

## 红豆树不同等级苗木生长与叶片功能性状关系研究

付志高<sup>1</sup>, 肖以华<sup>1\*</sup>, 许涵<sup>1</sup>, 王圣洁<sup>1</sup>, 李芬好<sup>2</sup>, 王焱<sup>3</sup>, 贲春丽<sup>1</sup>

(1. 中国林业科学研究院热带林业研究所, 广州 510520; 2. 乐昌市生态林事务中心, 广东乐昌 512299; 3. 江西农业大学 林学院, 南昌 330006)

**摘要:** 红豆树 (*Ormosia hosiei*) 野生资源逐渐枯竭且苗期生长缓慢, 制约其野外迁地保护。该研究以迁地保护红豆树苗木为对象, 基于地径和苗高分级, 通过单因素方差分析不同等级苗木的生长及叶片功能性状, 旨在丰富其研究资料, 为进一步开展研究提供基础。结果表明: (1) 红豆树苗木的生长为异速生长模式( $P_{1.0} < 0.01$ )且优先纵向生长。(2) 不同等级苗木之间的叶片功能性状指标叶面积、叶片厚度、碳含量、磷含量、稳定碳 13 同位素、内在水分利用效率、叶绿素相对含量值无明显差异, 仅叶片 N 含量呈显著差异( $P < 0.05$ )。叶片 N:P  $< 14$ , 表明红豆树生长初期易受 N 限制。(3) 相关性分析结果表明, 地径和内在水分利用效率之间呈极显著正相关关系( $P < 0.01$ ), 苗高和 SPAD 值之间显著正相关( $P < 0.01$ )。叶片 N 含量和 $\delta^{13}C$  显著负相关关系( $P < 0.01$ )。综上认为, 在野外回归造林过程中, 红豆树苗木表现出优先进行纵向生长的资源分配策略, 同时伴随水分利用效率低的特点, 鉴于其生长初期存在氮素限制问题, 迁地保护管理中应加强氮肥管理。

**关键词:** 红豆树, 野外回归, 苗木生长, 叶片功能性状, 内在水分利用效率

中图分类号: Q948

文献标识码: A

## Relationship between growth of different grade seedlings and leaf functional traits of *Ormosia hosiei*

FU Zhigao<sup>1</sup>, XIAO Yihua<sup>1\*</sup>, XU Han<sup>1</sup>, WANG Shengjie<sup>1</sup>,  
LI Fenhao<sup>2</sup>, WANG yan<sup>3</sup>, BEN Chunli<sup>1</sup>

(1. *Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520, China*; 2. *Lechang Ecological Forest Affairs Center, Lechang 512299, Guangdong, China*; 3. *College of Forestry, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330006, China*)

**Abstract:** The wild resources of *Ormosia hosiei* are increasingly being depleted, and its slow seedling-stage growth poses significant constraints on *ex-situ* conservation efforts in wild habitats.

**基金项目:** 中央财政林业草原专项(SL024); 国家重点研发计划项目(2022YFF1303003-06); 广东省科技厅林业生态监测网络平台建设(2024CG259); 广东珠江三角洲农田防护林生态系统定位观测研究站(0144135)。

**第一作者:** 付志高(1995—), 硕士, 助理研究员, 主要从事湿地生态研究, (E-mail)1649125782@qq.com

**\*通信作者:** 肖以华, 博士, 研究员, 主要从事城市森林生态研究, (Email)jxxiaoyihua@126.com。

This study focused on ex-situ conserved seedlings of *O. hosiei* and established a grading system based on diameter at ground level (DGL) and seedling height (SH). Through one-way ANOVA, we systematically analyzed the growth performance and leaf functional traits of seedlings across different grades. The research aims to enrich the scientific dataset of *O. hosiei* and establish a fundamental basis for subsequent studies for its population restoration and ex-situ conservation technology optimization. The results were as follows: (1) Seedlings of *O. hosiei* exhibited allometric growth patterns ( $P_{1.0} < 0.01$ ), with preferential vertical growth. (2) Among different grade seedlings, leaf functional traits including leaf area, leaf thickness, carbon content, phosphorus content, stable carbon-13 isotope ( $\delta^{13}\text{C}$ ), intrinsic water use efficiency (iWUE), and relative chlorophyll content (SPAD) showed no significant differences, except for leaf nitrogen (N) content ( $P < 0.05$ ). The leaf N:P ratio  $< 14$  suggested that *O. hosiei* is susceptible to N limitation during the early growth stage. (3) Correlation analysis revealed a highly significant positive correlation between DGL and iWUE ( $P < 0.01$ ), as well as a significant positive correlation between SH and SPAD value ( $P < 0.01$ ). However, there was significant negative correlation between leaf N content and  $\delta^{13}\text{C}$  ( $P < 0.01$ ). Conclusively, during wild reintroduction planting, *O. hosiei* seedlings demonstrate a resource allocation strategy prioritizing vertical growth, coupled with suboptimal water use efficiency. Ex-situ conservation management should therefore emphasize enhanced nitrogen fertilization practices to address the nitrogen limitation identified in early growth stages.

**Key words:** *Ormosia hosiei*, reintroduction in the wild, seedling growth, leaf functional traits, intrinsic water use efficiency

红豆树(*Ormosia hosiei*)属豆科(Leguminosae)红豆树属(*Ormosia*)乔木,是中国特有种,为国家II级重点保护野生植物,被世界自然保护联盟(IUCN)濒危物种红色名录列为濒危(EN)物种。作为兼具景观、药用、经济价值的珍贵乡土树种和人文树种,其开发利用潜力备受关注(邱浩杰等, 2020; 楚秀丽等, 2021)。自上世纪五六十年代以来,受过度采伐和气候变化等因素影响,其生境破碎化问题突出,加之其自身生长缓慢、开花结实不稳定、种粒色泽鲜艳且易被动物取食和繁殖困难(种皮较厚且干燥不易吸水,传播扩散和繁衍能力差)等生物学特性(桂平等, 2018; 邱浩杰等, 2020; 任文玲等, 2023),致使天然更新进程严重受阻,种群呈现显著衰退趋势(张群芳等, 2015; 王小东等, 2018)。目前,红豆树天然林与人工林资源均极为稀缺,天然种群多存于村庄周边或古庙附近(楚秀丽等, 2021),人工林仅在福建尤溪等地有零星栽培记录(尤根彪等, 2017),资源枯竭态势可能严重制约了种群间基因交流。在野外迁地保护回归实践中,鲜见红豆树定居后的研究报道,这一科学数据的缺失阻碍了野外回归技术优化、种群规模拓展及稳定性维持等保护工作开展。

野外回归(reintroduction in the wild)是指基于迁地保护将因特定缘由濒临灭绝,甚至已在野外绝迹珍稀种,重新引入至其原本所处的生态系统,或适宜其生存繁衍的环境内,助力其能定居长期存活并形成自行维持的种群(Godefroid et al., 2011; Ren et al., 2014)。目前,关于

红豆树野外回归的研究文献较少,关于其野外回归苗木生长和叶片功能性状的研究更是鲜有报道。其研究主要聚焦于生理生态特性(韩豪等, 2020)、种群数量结构动态(尤根彪等, 2017; 王明彬等, 2024)、遗传多样性(李峰卿等, 2017; 李峰卿等, 2018)、化学成分研究(邱亚铁等, 2018)、病虫害(韩森汇等, 2021)、种子萌发(何官榕等, 2017)、苗木繁育(汤良智等, 2013; 朱敏等, 2024)、干旱胁迫(芮雯奕等, 2012)和土壤细菌群落(周红敏等, 2022)等方面。苗木生长分为径向生长和垂直生长,分别以地径和苗高表征,前者反应机械支持和水分吸收能力,后者则是光获取能力和空间竞争策略等(Aiba & Kohyama, 1996)。异速生长主要指有机体部分之间的不等速生长(Weiner & Thomas, 1992)。而叶片是植物进行光合作用及与外界环境进行物质和能量交换的主要场所,叶性状最能够反映植物自身生长状态及适应环境的生存策略(Pan et al., 2020; Li et al., 2022)。按其功能属性分为形态性状(比叶面积、叶面积干重、叶脉密度、叶片厚度等)、化学性状(叶片碳、氮和磷含量及单宁酚类等次生代谢物)和生理性状(叶绿素含量、光合的能力和气孔导度等)(Wright et al., 2004; 肖以华等, 2022)。以苗木异速生长和叶片功能性状为切入点,通过分析不同等级红豆树苗木的差异,有益于理解其生态适应性,并为其野外回归的生长实践提供科学参考。

该研究以红豆树的野外回归造林苗木为研究对象,采用单因素方差分析方法,通过苗木的地径和苗高对苗木进行分级,拟探讨以下问题:(1)红豆树野外造林苗木的异速生长特征;(2)不同等级苗木的叶片功能性状;(3)不同等级苗木的生长特征和叶的功能性状的关系。本研究结果有利于揭示不同等级苗木的生长及苗木的生活史策略,解析红豆树野外回归的生长与养分利用策略关系,丰富该物种野外回归实践和迁地保护壮苗培育研究资料,为进一步开展研究提供基础。

## 1 材料与amp;方法

### 1.1 研究地概况

研究地位于广东省韶关市乐昌沙坪镇(113°2' E、25°5' N),为红豆树野外迁地保护示范区,属亚热带季风气候,夏季盛行偏南的暖湿气流,雨量丰富,年降水量1 200 mm,且多集中在5—9月,年平均气温19.1 °C,年日照时长1 499.7 h,沙坪镇地形以喀斯特岩溶地貌为主,境内裸露石山多,土壤以红色石灰土和红壤为主。

### 1.2 研究方法

#### 1.2.1 样地设置

2024年2月,于乐昌市沙坪镇营造红豆树迁地保护回归示范林60亩,造林苗木为3年生实生苗(地径为8.74~9.86 mm,苗高0.55~0.61 m),苗木长势一致,种植株行距为2 m × 3 m,2024年8月份抚育后(砍除杂草)建立9个40 m × 30 m观测样地(样地间隔≥10 m),为确保立地条件基本一致,控制样地海拔范围为550~568 m,坡向(阳坡—半阳坡)和坡度(14°~25°)。对每个样地中的红豆树苗木进行逐一挂牌,游标卡尺测定其地径(DGL, diameter at ground level)、卷

尺测定苗高(SH, seedling height)。利用均值和标准差(Niklas, 1995)将苗木分为3个等级, 地径  $DGL \geq Mean+1/2SD$  且 苗高  $SH \geq Mean+1/2SD$  为I级,  $M-1/2SD \leq DGL < Mean+1/2SD$  且  $M-1/2SD \leq SH < Mean+1/2SD$  为II级,  $DGL$ 和 $SH < Mean-1/2SD$ 为III级(表1)。

表1 苗木的分级

Table 1 Grading of Seedlings

苗木等级	地径	苗高
Seedling grade	Diameter at ground level (mm)	Seedling height (m)
I	$DGL \geq 15.43$	$SH \geq 1.05$
II	$14.07 \leq DGL < 15.43$	$0.91 \leq SH < 1.05$
III	$DGL < 14.07$	$SH < 0.91$

### 1.2.2 苗木的异速生长

通常以幂函数形式表示苗木异速生长的非线性数量关系(Enquist & Niklas, 2002)。经过对数转化的线性关系如下:

$$\log Y = \log \beta + \alpha \log X。$$

式中:  $Y$ 和 $X$ 分别表示苗木的苗高(cm)和地径(mm)。 $\beta$ 为截距,  $\alpha$ 为斜率。当 $\alpha=1$ 等速生长关系,  $\alpha \neq 1$ 异速生长关系(Gould, 1966)。运用标准化主轴估计法(standardized major axis, SMA), 对红豆树不同等级苗木的苗高与地径的异速生长方程进行参数估计。对各处理斜率( $\alpha$ )之间的差异及斜率与1.0的差异展开比较分析。

### 1.2.3 叶片理化和光合的指标测定

对不同等级的 10 株红豆树, 每株选 3 片健康无病虫害的成熟叶。利用 Pocket PEA 叶绿素荧光仪(Hansatech Instruments LTD, UK)测定 SPAD 值(soil and plant analyzer development, 表征叶片叶绿素相对含量)、PS II 的最大光化学效率( $F_v/F_m$ )和光合作用性能指数(photosynthetic performance index, PI), 每叶测定 3 次取均值, 3 片叶均值为单株数据。将叶片采集置于便捷式冰箱带回实验室利用 LI-3000C 便携式叶面积仪(LI-COR Biosciences, USA)测定叶面积(leaf area, LA), 游标卡尺测定叶厚度(leaf thickness, LT)。并置于 60~80 °C 的烘箱中烘干至恒重, 研磨成细粉, 过筛后得到均匀的叶片粉末样品。采用元素分析仪(ECS 4010, Costech Analytical Technologies, USA)测定叶片碳和氮含量, 应用钼锑抗比色法测定叶片磷含量, 叶片 N:P 可作为表征土壤养分限制状况的有效指标(Zhang et al., 2019), N:P < 14 植物生长受 N 限制, N:P > 16 时植物生长受 P 限制, 当 N:P 在 14~16 则 N 和 P 的共同限制(Chapin et al., 2011)。植物样品的 $\delta^{13}C$ 使用同位素质谱仪(Isoprime 100, Isoprime LTD, UK)测定。因植物叶片的 $^{13}C/^{12}C$ 值较低, 不利于分析比较, 故采用植物叶片的 $^{13}C/^{12}C$ 值与国际标准物质(PDB)中的 $^{13}C/^{12}C$ 值进行表示, 计算公式如下:

$$\delta^{13}C = \frac{R_P - R_{PDB}}{R_{PDB}}。$$

式中:  $\delta^{13}C$ 为植物叶片的碳同位素值;  $R_P$ 为植物叶片的 $^{13}C/^{12}C$ 值;  $R_{PDB}$ 为标准物质PDB

的 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 值。

基于 $\delta^{13}\text{C}$ 值计算内在水分利用效率(intrinsic water-use efficiency, iWUE)值(Tang et al., 2022;Pan et al., 2024)。叶片稳定碳同位素分辨率( $\Delta^{13}\text{C}$ )的计算公式如下:

$$\Delta^{13}\text{C} = (\delta^{13}\text{C}_a - \delta^{13}\text{C}) / \left(1 + \frac{\delta^{13}\text{C}}{1000}\right)。$$

式中:  $\delta^{13}\text{C}$  和  $\delta^{13}\text{C}_a$  分别表示植物叶片和大气  $\text{CO}_2$  的碳同位素值。  $\text{CO}_2$  的浓度( $C_a$ )和碳同位素  $\delta^{13}\text{C}_a$  的值计算公式如下(Feng, 1998):

$$C_a = 277.78 + 1.350 \exp [0.01572(t - 1740)];$$

$$\delta^{13}\text{C}_a = -6.429 - 0.006 \exp [0.0217(t - 1740)]。$$

式中:  $t$  为采样的年份(2024 年)。

应用空气中水蒸气对 $\text{CO}_2$ 相对扩散系数(1.6)通过方程求解iWUE(Pan et al., 2024), 计算公式如下:

$$iWUE = \frac{C_a}{1.6} \times \frac{b - \Delta^{13}\text{C} - f \times \frac{\Gamma^*}{C_a}}{b - a_s + \frac{g_{sc}}{g_m} \times (b - a_m)}$$

式中:  $a_s$ 和 $a_m$ 为大气中 $\text{CO}_2$ 通过气孔(4.4‰)和叶肉(1.8‰)扩散而发生的分馏;  $b$ (29‰)和 $f$ (11.2‰)分别为Rubisco酶羧化过程及光呼吸有关的分馏常数;  $g_{sc}/g_m$ 气孔和叶肉对 $\text{CO}_2$ 扩散的传导性(0.79);  $\Gamma^*$ 是线粒体呼吸缺失时的 $\text{CO}_2$ 补偿点(Stocker et al., 2020), 基于温度(该研究中采样温度 $T$ 为32 °C)计算 $\Gamma^* = 42.7 + 1.68(T - 25) + 0.012(T - 25)^2$ 。

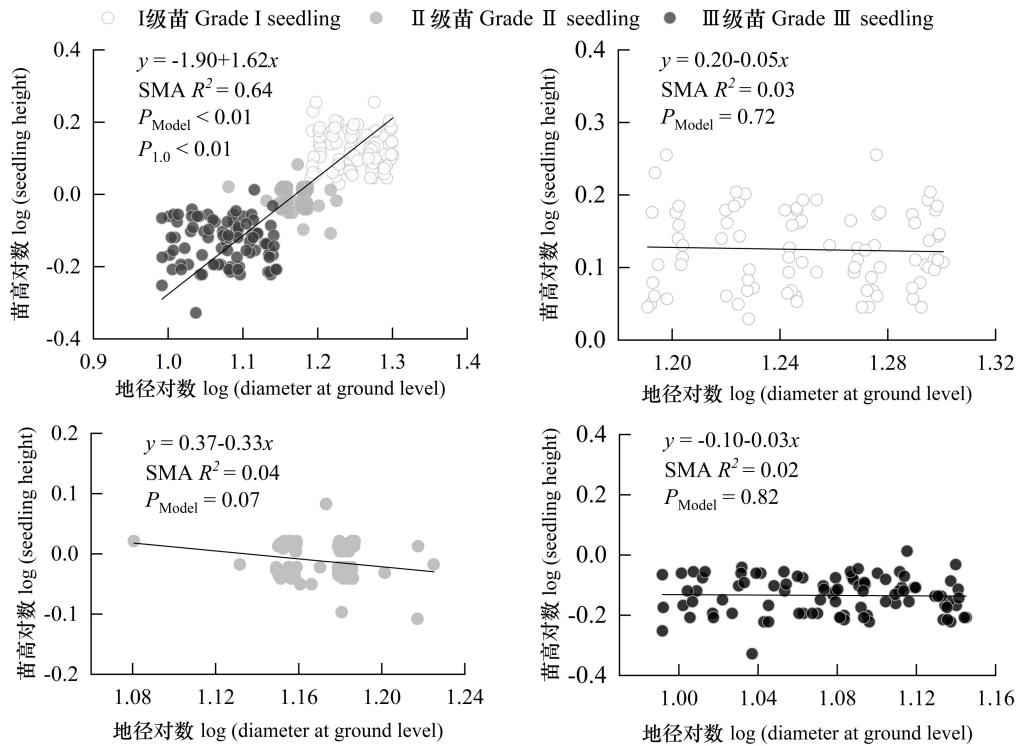
### 1.3 数据处理与分析

应用单因素方差分析(ANOVA)来检验不同等级苗木的生长和叶片功能性状指标的平均值差异, 数据分析前进行正态和方差齐性检验, 多重比较采用 Duncan's 方法。相关性分析中采用 Pearson 相关系数法。红豆树苗木地径和苗高的异速生长关系通过 R(4.4.3)中的“Smatr”程序包来计算完成(Warton et al., 2012)。植物内在水分利用效率应用“isocalcR”程序包的“mesophyll”方法进行计算(Mathias & Hudiburg, 2022)。通过使用 Origin2021 对数据进行可视化。

## 2 结果与分析

### 2.1 苗木的异速生长

标准化主轴分析结果揭示: 红豆树苗木的生长为异速生长模式而非等速生长( $P_{1.0} < 0.01$ ), 即异速生长指数与 1.0 显著差异, 不符合几何相似模型的预测值 1.0 且苗木异速生长指数为 1.62(斜率), 表征苗木高度增长快于地径增长, 揭示红豆树苗木生长中优先纵向生长以抢占光照和空间资源的资源分配策略且同等级苗木无显著的线性增长关系(图 1)。



$P_{1.0}$ 表示标准化主轴估计中斜率与理论值1.0的差异显著性。

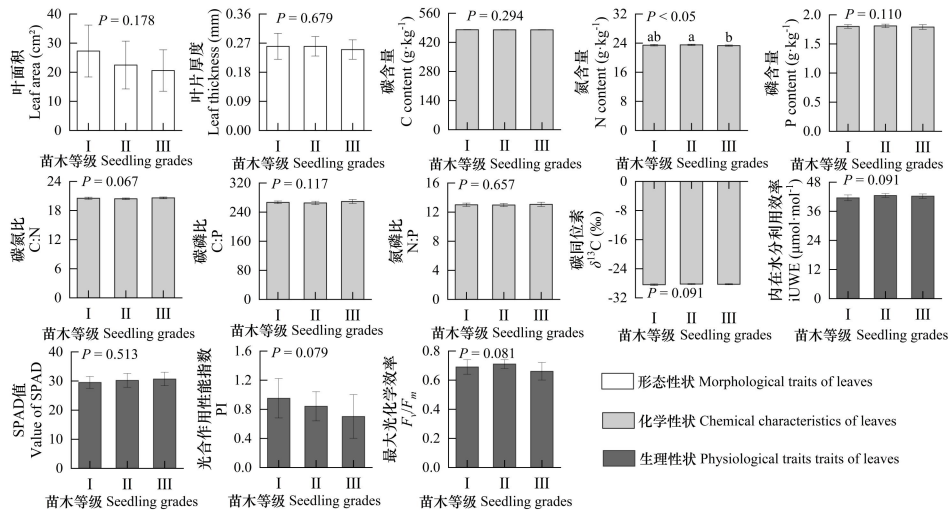
$P_{1.0}$  denotes the significance of the difference between the slopes in the standardized major axis estimation and the theoretical value of 1.0.

图 1 苗木的异速生长特征

Fig. 1 Allometric growth characteristics of seedlings

## 2.2 叶片的功能性状

叶片形态性状中，不同等级苗木叶面积和叶片厚度的数值区间分别为 20.57~27.27 cm<sup>2</sup> 和 0.25~0.26 mm 且均表现为I级苗木的数值高于II级和III级。叶片化学性状，不同等级苗木的 C 含量、N 含量、P 含量、C:N、C:P、N:P 和  $\delta^{13}\text{C}$  的值分别达 480.26~480.80 g·kg<sup>-1</sup>、23.32~23.52 g·kg<sup>-1</sup>、1.79~1.81 g·kg<sup>-1</sup>、20.42~20.60、265.01~269.05、12.97~13.06 和 -28.40‰~-28.23‰。其中，仅 N 含量呈现显著差异，表现为II级苗木的 N 含量显著高于III级( $P < 0.05$ )。叶片 N:P < 14，即该研究中红豆树植物生长更易 N 限制。叶片生理性状中，不同等级苗木之间的内在水分利用效率(41.54~42.50  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ )、SPAD 值(29.48~30.66)、光合作用性能指数(0.70~0.95)和最大光化学效率(0.66~0.71)均未表现出明显差异(图 2)。综上认为，不同等级红豆树苗木之间的差异主要体现在 N 含量，大部分叶的功能性状特征无明显差异。



不同小写字母表示统计分析结果在 $P < 0.05$ 水平显著。

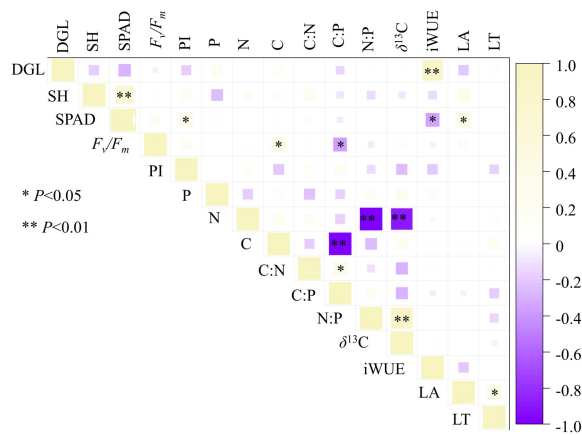
Different lowercase letters indicate that the results of statistical analysis are significant at the  $P < 0.05$  level.

图 2 植物叶片的功能性状

Fig. 2 Functional traits of plant leaves

### 2.3 苗木生长和叶片功能性状的关系

相关性分析结果表明，DGL和iWUE之间呈极显著正相关关系( $P < 0.01$ )，这种相关关系也于SH和SPAD值之间发现( $P < 0.01$ )。SPAD值分别和PI及LA之间则是显著正相关( $P < 0.05$ )， $F_v/F_m$ 和C含量、LA和LT均呈现显著正相关关系( $P < 0.05$ )。不同的是，N含量和 $\delta^{13}C$ 、N含量和N:P、C含量和C:P则均为极显著负相关关系( $P < 0.01$ )，SPAD和iWUE、 $F_v/F_m$ 和C:P则均是显著负相关( $P < 0.05$ )；图3)。



DGL和SH分别表示苗木的地径和苗高；SPAD值是表征叶片中叶绿素含量的指标； $F_v/F_m$ 为PS II的最大光化学效率；PI是光合作用性能指数；C:N，C:P，N:P则为叶片C、N和P含量的比值； $\delta^{13}C$ 为植物叶片的碳同位素值；iWUE则是植物的内在水分利用效率；LA为叶面积；LT叶片厚度。

DGL and SH denote the diameter at ground level and seedling height, respectively; the SPAD value serves as a crucial parameter for quantifying chlorophyll content in leaves;  $F_v/F_m$  represents the maximum photochemical efficiency of photosystem II (PS II); PI is the photosynthetic performance index; C:N, C:P, and N:P refer to the ratios of C, N, and P contents in leaves;  $\delta^{13}C$  indicates the carbon isotope value of plant leaves; iWUE stands for

the intrinsic water use efficiency of plants; LA and LT represent leaf area and leaf thickness, respectively.

### 图3 苗木生长和叶片功能性状特征的相关性

Fig. 3 The correlations between seedling growth and leaf functional traits

## 3 讨论与结论

### 3.1 红豆树不同等级苗木异速生长机制

地径和苗高的异速生长关系反映了环境压力下树木在垂直和径向生长的权衡,是植物自身遗传性状和环境因子作用的结果(王丹等, 2021)。本研究中不同等级红豆树苗木之间的地径和苗高的生长均为异速生长模式。这与陈诗等(2023)的研究结果不同,其原因可能是树种特性和环境异质性等导致(王丹等, 2021)。不同苗木具有独特遗传特性,决定了其基本生长模式和异速生长规律,速生树种苗木具有较快生长速度和特定生长比例关系,而慢生树种苗木,生长则较为缓慢且各部分生长协调也不同(朱苗苗等, 2022)。环境异质性,如光照、水分和土壤养分等亦会影响个体的大小从而影响其生长模式(Dinnage et al., 2019)。本研究中,红豆树苗木异速生长斜率 1.62(高度增长快于地径),说明光合产物分配中,纵向生长(高度)的权重高于径向生长(茎干加粗),这体现了红豆树苗木优先纵向生长以抢占光照和空间资源资源分配机制。其原因可能该研究地处喀斯特岩溶地貌生境,该生境具有土壤浅薄和岩石裸露等特点,其光照分布不均,植物生长受光照限制明显(熊玲等, 2024; 蒋超尤等, 2025)。不同植物在资源获取和利用上存在权衡策略(Wright et al., 2004),红豆树优先纵向生长的策略,可能是对喀斯特地貌生境下,为满足苗木生长需求,对外界环境综合适应的结果。高等级苗木具有更发达根系和更粗壮茎干,其地上和地下部分生长协调复杂,可能会优先将光合产物分配到茎干加粗和高度生长上,以竞争更多光照资源,但同时也会保证根系有足够生长,以维持水分和养分吸收。而低等级苗木由于自身营养储备不足和生长环境受限,生长缓慢,在异速生长方面,可能会出现根系生长相对地上部分更为缓慢情况,或者地上部分叶片生长稀疏,不能有效地进行光合作用,从而影响整体生长发育(刘瑶等, 2024)。也有研究指出:植物不同林龄阶段,异速生长关系不同,即异速生长关系会随树木的发育而改变,由于植物对光资源利用的原因,随着林龄增加,地径生长呈先减后增的模式(王丹等, 2021),该研究未观测红豆树的不同阶段的苗木异速生长关系,可在以后研究中进一步的深入。

### 3.2 红豆树的叶片功能性状和环境适应机制

叶片形态性状主要包括叶片大小、形状、叶片表面附属结构特征等叶片属性(张自琰等, 2021)。该研究中仅测定红豆树幼苗的叶面积(20.57~27.27 cm<sup>2</sup>)和叶片厚度(0.25~0.26 mm),前者数值接近于陈焕伟等对于红豆树的研究结果叶面积(23.56 cm<sup>2</sup>),但叶片厚度偏薄(0.4 mm)。造成研究结果异同的原因可能是叶面积和叶片厚度等性状表现型受外界环境影响,不同环境条件下光照、温度、水分等,相同性状会有显著差异(张自琰等, 2021)。

植物对环境的适应和自身遗传结构在适应环境过程中的改变可通过生长和性状表达

(Pigliucci et al., 2006)。植物叶片的营养元素含量反映了植物对环境养分状况的适应情况(Ma et al., 2015), C、N、P 作为构成植物细胞结构以及维持其功能的关键生命元素, 植物叶片元素特征与自身结构特性以及所处环境存在紧密联系(Sardans et al., 2012)。该研究中红豆树的叶片 C(480.26~480.80 g·kg<sup>-1</sup>)含量高于中国植物叶片 C(436.8 g·kg<sup>-1</sup>)和全球陆生植物叶 C(464 g·kg<sup>-1</sup>)的平均含量(Elser et al., 2000; Tang et al., 2018); P(1.79~1.81 g·kg<sup>-1</sup>)含量高于中国植物叶片 P(1.21 g·kg<sup>-1</sup>)平均含量(Tang et al., 2018), 但低于全球植物叶片 P(1.99 g·kg<sup>-1</sup>)平均含量(Elser et al., 2000), N(23.32~23.52 g·kg<sup>-1</sup>)含量则是高于中国植物叶片(18.60 g·kg<sup>-1</sup>)和全球植物叶片(20.60 g·kg<sup>-1</sup>)的平均含量(Elser et al., 2000; Han et al., 2005)。叶片 C:N(20.42~20.60)接近于全球平均叶片 C:N(22.50), C:P(265.01~269.05)则低于全球平均叶片 C:P(469.16)的值(Han et al., 2005)。叶片 N:P 值的区间为 12.97~13.06, 高于全球植物叶片 N:P(12.7)平均值(Reich and Oleksyn, 2004; Han et al., 2005)。此外, 该研究中红豆树植物生长更易 N 限制(Chapin et al., 2011)。该研究中 $\delta^{13}\text{C}$ (-28.40‰~-28.23‰)的值在陆地 C3 植物的 $\delta^{13}\text{C}$  值范围-20‰至-37‰区间之间(Kohn, 2010), 基于 $\delta^{13}\text{C}$  值计算的内在水分利用效率 iWUE 可作为水分利用和抗旱特性客观评价指标之一(Pan et al., 2024)。红豆树的内在水分利用效率为 41.54~42.50  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ (图 2), 其数值低于已有研究中阔叶乔木(59.79  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ )的平均值(蔡锦枫等, 2024), 表征红豆树的内在水分利用效率不高, 其深层原因有待进一步研究揭示, 结合其受苗木生长氮的限制性质分析, 未来研究需结合遗传改良(筛选高内在水分利用家系)和生境优化(增施氮肥), 提升其野外回归的成功率。

叶片生理性状中, SPAD 值越高, 表明叶片中叶绿素含量越高, 叶片捕获光能的能力越强, 有助于提高光合作用整体效率, 促进二氧化碳固定和有机物合成(Xiong et al., 2015)。本研究中红豆树叶片的 SPAD 值为 29.48~30.66, 这低于已有研究报告中苗木 SPAD(36.72)的值(陈灼康等, 2023), 其原因是树种不同, 其 SPAD 的值不同且生长环境以及生长阶段不同, 其 SPAD 值亦有所差异, 如在光照充足、土壤肥力良好环境中, 其叶片 SPAD 值可能会更高, 反之则可能会偏低。此外, 幼叶 SPAD 值通常比成熟叶低, 随着叶片生长发育, SPAD 值会逐渐升高并趋于稳定。 $F_v/F_m$  是光系统 PS II 的最大光化学量子产量, 其数值反映了 PS II 反应中心潜在的最大光化学效率(Materán et al., 2015)。光合作用性能指数 PI 较高的叶片通常具有更合理叶绿体结构和色素分布, 能更有效地捕获光能, 叶绿素 a 和叶绿素 b 的比例适宜, 有利于在不同波长的光下进行光吸收, 为光合作用提供充足的能量来源(Rodríguez et al., 2023)。本研究中 PI 和  $F_v/F_m$  之间呈现正相关关系, 这与已有研究报告结果类似, 即 PI 和  $F_v/F_m$  之间存在正相关关系(Sun and Wang, 2018; Yue et al., 2023)。

综合红豆树的叶片功能性状组合来看, 参考全球叶片经济谱型(Wright et al., 2004)数据, 其叶经济谱偏向于“快速回报”(高氮含量、薄叶片、低水分利用效率)策略, 这可能与喀斯特生境的光资源波动及豆科固氮能力协同进化相关, 有待于进一步研究证实。

### 3.3 苗木生长与叶片功能性状的相关性

该研究中，地径和内在水分利用效率之间呈极显著正相关关系，苗高则是和SPAD值之间显著正相关。李峰卿等(2018)研究结果表明，红豆树苗木(*Ormosia hosiei*)各性状间相关性分析结果中，与苗高相比，地径与苗木叶片性状指标关系更为密切，不同的是该研究中未呈现类似的效应。此外，研究还指出红豆树幼苗地径生长受植株光合面积和根系生长双重制约，而苗高受根系生长影响更明显(任文玲等，2023)，也有研究认为植物苗高亦受植株光合面积和根系生长的双重影响(张群芳等，2015)。该研究并未深入探讨根系和光合对苗木的具体影响机制，可在以后研究中深入探索。也有研究中表明：红豆树偏爱中性和微酸性土壤，栽植宜选择土层深厚肥沃、水分充足无积水立地(楚秀丽等，2021)，后续研究中可结合土壤性质等探讨其对于野外回归苗木的定居的影响效应。

该研究仅研究了宏观环境(喀斯特地貌、亚热带季风气候、海拔和坡向等)下红豆树的生态适应策略及其迁地保护。首先，该研究揭示了红豆树苗木资源分配策略(异速生长模式，优先纵向生长)，在野外回归造林时，可优选光照竞争较弱或空间充裕的生境(如半阳坡、疏林间隙)，匹配其纵向生长的资源需求，减少因光照不足对生长的限制。然后，揭示了其苗木生长受氮素限制，迁地保护中针对性加强氮肥管理，如施加适量速效氮肥(结合豆科植物可能的根瘤菌共生特性，可配合接种高效固氮菌)，以缓解氮限制，促进苗木生长。最后，研究发现红豆树内在水分利用效率较低，迁地保护实践需选择水分条件稳定(如土壤含水量适中、无季节性严重干旱)的生境，避免在极端干旱或排水不良的区域造林；同时，可通过覆盖保墒等措施维持土壤水分，弥补其低水分利用效率的不足。此外，以后研究可结合遗传改良(筛选高内在水分利用家系)和生境优化(增施氮肥)，提升其野外回归的成功率。但要全面揭示红豆树的生态适应策略及其迁地保护机制，需在现有研究基础上补充关键环境因子数据，并结合多维度的分析框架，如土壤理化性质的数据(养分有效性和理化性质)、气候因子(光照、水分和温度)、生物互作因子(作为豆科植物，红豆树可能与根瘤菌共生，补充根瘤菌多样性、固氮活性)，基于环境因子与植物性状的适配性分析，能为迁地保护提供“生境精准筛选-养分靶向调控-群落优化配置”的综合方案，提升野外回归成功率。

## 参考文献：

- AIBA SI, KOHYAMA T, 1996. Tree species stratification in relation to allometry and demography in a warm-temperate rain forest [J]. *Journal of Ecology*, 84(2): 207-218.
- CAI JF, XUE ZJ, HUANG KX, et al., 2024. Changes in stable carbon isotope composition and intrinsic water use efficiency of plants along an altitude gradient in the Meili Snow Mountain [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 43(6): 1558-1565. [蔡锦枫, 薛子静, 黄康祥, 等, 2024. 梅里雪山植物稳定碳同位素组成及其内在水分利用效率随海拔梯度的变化 [J]. *生态学杂志*, 43(6): 1558-1565.]
- CHAPIN FS, MATSON PA, VITOUSEK PM, et al., 2011. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*, Second edition. ed [M]. New York Dordrecht Heidelberg London: Springer: 229-296.
- CHEN S, CHEN L, TANG JR, et al., 2018. Biomass allocation and allometric growth of *Pinus*

- yunnanensis* seedlings of different classes [J]. Journal of Sichuan Agricultural University, 41(2): 209-216. [陈诗, 陈林, 唐军荣, 等, 2018. 云南松不同等级苗木的生物量分配及其异速生长 [J]. 四川农业大学学报, 41(2): 209-216.]
- CHEN ZK, MO LJ, HUANG QL, et al. 2023. Effects of different light intensities on the growth and light adaptation of endangered species *Firmiana danxiaensis* [J]. Forestry and Environmental Science, 39(4): 76-80. [陈灼康, 莫罗坚, 黄倩琳, 等, 2023. 不同光照强度对濒危植物丹霞梧桐的生长及光适应研究 [J]. 林业与环境科学, 39(4): 76-80.]
- CHEN HW, JI JY, YE LY, et al., 2025. Analysis of growth and leaf morphological variation of *Ormosia hosiei* from different origins and selection of excellent strains [J]. Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology, 45(1): 73-81. [陈焕伟, 季景勇, 叶琳燕, 等, 2025. 不同产地红豆树家系生长与叶形性状变异分析与优良家系选择 [J]. 浙江林业科技, 45(1): 73-81.]
- CHU XL, FU YR, YAN W, 2021. Genetic conservation for rear plant of *Ormosia hosiei* and research progress in its fine silviculture [J]. Chinese Wild Plant Resources, 40(10): 61-65. [楚秀丽, 付艳茹, 严巍, 2021. 珍稀植物红豆树资源保育及精细化培育研究进展 [J]. 中国野生植物资源, 40(10): 61-65.]
- DINNAGE R, SIMONSEN AK, BARRETT LG, et al., 2019. Larger plants promote a greater diversity of symbiotic nitrogen - fixing soil bacteria associated with an australian endemic legume [J]. Journal of Ecology, 107(2): 977-991.
- ELSER JJ, STERNER RW, GOROKHOVA E, et al., 2000. Biological stoichiometry from genes to ecosystems [J]. Ecology Letters, 3(6): 540-550.
- ENQUIST BJ, NIKLAS KJ, 2002. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants [J]. Science, 295(5559): 1517-1520.
- FENG XH, 1998. Long-term  $c_i/c_a$  response of trees in western North America to atmospheric CO<sub>2</sub> concentration derived from carbon isotope chronologies [J]. Oecologia, 117(1): 19-25.
- GODEFROID S, PIAZZA C, ROSSI G, et al., 2011. How successful are plant species reintroductions? [J]. Biological Conservation, 144(2): 672-682.
- GOULD SJ, 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny [J]. Biological Reviews, 41(4): 587-638.
- GUI P, WEI XL, TIAN YF, et al., 2018. Study on factors influencing initial culture of stem segments of precious *Ormosia hosie* [J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 31(4): 842-848. [桂平, 韦小丽, 田雨风, 等, 2018. 珍稀树种红豆树茎段启动培养的影响因素 [J]. 西南农业学报, 31(4): 842-848.]
- HAN H, LUO CN, WEI XL, et al., 2020. Responses of growth and physiological of *Ormosia hosiei* young tree to different lithological soils [J]. Northern Horticulture, (13): 59-65. [韩豪, 罗长能, 韦小丽, 等, 2020. 红豆树幼树生长和生理对不同岩性土壤的响应 [J]. 北方园

艺, (13): 59-65.]

HAN SH, DING Y, CHEN QZ, et al., 2021. Isolation and identification of the pathogen causing *Ormosia hosiei* branch blight [J]. Journal of Forest and Environment, 41(5): 554-560. [韩森汇, 丁奕, 陈全助, 等, 2021. 鄂西红豆枝干枯萎病原菌分离与鉴定 [J]. 森林与环境学报, 41(5): 554-560.]

HAN WX, FANG JY, GUO DL, et al., 2005. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China [J]. New Phytologist, 168(2): 377-385.

HE GR, ZHANG WC, HE BZ, et al., 2017. Aseptic germination of *Ormosia hosiei* [J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition), 46(6): 623-629. [何官榕, 张文春, 何碧珠, 等, 2017. 鄂西红豆树种子的无菌萌发 [J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 46(6): 623-629.]

JIANG CY, LI FQ, LI ML, et al., 2025. Comparison on biological communities between karst and non-karst forests in Yachang, Guangxi [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 36(3): 791-801. [蒋超尤, 李富祺, 李梦莉, 等, 2025. 广西雅长喀斯特林和非喀斯特林生物群落比较[J]. 应用生态学报, 36(3): 791-801.]

KOHN MJ, 2010. Carbon isotope compositions of terrestrial C3 plants as indicators of (paleo)ecology and (paleo)climate [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 107(46): 19691-19695.

LI FQ, ZHOU ZC, CHU XL, et al., 2018. Analysis of genetic diversity among progenies from plus trees of *Ormosia hosiei* and its correlation with growth [J]. Forest Research, 31(1): 42-50. [李峰卿, 周志春, 楚秀丽, 等, 2018. 红豆树优树子代遗传多样性及与生长相关性分析 [J]. 林业科学研究, 31(1): 42-50.]

LI FQ, ZHOU ZC, XIE YJ, 2017. Genetic diversity and genetic differentiation of different populations of *Ormosia hosiei* in three watersheds [J]. Molecular Plant Breeding, 15(10): 4263-4274. [李峰卿, 周志春, 谢耀坚, 2017. 3 个小流域红豆树天然居群的遗传多样性和遗传分化 [J]. 分子植物育种, 15(10): 4263-4274.]

LI Y, LIU CC, SACK L, et al., 2022. Leaf trait network architecture shifts with species - richness and climate across forests at continental scale [J]. Ecology Letters, 25(6): 1442-1457.

LIU Y, ZHONG QL, XU CB, et al., 2024. Relationship between fine root functional traits and rhizosphere microenvironment of *Machilus pauhoi* at different sizes [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 48(6): 744-759. [刘瑶, 钟全林, 徐朝斌, 等, 2024. 不同大小刨花楠细根功能性状与根际微环境关系 [J]. 植物生态学报, 48(6): 744-759.]

MA XH, SONG LL, YU WW, et al. 2015. Growth, physiological, and biochemical responses of *camptotheca acuminata* seedlings to different light environments [J]. Frontiers in Plant Science, 6: 321.

MATERÁN ME, SÁEZ PL, SÁNCHEZ-OLATE M, et al., 2015. Photochemical efficiency during

- the establishment and consolidation phases of in vitro pinus radiata micrograft made from scions of different ontogenetic age [J]. American Journal of Plant Sciences, 6(1): 228-239.
- MATHIAS JM, HUDIBURG TW, 2022. isocalcR: An R package to streamline and standardize stable isotope calculations in ecological research [J]. Global Change Biology, 28(24): 7428-7436.
- NIKLAS K, 1995. Size-dependent allometry of tree height, diameter and trunk-taper [J]. Annals of Botany, 75(3): 217-227.
- PAN SN, WANG X, YAN ZB, et al., 2024. Leaf stomatal configuration and photosynthetic traits jointly affect leaf water use efficiency in forests along climate gradients [J]. New Phytologist, 244(4): 1250-1262.
- PAN Y, CIERAAD E, ARMSTRONG J, et al., 2020. Global patterns of the leaf economics spectrum in wetlands [J]. Nature Communications, 11: 4519.
- PIGLIUCCI M, MURREN CJ, SCHLICHTING CD, 2006. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation [J]. Journal of Experimental Biology, 209(12): 2362-2367.
- QIU HJ, SUN JJ, XU D, et al., 2020. The distribution dynamics of *Ormosia hosiei* under different climate change scenarios since the Last Glacial Maximum [J]. Acta Ecologica Sinica, 40(9): 3016-3026. [邱浩杰, 孙杰杰, 徐达, 等, 2020. 末次盛冰期以来红豆树在不同气候变化情景下的分布动态 [J]. 生态学报, 40(9): 3016-3026.]
- QIU YT, SHI Y, XU HY, et al., 2018. Flavonoids from the twigs of *Ormosia hosiei* and their anti-fungal activities [J]. Natural Product Research and Development, 30(12): 2056-2062. [邱亚铁, 石妍, 徐会有, 等, 2018. 红豆树茎枝中黄酮类成分及其抑菌活性研究 [J]. 天然产物研究与开发, 30(12): 2056-2062.]
- REICH P B, OLEKSYN J. 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 101(30): 11001-11006.
- REN H, JIAN SG, LIU HX, et al., 2014. Advances in the reintroduction of rare and endangered wild plant species [J]. Science China Life Sciences, 57(6): 603-609.
- REN WL, LUO S, SHI FH, et al., 2023. Effects of bud-seedling root pruning of *Ormosia hosiei* Hemsl. et Wils. on seedling growth [J]. Journal of Northeast Forestry University, 51(5): 20-25. [任文玲, 罗帅, 史锋厚, 等, 2023. 芽苗切根处理对红豆树苗木生长的影响 [J]. 东北林业大学学报, 51(5): 20-25.]
- RODRÍGUEZ AA, VILAS JM, SARTORE GD, et al., 2023. Field and genetic evidence support the photosynthetic performance index (PIABS) as an indicator of rice grain yield [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 201: 107897.
- RUI WY, TIAN YL, ZHANG JL, et al., 2012. Effect of drought stress on photosynthetic characteristic of six tree species [J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition), 36(1): 68-72. [芮雯奕, 田云录, 张纪林, 等, 2012. 干旱胁迫对 6 个树种叶片光

- 合特性的影响 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 36(1): 68-72.]
- SARDANS J, RIVAS-UBACH A, PEÑUELAS J, 2012. The elemental stoichiometry of aquatic and terrestrial ecosystems and its relationships with organismic lifestyle and ecosystem structure and function: a review and perspectives [J]. *Biogeochemistry* 111(1): 1-39.
- STOCKER BD, WANG H, SMITH NG, et al., 2020. P-model v1.0: an optimality-based light use efficiency model for simulating ecosystem gross primary production [J]. *Geoscientific Model Development*, 13(3): 1545-1581.
- SUN DB, WANG QS, 2018. Linear relationships between photosynthetic rate and photochemical energy expressed by  $PAR \times F_v/F_m$  [J]. *American Journal of Plant Sciences*, 9(2): 125-138.
- TANG LZ, 2013. Study on the breeding techniques and height annual growth Rhythm of *Ormosia hosiei* seedlings [J]. *Journal of Fujian Forestry Science and Technology*, 40(3): 128-130. [汤良智, 2013. 鄂西红豆树育苗技术及苗高生长规律研究 [J]. *福建林业科技*, 40(3): 128-130.]
- TANG S, DAWSON HR, SILVA L CR, et al., 2022. Atmospheric factors outweigh species traits and soil properties in explaining spatiotemporal variation in water-use efficiency of tropical and subtropical forest species [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 323: 109056.
- TANG ZY, XU WT, ZHOU GY, et al., 2018. Patterns of plant carbon, nitrogen, and phosphorus concentration in relation to productivity in China's terrestrial ecosystems [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(16): 4033-4038.
- WANG D, LI YQ, SUN JW, et al., 2021. The allometry growth of *Pinus yunnanensis* seedlings from different families [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 41(6): 965-973. [王丹, 李亚麒, 孙继伟, 等, 2021. 不同家系云南松苗木生长的异速现象 [J]. *植物研究*, 41(6): 965-973.]
- WANG MB, WEI XL, WEI Y, et al., 2024. Population structure and number dynamic characteristics of endangered plant *Ormosia hosiei* in Sichuan and Guizhou provinces, China [J]. *Guihaia*, 44(1): 179-192. [王明彬, 韦小丽, 韦忆, 等, 2024. 川黔地区濒危植物红豆树种群结构与数量动态特征 [J]. *广西植物*, 44(1): 179-192.]
- WANG XD, LIU P, LIU MJ, et al., 2018. Biology and ecology research status of *Ormosia* species in China [J]. *Plant Science Journal*, 36(3): 440-451. [王小东, 刘鹏, 刘美娟, 等, 2018. 中国红豆属植物生物与生态学特征研究现状 [J]. *植物科学学报*, 36(3): 440-451.]
- WARTON D I, DUURSMA R A, FALSTER D S, et al., 2012. Smatr 3-an R package for estimation and inference about allometric lines [J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2): 257-259.
- WEINER J, THOMAS SC, 1992. Competition and allometry in three species of annual plants [J]. *Ecology*, 73(2): 648-656.
- WRIGHT IJ, GROOM PK, LAMONT BB, 2004. Leaf traits relationships in Australian plant species [J]. *Functional Plant Biology*, 31(5): 551-558.
- WRIGHT IJ, REICH PB, WESTOBY M, et al., 2004. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 428(6985): 821-827.

- XIAO YH, FU ZG, XU H, et al., 2022. Effects of urbanization on leaf functional traits of different functional groups in Pearl River Delta [J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 31(9): 1783-1793. [肖以华, 付志高, 许涵, 等, 2022. 城市化对珠江三角洲不同功能群植物叶片功能性状的影响 [J]. *生态环境学报*, 31(9): 1783-1793.]
- XIONG DL, CHEN J, YU TT, et al., 2015. SPAD-based leaf nitrogen estimation is impacted by environmental factors and crop leaf characteristics [J]. *Scientific Reports*, 5: 13389.
- XIONG L, LONG CL, LIANG S, et al., 2024. Response of leaf functional traits of woody plants to soil characteristics in karst forests [J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 32(3) : 310-318. [熊玲, 龙翠玲, 梁盛, 等, 2024. 喀斯特森林木本植物叶片功能性状对土壤特性的响应 [J]. *热带亚热带植物学报*, 32(3): 310-318.]
- YUE XL, LIU XF, FANG SZ, 2023. Influence of nitrogen and phosphorus additions on parameters of photosynthesis and chlorophyll fluorescence in cyclocarya paliurus seedlings [J]. *Photosynthetica*, 61(3): 318-327.
- ZHANG QF, PENG PH, WANG J, et al., 2015. Quantitative characteristics of *Ormosia hosiei* under different disturbance levels [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 35(5): 735-740. [张群芳, 彭培好, 王娟, 等, 2015. 不同干扰条件下红豆树种群数量特征的比较 [J]. *植物研究*, 35(5): 735-740.]
- ZHANG W, LIU WC, XU MP, et al., 2019. Response of forest growth to C:N:P stoichiometry in plants and soils during robinia pseudoacacia afforestation on the loess plateau, china [J]. *Geoderma*, 337(1): 280-289.
- ZHANG ZY, JIN GZ, LIU ZL, 2021. Effects of needle age on leaf traits and their correlations of *Pinus koraiensis* across different regions [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45(3): 253-264. [张自琰, 金光泽, 刘志理, 2021. 不同区域针叶年龄对红松叶性状及相关关系的影响 [J]. *植物生态学报*, 45(3): 253-264.]
- ZHOU HM, PENG H, CHENG XR, et al., 2022. Bacterial community structure and diversity in soils of different forest ages in *Ormosia hosiei* forest [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 50(7): 66-70. [周红敏, 彭辉, 成向荣, 等, 2022. 不同林龄红豆树土壤细菌群落 [J]. *东北林业大学学报*, 50(7): 66-70.]
- ZHU MM, ZHU QG, LI B, et al., 2022. Research progress of allometric growth relationship among plant components [J]. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 28(2): 36-39. [朱苗苗, 朱强根, 李波, 等, 2022. 植物构件间异速生长关系研究进展 [J]. *安徽农学通报*, 28(2): 36-39.]
- ZHU M, LU XY, WEI XL, 2024. Research on fertilization formula for seedlings of rare species *Ormosia hosiei* [J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 44(10): 74-83. [朱敏, 陆欣远, 韦小丽, 2024. 珍稀树种红豆树幼苗配方施肥研究 [J]. *中南林业科技大学学报*, 44(10): 74-83.]