字母表示各树种不同植株大小间差异显著($p < 0.05$)。

DBH, diameter at breast height; FLBH, the first live branch height; N, nitrogen; P, phosphorus. Different lowercase letters in the same column indicate significant differences among tree sizes of the same tree species ($p < 0.05$).

每个方位随机选取5片完整的叶。为防止叶片失水,将取下来的样本即刻放入带有冰块保温箱中,带回实验室进行性状测定。

针对每个样叶,首先将叶片和叶柄进行分离。对于叶片,测定叶片面积和叶片干质量,用BenQ5560彩色扫描仪扫描叶片,再用Adobe Photoshop CC和Batch软件计算叶片面积(cm^2),然后放入65℃烘箱烘干至恒质量测定叶片干质量(g)。对于叶柄,测定叶柄长和叶柄干质量,叶柄长采用刻度为0.1 cm的直尺测定,然后将叶柄放入65℃烘箱烘干至恒质量测定叶柄干质量(g)。

针对每株样树,在树干基部周围选取3个取样点(任意两个取样点之间的角度约为120°),在每个取样点(去除凋落物层) 0–10 cm土层范围内使用土壤取样器采集土壤子样本,将3个取样点的子样本完全混合作为土壤样本。采用烘干法测定每个样本的土壤含水量($\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$),土壤pH的测定使用METTLER TOLEDO FE28酸度计,土壤全氮含量($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)和全磷含量($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)的测定使用AQ400自动间断化学分析仪(SEAL Analytical, Mequon, USA)。

1.3 数据分析

利用最小显著差异(LSD)法对不同树种、不同植株大小以及大树不同冠层位置的叶性状进行差异显著性分析。利用嵌套方差分解量化种间、个体、叶着生方向和冠层位置对大树性状变异的解释量。为检验叶片和叶柄性状间相关关系的差异显著性,首先对叶片面积、叶片干质量、叶柄长、叶柄干质量等性状值进行lg变换拟合正态分布后进行分析,然后采用标准化主轴分析(SMA)对叶片和叶柄性状相关关系的斜率进行差异性检验,如不存在差异,再对其截距进行差异性检验。叶片和叶柄性状间的关系用方程 $y = bx^a$ 来描述,线性转换为 $\lg y = \lg b + a\lg x$, x 、 y 分别表示两个功能性状, $\lg b$ 表示截距, a 是斜率,即异速生长参数或相对生长的指数,当 $|a| = 1$ 时, x 、 y 为等速变化;当 $|a|$ 与1有显著差异时, x 、 y 为异速变化。上述数据分析由R软件中的“agricolae”、“ape”和“smatr”包进行。所有统计分析均使用R 4.0.3软件进行。

2 结果

2.1 叶片和叶柄性状变异

在种间,白桦与五角枫的叶片面积和叶片干质

量存在显著差异,其中五角枫的叶片面积显著大于白桦(图1A、1E),而叶片干质量相反(图1B、1F);叶柄长和叶柄干质量在3个树种间差异显著,均为五角枫>紫椴>白桦(图1C、1D、1G、1H)。

在种内,植株大小对性状变异的影响大于冠层位置(表2)。因叶着生方向对性状变异的解释占比较小(附录I),且方向对叶片和叶柄性状间相关关系均没有显著影响(存在共同斜率)(附录II),因此对于大树个体内的差异,本研究只对冠层位置进行讨论。

对于不同植株大小的个体,白桦和紫椴小树的叶片面积显著大于大树和中等树,而五角枫大树的叶片面积最大(图1A);对于叶片干质量、叶柄长和叶柄干质量,白桦随植株大小无明显规律,紫椴的小树显著小于大树和中等树,五角枫随植株大小的增大而逐渐增大(图1B–1D)。

对于大树,白桦的叶片面积在冠层间没有显著差异,而紫椴和五角枫上层的叶片面积显著小于下层(图1E);白桦和紫椴的叶柄长在冠层间没有显著差异,而五角枫上层和中层的叶柄长显著小于下层(图1G);紫椴和五角枫的叶片干质量和叶柄干质量在冠层间均没有显著差异,但白桦上层均显著大于下层(图1F、1H)。

2.2 叶片和叶柄性状相关关系

叶片性状和叶柄性状均表现为异速生长关系

表2 阔叶红松林3种树种的性状在不同植株大小和不同冠层位置(大树)的变异系数

Table 2 Coefficient of variation among tree sizes and canopy positions (large tree) of four traits in the three species of a broadleaved Korean pine forest

树种 Species	性状 Trait	植株大小 Tree size (%)	冠层位置 Canopy position (%)
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	叶片面积 LA (cm^2)	35.36	27.40
	叶片干质量 LDM (g)	38.54	30.36
	叶柄长 PL (cm)	28.43	27.73
	叶柄干质量 PDM (g)	48.01	42.00
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	叶片面积 LA (cm^2)	31.88	31.78
	叶片干质量 LDM (g)	39.19	34.43
	叶柄长 PL (cm)	18.29	14.40
	叶柄干质量 PDM (g)	40.47	35.87
五角枫 <i>Acer pictum</i> subsp. <i>mono</i>	叶片面积 LA (cm^2)	38.61	36.41
	叶片干质量 LDM (g)	44.38	42.34
	叶柄长 PL (cm)	39.40	33.06
	叶柄干质量 PDM (g)	66.36	56.17

LA, lamina area; LDM, lamina dry mass; PDM, petiole dry mass; PL, petiole length.

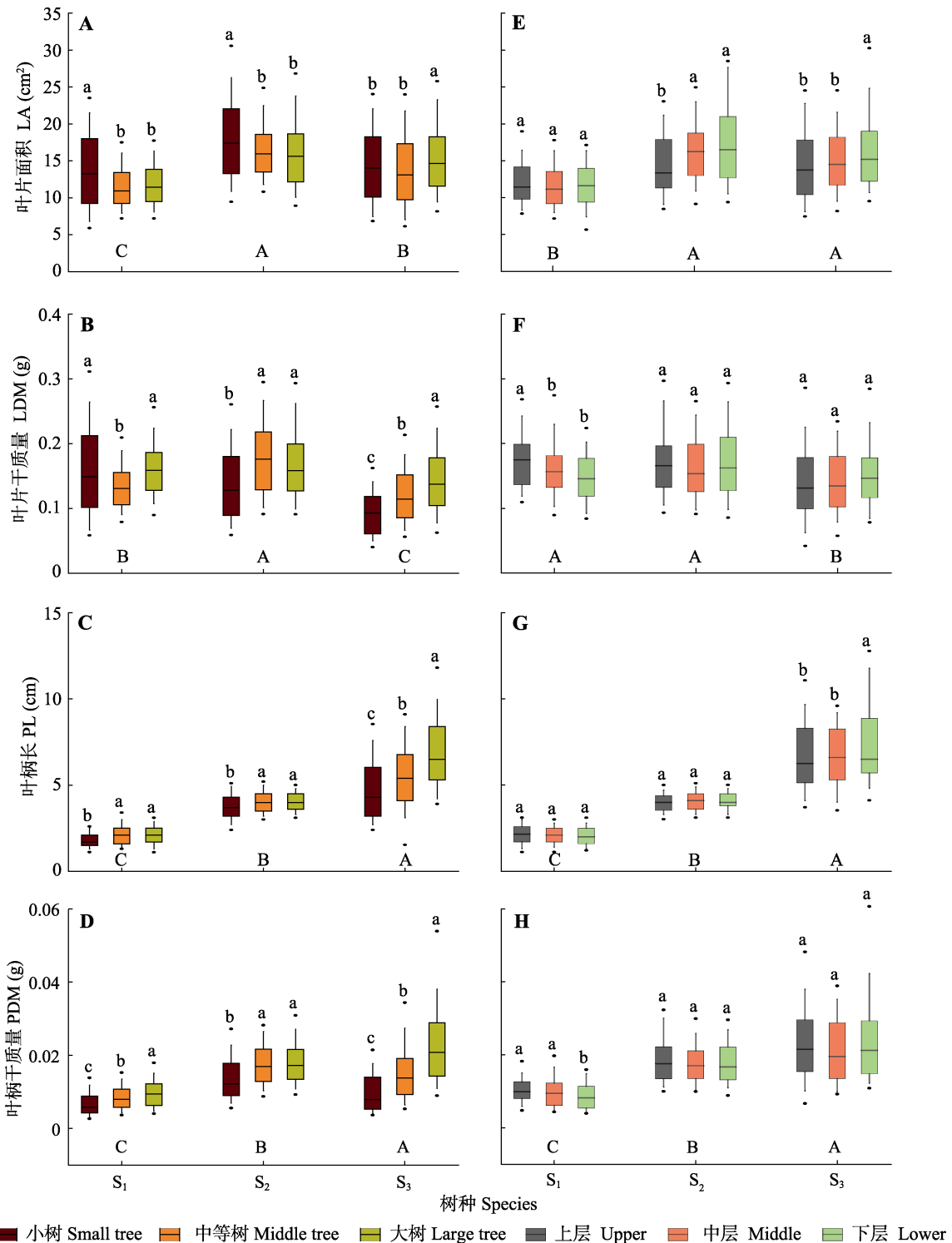


图1 阔叶红松林不同树种的叶片和叶柄性状在不同植株大小(A-D)和冠层位置(大树)(E-H)间的差异。S₁, 白桦; S₂, 紫椴; S₃, 五角枫。箱体下方不同大写字母代表性状在3个树种间存在显著差异($p < 0.05$)。箱体上方不同小写字母代表给定树种的叶片和叶柄性状在不同植株大小间或不同冠层位置(大树)间存在显著差异($p < 0.05$)。

Fig. 1 Variations in lamina and petiole traits among tree sizes (A-D) or canopy positions (large tree) (E-H) of the three species in a broadleaved Korean pine forest. S₁, *Betula platyphylla*; S₂, *Tilia amurensis*; S₃, *Acer pictum* subsp. *mono*. LA, lamina area; LDM, lamina dry mass; PDM, petiole dry mass; PL, petiole length. Different uppercase letters below the boxes indicated that lamina or petiole traits significantly varied with tree species ($p < 0.05$). Different lowercase letters above the boxes indicated that lamina or petiole traits significantly varied with different tree sizes or different canopy positions (large tree) for a given species ($p < 0.05$).

(图2-4)。叶片性状与叶柄性状相关关系间的斜率在不同树种间存在极显著差异(图2)。叶片面积-叶柄长、叶片面积-叶柄干质量、叶片干质量-叶柄长、叶片干质量-叶柄干质量相关关系的斜率均呈现为紫椴>白桦>五角枫(图2A-2D), 表明在对叶柄投资变化相同的情况下, 紫椴所支撑相应的叶片变化得最快, 五角枫变化得最慢。

对于不同植株大小的个体(图3), 除紫椴的叶片干质量-叶柄长、叶片干质量-叶柄干质量及五角枫的叶片面积-叶柄长、叶片面积-叶柄干质量相关关系的斜率没有显著差异外(存在共同斜率)(图3G-3J), 其余性状间相关关系的斜率均存在显著差异, 且白桦在叶片和叶柄相关关系中的斜率均为小树>大树>中等树(图3A-3D), 而紫椴和五角枫大树对应的斜率最大(图3E、3F、3K、3L), 表明在对叶柄投资变化相同的情况下, 大树所支撑叶片变化的速度要大于中等树, 而小树因树种不同而存在差异。

对于大树(图4), 除五角枫的叶片干质量-叶柄长和叶片干质量-叶柄干质量相关关系的斜率在不

同冠层间存在显著差异外(两者相关关系的斜率均为上层>中层>下层)(图4K、4L), 其余柄叶性状间相关关系的斜率在不同冠层间均没有显著差异(存在共同斜率)。同时除紫椴和五角枫的叶片面积和叶柄干质量的相关关系, 其余叶片和叶柄性状相关关系的截距在不同冠层间的差异不显著(附录III)。表明冠层位置对柄叶性状间的相关关系没有显著影响。

3 讨论

3.1 叶片和叶柄性状变异

本研究结果表明不同树种的叶性状存在显著差异, 以往有研究表明性状变异在物种间发生的概率约为3/4 (Thomas *et al.*, 2020)。一方面, 叶片形状是引起叶性状种间差异的因素之一(Kessler & Sinha, 2004), 3个树种的叶片形状存在明显差异, 白桦叶片为卵形, 紫椴叶片为心形, 五角枫叶片为掌形, 不同叶形的树种对支持结构投资的生物量会存在差异(Kessler & Sinha, 2004), 本研究结果与此相符。另一方面, 耐阴性也是决定叶性状种间差异的因素之一

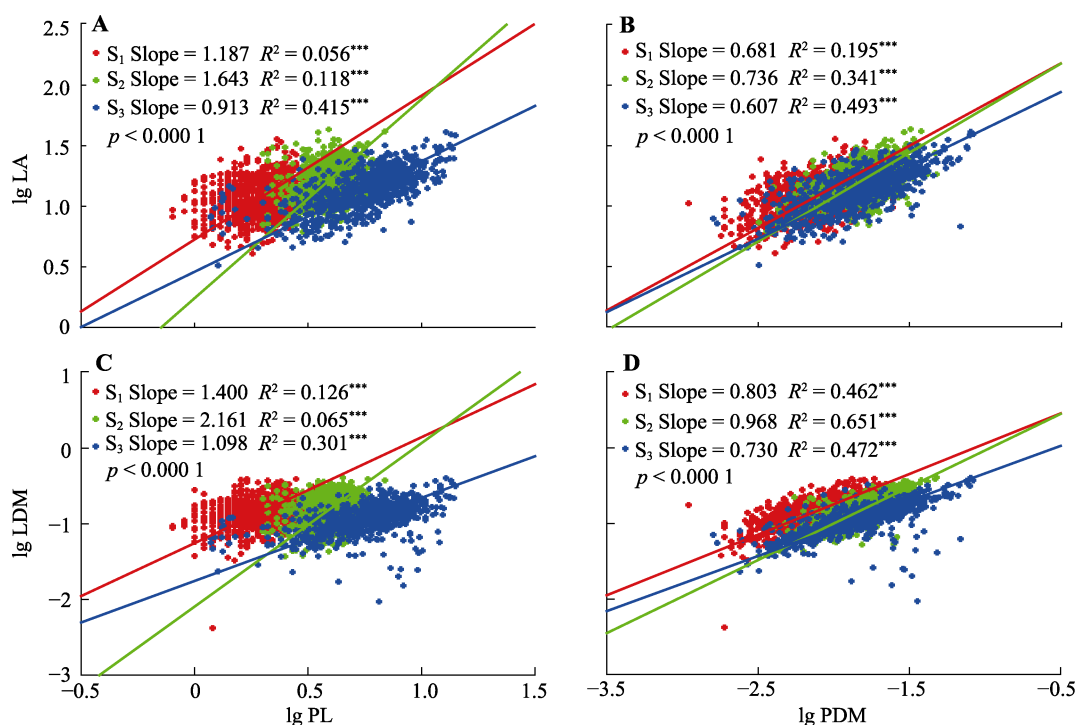


图2 阔叶红松林叶片-叶柄性状相关关系在不同树种间的差异。S₁, 白桦; S₂, 紫椴; S₃, 五角枫。LA, 叶片面积; LDM, 叶片干质量; PDM, 叶柄干质量; PL, 叶柄长。p值表示斜率(Slope)间差异的显著性; $p < 0.05$, 差异显著, 不具有共同斜率。图中彩色实线表示性状间相关关系显著; ***, $p < 0.001$ 。

Fig. 2 Differences in correlations between lamina-petiole traits in different tree species in a broadleaved Korean pine forest. S₁, *Betula platyphylla*; S₂, *Tilia amurensis*; S₃, *Acer pictum* subsp. *mono*. LA, lamina area; LDM, lamina dry mass; PDM, petiole dry mass; PL, petiole length. p value represents the significance of difference in slopes; $p < 0.05$, the difference is significant and there is no common slope. The colored solid lines in the figure indicate that the correlations between traits were significant; ***, $p < 0.001$.

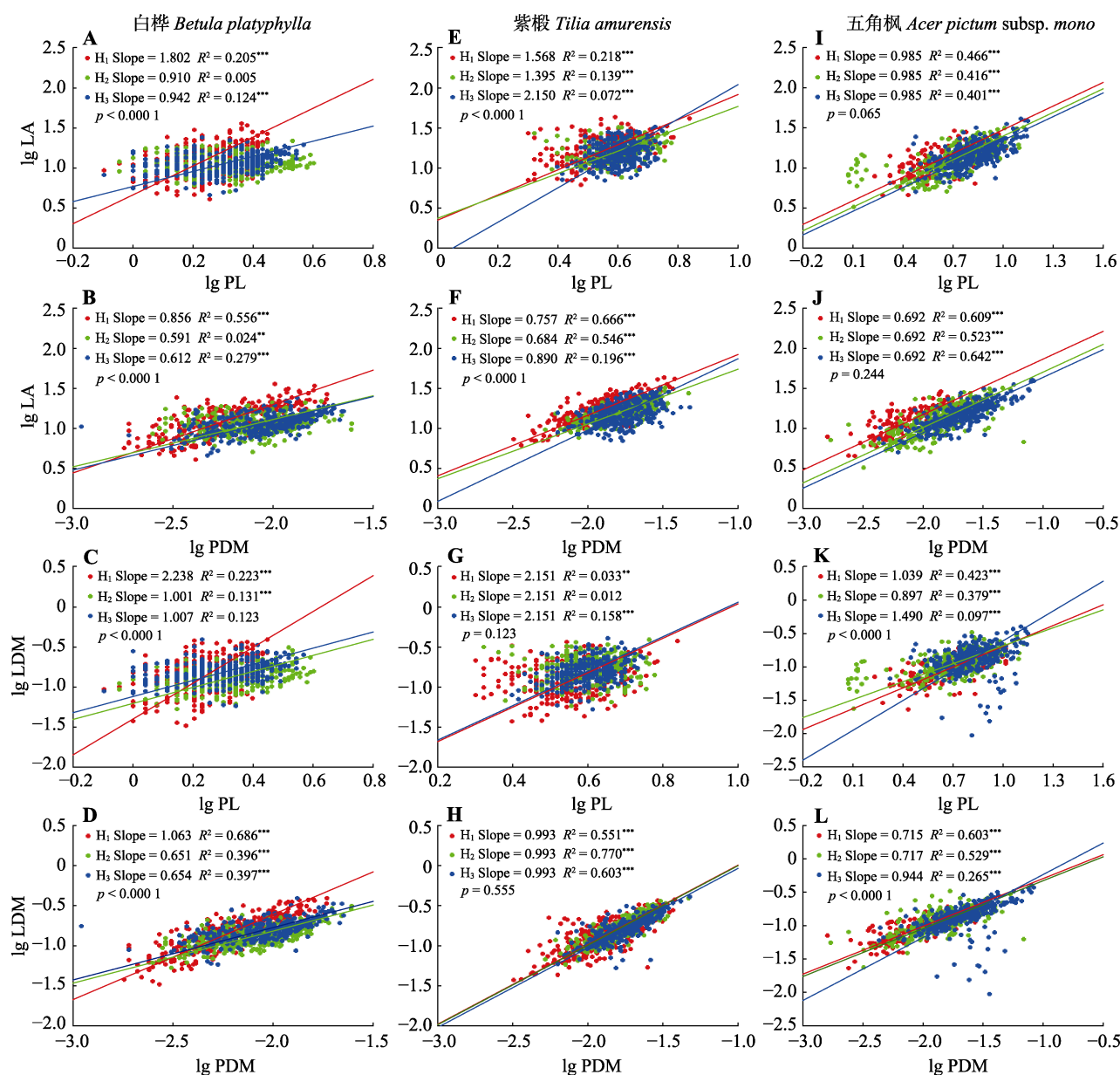


图3 阔叶红松林3个树种叶片-叶柄性状相关关系在不同植株大小间的差异。H₁, 小树; H₂, 中等树; H₃, 大树。LA, 叶片面积; LDM, 叶片干质量; PDM, 叶柄干质量; PL, 叶柄长。 p 值表示斜率(Slope)间差异的显著性; $p < 0.05$, 差异显著, 不具有共同斜率; $p > 0.05$, 差异不显著, 具有共同斜率。图中彩色实线表示性状间相关关系显著; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。

Fig. 3 Differences in correlations between lamina-petiole traits in different tree sizes of the three tree species in a broadleaved Korean pine forest. H₁, small tree; H₂, middle tree; H₃, large tree. LA, lamina area; LDM, lamina dry mass; PDM, petiole dry mass; PL, petiole length. p value represents the significance of difference in slopes; $p < 0.05$, the difference is significant and there is no common slope; $p > 0.05$, the difference is not significant and there is a common slope. The colored solid lines in the figure indicate that the correlations between traits were significant; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

(Lusk *et al.*, 2008), 紫椴和五角枫是耐阴性较强的树种, 耐阴树种多为演替后期树种, 对光的需求相对较低; 而白桦为喜光树种, 喜光树种多为演替前期树种, 对光的需求量相对较大(Galia Selaya *et al.*, 2008; Kenzo *et al.*, 2015)。光截留经济学表明, 耐阴树种一般生长较大的叶以拦截更多的光(Yan *et al.*, 2013); 由于喜光树种比耐阴树种具有更高的光合

能力和呼吸速率, 而较高的蒸腾作用会让水分流失得更多(Kenzo *et al.*, 2015), 这导致喜光植物的叶片小而厚, 而耐阴植物的叶片大而薄(Lusk *et al.*, 2008; Ishii *et al.*, 2012), 本研究结果支持该结论。

不同树高的植株接收到的光存在差异, 遭受水分胁迫和风拉拽压力也不同, 导致不同植株大小的叶性状也存在差异(Fajardo *et al.*, 2020)。随着植株树

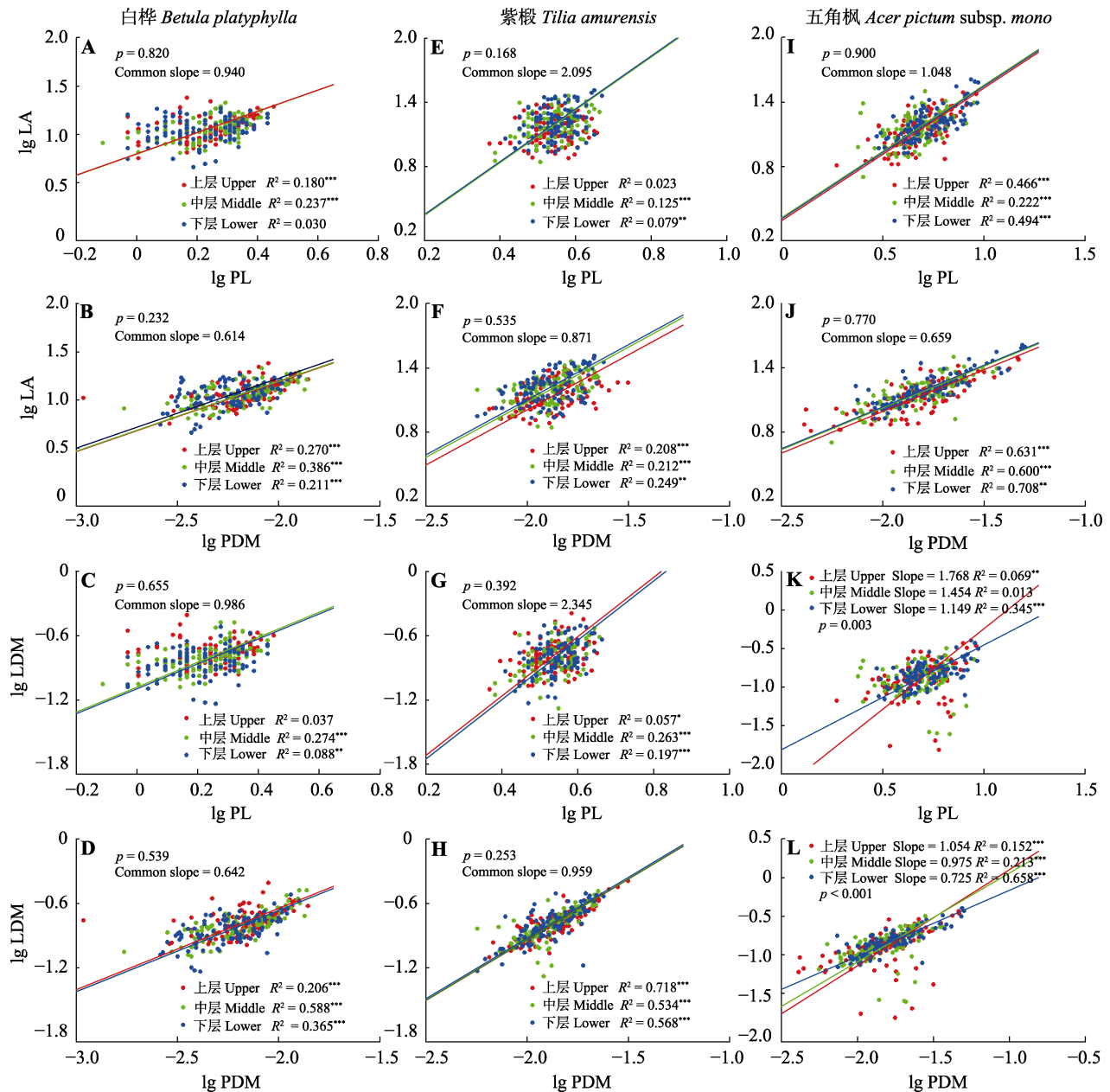


图4 阔叶红松林3个树种大树的叶片-叶柄性状相关关系在不同冠层间的差异。LA, 叶片面积; LDM, 叶片干质量; PDM, 叶柄干质量; PL, 叶柄长。 p 值表示斜率(Slope)间差异的显著性; $p < 0.05$, 差异显著, 不具有共同斜率(Common slope); $p > 0.05$, 差异不显著, 具有共同斜率。图中彩色实线表示性状间相关关系显著;*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。

Fig. 4 Differences in correlations between lamina-petiole traits in different canopy positions of the large tree of the three species in a broadleaved Korean pine forest. LA, lamina area; LDM, lamina dry mas; PDM, petiole dry mass; PL, petiole lengths. p value represents the significance of difference in slopes; $p < 0.05$, the difference is significant and there is no common slope; $p > 0.05$, the difference is not significant and there is a common slope. The colored solid lines in the figure indicate that the correlations between traits were significant; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

高或胸径的增大, 水分胁迫和风速均增大, 植株不仅能获得更多的光, 单位叶片面积还能产生更多的支持结构增量(Gspaltl *et al.*, 2013)。大树上部叶片因为接收到较强的光导致气孔关闭的频率随蒸腾作用而增加, 水分胁迫增大(Niinemets *et al.*, 2004); 同时高处风速较大需要更大的投资支持来承担风引

起的动载荷, 大树需要投资更多的生物量给叶柄来抵抗水分运输和强风的压力, 在本研究中, 3个树种均是大树的叶柄性状值显著大于小树(图1)。对于叶片性状, 五角枫表现出和叶柄性状相似的规律, 但姚婧等(2013)在研究中指出五角枫小树有着较大的叶片面积, 本研究结论与之不一致, 这可能是由纬

度、海拔或其他因素引起。白桦小树的叶片性状值最大, 小树一般处于光照水平较低的郁闭环境, 为提高自身光利用率, 它需要更大的叶片来获取光, 以往的研究也表明, 在小树阶段植物会通过产生大叶片来获取光(Poorter *et al.*, 2006), 这是一种应对弱光环境的生态学策略, 本研究结论与金明月等(2018)对白桦叶性状在不同生长阶段变异的研究结果一致。不同植株大小的紫椴叶片性状变异不一致, 但紫椴小树的叶片面积显著大于中等树和大树, 在今后研究中还需进一步关注叶片面积和叶片干质量之间的关系是如何变化的。

冠层高度影响叶周边的环境, 对于大树, 从树冠上层到下层, 不同冠层位置的叶片因接收到的光照不同而存在差异, 而叶可以通过改变其形态特征和光合特性来适应不同的光照环境(Yoshimura, 2010)。上层叶在空间上形成遮阴导致冠层内的光强不均一, 上层的光辐射通常最大且温度最高, 导致上层叶片有较高的光合能力和较大的蒸腾速率(Coble *et al.*, 2016), 以往研究表明, 为避免过热的不利条件, 在高强度光照的环境中一般生长小叶片, 而大叶在低强度光照的环境中则是比较有利的(Dong *et al.*, 2020), 这可能是耐阴树种上层的叶片面积显著小于下层的原因, 以往也有研究表明紫椴的叶面积随冠层高度的降低而增大, 而叶片干质量随冠层高度变异较小(纪蒙等, 2019), 本研究结论与此一致。紫椴和五角枫叶片相对较大, 而白桦叶片较小, 相比大叶树种, 白桦在上层强光环境下相对有利, 同时由于光截留的“最佳”设计, 较小叶片可以使光相对均匀地分布在冠层间, 这导致白桦的叶片面积在冠层间没有显著差异。白桦和紫椴的叶柄长在不同冠层间没有显著差异, 而五角枫上层的叶柄长显著小于下层(图1)。五角枫的叶柄长度普遍较长, 一般而言, 平均风速会随冠层高度的增加而增加(Niklas, 1999), 叶柄长度的改变代表着叶对风速垂直梯度的适应性响应。紫椴和五角枫的叶柄干质量在冠层间没有显著差异, 而白桦上层的叶柄干质量显著大于下层(图1), 这与白桦上层的叶片干质量显著大于下层相关, 叶柄需要为叶片提供机械支持和水分运输, 较大叶片干质量的叶片要求叶柄有更大的木质部横截面积(Niinemets & Kull, 1999)。阔叶林中大树的形态和生理分化是随着冠层内光照条件的变化而发生的, 植物根据光的变化调整叶的生

特性以达到最佳收益。

3.2 叶片和叶柄性状间的异速生长关系

本研究结果表明叶片和叶柄表现为异速生长关系(图2-4), 这已被以往研究(祝介东等, 2011; Price & Weitz, 2012; 潘少安等, 2015)所证明, 其中Li等(2008)对93种温带木本植物叶片面积、叶片质量和叶柄质量的研究表明, 叶片和叶柄间的异速生长关系会因叶习性、叶形态和海拔高度的不同而发生变化。在叶水平上, 叶片的增大会伴随叶柄不成比例地增大(Xiang *et al.*, 2009), 这是因为叶柄不仅要运输水分, 还要支撑叶柄和叶片产生的静载荷以及抵抗风引起的动载荷(Niklas, 1999; Sun *et al.*, 2006; Li *et al.*, 2008), 叶柄的功能和力学作用决定了在叶水平上叶片和叶柄间的异速生长关系。本研究结果还表明叶片干质量对叶柄大小的响应大于叶片面积, 叶片面积会影响叶片的能量平衡(Díaz *et al.*, 2016), 而叶片干质量可以解释叶片的建造成本(Niinemets *et al.*, 2006)。以往有关叶片面积与叶片干质量生长关系的研究以及“收益递减”假说皆表明, 在单个叶片水平上叶片面积的增长速度要小于叶片干质量的增长速度(Niklas *et al.*, 2007), 本研究结果支持该结论。在本研究中, 3个树种叶片-叶柄性状相关关系的斜率均为紫椴>白桦>五角枫(图2), 紫椴的叶片最大, 五角枫的叶柄最长(图1), 并且以往的研究表明大叶片比小叶片有着更大比例的叶柄投资(Pickup *et al.*, 2005), 本研究结果与之一致。柄叶相关关系在不同物种之间存在差异, 表明其依赖于植物的形态和生态特征, 为了解这种变异, 有必要对种内叶片和叶柄的功能形态进行更详细的研究。

在不同大小的植株个体间, 紫椴叶片面积和叶柄性状的相关关系中大树的斜率最大, 五角枫叶片干质量和叶柄性状的相关关系也表现出相同的规律(图3), 姚婧等(2013)在对五角枫叶性状生长关系随发育阶段变化的研究表明, 随叶干质量的增加成年树会对同化和支持结构投资更多的生物量, 本研究支持该结论。紫椴和五角枫是演替中后期树种, 因而习惯于阴蔽的环境, 为提高截光效率, 一般生长有较大的叶片, 而大树要克服水分运输到更高高度的不利条件, 在支撑结构上需要投资更多的生物量(Fajardo *et al.*, 2020)。紫椴叶片干质量和叶柄性状在不同植株大小间存在共同斜率, 而五角枫叶片面积和叶柄性状在不同植株大小间存在共同斜率(图3),

叶的“收益递减”假说表明, 叶片面积的变化速率小于叶片干质量(Niklas *et al.*, 2007), 紫椴叶片较大, 导致叶片干质量在不同植株大小间对叶柄的大小影响较小, 五角枫则因叶柄较大, 导致叶柄对叶片面积影响较小。白桦种内叶片性状和叶柄性状在不同植株大小的斜率均表现为小树>大树>中等树(图3), 表明白桦小树的单位叶柄所支持的叶片最大, 白桦是喜光树种, 因为光照不充足, 小树会投资更大比例的叶片来进行有效的光捕捉。相对于中等树, 大树的胸径和树高的增加使树木所受的水分胁迫变大, 在水分胁迫下叶片的栅栏组织和海绵组织会增厚(刘明秀和梁国鲁, 2016), 因此对于同一树种, 大树的叶片-叶柄性状增长速度大于中等树。

对于大树个体, 白桦和紫椴不同冠层位置叶片性状与叶柄性状间相关关系的斜率均不存在显著差异(存在共同斜率), 五角枫的叶片面积和叶柄性状间也存在一样的规律(图4), 表明冠层对植物叶片-叶柄生物量分配的影响不显著, 单位叶柄支撑的叶片的变化总是恒定的, 这可能是因为同一植株个体内有着一套相同比例变化的生物量分配模式。李锦隆等(2021)对当年生小枝单叶生物量和出叶强度生长关系的研究结果也表明冠层高度对其相关关系没有影响, 即性状间的生长关系在不同的冠层位置有相同的变化速率, 本研究支持该结论。一方面, 根据光截留的经济学和生物力学要求, 在个体内支持成本与叶大小呈正比例关系(Niinemets *et al.*, 2006), 随着叶片大小的增加, 需要更大的叶柄来平衡叶片负荷。另一方面, 叶片和叶柄间的生长关系与大树个体内不同的冠层设计有关, 在冠层较高的位置有更高的蒸发需求和水分胁迫, 这使得较低的水势和较高的蒸腾速率导致叶片在较大的辐照下光合作用较低(Niinemets & Fleck, 2002); 而在冠层较低的位置, 叶片的光截留和光合作用相对较弱, 叶片会通过平铺来尽可能地拦截光(Niinemets *et al.*, 2004), 这导致在不同的冠层位置, 叶捕获光的效率在植株个体内相似。然而五角枫的叶质量和叶柄性状的相关关系却在冠层中存在差异(上层>中层>下层)的原因还有待探索, 我们预测这可能是由于五角枫具有长叶柄且叶片大而薄导致叶柄大小的变化对叶片质量的影响较大, 此外, 平均风速和冠层高度成正比(Niklas, 1999), 叶柄通过增大生物量投资来抵抗风引起的动载荷, 因此树冠上层单位长度或质量的

叶柄支撑叶片干质量变化的速度要大于其他冠层。

4 结论

植物柄叶性状的变异是许多因素综合作用的结果, 本研究中叶片性状与叶柄性状及其相关关系在不同树种间均存在显著差异。叶片性状与叶柄性状在不同大小植株个体间的差异大于个体内冠层位置产生的差异。叶片和叶柄具有异速生长关系, 并且叶片干质量随叶柄大小变化的速率大于叶片面积随叶柄大小变化的速率; 叶片和叶柄之间的异速生长关系在不同大小植株间因树种而异; 不同树种大树叶片性状与叶柄性状间的相关关系在不同冠层位置存在共同斜率, 即在个体内叶片与叶柄的变化速率是恒定的。通过探究柄叶性状在不同大小的植株间以及在大树的不同冠层位置间的变化趋势, 有助于我们更好地理解植物的资源分配及调节机制, 对深入了解植物的适应进化和生活史策略具有重要意义。

致谢 感谢黑龙江凉水国家级自然保护区管理局以及黑龙江凉水森林生态系统国家定位观测研究站在样品采集过程中给予的大力支持。

参考文献

- Albert CH, Thuiller W, Yoccoz NG, Soudant A, Boucher F, Saccone P, Lavorel S (2010). Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*, 98, 604-613.
- Baird AS, Taylor SH, Pasquet-Kok J, Vuong C, Zhang Y, Watcharamongkol T, Scoffoni C, Edwards EJ, Christin PA, Osborne CP, Sack L (2021). Developmental and biophysical determinants of grass leaf size worldwide. *Nature*, 592, 242-247.
- Blonder B, Violle C, Bentley LP, Enquist BJ (2011). Venation networks and the origin of the leaf economics spectrum. *Ecology Letters*, 14, 91-100.
- Coble AP, VanderWall B, Mau A, Cavaleri MA (2016). How vertical patterns in leaf traits shift seasonally and the implications for modeling canopy photosynthesis in a temperate deciduous forest. *Tree Physiology*, 36, 1077-1091.
- Dayrell RLC, Arruda AJ, Pierce S, Negreiros D, Meyer PB, Lambers H, Silveira FAO (2018). Ontogenetic shifts in plant ecological strategies. *Functional Ecology*, 32, 2730-2741.
- Díaz S, Kattge J, Cornelissen JHC, Wright IJ, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Prentice C, Garnier E, Bönsch G, Westoby M, Poorter H, Reich PB, *et al.* (2016). The global spectrum of plant form and function.

- Nature*, 529, 167-171.
- Dong N, Prentice IC, Wright IJ, Evans BJ, Togashi HF, Caddy-Retalic S, McInerney FA, Sparrow B, Leitch E, Lowe AJ (2020). Components of leaf-trait variation along environmental gradients. *New Phytologist*, 228, 82-94.
- Fajardo A, Mora JP, Robert E (2020). Corner's rules pass the test of time: little effect of phenology on leaf-shoot and other scaling relationships. *Annals of Botany*, 126, 1129-1139.
- Galia Selaya N, Oomen RJ, Netten JJC, Werger MJA, Anten NPR (2008). Biomass allocation and leaf life span in relation to light interception by tropical forest plants during the first years of secondary succession. *Journal of Ecology*, 96, 1211-1221.
- Gspaltl M, Bauerle W, Binkley D, Sterba H (2013). Leaf area and light use efficiency patterns of Norway spruce under different thinning regimes and age classes. *Forest Ecology and Management*, 288, 49-59.
- Han DX, Jin GZ (2017). Influences of topography and competition on DBH growth in different growth stages in a typical mixed broadleaved-Korean pine forest, northeastern China. *Journal of Beijing Forestry University*, 39(1), 9-19. [韩大校, 金光泽 (2017). 地形和竞争对典型阔叶红松林不同生长阶段树木胸径生长的影响. 北京林业大学学报, 39(1), 9-19.]
- Ishii H, Hamada Y, Utsugi H (2012). Variation in light-intercepting area and photosynthetic rate of sun and shade shoots of two *Picea* species in relation to the angle of incoming light. *Tree Physiology*, 32, 1227-1236.
- Ji M, Wang YJ, Jin GZ, Liu ZL (2019). Vertical variation and model construction of area and dry mass for a single leaf from six broadleaved trees in mixed broadleaved-Korean pine forests. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 30, 1667-1678. [纪蒙, 王彦君, 金光泽, 刘志理 (2019). 阔叶红松林6种阔叶树单个叶片叶面积和叶干质量的垂直变异及模型构建. 应用生态学报, 30, 1667-1678.]
- Jin MY, Jiang F, Jin GZ, Liu ZL (2018). Variations of specific leaf area in different growth periods and canopy positions of *Betula platyphylla* at different ages. *Scientia Silvae Sinicae*, 54(9), 18-26. [金明月, 姜峰, 金光泽, 刘志理 (2018). 不同年龄白桦比叶面积的生长阶段变异及冠层差异. 林业科学, 54(9), 18-26.]
- Kenzo T, Inoue Y, Yoshimura M, Yamashita M, Tanaka-Oda A, Ichie T (2015). Height-related changes in leaf photosynthetic traits in diverse Bornean tropical rain forest trees. *Oecologia*, 177, 191-202.
- Kessler S, Sinha N (2004). Shaping up: the genetic control of leaf shape. *Current Opinion in Plant Biology*, 7, 65-72.
- Koike T, Kitao M, Maruyama Y, Mori S, Lei TT (2001). Leaf morphology and photosynthetic adjustments among deciduous broad-leaved trees within the vertical canopy profile. *Tree Physiology*, 21, 951-958.
- Li GY, Yang DM, Sun SC (2008). Allometric relationships between lamina area, lamina mass and petiole mass of 93 temperate woody species vary with leaf habit, leaf form and altitude. *Functional Ecology*, 22, 557-564.
- Li JL, Wang MT, Li HS, Chen XP, Sun J, Zhong QL, Cheng DL (2021). Effects of canopy height on the relationship between individual leaf mass and leafing intensity of 69 broad leaved trees in Jiangxi Province. *Scientia Silvae Sinicae*, 57(2), 62-71. [李锦隆, 王满堂, 李涵诗, 陈晓萍, 孙俊, 钟全林, 程栋梁 (2021). 冠层高度对江西69种阔叶树小枝单叶生物量与出叶强度关系的影响. 林业科学, 57(2), 62-71.]
- Liu MX, Liang GL (2016). Research progress on leaf mass per area. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 847-860. [刘明秀, 梁国鲁 (2016). 植物比叶质量研究进展. 植物生态学报, 40, 847-860.]
- Liu ZL, Hikosaka K, Li FR, Jin GZ (2020). Variations in leaf economics spectrum traits for an evergreen coniferous species: tree size dominates over environment factors. *Functional Ecology*, 34, 458-467.
- Lusk CH, Reich PB, Montgomery RA, Ackerly DD, Cavender-Bares J (2008). Why are evergreen leaves so contrary about shade? *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 299-303.
- Niinemets Ü, Al Afas N, Cescatti A, Pellis A, Ceulemans R (2004). Petiole length and biomass investment in support modify light interception efficiency in dense poplar plantations. *Tree Physiology*, 24, 141-154.
- Niinemets Ü, Fleck S (2002). Petiole mechanics, leaf inclination, morphology, and investment in support in relation to light availability in the canopy of *Liriodendron tulipifera*. *Oecologia*, 132, 21-33.
- Niinemets Ü, Keenan TF, Hallik L (2015). A worldwide analysis of within-canopy variations in leaf structural, chemical and physiological traits across plant functional types. *New Phytologist*, 205, 973-993.
- Niinemets Ü, Kull O (1999). Biomass investment in leaf lamina versus lamina support in relation to growth irradiance and leaf size in temperate deciduous trees. *Tree Physiology*, 19, 349-358.
- Niinemets Ü, Portsmouth A, Tobias M (2006). Leaf size modifies support biomass distribution among stems, petioles and mid-ribs in temperate plants. *New Phytologist*, 171, 91-104.
- Niinemets Ü, Valladares F (2006). Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs*, 76, 521-547.
- Niklas KJ (1999). A mechanical perspective on foliage leaf form and function. *New Phytologist*, 143, 19-31.
- Niklas KJ, Cobb ED, Niinemets Ü, Reich PB, Sellin A, Shipley B, Wright IJ (2007). "Diminishing returns" in the scaling of functional leaf traits across and within species groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the*

- United States of America*, 104, 8891-8896.
- Osada N, Takeda H, Furukawa A, Awang M (2002). Changes in shoot allometry with increasing tree height in a tropical canopy species, *Elaternospermum tapos*. *Tree Physiology*, 22, 625-632.
- Osnas JLD, Katabuchi M, Kitajima K, Wright SJ, Reich PB, van Bael SA, Kraft NJB, Samaniego MJ, Pacala SW, Lichstein JW (2018). Divergent drivers of leaf trait variation within species, among species, and among functional groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115, 5480-5485.
- Pan SA, Peng GQ, Yang DM (2015). Biomass allocation strategies within a leaf: implication for leaf size optimization. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 971-979. [潘少安, 彭国全, 杨冬梅 (2015). 从叶内生物量分配策略的角度理解叶大小的优化. 植物生态学报, 39, 971-979.]
- Pickup M, Westoby M, Basden A (2005). Dry mass costs of deploying leaf area in relation to leaf size. *Functional Ecology*, 19, 88-97.
- Plourde BT, Boukili VK, Chazdon RL (2015). Radial changes in wood specific gravity of tropical trees: inter- and intraspecific variation during secondary succession. *Functional Ecology*, 29, 111-120.
- Pollastrini M, Nogales AG, Benavides R, Bonal D, Finer L, Fotelli M, Gessler A, Grossiord C, Radoglou K, Strasser RJ, Bussotti F (2017). Tree diversity affects chlorophyll a fluorescence and other leaf traits of tree species in a boreal forest. *Tree Physiology*, 37, 199-208.
- Poorter L, Bongers L, Bongers F (2006). Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology*, 87, 1289-1301.
- Poorter L, Rozendaal DMA (2008). Leaf size and leaf display of thirty-eight tropical tree species. *Oecologia*, 158, 35-46.
- Price CA, Weitz JS (2012). Allometric covariation: a hallmark behavior of plants and leaves. *New Phytologist*, 193, 882-889.
- Sun SC, Jin DM, Shi PL (2006). The leaf size-twig size spectrum of temperate woody species along an altitudinal gradient: an invariant allometric scaling relationship. *Annals of Botany*, 97, 97-107.
- Takenaka A (1994). Effects of leaf blade narrowness and petiole length on the light capture efficiency of a shoot. *Ecological Research*, 9, 109-114.
- Tang QQ, Huang YT, Ding Y, Zang RG (2016). Interspecific and intraspecific variation in functional traits of subtropical evergreen and deciduous broad-leaved mixed forests. *Biodiversity Science*, 24, 262-270. [唐青青, 黄永涛, 丁易, 臧润国 (2016). 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. 生物多样性, 24, 262-270.]
- Thomas HJD, Bjorkman AD, Myers-Smith IH, Elmendorf SC, Kattge J, Diaz S, Vellend M, Blok D, Cornelissen JHC, Forbes BC, Henry GHR, Hollister RD, Normand S, Prevéy JS, Rixen C, *et al.* (2020). Global plant trait relationships extend to the climatic extremes of the tundra biome. *Nature Communications*, 11, 1351. DOI: 10.1038/s41467-020-15014-4.
- Weerasinghe LK, Creek D, Crous KY, Xiang S, Liddell MJ, Turnbull MH, Atkin OK (2014). Canopy position affects the relationships between leaf respiration and associated traits in a tropical rainforest in Far North Queensland. *Tree Physiology*, 34, 564-584.
- Xiang S, Wu N, Sun SC (2009). Within-twig biomass allocation in subtropical evergreen broad-leaved species along an altitudinal gradient: allometric scaling analysis. *Trees*, 23, 637-647.
- Yan ER, Wang XH, Chang SX, He FL (2013). Scaling relationships among twig size, leaf size and leafing intensity in a successional series of subtropical forests. *Tree Physiology*, 33, 609-617.
- Yang JH, Li YN, Bu HY, Zhang ST, Qi W (2019). Response of leaf traits of common broad-leaved woody plants to environmental factors on the eastern Qinghai-Xizang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 863-876. [杨继鸿, 李亚楠, 卜海燕, 张世挺, 齐威 (2019). 青藏高原东缘常见阔叶木本植物叶片性状对环境因子的响应. 植物生态学报, 43, 863-876.]
- Yao J, Li Y, Wei LP, Jiang SS, Yang S, Hou JH (2013). Changes of allometric relationships among leaf traits in different ontogenetic stages of *Acer mono* from different types of forests in Donglingshan of Beijing. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 3907-3915. [姚婧, 李颖, 魏丽萍, 蒋思思, 杨松, 侯继华 (2013). 东灵山不同林型五角枫叶性状异速生长关系随发育阶段的变化. 生态学报, 33, 3907-3915.]
- Yoshimura K (2010). Irradiance heterogeneity within crown affects photosynthetic capacity and nitrogen distribution of leaves in *Cedrela sinensis*. *Plant, Cell & Environment*, 33, 750-758.
- Yu QH, Jin GZ, Liu ZL (2020). Plant size, branch age and environment factors co-drive variations of branch traits of *Pinus koraiensis*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 939-950. [于青含, 金光泽, 刘志理 (2020). 植株大小、枝龄和环境共同驱动红松枝性状的变异. 植物生态学报, 44, 939-950.]
- Zhu JD, Meng TT, Ni J, Su HX, Xie ZQ, Zhang SR, Zheng YR, Xiao CW (2011). Within-leaf allometric relationships of mature forests in different bioclimatic zones vary with plant functional types. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 687-698. [祝介东, 孟婷婷, 倪健, 苏宏新, 谢宗强, 张守仁, 郑元润, 肖春旺 (2011). 不同气候带间成熟林植物叶性状间异速生长关系随功能型的变异. 植物生态学报, 35, 687-698.]

责任编辑: 郝占庆 编辑: 乔鲜果

附录I 阔叶红松林中大树的叶片性状和叶柄性状的变异在不同水平上的解释度

Supplement I Variance components of lamina traits and petiole traits across different levels in large trees of a broadleaved Korean pine forest

<https://www.plant-ecology.com/fileup/PDF/cjpe.2022.0045-S1.pdf>

附录II 阔叶红松林中白桦、紫椴、五角枫大树的柄叶性状在南、北2个方向的标准主轴分析结果

Supplement II Results of standardized major axis analysis (SMA) on lamina and petiole traits of large tree (*Betula platyphylla*, *Tilia amurensis* and *Acer pictum* subsp. *mono*) in two directions (south and north) in a broadleaved Korean pine forest

<https://www.plant-ecology.com/fileup/PDF/cjpe.2022.0045-S2.pdf>

附录III 阔叶红松林中白桦、紫椴、五角枫大树的柄叶性状在3个冠层位置的标准主轴分析结果

Supplement III Results of standardized major axis analysis (SMA) on lamina and petiole traits of large tree (*Betula platyphylla*, *Tilia amurensis* and *Acer pictum* subsp. *mono*) in three canopy positions in a broadleaved Korean pine forest

<https://www.plant-ecology.com/fileup/PDF/cjpe.2022.0045-S3.pdf>

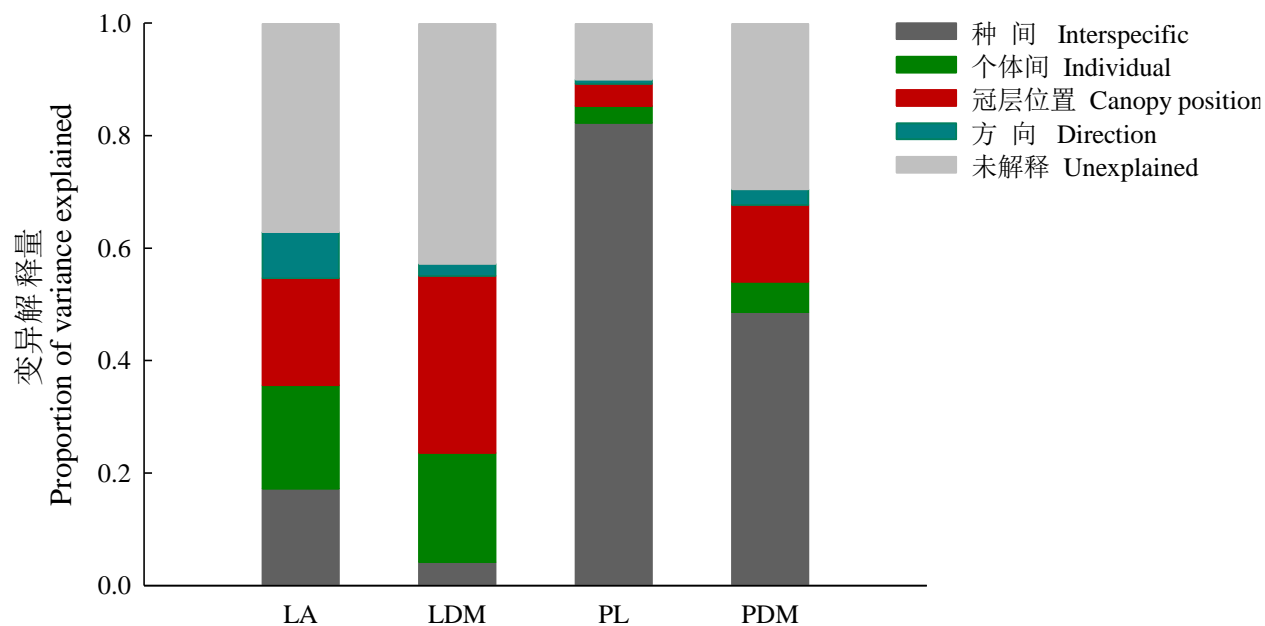
李露, 金光泽, 刘志理 (2022). 阔叶红松林 3 种阔叶树种柄叶性状变异与相关性. 植物生态学报, 46, 687-699. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0045

Li L, Jin GZ, Liu ZL (2022). Variations and correlations of lamina and petiole traits of three broadleaved species in a broadleaved Korean pine forest. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 687-699. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0045

<http://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2022.0045>

附录I 阔叶红松林中大树的叶片性状和叶柄性状的变异在不同水平上的解释度

Supplement I Variance components of lamina traits and petiole traits across different levels in large trees of A broadleaved Korean pine forest



LA, 叶片面积; LDM, 叶片干质量; PDM, 叶柄干质量; PL, 叶柄长。

LA, lamina area; LDM, lamina dry mass; PDM, petiole dry mass; PL, petiole length.

李露, 金光泽, 刘志理 (2022). 阔叶红松林 3 种阔叶树种柄叶性状变异与相关性. 植物生态学报, 46, 687-699. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0045

Li L, Jin GZ, Liu ZL (2022). Variations and correlations of lamina and petiole traits of three broadleaved species in a broadleaved Korean pine forest. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 687-699. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0045

<http://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2022.0045>

附录II 阔叶红松林中白桦、紫椴、五角枫大树的柄叶性状在南、北2个方向的标准主轴分析结果

Supplement II Results of standardized major axis analysis (SMA) on lamina and petiole traits of large tree (*Betula platyphylla*, *Tilia amurensis* and *Acer pictum* subsp. *mono*) in two directions (south and north) in a broadleaved Korean pine forest

树种 Species	y	x	方向 Direction	斜率 Slope	截距 Intercept	R^2	共同斜率检验 Common slope test (p)	截距检验 Intercept difference test (p)	斜率异质性 Heterogeneity of slopes (p)
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	LA	PL	南 South	0.946	0.790	0.137	0.660	0.007	<0.001
			北 North	0.946	0.747	0.125			<0.001
	LA	PDM	南 South	0.608	2.319	0.240	0.178	0.086	<0.001
			北 North	0.608	2.296	0.334			<0.001
	LDM	PL	南 South	1.007	-1.088	0.166	0.729	<0.001	<0.001
			北 North	1.007	-1.149	0.109			<0.001
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	LA	PL	南 South	0.652	0.550	0.474	0.595	0.001	<0.001
			北 North	0.652	0.509	0.353			<0.001
	LA	PDM	南 South	2.103	-0.062	0.035	0.412	0.061	0.022
			北 North	2.103	-0.098	0.082			<0.001
	LA	PDM	南 South	0.873	2.742	0.141	0.886	0.150	<0.001
			北 North	0.873	2.718	0.203			<0.001
五角枫 <i>Acer pictum</i> subsp. <i>mono</i>	LDM	PL	南 South	2.248	-2.125	0.083	0.808	0.005	<0.001
			北 North	2.248	-2.176	0.191			<0.001
	LDM	PDM	南 South	0.933	0.873	0.579	0.163	<0.001	<0.001
			北 North	0.933	0.833	0.606			<0.001
	LA	PL	南 South	1.054	0.298	0.350	0.385	0.434	<0.001
			北 North	1.054	0.309	0.445			<0.001
	LA	PDM	南 South	0.665	2.285	0.646	0.533	0.927	<0.001
			北 North	0.665	2.284	0.637			<0.001
	LDM	PL	南 South	1.496	-2.116	0.072	0.890	0.424	<0.001
			北 North	1.496	-2.092	0.117			<0.001
	LDM	PDM	南 South	0.936	0.693	0.332	0.283	0.834	<0.001
			北 North	0.936	0.698	0.214			<0.001

LA, 叶片面积; LDM, 叶片干质量; PDM, 叶柄干质量; PL, 叶柄长。

LA, lamina area; LDM, lamina dry mas; PDM, petiole dry mass; PL, petiole length.

李露, 金光泽, 刘志理 (2022). 阔叶红松林 3 种阔叶树种柄叶性状变异与相关性. 植物生态学报, 46, 687-699.

DOI: 10.17521/cjpe.2022.0045

Li L, Jin GZ, Liu ZL (2022). Variations and correlations of lamina and petiole traits of three broadleaved species in a broadleaved Korean pine forest. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 687-699. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0045

<http://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2022.0045>

附录 III 阔叶红松林中白桦、紫椴、五角枫大树的柄叶性状在 3 个冠层位置的标准主轴分析结果

Supplement III Results of standardized major axis analysis (SMA) on lamina and petiole traits of large tree (*Betula platyphylla*, *Tilia amurensis* and *Acer pictum* subsp. *mono*) in three canopy positions in a broadleaved Korean pine forest

树种 Species	y	x	冠层位置 Canopy position	斜率 Slope	截距 Intercept	R ²	共同斜率检验 Common slope test (p)	截距检验 Intercept difference test (p)	斜率异质性 Heterogeneity of slopes (p)
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	LA	PL	上层 Upper	0.940	0.766	0.180	0.820	0.684	<0.001
			中层 Middle	0.940	0.764	0.237			<0.001
			下层 Lower	0.940	0.781	0.030			0.083
	LA	PDM	上层 Upper	0.614	2.306	0.270	0.232	0.087	<0.001
			中层 Middle	0.614	2.311	0.386			<0.001
			下层 Lower	0.614	2.342	0.211			<0.001
	LDM	PL	上层 Upper	0.986	-1.089	0.037	0.655	0.148	0.054
			中层 Middle	0.986	-1.116	0.274			<0.001
			下层 Lower	0.986	-1.132	0.088			0.003
	LDM	PDM	上层 Upper	0.642	0.523	0.206	0.539	0.420	<0.001
			中层 Middle	0.642	0.505	0.588			<0.001
			下层 Lower	0.642	0.504	0.365			<0.001
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	LA	PL	上层 Upper	2.095	-0.105	0.023	0.168	0.096	0.132
			中层 Middle	2.095	-0.066	0.125			<0.001
			下层 Lower	2.095	-0.056	0.079			0.005
	LA	PDM	上层 Upper	0.871	2.670	0.208	0.535	<0.0001	<0.001
			中层 Middle	0.871	2.742	0.212			<0.001
			下层 Lower	0.871	2.764	0.249			<0.001
	LDM	PL	上层 Upper	2.345	-2.187	0.057	0.392	0.281	0.017
			中层 Middle	2.345	-2.221	0.263			<0.001
			下层 Lower	2.345	-2.220	0.197			<0.001
	LDM	PDM	上层 Upper	0.959	0.892	0.718	0.253	0.435	<0.001
			中层 Middle	0.959	0.894	0.534			<0.001
			下层 Lower	0.959	0.909	0.568			<0.001
五角枫 <i>Acer pictum</i> subsp. <i>mono</i>	LA	PL	上层 Upper	1.048	0.294	0.466	0.900	0.346	<0.001
			中层 Middle	1.048	0.321	0.222			<0.001
			下层 Lower	1.048	0.311	0.494			<0.001
	LA	PDM	上层 Upper	0.659	2.251	0.631	0.770	0.007	<0.001
			中层 Middle	0.659	2.284	0.600			<0.001
			下层 Lower	0.659	2.293	0.708			<0.001
	LDM	PL	上层 Upper	1.768	-2.333	0.069	0.003		0.008
			中层 Middle	1.454	-2.057	0.013			0.261
			下层 Lower	1.149	-1.813	0.345			<0.001
	LDM	PDM	上层 Upper	1.054	0.870	0.152	0.001		<0.001
			中层 Middle	0.975	0.769	0.213			<0.001
			下层 Lower	0.725	0.363	0.658			<0.001

LA, 叶片面积; LDM, 叶片干质量; PDM, 叶柄干质量; PL, 叶柄长。

LA, lamina area; LDM, lamina dry mass; PDM, petiole dry mass; PL, petiole length.