

# 鼎湖山季风常绿阔叶林不同生境蕨类植物的叶片功能性状研究

宋娟<sup>1,2\*</sup>, 李荣华<sup>1,2</sup>, 朱师丹<sup>1</sup>, 叶清<sup>1</sup>

(1. 中国科学院华南植物园退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 为了解不同生境中蕨类植物的叶片功能, 对鼎湖山季风常绿阔叶林中的 6 种优势蕨类植物的比叶面积、光合速率、元素含量、构建成本和水分利用效率等叶片性状进行了测定, 研究了它们对环境的适应性。研究结果表明, 两种附生蕨类(江南星蕨和崖姜蕨)的叶片具有较低的比叶面积(SLA)和光合速率( $A_{\text{area}}$ ), 较高的构建成本( $CC_{\text{area}}$ )和碳同位素比率( $\delta^{13}\text{C}$ )。而两种林下土生蕨类(扇叶铁线蕨、桫欏)具有较高的  $A_{\text{area}}$  和较低的  $\delta^{13}\text{C}$ 。生长在岩石基质上的中华里白具有最高的养分利用效率和较高的  $\delta^{13}\text{C}$ 。生长在溪流边的薄叶卷柏具有最高的 SLA, 最低的  $CC_{\text{area}}$  和  $\delta^{13}\text{C}$ 。这些揭示了蕨类植物叶片性状与生境之间具有紧密的相关性。由于附生蕨类的叶片具有高的能量投资和低的光合速率, 对环境变化的适应能力弱, 附生蕨类可能面临较大的生存压力。

**关键词:** 蕨类植物; 比叶面积; 光合速率; 构建成本; 水分利用效率

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2013.06.001

## Leaf Functional Traits of Ferns from Different Habitats in Monsoon Evergreen Broad-leaved Forest in Dinghushan Mountain

SONG Juan<sup>1,2\*</sup>, LI Rong-hua<sup>1,2</sup>, ZHU Shi-dan<sup>1</sup>, YE Qing<sup>1</sup>

(1. Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** The aim was to understand the leaf function of ferns grown under different habitats. The leaf characters of six ferns, such as specific leaf area, gas exchange rates, leaf nutrients, construction cost, and carbon isotope ratio, in monsoon evergreen broad-leaved forest in Dinghushan Mountain were measured, and their adaption to environment were studied. The results showed that two epiphytic ferns (*Microsorium fortune* and *Pseudodrynaria coronans*) had low specific leaf area (SLA) and photosynthetic rates ( $A_{\text{area}}$ ), but high leaf construction cost ( $CC_{\text{area}}$ ) and carbon isotope ratio ( $\delta^{13}\text{C}$ ). In contrast, two terrestrial ferns (*Adiantum flabellulatum* and *Alsophila spinulosa*) showed high  $A_{\text{area}}$  and relative low  $\delta^{13}\text{C}$ . *Hicriopteris chinensis* growing on bared rocks at forest edge had the lowest leaf phosphorus contents, and the highest photosynthetic phosphorus use efficiency among the six fern species, while *Selaginella delicatula* growing in streamside had the highest SLA, and the lowest  $CC_{\text{area}}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ . Therefore, it was suggested that there were close relationship between leaf traits of ferns and environment. In addition, because of high energy investment and low photosynthetic rate, epiphytic ferns have low adaption ability to environment, their survive might be under great pressure.

**Key words:** Fern; Specific leaf area; Photosynthetic rate; Construction cost; Water use efficiency

收稿日期: 2013-03-29

接受日期: 2013-05-04

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-EW-J-28)资助

作者简介: 宋娟, 女, 硕士研究生, 从事植物水分生理生态研究

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: cocojanice2006@sina.com

叶片性状(Leaf trait)包括叶片的结构性状(Structural trait)和功能性状(Functional trait),不同生境的植物叶片性状间的差异体现了它们对各自生境的适应性<sup>[1-2]</sup>,这一直是植物生理生态学研究热点问题<sup>[1-5]</sup>。Wright等提出“叶片经济学谱”的概念(Leaf economics spectrum),叶片重要的性状指标能反映出植物偿还叶片养分和干物质投资时间的快慢。在“快速偿还”的一端(Quick-return end),植物具有高的叶片氮和磷含量、高的光合速率和暗呼吸速率、高的比叶面积和短的叶片寿命,具有这些特征的植物一般生长环境较为优越,生长较快。而在“慢速偿还”的一端(Slow-return end)则具有相反的性状。“叶片经济学谱”各个性状之间的相关性实质上反映了叶片成本(构建叶片所需要的能量投资)和收益(光合能力)之间的权衡关系(Cost-benefit trade-off)<sup>[4]</sup>。叶片的成本-收益特征被广泛地应用于分析种子植物的生长与分布<sup>[5]</sup>,对胁迫生境的耐受性<sup>[2]</sup>以及入侵植物的入侵机制<sup>[6-8]</sup>。

蕨类植物在森林生态系统的结构、功能以及动态变化过程中具有重要的地位和作用<sup>[9-10]</sup>。但是,与种子植物相比,对蕨类植物的生理生态特征尤其是叶片性状的研究还很匮乏。最近的研究表明,尽管蕨类植物的叶片形态结构与种子植物的存在显著差异<sup>[11]</sup>,但是其叶片性状(比叶面积、单位面积的最大净光合速率、元素含量)之间的相关关系也符合植物叶片经济学谱的特征<sup>[12]</sup>。这表明叶片性状也可以用于分析蕨类植物的生长和分布。例如,Liao等<sup>[13]</sup>测量了分布在长江三峡地区的一种濒危蕨类荷叶铁线蕨(*Adiantum reniforme*)的比叶面积、光合能力、构建成本以及元素含量,认为该种的构建成本高,对能量的需求高,但是光合速率低,导致了其竞争能力低,分布生境狭窄。

鼎湖山自然保护区地处南亚热带地区,蕨类植

物资源十分丰富<sup>[14]</sup>,但是,由于旅游活动的发展,导致鼎湖山自然保护区的森林片段化程度加剧。同时,华南地区是受全球气候变化影响严重的区域,高氮沉降和降水格局的改变正严重威胁着森林生态系统的健康发展。本研究拟测定鼎湖山自然保护区不同生境下6种优势蕨类植物的叶片形态结构、元素含量、光合作用、构建成本等叶片成本-收益性状和碳同位素比率,并分析这些蕨类植物的生长、分布以及对资源的利用能力,为预测环境变化对蕨类植物的影响提供科学依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区域概况

鼎湖山森林生态系统定位研究站(23°09'21" N, 112°33'41" E)位于广东省肇庆市东北部,总面积1155 hm<sup>2</sup>。鼎湖山地区属于南亚热带湿润季风性气候,水热条件丰富,年平均气温为20.9℃,最热月(7月)的平均气温为28.1℃,最冷月(1月)的平均气温为12.0℃。年平均降雨量达1900 mm,年蒸发量为1115 mm。

本试验选取生长在保护区季风常绿阔叶林中的丰富度较高的6种蕨类植物为材料:扇叶铁线蕨(*Adiantum flabellulatum* L. Sp.)、桫欏 [*Alsophila spinulosa* (Wall. ex Hook.) R. M.]、江南星蕨 [*Microsorium fortunei* (T. Moore) Ching]、崖姜蕨 [*Pseudodrynaria coronans* (Wall. ex Mett.) Ching]、中华里白 [*Hicriopteris chinensis* (Ros.) Ching] 和薄叶卷柏 [*Selaginella delicatula* (Desv.) Alston],它们分布的生境有显著的差异(表1)。

### 1.2 叶片气体交换速率

每种蕨类植物选取5株(丛),每株(丛)选取3

表1 选取的6种蕨类植物及其分布生境

Table 1 Six fern species and their typical distribution habitats

植物 Species	代码 Code	科 Family	生境 Habitat
扇叶铁线蕨 <i>Adiantum flabellulatum</i>	AF	铁线蕨科 Adiantaceae	林下, 土生 Understory, native
桫欏 <i>Alsophila spinulosa</i>	AS	桫欏科 Cyatheaceae	林下, 土生 Understory, native
江南星蕨 <i>Microsorium fortunei</i>	MF	水龙骨科 Polypodiaceae	树干附生 Epiphytes on trunk
崖姜蕨 <i>Pseudodrynaria coronans</i>	PC	榭蕨科 Drynariaceae	树干附生 Epiphytes on trunk
中华里白 <i>Hicriopteris chinensis</i>	HC	里百科 Gleicheniaceae	林缘岩石上 Rock at forest edge
薄叶卷柏 <i>Selaginella delicatula</i>	SD	卷柏科 Selaginellaceae	林下, 溪流边 Understory, stream side

片健康、成熟的叶片(无孢子),在连续晴天的早上 8:00–10:00 使用 Li-6400 便携式光合仪测定叶片单位面积的最大净光合速率( $A_{\text{area}}$ )和气孔导度(g<sub>s</sub>)。根据已发表的蕨类植物的光合作用的研究结果,它们的光饱和点均低于 600  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  [15–16],因此,我们设定的光合强度为 800~1200  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ,以保证其叶片达到光饱和状态。叶室  $\text{CO}_2$  浓度和温度分别为 390  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  和 26  $^{\circ}\text{C}$ 。

### 1.3 比叶面积、元素含量和构建成本

使用 Li-Cor 3000A 便携式叶面积仪测定叶片面积,然后将叶片放入 70  $^{\circ}\text{C}$  烘箱中烘干 72 h,测定其干重。比叶面积(SLA)为叶片面积与干重的比值。烘干的叶片经过磨碎、过筛后,取一定量叶片粉末(0.05 g 左右)放入马弗炉中燃烧 3 h (600  $^{\circ}\text{C}$ ),测定灰分含量。热值含量用氧弹式量热计(HER-15E)测定。利用分光光度计(UV-6000)采用靛酚蓝比色法 [17] 测定单位质量叶片的氮含量,利用硫酸-高氯酸消煮-钼锑抗比色法 [17] 测定单位质量叶片的磷含量。叶片的构建成本(Construction cost, g Glu g<sup>-1</sup>) 定义为构建 1 g 叶片干物质所需要的葡萄糖量 [1,18],用 Williams 等 [19] 提出的公式计算:  $CC = [(0.06968Hc - 0.065)(1 - Ash) + 7.5(KN/14.0067)]/0.89$ , 其中  $Hc$  代表除去灰分的燃烧热值( $\text{kJ g}^{-1}$ ),  $Ash$  为灰分含量( $\text{g g}^{-1}$ ),  $N$  为全氮含量( $\text{g g}^{-1}$ ),  $K$  表示 N 的氧化还原状态(硝态 N:+5; 氨态 N:-3)。鼎湖山地区土壤的主要氮源是硝酸盐 [20],因此本次试验中,  $K$  值取 +5。

叶片成本/收益比(CC/A)由单位面积的叶片构建成本( $CC_{\text{area}}$ )与最大净光合速率( $A_{\text{area}}$ )的比值求得。叶片光合氮、磷利用效率(PNUE、PPUE)分别为最大净光合速率与氮、磷含量(N、P)的比值。

### 1.4 叶片稳定性碳同位素比率( $\delta^{13}\text{C}$ )

叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值被广泛的用于评价植物的长期水分利用效率 [21]。将蕨类植物的叶片烘干、粉碎和过筛后,采用 Flash EA 1112 元素分析仪(Thermo Electron Corporation, Massachusetts, USA)与同位素比率质谱仪(Finnigan MAT DELTAplusXP, Thermo Electron Corporation, Massachusetts, USA)相连测定  $\delta^{13}\text{C}$ 。

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = (R_{\text{sample}} - R_{\text{standard}}) / R_{\text{standard}} \times 1000$$

其中  $R_{\text{sample}}$  和  $R_{\text{standard}}$  分别是样品和 Pee Dee

Belemnite 标样的  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  比值。

## 1.5 数据分析

本试验数据的统计分析采用 SPSS (version 17.0) 分析软件,用单因素方差分析(ANOVA)比较 6 种物种各叶片性状的差异显著性。用直线回归(Linear regression)来分析参数之间的相关关系。

## 2 结果和分析

### 2.1 叶片性状间的差异

从图 1 和图 2 可见, 2 种附生蕨类 [江南星蕨(MF)和崖姜蕨(PC)] 具有较低的比叶面积(SLA)、单位面积的最大净光合速率( $A_{\text{area}}$ )、光合氮利用效率(PNUE)和磷利用效率(PPUE);但是具有较高的单位面积的叶片氮含量( $N_{\text{area}}$ )和磷含量( $P_{\text{area}}$ )、单位面积构建成本( $CC_{\text{area}}$ )、成本收益比率(CC/A)和碳同位素比率( $\delta^{13}\text{C}$ )。2 种林下地生蕨类[杪椏(AS)和扇叶铁线蕨(AF)]与其它物种相比,具有较高的单位面积最大净光合速率( $A_{\text{area}}$ ),但是碳同位素比率( $\delta^{13}\text{C}$ )较低。在 6 种蕨类植物中,中华里白(HC)的叶片磷含量最低,但它的磷利用效率(PPUE)最高,同时也具有较高的碳同位素比率( $\delta^{13}\text{C}$ )。薄叶卷柏(SD)具有最大的比叶面积(SLA),最低的单位面积构建消耗( $CC_{\text{area}}$ )、成本收益比率(CC/A)和碳同位素比率( $\delta^{13}\text{C}$ )。

### 2.2 蕨类植物叶片性状之间的相关性

从图 3 可见,比叶面积(SLA)与单位干重的最大净光合速率( $A_{\text{mass}}$ )和光合氮利用效率(PNUE)呈显著正相关,与单位面积的构建消耗( $CC_{\text{area}}$ )呈显著负相关(图 3: A–C)。成本收益比率(CC/A)与单位干重的最大净光合速率( $A_{\text{mass}}$ )和光合氮利用效率(PNUE)呈显著负相关,与单位面积的构建消耗( $CC_{\text{area}}$ )呈显著正相关(图 3: D–F)。由图中还可以看出,江南星蕨(MF)和崖姜蕨(PC)总处在回归线的末端,具有较低的比叶面积(SLA)和光合能力( $A_{\text{mass}}$ ),以及较高的构建成本( $CC_{\text{area}}$ )和成本收益比率(CC/A)。碳同位素比率( $\delta^{13}\text{C}$ )与光合氮利用效率(PNUE)之间呈显著的正相关关系(图 4)。江南星蕨(MF)和崖姜蕨(PC)具有较高的碳同位素比率,意味着它们的长期水分利用效率较高,但是它们同时具有较低的光合氮利用效率。

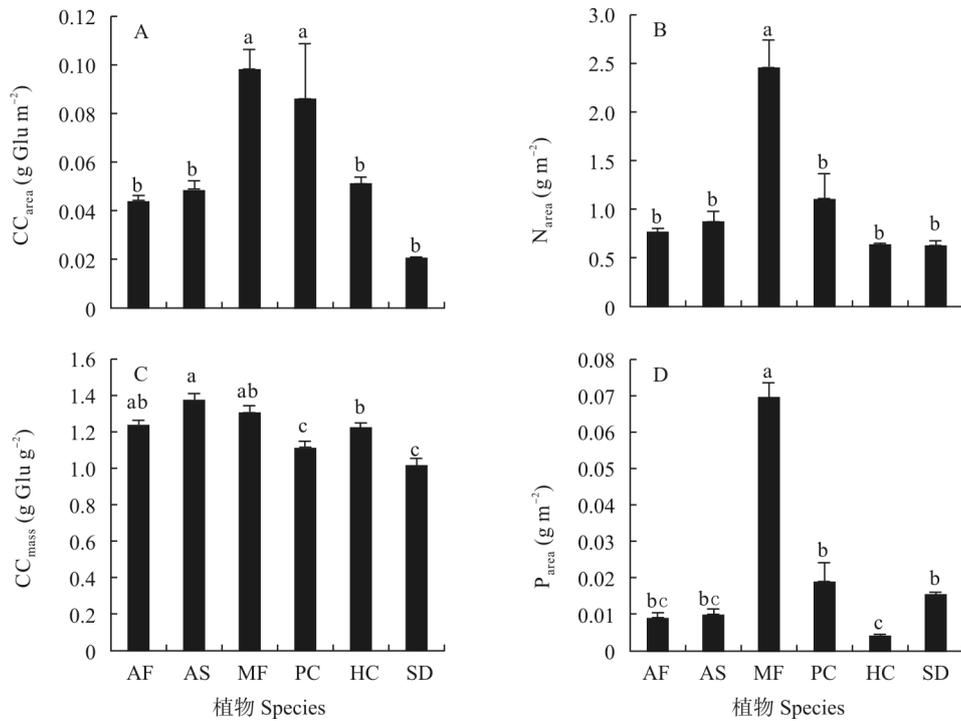


图 1 6 种蕨类植物的单位面积、单位干重的叶片构建成本( $CC_{area}$  和  $CC_{mass}$ )和单位面积的氮磷含量( $N_{area}$  和  $P_{area}$ )。  $n = 5$ ; 柱上不同字母表示物种间差异显著( $P < 0.05$ )。物种代码见表 1。下图同。

Fig. 1 Comparison of leaf construction cost per unit leaf area and mass ( $CC_{area}$  and  $CC_{mass}$ ), nutrient content per unit leaf area ( $N_{area}$  and  $P_{area}$ ) among six fern species.  $n = 5$ . Different letters on column indicate significant difference at 0.05 level. Species code are shown in Table 1. The same is following Figures.

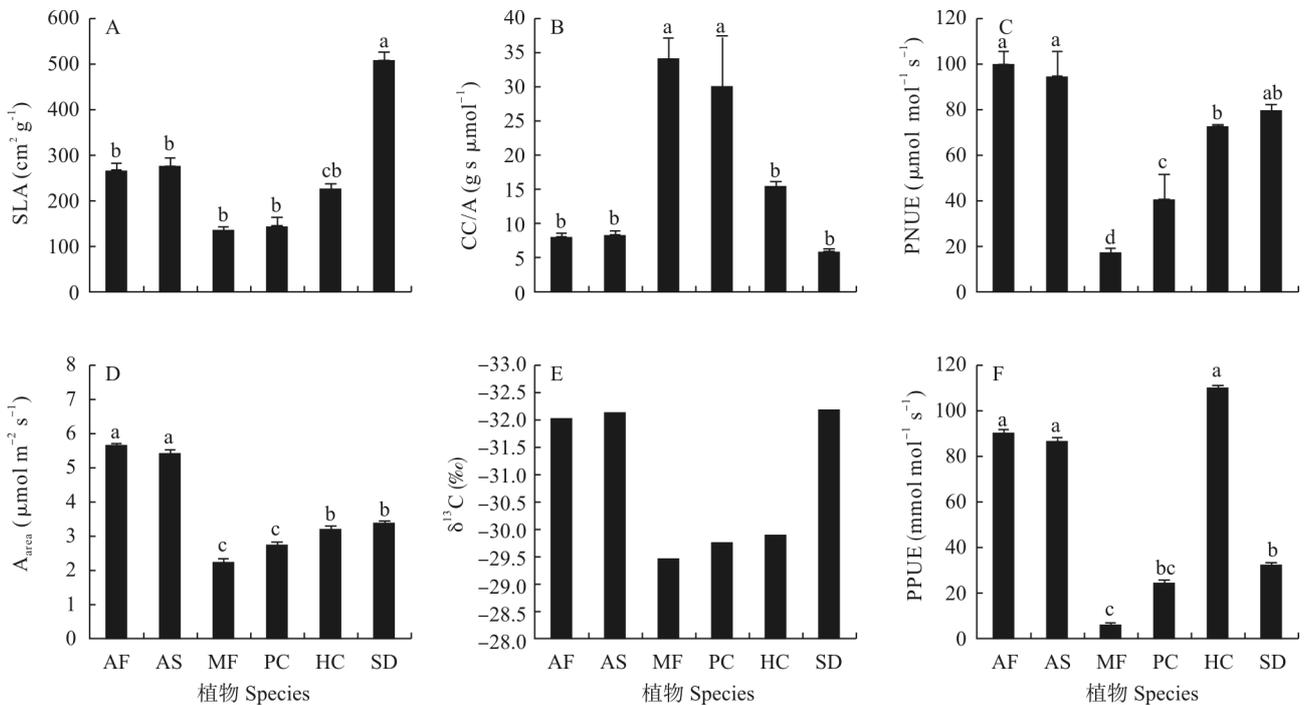


图 2 6 种蕨类植物的比叶面积(SLA)、单位面积的最大净光合速率( $A_{area}$ )、光合氮磷利用效率(PNUE 和 PPUE)、成本收益比率(CC/A)和碳同位素比率( $\delta^{13}C$ )。  $n = 5$ 。

Fig. 2 Comparison of specific leaf area (SLA), area-based photosynthetic rates ( $A_{area}$ ), photosynthetic N and P use efficiency (PNUE and PPUE), and carbon isotope ratio ( $\delta^{13}C$ ) among six fern species.  $n = 5$ .

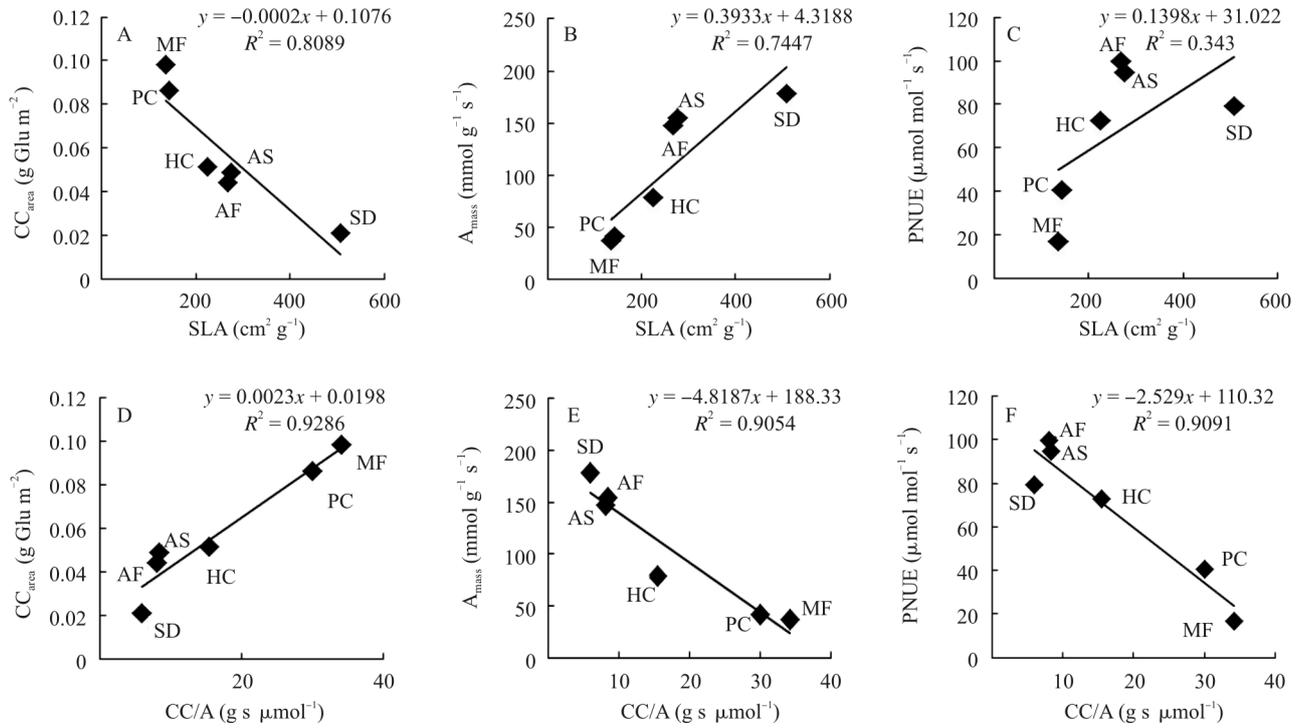


图3 叶片性状之间的相关关系。SLA: 比叶面积; CC/A: 成本收益比率; CC<sub>area</sub>: 单位面积叶片构建成本; A<sub>mass</sub>: 单位干重叶片光合速率; PNUE: 光合氮利用效率。

Fig. 3 Relationships of leaf traits among six ferns. SLA: Specific leaf area; CC/A: Cost benefit ratio; CC<sub>area</sub>: Area-based construction cost; A<sub>mass</sub>: Mass-based photosynthetic rate; PNUE: Photosynthetic N use efficiency.

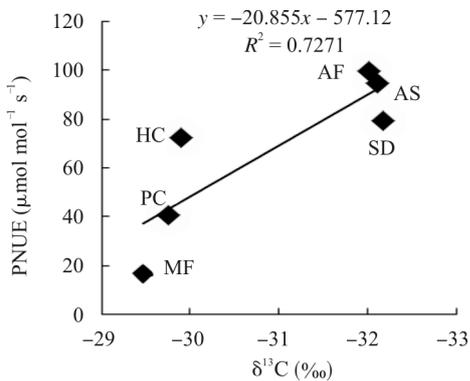


图4 叶片碳同位素比率(δ<sup>13</sup>C)与光合氮利用效率(PNUE)之间的相关关系。

Fig. 4 Relationships between carbon isotope ratio (δ<sup>13</sup>C) and photosynthetic N use efficiency (PNUE) among six ferns.

### 3 讨论

#### 3.1 蕨类植物的叶片功能性状与生境紧密相关

江南星蕨和崖姜蕨是鼎湖山常绿阔叶林中典型的附生植物,附生蕨类植物的根系附着于其他植物的树干上,不能直接从土壤中吸取水分和养分<sup>[16]</sup>。它们主要是通过雨水截流和宿主的枝干液

流来获得水分<sup>[22]</sup>,所处生境的水分较为缺乏,尤其在干季。另一方面,附生植物呈现出比较明显的外形特征(如鸟巢状),非常有利于收集自身和其它植物的凋落物。因此与其它蕨类植物相比,附生蕨类根部的腐殖质和微量元素较为丰富。附生蕨类特殊的生境与它们的叶片性状是相一致的:(1) 附生蕨类植物生长的生境缺乏水分,叶片较厚并且严重革质化,因此与其它蕨类相比,其比叶面积(SLA)很小。附生蕨类植物叶片的碳同位素比率(δ<sup>13</sup>C)较高,意味着它们的长期水分利用效率较高。(2) 附生蕨类植物将主要的能量用于提高对环境的耐受性而不是快速生长,因此表现出低的单位面积的最大净光合速率(A<sub>area</sub>)和高的构建成本(CC<sub>area</sub>),以及较大的成本收益比率,附生蕨类植物需要更长的时间来偿还对叶片的能量投资。(3) 附生蕨类植物生境中的养分较为充足,并且很少有其它植物与之竞争,因此表现出较高的养分含量和较低的营养利用效率。

与之相反,两种土生蕨类植物(桫欏和扇叶铁线蕨)的根系能够直接从土壤中吸取水分并且供给叶片光合所需,因此与附生蕨类植物相比,它们具有较高的单位面积的最大净光合速率(A<sub>area</sub>)以及较

低的碳同位素比率( $\delta^{13}\text{C}$ )。同时,土生蕨类植物必须与其它伴生的植物竞争有限的土壤养分(亚热带森林土壤普遍缺磷),因此与其它物种相比,它们具有较低的叶片元素含量和较高的光合养分利用效率。中华里白成片地分布在林缘的岩石基质上,土壤水分和养分条件有限。因此,必须具有较高的资源利用效率才能保证其生长和存活。本试验结果也表明中华里白的养分利用效率(如 PPUE)和  $\delta^{13}\text{C}$  值均较高。

薄叶卷柏生活在溪边或潮湿的沟谷中<sup>[23]</sup>,水分来源充足,因此在 6 种蕨类植物中,其碳同位素比率( $\delta^{13}\text{C}$ )值最低。薄叶卷柏的叶片薄且柔软,其比叶面积(SLA)最低,意味着单位干重叶片具有更大的同化作用表面,这与薄叶卷柏具有最高的单位干重最大净光合速率( $A_{\text{mass}}$ )相一致<sup>[24]</sup>。与其它蕨类物种相比,薄叶卷柏具有最低的  $\text{CC}_{\text{area}}$  和最短的偿还时间,表明其在构建相同的叶片表面积时所需的能量最少或者对能量的利用效率更有效<sup>[6]</sup>,因此可以将更多的能量用于其它的生活史策略(生长或繁殖)。

### 3.2 蕨类植物叶片性状间的权衡关系(Trade-offs)

已有研究表明,比叶面积较小的植物叶片含有更多的高能量消耗的厚壁组织和细胞壁成分<sup>[25-27]</sup>,意味着它们将更多的能量用来构建叶片(构建成本高)而非投资到光合器官(光合速率低),因此需要在较长的时间内通过光合作用来偿还初始的叶片构建成本和自身需要的物质消耗。所以,叶片的成本和收益之间存在一种权衡关系,这在种子植物的研究中已经得到广泛验证<sup>[28-30]</sup>。蕨类植物是一类原始的维管植物,与种子植物存在很大的差异<sup>[9]</sup>。但是在本试验中,蕨类植物的比叶面积(SLA)与偿还时间(CC/A)和单位面积的构建消耗( $\text{CC}_{\text{area}}$ )呈显著负相关,与单位干重的最大净光合速率( $A_{\text{mass}}$ )呈显著正相关,揭示了蕨类植物叶片的碳成本和收益特征也存在着同样的权衡关系。其中,附生蕨类植物通常分配较多的能量用于防御和保护以提高耐受性,因此具有较低的比叶面积和较高的构建成本。而土生蕨类植物则将更多的能量用于光合能力的增加,使植物快速生长,因此具有较高的光合能力。

当植物叶片的气孔增大时,植物叶片胞间  $\text{CO}_2$  浓度随之增加,并最终导致光合速率和氮利用效率的增加。但是气孔的增大同时伴随水分的快速散失,植物的蒸腾速率也相应增加,从而导致其较低

的水分利用效率<sup>[31]</sup>。植物对一种资源的高效利用往往伴随着另一种资源的浪费<sup>[32]</sup>。本试验中,6 种蕨类植物的光合氮利用效率和碳同位素比率( $\delta^{13}\text{C}$ )呈显著的正相关关系。由于在自然生长状态下,叶片的碳同位素比率( $\delta^{13}\text{C}$ )与叶片的长期水分利用效率紧密相关<sup>[21]</sup>。因此蕨类植物的叶片水分利用和养分利用之间也存在权衡关系,这与种子植物的研究结果相一致<sup>[32-33]</sup>。

本研究中的 6 种蕨类植物生长的生境迥异,在叶片的成本-收益特征和水分利用方面也表现出很强的适应性,表明了植物叶片性状与生境之间有着紧密相关性。尽管蕨类植物与种子植物在进化史和生活史策略等各个方面都具有显著的差异,但是它们在叶片性状上却具有相似的权衡关系(如碳成本和收益之间;养分和水分利用之间)。旅游业的发展和全球气候变化正显著地影响着鼎湖山地区的植物生长和分布,由于附生蕨类植物具有高的构建成本和较低的生长速率,对环境变化的适应能力弱,附生蕨类植物的生存正面临着极大的压力。

### 参考文献

- [1] Prior L D, Eamus D, Bowman D M J S. Leaf attributes in the seasonally dry tropics: A comparison of four habitats in northern Australia [J]. *Funct Ecol*, 2003, 17(4): 504-515.
- [2] Suárez N. Leaf construction cost in *Avicennia germinans* as affected by salinity under field conditions [J]. *Biol Plant*, 2005, 49(1): 111-116.
- [3] Niinemets Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs [J]. *Ecology*, 2001, 82(2): 453-469.
- [4] Wright I J, Reich P B, Westoby M. Strategy-shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high and low rainfall, and high and low nutrient habitats [J]. *Funct Ecol*, 2001, 15(4): 423-434.
- [5] Poorter H, Pepin S, Rijkers T, et al. Construction costs, chemical composition and payback time of high- and low-irradiance leaves [J]. *J Exp Bot*, 2006, 57(2): 355-371.
- [6] Feng Y L, Li Y P, Wang R F, et al. A quicker return energy-use strategy by populations of a subtropical invader in the non-native range: a potential mechanism for the evolution of increased competitive ability [J]. *J Ecol*, 2011, 99(5): 1116-1123.
- [7] Song L Y, Ni G Y, Chen B M, et al. Energetic cost of leaf construction in the invasive weed *Mikania micrantha* H. B. K. and its co-occurring species: implications for invasiveness [J]. *Bot Stud*, 2007, 48(2): 331-338.
- [8] Nagel J M, Griffin K L. Construction cost and invasive potential: Comparing *Lythrum salicaria* (Lythraceae) with co-occurring native species along pond banks [J]. *Amer J Bot*, 2001, 88(12):

- 2252–2258.
- [9] Li B G, Zhu H, Wang H. The changing of fern diversity from the fragment rain forest on a holy hill in Xishuangbanna [J]. *J Wuhan Bot Res*, 2000, 18(6): 479–486.  
李宝贵, 朱华, 王洪. 西双版纳“龙山”片段雨林蕨类植物的变化研究 [J]. *武汉植物学研究*, 2000, 18(6): 479–486.
- [10] Yi S, Huang Z L, Ouyang X J. Study on the species diversity of interlayer plants of Dinghushan Biosphere Reserve [J]. *Biodiv Sci*, 2001, 9(1): 56–61.  
易俗, 黄忠良, 欧阳学军. 鼎湖山生物圈保护区层间植物物种多样性的研究 [J]. *生物多样性*, 2001, 9(1): 56–61.
- [11] Brodribb T J, Holbrook N M. Stomatal protection against hydraulic failure: A comparison of coexisting ferns and angiosperms [J]. *New Phytol*, 2004, 162(3): 663–670.
- [12] Karst A L, Lechowicz M J. Are correlations among foliar traits in ferns consistent with those in the seed plants? [J] *New Phytol*, 2007, 173(2): 306–312.
- [13] Liao J X, Shi H W, Jiang M X, et al. Leaf traits of natural populations of *Adiantum reniforme* var. *sinensis*, endemic to the Three Gorges Region in China [J]. *Photosynthetica*, 2007, 45(4): 541–546.
- [14] Wang J H, Song S L. Wild medicinal pteridophytes in Dinghu Mountain [J]. *J Jilin Agri Univ*, 1994, 16(3): 32–46.  
王俊浩, 宋世良. 鼎湖山的野生药用蕨类植物 [J]. *吉林农业大学学报*, 1994, 16(3): 32–46.
- [15] Zhang Q, Chen J W, Chen Y J, et al. Photosynthetic induction in two fern species with different eco-types in Xishuangbanna tropical rainforest [J]. *Chin Bull Bot*, 2008, 25(6): 673–679.  
张强, 陈军文, 陈亚军, 等. 西双版纳热带雨林中两种生态型蕨类植物的光合特性比较研究 [J]. *植物学通报*, 2008, 25(6): 673–679.
- [16] Liu H G, Huang Z L. Study on ecological and photosynthetic physiological characteristics of different epiphyte species [J]. *Hubei Agri Sci*, 2008, 47(8): 874–879.  
刘海岗, 黄忠良. 不同附生植物种类光合生理生态特性的研究 [J]. *湖北农业科学*, 2008, 47(8): 874–879.
- [17] Dong M. Survey, Observation and Analysis of Terrestrial Biocommunities [M]. Beijing: Standards Press of China, 1996: 153–155.  
董鸣. 陆地生物群落调查观测与分析 [M]. 北京: 中国标准出版社, 1996: 153–155.
- [18] Eamus D, Prichard H. A cost-benefit analysis of leaves of four Australian savanna species [J]. *Tree Physiol*, 1998, 18(8/9): 537–545.
- [19] Williams K, Percival F M J, et al. Estimation of tissue construction cost from heat of combustion and organic nitrogen content [J]. *Plant Cell Environ*, 1987, 10(9): 725–734.
- [20] Huang Z L, Ding M H, Zhang Z P, et al. The hydrological processes and nitrogen dynamics in a monsoon evergreen broad-leaved forest in Dinghu Shan [J]. *Chin J Plant Ecol*, 1994, 18(2): 194–199.  
黄忠良, 丁明懋, 张祝平, 等. 鼎湖山季风常绿阔叶林的水文学过程及其氮素动态 [J]. *植物生态学报*, 1994, 18(2): 194–199.
- [21] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T, et al. Carbon isotope discrimination and photosynthesis [J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1989, 40: 503–537.
- [22] Kreef H, Köster N, Küper W, et al. Diversity and biogeography of vascular epiphytes in western Amazonia [J]. *J Biogeogr*, 2004, 31(9): 1463–1476.
- [23] Wang Q, He S A, Wu P C. The role of bryophytes in biodiversity [J]. *Biodiv Sci*, 1999, 7(4): 332–339.  
汪庆, 贺善安, 吴鹏程. 苔藓植物的多样性研究 [J]. *生物多样性*, 1999, 7(4): 332–339.
- [24] Wang X N, Chen X X, Zhang H, et al. Desiccation tolerance mechanism in resurrection fern-ally *Selaginella tamariscina* revealed by physiological and proteomic analysis [J]. *J Proteome Res*, 2010, 9(12): 6561–6577.
- [25] Lambers H, Chapin F S III, Pons T L. Translated by Zhang G P, Zhou W J. *Plant Physiology and Ecology* [M]. Hangzhou: Zhejiang University Press, 2003: 1–142.  
Lambers H, Chapin F S III, Pons T L. 张国平, 周伟军. 译. *植物生理生态学* [M]. 杭州: 浙江大学出版社, 2003: 1–142.
- [26] Lambers H, Poorter H. Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences [J]. *Adv Ecol Res*, 2004, 34(3): 283–362.
- [27] Ye W H, Feng H L, et al. Comparison of basic photosynthetic characteristics between exotic invader weed *Mikania micrantha* and its companion species [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2000, 8(2): 139–146.  
叶万辉, 冯惠玲, 等. 外来入侵杂草薇甘菊及其伴生种基本光合特性的比较 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2000, 8(2): 139–146.
- [28] Hikosaka K. Interspecific difference in the photosynthesis-nitrogen relationships: Patterns, physiological causes, and ecological importance [J]. *J Plant Res*, 2004, 117(6): 481–494.
- [29] Sobrado M A. Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species [J]. *Funct Ecol*, 1991, 5(5): 608–616.
- [30] Austin A T, Vitousek P M. Nutrient dynamics on a precipitation gradient in Hawaii [J]. *Oecologia*, 1998, 113(4): 519–529.
- [31] Groeneveld H W, Bergkotte M, Lambers H. Leaf growth in the fast-growing *Holcus lanatus* and the slow growing *Deschampsia flexuosa*: Tissue maturation [J]. *J Exp Bot*, 1998, 49(326): 1509–1517.
- [32] Sheng W P, Ren S J, Yu G R, et al. Patterns and driving factors of WUE and NUE in natural forest ecosystems along the north-south transect of eastern China [J]. *J Geogr Sci*, 2011, 21(4): 651–665.
- [33] Zhan X Y, Yu G Y, Sheng W P, et al. Foliar water use efficiency and nitrogen use efficiency of dominant plants species in main forests along the north-south transect of east China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2012, 23(3): 587–594.  
展小云, 于贵瑞, 盛文萍, 等. 中国东部南北样带森林优势植物叶片的水分利用效率和氮素利用效率 [J]. *应用生态学报*, 2012, 23(3): 587–594.