

刘微, 李德志, 纪倩倩, 等. 两种生境常绿和落叶树种叶片氮素分配及与光合能力的关系[J]. 生态科学, 2015, 34(1): 1-8.  
LIU Wei, LI Dezhi, JI Qianqian, et al. Leaf nitrogen allocation of evergreen and deciduous broad-leaved tree species and their relationships with photosynthetic capacity in the two habitats[J]. Ecological Science, 2015, 34(1): 1-8.

## 两种生境常绿和落叶树种叶片氮素分配及与光合能力的关系

刘微<sup>1</sup>, 李德志<sup>1,2,3\*</sup>, 纪倩倩<sup>1</sup>, 陈惠娟<sup>1</sup>, 赖苏雯<sup>1</sup>, 耿松<sup>1</sup>, 贡小涛<sup>1</sup>, 陈青青<sup>1</sup>

1. 华东师范大学 生态与环境科学学院, 上海 200241
2. 华东师范大学 上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室, 上海 200241
3. 浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 浙江宁波 315114

**【摘要】**以天童国家森林公园太白山顶旷地生境和木荷林林下生境 18 种主要常绿与落叶树种为对象, 研究了单位面积叶干重( $LMA$ )、单位叶干重氮含量( $N_{mass}$ )、叶细胞壁氮素分配比率( $N_{cw}/N_m$ )和单位叶干重最大净光合速率( $A_{mass}$ ) 在 2 个生境中的差异及各指标间的关系。结果表明: 1) 旷地生境各树种间的  $LMA$  显著高于林下生境,  $A_{mass}$  则显著低于林下生境,  $N_{mass}$ 、 $N_{cw}/N_m$  在两种生境中差异不显著; 落叶树种具有较小的  $LMA$ 、较小的  $N_{cw}/N_m$  及较高的  $A_{mass}$ , 未受到光抑制; 常绿种具有较大的  $LMA$  和  $N_{cw}/N_m$ , 在旷地受到显著光抑制。2) 2 种生境中  $LMA$  与  $N_{mass}$ 、 $A_{mass}$  呈显著负相关, 与  $N_{cw}/N_m$  呈显著正相关,  $N_m$  与  $A_{mass}$  呈显著正相关。3) 从林下生境到旷地生境, 常绿树种表现为维持生长、延长叶寿命为主的适应策略, 而落叶树种表现为以提高资源利用效率为主的适应策略。

**关键词:** 常绿树种; 落叶树种; 氮素分配; 光合能力; 适应策略

doi:10.3969/j.issn. 1008-8873.2015.01.001 中图分类号: 文献标识码: A 文章编号: 1008-8873(2015)01-001-08

## Leaf nitrogen allocation of evergreen and deciduous broad-leaved tree species and their relationships with photosynthetic capacity in the two habitats

LIU Wei<sup>1</sup>, LI Dezhi<sup>1,2,3,\*</sup>, JI Qianqian<sup>1</sup>, LAI Suwen<sup>1</sup>, GENG song<sup>1</sup>, YUN Xiaotao<sup>1</sup>, CHEN Qingqing<sup>1</sup>

1. College of Ecology and Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200241, China
2. Key laboratory of Urbanization and Ecological Restoration of Shanghai, Shanghai 200241, China
3. National Field Observation and Research Station in Tiantong Forest Ecosystem of Ningbo, Zhejiang, Ningbo 315114, China

**Abstract:** Four leaf functional trait indexes [leaf dry mass per area ( $LMA$ ), leaf nitrogen concentration per unit mass ( $N_{mass}$ ), leaf nitrogen allocation proportion in cell wall ( $N_{cw}/N_m$ ) and mass-based maximum photosynthetic rate ( $A_{mass}$ )] were measured in 18 evergreen and an deciduous broad-leaved tree species from Taibai mountain-peak open habitat and from *Schima superba* forest understory habitat in Tiantong National Forest Park. The results showed that  $A_{mass}$  of the trees was lower but  $LMA$  was higher in the open habitats than those in the understory habitats.  $N_{mass}$  and  $N_{cw}/N_m$  of the trees were not significantly different between the two habitats; deciduous tree species possessed smaller  $LMA$ ,  $N_{cw}/N_m$  and higher  $A_{mass}$  than evergreen species, and the photoinhibition happened severely in open habitat for the evergreen tree species. More nitrogen was used to protect the photosynthetic system and defense system.  $LMA$  was negatively correlated with  $N_{mass}$  and  $A_{mass}$ , while it was positively correlated with  $N_{cw}/N_m$ ;  $A_{mass}$  and  $N_{mass}$  were positively correlated in both habitats. Our results indicated in the understory habitat, the evergreen tree species showed adaptive strategies characterized by persistence and

收稿日期: 2014-04-29; 修订日期: 2014-06-04

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31170387 和 31370435)

作者简介: 刘微(1989—), 女, 江西人, 硕士研究生, 主要从事植物生理生态和克隆植物生态学方面的研究。E-mail: gighigh163@163.com

\*通信作者: 李德志, 男, 教授。主要从事种群与群落生态学、生理与理论生态学及克隆植物生态学方面的研究。E-mail: dzli@des.ecnu.edu.cn

maintaining survival, extending leaf lifespan and increasing N investments in cell walls, but in the open and dry habitat the deciduous tree species showed adaptive strategies characterized by high nitrogen-use efficiency.

**Key words:** evergreen tree species; deciduous tree species; nitrogen allocation; photosynthetic capacity; adaptive strategy

## 1 前言

叶片是植物与环境接触面积最大的器官,其特性的变化是对特定环境的适应性表现。叶片特性在植物碳同化、水分关系和能量平衡方面有重要作用<sup>[1]</sup>。植物叶片对不同光环境的响应一直是植物生理生态学研究热点<sup>[2-4]</sup>,在不同光环境下,因光照变化差异导致了水、热、营养条件等相关因子的时空异质性,从而为不同功能群植物的更新创造了条件。不同植物及同一种植物均会以一种或几种内在和外在的方式来响应其生存的异质光环境<sup>[2-5]</sup>,多数情况下,植物比叶重随光强的升高而增加<sup>[6-7]</sup>。一些学者把叶片对外界光环境变化的生理学适应归因于比叶重的变化<sup>[8-9]</sup>。氮素是植物生理活动中最重要的营养元素之一,且大部分氮素都集中于叶绿体中,主要用于构成光合器官的组成部分,所以氮素是决定植物光合作用过程中光合物质代谢和植物生长的关键性因子<sup>[10-12]</sup>。由于叶氮含量与光合能力密切相关,随光环境的改变,氮利用效率及氮在细胞器不同组分中的分配也不尽相同。寿命长的植物会投资较多的氮到细胞壁中,以增加细胞的机械韧度<sup>[12]</sup>。关于反映植物适应环境策略的重要性状如比叶重、氮含量等方面的研究,已有诸多报道<sup>[13-15]</sup>,但对于氮素在植物的不同细胞器及细胞不同组分间分配的研究还较少<sup>[12,16]</sup>,为探究常绿阔叶林群落中的组成树种适应不同光环境的生理生态策略,本文对浙江天童国家森林公园太白山顶旷地和木荷(*Schima superba*)林林下2种生境内的18种主要常绿阔叶树种和落叶阔叶树种在不同光环境下叶片氮素分配的差异及其与光合能力的关系进行了测定和分析,希望以此为揭示它们对不同光环境的响应和适应策略,以及树种生长和竞争能力的相互对比关系提供依据。

## 2 研究地区与研究方法

### 2.1 研究地概况和样地描述

研究地位于浙江省天童国家森林公园(29°48'N, 121°47'E)。该地区为温暖湿润的亚热带季风气候。

全年温和多雨,四季分明。年平均气温为16.2℃;最热月为7月,平均温度为28.1℃;最冷月为1月,平均气温为4.2℃。年平均降水量为1,374.7 mm,多集中在夏季(6—8月),占全年降水量的35%—40%。年平均相对湿度达82%,变率不大,各季之间最大变率在5%以下。地带性植被是常绿阔叶林。土壤主要为山地黄红壤。土层厚薄不一,一般在1 m左右,质地以中壤至重壤为主。pH值为4.5—5.0<sup>[17]</sup>。由于干扰强度的差异、受保护年限的不同和小地形的影响,在天童国家森林公园的沟谷,以及海拔较高的局部地段,落叶成分增加,发育着以南酸枣(*Choerospondias axillaries*)和枫香(*Liquidambar formosana*)等为优势种的落叶阔叶林或混交林<sup>[18]</sup>。本文选择海拔较高处的太白山顶靠近山脊线一带,由于人类活动频繁,发育着南酸枣、雷公鹅耳枥(*Carpinus viminea*)、米槠(*Castanopsis carlesii*)等为组成的落叶阔叶混交林,由于山顶光照充足,冠层密度小,形成山顶旷地生境(平均光照强度为382.3 Lux);在公园中心玲珑岩一带发育着分别以栲树(*Castanopsis fargesii*)和木荷为优势种的典型常绿阔叶林。本文采样主要在常绿阔叶木荷林,其乔木层以木荷为主,另有少量的马尾松(*Pinus massoniana*)、石栎(*Lithocarpus glaber*)和栲树,层高度为12—20 m,盖度达到80%,灌木层主要以马银花(*Rhododendron ovatum*)、山矾(*Symplocos sumuntia*)和窄基红褐柃(*Eurya rubiginosa* var. *attenuata*)为主,层高度为1.5—5.0 m,盖度100%,木荷林所选树种是位于乔木亚层或灌木层的小乔木和灌木,均处于高度遮阴的木荷林林下生境(平均林下光照强度为25.5 Lux,是山顶旷地光强的6.7%)。

### 2.2 样本采集及野外测定

选择树种种类时,以优势种和伴生种在群落中的重要值为主要依据。南酸枣群落乔木层优势种为南酸枣,伴生种类有檫木(*Sassafras tzumu*)、雷公鹅耳枥、白栎(*Quercus fabri*)、米槠、木荷和栲树;灌木层种类为山鸡椒(*Litsea cubeba*)、赛山梅(*Styrax confusus*)、大青(*Clerodendrum cyrtophyllum*)和盐肤木(*Rhus chinensis*);木荷群落乔木优势种为木荷,伴

生种为石栎、米槠和栲树; 灌木层种类有山矾、马银花、檵木(*Loropetalum chinense*)、窄基红褐柃、雷公鹅耳枥和大青等。于植物生长旺盛季(8月), 利用高枝剪或攀爬的方法, 采集位于上述两种生境的群落乔木和灌木优势种及伴生种, 共8科18种树种具体见表1(其中常绿树种10种, 落叶树种8种)。测定4个指标: 1) 单位面积叶干重( $LMA$ ); 2) 单位干重叶氮含量( $N_{mass}$ ); 3) 叶细胞壁中氮分配( $N_{cw}/N_m$ ); 4) 单位叶干重最大光合速率( $A_{mass}$ )。每个树种选择长势良好的个体2—3株, 在每株树冠上选择6片向阳、成熟、完整的叶片, 于晴朗天气9:00—11:30, 用便携式光合仪(Li-Cor, Lincoln, Nebraska, USA)测定光合作用。测定时光强设定为 $1\ 500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $\text{CO}_2$ 浓度为 $380\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ , 叶温为 $25\ ^\circ\text{C}$ , 空气相对湿度为60%—70%, 待仪器稳定后(一般2—4 min), 记录单位叶面积最大光合速率( $A_{area}$ )。然后, 用便携式植物效率仪(Handy PEA, Hansatech instruments, UK)测定最大光能转化效率( $F_v/F_m$ )。测量后, 把叶片剪下, 用自封袋装好, 带回实验室, 整个实验工作重复3次。

## 2.3 植物叶片指标测定

### 2.3.1 比叶重测定

用叶面积仪(Li-3100, USA)测定叶面积( $S$ )。将每片叶子沿中脉切分成对等的两份, 一份放入 $75\ ^\circ\text{C}$ 的烘箱中, 烘干至恒重(72 h)后称重( $M$ ), 计算比叶重( $LMA, \text{g}\cdot\text{m}^{-2}, LMA=M/S$ )。另一部分速冻于液氮中, 用于后续提取细胞壁。

### 2.3.2 叶片氮含量测定

把测定比叶重的叶片用混合球磨仪(MM200, Retsch, Germany)磨碎混匀。采用标准凯式法硝解叶片粉末, 用全自动间断化学分析仪(Cleverchem200, Dechem-Tech, Germany)测定全氮含量( $N_m, \text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )。

### 2.3.3 叶片细胞壁中氮含量测定

细胞壁的提取采用改进的Onoda *et al.* (2004)<sup>[19]</sup>方法: 将另一份叶片用液氮研磨后, 加入4 mL含3%SDS的磷酸缓冲液形成匀浆, 用离心机 $2\ 500\ \text{g}$ 离心5 min, 去上清, 剩余沉淀在 $90\ ^\circ\text{C}$ 条件下加热5 min, 上述过程重复4次。剩余固体物质包含淀粉和细胞质蛋白, 加入淀粉糖苷酶后在 $55\ ^\circ\text{C}$ 温水中放置30 min, 加入KOH(0.2 M), 离心洗涤5 min, 剩下的固体物质分别用蒸馏水和乙醇离心洗涤10 min, 重复2次。之后, 得到的细胞壁材料在 $75\ ^\circ\text{C}$ 条件下烘

干、称重, 用全自动间断化学分析仪测定其中氮含量( $N_{cw}$ ), 并计算 $N_{cw}/N_m$ 。

### 2.3.4 叶片光合参数计算

将基于面积水平的光饱和速率( $A_{area}$ )( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), 通过 $LMA$ 换算成基于质量水平的光饱和速率( $A_{mass}$ )( $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ )。换算公式为:  $A_{mass} = A_{area}/LMA$ 。

## 2.4 数据分析

对各指标数据进行正态检验。用单因素方差分析检验山顶旷地和林下生境内常绿树种与落叶种叶片指标差异显著性; 用Pearson相关系数, 检验各指标间的相关显著性。各指标均以均值 $\pm$ 标准误形式表示。方程拟合和差异性水平( $p < 0.05$ )分析, 均采用SPSS19.0(SPSS Inc., Chicago, USA)。

## 3 结果与分析

### 3.1 不同生境树木各叶片指标的比较

从表1可以看出, 在山顶旷地生境中, 落叶树种占优势, 各树种间 $LMA$ 值的变化范围在 $43.98$ — $191.20\ \text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ , 平均值为 $109.16\ \text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ ; 在木荷林林下生境中, 常绿树种占优势,  $LMA$ 值的变化范围在 $37.08$ — $125.91\ \text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ , 平均值为 $79.99\ \text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ ; 与旷地生境相比, 林下生境各树种间的 $LMA$ 差异较小。在旷地和林下生境中, 不同树种间的 $N_{mass}$ 值相差不大, 其变化范围分别为 $8.04$ — $22.84\ \text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 和 $8.47$ — $21.63\ \text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ , 平均值分别为 $13.99$ 、 $14.39\ \text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ; 在旷地生境和林下生境, 不同树种间 $N_{cw}/N_m$ 分别为 $2.23\%$ — $7.62\%$ 和 $2.79\%$ — $7.23\%$ , 常绿树种与落叶树种间的 $N_{cw}/N_m$ 变化差异明显。在旷地生境内, 各树种间的 $A_{mass}$ 值为 $51.54$ — $172.69\ \text{nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ , 平均值为 $99.85\ \text{nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ , 在林下生境内, 各树种间 $A_{mass}$ 值为 $74.27$ — $223.26\ \text{nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ , 平均值为 $135.83\ \text{nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ ; 与旷地生境相比, 在林下生境内的各种间 $A_{mass}$ 差异较大。

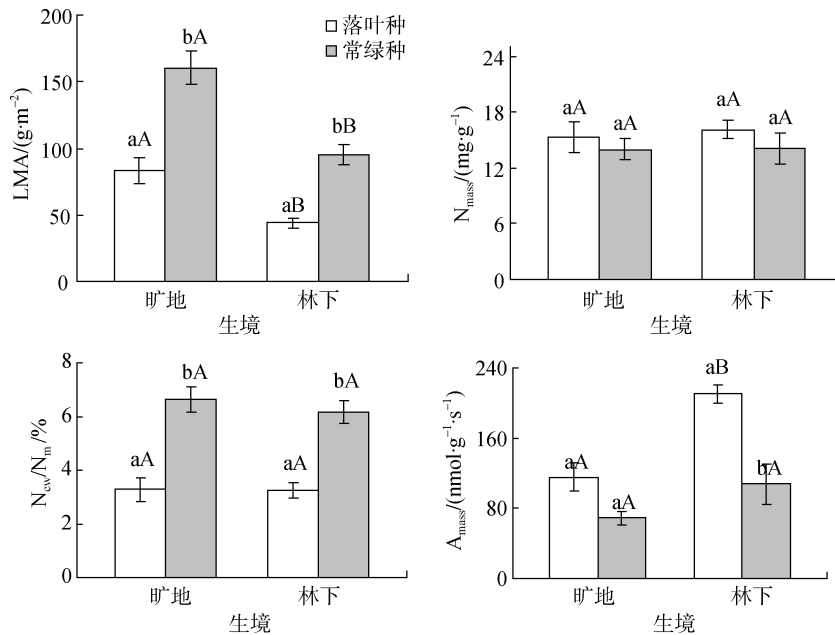
### 3.2 常绿树种与落叶树种在不同生境条件下叶片指标及 $F_v/F_m$ 值

图1表明, 常绿树种叶片 $LMA$ 在2种生境条件下明显高于落叶树种( $p < 0.05$ )。随生境的光强降低, 常绿树种与落叶树种叶片 $LMA$ 均呈下降趋势, 且二者在旷地和林下生境间差异显著( $p < 0.05$ ); 常绿树种和落叶树种的 $N_{mass}$ 、 $N_{cw}/N_m$ 在2种生境间均无显著差异; 但在相同生境光强下, 常绿树种的 $N_{cw}/N_m$ 显著

表 1 天童 2 个生境 18 种优势木本植物叶片指标  $LMA$ 、 $N_{mass}$ 、 $N_{cw}/N_m$  和  $A_{mass}$ Tab. 1  $LMA$ ,  $N_{mass}$ ,  $N_{cw}/N_m$  and  $A_{mass}$  of the leaves of 18 dominant woody species in the two habitats of Tiantong

地点	物种	拉丁名	习性	$LMA/(g \cdot m^{-2})$	$N_{mass}/(mg \cdot g^{-1})$	$N_{cw}/N_m/(%)$	$A_{mass}/(nmol \cdot g^{-1} \cdot s^{-1})$
太白山顶旷地	盐肤木	<i>Rhus chinensis</i>	D	43.98±1.24	22.84±1.32	3.12±0.14	172.69±7.34
	山鸡椒	<i>Litsea cubeba</i>	D	58.18±1.75	19.61±0.68	2.23±0.08	155.26±3.66
	大青	<i>Clerodendrum cyrtophyllum</i>	D	75.85±0.87	10.87±0.92	3.24±0.05	72.65±6.43
	雷公鹅耳枥	<i>Carpinus viminea</i>	D	81.29±3.66	15.14±0.35	2.98±0.11	115.80±5.03
	檫木	<i>Sassafras tzumu</i>	D	81.78±0.80	18.21±2.16	5.19±0.12	147.42±4.49
	南酸枣	<i>Choerospondias axillaris</i>	D	82.84±4.35	12.72±0.28	4.02±0.17	94.32±6.52
	赛山梅	<i>Styrax confusus</i>	D	114.91±3.84	13.45±1.75	3.65±0.23	103.67±6.23
	白栎	<i>Quercus fabri</i>	D	128.99±5.65	9.64±0.37	6.15±0.09	61.16±3.45
	栲树	<i>Castanopsis fargesii</i>	E	137.30±4.49	12.01±0.94	7.62±0.56	85.63±4.12
	米槠	<i>Castanopsis carlesii</i>	E	142.32±5.05	13.16±2.11	5.41±0.19	73.80±6.59
	云山青冈	<i>Cyclobalanopsis sessilifolia</i>	E	171.24±3.73	8.04±0.54	6.46±0.22	64.15±3.07
	木荷	<i>Schima superba</i>	E	191.20±8.05	10.91±0.42	7.08±0.41	51.54±2.44
		平均值±标准误		109.16±13.22	13.99±1.26	4.76±0.52	99.85±11.57
	木荷林林下	鹿角杜鹃	<i>Rhododendron latoucheae</i>	E	65.62±1.18	21.63±0.37	4.37±0.20
米槠		<i>Castanopsis carlesii</i>	E	75.90±0.55	18.57±1.77	6.89±0.17	179.55±7.22
石栎		<i>Lithocarpus glaber</i>	E	83.72±1.04	12.85±1.49	7.23±0.35	94.34±3.86
马银花		<i>Rhododendron ovatum</i>	E	87.36±3.53	9.94±0.14	4.34±0.26	74.27±3.74
山矾		<i>Symplocos sumuntia</i>	E	97.97±3.89	18.09±0.41	7.09±0.28	115.86±5.13
木荷		<i>Schima superb</i>	E	108.44±4.13	13.74±2.30	6.43±0.43	98.37±3.71
窄基红褐柃		<i>Eurya rubiginosa var. attenuata</i>	E	117.32±3.75	8.47±0.97	5.80±0.34	77.38±5.48
檫木		<i>Loropetalum chinense</i>	E	125.91±7.58	9.36±1.59	7.22±0.25	83.75±3.63
盐肤木		<i>Rhus chinensis</i>	D	43.10±3.26	17.63±1.05	2.79±0.07	211.44±5.05
大青		<i>Clerodendrum cyrtophyllum</i>	D	37.08±2.09	16.32±0.31	3.72±0.14	223.36±4.84
雷公鹅耳枥		<i>Carpinus viminea</i>	D	51.55±0.44	14.27±1.73	3.26±0.32	197.05±8.46
		平均值±标准误		79.99±9.01	14.39±1.28	5.38±0.52	135.83±17.19

注: E: 常绿Evergreen broad-leaved; D: 落叶Deciduous.



小写字母表示不同树种叶片指标在同一生境条件下的比较, 不同字母表示差异显著( $p < 0.05$ ); 大写字母表示同一树种叶片指标在不同生境条件下的比较, 不同字母表示差异显著( $p < 0.05$ )。

图 1 旷地( $n=12$ )和林下( $n=11$ )生境中优势树种  $LMA$ 、 $N_{mass}$ 、 $N_{cw}/N_m$  和  $A_{mass}$  的比较Fig. 1 Comparison of  $LMA$ ,  $N_{mass}$ ,  $N_{cw}/N_m$  and  $A_{mass}$  between the dominant tree species in open ( $n=12$ ) and understory ( $n=11$ ) habitats

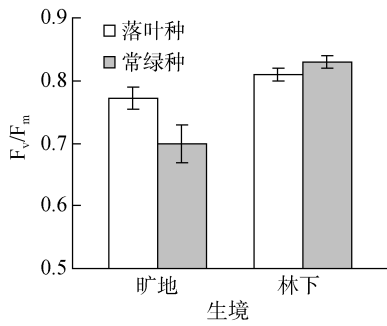


图2 2种生境条件下落叶种与常绿种  $F_v/F_m$  值  
Fig. 2  $F_v/F_m$  values of the leaves of the deciduous and evergreen species in the two habitats.

高于落叶树种 ( $p < 0.05$ ); 在2种生境条件下, 落叶树种叶片  $A_{mass}$  均显著高于常绿树种, 两类树种叶片  $A_{mass}$  均随生境光强降低而增加, 且落叶树种  $A_{mass}$  在旷地与林下生境间差异显著 ( $p < 0.05$ ).

$F_v/F_m$  是反映植物是否受到光胁迫的一个有效指标, 其值在0.8以上表示植物未受到光抑制<sup>[20]</sup>. 图3显示, 在旷地生境内, 常绿树种和落叶树种均存在光抑制, 尤其是前者的  $F_v/F_m$  显著小于0.8 ( $F_v/F_m = 0.70$ ), 光抑制情况明显.

### 3.3 叶片指标间的关系

由图3所示, 在2种生境中,  $N_{mass}$ 、 $A_{mass}$  与  $LMA$

间均呈显著负相关 ( $P < 0.05$ );  $N_{cw}/N_m$  与  $LMA$  呈显著正相关 ( $P < 0.01$ ); 当  $LMA$  相同时, 林下生境的  $N_{cw}/N_m$  明显大于旷地生境; 在2种生境中,  $A_{mass}$  与  $N_{mass}$  呈显著正相关 ( $p < 0.05$ ), 且在相同  $N_{mass}$  的情况下, 林下生境中  $A_{mass}$  略高于旷地生境 (图3). 而从图4中可以看出, 所有落叶树种与常绿树种  $A_{mass}$  与  $N_{mass}$  关系均显著相关 ( $P < 0.05$ ), 并且在相同的  $N_{mass}$  增量情况下, 落叶树种明显有较高的  $A_{mass}$  增量.

## 4 讨论

### 4.1 不同生境条件下优势树种叶片指标的比较

植物叶片可以通过多种途径改变其外在或内在的特征, 以适应不同生境光强的变化, 因此, 叶片特征是植物响应光环境能力的一个较好的表征<sup>[21]</sup>. 理解植物对这种异质光环境的光合响应机制对揭示植物生态分布非常重要.  $LMA$  表征的是单位面积叶干重. 它是反映植物碳获取策略的关键叶片指标之一<sup>[22]</sup>.  $LMA$  较高的物种, 其叶中很大一部分物质用于防御结构 (防虫食等) 或者增加叶肉细胞密度, 常形成厚度较大、面积较小的叶片, 不适宜强光下生存<sup>[23]</sup>. 落叶阔叶树种和常绿阔叶树种的  $LMA$  均随不同生境内光强的降低而降低, 这与多数研究结果相

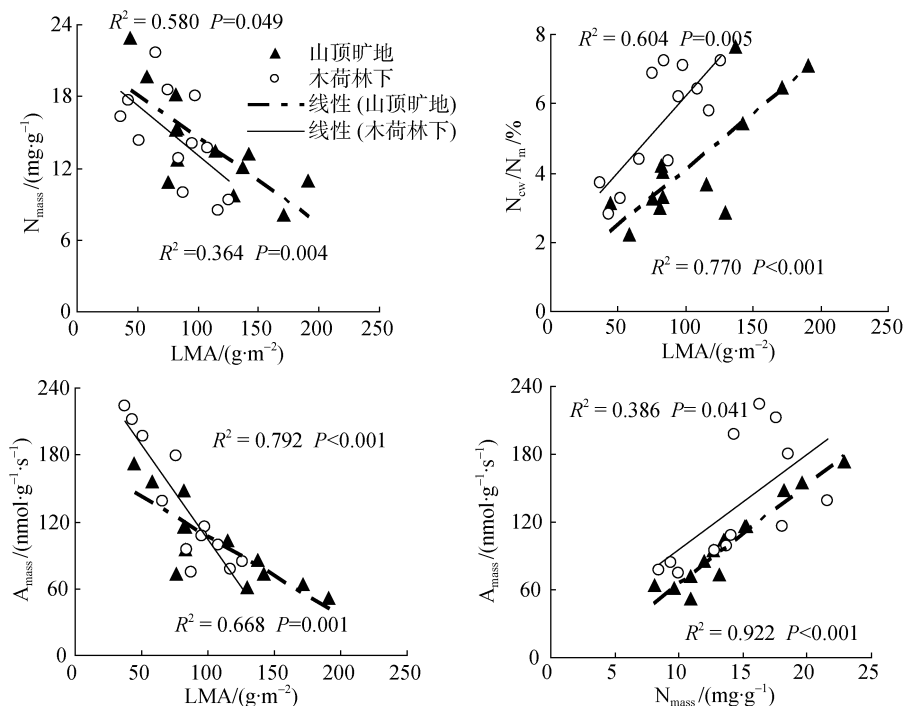


图3 旷地(实三角)和林下(空圆点)2种生境内优势种叶片指标  $LMA$ 、 $N_{mass}$ 、 $N_{cw}/N_m$  和  $A_{mass}$  间的关系  
Fig. 3 Relationships among the  $LMA$ ,  $N_{mass}$ ,  $N_{cw}/N_m$  and  $A_{mass}$  for the dominant species in the two habitats

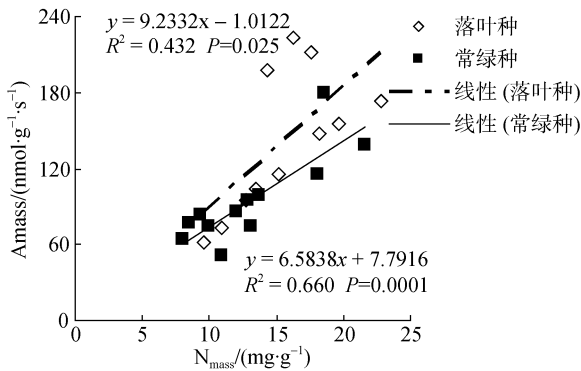


图 4 2 种生境所有落叶树种与常绿树种  $N_{mass}$  和  $A_{mass}$  间的关系

Fig. 4 Relationships among the  $N_{mass}$  and  $A_{mass}$  of the leaves of the deciduous and evergreen species in the two habitats

一致<sup>[24-25]</sup>。一般而言,如果植物的单位干重叶面积大,则其捕光能力就强<sup>[21]</sup>。随着生境光强的减弱而减小  $LMA$ ,对植物来说是一种经济的投资策略。与常绿阔叶树种相比,落叶树种叶片  $LMA$  较小,意味着叶片更薄、叶面积更大,在有限的生长季节和有限的资源条件下,能够捕获更多光能、积累更多的光合产物,并有利于增强竞争力。常绿树种的  $LMA$  均较大。 $LMA$  较大的植物叶片的厚度或密度就更大,意味着植物对单位面积叶片的生物量投资更多<sup>[26]</sup>,这有利于延长叶片寿命<sup>[27]</sup>、降低植食性天敌取食以及风、霜和雪等的危害<sup>[28-29]</sup>,也能延长叶片碳积累的时间和提高资源利用效率<sup>[30]</sup>。

氮是光合作用过程中酶的主要组成部分,与光合作用紧密相关<sup>[10-12]</sup>。在本文中,2个生境树种间叶片  $N_{mass}$  差异并不显著(图1),但分配到叶片细胞壁中的氮素( $N_{cw}/N_m$ )在常绿树种与落叶树种中差异显著。这涉及到氮素在叶片中的分配与权衡的问题。由于物理结构和生理作用的限制,一个叶片不可能同时使光合氮利用速率(PNUE)和叶片寿命都达到最大值<sup>[31]</sup>。叶片需要维持更长的寿命,更需要生理上的韧性,而细胞壁在植物组织机械韧性方面起重要作用<sup>[32-33]</sup>。以降低PNUE为代价,寿命长的植物投资更多的氮到细胞壁中增加组织机械韧度<sup>[12]</sup>。在低光照生境中,常绿树种叶片寿命长,致使细胞壁和其中蛋白质含量增加、细胞壁中氮占细胞总氮比例增加。文中树种叶片的  $N_{cw}/N_m$  变化趋势与这一规律相一致。在旷地高光强生境内,树木的阳生叶倾向于将较多的氮素投资于细胞的保护构造上,有利于防止高温损伤和过度失水,并且,旷地充足的光照资源

也使得植物有可能不必通过将过多的氮素投资给光合器官就可以较容易地获取光资源<sup>[34]</sup>。这为本文所揭示的旷地生境常绿树种的  $N_{cw}/N_m$  较高的结果作出合理解释。

$A_{mass}$  是植物碳收获速率,直接反映植物的生存状况。生长在旷地生境树种的  $A_{mass}$  显著低于林下生境树种的  $A_{mass}$  值(图1),这与山顶旷地生境  $LMA$  较高有关。较高的  $LMA$  降低了叶片氮素向光合结构的分配比例,从而降低了光合氮含量和光合速率<sup>[35]</sup>;常绿树种有相对长的光合生长期,但光合速率较低,因此降低了其对土壤氮素的要求;相反,落叶树种有较高的光合速率,但叶寿命较短,遇到季节性干旱时,它会降低整体蒸腾与呼吸来维持生命<sup>[36-37]</sup>。另外,在旷地生境高光强条件下,常绿树种的  $F_v/F_m$  显著低于0.8(图3)。由于午后高温高光,光化学反应的能量需求降低,促进了光系统吸收光能的非辐射耗散的增加,但一天内植物吸收的光能超过了其光能利用和耗散过剩光能的能力时,就会导致植物受到强烈光抑制。本文的结果表明光抑制可能是导致旷地常绿阔叶树种光合能力较低的原因之一。同时,在山顶旷地生境内,植物通过降低叶片气孔导度,可以提高水资源的利用效率<sup>[38]</sup>,由此来推测,这一因素也可能导致  $A_{mass}$  下降(略有遗憾的是,本文没有测定叶片气孔导度)。

#### 4.2 树木叶片指标间的关系

植物叶片的不同指标特征之间一般有着协同性的趋势,不管是不同生活型,还是不同生物群区的植物,一般都会呈现出叶片寿命短则氮含量高(基于质量水平)、净光饱和速率高、光合氮利用速率(PNUE)高的特征<sup>[39-41]</sup>。在本文中,  $N_{mass}$  和  $A_{mass}$  均与  $LMA$  呈负相关,  $N_{cw}/N_m$  与  $LMA$  呈正相关,  $A_{mass}$  与  $N_{mass}$  呈正相关(图3),这与上述趋势和规律相符合。光合氮利用率(PNUE)是光合速率与叶片氮含量的比值,即叶片平均每单位氮含量能被光合作用所利用的效率<sup>[12]</sup>。落叶树种与常绿树种  $A_{mass}-N_{mass}$  关系斜率分别为9.23和6.53(图4),意味着在相同的  $N_{mass}$  增量情况下,落叶树种明显有较高的  $A_{mass}$  增量,从而导致落叶树种有更高的PNUE。这与上述趋势一致。叶片不同指标特征间的协同性可能与氮素在叶片中的分配平衡趋势密切相关。氮素一方面分配到植物的光合器官中,另一方面分配到维持叶片寿命的器官中。

在强光照的生境内, 一般植物的比叶重较小、寿命较短, 落叶树种的 $A_{mass}$ 和PNUE也较高<sup>[12,40]</sup>, 这些特征表明它们可以快速生长, 有利于其在高光、干旱的环境条件下, 获得竞争优势。与落叶树种相反, 常绿树种一般有较高的 $LMA$ 、较低的 $N_m$ 、较高的 $N_{cw}/N_m$ 、较长的叶片寿命和较低的PNUE, 这些特征可以使常绿树种有一个更长的叶片氮素平均滞留时间和光合季节, 可以以较低的叶片营养成本替换衰老的叶片, 可以有更多能量和物质投入在结构性物质上(如纤维素等), 从而降低被动物取食的可能性和风吹、冰害等机械性损伤, 以及降低木质部空穴化的可能性, 水分传输的安全性等也可以得到提升, 因此, 这些特征都有利于常绿植物在低光或者低温的环境占据优势<sup>[42-43]</sup>。

本研究表明, 在不同生境条件下, 常绿树种与落叶树种的叶片指标特征明显不同。常绿树种叶片有较高的 $LMA$ 和氮素在细胞壁中的分配比例, 在林下能正常进行光合碳同化, 并将更多的氮素投入生存消耗中; 在强光照生境中, 发生明显光抑制, 将更多的氮投入到保护光合结构中。落叶树种表现出较低的 $LMA$ 和细胞壁氮素分配比例, 将更多的氮素投入到光合系统中, 以更短的叶寿命换取更大的氮素利用效率的适应策略来响应生境条件的变化。常绿树种与落叶树种的这些特征的差异可能是它们共生于常绿阔叶林群落的生理生态学原因之一。

## 参考文献

- [1] ACKERLY D D, KNIGHT C A, WEISS S B, et al. Leaf size, specific leaf area and micro habitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses[J]. *Oecologia*, 2002, 130(3): 449-457.
- [2] PEARCY R W. Photosynthetic gas exchanges of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understorey micro environment[J]. *Functional Ecology*, 1987, 1: 169-178.
- [3] Walters M B and Reich P B. Trade-offs in low-light  $CO_2$  exchanges: a component of variation in shade tolerance among cold temperature tree seedlings[J]. *Functional Ecology*, 2000, 14: 155-165.
- [4] GUO Zhihua, HU Qipeng, WANG Rong, et al. Acclimation of midrib angle and petiole angle of a deciduous broad leaf Tree, *Camptothec acuminata* Decne, to different light regimes in evergreen broad-leaved forests[J]. *Forest Research*, 2006, 19(5): 647-652.
- [5] KITAO M, LEI T T, KOIKE T, et al. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broad leaf tree species with different successional traits raised under various light regimes[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2000, 23: 81-89.
- [6] VINCENT. Leaf Photosynthetic capacity and nitrogen content adjustment to canopy openness in tropical forest tree seedlings[J]. *Journal Tropical Ecology*, 2001, 17: 495-509.
- [7] GRASSI G, COLOM M R, MINOTTA G. Effect of nutrient supply on photosynthetic acclimation and photoinhibition of one-year-old foliage of *Picea abies*[J]. *Physiol Plant*, 2001, 111: 245-254.
- [8] MIYAZAWA Y, KIKUZAWA K. Photosynthesis and physiological traits of evergreen broad leaved saplings during winter under different light environments in a temperate forest[J]. *Canadian Journal of Botany-revue Canadienne de Botanique*, 2006, 84: 60-69.
- [9] LE ROUX X, WALCROFT A S, DAUDET F A, et al. Photosynthetic light acclimation in peach leaves: importance of changes in mass : area ratio, nitrogen concentration, and leaf nitrogen partitioning[J]. *Tree Physiol*, 2001, 21: 377-386.
- [10] 郑淑霞, 上官周平. 不同功能型植物光合特性及其与叶氮含量、 $LMA$  的关系[J]. *生态学报*, 2007, 27(1): 171-181.
- [11] EVANS J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of  $C_3$  plants[J]. *Oecologia*, 1989, 78: 9-19.
- [12] TAKASHIMA T, HIKOSAKE K, HIROSE T. Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species[J]. *Plant Cell and Environment*, 2004, 27: 1047-1054.
- [13] WESTOBY M, FALSTER D S, MOLES A T, et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 125-159.
- [14] WRIGHT J, REIEH P B, WESTOBY M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high-and low-rainfall and high-and low nutrient habitats[J]. *Functional Ecology*, 2001, 15: 423-434.
- [15] CORNELISSEN J H C, LAVOREL S, GARNIERE, et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide[J]. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51: 335-380.
- [16] ZHANG Yajie, FENG Yulong. The relationships between photosynthetic capacity and lamina mass per unit area, nitrogen content and partitioning in seedlings of two *Ficus* species grown under different irradiance[J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2004, 30 (3): 269-276.
- [17] 宋永昌, 陈小勇. 中国东部常绿阔叶林生态系统退化机制与生态恢复[M]. 北京: 科学出版社, 2007.

- [18] DING Shengyan. The causes of *Castanopsis fargesii* and *Schima superba* being dominant species of series of evergreen broad-leaved forest in Zhejiang Tiantong[J]. Journal of Henan University, Natural Science Edition, 2001, 31: 79–83.
- [19] ONODA Y, HIKOSAKA K, HIROSE T. Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency[J]. Functional Ecology, 2004, 18: 419–425.
- [20] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Annu Rev Plant Physiol, 1982, 11 : 101–110.
- [21] POOTER L, BONGERS F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species[J]. Ecology, 2006, 87 (7): 1733–1743.
- [22] WRIGHT I J, WESTOBY M, REICH P B. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span[J]. Journal of Ecology, 2002, 90: 534–543.
- [23] PERTER B, REICH, MICHAEL B, et al. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups[J]. Oecologia, 1998, 114: 471–482.
- [24] YAMASHITA N, KOIKE N, ISHIDA A. Leaf ontogenetic dependence of light acclimation in invasive and native subtropical trees of different successional status[J]. Plant Cell Environ, 2002, 25: 1341–1356.
- [25] NIINEMETS U. The controversy over traits conferring shade-tolerance in trees: ontogenetic changes revisited[J]. Journal of Ecology, 2006, 94: 464–470.
- [26] VILLAR R, MERINO J. Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems[J]. New Phytologist, 2001, 151: 213–226.
- [27] KIKUZAWA K. A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern[J]. American Naturalist, 1991, 138: 1250–1260.
- [28] RODERICK M L, BERRY S L, NOBLE I R, et al.. A theoretical approach to linking the composition and morphology with the function of leaves[J]. Functional Ecology, 1999, 13: 683–695.
- [29] POORTER H, NIINEMETS U, POORTER L, et al. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis[J]. New Phytologist, 2009, 182: 565–588.
- [30] EVANS J R, POORTER H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: The relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain[J]. Plant, Cell and Environment, 2001, 24: 755–767.
- [31] HIKOSAKA K. Leaf canopy as a dynamic system. Ecophysiology and optimality in leaf turn over[J]. Annals of Botany, 2004, 16: 36–43.
- [32] MATTHEW T, HARRISON. Nitrogen in cell walls of sclerophyllous leaves accounts for little of the variation in photosynthetic nitrogen-use efficiency[J]. Plant, Cell and Environment, 2009 32: 259–270.
- [33] REITER W D. The molecular analysis of cell components[J]. Trends in Plant Science, 1998, 3: 27–32.
- [34] ZHANG Lin, LUO Tianxiang. Tianxiang Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits[J]. Acta Phytocologica Sinica, 2004, 28(6): 844–852.
- [35] FENG Yulong, LEI Yanbao, WANG Ruifang, et al. Evolutionary trade-offs for nitrogen allocation to photosynthesis versus cell walls in an invasive plant[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2009, 106: 1853–1856.
- [36] CHABOT B F, HICKS D J. The ecology of leaf life spans [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1982, 13: 229–259.
- [37] EAMUS D, PRIOR L. Ecophysiology of trees of seasonally dry tropics: comparisons among phenologies[J]. Advances in Ecological Research, 2001, 32: 113–197.
- [38] ZHANG Jiaolin L, ZHU Junjie, CAO Kunfang. Seasonal variation in photosynthesis in six woody species with different leaf phenology in a valley savanna in south-western China[J]. Trees, 2007, 21: 631–643.
- [39] REICH P B, WALTERS M B, ELLSWORTH D S. Leaf lifespan as a determination of leaf structure and function among 23 Amazonian tree species[J]. Oecologia, 1991, 86: 16–24.
- [40] REICH P B, ELLSWORTH D S, WALTERS M B, et al. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes[J]. Ecology, 1999, 80: 1955–1969.
- [41] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al. The world wide leaf economics spectrum. Nature, 2004, 428: 821–827.
- [42] GIVNISH T J. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. Silver Fennica, 2002, 36: 703–743.
- [43] KIKUZAWA K. A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. American Naturalist, 1991, 138: 1250–1263.