

兰州北山半干旱区刺槐叶大小-数量权衡与坡向间的关系*

陈 静 赵成章** 王继伟

(西北师范大学地理与环境科学学院, 甘肃省湿地资源保护与产业发展工程研究中心, 兰州 730070)

摘 要 权衡关系是生活史对策理论的基础, 叶大小-数量的权衡关系对理解不同生境下植物生物量分配具有重要的意义。采用标准化主轴估计(standardized major axis estimation, SMA)方法, 研究了西北半干旱区兰州市北山各坡向人工林刺槐叶数量和大小的生长关系。结果表明: 随坡向由北坡向东坡、西坡和南坡转变, 植物群落盖度、高度和土壤含水量逐渐减小, 刺槐小枝单叶面积和单叶片干重逐渐减小, 出叶强度逐渐增大; 4个坡向刺槐小枝出叶强度与单叶面积、单叶片干重均呈显著的负相关关系($P < 0.05$), 并存在接近-1的共同斜率; 随坡向由北坡向东坡、西坡和南坡转变, 出叶强度与单叶面积、单叶片干重四组关系的回归方程截距均逐渐减小。刺槐叶大小-数量的权衡关系, 反映了植物功能性状对异质生境的响应和适应, 以及植物资源分配的权衡机制。

关键词 刺槐; 出叶强度; 单叶面积; 单叶片干重; 权衡; 坡向

中图分类号 Q948.1 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2015)12-3300-06

Relationship between the trade-off of leaf size and number of *Robinia pseudoacacia* and slope aspects in semi-arid region in northern mountains of Lanzhou. CHEN Jing, ZHAO Cheng-zhang**, WANG Ji-wei (Research Center of Wetland Resources Protection and Industrial Development Engineering of Gansu Province, College of Geography and Environmental Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2015, 34(12): 3300-3305.

Abstract: Trade-offs are fundamental to life-history strategy theory, and the trade-off between leaf size and leaf number is important for understanding the plant biomass allocation under different habitats. Based on the method of standardized major axis estimation (SMA), this paper studied the relationship between the leaf size and number of *Robinia pseudoacacia* plantations of different slope aspects in northern mountains of Lanzhou in semi-arid region of Northwest China. The results indicated that with the change of the aspect from north to east, west and south, the cover and height of plant community and soil moisture declined, individual leaf area and individual lamina mass of *R. pseudoacacia* declined and the leafing intensity increased. Significant negative relationships between leafing intensity with individual leaf area and individual lamina mass were found in *R. pseudoacacia* in all aspects ($P < 0.05$), and the common slope of the regressions was significantly close to -1. In addition, when the aspect changed from north to east, west and south, the four groups of y-intercepts in the scaling relationships of leafing intensity with individual leaf area and individual lamina mass declined gradually. The trade-off between leaf size and leaf number with changes in slope aspect of the habitat reflected the response and adaptation of plant functional traits to heterogeneous habitats and the balance mechanism of plant resource allocation.

Key words: *Robinia pseudoacacia*; leafing intensity; individual leaf area; individual lamina mass; trade-off; slope aspect.

* 国家自然科学基金项目(41461013和91125014)和甘肃省生态学重点学科项目资助。

** 通讯作者 E-mail: zcz@nwnu.edu.cn

收稿日期: 2015-04-27 接受日期: 2015-08-10

权衡 (trade-off) 是植物生活史对策研究的核心问题,可利用资源条件的限制使不同构件单元(如根、茎、叶、种子等)的大小和数量调节和控制着生活在特定环境中植物的生长(Roff, 1992; Stearns, 1992; Barthélémy *et al.*, 2007),直接影响到物种的生长、发育和繁殖。因此,资源分配权衡反映了植物生态学的一种普遍规律,其中叶大小与叶数量间的权衡是植株当年生小枝内资源分配的一种重要权衡关系。叶片是大气-植物系统能量交换的基本单元,其形态功能关系直接影响植物的光合生产潜力,叶片大小和叶片数量通过树冠紧密程度决定植冠形态结构及其光照环境,进而影响到植物对光资源的利用和对碳的获取能力(Givnish *et al.*, 1976)。资源的限制很难使植物同时增大叶大小与叶数量,在某一个给定的总叶面积或某一给定的叶生物量分配下,植物可能有较少的大叶片或者较多的小叶片(杨冬梅, 2012)。坡向作为重要的地形因素,通过改变光照、温度、水分、土壤等生态因子,常常能营造局部小气候(Cantón *et al.*, 2004),影响到物种的群落环境与生存条件。群落环境的变化促使植物通过调整生物量分配与叶形态,构建与生境相适应的叶面积、叶片干重与叶片数,有助于提高种群的资源利用率和自身的生态适合度。所以从坡向梯度上资源条件变化的角度研究叶大小和数量的权衡关系,对于揭示植物在不同生境中的资源配置策略与生长规律具有重要意义。

刺槐(*Robinia pseudoacacia*)的环境适应性强、生长速度快、具有固氮能力,是生态恢复的先锋树种,也是我国北方广泛应用的造林树种(于占辉等, 2009; 李军等, 2010)。目前,许多学者研究了刺槐种群地上生物量(Sawadogo *et al.*, 2010)、刺槐异速生长指数和生物量积累与分配(安慧等, 2008; 徐飞等, 2010),不同林龄和退耕年限刺槐人工林碳、氮储量及分配规律(艾泽民等, 2014; 申家朋等, 2014)等,揭示了刺槐生长以及生物量的积累和分配格局等一系列规律,但是有关刺槐叶大小和叶数量二者之间的资源分配权衡及其对不同生境的表型可塑性适应机制方面的研究和认识尚显不足。鉴于此,本文选择地处西北半干旱区兰州北山人工林落叶乔木刺槐作为研究对象,探讨不同坡向刺槐种群叶大小和数量的变化规律以及二者的权衡关系形成机制,旨在进一步了解和掌握刺槐种群对环境的适应性对策,为揭示刺槐种群动态与生活史对策提供理论基础。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于兰州市北山九州台区西北师范大学绿化基地,地理位置 36.17°N—36.23°N, 103.21°E—103.25°E,海拔 1536~1914 m,属北温带半干旱大陆性季风气候,年均温度 5~9 °C, ≥ 10 °C 的积温 3385.4 °C,年平均降水量在 250~360 mm,主要集中在 6—9 月。土壤为黄土母质上发育起来的灰钙土,植物群落以刺槐人工林和侧柏人工林为主体,其中刺槐人工林主要位于海拔 1545~1782 m 的各个坡向上,主要林下植物有红砂(*Reaumuria songarica*)、枸杞(*Lycium chinense*)、怪柳(*Tamarix chinensis*)和白柠条(*Caragana korshinskii*)等。供试的刺槐林建植于 2002 年,造林时沿等高线挖间距 2 m 左右的水平沟,在水平沟内以 2 m 的株距栽植刺槐,造林平均密度为 2500 株·hm⁻²;人工林每年用提灌的黄河水灌溉 4 次,并不定期进行病虫害防治,期间不再进行补种。

1.2 试验设计

在地形图上将研究区划分为 4 个坡向,各坡向沿垂直海拔梯度(1550~1750 m)间隔 50 m 布置长 160 m、宽 10 m 的水平样带 1 条,总计 20 条水平样带。在多次现场踏勘的基础上,每条水平样带上间隔 20 m 设置 6 个 10 m×10 m 的样方,GPS 测量每个样方的经纬度和海拔。针对各样方内胸径 ≥ 1 cm 的每木个体进行群落学特征调查,测定各样方的群落高度、盖度。

1.3 野外取样和测量

野外取样和室内测量于 2014 年 8—9 月的刺槐生长旺季完成。在每个样点内,首先进行土壤水分采样,每个样点用土钻(直径=4 cm)在 0~30 cm 土层范围分 3 层间隔 10 cm 取土样,重复 3 次,同时每个样点用土钻(直径=4 cm)取 0~30 cm 混合土样,重复 3 次,所有样品均剔除明显的植物根段和枯落物等杂质,装入编号的铝盒中,带回实验室;然后对样方内所有刺槐按照大小分成 2 类,每类随机选择 3~5 株进行枝叶取样。株高 2 m 以下的刺槐,直接从冠层外部 4 个方位剪取 4 个无明显叶片损失的当年生小枝;株高 2 m 以上的刺槐,用高枝剪获取树冠不同方位枝条 4 个,然后放入塑封袋,编码后带回实验室进一步处理。

样品带回实验室后,完成以下测量:称量土壤样品的重量,在 105 °C 的烘箱内烘 12 h,取出称重,计算出各层及 0~30 cm 土层土壤质量含水量。对于每个当年生小枝,首先分别用直尺和游标卡尺测量其长度和最粗直径,然后清点记录叶片数并摘除,待分别称量完枝条和叶片的鲜重后,再测量当年生小枝上每个叶片的叶面积(通过扫描每一个分枝上的所有叶片,用 MapInfo 软件进行计算),最后,各样品置于 65 °C 烘箱中烘干至恒量后称重干质量,以备其他分析。

1.4 数据分析

将坡向划分为北坡(315°~360°和 0°~45°)、东坡(45°~135°)、南坡(135°~225°)和西坡(225°~315°),在所研究的 5 个功能性状中,叶大小分别用单叶面积和单叶片干重表示;出叶强度由 2 个指标表示,单位小枝干重(包括小枝茎、叶片、叶柄)上的叶片数量(基于枝干重的出叶强度)和单位小枝体积上的叶片数量(基于枝体积的出叶强度),即根据叶片数量除以小枝干重或小枝体积算得。对每个样点刺槐枝叶属性的平均值进行对数(以 10 为底)转换后再进行分析,对数转换使之符合正态分布。对叶数量-叶大小功能性状关系的研究,采用 $y = ax^b$, 线性转换成 $\lg y = \lg a + b \lg x$, 式中, x 和 y 为 2 个特征参数, a 为性状关系的截距, b 为斜率,即异速生长参数或相对生长的指数,当 $|b| = 1$ 时,表示两者是等速变化关系;当 $|b|$ 显著偏离 1 时,两者间为异速变化关系。数据分析主要采用标准化主轴估计(standardized major axis estimation, SMA)的方法(Warton *et al.*, 2006),由软件(S)MATR Version 2.0(Falster *et al.*, 2006)计算完成。每一个回归斜率的置信区间根据 Pitman(1939)方法计算。回归斜率与 1 或 -1 的显著性检验根据 Warton 等(2002)的方法判断。在完成线性回归后,对回归斜率进行异质性测试,如果组间没有异质性,则表示其有共同斜率(Warton *et al.*, 2002),此后,不同坡向梯度间的功能

性状的平均值的比较采用单因素方差分析(ANOVA),利用成对比较检验(Tukey)分析各坡向刺槐叶大小-数量关系线性回归方程在 y 轴上截距的差异。

2 结果与分析

2.1 不同坡向刺槐林样地群落和土壤水分特征

如表 1 所示,随着坡向由北坡向东坡、西坡和南坡转变,人工刺槐林样地群落的盖度、高度和土壤水分特征均呈减小趋势;从北坡到南坡,群落盖度、高度和土壤水分在北坡分别减少了 22.68%、24.29% 和 22.12%,在东坡和西坡之间无显著差异($P > 0.05$)。表明在 4 个坡向中,北坡生境条件更适合植株的生长。

2.2 不同坡向刺槐小枝的功能性状

由表 2 可见,随着坡度由北坡向东坡、西坡和南坡转变,刺槐单叶面积和单叶片干重均呈减小趋势,从北坡到南坡分别减小了 41.42% 和 26.19%;刺槐出叶强度则呈增大趋势,基于枝干重的出叶强度及基于枝体积的出叶强度从北坡到南坡分别增大了 30.32% 和 47.62%;这些性状值在东坡和西坡之间无显著差异($P > 0.05$)。

2.3 不同坡向单叶面积与出叶强度的关系

在各坡向,单叶面积与枝干重、枝体积的出叶强度均呈显著的负相关关系(各坡向均是 $P < 0.01$, 图 1a、1b; 表 1)。各坡向刺槐的共同斜率分别是:单叶面积与枝干重的出叶强度为 -0.97(95% 的置信区间

表 1 不同坡向样地的主要特征

Table 1 Main characteristics of plots in different slope aspects

坡向	群落特征		土壤水分 (%)
	盖度 (%)	高度 (cm)	
北坡	87.15±4.91 a	398.55±23.35 a	8.78±0.30 a
东坡	79.09±4.01 b	341.03±13.22 b	7.91±0.38 b
西坡	78.78±5.29 b	339.45±11.99 b	7.85±0.41 b
南坡	67.38±2.72 c	301.72±15.14 c	6.88±0.52 c

数据为平均值±标准误。同列不同小写字母表示坡向间差异极显著($P < 0.01$)。

表 2 不同坡向刺槐小枝内叶的功能性状

Table 2 Functional traits of *Robinia pseudoacacia* twigs in different slope aspects

坡向	单叶面积 (mm ²)	单叶片干重 (mg)	比叶面积 (mm ² · mg ⁻¹)	枝干重的出叶强度 (N _L · mg ⁻¹)	枝体积的出叶强度 (N _L · mm ⁻³)
北坡	688.49±34.01 a	42.04±2.94 a	16.38±0.48 a	0.007±0.001 c	0.021±0.002 c
东坡	558.67±28.66 b	36.26±1.09 b	15.41±0.37 b	0.010±0.001 b	0.026±0.001 b
西坡	531.22±26.74 b	35.35±1.24 b	15.03±0.35 b	0.011±0.001 b	0.027±0.001 b
南坡	403.32±21.50 c	31.64±1.90 c	12.75±0.29 c	0.015±0.002 a	0.031±0.002 a

数据为平均值±标准误。同列不同小写字母表示坡向间差异显著($P < 0.05$)。

$CI = (-1.02, -0.91)$, $P = 0.54$); 单叶面积与基于枝体积的出叶强度为 -1.01 (95%的置信区间 $CI = (-1.06, -0.95)$, $P = 0.59$), 与 -1.0 均无显著差异 ($P > 0.05$)。在共同斜率下, 南坡刺槐的单叶面积与枝干重、枝体积的出叶强度的 y 轴截距均显著小于北坡刺槐 ($P < 0.01$, 图 1a、1b), 东坡、西坡刺槐的出叶强度和单叶面积回归方程的截距之间无显著差异 ($P > 0.05$), 表明北坡刺槐比南坡刺槐具有较大的单叶面积和较小的出叶强度 (包括枝干重的与枝体积的) (表 2)。

2.4 不同坡向单叶片干重与出叶强度的关系

对于任一坡向, 单叶片干重与枝干重、枝体积的

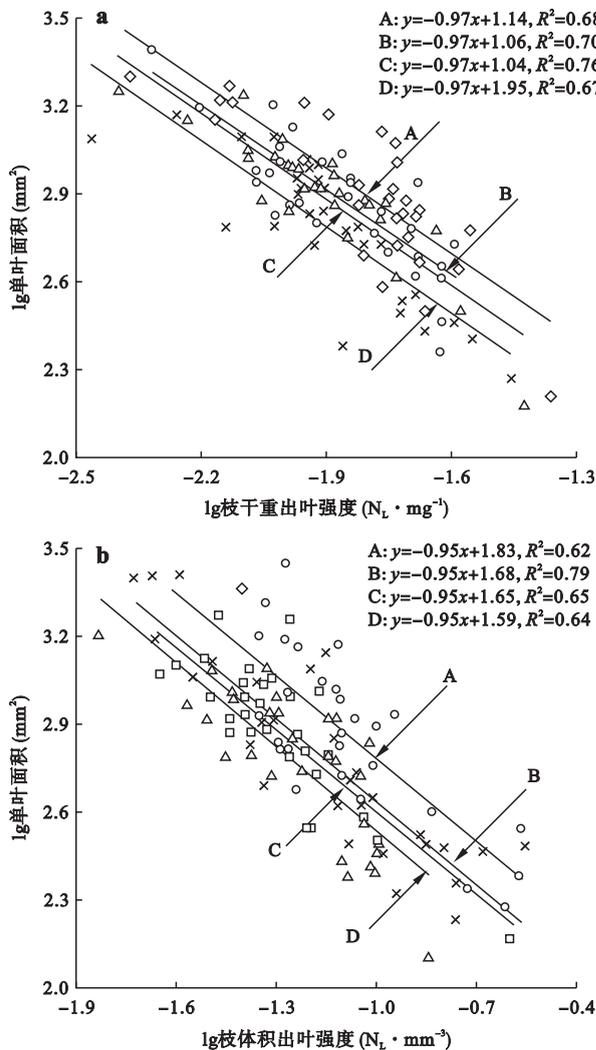


图 1 刺槐单叶面积与枝干重 (a) 和枝体积 (b) 出叶强度的关系。

Fig.1 Relationship between individual leaf area and leafing intensity for twig mass (a) and leafing intensity for twig volume (b) of *Robinia pseudoacacia*

A、B、C、D 分别表示北坡、东坡、西坡和南坡。

出叶强度均呈显著的负相关关系且具有共同斜率 (每个坡向均是 $P < 0.01$, 图 2a、2b)。单叶片干重与枝干重出叶强度的共同斜率为 -0.95 (95%的置信区间 $CI = (-1.02, -0.88)$, $P = 0.52$); 单叶片干重与枝体积出叶强度的共同斜率为 -0.93 (95%的置信区间 $CI = (-1.01, -0.86)$, $P = 0.57$), 且均与 -1.0 无显著差异 ($P > 0.05$)。在共同斜率下, 南坡的单叶片干重与出叶强度 (包括枝干重与枝体积的出叶强度) 的纵截距均显著小于北坡 ($P < 0.05$, 图 2a、2b), 东坡、西坡刺槐的出叶强度和单叶片干重回归方程的截距之间无显著差异 ($P > 0.05$), 表明北坡刺槐比南坡刺槐具有较大的单叶片干重和较小的出叶强度

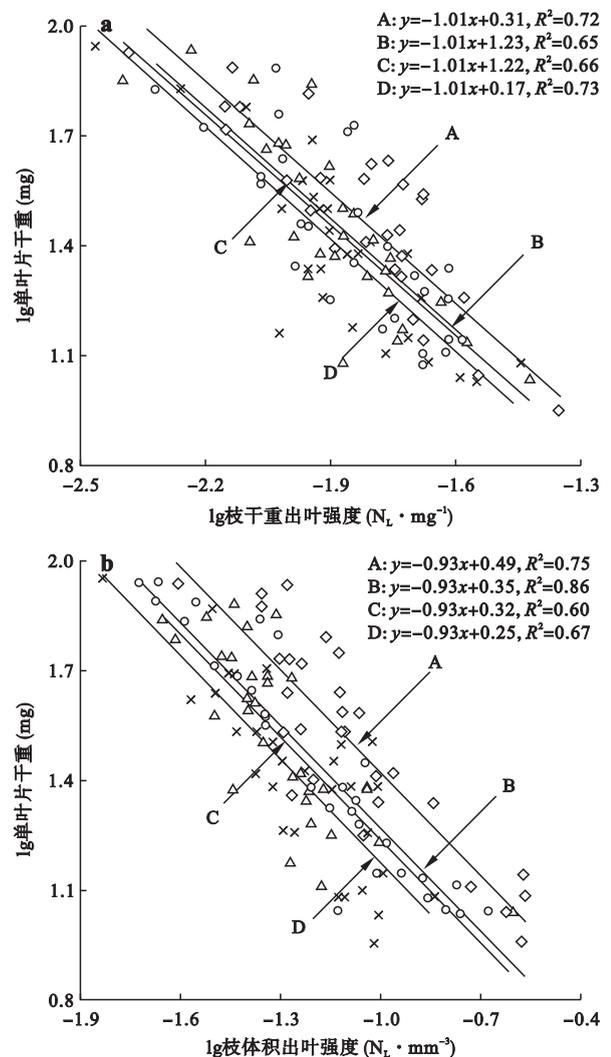


图 2 刺槐单叶片干重与枝干重 (a) 和枝体积 (b) 出叶强度的关系

Fig.2 Relationship between individual lamina mass and leafing intensity for twig mass (a) and leafing intensity for twig volume (b) of *Robinia pseudoacacia*

A、B、C、D 分别表示北坡、东坡、西坡和南坡。

(包括枝干重的与枝体积的)(表2)。

3 讨论

植物的生态策略、适应性和响应性功能要靠一系列密切相联的性状来实现,性状的构建、稳固和性状之间的强弱变化,则通过植物本身的资源权衡机制来调控(陈莹婷等,2014)。植物形态具有高度可塑性,能够将资源最佳地分配到不同的器官,以规避环境风险。本研究发现,随坡向从北坡向东坡、西坡和南坡转变,刺槐叶大小和叶数量均保持显著的负的等速生长关系(图1,图2),此结论与其他叶大小-数量关系研究的结论基本一致(Milla,2009;杨冬梅等,2012);刺槐叶数量和叶大小关系的回归截距在阴坡、阳坡之间差异显著且均为阴坡大于阳坡,东坡、西坡无显著差异(图1、图2),体现了刺槐在异质生境条件下表现出不同的生态策略。

植物形态具有环境适应性特征,植物控制和调节着生长率变化、生物量分配及叶的构型来提高对光合资源的利用率(武高林等,2008)。不同坡向上,无论叶大小是用干重或面积表示、出叶强度是基于干重或是基于体积,植物叶大小和叶数量始终保持负相关关系,且存在共同的回归斜率(图1、图2),说明刺槐的叶大小和数量上具有生态权衡关系。在不同生境条件下,植物将通过调整生物量配置策略来增强其竞争能力和适合度,刺槐叶形态对环境表现出类似的可塑性反应。这主要与坡向导致的外部环境改变以及刺槐叶形态结构在不同生境中的适应机制有关。首先,叶大小和数量的权衡反映了植物面对外部生境压力所采取的长期自然选择的功能性适应结果。资源环境的变化使植物群落的盖度和平均高度发生了明显变化,必然会改变种群内每个植株可获得性资源的数量。植物的叶性状会对周围环境产生适应性的改变,通常通过叶片大小和数量等构型特征的改变表现出来。山地北坡的太阳直射角度较小,其辐射总量和温度均低于南坡,表1表明,北坡刺槐群落的拥挤度较大,没有竞争优势。为使光合效益最大化,刺槐小枝上长出较大的叶片,能增加光能利用率,同时如果北坡生长大量的叶片必然会引起上下叶片之间的相互遮挡(李钰等,2013),造成叶片间密集度加剧,不利于植冠分层及光照资源的充分利用,在此情况下,植株会在减少叶数量的同时增大单叶面积,使得植冠内部的自我荫蔽程度最小化和光合同化面积最大化(Niklas,

1988)。与此相反,在南坡环境条件下,因为小叶比大叶具有更短的展叶时间,更高的热交换系数,通过叶边缘进行物质和热量交换的阻力更低等优势,较多的小叶对植物更为有利(Li *et al.*,2009)。东坡和西坡的叶功能性状没有明显差异,主要是因为从坡向上来看东坡和西坡位于北坡和南坡之间,均属于过渡区域,群落组成也较为复杂,因此刺槐采取相同的生长策略来适应生境的变化。其次,叶内的这种权衡关系可能是植物内在的生物量比例配置限制的结果。为使一定的生物量分配达到最优化,植物的投资必须在叶大小和数量二者之间做出唯一选择:选择大量的小叶,就会在几何大小上失去投资优势;选择少量的大叶,则必定以失去数量的优势为代价(Milla,2009;Yan *et al.*,2012)。选择哪种方式取决于植物在应对有限的资源条件时,如何利用这种投资策略而使生存和繁殖的收益最大化。

如果2个变量在不同生境之间具有相同的关系,那么比较和定量这一关系在不同生境中的变化可以揭示植物生态因素对比例关系模型的影响及其生态学意义(Preston *et al.*,2003;Niklas *et al.*,2007)。坡向虽然对刺槐叶大小-数量回归斜率没有显著影响,但对回归截距产生了显著改变,其回归截距在阴坡显著大于阳坡($P<0.05$)(图1,图2),表明位于北坡的刺槐出叶强度小于南坡,在某一给定的出叶强度时,南坡比北坡通常具有更小的叶大小。这与李钰等(2013)对高寒草地狼毒枝-叶性状对坡向响应的研究结果一致。其主要原因如下:(1)刺槐叶大小-数量的关系随坡向变化的规律可通过不同生境植物叶片采取的资源利用策略来解释。比叶面积是植物碳收获策略的关键叶性状之一,通常具有较高比叶面积的植物种类,其叶片的光捕获面积较高,而比叶面积较低的植物,叶的大部分物质用于构建保卫构造,常形成厚度较大而面积较小的叶片(Reich *et al.*,1992;张林等,2004)。表1、表2显示,南坡的土壤水分、比叶面积显著低于西坡、东坡和北坡,刺槐可能在环境胁迫下加大了叶片生物量的增长速度,使得植物叶片厚度增加、比叶面积增大,这不仅有利于刺槐在干旱环境中贮存水分,也增强了叶片对强光的防护作用,且延长了叶寿命(Wright *et al.*,2002)。(2)阳坡的植株为了适应过饱和的光照和高温环境,减少水分消耗,其总分枝率较高(宋于洋,2008)、冠幅较大,增大了刺槐叶片可利用的三维空间,有利于叶片横向扩展,可能会产生较多的叶

片数。因此刺槐在阳坡叶大小和数量的权衡关系上表现为将更多的生物量投入到叶片数的生长上(图1,图2)。到北坡,光照减少促使刺槐首先需要提高比叶面积来增强叶片捕光的能力,同时光竞争的加剧也促使刺槐不得不将生物量更多地投入到垂直生长上,权衡的结果就是侧枝数的减少导致总的叶数量下降。(3)叶大小差异是出叶强度变化的一个副产物。刺槐每个叶片都有一个叶柄下芽,阳坡叶片数量较多,单位个体大小的叶柄下芽的密度将会更大,腋芽既可能发育成植株的营养结构,也可以是繁殖结构,最终影响到物种的形态构建与繁殖产出(Bonser *et al.*, 1996),使植株生长具有更大的表型可塑性,所以在阳坡干热的条件下,刺槐倾向于具有更高的出叶强度,叶大小与出叶强度紧密相关,小叶片可能是选择了高的出叶强度的结果。所以,虽然植物叶大小与叶数量间的回归斜率在各坡向都没有明显的变化,但是坡向差异却影响了这种关系的回归截距的变化。

本研究发现,叶大小-数量的权衡具有明显的功能性状坡向差异,在给定的枝大小下,处于阳坡生境的刺槐选择较大的叶面积和较小的出叶强度,处于阴坡生境的刺槐则选择较小的叶面积和较大的出叶强度,这种结果较好地验证了植物通过功能性状的可塑性调整响应环境变异的协同适应性机制。本文仅从坡向角度分析了出叶强度-单叶面积以及出叶强度-单叶片干重关系的变化特征,它们的关系可能还受到气候因子和坡度等其他微地形因子以及各物种遗传特性的影响,并且其他叶功能性状对环境的响应等问题,还需要进一步的试验验证。

参考文献

艾泽民, 陈云明, 曹 扬. 2014. 黄土丘陵区不同林龄刺槐人工林碳、氮储量及分配格局. 应用生态学报, **25**(2): 333-341.

安 慧, 上官周平. 2008. 密度对刺槐幼苗生物量及异速生长模式的影响. 林业科学, **44**(3): 151-155.

陈莹婷, 许振柱. 2014. 植物叶经济谱的研究进展. 植物生态学报, **38**(10): 1135-1153.

李 军, 王学春, 邵明安, 等. 2010. 黄土高原半干旱和半湿润地区刺槐林地生物量与土壤干燥化效应的模拟. 植物生态学报, **34**(3): 330-339.

李 钰, 赵成章, 董小刚, 等. 2013. 高寒草地狼毒枝-叶性状对坡向的响应. 生态学杂志, **32**(12): 3145-3151.

申家朋, 张文辉. 2014. 黄土丘陵区退耕还林地刺槐人工林碳储量及分配规律. 生态学报, **34**(10): 2746-2754.

宋于洋. 2008. 梭梭构件格局的环境变异. 西北林学院学报, **23**(6): 60-65.

武高林, 陈 敏, 杜国祯. 2008. 营养和光照对不同生态幅风毛菊属植物幼苗形态可塑性的影响. 应用生态学报, **19**(8): 1708-1713.

徐 飞, 郭卫华, 徐伟红, 等. 2010. 不同光环境对麻栎和刺

槐幼苗生长和光合特征的影响. 生态学报, **30**(12): 3098-3107.

杨冬梅, 占 峰, 张宏伟. 2012. 清凉峰不同海拔木本植物小枝内叶大小-数量权衡关系. 植物生态学报, **36**(4): 281-291.

于占辉, 陈云明, 杜 盛. 2009. 黄土高原半干旱区人工林刺槐展叶期树干液流动态分析. 林业科学, **45**(4): 53-59.

张 林, 罗天祥. 2004. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展. 植物生态学报, **28**(6): 844-852.

Barthélémy D, Caraglio Y. 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany*, **99**: 375-407.

Bonser SP, Aarssen LW. 1996. Meristem allocation: A new classification theory for adaptive strategies in herbaceous plants. *Oikos*, **77**: 347-352.

Cantón Y, del Barrio G, Solé Benet A. 2004. Topographic controls on the spatial distribution of ground cover in the Tabernas badlands of SE Spain. *Catena*, **55**: 341-365.

Falster DS, Warton DI, Wright IJ. 2006. User's Guide to SMATR: Standardised Major Axis Tests & Routines Version 2.0. <http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR/>. Cited 2014-11-20.

Givnish TJ, Vermeij GJ. 1976. Sizes and shapes of liane leaves. *The American Naturalist*, **110**: 743-778.

Li T, Deng JM, Wang GX, *et al.* 2009. Isometric scaling relationship between leaf number and size within current-year shoots of woody species across contrasting habitats. *Polish Journal of Ecology*, **57**: 659-667.

Milla R. 2009. The leafing intensity premium hypothesis tested across clades, growth forms and altitudes. *Journal of Ecology*, **97**: 972-983.

Niklas KJ, Cobb ED, Niinemets Ü, *et al.* 2007. "Diminishing returns" in the scaling of functional leaf traits across and within species groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**: 8891-8896.

Niklas KJ. 1988. The role of phyllotatic pattern as a "developmental constraint" on the interception of light by leaf surfaces. *Evolution*, **42**: 1-16.

Pitman E.J.G. 1939. A note on normal correlation. *Biometrika*, **31**: 9-12.

Preston KA, Ackerly DD. 2003. Hydraulic architecture and the evolution of shoot allometry in contrasting climates. *American Journal of Botany*, **90**: 1502-1512.

Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, **62**: 365-392.

Roff DA. 1992. *The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*. New York: Chapman and Hall.

Sawadogo L, Savadogo P, Tiveau D, *et al.* 2010. Allometric prediction of above-ground biomass of eleven woody tree species in the Sudanian savanna-woodland of West Africa. *Journal of Forestry Research*, **21**: 475-481.

Stearns SC. 1992. *The Evolution of Life Histories*. New York: Oxford University Press.

Warton DI, Weber NC. 2002. Common slope tests for bivariate errors-in-variables models. *Biometrical Journal*, **44**: 161-174.

Warton DI, Wright IJ, Falster DS. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, **81**: 259-291.

Wright IJ, Westoby M, Reich PB. 2002. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology*, **90**: 534-543.

Yan ER, Milla R, Aarssen LW, *et al.* 2012. Functional relationships of leafing intensity to plant height, growth form and leaf habit. *Acta Oecologica*, **41**: 20-29.