

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201810009

引文格式: 庞志强, 卢炜丽, 姜丽莎, 等. 滇中喀斯特 41 种不同生长型植物叶性状研究 [J]. 广西植物, 2019, 39(8): 1126–1138.
PANG ZQ, LU WL, JIANG LS, et al. Leaf traits of different growing plants in karst area of Shilin, China [J]. Guihaia, 2019, 39(8): 1126–1138.

滇中喀斯特 41 种不同生长型植物叶性状研究

庞志强^{1,2}, 卢炜丽^{3*}, 姜丽莎⁴, 靳珂³, 亓峥³

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园 热带植物资源可持续利用重点实验室, 昆明 650223; 2. 中国科学院大学 生命科学学院, 北京 100049; 3. 西南林业大学 生态与水土保持学院, 昆明 650224; 4. 西南林业大学 林学院, 昆明 650224)

摘要: 该研究以云南石林喀斯特地区 41 种主要植物(乔木 19 种、灌木 10 种、藤本 4 种、草本 8 种) 为对象, 对其叶面积(AR)、叶鲜重(FW)、叶干重(DW)、叶厚度(TH)、叶绿素含量(Chlc) 等进行了测定, 得到不同植物比叶面积(SLA)、叶干物质含量(DMC) 等指标。结果表明: (1) 在物种水平上 7 项植物叶性状值变化范围较大, 不同生长型植物差异显著。(2) 41 种植物的 SLA 与 DMC 之间呈极显著负相关($P < 0.01$), AR 与 FW、DW 呈极显著正相关($P < 0.01$), TH 与 Chlc 呈极显著正相关($P < 0.01$), 其他因子间相关性不显著。(3) 该研究区植物叶性状变异范围为 15.82%~139.14%, 多为高变异系数(84.40%~131.01%), 叶性状变异中 AR 与 FW 贡献率较高, 分别为 84.40%、90.28%, 不同生长型植物在 TH 上稳定性较好。(4) 石林喀斯特地区植物叶片适应特殊生境时表现出较低的 TH、SLA、Chlc 和较高的 DMC 等特征。这说明石林喀斯特地区植物通过形成不同的叶性状特征来适应特殊生境, 可为喀斯特地区的植被保护与恢复提供理论指导。

关键词: 叶片功能性状, 叶干物质含量, 变异系数, 叶性策略, 石林喀斯特

中图分类号: Q946 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2019) 08-1126-13

Leaf traits of different growing plants in karst area of Shilin, China

PANG Zhiqiang^{1,2}, LU Weili^{3*}, JIANG Lisha⁴, JIN Ke³, QI Zheng³

(1. Key Laboratory of Tropical Plant Resources and Sustainable Use, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; 2. College of Life Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. College of Ecology and Soil & Water Conservation, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 4. College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

Abstract: Leaf function traits are important feature of plant adaptation to habitat. The environment of karst area is a special ecosystem, the reason how different plants adopt to the habitat and what leaf traits have been rarely reported. There are rarely reported on different plants adapt to the habitat and their leaf traits in karst area. In Shilin karst area of Yun-

收稿日期: 2018-12-25

基金项目: 云南省高校土壤侵蚀与控制重点实验室资助; 西南林业大学科研启动基金; 国家级大学生创新训练计划 (201810677008) [Supported by Key Laboratory Fund of Soil Erosion and Control in Yunnan Province; Southwest Forestry University Scientific Research Start-up Fund; National Undergraduate Students Innovation Training Program (201810677008)]。

作者简介: 庞志强(1996-) 男, 甘肃陇西人, 硕士, 主要从事植物分子、叶性状研究 (E-mail) pangzq1996@163.com。

* 通信作者: 卢炜丽, 博士, 主要从事水土保持、生态恢复研究 (E-mail) 34514838@qq.com。

nan Province, we studied 41 plants (different growth forms). We mainly focused on the leaf area (AR), leaf fresh weight (FW), leaf dry weight (DW), leaf thickness (TH), chlorophyll content (Chlc), specific leaf area (SLA) and leaf dry matter content (DMC). The results were as follows: (1) The leaf traits of plants on the species level varied widely, and the differences of different growth forms were significant. (2) There was a significant negative correlation between SLA and DMC ($P < 0.001$). There was a significant positive correlation between leaf length, width and TH ($P < 0.01$). There were significant positive correlation between FW, DW and AR ($P < 0.01$). There were significant positive correlation between TH and Chlc ($P < 0.01$), the correlation between other factors was not significant. (3) The coefficient of variation of plant leaf traits in the study was 15.82%–139.14%, mostly with high coefficient of variation (84.40%–131.01%). The contribution rate of AR and FW were higher, there are 84.40% and 90.28%, plants of different growth forms were stable on TH. (4) In Shilin karst areas, plant leaves adapt to special habitats with lower TH, SLA, Chlc and higher DMC. The above indicates that plants in Shilin karst areas can adapt to special habitats by forming different leaf characteristics. The paper provide a theoretical and piratical reference for the restoration and protection in karst area.

Key words: leaf functional traits, leaf dry matter content, coefficient of variation, leaf strategy, Shilin karst area

植物与环境的关系体现在植物的生活史、形态、物候及生理等方面,不同植物种类有不同的适应对策(刘金环等,2006)。植物通过对结构及生理特征的调节来响应和适应环境的变化(马姜明等,2012)。叶片的形态和功能性状能反映植物的基本特征和对资源的有效利用率(宋彦涛等,2013),应用叶片性状研究植物对环境的适应机理是生理生态学领域近年研究中新的突破点(Wright et al., 2004)。植物叶性状包括叶面积(AR)、叶厚度(TH)、叶片鲜重(FW)、比叶面积(SLA)、叶干重(DW)和叶干物质含量(DMC)等。比叶面积和叶干物质含量是叶片最为关键的性状因子,能综合反映植物利用资源的能力(赵红洋等,2010),体现植物为了获得最大化碳收获所采取的生存适应策略,是植物适应相同或不同生境所体现出的关键特征,能反映植物生存环境的变化,具有重要的生态学意义(王桔红等,2014)。其中,比叶面积已成为植物比较生态学研究中的首选指标(Reich et al., 1998; Garnier et al., 2001; Wilson et al., 1999)。

云南地区是全球三大喀斯特地貌集中分布区之一(喻理飞等,2002),也是我国喀斯特石漠化的严重区域。喀斯特作为一种特殊的地貌类型,是岩溶发育最强烈、生态系统极为脆弱的典型地区(刘丛强,2009;郭柯等,2011;施松梅等,2013)。喀斯特地区基岩裸露,富钙、缺土、缺有效水、土被不连续且浅薄,生境极其特殊(袁道先等,1997;王

世杰等,2002),生长在该区域生境中的植物必有其自己的适应特性。植物生长型是指根据植物的可见结构划分的类群,是表征群落外貌特征和垂直结构的重要指标(Rowe et al., 2005),研究植物生长型可反映植物生活的环境条件,相同的环境条件具有相似的生长型是趋同适应的结果(周会萍等,2009)。但是,云南喀斯特地区植物如何适应生境以及所表现出的叶性状特征尚不清楚,关于不同生长型的植物如何利用资源等研究鲜有报道。该研究以云南中部石林喀斯特地区主要植物为对象,揭示该地区植物叶片如何适应特殊生境,探讨不同植物叶片性状因子的变化范围、物种对环境的适应特征以及植物叶性状因子的相互关系,对不同生长型植物(乔、灌、藤、草)叶性状特征比对分析,对比不同地区植物适应不同生境表现出叶性状特征等,为研究喀斯特地区生物多样性和生境稳定性保育提供理论基础。

1 研究区概况

研究区域位于云南省石林彝族自治县($103^{\circ}11' - 103^{\circ}29'E$, $24^{\circ}38' - 24^{\circ}58'N$),海拔为 1 600~2 300 m。该地区属于典型的亚热带气候,有明确的雨季和旱季之分,每年的 5—10 月为雨季,11 月至次年 4 月为旱季,年平均气温为 16.2 $^{\circ}C$,最冷月为 1 月,平均气温为 8.2 $^{\circ}C$,年平均降雨

量为 967.9 mm, 雨季降雨量占全年的 80%~88%, 旱季占 12%~20%, 境内平均湿度为 75% (崔建武等, 2005), 年蒸发量为 2 086 mm, 全年日照时数 2 318 h, 年辐射总量为 $5\,644\text{ MJ}\cdot\text{m}^{-2}$, $\geq 5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 积温为 $6\,153.7\text{ }^{\circ}\text{C}$, 年均风速为 $3.13\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, 年平均无霜期为 252 d。地带性植被为亚热带半湿润常绿阔叶林, 植物有滇青冈 (*Cyclobalanopsis glaucoides*)、清香木 (*Pistacia weinmannifolia*) 和黄连木 (*P. chinensis*) 等 (沈有信等, 2005)。研究地的土壤以红壤为主, 黏土含量高, 富含钙质等。

2 材料与方法

2.1 叶片的采集

在 8 月植物生长旺盛期, 选取石灰岩地段、土层稀少、浅薄以及分布不连续地区采集乔、灌、藤、草等植物叶片进行测量。每物种随机选取生长良好的 5 株, 每株选取在未遮阴的植株上完全展开、无虫害、无病理学特征的成熟叶片 (不少于 10 片), 用剪刀去除长叶柄后将叶片置于两片湿润的滤纸之间, 夹于自封袋内带回实验室, 于冰箱保鲜层中储藏, 测量时随机选取 30 片编号 1~30 用于叶性状测定, 其中复叶叶片测量时以单叶指标对比。

2.2 叶片性状的测定

2.2.1 叶干重 (DW)、叶鲜重 (FW) 的测量和叶干物质含量 (DMC) 的计算 实验前, 先将植物叶片在 $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的黑暗环境中储藏 12 h, 取出后迅速吸干叶片表面的水分, 在 0.000 1 的电子天平上称量叶片鲜重。待测定叶厚度 (TH)、叶面积 (AR)、叶绿素 (Chlc) 等性状因子之后, 将叶片放入 $80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘箱内 3 h 杀青, 之后在 $55\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘箱内 72 h, 取出后对应编号 1~30 称量叶干重。叶干物质含量 ($\text{DMC}, \text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) = 叶干重 (DW, g) / 叶片鲜重 (FW, g)。

2.2.2 叶厚度 (TH) 的测定 游标卡尺测量法: 选用精度为 0.02 mm 游标卡尺, 测量时尽量避开叶片主脉及两侧次级叶脉, 测量厚度 3 次平均值代表单片叶厚度, 6 片平均值代表单个植株, 30 片代表单个物种, 此方法操作简单, 常用于一般性研究。

2.2.3 叶面积 (AR) 的测定和比叶面积 (SLA) 的计算 从采集的叶片同步选取叶编号 1~30 的叶片, 采用 LI-3000C 便携式叶面积仪测定叶面积、叶长度、平均叶宽、最大叶宽等指标。比叶面积 ($\text{SLA}, \text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$) = 叶面积 (AR, cm^2) / 叶干重 (DW, g)。

2.3 叶片叶绿素含量指数 (chlorophyll content index, CCI 值) 的测定

SPAD-502 (Minolta, 日本) 和 CCM-200 (Opti-Sciences, 美国) 是两种广泛应用于生产和研究中的叶绿素仪。CCM-200 叶绿素仪是通过植物叶片在 940、660 nm 不同的吸收率来计算叶绿素含量指数, 其测量面积为 71 mm^2 , SPAD-502 叶绿素仪的面积仅为 6 mm^2 , 前者测量的数据更准确地接近叶绿素含量真实值。因此, 本研究采用便携式叶绿素仪 CCM-200 对叶片叶绿素含量进行测定。在测量叶干重前置于黑暗环境取出后迅速测量, 每物种同步编号 1~30 叶片, 每片叶测叶缘部位 3 个点及叶脉处 2 个点的叶绿素含量平均值代表 1 个叶片的叶绿素含量, 6 片代表单个植株, 5 株叶绿素含量平均值作为每物种的叶片叶绿素含量。

2.4 数据统计与分析

测定 41 种植物的叶性状因子: 叶厚度、叶干重、叶鲜重、叶面积、叶干物质含量、比叶面积以及叶绿素含量之间的相关性采用 Pearson 系数检验, 计算各因子离散程度采用变异系数 (coefficient of variation), 该系数是概率分布离散程度的归一化量度, 其定义为标准差与平均值之比, 公式为

$$CV = \frac{a}{u}.$$

不同物种之间叶片性状因子的差异采用单因素方差分析检验, 对叶性状单因素方差分析和因子之间的相关性系数等采用 DPS 7.05、SPSS 23.0 和 Excel 2016 等统计软件进行分析。

3 结果与分析

3.1 滇中喀斯特 41 种植物叶的性状特征

本研究共调查了 41 个物种, 隶属于 22 科 39 属, 石林喀斯特地区 41 种植物叶片性状差异显著。对 41 种植物的叶厚度、叶干重、叶鲜重、叶面

积、叶干物质含量、比叶面积以及叶绿素含量 7 个植物叶性状指标进行描述性统计(表 1)。从表 1 可以看出,物种水平上的 7 项植物叶性状值的变化范围均较大,不同生长型植物叶性状差异显著。乔木叶面积整体较大,最大值出现在构树(*Broussonetia papyrifera*) (258.25 cm^2),约为最小值清香木(*Pistacia weinmannifolia*) (4.66 cm^2) 的 55.4 倍,最小值出现在草本的白刺花(*Sophora davidii*) (0.18 cm^2),其次是灌木的杭子梢(*Campylotropis macrocarpa*) (0.21 cm^2)。叶厚度整体差异性较小,最大值出现在乔木的蓝桉(*Eucalyptus globulus*) (0.35 mm),最小值为草本的白车轴草 *Trifolium repens* (0.07 mm),乔木整体稍高。比叶面积最大值出现在草本的紫茎泽兰(*Eupatorium adenophora*) ($369.18 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$),最小值是灌木的杭子梢(*Campylotropis macrocarpa*) ($15.57 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$),但其叶干物质含量较高($0.65 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$),且比叶面积按乔木、灌木、藤本、草本有逐渐上升的趋势。叶绿素含量最高值是灌木的沙针(*Osyris wightiana*) (82.16 CCI),其叶厚度较大(0.31 mm)。其中蓝桉叶片为发育型异性叶,幼叶与成熟叶相差较大,主要体现在叶面积增大(约 1.7 倍)、叶片加长(约 2.9 倍)、叶宽变窄(成熟叶约为幼叶的 0.6 倍)、成熟叶加厚约为幼叶 2.1 倍、叶鲜重(叶干重)均有增加、成熟叶片叶绿素含量显著增加为幼叶的 5.8 倍。

3.2 叶性状因子之间的相关性分析

石林喀斯特地区主要植物的 SLA 与 DMC 等叶性状因子间存在显著相关。对 41 种植物 7 个叶性状因子进行 Pearson 相关分析(表 2)。从表 2 可以看出,SLA 与 DMC 之间呈极显著负相关($P < 0.01$),即叶干物质含量随着植物比叶面积的增大而减小;AR 与 FW、DW 呈极显著正相关($P < 0.01$),即叶鲜重、叶干重随着叶面积的增加而增加;TH 与 Chlc 呈极显著正相关($P < 0.01$),即叶绿素含量随着叶厚度的增加而增加,其他因子间相关性不显著。

3.3 滇中喀斯特地区植物叶性状因子变异特征

石林喀斯特不同生长型植物叶性状变异系数显著差异。表 3 为研究地区植物各项叶性状变异

特征值,按照变异系数 41 种植物叶性状变异范围为 $15.82\% \sim 139.14\%$ 。本研究地区植物叶性状多为高变异系数(为 $84.40\% \sim 131.01\%$),乔木变异系数最大值出现在 AR,为 40.27% ,其稳定性最差,最小值是叶干物质含量,为 15.84% ,其稳定性最佳,是作为资源利用轴上最稳定的变量。灌木、藤本、草本变异系数最小值分别出现在 DMC (29.52%)、TH (16.33%)、TH (25.64%)。41 种植物整体在 TH 稳定性较好,DMC 变异系数随着乔木、灌木、藤本、草本依次有上升趋势。

4 讨论与结论

4.1 不同地区植物叶性状对比

比叶面积(SLA)代表植物单位叶片干重能够接受或截获光的面积,有研究表征为比叶干重,两者互为倒数。SLA 与植物同化率有着较为密切的关系,一般来说,SLA 值越低表示该植物本身对于环境资源的利用能力较强,对于所获得资源的保存能力也较强。本研究通过对比(表 4,以下均为群落水平的加权平均)发现,北京野鸭湖地区(刘贤娴和李俊清,2008)植物和粤东主要植物(陈文等,2016)有较大的 SLA 值(分别为 250.11 、 $300.15 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$),推测该地区植物可能对环境资源的利用能力不高,对于所获得资源的保存能力也较差。李永华等(2005)通过对青海沙珠玉治沙站 17 种干旱地区植物叶性状的研究发现,植物叶片往往具有较低的 SLA ($98 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$),该地区植物对水分的保有能力相对较高,这可能是干旱地区植物适应水分贫乏的策略,本研究中乔木的 SLA 相似($92.46 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$),这可能与喀斯特地区环境因素有关,石林喀斯特地区岩石裸露率高,土壤富钙且偏碱性,养分供应成为该地区限制植物生长的主要因素之一,在此生境下植物获取资源及保存养分的能力相对较高。

宝乐和刘艳红(2009)指出叶干物质含量(DMC)表征为资源获取轴上比较稳定的预测指标,能够反映植物对养分的保有能力。本地区植物 DMC 的平均值为 $0.40 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$,与桂林岩溶石山地区($0.44 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$)(Ma et al., 2011)和粤东凤凰

表 1 石林喀斯特 41 种植物叶性状特征表

Table 1 Leaf traits parameters of 41 species in Shilin karst area

生长型 Growth form	种名 Species	叶面积 Leaf area (cm ²)	叶厚度 Leaf thickness (mm)	叶鲜重 Leaf fresh weight (g)	叶干重 Leaf dry weight (g)	叶绿素含量 Chlorophyll content (CCI)	比叶面积 Specific leaf area (cm ² · g ⁻¹)	叶干物质含量 Leaf dry matter content (g · g ⁻¹)
乔木 Tree	崖樱桃 <i>Cerasus scopulorum</i>	23.69± 3.12lmno	0.10± 0.007no	0.81± 0.094gh	0.34± 0.039g	10.48± 1.46stu	70.43± 6.68q	0.41± 0.054l
	紫弹树 <i>Celtis biondii</i>	47.30± 4.33g	0.20± 0.012de	1.31± 0.116de	0.62± 0.074d	35.76± 3.12f	76.10± 7.14pq	0.47± 0.049ghi
	垂柳 <i>Salix babylonica</i>	6.62± 0.73vwxy	0.12± 0.001lm	0.13± 0.006qrstu	0.07± 0.004nopq	8.91± 0.92u	101.77± 9.71mno	0.52± 0.051de
	小漆树 <i>Toxicodendron delavayi</i>	20.62± 1.45nopq	0.17± 0.013gh	0.51± 0.044jk	0.19± 0.031i	59.71± 5.11c	111.07± 12.13m	0.37± 0.032m
	蓝桉(幼叶) <i>Eucalyptus globulus</i>	16.83± 1.86qrs	0.17± 0.014gh	0.50± 0.079jk	0.17± 0.027ij	11.75± 1.64rst	98.54± 10.27mno	0.34± 0.047mn
	(成熟叶)	29.07± 2.14jk	0.35± 0.024a	1.40± 0.132d	0.62± 0.052d	67.38± 6.25b	46.68± 5.62r	0.44± 0.053ijkl
	山桃 <i>Amygdalus davidiana</i>	24.65± 1.98klmn	0.15± 0.009ij	0.53± 0.064jk	0.25± 0.019h	17.67± 1.83lm	100.44± 11.72mno	0.47± 0.049ghi
	石楠 <i>Photinia serrulata</i>	21.78± 1.75mnop	0.23± 0.013c	0.88± 0.072g	0.45± 0.055f	20.06± 1.97jkl	48.16± 4.97r	0.51± 0.061ef
	清香木 <i>Pistacia weinmannifolia</i>	4.66± 0.98wxyz	0.16± 0.026hi	0.10± 0.014qrstu	0.05± 0.002pqr	45.03± 3.27e	88.96± 9.71op	0.52± 0.058de
	槲栎 <i>Quercus aliena</i>	86.65± 6.43b	0.19± 0.015ef	1.83± 0.212c	0.91± 0.083b	22.07± 2.73ij	95.71± 9.93no	0.50± 0.039efg
	厚果崖豆藤 <i>Millettia pachycarpa</i>	8.65± 0.96uvw	0.18± 0.021fg	0.14± 0.008pqrstu	0.09± 0.007lmnop	23.61± 2.69i	93.40± 10.03no	0.66± 0.072a
	复羽叶栎树 <i>Koeleruteria bipinnata</i>	38.52± 3.78h	0.19± 0.025ef	0.90± 0.046g	0.41± 0.053f	54.61± 5.18d	93.07± 9.38no	0.46± 0.052hij
	栓皮栎 <i>Quercus variabilis</i>	55.95± 6.12ef	0.17± 0.020gh	1.37± 0.210de	0.75± 0.084c	—	74.37± 8.19q	0.55± 0.061cd
	盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>	28.52± 2.77jk	0.21± 0.024d	0.71± 0.083hi	0.32± 0.048g	33.06± 3.44g	90.20± 8.91o	0.44± 0.039ijkl
	山核桃 <i>Carya cathayensis</i>	58.83± 5.32e	0.13± 0.009kl	1.29± 0.215de	0.58± 0.062de	24.19± 2.17i	101.37± 12.20mno	0.45± 0.041hijk
	栗 <i>Castanea mollissima</i>	70.64± 7.66c	0.15± 0.013ij	1.35± 0.336de	0.76± 0.080c	14.41± 1.10opq	92.42± 9.77no	0.56± 0.063c
	构树 <i>Broussonetia papyrifera</i>	258.25± 30.42a	0.20± 0.016de	5.58± 0.386a	2.00± 0.349a	35.11± 3.19fg	128.81± 11.64kl	0.36± 0.041mn
	香椿 <i>Toona sinensis</i>	73.10± 5.73c	0.15± 0.015ij	1.30± 0.312de	0.53± 0.067e	32.90± 3.42g	137.24± 12.63kl	0.41± 0.047l
	木贼麻黄 <i>Ephedra equisetina</i>	7.40± 0.69uvwxy	0.15± 0.011ij	0.16± 0.009opqrst	0.08± 0.009mnopq	21.06± 2.04jk	96.82± 8.68no	0.47± 0.049ghi
	滇梨 <i>Pyrus pseudopashia</i>	25.57± 2.47jklm	0.12± 0.009lm	0.59± 0.614ij	0.25± 0.038h	14.01± 1.75pqr	103.70± 11.73mn	0.42± 0.047kl
	19 种乔木总体平均 19 trees average	45.36± 3.89	0.17± 0.022	1.07± 0.129	1.07± 0.216	29.04± 3.06	92.46± 10.23	0.47± 0.052
灌木 Shrub	扁核木 <i>Prinsepia utilis</i>	11.69± 1.34tu	0.11± 0.004mn	0.21± 0.014nopqr	0.06± 0.007opqr	44.63± 4.39e	191.54± 18.71f	0.28± 0.017o
	云南荚蒾 <i>Viburnum yunnanense</i>	13.53± 0.92st	0.17± 0.035gh	0.23± 0.243nopq	0.11± 0.013klmno	—	124.45± 20.47l	0.48± 0.039fgh
	白花羊蹄甲 <i>Bauhinia acuminata</i>	23.29± 1.75lmno	0.14± 0.022jk	0.33± 0.278mn	0.14± 0.024ijkl	15.35± 1.94mnop	169.83± 18.34hi	0.41± 0.045l
	地桃花 <i>Urena lobata</i>	27.09± 1.97jkl	0.20± 0.017de	0.44± 0.028klm	0.14± 0.007ijkl	27.39± 2.49h	187.59± 20.10fg	0.33± 0.029n

续表 1

生长型 Growth form	种名 Species	叶面积 Leaf area (cm ²)	叶厚度 Leaf thickness (mm)	叶鲜重 Leaf fresh weight (g)	叶干重 Leaf dry weight (g)	叶绿素含量 Chlorophyll content (CCI)	比叶面积 Specific leaf area (cm ² · g ⁻¹)	叶干物质含量 Leaf dry matter content (g · g ⁻¹)
	云南绣线菊	3.40±	0.13±	0.05±	0.01±	15.40±	308.64±	0.23±
	<i>Spiraea yunnanensis</i>	0.25yz	0.034kl	0.001stu	0.001r	1.02mnop	28.64b	0.017pq
	水麻	51.63±	0.16±	0.94±	0.34±	16.78±	150.95±	0.36±
	<i>Debregeasia orientalis</i>	4.32fg	0.065hi	0.075fg	0.048g	1.93mno	4.73j	0.041mn
	刚竹	12.04±	0.11±	0.11±	0.07±	9.53±	178.05±	0.60±
	<i>Phyllostachys sulphurea</i>	1.37stu	0.005mn	0.014qrst	0.002nopq	0.74tu	13.27ghi	0.071b
	杭子梢	0.21±	0.09±	0.02±	0.01±	9.83±	15.57±	0.65±
	<i>Campylotropis macrocarpa</i>	0.01z	0.001o	0.001tu	0.001r	0.92tu	2.48t	0.058a
	猫乳	24.57±	0.16±	0.49±	0.25±	12.87±	96.99±	0.51±
	<i>Rhamnella franguloides</i>	1.76klmn	0.022hi	0.054jkl	0.039h	1.07qrs	7.93no	0.045ef
	沙针	6.69±	0.31±	0.28±	0.12±	82.16±	56.02±	0.43±
	<i>Osyris wightiana</i>	0.82vwxy	0.043b	0.032nop	0.009jklmn	6.93a	4.68r	0.052jkl
	10 种灌木总体平均	17.41±	0.16±	0.31±	0.21±	21.63±	147.96±	0.41±
	10 shrubs average	3.45	0.021	0.036	0.033	1.92	17.28	0.051
藤本 Vine	三叶地锦	34.83±	0.12±	1.23±	0.19±	28.68±	179.36±	0.16±
	<i>Parthenocissus semicordata</i>	3.76hi	0.016lm	0.136e	0.025i	3.07h	20.32fgh	0.009st
	刺毛黧豆	65.42±	0.10±	1.06±	0.40±	14.70±	165.60±	0.37±
	<i>Mucuna pruriens</i>	5.45d	0.014no	0.103f	0.036f	1.24nopq	15.29i	0.012m
	牛膝	14.87±	0.14±	0.29±	0.10±	21.11±	151.52±	0.34±
	<i>Achyranthes bidentata</i>	2.15rst	0.017jk	0.026no	0.004lmnop	2.69jk	14.83j	0.026mn
	喙果崖豆藤	16.60±	0.16±	0.35±	0.16±	22.04±	102.05±	0.47±0.039ghi
	<i>Millettia tsui</i>	2.14qrs	0.018hi	0.048lmn	0.008ijk	2.17ij	9.85mno	
	4 种藤本总体平均	32.93±	0.13±	0.73±	0.21±	21.63±	149.63±	0.34±
	4 vines average	2.86	0.015	0.042	0.013	1.79	16.14	0.042
草本 Grass	白刺花	0.18±	0.10±	0.01±	0.01±	2.63±	22.71±	0.60±
	<i>Sophora davidii</i>	0.01z	0.001no	0.003u	0.001r	0.32v	2.68st	0.053b
	紫茎泽兰	35.83±	0.09±	0.63±	0.10±	16.88±	369.18±	0.15±
	<i>Eupatorium adenophora</i>	3.48h	0.001o	0.074ij	0.025lmnop	1.43mn	43.17a	0.008t
	白车轴草	3.63±	0.07±	0.07±	0.01±	19.61±	269.36±	0.19±
	<i>Trifolium repens</i>	0.14xyz	0.001p	0.003rstu	0.001r	2.36kl	26.71c	0.013rs
	喀西茄	19.02±	0.18±	2.57±	0.62±	15.23±	30.82±	0.24±
	<i>Solanum khasianum</i>	1.60opqr	0.014fg	0.316b	0.073d	1.09nopq	2.86s	0.021pq
	艾	18.40±	0.14±	0.62±	0.13±	9.68±	140.38±	0.21±
	<i>Artemisia argyi</i>	1.54pqr	0.011jk	0.064ij	0.029jklm	0.72tu	11.65jk	0.011qr
	糙苏	30.33±	0.13±	0.53±	0.13±	9.49±	225.15±	0.25±
	<i>Phlomis umbrosa</i>	2.07ij	0.014kl	0.045jk	0.018jklm	0.87tu	20.33e	0.016op
	鬼针草	10.30±	0.14±	0.18±	0.05±	27.99±	226.37±	0.25±
	<i>Bidens pilosa</i>	1.38tuv	0.006jk	0.012opqrs	0.002pqr	2.19h	23.74e	0.023op
	龙牙草	8.33±	0.13±	0.16±	0.03±	15.81±	242.08±	0.22±0.019pqr
	<i>Agrimonia pilosa</i>	1.03uvw	0.011kl	0.025opqrst	0.002qr	1.07mnop	26.13d	
	8 种草本总体平均	15.75±	0.12±	0.60±	0.13±	14.67±	190.76±	0.27±
	8 grasses average	1.77	0.003	0.074	0.015	1.15	19.84	0.031
41 种植物整体平均		31.89±	0.15±	0.77±	0.30±	24.74±	195.98±	0.40±
41 speices average		4.58	0.007	0.047	0.027	2.23	20.69	0.038

注：同列不同小写字母表示不同物种间差异显著 ($P<0.05$) 。下同。

Note: Different small letters indicate significant differences among different species ($P<0.05$) . The same below.

单枞茶(0.41 g · g⁻¹) (王桔红等 ,2014) 等地区相当 ,表明不同生境的植物可能在环境资源匮乏时表现出对资源的利用策略相当(Cornelissenjhc et

al. ,1996; Wright et al. ,2000) ,从侧面说明石林喀斯特研究地植物抵御外界干扰的能力均高于其他地区的植物 ,能够更好地生存在物质资源相对匮乏

表 2 叶性状因子间 Pearson 相关性矩阵
Table 2 Pearson correlation analysis of leaf traits

相关因子 Factor	叶面积 Leaf area	叶厚度 Leaf thickness	叶鲜重 Leaf fresh weight	叶干重 Leaf dry weight	叶绿素含量 Chlorophyll content	比叶面积 Specific leaf area
叶厚度 TH	0.161					
叶鲜重 FW	0.914 **	0.286				
叶干重 DW	0.926 **	0.353*	0.955 **			
叶绿素含量 Chlc	0.071	0.674 **	0.108	0.117		
比叶面积 SLA	-0.105	-0.144	-0.141	-0.166	-0.099	
叶干物质含量 DMC	0.006	0.195	-0.058	0.126	-0.024	-0.512 **

注: Pearson 相关分析, 双尾检验; ** 表示 $P<0.01$, * 表示 $P<0.05$ 。
Note: Pearson correlation analysis, two-tailed test; ** means $P<0.01$, * means $P<0.05$.

表 3 41 种植物叶性状变异特征
Table 3 Variant characteristics in leaf traits of 41 plant species

生长型 Growth form	变异系数 Coefficient of variation (CV) (%)						
	叶面积 Leaf area	叶厚度 Leaf thickness	叶鲜重 Leaf fresh weight	叶干重 Leaf dry weight	叶绿素含量 Chlorophyll content	比叶面积 Specific leaf area	叶干物质含量 Leaf dry matter content
乔木 Tree	119.27±14.78a	29.42±3.71b	107.16±13.47b	91.46±10.28b	57.5±6.74b	23.26±2.97c	15.82±2.53c
灌木 Shrub	81.91±9.03b	37.06±4.38c	82.59±9.85c	78.31±8.27b	86.21±9.25a	52.27±4.86b	29.52±3.27b
藤本 Vine	61.72±6.82c	16.33±3.11d	57.44±7.39d	52.21±5.49c	22.9±3.83c	19.5±2.18c	33.59±4.06b
草本 Grasse	74.69±8.95bc	25.64±3.75a	131.01±15.39a	139.14±15.39a	48.52±5.34a	58.45±6.35a	49.6±5.14a
平均 Average	84.40±10.57	27.11±3.62	94.55±10.58	90.28±9.79	53.78±6.31	38.37±4.57	32.13±3.95

乏的环境条件下。Reich et al.(1998) 和 Witkowski et al.(1991) 研究发现 ,养分贫瘠环境中植物叶片较厚。李永华等(2005) 指出叶厚度(TH) 代表叶片中的水分向叶片表面扩散的阻力大小或者距离长短。赵红洋等(2010) 和刘金环等(2006) 对科尔沁沙地的研究表明 ,该地区植物叶厚度较大(0.52、0.58 mm) 。这充分证明叶片厚度或密度的增加有利于增加叶片内部水分向叶片表面扩散的距离或阻力 ,降低植物内部水分散失(Wilkins , 1984) 。因此 ,较为干旱地区的植物会向叶片厚度增加碳投资 ,采取叶肉质体的累积策略 ,这对于植物贮存水分和维持水分平衡有着重要的作用 ,且致密发达的栅栏组织可减小干旱区强光对叶肉细胞的灼伤(鄢亚栋等 ,2018) 。本研究中 ,TH 平均值为 0.15 mm ,小于其他地区 ,说明本地区植物叶

片内部水分向叶片表面扩散的阻力或距离均小于其他地区的植物 ,养分等环境资源相对充足。本地区植物在叶厚度减小的过程中叶面积显著增大(31.89 cm²) ,这种以减少叶片厚度碳构建而增加叶片面积碳投资的策略 ,既可增加植物对水分、养分和光等资源的利用率 ,又可提高光合作用能力 ,进而为合成碳水化合物提供能量(McDowell et al. , 2008) 。因此 ,生长在相对湿润地区的植物具有较高的叶面积、叶干重、比叶面积和较低的叶厚度等 ,而生长在相对干旱地区的植物则表现出相反的一系列性状 ,但单一性状的变化有时并不能反映植物的适应性 ,其往往是通过一系列功能性状的组合来适应环境(施宇等 ,2012) 。
Ghasemi et al.(2011) 指出叶绿素是一类与光合作用有关的重要色素 ,常作为评价植物光合作

表 4 不同地区叶性状对比分析
Table 4 Comparison of plant leaf traits in different regions

地区 Region	叶干重 Leaf dry weight (g)	叶干物质含量 Leaf dry matter content (g · g ⁻¹)	叶面积 Leaf area (cm ²)	叶厚度 Leaf thickness (mm)	比叶面积 Specific leaf area (cm ² · g ⁻¹)	叶绿素含量 Chlorophyll content (CCI)	文献来源 Literature
科尔沁东南部 Southeast Horqin sandy land	0.09	0.29	—	0.52	203.50	—	刘金环等 , 2006
桂林尧山 Yaoshan Mountain of Guilin	0.10	0.37	14.06	0.25	150.32	—	马姜明等 , 2012
科尔沁沙地植物 Horqin sandy land	—	0.27	—	—	169.00	—	赵红洋等 , 2010
东灵山地区 Dongling Mountain of Beijing	—	—	43.93	—	245.68	—	宝乐和刘艳红 , 2009
北京野鸭湖湿地 Beijing Yeyahu Wetland	0.09	0.20	—	0.34	250.11	—	刘贤娴和李俊清 , 2008
南亚热带耐阴植物 Shade-tolerance	—	—	54.35	0.30	223.78	—	曾小平等 , 2006
湖北神农架 Shennongjia Mountain	—	0.38	—	—	—	42.47	罗璐等 , 2011
黄龙山地区 Huanglong Mountain	—	0.36	—	0.20	116.16	—	刘存海和李秧秧 , 2013
宁夏中部 Middle Ningxia	—	0.22	—	0.36	158.20	33.81	陈林等 , 2014
桂林岩溶石山 Karst hills of Guilin	0.17	0.44	18.44	0.33	102.28	—	Ma et al. , 2011
沙珠玉 Shazhuyu Sand of Qinghai Province	—	—	—	—	98±2.7	—	李永华等 , 2005
科尔沁(草本) Horqin sandy land(Grasses)	—	0.28	—	0.58	144.68	—	李晓兰等 , 2005
山西霍山 Huoshan Mountain	—	—	—	—	121.53	—	吕金枝等 , 2010
粤东 89 种植物 89 species from Guangdong	—	0.22	20.59	—	300.15	—	陈文等 , 2016
粤东凤凰单枞茶 Fenghuang tea cultivars	—	0.41	22.52	—	79	64.18	王桔红等 , 2014
本研究 The study	0.30	0.40	31.89	0.15	195.98	24.74	

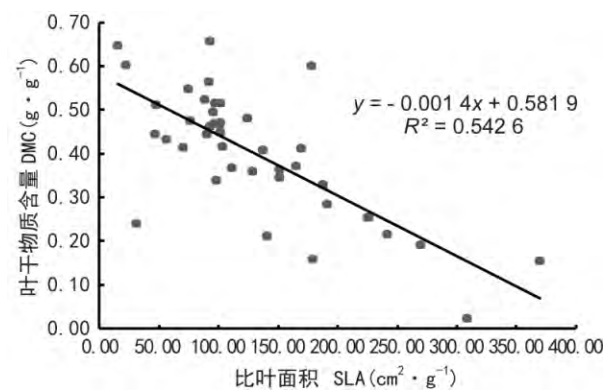


图 1 叶干物质含量与比叶面积关系图
Fig. 1 Diagram of Specific leaf area and
Leaf dry matter content

用能力、环境胁迫、营养状态以及发生突变的一个重要指标 ,但在叶性状研究中关于叶绿素含量 (Chlc) 的研究结果却较少。欧芷阳等 (2018) 对水分较为敏感的蚬木研究表明 ,干旱降低苗木的生长量和叶绿素含量 ,其相对叶绿素含量随着干旱胁迫的加剧而呈现增加的趋势 ,本研究地区植物叶片叶绿素含量均值较低 (24.74 CCI) ,低于罗璐等 (2011) 对湖北神农架植物 (42.47 CCI) 与陈林等 (2014) 对宁夏中部干旱带地区植物 (33.81 CCI) 的研究结果。这可能与石林喀斯特地理位置有关 ,研究地区雨季 (5—10 月) 降水量充沛有利

于植物生长,植物生长于相对湿润地区受干旱胁迫较其他地区小。

4.2 不同类型叶性状子间相关性对比分析

比叶面积(SLA)和叶干物质含量(DMC)是叶片最为关键的性状因子,能够综合反映植物利用资源的能力(赵红洋等,2010),是植物适应相同或不同生境所体现出的关键特征,能够反映植物生存环境的变化,具有重要的生态学意义(王桔红等,2014),其相互关系一直备受关注。前人对其他地区植物的研究表明,SLA与DMC呈显著负相关关系(Roche et al., 2004; Wright et al., 2001; Reich et al., 1991; Garnier et al., 2001; Wilson et al., 1999; 宝乐和刘艳红,2009; 李玉霖等,2005),这在石林喀斯特地区植物研究中再次得到论证(图1),即随着叶干物质含量的增加,比叶面积减小的过程,使得叶片内部水分向叶片表面扩散的距离或阻力增大,降低植物内部水分散失(Wilson et al., 1999)。本研究中AR与FW、DW呈极显著正相关,这与桂林尧山土山(马姜明等,2012)和北京野鸭湖(刘贤娴和李俊清,2008)以及百花山地区(吕佳和李俊清,2008)的研究结果一致。科尔沁东南部地区(刘金环等,2006)和桂林尧山地区(马姜明等,2012)等的研究表明DW与SLA呈负相关,与DMC呈正相关,但在本研究、北京野鸭湖(刘贤娴和李俊清,2008)及百花山地区(吕佳和李俊清,2008)则相关性不明显。曾小平等(2006)对25种亚热带植物耐阴性植物进行研究,得出SLA与AR呈显著正相关的结论,但在北京百花山(吕佳和李俊清,2008)及本研究中两者显著性不明显。各地区不同植物之间叶性状因子间的相互关系不尽相同,表明植物环境条件和自身遗传特性影响其叶片性状指标存在差异,表现出不同地区植物对环境的适应特性,这可能是由于植物生长过程中,由于受到生境地理、生理、物理等的综合作用,不同地区植物的性状之间表现出异同的相关性,从而反映出植物对环境趋同、趋异的适应特征。

植物功能性状间的关系能够代表植物对于其生境资源的不同利用方式(冯秋红等,2009)。对外界恶劣环境抵抗能力较强的植物,往往具有较

高的资源利用效率(比叶面积较小、叶片干物质含量较高),且对环境具有较好的保存能力,可通过慢速的养分循环来适应环境;而资源利用能力较差的植物(比叶面积较大、叶片干物质含量较低),对外界不良环境的抵抗能力也较差,此类植物通常具有较高的光合生产能力,可通过快速的养分循环来求得生存(冯秋红等,2009)。不同环境条件下的植物通过不同的功能性状组合来适应各自生境,这就形成了植物对环境适应的协同进化。

4.3 喀斯特地区不同生长型植物适应环境的叶片性状策略

在喀斯特这个特殊生境下,乔木的AR、FW、Chlc和DMC最大,草本的DMC最小,但乔木、灌木和藤本的SLA均低于草本植物。这表明喀斯特地区共存的不同生长型植物其叶片性状特征对环境的适应性具有不同的反应,重要特征是通过改变叶片性状来适应生境;喀斯特山地土层浅薄,土被不连续,岩石裸露率高,土壤富钙且偏碱性,土壤肥沃但总量少,系统的养分供应已经成为该地区限制植物生长的主要因素(刘宏伟等,2014)。前面已提到植物SLA值大小能够反映植物本身对于环境资源的利用及保存能力,有学者对东灵山地区不同森林群落植物(宝乐和刘艳红,2009)、黄土丘陵区延河流域植物(施宇等,2012)、山西霍山30种不同功能型植物(吕金枝等,2010)等地区研究表明,草本植物的叶干物质含量普遍低于乔木和灌木低,而其比叶面积则普遍高于乔木和灌木,本研究与上述结果一致,这从侧面说明草本较其他生长型植物具有更高的养分利用能力,该立地条件上乔木和灌木植物具有较高的DMC,可能是为提高植物获取资源的能力,而乔木、灌木的SLA较小、TH较草本大,这使叶片内部水分向叶片表面扩散的距离或阻力增大,降低了植物内部水分丧失,提高了水分利用效率。草本DMC较小则说明乔木、灌木较草本对环境资源中养分的获取能力及对养分的保有能力更强,表明不同生长型植物对环境的适应能力明显不同,这是由于不同生长型物种对叶片氮的分配策略不同(刘贵峰等,2017)。乔木和灌木往往分配较多的生物量和氮在细胞壁,以增强叶片韧性,其次积累较多的光合

表 5 不同地区植物叶性状变异系数对比
Table 5 Comparison of plant leaf traits coefficient of variation in different regions

地区 Region	变异系数 Coefficient of variation (CV) (%)						
	叶面积 Leaf area	叶厚度 Leaf thickness	叶鲜重 Leaf fresh weight	叶干重 Leaf dry weight	叶绿素含量 Chlorophyll content	比叶面积 Specific leaf area	叶干物质含量 Leaf dry matter content
中梁山石灰岩地区 Limestone Area in Zhongliang Mountain	—	—	—	—	—	28.7	50.8
山西霍山 Huoshan Mountain	—	—	—	—	—	45	—
宁夏中部 Middle Ningxia	—	83.90	—	—	39.84	43.06	—
粤东 89 种植物 89 species from Guangdong	145.06	—	—	—	—	97.21	27.00
粤东凤凰单枞茶 Fenghuang tea cultivars	20.95	—	—	—	11.27	23.06	6.97
不同地区高山栲 <i>Castanopsis delavayi</i> in different regions	37.3	21.2	—	—	—	19.9	7.3
磨盘山 Mopanshan Mountain	52.13	35.55	—	52.13	61.87	64.74	16.97
云南茶树 Tea plants in Yunnan	33.41	12.45	40.27	36.22	20.78	16.18	9.26
本研究 The study	84.40	27.11	94.55	90.28	53.78	38.37	32.13

产物为越冬和次年的生长做准备 , 因而其比叶面积分配到光合器中的氮较少 , 导致其光合能力较低(刘贵峰等 2017) ; 而草本植物分配较多的有机氮于类囊体和 RuBP 羧化酶中使其具有较高的光合能力 , 植物生长加快 , 尤其是地上部分生长迅速 , 叶片较薄 , 叶面积增大 , SLA 较高(郑淑霞等 , 2007; 宝乐和刘艳红 , 2009) 。藤本植物的叶面积及叶干重较大 , 多依附、攀援于其他植物及岩石地带 , 具有一定的生物量及水土保持功能。木本植物往往分配较多的生物量和将吸收到的矿质养分大多用于防御构建 , 结构物质较多 , 同时积累较多的光合产物为越冬和今后的生长做准备 , 因此分配到光合器官中的氮较少(刘贵峰等 2017) , 推测其可能具有相对较低的植物氮含量。草本植物由于寿命较短、植株生物量较小 , 对养分和水分需求量较少 , 且将养分的大多数用于植株体的快速生长 , 所以能更好地适应贫瘠生境 , 其表现出较低的叶厚度 (0.12 mm) 、相对较高的 SLA (190.76 cm² · g⁻¹) 以及较低的 DMC (0.27 g · g⁻¹) 也侧面证

明了这一点。这可能是喀斯特地区山地目前植被分布主要是矮林和灌草丛的原因之一。对于不同生长型植物的叶厚度等变异系数相对较小 , 即存在一些植物性状对环境因子的响应相似 , 这就形成了植物对环境适应的趋同进化方式。

4.4 叶性状变异系数对比分析

石林喀斯特地区植物叶性状与其他地区相比整体变异性较大(表 5) , 大部分为高变异系数 (84.40% ~ 131.01%) , 其中 SLA 和 DMC 变异系数均值相对较低 , 分别为 38.37% 和 32.13%。这与王桔红等 (2014) 在粤东对粤东凤凰单枞茶品种 (系) 相差较大 , 这可能跟茶树属于人工栽培有关 , 其叶片形态等特征受人为影响较大。本研究中 TH 的变异系数较小 (27.11%) , 陈林等 (2014) 在宁夏中部干旱带对 35 种植物的研究种 TH 的变异系数高达 83.90% , 其中禾本科的画眉草 TH 最小 (0.134 mm) , 菊科的菊芋 TH 最大 (1.834 mm) , 这可能与不同科属植物生活史类型有关。本研究中 DMC 具有较低的变异系数 , 这与其他地区研究结

果类似,说明 DMC 是资源获取轴上最为稳定的变量。本地区植物叶性状变异中 AR 与 FW 贡献率最高,分别为 84.40%、90.28%,叶性状变异中两者的影响较大,这与陈文等(2016)对粤东地区 89 种植物的研究结果相似。不同地区植物叶性状变异系数差异性显著,不同植物叶性状会随着生态系统演替进程而随之发生变化,叶性状因子种类与生境的不同而异,即使是同种植物,在不同生境中的变异也可能是极其显著的,这从侧面反映出植物生长策略和生活史的多样性。不同生长型或分类群植物叶片性状也会随着不同植被类型及地理分布存在较大差异,即植物会随着生境而发生趋同或趋异效应,这可能与植物对地理环境的适应对策和资源利用能力有关。

喀斯特地区生境异质性较强,物种丰富度较高,因此在云南喀斯特植被恢复过程中,尽量保留原有植被,以资源吸收能力及保养能力较强的低矮乔木和灌草丛结合种植为主。在局部干旱地区可以将比叶面积较小的乔木种植作为主要恢复措施;而在相对湿润、养分充足的地段,可以考虑比叶面积较大的乔木树种,这样既有利于植被的恢复又有利于生物量的恢复。此外,藤本植物比叶面积大于乔木,叶厚度与草本相当,与乔木、灌木和草本等植物相比,其茎枝柔韧性好、平铺能力强、易弯曲、覆盖速度较快等特点显著,在喀斯特土层较薄、岩石裸露的生境地区其只需极小面积的土体便可生长,就能覆盖较大面积的地表,因此在裸露的岩体上无法种植植物时,藤本等植物可作为在喀斯特地区岩石裸露率高的区域种植物种。目前,植物生态策略的研究越来越倾向于一些可测量的植物功能性状,如比叶面积与叶干物质高含量等因子之间的权衡比对,已被全球广泛接受和认同。但是,关于不同科类群间植物叶性状的系统报道尚不多见,植物叶性状在不同空间尺度上的比较研究相对较少,针对不同尺度叶性状间关系是否有差异及其机理问题,以及叶性状间相关性是否会随空间尺度的变化而呈现有规律的变化,都尚未定论。因此,进一步系统地研究不同植物性状在环境梯度下的变化情况以及探讨叶片的光合特征与其它叶性状因子之间的关系,从

更深层次上理解不同地区植物与环境的作用关系的研究是必要的。

参考文献:

- BAO L, LIU YH, 2009. Comparison of leaf functional traits in different forest communities in Mt. Dongling of Beijing [J]. *Acta Ecol Sin*, 29(7): 3692–3703. [宝乐, 刘艳红, 2009. 东灵山地区不同森林群落叶功能性状比较 [J]. *生态学报*, 29(7): 3692–3703.]
- CHEN L, YANG XG, SONG NP, et al., 2014. A study on variations in leaf trait of 35 plants in the arid region of middle Ningxia, China [J]. *Acta Prati Sin*, 23(1): 41–49. [陈林, 杨新国, 宋乃平, 等, 2014. 宁夏中部干旱带主要植物叶性状变异特征研究 [J]. *草业学报*, 23(1): 41–49.]
- CHEN W, WANG JH, MA RJ, et al., 2016. Variance in leaf functional traits of 89 species from the eastern Guangdong of China [J]. *Chin J Ecol*, 35(8): 2101–2109. [陈文, 王桔红, 马瑞君, 等, 2016. 粤东 89 种常见植物叶功能性状变异特征 [J]. *生态学杂志*, 35(8): 2101–2109.]
- CORNELISSEN JH, DIEZ CP, HUNT R, 1996. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types [J]. *J Ecol*, 84(5): 755–765.
- CUI JW, LIU WY, LI YH, et al., 2005. The floristic elements of seed plants in stone forest limestone region, Yunnan Province [J]. *Guihaia*, 25(6): 517–525. [崔建武, 刘文耀, 李玉辉, 等, 2005. 云南石林地区石灰岩山地种子植物区系成分的研究 [J]. *广西植物*, 25(6): 517–525.]
- FENG QH, SHI ZM, DONG LL, et al., 2009. Functional traits of deciduous trees and their relationships with meteorological factors in NSTEC [J]. *Chin J Agro*, 30(1): 79–83. [冯秋红, 史作民, 董莉莉, 等, 2009. 南北样带落叶乔木功能性状及其与气象因子的关系 [J]. *中国农业气象*, 30(1): 79–83.]
- GARNIER G, LAURENT E, BELLMANN A, et al., 2001. Consistency of species ranking based on functional leaf traits [J]. *New Phytol*, 152(1): 69–83.
- GARNIER B, SHIPLEY E, ROUMET C, et al., 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content [J]. *Funct Ecol*, 15(5): 688–695.
- GHASEMI M, ARZANI K, YADOLLAHI A, et al., 2011. Estimate of leaf chlorophyll and nitrogen content in Asian Pear, (*Pyrus serotina* Rehd.) by CCM-200 [J]. *Not Sci Biol*, 3(1): 91–94.
- GUO K, LIU CC, DONG M, 2011. Ecological adaptation of plants and control of rocky-desertification on karst region of Southwest China [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 35(10): 991–999. [郭柯, 刘长成, 董鸣, 2011. 我国西南喀斯特植物生态适应性与石漠化治理 [J]. *植物生态学报*, 35(10): 991–999.]
- LI XL, LI XH, JIANG DM, 2005. Leaf morphological characters of 22 compositae herbaceous species in Horqin sandy land [J]. *Chin J Ecol*, 24(12): 1397–1401. [李晓兰, 李雪华, 蒋

- 德明,等,2005. 科尔沁沙地 22 种菊科草本植物叶片形态特征研究 [J]. 生态学杂志, 24(12): 1397-1401.]
- LI YH, LUO TX, LU Q, 2005. Comparisons of leaf traits among 17 major plant species in Shazhuyu Sand Control Experimental Station of Qinghai Province [J]. Acta Ecol Sin, 25(5): 994-999. [李永华, 罗天祥, 卢琦, 等, 2005. 青海省沙珠玉治沙站 17 种主要植物叶性因子的比较 [J]. 生态学报, 25(5): 994-999.]
- LI YL, CUI JY, SU YZ, et al., 2005. Specific leaf area and leaf dry matter content of some plants in different dune habitats [J]. Acta Ecol Sin, 25(2): 304-311 [李玉霖, 崔建垣, 苏永中, 等, 2005. 不同沙丘生境主要植物比叶面积和叶干物质含量的比较 [J]. 生态学报, 25(2): 304-311.]
- LÜ J, LI JQ, 2008. Research on leaf traits and their interrelationships of plants in Beijing Baihua Mountain [J]. Sc Technol Eng, 8(12): 3287-3289. [吕佳, 李俊清, 2008. 北京百花山植物叶片性状相互关系研究 [J]. 科学技术与工程, 8(12): 3287-3289.]
- LÜ JZ, MIAO YM, ZHANG HF, et al., 2010. Comparisons of leaf traits among different functional types of plant from Huoshan Mountain in the Shanxi Province [J]. J Wuhan Bot Res, 28(4): 460-465 [吕金枝, 苗艳明, 张慧芳, 等, 2010. 山西霍山不同功能型植物叶性特征的比较研究 [J]. 武汉植物学研究, 28(4): 460-465.]
- LIU CQ, 2009. Biogeochemical processes and surface material cycling: Cycling of nutrients in soil-plant systems of kastic environment, Southwest China [M]. Beijing: Science Press. [刘丛强, 2009. 生物地球化学过程与地表物质循环——西南喀斯特土壤-植被系统生源要素循环 [M]. 北京: 科学出版社.]
- LIU CH, LI YY, 2013. Relationships between leaf traits and PV curve parameters in the typical deciduous woody plants occurring in Southern Huanglong Mountain [J]. J NW For Univ, 28(6): 1-5. [刘存海, 李秧秧, 2013. 黄龙山南缘典型木本植物叶性状与叶压力——容积曲线参数间的关系 [J]. 西北林学院学报, 28(6): 1-5.]
- LIU GF, LIU YP, BAIYILA DF, et al., 2017. Leaf traits of dominant plants of main forest communities in Daqinggou Nature Reserve [J]. Acta Ecol Sin, 37(14): 4646-4655. [刘贵峰, 刘玉平, 达福白乙拉, 等, 2017. 大青沟自然保护区主要森林群落优势种的叶性状 [J]. 生态学报, 37(14): 4646-4655.]
- LIU HW, WANG W, ZUO J, et al., 2014. Leaf traits of main plants on limestone area in Zhongliang Mountain [J]. J SW Chin Nor Univ (Nat Sci Ed), 39(9): 50-55. [刘宏伟, 王微, 左娟, 等, 2014. 中梁山石灰岩山地 30 种主要植物叶片性状研究 [J]. 西南师范大学学报(自然科学版), 39(9): 50-55.]
- LIU LY, SHE HJ, ZHOU TT, et al., 2018. Main nutrient characteristics of leaves and SLA of seedlings of ten *Camellia* species [J]. Non For Res, 36(3): 162-166. [刘落鱼, 余汉基, 周彤彤, 等, 2018. 10 种茶花苗木叶片的主要养分特征与 SLA 比较 [J]. 经济林研究, 36(3): 162-166.]
- LIU JH, ZENG DH, DON KL, 2006. Leaf traits and their interrelationships of main plant species in Southeast Horqin sandy land [J]. Chin J Ecol, 25(8): 921-925. [刘金环, 曾德慧, DON Koo LEE, 2006. 科尔沁沙地东南部地区主要植物叶片性状及其相互关系 [J]. 生态学杂志, 25(8): 921-925.]
- LIU XX, LI JQ, 2008. Study on the functional traits of plant leaf in Beijing Yeyahu wetland [J]. J Anhui Agric, 36(20): 8406-8409. [刘贤嫻, 李俊清, 2008. 北京野鸭湖湿地植物叶功能性状研究 [J]. 安徽农业科学, 36(20): 8406-8409.]
- LUO L, SHEN GZ, XIE ZQ, et al., 2011. Leaf functional traits of four typical forests along the altitudinal gradients in Mt. Shennongjia [J]. Acta Ecol Sin, 31(21): 6420-6428. [罗璐, 申国珍, 谢宗强, 等, 2011. 神农架海拔梯度上 4 种典型森林的乔木叶片功能性状特征 [J]. 生态学报, 31(21): 6420-6428.]
- MA JM, CHEN T, LIANG SC, 2011. Leaf traits of 14 dominant arbuscle and liana species in Karst hills of Guilin [A]. RSETE.: 7653-7655.
- MA JM, ZHANG XZ, LIANG SC, et al., 2012. Leaf traits of common plants in Yaoshan Mountain of Guilin, China [J]. J Guangxi Norm Univ (Nat Sci Ed), 30(1): 77-82. [马姜明, 张秀珍, 梁世楚, 等, 2012. 桂林尧山常见植物叶片性状研究 [J]. 广西师范大学学报(自然科学版), 30(1): 77-82.]
- MAO W, LI YL, ZHANG TH, et al., 2012. Research advances of plant leaf traits at different ecology scales [J]. J Desert Res, 6(1): 33-41. [毛伟, 李玉霖, 张铜会, 等, 2012. 不同尺度生态学中植物叶性状研究概述 [J]. 中国沙漠, 6(1): 33-41.]
- MCDOWELL N, POCKMAN WT, ALLEN CD, et al., 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? [J]. New Phytol, 178(4): 719-739.
- OU ZY, CAO YY, TAN ZQ, et al., 2018. Effects of drought on photosynthesis and resistance physiology of *Excentrodendron hsienmu* seedlings in karst habitat [J]. Chin J Ecol, 37(11): 3270-3276. [欧芷阳, 曹艳云, 谭长强, 等, 2018. 干旱胁迫对喀斯特生境蜈蚣木幼苗光合特性及抗性生理的影响 [J]. 生态学杂志, 37(11): 3270-3276.]
- QI J, MA KM, ZHANG YX, 2008. Comparisons on leaf traits of *Quercus liaotungensis* Koidz. on different slope positions in Dongling Mountain of Beijing [J]. Acta Ecol Sin, 28(1): 122-128. [祁建, 马克明, 张育新, 2008. 北京东灵山不同坡位辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 叶属性的比较 [J]. 生态学报, 28(1): 122-128.]
- QIE YD, JIANG LM, LÜ GH, et al., 2018. Response of plant leaf functional traits to soil aridity and salinity in temperate desert ecosystem [J]. Ecol Environ Sci, 27(11): 2000-2010. [郝亚栋, 蒋腊梅, 吕光辉, 等, 2018. 温带荒漠植物叶片功能性状对土壤水盐的响应 [J]. 生态环境学报, 27(11): 2000-2010.]
- REICH PB, UHL C, WALTERS MB, 1991. Leaf life span as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species [J]. Ecology, 86(1): 16-24.
- REICH PB, WALTERS MB, ELLSWORTH DS, et al., 1998. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen,

- specific leaf area and leaf life-span: A test across biomes and functional groups [J]. *Oecologia*, 114(4): 471-482.
- ROCHE P, DIAZ-BURLINSON N, Gachet S, 2004. Congruency analysis of species ranking based on leaf traits: Which traits are the more reliable? [J]. *P Ecol*, 174(1): 37-48.
- ROWE NS, 2005. Plant growth forms: An ecological and evolutionary perspective [J]. *New Phytol*, 166(1): 61-72.
- SHEN YX, LIU WY, LI YH, et al., 2005. Community ecology study on Karst semi-humid evergreen broad-leaved forest at the central part of Yunnan [J]. *Guihaia*, 25(4): 321-326. [沈有信, 刘文耀, 李玉辉, 等, 2005. 滇中喀斯特山地半湿润常绿阔叶林的群落生态学研究 [J]. *广西植物*, 25(4): 321-326.]
- SONG YT, ZHOU DW, WANG P, et al., 2013. Leaf traits of 66 herbaceous species in Songnen grassland in Northeast China [J]. *Acta Ecol Sin*, 33(1): 79-88. [宋彦涛, 周道玮, 王平, 等, 2013. 松嫩草地 66 种草本植物叶片性状特征 [J]. *生态学报*, 33(1): 79-88.]
- SHI SM, CHEN K, TU B, et al., 2013. Diversity of AMF in mulberry rhizosphere in a rock desertification area and vigorous mulberry seedling culture [J]. *J SW Univ (Nat Sci Ed)*, 7(10): 24-30. [施松梅, 陈珂, 涂波, 等, 2013. 石漠化地区桑根际 AM 真菌多样性及桑壮苗培育研究 [J]. *西南大学学报(自然科学版)*, 7(10): 24-30.]
- SHI Y, WEN ZM, GONG SH, et al., 2012. Trait variations along a climatic gradient in hilly area of loess plateau [J]. *Res Soil Water Con*, 19(1): 107-111+116. [施宇, 温仲明, 龚时慧, 等, 2012. 黄土丘陵区植物功能性状沿气候梯度的变化规律 [J]. *水土保持研究*, 19(1): 107-111+116.]
- VORONIN PY, IVANOVA LA, RONZHINA DA, et al., 2003. Structural and functional changes in the leaves of plants from steppe communities as affected by aridization of the Eurasian climate [J]. *Rus J Plant Physiol*, 50(5): 604-611.
- WANG JH, MA RJ, ZHUANG DH, 2014. Variations in leaf traits of 30 kinds of Fenghuang tea cultivars in east Guangdong Province [J]. *Guangdong Agric Sci*, 11: 25-27. [王桔红, 马瑞君, 庄东红, 2014. 粤东 30 种凤凰单枞茶树品系叶片性状变异研究 [J]. *广东农业科学*, 11: 25-27.]
- WANG SJ, 2002. Concept deduction and its connotation of karst rocky desertification [J]. *Carsol Sin*, 21(2): 101-105. [王世杰, 2002. 喀斯特石漠化概念演绎及其科学内涵的探讨 [J]. *中国岩溶*, 21(2): 101-105.]
- WILSON PJ, THOMPSON K, HODGSON JG, 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies [J]. *New Phytol*, 143(1): 155-162.
- WIKINS WB, 1984. *Advanced plant physiology* [M]. Pitman Publishing Inc.
- WITKOWSIOL ET, LAMONT BB, 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness [J]. *Oecologia*, 88(4): 486-493.
- WRIGHT IJ, REICH PB, WESTOBY M, et al., 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high and low-rainfall, and high and low-nutrient habitats [J]. *F Ecol*, 15(4): 423-434.
- WRIGHT IJ, REICH PB, WESTOBY M, et al., 2004. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 428(6985): 821-827.
- WRIGHT IJ, WESTOBY M, 2000. Cross-species relationships between seedling relative growth rate, nitrogen productivity and root vs leaf function in 28 Australian woody species. [J]. *F Ecol*, 14(1): 97-107.
- XU SK, XUE L, 2012. Leaf characteristics of six broadleaved stands [J]. *J NW For Univ*, 27(6): 20-25. [许松葵, 薛立, 2012. 6 种阔叶树种幼林的叶性状特征 [J]. *西北林学院学报*, 27(6): 20-25.]
- YANG JJ, SU WH, WANG LL, et al., 2015. Intraspecific variations of *Castanopsis delavayi* leaf traits and their relationship with environmental factors [J]. *Guangdong Agric Sci*, 12: 152-158. [杨建军, 苏文华, 王玲玲, 等, 2015. 高山栲叶性状种内变异及其与环境因子的关系 [J]. *广东农业科学*, 12: 152-158.]
- YU LF, ZHU SQ, YE JZ, et al., 2002. Dynamics of a degraded karst forest in the process of natural restoration [J]. *Sci Silv Sin*, 38(1): 1-7. [喻理飞, 朱守谦, 叶镜中, 等, 2002. 退化喀斯特森林自然恢复过程中群落动态研究 [J]. *林业科学*, 38(1): 1-7.]
- YUAN DX, 1997. On the environment and geologic problems of karst mountains and rocks in the Southwest China [J]. *World Sci-Technol R & D*, 19(5): 41-43. [袁道先, 1997. 我国西南岩溶石山的环境地质问题 [J]. *世界科技研究与发展*, 19(5): 41-43.]
- ZENG XP, ZHAO P, CAI XA, et al., 2006. Shade-tolerance of 25 low subtropical plants [J]. *J Beijing For Univ*, 28(4): 88-95. [曾小平, 赵平, 蔡锡安, 等, 2006. 25 种亚热带植物耐阴性的初步研究 [J]. *北京林业大学学报*, 28(4): 88-95.]
- ZHAO HY, LI YL, WANG XY, et al., 2010. Variations in leaf traits of 52 plants in Horqin Sand Land [J]. *J Desert Res*, 30(6): 1292-1298. [赵红洋, 李玉霖, 王新源, 等, 2010. 科尔沁沙地 52 种植物叶片性状变异特征研究 [J]. *中国沙漠*, 30(6): 1292-1298.]
- ZHENG SX, SHANGGUAN ZP, 2007. Photosynthetic characteristics and their relationships with leaf nitrogen content and leaf mass per area in different plant functional types [J]. *Acta Ecol Sin*, 27(1): 171-181. [郑淑霞, 上官周平, 2007. 不同功能型植物光合特性及其与叶氮含量、比叶重的关系 [J]. *生态学报*, 27(1): 171-181.]
- ZHOU HP, ZHI LJ, CAI ZG, et al., 2009. Analysis of community physiognomy characteristics of the degenerated *Pinus eliotii* forest in Ji'an, Jiangxi Province [J]. *Acta Agric Univ Jiangxi*, 31(4): 690-694. [周会萍, 职丽娟, 蔡祖国, 等, 2009. 江西吉安退化湿地松群落外貌特征分析 [J]. *江西农业大学学报*, 31(4): 690-694.]