



## 南亚热带不同演替阶段森林优势树种叶片构建成本与机械抗性的协同关系

韦伊, 刘慧, 贺鹏程, 刘小容, 叶清

### 引用本文:

韦伊, 刘慧, 贺鹏程, 刘小容, 叶清. 南亚热带不同演替阶段森林优势树种叶片构建成本与机械抗性的协同关系[J]. 热带亚热带植物学报, 2022, 30(4): 483–491.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4502>

## 您可能感兴趣的其他文章

### Articles you may be interested in

#### 木兰科常绿与落叶物种叶片构建策略的差异

Different Leaf Construction Strategies in Evergreen and Deciduous Species of Magnoliaceae

热带亚热带植物学报. 2019, 27(3): 272–278 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3978>

#### 夏季南亚热带森林演替中后期优势种幼叶花色素苷的光保护作用

Photoprotection of Anthocyanins in Young Leaves of Dominant Tree Species at Mid- and Late-successional Stages of Low Subtropical Forest in Summer

热带亚热带植物学报. 2018, 26(4): 363–374 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3838>

#### 狗尾草属5种植物叶片的形态特征

Leaf Morphological Characteristics of Five *Setaria* Species

热带亚热带植物学报. 2015(5): 501–510 <https://doi.org/10.11926/j.issn.1005-3395.2015.05.004>

#### 华南地区亚热带树木叶面积指数的高光谱反演研究

Hyperspectral Inversion of Leaf Area Index of Subtropical Vegetation in South China

热带亚热带植物学报. 2018, 26(4): 323–334 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3840>

#### 海防林叶片形态、光合特征和枝条抗性对长期风胁迫的响应

Leaf Morphology, Photosynthetic Characteristics and Branch Resistance Responding to Long-term Wind Stress of Coastal Shelterbelt Species

热带亚热带植物学报. 2022, 30(1): 11–18 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4390>

向下翻页, 浏览PDF全文

# 南亚热带不同演替阶段森林优势树种叶片构建成本与机械抗性的协同关系

韦伊<sup>1,2</sup>, 刘慧<sup>1</sup>, 贺鹏程<sup>1</sup>, 刘小容<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)

**摘要:** 为探究不同演替阶段森林优势种叶片资源获取策略的差异以及叶片构建成本与机械抗性的关系, 对我国南亚热带不同演替阶段森林 14 优势种的叶片构建成本、机械抗性、角质层厚度和比叶重等结构性状进行测定。结果表明, 与演替早期相比, 演替晚期优势种具有更高的单位面积叶片构建成本、叶片撕裂力以及穿透力, 但其叶片最大光合速率较低; 同时, 单位面积叶片构建成本与机械抗性呈显著正相关关系, 而叶片角质层厚度、比叶重等结构性状也与叶片构建成本、机械抗性均呈显著正相关。因此, 从叶片能量投资策略上反映了南亚热带森林演替进程中叶片构建成本与机械抗性的协同关系。

**关键词:** 叶片撕裂力; 叶片穿透力; 能量投资; 叶片寿命; 光合速率

doi: 10.11926/jtsb.4502

## Coordination between Leaf Construction Cost and Mechanical Resistance of Dominant Woody Species in Subtropical Forests at Different Successional Stages

WEI Yi<sup>1,2</sup>, LIU Hui<sup>1</sup>, HE Pengcheng<sup>1</sup>, LIU Xiaorong<sup>1</sup>, YE Qing<sup>1\*</sup>

(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)

**Abstract:** In order to reveal the leaf energy investment strategy of subtropical forest trees at different successional stages and the correlations between leaf construction cost and mechanical resistance, the suits of leaf traits, including force to tear ( $F_t$ ), force to punch ( $F_p$ ), leaf mass per area (LMA), leaf lifespan (LLS), leaf construction cost per area ( $CC_{area}$ ), leaf cuticle thickness ( $T_c$ ), and leaf maximum photosynthesis per area ( $A_{area}$ ), for 14 dominant woody species from subtropical forests at different successional stages were measured, and the correlations between leaf construction cost and mechanical resistance were analyzed. The results showed that the dominant species from late successional forest had higher  $CC_{area}$ ,  $F_t$  and  $F_p$ , but lower  $A_{area}$  than those in early successional forest. In addition,  $CC_{area}$  was positively correlated with both  $F_t$  and  $F_p$ . Moreover, the structural traits, such as  $T_c$  and LMA, were positively correlated with  $CC_{area}$  and mechanical resistance. Therefore, it was illustrated the coordination between  $CC_{area}$  and mechanical resistance, along with the changes in structural traits might be responsible (at least partially) for this shift of leaf energy investment strategy for trees occurred at different successional subtropical forests.

收稿日期: 2021-08-16

接受日期: 2021-11-05

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(XDA13020601); 国家自然科学基金项目(32001106); 中国博士后科学基金资助项目(2020M672861, 2021T140676)资助

This work was supported by the Strategic Priority Research Program of the Chinese Academy of Sciences (Grant No. XDA13020601), the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 32001106), and the Project for Postdoctoral Science of China (Grant No. 2020M672861, 2021T140676).

作者简介: 韦伊, 女, 硕士研究生, 从事植物生理生态研究。E-mail: weiyi@scbg.ac.cn

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

**Key words:** Leaf force to tear; Leaf force to punch; Energy investment; Leaf lifespan; Photosynthesis

叶片构建成本是指植物合成叶片生物量所需的碳骨架、葡萄糖量和生物合成所需的化学能,表征植物叶片水平上的能量投资策略<sup>[1]</sup>,同时也是研究叶片碳经济投资的重要指标<sup>[2]</sup>。通过将叶片构建成本与叶片光合速率、叶片氮、磷含量等叶片经济性状相结合,能够揭示不同生境下叶片资源获取与结构投资间的成本效益策略<sup>[3-5]</sup>。故叶片构建成本被广泛应用于探究不同生境下植物环境适应性、物种生存策略以及生物地理分布格局<sup>[6-8]</sup>。有研究表明,与本土物种相比,入侵种具有更低的叶片构建成本,更高的比叶面积和光合能力,在开阔生境中具有竞争优势,有利于其快速繁殖<sup>[9-11]</sup>。叶片构建成本在不同光照条件下也存在差异,低光照条件下,叶片通过降低防御成本来获取最大光合碳增益,其叶片构建成本较低且成本回报时间较短<sup>[4,12-13]</sup>。此外,叶片构建成本还能用来评估植物对环境胁迫的抵抗力<sup>[14-15]</sup>,以及植物响应干旱胁迫时的恢复能力<sup>[16]</sup>。

叶片机械抗性是衡量叶片保护光合组织免受非生物伤害(风、雨等)和生物伤害(虫食)等机械损伤而产生的相对碳投资的关键指标<sup>[17]</sup>,包括叶片撕裂力、穿透力以及剪切力。叶片机械抗性的强弱取决于叶片结构的差异<sup>[18]</sup>,如叶片密度<sup>[19-21]</sup>、角质层<sup>[22]</sup>、干物质含量<sup>[23]</sup>和细胞壁厚度<sup>[24]</sup>等。同时,叶片生长环境也会影响叶片机械抗性<sup>[25]</sup>,He 等<sup>[26]</sup>的研究表明耐阴树种的叶片机械抗性显著强于喜光树种。理论上,叶片机械抗性较高的植物,往往具有较高的叶片撕裂力和穿透力,同时光合碳增益较低。这可能与叶片氮元素在结构构建-光合作用中的分配机制有关,叶片向叶肉细胞壁分配的氮比例越大,可作用于光合作用的氮越少,从而导致光合氮利用效率和光合作用降低<sup>[27-28]</sup>。

同一森林不同演替阶段的植物可能表现出不同的生理生态特性<sup>[29-31]</sup>,了解演替过程中的植物特性不仅有助于解释物种更替的形成机制,而且也可作为森林管理和恢复重建提供指导<sup>[32]</sup>。随着森林演替的发展,优势树种叶片构建成本碳投资策略可能从叶片经济学谱的“快速偿还”端向“慢速偿还”端转变。即“快速偿还”端的资源获取型植物,具有较高的叶片光合速率、叶片氮、磷含量以及较低的叶片构建成本;而“慢速偿还”端的资源保守型植物则将更多

资源投入到自身防御结构中,以提高叶片防御性能和延长叶片寿命<sup>[33-34]</sup>。另一方面,叶片机械抗性与叶片经济学谱相耦合,叶片机械抗性越强,抵御外界物理胁迫能力越强,从而叶片寿命有所提高<sup>[35]</sup>。但在以往研究中,关于森林不同演替阶段优势树种叶片构建成本与机械抗性间直接联系的研究仍然有限,探究不同演替阶段优势树种叶片构建成本与机械抗性之间的联系,不仅能够揭示森林演替变化机制,还有助于了解优势树种生存策略。

本研究假设鼎湖山南亚热带森林中,演替晚期优势树种叶片比演替早期植物叶片更倾向于“慢速偿还”端的资源保守和更强的防御策略,叶片构建成本与机械抗性较高,而光合速率较低;同时,叶片构建成本与机械抗性存在协同关系。本研究选取中国南方鼎湖山亚热带常绿林中处于演替早期和晚期共 14 种优势树树种,测定叶片构建成本、叶片机械抗性(如叶片撕裂力和穿透力)、结构性状(叶片角质层厚度、比叶重和叶片密度等)和叶片光合速率、气孔导度等性状,探讨叶片构建成本与机械抗性的关系,为阐明不同森林演替阶段优势树种生存策略提供参考。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究地点和植物材料

本研究在广东省肇庆市中国科学院鼎湖山森林生态系统定位研究站(23°09'21"~23°11'30" N, 112°30'39"~112°33'41" E)中进行。鼎湖山属于南亚热带湿润季风气候,水热条件丰富,年均温 20.9 °C,最热月为 7 月(28.1 °C);最冷月为 1 月(12.0 °C),年均降雨量为 1 900 mm,年均蒸发量为 1 115 mm,年均相对湿度为 81.5%。

演替早期阶段的森林(海拔 200~300 m)受到人类长期干扰。优势树种为对光照要求较高的灌木、小乔木,如白楸(*Mallotus paniculatus*)等,冠层高度约 2 m。土壤(0~10 cm) pH 为 4.29,有机质 31.50 g/kg,氮含量 1.10 g/kg,磷含量 0.40 g/kg,年均储水量(0~75 cm)为 254.36 mm。

演替晚期阶段的森林(海拔 200~300 m)为中国南方的顶级群落,主要优势树种为锥(*Cryptocarya chinensis*)和华润楠(*Machilus chinensis*)等,冠层高度

15 m, 盖度 95%。土壤(0~10 cm) pH 为 3.89, 有机质 48.69 g/kg, 氮含量 1.76 g/kg, 磷含量 0.29 g/kg, 年均储水量(0~75 cm)为 381.03 mm。

根据前人<sup>[7]</sup>和鼎湖山长期群落调查结果<sup>[36]</sup>, 本

研究从每个演替阶段森林中各选取 7 种常见和典型的优势树种(表 1), 选取完全展开、健康成熟叶片进行相关性状的测定(表 2), 记录树种个体的生活型、冠层和采样高度。

表 1 南亚热带森林不同演替阶段优势树种的基本特征

Table 1 Characteristics of dominant species in subtropical forest at different successional stages

植物 Species	科 Family	缩写 Abbreviation	生活型 Life form	冠层(采样)高度 Canopy (sampling) height (m)
演替早期 Early-successional stage				
白楸 <i>Mallotus paniculatus</i>	大戟科 Euphorbiaceae	Mp	乔木 Tree	2 (2)
毛稔 <i>Melastoma sanguineum</i>	野牡丹科 Melastomataceae	Ms	灌木 Shrub	2 (2)
三桠苦 <i>Melicope pteleifolia</i>	芸香科 Rutaceae	Mep	乔木 Tree	2 (2)
山鸡椒 <i>Litsea cubeba</i>	樟科 Lauraceae	Lc	乔木 Tree	2 (2)
黄牛木 <i>Cratogeomys cochinchinense</i>	金丝桃科 Hypericaceae	Crac	乔木 Tree	4 (4)
水东哥 <i>Saurauia tristyla</i>	猕猴桃科 Actinidiaceae	St	乔木 Tree	3 (3)
毛果算盘子 <i>Glochidion eriocarpum</i>	叶下珠科 Phyllanthaceae	Ge	灌木 Shrub	2 (2)
演替晚期 Late-successional stage				
锥 <i>Castanopsis chinensis</i>	壳斗科 Fagaceae	Cac	乔木 Tree	9~10 (6~7)
黄杞 <i>Engelhardia roxburghiana</i>	胡桃科 Juglandaceae	Er	乔木 Tree	10~12 (6~7)
红枝蒲桃 <i>Syzygium rehderianum</i>	桃金娘科 Myrtaceae	Sr	乔木 Tree	6~7 (5)
广东金叶子 <i>Craibiodendron scleranthum</i> var. <i>kwangtungense</i>	杜鹃花科 Ericaceae	Cs	乔木 Tree	6~8 (6~7)
厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	樟科 Lauraceae	Crc	乔木 Tree	9~11 (6~7)
黄果厚壳桂 <i>C. concinna</i>	樟科 Lauraceae	Cc	乔木 Tree	9~11 (6~7)
华润楠 <i>Machilus chinensis</i>	樟科 Lauraceae	Mc	乔木 Tree	9~11 (6~7)

表 2 优势树种的叶片性状

Table 2 Leaf traits of dominant species

性状 Trait	缩写 Abbreviation	单位 Unit	演替早期 Early successional stage	演替晚期 Late successional stage
叶片撕裂力 Leaf force to tear	F <sub>t</sub>	kN/m	0.30±0.03	0.57±0.06**
叶片穿透力 Leaf force to punch	F <sub>p</sub>	kN/m <sup>2</sup>	0.27±0.03	0.38±0.02*
叶片密度 Leaf density	LD	g/m <sup>3</sup>	0.33±0.05	0.48±0.05*
叶片厚度 Leaf thickness	LT	μm	148.74±14.24	202.48±23.82 <sup>ns</sup>
单位质量叶片氮含量 Leaf N concentration per mass	N <sub>mass</sub>	Mg/g	25.99±3.11	17.31±1.99*
单位质量叶片磷含量 Leaf P concentration per mass	P <sub>mass</sub>	Mg/g	1.17±0.11	0.70±0.06**
单位面积气孔导度 Leaf stomatal conductance per area	g <sub>Sarea</sub>	Mol/(m <sup>2</sup> ·s)	0.37±0.04	0.13±0.02***
叶片比叶重 Leaf mass per area	LMA	g/cm <sup>2</sup>	57.55±4.80	99.81±2.96***
叶片寿命 Leaf lifespan	LLS	wk	20.29±1.85	91.29±9.84***
单位面积叶片构建成本 Leaf construction cost per area	CC <sub>area</sub>	g Glu/m <sup>2</sup>	83.95±7.07	143.51±5.60***
叶片角质层厚度 Leaf cuticle thickness	T <sub>c</sub>	μm	1.34±0.36	4.44±0.51***
叶片最大光合速率 Leaf maximum photosynthetic rate per area	A <sub>area</sub>	μmol/(m <sup>2</sup> ·s)	11.85±1.11	8.35±1.07*

ns:  $P>0.05$ ; \*:  $P<0.05$ ; \*\*:  $P<0.01$ ; \*\*\*:  $P<0.001$ .

## 1.2 叶片比叶重和叶片密度

每树种选取 3~5 株生长良好的植株, 每株取 20~30 片完全展开的成熟叶片, 去除叶柄用 Li-Cor 3000A 便携式叶面积仪测定叶片面积, 并称叶片鲜质量, 然后放置于 70 °C 烘箱中烘 72 h, 再称干质量。叶片比叶重(leaf mass per area, LMA, g/cm<sup>2</sup>)为叶片

干质量与面积的比值, 叶片密度(leaf density, LD, g/cm<sup>3</sup>)=LMA/LT。

## 1.3 叶片构建成本和叶片 N、P 含量

烘干保存的叶片经磨碎、过筛后, 用于叶片 N 含量(N<sub>mass</sub>, mg/g)、P 含量(P<sub>mass</sub>, mg/g)和叶片构建成本

本(leaf construction cost per area,  $CC_{\text{area}}$ ,  $\text{g Glu/m}^2$ )的测定。 $N_{\text{mass}}$  利用凯氏定氮法测定,  $P_{\text{mass}}$  利用原子吸收光谱法测定<sup>[37]</sup>。

叶片灰分含量根据样品在马弗炉中 550 °C 完全燃烧 4 h 后测定, 样品在全自动氧弹热量计(Model 6400, Parr, IL, USA)完全燃烧后计算叶片去灰分热值, 为干质量热值(CV)与单位质量去灰分含量的比值, 即  $H_c = CV / (1 - \text{Ash})$ 。叶片构建成本被定义为构建 1 g 叶片干物质所需的葡萄糖量, 根据 Williams 等<sup>[1]</sup>提出的公式计算:  $CC_{\text{mass}} = [(0.06968H_c - 0.065)(1 - \text{Ash}) + 7.5(\text{KN}/14.0067)] / 0.89$ , 式中,  $H_c$  为除去灰分的燃烧热值(kJ/g), Ash 为灰分含量(g/g), N 为全氮含量(g/g), 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氨态氮<sup>[36]</sup>, 因此 K 取值-3。单位面积叶片构建成本为单位质量叶片构建成本( $CC_{\text{mass}}$ )与比叶重(LMA)的乘积, 即  $CC_{\text{area}} = CC_{\text{mass}} \times \text{LMA}$ 。

#### 1.4 叶片机械抗性

每物种选择 3~5 株成熟且健康植株, 分别采集 1~2 根向阳枝条上 10~20 片成熟健康叶片, 置于潮湿的密封塑料袋中保存。叶片撕裂力(force to tear,  $F_t$ , kN/m)为撕裂单位宽度的叶片所需要的最大的力<sup>[19]</sup>, 取叶片中脉两侧长 25 mm, 宽 5 mm 的矩形样品<sup>[38]</sup>, 用数码测力计( $\pm 0.001$  N, HA+DPI, 乐清, 中国)测定叶片撕裂力。叶片穿透力(force to punch,  $F_p$ , kN/m<sup>2</sup>)为穿透单位周长的叶片所需要的最大的力<sup>[19]</sup>, 用测力计记录直径为 0.6 mm 的金属棒穿透叶片(避过中脉)所需的最大的力。

#### 1.5 叶片厚度与角质层厚度

每种植物选取 3 株成熟个体的 3 片成熟叶片, 进行叶片解剖结构分析。用 0.1 mol/L 磷酸缓冲液(pH=7.2)配制终浓度为 2.5%戊二醛和 2%多聚甲醛的固定液固定叶片, 并制成宽约 1 mm、长约 2 mm 的矩形样品, 保存于 4 °C 冰箱直至完全固定, 再用树脂包埋, 常温保存, 用超薄切片机(UC6; Leica, Germany)制备厚度为 0.5~1  $\mu\text{m}$  的半薄切片和厚度为 70~100 nm 的超薄切片。对半薄切片和超薄切片分别使用甲基蓝和铅盐染色, 在超景深数码体视镜(DVM6 a; Leica, Germany)和透射电子显微镜(Tecnai G2 Spirit BioTWIN; FEI, Czech)下观察并拍摄, 最后用图片测量软件 Image J 测定半薄切片的叶片厚度

(leaf thickness, LT,  $\mu\text{m}$ )和超薄切片的角质层厚度(cuticle thickness,  $T_c$ ,  $\mu\text{m}$ )。

#### 1.6 叶片寿命

叶片寿命(leaf lifespan, LLS, wk)是通过长期实地观测来确定的。2013 年生长季开始时(4 月), 每物种选取 5 棵健康成熟植株的 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差的平均值为 LLS<sup>[13]</sup>。

#### 1.7 叶片光合速率和气孔导度

每物种从 3~5 株成熟个体中选取 9~15 片成熟、向阳、健康叶片, 用便携式光合仪(Li-6400, Li-Cor, Lincoln, NE, USA)测定叶片的最大光合速率[maximum photosynthesis per area,  $A_{\text{area}}$ ,  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ]和气孔导度[stomatal conductance per area,  $g_{\text{sarea}}$ ,  $\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ], 于晴天的上午 9:00—11:00 时进行, 测定时光合有效辐射为 1500  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,  $\text{CO}_2$  浓度为 400  $\mu\text{mol}/\text{mol}$ , 叶片温度设置为 25 °C, 空气湿度为 50%~75%, 经过 15 min 的光诱导后开始测定。

#### 1.8 数据分析

单因素方差分析(One-Way Anova)用于检验不同演替阶段优势树种叶片性状间的差异; 线性回归(linear regression)用于检验叶片性状间的相关性; 主成分分析(PCA)用于检验叶片性状与不同演替阶段优势树种的更替机制的关联性。所有数据分析均在 R 统计软件(version 4.0.3)中进行。

## 2 结果和分析

### 2.1 叶片性状的差异

与演替早期相比, 演替晚期优势树种叶片的  $CC_{\text{area}}$  极显著升高( $P < 0.001$ , 图 1: A), 演替早期和晚期分别为 83.95 和 143.51  $\text{g Glu/m}^2$ , 演替晚期优势树种叶片的平均  $F_t$  和  $F_p$  分别为 0.57 kN/m、0.38 kN/m<sup>2</sup>, 显著高于演替早期的 0.30 kN/m 和 0.27 kN/m<sup>2</sup> (图 1: B, C)。此外, 演替晚期优势树种叶片的 LLS (91.29 周)极显著高于演替早期(20.29 周)( $P < 0.001$ , 图 1: D)。从演替早期到演替晚期, 优势树种叶片的 LMA、LD 和  $T_c$  均呈现增长趋势(图 1: E; 表 2), 分别增加了 1.73、1.45 和 3.13 倍。

优势树种叶片的  $A_{\text{area}}$  从演替早期到演替晚期

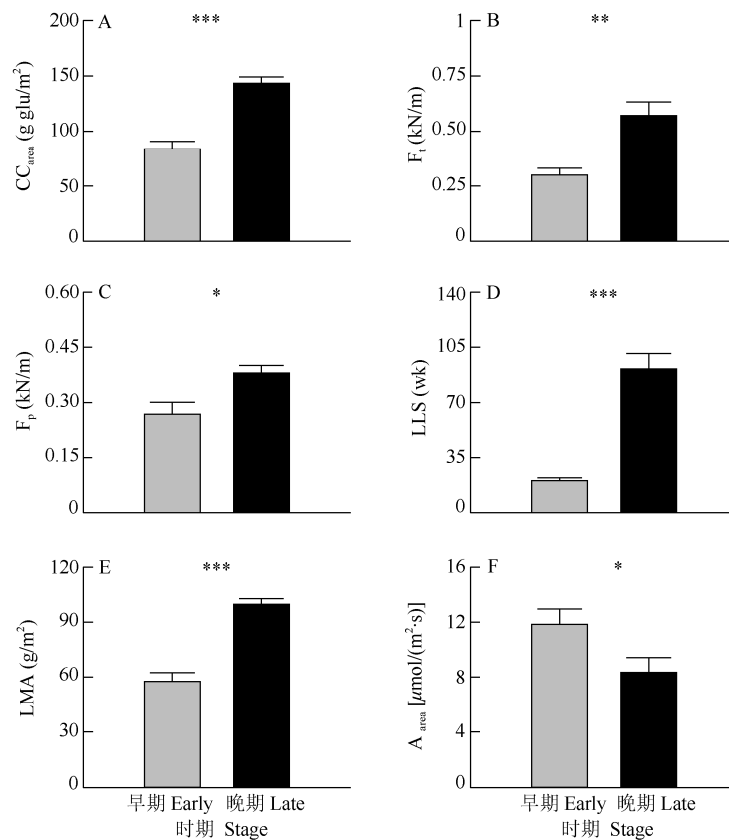


图1 南亚热带森林不同演替阶段优势树种叶片性状差异。\*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ ; \*\*\*:  $P < 0.001$ ;  $CC_{area}$ 、 $F_t$ 、 $F_p$ 、 $LLS$ 、 $LMA$  和  $A_{area}$  见表2。

Fig. 1 Differences in leaf trait of dominant species from different successional stages of subtropical forests. \*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ ; \*\*\*:  $P < 0.001$ ;  $CC_{area}$ ,  $F_t$ ,  $F_p$ ,  $LLS$ ,  $LMA$  and  $A_{area}$  see Table 2.

呈显著下降趋势( $P < 0.05$ , 图 1: F), 分别为 11.85 和  $8.35 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 且演替早期叶片的  $g_{S_{area}}$  极显著高于晚期( $P < 0.001$ ), 分别为 0.37 和  $0.13 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 优势树种叶片的  $N_{mass}$  和  $P_{mass}$  也呈现同样的下降趋势(表 2)。

## 2.2 不同演替阶段叶片性状间关系

相关分析结果表明(表 3),  $CC_{area}$  与  $F_t$ 、 $F_p$  均呈显著正相关( $P < 0.05$ ),  $LLS$  与  $CC_{area}$ 、 $F_t$  均呈显著正相关,  $T_c$  与  $CC_{area}$  和  $F_t$  也呈显著正相关, 同时,  $LMA$  与  $CC_{area}$  和  $F_p$  呈显著正相关关系。此外,  $CC_{area}$  与  $g_{S_{area}}$ 、 $P_{mass}$  均呈显著负相关, 而  $A_{area}$  与  $g_{S_{area}}$ 、 $N_{mass}$  和  $P_{mass}$  均呈显著正相关, 但与  $F_p$  呈显著负相关。

主成分分析结果表明, 第一主分的解释率为 61.6%, 演替早晚期优势树种主要沿第一主分分布(图 3: A)。第一主分与  $A_{area}$ 、 $g_{S_{area}}$ 、 $N_{mass}$  以及  $P_{mass}$  呈正相关, 而与  $CC_{area}$ 、 $F_t$ 、 $LLS$  等性状呈负相关(图 3: B), 与演替早期相比, 演替晚期优势树种具有较高  $CC_{area}$ 、 $F_t$ 、 $F_p$  和较长  $LLS$ , 而  $A_{area}$ 、 $g_{S_{area}}$  和养分含量较低。

## 3 结论和讨论

本研究分析了南亚热带森林演替早、晚期 14 种优势树种的叶片构建成本和机械抗性等相关性状的差异及其相关性, 结果表明, 演替晚期优势树种倾向于“慢速偿还”端的资源保守策略, 具有较高  $CC_{area}$ 、机械抗性( $F_t$  和  $F_p$ )、 $LLS$  和  $LMA$ ,  $A_{area}$ 、 $N_{mass}$  和  $P_{mass}$  较低, 而演替早期的则相反。此外, 本研究结果还表明,  $CC_{area}$  与机械抗性存在协同关系, 而  $T_c$  和  $LMA$  是其协同关系的重要生理结构基础, 高  $CC_{area}$  和高机械抗性的物种往往具有较厚细胞壁、高度发达的角质层以及厚壁组织, 有利于延长  $LLS$ <sup>[28,39]</sup>。

### 3.1 优势树种的叶片构建成本和机械抗性

本研究结果表明, 与演替早期相比, 演替晚期植物叶片的碳获取策略倾向于“慢速偿还”端的资源保守策略。演替晚期植物无法快速获取资源, 但叶片机械抗性较强且寿命较长, 以长期的、低效的方式偿还叶片碳投资成本, 表现为  $CC_{area}$ 、 $LMA$  和  $LLS$

表 3 优势树种叶片性状间的相关分析

Table 3 Correlation of leaf traits of dominant species

性状 Trait	$F_t$	$F_p$	LMA	LLS	$CC_{area}$	$T_c$	$A_{area}$	$N_{mass}$	$P_{mass}$	$gS_{area}$	LT
$F_p$	0.39*										
LMA	0.46**	0.54**									
LLS	0.79***	0.36*	0.61***								
$CC_{area}$	0.37*	0.41*	0.92***	0.54**							
$T_c$	0.52**	0.17	0.45**	0.83***	0.47**						
$A_{area}$	0.25	0.69***	0.30*	0.19	0.24	0.12					
$N_{mass}$	0.22	0.48**	0.34*	0.20	0.27	0.03	0.36*				
$P_{mass}$	0.20	0.46**	0.52**	0.39*	0.48**	0.38*	0.43*	0.29*			
$gS_{area}$	0.61***	0.49**	0.50**	0.61***	0.45**	0.46**	0.66***	0.48**	0.52**		
LT	0.32*	0.38*	0.25	0.28	0.16	0.23	0.46**	0.26	0.28	0.46**	
LD	0.05	0.07	0.36*	0.14	0.37*	0.08	0.0002	0.02	0.09	0.02	0.13

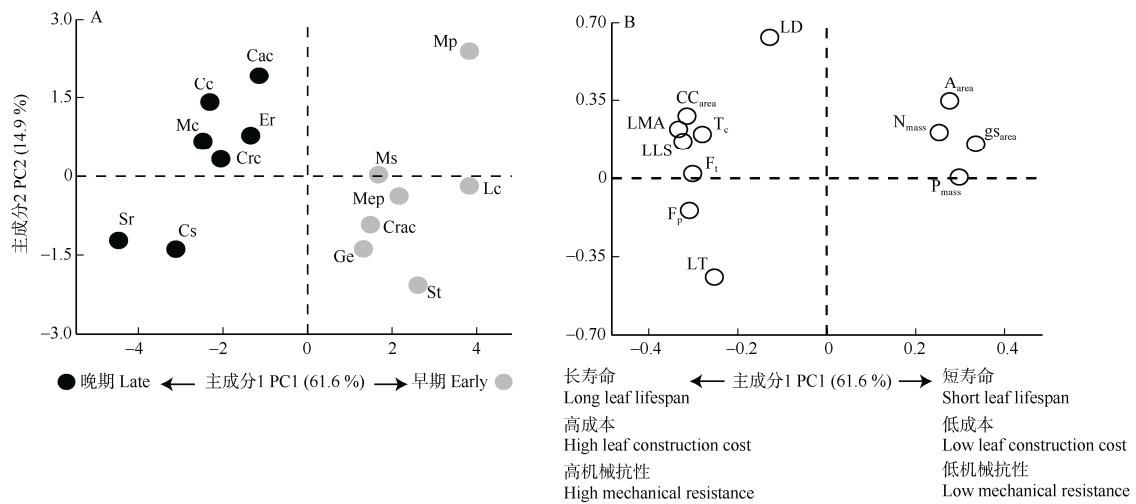
\*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ ; \*\*\*:  $P < 0.001$ .

图 2 不同演替阶段优势树种叶片性状的主成分分析。A: 优势树种分布; B: 叶片性状分布。缩写见表 1。

Fig. 2 Principal component analysis of leaf traits of dominant species at different succession stages. A: Dominant species; B: Leaf traits. Abbreviation see Table 1.

较高, 但  $A_{area}$ 、 $N_{mass}$  和  $P_{mass}$  较低。随着森林演替进程, 演替晚期优势树种  $CC_{area}$ 、LMA 和机械抗性 ( $F_t$  和  $F_p$ ) 均显著高于演替早期, 表明演替晚期优势树种对于叶片结构构建投入的碳成本增加, 从而有利于叶片韧性的提高。这与 Mason 等<sup>[40]</sup>的研究结果一致, 即叶片对于防御结构的高投资会推动叶片能量投资策略向资源保守型转变。同时, 高  $CC_{area}$  的物种往往需要用更长的时间来偿还构建叶片所投入的成本<sup>[15,41]</sup>, 故演替晚期优势树种表现出更长的 LLS。相反, 演替晚期优势树种具有较低的  $A_{area}$ , 这是由于演替晚期优势树种具有较低的  $N_{mass}$  和  $P_{mass}$ , 且其 LMA 较高, 不利于氮磷养分累积<sup>[42]</sup>, 从而无法为光合作用提供充足的养分支撑。此外, 与演替早期相比, 演替晚期优势树种  $gS_{area}$  较低, 通过叶片的水

分和二氧化碳含量减少, 从而导致  $A_{area}$  下降<sup>[43]</sup>。

而演替早期优势树种倾向于“快速偿还”端的资源获取策略, 能够快速进行碳同化并投资于新叶组织构建中, 有利于快速获取光资源和养分, 但对于单位面积叶片的碳投入较小, 从而降低叶片机械抗性, 使叶片易受到虫食和病原体等外界胁迫。这与 Zhu 等<sup>[7]</sup>对南亚热带森林不同演替阶段中优势树种叶片光合性状研究结论一致, 即演替早期阶段优势树种拥有更高光合速率以及生长速率<sup>[6,44]</sup>。这是在森林演替背景下, 植物对于环境资源竞争加剧的结果, 由于不同演替阶段的环境干扰程度以及养分资源显著不同<sup>[7,45]</sup>, 优势植物采取了不同的适应性策略。演替晚期森林土壤的储水量和养分含量会增加, 但随森林郁闭度的提高, 林下植被对于光资源

的竞争日益激烈, 演替晚期优势树种通过改变优势树种的群落组成, 并积极调整叶片投资, 以平衡成本效益<sup>[8,30]</sup>, 故其  $CC_{area}$  较高, 但叶片资源利用效率和光合速率较低。而在开阔的演替早期森林中, 优势树种叶片光合速率较高, 可在较短时间内吸收更多能量, 为植物生长和群落构建提供机会<sup>[39,46]</sup>。

### 3.2 叶片构建成本与机械抗性协同性

本研究结果印证了  $CC_{area}$  与  $F_t$ 、 $F_p$  的协同关系, 进一步说明叶片防御能力越强, 所需要投入的成本就越多<sup>[18]</sup>。随着森林演替进程, 土壤养分和光辐照等环境资源的供应与植被生长养分需求间的不平衡逐渐扩大, 在资源竞争激烈的条件下, 演替晚期优势树种倾向于采取“慢速偿还”策略。虽然演替晚期优势树种叶片光能利用率较低, 无法快速获取和积累大量环境资源<sup>[7]</sup>, 但通过增加对叶片骨架的能量投资来提高物理抗性, 以满足持续获取资源完成自身长期生存和繁殖的需要<sup>[22]</sup>。而叶片机械抗性的提高不仅影响着叶片投入成本的多少, 还能够间接影响叶片维护成本以及成本偿还时间的快慢, 本研究发现 LLS 分别与  $CC_{area}$  和机械抗性( $F_t$  和  $F_p$ )呈显著正相关关系, 进一步证实了优势树种叶片在演替进程中对于自身防御能力的能量投资逐渐增多, 有利于获取更长的生命周期。

同时, 本研究结果表明, 随着  $T_c$  的增加,  $CC_{area}$  和  $F_t$  也随之提高。由于叶片角质层作为叶片屏障作用的主要支撑, 富含高能量的角质和蜡质, 角质层越厚, 所需要的构建成本越高<sup>[47]</sup>。Onoda 等<sup>[22]</sup>的研究表明随高密度角质层的加厚, 在增加叶片投资成本的基础上还能提高叶片抗撕裂性, 有利于延长叶片寿命。另一方面, 本研究中 LMA 与  $CC_{area}$  和叶片  $F_t$ 、 $F_p$  呈显著正相关, 这与前人的研究结果一致, LMA 越高, 叶肉细胞壁和叶片角质层所占叶片体积比例越大<sup>[48-49]</sup>, 植物对于构建叶片保卫结构或叶肉组织投入也越多, 由此能够更好抵御虫食压力或失水胁迫<sup>[50]</sup>。这表明随着森林演替的进行, 叶片对防御结构投入的能量逐渐增多, 面对环境巨变或自然灾害时拥有更大的生存优势, 能更好地抵御虫食或强风干扰。

主成分分析表明叶片构建成本与机械抗性共同作用于演替早晚期优势树种的叶片碳投资策略。第一主轴揭示了叶片碳投资在防御结构和光合结构上的权衡作用, 演替晚期优势树种除了表现较低

的  $A_{area}$ 、 $N_{mass}$  和  $P_{mass}$  以外, 还表现出较高的  $CC_{area}$ 、机械抗性( $F_t$  和  $F_p$ )、LMA 和 LLS 等典型的慢速偿还策略特征<sup>[33]</sup>。相比较而言, 演替早期优势树种更倾向于快速积累资源提高竞争力的“快速偿还”策略。

本研究结果表明, 随植物对环境资源的竞争愈发激烈, 对叶片结构构建投资越多的植物, 即拥有较高  $CC_{area}$  和叶片机械抗性( $F_t$  和  $F_p$ )的植物, 在森林演替进程中拥有更大的生存优势。本研究从叶片能量投资策略的角度出发, 揭示了叶片构建成本与机械抗性的协同性, 有助于进一步理解南亚热带森林群落的演替和物种适应环境的生理生态机制, 为预测森林群落动态变化提供科学支撑。然而, 由于演替晚期森林物种比较丰富, 包括需光树种与耐阴树种, 而本研究选取的 14 种森林优势树种均为耐阴树种, 在代表性方面有一定的局限性。但本研究主要围绕不同森林演替阶段优势树种叶片构建成本与机械抗性间的协同性关系进行探究, 需光树种如白楸, 在演替晚期森林中多出现于开放的林窗和路边等光照条件较好的地方; 而耐阴树种能够更好地适应演替晚期森林荫蔽的环境, 故演替晚期森林的优势树种多为耐阴树种。因此, 未来须在更多优势树种的基础上对森林演替阶段叶片构建成本与机械抗性的协同关系进行探究。

### 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] CAPLAN J S, WHEATON C N, MOZDZER T J. Belowground advantages in construction cost facilitate a cryptic plant invasion [J]. *Aob Plants*, 2014, 6: plu020. doi: 10.1093/aobpla/plu020.
- [3] 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. doi: 10.1093/jxb/erj002.
- [4] COSTE S, ROGGY J C, SCHIMANN H, et al. A cost-benefit analysis of acclimation to low irradiance in tropical rainforest tree seedlings: Leaf life span and payback time for leaf deployment [J]. *J Exp Bot*, 2011, 62(11): 3941-3955. doi: 10.1093/jxb/err092.
- [5] ZHU S D, CHEN Y J, CAO K F, et al. Interspecific variation in branch and leaf traits among three *Syzygium* tree species from different successional tropical forests [J]. *Funct Plant Biol*, 2015, 42(4): 423-432. doi: 10.1071/fp14201.



- [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] 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.
- [8] 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.
- [9] OSUNKOYA O O, BAYLISS D, PANETTA F D, et al. Leaf trait co-ordination 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.
- [10] 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. doi: 10.1111/j.1365-2745.2011.01843.x.
- [11] HEBERLING J M, FRIDLEY J D. Resource-use strategies of native and invasive plants in eastern north American forests [J]. *New Phytol*, 2013, 200(2): 523–533. doi: 10.1111/nph.12388.
- [12] PONS T L, POORTER H. The effect of irradiance on the carbon balance and tissue characteristics of five herbaceous species differing in shade-tolerance [J]. *Front Plant Sci*, 2014, 5: 12. doi: 10.3389/fpls.2014.00012.
- [13] 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.
- [14] SUÁREZ N. Leaf construction cost in *Avicennia germinans* as affected by salinity under field conditions [J]. *Biol Plantarum*, 2005, 49(1): 111–116. doi: 10.1007/s10535-005-1116-0.
- [15] ZHU S D, CAO K F. Contrasting cost-benefit strategy between lianas and trees in a tropical seasonal rain forest in southwestern China [J]. *Oecologia*, 2010, 163(3): 591–599. doi: 10.1007/s00442-010-1579-3.
- [16] BARROS V, MELO A, SANTOS M, et al. Different resource-use strategies of invasive and native woody species from a seasonally dry tropical forest under drought stress and recovery [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2020, 147: 181–190. doi: 10.1016/j.plaphy.2019.12.018.
- [17] ENRICO L, DÍAZ S, WESTOBY M, et al. Leaf mechanical resistance in plant trait databases: Comparing the results of two common measurement methods [J]. *Ann Bot*, 2016, 117(1): 209–214. doi: 10.1093/aob/mcv149.
- [18] WESTBROOK J W, KITAJIMA K, BURLEIGH J G, et al. What makes a leaf tough? Patterns of correlated evolution between leaf toughness traits and demographic rates among 197 shade-tolerant woody species in a neotropical forest [J]. *Am Nat*, 2011, 177(6): 800–811. doi: 10.1086/659963.
- [19] ONODA Y, WESTOBY M, ADLER P B, et al. Global patterns of leaf mechanical properties [J]. *Ecol Lett*, 2011, 14(3): 301–312. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01582.x.
- [20] KITAJIMA K, LLORENS A M, STEFANESCU C, et al. How cellulose-based leaf toughness and lamina density contribute to long leaf life-spans of shade-tolerant species [J]. *New Phytol*, 2012, 195(3): 640–652. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04203.x.
- [21] MÉNDEZ-ALONZO R, EWERS F W, JACOBSEN A L, et al. Covariation between leaf hydraulics and biomechanics is driven by leaf density in Mediterranean shrubs [J]. *Trees*, 2019, 33(2): 507–519. doi: 10.1007/s00468-018-1796-7.
- [22] ONODA Y, RICHARDS L, WESTOBY M. The importance of leaf cuticle for carbon economy and mechanical strength [J]. *New Phytol*, 2012, 196(2): 441–447. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04263.x.
- [23] BLUMENTHAL D M, MUELLER K E, KRAY J A, et al. Traits link drought resistance with herbivore defence and plant economics in semi-arid grasslands: The central roles of phenology and leaf dry matter content [J]. *J Ecol*, 2020, 108(6): 2336–2351. doi: 10.1111/1365-2745.13454.
- [24] CHOONG M F, LUCAS P W, ONG J S Y, et al. Leaf fracture toughness and sclerophylly: Their correlations and ecological implications [J]. *New Phytol*, 1992, 121(4): 597–610. doi: 10.1111/j.1469-8137.1992.tb01131.x.
- [25] ALVAREZ-CLARE S, KITAJIMA K. Physical defence traits enhance seedling survival of neotropical tree species [J]. *Funct Ecol*, 2007, 21(6): 1044–1054. doi: 10.1111/j.1365-2435.2007.01320.x.
- [26] 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]. *New Phytol*, 2019, 223(2): 607–618. doi: 10.1111/nph.15803.
- [27] ONODA Y, HIKOSAKA K, HIROSE T. Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency [J]. *Funct Ecol*, 2004, 18(3): 419–425. doi: 10.1111/j.0269-8463.2004.00847.x.
- [28] 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.
- [29] BAZZAZ F A, PICKETT S T A. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review [J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 1980, 11:

- 287–310. doi: 10.1146/annurev.es.11.110180.001443.
- [30] REICH P B, ELLSWORTH D S, UHL C. Leaf carbon and nutrient assimilation and conservation in species of differing successional status in an oligotrophic amazonian forest [J]. *Funct Ecol*, 1995, 9(1): 65–76. doi: 10.2307/2390092.
- [31] NAVAS M L, ROUMET C, BELLMANN A, et al. Suites of plant traits in species from different stages of a Mediterranean secondary succession [J]. *Plant Biol*, 2010, 12(1): 183–196. doi: 10.1111/j.1438-8677.2009.00208.x.
- [32] MCGILL B J, ENQUIST B J, WEIHER E, et al. Rebuilding community ecology from functional traits [J]. *Trends Ecol Evol*, 2006, 21(4): 178–185. doi: 10.1016/j.tree.2006.02.002.
- [33] 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.
- [34] DONOVAN L A, MAHERALI H, CARUSO C M, et al. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum [J]. *Trends Ecol Evol*, 2011, 26(2): 88–95. doi: 10.1016/j.tree.2010.11.011.
- [35] ARMANI M, GOODALE U M, CHARLES-DOMINIQUE T, et al. Structural defence is coupled with the leaf economic spectrum across saplings of spiny species [J]. *Oikos*, 2020, 129(5): 740–752. doi: 10.1111/oik.06960.
- [36] ZHANG Q M. Dataset of China Ecosystem Research Network: Dinghushan Forest Ecosystem Research Station (1998–2008) [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2011.  
张倩媚. 中国生态系统研究网络数据集: 鼎湖山森林生态系统研究站(1998—2008) [M]. 北京: 中国农业出版社, 2011.
- [37] 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.
- [38] DIAZ S, HODGSON J G, THOMPSON K, et al. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents [J]. *J Veg Sci*, 2004, 15(3): 295–304. doi: 10.1111/j.1654-1103.2004.tb02266.x.
- [39] ALONSO-FORN D, SANCHO-KNAPIK D, FERRIO J P, et al. Revisiting the functional basis of sclerophylly within the leaf economics spectrum of oaks: Different roads to rome [J]. *Curr For Rep*, 2020, 6(4): 260–281. doi: 10.1007/s40725-020-00122-7.
- [40] MASON C M, DONOVAN L A. Does investment in leaf defenses drive changes in leaf economic strategy? A focus on whole-plant ontogeny [J]. *Oecologia*, 2015, 177(4): 1053–1066. doi: 10.1007/s00442-014-3177-2.
- [41] OSUNKOYA O O, DAUD S D, WIMMER F L. Longevity, lignin content and construction cost of the assimilatory organs of *Nepenthes* species [J]. *Ann Bot*, 2008, 102(5): 845–853. doi: 10.1093/aob/mcn162.
- [42] LUSK C H, ONODA Y, KOOYMAN R, et al. Reconciling species-level vs plastic responses of evergreen leaf structure to light gradients: Shade leaves punch above their weight [J]. *New Phytol*, 2010, 186(2): 429–438. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03202.x.
- [43] DAMOUR G, SIMONNEAU T, COCHARD H, et al. An overview of models of stomatal conductance at the leaf level [J]. *Plant Cell Environ*, 2010, 33(9): 1419–1438. doi: 10.1111/j.1365-3040.2010.02181.x.
- [44] POORTER L, BONGERS F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species [J]. *Ecology*, 2006, 87(7): 1733–1743. doi: 10.1890/0012-9658(2006)87[1733:Ltagpo]2.0.Co;2.
- [45] OSTERTAG R, WARMAN L, CORDELL S, et al. Using plant functional traits to restore Hawaiian rainforest [J]. *J Appl Ecol*, 2015, 52(4): 805–809. doi: 10.1111/1365-2664.12413.
- [46] CHAI Y F, YUE M, WANG M, et al. Plant functional traits suggest a change in novel ecological strategies for dominant species in the stages of forest succession [J]. *Oecologia*, 2016, 180(3): 771–783. doi: 10.1007/s00442-015-3483-3.
- [47] DE VRIES F W T P, BRUNSTING A H M, VAN LAAR H H. Products, requirements and efficiency of biosynthesis a quantitative approach [J]. *J Theor Biol*, 1974, 45(2): 339–377. doi: 10.1016/0022-5193(74)90119-2.
- [48] SHIPLEY B, LECHOWICZ M J, WRIGHT I, et al. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum [J]. *Ecology*, 2006, 87(3): 535–541. doi: 10.1890/05-1051.
- [49] KITAJIMA K, POORTER L. Tissue-level leaf toughness, but not lamina thickness, predicts sapling leaf lifespan and shade tolerance of tropical tree species [J]. *New Phytol*, 2010, 186(3): 708–721. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03212.x.
- [50] HOU H, LIU H, HE P C, et al. Different leaf construction strategies in evergreen and deciduous species of Magnoliaceae [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2019, 27(3): 272–278. doi: 10.11926/jtsb.3978.  
侯皓, 刘慧, 贺鹏程, 等. 木兰科常绿与落叶物种叶片构建策略的差异 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2019, 27(3): 272–278. doi: 10.11926/jtsb.3978.