

木兰科常绿与落叶物种叶片构建策略的差异

侯皓^{1,2}, 刘慧¹, 贺鹏程^{1,2}, 华雷^{1,2}, 许秋园³, 叶清^{1*}

(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, 广东省应用植物学重点实验室, 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 华南农业大学资源环境学院, 广州 510650)

摘要: 为探究木兰科(Magnoliaceae)常绿与落叶物种叶片构建的生理生态策略, 选取黄山木兰(*Yulania cylindrica*)、玉兰(*Y. denudata*)和鸡公山玉兰(*Y. jigongshanensis*) 3种落叶物种, 以及荷花玉兰(*Magnolia grandiflora*)、含笑花(*Michelia figo*)、石碌含笑(*M. shiluensis*) 3种常绿物种, 对其叶片构建成本和叶片寿命相关的性状进行比较。结果表明, 木兰科3落叶种的单位叶片面积成本(CC_{area})显著低于3常绿种, 但落叶和常绿物种的叶片质量成本(CC_{mass})差异不显著。落叶物种的叶氮、磷含量(N_{mass}, P_{mass})和比叶面积(SLA)均显著高于常绿物种, 而叶片寿命(LLS)显著低于常绿物种。CC_{area}与LLS呈显著正相关, N_{mass}、P_{mass}和SLA均与LLS呈显著负相关。这说明木兰科玉兰属落叶物种单位面积叶片构建成本小于常绿物种; 落叶物种叶片寿命短, 但采取低成本构建策略, 提高比叶面积获得更多光资源, 增加营养积累, 也揭示了玉兰属落叶物种适应北亚热带较短的生长季和较低水热条件的生理生态策略。

关键词: 叶片构建; 叶片寿命; 木兰科; 常绿物种; 落叶物种

doi: 10.11926/jtsb.3978

Different Leaf Construction Strategies in Evergreen and Deciduous Species of Magnoliaceae

HOU Hao^{1,2}, LIU Hui¹, HE Peng-cheng^{1,2}, HUA Lei^{1,2}, XU Qiu-yuan³, YE Qing^{1*}

(1. Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystem, Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. College of Natural Resources and Environment, South China Agricultural University, Guangzhou 510650, China)

Abstract: In order to reveal the ecophysiological strategies of leaf construction in Magnoliaceae evergreen and deciduous species, the characters related with leaf lifespan and leaf construction cost of six Magnoliaceae species, including three deciduous species, *Yulania cylindrical*, *Y. denudate* and *Y. jigongshanensis*, and three evergreen species, *Magnolia grandiflora*, *Michelia figo* and *M. shiluensis* were compared. The results showed that construction cost per leaf area (CC_{area}) of deciduous species was significantly lower than that of evergreen species, but their construction cost per leaf dry mass (CC_{mass}) was similar. Nitrogen and phosphorous concentration (N_{mass}, P_{mass}) in leaves of deciduous species were significantly higher than that of evergreen species. Evergreen species had significantly low specific leaf area (SLA) but long leaf lifespan (LLS). There were a negative correlation between CC_{area} and LLS, whereas other three traits (SLA, N_{mass} and P_{mass}) had a positive correlation with LLS. In conclusion, deciduous species adopted the low-cost strategy, with short leaf lifespan and high SLA to obtain more light source and nutrition storage compared to evergreen species. It was revealed the ecophysiological strategy of

收稿日期: 2018-08-13 接受日期: 2018-10-16

基金项目: 国家自然科学基金项目(31670411); 广州市珠江科技新星专项(201806010083)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31670411), and the Pearl River Science and Technology Nova Program of Guangzhou (Grant No. 201806010083).

作者简介: 侯皓, 男, 硕士研究生, 从事植物生理生态研究。E-mail: houhao16@mails.ucas.ac.cn

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: qye@scib.ac.cn

deciduous species of Magnoliaceae to adapt short growth season and low hydrothermal condition in north subtropics.

Key words: Leaf construction; Leaf lifespan; Magnoliaceae; Evergreen species; Deciduous species

叶片构建成本包括植物为构建叶片碳骨架、氧化还原消耗的葡萄糖量以及生物合成所需的 ATP, 它表征了植物对叶片形成及发挥功能的能量投资^[1]。不同功能类型植物因叶片性状差异会影响获取资源的竞争能力, 从而表现出不同的能量策略。Osunkoya 等^[2]对外来入侵藤本植物与本地藤本植物的能量消耗与获取的研究表明, 入侵种的叶片构建成本通常低于本地种的, 而比叶面积则相反。除了植物自身差异产生相异能量策略, 生境异质性也会改变植物的适应性, 形成不同的叶片构建策略。Villar 等^[3]研究了叶片构建成本的种间差异, 认为苔原带和热带雨林区的植物因热量条件差异在生态系统尺度上的叶片构建成本分别为最低和最高, Griffin^[4]则指出, 落叶阔叶林的植物叶片构建成本略低于常绿阔叶林的植物。

叶片寿命由叶片发生时间和凋落时间决定, 是叶片在时间尺度上的性状^[5]。生境差异和植物本身获取资源能力差异影响着植物叶片寿命, 而叶片寿命高低影响着叶片维护成本的大小。有研究表明, 森林群落演替阶段前期物种具有短叶片寿命、高叶片氮磷含量、高比叶面积和低叶片构建成本^[6-8]。叶片寿命是将植物划分为常绿和落叶两种生活类型的直接依据。Aerts^[9]指出常绿植物为减少营养丢失而减少凋落物的量, 相应增加了叶片寿命, Sobrado^[10]比较了热带干旱森林常绿和落叶物种, 认为叶片寿命随着植物叶片建成到偿还能量消耗所需时间的增加而延长。

Wright 等^[11]提出叶片经济学谱(leaf economic spectrum, LES)的概念, 将其定义为植物叶片为偿还干物质含量和营养储存所消耗的能量投资而采取从快到慢不同时间的回报策略。在叶片经济学谱中, 叶片寿命与叶片构建成本属于核心性状, 叶片寿命反映了叶片建成后获取收益的平均时间, 时间越长需要投入构建的干物质就越多。叶片经济学谱反映了植物对环境的适应性以及生存策略, 是植物演化过程中生理生态功能的相互协调和权衡在叶片设计上的具体体现, 也是植物叶片形态功能和适应性的统一^[12]。

木兰科(Magnoliaceae)植物广泛分布于热带、亚

热带地区, 是分化较早的古老植物类群之一, 其祖先可追溯到一亿年前, 现代木兰科植物仍保留了许多原始性状, 如心皮分离、单槽花粉粒等^[13]。玉兰属(*Yulania*)是木兰科中唯一落叶属, 其余属均为常绿植物。玉兰属主要分布中心是北亚热带, 是适应该区域较低年均温和年降水的落叶物种, 而木兰科其他属物种的分布中心在南亚热带和热带地区, 适应该区域高辐射、高温多雨、但具有季节性干旱的气候条件, 多为常绿乔木或灌木^[14-15]。Xu 等^[16]比较了武汉和广州两地木兰科共有物种的生理生态特征的适应性, 认为两地木兰科常绿和落叶植物叶片性状在物种间相对稳定, 并没有因为迁地移植而改变其早期分化时对气候适应的性状, 表明其叶片对环境响应的保守性。以前的研究并未涉及木兰科叶片构建及其与叶片寿命的关系, 而玉兰属又是其唯一落叶属, 研究木兰科不同生活型叶片构建策略对解释其地理分布格局和阐明其生理生态适应性具有重要意义。本研究以木兰科常见的 6 种植物为研究对象, 通过对比常绿物种和落叶物种叶片构建相关性状, 探讨其叶片构建策略的差异。

1 材料和方法

1.1 研究地概况

中国科学院华南植物园位于广东省广州市(23° 11' N, 113° 21' E), 海拔 100 m; 属南亚热带季风气候, 年平均气温 21.2°C, 年平均降水量 1 706 mm, 干湿季明显, 4-9 月为湿季, 10-次年 3 月为旱季, 湿季降水占全年降水的 80% 以上; 土壤主要为赤红壤, pH 4.5~6.6, 呈弱酸性, 土层均较深厚, 质地以粘壤土和砂壤土为主。华南植物园的木兰园迁地保护木兰科植物 11 属 160 多种, 是世界上最大的木兰科植物种质资源保存基地, 为本试验提供了充足的研究材料。

1.2 材料

选择木兰科的 3 种落叶植物和 3 种常绿植物, 于 2017 年 8 月, 选取完全展开、健康成熟的叶片, 测定叶片构建成本相关性状, 并记录其株高、

表 1 6 种木兰科植物基本情况

Table 1 Information of six Magnoliaceae species

植物 Species	编号 Code	生活类型 Life form	株高 Height (m)	胸径 Diameter at breast height (cm)	移栽时间 Transplant time (Y-M)
黄山木兰 <i>Yulania cylindrical</i>	Yc	落叶 Deciduous	5.25±0.6	13.50±1.5	2001-01
玉兰 <i>Y. denudate</i>	Yd	落叶 Deciduous	6.00±0.2	15.00±0.0	1999-11
鸡公山玉兰 <i>Y. jigongshanensis</i>	Yj	落叶 Deciduous	6.70±0.3	11.60±1.2	2001-03
荷花玉兰 <i>Magnolia grandiflora</i>	Mg	常绿 Evergreen	11.00±0.6	17.37±5.1	1999-02
含笑花 <i>Michelia figo</i>	Mf	常绿 Evergreen	2.50±0.1	5.75±2.5*	1992-10
石碌含笑 <i>M. shiluensis</i>	Ms	常绿 Evergreen	5.80±1.9	19.20±4.8	1986-01

*: 灌木基径。n=3~5。

*: Ground diameter for shrubs. n=3-5.

胸径和移栽情况(表 1)。

1.3 方法

比叶面积 每种选取 3~5 株生长良好的植株, 每株取 4~6 片完全展开的成熟叶片, 去除叶柄后, 用叶面积仪(Li-3000A, Li-Cor, Lincoln, NE, USA)测定叶片面积(LA)。然后将叶片放入烘箱, 在 65℃ 下烘至恒重, 测定干重(DW)。比叶面积(SLA)为叶片面积与干重之比^[17], 即 $SLA=LA/DW$ 。

叶片元素含量 叶片烘干后, 经磨碎、过筛, 测定氮、磷元素含量。氮元素含量(N_{mass})用凯氏定氮法测定, 磷元素含量(P_{mass})用原子吸收光度法测定^[18]。

叶片构建成本 叶片去灰分热值(Hc)为叶片干重热值(CV)与叶片单位质量去灰分含量的比值, 即 $Hc=CV/(1-Ash)^{[1]}$, Ash 是灰分含量。取 0.5 g 叶片粉末压片后置入全自动氧弹热量仪(Model 6400, Parr, IL, USA), 完全燃烧后记录读数。同样取 0.5 g 叶片粉末置入马弗炉中, 550℃ 下灼烧 4 h, 称量残渣质量。灰分含量为残渣质量与样品质量比值的百分数^[19], 即灰分=残渣质量/样品质量×100%。根据 Williams 等^[1]提出的叶片构建成本公式: $CC_{mass}=[(0.06968Hc-0.065)(1-Ash)+7.5(kN_{mass}/14.0067)]/0.87$, k 是氮氧化还原形态的化合价(若是 NH_4^+ , 则 k 为-3; 若是 NO_3^- , 则 k 为+5)。华南植物园土壤的主要氮源是硝酸盐^[3], 因此本试验中 k 值为+5。叶片单位面积构建成本为单位质量成本与比叶面积的比值^[20], 即 $CC_{area}=CC_{mass}/SLA$ 。

叶片寿命 2014 年生长季开始时(4 月), 选取 3~5 株健康成熟植株的 30~50 片新叶并标记。每周记录叶片的生长和死亡情况直到 2016 年底。以叶片出现到凋落时间之差的平均值为叶片寿命^[21]。

1.4 数据分析

采用 SPSS 18.0 软件对常绿物种和落叶物种性状的差异显著性进行 t 检验。参数间的相关性用线性回归(Linear regression)进行拟合。采用 Origin 16.0 软件作图。

2 结果和分析

2.1 叶片构建成本和营养元素

与落叶物种相比, 常绿物种单位面积的构建成本更高($P<0.01$), 分别为 72.32 和 141.09 g glucose m^{-2} , 而单位质量成本间无显著差异($P>0.05$), 落叶和常绿物种分别为 1.38 和 1.44 g glucose g^{-1} 。落叶物种的平均叶片氮含量、磷含量分别为 21.16、13.43 mg g^{-1} , 极显著($P<0.01$)高于常绿物种的 1.32、0.75 mg g^{-1} (图 1)。

2.2 叶片寿命和比叶面积

落叶物种的比叶面积显著高于常绿物种, 分别为 198.64 和 107.51 $cm^2 g^{-1}$ ($P<0.01$)。常绿物种的叶片寿命远高于落叶物种, 分别为 6.53 和 24.03 月, 两种生活型差异显著($P<0.01$) (图 2)。

2.3 叶片性状间的相关关系

叶片寿命与叶片单位面积的构建成本呈显著正相关($R^2=0.82$, $P<0.05$), 与比叶面积($R^2=0.69$, $P<0.05$)、叶片氮含量($R^2=0.77$, $P<0.05$)和磷含量($R^2=0.78$, $P<0.05$)均呈显著负相关(图 3)。

3 讨论

3.1 不同生活型叶片构建投资差异

叶片是植物的重要器官, 通过光合作用将大气

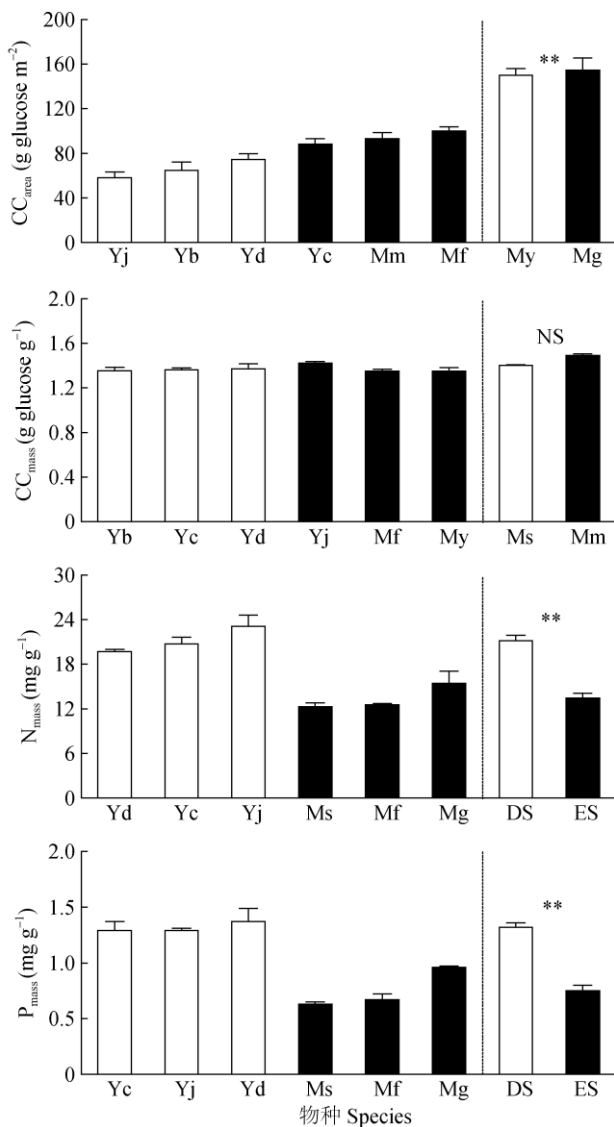


图 1 6 种木兰科植物的单位叶片面积成本(CC_{area})、单位叶片质量成本(CC_{mass})和叶片氮(N_{mass})、磷(P_{mass})含量。Yc、Yj、Yd、Ms、Mf 和 Mg 见表 1; DS: 落叶物种; ES: 常绿物种; **: P<0.01; NS: P>0.05。下图同。
Fig. 1 Construction cost per leaf area (CC_{area}) and per leaf dry mass (CC_{mass}), leaf nitrogen (N_{mass}) and phosphorous (P_{mass}) concentration of six Magnoliaceae species. Yc, Yj, Yd, Ms, Mf and Mg see Table 1; DS: Deciduous species; ES: Evergreen species; **: P<0.01; NS: P>0.05. The same is following Figures.

中 CO₂ 转化为糖类供给植物生长, 然而植物叶片本身的构建又会消耗能量, 成为植物获取能量的投资成本。本研究表明木兰科落叶植物单位面积叶片构建成本低于常绿植物, 叶片质量成本两者差异不显著, 这与人对其他常绿与落叶植物的研究结果一致^[3-4]。这样的能量分配策略是木兰科落叶物种对北亚热带较寒冷干旱气候的适应, 也符合温带分布

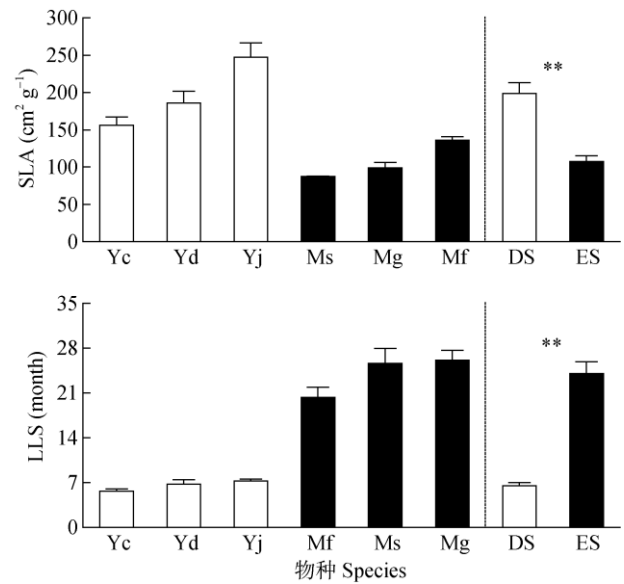


图 2 6 种木兰科植物的比叶面积(SLA)和叶片寿命(LLS)
Fig. 2 Specific leaf area (SLA) and leaf lifespan (LLS) of six Magnoliaceae species

的玉兰属植物对季节性生长的适应, 即使移栽到亚热带地区仍保持了之前的适应策略, 这与之前对木兰科水分和光合相关的性状研究结论一致^[16,22]。

木兰科两种类型物种的叶片质量成本并没有表现出显著差异, 这与 Villar 等^[23]和 Feng 等^[24]的研究结论一致, 表明木兰科同其他植物在物质积累和组成上都表现出相对的稳定性。汤松波等^[19]和 Villar 等^[23]认为, 叶片质量成本主要与叶片中低成本化合物(如脂质类)和低成本化合物(如矿物质和有机酸)含量相关, 并不由叶片元素含量直接决定, 而落叶植物叶片中低成本化合物的积累使其叶片质量成本较低。根据叶片生物量和叶片形态, 叶片面积成本可以由比叶面积计算得到, 许多研究也表明叶片面积成本可以作为一个有效的衡量植物能量利用策略的工具^[20]。

比叶面积作为植物生长指示的综合性状, 与能量积累和抗性紧密相关, 比叶面积越低用于构建保卫结构或叶肉组织储水的物质投入越高^[25], 而叶片氮、磷含量一定程度上表征了环境的养分条件, 不同生活型植物叶片氮、磷含量存在差异^[26]。祁建等^[27]的研究表明比叶面积较低的植物通常将很大部分能量用于框架构建和保卫防御, 降低营养积累提高再利用效率; 而 Aerts 等^[28]的研究表明, 落叶树种的叶片氮、磷含量明显高于常绿树种, 主要原因是生境和叶片寿命差异, 长叶片寿命能减少常绿树种

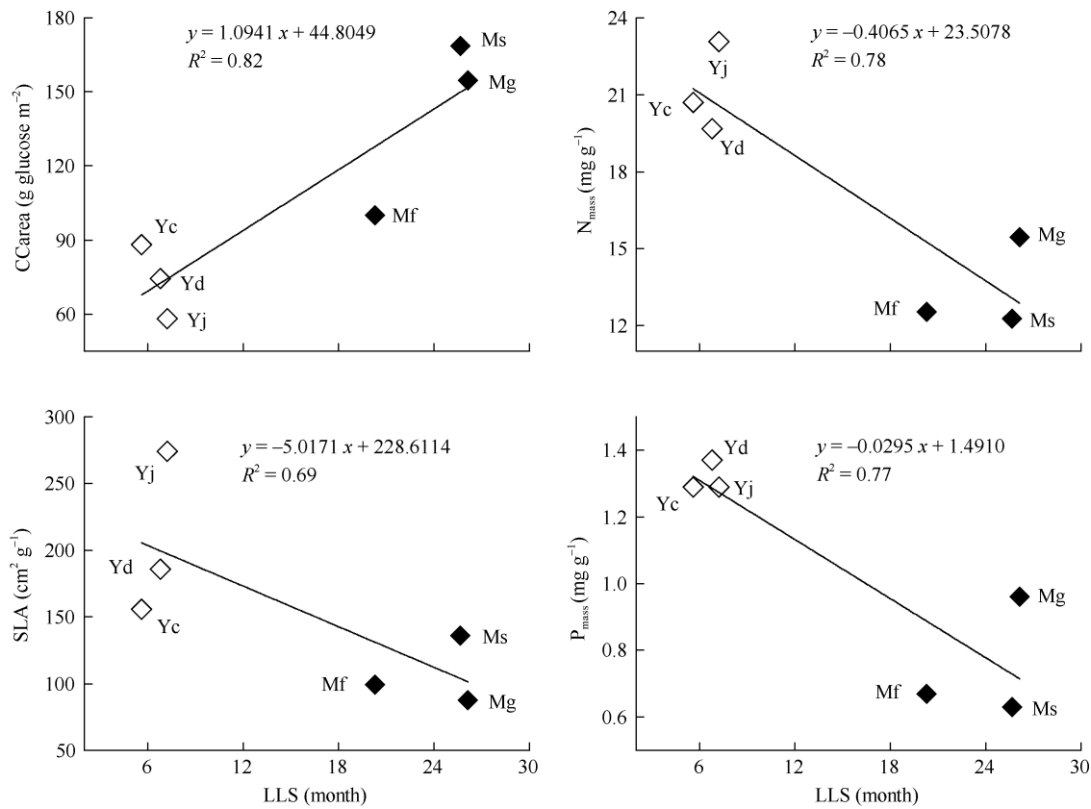


图 3 6 种木兰科植物的叶片寿命(LLS)与叶片单位面积成本(CC_{area})、叶片氮含量(N_{mass})、磷含量(P_{mass})、比叶面积(SLA)的关系。◇: 落叶物种; ◆: 常绿物种。

Fig. 3 Relations between leaf lifespan (LLS) and construction cost per leaf area (CC_{area}), leaf nitrogen (N_{mass}) and phosphorous (P_{mass}) concentration and specific leaf area (SLA) of six Magnoliaceae species. ◇: Deciduous species; ◆: Evergreen species.

叶片养分丢失。本研究结果表明, 木兰科落叶植物的比叶面积和叶片氮、磷含量都显著高于常绿植物, 表明木兰科落叶植物更偏重营养获取和积累策略, 常绿植物更倾向骨架构建与保卫及营养再利用, 而这种不同的营养利用方式可能是对其原生境适应策略的保留。

3.2 不同生活型叶片投资与寿命的关系

叶片寿命越长需要投入维持叶片光合与机械支撑功能的能量就越多, 维护成本由此增加。本研究木兰科叶片寿命与叶片面积成本的关系揭示了叶片寿命越长其面积构建成本越高的规律, 这与 Villar 等^[4]和 Navas 等^[6]的研究结果一致, 表明常绿物种因其长叶片寿命需要维持叶片功能运行的时间越长, 叶片构建投资会大于落叶物种。有研究表明, 落叶物种叶片寿命短于常绿物种, 为了获取维持生长繁殖足够的能量, 增加了叶片光合面积, 因而短叶片寿命的落叶物种保持了较高的比叶面积^[29-30]。而本研究结果表明, 木兰科植物比叶面积随叶片寿

命增加而降低, 这说明短叶片寿命的落叶物种调整生态策略, 以扩展叶片面积在有限的寿命时间内获取足够的能量, 满足生长等必要需求。

本研究结果表明, 木兰科落叶植物与常绿植物的叶片质量成本差值虽然不大, 但面积成本上常绿植物几乎是落叶植物的 2 倍, 且落叶物种叶片氮磷含量显著高于常绿物种。这可能是因为短寿命的木兰科落叶植物无法长时间获取资源, 因此短期内快速积累氮磷营养元素、快速偿还成本。相比之下, 木兰科常绿物种因长叶片寿命可以长期获取资源, 提高养分重新利用效率而减少氮磷元素积累, 但因此叶片结构支撑及长期功能维护消耗的能量投入会增多, 以满足持续获取资源和发挥叶片功能的需求^[31-32]。

常绿、落叶两种类型植物采取的不同叶片构建策略, 可能与其原生境有关^[10,26]。常绿物种往往分布于土壤较贫瘠的生境, 长叶片寿命可以减少养分损失, 提高养分重吸收, 是对寡养生境的适应。此种策略的权衡使得常绿物种必须支付更高昂的叶

片构建成本, 以维护叶片养分的吸收和利用。前人在同一地点的研究表明木兰科落叶和常绿物种在碳氮水层面利用策略的不同^[33], 本研究补充了叶片构建上投资策略的差异, 从叶片碳氮能量投资和利用的不同层面完整解释了木兰科不同分布区常绿落叶物种的趋异演化。

参考文献

- [1] WILLIAMS K, PERCIVAL F, MERINO 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. doi: 10.1111/1365-3040.ep11604754.
- [2] OSUNKOYA O O, BAYLISS D, PANETTA F D, et al. Leaf trait coordination in relation to construction cost, carbon gain and resource-use efficiency in exotic invasive and native woody vine species [J]. *Ann Bot*, 2010, 106(2): 371–380. doi: 10.1093/aob/mcq119.
- [3] VILLAR R, MERINO J. Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems [J]. *New Phytol*, 2001, 151(1): 213–226. doi: 10.1046/j.1469-8137.2001.00147.x.
- [4] GRIFFIN K L. Calorimetric estimates of construction cost and their use in ecological studies [J]. *Funct Ecol*, 1994, 8(5): 551–562. doi: 10.2307/2389915.
- [5] WANG R F, FENGY L. The effects of leaf phenology, construction cost and payback time on carbon accumulation in invasive plants [J]. *Acta Ecol Sin*, 2009, 29(5): 2568–2577. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2009.05.046.
王睿芳, 冯玉龙. 叶物候、构建消耗和偿还时间对入侵植物碳积累的影响 [J]. *生态学报*, 2009, 29(5): 2568–2577. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2009.05.046.
- [6] NAVAS M L, DUCOUT B, ROUMET C, et al. Leaf life span, dynamics and construction cost of species from mediterranean old-fields differing in successional status [J]. *New Phytol*, 2003, 159(1): 213–228. doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.00790.x.
- [7] XIAO Y H, LIU S R, TONG F C, et al. Dominant species in subtropical forests could decrease photosynthetic N allocation to carboxylation and bioenergetics and enhance leaf construction costs during forest succession [J]. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 117. doi: 10.3389/fpls.2018.00117.
- [8] ZHU S D, SONG J J, LI R H, et al. Plant hydraulics and photosynthesis of 34 woody species from different successional stages of subtropical forests [J]. *Plant Cell Environ*, 2013, 36(4): 879–891. doi: 10.1111/pce.12024.
- [9] AERTS R. The advantages of being evergreen [J]. *Trends Ecol Evol*, 1995, 10(10): 402–407. doi: 10.1016/S0169-5347(00)89156-9.
- [10] SOBRADO M A. Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species [J]. *Funct Ecol*, 1991, 5(5): 608–616. doi: 10.2307/2389479.
- [11] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, 428(6985): 821–827. doi: 10.1038/nature02403.
- [12] SHEN Z H. The leaf economic traits and element concentrations of mangrove plants in southern China [D]. Nanning: Guangxi University, 2016: 3–4.
申智骅. 华南红树植物叶片经济学及元素特征 [D]. 南宁: 广西大学, 2016: 3–4.
- [13] LIU Y H, XIA N H, YANG H Q. The origin, evolution and phyto-geography of Magnoliaceae [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 1995, 3(4): 1–12. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.1995.4.001.
刘玉壶, 夏念和, 杨惠秋. 木兰科(Magnoliaceae)的起源、进化和地理分布 [J]. *热带亚热带植物学报*, 1995, 3(4): 1–12. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.1995.4.001.
- [14] LIU H, LUNDGREN M R, FRECKLETON R P, et al. Uncovering the spatio-temporal drivers of species trait variances: A case study of Magnoliaceae in China [J]. *J Biogeogr*, 2016, 43(6): 1179–1191. doi: 10.1111/jbi.12707.
- [15] NIE Z L, WEN J, AZUMA H, et al. Phylogenetic and biogeographic complexity of Magnoliaceae in the Northern Hemisphere inferred from three nuclear data sets [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2008, 48(3): 1027–1040. doi: 10.1016/j.ympev.2008.06.004.
- [16] XU Q Y, LIU H, YE Q. Intraspecific variability of ecophysiological traits of four Magnoliaceae species growing in two climatic regions in China [J]. *Plant Ecol*, 2017, 218(4): 407–415. doi: 10.1007/s11258-017-0699-9.
- [17] GOWER S T, KUCHARIK C J, NORMAN J M. Direct and indirect estimation of leaf area index, f_{APAR} , and net primary production of terrestrial ecosystems [J]. *Remote Sens Environ*, 1999, 70(1): 29–51. doi: 10.1016/S0034-4257(99)00056-5.
- [18] YAN B G, LIU G C, FAN B, et al. Relationships between plant stoichiometry and biomass in an arid-hot valley, Southwest China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2015, 39(8): 807–815. doi: 10.17521/cjpe.2015.0077.
闫帮国, 刘刚才, 樊博, 等. 干热河谷植物化学计量特征与生物量之间的关系 [J]. *植物生态学报*, 2015, 39(8): 807–815. doi: 10.17521/cjpe.2015.0077
- [19] TANG S B, ZHANG L L, KUANG Y W, et al. Leaf construction costs of 34 dominant species in karst forest, Guizhou [J]. *Earth Environ*, 2017, 45(1): 18–24. doi: 10.14050/j.cnki.1672-9250.2017.01.003.

- 汤松波, 张玲玲, 旷远文, 等. 贵州喀斯特森林 34 个优势种叶片构建成本特征 [J]. 地球与环境, 2017, 45(1): 18–24. doi: 10.14050/j.cnki.1672-9250.2017.01.003.
- [20] 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. doi: 10.2307/3558387.
- [21] ZHU S D, LI R H, SONG J, et al. Different leaf cost-benefit strategies of ferns distributed in contrasting light habitats of sub-tropical forests [J]. Ann Bot, 2016, 117(3): 497–506. doi: 10.1093/aob/mcv179.
- [22] LIU H, XU Q Y, HE P C, et al. Strong phylogenetic signals and phylogenetic niche conservatism in ecophysiological traits across divergent lineages of Magnoliaceae [J]. Sci Rep, 2015, 5: 12246. doi: 10.1038/srep12246.
- [23] VILLAR R, ROBLETO J R, de JONG Y, et al. Differences in construction costs and chemical composition between deciduous and evergreen woody species are small as compared to differences among families [J]. Plant Cell Environ, 2006, 29(8): 1629–1643. doi: 10.1111/j.1365-3040.2006.01540.x.
- [24] FENG Y L. Nitrogen allocation and partitioning in invasive and native *Eupatorium* species [J]. Physiol Plant, 2008, 132(3): 350–358. doi: 10.1111/j.1399-3054.2007.01019.x.
- [25] BUCCI S J, GOLDSTEIN G, MEINZER F C, et al. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: From leaf to whole plant [J]. Tree Physiol, 2004, 24(8): 891–899. doi: 10.1093/treephys/24.8.891.
- [26] YAN E R, WANG X H, GUO M, et al. C : N : P stoichiometry across evergreen broad-leaved forests, evergreen coniferous forests and deciduous broad-leaved forests in the Tiantong region, Zhejiang Province, eastern China [J]. Chin J Plant Ecol, 2010, 34(1): 48–57. doi: 10.3773/j.issn.1005-264x.2010.01.008.
- 阎恩荣, 王希华, 郭明, 等. 浙江天童常绿阔叶林、常绿针叶林与落叶阔叶林的 C : N : P 化学计量特征 [J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 48–57. doi: 10.3773/j.issn.1005-264x.2010.01.008.
- [27] QI J, MA K M, ZHANG Y X. Comparisons on leaf traits of *Quercus liaotungensis* Koidz. on different slope positions in Dongling Mountain of Beijing [J]. Acta Ecol Sin, 2008, 28(1): 122–128. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2008.01.014.
- 祁建, 马克明, 张育新. 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, 2008, 28(1): 122–128. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2008.01.014.
- [28] AERTS R, CHAPIN III F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns [J]. Adv Ecol Res, 2000, 30(8): 1–67. doi: 10.1016/S0065-2504(08)60016-1.
- [29] STERCK F J, POORTER L, SCHIEVING F. Leaf traits determine the growth-survival trade-off across rain forest tree species [J]. Amer Nat, 2006, 167(5): 758–765.
- [30] HU Y S, YAO X Y, LIU Y H. Specific leaf area and its influencing factors of forests at different succession stages in Changbai Mountains [J]. Acta Ecol Sin, 2015, 35(5): 1480–1487. doi: 10.5846/stxb201310132459.
- 胡耀升, 么旭阳, 刘艳红. 长白山森林不同演替阶段比叶面积及其影响因素 [J]. 生态学报, 2015, 35(5): 1480–1487. doi: 10.5846/stxb201310132459.
- [31] ONODA Y, WRIGHT I J, EVANS J R, et al. Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum [J]. New Phytol, 2017, 214(4): 1447–1463. doi: 10.1111/nph.14496.
- [32] REICH P B. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto [J]. J Ecol, 2014, 102(2): 275–301. doi: 10.1111/1365-2745.12211.
- [33] LIU H, ZHU L W, XU Q Y, et al. Ecophysiological responses of two closely related Magnoliaceae genera to seasonal changes in subtropical China [J]. J Plant Ecol, 2018, 11(3): 434–444. doi: 10.1093/jpe/rtx011.