

不同间伐强度下水氮添加对毛白杨叶片功能性状的影响

王亚飞 丁晓菲 贾黎明

(北京林业大学林学院, 省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083)

摘要 为系统揭示间伐强度与水氮添加对人工林叶片功能性状的协同调控机制, 本研究以黄泛平原毛白杨 (*Populus tomentosa*) 人工林为对象, 采用裂区试验设计, 设置2种间伐强度(50%与75%)及3种水氮处理(水氮添加、单独水分添加和对照), 从叶片水分状态、结构性状及养分化学计量3个维度解析其响应特征与耦合关系。结果表明: (1) 叶片相对含水量整体稳定, 而叶片干质量含水量对间伐及其与水氮处理的交互作用高度敏感, 在75%间伐及水氮协同处理下显著提高43.05%; (2) 结构性状整体未发生显著变化, 叶片干物质含量相对稳定, 而比叶质量表现出较高变异性, 显示潜在可塑性; (3) 养分性状中叶片碳含量相对稳定, 而氮、磷含量及其化学计量比对处理响应显著, 氮磷比(质量比)为11.06~18.46, 平均为13.94, 指示该区域毛白杨人工林处于氮限制状态; (4) 多性状分析表明, 叶片水分、结构与养分之间存在显著耦合关系, 其中叶片干质量含水量与比叶质量是驱动养分分配的关键性状; (5) 主成分分析显示, 前2个主成分累计解释66.4%的变异。间伐75%处理促使叶片向高资源利用效率方向调整, 间伐50%处理则维持保守策略; 不同水氮处理主要沿养分结构维度分化, 其中单独水分添加处理与养分比值性状紧密关联。总体来看, 间伐与水氮调控通过改变资源可利用性, 驱动叶片功能性状协同变化, 并影响植物资源利用策略。

关键词 毛白杨; 间伐强度; 水氮添加; 叶片功能性状; 化学计量特征; 资源利用策略

中图分类号: S714.7 文献标志码: A doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2026.04.010

Effects of Water and Nitrogen Addition on Leaf Functional Traits of *Populus tomentosa* under Different Thinning Intensities

WANG Yafei DING Xiaofei JIA Liming

(College of Forestry, Key Laboratory of Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083)

Abstract To systematically reveal the synergistic regulatory mechanisms of thinning intensity and water-nitrogen addition on leaf functional traits in plantations, this study conducted a split-plot experiment with *Populus tomentosa* plantations in the Yellow River Flood Plain. Two thinning intensities (50% and 75%) and three water-nitrogen treatments (water-nitrogen addition, single water addition, and control) were established. The response characteristics and coupling relationships were analyzed from three dimensions: leaf water status, structural construction, and nutrient stoichiometry. The results indicate that: (1) Leaf relative water content remained generally stable, whereas leaf dry mass water content exhibited high sensitivity to thinning and its interaction with water-nitrogen treatments, showing a significant increase of 43.05% under 75% thinning with water-nitrogen addition. (2) Structural traits showed no significant overall changes, with low variation in leaf dry matter content and high variation in specific leaf mass, demonstrating potential plasticity. (3) Among nutrient traits, leaf carbon content remained relatively stable, whereas leaf nitrogen and phosphorus contents as well as their stoichiometric ratios responded significantly to the treatments. The leaf N:P ratio (mass ratio) ranged from 11.06 to 18.46, with an average value of 13.94, indicating that the *P. tomentosa* plantations in the study area were generally under nitrogen limitation. (4) Multivariate analysis revealed significant coupling relationships among leaf water content, structural traits, and nutrient allocation, with leaf dry mass water content and

基金项目: “十四五”国家重点研发计划(2024YFD2201004, 2021YFD2201203)。

第一作者简介: 王亚飞(1996—), 男, 博士研究生, 主要从事用材林培育理论与技术研究。

* 通信作者: Email: jlm@bjfu.edu.cn。

收稿日期: 2026年4月21日。

specific leaf mass identified as key traits driving nutrient partitioning. (5) Principal component analysis revealed that the first two principal components cumulatively explained 66.4% of the variation. Thinning at 75% promoted leaf adjustment towards high resource-use efficiency, while 50% thinning maintained a conservative strategy. Different water and nitrogen treatments primarily diverged along the nutrient structure dimension, with the single water addition treatment showing strong association with nutrient ratio traits. Overall, thinning and water-nitrogen regulation drive coordinated changes in leaf functional traits by altering resource availability, thereby influencing plant resource utilization strategies.

Key words *Populus tomentosa*; thinning intensity; water and nitrogen addition; leaf functional traits; stoichiometric characteristics; resource-use strategy

叶片是植物进行光合作用、蒸腾作用和物质代谢的核心器官,也是连接外界环境与植物内部生理过程的关键界面^[1]。其功能性状能够综合反映植物在资源获取、利用与分配过程中的策略差异,是理解植物适应环境变化的重要切入点^[2-4]。其中,水分状态性状(如叶片相对含水量(R_{wc})、叶片干质量含水量(D_{wc}))、结构性状(如叶片干物质含量(L_{DMC})、比叶质量(L_{MA}))和养分性状及其化学计量比(如C:N(质量比)、N:P(质量比)),分别从水分平衡、组织构建和元素分配3个维度反映叶片功能特征^[5-7]。这些性状共同构成叶经济谱的重要基础,反映植物在资源快速获取与保守利用之间的权衡关系^[8-9]。然而,叶片不同类型性状之间并非独立变化,而是在环境因子驱动下形成多维耦合体系。例如,水分改善往往促进叶片扩展与养分吸收,而结构致密化又可能限制水分散失并重塑养分分配格局^[10-11]。因此,从整体视角揭示叶片水分-结构-养分性状之间的协同变化,对于理解植物功能策略具有重要意义。目前,相关研究多集中于自然生态系统或单一资源梯度条件^[12-14],对于人工林经营措施背景下多性状耦合关系的系统研究仍相对不足。

间伐和水氮调控是人工林经营中影响林木资源利用效率和功能性状形成的关键措施。间伐通过调节林分密度和空间结构,改变林内光照分布、空气流动及土壤水分与养分的空间格局,从而对林木生长环境产生深刻影响^[15]。适度间伐可降低个体间资源竞争,提高光照和水分的可利用性,有利于叶片光合能力和水分状态的改善;但随着间伐强度的增加,林分开敞度提高,也可能导致蒸腾增强和土壤水分消耗加剧^[16-17],使叶片在水分保持与结构稳定之间形成新的平衡关系。水分与氮素作为限制人工林生产力的关键资源因子,其供给水平直接影响叶片功能形成。水分添加可缓解土壤水分胁迫,提高叶片含水状态并维持细胞膨压,

从而影响叶片扩展与生理代谢过程^[18];氮素作为叶绿素和蛋白质的重要组成元素,其供应水平直接决定光合能力和生长潜力^[19]。已有研究^[20-21]表明,氮添加通常能够提高叶片氮含量并降低C:N,而水分改善则可能通过促进根系吸收进一步增强养分获取能力。尽管间伐或水氮添加对林木生长与生理响应已分别得到广泛研究^[15-16,21],但对二者交互作用下叶片多维功能性状的协同响应机制仍缺乏系统认识,尤其是在黄泛平原等水分限制较为明显的区域。叶片水分状态、结构构建与养分分配如何协同响应经营调控仍不清楚,这在一定程度上限制了对人工林资源优化配置机制的深入理解。

毛白杨(*Populus tomentosa*)是我国北方地区重要的速生丰产用材树种,在大径材培育、木材供给、农田防护和区域生态安全维护中具有重要作用^[22-24]。然而,在黄泛平原等水分时空分布不均的区域,其人工林普遍面临密度配置不合理、水分利用效率不高及水氮资源调控机制不明确等问题,制约了林分生产力的持续提升与集约化经营发展。本研究以黄泛平原三倍体毛白杨人工林为研究对象,通过设置不同间伐强度与水氮添加处理,系统分析叶片水分、结构及养分性状的变化特征,研究旨在回答以下问题:(1)间伐强度与水氮添加对叶片水分、结构及养分性状的影响及其交互作用;(2)不同功能性状之间的相关关系及作用路径;(3)不同处理下叶片功能性状在多维空间中的分异特征及其指示的资源利用策略。研究结果可为杨树人工林精细化经营与资源高效利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地位于山东省聊城市国有旧城林场(36°48'47"N, 116°5'25"E),海拔约30 m,地处黄河下游黄泛平原。该区属温带季风气候,热量条件较好、光照充足,年均气温为13.2℃,降水主要集中

在7—9月,年平均降水量为544.7 mm。地下水埋深为6~9 m^[22]。土壤类型为砂壤土,造林前0~80 cm土层中土壤有机质、全氮和速效磷含量分别为3.34 g·kg⁻¹、0.23 g·kg⁻¹和4.92 mg·kg⁻¹。该区域土壤理化性质的详细信息见Liu等^[22]和He等^[23]。

1.2 试验材料和试验设计

本研究试验林于2016年春季建立,采用2年生三倍体毛白杨((*P. tomentosa*×*P. bolleana*)×(*P. alba*×*P. glandulosa*))苗。造林时苗木胸径为2.12~3.51 cm、树高为2.60~3.62 m。按2 m×3 m株行距均匀栽植,初植密度为1 666株·hm⁻²。每株施基肥70 g,肥料养分含量为N+P₂O₅+K₂O≥31%,有机质含量≥15%。

试验采用裂区试验设计。以间伐强度为主区

因素(于2022年生长季前实施间伐),设置2种强度:间伐50%(隔行间伐,株行距调整为2 m×6 m,记为T₅₀)和间伐75%(隔行隔株间伐,株行距调整为4 m×6 m,记为T₇₅)。以水氮添加为副区因素,在每个主区内设置3种处理:水氮添加处理(WN)、仅水分添加处理(W)和对照(CK)。试验共设3个区组,各区组内包含完整的主区与副区组合,主区在区组内布置,副区在主区内随机设置,每个处理组合均设3个重复。每小区包含16株样木,在东西方向设置保护行以降低边缘效应,实际用于调查与取样的中心样木为8株。相邻小区之间设置深度为100 cm的塑料隔离层,以减少土壤水分与养分的侧向迁移,从而保证处理之间的相对独立性。每个处理林木生长情况如表1所示。

表1 2023年生长季始末林木生长情况
Table 1 Growth status of forest trees at the beginning and end of the 2023 growing season

处理 Treatment	2023年生长季前 Beginning of the 2023 growing season		2023年生长季末 End of the 2023 growing season	
	胸径 D_{BH} /cm	树高 H /m	胸径 D_{BH} /cm	树高 H /m
T ₅₀ CK	14.56±1.94	15.21±0.68	15.83±1.86 ^{ab}	17.36±1.17
T ₅₀ W	14.23±0.24	15.38±1.76	15.64±0.32 ^{ab}	16.69±1.50
T ₅₀ WN	14.54±1.88	16.59±0.36	16.00±1.79 ^a	17.55±2.12
T ₇₅ CK	13.63±1.40	14.49±0.44	15.17±1.47 ^b	16.94±0.44
T ₇₅ W	13.04±0.50	14.62±0.67	14.59±1.11 ^b	16.73±0.69
T ₇₅ WN	13.61±0.99	15.15±0.44	15.73±0.98 ^{ab}	16.88±0.17

注:不同小写字母表示不同处理间差异显著。
Note: Different lowercase letters indicated significant differences between treatments.

灌溉制度依据毛白杨生长与土壤水分有效性关系确定^[24]。当滴头正下方20 cm土层水势降至-20 kPa(约为田间持水量的79%)时进行灌溉。灌溉自每年4月初展叶期开始,于6月底雨季来临前结束。灌溉系统采用以色列Netafim公司生产的滴灌带,滴头间距50 cm,单个滴头流量为1.6 L·h⁻¹,滴灌带沿树行铺设于地表,距树干两侧各30 cm。施氮量依据毛白杨生长节律及氮素需求特征设定^[25],每株年施氮量为156 g,氮源为含氮量46%的尿素。施肥通过滴灌系统配合比例施肥器进行,自春季开始分次施入,间隔约20 d,共施6次。试验期间统一进行除草及病虫害防治管理。

1.3 叶片样品采集和分析

2023年8月中旬,在Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ区组内各处理小区分别选取1株生长状况一致的标准木并标记。利用高枝剪在树冠东、南、西、北4个方位,从中下

部当年生枝条上随机采集样枝,每枝选取成熟、完整且无病虫害的叶片5片,共获得叶片样品360片。样品置于冰盒中带回实验室,经去离子水清洗并擦干后测定叶片鲜质量(m_{LF} ,g)。随后将叶柄斜切,在黑暗条件下复水至质量稳定,记录为叶片饱和鲜质量(m_{LSF} ,g)。采用扫描仪(Epson Perfection V800 Photo, Epson, 日本)结合WinRhizo图像分析系统(Regent Instruments Inc., Quebec, 加拿大)测定叶片面积(A_L ,cm²)。测定完成后,将叶片编号装入信封,在105 ℃下杀青30 min,再于65 ℃烘干至恒质量,获得叶片干质量(m_{LD} ,g)。依据测定数据计算叶片相关性状。

叶片相对含水量:

$$R_{WC} = (m_{LF} - m_{LD}) / (m_{LSF} - m_{LD}) \times 100\% \quad (1)$$

叶片干质量含水量:

$$D_{WWC} = (m_{LF} - m_{LD}) / m_{LD} \times 100\% \quad (2)$$

叶片干物质含量:

$$L_{\text{DMC}} = m_{\text{LD}}/m_{\text{LSF}} \times 100\% \quad (3)$$

比叶质量:

$$L_{\text{MA}} = m_{\text{LD}}/A_{\text{L}} \quad (4)$$

式中:每株标准木所有叶片性状的平均值作为该小区的代表值。

此外,将每个枝条其余叶片收集后按小区混合成一个复合样。样品先在 105 ℃下杀青 30 min,再于 65 ℃烘干至恒质量,随后粉碎并过筛备用。植物样品经 H₂SO₄—H₂O₂消解后,采用全自动间断化学分析仪(SMARTCHEM 450, AMS Alliance, 法国)测定叶片全氮(ω(LN), g·kg⁻¹)和全磷(ω(LP), g·kg⁻¹)含量;叶片有机碳含量(ω(LC), g·kg⁻¹)采用重铬酸钾外加热法测定。

1.4 数据处理

首先利用 Excel 2019 和 SPSS 22.0 对数据进行整理与统计分析。在样本采集与统计分析中,以小区作为独立重复单位,各小区内观测值经平均后用于后续分析。采用 Levene 检验和 Kolmogorov-Smirnov 检验分别对数据的方差齐性和正态性进行检验。在满足前提条件的基础上,采用基于裂区设计的方差分析方法检验间伐强度(T, 主区因子)、水氮处理(WNT, 副区因子)及其交互作用(T×WNT)对各叶片性状的影响,其中区组作为随机因子,主区因子在主区误差项上检验,副区因子及交互作用在副区误差项上检验。在方差分析结果显著的前提下,于 α=0.05 水平采用 Duncan 法进行多重比较,以分析不同处理间差异。采用 Pearson 相

关分析评估各叶片性状之间的相关关系。在此基础上,对参与通径分析的变量进行多重共线性检验(方差膨胀因子(VIF)均小于 5),并结合生态学意义筛选变量;基于标准化回归系数计算叶片水分与结构性状对养分性状的直接通径系数,并结合相关系数分解间接通径效应,以分析不同性状之间的作用路径。最后,采用主成分分析对不同处理下叶片功能性状进行综合评价。所有统计分析均在 SPSS 22.0 中完成,图形绘制采用 Origin 2022 软件。

2 结果与分析

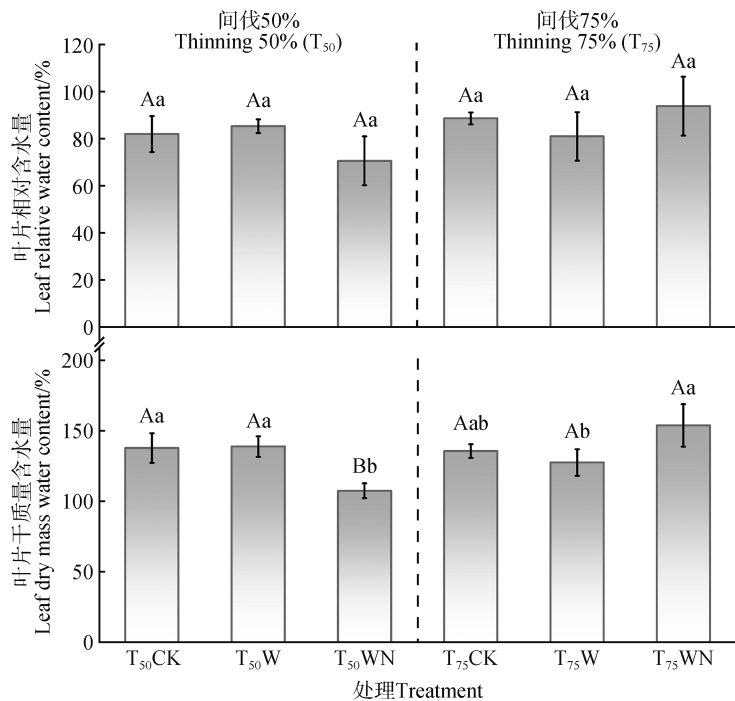
2.1 不同间伐强度和水氮处理下叶片水分状态变化

间伐强度和水氮处理对叶片相对含水量(R_{wc})均无显著主效应,但二者交互作用影响显著(P<0.05,表 2)。在 T₅₀和 T₇₅间伐强度下,各水氮处理间的 R_{wc}差异均未达显著水平(图 1),其变异系数为 2.85%~14.74%,整体波动较小(表 3)。与 R_{wc}相比,D_{wwc}对试验处理的响应更为敏感。间伐强度对 D_{wwc}具有显著影响(P<0.05),且与水氮处理存在极显著交互作用(P<0.001,表 2)。在 T₅₀间伐强度下,T₅₀WN 处理的 D_{wwc}显著低于 T₅₀CK 和 T₅₀W(P<0.05);而在 T₇₅间伐强度下,T₇₅WN 处理的 D_{wwc}较 T₇₅CK 和 T₇₅W 分别显著提高 20.60% 和 13.38%(图 1)。在水氮协同处理下,间伐强度由 T₅₀增至 T₇₅,导致 D_{wwc}增加 43.05%。D_{wwc}的变异系数为 3.53%~9.83%,总体变异程度较低,但在 T₇₅WN 处理下相对偏高(表 3)。

表 2 间伐强度和水氮处理对叶片性状及化学计量特征影响的双因素方差分析

Table 2 Two-way ANOVA of the effects of thinning intensity and water-nitrogen treatments on leaf traits and stoichiometric characteristics

指标 Indexes	变异来源 Source of variation					
	间伐强度 Thinning intensity(T)		水氮添加处理 Water and nitrogen addition treatment(WNT)		间伐强度×水氮添加处理 T×WNT	
	F	P	F	P	F	P
叶片相对含水量 R _{wc}	4.445	0.057	0.203	0.819	3.907	0.049
叶片干质量含水量 D _{wwc}	6.117	0.029	0.620	0.554	16.204	<0.001
叶片干物质含量 L _{DMC}	0.027	0.872	0.172	0.844	2.527	0.121
比叶质量 L _{MA}	0.738	0.407	2.836	0.098	0.171	0.845
叶片有机碳 ω(LC)	3.711	0.078	0.238	0.792	2.626	0.113
叶片全氮 ω(LN)	3.519	0.085	2.860	0.096	6.706	0.011
叶片全磷 ω(LP)	11.554	0.005	32.806	<0.001	4.778	0.030
C:N	8.145	0.015	2.224	0.151	11.813	0.001
C:P	40.740	<0.001	57.731	<0.001	13.373	<0.001
N:P	2.058	0.177	32.741	<0.001	0.741	0.497



不同大写字母表示相同水氮处理下不同间伐强度之间差异显著,不同小写字母表示相同间伐强度下不同水氮处理之间差异显著。
Different capital letters indicated significant differences between thinning intensities under the same water and nitrogen treatment , while different lowercase letters indicated significant differences between water and nitrogen treatments under the same thinning intensity.

图1 不同间伐强度和水氮处理下叶片水分状态变化
Fig.1 Changes in leaf water status under different thinning intensities and water-nitrogen treatments

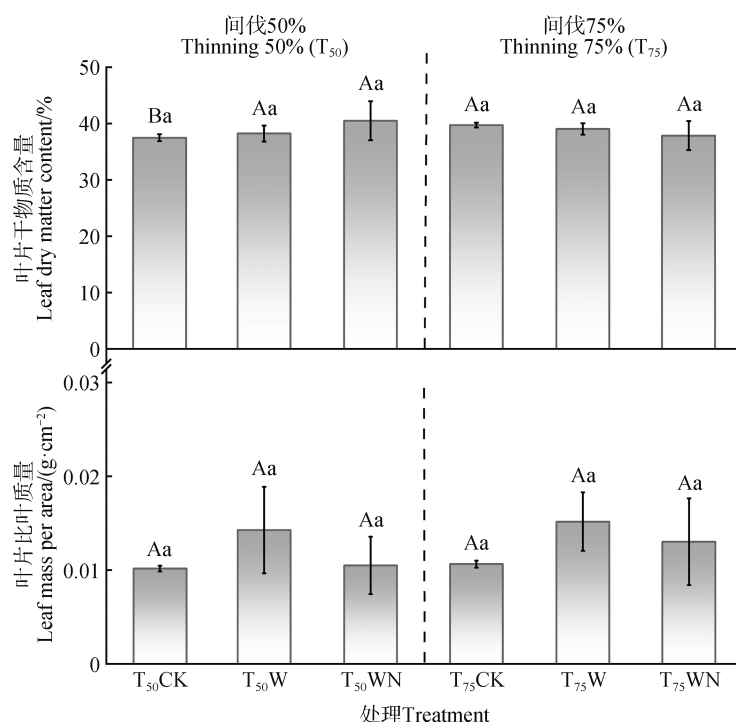
表3 不同间伐强度和水氮处理下叶片功能性状变异特征
Table 3 Variation characteristics of leaf functional traits under different thinning intensities and water-nitrogen treatments

叶片性状 Leaf traits	变异系数 Coefficient of variation/%					
	T ₅₀ CK	T ₅₀ W	T ₅₀ WN	T ₇₅ CK	T ₇₅ W	T ₇₅ WN
叶片相对含水量 R_{WC}	9.34	3.37	14.74	2.85	12.70	13.32
叶片干质量含水量 D_{WWC}	7.60	5.23	4.97	3.53	7.40	9.83
叶片干物质含量 L_{DMC}	1.67	3.67	8.54	1.04	2.60	3.08
比叶质量 L_{MA}	3.07	32.26	29.11	3.39	20.61	35.42
叶片有机碳 $\omega(LC)$	6.70	3.69	3.96	6.03	2.45	6.94
叶片全氮 $\omega(LN)$	6.39	7.65	3.21	2.47	11.61	5.20
叶片全磷 $\omega(LP)$	9.89	7.67	6.82	4.79	8.02	2.38
C:N	4.79	10.58	4.97	8.03	9.12	8.61
C:P	5.21	3.90	3.35	9.15	5.89	6.08
N:P	3.71	14.62	8.34	5.93	7.80	3.31

2.2 不同间伐强度和水氮处理下叶片结构性状变化

间伐强度、水氮处理及其交互作用对叶片干物质含量(L_{DMC})和比叶质量(L_{MA})的主效应及交互效应均未达显著水平($P>0.05$,表2)。 L_{DMC} 在各处理间保持相对稳定,波动幅度较小(图2)。在 T_{50} 和 T_{75} 间伐强度下,不同水氮处理间的 L_{DMC} 差异均

不显著($P>0.05$);仅在CK处理下,间伐强度间存在显著差异,表现为 T_{50} 显著低于 T_{75} ($P<0.05$)。 L_{DMC} 的变异系数为1.04%~8.54%,其中 T_{50} WN处理最高, T_{75} CK处理最低(表3)。 L_{MA} 在各处理间亦未见显著差异($P>0.05$,图2),其变异系数为3.07%~35.42%,波动程度明显高于 L_{DMC} ,且以 T_{75} WN处理的变异程度最大(表3)。



不同大写字母表示相同水氮处理下不同间伐强度之间差异显著,不同小写字母表示相同间伐强度下不同水氮处理之间差异显著。

Different capital letters indicated significant differences between thinning intensities under the same water and nitrogen treatment, while different lowercase letters indicated significant differences between water and nitrogen treatments under the same thinning intensity.

图2 不同间伐强度和水氮处理下叶片结构性状变化

Fig.2 Changes in leaf structural traits under different thinning intensities and water-nitrogen treatments

2.3 不同间伐强度和水氮处理下叶片碳、氮、磷含量及化学计量特征

间伐强度对叶片磷含量、C:N和C:P影响显著($P<0.05$),水氮处理对叶片磷含量、C:P和N:P影响极显著($P<0.001$);二者交互作用对叶片氮含量、磷含量及C:N和C:P均达到显著或极显著水平(表2)。

叶片碳含量在不同处理间差异不显著(图3),变异系数为2.45%~6.94%(表3),总体变异水平较低,对间伐和水氮处理响应不敏感。叶片氮含量在T₇₅间伐强度下,WN处理显著高于CK($P<0.05$);仅WN处理在2种间伐强度间存在显著差异($P<0.05$,图3)。叶片氮含量的变异系数为2.47%~11.61%,其中T₇₅W处理最高(表3)。叶片磷含量在不同处理间差异显著,在T₅₀间伐强度下,W处理显著低于CK和WN处理($P<0.05$);在T₇₅间伐强度下,WN和CK处理显著高于W处理($P<0.05$);WN处理在2种间伐强度间差异显著($P<0.05$,图3)。叶片磷含量变异系数为2.38%~9.89%(表3)。

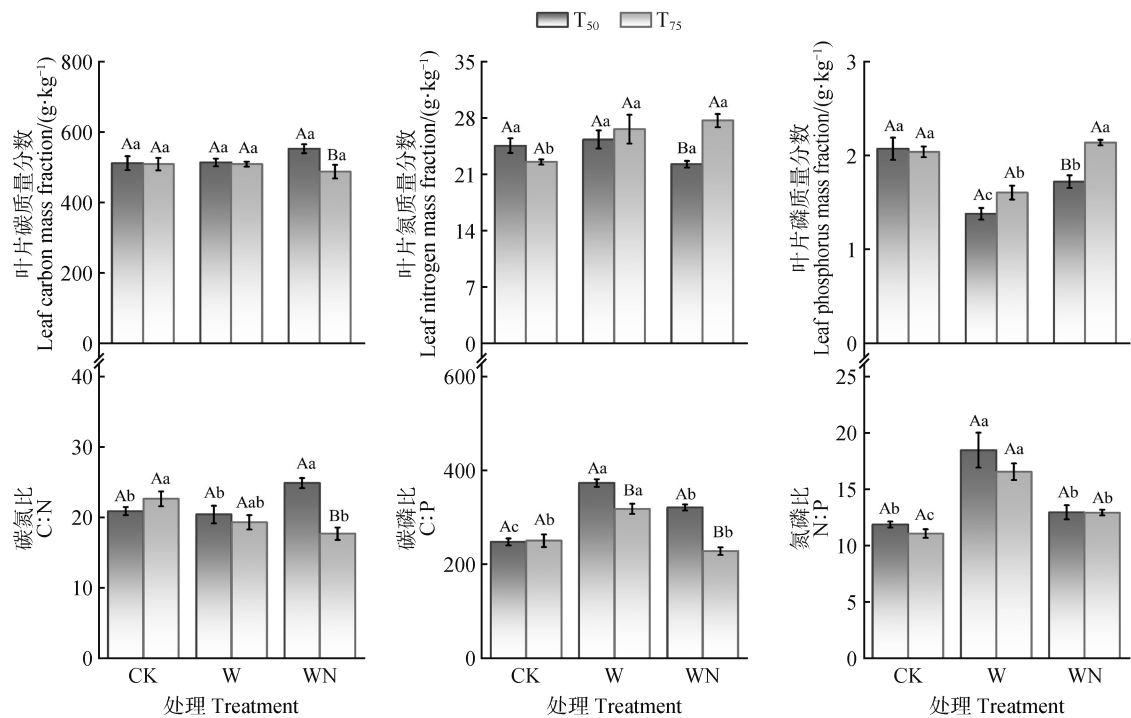
在生态化学计量比方面,C:N在各处理间差异显著($P<0.05$,图3),其变异系数为4.79%~

10.58%;C:P的变异系数为3.35%~9.15%;N:P的变异系数为3.31%~14.62%(表3),整体范围为11.06~18.46,平均为13.94,2种间伐强度下均在水分添加处理中达到较高水平(图3)。

2.4 叶片水分-结构-养分性状之间的相关性与协同变化

相关性分析结果表明,叶片水分、结构与养分性状及化学计量特征间存在紧密的关联。 R_{WC} 与 L_{DMC} 、 L_{MA} 均呈正相关; D_{WWC} 与 L_{DMC} 呈负相关,与 L_{MA} 呈正相关。此外, D_{WWC} 与 $\omega(LC)$ 呈负相关,与 $\omega(LN)$ 、 $\omega(LP)$ 呈正相关,其中与 $\omega(LN)$ 的正相关达显著水平($r=0.51$, $P<0.05$)。在结构与养分性状的关系上, L_{DMC} 和 $\omega(LN)$ 呈负相关, L_{MA} 与 $\omega(LN)$ 呈正相关,相关系数分别为-0.42和0.41(图4)。

通径分析结果进一步揭示了水分与结构性状对养分分配的影响路径(表4)。在对 $\omega(LC)$ 的影响中, D_{WWC} 表现为负向直接效应,而 L_{MA} 具有正向直接效应。对于 $\omega(LN)$, D_{WWC} 和 L_{MA} 均具有正向直接效应,直接通径系数分别为0.196和0.445;对于 $\omega(LP)$, D_{WWC} 表现出较强的正向直接驱动作用,而 L_{MA} 则表现为负向作用,直接通径系数为-0.477。

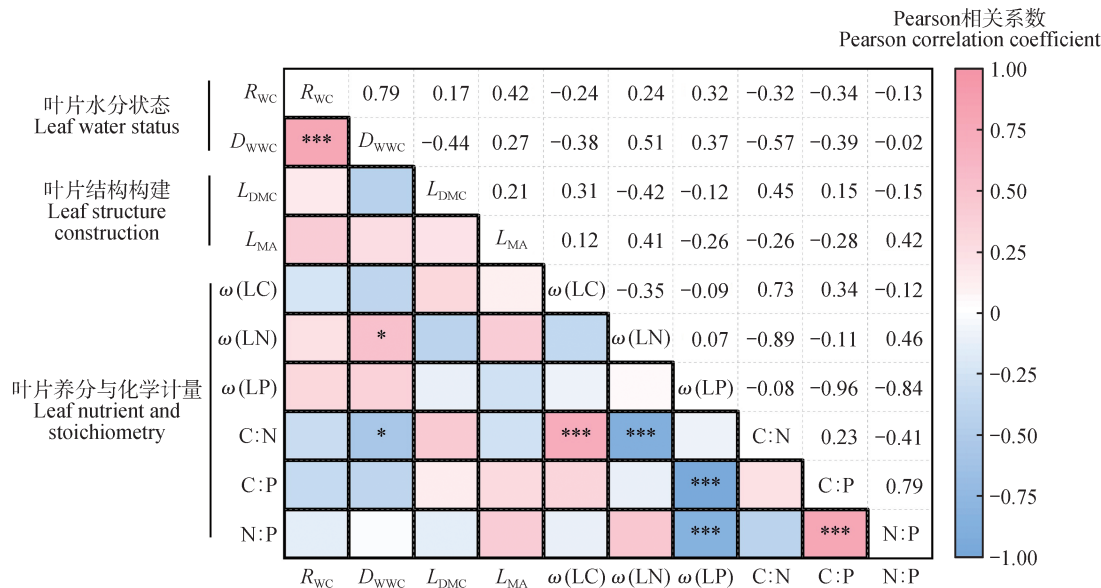


T₅₀表示间伐50%, T₇₅表示间伐75%; WN表示水氮添加处理, W表示仅水分添加处理, CK表示无水氮添加处理。不同大写字母表示相同水氮处理下不同间伐强度之间差异显著, 不同小写字母表示相同间伐强度下不同水氮处理之间差异显著。

T₅₀ represented 50% thinning, T₇₅ represented 75% thinning; WN indicated water and nitrogen addition treatment, W indicated only water addition treatment, and CK indicated no water or nitrogen addition treatment. Different capital letters indicated significant differences between thinning intensities under the same water and nitrogen treatment, while different lowercase letters indicated significant differences between water and nitrogen treatments under the same thinning intensity.

图3 不同间伐强度和水氮处理下叶片碳、氮、磷含量及化学计量特征

Fig.3 Leaf carbon, nitrogen, and phosphorus contents and their stoichiometric characteristics under different thinning intensities and water-nitrogen treatments



*, $P < 0.05$; ***, $P < 0.001$.

图4 叶片水分状态、结构性状与养分及化学计量特征的相关性

Fig.4 Correlation between leaf water status, structural traits, and nutrient and stoichiometric characteristics

结合变异系数分析发现, D_{WWC} 和 L_{MA} 均属于高变异性状,对养分性状的驱动作用更具主导性;而 L_{DMC} 和 $\omega(\text{LC})$ 等低变异性状则更多发挥稳定调节的功能(表3)。

表4 叶片水分与结构性状对养分含量影响的通径分析

Table 4 Path analysis of the effects of leaf water content and structural traits on nutrient content

叶片养分 Leaf nutrient	叶片水分/结构性状 Leaf moisture/structural traits	直接通径系数 Direct path coefficient	间接通径系数 Indirect path coefficient		
			D_{WWC}	L_{DMC}	L_{MA}
$\omega(\text{LC})$	D_{WWC}	-0.406		-0.036	0.060
	L_{DMC}	0.083	0.177		0.047
	L_{MA}	0.218	-0.111	0.018	
$\omega(\text{LN})$	D_{WWC}	0.196		0.188	0.121
	L_{DMC}	-0.431	-0.086		0.095
	L_{MA}	0.445	0.054	-0.092	
$\omega(\text{LP})$	D_{WWC}	0.611		-0.107	-0.130
	L_{DMC}	0.245	-0.267		-0.102
	L_{MA}	-0.477	0.167	0.052	

2.5 不同处理下叶片功能策略的综合分异

主成分分析(PCA)结果显示(图5),前2个主成分(PC1和PC2)分别解释了36.4%和30.0%的变异,累计贡献率为66.4%。从性状载荷分布看,

PC1 主要与 D_{WWC} 、 R_{WC} 及 $\omega(\text{LN})$ 呈正相关,而与 $\omega(\text{LC})$ 、 L_{DMC} 和C:N呈负相关;PC2则主要与N:P和C:P呈正相关,与 $\omega(\text{LP})$ 呈负相关。

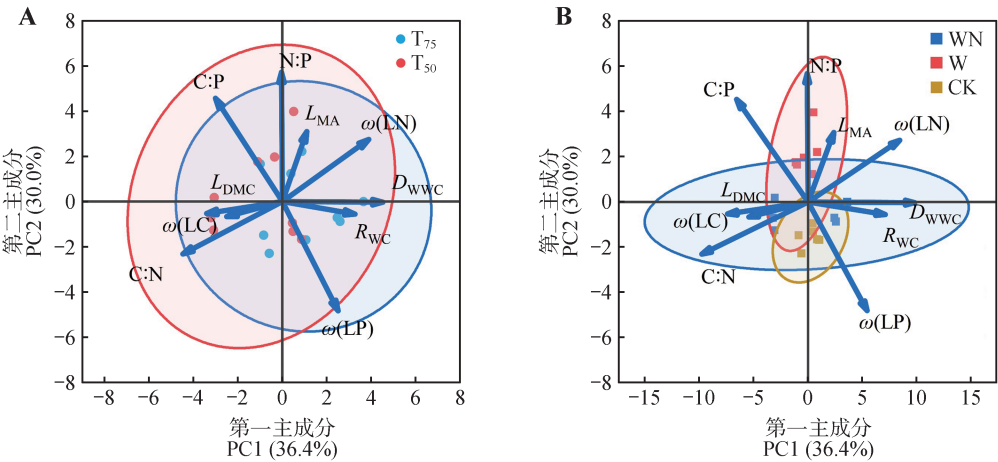


图5 不同处理下叶片功能性状的主成分分析

Fig.5 Principal component analysis of leaf functional traits under different treatments

2种间伐强度在PC1轴上存在部分重叠,但 T_{75} 在PC1轴正向的偏移更为明显。 T_{75} 处理的样点主要聚集于PC1轴正方向,与 D_{WWC} 、 R_{WC} 及 $\omega(\text{LN})$ 等性状载荷方向一致; T_{50} 处理则主要分布于PC1轴负方向,与 $\omega(\text{LC})$ 、 L_{DMC} 和C:N的向量指向趋同(图5A)。在不同水氮处理下(图5B),W处理的样点主要分布在PC2轴正方向,紧密关联 L_{MA} 、N:P及C:P等性状;CK处理样点则集中在PC2轴负方向,与 $\omega(\text{LP})$ 和C:N指向一致;WN处理的样点分布介

于二者之间,体现了其性状特征的过渡性。

3 讨论

3.1 叶片水分与结构性状的协同响应及其调控机制

间伐强度与水氮处理下,叶片水分状况与结构性状表现出显著的差异化响应。本研究发现,相对含水量整体保持稳定,而干质量含水量对间伐及其与水氮的交互作用响应显著,这反映了不

同水分指标在生态调控中功能的差异化定位。叶片相对含水量主要反映细胞水分饱和程度,受气孔运动与渗透调节等内在稳态机制的严密控制^[26],因而在资源波动下表现出较强的稳定性。相比之下,叶片干质量含水量更多地反映单位生物量投入下的水分储存能力,对环境资源的变化更为敏感。本研究中, T_{75} 间伐强度与水氮添加协同处理(T_{75} WN)显著提升了 D_{wWC} ,表明降低林分密度能有效缓解个体间的水分竞争,提高林地有效水分的可利用性,进而增强叶片的水分维持能力^[27]。这与 Forrester 等^[16]和 Higgs 等^[28]的研究结果一致,即间伐通过改善水分供给环境促进树体水分状态提升。然而,在较低间伐强度(T_{50})下,WN 处理反而导致 D_{wWC} 降低,这一结果可能与资源获取受限条件下植物的碳分配优先性调整有关。依据功能平衡理论与源-库关系调节机制,在密度较高、竞争压力较强的环境中,水氮添加所提供的额外资源更可能优先用于维持快速生长所需的结构性碳投入,而非转化为叶片水分储存能力的提升,这种响应也符合植物在资源受限条件下倾向于强化生长投入而弱化储存功能的策略权衡特征^[29]。

叶片结构性状(L_{DMC} 和 L_{MA})在统计上未表现出显著差异,但其变异特征揭示出潜在的生态调控意义。 L_{DMC} 变异较小,说明叶片组织致密性在短期资源变化下保持稳定,这与其作为保守性状的属性一致^[2]。相比之下, L_{MA} 变异幅度较大,展现出较高的可塑性。作为叶片经济谱(LES)的核心指标, L_{MA} 的变化折射出植物在资源获取与防御构建之间的权衡^[8]。在本研究中,高强度间伐与水分添加条件下 L_{MA} 的波动增强,表明植物在资源改善的环境中,通过灵活调整单位面积的结构投资以支撑生长需求^[6,11]。相关性分析显示, D_{wWC} 与 L_{MA} 呈正相关,揭示了水分状况改善与结构投资增强的协同进化关系,即在资源充裕时,植物在提升水分维持能力的同时,同步增加结构投入以维持更高的代谢水平,这符合资源获取型策略中的高投入-高回报模式^[2,9]。综合通径分析进一步发现, D_{wWC} 和 L_{MA} 作为高变异性驱动性状,对叶片养分性状的直接通径系数均表现为较高水平,说明其在叶片养分形成过程中具有较强的直接调控作用。在叶片整体性状关联网络中,二者位于关键连接节点,参与调控水分状态、结构构建与养分分配之间的耦合过程,是叶片适应性调节的重要功能性状。

3.2 叶片养分及化学计量特征的响应与限制机制

相较于水分与结构性状,叶片养分及其化学计量比对间伐与水氮调控表现出更高敏感性。本研究中,叶片碳含量在不同处理间变化幅度较小,表明其主要受光合产物积累与结构构建需求约束,对短期资源波动响应有限^[30]。相比之下,叶片氮、磷含量及其化学计量比显著响应资源调控,反映出养分分配是植物适应环境变化调节的关键环节。在高强度间伐与水氮协同条件下,叶片氮含量显著提高,说明资源可获得性增强促进了氮的吸收与同化,这与氮作为光合酶体系核心组成元素的功能相一致^[31]。本研究中,叶片氮含量平均为 $24.79 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,高于全球($20.1 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)及中国区域($19.7 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)各自平均水平^[32-33],表明毛白杨具有较强的氮获取与利用能力。叶片磷含量对处理响应更为敏感,在2种间伐强度下随水氮添加呈下降趋势,显示磷在资源调控中的潜在限制作用。这一结果可能与磷在能量代谢(ATP)及核酸合成中的关键功能有关^[34]。尽管本研究中叶片磷含量平均为 $1.83 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,高于全球($1.58 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)及中国东部陆生植物($1.28 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)各自平均水平^[34-36],但其对处理的敏感性变化预示,在资源有效性改善的背景下,磷可能逐渐演变为生长限制因子,从而制约林分生长潜力的进一步释放。

化学计量比能够综合反映碳与养分之间的权衡关系及限制状态^[7]。本研究中,叶片C:N为17.67~24.87,在水氮添加条件下平均为20.56,低于全球平均水平(25.0),表明资源增加促进了氮素投入并提升了潜在光合能力。在高强度间伐背景下,水氮管理进一步降低C:N,预示叶片向资源获取型策略转变;而在较低间伐强度下,水氮添加并未显著降低C:N,叶片仍具备较强的碳积累特征,呈现相对保守的资源利用策略。本研究显示N:P为11.06~18.46,平均为13.94,根据“N:P 阈值假说”^[37-38],研究区毛白杨整体处于氮限制状态,但水分添加显著提高N:P,说明水分改善条件下氮吸收增强幅度高于磷,从而改变养分平衡格局。这一结果进一步佐证了水分通过调控土壤养分有效性及植物生理代谢,进而重塑植物化学计量特征的生物学机制^[39]。

3.3 叶片功能策略与多性状分异特征

叶片功能性状并非孤立变化,而是在多维性

状空间中形成有序的协同响应体系。主成分载荷结果表明,第1主成分主要整合了叶片水分状态与养分性状信息,干质量含水量、相对含水量及叶片氮含量在该轴上呈较高正载荷,同时叶片磷含量亦表现为正向分布,而碳含量、叶片干物质含量及碳氮比集中于负方向,指示由资源保守型(高碳积累-高碳氮比)向资源获取型(高水分-高氮水平)转变的功能梯度^[2,8]。第2主成分则主要反映养分分配特征,氮磷比与碳磷比在正方向载荷较高,而磷含量位于负方向,表征叶片养分限制状态及氮磷配置关系的变化。2个主轴表征了叶片功能性状的2个核心生态维度,即资源获取能力与养分分配策略。

在不同间伐强度下, T_{75} 处理样点整体分布在PC1轴正方向,且与 D_{WWC} 、 R_{WC} 及 $\omega(LN)$ 等性状向量方向一致,表明 T_{75} 这类较高强度间伐显著提升了叶片的水分维持能力与养分水平;而 T_{50} 处理样点更多分布在PC1轴负方向,并与C:N和碳含量密切相关,说明低强度间伐下植株趋向于维持较高的碳积累与保守型资源利用策略。这证实更高强度间伐通过重塑资源环境,驱动了叶片功能策略由保守型向获取型的转变^[40-41]。在水氮处理方面,WN、W和CK处理样点在PC2轴方向上分离更加明显。W处理样点主要聚集于PC2轴正方向,与 L_{MA} 、N:P和C:P等方向趋同,体现了水分添加在一定程度上促进了叶片结构性投入及养分计量比的提升,表现为较高的养分结构调节水平;CK处理样点主要集中于PC2轴负方向,与 $\omega(LP)$ 及C:N等性状呈一致分布,反映在未进行水氮调控条件下,叶片养分含量相对较低且碳氮比例较高,表现出较为保守的养分分配策略。WN处理样点则介于二者之间,未在PC2轴两端形成明显聚集,而是在主轴中部区域分布,表明水氮添加处理在养分结构调控方面表现为缓冲式响应,即在一定程度上缓解单一水分或资源限制条件下的极端性状表达,使叶片功能性状向中等养分水平与相对平衡的结构状态过渡。这种梯度分布进一步证明,水氮添加主要通过调节叶片养分分配相关性状来驱动功能性状在多维空间中的分化。

4 结论

本研究表明,间伐强度与水氮添加通过调控资源供给共同影响毛白杨叶片功能性状,但不同性状的响应程度存在差异。叶片水分性状中,叶

片相对含水量整体稳定,而叶片干质量含水量对间伐强度及其与水氮处理的交互作用高度敏感,高强度间伐显著增强水氮添加条件下的叶片水分维持能力。在结构性状方面,叶片干物质含量和比叶质量未表现出显著变化,整体较为稳定,但比叶质量具有较高变异性,显示一定可塑性。养分性状中,叶片碳含量相对稳定,而叶片氮含量、叶片磷含量及其化学计量比对处理响应显著。N:P均值反映出研究区林分处于氮受限状态,且水氮协同作用强化了养分的调控与平衡过程。主成分分析揭示,不同间伐强度在第1主成分方向总体呈分离趋势,但存在部分重叠,主要反映资源利用策略的差异;不同水氮处理则主要在第1主成分方向上分化,反映其对叶片养分结构维度的主导调控作用。整体而言,高强度间伐促进叶片向相对较高资源利用效率方向调整,而低强度间伐及对照处理下叶片则倾向维持相对保守的资源利用策略。本研究从多性状耦合视角阐明了人工林功能性状的响应机制与权衡规律,可为优化林分结构、精准实施水氮管理及提升人工林资源利用效率提供理论依据与科学支持。

参 考 文 献

- [1] Westoby M, Wright I J. Land-plant ecology on the basis of functional traits[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2006, 21(5): 261-268.
- [2] Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum[J]. Nature, 2004, 428(6985): 821-827.
- [3] Xu T Y, Niu X, Wang B, et al. Variations in leaf functional traits and photosynthetic parameters of *Cunninghamia lanceolata* provenances[J]. Forests, 2023, 14(9): 1708.
- [4] 何念鹏, 刘聪聪, 张佳慧, 等. 植物性状研究的机遇与挑战: 从器官到群落[J]. 生态学报, 2018, 38(19): 6787-6796.
He Nianpeng, Liu Congcong, Zhang Jiahui, et al. Perspectives and challenges in plant traits: from organs to communities[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(19): 6787-6796.
- [5] 李跃, 毕舒怡, 万修福, 等. 紫花苜蓿幼苗生长及其叶片形态对水分胁迫的响应[J]. 草地学报, 2017, 25(6): 1232-1238.
Li Yue, Bi Shuyi, Wan Xiufu, et al. Responses of the growth and leaf morphology of alfalfa seedlings to water stress[J]. Acta Agrestia Sinica, 2017, 25(6): 1232-1238.
- [6] 刘明秀, 梁国鲁. 植物比叶质量研究进展[J]. 植物生态

- 学报, 2016, 40(8): 847-860.
- Liu Mingxiu, Liang Guolu. Research progress on leaf mass per area[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2016, 40(8): 847-860.
- [7] 田地, 严正兵, 方精云. 植物生态化学计量特征及其主要假说[J]. 植物生态学报, 2021, 45(7): 682-713.
- Tian Di, Yan Zhengbing, Fang Jingyun. Review on characteristics and main hypotheses of plant ecological stoichiometry[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2021, 45(7): 682-713.
- [8] Reich P B. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto[J]. Journal of Ecology, 2014, 102(2): 275-301.
- [9] 何芸雨, 郭水良, 王喆. 植物功能性状权衡关系的研究进展[J]. 植物生态学报, 2019, 43(12): 1021-1035.
- He Yunyu, Guo Shuiliang, Wang Zhe. Research progress of trade-off relationships of plant functional traits[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2019, 43(12): 1021-1035.
- [10] Chaves M M, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell[J]. Annals of Botany, 2009, 103(4): 551-560.
- [11] Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, et al. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis[J]. New Phytologist, 2009, 182(3): 565-588.
- [12] 杨雨薇, 何宝辉, 韩学娇, 等. 林龄对毛白杨功能性状和林下土壤理化性质的影响及其耦合关系[J]. 植物研究, 2023, 43(6): 857-867.
- Yang Yuwei, He Baohui, Han Xuejiao, et al. Effects of stand age on functional traits and understory soil physicochemical properties of *Populus tomentosa* and their coupling relationships[J]. Bulletin of Botanical Research, 2023, 43(6): 857-867.
- [13] 杨乐梅, 张宝刚, 陈有超, 等. 毛竹林林下植物叶片功能性状的模拟氮沉降响应[J]. 林业科学, 2025, 61(12): 61-71.
- Yang Lemei, Zhang Baogang, Chen Youchao, et al. Leaf functional traits of understory plants in a moso bamboo forests in response to simulated nitrogen deposition[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2025, 61(12): 61-71.
- [14] 刘旻霞, 李俐蓉, 车应弟, 等. 高寒草甸不同演替阶段植物叶片功能性状研究[J]. 植物研究, 2019, 39(5): 760-769.
- Liu Minxia, Li Lirong, Che Yingdi, et al. Functional traits of plant leaves at different succession stages in alpine meadow[J]. Bulletin of Botanical Research, 2019, 39(5): 760-769.
- [15] Benedetti-Ruiz S, Loewe-Muñoz V, Del Río R, et al. Effect of thinning on growth and shape of *Castanea sativa* adult tree plantations for timber production in Chile[J]. Forest Ecology and Management, 2023, 530: 120762.
- [16] Forrester D I, Collopy J J, Beadle C L, et al. Effect of thinning, pruning and nitrogen fertiliser application on transpiration, photosynthesis and water-use efficiency in a young *Eucalyptus nitens* plantation[J]. Forest Ecology and Management, 2012, 266: 286-300.
- [17] Forrester D I, Collopy J J, Beadle C L, et al. Interactive effects of simultaneously applied thinning, pruning and fertiliser application treatments on growth, biomass production and crown architecture in a young *Eucalyptus nitens* plantation[J]. Forest Ecology and Management, 2012, 267: 104-116.
- [18] Xi B Y, Clothier B, Coleman M, et al. Irrigation management in poplar (*Populus* spp.) plantations: a review[J]. Forest Ecology and Management, 2021, 494: 119330.
- [19] Mo Q F, Zou B, Li Y W, et al. Response of plant nutrient stoichiometry to fertilization varied with plant tissues in a tropical forest[J]. Scientific Reports, 2015, 5: 14605.
- [20] 李素新, 张芸香, 郭晋平. 氮添加对华北落叶松叶片化学计量与养分重吸收效率的影响[J]. 水土保持学报, 2021, 35(5): 249-254, 263.
- Li Suxin, Zhang Yunxiang, Guo Jinping. Effects of nitrogen addition on leaf stoichiometry and nutrients reabsorption efficiency of *Larix principis-rupprechtii*[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2021, 35(5): 249-254, 263.
- [21] 王亚飞, 杨红青, 周欧, 等. 水氮耦合下高密度毛白杨纸浆林树木各器官化学计量特征[J]. 北京林业大学学报, 2023, 45(12): 68-79.
- Wang Yafei, Yang Hongqing, Zhou Ou, et al. Chemical stoichiometry characteristics of various organs of trees in high-density *Populus tomentosa* pulp forests under water-nitrogen coupling[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2023, 45(12): 68-79.
- [22] Liu J Q, Li D D, Fernández J E, et al. Variations in water-balance components and carbon stocks in poplar plantations with differing water inputs over a whole rotation: implications for sustainable forest management under climate change[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2022, 320: 108958.
- [23] He Y L, Xi B Y, Li G D, et al. Influence of drip irrigation, nitrogen fertigation, and precipitation on soil water and nitrogen distribution, tree seasonal growth and nitrogen uptake in young triploid poplar (*Populus tomentosa*) plantations[J]. Agricultural Water Management, 2021,

- 243:106460.
- [24] Xi B Y, Bloomberg M, Watt M S, *et al.* Modeling growth response to soil water availability simulated by HYDRUS for a mature triploid *Populus tomentosa* plantation located on the North China Plain[J]. Agricultural Water Management, 2016, 176:243-254.
- [25] Wang Y, Xi B Y, Bloomberg M, *et al.* Response of diameter growth, biomass allocation and N uptake to N fertigation in a triploid *Populus tomentosa* plantation in the North China Plain: ontogenetic shift does not exclude plasticity [J]. European Journal of Forest Research, 2015, 134(5):889-898.
- [26] Chaves M M, Maroco J P, Pereira J S. Understanding plant responses to drought: from genes to the whole plant[J]. Functional Plant Biology, 2003, 30(3):239-264.
- [27] Liu Y, Li Y, Gao G Y, *et al.* Effects of thinning on soil water content and water use characteristics of artificial forest in the Loess Plateau of China[J]. Catena, 2025, 254:108997.
- [28] Hipps N A, Davies M J, Dunn J M, *et al.* Effects of two contrasting canopy manipulations on growth and water use of London plane (*Platanus×acerifolia*) trees [J]. Plant and Soil, 2014, 382(1):61-74.
- [29] Poorter H, Niklas K J, Reich P B, *et al.* Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control [J]. The New Phytologist, 2012, 193(1):30-50.
- [30] 赵航, 贾彦龙, 王秋凤. 中国地带性森林和农田生态系统 C-N-P 化学计量统计特征[J]. 第四纪研究, 2014, 34(4):803-814.
Zhao Hang, Jia Yanlong, Wang Qiufeng. Statistical characteristics of C-N-P stoichiometry in Chinese zonal forest and farmland ecosystems [J]. Quaternary Sciences, 2014, 34(4):803-814.
- [31] Schreeg L A, Santiago L S, Wright S J, *et al.* Stem, root, and older leaf N:P ratios are more responsive indicators of soil nutrient availability than new foliage[J]. Ecology, 2014, 95(8):2062-2068.
- [32] Yuan Z Y, Chen H Y H, Reich P B. Global-scale latitudinal patterns of plant fine-root nitrogen and phosphorus[J]. Nature Communications, 2011, 2:344.
- [33] 马玉珠, 钟全林, 靳冰洁, 等. 中国植物细根碳、氮、磷化学计量学的空间变化及其影响因子[J]. 植物生态学报, 2015, 39(2):159-166.
Ma Yuzhu, Zhong Quanlin, Jin Bingjie, *et al.* Spatial changes and influencing factors of fine root carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of plants in China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2015, 39(2):159-166.
- [34] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, *et al.* Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs [J]. Nature, 2000, 408(6812):578-580.
- [35] Han W X, Fang J Y, Guo D L, *et al.* Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China [J]. New Phytologist, 2005, 168(2):377-385.
- [36] 任书杰, 于贵瑞, 陶波, 等. 中国东部南北样带 654 种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究[J]. 环境科学, 2007, 28(12):2665-2673.
Ren Shujie, Yu Guirui, Tao Bo, *et al.* Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 654 terrestrial plant species in NSTEC[J]. Environmental Science, 2007, 28(12):2665-2673.
- [37] Elser J J, Dobberfuhl D R, MacKay N A, *et al.* Organism size, life history, and N:P stoichiometry [J]. BioScience, 1996, 46(9):674-684.
- [38] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance[J]. New Phytologist, 2004, 164(2):243-266.
- [39] He J S, Wang L, Flynn D F B, *et al.* Leaf nitrogen:phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes [J]. Oecologia, 2008, 155(2):301-310.
- [40] Qiu X C, Wang H B, Peng D L, *et al.* Thinning drives C:N:P stoichiometry and nutrient resorption in *Larix principis-rupprechtii* plantations in North China [J]. Forest Ecology and Management, 2020, 462:117984.
- [41] Osnas J L D, Lichstein J W, Reich P B, *et al.* Global leaf trait relationships: mass, area, and the leaf economics spectrum[J]. Science, 2013, 340(6133):741-744.