

刘爱林, 张往祥, 刘陈好, 等. 7 种樟科植物叶功能性状及其对土壤因子的响应 [J]. 福建农业学报, 2023, 38 (12): 1428–1436.

LIU A L, ZHANG W X, LIU C Y, et al. Functional Properties and Relationship with Soil of Leaves on 7 Varieties of Lauraceae [J]. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2023, 38 (12): 1428–1436.

7 种樟科植物叶功能性状及其对土壤因子的响应

刘爱林¹, 张往祥^{1*}, 刘陈好², 高亮³, 杨晓倩¹, 周婷^{4*}, 崔珺⁵

(1. 南京林业大学林草学院, 江苏 南京 210037; 2. 东北林业大学林学院, 黑龙江 哈尔滨 150040; 3. 福建农林大学林学院, 福建 福州 350028; 4. 江苏省中国科学院植物研究所/南京中山植物园/江苏省植物资源研究与利用重点实验室, 江苏 南京 210014; 5. 黄山学院, 安徽 黄山 245001)

摘要:【目的】植物叶片是生物环境变化的指示器, 研究叶功能性状可以深入探究植物自身的调节机制, 为选择适宜的地区树种栽培提供参考。【方法】以黄山学院校园内 7 种樟科植物: 香樟 (*Cinnamomum camphora*)、天竺桂 (*Cinnamomum japonicum*)、紫楠 (*Phoebe sheareri*)、乌药 (*Lindera aggregata*)、山胡椒 (*Lindera glauca*)、檫木 (*Sassafras tzumu*) 和浙江楠 (*Phoebe chekiangensis*) 为试材, 对其叶片长、宽、鲜重、干重、SPAD 值、叶面积及相应的土壤指标进行测定, 并计算叶形指数、比叶面积、比叶质量和叶干物质含量, 比较探究同科不同种间植物叶片功能的差异性, 同时分析各叶功能性状间以及性状和土壤因子间的相关性。【结果】①紫楠和浙江楠虽在外观形态上表现相似, 但紫楠的叶功能性状均值普遍大于浙江楠, 且浙江楠种内叶功能性状变异系数 (*CV*) 为 0%~10%; ②乌药和山胡椒虽同为林下栽培, 但乌药叶片 SPAD 值、叶干物质含量显著高于山胡椒, 而山胡椒的比叶面积、叶面积却显著高于乌药; ③檫木属落叶乔木, 其变异系数普遍高于其他常绿树种; ④各叶功能性状间及与土壤因子间呈现出显著相关性, 其中土壤电导率与比叶质量的相关性最强 ($R^2=0.6463$)。【结论】不同种的樟科植物在相同生境下会形成不同的响应机制, 落叶树种依赖“高效-瞬时型”效应, 而常绿树种依赖“稳定-持久型”效应; 植物叶功能性状是鉴定树种的手段之一, 可用来辨别外形相似的 2 个树种; 浙江楠为外来引种, 其叶功能性状变异系数在种内较低, 通过多年观测能在生长期正常开花结实, 因此可视为引种成功; 此外在实际生产中通过监控土壤电导率能有效反应植物叶片比叶质量的高低变化。

关键词: 樟科植物; 叶功能性状; 土壤因子; 差异性; 相关性

中图分类号: S718.5

文献标志码: A

文章编号: 1008-0384 (2023) 12-1428-09

Functional Properties and Relationship with Soil of Leaves on 7 Varieties of Lauraceae

LIU Ailin¹, ZHANG Wangxiang^{1*}, LIU Chenyu², GAO Liang³, YANG Xiaoqian¹, ZHOU Ting^{4*}, CUI Jun⁵

(1. College of Forestry, Nanjing Forestry University, Nanjing, Jiangsu 210037, China; 2. College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin, Heilongjiang 150040, China; 3. College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou, Fujian 350028, China; 4. Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences/Nanjing Botanical Garden Mem. Sun Yat-Sen/Jiangsu Key Laboratory for the Research and Utilization of Plant Resources, Nanjing, Jiangsu 210014, China; 5. Huangshan University, Huangshan, Anhui 245001, China)

Abstract: 【Objective】Reflecting environmental conditions, the functional properties of plant leaves were analyzed to understand the regulation mechanisms to improve forestation. 【Method】Length, width, area, fresh and dry weights, and SPAD of leaves on *Cinnamomum camphora*, *Cinnamomum japonicum*, *Phoebe sheareri*, *Lindera aggregata*, *Lindera glauca*, *Sassafras tzumu*, and *Phoebe chekiangensis* at the campus of Huangshan University were measured to derive the indexes,

收稿日期: 2023-08-02 修回日期: 2023-10-12

作者简介: 刘爱林 (2000—), 女, 硕士研究生, 主要从事观赏植物应用研究, E-mail: ailin@njfu.edu.cn

* 通信作者: 张往祥 (1965—), 男, 博士, 教授, 主要从事观赏植物应用研究, E-mail: malus2011@163.com; 周婷 (1992—), 女, 博士, 助理研究员, 主要从事观赏植物应用研究, E-mail: tingzhou689@cnbg.net

基金项目: 安徽省高校自然科学研究一般项目 (KJHS2019B13)

specific area, mass per area, and dry matter content of them. Properties of the soils on which the plants grew were tested to correlate with the leaf functional traits using the single factor analysis of variance and multiple comparisons. 【Result】 ① *P. sheareri* was morphologically like *P. chekiangensis* but generally scored higher on the functional indicators with a coefficient of variation in the range of $0 \leq CV \leq 10\%$. ② *L. aggregata* had significantly higher leaf SPAD and dry matters content but lower specific area and area than *L. glauca*. ③ Deciduous *S. tzumu* was generally higher than evergreens on the coefficient of variation. ④ Soil conductivity was extremely significantly correlated with the leaf mass per area of the trees grown on the land with an $R^2 = 0.646$. 3. 【Conclusion】 Various Lauraceae plants grown on similar habitats differed in response to environmental conditions. Deciduous trees responded to the changes "effectively and transiently", while evergreens "stably and persistently". The functional properties of the leaves on a plant could be used to distinguish species with a similar outward appearance. Showing a low coefficient of variation on the leaf functional traits and consistent flowering and fruiting in the years of observation, *P. chekiangensis* was considered a choice candidate for forestation. In a forest, the electrical conductivity of the soil could be monitored to effectively predict the changes in leaf mass per area of the trees.

Key words: Lauraceae; plant leaf functional traits; soil indicators; difference; correlation

0 引言

【研究意义】在自然生境中，叶片作为与外界环境通讯的“外交官”，通过自身调节会对气候变化做出响应，这种以叶器官体现植物适应性变化的参数叫做植物的叶功能性状^[1, 2]。樟科（Lauraceae）树种资源丰富，全世界约有 45 个属，2000~2500 个种。长期以来，有关樟科植物的生态、经济效益研究主要集中于木材结构^[3]、药用^[4]、油料香料^[5]等，但在叶功能性状方面的研究较少，因此对樟科树种进行叶功能性状分析，可进一步为树种栽培提供理论指导。【前人研究进展】近 20 年来，国内外学者对植物叶功能性状开展大量研究，研究范围广，主要集中于以下方面：①植被类型。由建群种生活型相同或相似、且生态学特性一致的植物组成的群落称为植被类型，包括常绿阔叶林、热带雨林、草原植被等多种类型。在植物叶功能性状研究上，多数学者对森林植被^[6]、荒漠植被^[7]、草甸^[8]、湿生草本群落^[9]等深入研究，发现不同植被类型不仅在物种多样性和土壤理化性质上存在差异，植物叶功能性状也发生了巨大变化^[10, 11]，如我国南亚热带常绿林优势树种的水力安全系数更高于热带干旱森林及地中海地区植物，更能抵抗水分胁迫的危害^[12]。②环境梯度。在气候^[13]、海拔^[14]、水盐^[15]等梯度下植物叶功能性状呈现差异，且极端环境胁迫对植物叶功能性状产生影响，如盐碱胁迫对三江藨草（*Scirpus nipponicus*）幼苗生长、生物量积累及分配产生显著影响，湿地土壤的碱化比盐渍化对三江藨草的生长更为不利^[16]；干旱胁迫会引起梭梭（*Haloxylon ammodendron*）和骆驼刺（*Alhagi sparsifolia*）功能性状的差异，但是其变化趋势不同^[17]。③时间尺度。伴随林木生长与季节更替，植物功能性状会发生改变^[18-19]，如植物从营养生长转向生殖生长会通过叶功能性状

的转变以满足自身需求^[20]。④引种驯化。不同地区栽培同种植物，因环境条件差异，植物叶功能性状在驯化过程中会发生改变^[21-23]，如在光照充足的环境下，常绿植物为适应会表现为叶子变薄、机械抗性降低的特征^[22]。此外，叶功能性状不是作为独立部分反应环境变化，而是与土壤间存在某种关联，如土壤有机碳和全磷含量会成为影响不同林龄马尾松叶功能性状的主要土壤因子^[19]；土壤电导率随土壤水分的增加呈线性降低，在土壤含盐量越小的条件下，土壤电导率随水分含量的变化速率越大，而将电导率控制在合理范围内也可保证番茄高产^[24]。因此，探究植物叶功能性状还应与土壤因子关联才能更准确地把握其适应机制，最大程度发挥树种价值^[25]。【本研究切入点】了解樟科植物叶功能性状特征及其对土壤因子的响应，可揭示植物体内养分循环和环境适应机制，对樟科植物的产业化开发与利用具有重要的推动与指导意义^[26]。目前对樟科植物的研究，主要集中在内涵物质提取、病虫害、基因表达和系统发育等方面，而在其叶功能性状上鲜有报道。【拟解决的关键问题】本试验选取了黄山学院校园内的 7 个樟科植物材料：香樟（*Cinnamomum camphora*）、天竺桂（*Cinnamomum japonicum*）、紫楠（*Phoebe sheareri*）、乌药（*Lindera aggregata*）、山胡椒（*Lindera glauca*）、檫木（*Sassafras tzumu*）和浙江楠（*Phoebe chekiangensis*），测定其叶功能性状和生境下的土壤指标，探究各功能性状间的差异和相关性，与土壤因子相关联探究其响应机制，以期为实际生产提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

试验研究区域位于安徽省黄山市屯溪区西海路

39 号黄山学院率水校区校园内，地处东经 118°17′，北纬 29°41′，占地面积约为 66.6 hm²，属亚热带季风气候，雨量充沛，四季分明，年平均气温 15.5 ℃，平均降水量 1670 mm，最高可达 2 708 mm。土壤主

要为黄壤，成土母岩主要是花岗岩。

1.2 试验材料

试验材料均来自于黄山学院校园内，所选树种均进入成年期（表 1）。

表 1 树种简介
Table 1 Information on various *Lauraceae* species

树种名称 Name	生长类型 Growth form	树龄 Tree age/a	种植区域 Planting region	说明 Note
香樟 <i>C. camphora</i>	常绿树种 evergreen tree	17	行道 Pedestrian area	本土树种 Native trees
天竺桂 <i>C. japonicum</i>	常绿树种 evergreen tree	12	行道 Pedestrian area	本土树种 Native trees
紫楠 <i>P. shearerii</i>	常绿树种 evergreen tree	18	行道 Pedestrian area	本土树种 Native trees
乌药 <i>L. aggregata</i>	常绿树种 evergreen tree	10	游憩区 Recreation area	本土树种 Native trees
山胡椒 <i>L. glauca</i>	落叶树种 deciduous tree	8	游憩区 Recreation area	本土树种 Native trees
檫木 <i>S. tzumu</i>	落叶树种 deciduous tree	26	游憩区 Recreation area	本土树种 Native trees
浙江楠 <i>P. chekiangensis</i>	常绿树种 evergreen tree	16	教学科研区 Teaching research department	引种 Introduction

1.3 试验设计

2021 年 4 月中下旬在研究区内进行采样。该试验每个树种设置 3 个区组，每个区组栽植 5 棵树，在每棵树的向阳位置采摘生长良好、无明显病虫害的 3 片叶片放入冰盒内保鲜，后于室内挑选 30 枚叶片分为 6 组，每组 5 片，进行性状指标的测定。且各树种在每区组内测定 2 份土壤指标。

1.4 测定内容与方法

1.4.1 叶片形态指标测定

叶长：将叶片用擦拭干净的直尺和三角尺平整压住，用数显式游标卡尺沿着叶中脉从叶基部到叶尖测量叶片的最长处获得叶长，精度为 0.01，单位为 cm；

叶宽：将叶片用擦拭干净的直尺和三角尺平整压住，用数显式游标卡尺测定叶片的最宽处获得叶宽，精度为 0.01，单位为 cm；

叶面积：采用托普 CI-203 活体叶面积仪扫描叶基部到叶尖与叶缘围成的面积得到叶面积，精度为 0.01，单位为 cm²；

叶片 SPAD 值：由于植物叶片 SPAD 值与叶绿素含量呈显著正相关关系，可用叶片 SPAD 值的大小表示叶绿素含量高低^[27]。叶片 SPAD 值用叶绿素含量测定仪（SPAD502）测定每片叶片靠近叶中脉的 1/3 处位置，重复 3 次，取均值得叶片 SPAD 值。

叶鲜重：以 5 片叶片为一组放于电子分析天平测量鲜重，精度为 0.01，单位为 g；

叶干重：将叶片放在电热恒温鼓风干燥箱进行

60 ℃ 烘干 48 h 以上至恒重，后以 5 片叶片为一组放于电子分析天平测量干重，精度为 0.01，单位为 g；

叶形指数、比叶面积（cm²·g⁻¹）、比叶质量（g·cm⁻²）和叶干物质含量（%）计算公式如下：

叶形指数=叶长/叶宽
比叶面积=叶面积/叶干重
比叶质量=叶干重/叶面积
叶干物质含量=叶干重/叶鲜重×100%

本试验中各叶功能性状的波动情况采用变异系数（CV）来表示，0%< CV≤20% 表示变异程度较小，20%<CV≤50% 表示变异程度中等，CV>50% 以上表示变异程度较大^[28]。

1.4.2 土壤指标的测定

2021 年 4 月中下旬在每个树种的每个区组内采用 WET-2 土壤三参测定仪测定土壤温度、土壤湿度及土壤电导率（EC），各树种每个区组内测定 2 组数据，共计 6 组土壤指标值，取其均值。

1.5 数据处理

利用 Excel 2008 和 SPSS 24.0 对数据进行处理分析，采用单因素方差分析和 LSD 多重比较探究叶功能间的差异性，运用 Origin 2022 采用 Person 相关性探究叶功能间及与土壤间相关性。

2 结果与分析

2.1 7 种樟科植物叶功能性状分异特征分析

对叶功能性状进行结果分析，结果如表 2 所示，其中叶面积、比叶面积和叶干物质含量的极差

值较大，分别为 54.29 cm²、511.12 cm²·g⁻¹ 和 43.81%；而叶干重和比叶质量的极差值较小，分别为 0.73 g、0.016 1 g·cm⁻²。变异系数结果表明，CV>50% 的叶功能性状有叶鲜重（56.13%）、叶干重（63.29%）、比叶质量（50.34%）和比叶面积（75.56%）；0%<CV≤20% 的性状有叶宽（19.23%）、叶片 SPAD 值（18.39%）；其余叶功能性状变异系数均在为 20%<CV≤50%。

表 2 叶功能性状分异特征
Table 2 Characteristic differentiations on leaf functional traits

功能性状 Functional trait	均值±标准差 Mean ± standard deviation	中位数 Median value	最小值 Minimum value	最大值 Maximum value	变异系数 Coefficient of variation/%	F 值 F value
叶长 Leaf length/cm	10.42±2.62	10.32	6.33	17.06	25.15	33.52**
叶宽 Leaf width/cm	4.49±0.86	4.28	3.10	6.04	19.23	11.49**
叶鲜重 Leaf fresh weight/g	0.58±0.33	0.60	0.10	1.49	56.13	60.05**
叶干重 Leaf dry weight/g	0.27±0.17	0.30	0.04	0.77	63.29	63.60**
叶面积 Leaf area/cm ²	30.59±12.87	27.45	13.75	68.04	42.08	23.53**
叶片 SPAD 值 Leaf SPAD values	41.55±7.64	42.56	24.02	51.12	18.39	52.24**
叶形指数 Leaf index	2.36±0.59	2.18	1.49	3.83	25.19	34.61**
比叶质量 Leaf mass per area/(g·cm ⁻²)	0.009 0±0.004 5	0.010 3	0.001 8	0.017 9	50.34	130.29**
比叶面积 Specific leaf area/(cm ² ·g ⁻¹)	164.76±124.49	97.50	55.88	567.00	75.56	36.30**
叶干物质含量 Leaf dry matter content/%	45.61±9.80	47.84	19.74	63.55	21.48	8.37**

**表示各性状在种间差异显著。
** indicates that the traits differ significantly between species.

对 7 种樟科植物的 10 个叶功能性状进行方差分析和多重比较，发现各性状在种间存在显著差异，结果如表 3 所示。紫楠的叶长（15.28±1.35）cm、叶宽（5.45±0.53）cm、叶面积（54.19±10.43）cm²、叶鲜重（1.17±0.23）g、叶干重（0.57±0.13）g，表现为种间最大；天竺兰的叶形指数（3.35±0.54）和比叶质量（0.015 9±0.001 3）g·cm⁻² 为种间最大值；在叶片 SPAD 值方面，种间最大值的树种为香樟（49.09±1.58）；在比叶面积方面，檫木（357.01±127.04）cm²·g⁻¹ 为最大值；而乌药的叶干物质含量（0.53±0.06）% 在 7 种樟科植物间表现优异。此外从种内的叶功能性状变异系数看，檫木作为落叶乔木比其他常绿树种在各功能性状间都呈现出较高的变异系数值（20%<CV<50%），引种树种浙江楠所有功能性状的变异系数为 0%<CV≤10%。

2.2 叶功能性状间相关性分析

为探究各叶功能性状间的相关性，进行 Pearson 双变量相关性分析，结果由图 1 所示。结果表明各性状之间都呈现出一定的相关性，在叶功能性状之间，以 r 的绝对值大于 0.700 作为临界值发现：叶面积与叶长（0.898）、叶宽（0.772）呈极显

著正相关关系；叶鲜重与叶长（0.854）、叶面积（0.719）呈极显著正相关关系；比叶面积与叶片 SPAD（-0.725）、比叶质量（-0.883）、叶干物质含量（-0.813）呈极显著负相关关系；叶干重与叶长（0.776）、叶鲜重（0.961）呈极显著正相关关系；比叶质量与叶片 SPAD（0.794）、叶干重（0.705）呈极显著正相关关系。

2.3 叶功能性状与土壤因子线性回归分析

相关性分析结果（图 1）可看出在土壤因子中主要为土壤 EC 值与叶功能性状间呈现出较强的相关性，其中与叶宽、叶干重、叶片 SPAD、叶形指数、比叶质量、比叶面积和叶干物质含量呈现出极显著相关关系，为进一步描述其变化趋势，运用 Origin 2022 作图分析，结果见图 2。结果表明土壤 EC 值与叶功能性状呈现出线性相关，从决定系数 R² 大小可看出土壤 EC 值影响叶功能性状程度的高低顺序为：比叶质量>叶片 SPAD>比叶面积>叶形指数>叶干物质含量>叶干重>叶宽。除叶宽、比叶面积随 EC 值增加表现出下降的负相关趋势外，其余性状均与其呈现向上增长的趋势。说明土壤 EC 值主要影响着比叶质量，在实际生产中可通过调控土壤电导率

表 3 7 种樟科植物种间叶功能性状分异特征
Table 3 Characteristic differentiations on leaf functional traits of 7 species of Lauraceae

植物名称 Plant name	项目 Item	叶长 Leaf/cm	叶宽 Leaf width/cm	叶鲜重 Leaf fresh weight/g	叶干重 Leaf dry weight/g	叶面积 Leaf area/cm ²	叶片SPAD值 Leaf SPAD values	叶形指数 Leaf index	比叶质量 Leaf mass per area/ (g·cm ⁻²)	比叶面积 Specific leaf area/ (cm ² ·g ⁻¹)	叶干物质含量 Leaf dry matter content/%
香樟 <i>C. camphora</i>	平均值 Mean value	9.23±0.46 c	4.42±0.22 b	0.68±0.06 b	0.33±0.02 b	26.74±2.12 b	49.09±1.58 a	2.09±0.12 c	0.012 4±0.000 5 d	80.56±2.92 ab	49.29±2.85 a
	变异系数 CV/%	4.96	4.95	9.24	7.5	7.91	3.21	5.59	3.64	3.63	5.77
天竺桂 <i>C. japonicum</i>	平均值 Mean value	10.79±1.37 b	3.24±0.17 c	0.69±0.05 b	0.36±0.03 b	22.81±2.22 ab	49.05±1.39 a	3.35±0.54 a	0.015 9±0.001 3 e	63.22±4.98 a	52.28±1.11 a
	变异系数 CV/%	12.73	5.15	7.71	8.74	9.72	2.83	16.25	8.15	7.88	2.12
紫楠 <i>P. shearerii</i>	平均值 Mean value	15.28±1.35 a	5.45±0.53 a	1.17±0.23 a	0.57±0.13 a	54.19±10.43 d	47.10±2.33 a	2.81±0.13 b	0.010 7±0.001 8 c	96.28±19.44 ab	49.13±6.78 a
	变异系数 CV/%	8.84	9.71	19.51	22.7	19.25	4.94	4.61	16.54	20.2	13.8
乌药 <i>L. aggregata</i>	平均值 Mean value	7.88±0.24 d	4.48±0.73 b	0.28±0.04 d	0.15±0.01 c	19.38±1.92 a	43.26±1.97 b	1.79±0.23 d	0.007 6±0.000 6 b	131.92±12.61 b	52.64±5.51 a
	变异系数 CV/%	3.04	16.27	13.01	4.33	9.91	4.55	12.64	8.43	9.56	10.48
山胡椒 <i>L. glauca</i>	平均值 Mean value	11.21±0.96 b	5.36±0.37 a	0.41±0.08 c	0.12±0.02 d	39.61±5.07 c	28.58±4.44 d	2.09±0.1 d	0.003 1±0.000 3 a	327.52±29.66 c	30.67±6.99 c
	变异系数 CV/%	8.55	6.91	19.1	13.47	12.81	15.55	4.8	8.97	9.06	22.79
檫木 <i>S. tzumu</i>	平均值 Mean value	7.68±1.72 d	4.35±1.00 b	0.18±0.08 d	0.06±0.02 d	22.50±10.82 ab	36.61±3.15 c	1.77±0.11 d	0.003 2±0.001 3 a	357.01±127.04 c	39.04±13.74 b
	变异系数 CV/%	22.41	23.03	44.36	37.84	48.08	8.6	6.37	41.51	35.58	35.2
浙江楠 <i>P. chekiangensis</i>	平均值 Mean value	10.88±0.70 b	4.14±0.18 b	0.65±0.06 b	0.30±0.03 b	28.89±2.28 b	37.16±2.18 c	2.63±0.13 b	0.010 3±0.000 2 c	96.83±2.11 ab	46.23±0.25 ab
	变异系数 CV/%	6.43	4.4	9.64	9.57	7.9	5.86	5.06	2.15	2.18	0.55

同列中不同小写字母表示物种间差异显著 ($P<0.05$)。
Different lowercase letters in same column mean significant difference among trees at 0.05 level.

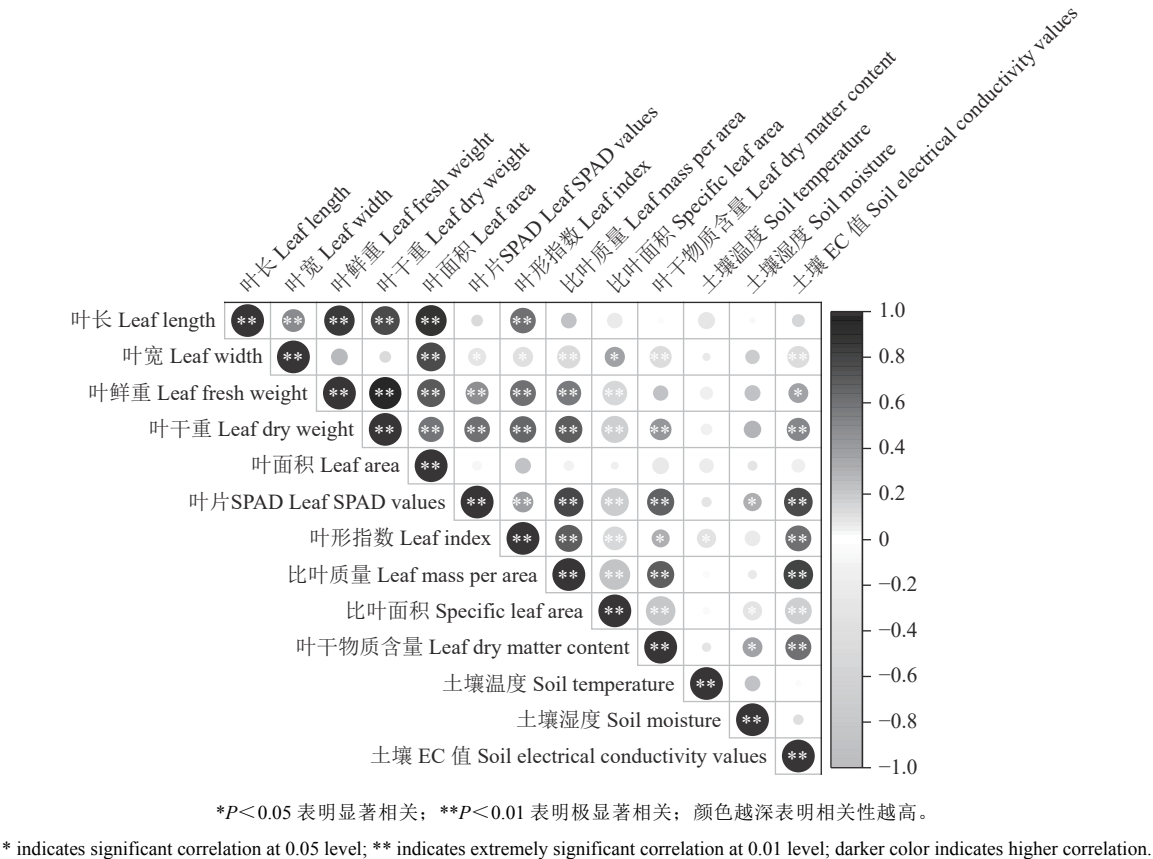


图 1 叶片功能性状间的相关性

Fig. 1 Correlations among leaf functional traits

尽可能实现生产效益可控化。

3 讨论与结论

3.1 同一樟科内叶功能性状变量的差异性与一致性

叶功能性状是植物对周边环境变化的体现，能作为可度量手段间接探究生态系统中植物与环境间的关系^[29]。本研究表明叶面积、比叶面积等一些表型叶功能性状极差值较大，而叶干重、比叶质量等一些经过植物自身机体吸收转化后的经济性状极差值较小，因此在度量中可考虑以分析经济性状差异性为主，辅以表型性状比较，更能体现出不同树种对小气候环境的适应机制。在 7 种樟科树种内，叶功能性状呈现出差异性，用变异系数能反应以平均值为准的变异程度，在同科树种间由于本身存在的遗传学差异，大部分叶功能性状表现出强变异。但也有部分叶功能性状呈现出种间一致性，如叶宽（19.23%）和叶片 SPAD 值（18.39%）表现出弱变异，说明这 2 个性状较其他而言具有一定的种间稳定性；其中，叶宽变异系数低从侧面能反映出 7 种樟科植物在叶片大小上的差异以叶长长度变化为主，而叶片 SPAD 值呈弱变异推测可能是与叶绿素合成速度和含量在种间具有相似性有关。

3.2 7 种樟科植物叶功能性状间的差异性

紫楠的叶长、叶宽、叶面积、叶鲜重、叶干重为种间最大值，且其余叶功能性状值普遍大于浙江楠。因此，作为外观形态相似的 2 个楠属树种，紫楠要比浙江楠更能有效利用小气候环境满足自身生长，通过分析叶功能性状差异性的手段也能实现两树种间区分鉴定；应当指出的是，浙江楠为外来引种，从叶功能性状种内变异系数低（ $0 \leq CV \leq 10\%$ ）来看，该树种在本地区常年气候环境下形成了自身适应机制，能实现资源的可控化利用，且通过多年观察，该树种在生长周期内能正常开花结实并产生具有生命力的种子，可视为引种驯化成功。比叶面积是反应植物对环境资源响应能力的重要指标，揭示了植物对光能和碳源的获取能力及策略^[30]，研究发现檫木的比叶面积表现出种间最大值，说明檫木对外界资源获取的能力较强，具有一定的种间竞争优势。檫木属落叶乔木，推测落叶植物会在季节更新交替前集中加强资源利用，受到环境变化造成的波动性较大、时效性短，可认为是“高效-瞬时型”响应措施，而常绿植物在整个生长周期内能有规律的调节生理机能，时效性长，可认为是“稳定-持久型”响应措施，这与 Wright^[31]等提出的叶经济谱（Leaf

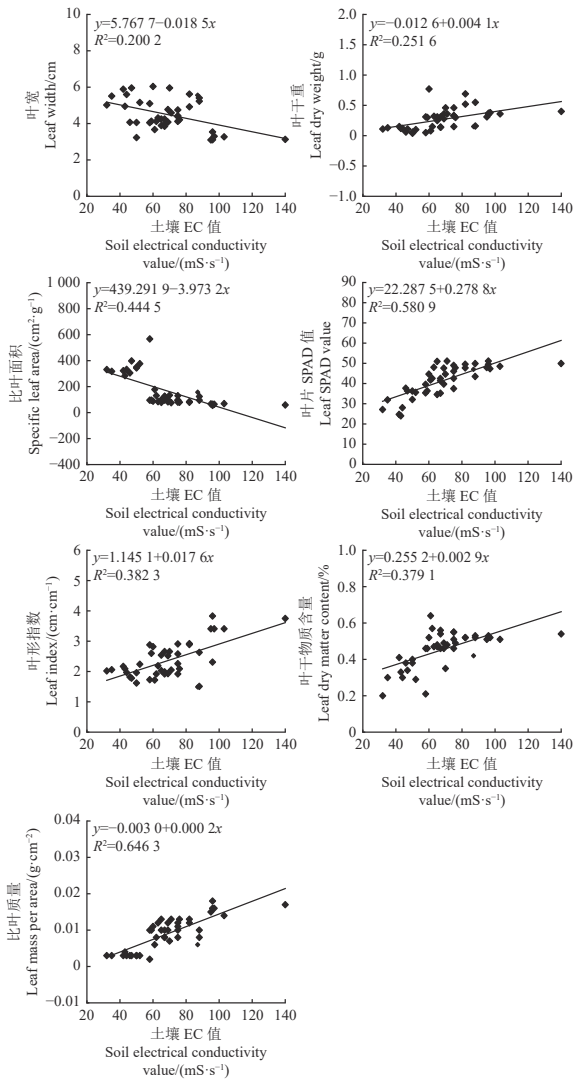


图 2 叶功能性状与土壤 EC 值线性回归图

Fig. 2 Linear regression diagram of leaf functional traits and soil electrical conductivity values

economics spectrum, LEC) 相似; 且樟木叶功能性状的变异程度总体上普遍高于其他常绿树种, 这与刘润红等^[32]在研究中提到落叶树种与常绿树种的变异系数差异一致。另外, 同为林下种植的乌药与山胡椒在各性状间表现出差异性; 其中, 乌药叶片 SPAD 值与叶干物质含量高于山胡椒, 而山胡椒的比叶面积与叶面积却明显高于乌药。因为山胡椒位于疏林地, 在叶绿素含量较低时通过增加比叶面积加强光能捕获能, 而乌药位于密林地, 在比叶面积较小时通过提高叶绿素含量加强光能获取, 这与通常情况下光线越弱比叶面积越大结果相反^[33], 说明植物在光线不足时可通过多种调节方式保证能源的获取与利用; 此外, 乌药的叶干物质含量在种间为最大值, 而叶干物质含量可体现植物从外界环境获取资源从而积累、贮存养分的能力, 相比于比叶面积, 叶干物质含量更能有效揭示植物利用环境资源

的潜力^[34], 说明乌药相较于其他樟科树种截获资源、贮藏资源的能力更强, 种间竞争优势更大。综上, 同科不同属种内的树种在相同生境下叶功能性状遵循“互补”原则实现资源利用最大化。

3.3 叶功能性状的耦合关系

植物叶功能性状间并非相互独立, 而是存在某种偶联关系共同为响应环境做出反馈机制^[35]。本试验中, 以 r 的绝对值大于 0.700 作为临界值发现: 比叶面积与叶片 SPAD 值、比叶质量、叶干物质含量呈极显著负相关关系, 叶片 SPAD 值与比叶质量呈极显著正相关关系 ($r < 0.01$), 说明比叶面积越小, 叶绿素含量、比叶质量和叶干物质含量越高; 也有多数学者证明比叶面积与叶干物质含量呈负相关关系^[30, 36], 且有研究指出香樟叶片比叶面积与叶干物质含量之间呈现的负增长关系是随时空更替持续不断的^[37]。此外在生长型上, 落叶植物叶干物质含量低于常绿植物, 但比叶面积却大于常绿植物^[38, 39], 这也能解释同为林下种植的乌药 (常绿) 和山胡椒 (落叶) 在比叶面积与叶干物质含量上差异的原因; 另外, 乌药叶片具有蜡质层增厚, 一部分干物质用于增加叶肉细胞密度, 形成厚度大而面积较小的叶片, 而山胡椒则是通过比叶面积的增加在季节更替前最大限度积累有机物, 说明不同种植物在同种生境下为适应小环境会形成不同的对抗策略^[40]。

3.4 叶功能性状对土壤因子的响应

植物生长发育除遗传因素外, 还与外界环境存在联系, 土壤作为植物矿质营养元素的主要来源也是影响植物叶功能性状的重要环境条件之一。土壤 EC 值可表明土壤盐度、养分和水分含量等理化信息, 并与盐分总量之间呈极显著正相关^[41], 钟悦鸣等^[35]指出相较于水分, 盐分含量对极端干旱区绿洲植物叶功能性状的影响更为关键。土壤电导率随土壤水分增加而呈线性降低, 在土壤含盐量越小的条件下, 土壤电导率随水分含量的变化速率越大^[42], 而将电导率值控制在合理的范围内也可保证番茄高产。本试验中电导率与比叶质量和叶干物质含量呈现出极显著正相关关系, 说明在满足土壤水分和土壤含盐量适中的需求下, 将土壤电导率控制在合理范围内能增强单位叶面积经济投入能力和资源有效利用率。因此在实际生产中可通过定期监控土壤 EC 值有效反应植物叶片比叶质量高低变化。此外, 土壤中的 C、N、P 含量也是影响叶功能性状的重要指标, 在今后需进一步加强营养元素与叶功能性状之间关系的研究。

参考文献:

- [1] 潘权, 郑华, 王志恒, 等. 植物功能性状对生态系统服务影响研究进展 [J]. *植物生态学报*, 2021, 45 (10): 1140–1153.
PAN Q, ZHENG H, WANG Z H, et al. Effects of plant functional traits on ecosystem services: A review [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45 (10): 1140–1153. (in Chinese)
- [2] CHENG X Q, PING T, LI Z Z, et al. Effects of environmental factors on plant functional traits across different plant life forms in a temperate forest ecosystem [J]. *New Forests*, 2022, 53 (1): 125–142.
- [3] 杨了. 三种楠属木种的木材构造与材性分析及其径向变异研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2018.
YANG L. Study on wood structure, wood property and radial variation of three *Phoebe* nees[D]. Yaan: Sichuan Agricultural University, 2018. (in Chinese)
- [4] MA G H, LIN C W, HUNG H Y, et al. New benzenoids from the roots of *Lindera aggregata* [J]. *Natural Product Communications*, 2015, 10 (12): 2131–2133.
- [5] LIN Z X, AN J Y, WANG J, et al. Integrated analysis of 454 and Illumina transcriptomic sequencing characterizes carbon flux and energy source for fatty acid synthesis in developing *Lindera glauca* fruits for woody biodiesel [J]. *Biotechnology for Biofuels*, 2017, 10: 134.
- [6] 黄庆荣, 施逸啸, 江蓝, 等. 格氏栲天然林植物功能性状与系统发育对林窗大小的响应 [J]. *森林与环境学报*, 2023, 43 (5): 449–456.
HUANG Q R, SHI Y X, JIANG L, et al. Responses of plant functional traits and phylogeny to gap size in *Castanopsis kawakamii* natural forest [J]. *Journal of Forest and Environment*, 2023, 43 (5): 449–456. (in Chinese)
- [7] 宋丹鸿, 张雪妮, 杨继粉, 等. 荒漠植物不同功能群性状特征及其与土壤环境的关系 [J]. *生态学报*, 2023, 43 (18): 7403–7411.
SONG D H, ZHANG X N, YANG J F, et al. Traits of different functional groups of desert plants and their relationship with soil environment [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43 (18): 7403–7411. (in Chinese)
- [8] 司雨凡, 李辉, 李子好, 等. 草甸草原关键物种功能性状对长期放牧和停牧恢复的响应 [J]. *中国农业科学*, 2023, 56 (18): 3693–3708.
SI Y F, LI H, LI Z H, et al. Response of functional traits of key species in meadow steppe to long-term grazing and grazing exclusion [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2023, 56 (18): 3693–3708. (in Chinese)
- [9] KHANDAY S A, YOUSUF A R, RESHI Z A, et al. Management of *Nymphoides peltatum* using water level fluctuations in freshwater lakes of Kashmir Himalaya [J]. *Limnology*, 2017, 18 (2): 219–231.
- [10] ZHU S D, LIU H, XU Q Y, et al. Are leaves more vulnerable to cavitation than branches? [J]. *Functional Ecology*, 2016, 30 (11): 1740–1744.
- [11] BARTLETT M K, SCOFFONI C, SACK L. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: A global meta-analysis [J]. *Ecology Letters*, 2012, 15 (5): 393–405.
- [12] ZHU S D, LI R H, HE P C, et al. Large branch and leaf hydraulic safety margins in subtropical evergreen broadleaved forest [J]. *Tree Physiology*, 2019, 39 (8): 1405–1415.
- [13] 魏海霞, 霍艳玲, 周忠科, 等. 唐古特白刺叶功能性状沿气候梯度的变异特征 [J]. *生态学报*, 2022, 42 (20): 8343–8351.
WEI H X, HUO Y L, ZHOU Z K, et al. Variations in leaf traits of *Nitraria tangutorum* along a climatic gradient [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42 (20): 8343–8351. (in Chinese)
- [14] 王超, 卢杰, 周晨霓, 等. 藏东南川滇高山栎叶功能性状海拔分布特征 [J]. *森林与环境学报*, 2021, 41 (4): 366–372.
WANG C, LU J, ZHOU C N, et al. Altitude distribution of leaf functional traits of *Quercus aquifolioides* in southeastern Tibet [J]. *Journal of Forest and Environment*, 2021, 41 (4): 366–372. (in Chinese)
- [15] 杨军, 王玥, 刘建亮, 等. 若尔盖典型高寒湿地植物叶功能性状对水深梯度的响应 [J]. *应用与环境生物学报*, 2023, 29 (1): 102–108.
YANG J, WANG Y, LIU J L, et al. Responses of leaf functional traits to water depth gradient in Zoige typical alpine wetland [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2023, 29 (1): 102–108. (in Chinese)
- [16] 古勇波, 陈方圆, 白江珊, 等. 盐碱胁迫对三江藨草幼苗功能性状的影响 [J]. *应用与环境生物学报*, 2020, 26 (1): 10–16.
GU Y B, CHEN F Y, BAI J S, et al. Effects of salt-alkaline stress on functional traits of *Scirpus nipponicus* seedlings [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2020, 26 (1): 10–16. (in Chinese)
- [17] 周洁, 杨晓东, 王雅芸, 等. 梭梭和骆驼刺对干旱的适应策略差异 [J]. *植物生态学报*, 2022, 46 (9): 1064–1076.
ZHOU J, YANG X D, WANG Y Y, et al. Difference in adaptation strategy between *Haloxylon ammodendron* and *Alhagi sparsifolia* to drought [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2022, 46 (9): 1064–1076. (in Chinese)
- [18] GAO S, LIU R S, ZHOU T, et al. Dynamic responses of tree-ring growth to multiple dimensions of drought [J]. *Global Change Biology*, 2018, 24 (11): 5380–5390.
- [19] 何斌, 李青, 冯图, 等. 不同林龄马尾松人工林针叶功能性状及其与土壤养分的关系 [J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2020, 44 (2): 181–190.
HE B, LI Q, FENG T, et al. Variation in leaf functional traits of different-aged *Pinus massoniana* communities and relationships with soil nutrients [J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2020, 44 (2): 181–190. (in Chinese)
- [20] 刘广路, 范少辉, 蔡春菊, 等. 毛竹向撂荒地扩展过程中叶功能性状变化 [J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2017, 41 (2): 41–46.
LIU G L, FAN S H, CAI C J, et al. Leaf functional traits of moso bamboo during its expansion into abandoned land [J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2017, 41 (2): 41–46. (in Chinese)
- [21] ROSAS T, MENCUCINI M, BARBA J, et al. Adjustments and coordination of hydraulic, leaf and stem traits along a water availability gradient [J]. *The New Phytologist*, 2019, 223 (2): 632–646.
- [22] HE P C, WRIGHT I J, ZHU S D, et al. Leaf mechanical strength and photosynthetic capacity vary independently across 57 subtropical forest species with contrasting light requirements [J]. *The New Phytologist*, 2019, 223 (2): 607–618.
- [23] 刘敬坤, 王旭, 李兆佳, 等. 不同种源光皮树叶功能性状分异及其对种子特性的影响 [J]. *经济林研究*, 2023, 41 (3): 124–135.
LIU J K, WANG X, LI Z J, et al. Differentiation of leaf functional

- traits in *Swida wilsoniana* from different provenances and their effects on seed characteristics [J]. *Non-wood Forest Research*, 2023, 41 (3): 124–135. (in Chinese)
- [24] 潘昭隆, 刘会芳, 赵帅翔, 等. 基于土壤电导率控制的养分供给对设施番茄生长、产量和品质的影响 [J]. 中国土壤与肥料, 2022 (1): 163–171.
PAN Z L, LIU H F, ZHAO S X, et al. Effects of nutrient supply based on soil EC control on tomato growth, yield and quality [J]. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, 2022 (1): 163–171. (in Chinese)
- [25] 王泽鑫, 刘洪柳, 郭晋平, 等. 油松天然林针叶功能性状及其与土壤养分的关系 [J]. 森林与环境学报, 2022, 42 (3): 262–270.
WANG Z X, LIU H L, GUO J P, et al. Needle leaf functional traits and their soil nutrient relationships in natural *Pinus tabulaeformis* forests of different ages [J]. *Journal of Forest and Environment*, 2022, 42 (3): 262–270. (in Chinese)
- [26] 熊玲, 龙翠玲, 廖全兰, 等. 茂兰喀斯特森林木本植物叶的功能性状及其相互关系 [J]. 应用与环境生物学报, 2022, 28 (1): 152–159.
XIONG L, LONG C L, LIAO Q L, et al. Leaf functional traits and their interrelationships with woody plants in Karst forest of Maolan [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2022, 28 (1): 152–159. (in Chinese)
- [27] 韦阳连, 田海娟, 余金昌, 等. 5种龙船花叶功能性状研究 [J]. 天津农业科学, 2017, 23 (10): 27–30, 43.
WEI Y L, TIAN H J, YU J C, et al. Study on leaf functional characteristics of five *Ixora* varieties [J]. *Tianjin Agricultural Sciences*, 2017, 23 (10): 27–30, 43. (in Chinese)
- [28] 秦娟, 孔海燕, 刘华. 马尾松不同林型土壤C、N、P、K的化学计量特征 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2016, 44 (2): 68–76, 82.
QIN J, KONG H Y, LIU H. Stoichiometric characteristics of soil C, N, P and K in different *Pinus massoniana* forests [J]. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 2016, 44 (2): 68–76, 82. (in Chinese)
- [29] 黄庆阳, 谢立红, 曹宏杰, 等. 五大连池火山山杨叶功能性状的变异特征 [J]. 北京林业大学学报, 2021, 43 (2): 81–89.
HUANG Q Y, XIE L H, CAO H J, et al. Variation characteristics of leaf functional traits of *Populus davidiana* in Wudalianchi Volcano, northeastern China [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2021, 43 (2): 81–89. (in Chinese)
- [30] 任昱, 卢琦, 吴波, 等. 不同模拟增雨下白刺叶面积和叶干物质含量的比较 [J]. 生态学报, 2015, 35 (14): 4707–4715.
REN Y, LU Q, WU B, et al. Specific leaf area and leaf dry matter content of *Nitraria tangutorum* in the artificially simulated precipitation [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35 (14): 4707–4715. (in Chinese)
- [31] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, 428 (6985): 821–827.
- [32] 刘润红, 白金连, 包涵, 等. 桂林岩溶山青冈群落主要木本植物功能性状变异与关联 [J]. 植物生态学报, 2020, 44 (8): 828–841.
LIU R H, BAI J L, BAO H, et al. Variation and correlation in functional traits of main woody plants in the *Cyclobalanopsis glauca* community in the Karst hills of Guilin, southwest China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2020, 44 (8): 828–841. (in Chinese)
- [33] 靳莎, 闫淑君, 黄柳菁, 等. 植物叶功能性状的权衡研究进展 [J]. 四川林业科技, 2019, 40 (5): 96–103.
JIN S, YAN S J, HUANG L J, et al. Research progress in trade-offs among leaf functional traits [J]. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 2019, 40 (5): 96–103. (in Chinese)
- [34] WILSON P J, THOMPSON K, 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.
- [35] 钟悦鸣, 王文娟, 王健铭, 等. 极端干旱区绿洲植物叶功能性状及其对土壤水盐因子的响应 [J]. 北京林业大学学报, 2019, 41 (10): 20–29.
ZHONG Y M, WANG W J, WANG J M, et al. Leaf functional traits of oasis plants in extremely arid areas and its response to soil water and salt factors [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2019, 41 (10): 20–29. (in Chinese)
- [36] 李玉霖, 崔建垣, 苏永中. 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, 2005, 25 (2): 304–311.
LI Y L, CUI J Y, SU Y Z. Specific leaf area and leaf dry matter content of some plants in different dune habitats [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25 (2): 304–311. (in Chinese)
- [37] 邱宏, 吴甘霖, 刘玲, 等. 城市香樟叶片干物质含量及比叶面积的时空变异 [J]. 云南大学学报(自然科学版), 2019, 41 (3): 609–618.
QIU D, WU G L, LIU L, et al. Spatial-temporal variation of leaf dry matter content and specific leaf area of *Cinnamomum camphora* in urban area [J]. *Journal of Yunnan University (Natural Sciences Edition)*, 2019, 41 (3): 609–618. (in Chinese)
- [38] 刘宏伟, 刘文丹, 王微, 等. 重庆石灰岩地区主要木本植物叶片性状及养分再吸收特征 [J]. 生态学报, 2015, 35 (12): 4071–4080.
LIU H W, LIU W D, WANG W, et al. Leaf traits and nutrient resorption of major woody species in the Karst limestone area of Chongqing [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35 (12): 4071–4080. (in Chinese)
- [39] 熊玲, 龙翠玲, 梁盛, 等. 喀斯特森林木本植物叶片功能性状对土壤特性的响应[J/OL]. 热带亚热带植物学报, 2023: 1–10. (2023-09-01). <https://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1374.Q.20230901.1427.002.html>.
XIONG L, LONG C L, LIANG S, et al. Response of leaf functional traits of woody plants to soil characteristics in Karst forests[J/OL]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2023: 1–10. (2023-09-01). <https://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1374.Q.20230901.1427.002.html>. (in Chinese)
- [40] 何靖. 兰州市20种园林植物叶功能性状对不同大气污染物的响应及净化效应[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2020.
HE J. Response and purification effect of leaf functional traits of 20 garden plants to different air pollutants in Lanzhou city[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2020. (in Chinese)
- [41] 储冬生, 郑旭, 秦盛华, 等. 苏北淤泥质海岸土壤盐分特征及其对杨树生长的影响 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2020, 44 (6): 140–146.
CHU D S, ZHENG X, QIN S H, et al. Characteristics of soil salinity and its effects on poplar growth in a silting coastal area of Northern Jiangsu Province [J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2020, 44 (6): 140–146. (in Chinese)
- [42] 刘广明, 杨劲松. 土壤含盐量与土壤电导率及水分含量关系的试验研究 [J]. 土壤通报, 2001, 32 (S1): 85–87.
LIU G M, YANG J S. Study on the correlation of soil salt content with electric conductivity and soil water content [J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2001, 32 (S1): 85–87. (in Chinese)

(责任编辑: 黄爱萍)