

小兴安岭不同功能型阔叶植物的柄叶权衡

翟江维¹ 林馨慧¹ 武瑞哲¹ 徐义昕¹ 靳豪豪¹ 金光泽² 刘志理^{2*}

¹东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040; ²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 在叶水平上, 叶柄(支撑结构)与叶片(同化结构)的权衡关系受多种因素的影响, 研究不同功能型植物柄叶性状之间的权衡关系有助于更好地理解植物的生长特性与生活史策略。该研究选定小兴安岭地区典型阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林内乔木、灌木、草本植物, 采用最小显著差异法比较植物叶片性状与叶柄性状在不同生活型间的变异, 并用标准化主轴法从生活型、叶型、耐阴性3个方面研究叶片与叶柄性状之间的权衡关系。结果表明: (1)不同生活型、叶型植物以及不同耐阴性乔木叶片性状与叶柄干质量之间具有显著的异速生长关系, 且斜率均小于1; (2)随着叶柄干质量增加, 乔木叶片鲜质量、叶片干质量增长速度比灌木、草本更快, 但相同叶柄干质量, 乔木叶柄所能支撑的叶片面积最小; (3)单叶植物叶片面积-叶柄干质量的回归斜率显著大于复叶植物, 叶片鲜质量-叶柄干质量的回归斜率小于复叶植物, 并且相同叶柄干质量下, 单叶植物的叶片干质量总是大于复叶植物; (4)比起喜光树种, 相同叶柄干质量, 耐阴树种的叶柄能够支撑的叶片面积与叶片鲜质量更大, 并且叶柄生物量分配比例(叶柄干质量/叶干质量)与叶片性状的回归斜率均表现为喜光树种>0, 耐阴树种<0。该研究结果表明叶片大小(叶片面积、叶片鲜质量、叶片干质量)与叶柄性状之间存在典型的权衡关系, 其不同生活型、叶型植物及不同耐阴性乔木内的差异有助于揭示不同功能型植物的生长特性与生活史策略。

关键词 功能型; 叶片; 叶型; 生活型; 叶柄; 耐阴性; 权衡

翟江维, 林馨慧, 武瑞哲, 徐义昕, 靳豪豪, 金光泽, 刘志理 (2022). 小兴安岭不同功能型阔叶植物的柄叶权衡. 植物生态学报, 46, 700-711. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0110

Trade-offs between petiole and lamina of different functional plants in Xiao Hinggan Mountains, China

ZHAI Jiang-Wei¹, LIN Xin-Hui¹, WU Rui-Zhe¹, XU Yi-Xin¹, JIN Hao-Hao¹, JIN Guang-Ze², and LIU Zhi-Li^{2*}

¹School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China; and ²Center 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 At leaf level, trade-offs between petiole (supporting structure) and lamina (assimilation structure) are influenced by several factors. Here, we aim to provide insight into the growth features and life history strategies of plants by exploring the trade-offs between petiole and lamina traits for different functional plants in Northeast China.

Methods We measured leaf traits in three life-form plants (tree, shrub, herb) of a broadleaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) forest in Xiao Hinggan Mountains, China. The least significant difference method was used to compare the variation of leaf traits among the three life forms. Trade-offs between lamina and petiole traits were estimated by using standardized major axis method for the three groups, in terms of their life form, leaf type, and shade tolerance.

Important findings Significant allometric scaling relationships were found between lamina traits and petiole dry mass in all life forms, leaf types and different shade tolerant tree species, with slopes significantly departing from 1.0. As petiole dry mass increased, the lamina fresh mass and lamina dry mass of trees increased more significant than shrubs and herbs, but tree petioles can support the smallest leaf area for a given petiole dry mass. The regression slope of lamina area-petiole dry mass for simple-leaved species was significantly greater than that of compound-leaved species, but the regression slope of lamina fresh mass-petiole dry mass was opposite, and

收稿日期Received: 2022-04-01 接受日期Accepted: 2022-05-19

基金项目: 国家自然科学基金(31971636)、中央高校基本科研业务费专项资金(2572022DS11)和国家级大学生创新训练项目(202110225179)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31971636), the Fundamental Research Funds for the Central Universities (2572022DS11), and the National Undergraduate Training Programs for Innovations (202110225179).

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

simple-leaved species had greater lamina dry mass at a given petiole dry mass than compound-leaved species. Shade tolerant tree species were observed to have larger lamina area and greater lamina fresh mass at a given petiole dry mass than shade intolerant tree species. Moreover, the slope of petiole biomass allocation ratio (petiole dry mass/leaf dry mass)-lamina trait was greater than 0 for shade intolerant tree species and less than 0 for shade tolerant tree species. Our results suggested trade-offs exist between leaf properties (leaf area, leaf fresh mass, leaf dry mass) and petiole traits (petiole dry mass), which can be varied for plants with different life form, leaf type, and shade tolerance, thus to some extent, revealed the growth features and life history strategies of different functional plants.

Key words functional type; lamina; leaf type; life form; petiole; shade tolerance; trade-off

Zhai JW, Lin XH, Wu RZ, Xu YX, Jin HH, Jin GZ, Liu ZL (2022). Trade-offs between petiole and lamina of different functional plants in Xiao Hinggan Mountains, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 700-711. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0110

植物功能性状是指一切对植物的定居、生存和适应有着潜在影响的, 或与获取、利用和保存资源的能力有关的属性, 并且这些属性本身或者属性之间的相互联系能够指示生态系统对环境变化的响应情况, 强烈影响生态过程(刘晓娟和马克平, 2015)。植物功能性状可以为预测生态机制如何影响群落多样性提供基础, 因此, 近年来不同环境条件下植物功能性状之间的权衡关系得到越来越多关注(Wright *et al.*, 2004; Díaz *et al.*, 2016; Song *et al.*, 2018)。叶作为植物能量获取的主要器官, 其性状决定了植物的许多生态功能, 如光合作用、蒸腾作用、对极端温度的适应能力以及对叶内各结构的生物量投资等。另外, 叶功能性状还可以反映植物自身生物量的分配格局及其对环境的适应能力(Li *et al.*, 2008; 杨冬梅等, 2012; Li *et al.*, 2021), 如“收益递减”假说认为随着叶大小增加, 植物叶面积增长速率慢于叶生物量, 表明植物拦截光的结构成本随着叶面积增加增长得更快(Niklas *et al.*, 2007), 并且这种异速生长关系会随环境条件发生变化(Zhu *et al.*, 2019)。

光合固碳是植物碳收益的主要来源, 叶作为主要的光合器官, 其光合收益与必要支撑结构(如小枝)的生物量分配关系是近年来生态学与全球变化研究的重点(Westoby & Wright, 2003; Yan *et al.*, 2013; Smith *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2019; Zhu *et al.*, 2019; 尹凤娟等, 2021)。一片完整的叶子至少包含叶片与叶柄两部分, 叶片与同样具有支撑和运输功能的叶柄可能存在类似上述的相关关系, 但目前有关研究较少。理论上, 植物在进化过程中, 一方面会尽可能地扩展叶片尺寸以获取尽可能多的光合收益, 另一方面会通过减少对叶柄的生物量投资以节约成本, 从而使叶片总收益最大化(杨冬梅等, 2012)。然

而这种最优化往往会受到叶柄结构与功能的限制, 因为大叶片更大的支撑与运输需求会导致其对叶柄的生物量投入相应增加(Niklas, 1999; 祝介东等, 2011), 因此柄叶结构之间可能存在典型的权衡关系(Niinemets *et al.*, 2007b; Li *et al.*, 2021)。受温度、水分、光照等外界因素的影响, 叶片大小常呈现有规律的变化趋势(Bazzaz & Carlson, 1982; Wright *et al.*, 2017), 叶柄也会表现出相应的适应性特征, 如生长在高海拔的同种植物通常会投入更多生物量给叶柄(Li *et al.*, 2008); 在强光照与强风环境中, 叶柄所占的生物量比例往往会增加(Niinemets & Kull, 1999; Niklas, 1999); 不同习性植物(常绿和落叶)叶内生物量分配比例也常常不同, 在给定叶柄干质量下, 常绿植物的叶片面积小于落叶植物, 但叶片生物量反而高于落叶植物(Li *et al.*, 2008)。柄叶关系是研究植物光合效率和支持/保护成本之间功能权衡的核心(Li *et al.*, 2021), 上述结果均表明叶片与叶柄性状之间存在显著的相关关系, 充分了解叶内各结构的权衡关系对探讨植物对环境的适应性, 揭示植物的生长策略及资源分配模式具有重要意义。

目前关于叶片与叶柄生物量分配关系的研究大多局限在乔木(Li *et al.*, 2008; 潘少安等, 2015), 但不同生活型植物生活史对策通常不同(Niinemets *et al.*, 2007a; 祝介东等, 2011), 因此针对不同生活型植物的柄叶权衡关系开展研究十分必要。此外, 有研究发现相较于植物小枝, 复叶的叶柄作为一次性(每年更换茎状叶柄)的支撑结构, 可以降低叶子着生的结构成本, 帮助植物以尽可能低的成本获取光源(Malhado *et al.*, 2010)。目前关于叶型对植物功能性状影响的实验主要集中于乔木(Li *et al.*, 2008; Song *et al.*, 2018), 生活型及环境条件的差异同样可

DOI: 10.17521/cjpe.2022.0110

能导致复叶草本、灌木表现出与复叶乔木不同的叶特征, 因此扩大取样范围能使针对叶型的研究更具代表性。此外, 相同生活型植物也可能因不同功能特征(喜光和耐阴)在叶内生物量分配方面有所差异(龙嘉翼等, 2018)。物种耐阴性是种间竞争力差异的主要决定因素(Niinemets, 1996), 喜光和耐阴树种长期处于光照条件差异明显的环境中, 在进化过程中往往会形成不同的生存对策(Galia Selaya *et al.*, 2008; He *et al.*, 2019)。目前关于植物在昏暗环境中的权衡策略存在两种假说: 一是“压力耐受假说”, 支持者认为耐阴植物可能通过降低叶面积比率、潜在相对生长率(Kleiman & Aarssen, 2007), 增加比叶质量、枝密度(冯秋红等, 2008)的方式来增强植物养分存储与防御能力, 帮助植物更加适应昏暗环境(Poorter, 2009; Meng *et al.*, 2015); 二是“碳增益假说”, 支持者认为耐阴植物为了适应昏暗环境, 会采取提高光截获能力、降低呼吸消耗的策略(Valladares & Niinemets, 2008; Meng *et al.*, 2015)。因此, 植物在昏暗环境中的生存对策仍存在争议, 进一步探索不同耐阴性乔木叶内生物量分配模式将更直观地展示出喜光与耐阴树种的生活史对策, 有助于更好地理解乔木适应环境的生存策略。此外, 植物功能性状之间的权衡关系通常由大尺度种间性状数据检验, 但也有研究表明物种内部或者局部空间尺度上叶性状之间的相关性并不会更弱(Jiang *et al.*, 2021), 因此不能简单地将大尺度的研究结果直接套用到较小的空间尺度上, 在局域尺度上进行植物柄叶权衡研究对扩大现有结论的普适性至关重要。

植物生活型、叶型、耐阴性均可作为植物功能型的划分标准(朱玉洁等, 2011), 因此从以上3个方面探讨植物柄叶权衡关系有助于揭示不同功能型植物叶内部的生长机制与生活史策略。本研究以小兴安岭阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林优势或常见乔木、灌木、草本植物为研究对象, 分析其柄叶性状之间生物量分配的权衡关系, 探讨不同生活型、叶型植物以及不同耐阴性乔木对柄叶权衡关系的影响机制。本研究提出如下假设: (1)小兴安岭地区植物的叶片性状与叶柄性状存在显著权衡关系; (2)不同生活型植物叶柄-叶片性状的权衡关系均表现出差异性特征; (3)相同叶片大小, 复叶植物比单叶植物, 喜光树种比耐阴树种对叶柄生物量投入更多。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于黑龙江凉水国家级自然保护区(128.79°–128.96° E, 47.11°–47.27° N), 地处小兴安岭南坡达里带岭支脉东坡, 海拔280–707 m, 为典型的低山丘陵地貌。该区域森林覆盖率达96%, 其中红松林面积占80%, 是目前我国保存较为完整的原始阔叶红松混交林分布区之一。该区域属于温带大陆性季风气候, 雨热同期, 春秋两季气温变化剧烈, 夏季炎热短暂, 冬季寒冷漫长, 年平均气温–0.3 °C, 年降水量676 mm。该区域的地带性顶极植被是阔叶红松林, 地带性土壤为暗棕壤。

1.2 采样方法

本研究所调查的物种均为阔叶红松林内代表性物种, 于2021年8月植物生长最旺盛时期采集共20种植物, 包括草本7种、灌木7种、乔木6种, 属17科19属(表1)。单叶和复叶植物均兼顾乔木、灌木、草本3种生活型。此外, 乔木树种按其耐阴性分为喜光树种: 白桦(*Betula platyphylla*)、硕桦(*B. costata*)和水曲柳(*Fraxinus mandshurica*); 耐阴树种: 裂叶榆(*Ulmus laciniata*)、五角枫(*Acer pictum* subsp. *mono*)和紫椴(*Tilia amurensis*)(Niinemets & Valladares, 2006; Wang *et al.*, 2019)。不同耐阴性树种采样植株均为成年乔木, 样株生长情况可见附录I。

所有物种均随机选择3株个体, 每个个体随机选择没有明显叶损伤的3–5个当年生小枝(即枝条末端到第一个终端节点与分枝分离的部分), 保证所有样枝上的叶子完整, 然后用封口袋密封带回实验室。在样枝采集后的6 h内对小枝上所有叶子的叶片性状与叶柄性状进行测量。

复叶被认为是一片完整的单叶, 其叶片面积、叶片鲜质量、叶片干质量均为各片小叶相应数据的加和值。复叶的叶柄、叶轴、小叶柄与单叶叶柄的功能类似, 均被视为柄状物, 统称为叶柄(Niinemets *et al.*, 2006), 因此复叶叶柄干质量为叶柄、叶轴、小叶柄干质量的加和值。测量时以单片叶子为单位, 在实验室内将叶子分为叶片与叶柄两部分, 叶柄通常位于叶片的基部, 上端与叶片相连, 下端着生于茎上, 本实验所选植物叶片与叶柄的划分可见附录II。用Canon LiDE 400 (分辨率4 800 dpi)扫描仪扫描叶片, 并用Betch软件计算叶片面积。然后, 利用

表1 小兴安岭不同功能型物种统计信息
Table 1 Species statistical information of different functional plants in Xiao Hinggan Mountains

种 Species	科 Family	属 Genus	生活型 Life form	叶型 Leaf type	耐阴性 Shade tolerance
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木科 Betulaceae	桦木属 <i>Betula</i>	乔木 Tree	单叶 Simple leaf	喜光 Shade intolerant
硕桦 <i>Betula costata</i>	桦木科 Betulaceae	桦木属 <i>Betula</i>	乔木 Tree	单叶 Simple leaf	喜光 Shade intolerant
裂叶榆 <i>Ulmus laciniata</i>	榆科 Ulmaceae	榆属 <i>Ulmus</i>	乔木 Tree	单叶 Simple leaf	耐阴 Shade tolerant
五角枫 <i>Acer pictum</i> subsp. <i>mono</i>	槭树科 Aceraceae	槭属 <i>Acer</i>	乔木 Tree	单叶 Simple leaf	耐阴 Shade tolerant
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	椴树科 Tiliaceae	椴属 <i>Tilia</i>	乔木 Tree	单叶 Simple leaf	耐阴 Shade tolerant
水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	木樨科 Oleaceae	栲属 <i>Fraxinus</i>	乔木 Tree	复叶 Compound leaf	喜光 Shade intolerant
东北茶藨子 <i>Ribes mandshuricum</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	茶藨子属 <i>Ribes</i>	灌木 Shrub	单叶 Simple leaf	
毛榛 <i>Corylus mandshurica</i>	桦木科 Betulaceae	榛属 <i>Corylus</i>	灌木 Shrub	单叶 Simple leaf	
忍冬 <i>Lonicera japonica</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	忍冬属 <i>Lonicera</i>	灌木 Shrub	单叶 Simple leaf	
山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	山梅花属 <i>Philadelphus</i>	灌木 Shrub	单叶 Simple leaf	
溲疏 <i>Deutzia scabra</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	溲疏属 <i>Deutzia</i>	灌木 Shrub	单叶 Simple leaf	
卫矛 <i>Euonymus alatus</i>	卫矛科 Celastraceae	卫矛属 <i>Euonymus</i>	灌木 Shrub	单叶 Simple leaf	
刺五加 <i>Eleutherococcus senticosus</i>	五加科 Araliaceae	五加属 <i>Acanthopanax</i>	灌木 Shrub	复叶 Compound leaf	
露珠草 <i>Circaea cordata</i>	柳叶菜科 Onagraceae	露珠草属 <i>Circaea</i>	草本 Herb	单叶 Simple leaf	
荨麻 <i>Urtica fissa</i>	荨麻科 Urticaceae	荨麻属 <i>Urtica</i>	草本 Herb	单叶 Simple leaf	
水金凤 <i>Impatiens noli-tangere</i>	凤仙花科 Balsaminaceae	凤仙花属 <i>Impatiens</i>	草本 Herb	单叶 Simple leaf	
透茎冷水花 <i>Pilea pumila</i>	荨麻科 Urticaceae	冷水花属 <i>Pilea</i>	草本 Herb	单叶 Simple leaf	
中国茜草 <i>Rubia chinensis</i>	茜草科 Rubiaceae	茜草属 <i>Rubia</i>	草本 Herb	单叶 Simple leaf	
北野豌豆 <i>Vicia ramuliflora</i>	豆科 Leguminosae	野豌豆属 <i>Vicia</i>	草本 Herb	复叶 Compound leaf	
升麻 <i>Cimicifuga foetida</i>	毛茛科 Ranunculaceae	升麻属 <i>Cimicifuga</i>	草本 Herb	复叶 Compound leaf	

数显游标卡尺(精度0.01 mm)测量叶片厚度和叶柄基径, 刻度尺(精度0.1 cm)测量叶柄长度。将测量后的叶片与叶柄用电子天平(精度0.001 g)称量鲜质量, 之后分别放入75 ℃的烘箱中烘48 h至恒质量, 用电子天平分别记录干质量。

1.3 数据处理与分析

利用最小显著差异(LSD)法对柄叶性状进行单因素方差分析($\alpha = 0.05$), 比较不同生活型植物叶片、叶柄性状之间差异的显著性(Hess & Hess, 2017)。为了充分分析叶柄-叶片性状的相关关系, 采用 $y = bx^a$ 方程对叶片性状与叶柄性状进行拟合, x 、 y 分别代表各功能性状。为使数据更符合检验的正态化要求, 本研究将所有性状值均进行对数转换(以10为底), 用方程 $\lg y = \lg b + a \lg x$ 表达功能性状之间的相关关系。 $a = 1$ 表示两性状为等速生长关系, 大于或小于1表示性状之间是异速生长关系(Niklas *et al.*, 2007)。采取标准化主轴法(SMA)计算方程中斜率与截距的值, 比较不同生活型、叶型植物及不同耐阴性乔木斜率的异质性, 并对比斜率与

1的差异。如果斜率同质则计算物种组之间的共同斜率, 并比较共同斜率下截距的差异。对相关关系中斜率和截距的数据分析均采用“SMATR”包实现(Warton *et al.*, 2006)。所有统计分析均在R 3.4.4软件中进行。

2 结果

2.1 叶柄和叶片性状变异

不同生活型植物叶性状大多存在显著差异, 灌木的叶片面积、叶片鲜质量、叶片干质量显著小于乔木、大于草本, 乔木叶柄干质量显著高于灌木与草本(表2)。在叶水平上, 不同生活型植物叶柄的生物量投资比例(叶柄干质量/叶干质量)存在明显变异。乔木叶柄生物量分配比例范围为0.004–0.393, 平均值为0.085; 草本为0.003–0.304, 平均值为0.086; 而在灌木中这一比值为0.002–0.435, 平均值为0.060。经LSD检验, 灌木的叶柄生物量分配比例显著小于草本和乔木, 但草本和乔木间不存在显著差异(表2)。

表2 小兴安岭3种生活型植物叶功能性状差异(平均值±标准误)
Table 2 Variation in functional leaf traits among three life-form plants in Xiao Hinggan Mountains (mean ± SE)

性状 Trait	参数 Parameter	生活型 Life form		
		乔木 Tree	灌木 Shrub	草本 Herb
叶片面积 Lamina area (cm ²)	样本量 No. of samples	568	380	246
	平均值 Mean	75.353 ^a	42.500 ^b	26.668 ^c
	范围 Range	3.960–512.455	2.600–262.338	1.912–240.509
	标准差 SD	96.168	44.125	39.218
	标准误 SE	4.035	2.264	2.500
	变异系数 CV(%)	127.6	103.8	147.1
叶片鲜质量 Lamina fresh mass (g)	平均值 Mean	1.288 ^a	0.501 ^b	0.230 ^c
	范围 Range	0.037–8.456	0.028–3.637	0.015–2.147
	标准差 SD	1.918	0.600	0.321
	标准误 SE	0.080	0.0308	0.020
	变异系数 CV(%)	148.8	119.8	139.5
叶片干质量 Lamina dry mass (g)	平均值 Mean	0.449 ^a	0.138 ^b	0.059 ^c
	范围 Range	0.014–3.035	0.006–0.864	0.005–0.484
	标准差 SD	0.652	0.149	0.091
	标准误 SE	0.027	0.008	0.006
	变异系数 CV(%)	145.3	107.7	155.7
叶柄干质量 Petiole dry mass (g)	平均值 Mean	0.061 ^a	0.012 ^b	0.007 ^b
	范围 Range	0.001–0.442	0.001–0.112	0.001–0.081
	标准差 SD	0.109	0.020	0.013
	标准误 SE	0.005	0.001	0.001
	变异系数 CV(%)	178.4	167.4	193.7
叶柄/叶干质量 Petiole/leaf dry mass ratio	平均值 Mean	0.085 ^a	0.060 ^b	0.086 ^a
	范围 Range	0.004–0.393	0.002–0.435	0.003–0.304
	标准差 SD	0.049	0.052	0.051
	标准误 SE	0.002	0.003	0.003
	变异系数 CV(%)	58.0	86.4	59.5

同一行中,不同小写字母表示不同生活型的图基检验结果有显著差异($p < 0.05$)。为使不同生活型植物的叶性状数据更具代表性,采样时尽量选择叶片大小、叶柄长度有明显差异的物种。统计时,复叶叶片面积、叶片鲜质量、叶片干质量均由各小叶叶性状加和所得,复叶叶柄干质量包括复叶叶柄、叶轴、小叶柄干质量。叶干质量为叶片干质量与叶柄干质量之和。

In the same row, different lowercase letters indicate that the results of the Tukey test are significantly distinct from different life-form groups ($p < 0.05$). In order to make the leaf trait data from different life forms more representative, species with diverse leaf size and petiole length should be sampled as much as possible. The lamina area, lamina fresh mass and lamina dry mass of compound leaves were obtained by summing the trait values of each leaflet. The petiole dry mass of compound leaf includes the dry mass of petioles, rachises and petiolules. Leaf dry mass is the sum of lamina dry mass and petiole dry mass.

2.2 生活型对叶片性状与叶柄性状相关关系的影响

经SMA分析,不同生活型植物叶片面积与叶柄干质量的共同斜率为0.66 (95%的置信区间(CI)为0.64–0.68),显著小于1,表明不同生活型植物叶柄的增长速率均快于叶片面积。此外,具有共同斜率的不同生活型植物, y轴截距大小表现为灌木>草本>乔木(图1A),这表明在相同的叶柄干质量下,灌木能够支撑更大的叶片面积。在分析叶柄生物量分配比例与叶片面积的相关关系时,不同生活型植物的斜率存在显著差异,灌木斜率最大(图1D),表示支撑单位面积叶片,灌木对叶柄的生物量投入变化

最大。

不同生活型植物叶片鲜质量与叶柄干质量之间斜率差异显著(图1B),乔木显著大于灌木和草本,且与1差异显著。单位叶片鲜质量-乔木叶柄生物量分配比例的变化程度显著小于其他两组(图1E)。

乔木、灌木、草本3种生活型植物叶片干质量与叶柄干质量高度相关($0.69 < R^2 < 0.76$),随着叶柄干质量的增加,叶片干质量与叶柄干质量的比值(即斜率)均小于1 (图1C),表现出显著的异速生长关系。统计分析表明,各物种组间斜率均存在较大差异,并且随着叶柄干质量增加,乔木叶片干质量

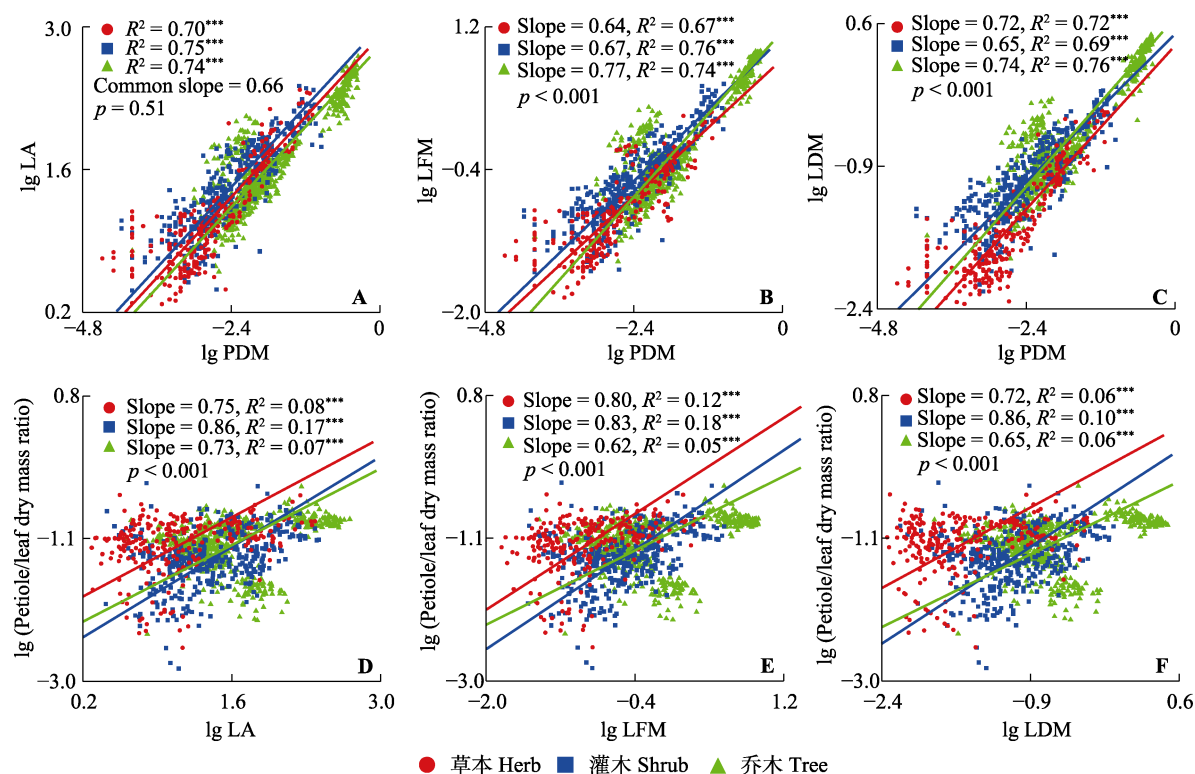


图1 小兴安岭3种生活型植物叶柄-叶片性状相关关系及叶片性状-叶柄生物量分配比例相关关系在不同生活型植物间的差异。LA, 叶片面积; LDM, 叶片干质量; LFM, 叶片鲜质量; PDM, 叶柄干质量; Petiole/leaf dry mass ratio, 叶柄在叶中的生物量分配比例。 p 值代表斜率间差异的显著性。Common slope, 共同斜率; Slope, 斜率。***, $p < 0.001$ 。

Fig. 1 Differences in petiole-lamina trait correlations and lamina trait-petiole biomass allocation ratio correlations among three life-form plants in Xiao Hinggan Mountains. LA, lamina area; LDM, lamina dry mass; LFM, lamina fresh mass; PDM, petiole dry mass; Petiole/leaf dry mass ratio, petiole biomass allocation ratio in leaves. p value represents the significance of difference in slopes. ***, $p < 0.001$.

增长幅度显著高于草本、灌木(图1C)。在叶柄生物量分配比例与叶片干质量的相关关系中, 灌木的斜率显著高于乔木和草本(图1F)。

2.3 叶型对叶片性状与叶柄性状相关关系的影响

单叶植物叶片面积-叶柄干质量的斜率显著大于复叶植物(图2A), 表明增大相同的叶片面积, 复叶植物需要向叶柄投入更多的生物量。但叶型对叶片鲜质量与叶柄干质量相关关系的影响与前者相反, 复叶植物的斜率更大(图2B)。叶片干质量与叶柄干质量在单叶和复叶物种组中具有共同斜率0.83 (95%的CI是0.78–0.85), 显著小于1 (图2C), 并且单叶植物的截距显著高于复叶植物, 表明相同的叶柄干质量, 单叶植物叶片干质量更大。单叶植物叶柄生物量分配比例与叶片面积、叶片鲜质量及叶片干质量的相关关系并不显著(图2D–2F), 且单、复叶植物叶柄生物量分配比例与叶片大小相关关系拟合的效果较差($0 \leq R^2 \leq 0.159$)。

2.4 耐阴性对乔木叶片性状与叶柄性状关系的影响

不同耐阴性乔木叶片性状与叶柄干质量均表现

出显著的异速生长关系(图3), 且具有共同斜率, 叶片面积、叶片鲜质量、叶片干质量与叶柄干质量的相关关系中, 耐阴树种的截距显著高于喜光树种(图3A、3B), 表明在相同的叶柄干质量下, 耐阴树种的叶柄可以支撑更大的叶片面积与叶片鲜质量。不同耐阴性乔木在叶片干质量与叶柄干质量的相关关系中差异不显著(图3C, 截距差异不显著, $p = 0.22$)。不同耐阴性乔木叶柄生物量分配比例与叶片性状的相关关系均表现为喜光树种的斜率大于0, 耐阴树种的斜率小于0 (图3D–3F), 这表明随着叶片大小增加, 喜光树种倾向于将更多的生物量投资给叶柄, 耐阴树种则相反。

3 讨论

3.1 叶柄与叶片的权衡关系

叶作为多数植物主要的光合器官, 其功能性状

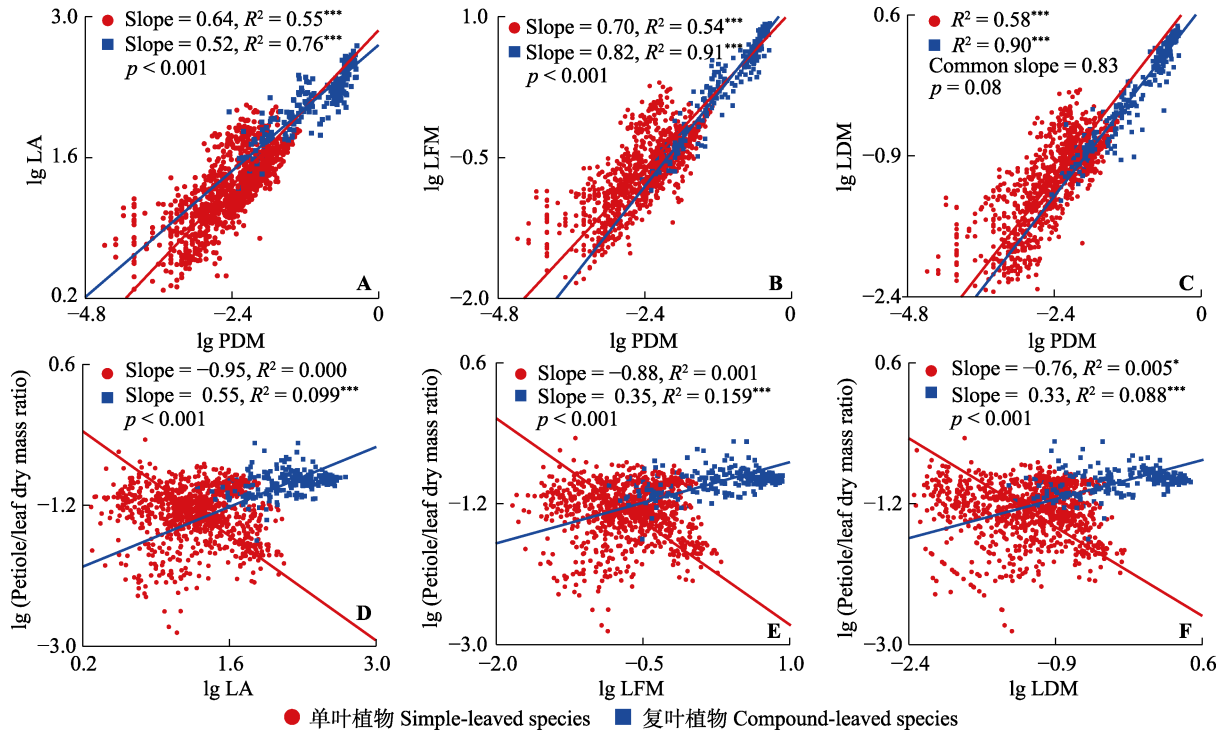


图2 小兴安岭单叶植物和复叶植物叶柄-叶片性状相关关系及叶片性状-叶柄生物量分配比例相关关系的差异。LA, 叶片面积; LDM, 叶片干质量; LFM, 叶片鲜质量; PDM, 叶柄干质量; Petiole/leaf dry mass ratio, 叶柄在叶中的生物量分配比例。 p 值代表斜率间差异的显著性。Common slope, 共同斜率; Slope, 斜率。*, $p < 0.05$; ***, $p < 0.001$ 。

Fig. 2 Differences in petiole-lamina trait correlations and leaf trait-petiole biomass allocation ratio correlations between simple- and compound-leaved species in Xiao Hinggan Mountains. LA, lamina area; LDM, lamina dry mass; LFM, lamina fresh mass; PDM, petiole dry mass; Petiole/leaf dry mass ratio, petiole biomass allocation ratio in leaves. p value represents the significance of difference in slopes. *, $p < 0.05$; ***, $p < 0.001$.

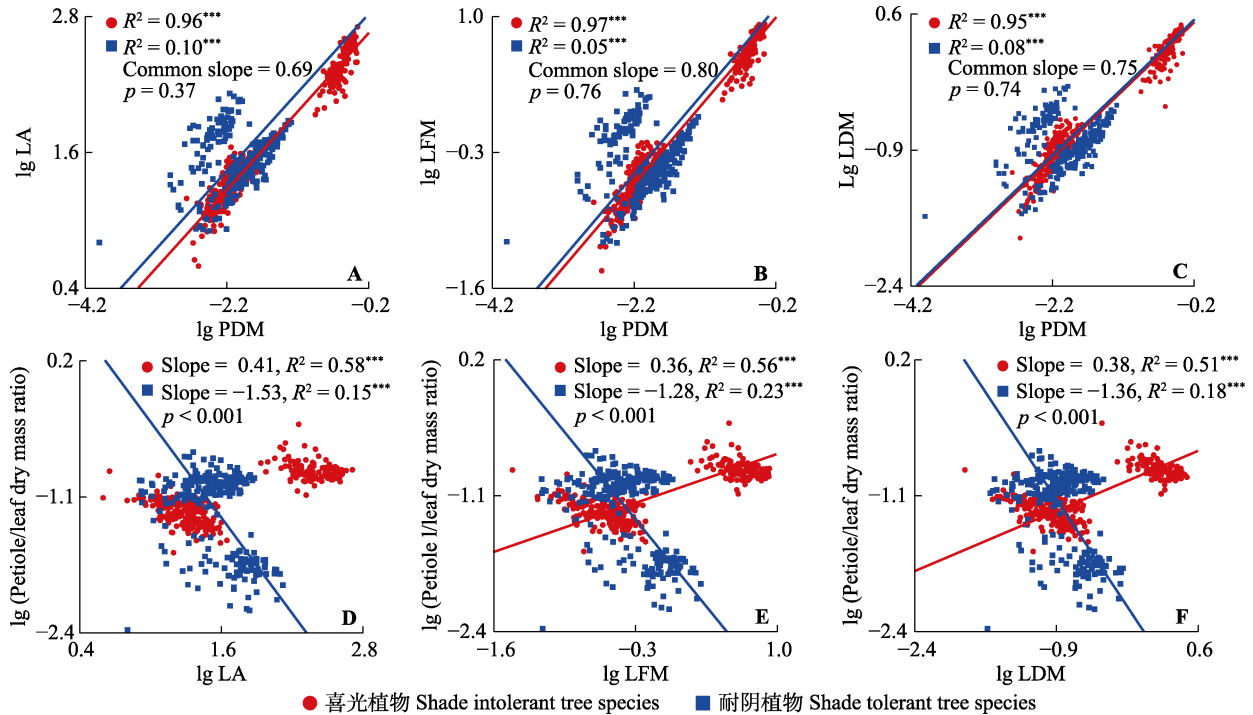


图3 小兴安岭不同耐阴性乔木叶柄-叶片性状相关关系及叶片性状-叶柄生物量分配比例相关关系的差异。LA, 叶片面积; LDM, 叶片干质量; LFM, 叶片鲜质量; PDM, 叶柄干质量; Petiole/leaf dry mass ratio, 叶柄在叶中的生物量分配比例。 p 值代表斜率间差异的显著性。Common slope, 共同斜率; Slope, 斜率。***, $p < 0.001$ 。

Fig. 3 Differences in petiole-lamina trait correlations and lamina trait-petiole biomass allocation ratio relationships in different shade tolerant tree species in Xiao Hinggan Mountains. LA, lamina area; LDM, lamina dry mass; LFM, lamina fresh mass; PDM, petiole dry mass; Petiole/leaf dry mass ratio, petiole biomass allocation ratio in leaves. p value represents the significance of difference in slopes. ***, $p < 0.001$.

间存在显著的权衡关系, 例如随着叶片大小(以叶片面积、叶片鲜质量、叶片干质量表示)增加, 植物总碳收益增大的同时, 需要相应增大叶柄的生物量成本以加强支撑和运输功能(Xiang *et al.*, 2009; 潘少安等, 2015)。因此, 叶功能性状的变化会强烈影响到植物体内的能量平衡与生物量盈亏, 进而能间接反映出植物在有限资源下的生活史对策(Niklas & Enquist, 2002; 潘少安等, 2015; Oktavia & Jin, 2020)。

总体上, 不同生活型、叶型植物以及不同耐阴性乔木叶片大小(叶片面积、叶片鲜质量、叶片干质量)与叶柄干质量均呈现出正向的异速生长关系(图1–3), 表明叶片性状的增长速度显著低于支撑结构叶柄的增长速度, 即表现出典型的“收益递减”效应, 这与前人的研究(Niinemets & Kull, 1999; Niinemets *et al.*, 2007a; Li *et al.*, 2008; Xiang *et al.*, 2009; 祝介东等, 2011; 潘少安等, 2015)结果一致。这一结果可能源于: (1)根据“管道模型”理论, 为满足植物正常生命活动对水分的需求, 植物输导组织的横截面积与其所支持的叶片面积成正比, 除需行使运输功能外, 叶柄还需具有抵抗叶片自身重力及外界动态阻力的能力, 对支撑结构额外的生物量投资是造成柄叶异速生长的重要原因(Enquist, 2002); (2)伴随着叶片大小的增加, 叶片自身重力带给叶柄的支撑压力增大, 受到风等外力加附于叶片上的牵拉力更大, 植物必须追加对叶柄的生物量投资以满足其支撑需求(Niklas, 1999); (3)大叶往往具有更强的蒸腾作用, 但叶柄对水分的输导能力远低于与之相连的小枝, 因此水分运输受阻可能会使植物将更多的叶内生物量用于叶柄输导组织的建设(Enquist, 2002; Niinemets *et al.*, 2007a; 杨冬梅等, 2012); (4)对叶柄的生物量投资增大是植物抵御被草食性动物取食的一种策略, 更小的叶片往往展叶效率更高, 这一策略会降低叶子的食用口感, 从而减少食草动物对叶子的取食; 而较大的叶子也有可能为了减少被食草动物取食而增大对较难食用的叶柄的生物量投资(Moles & Westoby, 2000); (5)叶片增大需要更长的叶柄以减少植物内部的自遮荫效应(杨冬梅等, 2012), 因而植物对叶柄的生物量投资比例也会相应增加。以上分析表明叶柄与叶片的权衡关系是植物适应环境的重要策略, 可能会受到多种因素影响, 从不同尺度研究柄叶权衡将有助于揭示植物内在的生长机制。

3.2 不同生活型植物柄叶权衡关系

本研究发现叶片性状与叶柄性状的权衡关系在不同生活型植物间差异显著(图1)。叶片面积可以反映叶子拦截光线的能力, 叶片面积与叶柄干质量之间的回归关系在具有共同斜率的基础上(图1A), y 轴截距灌木>草本>乔木($p < 0.001$), 表明在相同的叶柄干质量下, 灌木能够支撑更大的叶片面积。这一结果与不同生活型植物各自的生活史特征相适应: 乔木通常生长较大的叶片(表2), 在高温下强烈的蒸腾作用会使大叶比小叶面临更严重的水分胁迫风险(Huang *et al.*, 2020), 乔木可能会采取加强对运输结构叶柄建设的方式保护光合收益结构叶片; 由于大部分光源为乔木叶片所截获, 林下灌木为争取光源, 可能以提高叶柄支撑效率的方式, 帮助叶片尽可能的扩展面积, 进而使其能够获得足够的光合收益; 位于森林最低层的草本植物, 则通过增加单位叶片面积的叶绿素含量的方式提高光合能力(Li *et al.*, 2018), 帮助自身适应林下弱光环境。本研究结果还表明灌木叶内叶柄生物量分配比例与叶片面积的拟合斜率显著大于乔木和草本(图1D), 表明在叶片面积变化相同的情况下, 灌木对叶柄的生物量投资更灵活, 这一特征可能使灌木具备更高效的固碳能力, 是灌木适应林下弱光环境的一种生存策略。

叶片鲜质量代表叶片大小可以反映出叶柄承载叶片的机械载荷与生物力学效率(Niinemets *et al.*, 2007a)。当以叶片鲜质量代表叶片大小, 比较不同生活型植物叶片鲜质量与叶柄干质量相关关系的差异性时, 在单位叶柄干质量下, 3种生活型中乔木叶柄承载叶片机械载荷的能力最强, 草本植物最弱(图1B), 即随着演替进程由草本向灌木、乔木推进, 植物叶柄对叶片的支撑效率不断提高。这可能是由于自然界植物为争夺光源总倾向于向高处生长, 随着草本、灌木、乔木叶片在林内所处高度不断增加, 植物所遭受风雨等外力的直接干扰逐渐增强, 导致高大乔木的叶柄被迫承载更大的动态载荷(Kazda *et al.*, 2009), 因此提高叶柄支撑效率是帮助植物适应日趋复杂外部环境的重要进化特征。

叶片干质量代表叶片大小可以最直观地反映叶内生物量的分配情况。Niinemets (1996)发现随着比叶质量增加, 乔木用于支撑功能的生物量成本可能大于灌木。本研究结果与此结论相矛盾, 本研究发现单位叶片干质量, 乔木对叶柄的生物量投入远小

于草本植物, 灌木的生物量投入最大(图1C), 这反映了各生活型植物生长策略的差异: (1)叶片表面积可以通过影响植物蒸腾速率进而影响导管的传输效率, 由于乔木的叶片面积普遍更大(表2), 其所受到的叶片的蒸腾拉力也更强烈, 因此导致乔木在叶水平上相对减少对运输结构的生物量投入(Niinemets *et al.*, 2007a; 杨冬梅等, 2012)。并且由于乔木枝干运输能力强, 具备更优的木质部横截面积、导管及管胞数量(Enquist, 2002), 因此, 乔木叶柄中也可能具有更高效、成本更低的结构帮助乔木叶柄减少支持与运输成本(祝介东等, 2011)。(2)林下弱光环境限制了灌木的生长, 为适应这一环境, 灌木采取加大对叶柄生物量投资的策略(图1F), 以更长的叶柄帮助叶片获取更多的林下光源(Takenaka, 1994; Niinemets *et al.*, 2007a)。(3)由于长叶柄策略会使得叶柄承受更强烈的牵拉力与扭转力(Niklas, 1999), 而草本植物叶内木质素等含量较低(Carins Murphy *et al.*, 2016), 所以灌木适应林下弱光的策略并不适用于草本植物。草本植物可能通过增加单位叶片面积的叶绿素含量(Li *et al.*, 2018)或增强植物光合活性的方式来适应林下环境(Wright *et al.*, 2004)。

Niklas等(2007)的研究表明, 不同生活型植物叶面积增长速率普遍低于叶干质量的增长速率, 并提出这种“收益递减”是由于光合能力较差的质量成分(叶组织密度或叶厚度或两者)积累的结果。本实验不仅印证了这一观点, 并为该结果的解释补充了另一种思路, 即执行支持与运输功能的叶柄也属于光合能力低下的质量成分(Niinemets & Kull, 1999; Niinemets *et al.*, 2006), 这种低效能结构的生长速度显著高于光合收益结构(叶片), 是限制叶片大小增加的关键因素。本研究在一定程度上扩充了限制叶片大小增大的因素, 有助于丰富“收益递减”理论。在演替过程中, 不同生活型植物出现的次序通常依次为草本、灌木、乔木, 因此对上述不同生活型植物柄叶权衡关系的研究, 不仅能够反映出位于森林内不同高度位置上植物各自的生活史策略, 还能反映出植物在进化过程中各性状之间权衡关系的演变过程。

3.3 不同叶型植物柄叶权衡关系

不同叶型植物叶功能性状及其权衡关系(如叶面积与叶干质量、元素含量等)的差异引起了国内外

诸多学者的关注(Warman *et al.*, 2011; Wu *et al.*, 2019)。不同叶型植物叶片面积与叶柄干质量的相关关系表明, 在相同的叶柄干质量下, 单叶植物叶片面积的增长速率更快(图2A)。这可能是由于复叶植物除具有与单叶类似的小叶柄外, 还存在用于支撑的叶轴(Niinemets *et al.*, 2006)。对于复叶植物而言, 叶轴与小枝的功能类似, 不仅能够支撑小叶占据更广的空间位置, 还具有一定的运输功能。叶轴的存在虽然增加了植物叶内整体支撑结构的生物量投资, 但却以远低于枝的生物量成本, 在小枝的基础上进一步扩展了叶片的分布空间, 帮助叶片获得相对更多的光源(Niinemets & Kull, 1999; Niinemets *et al.*, 2006; Li *et al.*, 2021), 这在光照资源竞争激烈的原始森林中十分重要。单复叶植物叶片干质量与叶柄干质量具有共同斜率(图2C), 表明叶片与叶柄的相对生长速率与叶型无关, 即叶内生物量分配策略与叶型无关。但由于单叶植物的截距显著高于复叶植物, 表明构造不同叶型植物所需要的初始生物量成本存在很大差异, 复叶植物特殊的叶片结构使其叶片在长度与宽度延伸的同时, 柄状结构所受到的载重与扭转增加, 从而使复叶叶柄承受更大的静态载荷与动态阻力(Niinemets *et al.*, 2006; Li *et al.*, 2008, 2021)。这种特殊的构造就要求复叶植物增加对柄状结构初始生物量成本的投入。叶片鲜质量与叶柄干质量的相关关系(图2B)表明, 复叶叶柄的支撑效率显著高于单叶植物。有研究表明, 在相同的叶柄横截面积下, 植物为了满足对水分的需求, 大叶片叶柄内通常会发育少量的大导管而不是大量的小导管(Li *et al.*, 2021)。普遍认为复叶植物的叶子大于单叶植物, 那么复叶植物的叶柄中可能也存在类似结构。由于密度小的大导管比密度大的小导管具有更小的运输阻力(Sack & Frole, 2006; Lintunen & Kalliokoski, 2010; Gebauer *et al.*, 2016; Li *et al.*, 2021), 从而保证这种大导管植物在自然界中正常生存时, 导管内水分提供的膨压能够支撑足够面积的叶片(Niinemets & Kull, 1999)。

3.4 不同耐阴性乔木柄叶权衡关系

由于长期处于不同的光照条件下, 耐阴植物和喜光植物往往表现出相异的适应特征(龙嘉翼等, 2018; He *et al.*, 2019), 探究柄叶性状在不同耐阴性乔木间的权衡关系, 有助于深入了解不同耐阴性乔

木对环境的适应及响应策略, 对预测不同环境下乔木的资源分配及调节机制具有重要意义。本研究发现喜光与耐阴树种叶片性状与叶柄性状均表现出相似的斜率关系(图3A–3C), 并且在叶片面积-叶柄干质量、叶片鲜质量-叶柄干质量关系中, 耐阴树种的截距显著高于喜光树种。这一结果表明在相同的叶柄干质量下, 耐阴树种的叶柄能够支撑面积、自身重力更大的叶片, 这与“碳增益假说”相契合, 即耐阴树种在昏暗环境中的投资偏好向着提高光截获能力方向倾斜(龙嘉翼等, 2018)。本研究还发现叶柄生物量分配比例与叶片性状的斜率均表现为喜光树种 >0 , 耐阴树种 <0 (图3D–3F), 说明随着叶片大小的增加, 耐阴树种叶柄生物量分配比例会相应减少, 喜光树种则相反。这一结果也印证了上述假说, 耐阴树种通常在昏暗环境中倾向于加大对叶片的投资。此外, 我们发现叶片干质量与叶柄干质量的相关关系在耐阴树种和喜光树种之间的差异不明显(图3C), 这与Niinemets等(2007)关于“耐阴植物出于对光环境的适应以及对生物力学的需要, 叶子往往会相应地增加叶柄生物量”的观点相矛盾。这可能是植物结构与生理可塑性权衡后的结果。一方面, 耐阴树种的生活环境往往是茂密的演替后期林(Yan *et al.*, 2013), 相对密闭的空间使得耐阴树种比喜光树种所承受的外来干扰更少(Lee *et al.*, 2010), 即叶柄受到风等外力的拉扯对耐阴树种的影响最小, 这种相对收益可能与大叶片导致的更多支出相抵消, 从而使得耐阴树种与喜光树种叶内生物量分配模式看似一致。另一方面, 喜光树种的叶片常常暴露于高温、强光环境中, 容易受水分胁迫, 因此植物会采取加大对运输组织投资的策略以避免或者减少生理胁迫(Kikuzawa *et al.*, 1996; Meng *et al.*, 2015)。

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

- Bazzaz FA, Carlson RW (1982). Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia*, 54, 313–316.
- Carins Murphy MR, Jordan GJ, Brodribb TJ (2016). Cell expansion not cell differentiation predominantly co-ordinates veins and stomata within and among herbs and woody angiosperms grown under sun and shade. *Annals of Botany*, 118, 1127–1138.
- Díaz S, Kattge J, Cornelissen JHC, Wright IJ, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Colin Prentice I, 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.
- Enquist BJ (2002). Universal scaling in tree and vascular plant allometry: toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems. *Tree Physiology*, 22, 1045–1064.
- Feng QH, Shi ZM, Dong LL (2008). Response of plant functional traits to environment and its application. *Scientia Silvae Sinicae*, 44(4), 125–131. [冯秋红, 史作民, 董莉莉 (2008). 植物功能性状对环境的响应及其应用. 林业科学, 44(4), 125–131.]
- 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.
- Gebauer R, Vanbever SPP, Volařík D, Plichta R, Ceulemans R (2016). Petiole and leaf traits of poplar in relation to parentage and biomass yield. *Forest Ecology and Management*, 362, 1–9.
- He PC, Wright IJ, Zhu SD, Onoda Y, Liu H, Li RH, Liu XR, Hua L, Oyanoghafo OO, Ye Q (2019). Leaf mechanical strength and photosynthetic capacity vary independently across 57 subtropical forest species with contrasting light requirements. *New Phytologist*, 223, 607–618.
- Hess AS, Hess JR (2017). Understanding tests of the association of categorical variables: the Pearson Chi-square test and Fisher's exact test. *Transfusion*, 57, 877–879.
- Huang WW, Reddy GVP, Li YY, Larsen JB, Shi PJ (2020). Increase in absolute leaf water content tends to keep pace with that of leaf dry mass—Evidence from bamboo plants. *Symmetry*, 12, 1345. DOI: 10.3390/sym12081345.
- Jiang F, Cadotte MW, Jin GZ (2021). Individual-level leaf trait variation and correlation across biological and spatial scales. *Ecology and Evolution*, 11, 5344–5354.
- Kazda M, Miladera JC, Salzer J (2009). Optimisation of spatial allocation patterns in lianas compared to trees used for support. *Trees*, 23, 295–304.
- Kikuzawa K, Koyama H, Umeki K, Lechowicz MJ (1996). Some evidence for an adaptive linkage between leaf phenology and shoot architecture in sapling trees. *Functional Ecology*, 10, 252–257.
- Kleiman D, Aarssen LW (2007). The leaf size/number trade-off in trees. *Journal of Ecology*, 95, 376–382.
- Lee KH, Ehsani R, Castle WS (2010). A laser scanning system for estimating wind velocity reduction through tree wind-breaks. *Computers and Electronics in Agriculture*, 73, 1–6.

- 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 Y, He NP, Hou JH, Xu L, Liu CC, Zhang JH, Wang QF, Zhang XM, Wu XQ (2018). Factors influencing leaf chlorophyll content in natural forests at the biome scale. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6, 64. DOI: 10.3389/fevo.2018.00064.
- Li YN, Kang XM, Zhou JY, Zhao ZG, Zhang ST, Bu HY, Qi W (2021). Geographic variation in the petiole-lamina relationship of 325 eastern Qinghai-Tibetan woody species: analysis in three dimensions. *Frontiers in Plant Science*, 12, 748125. DOI: 10.3389/fpls.2021.748125.
- Lintunen A, Kallioikoski T (2010). The effect of tree architecture on conduit diameter and frequency from small distal roots to branch tips in *Betula pendula*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. *Tree Physiology*, 30, 1433-1447.
- Liu XJ, Ma KP (2015). Plant functional traits—Concepts, applications and future directions. *Scientia Sinica (Vita)*, 45, 325-339. [刘娟娟, 马克平 (2015). 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学, 45, 325-339.]
- Long JY, Zhao YM, Kong XQ, Chen ZY, Wang XS, Zhao K, Cao R, Huang LS, Lü J, Cui Y, Yu YL, Xu CY (2018). Trade-offs between twig and leaf traits of ornamental shrubs grown in shade. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 8022-8030. [龙嘉翼, 赵宇萌, 孔祥瑞, 陈治羊, 王秀松, 赵凯, 曹然, 黄丽莎, 吕娇, 崔义, 余玉磊, 徐程扬 (2018). 观赏灌木小枝和叶性状在林下庇荫环境中的权衡关系. 生态学报, 38, 8022-8030.]
- Malhado ACM, Whittaker RJ, Malhi Y, Ladle RJ, ter Steege H, Phillips O, Aragão LEOC, Baker TR, Arroyo L, Almeida S, Higuchi N, Killeen TJ, Monteagudo A, Pitman NCA, Prieto A, *et al.* (2010). Are compound leaves an adaptation to seasonal drought or to rapid growth? Evidence from the Amazon rain forest. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 852-862.
- Meng FQ, Zhang GF, Li XC, Niklas KJ, Sun SC (2015). Growth synchrony between leaves and stems during twig development differs among plant functional types of subtropical rainforest woody species. *Tree Physiology*, 35, 621-631.
- Moles AT, Westoby M (2000). Do small leaves expand faster than large leaves, and do shorter expansion times reduce herbivore damage? *Oikos*, 90, 517-524.
- Niinemets Ü (1996). Plant growth-form alters the relationship between foliar morphology and species shade-tolerance ranking in temperate woody taxa. *Vegetatio*, 124, 145-153.
- 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, Portsmuth A, Tena D, Tobias M, Matesanz S, Valladares F (2007a). Do we underestimate the importance of leaf size in plant economics? Disproportional scaling of support costs within the spectrum of leaf physiognomy. *Annals of Botany*, 100, 283-303.
- Niinemets Ü, Portsmuth 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, Portsmuth A, Tobias M (2007b). Leaf shape and venation pattern alter the support investments within leaf lamina in temperate species: a neglected source of leaf physiological differentiation? *Functional Ecology*, 21, 28-40.
- 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.
- Niklas KJ, Enquist BJ (2002). Canonical rules for plant organ biomass partitioning and annual allocation. *American Journal of Botany*, 89, 812-819.
- Oktavia D, Jin GZ (2020). Variations in leaf morphological and chemical traits in response to life stages, plant functional types, and habitat types in an old-growth temperate forest. *Basic and Applied Ecology*, 49, 22-33.
- 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.]
- Poorter L (2009). Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist versus dry tropical forests. *New Phytologist*, 181, 890-900.
- Sack L, Frolle K (2006). Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rain forest trees. *Ecology*, 87, 483-491.
- Smith DD, Sperry JS, Adler FR (2016). Convergence in leaf size versus twig leaf area scaling: Do plants optimize leaf area partitioning? *Annals of Botany*, 119, 447-456.
- Song J, Yang D, Niu CY, Zhang WW, Wang M, Hao GY (2018). Correlation between leaf size and hydraulic architecture in five compound-leaved tree species of a temperate forest in NE China. *Forest Ecology and Management*, 418, 63-72.
- Takenaka A (1994). Effects of leaf blade narrowness and petiole length on the light capture efficiency of a shoot. *Ecological Research*, 9, 109-114.
- Valladares F, Niinemets Ü (2008). Shade tolerance, a key plant
- www.plant-ecology.com

- feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 237-257.
- Wang MQ, Jin GZ, Liu ZL (2019). Variation and relationships between twig and leaf traits of species across successional status in temperate forests. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 34, 647-655.
- Warman L, Moles AT, Edwards W (2011). Not so simple after all: searching for ecological advantages of compound leaves. *Oikos*, 120, 813-821.
- Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby M (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 81, 259-291.
- Westoby M, Wright IJ (2003). The leaf size-twig size spectrum and its relationship to other important spectra of variation among species. *Oecologia*, 135, 621-628.
- Wright IJ, Dong N, Maire V, Prentice IC, Westoby M, Díaz S, Gallagher RV, Jacobs BF, Kooyman R, Law EA, Leishman MR, Niinemets Ü, Reich PB, Sack L, Villar R, *et al.* (2017). Global climatic drivers of leaf size. *Science*, 357, 917-921.
- 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, *et al.* (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821-827.
- Wu BD, Liu J, Jiang K, Zhou JW, Wang CY (2019). Differences in leaf functional traits between simple and compound leaves of *Canavalia maritima*. *Polish Journal of Environmental Studies*, 28, 1425-1432.
- 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 DM, Zhang JJ, Zhou D, Qian MJ, Zheng Y, Jin LM (2012). Leaf and twig functional traits of woody plants and their relationships with environmental change: a review. *Chinese Journal of Ecology*, 31, 702-713. [杨冬梅, 章佳佳, 周丹, 钱敏杰, 郑瑶, 金灵妙 (2012). 木本植物茎叶功能性状及其关系随环境变化的研究进展. 生态学杂志, 31, 702-713.]
- Yin FJ, Wang MQ, Jin GZ, Liu ZL (2021). Trade-off between twig and leaf of *Pinus koraiensis* at different life history stages. *Scientia Silvae Sinicae*, 57(3), 54-62. [尹凤娟, 王明琦, 金光泽, 刘志理 (2021). 红松不同生活史阶段的枝叶权衡. 林业科学, 57(3), 54-62.]
- Zhu GJ, Niklas KJ, Li M, Sun J, Lyu M, Chen XP, Wang MT, Zhong QL, Cheng DL (2019). "Diminishing Returns" in the scaling between leaf area and twig size in three forest communities along an elevation gradient of Wuyi Mountain, China. *Forests*, 10, 1138. DOI: 10.3390/f10121138.
- 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.]
- Zhu YJ, Yang FY, Zhao JF, Liu JS (2011). Plant functional type and its application in ecosystem modeling. *Chinese Journal of Ecology*, 30, 138-144. [朱玉洁, 杨霏云, 赵俊芳, 刘峻杉 (2011). 植物功能型研究方法在生态系统模型中的应用. 生态学杂志, 30, 138-144.]

责任编辑: 叶 清 编辑: 乔鲜果

附录I 小兴安岭不同耐阴性乔木胸径、树高、第一活枝高信息概况表

Supplement I Information of diameter at breast height, tree height and height of first living branch for different shade tolerant tree species in Xiao Hinggan Mountains

<https://www.plant-ecology.com/fileup/PDF/cjpe.2022.0110-S1.pdf>

附录II 小兴安岭20种植物叶子示意图

Supplement II Leaf diagram of 20 plant species in Xiao Hinggan Mountains

<https://www.plant-ecology.com/fileup/PDF/cjpe.2022.0110-S2.pdf>

翟江维, 林馨慧, 武瑞哲, 徐义昕, 靳豪豪, 金光泽, 刘志理 (2022). 小兴安岭不同功能型阔叶植物的柄叶权衡. 植物生态学报, 46, 700-711. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0110

Zhai JW, Lin XH, Wu RZ, Xu YX, Jin HH, Jin GZ, Liu ZL (2022). Trade-offs between petiole and lamina of different functional plants in Xiao Hinggan Mountains, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 700-711. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0110

<http://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2022.0110>

附录I 小兴安岭不同耐阴性乔木胸径、树高、第一活枝高信息概况表

Supplement I Information of diameter at breast height, tree height and height of first living branch for different shade tolerant tree species in Xiao Hinggan Mountains

耐阴性 Shade tolerance	物种 Species	胸径 Diameter at breast height (cm)	树高 Tree height (m)	第一活枝高 Height of the first living branch (m)
喜光种 Light-demanding species	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	20.4 ± 4.1	30.5 ± 3.9	9.0 ± 1.0
喜光种 Light-demanding species	硕桦 <i>Betula costata</i>	19.6 ± 1.8	28.3 ± 2.7	9.6 ± 1.4
喜光种 Light-demanding species	水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	21.9 ± 6.4	31.4 ± 1.8	9.2 ± 1.1
耐阴种 Shade-tolerant species	裂叶榆 <i>Ulmus laciniata</i>	23.5 ± 5.8	30.6 ± 5.5	9.6 ± 0.2
耐阴种 Shade-tolerant species	五角枫 <i>Acer pictum</i> subsp. <i>mono</i>	18.0 ± 6.2	32.6 ± 1.5	7.7 ± 4.8
耐阴种 Shade-tolerant species	紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	19.7 ± 1.3	30.7 ± 8.2	8.4 ± 0.8

翟江维, 林馨慧, 武瑞哲, 徐义昕, 靳豪豪, 金光泽, 刘志理 (2022). 小兴安岭不同功能型阔叶植物的柄叶权衡. 植物生态学报, 46, 700-711. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0110

Zhai JW, Lin XH, Wu RZ, Xu YX, Jin HH, Jin GZ, Liu ZL (2022). Trade-offs between petiole and lamina of different functional plants in Xiao Hinggan Mountains, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 700-711. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0110

<http://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2022.0110>

附录II 小兴安岭20种植物叶子示意图

Supplement II Leaf diagram of 20 plant species in Xiao Hinggan Mountains

1)乔木 Tree



从左向右依次为白桦、硕桦、裂叶榆、五角枫、紫椴和水曲柳。

From left to right were *Betula platyphylla*, *Betula costata*, *Ulmus laciniate*, *Acer pictum* subsp. *mono*, *Tilia amurensis* and *Fraxinus mandshurica*, respectively.

2)灌木 Shrub



从左向右依次为东北茶藨子、毛榛、忍冬、山梅花、溲疏、卫矛和刺五加。

From left to right were *Ribes mandshuricum*, *Corylus mandshurica*, *Lonicera japonica*, *Philadelphus incanus*, *Deutzia scabra*, *Euonymus alatus* and *Eleutherococcus senticosus*, respectively.

3)草本 Herb



从左向右依次为露珠草、荨麻、水金凤、透茎冷水花、中国茜草、北野豌豆和升麻。

From left to right were *Circaea cordata*, *Urtica fissa*, *Impatiens noli-tangere*, *Pilea pumila*, *Rubia chinensis*, *Vicia ramuliflora* and *Cimicifuga foetida*, respectively.