

DOI:10.12171/j.1000-1522.20190320

气候、系统发育对长白山乔灌木比叶面积与 叶元素含量关系的影响

高林浩¹ 孙 晗² 白雪卡² 代 爽¹ 樊艳文¹ 刘 超¹ 王襄平² 尹伟伦¹

(1. 北京林业大学生物科学与技术学院, 北京 100083; 2. 北京林业大学林学院, 北京 100083)

摘要:【目的】比叶面积(SLA)是植物关键的功能性状,受气候及系统发育影响且与叶片元素含量关系密切,探讨 SLA 和这些因子的关系,能够反映植物环境适应及资源收支的策略。同时,乔木、灌木是两种不同生活型植物,研究相关的适应策略是否存在差异。【方法】对长白山海拔梯度上森林样地内常见乔木和林下灌木进行比较,利用 DNA 条形码序列建立了系统发育树。分析了 SLA 与叶片元素含量、气候因子和系统发育间的关系,并研究了 SLA 与叶片元素含量关系及这类关系所受气候和系统发育的影响在乔、灌木间的差异。【结果】(1) 乔木、灌木 SLA 均与年降水负相关,与温度条件(最冷月均温、潜在蒸散量)正相关。和灌木相比,乔木 SLA 受系统发育的影响更大。(2) 乔木、灌木 SLA 均与 TN(全氮)、TP(全磷)含量正相关,与 TC(全碳)含量负相关;乔木、灌木 SLA 和 TN、TP 间关系的斜率差异显著,和 TC 间关系的斜率差异不显著。(3) 系统发育影响乔木、灌木 SLA 与 TN、TC 间关系的斜率;气候因子影响乔木、灌木 SLA 与 TC 间关系的斜率,这两类因子也影响灌木 SLA 和 TP 关系的斜率;但乔木 SLA 和 TP 关系的斜率不受上述因子影响。【结论】乔木、灌木 SLA 对环境的适应及资源收支的策略基本相似,但 SLA 和 TP 间关系的影响因子在乔木和灌木中存在一定差异。相对于乔木,林下灌木有趋同进化趋势,SLA 普遍较高且对气候更敏感,可能会在叶片内存储更多的磷来满足生存的需要。

关键词: 比叶面积;植物生活型;叶片元素含量;气候;DNA 条形码;植物策略

中图分类号: S718.45 文献标志码: A 文章编号: 1000-1522(2020)02-0019-12

引文格式: 高林浩,孙晗,白雪卡,等. 气候、系统发育对长白山乔灌木比叶面积与叶元素含量关系的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(2): 19-30. Gao Linhao, Sun Han, Bai Xueqia, et al. Effects of climate and phylogeny on the relationship between specific leaf area and leaf element concentration of trees and shrubs in Changbai Mountain of northeastern China [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(2): 19-30.

Effects of climate and phylogeny on the relationship between specific leaf area and leaf element concentration of trees and shrubs in Changbai Mountain of northeastern China

Gao Linhao¹ Sun Han² Bai Xueqia² Dai Shuang¹
Fan Yanwen¹ Liu Chao¹ Wang Xiangping² Yin Weilun¹

(1. School of Biological Sciences and Biotechnology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

2. School of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: [Objective] Specific leaf area (SLA) is a key functional trait of plants. It is affected by climate and phylogeny, and is closely associated with leaf element concentration. Therefore, the relationships between SLA and the abiotic and biotic factors are useful for understanding the strategies of plants in adaptation to environment and resource utilization. Meanwhile, trees and shrubs belong to different life

收稿日期: 2019-09-05 修回日期: 2019-12-11

基金项目: 国家自然科学基金项目(31870430), 国家重点研发计划课题(2017YFC0503901), 北京林业大学科技创新计划项目(BLX201802)。

第一作者: 高林浩。主要研究方向: 植物生理生态。Email: 948967977@qq.com 地址: 100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学生物科学与技术学院。

责任作者: 王襄平, 教授, 博士生导师。主要研究方向: 森林生态。Email: wangxiangping@bjfu.edu.cn 地址: 100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学林学院。

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

forms, so we need to examine whether they differ in adaptation strategies related to SLA. [Method] This study was based on the comparison of dominant tree and understory shrub species in sample plots along the altitudinal gradient of Changbai Mountain, northeastern China. We established a phylogenetic tree using DNA barcode sequences, and analyzed the relationships of SLA with leaf element concentrations, climatic factors and phylogeny. We examined whether the relationships between SLA and leaf element concentrations, and the influence of climate and phylogeny, were different between trees and shrubs. [Result] (1) The SLA of trees and shrubs was negatively correlated with mean annual precipitation and positively correlated with thermal conditions (mean temperature of the coldest month and potential evapotranspiration). However, different from shrubs, the SLA of trees was more affected by phylogeny. (2) For both trees and shrubs, SLA was positively correlated with leaf total nitrogen (TN) and total phosphorus (TP) concentrations, but negatively correlated with total carbon (TC) concentration. Trees and shrubs differed significantly in the regression slopes of SLA with TN and TP, but did not differ in the slope of SLA with TC. (3) Climatic factors significantly affected the slope of the relationship between SLA and TC, while phylogeny affected the slope of SLA with TN and TC for both trees and shrubs. Climatic factors and phylogeny together affected the slope between SLA and TP for shrubs, but not for trees. [Conclusion] The adaptation of SLA to environment and the resource utilization strategy were similar for trees and shrubs, but there were also differences in the modulators of the relationship between SLA and TP for trees and shrubs. Compared with trees, the understory shrubs have a tendency to convergent evolution, generally with high-SLA leaves and more sensitive to climate, and may store more phosphorus in the leaves to meet the needs of survival.

Key words: specific leaf area; plant life form; leaf element concentration; climate; DNA barcode; plant strategy

叶片作为重要的光合和蒸腾器官,在植物资源获取、水分收支及能量平衡上发挥着重要的作用^[1],而比叶面积(specific leaf area, SLA)即单位叶面积与其干质量之比,是关键的叶功能性状。SLA在一定程度上反映了叶片的捕光面积及资源获取的预期回报,不仅与植物的生存和生长对策有紧密联系,还反映了植物对不同生境的适应特征^[2]。前人的研究表明,SLA与气候、系统发育及叶片元素含量间关系密切^[3-7],而这些关系也和植物策略有关。

SLA受气候影响较大,且二者的关系反映了植物对环境变化所采取的对策。董莉莉等^[3]发现中国栲属(*Castanopsis*)树种的SLA会随年降水量的下降而减小并以此来适应干旱气候。连政华等^[4]发现喜光树种白桦(*Betula platyphylla*)的SLA和年降水量显著负相关。不同的研究背景下,SLA与气候因子的关系并不一致,而长白山气候梯度巨大,随海拔上升,气温降低但降水增加^[8],这是研究植物功能性状与气候因子间关系的理想场所。

和气候条件一样,物种进化也是影响功能性状的重要因素。如曹科等^[5]发现在古田山木本植物中,SLA等6个功能性状有显著的系统发育信号,表明亲缘关系越近的物种的功能性状越相似。因此在研究物种间性状相关性时,需要考虑物种间的系统发育关系,即检验物种的功能性状是否表现出系统发

育信号。需注意的是,在进化上相距甚远的物种可能会因长期适应相同的环境而产生形态结构上的趋同进化现象,这可能会使亲缘关系较远的物种也表现出相近的功能性状^[5]。因此在检测系统发育信号的同时,可以结合性状进化的可视化、遗传距离矩阵同性状欧氏距离矩阵对比等方法^[9-10]来更好地探索系统发育对功能性状的影响。探索植物功能性状和系统发育间关系的基础是系统发育树的构建,当包含分子或系统发育关系信息的在线软件(如 *phylo*)^[11-12]缺乏样地内物种信息时,利用DNA条形码也是一种构建系统发育树的新选择^[13-15]。

N是蛋白质的重要组成元素,P则与蛋白质的合成密切相关,和反映捕光面积的SLA一同参与了植物体内的多种生命活动,是植物生长的限制元素^[16-17]。而C是叶片的结构元素和固碳作用的最终产物^[17]。和植物碳固定及消耗策略紧密相关的性状,在不同物种间呈现出一种相似的关系,这一定程度上反映了植物的资源获取及支出策略^[18]。但可能是由于不同区域的气候特征、生态环境存在差异且涉及的物种不同,关于SLA和叶片元素含量间关系的研究在结果上有所差异^[6-7]。因此本文在分析SLA和各叶片元素含量间关系的同时,将进一步探索这种关系是否受气候及系统发育的影响。

虽然叶功能性状是长白山等多个地区的研究热

点之一^[3-7,19-20],但在气候梯度上对森林群落中乔木、灌木的系统比较研究相对较少。而森林生态系统中,乔灌木等不同的生活型植物因生长环境、进化历史不同,其功能性状也存在差异^[19,21]。因此为了解长白山地区木本植物不同生活型的适应策略差异,本文以长白山海拔梯度上森林群落中常见乔木和林下灌木为研究对象,探究 SLA 和气候因子、系统发育及叶片元素含量的关系在乔木、灌木中是否相同;以及气候和系统发育对乔木、灌木 SLA 和叶片元素含量间关系的影响有何差异。

1 研究地区概况与研究方法

1.1 研究区概况

本研究于长白山北坡(42°06'~42°41'N、128°07'~

128°26'E,吉林省安图县二道白河镇周围)沿海拔梯度(530~1 940 m)分别选取白桦林、云冷杉(*Picea-Abies*)林、阔叶红松(*Pinus koraiensis*)混交林等典型森林林分共建立 14 块 20 m × 50 m 固定检测样地(表 1),并于 2017 年夏,对所有样地进行了群落调查。长白山地区属温带大陆性山地气候,随着海拔的增加,年均降水量逐渐增加,年均气温则降低^[8],且冬季寒冷漫长,夏季短暂多雨。区域海拔梯度上气候条件的差异使该地区植被具有典型的垂直结构,自上而下形成了高山苔原带(海拔 2 000 m 以上)、亚高山岳桦(*Betula ermanii*)林带(海拔 1 800~2 000 m)、云冷杉林(海拔 1 100~1 800 m)、阔叶红松混交林(海拔 500~1 100 m) 4 个植被垂直带^[20]。

表 1 长白山样地信息表

Tab. 1 General information of the sample plots on Changbai Mountain

样地编号 Sample plot No.	经度 Longitude (E)	纬度 Latitude (N)	海拔 Altitude/m	林型 Forest type
CB01	128°11'	42°39'	530	白桦林 <i>Betula platyphylla</i> forest
CB02	128°08'	42°41'	650	阔叶红松林 Mixed broadleaved-Korean pine forest
CB03	128°12'	42°32'	840	阔叶红松林 Mixed broadleaved-Korean pine forest
CB04	128°17'	42°23'	950	白桦林 <i>Betula platyphylla</i> forest
CB05	128°17'	42°23'	970	阔叶红松林 Mixed broadleaved-Korean pine forest
CB06	128°17'	42°19'	1 010	云冷杉林 <i>Picea-Abies</i> forest
CB07	128°11'	42°12'	1 270	阔叶红松林 Mixed broadleaved-Korean pine forest
CB08	128°26'	42°07'	1 420	云冷杉林 <i>Picea-Abies</i> forest
CB09	128°09'	42°10'	1 420	长白落叶松林 <i>Larix olgensis</i> forest
CB10	128°24'	42°08'	1 440	长白落叶松林 <i>Larix olgensis</i> forest
CB11	128°08'	42°09'	1 530	长白落叶松林 <i>Larix olgensis</i> forest
CB12	128°07'	42°07'	1 660	长白落叶松林 <i>Larix olgensis</i> forest
CB13	128°07'	42°06'	1 885	岳桦林 <i>Betula ermanii</i> forest
CB14	128°07'	42°06'	1 940	岳桦林 <i>Betula ermanii</i> forest

1.2 植物叶片性状的采集与测量

根据群落调查多度及盖度数据确定每个样地内乔木、灌木层的优势种,每种根据平均胸径选择健康成熟、长势均匀的 3~5 株个体,在冠层上部阳面的枝条上,摘取 5~10 片(叶型小的适量多取)长势健康良好、无病虫害的叶片。采集叶的当天,用 CanoScan LiDE 100 扫描仪(Canon, Japan)扫描非针叶树种的叶片,扫描的图像利用 ImageJ 软件计算全版叶面积^[22],红松的叶片面积根据王维华^[23]提出的方法进行推算。待叶片烘干称质量后,由叶片面积除以相应的叶片干质量获取比叶面积值。对烘干后的叶片进行叶片元素含量的测定,叶片全 N (TN, total nitrogen concentration) 和全 C (TC, total carbon concentration)

含量(g/kg)由 C/N 元素分析仪(2400 II CHNS/O Element Analyzer, Perkin-Elmer, Boston, USA)测定,叶片全 P (TP, total phosphorus concentration) 含量(g/kg)由钼蓝比色法测定。

1.3 气候指标的估算

温度及能量和水分的有效性是影响叶片性状的关键气候因素^[2-4]。本文选取了以下 3 个气候指标:年降水量(mean annual precipitation, MAP, mm),反映水分的有效性;最冷月均温(mean temperature of the coldest month, MTCM, °C),即冬季最冷月份的平均气温,反映冬季低温;潜在蒸发量(potential evapotranspiration, PET, mm),反映能量有效性。各样地的气温和降水采用以下公式^[20]推算:

$$T(P) = a + b \cdot \text{Lat} + c \cdot \text{Lon} + d \cdot \text{Alt} \quad (1)$$

式中: T 和 P 为 1—12 月的月平均气温和月降水量, a 、 b 、 c 、 d 为回归常数, Lat、Lon 和 Alt 分别为纬度、经度和海拔^[24]。采用 Wang 等^[25] 利用国家气象站数据建立的模型估算各样地的月气候指标, 在此基础上计算出每个样地的 MAP、MTCM 和 PET。

1.4 分析方法

1.4.1 系统发育树构建

国际生物条形码联盟建议以叶绿体 *rbcL* 和 *matK* 基因为陆生植物核心条形码^[14]。考虑到组合的核心条形码(*rbcL* + *matK*) 在种水平上鉴别能力的不足, 可以引入进化压力小, 变异性较高的片段, 如核基因片段 *ITS* 序列^[15]。因此本研究根据 Barrufol 等^[26] 利用通用引物测序所得的中国绣球 (*Hydrangea chinensis*)、紫弹树 (*Celtis biondii*) 和褐叶青冈 (*Quercus stewardiana*) 的序列信息, 利用 NCBI 搜索收集研究区内物种的 *rbcL*、*matK* 及 *ITS* 序列(用近缘种序列代替未找到的序列^[26]), 共获取 19 科 28 属 40 种的 DNA 条形码序列(序列号见表 2), 以此建立系统发育树。(1) 收集的序列在 DNAMAN 中进行比对和删除, 利用 SequenceMatrix 将比对好的序列组合在一起。(2) 利用 PAUP 对组合序列进行相容性检测^[27], $P > 0.05$ 则表明序列可以拼接, 利用 DAMBE 对所选序列进行饱和度检测, 从而确定拼接序列是否适合建树。(3) 利用 IQ-TREE^[28], 采取最大似然法^[5] 建立系统发育树, 进行 10 000 次 bootstrap 检验, 以确定各节点的支持率。(4) 利用 r8s 程序包^[5,29], 通过已知的科起源时间, 对构建的系统发育树进行定年, 获得等距的系统发育树(图 1)。

利用中国植物志在线网站, 将长白山木本植物划分为乔木、灌木植物, 并通过 R 软件中 ape 包将建成的系统发育树划分为乔木种和灌木种, 剔除属于藤本的五味子 (*Schisandra chinensis*) 和软枣猕猴桃 (*Actinidia arguta*)。为了探求乔木、灌木 SLA 同叶片元素含量的关系是否受气候及系统发育的影响, 我们采用 He 等^[30] 的方法, 分别在乔木种 37.8 百万年之前 (Mya: million years ago, 为了描述方便, 下文出现的百万年之前均以英文简写 Mya 代指) 和 7 Mya、灌木种 30 Mya 和 18 Mya 的两个进化时间节点将乔木和灌木种划分入不同的谱系组, 使其分别符合乔木种 7 科 12 属及灌木种 10 科 14 属的传统分类学上的分类数目。同时为方便后续分析, 我们用 Mya1 代表乔木 37.8 Mya 及灌木 30 Mya 谱系组、Mya2 代表乔木 7 Mya 及灌木 18 Mya 谱系组。

1.4.2 性状进化的可视化、遗传距离矩阵和性状欧式距离矩阵相关性对比及 K 值的测定

性状进化的可视化可由 R 软件中 ape 包实现^[9];

MEGA7 软件用于计算各序列间的遗传距离^[31], 利用 vegan 包探求遗传距离矩阵和叶片 SLA 间欧式距离矩阵的相关性^[10]。由 picante 包求得的 K 值^[32] 可用于检测是否存在系统发育信号^[5], 如果 K 值大于 1, 表示功能性状表现出比按布朗运动模型方式进化更强的系统发育信号, 小于 1 则表示功能性状表现出比按布朗运动模型方式进化更弱的系统发育信号。

1.4.3 数据分析方法

采用独立样本 t 检验比较不同植物生活型之间各性状的差异。分别用标准化主轴 (standardized major axis, SMA) 和 Pearson 相关性分析探索 SLA 和叶片元素含量及气候因子间的关系, 同时对 SMA 的斜率进行差异性检验; 结合混合模型方差分析, 利用交互项探索气候及系统发育对 SLA 同各叶片元素含量间关系斜率的影响^[33], 并验证单因子分析的结果。叶片 SLA 及元素含量数据在分析前均经 \log_{10} 对数转换^[20,30]。

2 结果和分析

2.1 SLA 与叶片元素含量之间的关系

灌木 SLA ($31.72 \text{ m}^2/\text{kg}$) 显著高于乔木 ($17.42 \text{ m}^2/\text{kg}$)。3 种叶片元素中, TP 的变异系数最大; 乔木 TC (454.83 g/kg) 显著高于灌木 (413.45 g/kg), 乔木和灌木的 TN、TP 及 N:P 比差异不大(表 3)。

从 SMA 分析结果可以看出(图 2), 乔木、灌木 SLA 和叶片元素含量之间的相关性趋势相同。SLA 和 TN (乔木 $R^2 = 0.35$, $P < 0.001$, 灌木 $R^2 = 0.21$, $P < 0.001$), TP (乔木 $R^2 = 0.25$, $P < 0.001$, 灌木 $R^2 = 0.04$, $P = 0.017$) 均具有显著的正相关关系, 和 TC 均具有显著的负相关关系 (乔木 $R^2 = 0.20$, $P < 0.001$, 灌木 $R^2 = 0.11$, $P < 0.001$)。从 SMA 斜率差异性检验的结果可以看出(表 4), 乔木、灌木 SLA 和 TN 及 TP 间关系的斜率有显著差异 ($P < 0.05$), 但 SLA 和 TC 间关系的斜率差异不显著 ($P = 0.1$)

2.2 SLA 与气候因子之间的关系

Pearson 相关性分析的结果显示(图 3), 乔木、灌木 SLA 均和 MAP (乔木 $R^2 = 0.05$, $P = 0.002$, 灌木 $R^2 = 0.31$, $P < 0.001$) 显著负相关, 均和 PET (乔木 $R^2 = 0.05$, $P = 0.002$, 灌木 $R^2 = 0.27$, $P < 0.001$), MTCM (乔木 $R^2 = 0.04$, $P = 0.002$, 灌木 $R^2 = 0.32$, $P < 0.001$) 显著正相关。

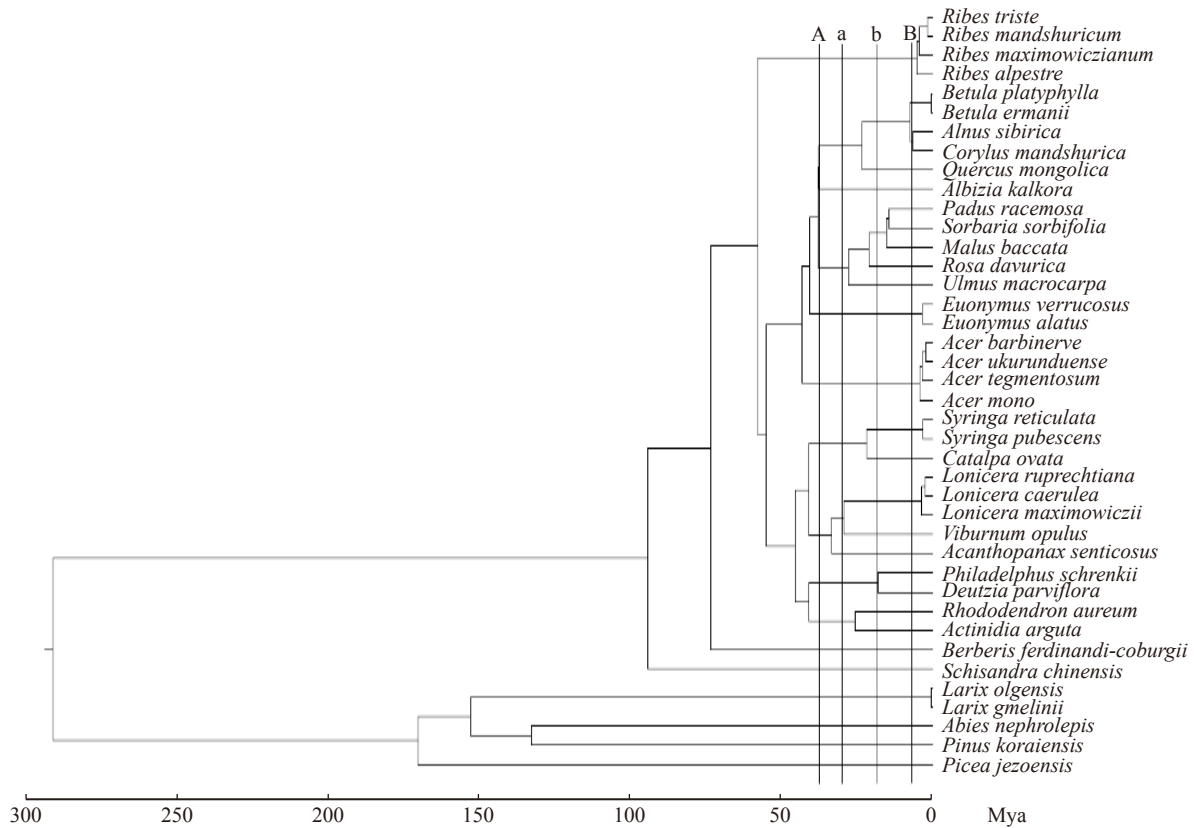
2.3 SLA 与系统发育之间的关系

乔木、灌木 SLA 均能检测到显著的系统发育信号 ($P < 0.05$), 乔木 SLA 和灌木 SLA 的 K 值分别为 0.21 和 0.38(表 5), 表明亲缘关系越近的物种的 SLA 越相似。

表 2 GeneBank 登录号

Tab. 2 GeneBank accession No.

种 Species	替代项 Species substitute	序列号 GeneBank accession No.		
		<i>rbcL</i>	<i>matK</i>	<i>ITS</i>
<i>Abies nephrolepis</i>		AB029643.1	JQ512390.1	EF057712.1
<i>Acer ukurunduense</i>	<i>Acer caudatum (ITS)</i>	DQ978402.1	AB872532.1	AY605435.1
<i>Acer tegmentosum</i>		DQ978437.1	KU902540.1	KU902470.1
<i>Acer mono</i>		DQ978416.1	KX264941.1	KX494362.1
<i>Acer barbinerve</i>	<i>Acer stachyophyllum (matK)</i>	DQ978395.1	MH116502.1	KY649432.1
<i>Albizia kalkora</i>		HQ427141.1	HQ427295.1	JF708202.1
<i>Alnus sibirica</i>		FJ844576.1	AB015456.1	AY352323.1
<i>Acanthopanax senticosus</i>		GQ436704.1	KU378100.1	AF077885.1
<i>Actinidia arguta</i>		KR819563.1	AF322596.1	KP314034.1
<i>Betula ermanii</i>		KF418937.1	AY372016.1	AY761108.1
<i>Betula platyphylla</i>		AY263927.1	AY372023.1	AY761128.1
<i>Berberis ferdinandi-coburgii</i>		KC788474.1	JQ172855.1	KC575607.1
<i>Catalpa ovata</i>		KP088517.1	KX526591.1	AY486304.1
<i>Corylus mandshurica</i>		KF418954.1	KF419041.1	FJ011749.1
<i>Deutzia parviflora</i>		KP120368.1	KP120240.1	KX074137.1
<i>Euonymus verrucosus</i>	<i>Euonymus nitidus (rbcL)</i>	KT258953.1	HQ393842.1	KF282206.1
<i>Euonymus alatus</i>		L13184.2	EF135537.1	KF282156.1
<i>Juniperus squamata</i>		HM024339.1	HM024061.1	GQ118644.1
<i>Larix gmelinii</i>		AB303666.1	JQ512433.1	AY523449.1
<i>Larix olgensis</i>		JQ512557.1	JQ512433.1	AY523449.1
<i>Lonicera caerulea</i>	<i>Lonicera microphylla (rbcL)</i>	KP088666.1	KU673053.1	KU954293.1
<i>Lonicera maximowiczii</i>	<i>Lonicera lanceolata (rbcL)</i>	MH116245.1	GU168652.1	FJ217878.1
<i>Lonicera ruprechtiana</i>	<i>Lonicera maackii (rbcL)</i>	KP088665.1	FJ745394.1	FJ217828.1
<i>Malus baccata</i>		JQ391376.1	MG220601.1	JQ392457.1
<i>Padus racemosa</i>		AF411485.1	GU363752.1	KX013510.1
<i>Pinus koraiensis</i>		JQ512580.1	AB161009.1	KC583357.1
<i>Picea jezoensis</i>		JQ512568.1	JQ512443.1	AF024627.2
<i>Philadelphus schrenkii</i>		KP120309.1	KF202024.1	KP120051.1
<i>Rhododendron aureum</i>	<i>Rhododendron williamsianum (rbcL)</i>	KM606388.1	AY494177.1	AF393409.1
<i>Rosa davurica</i>	<i>Rosa bella (rbcL)</i>	GQ436585.1	JN566087.1	KP994574.1
<i>Ribes triste</i>		MG249508.1	JN966506.1	AF426319.1
<i>Ribes mandshuricum</i>	<i>Ribes rubrum (rbcL)</i>	KM360958.1	KX676698.1	AF426320.1
<i>Ribes maximowiczianum</i>		JN102268.1	JN102200.1	AF426376.1
<i>Ribes alpestre</i>		JF944124.1	JF956163.1	JF978471.1
<i>Quercus mongolica</i>		AB060584.1	AB107631.1	KX838276.1
<i>Sorbaria sorbifolia</i>		MG703612.1	AF288125.1	JQ041771.1
<i>Syringa pubescens</i>	<i>Syringa oblata (rbcL)</i>	KP088868.1	JN590997.1	DQ022416.1
<i>Syringa reticulata</i>		KP088871.1	MG772989.1	DQ022417.1
<i>Schisandra chinensis</i>		AF238061.1	JF956213.1	KX815927.1
<i>Ulmus macrocarpa</i>	<i>Ulmus pumila (ITS)</i>	JF317495.1	JF317435.1	KC539582.1
<i>Viburnum opulus</i>		HQ591762.1	MG225093.1	JQ805158.1



A、B 线是对乔木划分，a、b 线是对灌木划分。Line A, line B, division of trees; line a, line b, division of shrubs

图 1 系统发育树

Fig. 1 Phylogenetic tree

表 3 叶片性状数据描述

Tab. 3 Description of leaf trait data

叶性状 Leaf trait	生活型 Life form	平均值 Mean	标准偏差 SD	变异系数 CV
比叶面积	乔木 Tree	17.42 ^b	11.92	0.68
SLA/(m ² ·kg ⁻¹)	灌木 Shrub	31.72 ^a	11.96	0.38
全氮含量	乔木 Tree	20.5	6.92	0.34
TN/(g·kg ⁻¹)	灌木 Shrub	21.82	6.67	0.31
全碳含量	乔木 Tree	454.83 ^a	61.45	0.14
TC/(g·kg ⁻¹)	灌木 Shrub	413.45 ^b	47.2	0.11
全磷含量	乔木 Tree	2.18	0.88	0.4
TP/(g·kg ⁻¹)	灌木 Shrub	2.21	0.89	0.41
氮磷比	乔木 Tree	10.44	4.8	0.46
N:P	灌木 Shrub	11.04	4.7	0.43

注：不同字母表示不同生活型植物性状测量值有显著差异 ($P < 0.05$)。下同。Notes: different letters indicate significant differences in measured trait values of different life forms ($P < 0.05$). SLA, specific leaf area; TN, total nitrogen concentration; TC, total carbon concentration; TP, total phosphorus concentration. The same below.

乔木系统发育树各分支上的近缘种有类似的 SLA 值，且非近缘种间 SLA 值有明显的差异，灌木近缘种间有类似的 SLA 值，但其非近缘种间差异要远小于乔木(图 4)。

乔木 SLA 的欧式距离矩阵同遗传距离矩阵有

显著的相关关系($r = 0.417, P = 0.005$)，但灌木($r = 0.165, P = 0.070$)则不及乔木显著(表 6)，即乔木 SLA 受系统发育的影响要大于灌木。

2.4 气候、系统发育对 SLA 和叶片元素含量间关系的影响

前文的结果表明，元素含量、气候因子和系统发育均对 SLA 具有显著影响。因此分别建立了气候因子及系统发育对 SLA 和 TN、TC、TP 关系影响的混合模型，并通过交互项(A ~ G)来探索气候及系统发育对 SLA 和叶片元素含量间关系斜率的影响。由表 7 可以看出，Mya1 ($P < 0.01$)和种 ($P < 0.05$)对乔木 TN 和 SLA 关系的斜率有影响(解释力为 1.43%)；种 ($P < 0.01$)影响灌木 TN 和 SLA 关系的斜率(解释力为 2.72%)。

由表 8 可以看出，MAP ($P < 0.01$)、PET ($P < 0.1$)和种 ($P < 0.05$)对乔木 TC 和 SLA 关系的斜率有影响(解释力为 1.18%)；而 PET ($P < 0.1$)和种 ($P < 0.05$)对灌木 TC 和 SLA 关系的斜率有影响(解释力为 2.64%)。

由表 9 可以看出，气候及系统发育均不影响乔木 TP 和 SLA 关系的斜率；而 PET ($P < 0.001$)、Mya1 ($P < 0.1$)和种 ($P < 0.05$)会影响灌木 TP 和 SLA 关系的斜率(解释力 5.4%)。

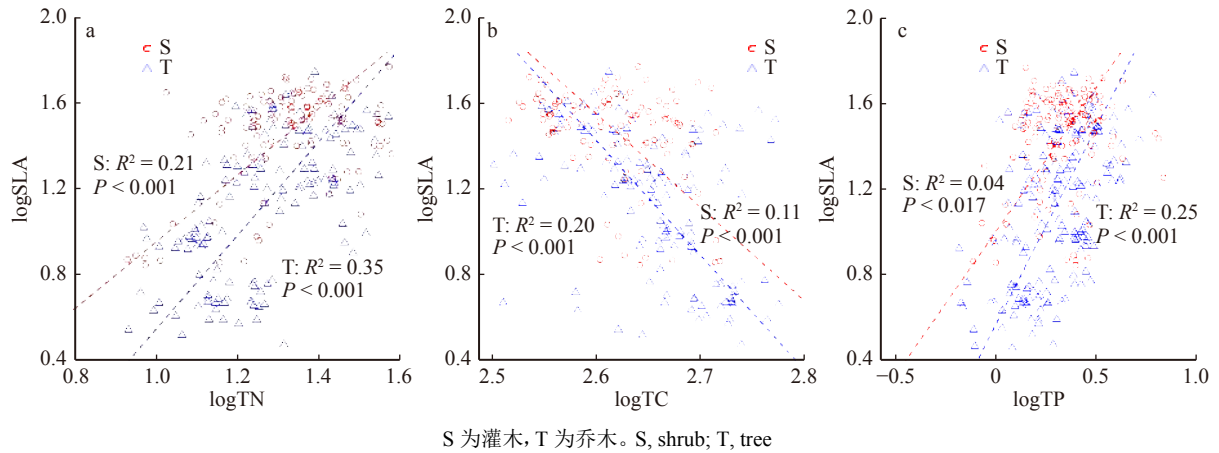


图 2 SLA 与叶片元素含量间的关系

Fig. 2 Relationship between SLA and leaf element concentration

表 4 SMA 斜率差异性检验

Tab. 4 Testing the difference of SMA slope

相关关系 Correlation	乔木 Tree	灌木 Shrub	P
logSLA - logTN	2.19 (1.92 ~ 2.50)	1.56 (1.33 ~ 1.85)	0.002
logSLA - logTC	-5.37 (-4.59 ~ -6.28)	-4.37 (-3.63 ~ -5.28)	0.1
logSLA - logTP	1.85 (1.63 ~ 2.11)	1.35 (1.13 ~ 1.60)	0.004

注: $P < 0.05$, 说明乔木和灌木的SMA斜率差异显著。Notes: $P < 0.05$, the SMA slope for tree is significantly different from that of the shrub.

同时结合 3 个混合模型的结果可以看出, 气候、系统发育、叶片元素含量对 SLA 有显著的影响, 这和单因子分析的结果一致。

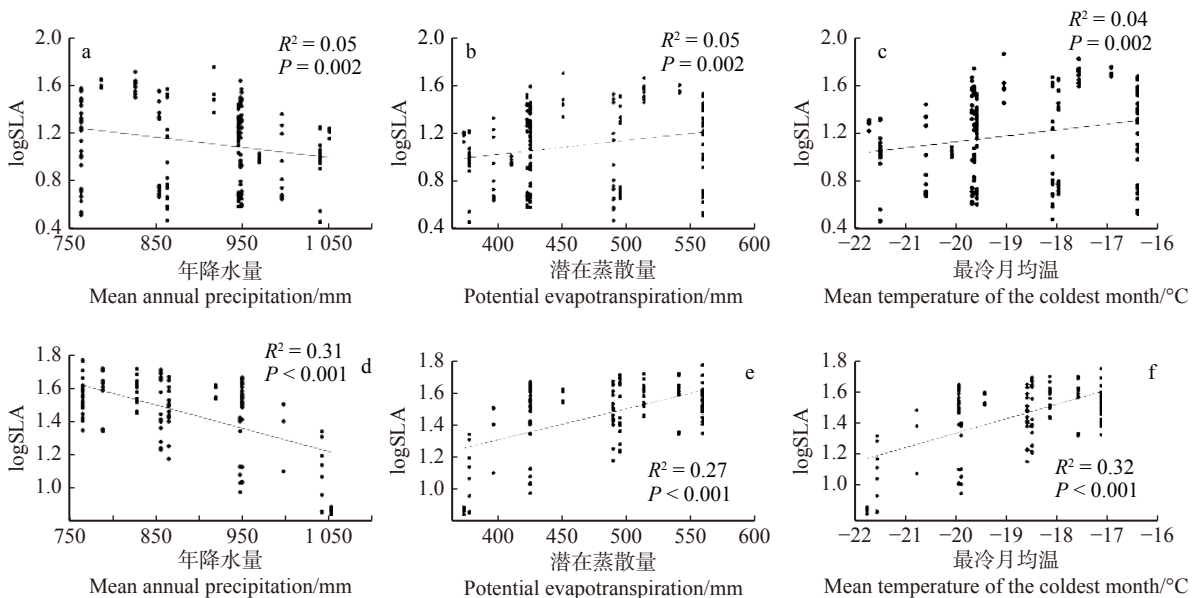
3 讨论

3.1 叶片 SLA 与气候因子及系统发育的关系

本研究中乔木、灌木 SLA 均同 MAP 负相关,

同 PET 和 MTCM 正相关(图 3)。原因之一是长白山地区随着海拔的上升, 降水增加, 但温度降低^[8]。而追求高光合速率的高 SLA 植物具有更大比例的光合叶肉细胞, 这种生物力学上并不强壮的叶片无法适应高海拔严酷的气候^[34-35]。原因之二是营养匮乏地区的植物普遍具有较低的叶片 N、P 浓度且 SLA 较小^[18,36], 而长白山高海拔地区低温和多降水带来的淋溶作用会导致 N 的矿化率降低^[20]。一般来说, 植物会随海拔升高而相应减小叶片尺寸从而适应寒冷气候^[37], 本文结果和前人海拔梯度上的研究一致。

长白山地区乔木、灌木 SLA 均能检测到系统发育信号(表 5), 表明亲缘关系越近的物种的 SLA 越相似, 这和前人的研究结果相同^[5,38], 说明 SLA 在形成和发展过程中受到系统发育历史的显著影响。但



a, b, c 为乔木; d, e, f 为灌木。a, b, c, tree; d, e, f, shrub

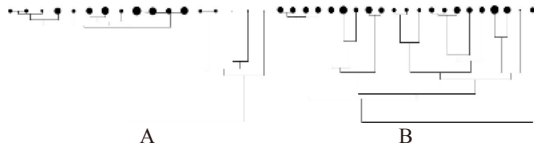
图 3 SLA 与气候因子间的关系

Fig. 3 Relationship between SLA and climatic factors

表5 SLA的系统发育信号

Tab. 5 Phylogenetic signal of SLA

SLA	<i>K</i>	<i>P</i>
乔木 Tree	0.21	0.001
灌木 Shrub	0.38	0.037



A 为乔木, B 为灌木。A, tree; B, shrub

图4 每个种的 SLA 均值

Fig. 4 Mean values of SLA for each species

相对于乔木来说, 灌木的 SLA 普遍较大且种间差异小(表3、图4), 遗传距离矩阵同性状间欧式距离矩阵间相关性也不及乔木(表6), 说明灌木 SLA 受系统发育的影响更小。通常在森林群落中, 照射到林下层植物的光线, 其质和量会被上层植物的冠层限制^[39], 而且林下环境会因高大乔木的遮挡而变得阴凉^[8]。低矮的灌木植物无需过分顾忌强光对叶片的损伤, 为了满足生存的需求, 可能均需要扩大捕光面

表6 遗传距离矩阵和 SLA 欧式距离矩阵的相关性

Tab. 6 Correlations between genetic distance matrix and Euclidean distance matrix of SLA

矩阵相关性 Correlation between two matrices	<i>r</i>	<i>P</i>
乔木 Tree	0.417	0.005
灌木 Shrub	0.165	0.070

积来适应林下光照强度弱的生存环境。此外长白山月均温仅6—10月超过0℃^[40], 且生长季早期、末期可能存在霜冻等风险, 这对为适应林下环境而普遍具有高 SLA 的灌木十分不利。但相较于乔木, 灌木较小、较少的木质部细胞需要较短的成熟时间从而可以更快的完成木材的形成, 配合着高光合面积, 灌木能在更短的生长季内完成生物量的积累^[41]。因此长白山多为落叶种的灌木, 在较短的叶片寿命限制下, 可能均需要通过增大 SLA 来提高瞬时生产率以偿还建设和维护叶片的成本^[36]。综上, 长白山地区内较大的光竞争压力、较冷的气候、较短的生长季时间等一系列因素^[42]可能导致了该地区灌木种的趋同进化, 即在特定的环境条件下, 选择相似 SLA 特征的叶片从而更好地生存。

表7 气候因子及系统发育对 SLA 和 TN 关系影响的混合模型方差分析

Tab. 7 Summary of mixed-model ANOVA for the effects of climatic factors and phylogeny on the relationship between SLA and TN

项目 Item	乔木 SLA Tree SLA			灌木 SLA Shrub SLA		
	df	<i>P</i>	SS/%	df	<i>P</i>	SS/%
logTN	1	<0.001***	34.76	1	<0.001***	21.18
年降水量 Mean annual precipitation	6	<0.001***	4.42	1	<0.001***	23.54
最冷月均温 Mean temperature of the coldest month	3	<0.001***	1.08	1	<0.001***	2.62
潜在蒸散量 Potential evapotranspiration	5	<0.001***	8.79	1	<0.001***	5.19
样地 Sample plot	1	<0.001***	16.96	7	<0.001***	13.87
Mya1 谱系组 Mya1 division	1	<0.001***	23.46	9	<0.001***	16.73
Mya2 谱系组 Mya2 division	1	<0.001***	1.72	4	0.797	0.76
种 Species	9	0.114	0.56	7	<0.001***	3.25
A	6	0.342	0.1	1	0.534	0.14
B	3	0.587	0.03	1	0.248	0.53
C	5	0.321	0.11	1	0.595	0.1
D	1	0.118	0.89	7	0.008**	2.32
E	1	0.004**	0.72	8	0.458	0.89
F	1	0.997	0.01	3	0.879	0.26
G	9	0.047*	0.71	7	0.003**	2.72
残差 Residual	93		5.67	55		5.9

注: A、B、C、D、E、F、G 分别表示 MAP、MTCM、PET、Plot、Mya1、Mya2 和 Species 对 SLA 和叶片元素含量间关系斜率的影响。*** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$, $P < 0.1$ 。下同。Notes: A, B, C, D, E, F, G represent the effects of MAP, MTCM, PET, Plot, Mya1, Mya2, and species on the slope of the relationship between SLA and leaf element concentration. *** means $P < 0.001$, ** means $P < 0.01$, * means $P < 0.05$, means $P < 0.1$. The same below.

表 8 气候因子及系统发育对 SLA 和 TC 关系影响的混合模型方差分析

Tab. 8 Summary of mixed-model ANOVA for the effects of climatic factors and phylogeny on the relationship between SLA and TC

项目 Item	乔木SLA Tree SLA			灌木SLA Shrub SLA		
	df	<i>P</i>	SS/%	df	<i>P</i>	SS/%
logTC	1	< 0.001***	20.01	1	< 0.001***	10.99
年降水量 Mean annual precipitation	1	< 0.001***	0.88	1	< 0.001***	30.55
最冷月均温 Mean temperature of the coldest month	1	< 0.001***	0.76	1	< 0.001***	10.17
潜在蒸散量 Potential evapotranspiration	1	0.717	0.25	1	< 0.001***	4.79
样地 Sample plot	9	< 0.001***	15.85	7	< 0.001***	16.33
Mya1谱系组 Mya1 division	6	< 0.001***	53.88	9	< 0.001***	11.41
Mya2谱系组 Mya2 division	3	< 0.001***	1.64	4	0.36	2.13
种 Species	5	0.02*	0.63	7	0.008**	2.9
A	1	0.007**	0.43	1	0.133	0.42
B	1	0.19	0.07	1	0.806	0.01
C	1	0.07'	0.15	1	0.084'	0.59
D	9	0.598	0.32	7	0.363	1.01
E	6	0.792	0.62	7	0.206	1.08
F	3	0.268	0.64	2	0.9	0.07
G	5	0.025*	0.6	6	0.027*	2.05
残差 Residual	75		3.27	43		5.51

表 9 气候因子及系统发育对 SLA 和 TP 关系影响的混合模型方差分析

Tab. 9 Summary of mixed-model ANOVA for the effects of climatic factors and phylogeny on the relationship between SLA and TP

项目 Item	乔木 SLA Tree SLA			灌木 SLA Shrub SLA		
	df	<i>P</i>	SS/%	df	<i>P</i>	SS/%
logTP	1	< 0.001***	25.38	1	< 0.001***	4.54
年降水量 Mean annual precipitation	1	< 0.001***	7.1	1	< 0.001***	32.41
最冷月均温 Mean temperature of the coldest month	1	< 0.001***	1.53	1	< 0.001***	8.04
潜在蒸散量 Potential evapotranspiration	1	0.672	0.25	1	< 0.001***	3.38
样地 Sample plot	9	< 0.001***	11.81	7	< 0.001***	15.35
Mya1谱系组 Mya1 division	6	< 0.001***	44.46	9	< 0.001***	16.82
Mya2谱系组 Mya2 division	5	< 0.001***	1.5	4	0.7	1.19
种 Species	5	0.018*	0.58	7	< 0.001***	3.73
A	1	0.181	0.35	1	0.497	0.19
B	1	0.58	0.05	1	0.93	0.002
C	1	0.72	0.02	1	< 0.001***	1.84
D	9	< 0.001***	1.49	7	< 0.001***	2.56
E	6	0.385	0.29	9	0.065'	1.9
F	5	0.588	0.18	4	0.957	0.16
G	5	0.36	0.22	6	0.014*	1.66
残差 Residual	118		4.78	65		6.21

3.2 叶片 SLA 与叶片元素含量间的关系及气候、系统发育对二者关系的影响

我们的结果显示乔木、灌木 SLA 越低,其叶片 C 含量越高(图 2)。研究表明,低 SLA 特征的叶片往往更能适应相对恶劣的环境,该特征植物增加了在结构物质上的投资(例如增厚细胞壁)使叶片变得小而厚,并且会积累更多的碳基二级化合物(木质素和单宁等)^[43]和用于平衡渗透压的非结构性碳(淀粉、低分子量的糖等)^[44]。但植物叶片的投资成本是相似的,含碳物质含量的上升就会相应地减小光合组分的投资^[36,43],因此这些低 SLA 的叶片虽然通过对自身较好的保护延长了寿命即光合作用的持续时间,但也牺牲了部分光合能力^[18,35-36]。这表明 SLA 和 TC 的关系在一定程度上反映了植物在适应环境时,叶片构建成本支出和回收的权衡。而乔木、灌木的这种关系的斜率无显著差异(表 4)且均受系统发育(种)及气候因子(MAP、PET 影响乔木, PET 影响灌木)的影响(表 8),说明这种权衡策略在乔木、灌木是一致的,且均会随气候和物种的不同而发生变化。

Poorter 等^[43]发现 SLA 高的物种,其叶片有高浓度的 N 且对 CO₂ 和 N 的吸收效率更高。Hoffmann 等^[45]也发现森林植物叶片具有相对较高的 N 和 P 含量,且均与 SLA 有较强的正相关关系。本文结果显示乔木、灌木 SLA 均与叶片 TN、TP 含量正相关(图 2),这与前人的研究一致。Reich 等^[36]认为植株有两种生存策略(快速生长及慢速生长),而高 SLA、高光合作用能力且叶片寿命短的物种有更高的相对生长速率。同时前人研究指出自然选择会消除不具竞争力的叶片投资策略,且叶经济型谱反映了特征之间直接和间接因果关系的混合,高叶 N(反映含 N 的光合酶、色素和其他化合物)^[46-47]、高 SLA(反映更有效的光捕获能力)和高光合能力的联系在很大程度上是直接因果关系的结果^[34]。而含 P 的许多辅酶如 NAD⁺、NADP⁺也与光合作用有关^[46-47],因此 SLA 和 TN、TP 的正相关关系反映了一种植物为获取较高生产速率的策略。这种反映光合能力的策略与植物种本身特性有关,所以系统发育不仅影响 SLA 和 TN 间关系的斜率(MyA1、种影响乔木,种影响灌木,表 7),还影响灌木 SLA 和 TP 间关系的斜率(MyA1、种,表 9)。植物生活型的不同显然也会影响这种关系,因此乔木、灌木 SLA 和 TN 及 TP 间关系的斜率也有显著差异(表 4)。

不过和 TN 不同的是,灌木 SLA 和 TP 关系的斜率还受气候(PET, 表 9)的影响,这可能是因为恶劣环境对 SLA 较高的叶片危害很大^[2],且首先遭受损伤的是细胞的膜结构,而 P 又是构造细胞膜的关

键元素,有助于提高细胞器膜的稳定性从而增强叶片的抗逆性^[46-47]。还应注意的是,乔木 SLA 和 TP 关系的斜率各因子的影响均不显著(表 9)。研究表明 P 不仅是光合作用的重要成分,也是核酸、核蛋白、磷脂等细胞内多种功能性状物质的重要成分,还会以磷酸基(Pi)的形式作为 ATP 和 ADP 之间转换不可或缺的组分^[46-47]参与多种代谢活动,同时有研究发现液泡是高等植物 P 的主要储存场所,而 Pi 是液泡内最丰富的 P 分子,其浓度可随外部 Pi 浓度的波动而迅速变化^[48]。根据限制元素稳定性假说,由于生理和养分平衡的制约,限制元素在植物体内的含量具有相对稳定性^[49],但 TP 的变异系数最大(表 3)。由此可见,相对于 C 和 N, P 参与包括光合活动在内的多种重要生命活动且含量并不稳定,所以和乔木相比,SLA 整体偏高、常伴随着更高效的光合及其他生命活动的灌木,可能会在液泡内储藏更多的 P 来适应这种情况。此外,长白山地区乔木叶片 TP 含量均值为 2.18 g/kg,高于全球陆生植物叶片 P 含量的均值(1.80 g/kg)^[50],且 N:P < 14(表 3)。说明长白山地区的乔木叶片可能不受 P 元素的限制,充沛的 P 已经可以满足 SLA 普遍较低的乔木叶片在各种生命活动上的需求。综合来看,由于 P 参与多种生命活动且和植株抗逆性密切相关,有趋同进化趋势且 SLA 普遍较高的灌木叶片对 P 的需求量可能和乔木叶片不同,但具体原因仍需要进一步的探索。

4 结 论

长白山地区乔木、灌木 SLA 对气候变化的响应是一致的,而位于林下层的灌木,其叶片 SLA 普遍较高且有趋同进化的趋势。虽然乔木和灌木在 SLA 和 TN、TP 间的正相关关系上存在一定差异,但乔木、灌木 SLA 和 TN、TC、TP 间关系趋势相同。这表明乔木和灌木的某些生存策略是类似的,它们均会选择高 SLA、高叶 N 和叶 P 含量来提升光合能力从而提高生产速率,或者加强叶 C 的投资,降低 SLA 牺牲一部分光合效率的同时延长寿命以平衡收支。影响乔木、灌木 SLA 和叶片元素含量间关系的因子大致相似,不过可能是因为乔木、灌木叶片对 P 的需求量不同,因此相较于灌木,气候和系统发育均不影响乔木 SLA 和 TP 关系的斜率。本研究为探索森林群落中乔木与林下灌木叶片适应策略的差异提供了参考。

参 考 文 献

- [1] Smith W K, Vogelmann T C, Delucia E H, et al. Leaf form and photosynthesis[J]. *BioScience*, 1997, 47(11): 785-793.
- [2] Wilson P J, Thompson K E N, Hodgson J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant

- strategies[J]. *New Phytologist*, 1999, 143(1): 155–162.
- [3] 董莉莉, 刘世荣, 史作民, 等. 中国南北样带上栲属树种叶功能性状与环境因子的关系[J]. *林业科学研究*, 2009, 22(4): 463–469.
Dong L L, Liu S R, Shi Z M, et al. Relationships between leaf traits of *Castanopsis* species and the environmental factors in the North-South transect of eastern China[J]. *Forest Research*, 2009, 22(4): 463–469.
- [4] 连政华, 张春雨, 程艳霞, 等. 中国东北部典型树种功能性状地理变异规律研究[J]. *北京林业大学学报*, 2019, 41(3): 42–48.
Lian Z H, Zhang C Y, Cheng Y X, et al. Geographical variations of functional traits of typical tree species in northeastern China[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2019, 41(3): 42–48.
- [5] 曹科, 饶米德, 余建中, 等. 古田山木本植物功能性状的系统发育信号及其对群落结构的影响[J]. *生物多样性*, 2013, 21(5): 564–571.
Cao K, Rao M D, Yu J Z, et al. The phylogenetic signal of functional traits and their effects on community structure in an evergreen broad-leaved forest[J]. *Biodiversity Science*, 2013, 21(5): 564–571.
- [6] 邓蕾, 王鸿喆, 上官周平, 等. 水蚀风蚀交错区柠条锦鸡儿叶片比叶面积和营养元素变化动态[J]. *生态学报*, 2010, 30(18): 4889–4897.
Deng L, Wang H Z, Shangguan Z P, et al. Variations of specific leaf area and nutrients of *Chinese caragana* in the Loess Plateau region suffering both wind and water erosions[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(18): 4889–4897.
- [7] 徐朝斌, 钟全林, 程栋梁, 等. 基于地理种源的刨花楠苗木比叶面积与叶片化学计量学关系[J]. *生态学报*, 2015, 35(19): 6507–6515.
Xu C B, Zhong Q L, Cheng D L, et al. Variation in relationships between SLA and leaf C, N, P stoichiometry in *Machilus pauhoi* among locations[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(19): 6507–6515.
- [8] 杨美华. 长白山的气候特征及北坡垂直气候带[J]. *气象学报*, 1981, 39(3): 311–319.
Yang M H. The climatic features of Changbaishan and its vertical climate zone on the northern slope[J]. *Acta Meteorologica Sinica*, 1981, 39(3): 311–319.
- [9] Kembel S W, Cahill J F. Independent evolution of leaf and root traits within and among temperate grassland plant communities [J/OL]. *PLoS one*, 2011, 6(6): e19992 [2018–11–20] (2011–06–08). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019992>.
- [10] Zhang M, Ji C, Zhu J, et al. Comparison of wood physical and mechanical traits between major gymnosperm and angiosperm tree species in China[J]. *Wood Science and Technology*, 2017, 51(6): 1405–1419.
- [11] Webb C O, Donoghue M J. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics[J]. *Molecular Ecology Notes*, 2005, 5(1): 181–183.
- [12] Zhang S B, Slik J W F, Zhang J L, et al. Spatial patterns of wood traits in China are controlled by phylogeny and the environment[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2011, 20(2): 241–250.
- [13] Kress W J, Erickson D L, Jones F A, et al. Plant DNA barcodes and a community phylogeny of a tropical forest dynamics plot in Panama[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2009, 106(44): 18621–18626.
- [14] Group C P W, Hollingsworth P M, Forrest L L, et al. A DNA barcode for land plants[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2009, 106(31): 12794–12797.
- [15] 裴英才, 张金龙, 米湘成, 等. 植物 DNA 条形码促进系统发育群落生态学发展[J]. *生物多样性*, 2011, 19(3): 284–294.
Pei N C, Zhang J L, Mi X C, et al. Plant DNA barcodes promote the development of phylogenetic community ecology[J]. *Biodiversity Science*, 2011, 19(3): 284–294.
- [16] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2004, 101(30): 11001–11006.
- [17] Elser J J, Bracken M E S, Cleland E E, et al. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems[J]. *Ecology Letters*, 2007, 10(12): 1135–1142.
- [18] Wright I J, Reich P B, Westoby M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats[J]. *Functional Ecology*, 2001, 15(4): 423–434.
- [19] 么旭阳, 胡耀升, 刘艳红. 长白山阔叶红松林不同群落类型的植物功能性状与功能多样性[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2014, 42(3): 77–84.
Yao X Y, Hu Y S, Liu Y H. Plant functional traits and functional diversities of different communities in broad-leaved Korean pine forests in the Changbai Mountain[J]. *Journal of Northwest Science and Technology of Agriculture and Forestry(Natural Science Edition)*, 2014, 42(3): 77–84.
- [20] 杨蕾, 孙晗, 樊艳文, 等. 长白山木本植物叶片氮磷含量的海拔梯度格局及影响因子[J]. *植物生态学报*, 2017, 41(12): 1228–1238.
Yang L, Sun H, Fan Y W, et al. Changes in leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of woody plants along an altitudinal gradient in Changbai Mountain, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, 41(12): 1228–1238.
- [21] 姜沛沛, 曹扬, 陈云明. 陕西省森林群落乔灌木叶片和凋落物 C、N、P 生态化学计量特征[J]. *应用生态学报*, 2016, 27(2): 365–372.
Jiang P P, Cao Y, Chen Y M. C, N, P stoichiometric characteristics of tree, shrub, herb leaves and litter in forest community of Shaanxi Province, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, 27(2): 365–372.
- [22] 戴志聪, 杜道林, 司春灿, 等. 用扫描仪及 Image J 软件精确测量叶片形态数量特征的方法[J]. *广西植物*, 2009, 29(3): 342–347.
Dai Z Q, Du D L, Si C C, et al. A method to exactly measure the morphological quantity of leaf using Scanner and Image J

- Software[J]. *Guihaia*, 2009, 29(3): 342–347.
- [23] 王维华. 红松针叶面积的测定[J]. *辽宁林业科技*, 1985(2): 22–24.
- Wang W H. Methods to measure the leaf area of *Pinus koraiensis*[J]. *Liaoning Forestry Science and Technology*, 1985(2): 22–24.
- [24] 方精云. 地理要素对我国温度分布影响的数量评价[J]. *生态学报*, 1992, 12(2): 97–104.
- Fang J Y. Study on the geographic elements affecting temperature distribution in China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1992, 12(2): 97–104.
- [25] Wang X P, Fang J Y, Zhu B. Forest biomass and root-shoot allocation in northeast China[J]. *Forest Ecology and Management*, 2008, 255(12): 4007–4020.
- [26] Barrufol M, Schmid B, Bruelheide H, et al. Biodiversity promotes tree growth during succession in subtropical forest[J/OL]. *PLoS one*, 2013, 8(11): e81246 (2013–09–26) [2018–11–02]. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081246>.
- [27] Farris J S, Källersjö M, Kluge A G, et al. Testing significance of incongruence[J]. *Cladistics*, 1994, 10(3): 315–319.
- [28] Nguyen L T, Schmidt H A, Von Haeseler A, et al. IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2015, 32(1): 268–274.
- [29] Sanderson M J. r8s: inferring absolute rates of molecular evolution and divergence times in the absence of a molecular clock[J]. *Bioinformatics*, 2003, 19(2): 301–302.
- [30] He J S, Wang X P, Flynn D F B, et al. Taxonomic, phylogenetic, and environmental trade-offs between leaf productivity and persistence[J]. *Ecology*, 2009, 90(10): 2779–2791.
- [31] Kumar S, Stecher G, Tamura K. MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2016, 33(7): 1870–1874.
- [32] Kembel S W, Cowan P D, Helmus M R, et al. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology[J]. *Bioinformatics*, 2010, 26(11): 1463–1464.
- [33] Sun H, Wang X P, Fan Y W, et al. Effects of biophysical constraints, climate and phylogeny on forest shrub allometries along an altitudinal gradient in Northeast China[J/OL]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 43769, <https://doi.org/10.1038/srep43769>.
- [34] Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum[J]. *Nature*, 2004, 428: 821–827.
- [35] Wright I J, Westoby M. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology[J]. *New Phytologist*, 2002, 155(3): 403–416.
- [36] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1997, 94(25): 13730–13734.
- [37] Milla R, Reich P B. Multi-trait interactions, not phylogeny, fine-tune leaf size reduction with increasing altitude[J]. *Annals of Botany*, 2011, 107(3): 455–465.
- [38] 房帅, 原作强, 藺菲, 等. 长白山阔叶红松林木本植物系统发育与功能性状结构[J]. *科学通报*, 2014, 59(24): 2342–2348.
- Fang S, Yuan Z Q, Lin F, et al. Functional and phylogenetic structures of woody plants in broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountains, Jilin, China[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2014, 59(24): 2342–2348.
- [39] Jefferson L V, Pennacchio M. The impact of shade on establishment of shrubs adapted to the high light irradiation of semi-arid environments[J]. *Journal of Arid Environments*, 2005, 63(4): 706–716.
- [40] 田杰, 王庆伟, 于大炮, 等. 长白山北坡气温的垂直变化[J]. *干旱区资源与环境*, 2013, 27(4): 65–69.
- Tian J, Wang Q W, Yu D P, et al. Air temperature variation along altitudinal gradient on the northern slope of Mt. Changbai, China[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2013, 27(4): 65–69.
- [41] Treml V, Hejda T, Kašpar J. Differences in growth between shrubs and trees: How does the stature of woody plants influence their ability to thrive in cold regions?[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, 271: 54–63.
- [42] Kergunteuil A, Descombes P, Glauser G, et al. Plant physical and chemical defence variation along elevation gradients: a functional trait-based approach[J]. *Oecologia*, 2018, 187(2): 561–571.
- [43] Poorter H, De Jong R O B. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity[J]. *New Phytologist*, 1999, 143(1): 163–176.
- [44] Hoch G, Popp M, Körner C. Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline[J]. *Oikos*, 2002, 98(3): 361–374.
- [45] Hoffmann W A, Franco A C, Moreira M Z, et al. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees[J]. *Functional Ecology*, 2005, 19(6): 932–940.
- [46] Lambers H, Chapin III F S, Pons T L. *Plant Physiological Ecology*[M]. New York: Springer Science & Business Media, 2008.
- [47] 李合生. 现代植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- Li H S. *Modern plant physiology*[M]. Beijing: Higher Education Press, 2006.
- [48] Yang S Y, Huang T K, Kuo H F, et al. Role of vacuoles in phosphorus storage and remobilization[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(12): 3045–3055.
- [49] Han W X, Fang J Y, Reich P B, et al. Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China[J]. *Ecology Letters*, 2011, 14(8): 788–796.
- [50] 贺金生, 韩兴国. 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 2–6.
- He J S, Han X G. Ecological stoichiometry: searching for unifying principles from individuals to ecosystems[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(1): 2–6.

(责任编辑 赵勃
责任编辑 臧润国)