

江西九连山常绿阔叶林主要树种叶建成消耗的比较

陈飞宇^{1, 3}, 罗天祥^{2, *}, 张 林¹, 邓坤枚¹, 田晓娅¹

(1. 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101; 2. 中国科学院青藏高原研究所, 北京 100085; 3. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要:叶建成消耗(或叶构建消耗)是指构建单位质量(面积)叶片所需要的葡萄糖当量, 是植物碳收获过程中必要的成本投资, 反映植物在叶片水平上的能量和碳分配策略。基于热值、灰份含量、叶氮含量和比叶面积的测定, 估算了江西九连山常绿阔叶林 16 个主要树种的叶建成消耗, 分析比较了不同树种、不同叶寿命、比叶面积和冠层不同部位对叶建成消耗的影响。结果表明, 热值组分的变化对单位质量叶建成消耗的影响最大; 树种间单位质量叶建成消耗的差异不大(变化率仅 3% ~ 6%), 但其单位面积叶建成消耗则存在显著差异(变化率达 27% ~ 28%); 热值和单位质量叶建成消耗与比叶面积密切相关, 而比叶面积随取样高度呈显著的降低趋势, 最终导致热值及单位质量和单位面积的叶建成消耗均随取样高度呈显著的增加趋势。研究结果指出: (1) 较高的叶建成消耗是由于植物叶片内含有较高能量投资的化学组分; (2) 叶建成消耗和比叶面积随取样高度的变化综合反映了植物对光照和水分资源垂直梯度变化的可塑性适应。

关键词:建成消耗; 热值; 叶寿命; 比叶面积; 冠层高度

文章编号: 1000-0933(2006)08-2485-09 **中图分类号:** Q948 **文献标识码:** A

Comparison of leaf construction cost in dominant tree species of the evergreen broad-leaved forest in Jiulian Mountain, Jiangxi Province

CHEN Fei-Yu^{1, 3}, LUO Tian-Xiang^{2, *}, ZHANG Lin¹, DENG Kun-Mei¹, TIAN Xiao-Ya¹ (1. Institute of Geographical Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 2. Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China; 3. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(8): 2485 ~ 2493.

Abstract: Leaf construction cost is the amount of glucose required to produce per unit leaf mass or leaf area, which reflects the fundamental energy invested for carbon gain of leaves and is related to processes driven by light interception, or limited by diffusion to the plant surface. In this study, we presented observed data of specific leaf area, the heat of combustion, organic nitrogen content and ash content in leaves collected from different canopy positions across 16 dominant tree species in a subtropical evergreen broadleaved forest in Jiulian Mountain of Jiangxi Province. Calorimetric method was used to estimate mass- and area-based construction costs (CC_m and CC_a) of leaves in different annual cohorts according to tree species and sampled canopy heights. The heat of combustion was the main determinant of leaf CC_m . Across tree species, the CC_m varied little with coefficient of variation (CV) of 3% ~ 6%, while the CC_a varied greatly with CV of 27% ~ 28%. The heat of combustion and the CC_m were negatively correlated with specific leaf area. Because specific leaf area generally declined with the increasing of sampled canopy heights, both CC_m and CC_a generally increased with sampled canopy height across the 16 tree species. Our results suggest that: 1) higher leaf CC_m results from the higher content of chemical components that cost high energy; 2) the height-related variations

基金项目:中国科学院院长青年基金特别支持资助项目(2002); 国家自然科学基金资助项目(30370290); 美国林业局全球变化研究资助项目(USDA Forest Service, 05-IC-11242343-064)

收稿日期: 2006-03-20; **修订日期:** 2006-05-31

作者简介: 陈飞宇(1982~), 女, 四川蓬安人, 硕士生, 主要从事植物生态学研究. E-mail: chenfy.03s@igsrr.ac.cn

*** 通讯作者** Corresponding author. E-mail: luotx@itpcas.ac.cn

Foundation item: The project was supported by The Special President Foundation of China Academy of Sciences(No. 2002), the National Natural Science Foundation of China(No. 30370290), the International Cooperation Project of the USDA Forest Service(No. 05-IC-11242343-064)

Received date: 2006-03-20; **Accepted date:** 2006-05-31

Biography: CHEN Fei-Yu, Master candidate, mainly engaged in plant ecology. E-mail: chenfy.03s@igsrr.ac.cn

in leaf construction costs and special leaf area may be considered as integrated indicators of plant plasticity in response to changes in light and water resources along a canopy profile.

Key words: construction cost; heat of combustion; leaf lifespan; specific leaf area; canopy height

常绿阔叶林是我国亚热带地区的地带性森林类型,林内长期共存的主要树种常常具有不同的叶寿命及其相关叶性状特征。根据成本-效益分析理论(Cost-Benefit Analysis),在特定环境条件下叶寿命大小取决于形成并维护单位叶面积所需要的物质消耗(Construction Cost)与叶片碳收获的平衡^[1]。叶建成消耗(或叶构建消耗, leaf construction cost)是指构建单位质量(面积)的叶片所需要的葡萄糖当量,是植物碳收获过程中必要的成本投资,反映植物在叶片水平上的能量和碳分配策略,与资源利用效率和植物生长速率存在相关关系^[2-5]。尽管国外相关研究已经取得了重要进展,但是国内在这一领域的研究基本尚属空白。本着知识贮备和数据积累,本研究着重分析比较江西九连山常绿阔叶林主要树种的叶建成消耗及其与叶寿命和比叶面积的关系,从建成消耗的角度探讨亚热带森林建群种的长期适应特征。

1 研究方法

1.1 研究地区概况

江西九连山自然保护区位于江西省龙南县境内,地理坐标为东经 24° 29' 18" ~ 24° 38' 05",北纬 114° 22' 50" ~ 114° 31' 32",地处中亚热带与南亚热带的过渡地带,属于南岭东段九连山山脉,最高海拔 1430m。一年内光照充足,年平均气温 16.7℃,降水量的年际变化较大(1502.1 ~ 2469.3 mm),每年 2 ~ 9 月份为雨季;年均蒸发量 775.4 ~ 969.0 mm。森林类型以常绿阔叶林或常绿阔叶针叶混交林为主。土壤类型以砂岩、板岩发育而成的红黄壤和黄壤为主。

1.2 叶样采集与叶寿命测定

2004 年在生长季叶充分展开后(7 ~ 8 月份),分别布设面积为 1500 ~ 1600 m² 标准样地 3 块,对胸径大于 3 cm 的乔木进行每木调查,测定胸径和树高,选取林分主要树种的平均标准木共 16 株,分别代表上层林冠 8 个树种(树高 10m 以上)和下层 8 个小乔木树种(树高 5m 以下)(表 1)。由于林分具有较高郁闭度(≥0.8),光对叶性因子的影响主要体现在冠层垂直梯度上,故统一在上坡方向分别冠层上部、中部和下部采集样枝,分叶龄取样,共采集 68 个叶样品。阔叶树种(如甜槠 *Castanopsis carlesii*、米槠 *Castanopsis eyrei* 等)叶寿命根据芽龄痕确定,针叶树种(如马尾松 *Pinus massoniana*、杉木 *Cunninghamia lanceolata* 等)则根据轮生叶特性确定(即最大叶龄)^[6]。

1.3 叶氮含量、灰份含量和热值的测定

将叶样放入烘箱,在 105℃ 下杀青(30 min)后温度调至 80℃ 烘干 48h,采用凯氏定氮法测定单位质量叶氮含量(N_{mass})。在马弗炉 500℃ 下燃烧 3 ~ 4h,测定单位质量灰份含量。采用长沙友欣 YX-ZR 全自动热值仪测定热值。

1.4 比叶面积的测定

在所采集的每一叶样中,随机选取 30 ~ 50 片(枚)新鲜叶,以叶面积仪测定阔叶树种叶面积(单面),以游标卡尺测定针叶树种的叶长、叶宽和/或厚度并据此求算针叶的叶面积(太阳光接触面)(马尾松按圆柱体表面积一半计算,红豆杉和杉木为叶长和叶宽的乘积)。将所测量的叶样放入烘箱,在 105℃ 下杀青(30 min)后温度调至 80℃ 烘干 48h,测定其干重。比叶面积(SLA)为叶面积与其干重的比值。

1.5 叶建成消耗的估算

单位质量叶建成消耗(CC_m)(单位:g 葡萄糖当量/g 干物质)按 Williams 等^[2]给出的计算公式:

$$CC_m = [(0.06968 \times \Delta HC - 0.065) \times (1 - A) + (k \cdot N_{\text{mass}}/14.0067) \times 180.15/24]/E_c$$

其中 ΔHC 为热值(kJ/g 干物质), A 为灰份含量(g 灰份/g 干物质), k 为含氮化合物中氮的价态(硝态氮为 +5,铵态氮为 -3), N_{mass} 为叶片中的单位质量叶氮含量(g/g 干物质), E_c 为生长效率。根据大量研究, E_c 一般为

0.89^[2]。在计算中,假设所有树种的氮素来源均为硝态氮,因为在大多数生境下硝态氮是高等植物最主要的氮源^[7],而铵态氮仅在苔原地区是植物的主要氮素来源^[8]。

单位面积叶建成消耗(CC_a)等于 CC_m 与比叶面积之比(即 CC_m/SLA)(单位: g 葡萄糖当量/ m^2 叶面积)。

CC_m 主要用来解释叶片生化组分差异性的生物学意义,而 CC_a 则主要从成本-效益的角度来评估植物进行光合作用的能量投资(即光合机器的建成消耗)^[4]。

2 研究结果

2.1 叶建成消耗与热值、灰分以及叶氮含量的关系

根据对九连山地区 16 个树种不同冠层部位 68 个样品的分析测定, CC_m 与热值($R^2 = 0.96, p < 0.001$; 图 1a)和 N_{mass} ($R^2 = 0.55, p < 0.001$; 图 1b)成正相关,与灰分含量($R^2 = 0.40, p < 0.001$; 图 1c)成负相关。其中, CC_m 与热值的关系最紧密,这与 Villar 等人^[7]的研究结果相似,说明热值是影响 CC_m 变化的最主要因素。

CC_a 综合反映了 CC_m 和比叶面积的变化。受比叶面积的影响, CC_a 与热值($R^2 = 0.10, p < 0.01$; 图 1d)的相关性较弱,与灰份含量($R^2 = 0.03, p > 0.10$; 图 1f)和 N_{mass} ($R^2 = 0.001, p > 0.10$; 图 1e)关系不显著,表明比叶面积的变化是导致 CC_a 变化的主要因素。

2.2 树种间叶建成消耗的比较

九连山地区 16 个树种间 CC_a 变化率为 39.8%, 明显高于 CC_m 的变化率(5.2%), 因 CC_a 与比叶面积紧密相关, 树种间比叶面积的变异在很大程度上导致了树种间 CC_a 具有较大的变化率(表 1)。

上层林冠 8 个树种(树高 10m 以上)和下层 8 个小乔木树种(树高 5m 以下)在叶片的能量投资上存在显著差异。上层林冠树种 CC_m 和 CC_a 均显著高于林下小乔木($p < 0.0001$), 前者平均 CC_m 和 CC_a 为 1.50 g/g 和 210 g m^{-2} , 而后者平均分别为 1.41 g/g 和 120 g m^{-2} , 表明上层林冠树种叶片能量投资高于林下小乔木, 这与 Williams^[9] 和 Sim & Percy^[10] 的研究结果相似。另外, 上层林冠树种间 CC_m 的变化率(6.2%)也明显高于林下树种间 CC_m 的变化率(2.7%), 但上层林冠树种及下层小乔木的 CC_a 变化率相似, 前者为 27.5%, 后者为 27.6%。

对上层林冠 8 个树种的统计分析结果显示, 8 个树种间总体水平上 CC_m 并没有显著的差异($p > 0.10$)。

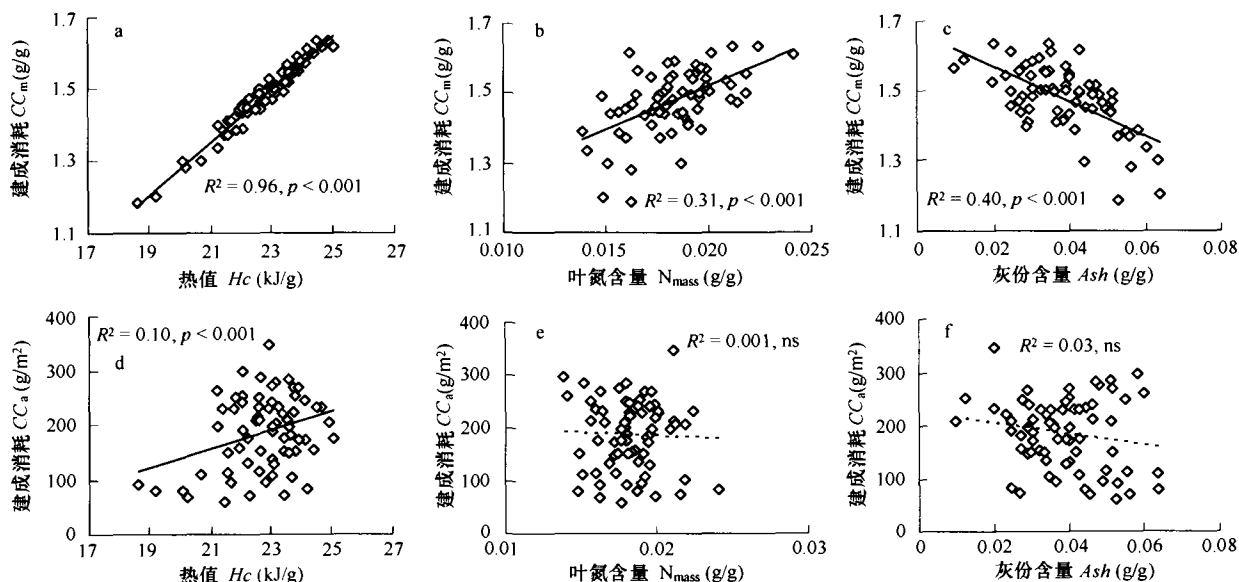


图 1 16 个树种叶建成消耗与(a, d)热值、(b, e)叶氮含量和(c, f)灰份含量的关系

Fig.1 Relationships between leaf construction cost and (a, d) heat of combustion, (b, e) nitrogen concentration, and (c, f) ash concentration of leaves across 16 dominant tree species

但是,一些树种间 CC_m 存在显著差异,如甜槠显著低于米槠、小叶青冈和马尾松($p < 0.05$),拟赤杨显著低于小叶青冈($p < 0.05$)。8 个上层林冠树种间 CC_a 的差异更显著($p < 0.001$),其中红豆杉显著低于拟赤杨($p < 0.05$)和其它树种($p < 0.001$),拟赤杨和小叶青冈显著低于甜槠、丝栗栲、杉木和马尾松($p < 0.01$),米槠显著低于杉木和马尾松($p < 0.05$)。

表 1 江西九连山亚热带常绿阔叶林 16 个主要树种单位质量叶建成消耗(CC_m)和单位面积叶建成消耗(CC_a)

Table 1 Measurements of CC_m and CC_a for 16 dominant tree species in the subtropical evergreen forest in Jiulian Mountain, Jiangxi Province

植物种类 Plant species	建成消耗 CC_m (g/g)	建成消耗 CC_a (g/m ²)
上层林冠树种 Upper canopy trees		
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	1.53 ± 0.068	230 ± 20
杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	1.49 ± 0.087	250 ± 30
南方红豆杉 <i>Taxus chinensis</i>	1.52 ± 0.071	100 ± 10
丝栗栲 <i>Castanopsis fargesii</i>	1.49 ± 0.056	230 ± 50
小叶青冈 <i>Cyclobalanopsis myrsinaefolia</i>	1.55 ± 0.048	160 ± 10
米槠 <i>Castanopsis carlesii</i>	1.54 ± 0.031	190 ± 10
甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i>	1.45 ± 0.048	230 ± 10
拟赤杨 <i>Alniphyllum fortunei</i>	1.43	150
平均值 Average	1.50 ± 0.070	210 ± 50
林下树种 Undergrowth trees		
交让木 <i>Daphniphyllum macropodum</i>	1.39 ± 0.16	100 ± 50
罗浮栲 <i>Castanopsis fabri</i>	1.42	70
楠木 <i>Phoebe</i> spp.	1.38 ± 0.083	110 ± 10
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	1.47	130
托盘青冈 <i>Cyclobalanopsis patelliformis</i>	1.49	160
木荷 <i>Schima superba</i>	1.44	80
铃木 <i>Eurya japonica</i>	1.24	90
南酸枣 <i>Chioerospondias axillaris</i>	1.5	130
平均值 Average	1.41 ± 0.116	110 ± 40
样品总体平均值 Average in total	1.48 ± 0.094	190 ± 70

2.3 叶建成消耗与叶寿命、比叶面积的关系

由于叶建成消耗各组分在不同叶龄间存在差异,选取每个树种的当年叶和 1 年叶分别进行相关性分析。

16 个树种中当年叶和 1 年叶的 CC_m 随叶寿命变化没有表现出明显的相关趋势(图 2a),这是因为其主要组分热值和灰份含量与叶寿命没有显著的相关关系(图 2b~c)。当年叶的 N_{mass} 与叶寿命关系不显著,而 1 年叶的 N_{mass} 随叶寿命呈异常的增加趋势($R^2 = 0.20$, $p < 0.05$,图 2d),相关原因有待进一步研究。另外, CC_a 及其各组分均与叶寿命没有显著的相关关系($p > 0.10$,因篇幅所限数据没有展示)。

相比之下, CC_m 随比叶面积增加呈明显的下降趋势(当年叶: $R^2 = 0.23$, $p < 0.01$; 1 年叶: $R^2 = 0.25$, $p < 0.02$,图 3a)。随比叶面积增加,热值呈明显下降趋势(当年叶: $R^2 = 0.11$, $p < 0.10$; 1 年叶: $R^2 = 0.23$, $p < 0.05$,图 3b),而灰份含量呈增加趋势(当年叶: $R^2 = 0.25$, $p < 0.01$; 1 年叶: $R^2 = 0.21$, $p < 0.05$,图 3c)。叶氮含量与比叶面积的关系不显著(图 3d)。

2.4 同一树种不同冠层部位叶建成消耗的比较

选取取样较为详尽的 4 个林冠树种:小叶青冈、丝栗栲、杉木和马尾松进行上部枝条和下部枝条叶建成消耗的比较。4 个树种的上枝 CC_m 和 CC_a 均高于下枝(图 4a~b),其中马尾松两个枝条部位的 CC_m 差异最大,当年叶差异率为 8.96%,一年叶为 8.77%,丝栗栲的差异率最小,当年叶为 0.53%;一年叶为 0.46%; CC_a 与 CC_m 的差异情况不同,就当年叶而言, CC_a 在杉木中的差异最大,为 16.8%,丝栗栲差异较小,为 2.8%,一年叶中小叶青冈差异最大,为 13.3%,丝栗栲差异最小,为 10.2%。

因为不同取样部位间 CC_m 的差异主要是由热值的不同所引起,在 4 个树种中上部枝条不同叶龄的热值均高于其下部枝条(图 4c)。与 CC_m 的差异相似,马尾松两个枝条部位的热值差异最大,当年叶差异率为

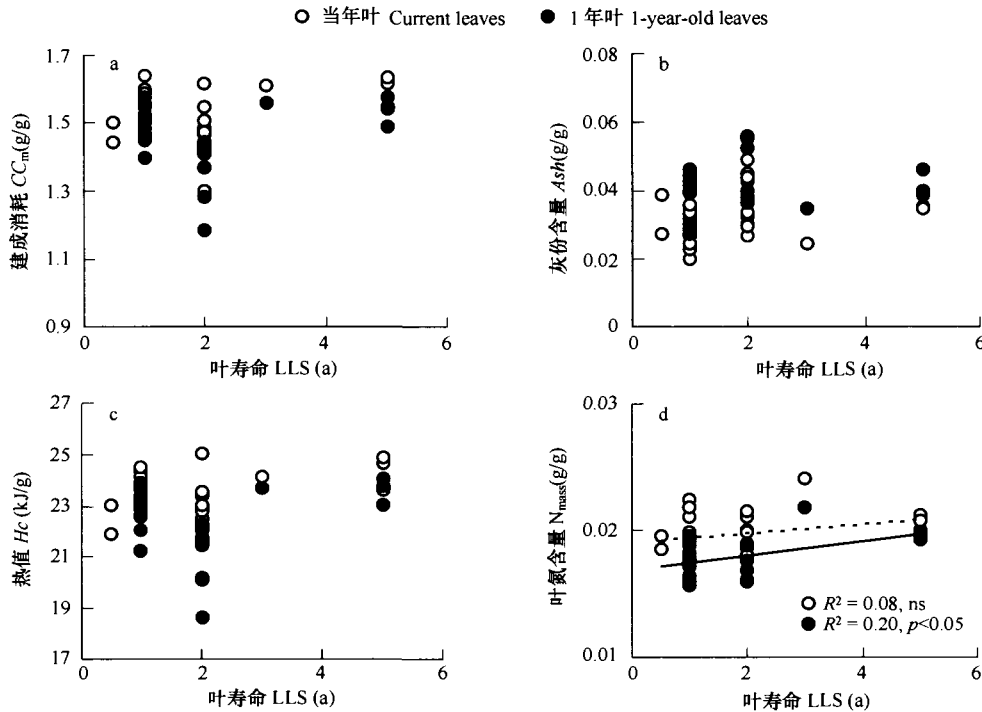


图2 16个树种叶寿命与(a) CC_m 、(b)灰份含量、(c)热值和(d)叶氮含量的关系

Fig.2 Variations in (a) mass-based leaf construction cost and its components for (b) ash content, (c) heat of combustion and (d) organic nitrogen content associated with leaf lifespan (LLS) across 16 dominant tree species

8.34%, 1年叶差异率为8.44%;丝栗栲的差异率最小,当年叶为0.43%,1年叶为0.23%。

各树种上部枝条的比叶面积均小于下部枝条(图4d)。杉木当年叶不同枝条部位比叶面积的差异率最大,为11.3%,小叶青冈差异率最小,为0.3%;丝栗栲1年叶不同枝条部位比叶面积差异率最大,为9.7%,马尾松差异率最小,为2.6%。

结合前面分析得到的不同林冠层树种组间叶建成消耗的显著差异,冠层垂直高度对叶建成消耗(CC_m 和 CC_a)有很大影响。

2.5 冠层不同部位对叶建成消耗的影响

常绿阔叶树种和常绿针叶树种的叶性状随高度的变化表现出相似的变化趋势。常绿阔叶树种比叶面积随取样高度增加呈显著下降趋势(当年叶: $R^2 = 0.76$, $p < 0.001$;1年叶: $R^2 = 0.74$, $p < 0.001$,图5a), CC_m 与 CC_a 随样枝高度呈增加趋势(当年叶: $R^2 = 0.41 \sim 0.44$, $p < 0.01$;1年叶: $R^2 = 0.51 \sim 0.63$, $p < 0.01$,图5b~c)。相应地,随取样高度增加,热值组分显著增加(当年叶: $R^2 = 0.30$, $p < 0.01$;1年叶: $R^2 = 0.56$, $p < 0.001$,图5d),灰份含量显著减少(当年叶: $R^2 = 0.20$, $p < 0.05$;1年叶: $R^2 = 0.09$, ns,图5e),而 N_{mass} 没有明显变化趋势(图5f)。

常绿针叶树种比叶面积同样也随取样高度增加呈显著的下降趋势(当年叶: $R^2 = 0.74$, $p < 0.01$;1年叶: $R^2 = 0.73$, $p < 0.01$,图5a), CC_a 则随样枝高度的增加而显著增加(当年叶: $R^2 = 0.76$, $p < 0.01$;1年叶: $R^2 = 0.73$, $p < 0.01$,图5c), CC_m 以及热值随高度的增加也呈现增加趋势,尽管统计检验不显著(图5b, d)。相应地,随取样高度的增加,叶氮含量增加不显著(图5e),灰份含量具有略微降低趋势(图5f)。

综合针叶和阔叶数据,由于比叶面积随取样高度呈显著下降趋势(当年叶: $R^2 = 0.73$, $p < 0.001$;1年叶: $R^2 = 0.72$, $p < 0.001$,图5a), CC_m 与 CC_a 随样枝高度显著增加(当年叶: $R^2 = 0.45 \sim 0.49$, $p < 0.001$;1年叶: $R^2 = 0.50 \sim 0.60$, $p < 0.001$,图5b~c)。相应地,随取样高度增加,热值组分显著增加(当年叶: $R^2 = 0.24$, $p < 0.01$;1年叶: $R^2 = 0.56$, $p < 0.001$,图5d),灰份含量显著减少(当年叶: $R^2 = 0.20$, $p < 0.05$;1年叶: $R^2 = 0.09$, ns,图5e),而 N_{mass} 没有明显变化趋势(图5f)。

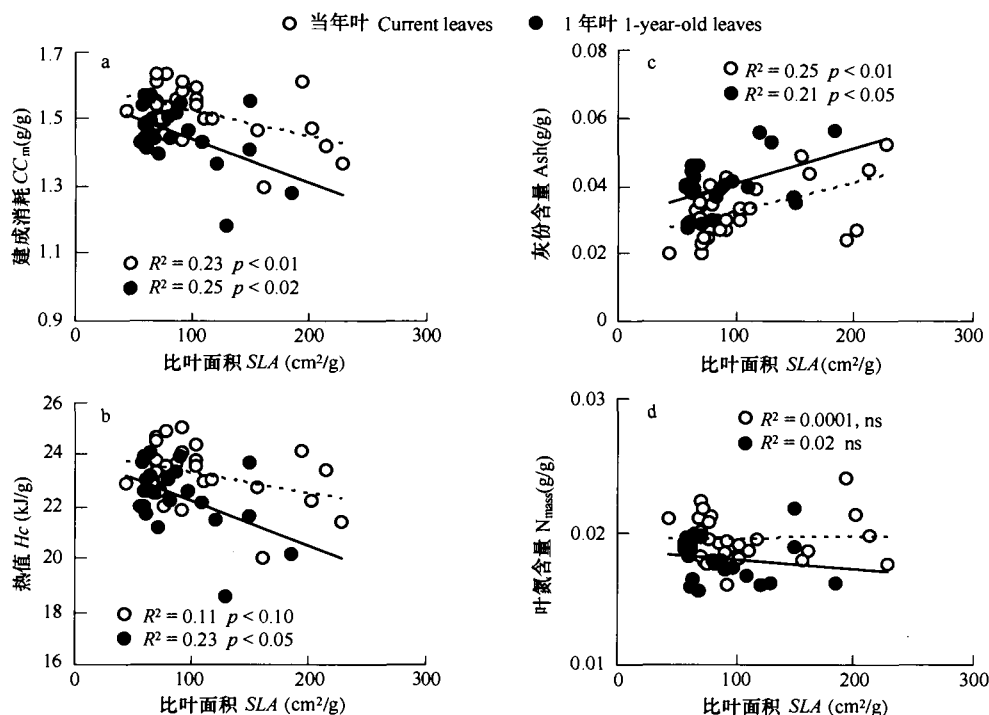


图3 16个树种比叶面积与 CC_m (a)、热值(b)、灰份含量(c)和叶氮含量(d)的关系

Fig. 3 Variations in mass-based leaf construction cost (a) and its components for the heat of combustion (b), ash content (c) and organic nitrogen content (d) associated with specific leaf area (SLA) across 16 dominant tree species

0.05; 1 年叶: $R^2 = 0.25$, $p < 0.05$, 图 5d), 灰份含量显著减少(当年叶: $R^2 = 0.20$, $p < 0.05$; 1 年叶: $R^2 = 0.14$, $p < 0.10$, 图 5e), 而 N_{mass} 没有明显变化趋势(图 5f)。

3 讨论

3.1 热值是决定叶建成消耗的主要组分

实验数据表明, 热值组分的变化对 CC_m 的影响最大, 这一结果与 Villar & Merino^[7] 的研究结果一致。热值是一个综合反映叶片能量投资的测定指标^[4, 11], 与具有较高能量投资的油脂、蛋白质、木质素含量等呈正相关^[5, 7, 12-16]。这些生物物质在植物叶片中发挥不同的功效: 木质素主要存在于木质部中, 用于构建细胞壁; 植物蛋白存在于细胞核、叶绿体和细胞质中; 油脂在叶片中主要是用来构建细胞膜。叶片内高能量投资组分与低能量投资组分成正相关, 如蛋白质与矿物质^[5, 14, 17-19], 而高能量投资组分之间存在着负相关, 如蛋白质与木质素, 木质素与丹宁酸^[14, 20]等。因此, 这种补偿机制有可能导致同一林分不同树种间呈现相似的热值和 CC_m 。在本研究中, 同一林冠层的不同树种之间叶建成消耗差异不显著, 而上层林冠树种的叶建成消耗远远高于林下小乔木树种(表 1), 这与 Baruch 等^[21] 和 Osunkoya 等^[22] 的研究结果相似。以往的研究也表明, 同一树种位于不同生境下表现出不同的叶建成消耗^[14, 23, 24], 树种之间叶建成消耗的差异远小于不同生境之间的差异^[7]。因此, 叶建成消耗对微环境变化具有很大的可塑性响应。

3.2 叶建成消耗随取样高度变化的生理生态学解释

据了解, 国际上有关冠层不同部位对叶建成消耗的影响研究鲜有报道。 CC_m 由结构碳水化合物、蛋白质、油脂、灰份等含量所决定, 而植物叶片的生化成分及其含量在很大程度上受到各种环境因子(如二氧化碳浓度、土壤有效氮含量、土壤盐碱度等)的影响^[24-30]。在本研究中, 热值和 CC_m 与比叶面积密切相关(图 3), 而比叶面积又随取样高度呈显著降低趋势(图 5a), 最终导致热值(图 5d)及 CC_m 和 CC_a (图 5b-c)均随取样高度呈显著增加趋势。比叶面积随取样高度的变化主要由光照和水力分配变化共同引起。在同一群落中, 光环

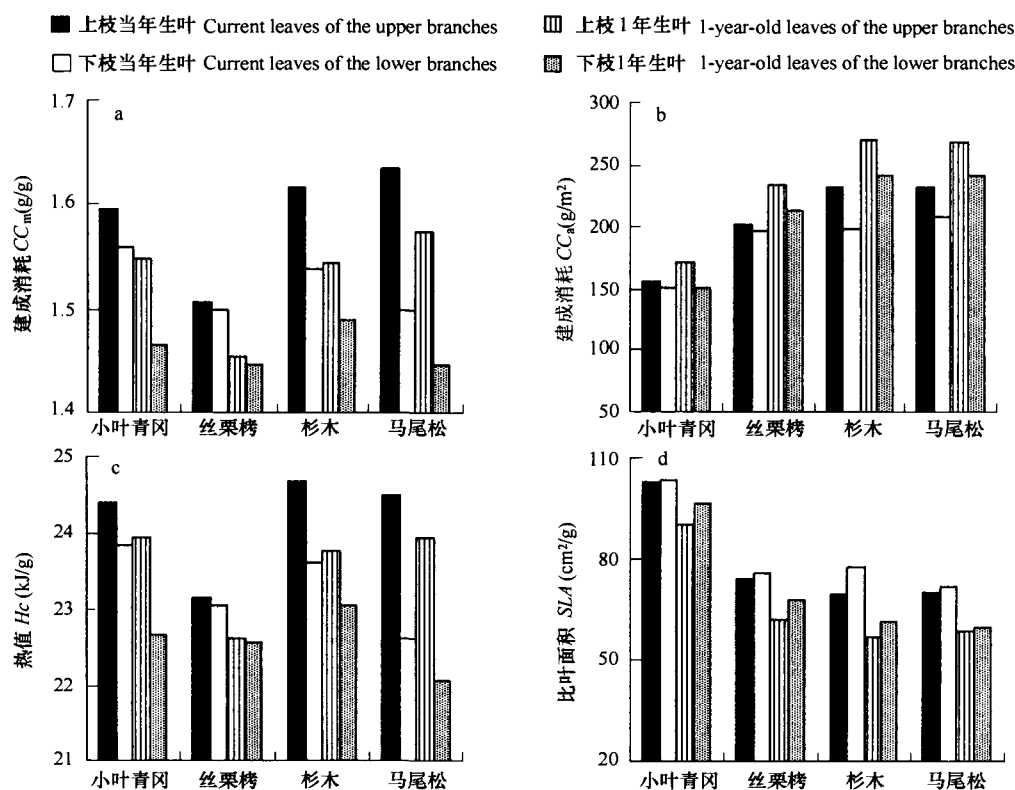


图4 同一树种不同枝条位置的(a)单位质量叶建成消耗、(b)单位面积叶建成消耗、(c)热值和(d)比叶面积的差异性

Fig.4 Species-specific variations in (a) mass-based leaf construction cost, (b) area-based leaf construction cost, (c) the heat of combustion, and (d) specific leaf area associated with the sampled branch heights across four upper-canopy species of *Cyclobalanopsis myrsinaefolia*, *Castanopsis fargesii*, *Cunninghamia lanceolata*, and *Pinus massoniana*

4个上层林冠树种分别是:小叶青冈 *Cyclobalanopsis myrsinaefolia*, 丝栗栲 *Castanopsis fargesii*, 杉木 *Cunninghamia lanceolata*, 马尾松 *Pinus massoniana*

境一般随着冠层高度而发生变化,冠层上部叶片往往比下部叶片能接受更多的太阳光照,在形态上一般表现为叶片较厚而小(较低比叶面积),在解剖上表现为栅状组织较厚或多层而叶绿素含量较少^[31-33]。此外,随着冠层高度的增加,水分运输路径增加,水柱重力和摩擦作用导致水分运输阻力增加,运输单位水分所需要的压力差也必然随之增加^[34]。为了减少水份的丧失,位于冠层上部的叶片通过增加叶厚度来减少气孔开闭,进一步导致比叶面积随冠层高度而降低^[35]。比叶面积减少将导致单位面积上细胞层数量的增加^[4, 23],并具有较高的木质素、厚壁组织和细胞壁组织含量^[36-38],最终导致热值(图5d)及 CC_m 和 CC_a (图5b-c)均随取样高度呈显著的增加趋势。此外,最新的光控制实验结果表明,相对于冠层下部叶片,冠层上部的叶片受到较强的紫外线B辐射,植物叶片可以通过增加可溶性酚类物质如类黄酮等物质以过滤紫外线B辐射,从而达到保护叶片内部细胞正常代谢的目的,酚类物质自身的热值含量较高,从而导致冠层上部叶片热值以及 CC_m 均明显高于冠层下部^[39]。

3.3 亚热带森林主要树种的共生机制

尽管本研究中16个树种的 CC_m 随叶寿命变化没有表现出明显的相关趋势(图2a),但是国外相关研究结果表明,叶寿命随 CC_m 与日碳收获的比值^[9]或 CC_m 与最大光合速率的比值^[27, 29, 41-43]的增加而增大。一般地,叶寿命越长,叶片厚度就越大,单位叶面积的建成成本也越大,因为叶子需要在足够长的时间内通过自身的光合生产所形成的有机碳来补偿初始的建成成本(包括抵抗草食动物的防御构造),并维持自身生存所需的物质消耗^[40]。因此,叶寿命是植物在长期适应过程中为获得最大光合生产和提高资源利用效率所形成的适

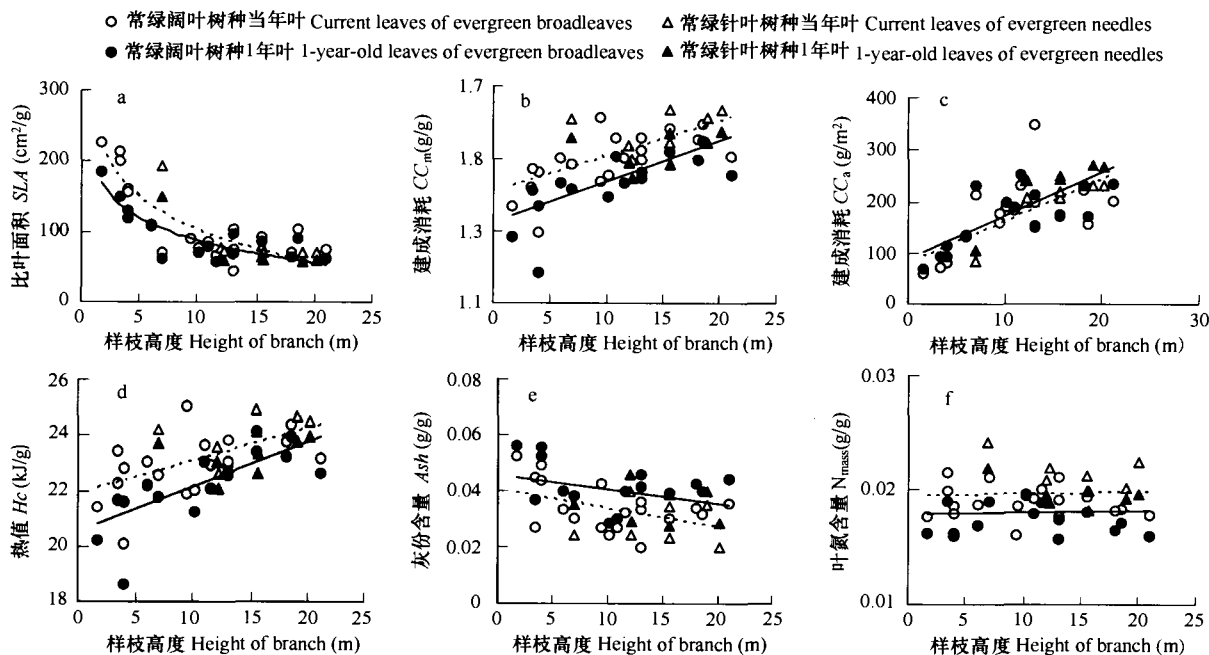


图5 16个树种比叶面积(a)、单位质量叶建成消耗(b)、单位面积叶建成消耗(c)、热值(d)、灰份含量(e)和叶氮含量(f)随取样高度的变化
Fig. 5 Variations in (a) specific leaf area, (b) mass-based leaf construction cost and (c) area-based leaf construction cost and their components for (d) the heat of combustion, (e) ash content and (f) organic nitrogen content associated with sampled canopy heights across 16 dominant tree species

应策略^[44],与叶片的光合能力、植物的生长特性以及群落的养分循环和生物生产力密切相关^[6, 45]。在特定的气候和土壤条件下,森林群落为获得最大的群体光合生产必需保持其冠层具有合理的叶龄结构以维持最佳的氮素利用效率,即不同年龄(寿命)叶子的合理比例^[6, 46]。物候观测数据表明,马尾松及大多数亚热带树种的叶寿命一般不超过3a,多数为0.5~1.5a,杉木的叶寿命高达4a以上^[47],接近温带和寒温带的云杉和冷杉(6~8a)等常绿针叶树种^[6]。在天然林中,杉木一般混生于常绿阔叶林中,罕见天然纯林^[48, 49],因此能保持整个群落冠层的平均叶寿命不超过3a,并维持群落具有最佳的氮素利用效率。在进一步研究中,需要同时测定 CC_m 与日碳收获的比值,这需要具备较高大的野外观测塔。

References:

- [1] Chabot B F, Hicks D J. The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1982, 13: 229 ~ 259.
- [2] Williams K, Percival F. Tissue construction cost from heat of combustion and organic nitrogen content. *Plant Cell and Environment*, 1987, 10: 725 ~ 734.
- [3] Lambers H, Poorter H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, 1992, 23: 187 ~ 261.
- [4] Griffin K L. Calorimetric estimates of construction cost and their use in ecological studies. *Functional ecology*, 1994, 8(5): 551 ~ 562.
- [5] Poorter H, Villar R. The fate of acquired carbon in plants: chemical composition and construction costs. In: Bazzaz F A, Grace J, eds. *Resource Allocation in Plants*. San Diego, CA, USA: Academic Press, 1997. 39 ~ 72.
- [6] Luo T X, Luo J, Pan Y. Leaf traits and associated ecosystem characteristics across subtropical and timberline forests in the Gongga Mountains, eastern Tibetan Plateau. *Oecologia*, 2005, 142: 261 ~ 273.
- [7] Villar R, Merino J. Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. *New Phytologist*, 2001, 151: 213 ~ 226.
- [8] Atkin O K, Villar R, Cummings W R. The ability of several high arctic plant species to utilize nitrate nitrogen under field conditions. *Oecologia*, 1993, 96: 239 ~ 245.
- [9] Williams K, Field C B, Mooney H A. Relationships among leaf construction cost, leaf longevity, and light environment in rain-forest plants of the genus *Piper*. *American Naturalist*, 1989, 133: 198 ~ 21.
- [10] Sims D A, Pearcy R W. Photosynthesis and respiration in *Alocasia macrorrhiza* following transfers to high and low light. *Oecologia*, 1991, 86: 447 ~ 453.
- [11] McDermitt D K, Loomis R S. Elemental composition of biomass and its relation to energy content, growth efficiency, and growth yield. *Annual Botany*, 1981, 48: 275 ~ 290.
- [12] Damesin C, Rambal S, Joffre R. Co-occurrence of trees with different leaf habit: a functional approach on Mediterranean oaks. *Acta Oecologica*, 1998, 19 (3): 195 ~ 204.
- [13] Lafitte H R, Loomis R S. Calculation of growth yield, growth respiration, and heat content of grain sorghum from elemental and proximal analyses. *Annual Botany*, 1988, 62: 353 ~ 361.
- [14] Merino J A. The costs of growing and maintaining leaves of mediterranean plants. In: Tenhunen JD, Catarino F M, Lange O L, Oechel W C, eds. *Plant*

- response to stress. Berlin, Germany: Springer-Verlag, 1987. 553 ~ 564.
- [15] Mooney H A, Gulmon S L. Environmental and evolutionary constraints on the photosynthetic characteristics of higher plants. In: Solbrig O T, Jain S, Johnson G B, Raven P H, eds. Topics in plant population biology. New York, USA: Colombia University Press, 1979. 316 ~ 337.
- [16] Penning de Vries F W T, Brusting A H M, van Laar H H. Products, requirements and efficiency of biosynthesis: a quantitative approach. *Journal of Theoretical Biology*, 1974, 45: 339 ~ 377.
- [17] Atkin O K, Botman B, Lambers H. The causes of inherently slow growth in alpine plants: an analysis based on the underlying carbon economies of alpine and lowland *Poa* species. *Functional Ecology*, 1996, 10: 698 ~ 707.
- [18] Poorter H. Construction costs and payback time of biomass: a whole plant perspective. In: Roy J, Gariner E, eds. A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions. The Hague, The Netherlands: SPB Academic Publishing, 1994. 11 ~ 127.
- [19] Poorter H, Jong Rob De. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytol*, 1999, 143: 163 ~ 176.
- [20] Martínez F, Lazo Y O, Fernandez-Galiano R M, *et al.* Chemical composition and construction cost for roots of Mediterranean trees, shrub species and grassland communities. *Plant Cell and Environment*, 2002, 25: 601 ~ 608.
- [21] Baruch Z, Goldstein G. Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO₂ assimilation of native and invasive species in Hawaii. *Oecologia*, 1999, 121 (2): 183 ~ 192.
- [22] Osunkoya O O, Bujang D, Moxin H, *et al.* Leaf properties and construction costs of common, co-occurring plant species of disturbed heath forest in Borneo. *Australian Journal of Botany*, 2004, 52 (4): 499 ~ 507.
- [23] Gower D M, Grier C C, Vogt K A. Aboveground production and N and P use by *Larix occidentalis* and *Pinus contorta* in the Washington Cascades, USA. *Tree Physiology*, 1989, 5: 1 ~ 11.
- [24] Griffin K L, Winner W E, Strain B R. Construction cost of loblolly and ponderosa pine leaves grown with varying carbon and nitrogen availability. *Plant Cell and Environment*, 1996, 19 (6): 729 ~ 739.
- [25] Griffin K L, Thomas R B, Strain B R. Effects of nitrogen supply and elevated carbon-dioxide on construction cost in leaves of *Pinus taeda* (L.) seedlings. *Oecologia*, 1993, 95(4): 575 ~ 580.
- [26] Eamus D, Prichard H. A cost-benefit analysis of leaves of four *Australian savanna* species. *Tree Physiology*, 1998, 18: 537 ~ 545.
- [27] Nagel J M, Huxman T E, Griffin K L. CO₂ enrichment reduces the energetic cost of biomass construction in an invasive desert grass. *Ecology*, 2004, 85 (1): 100 ~ 106.
- [28] Nagel J M, Wang X Z, Lewis J D, *et al.* Atmospheric CO₂ enrichment alters energy assimilation, investment and allocation in *Xanthium strumarium*. *New Phytologist*, 2005, 166: 513 ~ 523.
- [29] Suárez N. Leaf longevity, construction, and maintenance costs of three mangrove species under field conditions. *Photosynthetica*, 2003, 41 (3): 373 ~ 381.
- [30] Suárez N. Leaf construction cost in *Avicennia germinans* as affected by salinity under field conditions. *Biologia Plantarum*, 2005, 49 (1): 111 ~ 116.
- [31] Bond B J, Farnsworth B T, Coulombe R A, *et al.* Foliage physiology and biochemistry in response to light gradients in conifers with varying shade tolerance. *Oecologia*, 1999, 120: 193 ~ 192.
- [32] Niinemets U, Kull O. Effects of light availability and tree size on the architecture of assimilative surface in the canopy of *Picea abies*: variation in needle morphology. *Tree Physiol*, 1995, 15: 307 ~ 315.
- [33] Satio S, Sato T, Kominami Y, *et al.* Modeling the vertical foliage distribution of an individual *Castanopsis cuspidata* (Thunb.) Schottky, a dominant broad-leaved tree in Japanese warm-temperate forest. *Trees*, 2004, 18(4): 486 ~ 491.
- [34] Fan Z X, Cao K F. Hypothesis on the Limitation of Tree Height Growth. *Chinese Bulletin of Botany*, 2005, 22 (5): 632 ~ 640.
- [35] Koch G W, Sillett S C, Jennings G M, *et al.* The limits to tree height. *Nature*, 2004, 428: 851 ~ 854.
- [36] Nagel J M, Griffin K L. Construction cost and invasive potential: comparing *Lythrum salicaria* (Lythraceae) with co-occurring native species along pond banks. *American Journal of Botany*, 2001, 88: 2252 ~ 2258.
- [37] Niinemets U. Global scale climatic controls of leaf dry mass per area, density and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 2001, 82: 453 ~ 469.
- [38] Turner I M. The ecology of trees in tropical rainforest. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2001.
- [39] Poorter H, Pepin S, Rijkers T, *et al.* Construction costs, chemical composition and payback time of high- and low-irradiance leaves. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(2): 355 ~ 371.
- [40] Zhang L, Luo T X. Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits. *Acta Phytocological Sinica*, 2004, 28 (6): 844 ~ 852.
- [41] Navas M L, Ducout B, Roumet C, *et al.* Leaf life span, dynamics and construction cost of species from Mediterranean old-fields differing in successional status. *New Phytologist*, 2003, 159 (1): 213 ~ 228.
- [42] Oikawa S, Hikosaka K, Hirose T, *et al.* Cost-benefit relationships in leaves emerging at different times in a deciduous fern *Pteridium aquilinum*. *Canadian Journal of Botany*, 2004, 82: 521 ~ 527.
- [43] Sobrado M A. Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species. *Functional Ecology*, 1991, 5: 608 ~ 616.
- [44] Körner Ch. Some overlooked plant characteristics as determinants of plant growth: a reconsideration. *Functional Ecology*, 1991, 5: 162 ~ 173.
- [45] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D C. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monograph*, 1992, 62: 365 ~ 392.
- [46] Field C. Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia*, 1983, 56:341 ~ 347.
- [47] Wang H X. The phonological spectrum of the dominant tree species in tropical and subtropical regions. Nanning: Guangxi People's Publishing House, 1988.
- [48] Xu X J, Chen J Y, Yu X T. Study on decomposition rate of defoliation among six species coexisting with *Cunninghamia lanceolata* in Wuyi Mountain. *Journal of Nanjing Forestry University*, 1995, 19(2): 13 ~ 18.
- [49] Xu X J, Chen J Y, Yu X T. Study on nutrient return of defoliation among six species coexisting with *Cunninghamia lanceolata* in Wuyi Mountain. *Journal of Fujian College of Forestry*, 1995, 15(3): 213 ~ 17.

参考文献:

- [35] 范泽鑫, 曹坤芳. 树木高生长限制的几个假说. *植物学通报*, 2005, 22 (5): 632 ~ 640.
- [40] 张林, 罗天祥. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展. *植物生态学报*, 2004, 28 (6): 844 ~ 52.
- [47] 王宏志. 热带亚热带主要树种物候图谱. 南宁: 广西人民出版社, 1988.
- [48] 许新健, 陈金耀, 俞新妥. 武夷山六种杉木伴生树种落叶分解速率的研究. *南京林业大学学报*, 1995, 19(2): 13 ~ 18.
- [49] 许新健, 陈金耀, 俞新妥. 武夷山六种杉木伴生树种落叶养分归还的研究. *福建林学院学报*, 1995, 15(3): 213 ~ 217.