

海南岛热带山地雨林幼苗幼树光合与 叶氮、叶磷及比叶面积的关系

刘福德¹, 王中生¹, 张 明², 王文进³, 安树青^{1,*}, 郑建伟¹, 杨文杰¹, 张世挺¹

(1. 南京大学生命科学学院森林生态和全球变化实验室 南京 210093 ; 2. 国家环保总局南京环境科学研究所 江苏 南京 210042 ;
3. 上海市绿化管理局 上海 200023)

摘要 :以海南岛吊罗山热带山地雨林 101 个物种的幼苗幼树为试验材料 ,测定其光合、叶片氮、磷含量及比叶面积 ,检验其相关关系 ,并按乔木、乔灌木 (小乔木至大灌木)和灌木 3 个生活型组进行分组检验。研究结果表明 ,单位叶面积 (A_{area}) 和单位叶重量的光合速率 (A_{mass}) 均表现出灌木 > 乔木 > 乔灌木 ,方差分析表明 ,灌木和乔灌木之间 A_{area} 差异显著 ,灌木和乔木以及灌木和乔灌木之间 A_{mass} 差异显著 ($p < 0.05$)。 A_{area} 与叶氮含量之间的相关性在不同生态型组 and 所有物种之间均达到极显著水平 ($p < 0.0001$) ;与叶磷之间的相关关系在灌木 ($p = 0.0038$) ,乔灌木 ($p = 0.0002$) 以及所有物种 ($p < 0.0001$) 之间达到极显著水平 ,但是在乔木中未达到显著水平 ($p > 0.05$) ;与 SLA 之间在灌木 ($p = 0.0006$) ,乔木 ($p < 0.0001$) 和所有物种 ($p < 0.0001$) 之间达到极显著水平 ,但是在乔灌木中未达到显著水平 ($p > 0.05$)。 A_{mass} 与叶片氮含量、SLA 的相关关系在不同生活型组 and 所有物种中都达到极显著水平 ($p < 0.0001$) ;与叶磷含量之间的相关性在灌木 ($p = 0.0004$) ,乔灌木 ($p = 0.0018$) 及所有物种 ($p < 0.0001$) 中极显著 ,在乔木生活型组中也达显著水平 ($p = 0.0377$)。逐步回归表明 ,与 A_{area} 相比 , A_{mass} 估计结果更接近于实际测值。由此可见 ,海南岛热带山地雨林林下幼苗幼树的光合和叶氮、磷含量及 SLA 之间相关关系与基于成树的研究非常相似 ,并且 A_{mass} 比 A_{area} 更能稳定体现这种相关性。

关键词 :光合 ;热带山地雨林 ;幼苗幼树 ;叶片氮、磷 ;比叶面积

文章编号 :1000-0933 (2007)11-4651-11 中图分类号 :Q948 文献标识码 :A

Photosynthesis in relation to leaf nitrogen , phosphorus and specific leaf area of seedlings and saplings in tropical montane rain forest of Hainan Island , South China

LIU Fu-De¹ , WANG Zhong-Sheng¹ , ZHANG Ming² , WANG Wen-Jin³ , AN Shu-Qing^{1,*} , ZHENG Jian-Wei¹ , YANG Wen-Jie¹ , ZHANG Shi-Ting¹

1 Laboratory of Forest Ecology and Global Change , School of Life Science , Nanjing University , Nanjing 210093 , China
2 Nanjing Institute of Environmental Sciences , State Environmental Protection Administration of China , Nanjing 210042 , China
3 Shanghai Garden Administration Bureau , Shanghai 200023 , China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (11) 4651 ~ 4661.

Abstract : In order to clear the relationships between photosynthesis and leaf N , leaf P , SLA of tropical trees and test the differences of relationships among life-form groups (tree , shrub-like tree and shrub) , seedling and saplings of 101 species

基金项目 :国家自然科学基金重点资助项目 (30430570) ;国家自然科学基金面上资助项目 (30570298)

收稿日期 :2007-01-10 ;修订日期 :2007-10-15

作者简介 :刘福德 (1978 ~) 男 ,山东人 ,博士生 ,主要从事植物生理生态学研究。 E-mail :fudeliu2005@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail :anshq@nju.edu.cn

Foundation item : The project was financially supported by National Natural Science Key Foundation of China (No. 30430570) and Chinese national natural science foundation (No. 30570298)

Received date 2007-01-10 ; **Accepted date** 2007-10-15

Biography LIU Fu-De , Ph. D. candidate , mainly engaged in plant physiology and ecology. E-mail :fudeliu2005@163.com

in tropical montane rain forest located in Diaoluo Mountain of Hainan Island were selected. The net photosynthesis based on area and mass (A_{area} and A_{mass}), leaf nitrogen content based on area and mass (N_{area} and N_{mass}), leaf phosphorus content based on area and mass (P_{area} and P_{mass}) and specific leaf area (SLA) were measured and calculated. The results showed that A_{area} and A_{mass} tended to be of shrub > tree > shrub-like tree. The one-way ANOVA showed that A_{area} between shrub and shrub-like trees was significantly different ($p < 0.05$), and for A_{mass} , there were significant differences between shrub and shrub-like trees, and shrub and tree species ($p < 0.05$). The relationships between A_{area} and N_{mass} were most significant in all three life form groups and for all species ($p < 0.0001$); the correlation between A_{area} and P_{mass} was most significant in shrubs ($p = 0.0038$), shrub-like trees ($p = 0.0002$) and for all species ($p < 0.0001$), but not significant in trees ($p > 0.05$); The relationship between A_{area} and SLA was most significant in shrubs ($p = 0.0006$), trees ($p < 0.0001$) and for all species ($p < 0.0001$), however not significant in shrub-like trees ($p > 0.05$). The relationships between A_{mass} and leaf N, SLA were most significant in all three life form groups and for all species ($p < 0.0001$); on A_{mass} vs. leaf P, there were significant correlations in tree group ($p = 0.0377$) and most significant correlation in shrub group ($p = 0.0004$), shrub-like tree group ($p = 0.0018$) and for all species ($p < 0.0001$). Stepwise regression showed that the predicted A_{mass} values were closer to the observed values than the predicted A_{area} values. Thus, it could be concluded that the relationships got from seedling and sapling measurement is close to those from mature individuals; the correlations between photosynthesis and the traits of N_{mass} , P_{mass} and SLA are significant, and the relationships are stronger and more stable for A_{mass} than for A_{area} .

Key Words : photosynthesis ; tropical montane rain forest ; seedling and sapling ; leaf nitrogen and phosphorus ; specific leaf area

光合作用是森林生态系统物质与能量的基本来源,也是植物生产力评价的一个重要指标。对树种光合特性的研究将为解释和预测内部和外部因子如何影响森林树木和森林的生长、发育及物质生产过程中的能量吸收、固定、分配与转化起到重要的作用^[1]。叶氮含量远比在其它器官中的含量高得多^[2]。而光合器官的氮含量占整个叶片含量的50%以上^[3],氮缺乏容易导致叶绿素含量^[4,5]和可溶性蛋白含量^[6,7]的降低,还能引起气孔导度的变化^[8,9],从而降低光合速率。叶氮含量直接决定着叶片的光合能力^[5,10~13];光合和叶片磷相关是因为生物能值传递分子例如ATP和NADPH在新陈代谢过程(如光合和呼吸)中起到重要的作用^[14]。在光合作用方面,许多植物对磷的反应强烈。由于有效磷的减少,即使光照和CO₂浓度适宜的情况下光合速率也会降低^[15]。磷缺乏可导致叶绿素含量和蛋白含量的下降,从而降低了光合速率,但和氮缺乏相比,这种影响程度较小^[16]。比叶面积(SLA)是植物叶片对长期的生长光环境的一种适应^[17]。植物的光合作用、呼吸作用、蒸腾作用都直接或间接与比叶面积有关^[11,13,14,18]。

叶片的光合速率、SLA、叶片氮、叶片磷等生理生态特征体现物种本身的生物学特性,是决定其在群落中地位的重要因素,这些叶片性状共同体现了植物为获取最大碳收获所采取的生存适应策略^[19,20],具有重要的生态学和生物进化意义^[18,21]。尽管阔叶树种的叶片特征在不同生境之间会有很大的变化,但在同一生境内叶片特征的变化要比不同生境中叶片特征的平均变化大,因此,研究叶片特征之间的关系比其在某一时段内的变化更有意义^[14]。

到目前为止,对热带雨林树种光合作用的研究已有较多野外测量数据^[1,22],但是在海南岛热带雨林地区同时进行大量幼苗幼树的研究还非常缺乏,海南岛热带雨林具有很高的生物多样性和复杂的群落结构^[23],而郁闭层下的幼苗和小树占热带森林物种的90%^[24],林下幼树对群落结构的更新和生物多样性的维持有重要作用^[25]。因此,研究林下幼苗幼树叶片的生理生态特征具有重要的意义。本文选取海南岛吊罗山热带雨林地区101个物种的幼苗幼树作为研究对象,这些物种基本代表了该地区主要的物种和生活型。通过研究这些物种光合速率与叶氮、叶磷、比叶面积之间的相关关系,可为进一步探索热带植物光合机理及热带植物功能群的划分提供科学依据。

1 研究地区自然概况

吊罗山位于海南岛东南部,北纬 18°50',东径 109°50'。气候属于东亚热带季风气候,海拔 600 m 处的雨林年均温度 20.8℃,最热月均温度 23.9℃,最冷月均温度 16.3℃,全年大于 10℃ 的积温 7989℃。年降雨量 2566 mm,具有明显的干湿季风气候特征,11 ~ 翌年 1 月份为旱季,2 ~ 3 月份为过渡期,4 ~ 10 月份为雨季,降水 96% 来自雨季。成土母岩为花岗岩和闪长岩,海拔由低至高发育着砖红壤 (300 m 以下)和山地黄壤 (300 m 以上)^[26-27]。

吊罗山地区森林植被类型多样,既保存有大面积的原生常绿林,又有大面积次生林,随着海拔高度的变化,相应地自上而下出现热带沟谷雨林 (海拔 300m 以下),热带低地季风雨林 (海拔 300 ~ 700m),热带山地雨林 (700 ~ 1300m),热带-亚热带常绿阔叶林 (海拔 1300 ~ 1500m),山地常绿矮林及灌丛 (海拔 1500m 以上)等^[26]。

2 研究方法

2.1 物种的选择与分组

根据吊罗山热带山地雨林植被的主要类型和分布特点,选择 101 个物种的幼树作为研究对象 (表 1),这些物种分布在 33 个不同的科,每种选择 3 ~ 5 个个体。为了便于研究将所有物种按生活型划分成灌木、乔灌木和乔木 3 种不同的生活型组,其中灌木生活型组 13 种,乔灌木生活型组 32 种,乔木生活型组 56 种。

表 1 实验物种及生活型列表
Table 1 the target species and life forms

物种 Species	生活型 Life forms	物种 Species	生活型 Life forms
中华卫茅 <i>Euonymus nitidus</i>	乔灌木	南岛栎 <i>Quercus insularis</i>	乔木
华卫茅 <i>Euonymus chinensis</i>	灌木	饭甗栎 <i>Quercus fleuryi</i>	乔木
陈木 <i>Chunia bucklandioides</i>	乔木	短刺栲 <i>Castanopsis echidnocarpa</i>	乔木
倒卵阿丁枫 <i>Altingia obovata</i>	乔木	万宁桐 <i>Lithocarpus elmerrillii</i>	乔木
绒钩樟 <i>Lindera nacusua</i>	乔灌木	竹叶栎 <i>Quercus bambusifolia</i>	乔木
短序润楠 <i>Machilus breviflora</i>	乔木	胡氏栎 <i>Quercus hui</i>	乔木
卵叶樟 <i>Cinnamomum ovatum</i>	乔木	绒毛石栎 <i>Lithocarpus pseudovestitus</i>	乔木
海南厚壳桂 <i>Cryptocarya hainanensis</i>	乔木	琼崖柯 <i>Lithocarpus fenzelianus</i>	乔木
梨果润楠 <i>Machilus pomifera</i>	乔木	尾叶柯 <i>Lithocarpus caudatilimbus</i>	乔木
黄樟 <i>Cinnamomum parthenoxylon</i>	乔木	吊罗栎 <i>Quercus tiaoloshanica</i>	乔木
华润楠 <i>Machilus chinensis</i>	乔木	香籽含笑 <i>Michelia hedyosperma</i>	乔木
景烈樟 <i>Cinnamomum tsoi</i>	乔木	乐东拟单性木兰 <i>Parakmeria Lotungensis</i>	乔木
厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	乔木	娟毛木兰 <i>Magnolia albosericea</i>	乔灌木
长序厚壳桂 <i>Cryptocarya metcalfiana</i>	乔木	海南木莲 <i>Manglietia hainanensis</i>	乔木
粗脉樟 <i>Cinnamomum subavenium</i>	乔木	泡叶龙船花 <i>Ixora nienkui</i>	灌木
油丹 <i>Alesodaphne hainanensis</i>	乔木	大叶鱼骨 <i>Canthium simile</i>	乔灌木
刻节润楠 <i>Machilus cicatricosa</i>	乔木	海南染木树 <i>Saprosma hainanense</i>	灌木
大果木姜 <i>Litsea lancilimba</i>	乔木	鱼骨木 <i>Canthium dicoccum</i>	乔灌木
尖峰润楠 <i>Machilus monticola</i>	乔木	柳叶山黄皮 <i>Randia merrillii</i>	乔灌木
保亨黄肉楠 <i>Actinodaphne paotingensis</i>	乔木	狗骨柴 <i>Tricalysia dubia</i>	乔灌木
紫毛野牡丹 <i>Melastoma penicillatum</i>	灌木	广东粗叶木 <i>Lasianthus kwangtungensis</i>	乔灌木
谷木 <i>Memecylon ligustrifolium</i>	灌木	三角瓣花 <i>Prismatomeris tetandra</i>	乔灌木
大果榕 <i>Ficus auriculata</i>	乔木	菟花 <i>Wikstroemia Canescens</i>	灌木
台湾榕 <i>Ficus formosana</i>	灌木	香花暗罗 <i>Polyalthia rumphii</i>	乔木
青藤公 <i>Ficus langkokensis</i>	乔木	长叶哥纳香 <i>Goniotalamus gardneri</i>	乔灌木
桃金娘 <i>Rhodomyrtus tomentosa</i>	灌木	喙果皂帽花 <i>Dasymaschalon rostratum</i>	乔灌木

续表			
物种 Species	生活型 Life forms	物种 Species	生活型 Life forms
四角蒲桃 <i>Syzygium tetragonum</i>	乔灌木	枇杷叶山龙眼 <i>Helicia obovatifolia</i> var. <i>mixta</i>	乔木
子棱蒲桃 <i>Syzygium championii</i>	乔木	台湾山龙眼 <i>Helicia formosana</i>	乔木
红磷蒲桃 <i>Syzygium hancei</i>	乔灌木	光山香圆 <i>Turpinia montana</i> var. <i>glaberrima</i>	乔灌木
密脉蒲桃 <i>Syzygium chunianum</i>	乔灌木	山香圆 <i>Turpinia montana</i> var. <i>montana</i>	乔灌木
子楝树 <i>Decaspermum gracilentum</i>	乔灌木	嘉锡树 <i>Casearia glomerata</i>	乔灌木
小萍婆 <i>Sterculia hainanensis</i>	乔灌木	拟密花树 <i>Rapanea affinis</i>	乔灌木
保亭梭罗 <i>Reevesia botingensis</i>	乔木	密鳞紫金牛 <i>Ardisia densilepidotula</i>	乔灌木
假萍婆 <i>Sterculia lanceolata</i>	乔木	罗伞树 <i>Ardisia quinqueгона</i>	灌木
十棱山矾 <i>Symplocos chunii</i>	乔木	钝叶紫金牛 <i>Ardisia obtusa</i>	灌木
微毛山矾 <i>Symplocos wikstroemiiifolia</i>	乔灌木	海南韶子 <i>Nephelium topengii</i>	乔木
单花山矾 <i>Symplocos singuliflora</i>	乔灌木	蜜茱萸 <i>Melicope patulinervia</i>	灌木
密花山矾 <i>Symplocos congesta</i>	乔灌木	山桔 <i>Fortunella hindsii</i>	灌木
石笔木 <i>Tutcheria championi</i>	乔木	药用狗牙花 <i>Ervatamia officinalis</i>	灌木
钝齿木荷 <i>Schima crenata</i>	乔木	鸭脚木 <i>Schefflera octophylla</i>	乔灌木
木荷 <i>Schima superba</i>	乔木	多花五月茶 <i>Antidesma maclurei</i>	乔木
楔叶桉 <i>Eurya cuneata</i>	乔灌木	岭南山竹子 <i>Garcinia oblongifolia</i>	乔灌木
海南杨桐 <i>Adinandra hainanensis</i>	乔木	薄叶红厚壳 <i>Calophyllum membranaceum</i>	乔灌木
隐脉红淡比 <i>Cleyera obscurinervia</i>	乔木	黄杞 <i>Engelhardia roxburghiana</i>	乔木
洼皮冬青 <i>Ilex nuculicava</i>	乔木	交让木 <i>Daphniphyllum paxianum</i>	乔木
榕叶冬青 <i>Ilex ficoidea</i>	乔木	多香木 <i>Polyosma cambodiana</i>	乔木
卷边冬青 <i>Ilex revoluta</i>	乔灌木	厚皮香八角 <i>Illicium ternstroemioides</i>	乔灌木
细叶三花冬青 <i>Ilex stiflora</i> via. <i>viridis</i>	乔灌木	水石梓 <i>Sarcosperma laurinum</i>	乔木
五指山柿 <i>Diospyros susarticulata</i>	乔木	海南黄叶树 <i>Xanthophyllum hainanense</i>	乔木
海南柿 <i>Diospyros hainanensis</i>	乔木	双瓣木犀 <i>Osmanthus didymopetalus</i>	乔木
显脉木犀 <i>Osmanthus hainanensis</i>	乔灌木		

乔灌木 Shrub-like tree ; 乔木 Tree 灌木 Shrub

2.2 光合作用测定

于 2004 年 3 ~ 4 月及 2005 年 3 ~ 4 月 ,对上述物种进行光合测定 ,选择完全舒展并且成熟的未受损叶片 ,每株 3 片 ;用 LI-6400 便携式光合作用系统 (LI-COR ,Inc ,USA)测定叶片的最大净光合速率 ($P_{\max}$)。使用开放气路 ,空气流速为 $0.5\text{ L}\cdot\text{min}^{-1}$,大气温度 (26 ± 2) $^{\circ}\text{C}$,空气相对湿度 50% ~ 70% , CO_2 浓度 (380 ± 10) $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。为了测量的准确和便于比较 ,测量都在天气晴朗的 8 00 ~ 11 30 进行 ,并使用人工光源 ,光强设置为 $1200\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。林下不同幼苗幼树的光环境有差异 ,因此在测量前使用人工光源进行 5 ~ 10 min 的光合诱导 ,测得的光饱和速率 (light saturated rate)作为最大光合速率 (maximal photosynthesis rate , $P_{\max}$) ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$)^[27~29]。其中 A_{area} 为单位面积的最大光合速率 , A_{mass} 则是单位重量的最大光合速率。

2.3 比叶面积的测定

从测定光合的每株幼树上采集 10 ~ 15 片完全展开的健康叶片 ,用光电叶面积仪 (WDY-500A)测定叶片的面积 ,然后带回实验室用烘箱烘干 (105 $^{\circ}\text{C}$ 下杀青 30 min ,然后 80 $^{\circ}\text{C}$ 连续烘干至恒重) ,称量烘干重 ,比叶面积 (SLA)定义为叶面积与烘干重的比值^[30~31]。

2.4 叶片氮、磷含量的测定

所采集的叶片在烘箱内在 105 $^{\circ}\text{C}$ 下杀青 30 min ,然后温度调至 80 $^{\circ}\text{C}$ 连续烘 48 h^[30] ,烘干的样品研磨并过 2 mm 筛 ,用于叶片氮磷的测定 ,叶片氮、磷均采用 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ -比色法^[32]。其中 N_{area} 和 P_{area} 为单位面积的氮、磷含量 , N_{mass} 和 P_{mass} 为单位重量的氮、磷含量。

2.5 数据分析

试验所得数据采用 SPSS12.0 软件进行分析。利用 one-way ANOVA 分析检验不同生活型之间光合速率的差异,利用 simple liner regression 估计叶片氮、磷对光合速率的影响,利用 stepwise regression 分析光合与叶片氮、磷及比叶面积的关系,并通过比较标准化后回归系数的绝对值确定各叶片参数对光合速率贡献的大小。不同生活型之间和所有物种之间逐步回归模型的估计值与实际测得值之间利用 paired-samples *t*-test 检验。

3 结果与分析

3.1 不同生活型组光合速率的比较

热带雨林林下幼苗幼树的单位面积和单位重量的光合速率均表现出灌木 > 乔木 > 乔灌木的趋势。方差分析表明,灌木与乔灌木之间的平均 A_{area} 差异显著,而灌木与乔木,乔木与乔灌木之间 A_{area} 没有显著性差异(图 1a);灌木与乔灌木、乔木之间的平均 A_{mass} 差异性显著,而乔灌木和乔木生活型组之间 A_{mass} 差异不显著(图 1b)。

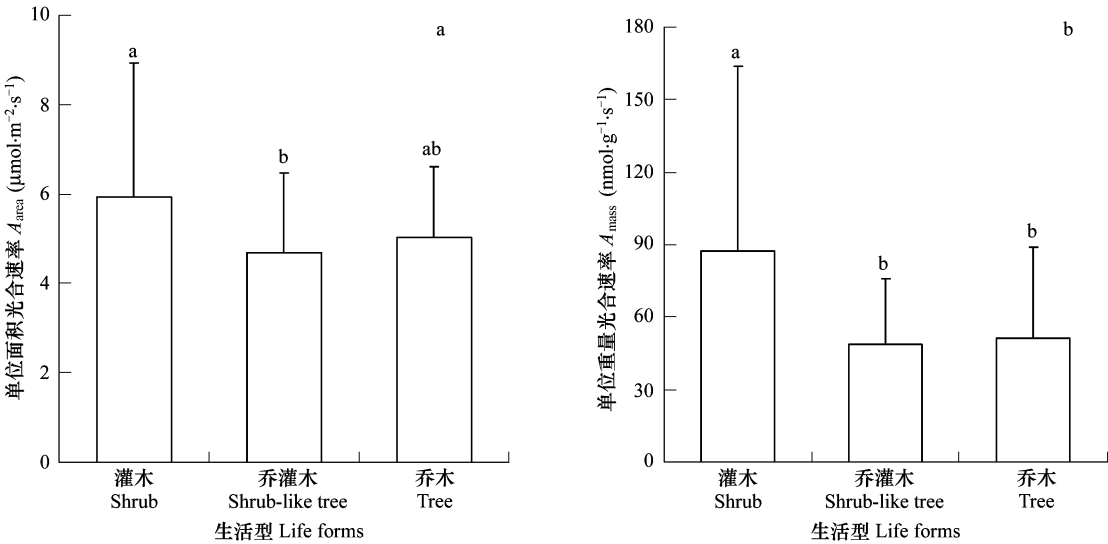


图 1 不同生活型组之间的单位面积光合速率 (a)与单位重量光合速率 (b)差异检验

Fig. 1 Difference test of net photosynthesis based on leaf area (a) and on leaf mass (b) among life form groups

图中不同的小写字母代表差异显著 ($p < 0.05$) Different lowercase letter indicate significant difference ($p < 0.05$)

3.2 植物光合速率与叶片氮、叶片磷及比叶面积之间的关系

3.2.1 所有物种及不同生活型组的光合速率与叶氮和叶磷之间的关系

回归分析表明 A_{area} 与 N_{mass} 的相关性在灌木、乔灌木、乔木以及所有物种都达到了极显著的水平(图 2a,表 2); A_{area} 与 P_{mass} 之间的相关关系在灌木、乔灌木以及所有物种都达到极显著水平,但在乔木中未达到显著水平(图 2b,表 2)。 A_{mass} 与 N_{mass} 的相关关系在所有灌木、乔灌木、乔木及所有物种均达到极显著水平(图 2c,表 2); A_{mass} 与 P_{mass} 之间在灌木、乔灌木以及所有物种达到极显著水平,在乔木也达到显著水平(图 2d,表 2)。

随着 N_{mass} 或 P_{mass} 的增加,各生活型物种及所有物种的 A_{area} 和 A_{mass} 都呈现出上升的趋势(图 2);但 N_{mass} 或 P_{mass} 水平比较低时,灌木的光合速率小于乔木,只有当 N_{mass} 或 P_{mass} 达到一定的值之后灌木才会出现较乔木更高的光合速率。

分析也表明,在 A_{area} 或 A_{mass} 与 N_{area} , P_{area} 之间的相关性均未达到显著水平。

3.2.2 所有物种及不同生活型组中物种的光合速率与比叶面积之间的关系

回归结果表明 A_{area} 与 SLA 之间的相关性在灌木生、乔木和所有物种达到了极显著的水平,但是在乔灌木组未达显著水平(图 3a,表 3); A_{mass} 与 SLA 之间的相关性在乔木、乔灌木、灌木及所有物种中都达到了极显著水平(图 3b,表 3)。随着 SLA 的增大,各生活型组的物种及所有物种的 A_{area} 和 A_{mass} 都呈现出上升的趋势;但

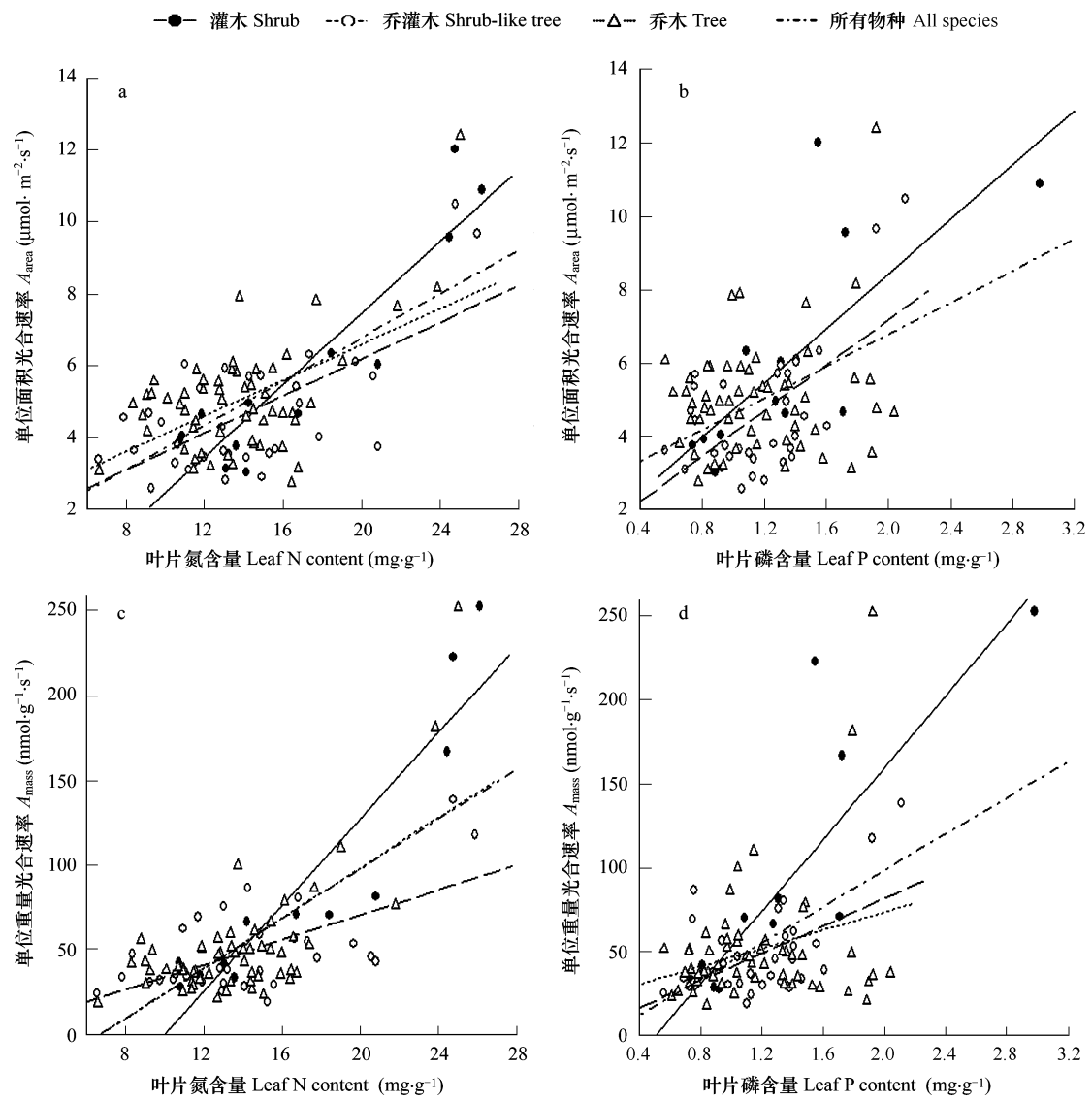


图2 热带山地雨林幼苗幼树光合速率与叶特征的相关关系

Fig. 2 Relationships between photosynthesis and leaf traits of seedlings and saplings in tropical montane rain forest

(a)单位面积光合速率与叶氮含量；(b)单位面积光合速率与叶磷含量；(c)单位重量光合速率与叶氮含量；(d)单位重量光合速率与叶磷含量 (a) A_{area} to N_{mass} ; (b) A_{area} to P_{mass} ; (c) A_{mass} to N_{mass} ; (d) A_{mass} to P_{mass}

SLA 值比较低时 , 灌木的光合速率是最小的 , 随着 SLA 的增大 , 灌木逐渐具有最大的光合速率。

表2 光合作用和叶片氮、磷含量的线性相关量列表

Table 2 Summary of linear regression parameters between photosynthesis and leaf N、P nutrients.

因变量 Dependent variable	自变量 Independent variable	灌木 Shrub <i>N</i> = 13		灌-乔 Shrub-like tree <i>N</i> = 32		乔木 Tree <i>N</i> = 56		总数 All species <i>N</i> = 101	
		<i>R</i>	<i>P</i>	<i>R</i>	<i>P</i>	<i>R</i>	<i>P</i>	<i>R</i>	<i>P</i>
A_{area}	N_{mass}	0.9161	<0.0001	0.6661	<0.0001	0.5542	<0.0001	0.6854	<0.0001
A_{area}	P_{mass}	0.7402	0.0038	0.6070	0.0002	0.2004	NS	0.4660	<0.0001
A_{mass}	N_{mass}	0.9187	<0.0001	0.635	<0.0001	0.7000	<0.0001	0.7307	<0.0001
A_{mass}	P_{mass}	0.8355	0.0004	0.5299	0.0018	0.2784	0.0377	0.5106	<0.0001

注 :单位面积光合速率 A_{area} ;单位重量光合速率 A_{mass} ;单位重量叶氮含量 N_{mass} ;单位重量叶磷含量 P_{mass} ,Photosynthesis based on area , A_{area} ;Photosynthesis based on mass , A_{mass} , leaf N content based on mass , N_{mass} ; leaf P content based on mass , P_{mass} . 下同 the same below

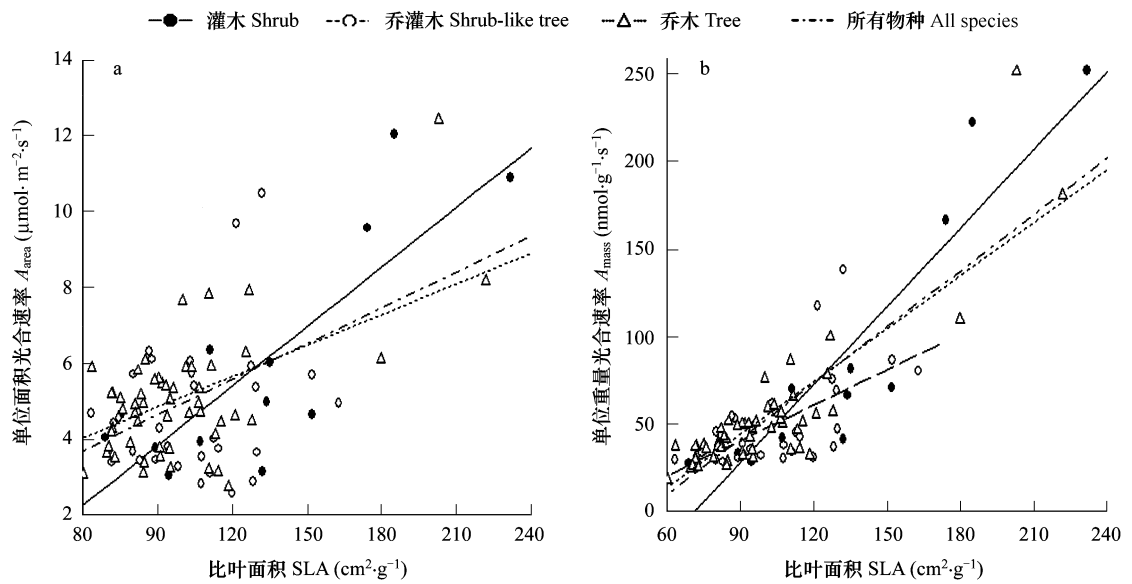


图3 光合速率与比叶面积之间的相关关系

Fig. 3 Relationships between photosynthesis and specific leaf area

(a)单位面积光合速率与比叶面积；(b)单位重量光合速率与比叶面积 (a) A_{area} to SLA；(b) A_{mass} to SLA

表3 光合作用和比叶面积之间的线性相关量表

Table 3 Summary of linear regression parameters between photosynthesis and specific leaf area

因变量 Dependent variable	自变量 Independent variable	灌木 Shrub <i>N</i> = 13		灌-乔 Shrub-like tree <i>N</i> = 32		乔木 Tree <i>N</i> = 56		总数 All species <i>N</i> = 101	
		<i>R</i>	<i>P</i>	<i>R</i>	<i>P</i>	<i>R</i>	<i>P</i>	<i>R</i>	<i>P</i>
A_{area}	SLA	0.8174	0.0006	0.2655	NS	0.5437	<0.0001	0.5600	<0.0001
A_{mass}	SLA	0.9169	<0.0001	0.6449	<0.0001	0.8586	<0.0001	0.8414	<0.0001

注 比叶面积 SLA；specific leaf area，SLA. 下同，the same below

3.3 单位面积和单位重量光合速率的逐步回归估计

3.3.1 逐步回归方程

从以上的结果和分析可以看出,无论 A_{area} 还是 A_{mass} 都与叶片的功能性特征 N_{mass} 、 P_{mass} 和 SLA 之间关系紧密且相对稳定。开展逐步回归分析,可细化 N_{mass} 、 P_{mass} 和 SLA 等叶片的功能性参数对 A_{area} 和 A_{mass} 的贡献。结果表明,灌木的 A_{area} 仅与 N_{mass} 之间相关,且正相关性极显著,而其 A_{mass} 则与 N_{mass} 、SLA 之间相关性显著,其中 N_{mass} 、SLA 的标准化回归系数分别为 0.497、0.483,通过比较两个变量的标准化回归系数的绝对值,其中 N_{mass} 对灌木 A_{mass} 的贡献略大于 SLA。乔灌木的 A_{area} 与 N_{mass} 、 P_{mass} 相关性达到显著水平,其中 N_{mass} 、 P_{mass} 的标准化回归系数分别为 0.479、0.352,比较得出 N_{mass} 对乔灌木 A_{area} 的贡献大些,而其 A_{mass} 与 SLA、 N_{mass} 、 P_{mass} 都存在显著的相关关系,SLA、 N_{mass} 、 P_{mass} 各自的标准化回归系数分别为 0.520、0.346、0.284,三参数对乔灌木 A_{mass} 的贡献 $SLA > N_{mass} > P_{mass}$ 。在乔木中 A_{area} 仅与 N_{mass} 的相关性达显著水平,而其 A_{mass} 与 SLA、 N_{mass} 相关性达显著水平,其中 SLA 标准化回归系数为 0.721、 N_{mass} 标准化回归系数为 0.198,说明乔木中 SLA 对 A_{mass} 的贡献远大于 N_{mass} 。在所有物种中 A_{area} 与 N_{mass} 、SLA 相关性显著,其中 N_{mass} 的标准化回归系数为 0.552、SLA 的标准化回归系数为 0.212、 N_{mass} 的贡献相对大些。而 A_{mass} 与 SLA、 N_{mass} 、 P_{mass} 都存在相关性,并达到显著的水平,其中 SLA、 N_{mass} 、 P_{mass} 各自的标准化回归系数分别为 0.614、0.272、0.150,其对 A_{mass} 贡献大小顺序为 $SLA > N_{mass} > P_{mass}$ (表 4)。

3.3.2 利用回归估计的光合预测值与实际观测值之间的关系

根据以上回归结果,比较预测值与实际观测值的关系。 t -test 检验结果表明 A_{area} 的预测值与实际观测值

之间在不同生活型之间和所有物种之间差异均不显著,但预测值与实际观测值相比较偏高,并且各生活型对应点比较零散(图 4a)。t-test 检验结果表明, A_{mass} 的预测值与实际观测值之间在不同生活型之间和所有物种之间差异均不显著,但同样存在预测值比实际观测值偏高的现象。与 A_{area} 相比, A_{mass} 的预测值与实际观测值之间在所有生活型组之间都非常接近 1:1 的一元线性关系(图 4b),说明 A_{mass} 与 N_{mass} 、 P_{mass} 、SLA 的关系紧密,并且这种相关关系在不同生活型组和所有物种之间都存在并且相对稳定。

表 4 光合速率与叶片功能性特征的逐步回归

Table 4 Stepwise regression of net photosynthesis rate to the leaf function traits

种组 Groups	参数 Parameters	标准化回归方程 Regression equation	校正 R^2 Adjusted R^2
灌木 Shrub	A_{area}	$= -2.516 + 0.916 (N_{\text{mass}})$	0.825 ***
	A_{mass}	$= -130.765 + 0.497 (N_{\text{mass}}) + 0.483 (\text{SLA})$	0.880 *
乔灌木 Shrub-like tree	A_{area}	$= -0.069 + 0.479 (N_{\text{mass}}) + 0.352 (P_{\text{mass}})$	0.501 *
	A_{mass}	$= -60.831 + 0.520 (\text{SLA}) + 0.346 (N_{\text{mass}}) + 0.284 (P_{\text{mass}})$	0.674 *
乔木 Tree	A_{area}	$= 1.626 + 0.554 (N_{\text{mass}})$	0.294 ***
	A_{mass}	$= -59.192 + 0.721 (\text{SLA}) + 0.198 (N_{\text{mass}})$	0.748 *
所有物种 All species	A_{area}	$= 0.331 + 0.552 (N_{\text{mass}}) + 0.212 (\text{SLA})$	0.487 *
	A_{mass}	$= -82.595 + 0.614 (\text{SLA}) + 0.272 (N_{\text{mass}}) + 0.150 (P_{\text{mass}})$	0.785 **

注:应用方差分析检验回归的效果,若 $P < 0.05$ 时,用符号 * 表示,若 $P < 0.01$ 时,用符号 ** 表示,若 $P < 0.001$ 时,用符号 *** 表示。表中系数为标准化后的系数。The effect of regression was evaluated with ANOVA, significance levels of $P < 0.05$, $P < 0.01$, and $P < 0.001$ are indicated by symbols *, **, and ***, coefficients in the table were standardized coefficients.

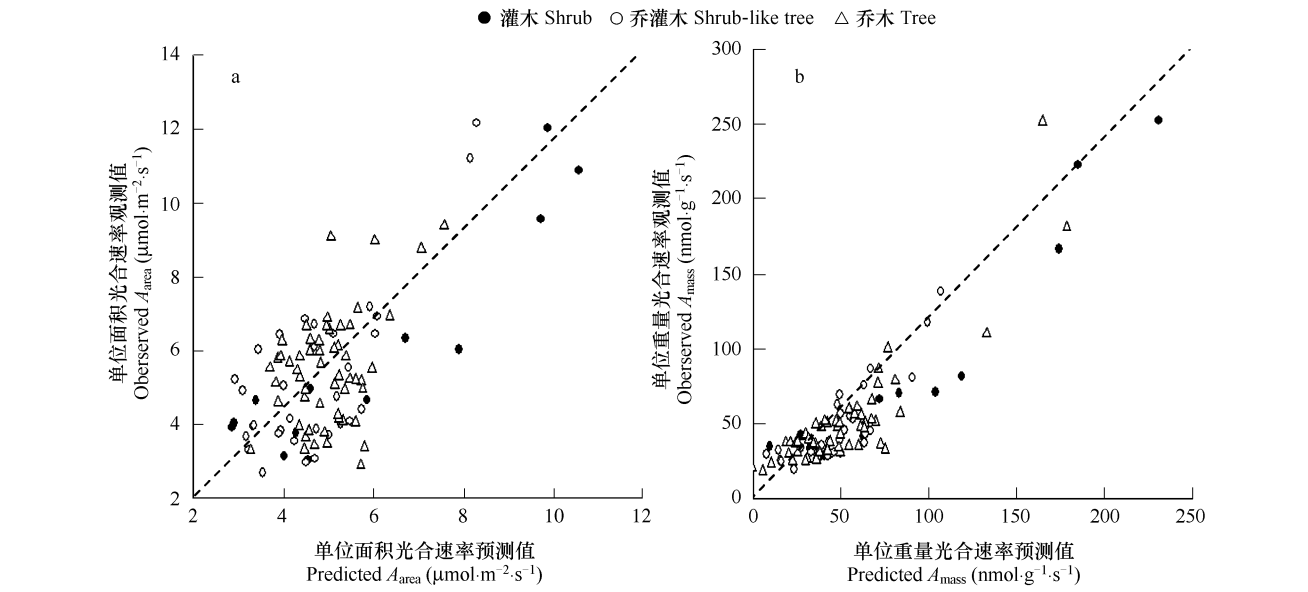


图 4 基于逐步回归方程的净光合速率预测值与观测值之间的比较

Fig. 4 Comparison between observed and predicted net photosynthesis based on stepwise regression equations

(a)单位面积光合速率 A_{area} ; (b)单位重量光合速率 A_{mass}

4 结论与讨论

与乔木与乔灌木相比,灌木具有最大的平均光合速率 A_{mass} ,并且与乔木及乔灌木的平均 A_{mass} 之间差异均显著,但灌木的平均 A_{area} 与乔木的平均 A_{area} 没有显著差异。Delucia 等研究指出,灌木与乔木相比,灌木具有较高的光合能力^[33],这与本研究中灌木和乔木生活型组平均光合速率的比较结果是一致的。但在本文中随着 N_{mass} 、 P_{mass} 和 SLA 的增加,各生活型组的 A_{area} 和 A_{mass} 都有增大的趋势,但当 N_{mass} 、 P_{mass} 水平较低,SLA 较小时,灌木的光合小于乔木的光合速率,只有当 N_{mass} 、 P_{mass} 和 SLA 达到一定值以后,灌木才具有最大的光合速率。

尽管植物物种在生活型、叶片大小、叶片形状等方面都存在极大的多样性,但是在一定范围的物种之间存在着某种特定的联系,这种相似的相关关系是植物物种趋同进化的一种证明^[4]。在本研究中, A_{mass} 与 N_{mass} 及SLA之间的相关关系在乔木、乔灌木、灌木和所有物种的组合中都达到了显著水平。Reich等认为 A_{mass} 和 N_{mass} 通常是正相关的,并且都与SLA存在正相关关系,并猜想这种关系在阔叶物种中是一样的,并进而推广到全球尺度上^[34]。后来的一些研究也证实种间这种叶片性状的关系在不同生物群落中大都相同^[13, 18, 22, 34, 35],强有力地支持了趋同进化的思想。本研究的101种物种具有高的多样性,包括范围比较广的生活型和叶片类型,与以往的研究有很大的不同。研究结果同样支持不同生物群落物种间叶片性状的关系相似的假想,并且说明 N_{mass} 、SLA、 A_{mass} 之间的相互关系以及基于合适尺度下的功能在不同物种之间是通用的。 P_{mass} 在热带雨林地区特别是养分贫瘠区的植物叶片内含量变化幅度较 N_{mass} 小^[14],但本研究中 P_{mass} 仍然像 N_{mass} 一样与表现出与 A_{mass} 相似的关系。有趣的是,与这种恒定的相关关系相比,不同生境或地点的物种之间一元回归线的斜率往往不同,而与气候因素相关联的SLA的变化常常是这种差异的驱动因子^[34]。在热带山地雨林中,物种的复杂程度非常高,虽然同属于阔叶树种,但是SLA变化范围非常大,在本文所研究的101个物种中最小SLA的是粗脉樟($38\text{ cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$),最大SLA的是海南染木树($232\text{ cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$),范围变化比较大。因此会造成这些参数之间一元回归线的斜率在不同植物、不同生活型组之间存在较大的变化。

本研究的 A_{area} 与 N_{area} 之间在各生活型之间均未达到显著水平,这与Reich等在不同地点研究得出所有植物的 A_{area} 与 N_{area} 都不相关的结果是一致的^[36]。 A_{area} 与SLA在灌木、乔木和所有物种中达到显著水平,但是在乔灌木中未达到显著水平,说明 A_{area} 和 N_{area} 在所有物种之间不是一个基本的关系。SLA和 A_{mass} 相差比较大的物种也可能 N_{area} 相同,这可以让我们理解在同一地点SLA变化范围比较大的植物的 N_{area} 与 A_{area} 的相关关系。但在同一功能群当中SLA和 N_{mass} 不会变化太大, A_{area} 和 N_{area} 之间的相关性会达到显著水平^[36],这一点在本文中并没有得到证实。

另外,在试验中是以森林中的幼苗幼树为研究对象的,虽然在植株个体的生长发育过程中,由于所处环境的不断变化或者自身的不断调节,幼树与成熟个体相比,生理生态特征会发生较大变化^[37],但是主要目的在于研究光合速率与叶氮、叶磷、比叶面积之间的相关关系,结果表明,海南岛热带山地雨林的101植物种类幼树的光合速率与叶氮、叶磷、比叶面积的关系与以往在成熟个体中的研究得出的结论相同,并且在不同生活型组中,光合速率与 N_{mass} 、 P_{mass} 和SLA之间也存在较为稳定的关系,由此可推论:成树中的这种特定的相关关系不但在不同生境、不同生物群落和不同功能群之间一致,在幼树中也同样存在这种趋同进化模式。因此,尽管幼树生理、生态特征在生长发育时段内会发生变化,但幼树的光合速率和 N_{mass} 、 P_{mass} 及SLA的关系可以较大程度上反映这些物种成熟个体生理、生态特征之间的关系,这将为进一步研究提供指导。

References :

[1] Chen D X, Li Y D, Luo T S, et al. Study on Photosynthetic physiological ecology of *Cryptocarya chinensis* in tropical montane rain forest in Jianfengling, Hainan Island. Forest Research, 2003, 16 (5) : 540—547.

[2] Trewavas A. A pivotal role for nitrate and leaf growth in plant development. In : Baker NR, Davies WJ and Ong CK. eds. Control of leaf growth. New York : Cambridge University Press, 1985. 77—91.

[3] He W M. Gas exchange variation in response to heterogeneous nutrient environments in *Panicum miliaceum*. Acta Phytocologica Sinica, 2001, 25 (3) : 331—336.

[4] Chen Y Z, Murchie E H, Hubbar S, et al. Effects of season-dependent irradiance levels and nitrogen2deficiency on photosynthesis and photoinhibition in field grown rice (*Oryzasativa*). Plant physiology, 2003, 117 (3) : 343—351.

[5] Penuelas J, Biel C, Estiarte M. Changes in biomass chlorophyll content and gas exchange of beans and peppers under nitrogen and water stress. Photosynthetica, 1993, 29 : 535—542.

[6] Evans J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C_3 plants. Oecologia, 1989, 78 : 9—19.

[7] Schafer C, Heim R. Nitrogen deficiency exacerbates the effects of light stress in photoautotrophic suspension cultured cells of *Chenopodium rubrum*.

Photosynthetica ,1992 ,27 :545 — 561.

[8] Cechin I. Photosynthesis and chlorophyll fluorescence in two hybrids of sorghum under different nitrogen and water regimes. Photosynthetica ,1998 ,35 :233 — 240.

[9] Ciompi S ,Gentili E ,Guidi L ,*et al.* The effect of nitrogen deficiency on leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters. Plant Science ,1996 ,118 :177 — 184.

[10] Mooney H A ,Field C ,Gulmon S L ,*et al.* Photosynthetic capacity in relation to leaf position in desert versus old-field annuals. Oecologia ,1981 ,50 :109 — 112.

[11] Field C ,Mooney H A. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In :Givnish T J. ed. On the economy of plant form and function. Cambridge : Cambridge University Press. 1986 ,25 — 55.

[12] Korner C. The nutritional status of plants from high altitudes. Oecologia ,1989 ,81 :379 — 391.

[13] Reich P B ,Uhl C ,Walters M B ,*et al.* Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. Oecologia ,1991 ,86 :16 — 24.

[14] Wright I J ,Reich 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. Functional Ecology ,2001 ,15 :423 — 434.

[15] Park Y I I ,Chow W S ,Anderson J M ,*et al.* Differential susceptibility of photosystem II to light stress in light-acclimated pea leaves depends on the capacity for photochemical and non-radiative dissipation of light. Plant Science ,1996 ,115 :137 — 149.

[16] Lima J D ,Mosquim P R ,Da Matta F M. Leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters in *Phaseolus vulgaris* as affected by nitrogen and phosphorus deficiency. Photosynthetica ,1999 ,37 :113 — 121.

[17] Rosati A ,Esparza G ,Dejong T M ,*et al.* Influence of canopy light environment and nitrogen availability on leaf photosynthetic characteristics and photosynthetic nitrogen-use efficiency of field-grown nectarine trees. Tree Physiology ,1999 ,19 :173 — 180.

[18] Reich P B ,Walters M B ,Ellsworth D S. Leaf life-span in relation to leaf ,plant ,and stand characteristics among diverse ecosystems. Ecological Monographs ,1992 ,62 :365 — 392.

[19] Kikuzawa K. Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants. Canadian Journal of Botany ,1995 ,73 :158 — 163.

[20] Cordell S ,Goldstein G ,Meinzer F C ,*et al.* Regulation of leaf life-span and nutrient-use efficiency of *Metrosidero polymorpha* trees at two extremes of a long chronosequence in Hawaii. Oecologia ,2001 ,127 :198 — 206.

[21] Wright I J ,Reich P B ,Westoby M ,*et al.* The worldwide leaf economics spectrum. Nature ,2004 ,428 :821 — 827.

[22] Reich P B ,Wright I J ,Cavender-Bares ,*et al.* The evolution of plant functional variation :traits ,spectra ,and strategies. International Journal of Plant Sciences ,2003 ,164 (3) :S143 — S164.

[23] An S Q ,Wang Z F ,Zeng F J ,*et al.* Biodiversity of tropical mountane rain forest on Diaoluo Mountain ,Hainan. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni ,1999 ,38 (6) :78 — 83.

[24] Wright I J ,Westoby M. Cross-species relationship between seedling relative growth rate ,nitrogen productivity and root vs. leaf function in 28 Australian woody species. Functional Ecology ,2000 ,14 :97 — 107.

[25] Harms K E ,Wright S J ,Calderon O ,*et al.* Pervasive density-dependence recruitment enhance seedling diversity in a tropical forest. Nature ,2000 ,404 :493 — 495.

[26] Wang Z F ,An S Q ,Campell D G ,*et al.* Biodiversity of the mountain rain forest in Diaoluo Mountain ,Hainan. Acta Ecologica Sinica ,1999 ,1 :63 — 69.

[27] Quilici A ,Medina E. Photosynthesis-nitrogen relationships in pioneer plants of disturbed tropical montane forest sites. Photosynthetic ,1998 ,34 (4) :525 — 534.

[28] Thomas S C ,Bazzaz F A. Asymptotic height as a predictor of photosynthetic characteristic in Malaysian rain forest trees. Ecology ,1999 ,80 (5) :1607 — 1622.

[29] Nogueira A ,Martinez C A ,Ferreira L L ,*et al.* Photosynthesis and water use efficiency in twenty tropical tree species of differing succession status in a Brazilian reforestation. Photosynthetica ,2004 ,42 (3) :351 — 356.

[30] Chen F Y ,Luo T X ,Zhang L ,*et al.* Comparison of leaf construction cost in dominant tree species of the evergreen broadleaved forest in Jiulian

Mountain , Jiangxi Province. *Acta Ecologica Sinica* , 2006 , 26 (8) : 2485 — 2493.

[31] Shipley B , Almeida-Cortez J. Interspecific consistency and intraspecific variability of specific leaf area with respect to irradiance and nutrient availability. *Ecoscience* , 2003 , 10 (1) : 74 — 79.

[32] Bao S D. Soil and Agricultural chemistry analysis. Beijing : China Agricultural Press , 2000.

[33] Delucia E H , Schlesinger W H. Resource-use efficiency and drought tolerance in adjacent Great Basin and Sierran plants. *Ecology* , 1991 , 72 : 51 — 58.

[34] Reich P B , Ellsworth D S , Walters M B , *et al.* Generality of leaf trait relationships : a test across six biomes. *Ecology* , 1999 , 80 (6) : 1955 — 1969.

[35] He J S , Wang Z H , Wang X P , *et al.* A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau. *New Phytologist* , 2006 , 170 : 835 — 848.

[36] Reich P B , Walters M B , Ellsworth D S , *et al.* Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen , specific leaf area and leaf life-span : a test across biomes and functional groups. *Oecologia* , 1998 , 114 : 471 — 482.

[37] Osunkoya O O. Light requirements for regeneration in tropical forest plants : Taxon-level and ecological attribute effects. *Australian Journal of Ecology* , 1996 , 21 (4) : 429 — 441.

参考文献：

[1] 陈德祥,李意德,骆士寿,等. 海南岛尖峰岭热带山地雨林下层乔木中华厚壳桂光合生理生态特性的研究. *林业科学研究* , 2003 , 16 (5) : 540 ~ 547.

[3] 何维明. 黍气体交换对异质养分环境的反应. *植物生态学报* , 2001 , 25 (3) : 331 ~ 336.

[23] 安树青,王铮峰,曾繁敬,等. 海南吊罗山热带山地雨林植物种类多样性研究. *中山大学学报* , 1999 , 38 (6) : 78 ~ 83.

[26] 王铮锋,安树青,David G. Campell 等. 海南岛吊罗山山地雨林物种多样性. *生态学报* , 1999 , 1 : 63 ~ 69.

[30] 陈飞宇,罗天祥,张林,等. 江西九连山常绿阔叶林主要树种叶建成消耗的比较. *生态学报* , 2006 , 26 (8) : 2485 ~ 2493.

[32] 鲍士旦. 土壤农业化学分析. 北京 : 中国农业出版社 , 2000.