



云南松及林下主要灌木叶功能性状对 林分退化的响应

师睿^{1,2}, 李玮¹, 彭长青³, 冯德枫^{4,5,6**}

(1. 云南大学生态与环境学院 云南省高原山地生态与退化环境修复重点实验室, 云南昆明 650091; 2. 云南大学国际河流与生态安全研究院, 云南昆明 650091; 3. 楚雄市林业局白依河林场, 云南楚雄 675000; 4. 中国林业科学研究院高原林业研究所, 云南昆明 650233; 5. 云南元谋干热河谷生态系统国家定位观测研究站, 云南元谋干热河谷荒漠综合治理国家长期研究基地, 云南昆明 650233; 6. 林业资源高效生产全国重点实验室, 北京 100091)

摘要: 研究不同云南松林分下灌木叶片功能性状差异, 探讨林下灌木对林分退化的适应策略, 可以为滇中地区云南松林的林下植被更新和恢复提供科学依据. 以云南松及3种林下常见灌木为研究对象, 分析了6个叶片性状在退化林分与对照林分间的差异, 揭示林下植物适应林分生境变化的生态策略. 结果表明, 叶面积(LA)、叶厚度(LT)、比叶面积(SLA)、叶干物质含量(LDMC)、叶密度(LD)、叶干重(LW)在不同物种间均具有显著差异($P < 0.05$). 除LA、LD外, 其他性状指标均在不同林分间存在显著差异($P < 0.05$), 这表明物种类型、退化阶段及其交互作用显著影响云南松林分的叶片功能性状. 随着林分退化, 云南松针叶具有较小的LT和较大的LD, 矮杨梅叶片具有较大的LT、LW、LDMC、LD以及较小的SLA值, 油茶叶片具有较大的LT和LW及较小的LA和SLA值, 而豆梨则具有较大的LT和LDMC以及较小的LA和LW等功能特征来适应环境. 研究阐述了云南松林分退化过程中林下植物叶片功能性状适应策略, 能为云南松林生态恢复过程中潜在乡土物种筛选提供一定的科学依据和基础.

关键词: 云南松; 林分退化; 林下灌木; 叶片功能性状

中图分类号: Q945.79 **文献标志码:** A **文章编号:** 0258-7971(2024)02-0355-11

植物功能性状是指影响植物定植、存活、生长和繁殖的一系列功能属性, 反映着植物对环境变化的响应和适应过程^[1]. 植物叶片的性状变异与其生长和资源利用等生态过程密切相关^[2]. 例如, 植物具有较大叶片面积和较高的比叶面积, 其对获取光和二氧化碳等环境资源的能力较强^[3], 有助于植物的光合作用和物质生产^[4]. 叶片较厚会阻碍光资源吸收和水分散失, 而叶片变薄则是植物适应弱光环境的重要性状^[5-6]. 具有较高叶干重和干物质含量的植物则对环境资源利用效率和环境胁迫的抵抗能力较高^[7]. 这些研究表明, 植物叶片的面积、干重、比叶面积、干物质含量、厚度和密度等功能性状指标能较好反映不同环境下植物对光、水分和养分等资源的获取与利用^[8], 因而基于叶片功能性状研

究胁迫和退化生境中植物的适应机制是恢复生态学的重要研究内容^[9]. 植物群落对土地退化的响应主要表现在物种组成及其功能性状转变方面. 一般而言, 森林和草地退化过程中土壤养分、水分以及光照条件等环境资源的可利用性会发生剧烈变化^[10], 导致植物群落优势种类的生活型会从阴生型逐渐转变为阳生型, 也会通过减小比叶面积与增加叶厚度及干物质含量^[11], 避免强光辐射、防止水分蒸腾散失^[12], 从而提高植物的资源利用效率和抵御环境胁迫的能力^[13]. 例如, 气候变化和人为干扰导致的滇西北草地退化过程中, 土壤容重加剧而湿度减小, 使草本植物的高度、生物量、叶片长度与长宽比逐渐减小^[14]. 大兴安岭地区森林退化显著改变叶片C:N:P计量比, 可以较好地反映该过程中植物

收稿日期: 2022-06-05; 接受日期: 2023-02-16; 网络出版日期: 2023-05-20

基金项目: 国家自然科学基金(32101594).

作者简介: 师睿(1997-), 女, 云南人, 硕士生, 主要研究植物功能性状. E-mail: 1648957569@qq.com.

** 通信作者: 冯德枫(1987-), 男, 四川人, 博士, 副研究员, 主要研究恢复生态学. E-mail: fengdf@caf.ac.cn.

氮限制的转变情况^[15]。喀斯特地貌中植物叶片 SPAD 值在不同退化森林间存在显著差异,是适应生境条件变化的关键特征,其变异特征与喀斯特森林结构和功能退化密切相关^[16]。大量的森林和草地退化过程中的植物功能性状研究主要关注不同退化程度上不同物种间的功能性状差异,然而对能够在各个退化阶段均能存活的共有物种的功能性状适应机制研究则相对缺乏。另外,这些在林地退化各阶段均能存活的林下木本种类,其对生境退化具有较强的忍耐和适应性。因此,开展退化过程中的植物叶片功能性状变异特征研究,可以揭示该过程中共有林下物种的生态适应策略与机制,是森林恢复过程中潜在乡土物种筛选的重要理论基础^[17-19]。

云南松(*Pinus yunnanensis*)林是中国西南地区主要的人工植被之一,其耐干旱和土壤贫瘠,具有良好的水土保持功能^[20]。云南松纯林的林分密度较大且结构单一,其对环境变化的抗干扰能力较低^[21]。采伐后人工恢复措施不当会限制云南松林分发育,高强度频繁的人类活动(放牧和采菌)以及区域干旱化和火烧等干扰因素进一步加剧林地水土流失,导致土壤养分下降^[22]。林地土壤退化反过来又抑制林木生长,降低生物多样性,导致云南松林分逐渐衰退^[23]。目前,针对云南松退化林分的研究多聚焦于乔木层的群落动态和结构调控及生态功能提升与恢复技术等方面^[24-25],缺乏关注林下植被在该过程中的响应变化。针叶人工林中林下植被在维持生物多样性、促进养分循环、提高水土保持能力和增强系统稳定性等方面具有重要生态功能^[26-28]。另外,基于植物功能性状变异可以为生态恢复提供理论指导,是筛选退化林分林下植被恢复潜在目标物种的重要研究手段^[19,29]。因此,本研究选择不同林分状况(退化 vs. 生长良好)下均能长期保存和生长的 3 种林下灌木以及云南松为研究对象,通过分析叶片的功能性状(包括叶厚度、叶面积、叶干重、叶干物质、比叶面积以及叶密度)对林分退化的响应,试图阐明常见共存林下灌木在云南松林分退化过程中的适应性及其策略,为西南地区云南松低效和退化人工林的生态功能恢复与提升提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况 研究区域位于楚雄市白依河国有林场,该地气候属于典型的北亚热带气候,年

平均气温为 16.5 ℃,年平均降水量约为 844 mm,土壤以红壤为主,地带性植被为半湿润常绿阔叶林。该林场的天然植被主要以高山栲(*Castanopsis delavayi*)和滇青冈(*Cyclobalanopsis glaucooides*)为主的半湿润常绿阔叶林和云南松天然林,人工植被则主要有云南松林、旱冬瓜(*Alnus nepalensis*)林、黑荆树(*Acacia mearnsii*)林、栓皮栎(*Quercus variabilis*)林、松栎混交林以及核桃人工林等,其中主要的灌木种类有矮杨梅(*Myrica rubra*)、豆梨(*Pyrus calleryana*)、油茶(*Camellia oleifera*)、马桑(*Coriaria nepalensis*)、金丝桃(*Hypericum monogynum*)等^[30]。

1.2 实验设计 通过对白依河林场内云南松人工林踏查,发现矮杨梅(*M. rubra*)、油茶(*C. oleifera*)、豆梨(*P. calleryana*)3种植物在不同的林分生长状况下均有大量分布,故将上述 3 种常见林下灌木以及林冠植物(云南松)作为研究对象。在白依河林场内林龄约 40 a 的云南松人工林中,依据林分结构与地表水土流失状况选择研究样地。以林下植被发育良好,林分郁闭(郁闭度约 0.86)的生长状况良好的云南松人工林作为对照(CK),其平均树高约 18 m,平均胸径约 54 cm。以林下植被覆盖度较低,地表存在明显水土流失状况的长势较差的稀疏状(郁闭度约 0.24)云南松人工林作为退化林分(DS),其平均树高约 12 m,平均胸径约 11 cm。在对照和退化林分中分别设置 3 个 20 m×20 m 的临时样地。在每个样地内,每个物种选择 3 个植株,从 4 个方向分别采集顶端 1 年生健康无明显病虫害的叶片,共计 15 片,迅速带回室内用于测定叶片的厚度(LT)、面积(LA)、干重(LW)、干物质含量(LDMC)、密度(LD)和比叶面积(SLA)等 6 个功能性状指标。

1.3 叶片功能性状测定 采集后的叶片用电子天平测量叶片鲜重,用千分尺厚度仪测定叶片厚度(LT),对叶片进行标记拍照,采用图形软件 Image J 编辑处理并测量叶片面积(LA)。回到室内,在水下剪去叶片的叶柄,然后将叶片放入水中,在 5 ℃ 的黑暗环境中储藏 12 h,取出后迅速用吸水纸粘去叶片表面的水分,在电子天平上称重得叶片饱和鲜重。经过上述测定的叶片放入恒温箱中 80 ℃ 下烘至恒重,用电子天平进行称重得叶干重(LM)。叶片性状测定方法详见 Comelissen 等^[4]。其中,叶干物质含量(LDMC)是叶片干重与叶片饱和鲜重的比

值, 比叶面积(SLA)是叶片面积与叶干重的比值, 叶密度(LD)是叶片干重与叶片体积的比值. 各性状的变异系数(coefficient of variation, CV)为其标准差与平均值的比值百分数(%). CV值越小, 表明性状差异越小, 性状越稳定.

1.4 统计方法 采用双因素方差分析(Two-way ANOVA)比较林分类型(退化林分 vs. 对照林分)和物种对叶片功能性状影响的显著性($P < 0.05$), 采用 LSD 进行多重比较. 采用 Pearson 法分析多个性状-性状间关系, 并以散点回归图呈现不同林地类型和植物种类间性状-性状关系的差别, 利用 PCA 分析呈现多个叶片功能性状间关系随林分类型的变化趋势. 实验数据采用 Excel 2016 和 SPSS 25.0 进行统计分析, 用 Origin 2022 完成相关制图.

2 结果与分析

2.1 不同林分及物种间的叶片功能性状差异 双因素方差分析结果表明, LT 和 LW 受到林分类型、物种及其两者间相互作用的显著影响($P < 0.01$), SLA 和 LDMC 仅受到林分类型和物种的显著影响($P < 0.01$), 而 LD 和 LA 则仅受物种的显著影响($P < 0.01$)(表 1).

云南松针叶的平均 LT 在对照林分和退化林分中分别为 0.53 mm 和 0.44 mm, 两者间存在显著差异($P < 0.05$). 矮杨梅、油茶和豆梨在退化林分中的平均 LT 分别为 0.41、0.60 mm 和 0.23 mm, 而在对照林分中分别为 0.28、0.38 mm 和 0.21mm, 且 3 种林下灌木的 LT 均在退化林分中表现为最高($P < 0.05$)[图 1(a)]. 相对于对照林分, 退化林分中 LA 显著较大的是油茶和豆梨($P < 0.05$)[图 1(b)], 退化林分中 LW 显著较高的是矮杨梅和油茶. 相对较低的是豆梨($P < 0.05$)[图 1(c)], 退化林分中 LDMC 显著较高的是矮杨梅和豆梨($P < 0.05$)[图 1(d)]. SLA 值显著较小的是矮杨梅和油茶($P < 0.05$)[图 1(e)], 退化林分中 LD 显著较高的是云南松和

矮杨梅($P < 0.05$)[图 1(f)].

相同林分下不同物种间叶功能性状也存在差异. 退化林分林下灌木中, 矮杨梅 LA 和 LDMC 最大. 油茶 LT 和 LW 最大, LDMC、SLA 和 LD 最小. 豆梨 SLA 和 LD 最大, 而 LT、LA 和 LW 最小. 对照林分中, 矮杨梅 LA、LDMC 和 SLA 最大, LT 最小. 油茶 LT 和 LW 最大, SLA 和 LD 最小. 豆梨 LD 最大, LT、LA、LW 和 LDMC 最小. 无论退化还是对照林分, 云南松针叶性状 CV 值最大和最小的分别是 LW 和 LT, 矮杨梅和油茶叶性状 CV 值最大和最小的分别是 LW 和 LDMC. 在退化林分中, 豆梨叶片性状 CV 值最大和最小的分别是 LA 和 LT, 而在对照林分中, 豆梨叶片性状 CV 值的最大和最小分别是 SLA 和 LDMC(表 2).

2.2 不同林地类型叶性状-性状间关系 退化林分中 4 种物种的 LA 与 LT 呈极显著正相关关系($P < 0.01$), 而在对照林分中则是呈负相关关系[图 2(a)]. 在 2 种林分中, 物种的 LA 与 LDMC、LW 与 LDMC、SLA 与 LDMC 呈显著正相关关系($P < 0.05$)[图 2(c)、(e) 和 (k)], 而 LA 与 LD、LW 与 LD、LT 与 SLA、LT 与 LDMC 以及 LD 与 SLA 间则呈显著负相关关系($P < 0.05$)[图 2(d)、(f)、(g)、(i) 和 (l)]. 对于 LA 与 SLA 之间只有对照林分中存在极显著正相关关系($P < 0.01$), 而退化林分中则无显著关系[图 2(b)]. 退化林分中, LT 与 LW 呈极显著正相关关系($P < 0.01$), 而 LT 与 LD、LW 与 SLA 则呈极显著负相关关系($P < 0.01$), 而对照林分中这几个性状间并无显著关系[图 2(h)、(j) 和 (m)]. 两种林分下, 植物的叶面积与叶干重均表现为极显著的正相关关系($P < 0.01$). 其中, 退化林分中其斜率为 0.939, 小于对照林分中的斜率 1.310[图 2(n)].

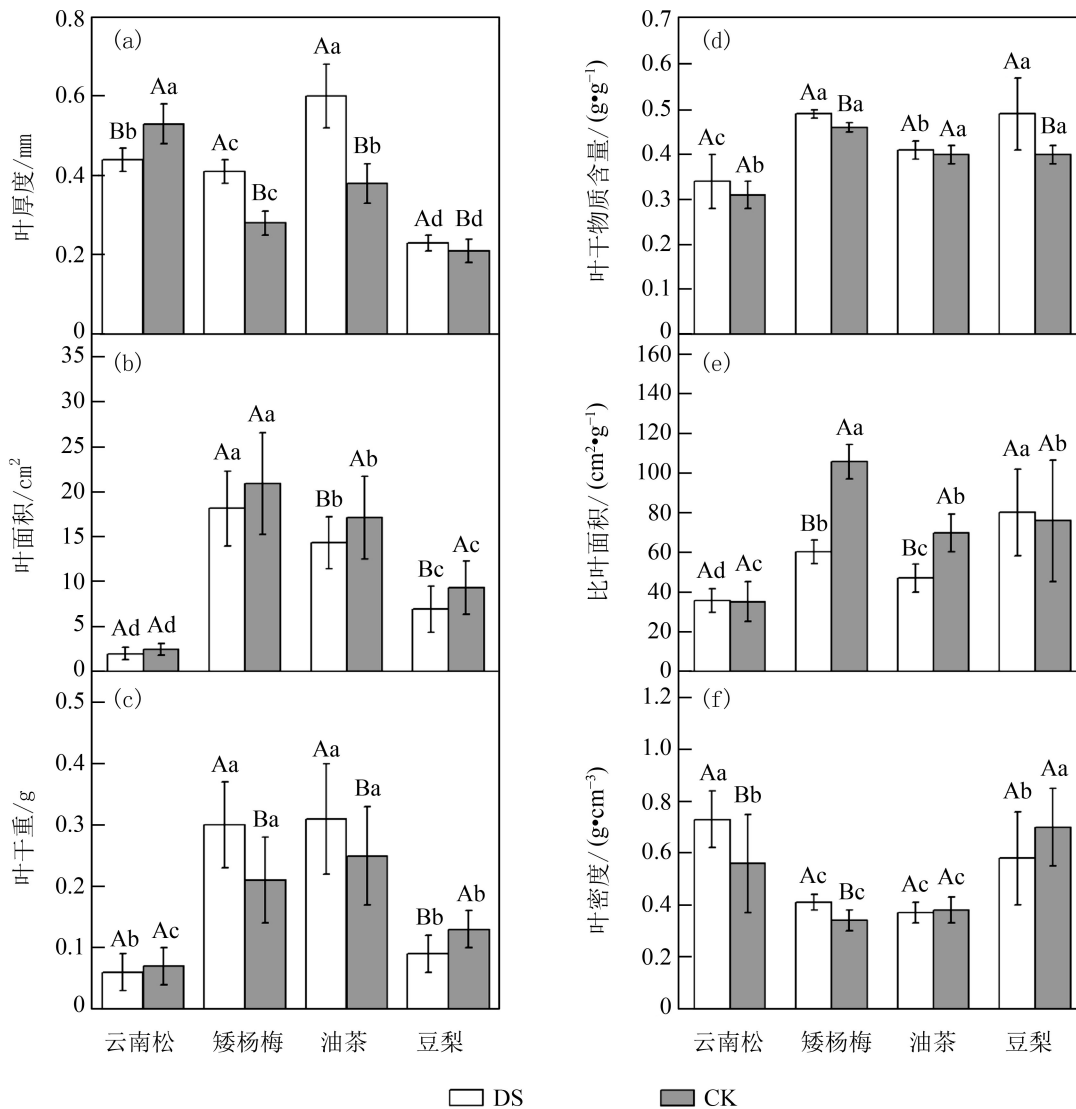
2.3 不同冠层间叶性状-性状间关系 不同冠层间, 即乔木与林下灌木间 LT 与 LD、LW 与 SLA 间呈显著负相关关系($P < 0.05$)[图 3(h)、(k)]. 林下灌木的 LT 与 LW、LT 与 LA 间存在极显著的正相关

表 1 林分类型和物种对叶片功能性状影响的显著性

Tab. 1 Significance of effects of stand types and species on leaf functional traits

| 因素 | df | LA | LT | SLA | LDMC | LD | LW |
|---------|----|------------------|------------------|------------------|------------------|--------------|------------------|
| 林分类型 | 1 | 0.106 | <0.001 | 0.004 | 0.044 | 0.503 | 0.013 |
| 物种 | 3 | <0.001 | <0.001 | <0.001 | <0.001 | 0.002 | <0.001 |
| 林分类型*物种 | 2 | 0.842 | 0.004 | 0.195 | 0.307 | 0.196 | 0.007 |

表中加黑的数值表示显著($P < 0.05$).



不同大写字母表示同一物种不同林分间的显著性, 不同小写字母表示同一林分不同物种间的显著性 ($P < 0.05$). DS 为退化林分; CK 为对照林分.

图 1 不同林分及物种间植物叶片功能性状差异

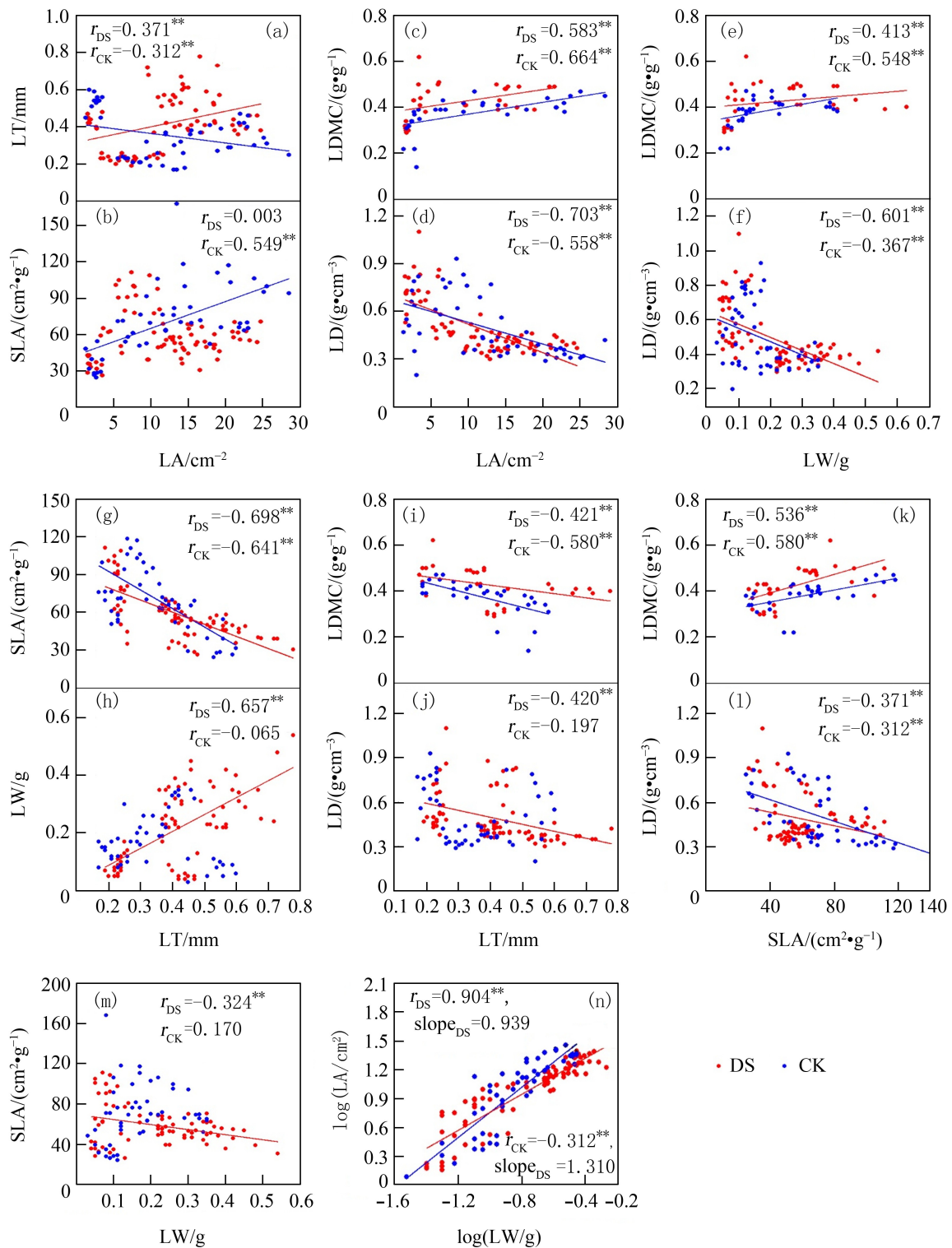
Fig. 1 Difference of plant leaf functional characters among different stands and species

表 2 云南松林分叶片功能性状

Tab. 2 Functional characters of *Pinus yunnanensis* stand

| 物种 | 林分 | LT/mm | | LA/cm ² | | LW/g | | LDMC/(g/g) | | SLA/(cm ² /g) | | LD/(g/cm ³) | |
|-----|----|-----------|-------|--------------------|-------|-----------|-------|------------|-------|--------------------------|-------|-------------------------|-------|
| | | Mean±SD | CV/% | Mean±SD | CV/% | Mean±SD | CV/% | Mean±SD | CV/% | Mean±SD | CV/% | Mean±SD | CV/% |
| 云南松 | DS | 0.44±0.03 | 6.97 | 2.00±0.67 | 33.48 | 0.06±0.03 | 46.46 | 0.34±0.06 | 16.06 | 35.69±5.81 | 16.28 | 0.73±0.11 | 15.26 |
| | CK | 0.53±0.05 | 9.29 | 2.49±0.66 | 26.67 | 0.07±0.03 | 42.75 | 0.31±0.03 | 26.21 | 35.10±10.09 | 28.75 | 0.56±0.19 | 34.03 |
| 矮杨梅 | DS | 0.41±0.03 | 6.93 | 18.15±4.15 | 22.89 | 0.30±0.07 | 24.50 | 0.49±0.01 | 1.49 | 60.27±5.96 | 9.89 | 0.41±0.03 | 7.68 |
| | CK | 0.28±0.03 | 10.09 | 20.90±5.64 | 26.99 | 0.21±0.07 | 32.63 | 0.46±0.01 | 2.88 | 105.77±8.70 | 8.23 | 0.34±0.04 | 11.44 |
| 油茶 | DS | 0.60±0.08 | 13.12 | 14.33±2.89 | 20.17 | 0.31±0.09 | 28.45 | 0.41±0.02 | 3.81 | 47.07±7.11 | 15.09 | 0.37±0.04 | 9.61 |
| | CK | 0.38±0.05 | 12.77 | 17.13±4.59 | 26.78 | 0.25±0.08 | 32.41 | 0.40±0.02 | 4.24 | 69.85±9.51 | 13.61 | 0.38±0.05 | 12.07 |
| 豆梨 | DS | 0.23±0.02 | 7.75 | 6.95±2.56 | 36.83 | 0.09±0.03 | 36.15 | 0.49±0.08 | 15.37 | 80.11±21.73 | 27.13 | 0.58±0.18 | 30.10 |
| | CK | 0.21±0.03 | 11.90 | 9.34±2.96 | 31.66 | 0.13±0.03 | 26.19 | 0.40±0.02 | 4.99 | 75.86±30.73 | 40.52 | 0.70±0.15 | 21.51 |

CK和DS分别为对照和退化云南松林.



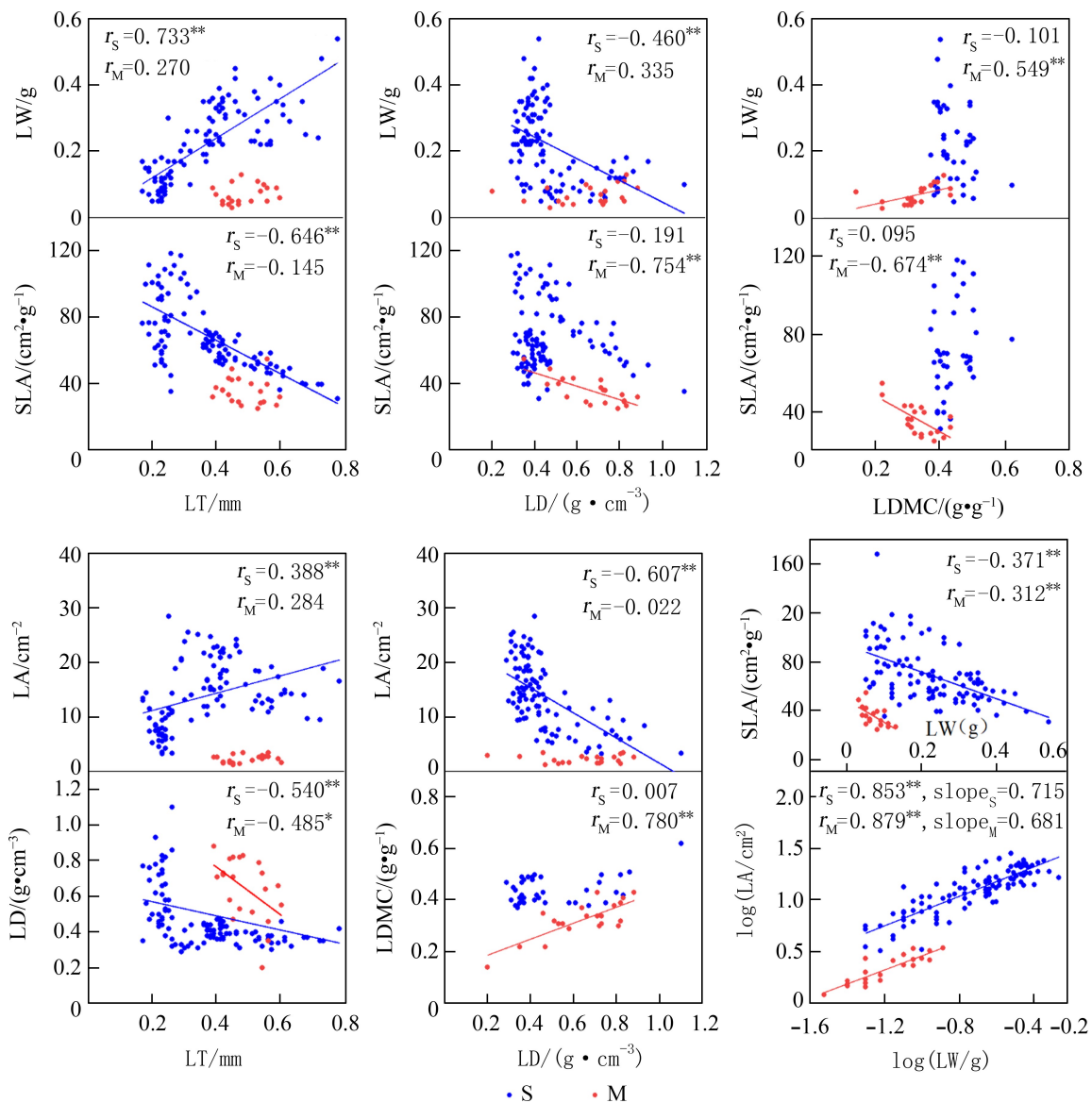
DS 为退化林分; CK 为对照林分; **: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$

图 2 不同林分类型叶片功能性状间的关系

Fig. 2 Relationship between leaf functional traits of different stand types

关系($P < 0.01$), LT 与 SLA、LW 与 LD、LA 与 LD 间存在极显著的负相关关系($P < 0.01$), 而乔木层的云南松的这些性状间则无显著关系 [图 3(a)、(g)、

(b)、(c) 和 (i)]. 云南松的 LW 与 LDMC、LD 与 LDMC 呈极显著的正相关关系($P < 0.01$), LD 与 SLA、SLA 与 LDMC 呈极显著的负相关关系($P <$



S为灌木; M为乔木; **: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$

图 3 不同冠层叶片功能性状间的关系

Fig. 3 Relationship between leaf functional traits in different canopy layers

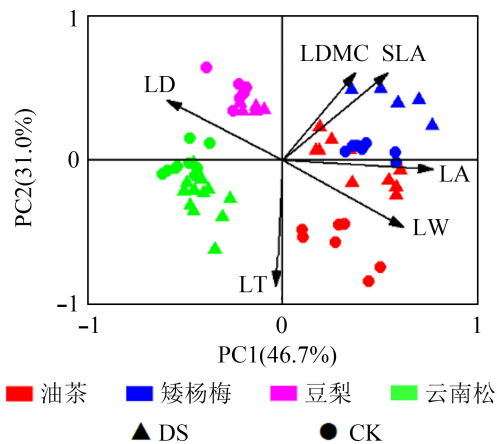
0.01), 而林下灌木中的这些性状间则无显著关系 [图 3(e)、(j)、(d) 和 (f)]. 林下灌木与乔木云南松的 LA 与 LW 均表现为极显著的正相关关系 ($P < 0.01$). 其中, 林下灌木的斜率 0.715 大于乔木的斜率 0.681, 且二者均小于 1 [图 3(l)].

2.4 叶片功能性状的主成分分析 主成分分析表明, 前两个主成分累积解释了 77.7% 的变异. 其中, 第 1 主成分解释变量的 46.7%, 与 LDMC、SLA、LA 和 LW 呈正相关, 与 LD 呈负相关. 第 2 主成分解释变量的 31.0%, 与 LD、LDMC 和 SLA 呈正相关, 与 LW 和 LT 呈负相关. 叶片功能性状的多维变异主要受物种类型而不是林分退化阶段的影响

(图 4).

3 讨论

植物叶片功能性状变异反映其对环境中资源状况变化的适应机制和策略^[31]. 本研究发现物种类型、退化阶段及其交互作用显著影响叶片功能性状(表 1), 表明云南松林分退化会显著改变植物叶片功能性状, 体现了云南松及其林下灌木对林地资源有效性变化的可塑性适应^[32]. 滇中地区生长良好的云南松林分中, 林木密度大、林分郁闭导致林下太阳辐射较弱, 土壤湿度和养分状况较好; 稀疏退化的云南松林分中, 林地开阔, 太阳辐射较强,



DS 为退化林分; CK 为对照林分; LD 为叶密度; LDMC 为叶干物质质量比; SLA 为比叶面积; LA 为叶面积; LW 为叶干重; LT 为叶厚度。

图 4 不同林分类型叶片功能性状主成分分析

Fig. 4 Principal component analysis of leaf function traits of different stand types

导致林下光照强烈, 土壤水分和养分状况较差^[21]。由于处于林下植被层的灌木物种随着林分退化将会受到较强的太阳辐射和较低土壤水分的双重胁迫, 而云南松则主要受土壤水分亏缺的限制。这种植物叶片所处生境的限制性资源存在差异, 使叶片功能性状的退化可塑性变化受物种类型的显著影响(表 1)。

植物为了应对环境中多重资源有效性胁迫的局面, 需要多个叶片功能性状间的协同或权衡变化来实现生存^[33]。研究结果表明, 多个叶片功能性状间关系受到退化阶段和物种类型的显著影响(图 2、3)。LA 与 LW 之间幂函数关系可以表征植物在叶片尺度上的投资-收益权衡^[34], 其中 LW 被视为是物质投入, 而 LA 则是潜在的光合作用收益^[35]。与我国不同气候带间植物叶性状异速生长关系研究结果相似^[35], 云南松针叶与林下灌木叶片的 LA 与 LW 间斜率小于 1, 且该斜率在灌木层中较高[图 3(l)], 均符合“投资-收益递减”规律^[36], 即投资单位叶干重条件下, 灌木能获得相对较高的叶面积收益, 提高光合产物合成潜力。叶片的 LA 与 LW 间的斜率在对照林分和退化林分中分别大于和小于 1[图 2(n)], 分别表现为“投资-收益”的递增和递减规律, 表明云南松林退化会改变植物叶片的投资-收益关系。林分退化过程中叶片面积的增量小于叶片干重的增量, 可能主要是退化林分中的强光和水分胁迫环境, 导致林下植物除了将生物量投资于叶片面积获得较高的光合作用之外, 还会将更多生

物量投入到用于抵御水分散失和干旱胁迫的维管组织上^[37-38]。在植物叶经济型谱中, SLA 与 LT 间常呈负相关^[39]。云南松林分中 SLA 和 LT 间也存在着显著负相关, 表明云南松林中植物的潜在叶片光合能力与抵御水分散失能力间存在权衡关系^[3]。与大多数研究结果一致^[40-42], 云南松及其林下 3 种灌木叶片的 LA 与 LD 呈负相关, 而 SLA 与 LDMC 间呈正相关关系, 表明退化过程中云南松林中植物会截获更多的光以维持生存必需的生产, 同时会增强抵御环境胁迫的能力。

比叶面积是反映植物光合作用和资源获取能力的重要指标^[3], 可以看成是叶片密度和厚度之积的倒数^[1]。本研究发现, 相对于对照林分, 退化林分中处于冠层位置的云南松针叶厚度显著减小, 针叶密度显著增大, 然而并没有显著降低针叶的面积和 SLA 等功能性状(表 2)。这表明退化林分中的云南松以针叶变薄和增大叶密度的方式来维持与对照林分相当水平的 SLA, 从而实现退化林分中云南松的生长和存活。云南松以减小针叶厚度的方式, 虽然可以维持退化云南松林较高的物质生产能力, 但是也会削弱针叶抵抗水分散失的能力, 这可能导致退化云南松林的持续衰退及其干旱致死风险。研究还发现, 林分退化均显著增加了 3 种林下植物的叶片面积、SLA 以及叶片厚度(图 1), 这可能与云南松林分退化过程中的光照和土壤环境变化密切相关。原因是生长良好的云南松对照林分中, 林分密度大, 环境相对郁闭, 光照条件差, 导致林下植物可接收的太阳辐射较少。相反, 退化稀疏的云南松林分中, 林分密度减小, 林下植被可接收丰富的太阳辐射, 但土壤相对贫瘠。对照林分中, 植物具有较大的 LA, 以获取更多的光资源, 较小的 LT, 利于光资源的透过吸收。退化林分中, 植物 LA 相对较小, 有利于适应恶劣的环境。同时增加 LT 以储存更多的营养物质, 减少水分的散失^[43]。因此, 在云南松林分持续退化的过程中, 林下灌木的叶片功能性状可塑性变异是植物权衡物质合成与水分散失的重要适应策略, 而这两个过程的不平衡可能会加剧云南松的水分散失风险, 从而导致其生长衰退。

叶片功能性状与植物生长对策及其资源利用能力密切相关, 叶经济型谱定量描述了叶片功能性状间的内在权衡关系, 在两个相反方向上的功能性状组合对应着资源获取的“获取-保守”型策略变化^[44]。PCA 分析结果表明, 云南松及林下灌木适应

林分退化的多个叶片功能性状包括两个方面. 一是与光合作用合成物质能力密切相关的 LA 和 SLA, 属于叶经济型谱中的资源获取型策略. 另一个则是与植物胁迫抵抗能力密切相关的 LDMC、LD 和 LT 等指标(图 4). 两者分别代表了叶经济型谱中的资源获取型和保守型策略^[45-46]. LA 和 SLA 是与植物光合获取能力较为密切的性状, LT 则是关系着植物对水分散失的关键性状. 因而, LT、LA 和 SLA 等协同变化是云南松林分植物对环境光照和水分资源变化的重要适应策略. 具体表现为两种林分下的云南松都具有较大的 LT, 较小的 SLA, 采取资源保守型策略. 矮杨梅具有较大的 SLA 和较小的 LT, 采取资源获取型策略. 豆梨则具有较大的 LD, 储存更多的营养物质以适应该生境. 两种林分下, 油茶所采取的策略则有所不同. 对照林分中, 油茶具有较大的 LA 和 SLA, 采取资源获取型策略. 而退化林分中, 油茶具有较高的 LT 和 LW, 采取资源保守型策略.

4 结论

通过对退化林分云南松及林下灌木叶片功能性状的研究, 发现林分退化会显著改变植物功能性状, 即云南松针叶通过增大叶密度, 减小叶厚度来适应退化环境. 矮杨梅通过增大叶厚度、叶干重、叶干物质含量、叶密度, 减小比叶面积来适应退化林分. 油茶通过增大叶厚度、叶干重, 减小叶面积和比叶面积来适应退化林分. 豆梨通过增大叶厚度、叶干物质含量, 减小叶面积和叶干重以适应退化环境. 在退化过程中, 云南松和林下 3 种植物的适应策略存在差异, 云南松虽然能维持较高的物质生产能力, 但针叶水分保存能力下降, 可能面临水分散失而持续衰退. 林下灌木能够权衡物质合成与水分散失间的关系而具有较高的生存适合度.

参考文献:

- [1] Reich P B, Wright I J, Cavender-Bares J, et al. The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies[J]. *International Journal of Plant Sciences*, 2003, 164(S3): 143-164. DOI: 10.1086/374368.
- [2] 薛立, 曹鹤. 逆境下植物叶性状变化的研究进展[J]. *生态环境学报*, 2010, 19(8): 2 004-2 009. DOI: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2010.08.035.
Xue L, Cao H. Changes of leaf traits of plants under stress resistance[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2010, 19(8): 2 004-2 009.
- [3] 马姜明, 张秀珍, 梁士楚, 等. 桂林尧山常见植物叶片性状研究[J]. *广西师范大学学报(自然科学版)*, 2012, 30(1): 77-82. DOI: 10.16088/j.issn.1001-6600.2012.01.020.
Ma J M, Zhang X Z, Liang S C, et al. Leaf traits of common plants in Yaoshan Mountain of Guilin, China[J]. *Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition)*, 2012, 30(1): 77-82.
- [4] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide[J]. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51(4): 335-380. DOI: 10.1071/BT02124.
- [5] Gonzalez-Paleo L, Ravetta D A. Relationship between photosynthetic rate, water use and leaf structure in desert annual and perennial forbs differing in their growth[J]. *Photosynthetica*, 2018, 56: 1-11. DOI: 10.1007/s11099-018-0810-z.
- [6] 于文英, 高燕, 逢玉娟, 等. 山东银莲花叶片形态结构对异质生境和海拔变化的响应[J]. *生态学报*, 2019, 39(12): 4 413-4 420. DOI: 10.5846/stxb201712302359.
Yu W Y, Gao Y, Pang Y J, et al. Response of leaf morphology and structure of *Anemone shikokiana* to heterogeneous habitats and altitude changes[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(12): 4 413-4 420.
- [7] 刘金环, 曾德慧, Don Koo Lee. 科尔沁沙地东南部地区主要植物叶片性状及其相互关系[J]. *生态学杂志*, 2006, 25(8): 921-925. DOI: 10.13292/j.1000-4890.2006.0175.
Liu J H, Zeng D H, Lee D K. Leaf traits and their interrelationships of main plant species in southeast Horqin Sandy Land[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2006, 25(8): 921-925.
- [8] 孙梅, 田昆, 张贇, 等. 植物叶片功能性状及其环境适应研究[J]. *植物科学学报*, 2017, 35(6): 940-949. DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2017.60940.
Sun M, Tian K, Zhang Y, et al. Research on leaf functional traits and their environmental adaptation[J]. *Plant Science Journal*, 2017, 35(6): 940-949.
- [9] 马红英, 吕小旭, 计雅男, 等. 17 种锦鸡儿属植物叶片解剖结构及抗旱性分析[J]. *水土保持研究*, 2020, 27(1): 340-346. DOI: 10.13869/j.cnki.rswc.2020.01.047.
Ma H Y, Lv X X, Ji Y N, et al. Leaf anatomical structure and drought resistance of 17 *Caragana* species[J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2020, 27(1): 340-346.
- [10] 石金城. 林分退化原因及修复对策分析[J]. *绿色科技*, 2018(5): 174-175. DOI: 10.16663/j.cnki.lskj.2018.05.076.
Shi J C. Analysis of stand degradation reasons and restoration countermeasures[J]. *Journal of Green Science*

- and Technology, 2018(5): 174-175.
- [11] Dijkstra P, Lambers H. Analysis of specific leaf area and photosynthesis of two inbred lines of *Plantago* major differing in relative growth rate[J]. *New Phytologist*, 1989, 113(3): 283-290. DOI: [10.1111/j.1469-8137.1989.tb02405.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1989.tb02405.x).
- [12] 柴永福. 陕北黄土高原落叶林不同演替阶段优势物种的叶属性[D]. 西安: 西北大学, 2013.
Chai Y F. Leaf traits in dominant species from different secondary succession stages of deciduous forest in the Loess Plateau of Northern Shaanxi[D]. Xi'an: Northwest University, 2013.
- [13] 张治国, 魏海霞. 微山湖红荷湿地主要植物种比叶面积和叶干物质含量研究[J]. *江西农业学报*, 2021, 33(5): 63-69. DOI: [10.19386/j.cnki.jxnyxb.2021.05.010](https://doi.org/10.19386/j.cnki.jxnyxb.2021.05.010).
Zhang W G, Wei H X. Specific leaf area and leaf dry matter content of main plant species in Red Lotus Wetland of Weishan Lake[J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2021, 33(5): 63-69.
- [14] 赵鸿怡, 熊万友, 岳海涛, 等. 退化梯度上滇西北高寒草甸植物地上形态及生物量变化特征[J]. *生态学报*, 2020, 40(16): 5 698-5 707. DOI: [10.5846/stxb201904150751](https://doi.org/10.5846/stxb201904150751).
Zhao H Y, Xiong W Y, Yue H T, et al. Changes of aboveground morphological traits and biomass of alpine meadows along a degradation gradient in Northwestern Yunnan Province[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(16): 5 698-5 707.
- [15] 甘秋妹, 孙海龙, 郑红, 等. 大兴安岭不同退化阶段土壤和植物 C、N、P 浓度及其化学计量特征[J]. *森林工程*, 2013, 29(3): 1-5. DOI: [10.16270/j.cnki.slgc.2013.03.040](https://doi.org/10.16270/j.cnki.slgc.2013.03.040).
Gan Q M, Sun H L, Zhen H, et al. Concentrations of C, N, P and stoichiometry of soil and plant at different vegetation degradation stages in Great Xing'an Mountains [J]. *Forest Engineering*, 2013, 29(3): 1-5.
- [16] 罗绪强, 张桂玲, 王世杰, 等. 退化喀斯特森林群落常见植物叶片 SPAD 值变异特征[J]. *生态环境学报*, 2018, 27(4): 595-600. DOI: [10.16258/j.cnki.1674-5906.2018.04.001](https://doi.org/10.16258/j.cnki.1674-5906.2018.04.001).
Luo X Q, Zhang G L, Wang S J, et al. Variation characteristics of SPAD values in leaves of common plant in degraded karst forest communities[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2018, 27(4): 595-600.
- [17] 许跃坤, 王勇, 王丽华, 等. 不同物候阶段木芙蓉叶功能性状特征[J]. *广西林业科学*, 2021, 50(6): 617-624. DOI: [10.19692/j.issn.1006-1126.20210601](https://doi.org/10.19692/j.issn.1006-1126.20210601).
Xu Y K, Wang Y, Wang L H, et al. Characteristic of leaf functional traits of *Hibiscus mutabilis* at different phenological stages[J]. *Guangxi Forestry Science*, 2021, 50(6): 617-624.
- [18] 莫其锋, 孔杰君, 王艺颖, 等. 马占相思人工林不同林下灌木叶片功能性状的差异[J]. *林业科学研究*, 2021, 34(3): 135-144. DOI: [10.13275/j.cnki.lykxyj.2021.03.015](https://doi.org/10.13275/j.cnki.lykxyj.2021.03.015).
Mo Q F, Kong J J, Wang Y Y, et al. Variations of leaf functional traits of some understory species in *Acacia mangium* plantation[J]. *Forest Research*, 2021, 34(3): 135-144.
- [19] 罗琦, 刘慧, 吴桂林, 等. 基于功能性状评价 5 种植物对热带珊瑚岛环境的适应性[J]. *生态学报*, 2018, 38(4): 1 256-1 263. DOI: [10.5846/stxb201612152597](https://doi.org/10.5846/stxb201612152597).
Luo Q, Liu H, Wu G L, et al. Using functional traits to evaluate the adaptability of five plant species on tropical coral islands[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(4): 1 256-1 263.
- [20] 佟志龙, 贺莉莎, 欧应花, 等. 滇中高原云南松人工林营养元素积累及其分配格局[J]. *广西林业科学*, 2019, 48(1): 46-50. DOI: [10.19692/j.cnki.gfs.2019.01.008](https://doi.org/10.19692/j.cnki.gfs.2019.01.008).
Tong Z L, He L S, Ou Y H, et al. Nutrient accumulation and distribution characteristics of *Pinus yunnanensis* plantation in Central Yunnan Plateau[J]. *Guangxi Forestry Science*, 2019, 48(1): 46-50.
- [21] 蔡年辉, 李根前, 陆元昌. 云南松纯林近自然化改造的探讨[J]. *西北林学院学报*, 2006, 21(4): 85-88. DOI: [10.3969/j.issn.1001-7461.2006.04.023](https://doi.org/10.3969/j.issn.1001-7461.2006.04.023).
Cai N H, Li G Q, Lu Y C. Discuss on the approaching-nature forestry management of *Pinus yunnanensis* pure forests[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2006, 21(4): 85-88.
- [22] 杨超本, 郭汝平, 马自芬. 滇中地区退化云南松林分质量恢复技术[J]. *林业科技通讯*, 2015(12): 17-19. DOI: [10.13456/j.cnki.lykt.2015.12.005](https://doi.org/10.13456/j.cnki.lykt.2015.12.005).
Yang C B, Guo R P, Ma Z F. Quality restoration of degraded *Pinus yunnanensis* stands in Central Yunnan[J]. *Forest Science and Technology*, 2015(12): 17-19.
- [23] 王健敏, 刘娟, 陈晓鸣, 等. 云南松天然林及人工林群落结构和物种多样性比较[J]. *林业科学研究*, 2010, 23(4): 515-522. DOI: [10.13275/j.cnki.lykxyj.2010.04.021](https://doi.org/10.13275/j.cnki.lykxyj.2010.04.021).
Wang J M, Liu J, Chen X O, et al. Comparison of community structures and species diversity in natural forests and forest plantation of *Pinus yunnanensis*[J]. *Forest Research*, 2010, 23(4): 515-522.
- [24] 戴开结, 何方, 沈有信, 等. 云南松研究综述[J]. *中南林学院学报*, 2006, 26(2): 138-142. DOI: [10.14067/j.cnki.1673-923x.2006.02.030](https://doi.org/10.14067/j.cnki.1673-923x.2006.02.030).
Dai K J, He F, Shen Y X, et al. Advances in the research on *Pinus yunnanensis* forest[J]. *Journal of Central South Forestry University*, 2006, 26(2): 138-142.
- [25] 张俊艳, 陆元昌, 成克武, 等. 近自然改造对云南松人工林群落结构及物种多样性的影响[J]. *河北农业大学学报*, 2010, 33(3): 72-77. DOI: [10.3969/j.issn.1000-1573.2010.03.016](https://doi.org/10.3969/j.issn.1000-1573.2010.03.016).
Zhang J Y, Lu Y C, Cheng K W, et al. Impact of near nature modification on community structure and species biodiversity of artificial *Pinus yunnanensis* forest[J]. *Journal of Agricultural University of Hebei*,

- 2010, 33(3): 72-77.
- [26] 陆元昌, 张守攻, 雷相东, 等. 人工林近自然化改造的理论基础和实施技术[J]. *世界林业研究*, 2009, 22(1): 20-27. DOI: [10.13348/j.cnki.sjlyyj.2009.01.002](https://doi.org/10.13348/j.cnki.sjlyyj.2009.01.002).
Lu Y C, Zhang S G, Lei X D, et al. Theoretical basis and implementation techniques on close-to-nature transformation of plantations[J]. *World Forestry Research*, 2009, 22(1): 20-27.
- [27] 朱喜, 何志斌, 杜军, 等. 林下植被组成和功能研究进展[J]. *世界林业研究*, 2014, 27(5): 24-30. DOI: [10.13348/j.cnki.sjlyyj.2014.05.005](https://doi.org/10.13348/j.cnki.sjlyyj.2014.05.005).
Zhu X, He Z B, Du J, et al. Function and composition of understory vegetation: Recent advances and trends[J]. *World Forestry Research*, 2014, 27(5): 24-30.
- [28] Nilsson M C, Wardle D A. Understory vegetation as a forest ecosystem driver: Evidence from the northern Swedish boreal forest[J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2005, 3(8): 421-428. DOI: [10.1890/1540-9295\(2005\)003\[0421:UVAAFE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2005)003[0421:UVAAFE]2.0.CO;2).
- [29] Wang C, Zhang H, Liu H, et al. Application of a trait-based species screening framework for vegetation restoration in a tropical coral island of China[J]. *Functional Ecology*, 2020, 34(6): 1 193-1 204. DOI: [10.1111/1365-2435.13553](https://doi.org/10.1111/1365-2435.13553).
- [30] 雷晨雨, 冯德枫, 王猛, 等. 滇中地区典型人工林土壤活性碳组分特征[J]. *应用与环境生物学报*, 2021, 27(6): 1 563-1 569. DOI: [10.19675/j.cnki.1006-687x.2020.09065](https://doi.org/10.19675/j.cnki.1006-687x.2020.09065).
Lei C Y, Feng D F, Wang M, et al. Characteristics of soil active carbon components in typical plantation forests in Central Yunnan Province[J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2021, 27(6): 1 563-1 569.
- [31] Zirbel C R. Interpreting variation in restoration outcomes: Functional traits shape community assembly and ecosystem functioning[D]. East Lansing, USA: Michigan State University, 2018.
- [32] 王琪, 容丽, 王梦洁, 等. 黔中木本植物叶功能性状对退化喀斯特土壤特性的响应[J]. *地球与环境*, 2022, 50(5): 639-647. DOI: [10.14050/j.cnki.1672-9250.2022.50.102](https://doi.org/10.14050/j.cnki.1672-9250.2022.50.102).
Wang Q, Rong L, Wang M J, et al. Response of leaf functional traits of woody plants to degraded karst soil in central Guizhou[J]. *Earth and Environment*, 2022, 50(5): 639-647.
- [33] 施宇, 温仲明, 龚时慧. 黄土丘陵区植物叶片与细根功能性状关系及其变化[J]. *生态学报*, 2011, 31(22): 6 805-6 814.
Shi Y, Wen Z M, Gong S H. Comparisons of relationships between leaf and fine root traits in hilly area of the Loess Plateau, Yanhe River Basin, Shaanxi Province, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(22): 6 805-6 814.
- [34] Pooter H, de Jong R. A Comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity[J]. *New Phytologist*, 1999, 143(1): 163-176. DOI: [10.1046/j.1469-8137.1999.00428.x](https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00428.x).
- [35] 祝介东, 孟婷婷, 倪健, 等. 不同气候带间成熟林植物叶性状间异速生长关系随功能型的变异[J]. *植物生态学报*, 2011, 35(7): 687-698. DOI: [10.3724/SP.J.1258.2011.00687](https://doi.org/10.3724/SP.J.1258.2011.00687).
Zhu J D, Meng T T, Ni J, et al. Within-leaf allometric relationships of mature forests in different bioclimatic zones vary with plant functional types[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(7): 687-698.
- [36] Niklas K J, Cobb E D, Niinemets U, et al. "Diminishing returns" in the scaling of functional leaf traits across and within species groups[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(21): 8 891-8 896. DOI: [10.1073/pnas.0701135104](https://doi.org/10.1073/pnas.0701135104).
- [37] Garnier E, Salager J L, Laurent G, et al. Relationships between photosynthesis, nitrogen and leaf structure in 14 grass species and their dependence on the basis of expression[J]. *The New Phytologist*, 1999, 143(1): 119-129. DOI: [10.1046/j.1469-8137.1999.00426.x](https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00426.x).
- [38] Ishida A, Yazaki K, Hoe A L. Ontogenetic transition of leaf physiology and anatomy from seedlings to mature trees of a rain forest pioneer tree, *Macaranga gigantea* [J]. *Tree Physiology*, 2005, 25(5): 513-522. DOI: [10.1093/treephys/25.5.513](https://doi.org/10.1093/treephys/25.5.513).
- [39] Yang Y Y, Xiao C C, Wu X M, et al. Differing trade-off patterns of tree vegetative organs in a tropical cloud forest[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 680379. DOI: [10.3389/fpls.2021.680379](https://doi.org/10.3389/fpls.2021.680379).
- [40] 程雯, 喻阳华, 熊康宁, 等. 喀斯特高原峡谷优势种叶片功能性状分析[J]. *广西植物*, 2019, 39(8): 1 039-1 049. DOI: [10.11931/guihaia.gxzw201808003](https://doi.org/10.11931/guihaia.gxzw201808003).
Chen W, Yu Y H, Xiong K N, et al. Leaf functional traits of dominant species in karst plateau-canyon areas[J]. *Guihaia*, 2019, 39(8): 1 039-1 049.
- [41] 刘贵峰, 刘玉平, 达福白乙拉, 等. 大青沟自然保护区主要森林群落优势种的叶性状[J]. *生态学报*, 2017, 37(14): 4 646-4 655. DOI: [10.5846/stxb201603290575](https://doi.org/10.5846/stxb201603290575).
Liu G F, Liu P Y, Baiyila D F, et al. Leaf traits of dominant plants of main forest communities in Daqinggou Nature Reserve[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(14): 4 646-4 655.
- [42] 张秀芳, 穆振北, 林美娇, 等. 琅岐岛 4 种优势植物叶功能性状及其影响因子[J]. *应用与环境生物学报*, 2020, 26(3): 667-673. DOI: [10.19675/j.cnki.1006-687x.2019.07058](https://doi.org/10.19675/j.cnki.1006-687x.2019.07058).
Zhang X F, Mu Z B, Lin M J, et al. Functional traits of leaves of four dominant plants on Langqi Island, Fuzhou, and factors influencing these traits[J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2020, 26(3): 667-673.
- [43] Vendramini F, Diaz S, Gurvich D E, et al. Leaf traits as

- indicators of resource-use strategy in floras with succulent species[J]. *New Phytologist*, 2002, 154(1): 147-157. DOI: [10.1046/j.1469-8137.2002.00357.x](https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00357.x).
- [44] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto[J]. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301. DOI: [10.1111/1365-2745.12211](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211).
- [45] 周婉敏, 刘楠, 蔡洪月, 等. 莲叶桐对热带珊瑚岛环境的生理生态适应性[J]. *广西植物*, 2021, 41(6): 897-904. DOI: [10.11931/guihaia.gxzw202007030](https://doi.org/10.11931/guihaia.gxzw202007030).
- Zhou W M, Liu N, Cai H Y, et al. Ecophysiological adaptability of *Hernandia nymphaeifolia* to tropical coral islands[J]. *Guihaia*, 2021, 41(6): 897-904.
- [46] 曹嘉瑜, 刘建峰, 袁泉, 等. 森林与灌丛的灌木性状揭示不同的生活策略[J]. *植物生态学报*, 2020, 44(7): 715-729. DOI: [10.17521/cjpe.2020.0024](https://doi.org/10.17521/cjpe.2020.0024).
- Cao J Y, Liu J F, Yuan Q, et al. Traits of shrubs in forests and bushes reveal different life strategies[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2020, 44(7): 715-729.

Response of leaf functional traits of *Pinus yunnanensis* and main understory shrubs to stand degradation

SHI Rui^{1,2}, LI Wei¹, PENG Changqing³, FENG Defeng^{4,5,6**}

- (1. School of Ecology and Environmental Science, Yunnan Key Laboratory for Plateau Mountain Ecology and Restoration of Degraded Environments, Yunnan University, Kunming 650091, Yunnan, China;
2. Institute of International Rivers and Eco-security, Yunnan University, Kunming 650091, Yunnan, China;
3. Baiyi River Tree Farm, Chuxiong Forestry Bureau, Chuxiong 675000, Yunnan, China;
4. Institute of Highland Forest Science, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650233, Yunnan, China;
5. Yuanmou Desert Ecosystem Research Station, National Long-Term Scientific Research Base of Comprehensive Control in Yuanmou Dry-hot Valley, Kunming 650233, Yunnan, China;
6. State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Beijing 100091, China)

Abstract: In order to investigate variations in leaf functional traits among understory shrubs within different *Pinus yunnanensis* forests and to gain insights into how these shrubs adapt to stand degradation, we aim to establish a scientific foundation for the regeneration and restoration of central Yunnan's *Pinus yunnanensis* forests. We conducted a study involving *Pinus yunnanensis* and three common understory shrub species. Our analysis focused on six leaf traits in order to elucidate the ecological strategies employed by understory plants in response to changing habitat conditions within degraded stands. Our findings can be summarized as follows. Significant differences were observed in leaf area (LA), leaf thickness (LT), specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), leaf density (LD), and leaf dry weight (LW) among different plant species ($P < 0.05$). Apart from LA and LD, significant differences were also detected in the other leaf traits between degraded and control stands ($P < 0.05$). This suggests that both plant species and the stage of degradation, as well as their interaction, have a substantial impact on the leaf functional traits of *Pinus yunnanensis* stands. Plants exhibited various functional trait adjustments in response to environmental changes within degraded stands. Specifically, *Pinus yunnanensis* displayed a decrease in LT and an increase in LD in its needles, *Myrica rubra* exhibited increases in LT, LW, LDMC, LD, and a decrease in SLA, *Camellia oleifera* showed an increase in LT and LW, along with a decrease in LA and SLA, while *Pyrus calleryana* displayed an increase in LT and LDMC, along with a decrease in LA and LW. These observations provide a comprehensive understanding of the adaptation strategies employed by understory plants in the face of stand degradation in *Pinus yunnanensis* forests. This knowledge serves as a crucial foundation for selecting potential native species during the ecological restoration process of *Pinus yunnanensis* forests.

Key words: *Pinus yunnanensis*; forest stand degradation; understory shrubs; leaf functional traits