



吉林蛟河针阔混交林红松和紫椴个体生长的影响因素

张萌 范秀华

Factors affecting individual growth of *Pinus koraiensis* and *Tilia amurensis* in coniferous and broadleaved mixed forests in Jiaohe, Jilin Province of northeastern China

Zhang Meng, Fan Xiuhua

引用本文:

张萌, 范秀华. 吉林蛟河针阔混交林红松和紫椴个体生长的影响因素[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(9):26–34. doi: 10.12171/j.1000–1522.20230317

Zhang Meng, Fan Xiuhua. Factors affecting individual growth of *Pinus koraiensis* and *Tilia amurensis* in coniferous and broadleaved mixed forests in Jiaohe, Jilin Province of northeastern China[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2024, 46(9):26–34. doi: 10.12171/j.1000–1522.20230317

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230317>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

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

Influences of topography and competition on DBH growth in different growth stages in a typical mixed broadleaved–Korean pine forest, northeastern China

北京林业大学学报, 2017, 39(1): 9–19. <https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20160218>

采伐对吉林蛟河针阔混交林空间结构的影响

Effects of thinning intensity on spatial structure of multi–species temperate forest at Jiaohe in Jilin Province, northeastern China

北京林业大学学报, 2017, 39(9): 48–57. <https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20170220>

吉林蛟河针阔混交林幼苗动态及环境驱动因子

Seedling dynamics and environmental driving factors of coniferous and broadleaved mixed forest in Jiaohe, Jilin Province of northeastern China

北京林业大学学报, 2021, 43(8): 41–49. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200356>

抚育采伐对吉林蛟河针阔混交林幼苗更新的影响

Effects of tending thinning on seedling regeneration in a mixed conifer–broadleaf forest in Jiaohe, Jilin Province of northeastern China

北京林业大学学报, 2019, 41(5): 159–169. <https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20190021>

采伐对吉林蛟河阔叶红松林生态功能的短期影响

Short–term effects of tending felling on ecological services of mixed broadleaved–Korean pine forests at Jiaohe in Jilin Province, northeastern China

北京林业大学学报, 2019, 41(9): 40–49. <https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20180442>

长白山针阔混交林乔木幼苗组成与空间分布

Composition and spatial pattern of tree seedlings in a coniferous and broadleaved mixed forest in Changbai Mountain of northeastern China

DOI:10.12171/j.1000-1522.20230317

吉林蛟河针阔混交林红松和紫椴个体生长的影响因素

张 萌 范秀华

(北京林业大学理学院, 北京 100083)

摘要:【目的】以吉林蛟河针阔混交林优势树种红松、紫椴为研究对象,探究叶性状的种间差异,不同叶性状间的相关性,以及生物(邻域竞争、初始胸径、叶片性状)与非生物因素(地形因子)对树木生长速率的影响。【方法】利用 Welch-ANOVA 方差分析量化红松、紫椴叶性状的种间差异;利用主成分分析及斯皮尔曼相关系数评估性状间的相关性;利用普通最小二乘模型计算不同因素对红松、紫椴生长速率的相对影响。【结果】红松的光饱和和净光合速率、暗呼吸速率显著高于紫椴;紫椴的光饱和和气孔导度、比叶面积显著高于红松。红松的光饱和和净光合速率与光饱和和气孔导度、比叶面积呈正相关;紫椴的光饱和和净光合速率与光饱和和气孔导度呈正相关,与比叶面积呈负相关。初始胸径、邻域拥挤指数、坡度对红松年均胸径生长量有显著负效应。初始胸径对红松年均生物量生长量有显著正效应,邻域拥挤指数、坡度有显著负效应。初始胸径对紫椴年均胸径生长量有显著负效应,对紫椴年均生物量生长量有显著正效应。海拔对紫椴年均胸径生长量、年均生物量生长量均有显著负效应。【结论】红松、紫椴叶性状表现出显著的种间差异,两物种叶片性状的相关性呈现不同规律。紫椴的生长受初始胸径、海拔的影响。初始胸径越大,年均胸径生长量越低,而年均生物量生长量越高;海拔越高,年均胸径生长量与年均生物量生长量越低。红松的生长受初始胸径、邻域拥挤指数和坡度的影响。初始胸径越大,年均胸径生长量越低,而年均生物量生长量越高;邻域拥挤指数、坡度越大,年均胸径生长量与年均生物量生长量越低。

关键词: 森林经理; 红松; 紫椴; 年均生长量; 初始胸径; 地形因子; 叶性状; 种间差异

中图分类号: S791.247; S792.36; S718.5 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522(2024)09-0026-09

引文格式: 张萌, 范秀华. 吉林蛟河针阔混交林红松和紫椴个体生长的影响因素 [J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(9): 26-34. Zhang Meng, Fan Xiuhua. Factors affecting individual growth of *Pinus koraiensis* and *Tilia amurensis* in coniferous and broadleaved mixed forests in Jiaohe, Jilin Province of northeastern China [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(9): 26-34.

Factors affecting individual growth of *Pinus koraiensis* and *Tilia amurensis* in coniferous and broadleaved mixed forests in Jiaohe, Jilin Province of northeastern China

Zhang Meng Fan Xiuhua

(School of Science, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: [Objective] *Pinus koraiensis* and *Tilia amurensis*, the dominant tree species in coniferous and broadleaved mixed forests in Jiaohe, Jilin Province of northeastern China, were taken as the research object. We investigated the interspecific differences in leaf traits, correlations among leaf traits, and the effects of biotic factors (neighborhood competition, initial DBH, leaf traits) and abiotic factors (topographical factor) on growth rate of trees. [Method] Welch ANOVA was used to quantify the interspecific differences in leaf traits of *Pinus koraiensis* and *Tilia amurensis*. Principal component analysis (PCA) and Spearman correlation coefficient were used to evaluate the correlations among leaf traits. The relative effects of

收稿日期: 2023-11-09 修回日期: 2023-12-21

基金项目: 国家重点研发计划重点专项(2022YFD2201003)。

第一作者: 张萌。主要研究方向: 光与植物生理生态。Email: zhangmeng0897@126.com 地址: 100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学理学院。

责任作者: 范秀华, 博士, 教授。主要研究方向: 光与植物生理生态。Email: blfanxh@bjfu.edu.cn 地址: 同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

different factors on growth rate of *Pinus koraiensis* and *Tilia amurensis* were calculated by ordinary least squares model (OLS). [Result] The light-saturated photosynthetic rate and leaf dark respiration of *Pinus koraiensis* were significantly higher than those of *Tilia amurensis*; light-saturated stomatal conductance and specific leaf area of *Tilia amurensis* were significantly higher than those of *Pinus koraiensis*. The light-saturated photosynthetic rate of *Pinus koraiensis* was positively correlated with light-saturated stomatal conductance and specific leaf area. The light-saturated photosynthetic rate of *Tilia amurensis* was positively correlated with light-saturated stomatal conductance and negatively correlated with specific leaf area. Initial DBH, neighborhood crowding index and slope had significant negative effects on average annual DBH growth of *Pinus koraiensis*. Initial DBH had significantly positive effect on average annual biomass growth of *Pinus koraiensis*, neighborhood crowding index and slope had significantly negative effect. Initial DBH had significantly negative effect on average annual DBH growth and positive effect on average annual biomass growth of *Tilia amurensis*. Altitude had significant negative effects on the average annual DBH growth and annual biomass growth of *Tilia amurensis*. [Conclusion] The leaf traits of *Pinus koraiensis* and *Tilia amurensis* have significantly interspecific differences, the correlation of leaf traits of two species has different patterns. The growth of *Tilia amurensis* is affected by the initial DBH and elevation. The larger the initial DBH is, the lower the average annual DBH growth is, and the higher the average annual biomass growth is. The higher the elevation is, the lower the average annual DBH growth and biomass growth is. The growth of *Pinus koraiensis* is affected by the initial DBH, neighborhood crowding index and slope. The larger the initial DBH is, the lower the average annual DBH growth is, while the higher the average annual biomass growth is. The larger the neighborhood crowding index and slope is, the lower the average annual DBH growth and average annual biomass growth are.

Key words: forest management; *Pinus koraiensis*; *Tilia amurensis*; annual mean growth; initial DBH; topographical factor; leaf traits; interspecific difference

树木的生长对森林动态和生态系统的功能至关重要^[1]。在局域尺度上,地形、土壤养分等非生物因素,以及邻域竞争、功能性状等生物因素,对树木生长速率具有重要影响^[2-3]。研究生物与非生物因素对树木生长速率的影响,可以提高我们对森林动态的预测能力^[4]。同时,这对造林树种选择、林分结构调整也具有重要价值^[3,5]。近年来,人们越来越关注自然条件下树木生长速率的变异及其驱动因素^[6]。

在森林中,树木的生长常常受到光照、土壤水分等非生物因素的限制^[4]。林分的地形特征(如海拔、坡度等)可以通过改变小气候或土壤养分间接影响树木生长^[7]。地形因子也可以影响树种的多样性和分布,从而影响树木生长^[8]。海拔的提高通常会导致树木生长速率降低^[9],山谷中树木的生长通常比山脊快^[10]。地形因子对树木生长的影响可能与林分中影响树木存活和生长的限制因子有关^[11]。在不同林分中,地形因子的具体作用可能不同。

邻域竞争可以直接影响树木的生长^[12]。目标树周围一定范围内邻域个体的大小、数量、与目标树的距离、以及这些个体是否为同种等因素,都能影响目标树的生长。例如,目标树周围的同种个体可能通过资源竞争和提高特异性害虫密度,对树木生长产

生不利影响^[13]。邻域竞争也可以通过影响目标树的功能性状而间接影响生长。Liu 等^[13]研究发现,邻域竞争提高了树木的比叶面积、树高和气孔密度,从而对生长产生了间接的正效应。

根据异速生长理论,个体大小(以胸径、生物量等指标度量)影响着植物的各个功能属性^[14]。Niklas 等^[15]的研究发现,植物的生长速率与个体生物量的 $3/4$ 次幂成正比,即异速生长指数为 $3/4$ 。这一指数会随着植物生长发育而改变,幼苗时约为 1.0 ,此时生长速率正比于其个体生物量。随着生长发育的进行,该指数逐渐减小,接近 $3/4$ ^[16]。Liu 等^[6]针对红松(*Pinus koraiensis*)的研究发现,不同胸径的个体,其生长速率与初始胸径的关系不同。小个体(胸径 $0 \sim 15$ cm)和大个体(胸径 $59 \sim 100$ cm)红松的胸径生长速率与初始胸径呈负相关,而中等个体(胸径 $16 \sim 58$ cm)红松的胸径生长速率与初始胸径呈正相关。小个体与大个体红松初始胸径越大,胸径生长速率越低,原因可能是处于不同生长发育阶段的个体对生物量的分配不同。在某些生长阶段,个体可能倾向将生物量分配给高度生长和生殖生长,而非茎生长^[17]。因此,更大的个体通常具有更高的生长速率。但在研究中应当考虑个体的生长发育阶段以及生物

量的分配。

功能性状是指影响个体生长、存活、繁殖的任何形态、物候或生理特征^[18]。目前,大多数关于功能性状与树木生长关系的研究,将平均物种性状值与平均物种表现联系起来,忽略了种内性状变异和环境的影响^[2]。拥有高比叶面积(specific leaf area, S_{LA})的树木,其资源获取和利用效率较高,生长速率较快^[2]。气孔导度越大,叶片吸收光合作用所需的二氧化碳越快,因此气孔导度被认为是预测树木生长的良好指标^[19]。光饱和净光合速率(light saturation net photosynthetic rate, A_{sat})是衡量代谢能力和影响平均实际光合速率的重要指标^[20],并与个体生长速率呈正相关^[5]。暗呼吸速率(dark respiration rate, R_d)反映了叶片夜间的呼吸碳通量^[20],与植物耐荫性密切相关。在弱光条件下,耐荫植物会增加碳吸收,同时减少碳损失(低呼吸率)^[21]。一些较难测量的“硬性状”,如光合速率、呼吸速率、气孔导度等,被认为比木质密度、种子质量等“软性状”更能解释植物的生长速率^[5,17]。利用“硬性状”进行研究,可以加深我们对驱动树木生长变异因素的理解^[22]。

地形因子通过改变树木的水热环境及土壤养分影响树木的生长速率。当邻域竞争较大时,树木可能因无法获取足够的资源而生长受到抑制。大树通常拥有较大的叶面积和发达的根系,从而能够吸收更多养分,进而具有更高的生长速率。功能性状衡量了树木个体对光照、土壤养分等资源的吸收及利用效率,也能够解释植物的生长速率。目前,针对红松个体生长速率的研究多数只考虑了“软性状”的影响,如比叶面积、木质密度等^[6],而对紫椴(*Tilia amurensis*)个体生长速率影响因素的研究较少。本

研究以吉林蛟河针阔混交林的优势树种红松和紫椴为研究对象,探究叶片光合性状、比叶面积等性状的种间差异以及不同叶性状间的相关性。同时,分析生物(邻域竞争、初始胸径、叶片性状)与非生物因素(地形因子)对树木生长速率的影响。研究结果将为森林动态预测和森林管理措施的制定提供科学依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于吉林省蛟河林业实验区国有林保护中心(43°57'36" ~ 43°58'12"N, 127°43'12" ~ 127°43'48"E, 海拔约 400 ~ 500 m),属于长白山系张广才岭山脉。该区域属于温带大陆性季风气候,年平均气温 3.8 ℃,最热月份为 7 月,其平均气温为 21.7 ℃,最冷月份为 1 月,其平均气温为-18.6 ℃。该区域年均降水量 700 ~ 800 mm,主要集中在夏季。该区域土壤为暗棕色森林土,土层厚度 20 ~ 90 cm。林分起源为天然林,植被类型属于针阔混交林。主要乔木树种包括紫椴、红松、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、五角槭(*Acer pictum* subsp. *mono*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)等。主要灌木树种包括暴马丁香(*Syringa reticulata* subsp. *amurensis*)、毛榛(*Corylus mandshurica*)、簇毛槭(*Acer barbinerve*)等^[23-26]。固定样地树种组成见表 1,基本信息见表 2。

1.2 研究方法

1.2.1 年均生长量计算

2010 年布设 20.48 hm²(320 m × 640 m)固定样地,当年对样地内所有胸径(D)≥1 cm 木本植物进行初测,记录其物种名、胸径、树高、冠幅、枝下高及坐标,并进行挂牌标记,2020 年进行复测。试验树种

表 1 林分树种组成
Tab. 1 Composition of stand tree species

树种 Tree species	每公顷胸高断面积/(m ² ·hm ⁻²) Basal area at breast height per hectare/(m ² ·ha ⁻¹)	胸高断面积比例 Proportion of basal area at breast height/%
水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	7.860	24.281
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	4.296	13.272
五角槭 <i>Acer pictum</i> subsp. <i>mono</i>	4.116	12.715
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	3.895	12.031
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	2.899	8.956
拧筋槭 <i>Acer triflorum</i>	1.987	6.138
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	1.743	5.383
春榆 <i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i>	1.375	4.249
白牛槭 <i>Acer mandshuricum</i>	0.778	2.403
枫桦 <i>Betula costata</i>	0.726	2.243
胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>	0.653	2.017
香杨 <i>Populus koreana</i>	0.341	1.053
其他 Others	1.703	5.260
总计 Total	32.373	100.000

表 2 样地内基础变量信息统计表

Tab. 2 Statistical table of basic variable information within the sample plots

变量 Variable	范围 Range	平均值 Mean	标准偏差 Standard deviation
海拔 Elevation (E)/m	468.57 ~ 486.49	477.24	4.20
坡度 Slope (S)/(°)	0.62 ~ 24.16	4.71	4.27
坡向 Aspect/(°)	0.89 ~ 359.26	124.18	85.05

为样地优势种红松、紫椴,均处于中林层。每个树种各选择 31 株胸径(D)在 1~15 cm 的健康个体,于生长季(7、8 月)晴朗天气采集树冠中部成熟、无病虫害的朝南叶片进行试验,红松采集一年生叶片,紫椴采集当年生叶片。试验树概况见表 3。分别计算红松、紫椴目标树的胸径、年均生物量生长量。年均胸径生长量公式为 $(\ln D_t - \ln D_0)/t$,其中, D_t 为目标树 2020 年胸径, D_0 为目标树 2010 年胸径(即自变量中的“初始胸径”), t 为 10(2020—2010 年)。利用异速生长方程^[11],分别计算目标树 2020 与 2010 年的生物量,相减后除以间隔时间(10 年),得到年均生物量生长量。

表 3 试验树概况

Tab. 3 Description of test trees

树种 Tree species	胸径 DBH (D)/cm	树高 Tree height/m	枝下高 Height under branch/m
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	9.8 ± 3.4	8.6 ± 3.1	3.5 ± 1.3
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	8.3 ± 3.8	8.8 ± 3.7	3.1 ± 1.4

1.2.2 叶片光合性状测定

为维持导管内部水势,用枝剪采集目标树的二级枝后(红松二级枝基径 (6.3 ± 0.8) mm,紫椴二级枝基径 (3.6 ± 1.4) mm,立刻将枝条断口插入清水中进行水下剪枝,后续测量均保持断口完全浸入水中。为使测量过程中光合速率不会受到气孔限制的影响,只随光强变化而变化,在采集叶片后首先进行光诱导,光诱导时,将光强设置为光强梯度的最大值,待气孔充分打开,光合速率稳定后,开始运行光响应曲线测定程序。在正式试验之前,进行预试验确定目标树种的光饱和点,结果表明红松的光饱和点约为 $2\ 000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,紫椴的光饱和点约为 $1\ 800\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。试验中设置红松的光强梯度为 $2\ 000$ 、 $1\ 500$ 、 $1\ 000$ 、 500 、 250 、 150 、 100 、 75 、 50 、 25 、 10 、 5 、 $0\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,紫椴的光强梯度为 $1\ 800$ 、 $1\ 500$ 、 $1\ 000$ 、 500 、 250 、 150 、 100 、 75 、 50 、 25 、 10 、 5 、 $0\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ^[27]。实验仪器为美国 Li-Cor 公司的 Li-6800 便携式光合作用测定系统。使用 6800-02 红蓝光源叶室测定光响应曲线, CO_2 浓度设定为 $400\ \mu\text{mol}/\text{mol}$,流速设定为 $500\ \mu\text{mol}/\text{s}$,叶室温度设定为 $25\ ^\circ\text{C}$ 。

数据导出后,采用 Thornley 提出的非直角双曲线模型^[28],对光响应数据进行拟合,模型形式如下

$$A_n = \frac{\alpha I + A_{\text{sat}} - \sqrt{(\alpha I + A_{\text{sat}})^2 - 4\theta\alpha I A_{\text{sat}}}}{2\theta} - R_d$$

式中: α 是光响应曲线的初始斜率; θ 是曲线的曲率; A_n 是净光合速率($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$); I 为入射光强($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)。基于此模型,拟合得到光饱和净光合速率 A_{sat} ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$),暗呼吸速率 R_d ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)。后续红松与紫椴光饱和净光合速率与暗呼吸速率的相关计算均使用此模型拟合值。

利用光响应曲线的数据,采用 BallBerry 模型^[29],拟合参数 g_0 、 g_1 ,再将光饱和净光合速率带入模型,获取光饱和条件下的气孔导度(G_s , $\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$),模型形式如下

$$G_s = g_0 + g_1 \left(\frac{A_n h_r}{C_a} \right)$$

式中: h_r 为叶片表面的相对湿度(%), C_a 为叶片处二氧化碳浓度($\mu\text{mol}/\text{mol}$)。

1.2.3 比叶面积测定

在每棵目标树的树冠中部选择健康、成熟的朝南叶 20~24 片。紫椴利用 imagej 软件测量叶片面积。红松利用针叶中央宽度及长度计算面积^[30]。将叶片放入恒温 $70\ ^\circ\text{C}$ 的烘箱中烘干 48 h 后称质量,用叶片面积除以叶片干质量得到比叶面积(S_{LA} , cm^2/g)。

1.2.4 邻域拥挤指数计算

邻域拥挤是决定个体生长表现的生物驱动因子之一^[10]。本研究中,我们使用邻域拥挤指数(neighborhood crowding index, I_{NC}),量化了以目标树为圆心,半径 20 m 范围内邻体对目标树生长的影响,在该尺度上邻体间竞争效应显著^[31]。考虑到邻体与目标树是否为相同物种也对邻域竞争产生影响,我们利用同种邻体、异种邻体以及全部邻体分别计算了邻域拥挤指数。计算公式如下

$$I_{\text{NC}i} = \sum_{j=1, i \neq j}^j \frac{D_j^2}{d_{ij}^2}$$

式中: i 代表目标树, j 代表邻体, d_{ij} 为邻体与目标树的距离(m), D_j 为邻体的胸径(cm)。

1.2.5 数据分析

为探究红松、紫椴叶片性状(光饱和净光合速率、暗呼吸速率、光饱和气孔导度、比叶面积)的种

间差异,利用 Welch-ANOVA 进行方差分析,该方法可分析方差不齐的数据^[5]。采用主成分分析(PCA)及斯皮尔曼相关系数检验红松、紫椴 4 种叶片性状的相关性。仅当响应变量与解释变量均存在空间自相关时,二者的相关性检验会受到影响^[32]。利用莫兰指数检验响应变量,结果表明不存在空间自相关。为探究生物与非生物因素对红松、紫椴年均生长量的影响,选择普通最小二乘模型拟合方程。本研究中,选择个体的初始胸径(D_0)、邻域拥挤指数(I_{NC})、叶片性状(光饱和和净光合速率 A_{sat} 、暗呼吸速率 R_d 、光饱和和气孔导度 G_s 、比叶面积 S_{LA})、地形(海拔、坡度、坡向)指标作为解释变量,个体的年均胸径生长量以及年均生物量生长量作为响应变量。在不同的邻域拥挤指数中,发现红松、紫椴的年均生长量与同种邻域拥挤指数相关性最高,因此,后续分析采用同种邻域拥挤指数代表邻域竞争。多重共线性会影响解释变量对响应变量的解释和预测能力,方差膨胀因子(variance inflation factor, VIF)可检验变量间的多重共线性。当 $VIF < 10$ 时,认为变量间没有多重共线性。结果显示,本研究的所有解释变量

均无多重共线性。对年均生长量进行自然对数转换以提高正态性,用 Z-score 方法对解释变量进行标准化处理以去掉单位不同对研究结果带来的影响。由于解释变量较多,利用 R 语言 leaps 包 regsubsets 函数进行变量筛选,得到决定系数最高的变量组合。Shapiro-Wilk 检验用于检验模型残差正态性。所有计算均在 R4.0.3 中运行。

2 结果与分析

2.1 光合特性的种间比较

红松、紫椴 4 种叶片性状(光饱和和净光合速率、暗呼吸速率、光饱和和气孔导度、比叶面积)均表现出显著的种间差异($P < 0.05$) (表 4)。光饱和和净光合速率表现为红松(10.324 ± 2.672) $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}) >$ 紫椴(7.161 ± 1.774) $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,暗呼吸速率表现为红松(0.594 ± 0.250) $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}) >$ 紫椴(0.373 ± 0.099) $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,光饱和和气孔导度表现为紫椴(0.116 ± 0.043) $\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}) >$ 红松(0.081 ± 0.026) $\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,比叶面积表现为紫椴(319.707 ± 48.634) $\text{cm}^2/\text{g} >$ 红松(55.705 ± 5.433) cm^2/g 。

表 4 红松紫椴叶片性状
Tab. 4 Leaf traits of *Pinus koraiensis* and *Tilia amurensis*

叶片性状 Leaf trait	树种 Tree species	
	红松 <i>P. koraiensis</i>	紫椴 <i>T. amurensis</i>
光饱和和净光合速率 Light saturation net photosynthetic rate/ $(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	$10.324 \pm 2.672\text{a}$	$7.161 \pm 1.774\text{b}$
暗呼吸速率 Dark respiration rate/ $(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	$0.594 \pm 0.250\text{a}$	$0.373 \pm 0.099\text{b}$
光饱和和气孔导度 Light saturation stomatal conductance/ $(\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	$0.081 \pm 0.026\text{a}$	$0.116 \pm 0.043\text{b}$
比叶面积 Specific leaf area/ $(\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1})$	$55.705 \pm 5.433\text{a}$	$319.707 \pm 48.634\text{b}$

注:同行不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)。Note: different lowercase letters in the same row indicate significant differences ($P < 0.05$).

2.2 红松、紫椴不同叶片性状相关性

红松叶片性状的主成分分析的第一和第二主轴分别解释了 59.55% 和 24.37% 的叶片性状变异(图 1)。第一主轴与光饱和和净光合速率、光饱和和气孔导度、比叶面积呈正相关,第二主轴与暗呼吸速率呈正相关。斯皮尔曼相关系数显示,光饱和和净光合速率与光饱和和气孔导度呈显著正相关($r = 0.931, P < 0.001$),与比叶面积也呈显著正相关($r = 0.405, P = 0.025$)。紫椴叶片性状的主成分分析的第一和第二主轴分别解释了 64.94% 和 22.23% 的叶片性状变异(图 2)。第一主轴与光饱和和净光合速率、光饱和和气孔导度呈正相关,与比叶面积呈负相关,第二主轴与暗呼吸速率呈正相关。斯皮尔曼相关系数显示,光饱和和净光合速率与光饱和和气孔导度呈极显著正相关($r = 0.823, P < 0.001$),与比叶面积呈极显著负相关($r = -0.761, P < 0.001$)。

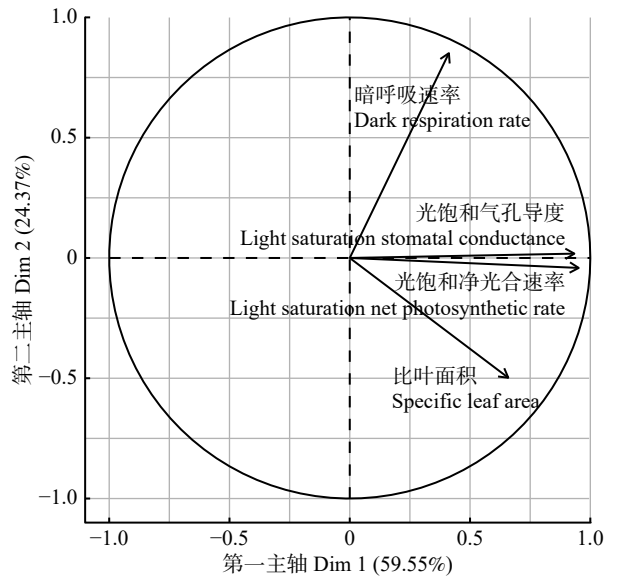


图 1 红松叶片性状的主成分分析载荷图
Fig. 1 Principal component analysis loading plot for leaf traits of *Pinus koraiensis*

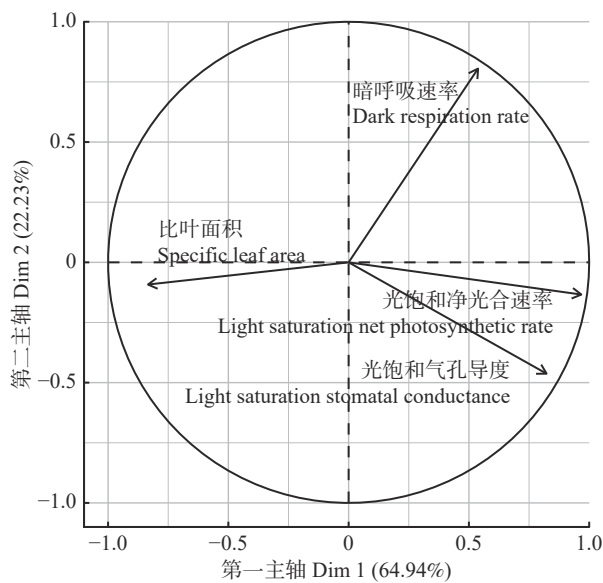


图 2 紫椴叶片性状的主成分分析载荷图

Fig. 2 Principal component analysis loading plot for leaf traits of *Tilia amurensis*

2.3 生物与非生物因素对红松、紫椴年均生长量的影响

对红松、紫椴年均生长量进行莫兰指数检验,结果显示,红松年均胸径生长量 $P = 0.466$,红松年均生物量生长量 $P = 0.476$,紫椴年均胸径生长量 $P = 0.622$,紫椴年均生物量生长量 $P = 0.384$ 。均无空间自相关。

红松、紫椴年均生长量的多元回归模型系数及评价如表 5 所示。初始胸径($P < 0.05$)、邻域拥挤指数($P < 0.01$)、坡度($P < 0.05$)对红松年均胸径生长量有显著负效应。初始胸径($P < 0.001$)对红松年均生物量生长量有显著正效应,邻域拥挤指数($P < 0.05$)、坡度($P < 0.05$)有显著负效应。初始胸径对紫椴年均胸径生长量有显著负效应($P < 0.001$),对紫椴年均生物量生长量有显著正效应($P < 0.05$)。海拔对紫椴年均胸径生长量($P < 0.01$)、年均生物量生长

量($P < 0.01$)均有显著负效应。叶片性状对红松、紫椴年均生长量均无显著影响。

对模型残差进行 Shapiro-Wilk 检验,结果显示:红松年均胸径生长量模型 $P = 0.253$,红松年均生物量生长量模型 $P = 0.199$,紫椴年均胸径生长量模型 $P = 0.913$,紫椴年均生物量生长量模型 $P = 0.988$,残差均符合正态分布。

3 讨 论

3.1 叶性状的种间差异

红松、紫椴的叶性状表现出显著的种间差异。红松的光饱和净光合速率、暗呼吸速率显著高于紫椴,表明红松在强光条件下碳同化能力更强,而在弱光条件下,叶片消耗有机物的速率更高。相比之下,紫椴的光饱和气孔导度显著高于红松,说明在强光下,紫椴气孔的张开程度更大,为光合作用提供了更多的二氧化碳^[33]。然而,本研究中紫椴气孔导度更大,但并未显示出更高的净光合速率。Guimarães 等^[5]对亚马逊试验样地 8 个物种的研究也获得了类似的结果,发现拥有相似气孔导度的物种在净光合速率上表现出较大差异,这可能是不同物种叶氮对 Rubisco 酶的分配量不同造成的^[34]。高比叶面积可以使植物在单位生物量投入获得更大的叶面积,有利于植物在弱光环境下截获更多光照,在低光强下生长的植物比叶面积较高^[35]。研究结果显示,紫椴的比叶面积显著高于红松,说明紫椴更能适应弱光条件。红松和紫椴在叶性状上的种间差异,体现了它们对光胁迫的适应性差异。红松在生长初期耐荫性强,但随着年龄的增长,其耐荫能力逐渐减弱,需光量不断增加,最终只能在全光条件下维持正常生长^[27]。紫椴属半阳生树种,通常分布在林隙、树冠空隙或林分边缘等半遮荫环境中,表现出较强的耐荫性。综上,红松在强光下的净光合速率较高,但在弱光条件

表 5 红松、紫椴年均生长量的回归模型

Tab. 5 Regression models for annual mean growth of *Pinus koraiensis* and *Tilia amurensis*

树种 Tree species	响应变量 Response variable	解释变量 Explanatory variable	系数 Coefficient			方程表现 Model performance		
			初始胸径 Initial DBH (D_0)	I_{NC}	地形 Topography	叶性状 Leaf trait	R^2_{adj}	RMSE
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	年均胸径生长量 Annual mean DBH growth	$D_0 + I_{NC} + S_1 + S_{LA}$	-0.171*	-0.266**	-0.178*	0.131	0.477	0.363
	年均生物量生长量 Annual mean biomass growth	$D_0 + I_{NC} + S_1 + S_{LA}$	0.835***	-0.243*	-0.206*	0.098	0.789	0.419
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	年均胸径生长量 Annual mean DBH growth	$D_0 + E + S_{LA}$	-0.778***		-0.367**	-0.159	0.746	0.425
	年均生物量生长量 Annual mean biomass growth	$D_0 + E$	0.366*		-0.536**		0.417	0.692

注: I_{NC} , 邻域拥挤指数; S_{LA} , 比叶面积。*代表 $P < 0.05$, **代表 $P < 0.01$, ***代表 $P < 0.001$ 。Notes: I_{NC} , neighborhood crowding index; S_{LA} , specific leaf area. * represents $P < 0.05$, ** represents $P < 0.01$, and *** represents $P < 0.001$.

下碳损失更快;紫椴在强光下的净光合速率低于红松,但在弱光条件下能减少碳损失,并且具有较强的光截获能力。

3.2 叶性状的相关性

研究发现,红松、紫椴的光饱和净光合速率与光饱和气孔导度均呈现出显著正相关关系。气孔是植物叶片与外界进行气体交换的通道,气孔导度代表了二氧化碳的供给情况和水分利用效率,是影响植物光合作用重要因素^[5,36]。两物种光饱和净光合速率与比叶面积的相关性呈现不同规律。红松的光饱和净光合速率与比叶面积呈显著正相关,可能是由于红松的代谢反应受光照强度限制,而比叶面积越高,光截获越大,从而促进了光合作用^[37]。紫椴的比叶面积与光饱和净光合速率呈负相关,这可能是叶片对光照强度适应的结果。相比阴叶(只能接受散射光或者漫射光),阳叶(直接接受阳光照射)更厚,含有更多的叶绿体和光合蛋白,因而阳叶的光合能力更强,同时比叶面积较低^[35,38],使两种性状呈现负相关关系。

3.3 不同因素对红松、紫椴生长速率的影响

海拔、坡度、坡向等地形因子的差异造成了微环境异质性(水、光、土壤养分有效性等资源的差异),进而影响树木生长^[10,35]。研究发现,坡度越大,红松年均胸径生长量与年均生物量生长量越低。坡度是水和土壤养分流动的驱动因素,它显著影响土壤的深度和理化性质^[39]。陡坡通常土壤较浅,沙含量较高,水分含量较低,无机盐经常被淋洗,土壤酸性更强,且陡坡朝向入射辐射拦截的方向,土壤趋于干燥,这有利于土壤有机质的分解,有机层较薄,土壤养分含量低^[39]。海拔越高,紫椴年均胸径生长量与年均生物量生长量越低。海拔高度在决定微环境的温度和湿度方面起着关键作用,从而影响土壤矿化,决定了土壤有机物含量^[37-38]。凋落物和表层土壤有机质通过土体运动从高海拔向低海拔转移,影响了土壤养分含量^[40],从而影响植物生长。

大树拥有更大的叶面积以及根系,可以获得比小树更多的资源,从而拥有更高的生长速率^[6]。结果显示,初始胸径越大,红松与紫椴的年均生物量生长量越高,符合这一规律。然而,研究发现,初始胸径越大,红松、紫椴的年均胸径生长量越低,Asefa等^[41]的研究也得到了类似的结论。这可能是由于大树与小树对同化物的分配不同,大树更倾向于将生物量分配到支持组织^[6,39]。初始胸径也可通过影响叶片性状间接影响树木生长,例如,初始胸径通过对比叶面积的显著负效应以及对叶片干物质质量的显著正效应间接抑制了树木生长^[41]。

本研究中,同种个体邻域竞争对红松的生长产生了显著的负效应。许多研究表明,来自邻近个体的竞争会降低目标树的生长速率,增加死亡率^[42-44]。在加拿大西部展开的一项研究表明,竞争是导致树木死亡、生长和更新速率变化的主要因素^[43]。针对厄瓜多尔低地雨林的研究发现,315个树种中有28%的树种生长受邻域个体影响。不同大小树木个体间的竞争通常是不对称的,大树对小树生长有更强的负效应^[45]。大树拥有更大的树冠和更深的根系,可以通过抢夺光照、土壤养分等资源降低邻域密度、限制树木成长^[12]。邻域竞争的效应可能受到植物功能性状的调节^[46]。例如,Yang等^[12]研究发现,对于树木生长速率,冠层叶质量与邻域拥挤指数有显著的交互作用,冠层叶质量的提高,削弱了邻域拥挤的负效应。这可能解释了邻域拥挤对紫椴生长无显著效应的结果。利用邻域内异种个体或全部个体计算的邻域拥挤指数,可能混杂了个体间的生态位互补效应,即目标树与邻域个体存在不同的生长策略,利用不同的资源,从而削弱了竞争对生长的负效应^[41]。因此,利用同种个体计算的邻域拥挤指数对树木生长的效应更强。

功能性状是植物生存策略的衡量,反映了植物对生存环境的适应^[47]。例如,比叶面积和叶片光合作用分别代表了植物对光的捕获和利用效率^[36]。针对不同物种的研究发现,资源获取型物种的净光合速率、气孔密度较大,生长速率更快;而保守型物种有较高的叶片干物质质量和木质密度,生长速率较慢^[32,44]。针对个体水平的研究也发现,功能性状可以预测植物的生长速率^[3]。Guimarães等^[5]研究发现,气孔导度、光饱和净光合速率与植物的胸径生长及高度生长均呈显著正相关。Ding等^[3]的研究也表明,与初始胸径、邻域竞争和地形因子相比,木材密度对雪岭云杉(*Picea schrenkiana*)生长速率的影响更强,强调了种内性状变异对群落动态的重要作用。然而,叶片性状对树木生长的影响也与环境条件有关。例如,单位面积叶质量与光截获有关,在光照条件良好的情况下,该性状与植物生长的关系较弱^[48]。本研究未发现叶片性状与个体生长的显著关系,可能有以下几点原因。目标树胸径在15 cm以下,多数分布在林下。我们测定了光饱和条件下的光合性状,这些指标更能反映光照条件良好时叶片的现实光合速率^[20]。在强光下,当植物能够表达其全部生长潜力和最大生长速率时,性状与生长的关系往往更强,而在弱光下,性状与生长的关系往往减弱^[49]。在没有考虑树冠结构时,叶片水平的光合速率可能无法预测植物生长^[17]。因此,今后相关研究

可以在测量单叶水平性状的同时,也测量树冠高度、树冠直径等指标,将单叶性状与树冠特性结合。

4 结 论

红松的光饱和净光合速率和暗呼吸速率显著高于紫椴,适宜在强光、低坡度生境下生长,对同种邻域竞争更为敏感。紫椴的光饱和和气孔导度和比叶面积显著高于红松,表现出较强的耐荫性,适宜生长在低海拔生境。红松与紫椴生长适宜的光环境,邻域树种以及密度的量化还有待进一步研究。

参 考 文 献

- [1] Adler P B, Salguero-Gomez R, Compagnoni A, et al. Functional traits explain variation in plant life history strategies[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2014, 111(2): 740–745.
- [2] Poorter L, Castilho C V, Schietti J, et al. Can traits predict individual growth performance? A test in a hyperdiverse tropical forest[J]. *New Phytologist*, 2018, 219(1): 109–121.
- [3] Ding Y, Zang R, Huang J, et al. Intraspecific trait variation and neighborhood competition drive community dynamics in an old-growth spruce forest in northwest China[J]. *Science of The Total Environment*, 2019, 678: 525–532.
- [4] van der Sande M T, Peña-Claros M, Ascarrunz N, et al. Abiotic and biotic drivers of biomass change in a Neotropical forest[J]. *Journal of Ecology*, 2017, 105(5): 1223–1234.
- [5] Guimarães Z T M, dos Santos V A H F, Nogueira W L P, et al. Leaf traits explaining the growth of tree species planted in a central Amazonian disturbed area[J]. *Forest Ecology and Management*, 2018, 430: 618–628.
- [6] Liu Z, Hikosaka K, Li F, et al. Plant size, environmental factors and functional traits jointly shape the stem radius growth rate in an evergreen coniferous species across ontogenetic stages[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2021, 14(2): 257–269.
- [7] Weintraub S R, Taylor P G, Porder S, et al. Topographic controls on soil nitrogen availability in a lowland tropical forest[J]. *Ecology*, 2015, 96(6): 1561–1574.
- [8] Fotis A T, Murphy S J, Ricart R D, et al. Above-ground biomass is driven by mass-ratio effects and stand structural attributes in a temperate deciduous forest[J]. *Journal of Ecology*, 2018, 106(2): 561–570.
- [9] Hao M, Zhang C, Zhao X, et al. Functional and phylogenetic diversity determine woody productivity in a temperate forest[J]. *Ecology and Evolution*, 2018, 8(5): 2395–2406.
- [10] Fortunel C, Lasky J R, Uriarte M, et al. Topography and neighborhood crowding can interact to shape species growth and distribution in a diverse Amazonian forest[J]. *Ecology*, 2018, 99(10): 2272–2283.
- [11] Hao M, Messier C, Geng Y, et al. Functional traits influence biomass and productivity through multiple mechanisms in a temperate secondary forest[J]. *European Journal of Forest Research*, 2020, 139(6): 959–968.
- [12] Yang J, Song X, Zambrano J, et al. Intraspecific variation in tree growth responses to neighbourhood composition and seasonal drought in a tropical forest[J]. *Journal of Ecology*, 2021, 109(1): 26–37.
- [13] Liu X, Swenson N G, Lin D, et al. Linking individual-level functional traits to tree growth in a subtropical forest[J]. *Ecology*, 2016, 97(9): 2396–2405.
- [14] Brown J H, Gillooly J F, Allen A P, et al. Toward a metabolic theory of ecology[J]. *Ecology*, 2004, 85(7): 1771–1789.
- [15] Niklas K J, Enquist B J. Invariant scaling relationships for interspecific plant biomass production rates and body size[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2001, 98(5): 2922–2927.
- [16] Cheng D L, Li T, Zhong Q L, et al. Scaling relationship between tree respiration rates and biomass[J]. *Biology Letters*, 2010, 6(5): 715–717.
- [17] Paine C E T, Amissah L, Auge H, et al. Globally, functional traits are weak predictors of juvenile tree growth, and we do not know why[J]. *Journal of Ecology*, 2015, 103(4): 978–989.
- [18] Violle C, Navas M L, Vile D, et al. Let the concept of trait be functional[J]. *Oikos*, 2007, 116(5): 882–892.
- [19] Chaturvedi R K, Raghubanshi A S, Singh J S. Leaf attributes and tree growth in a tropical dry forest: leaf attributes and tree growth[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2011, 22(5): 917–931.
- [20] Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, et al. Corrigendum to: new handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide[J]. *Australian Journal of Botany*, 2016, 64(8): 715.
- [21] Reich P B. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto[J]. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275–301.
- [22] Katabuchi M, Wright S J, Swenson N G, et al. Contrasting outcomes of species- and community-level analyses of the temporal consistency of functional composition[J]. *Ecology*, 2017, 98(9): 2273–2280.
- [23] 李冠男, 张春雨, 赵秀海. 吉林蛟河针阔混交林幼苗动态及环境驱动因子[J]. 北京林业大学学报, 2021, 43(8): 41–49.
- Li G N, Zhang C Y, Zhao X H. Seedling dynamics and environmental driving factors of coniferous and broadleaved mixed forest in Jiaohe, Jilin Province of northeastern China[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2021, 43(8): 41–49.
- [24] 姚杰, 宋子龙, 张春雨, 等. 距离和密度制约对吉林蛟河阔叶红松林幼苗生长的影响[J]. 北京林业大学学报, 2019, 41(5): 108–117.
- Yao J, Song Z L, Zhang C Y, et al. Effects of distance and density dependence on seedling growth in a broadleaved Korean pine forest in Jiaohe of Jilin Province, northeastern China[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2019, 41(5): 108–117.
- [25] 郝珉辉, 代莹, 岳庆敏, 等. 阔叶红松林功能多样性与森林碳汇功能关系[J]. 北京林业大学学报, 2022, 44(10): 68–76.
- Hao M H, Dai Y, Yue Q M, et al. Relationship between functional diversity of broadleaved Korean pine forest and forest carbon sink function[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2022, 44(10): 68–76.
- [26] 胡乘风, 陈巧玲, 乔雪涛, 等. 阔叶红松林主要树种光合与光谱

- 反射特性及初级生产力研究[J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(5): 12–24.
- Hu C F, Chen Q L, Qiao X T, et al. Photosynthetic, spectral reflectance characteristics and primary productivity of main tree species in broadleaved Korean pine forest[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(5): 12–24.
- [27] 胡乘风. 阔叶红松林冠层树种光合特性及光合生产潜力研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2021.
- Hu C F. Study on photosynthetic characteristics and potential productivity of canopy tree species in broad-leaved Korean pine forest[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2021.
- [28] Hardwick R C. Mathematical models in plant physiology[J]. *Experimental Agriculture*, 1977, 13(1): 112.
- [29] Ball J T, Woodrow I E, Berry J A. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions[M]//Biggins J. Progress in photosynthesis research. Dordrecht: Springer Netherlands, 1987: 221–224.
- [30] 张林, 金冬梅. 针叶树种叶面积的主要测定方法 [C]//第八届全国生物多样性保护与持续利用研讨会论文集. 北京: 气象出版社, 2008: 293–297.
- Zhang L, Jin D M. Principal methods of measuring leaf area of conifer trees[C]//Proceedings of The 8th National Symposium on Biodiversity Conservation and Sustainable Use of Biodiversity in China. Beijing: China Meteorological Press, 2008: 293–297.
- [31] Huston M A. Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals[J]. *Oikos*, 1999, 86(3): 393.
- [32] Chiang J M, Spasojevic M J, Muller L H C, et al. Functional composition drives ecosystem function through multiple mechanisms in a broadleaved subtropical forest[J]. *Oecologia*, 2016, 182(3): 829–840.
- [33] Li Y, Kröber W, Bruehlheide H, et al. Crown and leaf traits as predictors of subtropical tree sapling growth rates[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2017, 10(1): 136–145.
- [34] Hidaka A, Kitayama K. Divergent patterns of photosynthetic phosphorus-use efficiency versus nitrogen-use efficiency of tree leaves along nutrient-availability gradients[J]. *Journal of Ecology*, 2009, 97(5): 984–991.
- [35] Coble A P, Fogel M L, Parker G G. Canopy gradients in leaf functional traits for species that differ in growth strategies and shade tolerance[J]. *Tree Physiology*, 2017, 37(10): 1415–1425.
- [36] Han T, Lu H, Ren H, et al. Are reproductive traits of dominant species associated with specific resource allocation strategies during forest succession in southern China?[J]. *Ecological Indicators*, 2019, 102: 538–546.
- [37] Lusk C H, Warton D I. Global meta-analysis shows that relationships of leaf mass per area with species shade tolerance depend on leaf habit and ontogeny[J]. *New Phytologist*, 2007, 176(4): 764–774.
- [38] Poorter H, Niinemets Ü, Ntagkas N, et al. A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole plant performance[J]. *New Phytologist*, 2019, 223(3): 1073–1105.
- [39] Wang H, Zhang M, Nan H. Abiotic and biotic drivers of species diversity in understory layers of cold temperate coniferous forests in North China[J]. *Journal of Forestry Research*, 2019, 30(6): 2213–2225.
- [40] Lin D, Anderson-Teixeira K J, Lai J, et al. Traits of dominant tree species predict local scale variation in forest aboveground and topsoil carbon stocks[J]. *Plant and Soil*, 2016, 409(1–2): 435–446.
- [41] Asefa M, Song X, Cao M, et al. Temporal trait plasticity predicts the growth of tropical trees[J/OL]. *Journal of Vegetation Science*, 2021, 32(4): 292615[2023–11–09]. <https://doi.org/10.1101/2020.09.11.292615>.
- [42] Fortunel C, Valencia R, Wright S J, et al. Functional trait differences influence neighbourhood interactions in a hyperdiverse Amazonian forest[J]. *Ecology Letters*, 2016, 19(9): 1062–1070.
- [43] Zhang J, Huang S, He F. Half-century evidence from western Canada shows forest dynamics are primarily driven by competition followed by climate[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2015, 112(13): 4009–4014.
- [44] Clark J S, Bell D M, Hersh M H, et al. Climate change vulnerability of forest biodiversity: climate and competition tracking of demographic rates: forests, climate change, and competition[J]. *Global Change Biology*, 2011, 17(5): 1834–1849.
- [45] Freckleton R P, Watkinson A R. Asymmetric competition between plant species[J]. *Functional Ecology*, 2001, 15(5): 615–623.
- [46] Uriarte M, Swenson N G, Chazdon R L, et al. Trait similarity, shared ancestry and the structure of neighbourhood interactions in a subtropical wet forest: implications for community assembly: Traits, phylogeny, neighbourhood interactions[J]. *Ecology Letters*, 2010, 13(12): 1503–1514.
- [47] Balachowski J A, Voltaire F A. Implications of plant functional traits and drought survival strategies for ecological restoration[J]. J. James. *Journal of Applied Ecology*, 2018, 55(2): 631–640.
- [48] Martínez-Garza C, Bongers F, Poorter L. Are functional traits good predictors of species performance in restoration plantings in tropical abandoned pastures?[J]. *Forest Ecology and Management*, 2013, 303: 35–45.
- [49] Kunstler G, Falster D, Coomes D A, et al. Plant functional traits have globally consistent effects on competition[J]. *Nature*, 2016, 529: 204–207.

(责任编辑 范娟
责任编辑 臧润国)