

不同区域针叶年龄对红松叶性状及相关关系的影响

张自琰 金光泽 刘志理*

东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040; 东北林业大学森林生态系统可持续经营教育部重点实验室, 哈尔滨 150040

摘要 叶龄是植株个体发育过程中性状变异的重要影响因素, 不同叶龄下的性状变异可以体现植物对环境变化做出的响应。该研究以东北地区4个不同区域阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林中的成年红松为研究对象, 测定了4个区域红松的叶寿命和不同针叶年龄叶片的比叶面积(*SLA*)、叶片干物质含量(*LDMC*)、针叶密度(*ND*)以及针叶体积(*NV*), 探讨了红松叶形态性状间的相关性, 并检验了纬度和针叶年龄对这些相关关系的影响。结果显示: (1)不同纬度下红松叶寿命存在显著差异, 随纬度增加呈单峰模式。(2)针叶年龄在性状变异解释中占比最大(34.2%–80.1%), 对4个叶形态性状均存在显著影响。*SLA*、*LDMC*和*ND*在当年生叶片中均表现了比所有龄级下更大的可塑性, 仅*NV*在所有龄级下的可塑性大于当年生叶片。(3)4个性状间的二元相关性显著, 且在不同纬度下多有体现, 但性状间的回归斜率随纬度变化趋势存在差异。(4)不同针叶年龄性状间的相关关系依然显著但变异规律不同, 如*SLA*与*ND*的回归斜率随针叶年龄增加而减小, *ND*与*NV*则相反。研究结果表明红松叶形态性状的变异和性状间的相关关系受纬度和针叶年龄的显著影响, 性状协同应对不同纬度梯度导致的环境变化以及不同针叶年龄下叶片的资源利用策略存在差异。

关键词 红松; 针叶年龄; 纬度; 比叶面积; 可塑性

张自琰, 金光泽, 刘志理 (2021). 不同区域针叶年龄对红松叶性状及相关关系的影响. 植物生态学报, 45, 00-00. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0352

Effects of needle age on leaf traits and their correlations of *Pinus koraiensis* across different regions

ZHANG Zi-Yan, JIN Guang-Ze, and LIU Zhi-Li*

Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China; and Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management—Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract

Aims Leaf age is an important factor affecting trait variation during ontogenetic development of plants. The variation of traits across a gradient of leaf ages can reflect the response of plants to environmental changes. Our aim was to investigate the variation of needle morphological traits of *Pinus koraiensis* at different needle ages and the influence of latitude and needle age on the correlation of morphological traits.

Methods In this study, adult Korean pine (*Pinus koraiensis*) of four mixed broadleaved-Korean pine forests in northeast China was selected as the research object. We measured the leaf lifespan, as well as specific leaf area (*SLA*), leaf dry matter content (*LDMC*), needle density (*ND*) and needle volume (*NV*) of needles at different ages. The correlation between morphological traits of pine leaves was discussed and the effects of latitude and needle age on these correlations were examined.

Important findings (1) Leaf lifespan of *P. koraiensis* significantly varied with latitudes, and showed a unimodal pattern with increasing latitude. (2) Needle age accounted for the largest proportion (34.2%–80.1%) in trait variations, and had a significant influence on all the four leaf morphological traits. *SLA*, *LDMC* and *ND* of the current year leaves showed higher plasticity than other age classes, while *NV* showed high plasticity at all age classes. (3) Most of these trait-trait correlations were significant at different latitudes, while the patterns of slopes of the regression lines among traits did vary across the latitudinal gradient. (4) The correlations among traits within different needle ages classes were all significant, but showing different patterns across needle ages. For example, the regression slope of *SLA* and *ND* decreased with the increase of needle age, while the regression slope of *ND* and

收稿日期Received: 2020-10-26 接受日期Accepted: 2021-01-29

基金项目: 国家自然科学基金(31971636)、国家科技基础资源调查专项(2019FY202300)和中国科协青年人才托举工程项目(2018QNRC001)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31971636), the Special Foundation for National Science and Technology Basic Resources Investigation of China (2019FY202300), and the Young Elite Scientists Sponsorship Program by CAST (2018QNRC001).

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

NV was opposite. The results showed that the variation and correlation of morphological traits were significantly influenced by latitude and needle age, the collaboration among these traits responded to the environmental changes at different latitudes, and the resource utilization strategies of needles were different in different ages.

Key words *Pinus koraiensis*; needle age; latitude; specific leaf area; plasticity

Zhang ZY, Jin GZ, Liu ZL (2021). Effects of needle age on leaf traits and their correlations of *Pinus koraiensis* across different regions. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 00-00. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0352

近年来, 探究区域尺度上植物功能性状的种内变异模式备受关注(Fajardo & Piper, 2011; Martin *et al.*, 2017; Thomas *et al.*, 2020)。植株个体在发育过程中, 其性状变化的不同可能源于遗传差异(固定个体发生)、引起表型变化的环境差异(可塑性)或两者组合(Carlson & Holsinger, 2012)。为了响应产生表型变异的进化机制, 性状在不同生态尺度上通常存在差异, 因此, 性状对不同变异驱动因素(如遗传变异、环境差异或个体发育)的敏感性差异较大(Messier *et al.*, 2017)。表型可塑性作为一种由局部环境条件所触发的特性, 是各个组织和器官感知环境信号并对其做出反应的综合体现(De Kroon *et al.*, 2005)。在小的分类尺度上叶片性状之间广泛的进化联系可能被可塑性模糊或逆转(Anderegg *et al.*, 2018), 所以探究区域尺度植物叶片性状的变异规律及可塑性有助于深入了解区域范围内植物对环境的响应模式。

Dong和Liu (2017)的研究结果表明红松(*Pinus koraiensis*)的多个功能性状受纬度不同所导致的环境差异的影响。多个叶片性状与纬度变化密切相关, 如叶片氮磷比随纬度升高而减小, 比叶面积(*SLA*)和叶寿命随纬度升高而增大(张林和罗天祥, 2004; De *et al.*, 2013)。叶寿命与叶片性状的显著相关性也多有论述, 如单位质量叶氮含量与叶寿命通常呈负相关关系(张林和罗天祥, 2004; Mediavilla *et al.*, 2014; Osada *et al.*, 2015), *SLA*随叶寿命的增大而减小(Kikuzawa & Lechowicz, 2011; de la Riva *et al.*, 2016)。He和Yan (2018)认为常绿树种性状的二元关系强度并不高, 但已有多个研究证实在广泛的植物类型和生物群落之间叶性状存在普遍相关性(Reich *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2004; Niinemets, 2015)。红松针叶的*SLA*与叶片厚度呈显著的正线性相关关系, 但与叶干物质含量(*LDMC*)呈显著的负线性相关关系(Dong & Liu, 2017)。叶片的*SLA*与体积也表现为显著负相关, 且*SLA*较小而叶片体积大的植物资源利用性更高(王晓洁等, 2015)。叶片性状之间的关系

往往反映了植物对不同环境下养分资源的适应(Chen *et al.*, 2012), 因此, 揭示种内叶片性状的共变模式, 对于确定叶片是如何调整资源利用策略来适应环境变化是至关重要的, 但这种共变策略是否受纬度梯度的影响仍不清晰。

针叶年龄是影响性状变异及其相关关系的主要因素(Reich *et al.*, 1999; Gratani & Bombelli, 2000)。许多物种会表现出一种被称为异胚性的发育变化(Zotz *et al.*, 2011; Kuusk *et al.*, 2018b), 即使是同一株植物但不同年龄的叶片形态也会存在明显差异(Grotkopp *et al.*, 2002)。然而, 以往关于常绿树种叶性状的研究通常以完全展开的当年生叶片为研究对象, 而忽略了叶片衰老对性状的影响(Han *et al.*, 2008)。黄海侠等(2013)通过对常绿树种当年生和多年生叶片的研究认为其*SLA*和*LDMC*因老龄叶片密度和厚度变大会发生较大变异。Kuusk等(2018a)对地中海3种松树的研究发现不同针叶年龄的针叶体积(*NV*)存在显著差异, 而海岸松(*Pinus pinaster*)的针叶密度(*ND*)也受到针叶年龄的显著影响(Eimil-Fraga *et al.*, 2015)。这种不同针叶年龄之间叶片形态的差异受年际间温度和降水等环境因素的影响(曾瑞琪等, 2018), 也有可能是由发育阶段不同导致叶片生活史策略发生转变造成的(黄海侠等, 2013; Robakowski & Bielinis, 2017)。但目前区域尺度上探究针叶年龄是如何影响红松叶性状及其相关性的研究较少。

本研究以中国东北4个原始阔叶红松林分布区的成年红松为研究对象, 测定各分布区红松针叶的叶寿命以及不同针叶年龄的*SLA*、*LDMC*、*ND*和*NV*共4个叶形态性状, *SLA*可指示叶片投资中的生物量和叶片捕获光的效率(Marshall & Monserud *et al.*, 2003), *LDMC*对种内变异敏感, 适合用于检测个体对微环境梯度的可塑性响应(Messier *et al.*, 2017), *ND*和*NV*为叶片自身的重要属性。本文主要验证以下假设: (1)红松叶寿命随纬度增大而增加, *SLA*随针叶年龄增加而减小, *LDMC*、*ND*和*NV*随针叶年龄增

加而增大; (2)红松当年生针叶性状的可塑性强于其他年龄针叶; (3)红松叶形态性状间存在相关性, 且受纬度和针叶年龄的调控。

1 材料和方法

1.1 研究地点

野外调查在我国东北的南北纬度梯度上的4个原始阔叶红松林实验样地中进行, 实验样地从南到北依次位于吉林长白山国家级自然保护区、黑龙江穆稜东北红豆杉(*Taxus cuspidata*)国家级自然保护区、丰林国家级自然保护区以及胜山国家级自然保护区(表1)。

1.2 样本采集

2017年的7月到8月间, 在每个实验样地坡向相同、坡度相近处随机选取3株成年(胸径>45 cm)红松作为样本树, 共12株, 且样树之间保证一定的距离(>10 m), 以免因空间自相关对实验结果产生影响。对每株样树测定胸径和树高, 并在冠层的上部南向随机获取10个具有完整多年生龄级的样枝, 根据枝条上芽鳞痕形成的节环辨别不同年龄枝段。本研究中将当年生即2017年生枝段作为1年生枝, 以此类推, 而针叶年龄则与其所在枝段年龄相对应(Li *et al.*, 2006)。随后将叶片按年龄分装在塑料袋中密封, 及时带回实验室进行形态性状的测定。

1.3 性状测量

记录每个龄级样枝上的叶痕及针叶数量, 红松为5针一束且每束1个叶痕, 因此将叶痕数乘以5可得总针叶数量, 然后用现存的针叶数量除以总针叶数量得到针叶在该龄级的存活率(Kayama *et al.*, 2002), 再根据存活率加权得到叶寿命(LL), 公式(刘志理等, 2014)如下:

$$LL = \sum_{i=1}^n R_i \times i$$

R_i 为 i 年生针叶的存活率。

表1 样地概况

Table 1 Details of the sample sites

地点 Sites	纬度 Latitude (N)	经度 Longitude (E)	海拔 Elevation (m)	年平均气温 MAT (°C)	年降水量 MAP (mm)
长白山 Changbai Mountain	42.38°	128.08°	852	3.6	700.0
穆稜 Muling	43.48°	130.24°	611	2.8	513.5
丰林 Fenglin	48.06°	129.12°	351	-0.5	640.5
胜山 Shengshan	49.30°	126.48°	510	-2.0	519.9

MAP, mean annual precipitation; MAT, mean annual temperature.

利用排水法(Hughes, 2005)测定 NV (cm^3), NV 代表每个龄级样枝上针叶的总体积。利用直尺(精度为 0.1 cm)测定针叶平均长度(l), 用电子天平(精度为 0.0001 g)测定叶鲜质量, 以上测量结束后将样叶放入 70 °C 烘箱中烘干至恒质量再测量其叶干质量。 ND ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$)为叶干质量与 NV 的比值, $LDMC$ ($\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)为叶干质量与叶鲜质量之比。

红松针叶的形状近似为三棱柱, 因此针叶的横截面为等边三角形, 由此可得每片样叶总针叶面积一半(A)的公式: $A = 2.28\sqrt{l \times NV}$, 基于此公式可以进一步得到各个龄级针叶总面积(A_i)的一半: $A_i = 2.28\sqrt{n \times l_i \times NV_i}$ (n 为针叶总数目, l_i 为 i 年生针叶平均长度, NV_i 为 i 年生针叶总体积)。将针叶面积的一半除以叶干质量(Liu *et al.*, 2020), 即得到 SLA ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)。表型可塑性有多种不同的计算方式, 本研究采用公式 $(MAX - MIN) / MAX \times 100\%$ 来表征可塑性, 其中 MAX 和 MIN 分别表示一定环境下性状的最大值和最小值(曾瑞琪等, 2018)。

1.4 数据分析

采用嵌套方差分析法解析针叶性状变异, 即采用 R 语言 'nlme' 包中的 'lme' 函数针对每个性状构建线性混合模型, 嵌套水平为: 针叶年龄 > 个体 > 样点 (Paradis *et al.*, 2004)。利用单因素方差分析 ($\alpha = 0.05$) 对不同样点的叶寿命和不同针叶年龄的叶性状进行差异性显著分析。为了使数据符合正态分布, 对每个性状值进行 \lg 变换, 并对不同样点和针叶年龄下的叶性状进行线性回归分析。为检验纬度和针叶年龄对性状之间相关关系是否存在显著影响, 先对其进行偏相关分析, 并利用标准化主轴估计法 (SMA) 检验斜率的差异显著性, 若斜率差异显著则说明纬度或针叶年龄对性状间相关关系的影响显著。本研究采用 SPSS 16.0 和 R 3.4.2 (R Core Team, 2017) 对实验数据进行处理分析, 利用 SigmaPlot 12.5 和 Excel 软件进行绘图。

2 结果

2.1 红松叶寿命的纬度差异

纬度对红松叶寿命存在显著影响, 随纬度增高叶寿命呈单峰模式, 丰林和穆稜的叶寿命显著高于胜山和长白山(图1)。

2.2 针叶年龄对叶形态性状的影响

4个性状对针叶年龄、样点和个体等变异驱动因

素表现出不同的相对敏感性。针叶年龄解释了SLA与LDMC的最大变异以及ND与NV的大部分变异(SLA = 52.3%, LDMC = 80.1%, ND = 46.7%, NV = 34.2%)。样点解释了NV的最大变异(51.3%), ND的最大变异程度未得到解释(48.4%, 图2)。

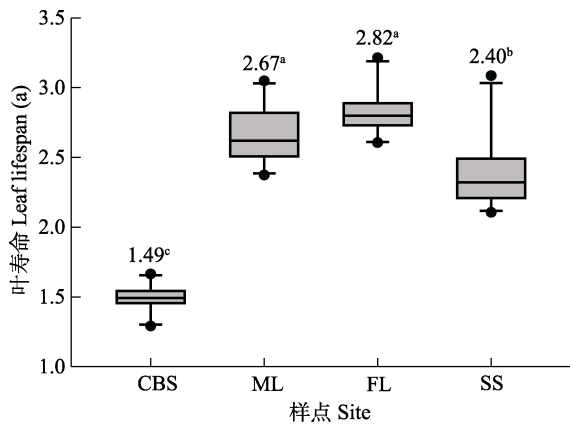


图1 不同区域样点间红松叶寿命的比较。CBS, 长白山; ML, 穆稜; FL, 丰林; SS, 胜山。不同小写字母表示不同样点间叶寿命存在显著差异($p < 0.05$)。

Fig. 1 Comparison of leaf lifespan of *Pinus koraiensis* among sites across different regions. CBS, Changbai Mountain; ML, Muling; FL, Fenglin; SS, Shengshan. Different lowercase letters indicate that there were significant differences in leaf lifespan among sites ($p < 0.05$).

针叶年龄对红松叶性状存在显著影响(图3)。SLA随针叶年龄的增加而下降, LDMC和ND随针叶年龄的增加而增加, NV则随针叶年龄的增加呈先增后减趋势。随针叶年龄变化可塑性最大的性状为NV, 其余依次为SLA、ND、LDMC(图3)。

SLA、LDMC和ND在当年生叶片中表现出比所

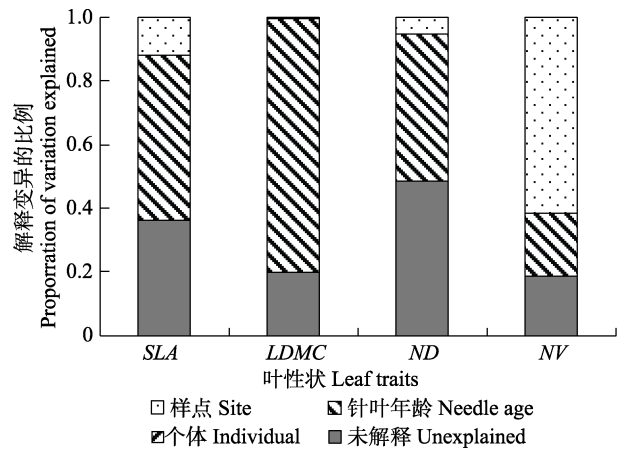


图2 红松叶性状变异的方差分解。LDMC, 叶干物质含量; ND, 针叶密度; NV, 针叶体积; SLA, 比叶面积。

Fig. 2 Variance decomposition of leaf trait variation of *Pinus koraiensis*. LDMC, leaf dry matter content; ND, needle density; NV, needle volume; SLA, specific leaf area.

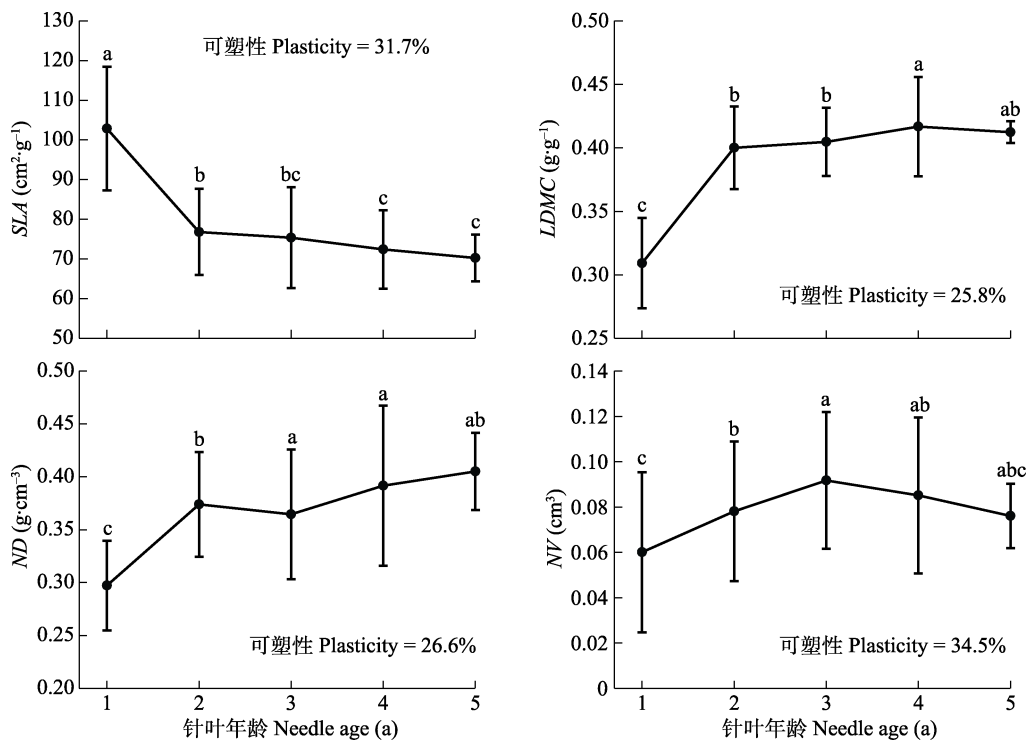


图3 红松叶形态性状随针叶年龄的变化及其可塑性(平均值±标准差)。LDMC, 叶干物质含量; ND, 针叶密度; NV, 针叶体积; SLA, 比叶面积。不同小写字母表示性状在不同针叶年龄间有显著差异($p < 0.05$)。

Fig. 3 Variation and plasticity of leaf morphological traits of *Pinus koraiensis* along the gradient of needle ages (mean ± SD). LDMC, leaf dry matter content; ND, needle density; NV, needle volume; SLA, specific leaf area. Different lowercase letters indicate that the traits were significantly different at different needle ages ($p < 0.05$).

有龄级下更大的可塑性, 仅NV在所有龄级下的可塑性更大。同一地点4个叶形态性状的当年生数值与所有龄级均值之间存在显著差异, 4个样点的当年生叶片SLA值均大于所有龄级均值, LDMC、ND的所有龄级均值则均大于当年生叶片, NV在不同样点龄级间的差异不同。4个叶形态性状的当年生数值和所有龄级均值在不同样点之间均有差异, LDMC和NV的性状值在纬度最小的长白山最小, ND在纬度最大的胜山最大, SLA未表现出明显规律性(表2)。

2.3 纬度和针叶年龄对叶性状之间相关关系的影响

红松针叶形态性状两两之间均表现出显著的线性关系($p < 0.01$)。在不同样点处SLA与LDMC、ND、NV之间呈现显著负相关, 但斜率间存在显著差异, 其中SLA随LDMC的变异速率顺序为穆棱>丰林>胜山>长白山, SLA随ND的变异速率顺序为胜山>长白山>丰林>穆棱, SLA随NV的变异速率顺序为丰林>穆棱>胜山>长白山; 在4个样点LDMC与ND呈正相关关系, 回归斜率顺序为长白山>胜山>丰林>穆棱, 而LDMC与NV仅在长白山和胜山两个样点处呈现显著正相关关系; ND与NV在穆棱为显著负相关关系, 而在长白山表现为显著正相关关系($p = 0.001$, 图4)。

不同针叶年龄下SLA与LDMC及SLA与ND之间也呈显著负相关关系, 斜率间存在显著差异, 且SLA随LDMC的变异速率顺序为3年生>2年生>1年生>4年生, SLA随ND的变异速率顺序为1年生>2年生>3年生>4年生; SLA与NV的负相关关系在1、2、3

年生叶片有体现, 回归斜率绝对值顺序为3年生>2年生>1年生, 两者在4年生叶片表现为正相关; LDMC与ND在1、2、3年生叶片表现为正相关, 回归斜率顺序为1年生>2年生>3年生, 而4年生时呈负相关关系; LDMC与NV的显著正相关关系仅在1年生叶片呈现, ND与NV的负相关关系在不同年龄针叶均有体现, ND随NV变异速率顺序为4年生>3年生>2年生>1年生($p = 0.001$, 图5)。

3 讨论

3.1 纬度对叶形态性状的影响

在资源有限的环境中植物叶片需要在足够长的时间内通过自身光合生产所形成的有机碳来补偿初始的建成消耗, 并持续提供维持自身生存所需的物质消耗, 导致叶寿命会随环境条件的变化增加或减小(张林和罗天祥, 2004; Kikuzawa & Lechowicz, 2011)。由于植物对养分的利用效率存在差异, 随着纬度的增高, 养分循环周期会随之变长(张林和罗天祥, 2004), 高纬度环境可能不利于养分快速吸收, 造成养分循环的时间变长, 从而叶寿命延长。在一定环境下叶寿命协同各性状共同确保有效的光合作用来供应植物的生存所需(Kikuzawa & Lechowicz, 2011)。在高纬度区域植物接受光的时间和能力由于生存环境较差而减少, 叶寿命更长可弥补较弱的生产力(Suzuki & Takahashi, 2020), 但本研究中叶寿命随纬度的增高呈单峰变异模式(图1)。这可能是因为在纬度最初增高时为了促进新叶生长通过增加叶寿

表2 不同区域红松叶形态性状的当年生值和所有龄级平均值(标准差)的差异

Table 2 Differences in leaf morphological traits of *Pinus koraiensis* across different regions between the mean values of the current year and those of overall age classes (standard deviation)

样点 Site	龄级 Age classes	比叶面积 SLA (cm ² ·g ⁻¹)	叶干物质含量 LDMC (g·g ⁻¹)	针叶密度 ND (g·cm ⁻³)	针叶体积 NV (cm ³)
长白山 Changbai Mountain	当年生 Current year	105.6 (8.06) ^{Ab}	0.29 (0.01) ^{Bc}	0.32 (0.03) ^{Ba}	0.05 (0.01) ^{Ac}
	所有龄级 Overall age	89.7 (4.29) ^{Ba}	0.36 (0.0) ^{Ac}	0.37 (0.02) ^{Aa}	0.04 (0.00) ^{Bd}
穆棱 Muling	当年生 Current year	88.0 (7.37) ^{Ac}	0.34 (0.02) ^{Ba}	0.29 (0.01) ^{Bb}	0.10 (0.02) ^{Aa}
	所有龄级 Overall age	72.3 (5.24) ^{Bc}	0.40 (0.0) ^{Aa}	0.36 (0.03) ^{Aab}	0.11 (0.02) ^{Aa}
丰林 Fenglin	当年生 Current year	113.7 (9.06) ^{Aa}	0.34 (0.02) ^{Bc}	0.26 (0.01) ^{Bc}	0.07 (0.01) ^{Bb}
	所有龄级 Overall age	85.3 (8.17) ^{Ba}	0.38 (0.01) ^{Ab}	0.34 (0.02) ^{Ab}	0.08 (0.01) ^{Ab}
胜山 Shengshan	当年生 Current year	104.2 (7.26) ^{Ab}	0.31 (0.01) ^{Bb}	0.32 (0.03) ^{Ba}	0.07 (0.01) ^{Ab}
	所有龄级 Overall age	78.1 (5.27) ^{Bb}	0.37 (0.02) ^{Abc}	0.36 (0.03) ^{Aab}	0.06 (0.01) ^{Bc}
可塑性 Plasticity (%)	当年生 Current year	22.6	16.4	19.4	51.5
	所有龄级 Overall age	19.4	9.5	8.9	64.5

LDMC, 叶干物质含量; ND, 针叶密度; NV, 针叶体积; SLA, 比叶面积。所有龄级包括当年生。不同大写字母表示同一地点性状的当年生值和所有龄级均值差异显著, 不同小写字母表示性状的当年生值或所有龄级均值在4个样点间差异显著($p < 0.05$)。

LDMC, leaf dry matter content; ND, needle density; NV, needle volume; SLA, specific leaf area. Overall years includes current year. Different capital letters indicate that there are significant differences between the mean values of the current year and those of overall age classes in the same site. Different lower-case letters indicate that the mean values of the current year and those of overall age classes differ significantly between the four sites ($p < 0.05$).

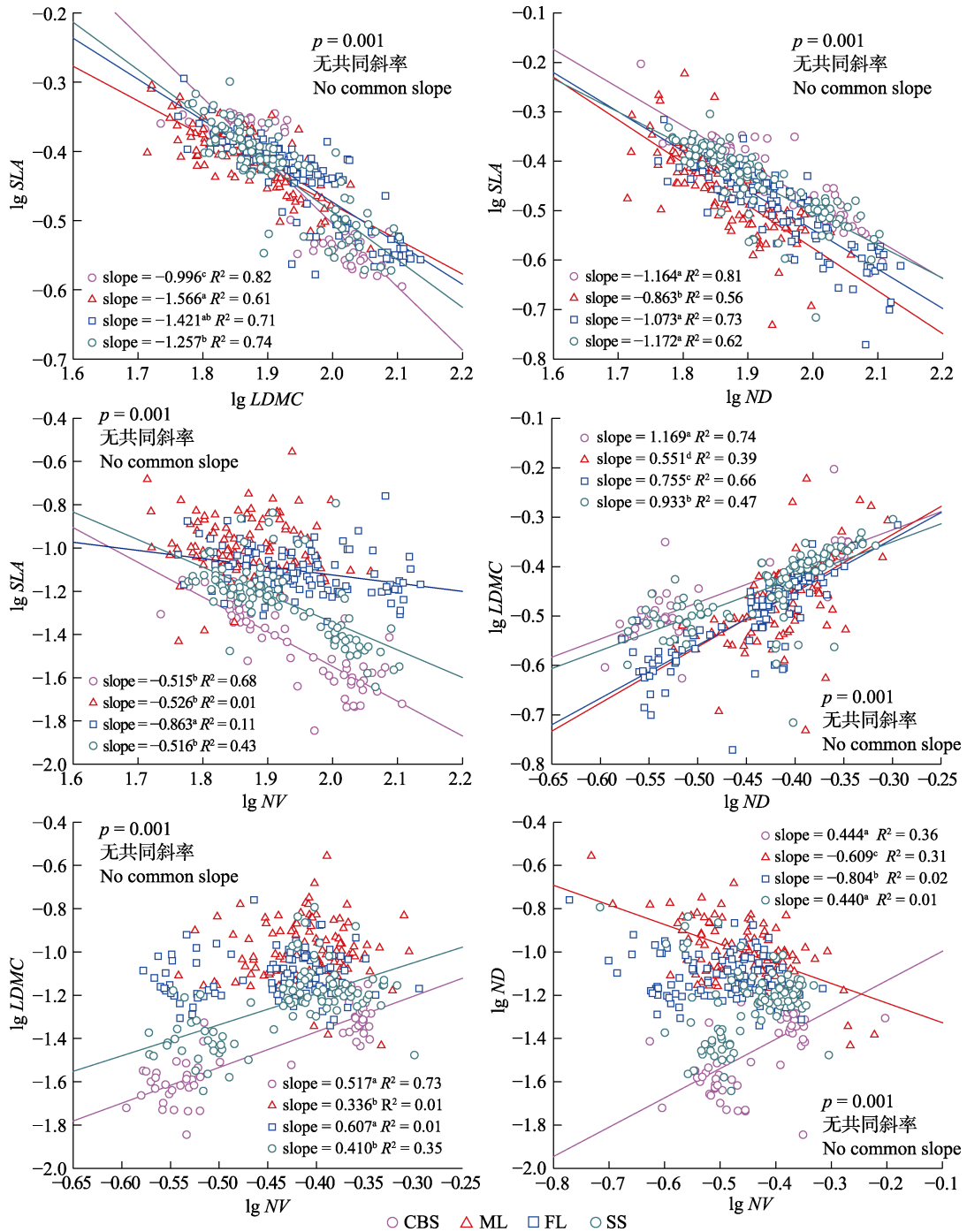


图4 纬度对红松叶形态性状相关关系的影响。不同小写字母代表不同样点斜率之间有显著差异，且实线代表回归显著，显著性水平均为0.05。CBS，长白山；FL，丰林；ML，穆稜；SS，胜山。*LDMC*，叶干物质含量；*ND*，针叶密度；*NV*，针叶体积；*SLA*，比叶面积。

Fig. 4 Effects of latitude on correlations between leaf morphological traits of *Pinus koraiensis*. Different lowercase letters indicate that there were significant differences between the slopes of different sites, and the solid lines indicate that the regressions were significant ($p < 0.05$). CBS, Changbai Mountain; FL, Fenglin; ML, Muling; SS, Shengshan. *LDMC*, leaf dry matter content; *ND*, needle density; *NV*, needle volume; *SLA*, specific leaf area.

命来增加碳储量(Suzuki & Takahashi, 2020)，而纬度更高时各种胁迫因子下的光合时间较短从而导致叶寿命较短，光合和呼吸速率更高以保证叶片构建过程中所需投入的营养物质。常绿针叶树种的叶寿命

由于在不同水热条件下反映不同的适应策略，表现为生活在高海拔地区叶寿命更长(张林和罗天祥, 2004)，但本研究中叶寿命最长和最短的丰林和长白山分别对应了最低(351 m)和最高(852 m)的海拔

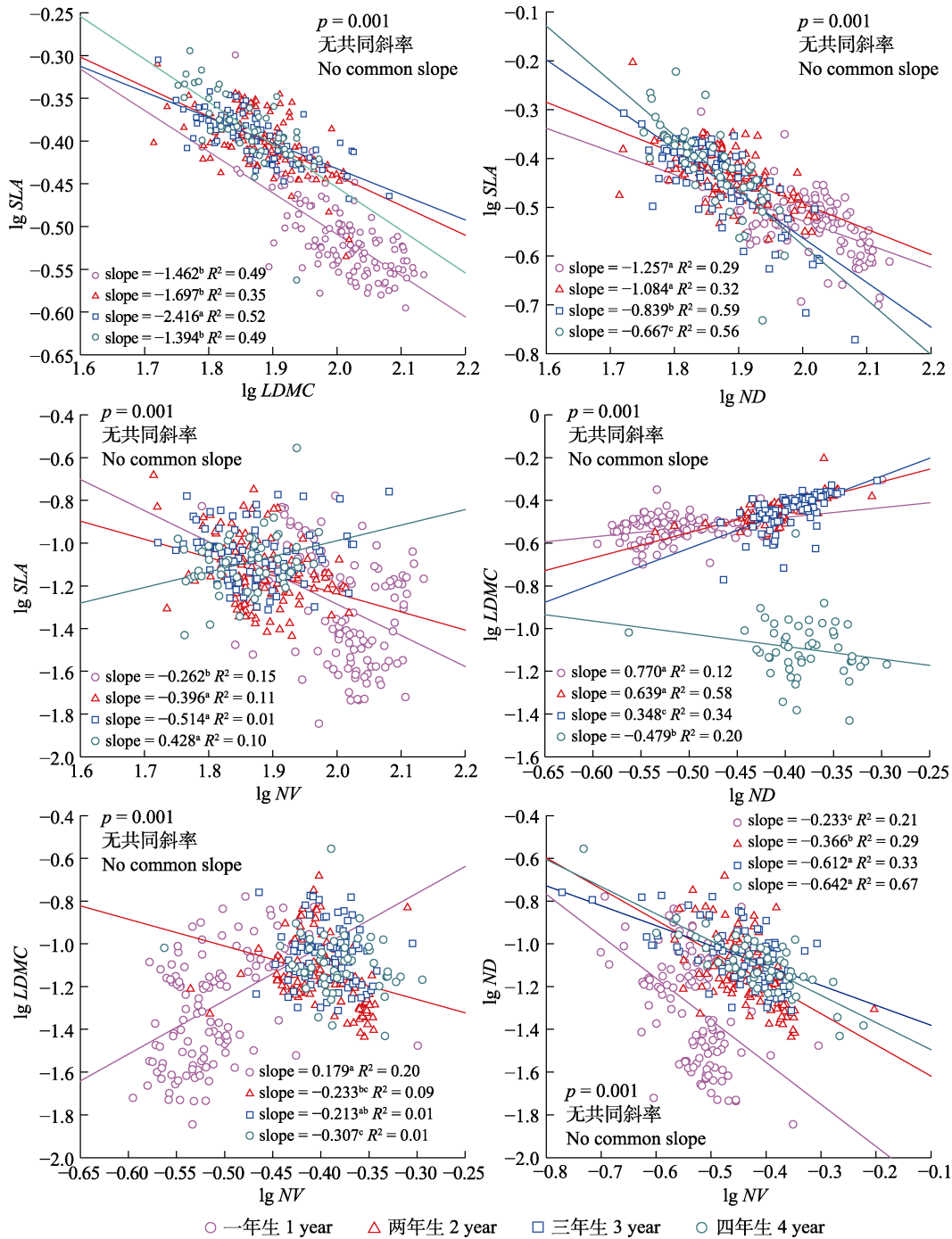


图5 针叶年龄对红松叶形态性状相关关系的影响。不同小写字母表示不同针叶年龄斜率之间有显著差异, 且实线代表回归显著, 显著性水平均为0.05。LDMC, 叶干物质含量; ND, 针叶密度; NV, 针叶体积; SLA, 比叶面积。

Fig. 5 Effects of needle age on correlations between leaf morphological traits of *Pinus koraiensis*. Different lowercase letters indicate that there were significant differences between the slopes of different needle ages. The solid lines indicate that the regressions were significant ($p < 0.05$). LDMC, leaf dry matter content; ND, needle density; NV, needle volume; SLA, specific leaf area.

高度(表1), 这与Reich等(1996)对欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)和挪威云杉(*Picea abies*)的研究结果相一致, 即未发现叶片性状与海拔高度显著相关, 可能是由于海拔对叶性状在物种间的变异影响更大, 而种内变异与地形、土壤水分利用率等微生境差异关联性更强(Hulshof & Swenson, 2010)。

王瑞丽等(2015)对中国东部南北样带的多植物调查分析后发现SLA和LDMC存在明显的纬度格局, 而在本研究中红松4个叶形态性状在不同纬度梯度虽大多有显著差异, 但并未表现出规律性(表2), 可能是前者研究区域范围的纬度跨度更大、气候条件差异显著导致的结果。本研究中穆棱样点的叶寿

命在4个样点中相对较长,但 SLA 值最小且与其他样点存在显著差异(表2),这与 SLA 值低则叶寿命长的普遍结论(Gratani & Bombelli, 2000; de la Riva *et al.*, 2016; Onoda *et al.*, 2017)相符合。Withington等(2006)基于全球数据也得到相似的结论,即具有厚叶、低 SLA 、低单位质量氮浓度和低光合速率的物种通常表现出较长的叶寿命。叶片具有较高的 SLA 通常单位叶面积所需的碳投资很少,生理上更活跃,所以低 SLA 的叶片具有较长的叶寿命可以在防御结构中每单位叶面积投入更多的碳,使它们更能抵御物理胁迫和食草动物啃食(Sakschewski *et al.*, 2015)。纬度最高的胜山样点红松的 NV 最小 ND 最大(表2),这可能是资源的生产能力和存储量受低温环境限制而不足,因此 NV 变小,红松叶片投资策略转向防御并选择了更保守的叶片性状来缓冲低温对生长的影响(Buzzard *et al.*, 2019),且 NV 的变异速率大于叶干质量增加的速率导致 ND 变大。

3.2 针叶年龄对叶形态性状的影响

针叶年龄对针长、针厚以及针叶总投影面积等性状有显著影响(Eimil-Fraga *et al.*, 2015),本研究结果强调了针叶年龄在解释红松叶形态性状变异中的重要地位(图2)。红松针叶的 SLA 随针叶年龄增加而减小(图3),这与以往研究结果(Anderegg *et al.*, 2018; Liu *et al.*, 2020)相符。植物通过合成不同化合物从而以不同化学成分和结构来分配能量(Villar & Merino, 2001),韧皮部的二次生长、薄壁组织细胞酚类衍生物的增加和碳汇减少(Kuusk *et al.*, 2018b; Gilmore *et al.*, 1995)都是导致 SLA 随针叶年龄增加而减小的重要原因。另外,叶片年龄尚小时维管束的体积较大进而叶片密度增大,也会导致 SLA 的变化(Grotkopp *et al.*, 2002)。 $LDMC$ 和 ND 均随针叶年龄增加而增大(图3),与Eimil-Fraga等(2015)和Kuusk等(2018a)对海岸松和意大利松(*Pinus pinea*)等树种的研究结果相符。 $LDMC$ 可以指示结构细胞含量与液体细胞含量(Kikuzawa & Lechowicz, 2011),对细胞壁投入更多以及老叶的代谢物沉积是 $LDMC$ 随针叶年龄增加而增大的主要原因(黄海侠等, 2013; Kuusk *et al.*, 2018b)。而叶片在年龄增加的过程中为了增加叶片韧性,空气占据的空间逐渐减小而木质化组织大量增加(Evans & Poorter, 2001; Kuusk *et al.*, 2018a; Poorter *et al.*, 2009),这可能是导致 ND 随针叶年龄增加而增大的重要原因。Kuusk等(2018b)的研究结

果表明幼年针叶的 NV 更小,本研究结果与之相符,但增加到一定程度后 NV 又有所下降,这可能是因为老叶不仅是常绿乔木的同化器官还是同化产物的贮藏器官(Suzuki & Takahashi, 2020),叶片年龄越大可利用资源存储越多,而叶片体积作为反映植物本身对资源利用能力的综合指标(王晓洁等, 2015),表现出随年龄增加而减小的趋势,说明了红松老叶对资源有效利用的能力下降。

叶经济谱性状很大程度上保留了各自独立响应表型变异驱动因素的能力,驱动因素的影响因尺度而异(Martin *et al.*, 2017)。作为叶经济谱的一个重要性状,很多研究已证明 SLA 对种内变异和环境普遍敏感(Messier *et al.*, 2017; Adler *et al.*, 2014)。 SLA 可塑性相对较大, $LDMC$ 的可塑性低于 SLA (表2),这与de la Riva等(2016)的研究结论相符。当年生叶片与所有龄级表现的可塑性大小不同,这可能是不同年龄针叶之间的光适应能力差异导致的,尤其是当年生针叶容易受日照强度影响做出适应性调整(Wyka *et al.*, 2007)。不同针叶年龄下响应策略不同也可能是叶片可塑性大小存在较大差异的原因,De Kroon等(2005)曾提出,在生长发育阶段植物做出的可塑性响应分别包括决定分生组织的营养或生殖去向以及对植物各部分尺寸和形状的调整,而在成熟阶段表达为诱导防御等。

当年生叶片与所有龄级叶片间的性状存在显著差异(表2),这与以往研究结论相符。Mediavilla和Escudero (2003)曾在叶片寿命与光合特性的线性关系中发现,用所有龄级平均值计算比当年生叶片数据得到的斜率更陡。黄海侠等(2013)也确定了当年生叶片的性状值较为发散,往年生叶片的性状值更为聚拢和稳定。导致这种差异的主要原因可能是叶片发育阶段的不同致使投资策略不同(Climent *et al.*, 2009),幼年叶片倾向于通过增大光合效率积累生物量,而成年叶片以支撑结构的投资为主,投资策略的调整可能是受叶片发育期间生长条件的影响(Gilmore *et al.*, 1995)而形成的响应机制。

3.3 纬度和针叶年龄对叶性状之间相关关系的影响

样点对叶性状变异及相关关系有一定的影响,尤其对由叶片构建期间的环境波动所决定的形态性状影响很大(Reich *et al.*, 1999; Martin *et al.*, 2017),而王瑞丽等(2015)的研究显示来源于样地间环境差异的叶功能属性的变异不到1/3。Anderegg等(2018)

对美国西北地区进行调查后发现, 地块级别的环境特征并不是种间、种内或性状间变异的强预测因子。本研究结果证明样点(纬度)是叶片种内性状变异的原因之一, 但对除NV以外其他3个性状变异的解释占比很小(图2)。

4个红松叶形态性状间均存在显著的二元相关关系(表3)。性状间的相关关系在长白山样点均强于其他3个样点(图4), 说明红松的叶形态性状在低纬度地区联系更紧密。*SLA*与*LDMC*在4个样点均表现出了显著负相关关系, 且在纬度最小的长白山样点处*LDMC*也最小而*SLA*较大(图4)。对于纬度不同的样点, 叶片为了适应生境的变化会截获更多的光以维持生存必需的生产, 叶片捕获光的效率越高*SLA*越大(Marshall & Monserud *et al.*, 2003), 而纬度越高需要应对低温环境增加的防御投资越多(Dong & Liu, 2017), 叶片在高纬度地区受养分匮乏和水分胁迫的影响, 低温条件下更易诱发叶片衰老从而细胞结构降解或解体(王厚领等, 2020), 营养物质转移以循环利用, 叶片的形态性状能够较好地反映这种植物适应环境变化所形成的生存对策。*LDMC*需要逐渐积累用来维持较长的叶寿命, 这可能是低纬度地区*SLA*较大而*LDMC*较小的原因。在不同纬度下NV与ND、*LDMC*并没有完全表现出普遍相关性, *LDMC*随ND的变异在纬度梯度上没有规律性但斜率大小差异显著(图4), 这体现了纬度对性状间相关性的重要影响。而性状间二元关系的差异可能受温度和降水共同影响或由不同区域的光照条件驱动, 多项研究证明光照条件对叶性状的影响很大甚至逆转普遍相关关系(Fajardo & Piper, 2011; Kikuzawa & Lechowicz, 2011; Wyka & Oleksyn, 2014)。*SLA*随NV、ND的变异速率在不同纬度差异较小(图4), 可能是由于*SLA*与叶肉细胞的密度和大小紧密相关通常协同应对温度变化(杨冬梅等, 2012), 自然选择在这个区域范围内权衡性状成本和收益选定了当前

环境的适应组合(Westoby & Wright, 2006)。本研究中的4个形态性状的共同变异不存在纬度格局, 体现了种内性状变异的复杂性。气候驱动一致的种内性状组合往往受到的是多种影响因素的共同胁迫, 未来对植物性状变异的研究需要更多关注各种生态因子的综合作用。

针叶年龄对形态性状相关性的变异速率存在显著影响(图5)。*SLA*与*LDMC*的负相关关系在针叶各个年龄均有体现, 且前3年变异速率持续增加, 这可能是由于*LDMC*不断积累的同时叶片含水率下降, 为了提高水分的利用效率叶片面积减小从而*SLA*下降(王晓洁等, 2015)。*SLA*、*LDMC*随ND的变异斜率均随针叶年龄的增加而减小(图5), Genet等(2010)研究认为这种? 随年龄增加而下降的生理机制主要原因是碳同化的减少, 碳水化合物作为维持生长早期储备和生存的关键物质, 在生长发育后期主要调用其前期储备导致碳同化逐渐减少。叶片的生化能力与针叶年龄的变化密切相关(Kuusik *et al.*, 2018b), 随叶片年龄增加叶肉扩散电导率会降低, 进而对叶片的光合作用产生消极影响, 这在一些常绿植物中已经得到验证(Niinemets *et al.*, 2005)。Wang等(2019)曾通过对5种不同松树的针叶进行解剖, 研究发现ND的变化是由叶肉和维管组织密度的变化及体积分数来驱动, 本研究中ND随NV的变异斜率大小与针叶年龄呈正相关关系(图5), 说明针叶年龄的增加推动了这种驱动。性状间的二元关系在4年生时会发生变化或者变异速率有差异, 这可能是由于叶片趋于成熟时对环境变化的响应能力越来越差(黄海侠等, 2013), 从而叶片的生长发育受到抑制, 倾向于向更稳定的状态发展。

4 结论

本研究重点分析了红松叶形态性状对针叶年龄的依赖性以及性状共变如何受纬度梯度和针叶年龄的调控。结果显示, 区域范围内红松的叶寿命存在显著差异, 体现了不同纬度下植物生长机制对资源有限的环境做出的响应。红松叶形态性状*SLA*、*LDMC*、*ND*和*NV*均随针叶年龄的变化而变化, 强调了针叶年龄是红松叶性状变异的主要来源。性状间二元相关关系显著, 纬度对性状间的相关性产生了显著影响, 反映了红松叶性状为适应环境变化而使其生态策略做出调整。性状间的相关性随针叶年龄

表3 红松叶性状间的相关关系

Table 3 Correlation among leaf traits of *Pinus koraiensis* (** $p < 0.01$)

叶性状 Leaf traits	lg <i>SLA</i>	lg <i>LDMC</i>	lg <i>ND</i>
lg <i>LDMC</i>	-0.84**		
lg <i>ND</i>	-0.76**	0.69**	
lg <i>NV</i>	-0.45**	0.43**	-0.14**

LDMC, 叶干物质含量; *ND*, 针叶密度; *NV*, 针叶体积; *SLA*, 比叶面积。
LDMC, leaf dry matter content; *ND*, needle density; *NV*, needle volume; *SLA*, specific leaf area.

变化表现出了不同的变异规律, 说明红松叶性状的资源利用策略存在年龄间的差异。因此, 通过分析纬度和针叶年龄对性状种内变异的影响有利于更好地预测植物对资源和环境变化的响应机制。

参考文献

- Adler PB, Salguero-Gómez R, Compagnoni A, Hsu JS, Ray-Mukherjee J, Mbeau-Ache C, Franco M (2014). Functional traits explain variation in plant life history strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 740–745.
- Anderegg LDL, Berner LT, Badgley G, Sethi ML, Law BE, HilleRisLambers J (2018). Within-species patterns challenge our understanding of the leaf economics spectrum. *Ecology Letters*, 21, 734–744.
- Buzzard V, Michaletz ST, Deng Y, He ZL, Ning DL, Shen LN, Tu QC, van Nostrand JD, Voordeckers JW, Wang JJ, Weiser MD, Kaspari M, Waide RB, Zhou JZ, Enquist BJ (2019). Continental scale structuring of forest and soil diversity via functional traits. *Nature Ecology & Evolution*, 3, 1298–1308.
- Carlson JE, Holsinger KE (2012). Developmental plasticity in *Protea* as an evolutionary response to environmental clines in the Cape Floristic Region. *PLOS ONE*, 7, e52035. DOI: 10.1371/journal.pone.0052035.
- Chen FS, Niklas KJ, Chen GS, Guo DL (2012). Leaf traits and relationships differ with season as well as among species groupings in a managed Southeastern China forest landscape. *Plant Ecology*, 213, 1489–1502.
- Climont J, Silva FCE, Chambel MR, Pardos M, Almeida MH (2009). Freezing injury in primary and secondary needles of mediterranean pine species of contrasting ecological niches. *Annals of Forest Science*, 66, 407–407.
- De Frenne P, Graae BJ, Rodríguez-Sánchez F, Kolb A, Chabreire O, Decocq G, De Kort H, De Schrijver A, Diekmann M, Eriksson O, Gruwez R, Hermy M, Lenoir J, Plue J, Coomes DA, Verheyen K (2013). Latitudinal gradients as natural laboratories to infer species' responses to temperature. *Journal of Ecology*, 101, 784–795.
- De Kroon H, Huber H, Stuefer JF, van Groenendael JM (2005). A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 166, 73–82.
- de la Riva EG, Olmo M, Poorter H, Uberta JL, Villar R (2016). Leaf mass per area (LMA) and its relationship with leaf structure and anatomy in 34 Mediterranean woody species along a water availability gradient. *PLOS ONE*, 11, e0148788.
- Dong YC, Liu YH (2017). Response of Korean pine's functional traits to geography and climate. *PLOS ONE*, 12, e0184051. DOI: 10.1371/journal.pone.0184051.
- Eimil-Fraga C, Sánchez-Rodríguez F, Álvarez-Rodríguez E, Rodríguez-Soalleiro R (2015). Relationships between needle traits, needle age and site and stand parameters in *Pinus pinaster*. *Trees*, 29, 1103–1113.
- Evans JR, Poorter H (2001). Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell & Environment*, 24, 755–767.
- Fajardo A, Piper FI (2011). Intraspecific trait variation and covariation in a widespread tree species (*Nothofagus pumilio*) in southern Chile. *New Phytologist*, 189, 259–271.
- Genet H, Breda N, Dufrene E (2010). Age-related variation in carbon allocation at tree and stand scales in beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) using a chronosequence approach. *Tree Physiology*, 30, 177–192.
- Gilmore DW, Seymour RS, Halteman WA, Greenwood MS (1995). Canopy dynamics and the morphological development of *Abies balsamea*: effects of foliage age on specific leaf area and secondary vascular development. *Tree Physiology*, 15, 47–55.
- Gratani L, Bombelli A (2000). Correlation between leaf age and other leaf traits in three Mediterranean maquis shrub species: *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia* and *Cistus incanus*. *Environmental and Experimental Botany*, 43, 141–153.
- Grotkopp E, Rejmánek M, Rost TL (2002). Toward a causal explanation of plant invasiveness: seedling growth and life-history strategies of 29 pine (*Pinus*) species. *The American Naturalist*, 159, 396–419.
- Han QM, Kawasaki T, Nakano T, Chiba Y (2008). Leaf-age effects on seasonal variability in photosynthetic parameters and its relationships with leaf mass per area and leaf nitrogen concentration within a *Pinus densiflora* crown. *Tree Physiology*, 28, 551–558.
- He D, Yan ER (2018). Size-dependent variations in individual traits and trait scaling relationships within a shade-tolerant evergreen tree species. *American Journal of Botany*, 105, 1165–1174.
- Huang HX, Yang XD, Sun BW, Zhang ZH, Yan ER (2013). Variability and association of leaf traits between current-year and former-year leaves in evergreen trees in Tiantong, Zhejiang, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 912–921. [黄海侠, 杨晓东, 孙宝伟, 张志浩, 阎恩荣 (2013). 浙江天童常绿植物当年生与往年生叶片性状的变异与关联. 植物生态学报, 37, 912–921.]
- Hughes SW (2005). Archimedes revisited: a faster, better, cheaper method of accurately measuring the volume of small objects. *Physics Education*, 40, 468–474.
- Hulshof CM, Swenson NG (2010). Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. *Functional Ecology*, 24, 217–223.

- Kayama M, Sasa K, Koike T (2002). Needle life span, photosynthetic rate and nutrient concentration of *Picea glehnii*, *P. jezoensis* and *P. abies* planted on serpentine soil in northern Japan. *Tree Physiology*, 22, 707–716.
- Kikuzawa K, Lechowicz MJ (2011). *Theories of Leaf Longevity*. *Ecological Research Monographs*. Springer, Tokyo. 41–56.
- Kuusk V, Niinemets Ü, Valladares F (2018a). A major trade-off between structural and photosynthetic investments operative across plant and needle ages in three Mediterranean pines. *Tree Physiology*, 38, 543–557.
- Kuusk V, Niinemets Ü, Valladares F (2018b). Structural controls on photosynthetic capacity through juvenile-to-adult transition and needle ageing in Mediterranean pines. *Functional Ecology*, 32, 1479–1491.
- Li MH, Kräuchi N, Dobbertin M (2006). Biomass distribution of different-aged needles in young and old *Pinus cembra* trees at highland and lowland sites. *Trees*, 20, 611–618.
- Liu ZL, Hikosaka K, Li FR, Jin GZ (2020). Variations in leaf economics spectrum traits for an evergreen coniferous species: tree size dominates over environment factors. *Functional Ecology*, 34, 458–467.
- Liu ZL, Jin GZ, Zhou M (2014). Measuring seasonal dynamics of leaf area index in a mixed conifer-broadleaved forest with direct and indirect methods. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 843–856. [刘志理, 金光泽, 周明 (2014). 利用直接法和间接法测定针阔混交林叶面积指数的季节动态. *植物生态学报*, 38, 843–856.]
- Marshall JD, Monserud RA (2003). Foliage height influences specific leaf area of three conifer species. *Canadian Journal of Forest Research*, 33, 164–170.
- Martin AR, Rapidel B, Roupsard O, van den Meersche K, de Melo Virginio Filho E, Barrios M, Isaac ME (2017). Intraspecific trait variation across multiple scales: the leaf economics spectrum in coffee. *Functional Ecology*, 31, 604–612.
- Mediavilla S, Escudero A (2003). Photosynthetic capacity, integrated over the lifetime of a leaf, is predicted to be independent of leaf longevity in some tree species. *New Phytologist*, 159, 203–211.
- Mediavilla S, Herranz M, González-Zurdo P, Escudero A (2014). Ontogenetic transition in leaf traits: a new cost associated with the increase in leaf longevity. *Journal of Plant Ecology*, 7, 567–575.
- Messier J, McGill BJ, Enquist BJ, Lechowicz MJ (2017). Trait variation and integration across scales: Is the leaf economic spectrum present at local scales? *Ecography*, 40, 685–697.
- Niinemets Ü (2015). Is there a species spectrum within the world-wide leaf economics spectrum? Major variations in leaf functional traits in the Mediterranean sclerophyll *Quercus ilex*. *New Phytologist*, 205, 79–96.
- Niinemets Ü, Cescatti A, Rodeghiero M, Tosens T (2005). Leaf internal diffusion conductance limits photosynthesis more strongly in older leaves of Mediterranean evergreen broad-leaved species. *Plant, Cell & Environment*, 28, 1552–1566.
- Onoda Y, Wright IJ, Evans JR, Hikosaka K, Kitajima K, Niinemets Ü, Poorter H, Tosens T, Westoby M (2017). Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. *New Phytologist*, 214, 1447–1463.
- Osada N, Nabeshima E, Hiura T (2015). Geographic variation in shoot traits and branching intensity in relation to leaf size in *Fagus crenata*: a common garden experiment. *American Journal of Botany*, 102, 878–887.
- Paradis E, Claude J, Strimmer K (2004). APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289–290.
- Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, Wright IJ, Villar R (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182, 565–588.
- R Core Team (2017). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, Vose JM, Gresham C, Volin JC, Bowman WD (1999). Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 80, 1955–1969.
- Reich PB, Oleksyn J, Modrzyński J, Tjoelker MG (1996). Evidence that longer needle retention of spruce and pine populations at high elevations and high latitudes is largely a phenotypic response. *Tree Physiology*, 16, 643–647.
- Robakowski P, Bieliniński E (2017). Needle age dependence of photosynthesis along a light gradient within an *Abies alba* crown. *Acta Physiologiae Plantarum*, 39, 1–12.
- Sakschewski B, von Bloh W, Boit A, Rammig A, Kattge J, Poorter L, Peñuelas J, Thonicke K (2015). Leaf and stem economics spectra drive diversity of functional plant traits in a dynamic global vegetation model. *Global Change Biology*, 21, 2711–2725.
- Suzuki R, Takahashi K (2020). Effects of leaf age, elevation and light conditions on photosynthesis and leaf traits in saplings of two evergreen conifers, *Abies veitchii* and *A. mariesii*. *Journal of Plant Ecology*, 13, 460–469.
- Thomas HJD, Bjorkman AD, Myers-Smith IH, Elmendorf SC, Kattge J, Diaz S, Vellend M, Blok D, Cornelissen JHC, Forbes BC, Henry GHR, Hollister RD, Normand S, Prevéy JS, Rixen C, *et al.* (2020). Global plant trait relationships extend to the climatic extremes of the tundra biome. *Nature Communications*, 11, 1351. DOI: 10.1038/s41467-020-15014-4.
- Villar R, Merino J (2001). Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. *New Phytologist*, 151, 213–226.

- Wang HL, Zhang Y, Xia XL, Yin WL, Guo HW, Li ZH (2020). Research advances in leaf senescence of woody plants. *Scientia Sinica (Vitae)*, 50, 196–206. [王厚领, 张易, 夏新莉, 尹伟伦, 郭红卫, 李中海 (2020). 木本植物叶片衰老研究进展. *中国科学: 生命科学*, 50, 196–206.]
- Wang N, Palmroth S, Maier CA, Domec JC, Oren R (2019). Anatomical changes with needle length are correlated with leaf structural and physiological traits across five *Pinus* species. *Plant, Cell & Environment*, 42, 1690–1704.
- Wang RL, Yu GR, He NP, Wang QF, Zhao N, Xu ZW (2015). Latitudinal patterns and influencing factors of leaf functional traits in Chinese forest ecosystems. *Acta Geographica Sinica*, 70, 1735–1746. [王瑞丽, 于贵瑞, 何念鹏, 王秋凤, 赵宁, 徐志伟 (2015). 中国森林叶片功能属性的纬度格局及其影响因素. *地理学报*, 70, 1735–1746.]
- Wang XJ, Zhang K, Xiao D, Hou JH (2015). Leaf traits and their interrelationships of main plant species in Liangshui natural broadleaved Korean pine mixed forest. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 35(9), 52–58. [王晓洁, 张凯, 肖迪, 侯继华 (2015). 凉水天然红松阔叶混交林主要植物叶片性状相互关系研究. *中南林业科技大学学报*, 35(9), 52–58.]
- Westoby M, Wright IJ (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 261–268.
- Withington JM, Reich PB, Oleksyn J, Eissenstat DM (2006). Comparisons of structure and life span in roots and leaves among temperate trees. *Ecological Monographs*, 76, 381–397.
- Wright IJ, Cannon K (2001). Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. *Functional Ecology*, 15, 351–359.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, *et al.* (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Wyka T, Robakowski P, Żytkowiak R (2007). Leaf age as a factor in anatomical and physiological acclimative responses of *Taxus baccata* L. needles to contrasting irradiance environments. *Photosynthesis Research*, 95, 87–99.
- Wyka TP, Oleksyn J (2014). Photosynthetic ecophysiology of evergreen leaves in the woody angiosperms: a review. *Dendrobiology*, 72, 3–27.
- Yang DM, Zhang JJ, Zhou D, Qian MJ, Zheng Y, Jin LM (2012). Leaf and twig functional traits of woody plants and their relationships with environmental change: a review. *Chinese Journal of Ecology*, 31, 702–713. [杨冬梅, 章佳佳, 周丹, 钱敏杰, 郑瑶, 金灵妙 (2012). 木本植物茎叶功能性状及其关系随环境变化的研究进展. *生态学杂志*, 31, 702–713.]
- Zeng RQ, Zhao JG, Liu YZ, Chen GP, Xian JR (2018). Long-term warming effects on leaf traits of different-aged needles of *Abies faxoniana* seedlings in a treeline ecotone in western Sichuan. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 4008–4017. [曾瑞琪, 赵家国, 刘银占, 陈国鹏, 鲜骏仁 (2018). 川西林线交错带岷江冷杉幼苗异龄叶形态对长期模拟增温的响应. *生态学报*, 38, 4008–4017.]
- Zhang L, Luo TX (2004). Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits. *Acta Phytocologica Sinica*, 28, 844–852. [张林, 罗天祥 (2004). 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展. *植物生态学报*, 28, 844–852.]
- Zotz G, Wilhelm K, Becker A (2011). Heteroblasty—A review. *The Botanical Review*, 77, 109–151.

特邀编委: 赵长明 责任编辑: 李 敏