

不同光环境对中国南方草地3种灌木表型可塑性的影响*

周海燕^{1,2,3} 王金牛^{1,2} 付秀琴⁴ 向双^{1,2} 王彦星^{1,2,3} 高景^{1,2,3} 吴彦^{1,2**}

¹中国科学院成都生物研究所 成都 610041

²中国科学院山地生态恢复与生物资源利用重点实验室, 生态恢复与生物多样性保育四川省重点实验室 成都 610041

³中国科学院大学 北京 100049

⁴成都农业科技职业学院 成都 611130

摘要 为了解不同光环境下灌木的表型可塑性, 在重庆云阳县天然的灌木林和灌草丛中, 选择3种主要灌木巴柳 (*Salix etosia*)、川莓 (*Rubus setchuenensis*) 和马桑绣球 (*Hydrangea aspera*), 研究两种光环境 (林外和林内) 下植物形态、生物量分配和表型可塑性的变化。结果表明: 与林外高光环境相比, 林内低光环境下, 马桑绣球的株高、冠幅、冠面积、单叶面积、比叶面积、新枝和老枝生物量分配均表现出显著增大 ($P < 0.05$), 而根冠比对数值却显著减小 ($P < 0.05$), 根生物量分配变化则不显著 ($P > 0.05$); 川莓则仅单叶面积、比叶面积、根生物量分配显著增大 ($P < 0.05$), 而巴柳的各个形态指标在高光和低光下差异不显著 ($P > 0.05$)。此外, 马桑绣球和川莓的形态和整体可塑性显著高于巴柳 ($P < 0.05$), 生物量分配可塑性在不同光环境下差异不显著 ($P > 0.05$)。由此可见, 异质光环境对不同灌木形态特征和生物量分配的影响存在物种特异性, 马桑绣球和川莓在不同光环境下表现出更强的表型可塑性。图1 表7 参35

关键词 南方草地; 巴柳; 川莓; 马桑绣球; 光环境; 植物形态特征; 生物量分配; 表型可塑性

CLC Q945.79

Effects of light environments on the phenotypic plasticity of three shrubs in southern China grassland*

ZHOU Haiyan^{1,2,3}, WANG Jinniu^{1,2}, FU Xiuqin⁴, XIANG Shuang^{1,2}, WANG Yanxing^{1,2,3}, GAO Jing^{1,2,3} & WU Yan^{1,2**}

¹Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

²Key Laboratory of Mountain Ecological Restoration and Bioresource Utilization, Chinese Academy of Sciences; Ecological Restoration Biodiversity Conservation Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu 610041, China

³University of Chinese Academy Sciences, Beijing 100049, China

⁴Chengdu Vocational College of Agricultural Science and Technology, Chengdu 611130, China

Abstract Phenotypic plasticity is a crucial pathway for plants to adapt to the heterogeneous environments. It is essential to investigate the adjustments of plant morphological traits and biomass allocation patterns, which contributes to understanding the adaptation of plants to different environmental gradients. In order to illustrate their adjustments of morphological traits and biomass allocation patterns to the two comparative environments of high light (outside of the forest) and low light (inside of the forest), we studied three typical shrubs (*Salix etosia*, *Rubus setchuenensis*, and *Hydrangea aspera*) at the Qishan pasture in Chongqing Municipality, southwest of China. The results indicated that the plant height, crown width, crown length, and crown area of *H. aspera* increased significantly under low light, while *S. etosia* and *R. setchuenensis* showed no significant difference between the two light environments. For *R. setchuenensis* and *H. aspera*, individual leaf area and specific leaf area were significantly higher in low light than in high light, while *S. etosia* showed no significant change. Furthermore, *H. aspera* had greater new branch biomass allocation and aging branch biomass allocation under low light, while *S. etosia* and *R. setchuenensis* did not. In addition, root biomass allocation of *R. setchuenensis* was significantly higher under low light, while neither of *S. etosia* and *H. aspera* showed significant difference between the two light environments. Higher logarithm of root

收稿日期 Received: 2014-03-17 接受日期 Accepted: 2014-07-19

*中国科学院战略性先导科技专项 (XDA05050307, XDA05050404) 资助 Supported by the Strategic Leading Sci-tech Program of the Chinese Academy of Sciences (XDA05050307, XDA05050404)

**通讯作者 Corresponding author (E-mail: wuyan@cib.ac.cn)

to shoot ratio (R/S) of *H. aspera* was observed under low light, but not for *S. etosia* or *R. setchuenensis*. Finally, morphological plasticity indexes were higher in *R. setchuenensis* and *H. aspera* than in *S. etosia* but biomass allocation plasticity index showed no significant difference among the three shrubs. The results demonstrated that the adjustment of the morphological traits and biomass allocation patterns for the three shrubs is species-specific under different light environments.

Keywords southern China grassland; *Salix etosia*; *Rubus setchuenensis*; *Hydrangea aspera*; light environment; morphological traits; biomass allocation; phenotypic plasticity

表型可塑性 (Phenotypic plasticity) 是植物适应环境在生理和形态上发生的变化, 作为其克服环境异质性的的重要途径。植物的“可塑性”特征主要表现在形态和物质分配等方面, 是植物对环境条件变化的响应模式, 影响植物对异质环境的适应方式和分布^[1]。光是影响植物生长和分布的重要生态因子^[2]。自然条件下的林隙、林窗以及天气的变化均会造成光资源的不均匀分布, 如光合有效辐射和光照强度的改变, 并对植物产生深刻的影响。传统观点认为, 喜光植物形态可塑性较差, 因而适应性较差, 耐阴树种则可塑性较强, 从而可较好地适应异质性光环境^[3]。

目前针对幼苗和幼树的表型可塑性研究^[4-6]相对较多, 但对灌木物种的研究较少。由于灌木植物种类繁多、分布广泛、萌生力强、适生范围宽^[7], 不仅在群落演替过程中扮演着重要角色, 而且在维持生态系统类型多样性和第一性生产力方面具有独特作用。例如, 在评估陆地生态系统的碳储量和碳交换, 必然要将灌丛考虑在内^[8]。一般而言, 植物地上生物量可以通过遥感解析或者样地调查等方法, 能够相对容易地获取, 而地下生物量的测算更多是采取标准株, 并建立地上与地下生物量的回归模型来估测。地下/地上生物量是许多陆地生态系统碳循环模型的重要参数^[9], 通常用地上与地下生物量的对数值 (LogR和LogS)^[10-13]进行Ⅱ类回归 (简约主轴回归, reduced major axis, RMA), 研究植物地上与地下的生物量之间的相关性。根据根冠比 (R/S), 可以由较易获得的地上生物量数据来估测较难获得的地下生物量数据^[11, 14-15]。但是, 相对于乔木物种而言, 灌木物种的生境环境异质性更为显著, 其表型可塑性差异可能会导致根冠比值有很大的不确定性^[11-12, 15-16]。因而, 阐明异质光环境下灌木地上和地下生物量的分配格局, 对于准确评估灌木地下生物量及其碳储量具有一定的参考价值。

除了不同光环境下灌木物种的地上/地下生物量分配格局可能存在差异外, 植物叶片、枝条等形态特征, 根系空间格局等可能会因光环境变化表现出表型可塑性特征差异。直立型、蔓生型和丛生型等不同类型灌木物种, 因为其生态习性的差异, 也可能在适应光环境变化时表现出不同的表型可塑性。本研究以直立灌木巴柳 (*Salix etosia* Schneid.)、蔓生灌木川莓 (*Rubus setchuenensis* Bur. et Franch.) 和丛生灌木马桑绣球 (*Hydrangea aspera* D. Don) 3种灌木为对象, 选取林外 (Outside of the forest, 简称O) 和林内 (Inside of the forest, 简称I) 两种光环境, 研究不同光环境对3种不同类型灌木物种形态特征、生物量分配和根系垂直分布特征的影响, 探讨灌木对异质光环境的适应特点, 并期望得到不同灌木物种根冠比可塑性指数对异质光环境的响应, 以期为灌木地下生物量及其碳储量相关模型估算提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究样地位于重庆市云阳县岐山草场 (30°35'N, 108°54'E), 平均海拔1 600 m。根据样地自动气象站 (HOBOWARE 3.0) 数据, 年均气温为10.7 °C, 7月均温为20.6 °C, 1月均温为1.5 °C。年降雨量约为1 300 mm, 80%的降雨量主要集中在4-9月。该区属喀斯特岩溶地貌类型, 土壤为山地黄壤, 含有大砾石。分布的主要灌木植物有巴柳、川莓、马桑绣球、木帚栒子 (*Cotoneaster dielsianus* Pritz. var. *elegans* Rehd. et Wils.)、波叶山蚂蝗 (*Desmodium sequax* Wall.), 草本主要有鸭茅 (*Dactylis glomerata* L.)、黑麦草 (*Lolium perenne* L.)、白茅 (*Imperata cylindrical*)、牛尾蒿 (*Artemisia roxburghiana* Bess)、白三叶 (*Trifolium repens* L.)、金丝桃 (*Hypericum monogynum* L.)、地榆 (*Sanguisorba officinalis* L.) 等。

1.2 试验设计和样地设置

3种灌木巴柳、川莓和马桑绣球基本代表了研究区域的常见灌木种类和主要的灌木类型; 两种光环境分别为林内低光环境和林外高光环境, 其中林内是指稀疏的落叶松次生林和高大灌木的混合林, 林外则指散生在次生草丛的单株灌木, 草本植物主要为黑麦草、白三叶、鸭茅和白茅等。以透光率为指标, 林外灌丛地为全光照, 透光率为100%; 林内灌丛地透光率水平为30%-50%。以泰仕照度计 (Digital Illuminance Meter, TES-1332A) 测得林外和林内的光照强度, 以及以LI-6400便携式光合仪测得光合有效辐射差异, 测定林内外光环境差异的时间选择在2013年8月25日09: 00-11: 00, 天气晴好的时段进行, 测点位置高出灌木层10 cm。统计检验显示林内外两种光环境具有显著差异。

分别在林内和林外各选择5个点位, 土壤表层按照0-5、5-10、10-20、20-30 cm分层测量土壤温度、土壤容重和土壤含水量。土壤温度采用纽扣式温度计 (iButton-TMEX RTE) 测定, 土壤容重采用环刀采土、烘干称重法测定, 土壤含水量采用烘干法测定。相应地, 林内和林外两种光环境样地的生境基本情况见表1。

1.3 测定方法

1.3.1 光合与形态指标测定 在林内和林外两种光环境下, 选取高度相近、长势基本一致、无分蘖的3种单生灌木植株 (巴柳、川莓和马桑绣球) 作为测定样株, 共计91株 (其中巴柳31株, 林外25株, 林内6株; 川莓30株, 林外25株, 林内5株; 马桑绣球30株, 林外25株, 林内5株)。在各样株上分别选定其第2至第5侧枝的当年生健康无病虫害叶片3片, 用LI-6400光合系统 (LI-COR Inc, Nebraska, U.S.A) 标准叶室和LI-

表1 试验地环境概况

Table 1 General conditions of experiment plot

生境类型 Type of habitats	光合有效辐射 Photosynthetically active radiation ($P_n/\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	光照强度 Light intensity (20 000 lx)	土壤温度 Soil temperature ($\theta/^\circ\text{C}$)	土壤容重 Soil bulk density ($\rho/\text{g cm}^{-3}$)	土壤含水量 Water content of soil (w/%)
林外 O	735.93 $\pm$ 13.20a	482.75 $\pm$ 1.48a	20.65 $\pm$ 0.12a	1.61 $\pm$ 0.15a	37.47 $\pm$ 1.10a
林内 I	216.42 $\pm$ 6.76b	162.10 $\pm$ 0.26b	19.94 $\pm$ 0.12b	1.58 $\pm$ 0.20a	37.22 $\pm$ 1.74a

同列不同小写字母表示在不同生境下环境条件差异极显著 (mean $\pm$ SE, $P < 0.01$)。

O: Outside of the forest; I: Inside of the forest. Different letters denote highly significant difference (mean $\pm$ SE, $P < 0.01$) in environment condition between the habitats.

6400-02B红蓝光源,测定光合有效辐射(Photosynthetically active radiation)。测定时间在10:00-12:00,叶室温度24 $^\circ\text{C}$,相对湿度60%。光合生理指标测定完成后,采用全挖法获取整株生物量,保留全部根系,将地上与地下部分剪开。地下生物量分为0-5、5-10、10-20、20-30、30-50、50-70、70-100、>100 cm八层,分层获取根系生物量并筛选清洗。植株地上样品,将叶、新枝和老枝分开,加上分层根系,贴上标签,带回实验室,105 $^\circ\text{C}$ 杀青30 min后,在80 $^\circ\text{C}$ 条件下烘干至恒质量。

形态测量的参数包括:株高,即单株灌木的高度,单位为cm。冠长,即单株灌木的冠幅长度,单位为cm。冠宽,即单株灌木的冠幅宽度,单位为cm。冠面积,即 $0.25\pi \times \text{冠宽}^2$,单位为 cm^2 。总叶重,即单株灌木全部叶(包括叶片和叶柄)的干重,单位为g。单叶重,即单个叶干重,单位为g。单叶面积,即单个叶片的面积,单位为 cm^2 ,采用Canon Scan Gear扫描植株鲜叶,用Photoshop CS4和Matlab 7.9计算。比叶面积,即单位叶干重的叶面积,单位为 cm^2g^{-1} 。

1.3.2 生物量测定 叶生物量分配:单株叶生物量占单株总生物量的百分比。新枝生物量分配:单株新枝生物量占单株总生物量的百分比。老枝生物量分配:单株老枝生物量占单株总生物量的百分比。根生物量分配:单株根生物量占单株总生物量的百分比。叶占地上生物量比率:叶生物量/地上生物量。新枝占地上生物量比率:新枝生物量/地上生物量。老枝占地上生物量比率:老枝生物量/地上生物量。根冠比数值:lg(根生物量)/lg(地上生物量)。

1.4 数据分析

以样株为单元,通过SAS 9.2软件中的一般线性模型(GLM),分别对3种灌木各项测定指标进行树种和光环境的双因素方差分析,对差异显著($P < 0.05$)的指标用Duncan检验进行多重比较。根据Valladares等的方法^[26]计算出每一指标的表型塑性指数,即该指标在不同光照条件下最大和最小平均值间差异与最大平均值之比。形态塑性指数定义为株高、冠长和冠宽等8个指标上塑性指数的平均值;生物量分配塑性指数定义为叶生物量分配、新枝生物量分配和老枝生

物量分配等8个指标上塑性指数的平均值;植物的整体表型塑性指数定义为形态塑性指数和生物量分配塑性指数的平均值;树种间塑性指数的差异用单因素(One-Way ANOVA)方差分析检验。图形均用Origin 8.5软件绘制。

2 结果与分析

2.1 不同光环境下3种灌木的形态特征

对不同光环境下3种灌木的株高、冠长、冠宽、冠面积、总叶重、单叶重、单叶面积和比叶面积进行方差分析。由表2可见,除冠长等冠幅特征外,3种灌木在不同光环境下的形态特征都有显著差异($P < 0.05$)。除株高外,其余形态特征在植物间也有极显著差异($P < 0.01$)。在冠长、单叶重、单叶面积和比叶面积指标上,光照和植物的交互作用均造成极显著差异($P < 0.01$)。

与林外高光环境相比,巴柳和川莓的株高、冠宽和冠面积与林内低光环境差异不显著($P > 0.05$),而马桑绣球的株高、冠宽和冠面积显著升高($P < 0.05$)。巴柳的冠长在2种光环境下的差异不显著($P > 0.05$),川莓在低光照下显著减小($P < 0.05$),比林外减小25.0%,而马桑绣球在低光照下显著增大($P < 0.05$),比林外增大88.5%。川莓和马桑绣球的单叶重在低光照下显著减小($P < 0.05$),分别比林外减小了13.6%、6.3%,而巴柳在2种光环境下差异不显著($P > 0.05$)。在低光环境下,川莓和马桑绣球的单叶面积和比叶面积显著增大($P < 0.05$),而巴柳差异不显著($P > 0.05$) (表3)。

在林外高光下,株高指标,3种灌木间没有显著差异($P > 0.05$),比叶面积指标,马桑绣球>巴柳>川莓,川莓最小;其余形态指标,川莓均显著大于巴柳和马桑绣球($P < 0.05$)。在林内低光下,株高指标,巴柳和川莓、马桑绣球差异不显著($P > 0.05$),但马桑绣球显著大于川莓;冠长指标,川莓和马桑绣球无显著差异($P > 0.05$),但均显著大于巴柳($P < 0.05$);冠宽和冠面积指标,川莓和巴柳、马桑绣球差异不显著($P > 0.05$),但马桑绣球显著大于巴柳($P < 0.05$);总叶重

表2 不同光环境下3种灌木形态指标的方差分析(P值)

Table 2 P-values for the morphological parameters of three natural shrub species growing under two light regimes

形态指标 Morphological parameter	株高 PH	冠长 CL	冠宽 CW	冠面积 CA	总叶重 TLM	单叶重 ILM	单叶面积 ILA	比叶面积 SLA
光照 Light	0.017	0.452	0.585	0.800	0.045	< 0.001	< 0.001	< 0.001
树种 Species	0.710	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
光照×树种 Light × Species	0.227	< 0.001	0.011	< 0.01	0.134	< 0.001	< 0.001	< 0.001

PH: Plant height; CL: Crown length; CW: Crown width; CA: Crown area; TLM: Total leaf mass; ILM: Individual leaf mass; ILA: Individual leaf area; SLA: Specific leaf area.

表3 不同光环境下3种灌木的形态指标多重比较 (平均值±标准误差)

Table 3 Morphological parameters of three natural shrub species growing under two light regimes (mean ± SE)

指标 Index	生境类型 Type of habitats	巴柳 <i>Salix etosia</i>	川莓 <i>Rubus setchuensis</i>	马桑绣球 <i>Hydrangea aspera</i>
株高 PH (h/cm)	林外 O	80.98 ± 6.75aA	76.12 ± 6.31aA	75.96 ± 5.11bA
	林内 I	93.33 ± 12.09aAB	83.40 ± 5.30aB	115.60 ± 4.34aA
冠长 CL (l/cm)	林外 O	53.52 ± 6.50aB	144.24 ± 6.50aA	56.44 ± 4.48bB
	林内 I	62.83 ± 10.57aB	108.20 ± 9.19bA	106.40 ± 4.84aA
冠宽 CW (b/cm)	林外 O	40.44 ± 5.46aB	90.16 ± 9.09aA	44.56 ± 2.69bB
	林内 I	48.50 ± 8.46aB	62.40 ± 10.87aAB	80.80 ± 6.64aA
冠面积 CA (A/cm ²)	林外 O	1846.85 ± 481.47aB	7942.39 ± 1537.24aA	1695.52 ± 193.62bB
	林内 I	2128.56 ± 577.95aB	3429.36 ± 826.34aAB	5266.25 ± 823.91aA
总叶重 TLM (m/g 株 ⁻¹)	林外 O	20.61 ± 4.86aB	74.40 ± 14.49aA	40.33 ± 4.65aB
	林内 I	21.97 ± 5.17aA	18.55 ± 2.32aA	22.91 ± 4.94aA
单叶重 ILM (m/g)	林外 O	0.07 ± 0.00aC	0.44 ± 0.02aA	0.16 ± 0.01aB
	林内 I	0.06 ± 0.00aC	0.38 ± 0.02bA	0.15 ± 0.01bB
单叶面积 ILA (A/cm ²)	林外 O	8.15 ± 0.17aC	48.15 ± 1.78bA	23.12 ± 0.71bB
	林内 I	8.07 ± 0.19aC	54.61 ± 2.67aA	42.65 ± 1.53aB
比叶面积 SLA (A/cm ² g ⁻¹)	林外 O	134.23 ± 2.11aB	114.41 ± 5.45bC	152.15 ± 17.09bA
	林内 I	130.95 ± 2.16aB	152.86 ± 2.76aB	325.09 ± 16.37aA

同一列不同小写字母 (abc) 表示相同植物在不同光照处理之间差异显著 ($P < 0.05$), 同一行不同大写字母 (ABC) 表示相同光照处理下不同植物之间差异显著 ($P < 0.05$).

PH: Plant height; CL: Crown length; CW: Crown width; CA: Crown area; TLM: Total leaf mass; ILM: Individual leaf mass; ILA: Individual leaf area; SLA: Specific leaf area. O: Outside of the forest; I: Inside of the forest. Different small letters in the same column indicate significant difference between two light regimes of the same species at 0.05 level; different capital letters in the same row indicate significant difference among three tree species under the same light regimes at 0.05 level.

指标, 3种灌木间差异不显著 ($P > 0.05$); 单叶重和单叶面积指标, 川莓>马桑绣球>巴柳, 巴柳最小; 比叶面积指标, 巴柳和川莓差异不显著 ($P > 0.05$), 但均显著小于马桑绣球 ($P < 0.05$) (表3).

2.2 不同光环境下3种灌木的生物量分配特征

对不同光环境下3种灌木的各项生物量分配指标进行方差分析. 由表4可见, 3种灌木各构件占地上生物量分配比率在不同光环境下没有极显著性差异 ($P > 0.05$). 除叶生物量分配之外, 其余生物量分配和根冠比在不同光环境下有显著性差异 ($P < 0.05$). 除老枝生物量分配外, 各构件占地上生物量分配比率、生物量分配和根冠比在树种间也有显著性差异 ($P < 0.05$). 另外, 除新枝占地上生物量比率和老枝生物量分配外, 光照和树种的交互作用对各指标均没有造成极显著差异 ($P > 0.05$).

与林外高光照相比, 巴柳和川莓的叶占地上生物量比率与林内低光环境差异不显著 ($P > 0.05$), 但马桑绣球显著降低 ($P < 0.05$). 巴柳和马桑绣球植株的新枝占地上生物量比率在2种光环境下的差异不显著 ($P > 0.05$), 而川莓显著降低 ($P < 0.05$), 降低53.0%. 3种灌木的老枝占地上生物量比率

和叶生物量分配在2种光环境下差异不显著 ($P > 0.05$). 巴柳新枝和老枝生物量分配在2种光环境下的差异不显著 ($P > 0.05$), 川莓的变化趋势与其一致, 而马桑绣球在低光下显著 ($P < 0.05$), 是林外的2.1倍和1.5倍. 在低光下, 川莓植株的根生物量分配显著增大 ($P < 0.05$), 是林外的3.9倍; 而巴柳和马桑绣球差异不显著 ($P > 0.05$). 巴柳和川莓根冠比对数值在2种光环境下差异不显著 ($P > 0.05$), 而马桑绣球在低光下显著减少 ($P < 0.05$) (表5).

在林外高光照下, 叶占地上生物量比率, 巴柳和川莓、马桑绣球差异不显著 ($P > 0.05$), 但川莓显著大于马桑绣球 ($P < 0.05$); 新枝占地上生物量比率, 马桑绣球和巴柳、川莓差异不显著 ($P > 0.05$), 但巴柳显著大于川莓 ($P < 0.05$); 老枝占地上生物量比率, 川莓和巴柳、马桑绣球差异不显著 ($P > 0.05$), 但马桑绣球显著大于巴柳 ($P < 0.05$); 叶生物量分配, 巴柳和川莓差异不显著 ($P > 0.05$), 但均显著大于马桑绣球 ($P < 0.05$); 老枝和根生物量分配, 3种灌木间差异不显著 ($P > 0.05$); 根冠比对数值, 巴柳和川莓差异不显著 ($P > 0.05$), 但均显著低于马桑绣球 ($P < 0.05$). 在林内低光下, 叶占地上生物量比率, 巴柳和川莓差异不显著 ($P > 0.05$), 但

表4 不同光环境下3种灌木生物量分配指标的方差分析 (P值)

Table 4 P-values for biomass allocation parameters of three natural shrub species growing under two light regimes

指标 Parameter	叶占地上生物量比率 LB/AGB	新枝占地上生物量比率 NBB/AGB	老枝占地上生物量比率 ABB/AGB	叶生物量分配 LBA	新枝生物量分配 NBBA	老枝生物量分配 ABBA	根生物量分配 RBA	根冠比对数值 lgR/lgS
光照 Light	0.077	0.183	0.695	0.978	0.019	0.06	0.036	0.005
树种 Species	< 0.001	< 0.001	< 0.01	< 0.001	< 0.01	0.091	0.019	0.021
光照×树种 Light×Species	0.109	< 0.01	0.094	0.797	< 0.001	0.089	0.014	0.066

LB/AGB: Leaf biomass/aboveground biomass; NBB/AGB: New branch biomass/aboveground biomass; ABB/AGB: Aging branch biomass/aboveground biomass; LBA: Leaf biomass allocation; NBBA: New branch biomass allocation; ABBA: Aging branch biomass allocation; RBA: Root biomass allocation; lgR/lgS: lg(Root biomass)/lg(shoot biomass).

均显著大于马桑绣球 ($P < 0.05$)；新枝占地上生物量比率和新枝生物量分配, 巴柳和马桑绣球差异不显著 ($P > 0.05$)，但均显著大于川莓 ($P < 0.05$)；老枝占地上生物量比率, 川莓和马桑绣球差异不显著 ($P > 0.05$)，但均显著大于巴柳 ($P < 0.05$)；叶生物量分配和根冠比对数值, 3种灌木间差异不显著 ($P > 0.05$)；老枝生物量分配, 川莓和巴柳、马桑绣球差异不显著 ($P > 0.05$)，但马桑绣球显著大于巴柳；根生物量分配, 巴柳和马桑绣球差异不显著 ($P > 0.05$)，但均显著小于川莓 ($P < 0.05$) (表5)。

2.3 形态和生物量分配的可塑性指数分析

表6为不同光强下生长的巴柳、川莓和马桑绣球16种参数的可塑性指数。单因素方差分析结果表明：巴柳形态塑性指数为0.10, 巴柳生物量分配塑性指数为0.17, 两者间差异不显著 ($P = 0.184, P > 0.05$)。川莓形态塑性指数为0.31, 川莓生物量分配塑性指数为0.29, 两者间差异不显著 ($P = 0.903, P > 0.05$)。马桑绣球形态塑性指数为0.43, 马桑绣球生物量分配塑性指数为0.33, 且两者间差异不显著 ($P = 0.251, P > 0.05$)。说明作为植物对不同光环境的适应策略, 形态学及物质分配特征积极调整, 两者在3种灌木中发挥的作用相当。

形态可塑性在3种灌木植株间差异极显著 ($P = 0.004, P < 0.01$)，马桑绣球和川莓的形态可塑性极显著高于巴柳；生物量分配可塑性在3种灌木植株间差异不显著 ($P = 0.312, P > 0.05$)；马桑绣球和川莓整体可塑性极显著高于巴柳 ($P = 0.003, P < 0.01$)。至于根冠比(对数值)的可塑性指数, 马桑绣球大于巴柳和川莓, 巴柳大于川莓。并且, 马桑绣球是巴柳的3.4倍, 是川莓的6.2倍；巴柳是川莓的1.8倍。因此, 整体上看, 马桑绣球和川莓在不同光环境下表现出较强表型可塑性。

表5 不同光环境下3种灌木的生物量分配指标多重比较 (平均值±标准误差)

Table 5 Biomass allocation parameters of three natural shrub species growing under two light regimes (mean ± SE)

指标 Index	生境类型 Type of habitats	巴柳 <i>Salix etosia</i>	川莓 <i>Rubus setchuenensis</i>	马桑绣球 <i>Hydrangea aspera</i>
叶占地上生物量比率 LB/AGB (r/%)	林外 O	37.95 ± 2.53aAB	41.67 ± 1.36aA	33.20 ± 2.40aB
	林内 I	35.73 ± 6.48aA	41.78 ± 5.67aA	18.27 ± 1.36bB
新枝占地上生物量比率 NBB/AGB (r/%)	林外 O	29.52 ± 1.97aA	20.49 ± 1.93aB	25.87 ± 2.65aAB
	林内 I	38.82 ± 6.32aA	9.61 ± 4.40bB	37.94 ± 3.11aA
老枝占地上生物量比率 ABB/AGB (r/%)	林外 O	32.53 ± 2.51aB	37.84 ± 2.33aAB	40.93 ± 2.62aA
	林内 I	25.45 ± 5.13aB	48.60 ± 4.65aA	43.79 ± 3.33aA
叶生物量分配 LBA (r/%)	林外 O	23.96 ± 1.54aA	26.07 ± 1.26aA	16.49 ± 0.92aB
	林内 I	24.73 ± 3.60aA	26.66 ± 5.91aA	14.45 ± 0.95aA
新枝生物量分配 NBBA (r/%)	林外 O	19.32 ± 1.68aA	13.60 ± 1.72aB	14.24 ± 1.91bB
	林内 I	27.37 ± 4.11aA	5.61 ± 2.27aB	30.17 ± 2.59aA
老枝生物量分配 ABBA (r/%)	林外 O	20.64 ± 1.70aA	23.98 ± 1.88aA	22.56 ± 2.01bA
	林内 I	19.11 ± 4.69aB	29.50 ± 3.12aAB	34.81 ± 2.82aA
根生物量分配 RBA (r/%)	林外 O	5.99 ± 1.09aA	12.36 ± 5.77bA	5.10 ± 2.71aA
	林内 I	3.72 ± 0.83aB	48.18 ± 20.30aA	9.91 ± 4.57aB
根冠比对数值 lgR/lgS	林外 O	0.84 ± 0.03aB	0.88 ± 0.03aB	0.99 ± 0.03aA
	林内 I	0.77 ± 0.05aA	0.84 ± 0.09aA	0.71 ± 0.02bA

同一列不同小写字母 (abc) 表示相同植物在不同光照处理之间差异显著 ($P < 0.05$)，同一行不同大写字母 (ABC) 表示相同光照处理下不同植物之间差异显著 ($P < 0.05$)。

LB/AGB: Leaf biomass/aboveground biomass; NBB/AGB: New branch biomass/aboveground biomass; ABB/AGB: Aging branch biomass/aboveground biomass; LBA: Leaf biomass allocation; NBBA: New branch biomass allocation; ABBA: Aging branch biomass allocation; RBA: Root biomass allocation; lgR/lgS: lg(Root biomass)/lg(aboveground biomass). O: Outside of the forest; I: Inside of the forest. Different small letters in the same column indicate significant difference among two light regimes of the same species at 0.05 level, and different capital letters in the same row indicate significant difference among three tree species under the same light regimes at 0.05 level.

2.4 地下根系生物量垂直分布特征

2.4.1 不同光环境下3种灌木根系累计百分率特征比较 由3种灌木根系生物量累积百分率的中值可以看出：在林外高光下, 根系分布在土壤表层0-100 cm的约80%；在林内低光下, 根系分布在土壤表层0-50 cm的也大约80%，分布深度浅于林外。总的来看, 3种灌木的根系分布深度, 林内均浅于林外 (表7)。

2.4.2 不同光环境下3种灌木表土层根系生物量百分比特征比较

由图1可以看出, 随着土层深度的增加, 林外林内根系生物量分配比例均呈现逐渐降低趋势。但不同光照环境对3种灌木根系生物量影响的根层存在差异, 巴柳主要集中在10-20 cm土层, 川莓和马桑绣球主要集中在0-5 cm土层, 且林内均显著高于林外 ($P < 0.05$)。其余各土层, 同一植物在不同光环境之间均无显著性差异 ($P > 0.05$)。

3 讨论

3.1 3种灌木形态和生物量分配的光响应差异

植物生命活动的外在体现于形态和生物量分配。弱光条件会在一定程度上改变植物的形态特征和生物量分配格型, 导致喜光植物茎秆弯曲, 株高等减小, 甚至导致植株无法正常生长^[18-20]。生物量分配随光照强度变化而变化是植物能够在不同光环境下生存的重要原因^[21]。与林内相比, 林外马桑绣球的株高较小且枝生物量分配显著降低, 从而增大了叶片相互重叠的程度, 提高了自遮荫 (Self shading) 水平, 有效减小了高光对植物的损伤^[2, 22-23]。

与林外相比, 林内马桑绣球的单叶重、叶生物量占地上生物量比率 (LB/AGB) 减小, 说明遮光在一定程度上影响了马桑绣球的生长。但是, 其株高、冠长、冠宽、单叶面积和比

表6 不同光环境下3种灌木形态和生物量分配表型可塑性指数
Table 6 Morphological and biomass allocation phenotypic plasticity indices of three shrubs under different light regimes

指标 Index	巴柳 <i>Salix etosia</i>	川莓 <i>Rubus setchuenensis</i>	马桑绣球 <i>Hydrangea aspera</i>
株高 PH	0.132	0.087	0.343
冠长 CL	0.148	0.250	0.470
冠宽 CW	0.166	0.308	0.449
冠面积 CA	0.132	0.568	0.678
总叶重 TLM	0.062	0.751	0.432
单叶重 ILM	0.143	0.136	0.063
单叶面积 ILA	0.010	0.118	0.458
比叶面积 SLA	0.024	0.252	0.532
形态塑性指数 Morphological plasticity index	0.102aB	0.309aA	0.428aA
叶占地上生物量比率 LB/AGB	0.058	0.003	0.450
新枝占地上生物量比率 NBB/AGB	0.240	0.531	0.318
老枝占地上生物量比率 ABB/AGB	0.218	0.221	0.065
叶生物量分配 LBA	0.031	0.022	0.124
新枝生物量分配 NBBA	0.294	0.588	0.528
老枝生物量分配 ABBA	0.074	0.187	0.352
根生物量分配 RBA	0.379	0.743	0.485
根冠比数值 lgR/lgS	0.083	0.045	0.283
生物量分配塑性指数 Biomass allocation plasticity index	0.172 aA	0.293 aA	0.326 aA
整体塑性指数 Overall plasticity index	0.137 B	0.301 A	0.377 A

同一列不同小写字母 (abc) 表示相同植物不同表型可塑性之间差异显著 ($P < 0.05$), 同一行不同大写字母 (ABC) 表示相同表型可塑性下不同植物之间差异显著 ($P > 0.05$) .
PH: Plant height; CL: Crown length; CW: Crown width; CA: Crown area; TLM: Total leaf mass; ILM: Individual leaf mass; ILA: Individual leaf area; SLA: Specific leaf area. LB/AGB: Leaf biomass/aboveground biomass; NBB/AGB: New branch biomass/aboveground biomass; ABB/AGB: Aging branch biomass/aboveground biomass; LBA: Leaf biomass allocation; NBBA: New branch biomass allocation; ABBA: Aging branch biomass allocation; RBA: Root biomass allocation; lgR/lgS: lg(Root biomass)/lg(shoot biomass). Different small letters in the same column indicate significant difference between two phenotypic plasticity indices of the same species at 0.05 level; different capital letters in the same row indicate significant difference among three tree species under the same phenotypic plasticity index at 0.05 level.

表7 3种灌木根系生物量的累积分布
Table 7 Cumulative distribution of root biomass in individual level of three shrubs

植物 Species	生境类型 Type of habitats	土层深度 Soil depth (δ/cm)	样本数 Sample size	根系累计百分率(P/%) Cumulative percentage of root biomass		
				最小值 Min	最大值 Max	中值 Median
巴柳 <i>Salix etosia</i>	林外 O	0-70	24	14.53	100	79.93
		0-100	25	14.53	100	80.92
	林内 I	0-30	6	19.21	100	77.89
		0-50	6	19.21	100	80.63
川莓 <i>Rubus setchuenensis</i>	林外 O	0-70	25	1.87	100	86.39
		0-100	25	1.87	100	88.3
	林内 I	0-30	5	39.29	100	87.62
		0-50	5	39.29	100	88.19
马桑绣球 <i>Hydrangea aspera</i>	林外 O	0-70	25	12.65	100	78.90
		0-100	25	12.65	100	79.57
	林内 I	0-30	5	30.8	100	79.06
		0-50	5	30.8	100	87.93

O: Outside of the forest; I: Inside of the forest.

叶面积显著增大(表2和表3), 这说明在光照不足条件下, 作为喜光植物的马桑绣球通过向上生长、舒展枝叶、增加单叶面积和比叶面积, 尽可能向未被占据的空间拓展, 避免枝叶的相互遮荫; 同时, 叶生物量分配不变, 新枝和老枝生物量分配增加, 根冠比减小, 这和de Groot等的研究结果^[24-25]一致, 即光照减弱时光合产物向茎的分配比例增加, 向叶的分配比例不变甚至降低, 比叶面积增加. 本研究的结果表明: 马桑绣球的在低光环境中将更多的生物量投入到用于维持自身生存的结构支持部分(新枝和老枝), 提高了对光资源的竞争能力, 从而在形态上比巴柳和川莓更好地适应低光环

境^[26]. 这和Valladares等(2000)的研究结果^[17]一致, 即植物对弱光环境的适应主要是提高弱光环境下维持生存的能力, 而不是提高其碳收获能力. 马桑绣球有效调节自身生物量配置, 吸收足够的光能, 从而在低光条件下依然能够相对正常地生长, 这充分表明其对弱光具有较强的耐受性, 具有较强的表型可塑性.

与林外相比, 林内的川莓冠长、单叶重、新枝占地上生物量比率(NBB/AGB)显著减少, 单叶面积和比叶面积增加, 可能是光照适合而使得叶面积的增长占优势, 而冠幅减少, 新枝的分枝构型减少. 在林内低光环境下, 根的生物量分配

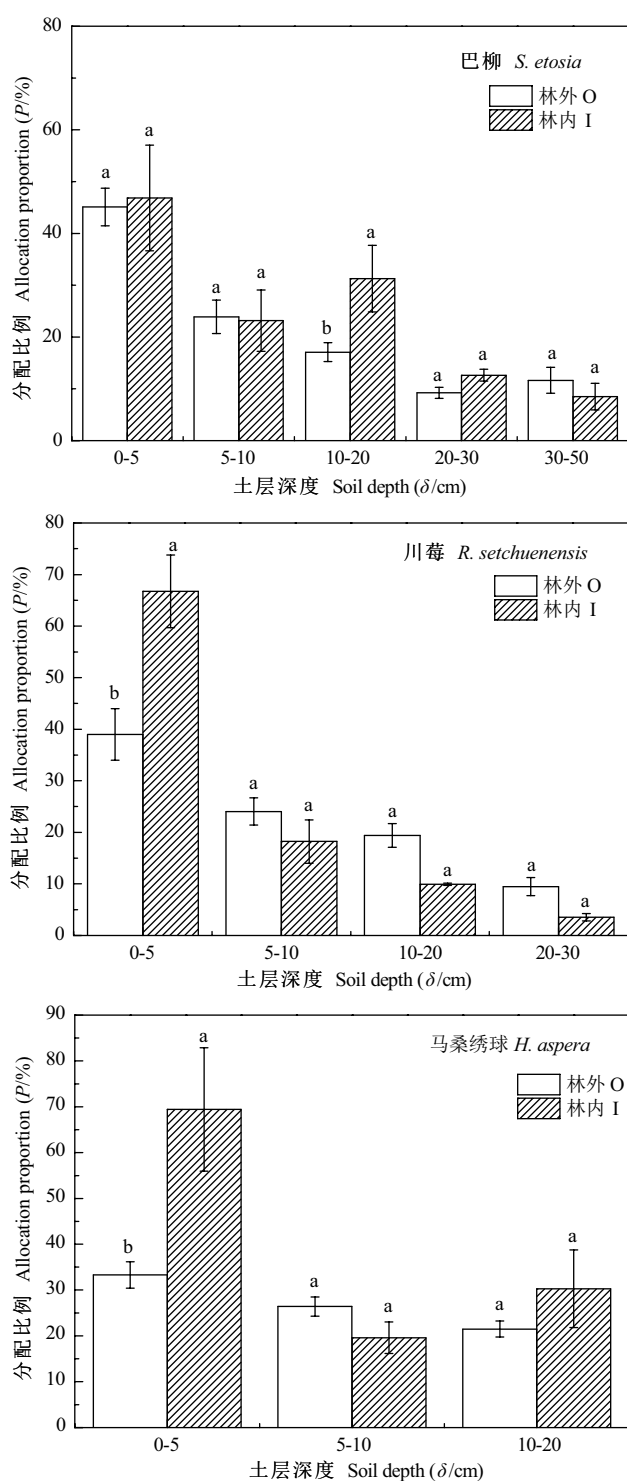


图1 不同光环境下3种灌木地下表土层根系生物量百分比特征比较。字母不同表示同一种灌木的根系生物量百分比在相同土层不同光环境下差异极显著 ($P < 0.01$)。

Fig. 1 Comparison of percentage characteristics of root biomass allocation of three shrubs at the same soil depth under different light regimes. Different letters denote highly significant difference ($P < 0.01$) in percentage characteristics of root biomass allocation with the same soil depth under different light regimes. O: Outside of the forest; I: Inside of the forest.

增加,根深变浅。这可能因为从林外高光到林内低光,随着郁闭度增加,光照资源减少,大气和土壤的热量减少,植株蒸腾速度减慢,导致根无需向深处生长来吸收水分,根系主要集中在表层土壤中。

从林外到林内,巴柳形态特征和生物量分配特征差异不显著,表明该植物形态和生物量分配表型可塑性较低,可能因为巴柳是喜光植物。因为传统观点认为,喜光植物形态可塑性较差,因而适应性较差。相反,耐荫植物的光合能力始终较低,且在低光环境下,耐荫植物的单株叶面积和地下生物量分配较高,从而很好地存活下来^[27-28]。

3.2 3种灌木表型可塑性的光响应差异

可塑性指数的大小可以反应出植物对不同光环境的适应能力^[17, 29-30]。何冬梅等(2008)研究发现,叶片形态学及物质分配特征是植物对不同光生境的首要适应策略^[31]。因此,本研究就植物形态及生物量分配对光的表型可塑性展开讨论。与巴柳相比,马桑绣球和川莓形态塑性指数的平均值普遍大于巴柳,马桑绣球是巴柳的4.20倍,川莓是巴柳的3.03倍。因此,可以认为,马桑绣球和川莓形态可塑性能力高于巴柳,其对环境适应能力较强。许多研究表明:叶寿命短的植物比叶寿命长的植物具有更高的表型可塑性^[2, 17, 22]。马桑绣球和川莓形态可塑性高可能也是因为它们的叶寿命比巴柳短。相反,马桑绣球和川莓生物量分配塑性指数与巴柳差异不显著,说明3种灌木通过调整生物量分配来适应异质光环境的能力相当。整体塑性指数而言,巴柳显著小于马桑绣球和川莓,进一步说明植物耐荫能力与形态可塑性相关的假说。

根冠比的不同反映了不同植物应对环境的策略不同。研究表明,当光照资源受到限制时,植物将更多的资源分配到地上部分,而当水分和养分受限植物将更多的资源分配到地下部分^[32-34]。按照最优分配理论,这一地区的林内植物会将更多的资源分配到地上部分。例如马桑绣球的根冠比对数值,林内极显著小于林外 ($P < 0.01$) (表5),植株将更多的生物量分配到地上部分,符合最优分配理论。巴柳和川莓根冠比对数值在不同光环境间差异不显著,林内植株没有将更多的生物量分配到地上部分,也许其地上生物量与地下生物量呈等比例增长。由此可以看出,不同的光环境对马桑绣球根冠比对数值产生显著影响,对巴柳和川莓根冠比对数值没有产生显著影响。与此同时,在林内低光下,3种灌木间的根冠比对数值没有显著差异;在林外高光下,马桑绣球的根冠比对数值显著大于巴柳和川莓。我们可以得到,不同光环境对同一植物根冠比对数值产生显著影响,相同光环境下不同植物根冠比对数值亦有不同,这一结论和王瞰等(2011)的结果^[35]一致。由地上生物量数据估测地下生物量数据时,如果采用统一的根冠比值,易造成误差,因此需要考虑灌木植物的种间差异和所处的光环境,可以通过增加取样量来降低环境变化导致的不确定。

4 结论

(1) 光环境的差异对于灌木物种的地上/地下生物量分配有影响。不同光环境对同一植物根冠比对数值产生显著影响,相同光环境下不同植物根冠比对数值亦有不同。这暗

示,由地上生物量数据估测地下生物量数据时,如果采用统一的根冠比值,易造成误差,需要考虑灌木植物的种间差异和所处的光环境。可以通过增加取样量来降低环境变化导致的不确定。

(2)异质光环境对不同灌木形态特征和生物量分配的影响存在物种差异。丛生灌木马桑绣球和蔓生型灌木川莓的形态和整体可塑性显著高于直立型灌木巴柳。前两者在林内外不同光环境生境下,表现出更强的表型可塑性,这可能与蔓生型和丛生型灌木多为耐荫植物,由于其光合能力较低,更多是通过调整叶片和枝条等形态特征来适应外环境变化的生活习性有关。而直立型灌木巴柳作为喜光植物,形态可塑性较差,表现为两种光环境下形态和生物量分配差异不显著的特点,主要是通过调整根系空间分布格局和地上/地下协同生长等方式来适应光环境的变化。

致谢 感谢徐波同学在室内外工作中给予大力帮助。

参考文献 [References]

- 胡启鹏,郭志华,李春燕,马履一.植物表型可塑性对非生物环境因子的响应研究进展[J].林业科学,2008,44(5):135-42 [Hu QP, Guo ZH, Li CY, Ma LY. Advance at phenotypic plasticity in plant responses to abiotic factors [J]. *Sci Silv Sin*, 2008, 44 (5): 135-42]
- Rozendaal DMA, Hurtado VH, Poorter L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature [J]. *Funct Ecol*, 2006, 20: 207-216
- Chen HYH, Klinka K, Kayahara GJ. Effects of light on growth, crown architecture and specific leaf area for naturally established *Pinus concorta* var. *latifolia* and *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* saplings. *Can J For Res*, 1996, 26 (7): 1149-1157
- 冯玉龙,曹坤芳,冯志立,马玲.四种热带雨林树种幼苗比叶重、光合特性和暗呼吸对生长光环境的适应[J].生态学报,2002,22(6):901-910 [Feng YL, Cao KF, Feng ZL, Ma L. Acclimation of lamina mass per unit area, photosynthetic characteristics and dark respiration to growth light regimes in four tropical rainforest species. *Acta Ecol Sin*, 2002, 22 (6): 901-910]
- 郭志华,王荣,肖文发.不同光环境下喜树和四川大头茶幼苗的表型可塑性[J].林业科学,2009,45(9):6-12 [Guo ZH, Wang R, Xiao WH. Phenotypic plasticity of the seedlings of *Camptotheca acuminata* and *Gordonia acuminata* under different light regimes [J]. *Sci Silv Sin*, 2009, 45(9): 6-12]
- 徐炳成,山仑,李凤民.半干旱黄土丘陵区五种植物的生理生态特征比较[J].应用生态学报,2007,18(5):990-996 [Xu BC, Shan L, Li FM. Comparison of ecophysiological characteristics of seven plant species in semiarid loess hillygully region [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2007, 18 (5): 990-996]
- 侯学煜.中华人民共和国植被图[M].北京:中国地图出版社,1982 [Hou XY. Vegetation Map of the People's Republic of China [M]. Beijing: China Map Press, 1982]
- 刘国华,傅伯杰,方精云.中国森林碳动态及其对全球碳平衡的贡献[J].生态学报,2000,20(5):33-740 [Liu GH, Fu BJ, Fang JY. Carbon dynamics of Chinese forests and its contribution to global carbon balance [J]. *Acta Ecol Sin*, 2000, 20 (5): 733-740]
- Wilson JB. A review of evidence on the control of shoot: root ratio, in relation to models [J]. *Ann Bot*, 1988, 61: 433-449
- Cheng DL, Niklas KJ. Above-and below-ground biomass relationships across 1534 forested communities [J]. *Ann Bot*, 2007, 99 (1): 95-102
- Yang YH, Fang JY, Ji CJ, Han WX. Above- and belowground biomass allocation in Tibetan grasslands [J]. *J Veg Sci*, 2009, 20: 177-184
- Yang YH, Fang JY, Ma WH, Guo DL, Mohammad A. Large-scale pattern of biomass partitioning across China's grasslands [J]. *Global Ecol Biogeogr*, 2010, 19: 268-277
- 杨昊天,李新荣,刘立超,贾荣亮,王增如,李小军,李刚.荒漠草地4种灌木生物量分配特征[J].中国沙漠,2013,33(5):1340-1348 [Yang HT, Li XR, Liu LC, Jia RL, Wang ZR, Li XJ, Li Gang. Biomass allocation patterns of four shrubs in desert grassland [J]. *J Desert Res*, 2013, 33 (5): 1340-1348]
- Cairns MA, Brown S, Helmer EH, Baumgardner GA. Root biomass allocation in the world's upland forests [J]. *Oecologia*, 1997, 111: 1-11
- Mokany K, Raison RJ, Prokushkin AS. Critical analysis of root: shoot ratios interrestrial biomes [J]. *Global Change Biol*, 2006, 12: 84-96
- Fan JW, Wang K, Harris W, Zhong HP, Hu ZM, Han B, Zhang WY, Wang JB. Allocation of vegetation biomass across a climate-related gradient in the grasslands of Inner Mongolia [J]. *J Arid Environ*, 2009, 73: 521-528
- Valladares F, Wright SJ, Lasso E, Kitajima K, Pearcy RW. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. *Ecology*, 2000, 81 (7): 1925-1936
- 王艺,韦小丽.不同光照对植物生长、生理生化及形态结构影响的研究进展[J].山地农业生物学报,2010,29(4):353-359 [Wang Y, Wei XL. Advance on the effects of different light environments on growth, physiological biochemistry and morphostructure of plants [J]. *J Mount Agric Biol*, 2010, 29 (4): 353-359]
- 陶建平,钟章成.光照对苦瓜形态可塑性及生物量配置的影响[J].应用生态学报,2003,14(3):336-340 [Tao JP, Zhong ZC. Effects of light on morphological plasticity and biomass allocation of *Mormodica charantia* [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2003, 14 (3): 336-340]
- 王俊峰,冯玉龙,梁红柱.紫茎泽兰光合特性对生长环境光强的适应[J].应用生态学报,2004,15(8):1373-1377 [Wang JF, Feng YL, Liang HZ. Adaptation of *Eupatorium adenophorum* photosynthetic characteristics to light intensity [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2004, 15 (8): 1373-1377]
- Montgomery M. Relative importance of photosynthetic physiology and biomass allocation for tree seedling growth across a broad light gradient [J]. *Tree Physiol*, 2004, 24 (2): 155-167
- Malavasi UC, Malavasi MM. Leaf characteristics and chlorophyll concentration of *Schyzolobium parahybum* and *Hymenaea stibocarpa* seedlings grown in different light regimes [J]. *Tree Physiol*, 2001, 21 (10): 701-703
- Osada N, Takeda H, Kitajima K, Pearcy RW. Functional correlates of leaf demographic response to gap release in saplings of a shade-tolerant tree, *Elateriospermum tapos* [J]. *Oecologia*, 2003, 137 (2): 181-187

- 24 de Groot CC, Marcelis LFM, Boogaard RVD, Lambers H. Interactive effects of nitrogen and irradiance on growth and partitioning of dry mass and nitrogen in young tomato plants [J]. *Funct Plant Biol*, 2002, **29**: 1319-1328
- 25 陈亚军, 张教林, 曹坤芳. 两种热带木质藤本幼苗形态、生长和光合能力对光强和养分的响应[J]. 植物学通报, 2008, **25**, 185-194 [Chen YJ, Zhang JL, Cao KF. Morphological, growth and photosynthetic traits of two Liana species in response to different light and soil nutrients [J]. *Chin Bull Bot*, 2008, **25**: 185-194]
- 26 Portsmouth A, Niinemets. Structural and physiological plasticity in response to light and nutrients in five temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance [J]. *Funct Ecol*, 2007, **21** (1): 61-77
- 27 Niinemets U. The controversy over traits conferring shade tolerance in trees: ontogenetic changes revisited [J]. *J Ecol*, 2006, **94** (2): 464-470
- 28 Valladares F, Niinemets U. Shade Tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2008, **39** (1): 237-257
- 29 郭玉华, 蔡志全, 曹坤芳, 王渭玲. 四种热带雨林树种光合和形态解剖特征对不同生长光强的适应[J]. 武汉植物学研究, 2004, **22** (3): 240-244 [Guo YH, Cai ZQ, Cao KF, Wang WL. Leaf photosynthetic and anatomic acclimation of four tropical rainforest tree species to different growth light conditions [J]. *J Wuhan Bot Res*, 2004, **22** (3): 240-244]
- 30 蔡志全, 齐欣, 曹坤芳. 七种热带雨林树苗叶片气孔特征及其可塑性对不同光照强调的响应[J]. 应用生态学报, 2004, **15** (2): 201-204 [Cai ZQ, Q X, Cao KF. Response of stomatal characteristics and its plasticity to different light intensities in leaves of seven tropical woody seedlings [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2004, **15** (2): 201-204]
- 31 何冬梅. 川西亚高山人工针叶林下11种植物对两种光生境的适应性研究[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2008 [He DM. Study on adaptation of eleven understory plants species to two light environments in subalpine coniferous plantations of western Sichuan [D]. Beijing: Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, 2008]
- 32 Ryser P, Eek L. Consequences of phenotypic plasticity vs. interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources [J]. *Am J Bot*, 2000, **87**: 402-411
- 33 Chapin FS, Bloom AJ, Field CB, Waring RH. Plant responses to multiple environmental factors [J]. *BioScience*, 1987, **37**: 49-57
- 34 Bloom RG, Mallik AU. Indirect effects of black spruce (*Picea mariana*) cover on community structure and function in sheep laurel (*kalmia angustifolia*) dominated heath of eastern Canada [J]. *Plant Soil*, 2004, **265**: 279-293
- 35 王曦, 郭晋平, 刘宁, 张芸香. 森林光环境对4种天然灌木的光合作用和形态的影响[J]. 林业科学, 2011, **47** (6): 56-63 [Wang D, Guo JP, Liu L, Zhang YX. Photosynthetic and morphological responses and plasticity of four naturally-regenerated shrubs under forest light environments [J]. *Sci Silv Sin*, 2011, **47** (6): 56-63]