

# 太岳山典型阔叶乔木冠层叶片性状的分布格局

苗艳明, 吕金枝, 毕润成\*

(山西师范大学 生命科学学院, 山西 临汾 041004)

**摘要:**以太岳山4种阔叶乔木不同冠层高度的叶片为研究对象,用LI-3000A叶面积仪和Li-6400便携式光合作用测定系统分别测定了这4种乔木不同冠层高度叶片的叶面积大小和单位面积的叶光饱和速率( $A_{area}$ );同时测定了其叶氮含量;计算了其比叶面积( $SLA$ )、单位面积叶氮含量( $N_{area}$ )、单位重量叶氮含量( $N_{mass}$ )、单位重量的叶光饱和速率( $A_{mass}$ )和光合氮素利用效率( $PNUE$ ),对植株不同冠层高度叶片的 $SLA$ 、叶氮和光合特性的空间分布格局进行了比较研究,结果表明: $A_{area}$ 、 $A_{mass}$ 、 $N_{mass}$ 、 $PNUE$ 、 $SLA$ 和 $N_{area}$ 在树冠上层、中层和下层的差异均达到了极显著水平( $P < 0.001$ ),表明树冠不同高度的叶片性状参数差异较大;在相同 $SLA$ 下, $N_{mass}$ 和 $N_{area}$ 在冠层中的分布均表现为中层>上层>下层,并出现平行位移现象; $A_{area}$ 和 $N_{mass}$ 都以中层值最大,表明冠层光合能力分布格局以中层相对较高。

**关键词:**比叶面积;单位面积叶氮含量;单位重量叶氮含量;单位重量的叶光饱和速率;单位面积的叶光饱和速率;光合氮素利用效率

中图分类号: Q945 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2012)04-0483-04

## Distribution pattern of leaf traits in canopy of typical broad-leaved trees in Taiyue Mountain

MIAO Yan-Ming, LÜ Jin-Zhi, BI Run-Cheng\*

(School of Life Sciences, Shanxi Normal University, Linfen 041004, China)

**Abstract:** Leaves of 4 different specie of broad-leaved trees were investigated at Qiliyu Farm in Taiyue Mountain of southern Shanxi Province. The leaf area was estimated with Li-3000A Leaf Area Meter, the saturated photosynthetic rate( $A_{area}$ ) with Li-6400 portable photosynthesis system. The nitrogen content was measured by spectrophotometric method; quantified correlations among  $SLA$ , leaf nitrogen content per unit area( $N_{area}$ ), leaf nitrogen content per unit mass( $N_{mass}$ ), net photosynthesis based on leaf mass( $A_{mass}$ ) and photosynthetic nitrogen use efficiency( $PNUE$ ) were performed and the comparison of the distribution pattern of  $SLA$ , leaf nitrogen content and photosynthetic traits among different plant canopies showed that there were significant differences( $P < 0.001$ ) among  $A_{area}$ ,  $A_{mass}$ ,  $N_{mass}$ ,  $PNUE$ ,  $SLA$  and  $N_{area}$  in top, middle and bottom layers. It also showed that there were significant differences of leaf traits parameters among the three canopies. Under the same  $SLA$ ,  $N_{mass}$  and  $N_{area}$  of leaves in the canopy all declined in the sequence of middle layers>top layers>bottom layers. It was found that there was a strategy shift in the  $N_{mass}$  and  $N_{area}$ . The middle layers had the higher  $A_{area}$  and  $N_{mass}$  than top slices and bottom slices, which showed that the middle layers had the highest leaf photosynthetic capacity.

**Key words:** specific leaf area; area-based leaf nitrogen content; mass-based leaf nitrogen content; net photosynthesis based on mass; saturated photosynthetic rate; photosynthetic nitrogen use efficiency

\* 收稿日期: 2011-12-09 修回日期: 2012-04-15

基金项目: 山西省留学基金(20081073)[Supported by the Foundation for Returned Chinese Scholars of Shanxi Province(20081073)]

作者简介: 苗艳明(1982-),男,山西长治人,硕士,主要从事植物生理生态学研究,(E-mail)mym82072126.com。

\* 通讯作者: 毕润成,男,教授,主要从事植物生态学研究,(E-mail)sxrubi@126.com。

林冠是当今生物多样性和全球气候变化研究的焦点,由于林冠结构及其几何特征对太阳辐射和降水的影响,使得能量传输和分配在冠层中呈现空间异质性,从而导致光合特征在冠层空间上的变化,由于叶片是植物光合作用的主要器官,这种光的空间异质性也必然会影响到叶片性状的空间分布格局(孟陈等,2007)。

对于乔木叶片性状空间格局的研究,何春霞等(2008)对4种乔木叶片光合特性和水分利用效率随冠层高度的变化研究表明,光合速率随冠层高度的增加而降低,而孟陈等(2007)对栲树冠层光合生理特性的空间异质性的研究表明,冠层的光饱和速率表现为上层大于中层和下层,这可能与南方和北方不同环境条件下树型结构以及物种的不同适应策略有关。对于植物叶片性状的系统研究,大多数研究者把植物冠层作为一个整体来研究(郑淑霞等,2006),忽视了冠层叶片性状的空间分布存在较大差异性,尤其是乔木冠层叶片性状的垂直分布格局,由于叶片是各个生态系统中初级生产者的能量转换器,植物的叶片性状直接影响着植物的功能和基本特征,对不同冠层叶片性状的研究有助于研究林分不同冠层生产力的分布格局,同时,对于森林生理生态学和林分生产力的研究具有重要意义。本文选择太岳山地区典型的森林树种为研究对象,探讨叶片性状在不同冠层高度的分布规律,进而研究暖温带林冠生产力分布格局。

## 1 材料与方法

### 1.1 野外调查

1.1.1 植物种类的确定 本研究区域位于太岳山七里峪林场。实验材料为研究区域常见的生长高度较高、立地条件基本一致、水分和光照充分、长势良好的4种乔木树种,分别为辽东栎(*Quercus wutaishanica*)、山核桃(*Carya cathayensis*)、元宝枫(*Acer mono*)和山杨(*Populus davidiana*),实验于2008年7月进行,选取晴天进行测定。

1.1.2 野外试验 在研究区选取立地条件基本一致,光照充分且健康的植株为研究对象,把每种乔木冠层按树冠高度平均分为三层,层间距约1.5 m,用高枝剪在每种植物各层4个方向各取1枝健康的枝条,选取中上部充分展开的叶片,用Li-6400便携式光合作用测定系统,于9:30~11:30测定植物叶片

的光饱和速率,首先利用该仪器估测植物的光饱和点,再用标准光源提供光强,做光响应曲线,测定植物的光饱和点,各植物的控制光强均达到植物光饱和点以上,测定时使用开放式气路,测定光强为 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,每次测量稳定2 min后读数。由于上部叶片位置较高,仪器很难到达,并为了保证所有样品测定的一致性,所有部位叶片的光合特性均采用离体测定,取样枝后放入水中,立即用Li-6400光合仪测定光合速率,同种植物各3株,每种植物每层测定叶片4~8枚,然后将所测叶片取下,装入密封袋。叶面积大小用LI-3000A测定。

1.1.3 叶片含氮量的测定 将所采叶片置入烘箱,先在 $105^\circ\text{C}$ 下杀青(15 min)后温度调至 $70^\circ\text{C}$ 烘干24 h,用万分之一的分析天平称其干重,并研磨,过60目筛备用。用凯氏定氮法(南京农业大学,1992)测定叶片全氮含量(以单位干物质重的叶氮含量表示 $N_{\text{mass}}$ )。

1.1.4 数据处理 将基于叶片重量的氮含量( $N_{\text{mass}}$ ,  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )通过比叶面积( $SLA$ ,  $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ )换算成基于叶面积的氮含量( $N_{\text{area}}$ ,  $\text{mg} \cdot \text{cm}^{-2}$ ),将基于面积水平的光饱和速率( $A_{\text{area}}$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ),通过 $SLA$ 换算成基于质量水平的光饱和速率( $A_{\text{mass}}$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ ),通过光饱和速率和叶片氮含量的互算得出光合氮利用效率( $PNUE$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ )(Poorter等,1998)。具体换算公式如下:

$$(1) N_{\text{area}} = N_{\text{mass}} / SLA; (2) A_{\text{mass}} = A_{\text{area}} \times SLA \times 10^{-4}; (3) PNUE = A_{\text{area}} / (1/14 N_{\text{mass}} \times SLA^{-1})。$$

数据处理使用SPSS17.0统计分析软件对叶片指标作相关分析和方差分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同冠层叶片光合特性与叶氮含量的空间分布格局

由表3~表7可知,4种乔木冠层不同高度叶片的叶性参数 $A_{\text{area}}$ 、 $A_{\text{mass}}$ 、 $N_{\text{mass}}$ 、 $PNUE$ 、 $SLA$ 和 $N_{\text{area}}$ 总体差异均达到了极显著水平( $P < 0.001$ ),表明树冠不同高度叶片的光合生理特性和叶片性状参数差异较大,其中, $A_{\text{area}}$ 表现为上层 $<$ 下层 $<$ 中层, $A_{\text{mass}}$ 表现为上层小于中层和下层,而中层和下层差异不显著( $P > 0.05$ ), $N_{\text{mass}}$ 表现为中层大于上层和下层,而上层和下层差异不显著( $P > 0.05$ ), $N_{\text{area}}$ 表现为上层和中层大于下层,而上层和中层差异不显著( $P$

$>0.05$ );  $PNUE$  和  $SLA$  表现为下层数值较大,其中,  $PNUE$  表现为上层  $<$  中层  $<$  下层,  $SLA$  表现为下层大于上层和中层,而上层和中层差异不显著 ( $P > 0.05$ )。

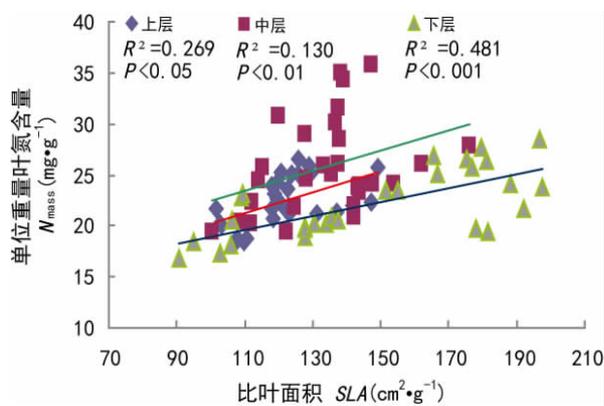
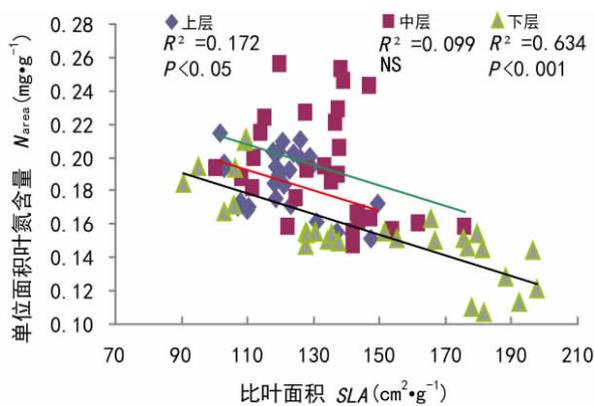
表 1 不同冠层叶片性状参数

Table 1 Leaf traits parameters of three canopy layers

乔木冠层 Canopy of trees	$A_{area}$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$A_{mass}$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$N_{mass}$ (%)	$PNUE$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$SLA$ ( $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ )	$N_{area}$ ( $\text{mg} \cdot \text{cm}^{-2}$ )
上层 Top canopy	$7.24 \pm 2.21c$	$0.088 \pm 0.029b$	$2.25 \pm 0.31b$	$54.78 \pm 11.80c$	$121.58 \pm 12.60b$	$0.185 \pm 0.021a$
中层 Middle canopy	$9.65 \pm 2.41a$	$0.128 \pm 0.037a$	$2.57 \pm 0.46a$	$69.74 \pm 12.34b$	$133.85 \pm 16.74b$	$0.194 \pm 0.033a$
下层 Bottom canopy	$8.00 \pm 2.67b$	$0.124 \pm 0.065a$	$2.21 \pm 0.33b$	$76.85 \pm 32.52a$	$147.34 \pm 34.12a$	$0.155 \pm 0.027b$
总体差异显著水平 Total significant difference	$P < 0.001$	$P < 0.001$	$P < 0.001$	$P < 0.001$	$P < 0.001$	$P < 0.001$

注：上层、中层和下层之间的多重比较中,同一列数值后的相同小写字母代表同一测定指标在 0.05 水平上不显著;  $P$  表示同一测定指标在乔木、灌木和草本植物之间的差异显著性检验。

Note: In the multiple comparison of top canopy, mid-canopy and bottom canopy, values within a column followed by the same letter are not significantly different at  $P < 0.05$  according to LSD's tests;  $P$  denotes significant difference tests of the same parameter among trees, shrubs and grasses.

图 1 不同冠层  $N_{mass}$  与  $SLA$  的关系Fig. 1 Relationships between  $N_{mass}$  and  $SLA$  in different canopy layers图 2 不同冠层  $N_{area}$  与  $SLA$  的关系Fig. 2 Relationships between  $N_{area}$  and  $SLA$  in different canopy layers

## 2.2 不同冠层 $SLA$ 与叶氮含量的关系

由图 1 可知,冠层不同高度  $N_{mass}$  均随  $SLA$  的增加而增加,但表现为几乎平行的三条直线,在相同

$SLA$  下,  $N_{mass}$  在冠层中的分布为中层  $>$  上层  $>$  下层,或在  $N_{mass}$  相同时,  $SLA$  在冠层中的分布为中层  $<$  上层  $<$  下层。而冠层不同高度  $N_{area}$  均随  $SLA$  的增加而减小,但其相关格局也表现为几乎平行的三条线,在相同  $SLA$  下,  $N_{area}$  在冠层中的分布也表现为中层  $>$  上层  $>$  下层。不同功能类群的植物相关叶片性状之间具有相似的回归特征,即在相同  $SLA$  下,干旱区植物比湿润区植物具有更高的叶氮含量,与之相似,冠层不同高度  $N_{mass}$ - $SLA$  和  $N_{area}$ - $SLA$  也具有相似的回归特征,并出现了平行位移现象,这可能与冠层不同高度所处的环境条件有关。

## 3 结论与讨论

本研究中,4 种乔木冠层的  $SLA$  总体表现为上层和中层小于下层。本文所研究的冠层上层和中层  $SLA$  小于下层是上层和中层可能是叶片对于强光的一种适应,冠层上部叶片在充分接受阳光的同时,也使其处在一个强光胁迫和相对缺水的小环境下,叶片吸收的矿质养分很大一部分用来构建保卫组织,如分配较多的氮素用于非溶性纤维蛋白以增强植物细胞壁韧性或者增加叶肉细胞厚度或密度来防止高温和强光损伤或失水过多,同时植物为降低叶片水势,植物体内会积累较多的蔗糖或脯氨酸等可溶性化合物,其结果是面积变得较小同时叶片厚度增加,单位叶面积的干物质增加,使得处在冠层上部的叶片  $SLA$  较小,但同时也使得叶片氮含量和叶绿素含量降低 (Turner 等, 1994; Comstock 等, 1998; Flexas 等, 2002),从而使得光合作用能力下降,所以上部叶片较小的  $SLA$  有利于抵御强光等不利环境

因子的胁迫,而下层具有较大的  $SLA$ ,与其所处的较隐蔽的环境条件有关。

调查发现 4 种乔木冠层的  $A_{area}$  表现为上层 < 下层 < 中层,  $A_{mass}$  表现为上层小于中层和下层,而  $PNUE$  表现为上层 < 中层 < 下层,表明不同冠层光合速率在中层达到最大,氮在光合器官中的利用效率在下层达到最大,虽然在  $SLA$  相同的情况下,中上层叶片的氮含量比下层高,但由于冠层上部叶片直接暴露于阳光下,受到强光的胁迫,为使叶片光合作用正常进行,叶片需要合理分配氮在光合器官与非光合器官之间比例关系,构建更多的保卫组织,使光合氮素的比例相对较低,所以  $PNUE$  也相对较低。由于冠层上部受到重力作用和木质部通道对水分运输阻力的增加,会导致输送到树顶叶片的水分相对减少,使得叶片降低气孔导度以减少蒸腾,同时限制了  $CO_2$  进入叶片,使植物光合碳同化能力降低,上部枝叶的生长受限(何春霞等,2008; Ryan 等,1997),叶片数量较少,再加上冠层上部叶片倾角较大,使上部叶片与光的接触面较小,大量的光线进入冠层中部,使冠层中层光照相对充足而又不那么强烈,处在一个较为适宜的环境中,同时中层  $N_{mass}$  显著高于上层和下层,而叶氮含量的增加不仅有利于提高叶片光合能力,也有利于提高植物水分利用效率,所以冠层中层更有利于冠层的光合作用,表现为叶氮含量和光饱和速率以中层的数值相对较大,而下层叶氮含量和光合速率相对较小可能与光照等环境条件不利于下层叶片的光合作用有关,也可能与氮素的向上转移有关(Field,1983; Field 等,1983,1986; Reich 等,1997; Osmond 等,1987)。

影响冠层光合生理特性空间异致性分布的原因很多,但主要是不同冠层高度光环境的差异,由于冠层叶氮和  $SLA$  与叶片光合特性密切相关,所以叶氮和  $SLA$  的分配格局可能很大程度上也受到光的控制,光在冠层中的分配格局对叶氮和  $SLA$  以及叶片光合特性分布起到重要的调控作用(Reich 等,1991,1995;何春霞等,2008)。在相同的  $SLA$  下,不同冠层高度叶氮含量以中层较高,而  $A_{area}$  也以中层达到最大,这可能是由于冠层中层的光照、蒸腾速率以及营养物质的供给和组合在这一层相对适中,林冠的这种分布格局可能是使其获得最大的碳收获量对环境的一种适应。

本文以太岳山 4 种乔木为研究对象,对植株不

同冠层的  $SLA$ 、叶氮和光合特性的空间分布格局的差异进行了比较研究,结果表明各叶性性状参数在树冠上层、中层和下层的差异均达到了极显著水平( $P < 0.001$ ),树冠不同高度的叶片性状参数总体差异较大,而各冠层叶片性状参数分布格局不尽相同,有其各自的分布规律。

#### 参考文献:

- 郑淑霞,上官周平. 2006. 黄土高原地区植物叶片养分组成的空间分布格局[J]. 自然科学进展,16(8):965-973
- Comstock J, Mencuccini M. 1998. Control of stomatal conductance by leaf water potential in *Hymenoclea salsola*, a desert subshrub [J]. *Plant Cell Environ*, 21: 1 029-1 038
- Field C. 1983. Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program [J]. *Oecologia*, 56: 341-347
- Field C, Merino J, Mooney HA. 1983. Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use efficiency in five species of Californi evergreens [J]. *Oecologia*, 60: 384-389
- Flexas J, Medrano H. 2002. Drought-inhibition of photosynthesis in  $C_3$  plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited [J]. *Annals Bot*, 89: 183-189
- He CX(何春霞), Li JY(李吉跃), Guo M(郭明), et al. 2008. Changes of leaf photosynthetic characteristics and water use efficiency along tree Height of 4 tree species(栲树冠层光合生理特性的空间异质性) [J]. *Acta Ecol Sin(生态学报)*, 28(7): 3 008-3 016
- Meng C(孟陈), Xu MC(徐明策), Li J X(李俊祥), et al. 2007. Spatial heterogeneity of photosynthetic characteristics of *Castanopsis fargesii* canopy(栲树冠层光合生理特性的空间异质性) [J]. *Chin J Appl Ecol(应用生态学报)*, 18(19): 1 932-1 936
- Osmond CB, Austin MP, Berry JA, et al. 1987. Stress physiology and the distribution of plants [J]. *Bioscience*, 37(1): 38-47
- Poorter H, Evans JR. 1998. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific area [J]. *Oecologia*, 116: 26-37
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. 1997. From tropics to Tundra Convergence In plant Functioning [J]. *Proc Natl Acad Sci, USA*, 94: 13 730-13 734
- Reich PB, Koike T, Gower ST, et al. 1995. Causes and Consequences of Variation in Conifer Leaf Life-span [M] // Smith WK, Hinckley TM(eds). *Ecophysiology of Conifers Forests*. San Diego: Academic Press: 225-254
- Reich PB, Uhl C, Walters MB, et al. 1991. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species [J]. *Oecologia*, 86: 16-24
- Turner IM. 1994. Sclerophylly: primarily protective [J]. *Funct Ecol*, 8: 669-675
- Ryan MJ, Yoder BJ. 1997. Hydraulic limits to tree height and tree growth [J]. *Bioscience*, 47: 235-242