



## 树冠位置对香樟叶形态性状和异速生长关系的影响

王梦亭, 刘小敏, 金欣悦, 王苓汝, 项小燕, 陶冶

### 引用本文:

王梦亭,刘小敏,金欣悦,王苓汝,项小燕,陶冶. 树冠位置对香樟叶形态性状和异速生长关系的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 2024, 32(3): 319–329.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4767>

---

### 您可能感兴趣的其他文章

#### Articles you may be interested in

#### 乐昌含笑不同家系的叶形态与生长差异分析

Analysis of Leaf Morphology and Growth Differences among *Michelia chapensis* Families  
热带亚热带植物学报. 2021, 29(5): 503–508 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4331>

#### 优良单株家系辣木叶的表型性状分析

Analysis on Leaf Phenotypic Traits of Excellent Single Plant Family *Moranga oleifera*  
热带亚热带植物学报. 2020, 28(2): 185–191 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4096>

#### 桉树及其杂交种叶片形态的遗传变异特征

Genetic Variation Patterns in Leaf Morphology on Eucalypts and Their Hybrids  
热带亚热带植物学报. 2018, 26(6): 589–596 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3882>

#### 重齿当归形态数量性状的分级研究

Classification Study on Morphological Quantitative Characteristics of *Angelica biserrata*  
热带亚热带植物学报. 2021, 29(6): 688–693 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4369>

#### 水肥胁迫对尾叶桉无性系生长及叶片变异的影响研究

Effects of Water and Nutrient Stresses on Growth and Leaf Variation of *Eucalyptus urophylla* Clones  
热带亚热带植物学报. 2017, 25(3): 218–224 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3666>

向下翻页, 浏览PDF全文

# 树冠位置对香樟叶形态性状和异速生长关系的影响

王梦亭<sup>1,2</sup>, 刘小敏<sup>2</sup>, 金欣悦<sup>1,2</sup>, 王苓汝<sup>2</sup>, 项小燕<sup>2</sup>, 陶冶<sup>1\*</sup>

(1. 中国科学院新疆生态与地理研究所, 荒漠与绿洲生态国家重点实验室, 干旱区生态安全与可持续发展重点实验室, 乌鲁木齐 830011; 2. 安庆师范大学生命科学院, 皖西南生物多样性研究与生态保护安徽省重点实验室, 安徽 安庆 246133)

**摘要:** 为深入了解树冠位置对植物叶形态性状的影响, 在常绿乔木香樟树冠上下2层和东南西北4个方位开展调查取样, 系统分析了不同树冠位置间叶形态性状(叶长、叶宽、叶厚、叶柄长、叶柄直径和叶形指数)及其异速生长关系的差异性。结果表明, 叶形态性状在不同树冠方位间均差异显著, 但上下2层变化趋势不完全一致。在树冠上层, 除叶形指数和叶柄长外, 其余4个性状均表现为东侧最大。在树冠下层, 除叶形指数外, 其余5个性状指标均表现为东侧最小。在同一方位上, 叶形态性状在上下2层间也存在一定差异, 其中叶形指数多为下层高于上层, 而其他形态性状多呈相反趋势。此外, 树冠层次和方位的交互作用对叶片长、叶片厚、叶柄长和叶柄直径有显著影响。各层次和各方位叶形态性状间多为异速生长关系(即异速生长指数不等于1), 且多无显著差异。在所有树冠层次和树冠方位, 叶宽与叶厚、叶宽与叶柄长、叶长与叶厚及叶长与叶柄长之间均呈异速生长关系。可见, 树冠位置对香樟叶形态性状的影响较大, 但形态性状间的异速生长关系相对稳定, 这是香樟叶形态性状表型可塑性和内在关系稳定性的重要体现。

**关键词:** 香樟; 树冠层次; 树冠方位; 形态性状; 异速生长关系

doi: 10.11926/jtsb.4767

## Effects of Canopy Positions on Leaf Morphological Traits and Their Allometric Relationships of *Cinnamomum camphora*

WANG Mengting<sup>1,2</sup>, LIU Xiaomin<sup>2</sup>, JIN Xinyue<sup>1,2</sup>, WANG Lingru<sup>2</sup>, XIANG Xiaoyan<sup>2</sup>, TAO Ye<sup>1\*</sup>

(1. State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Key Laboratory of Ecological Safety and Sustainable Development in Arid Lands, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China; 2. Province Key Laboratory of the Biodiversity Study and Ecology Conservation in Southwest Anhui, College of Life Sciences, Anqing Normal University, Anqing 246133, Anhui, China)

**Abstract:** Leaf morphological traits are the direct manifestation of plant environmental adaptability. Different canopy positions can form different microenvironments, which are direct places for plant leaves to interact with the external environment. In order to understand the influence of canopy position on leaf morphological traits, leaf morphological traits, including leaf length, leaf width, leaf thickness, petiole length, petiole diameter and leaf shape index, and allometry relationship among different crown positions of evergreen tree *Cinnamomum camphora* were analyzed. The results showed that there were significant differences in leaf morphological traits among different canopy orientations, but the change trends of the upper and lower layers of canopy was not completely consistent. In the upper layer of canopy, except leaf shape index and petiole length, the other 4 leaf morphological traits were the highest in the east side. In the lower layer of canopy, except leaf shape index, the other 5 leaf morphological traits were the smallest in the east side. In the same direction, there were some

收稿日期: 2022-12-21 接受日期: 2023-05-15

**基金项目:** 安徽省自然科学基金项目(1908085MC58); 安徽省重点教研项目(2021jyxm0858); 安徽省高校自然科学研究重点项目(KJ2016A436)资助  
This work was supported by the Project for Natural Science in Anhui (Grant No. 1908085MC58), the Project for Key Teaching and Research in Anhui (Grant No. 2021jyxm0858), and the Key Project for Natural Science Research of Universities in Anhui (Grant No. KJ2016A436).

作者简介: 王梦亭(1995年生), 女, 硕士研究生, 主要从事植物生态学研究。E-mail: wangmengting0418@163.com

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xishanyeren@163.com

differences between the upper and lower layers of canopy, and the leaf shape index of lower layer was higher than that of upper layer, while the other morphological traits showed the opposite trend. In addition, the interaction of canopy layer and orientation had significant effects on leaf length, leaf thickness, petiole length, and petiole diameter. The leaf morphological traits in each canopy layer and canopy orientation mostly showed allometric relationship because allometric index was not equal to 1, and there were no significant differences in most of them. The leaf width vs. leaf thickness, leaf width vs. petiole length, leaf length vs. leaf thickness, and leaf length vs. petiole length showed allometric relationships for all canopy layers and directions. Therefore, canopy position had great influences on leaf morphological traits of *C. camphora*, but the allometric relationships between morphological traits were relatively stable, which was an important reflection of leaf phenotypic plasticity and the stability of internal relationships.

**Key words:** *Cinnamomum camphora*; Canopy layer; Canopy orientation; Morphological trait; Allometric relationship

植物叶形态性状是植物叶功能性状的重要组成部分,与其他叶功能性状关系较为密切。叶形态性状改变可以使植物适应外界环境的改变<sup>[1]</sup>,其表现出较强的可塑性,还可以作为植物分类鉴定的依据,体现了植物对环境的适应和植物自身的生长规律<sup>[2-3]</sup>。叶形态性状一般指植物叶片的表型特征,包括植物叶片的大小、厚度、形态以及叶柄大小、直径等。叶片和叶柄组成完整的植物叶,叶片是植物暴露在环境中最多的器官也是植物进行光合作用、物质生产以及与大气环境进行水气交换的主要器官,在碳同化、水分关系等方面发挥着重要的作用<sup>[4]</sup>。外界环境对植物的影响首先体现在植物叶片上,因此叶片最能反映植物对环境变化的适应性;叶柄为叶片提供支撑作用,还连接着植物叶片和茎干,在叶片和茎干之间起着运输水分、营养物质和同化产物的作用<sup>[5]</sup>;叶片厚度与植物对资源的获取和水分保存有关,叶片厚度的增加可以降低植物体内水分的散失,提高植物的保水率,同时叶片厚度增加也会降低植物对光的利用效率<sup>[6]</sup>。

异速生长关系即相关生长关系认为生物量分配是与植物个体大小有关的幂函数,即无论外界资源状况如何,植物地上部分和地下部分都保持着相同的分配速率<sup>[7]</sup>。生物界中普遍存在着异速生长关系<sup>[2,8]</sup>,可以借助其揭示生物学特征间的关联和自身规律<sup>[9-10]</sup>。当外界环境变化时,植物首先会改变其自身的表型可塑性,进而在外界环境因素驱动下植物体中各形态性状间异速生长关系发生改变,植物通过改变自身的生长规律来改变资源分配策略使植物各形态性状间生物量不成比例的增加并适应环境变化<sup>[9,11]</sup>。异速生长关系不仅可以了解植物形态性状间的关系<sup>[12]</sup>,还可以结合生物量获得各形态

性状对植物整体生物量相对贡献的大小<sup>[13]</sup>。

叶片的光合作用是植物碳收益的直接来源。叶片光合碳收益与叶柄生物量分配之间具有一定的权衡关系<sup>[14]</sup>。一般而言,当叶的总生物量一定时,分配给叶片的生物量越多,叶的光合碳获取能力就越强,对植物越有利<sup>[5,15]</sup>。然而,叶片面积增加时则需要叶柄提供更高的支撑能力<sup>[16]</sup>,且大叶片也需要叶柄具有更高的水分运输能力来满足其较强的蒸腾需要;相关研究表明叶柄干质量和叶片面积之间是异速生长指数大于 1 的异速生长关系,即随着叶片面积的增加,对叶柄的投资将以更大的比例增加,所以叶片大小增加对植物带来的收益并不一定能够弥补随之而来的叶柄支撑成本的增加<sup>[5]</sup>。与落叶植物相比较,常绿植物的叶片在秋冬也不凋落,为了确保在不利环境条件下叶片和茎干之间能够正常进行水分和养分的运输,常绿植物比落叶植物具有更强的抵御低温的能力,这可能也会导致常绿植物对叶柄投资比例的增加<sup>[16-17]</sup>。

不同树冠位置(层次和方位)的光照辐射程度有所差异,光照强度从冠层顶部到底部逐渐减少,表现出上部光线强、下部光线弱、外部光线强和内部光线弱的特点。植物会通过改变自身光合作用部位的生理性状及形态性状去适应周围的光照条件,可能发挥叶的最大功能,实现碳获取的最大化<sup>[18]</sup>。对 5 种阔叶树解剖结构<sup>[19]</sup>及杂交云杉(*Picea asperata*)<sup>[20]</sup>的研究表明,冠层上外部位的叶片厚度最大,下内部位的最小,树冠外层的叶片由于获得了较高的光照辐射而形成较厚的表皮。对杂种榛子(*Corylus heterophylla* × *C. avellana*)不同方位叶片光合作用日变化的研究表明,不同方位榛子叶片日均光合速率和 CO<sub>2</sub> 的同化量存在一定差异,表现为南侧叶片最

高, 西侧和北侧次之, 东侧最低<sup>[21]</sup>。通过研究树冠不同层次、不同方位叶形态性状关系, 可以揭示外界环境条件对树冠不同层次、不同方位叶形态性状的影响。

香樟(*Cinnamomum camphora*)为樟科(Lauraceae)樟属常绿大乔木, 其拥有强大的生命力和茂盛的枝叶, 常栽种于道路两旁的绿化区, 是我国长江以南地区最为常见的常绿绿化树种之一<sup>[22]</sup>。香樟叶、枝和木材均有樟脑气味, 其芳香油是我国香料工业的重要原料, 可以用于提取樟油或者是制作樟脑丸, 对虫蝇具有较好的驱逐效果<sup>[23]</sup>。香樟在水土保持及美化环境等方面有重要作用, 此外香樟还可以吸收大气烟尘, 对二氧化硫等有害气体的抗性比较强。然而, 关于树冠位置对香樟叶功能性状的影响还缺乏深入了解。鉴于此, 本研究提出以下科学问题: (1) 香樟叶形态性状在不同树冠层次和方位是否存在显著差异? (2) 不同叶形态性状间是否存在一致的异速生长关系且是否也受不同树冠层次和方位影响? 为此, 本研究以安徽省安庆市安庆师范大学龙山校区内的香樟为例, 通过对香樟不同树冠层次和树冠方位叶的调查取样和室内测定, 系统分析不同树冠层次和方位上香樟叶形态性状特征及其异速生长关系的差异性。研究结果不仅可以深入认识香樟不同树冠位置对叶功能性状的影响, 还可为深入揭示不同树冠位置叶柄-叶片之间的资源分配模式提供科学依据, 有助于加深对香樟叶表型可塑性及其环境适应性的理解。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

香樟叶片采自安徽省安庆市安庆师范大学龙山校区。安庆市(E 115°46'~117°44', N 29°47'~31°17')地处长江中下游皖、鄂、赣3省交界处, 是安徽省西南部中心城市。安庆市北依大别山, 南临长江, 属于北亚热带湿润季风气候, 具有季风明显, 雨量充沛等气候特点; 年均温 14.5 °C~16.6 °C, 年均降水量为 1 253~1 535 mm, 年均相对湿度 77%<sup>[24]</sup>。常年主导风向为东北风, 占全年风向的 52%, 其次为西南风。香樟是安庆地区的主要绿化树种, 为本研究提供了良好的实验场地和实验材料。

### 1.2 样品采集与处理

2019年9月, 选择3株生长环境相同(地表未硬

化、干扰少)、年龄(10 a生)和大小一致(株高为 11~11.6 m, 胸径为 18 cm)的健康香樟(*Cinnamomum camphora*)为研究对象。将每株树按照树冠垂直方向分为2层, 上冠层(U<sub>p</sub>)为树冠最高处向下 1 m 处, 下冠层(D<sub>own</sub>)为树冠下部最低处向上 2 m 处, 准确标定北(N)、东(E)、南(S)、西(W) 4 个方位。选择晴天采样, 当日温度为 24 °C~34 °C, 湿度为 19%, 于上午 11:30—12:00 时利用便携式光照强度测量仪同时测出 3 株香樟树的 8 个树冠位置的实时光照强度。3 株香樟树上冠层东、南、西、北 4 个方位的光照强度分别为 1 500~1 600、1 700~1 800、1 500~1 600 和 1 300~1 400  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ , 下冠层东、南、西、北 4 个方位的光照强度分别为 1 300~1 400、1 700~1 800、1 300~1 400 和 1 000~1 100  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。用高枝剪在 8 个树冠位置分别剪取 2 个小枝, 摘取当年生小枝第 3~5 叶序的叶片, 每个树冠位置取 5 枚叶片, 将每棵树的叶片按不同层次和方位单独标记后装入信封内迅速放入装有冰袋的泡沫保温箱内。样品带回实验室后置于 4 °C 保存, 并在 24 h 之内处理完毕。

把每棵树采摘的叶片按不同方位和不同层次的顺序标记好, 将叶片与叶柄分离, 用直尺测量叶长(leaf length, LL)、叶宽(leaf width, LW)和叶柄长(petiole length, PL), 用游标卡尺测量叶厚度(leaf thickness, LT)和叶柄直径(petiole diameter, PD), 其中叶片厚度在叶片中部两侧测定 2 次取平均值, 叶柄直径在叶柄下方 1/4 处测定 2 次取平均值。计算叶形指数(leaf shape index, LSI=LL/LW)。其中 LL、LW、LT、PL 和 PD 称为测量性状, LSI 称为比值性状。

### 1.3 数据统计分析

先对叶形态性状数据进行描述统计分析和正态性检验, 随后采用双因素方差分析树冠层次、树冠方位及其交互作用对香樟叶形态性状的影响; 各因子对香樟叶形态性状的影响采用单因素方差分析完成。利用 Levene's test 检验方差齐性, 方差齐性时使用 Duncan 法进行多重比较, 方差不齐时进行数据转换(对数化)后再进行多重比较, 并用雷达图表示分析结果。常规数据统计分析和作图采用 Excel 2016 完成, 描述统计和方差分析用 SPSS 26.0 软件完成。

叶形态性状之间的异速生长关系采用幂函数  $Y=bX^a$  表征, 其中,  $Y$  和  $X$  为 2 个叶形态性状(性状

对标记为  $Y$  vs.  $X$ ),  $b$  为常数,  $a$  是异速生长指数。 $a=1$  为等速生长关系, 即因变量和自变量呈均匀或等比例变化;  $a \neq 1$  为异速生长关系, 当  $a > 1$  时(即 hyperallometric), 随着自变量增加, 因变量以更大比例的增加, 当  $a < 1$  时则相反。通常将幂函数对数化后利用降主轴(RMA, 即 Model Type II)线性回归计算  $a$ 、决定系数( $R^2$ )等参数, 使用 SMATR 软件实现<sup>[7]</sup>。

## 2 结果和分析

### 2.1 叶形态性状特征

香樟 LL 为 7.03~10.98 cm, 平均为 8.89 cm; LW 为 3.49~6.70 cm, 平均为 5.16 cm; LT 为 1.45~4.40 mm, 平均为 2.80 mm; PL 为 1.53~3.15 cm, 平均为 2.39 cm; PD 为 0.86~1.55 mm, 平均为 1.20 mm。香樟叶长是叶宽的 1.73 倍。叶形态性状变异系数(CV)为 0.07~0.27, 除 LT 外(CV=0.27), 其余性状均属于弱变异(CV<0.25)(表 1)。

表 1 香樟叶的形态性状

Table 1 Leaf morphological traits of *Cinnamomum camphora*

参数 Parameter	LL (cm)	LW (cm)	LT (mm)	PL (cm)	PD (mm)	LSI
最大值 Max.	10.98	6.70	4.40	3.15	1.55	2.10
最小值 Min.	7.03	3.49	1.45	1.53	0.86	1.46
平均值 Mean	8.89	5.16	2.80	2.39	1.20	1.73
标准差 S.D.	0.79	0.54	0.70	0.33	0.14	0.13
变异系数 CV	0.09	0.11	0.27	0.14	0.12	0.07

LL: 叶长; LW: 叶宽; LT: 叶厚; PL: 叶柄长; PD: 叶柄直径; LSI: 叶形指数。下同

LL: Leaf length; LW: Leaf width; LT: Leaf thickness; PL: Petiole length;

PD: Petiole diameter; LSI: Leaf shape index. The same below

### 2.2 叶形态性状的差异分析

双因素方差分析表明, 树冠层次和方位及其交互作用对大部分叶形态性状有显著影响(表 2)。树冠层次对 6 个叶形态性状均有显著影响, 而树冠方位仅对 LT、PL 和 LSI 有显著影响, 表明影响香樟形态性状的主要因素是树冠层次。除 LW 和 LSI 外, 其他 4 个指标都受树冠层次和树冠方位交互作用的影响。可见, 不同的叶形态性状对树冠层次和方位具有不完全一致的响应。

表 2 香樟不同层次、方位及其交互作用对叶形态性状的影响( $F$  值)

Table 2 Effects of different canopy layers, orientations and their interactions on leaf morphological traits of *Cinnamomum camphora* ( $F$ -value)

变异来源 Variation resource	LL	LW	LT	PL	PD	LSI
层次 Layer (A)	5.790*	15.912**	14.527**	4.457*	67.001**	8.682*
方位 Orientation (B)	1.468	0.934	32.039**	4.250*	1.770	5.496**
A×B	6.600**	2.286	20.624**	2.686*	17.291**	2.164

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

从图 1 可见, 树冠上层的 LL 和 LW 在 4 个方位间均无显著差异, 下层的 LL 西侧最高、东侧最低, 西侧显著高于东侧和南侧, 北侧也显著高于东侧; 下层北侧的 LW 显著高于东侧, 其他方位间无显著差异。LT 在方位间差异最大, 上层东侧和南侧显著高于西侧, 且这 3 个方位均显著高于北侧; 下层以南侧最高, 显著高于其他 3 个方位, 且以东侧最低。上层 PL 以西侧最高, 显著高于最低的南侧, 而北侧和东侧居中; 下层 PL 以东侧最低, 显著低于其他 3 个方位。树冠上层东侧和南侧 PD 显著高于西侧和北侧, 而下层 PD 以西侧最高, 与下层 PL 呈完全相反趋势。上层 LSI 在 4 个方位间无显著差异, 而下层 LSI 以西侧最高, 与 PD 变化趋势一致。可见, 不同叶形态性状在树冠不同方位具有不一致的变化趋势。

同时, 东侧和南侧的 LL 表现为上层显著高于下层, LW 仅在东侧表现为上层显著高于下层。东侧上层 LT 显著高于下层, 而北侧呈相反趋势。PL 仅东侧的上层显著高于下层。除西侧外, 北、东和南侧上层的 PD 均显著高于下层, 以东侧的差异最大。LSI 与上述测量性状具有不一致的变化趋势, 表现为西侧下层显著高于上层, 北侧和东侧也表现下层高于上层, 但差异不显著。这表明上层叶片测量性状通常高于下层, 但 LSI 却呈几乎相反的趋势, 说明香樟叶形态性状在树冠不同层次上具有明显的差异性。

### 2.3 叶形态性状异速生长指数在树冠不同层次的差异

对树冠不同层次叶片的测量性状进行异速生长关系分析, 结果表明, 5 个性状组成的 20 个异速生长关系中, 有 19 个达到显著水平, 仅树冠上层 LT-PL (以下均指  $Y-X$  顺序)无显著异速生长关系(表 3)。在这些异速生长指数中, 绝大部分在上下层间无显著差异; 仅 LL-PL 在上下层间有显著差异, 其

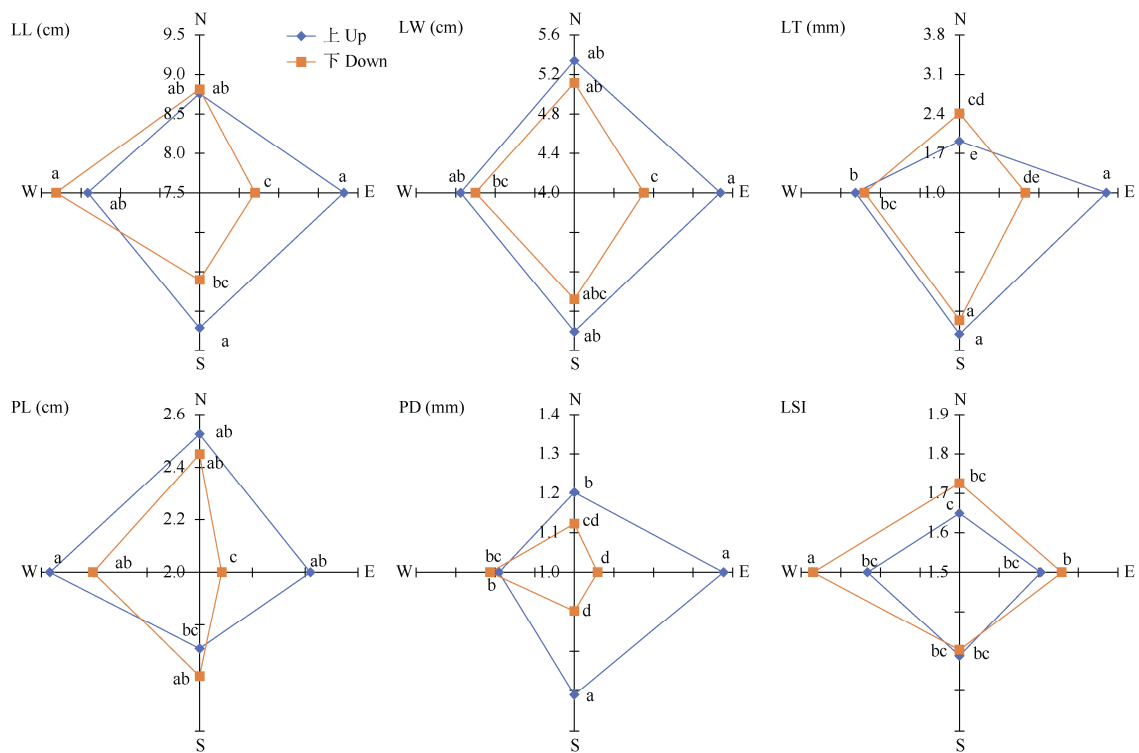


图 1 香樟叶形态性状在树冠层次和方位间的差异。不同字母表示差异显著(P<0.05)。E: 东; W: 西; S: 南; N: 北。下同

Fig. 1 Differences in leaf morphological traits of *Cinnamomum camphora* among layers and orientations. Different letters indicate significant differences at 0.05 level. E: East; W: West; S: South; N: North. The same below

表 3 香樟叶片 5 个测量性状在树冠不同层次间的异速生长指数和等速生长检验

Table 3 Allometric index and isometric test of 5 measured traits of *Cinnamomum camphora* leaf at different canopy layers

X	Y	层次 Layer	异速生长指数 Allometric index				等速生长检验 Isometric test	
			R <sup>2</sup>	P	a	95%置信区间 95% CI	F	P
PD	LL	上 Up	0.560	0.000	0.951a	0.800~1.132	0.328	0.569
		下 Down	0.558	0.000	0.811a	0.682~0.965	5.819	0.019
LW	LL	上 Up	0.497	0.000	1.039a	0.863~1.250	0.167	0.684
		下 Down	0.488	0.000	0.983a	0.816~1.186	0.032	0.860
LT	LL	上 Up	0.320	0.000	2.882a	2.324~3.573	137.031	0.000
		下 Down	0.087	0.022	2.146a	1.674~2.752	44.854	0.000
PL	LL	上 Up	0.087	0.022	1.314a	1.025~1.685	4.867	0.031
		下 Down	0.302	0.000	1.512a	1.216~1.880	15.016	0.000
PL	LW	上 Up	0.328	0.000	0.724a	0.584~0.896	9.337	0.003
		下 Down	0.339	0.000	0.537b	0.434~0.664	38.610	0.000
PL	LT	上 Up	0.365	0.000	0.790a	0.642~0.973	5.150	0.027
		下 Down	0.361	0.000	0.651a	0.528~0.801	17.853	0.000
LT	LL	上 Up	0.001	0.847	-	-	-	-
		下 Down	0.161	0.002	1.420	1.118~1.802	8.837	0.004
LT	LW	上 Up	0.104	0.012	0.330a	0.258~0.422	117.885	0.000
		下 Down	0.081	0.028	0.378a	0.295~0.485	81.059	0.000
LW	LL	上 Up	0.096	0.016	0.361a	0.282~0.462	93.434	0.000
		下 Down	0.138	0.003	0.458a	0.360~0.584	49.992	0.000
LW	LT	上 Up	0.567	0.000	0.916a	0.771~1.088	1.039	0.312
		下 Down	0.449	0.000	0.825a	0.680~1.002	3.944	0.052

同列数据后不同字母表示差异显著(P<0.05)。下同

Data followed different letters indicate significant differences at 0.05 level. The same below

中上层异速生长指数(0.724)高于下层(0.537), 表明随 PL 增大上层叶片 LL 增加速率更快。在 19 个性状对中, 仅 5 个呈等速生长关系, 包括上下层 LW-PD 和 LL-LW, 上层 LL-PD。可见, 在不同树冠层次, 叶片测量性状间以异速生长关系为主, 且在不同层次间差异较小。

#### 2.4 叶形态性状异速生长指数在树冠不同方位间的差异

对不同树冠方位叶片测量性状异速生长关系分析表明, 5 个性状组成的 40 个异速生长关系中,

有 30 个达到显著水平(表 4)。这些异速生长指数绝大部分在 4 个树冠方位间无显著差异, 仅 LL-PD 和 PL-PD 在树冠方位间有显著差异, 其中西侧 LL-PD 异速生长指数(1.086)高于东侧(0.603), 西侧 PL-PD 异速生长指数(1.800)也高于东侧(0.991), 表明随 PD 增大西侧叶片 LL 和 PL 增加速率显著比东侧更快。在 30 个性状对中, 有 15 个呈等速生长关系, 如 LW-PD。可见, 在不同树冠方位, 叶片测量性状间以异速生长(14 对)或者无显著异速生长关系(11 对)为主, 且在不同树冠方位间有较强的保守性。

表 4 香樟 5 个叶片测量性状在树冠方位间的异速生长指数及等速生长检验

Table 4 Allometric index and isometric test of 5 measured traits of *Cinnamomum camphora* leaves at different canopy orientations

X	Y	方位 Orientation	异速生长指数 Allometric index				等速生长检验 Isometric test	
			$R^2$	$P$	a	95%置信区间 95% CI	$F$	$P$
PD	LL	N	0.388	0.000	0.898ab	0.666~1.210	0.532	0.472
		E	0.795	0.000	0.603b	0.507~0.718	37.937	0.000
		S	0.439	0.000	0.778ab	0.584~1.036	3.211	0.084
		W	0.506	0.000	1.086a	0.830~1.421	0.390	0.537
	LW	N	0.607	0.000	0.978a	0.769~1.243	0.036	0.851
		E	0.749	0.000	0.837a	0.691~1.015	3.555	0.070
		S	0.402	0.000	0.865a	0.644~1.161	0.998	0.326
		W	0.525	0.000	1.207a	0.927~1.571	2.106	0.158
	LT	N	0.009	0.621	—	—	—	—
		E	0.723	0.000	1.767a	1.443~2.162	36.467	0.000
		S	0.201	0.013	1.440a	1.025~2.022	4.866	0.036
		W	0.006	0.692	—	—	—	—
PL	N	0.222	0.009	1.256ab	0.898~1.756	1.898	0.179	
	E	0.555	0.000	0.991b	0.767~1.279	0.006	0.941	
	S	0.049	0.238	—	—	—	—	
	W	0.252	0.005	1.800a	1.296~2.501	14.499	0.001	
PL	LL	N	0.080	0.131	—	—	—	—
		E	0.688	0.000	0.609a	0.491~0.755	23.993	0.000
		S	0.416	0.000	0.687a	0.513~0.920	7.079	0.013
		W	0.221	0.009	0.603a	0.432~0.844	9.974	0.004
	LW	N	0.221	0.009	0.779a	0.557~1.089	2.298	0.141
		E	0.708	0.000	0.845a	0.687~1.040	2.735	0.109
		S	0.311	0.001	0.764a	0.557~1.089	3.030	0.093
		W	0.296	0.002	0.670a	0.487~0.922	6.714	0.015
	LT	N	0.072	0.153	—	—	—	—
		E	0.286	0.002	1.783	1.293~2.460	14.650	0.001
		S	0.185	0.018	—	—	—	—
		W	0.058	0.201	—	—	—	—
LT	LL	N	0.085	0.119	—	—	—	—
		E	0.448	0.000	0.342a	0.257~0.454	84.852	0.000
		S	0.148	0.036	0.540a	0.381~0.767	14.106	0.001
		W	0.000	0.961	—	—	—	—
	LW	N	0.048	0.245	—	—	—	—
		E	0.499	0.000	0.474a	0.362~0.621	37.355	0.000
		S	0.314	0.001	0.601a	0.438~0.823	11.570	0.002
		W	—	—	—	—	—	—

续表(Continued)

X	Y	方位 Orientation	异速生长指数 Allometric index				等速生长检验 Isometric test	
			R <sup>2</sup>	P	a	95%置信区间 95% CI	F	P
LT	LW	W	0.015	0.525	-	-	-	-
LW	LL	N	0.266	0.004	0.918a	0.663~1.272	0.277	0.603
		E	0.807	0.000	0.720a	0.608~0.853	16.183	0.000
		S	0.628	0.000	0.900a	0.712~1.137	0.843	0.366
		W	0.480	0.000	0.900a	0.683~1.186	0.596	0.447

### 2.5 叶形指数与 5 个测量性状关系在树冠不同方位间的差异

LSI 是本研究中唯一的比值性状, 对 LSI 与其他 5 个性状进行异速生长分析, 仅 LSI-LW 具有显著的异速生长关系, 因此仅展示 LSI-LW 的结果(表 5)。在不同树冠方位上, 异速生长指数有显著差异, 其中东侧(-0.474)显著高于北侧(-0.947)和西侧(-0.751), 南侧(-0.619)居中, 表明随 LW 增加, 北侧和西侧 LSI 下降更快, 叶片更趋于短圆。但在树冠层次上, LSI 与 LW 之间的异速生长指数无显著差异, 即树冠上层和下层叶片 LSI 与 LW 具有一致的变化速率。

表 5 叶宽与叶形指数在树冠方位间的异速生长指数

Table 5 Allometric index of leaf width-leaf shape index of *Cinnamomum camphora* at different canopy orientations

X	Y	树冠位置 Position	异速生长指数 Allometric index			
			R <sup>2</sup>	P	a	95%置信区间 95% CI
LW	LSI	N	0.309	0.001	-0.947b	-1.299~-0.690
		E	0.554	0.000	-0.474a	-0.612~-0.367
		S	0.215	0.010	-0.619ab	-0.867~-0.442
		W	0.252	0.005	-0.751b	-1.043~-0.540
		上 Up	0.210	0.000	-0.678a	-0.855~-0.538
		下 Down	0.348	0.000	-0.758a	-0.936~-0.614

## 3 结论和讨论

### 3.1 光照条件对树冠层次/方位的影响

植物形态性状受到众多外界环境因子的影响<sup>[25-26]</sup>。本研究中香樟叶形态性状受树冠不同层次的影响较大, 不同方位的影响次之, 且树冠不同层次和不同方位的交互作用对香樟叶形态性状也有一定的影响。不同冠层的环境差异主要体现在光照条件<sup>[11]</sup>, Baldochhi 等<sup>[27]</sup>认为, 光在树冠层中的传递和分配符合比尔定律, 光通量从树冠层上层到下层呈指数函数衰减, 光合能力从顶部到底部呈下降

趋势, 这主要与光强的垂直分布有关<sup>[28-29]</sup>。本研究结果表明, 在同一方位不同层次上叶形态性状指标多表现为上层大于下层; 而叶片厚度在北侧却表现为上层小于下层且有显著差异, 可以理解上层接受的光照更多, 叶片大而薄, 增大了光合作用的叶面积, 有利于在有限的光照条件下截获更多的光能<sup>[30]</sup>, 这与前人<sup>[19]</sup>的研究结果一致。对茶树(*Camellia sinensis*)、桃树(*Prunus persica*)、西伯利亚杏(*Armeniaca sibirica*)、富士苹果(*Malus pumila*)和库尔勒香梨(*Pyrus sinkiangensis*)不同冠层光照分布与枝叶和果实产量间的研究表明, 南侧和东侧辐射强度峰值出现早, 西侧和北侧辐射强度峰值出现晚, 并随着冠层高度的增加辐射强度逐渐增大<sup>[31-35]</sup>。

有研究表明, 充足的光照条件下植物生长速度较快, 弱光下则相反, 这种现象对于植物适应光环境变化、完成生活史具有决定性的意义<sup>[36]</sup>。在本研究也验证了这一结论, 在树冠上层的不同方位上, 多数指标表现为东侧和南侧长势较好, 西侧和北侧长势较差, 而在同一方位不同层次上多表现为上层大于下层。另外, 光环境的差异影响光合生理特性空间异质性分布<sup>[37-38]</sup>, 叶片作为对光环境变化最为敏感的器官, 其形态结构特征被认为是最能够体现光环境对植物的影响及植物对光环境的适应。植物对外界不同选择压力的响应机制较多的体现在叶形态结构上的改变<sup>[10]</sup>。

需要指出的是, 树冠下层的同一方位上, 除 LSI 无差异外, 其余 5 个叶形态性状指标均表现为东侧最小, 为什么会出现这种现象? 东侧为阳面, 按理说接受的阳光更充足, 叶片的长势也应该更好, 植物向光性能很好的解释这一现象, 植物的向光性指生物的生长受光源的方向而影响的性质, 植物的向光生长, 有利于获得更大面积更多的光照, 有利于光合作用营养物质的积累, 维持植物更好的生长。在东侧上层所接受的光照更充足, 光照强度更强, 由于向光性使得东侧上层的叶片更加茂盛, 由此遮



挡了东侧下层的阳光, 导致其光照不足, 平均光合速率较低, 因此长势较其他方位差, 出现与阴面叶片长势相似的情况, 这是植物为了捕获更多光能所采取的策略。

### 3.2 叶片形态指标在不同树冠层次/方位间的异速生长关系

异速生长关系揭示了某种生物或某一类生物的部分与整体或部分与部分间的差异和对比<sup>[39]</sup>, 植物的异速生长关系是其各器官相对生长速率可塑性的具体体现<sup>[40]</sup>。根据代谢理论与相应公式的预测, 生物学特征之间多为异速生长关系<sup>[7]</sup>。本研究中, 香樟叶片形态指标在不同树冠层次、方位的形态性状间多具有异速生长关系, 与预测及前人<sup>[7,19,41]</sup>的研究结果一致。PD 与 LW 及 LW 与 LT 在树冠上下层均表现为等速生长关系, 说明这 3 个形态性状指标间的协同生长, 也说明植物在适应环境过程中资源之间的平衡<sup>[42]</sup>。而 PD 与 LL 仅在树冠上层表现为等速生长关系, 这一结果表明环境因子光照对其有一定的影响, 下层光照强度不足, PD 与 LL 则表现为异速生长关系。另外, 在方位对异速生长关系的影响研究中, PD 与 LW 在 4 个方位上均表现为等速生长关系, 结合树冠层次, 表明光照对 PD 和 LW 这一对形态性状指标没有显著影响。综合香樟叶片各形态性状在树冠不同层次和方位间的差异和测量性状异速生长指数及等速生长检验, 发现形态性状在应对环境变化时易发生改变, 且达到显著性差异, 而测量性状的异速生长指数在应对环境变化时不易发生改变, 仅 PL 与 LL 在树冠不同层次及 PD 与 LL、PD 与 PL 在不同树冠方位之间表现出显著性差异, 其余均为非显著性差异。这可能是由于形态性状描述的是植物在面对变化的环境时所形成的表型可塑性, 而异速生长指数则描述的是植物的自身生长规律<sup>[2]</sup>。当植物形态性状发生改变时只是植物形态性状应对环境变化时的适应策略, 而异速生长指数发生改变时则表明植物自身的生长规律发生改变, 即生长策略发生改变。表型可塑性和异速生长指数的改变是植物在面对变化的环境时所采取的适应策略和生长策略。

相对于树冠方位而言, 树冠层次对香樟叶形态特征的影响较大( $P < 0.05$ ), 且二者的交互作用对大部分叶片性状有显著影响。上层叶片测量性状通常高于下层, 且香樟叶形态性状在树冠不同层次上具有较明显的差异性。香樟叶片 5 个测量性状在不同

冠层和不同方位之间多表现为异速生长关系。LSI-LW 具有显著的异速生长关系, 且在不同树冠方位上, 异速比例系数有显著差异。叶形态性状间的异速生长关系体现了香樟叶形态性状对外在环境和内在发育规律的差异性响应和适应。

### 3.3 叶柄与叶片之间的异速生长关系及权衡关系

在对香樟叶片 5 个测量性状在树冠不同层次间的研究中, PL 与 LL 在 2 个树冠层次上均存在显著差异, 且两者之间表现为异速生长关系(且  $\alpha < 1$ ); 对香樟叶片 5 个测量性状在树冠方位间的差异研究中, PD 与 LL 在 4 个树冠方位上均表现为显著差异, 且在北、南、东 3 个树冠方位上两者间表现为异速生长关系(且  $\alpha < 1$ ), 以上现象均表明对叶柄支持成本的增加大于对叶片投资的增加。对植物叶片大小与叶柄干重间的异速生长关系研究表明, 叶柄限制了叶片的增大, 叶片和叶柄之间的异速生长关系受到气候、功能型及生境条件等多方面的影响<sup>[16]</sup>。在 Li 等<sup>[43]</sup>的研究表明, 叶柄需要为叶片提供支撑作用, 当叶片受到外界风力作用时, 叶柄则要更为叶片提供更强的支撑。综合生物力学的原因, 叶片大小和叶柄质量之间是异速生长关系。

综上, 香樟受外界环境条件尤其是光照条件的影响, 树冠不同层次和不同方位叶形态性状指标表现出明显差异。树冠层次和方位对大部分叶形态性状有显著影响; 各树冠位置叶形态性状之间多为异速生长关系, 叶柄与叶片之间不仅存在异速生长关系还存在对叶柄支持成本与叶片投资成本之间的权衡关系。香樟作为常绿园林植物, 可以根据不同冠层中光照强度而对植物进行整形、修剪、调整枝叶数量和树冠形态, 使植物能获取更多光照, 有利于植物为该地区固碳排氧及水土保持做出贡献。

### 参考文献

- [1] LEI L J, KONG D L, LI X M, et al. Plant functional traits, functional diversity, and ecosystem functioning: Current knowledge and perspectives [J]. *Biodiv Sci*, 2016, 24(8): 922–931. [雷羚洁, 孔德良, 李晓明, 等. 植物功能性状、功能多样性与生态系统功能: 进展与展望 [J]. *生物多样性*, 2016, 24(8): 922–931. doi: 10.17520/biods.2015295.]
- [2] QIU T. Biological and ecological characterization of *Phragmites australis* in Songnen Prairie [J]. *Pratac Sci*, 2014, 31(2): 300–305. [邱天. 松嫩平原芦苇的生物学和生态学特征 [J]. *草业科学*, 2014, 31(2): 300–305. doi: 10.11829/j.issn.1001-0629.2013-0086.]

- [3] ZHANG W H, LI H, LI J X, et al. Individual and modular biomass dynamics of *Kingdonia uninflora* population in Qinling Mountain [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2003, 14(4): 530–534. [张文辉, 李红, 李景侠, 等. 秦岭独叶草种群个体和构件生物量动态研究 [J]. *应用生态学报*, 2003, 14(4): 530–534. doi: 10.13287/j.1001-9332.2003.0119.]
- [4] ACKERLY D, KNIGHT C, WEISS S, et al. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: Contrasting patterns in species level and community level analyses [J]. *Oecologia*, 2002, 130(3): 449–457. doi: 10.1007/s004420100805.
- [5] PAN S A, PENG G Q, YANG D M. Biomass allocation strategies within a leaf: Implication for leaf size optimization [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2015, 39(10): 971–979. [潘少安, 彭国全, 杨冬梅. 从叶内生物量分配策略的角度理解叶大小的优化 [J]. *植物生态学报*, 2015, 39(10): 971–979. doi: 10.17521/cjpe.2015.0094.]
- [6] MUIR C D, HANGARTER R P, MOYLE L C, et al. Morphological and anatomical determinants of mesophyll conductance in wild relatives of tomato (*Solanum* sect. *Lycopersicon*, sect. *Lycopersicoides*; Solanaceae) [J]. *Plant Cell Environ*, 2014, 37(6): 1415–1426. doi: 10.1111/pce.12245.
- [7] CHENG D L. Plant allometric study of biomass allocation pattern and biomass production rates [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2007. [程栋梁. 植物生物量分配模式与生长速率的相关规律研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2007.]
- [8] NIKLAS K J. Plant allometry: Is there a grand unifying theory? [J]. *Biol Rev*, 2004, 79(4): 871–889. doi: 10.1017/S1464793104006499.
- [9] YAO J, LI Y, WEI L P, et al. Changes of allometric relationships among leaf traits in different ontogenetic stages of *Acer mono* from different types of forests in Donglingshan of Beijing [J]. *Acta Ecol Sin*, 2013, 33(13): 3907–3915. [姚婧, 李颖, 魏丽萍, 等. 东灵山不同林型五角枫叶性状异速生长关系随发育阶段的变化 [J]. *生态学报*, 2013, 33(13): 3907–3915. doi: 10.5846/stxb201210011367.]
- [10] JIAO Y, CHENG X P, WANG S H. Characteristics of allometric growth of *Tithonia diversifolia*, an alien invasive plant [J]. *J W China For Sci*, 2020, 49(1): 156–161. [焦杨, 程希平, 王四海. 外来入侵植物肿柄菊的异速生长特征 [J]. *西部林业科学*, 2020, 49(1): 156–161. doi: 10.16473/j.cnki.xblykx1972.2020.01.024.]
- [11] WANG M T, GONG L, ZUO C, et al. Study on the morphological characteristics, water contents and their relationships of *Crotalaria spectabilis* in different habitats [J]. *J Yunnan Agri Univ (Nat Sci)*, 2022, 37(2): 311–319. [王梦亭, 龚莉, 左晨, 等. 不同生境大托叶猪屎豆构件形态与含水量特征及其相互关系研究 [J]. *云南农业大学学报(自然科学版)*, 2022, 37(2): 311–319. doi: 10.12101/j.issn.1004-390X(n).202105047.]
- [12] LIU Z G, CAI Y L, LI K. Studies on the leaf size-twig size spectrum of subtropical evergreen board-leaved woody species [J]. *J Plant Ecol*, 2008, 32(2): 363–369. [刘志国, 蔡永立, 李恺. 亚热带常绿阔叶林植物叶-小枝的异速生长 [J]. *植物生态学报*, 2008, 32(2): 363–369. doi: 10.3773/j.issn.1005-264x.2008.02.013.]
- [13] SPECK T, SPATZ H C, VOGELLEHNER D. Contributions to the biomechanics of plants: I. Stabilities of plant stems with strengthening elements of different cross-sections against weight and wind forces [J]. *Bot Acta*, 1990, 103(1): 111–122. doi: 10.1111/j.1438-8677.1990.tb00136.x.
- [14] YIN F J, WANG M Q, JIN G Z, et al. Trade-off between twig and leaf of *Pinus koraiensis* at different life history stages [J]. *Sci Silv Sin*, 2021, 57(4): 54–62. [尹凤娟, 王明琦, 金光泽, 等. 红松不同生活史阶段的枝叶权衡 [J]. *林业科学*, 2021, 57(4): 54–62. doi: 10.11707/j.1001-7488.20210406.]
- [15] YANG D M, MAO L C, PENG G Q. Within-twig biomass allocation in evergreen and deciduous broad-leaved species: Allometric scaling analyses [J]. *Bull Bot Res*, 2011, 31(4): 472–477. [杨冬梅, 毛林灿, 彭国全. 常绿和落叶阔叶木本植物小枝内生物量分配关系研究: 异速生长分析 [J]. *植物研究*, 2011, 31(4): 472–477. doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2011.04.015.]
- [16] ZHU J D, MENG T T, NI J, et al. Within-leaf allometric relationships of mature forests in different bioclimatic zones vary with plant functional types [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2011, 35(7): 687–698. [祝介东, 孟婷婷, 倪健, 等. 不同气候带间成熟林植物叶性状间异速生长关系随功能型的变异 [J]. *植物生态学报*, 2011, 35(7): 687–698. doi: 10.3724/SP.J.1258.2011.00687.]
- [17] CAVENDER-BARES J, CORTES P, RAMBAL S, et al. Summer and winter sensitivity of leaves and xylem to minimum freezing temperatures: A comparison of co-occurring Mediterranean oaks that differ in leaf lifespan [J]. *New Phytol*, 2005, 168(3): 597–612. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01555.x.
- [18] BEER C, REICHSTEIN M, TOMELLERI E, et al. Terrestrial gross carbon dioxide uptake: Global distribution and covariation with climate [J]. *Science*, 2010, 329(5993): 834–838. doi: 10.1126/science.1184984.
- [19] ZHOU C M, CHENG B, WEI X, et al. Effect of crown position on the leaf anatomical traits and nitrogen content in five broadleaf tree species [J]. *Bull Bot Res*, 2009, 29(4): 417–423. [周翠鸣, 程冰, 卫星, 等. 冠层位置对5种阔叶树叶片解剖结构与氮含量的影响 [J]. *植物研究*, 2009, 29(4): 417–423. doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2009.04.006.]
- [20] RICHARDSON A D, BERLYN G P, ASHTON P M, et al. Foliar plasticity of hybrid spruce in relation to crown position and stand age [J]. *Can J Bot*, 2000, 78(3): 305–317. doi: 10.1139/b00-005.

- [21] LI L L, JI L. Diurnal variation in photosynthesis of differently directional leaves in hybrid hazels (*Corylus heterophylla*×*Corylus avellana*) [J]. *Sci Silv Sin*, 2006, 42(12): 47–53. [李六林, 季兰. 杂种榛子不同方位叶片光合作用的日变化 [J]. 林业科学, 2006, 42(12): 47–53. doi: 10.3321/j.issn:1001-7488.2006.12.008.]
- [22] QIU D, TAO Y. Biomass allocation, water content and their interrelations within leaves of *Cinnamomum camphora*, an evergreen garden plant [J]. *J Yunnan Agri Univ (Nat Sci)*, 2019, 34(6): 1048–1054. [邱东, 陶冶. 常绿园林植物樟叶内生物量分配与含水量特征及其相互关系 [J]. 云南农业大学学报(自然科学版), 2019, 34(6): 1048–1054. doi: 10.12101/j.issn.1004-390X(n).201806050.]
- [23] GU J W, LIU L D, LIU Z L, et al. A study on flavour resources of *Ginnamomum camphora* (L.) Presl. [J]. *Jiangxi Sci*, 1988(4): 28–37. [顾静文, 刘立鼎, 刘志连, 等. 樟树香料资源研究 [J]. 江西科学, 1988(4): 28–37. doi: 10.13990/j.issn1001-3679.1988.04.004.]
- [24] FANG W W, ZHANG L, YE S X, et al. Pollution evaluation and health risk assessment of heavy metals from atmospheric deposition in Anqing [J]. *China Environ Sci*, 2015, 35(12): 3795–3803. [方文稳, 张丽, 叶生霞, 等. 安庆市降尘重金属的污染评价与健康风险评价 [J]. 中国环境科学, 2015, 35(12): 3795–3803. doi: 10.3969/j.issn.1000-6923.2015.12.034.]
- [25] GUO H, MAZER S J, DU G Z. Geographic variation in seed mass within and among nine species of *Pedicularis* (Orobanchaceae): Effects of elevation, plant size and seed number per fruit [J]. *J Ecol*, 2010, 98(5): 1232–1242. doi: 10.1111/j.1365-2745.2010.01688.x.
- [26] HAREL D, HOLZAPFEL C, STERNBERG M. Seed mass and dormancy of annual plant populations and communities decreases with aridity and rainfall predictability [J]. *Basic Appl Ecol*, 2011, 12(8): 674–684. doi: 10.1016/j.baec.2011.09.003.
- [27] BALDOCCHI D, HUTCHISON B, MATT D, et al. Seasonal variation in the statistics of photosynthetically active radiation penetration in an oak-hickory forest [J]. *Agric For Meteorol*, 1986, 36(4): 343–361. doi: 10.1016/0168-1923(86)90013-4.
- [28] DONG L L. Studies on leaf functional traits of ninety-nine *Castanopsisoid* species [J]. *J Liaoning For Sci Technol*, 2015(4): 1–4. [董莉莉. 99 种栲属类常绿阔叶树种叶片功能性状研究 [J]. 辽宁林业科技, 2015(4): 1–4. doi: 10.3969/j.issn.1001-1714.2015.04.001.]
- [29] HAN Q M, CHIBA Y. Leaf photosynthetic responses and related nitrogen changes associated with crown reclosure after thinning in a young *Chamaecyparis obtusa* stand [J]. *J For Res*, 2009, 14(6): 349–357. doi: 10.1007/s10310-009-0146-4.
- [30] SONOHAT G, SINOQUET H, VARLET-GRANCHER C, et al. Leaf dispersion and light partitioning in three-dimensionally digitized tall fescue-white clover mixtures [J]. *Plant Cell Environ*, 2002, 25(4): 529–538. doi: 10.1046/j.1365-3040.2002.00833.x.
- [31] YU H Y, SHI Y Z, MA L F, et al. Leaf photosynthetic traits at different canopies of tea plants [J]. *J Tea Sci*, 2013, 33(6): 505–511. [余海云, 石元值, 马立锋, 等. 茶树树冠不同冠层叶片光合作用特性的研究 [J]. 茶叶科学, 2013, 33(6): 505–511. doi: 10.13305/j.cnki.jts.2013.06.010.]
- [32] HE F L, WANG F, WEI Q P, et al. Relationship between distribution of relative light intensity in canopy and yield and quality of peach fruit [J]. *Sci Agri Sin*, 2008, 41(2): 502–507. [何凤梨, 王飞, 魏钦平, 等. 桃树冠层相对光照分布与果实产量品质关系的研究 [J]. 中国农业科学, 2008, 41(2): 502–507. doi: 10.3864/j.issn.0578-1752.2008.02.025.]
- [33] ZHANG J, CHEN J H, SUN Y Q, et al. Photosynthetic characteristics and yield components of different tree crowns of *Armeniaca sibirica* [J]. *J Henan Agri Sci*, 2022, 51(1): 107–115. [张剑, 陈建华, 孙永强, 等. 西伯利亚杏不同树冠光合特性及产量差异 [J]. 河南农业科学, 2022, 51(1): 107–115. doi: 10.15933/j.cnki.1004-3268.2022.01.013.]
- [34] YAN T F, WANG H T, GENG B, et al. Solar radiation distribution pattern in canopy interspaces and its seasonal fluctuation in a 25-year-old ‘Fuji’ apple orchard [J]. *Chin Agri Sci Bull*, 2011, 27(16): 200–205. [阎腾飞, 王华田, 耿兵, 等. 25 年生‘富士’苹果园冠层光能分布格局及其季节变化规律 [J]. 中国农学通报, 2011, 27(16): 200–205. doi: 10.11924/j.issn.1000-6850.2010-3805.]
- [35] LIU M M, LIAO K, CHENG X L, et al. Study on the relationship between distribution of light intensity in the crown and yield quality of ‘Korla Fragrant Pear’ [J]. *N Hort*, 2014, 38(16): 20–24. [刘曼曼, 廖康, 成小龙, 等. ‘库尔勒香梨’冠层内光照分布与产量品质关系研究 [J]. 北方园艺, 2014, 38(16): 20–24.]
- [36] HE W M, ZHONG Z C. Morphological and growth responses of the climbing plant, *Gynostemma pentaphyllum* seedlings to varying light intensity [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 2000, 24(3): 375–378. [何维明, 钟章成. 攀援植物绞股蓝幼苗对光照强度的形态和生长反应 [J]. 植物生态学报, 2000, 24(3): 375–378. doi: 10.1088/0256-307X/17/9/008.]
- [37] ZHANG X Q, XU D Y. Seasonal changes and daily courses of photosynthetic characteristics of 18-year-old Chinese fir shoots in relation to shoot ages and positions within tree crown [J]. *Sci Silv Sin*, 2000, 36(3): 19–26. [张小全, 徐德应. 杉木中龄林不同部位和叶龄针叶光合特性的日变化和季节变化 [J]. 林业科学, 2000, 36(3): 19–26. doi: 10.3321/j.issn:1001-7488.2000.03.004.]
- [38] ZHANG X Q, XU D Y. Light responses of 18-year-old China fir shoots in relation to shoot ages and positions within crown [J]. *Acta Ecol Sin*, 2001, 21(3): 409–414. [张小全, 徐德应. 18 年生杉木不同部位和叶龄针叶光响应研究 [J]. 生态学报, 2001, 21(3): 409–414. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2001.03.010.]

- [39] LI C P, LI G, XIAO C W. The application of allometric relationships in biomass estimation in terrestrial ecosystems [J]. *World Sci-Tech Res Devel*, 2007, 29(2): 51–57. [李春萍, 李刚, 肖春旺. 异速生长关系在陆地生态系统生物量估测中的应用 [J]. *世界科技研究与发展*, 2007, 29(2): 51–57. doi: 10.3969/j.issn.1006-6055.2007.02.010.]
- [40] LU X M, ZHOU C F, AN S Q, et al. Phenotypic plasticity, allometry and invasiveness of plants [J]. *Chin J Ecol*, 2007, 26(9): 1438–1444. [陆霞梅, 周长芳, 安树青, 等. 植物的表型可塑性、异速生长及其入侵能力 [J]. *生态学杂志*, 2007, 26(9): 1438–1444.]
- [41] QIU D, WU G L, ZHOU X B, et al. Characteristics of modular traits and interrelationships of the ephemeral species *Plantago minuta* [J]. *Pratac Sci*, 2017, 34(4): 744–752. [邱东, 吴甘霖, 周晓兵, 等. 短命植物小车前构件属性特征及其相互关系 [J]. *草业科学*, 2017, 34(4): 744–752. doi: 10.11829/j.issn.1001-0629.2016-0358.]
- [42] LI L, LI Y B, MA Q H, et al. Aboveground biomass modeling and allometric growth characteristics of *Artemisia capillaris* Thunb. under different water availabilities [J]. *Chin J Ecol*, 2020, 39(1): 337–348. [李浪, 李义博, 马全会, 等. 水分驱动下茵陈蒿(*Artemisia capillaris* Thunb.)地上生物量模型与异速生长特征 [J]. *生态学杂志*, 2020, 39(1): 337–348. doi: 10.13292/j.1000-4890.202001.001.]
- [43] LI G Y, YANG D M, SUN S C. Allometric relationships between lamina area, lamina mass and petiole mass of 93 temperate woody species vary with leaf habit, leaf form and altitude [J]. *Funct Ecol*, 2008, 22(4): 557–564. doi: 10.1111/j.1365-2435.2008.01407.x.