

4 种乔木叶片光合特性和水分利用效率随树高的变化

何春霞¹, 李吉跃^{2,1,*}, 郭 明³, 王玉涛¹, 陈 崇¹

(1. 北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083; 2. 华南农业大学, 广州 510642;

3 School of Engineering and Applied Science, Harvard University, MA 02138, USA)

摘要:叶片是植物主要的光合器官并对外界环境条件的改变最为敏感。水分亏缺对叶片的生理特性的影响尤为显著, 主要表现在叶片的光合特性以及水分利用效率的改变。由于木质部通道增长引起的重力作用和通道阻力的增大, 高大乔木叶片的生理指标随树高增加而发生变化。通过测定北京地区 4 种高大乔木悬铃木 (*Platanus hispanica*)、刺槐 (*Robinia pseudoacacia*)、白蜡 (*Fraxinus chinensis*) 和银杏 (*Ginkgo biloba*) 的叶片的光合特性和碳稳定同位素比率 ($\delta^{13}\text{C}$) 等随树高的变化, 得出叶片的光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r)、气孔导度 ($Cond$) 和胞间 CO_2 浓度 (C_i) 等均随着树高的增大而降低, 而叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 等则随着树高的增大而增大, 其中悬铃木、刺槐、白蜡、以及银杏的树冠上部比树冠下部的 $\delta^{13}\text{C}$ 值分别增加了 1.126‰、2.310‰、2.290‰ 和 2.276‰。方差分析和多重比较结果表明, 除个别指标外, 4 种乔木上下部叶片的光合特性和 $\delta^{13}\text{C}$ 等指标均差异明显 ($P < 0.05$)。光合能力随树高下降而 $\delta^{13}\text{C}$ 值随树高增加表明树顶叶片确实受到水分胁迫的影响, 支持了树高极限的水分限制假说。

关键词: P_n ; T_r ; $Cond$; C_i ; $\delta^{13}\text{C}$ 值; 水分利用效率; 树高

文章编号: 1000-0933(2008)07-3008-09 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Changes of leaf photosynthetic characteristics and water use efficiency along tree height of 4 tree species

HE Chun-Xia¹, LI Ji-Yue^{2,1,*}, GUO Ming³, WANG Yu-Tao¹, CHEN Chong¹

1 The Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

3 School of Engineering and Applied Science, Harvard University, MA 02138, USA

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(7): 3008 ~ 3016.

Abstract: As main photosynthetic organs leaves are very sensitive to exterior environments. Water deficiency obviously affects the biological characteristics of leaves, and leads to the changes in their photosynthetic characteristics and water use efficiencies. Xylem pathways increase when trees grow, which results in the increase in water gravity as well as pathway resistance. Accordingly the biological characteristics of leaves changes along tree height. In this research the photosynthetic characteristics and carbon isotope rate ($\delta^{13}\text{C}$) in the leaves of 4 tree species, *Platanus hispanica*, *Robinia pseudoacacia*, *Fraxinus chinensis*, and *Ginkgo biloba* are measured. The results show that the leaf photosynthetic rate (P_n), transpiration

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30070637 和 10772100); 北京市科技计划资助项目 (D0605001040191); 北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室课题资助项目 (JD100220535)

收稿日期: 2008-01-20; **修订日期:** 2008-04-02

作者简介: 何春霞 (1983 ~), 女, 河南西华人, 博士生, 主要从事树木水分生理生态研究. E-mail: hechunxia@gmail.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ljyymy@vip.sina.com

Foundation item: The project was financially supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 30070637 & 10772100), Beijing Municipal Science & Technology Commission Project (No. D0605001040191), and the Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education Project (No. JD100220535)

Received date: 2008-01-20; **Accepted date:** 2008-04-02

Biography: HE Chun-Xia, Ph. D. candidate, mainly engaged in water ecophysiology in trees. E-mail: hechunxia@gmail.com

ratio (Tr), stomata conductance ($Cond$) and internal CO_2 concentration (Ci) reduce along tree heights, while the leaf $\delta^{13}C$ increases along tree height. The $\delta^{13}C$ values at the tree tops of *Platanus hispanica*, *Robinia pseudoacacia*, *Fraxinus chinensis* and *Ginkgo biloba* are respectively 1.126‰, 2.310‰, 2.290‰ and 2.276‰ larger than that at the lower crowns. The One Way ANOVA and LSD tests show that the leaf photosynthetic characteristics and $\delta^{13}C$ vary significantly at different heights ($P < 0.05$). The decrease in leaf photosynthetic capability and the increase in $\delta^{13}C$ along tree height indicate that the leaves at the tree tops suffer from water stress. These results support the hydraulic limitation hypothesis.

Key Words: Pn ; Tr ; $Cond$; Ci ; $\delta^{13}C$ value; water use efficiency; tree height

叶片是植物主要的光合器官并对外界环境条件的改变最为敏感。叶片对环境变化的响应包括解剖结构^[1,2]和光学特性等的改变^[3]。水分亏缺对叶片生理特性的影响尤为显著。树木生长到一定高度后便停止高生长,目前对树高的限制因子了解较少,而 Ryan 和 Yoder^[4]提出的水力限制假说广为接受^[5],即随着树木长高,由于重力作用和木质部通道对水分运输的阻力增加会导致输送到树顶叶片的水分相对减少,叶片会降低气孔导度以减少蒸腾,同时也限制了 CO_2 进入叶片,使 ^{13}C 分馏增多、叶片 $\delta^{13}C$ 值增大,也使其光合碳同化能力降低,上部枝叶的生长受限。目前国外学者已对北美红杉^[6]、桉树^[7]等的结构和一些生理特性随树高的关系进行了研究,而在国内对高大乔木的生理指标特别是光合特性随树高的变化研究较少。本文旨在通过研究北京地区 4 种较高乔木的光合特性、 $\delta^{13}C$ 等随树高变化,探索影响树高生长的水分生理的限制机理,为树高极限生长的水力限制假说提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于北京地区北京林业大学校园内(北纬 $39^{\circ}46'$, 东经 $116^{\circ}19'$; 海拔 50 m)。地处湿润半干旱的温带地区,属于华北大陆性季风气候,冬季寒冷干燥,夏季炎热多雨。年平均温度 $12.1^{\circ}C$,相对湿度 56%,年平均降雨量 503 mm,且主要集中在 7~8 月份。

1.2 实验材料和方法

实验材料为生长高度较高、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:悬铃木(*Platanus hispanica*)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、白蜡(*Fraxinus chinensis*)和银杏(*Ginkgo biloba*)。所选乔木高度在 15m 到 23m 之间。

分别在 2006 年 5 月中旬、6 月中旬、8 月中旬和 9 月底的晴天的 9:00~11:00,对每树种沿树冠高度梯度以约 5m 为间隔进行取样,取样部位均为正南方向的树冠外围的成熟枝条,以减少方位差异,分别用于测定叶片的光合特性和 $\delta^{13}C$,同时分别在各个取样树种的树冠层中取空气混合样品用于测定冠层空气中的 $\delta^{13}C$ 。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,取样后立即用 Li-6400 光合仪测定小枝中上部叶片的净光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)、胞间 CO_2 浓度(Ci)和气孔导度($Cond$)等指标。瞬时水分利用效率(WUE_i)为 Pn 与 Tr 的比值。每树种取 3 棵树作为重复,每棵树测定 3~5 片成熟叶片。结果取 4 次测定数据的平均值。

叶片 $\delta^{13}C$ 的测定方法是將采回的叶片 $105^{\circ}C$ 杀青,然后置于恒温干燥箱中烘干($60^{\circ}C$,连续烘干 48h),粉碎过 80 目筛制成备用样品。样品为 3 个重复的混合样。结果为 4 次测定数据的平均值。在中国科学院植物研究所质谱仪分析室进行稳定碳同位素分析(测定精度为 0.2‰),取处理好的样品 3~5mg 封入真空的燃烧管,并加入催化剂和氧化剂,燃烧产生的 CO_2 经结晶纯化后,用质谱仪测定碳同位素的比率,以 PDB(pee dee belemnite)为标准,根据下面公式进行计算^[8]:

$$\delta^{13}C = \{ [(^{13}C/^{12}C)_{\text{sample}} - (^{13}C/^{12}C)_{\text{standard}}] / (^{13}C/^{12}C)_{\text{standard}} \} \times 1000\text{‰}$$

取样地空气的 $\delta^{13}C$ 值(δa)也在中国科学院植物研究所质谱仪分析室采用高温燃烧法测定。根据测定出

的植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值 (δp) 通过下面公式来计算出叶片的碳稳定同位素辨别值 (Δ)^[8]:

$$\Delta(\text{‰}) = (\delta a - \delta p) / (1 + \delta p)$$

1.3 数据处理

用 SPSS 13.0 软件对数据进行方差分析 (One Way ANOVA) 和多重比较 (LSD test)。

2 结果

2.1 叶片的光合特性随树高的变化

2.1.1 光合速率

随树高的增加, 4 树种叶片的 P_n 降低 (图 1)。其中白蜡、银杏、悬铃木和刺槐分别平均从树冠下部叶片的 4.77 (2m)、4.16 (2m)、4.09 (2m) $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 4.69 (4m) $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 到树冠上部叶片降低为 3.47 (15m)、2.44 (15m)、1.04 (19m) 和 2.85 (15m) $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (括号内为取样高度, 下同), 分别减小了 27.31%、41.36%、74.48% 和 39.20%, 表 1 的方差分析结果表明 4 树种树冠上下部叶片的 P_n 均差异显著 (依次为 $P=0.002$ 、0.049、0.000、0.019)。而随着树高的增加, 银杏在 9m 高处略有上升后才开始下降, 悬铃木则先下降, 在 13m 高度处略有回升后又开始急速下降, 下降的幅度在 4 树种中最大。白蜡 P_n 下降的速度较其他 3 树种慢。悬铃木的 P_n 较其他 3 树种都小。

2.1.2 蒸腾速率

随树高的增加, 4 树种叶片 Tr 减小 (图 2)。白蜡、银杏、悬铃木和刺槐的树冠下部叶片的平均 Tr 分别为: 5.80、2.25、0.91 和 1.58 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 而到树顶叶片 Tr 分别为 2.72、0.85、0.26 和 0.65 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 分别减小了 53.04%、62.02%、71.67%、58.77%。表 1 的方差分析结果表明, 除悬铃木外, 其他 3 树种树冠上下部叶片的 Tr 均差异显著 (依次为 $P=0.000$ 、0.003、0.121、0.033)。其中白蜡的 Tr 总体大于其他 3 树种, 且到达树干上部后其蒸腾速率又稍有回升。悬铃木的蒸腾速率较小, 且树冠中下部叶片差异不大, 树顶叶片 Tr 较中下部下降较为明显。

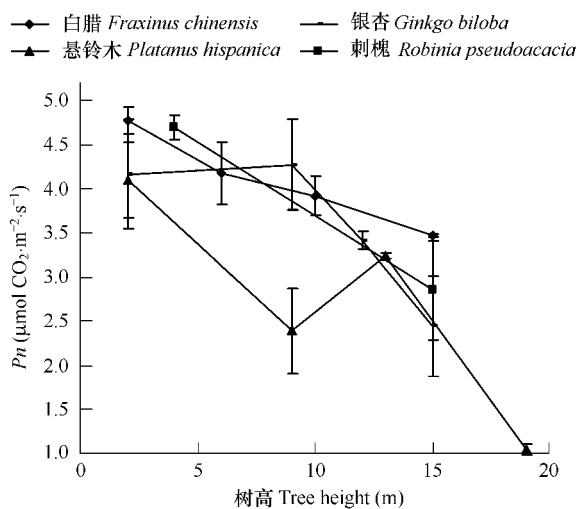


图 1 4 树种叶片光合速率随树高的变化

Fig. 1 Changes of leaf photosynthesis rate along tree height of the 4 tree species

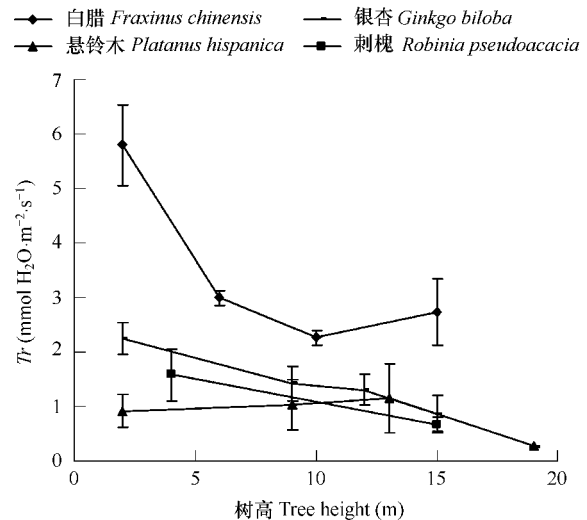


图 2 4 树种叶片蒸腾速率随树高的变化

Fig. 2 Changes of leaf transpiration rate along tree height of the 4 tree species

2.1.3 气孔导度和胞间 CO_2 浓度

树种叶片的 C_i 和 $Cond$ 均随树高的增加而降低 (图 3, 图 4)。白蜡、银杏、悬铃木和刺槐树冠下部的 $Cond$ 和 C_i 平均值分别为 0.175、0.06、0.041、0.074 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 315.21、281.06、283.25、269.95 $\mu\text{L/L}$, 而树顶叶片的 $Cond$ 和 C_i 平均值分别为 0.081、0.032、0.011、0.029 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 270.19、239.79、235.11、223.87

$\mu\text{L/L}$ 。4 树种树冠上下部叶片的 $Cond$ 的方差分析结果表明除悬铃木外,其他 3 树种的差异均显著(依次为 $P=0.000, 0.059, 0.140, 0.041$),除银杏外,其它 3 树种树冠上下部的 C_i 差异均显著(依次为 $P=0.000, 0.056, 0.025, 0.033$)(表 1)。其中白蜡的 C_i 和 $Cond$ 总体大于其他 3 树种,且其 C_i 表现为先上升后下降。而悬铃木的 $Cond$ 值表现为先上升后急剧下降的趋势。

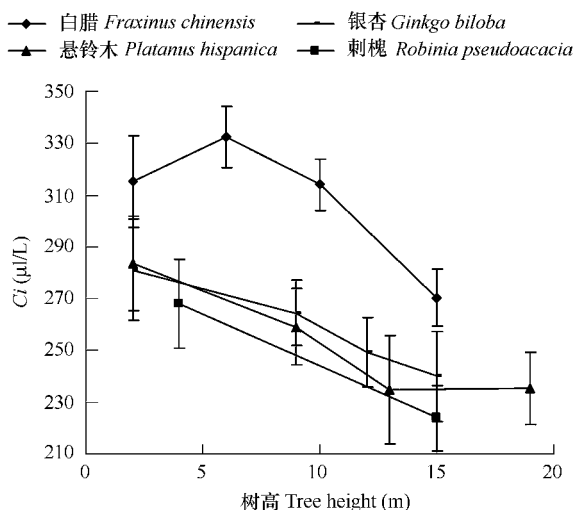


图 3 树种叶片胞间 CO_2 浓度随树高的变化

Fig. 3 Changes of leaf intercellular CO_2 concentration along tree height of the 4 tree species

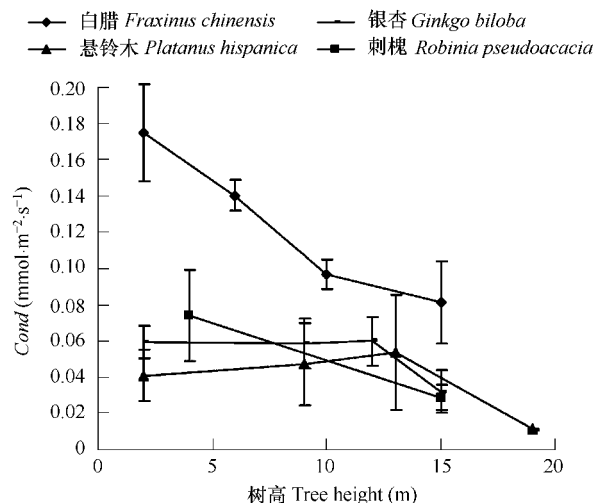


图 4 4 树种叶片气孔导度随树高的变化

Fig. 4 Changes of stomata conductance along tree height of the 4 tree species

2.2 叶片的水分利用效率随树高的变化

2.2.1 瞬时水分利用效率

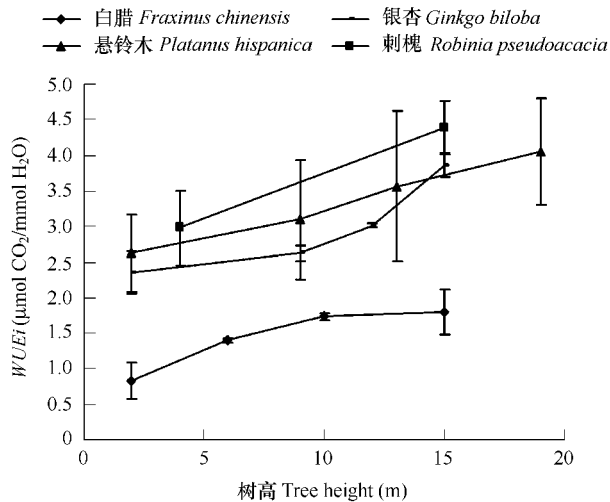
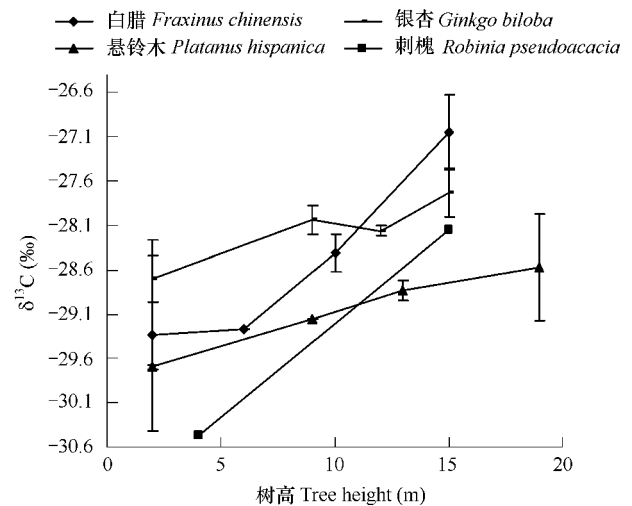
随树高的增加,4 树种叶片的 WUE_i 增大(图 5),白蜡、银杏、悬铃木和刺槐分别从树冠下部的 $0.84, 2.36, 2.62 \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$ 和 $2.98 \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$ 到树冠上部的 $1.80, 3.85, 4.05 \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$ 和 $4.39 \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$, 分别增大了 $54.02\%, 38.79\%, 35.16\%$ 和 32.18% 。4 树种树冠上下部叶片的 WUE_i 的方差分析结果表明除悬铃木外,其他 3 树种均差异显著(依次为 $P=0.005, 0.007, 0.329, 0.060$)。虽 4 树种叶片的 P_n 和 T_r 均随树高的增大而减小,但光合要比蒸腾减小的慢,所以 P_n/T_r 比值随着树高的增大而增大。总的来说,4 树种的 WUE_i 从大到小依次为刺槐、悬铃木、银杏和白蜡。

2.2.2 碳稳定同位素比率

随树高的增加,4 树种叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 增大(图 6),其中白蜡、银杏、悬铃木以及刺槐的树冠上部(依次为 $-27.048\text{‰}, -27.736\text{‰}, -28.571\text{‰}$ 和 -28.155‰)比树冠下部的 $\delta^{13}\text{C}$ 值(依次为 $-29.338\text{‰}, -28.697\text{‰}, -29.697\text{‰}$ 和 -30.464‰)分别增加了 $2.290\text{‰}, 2.276\text{‰}, 1.126\text{‰}$ 和 2.310‰ 。方差分析结果表明 4 树种树冠上下部叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 均差异极显著($P=0.000, 0.000, 0.000, 0.000$)。其中银杏叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值在 12m 高处略有下降后又开始增加。4 种乔木中,悬铃木和刺槐叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值较低,而白蜡和银杏的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异较小,均高于同高度下悬铃木叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值。

2.2.3 碳稳定同位素分辨率

4 树种叶片的 Δ 随树高的增加而降低(图 7),白蜡、银杏、悬铃木和刺槐树冠下部和上部叶片 Δ 值分别为 $21.901\text{‰}, 21.227\text{‰}, 22.279\text{‰}, 23.089\text{‰}$ 和 $19.496\text{‰}, 20.217\text{‰}, 21.094\text{‰}$ 及 20.657‰ , 分别减小了 $2.406\text{‰}, 1.009\text{‰}, 1.182\text{‰}$ 和 2.432‰ , 方差分析结果显示 4 树种树冠上下部叶片的 Δ 值差异极显著($P=0.000, 0.000, 0.000, 0.000$)。其中银杏叶片的 Δ 值在 12m 高处略有上升后又开始下降。

图5 4树种叶片 WUE_i 随树高的变化Fig. 5 Changes of leaf WUE_i along tree height of the 4 tree species图6 4树种叶片 $\delta^{13}C$ 随树高的变化Fig. 6 Changes of leaf $\delta^{13}C$ along tree height of the 4 tree species

多重比较结果表明(表1),在 $P < 0.05$ 水平下,除悬铃木的 WUE_i 随树高的差异不显著外,4树种树冠上部和下部叶片的 P_n 、 T_r 、 C_i 、 $Cond$ 、 WUE_i 、 $\delta^{13}C$ 和 Δ 均差异显著,有些指标差异达到极显著。

3 讨论

3.1 叶片的光合特性随树高的变化

4种乔木叶片的 P_n 、 T_r 、 C_i 及 $Cond$ 等均随着树高的增加而减小。 P_n 和 T_r 的减小应该是由 $Cond$ 和 C_i 的降低引起的。而 $Cond$ 和 C_i 主要是由气孔的开闭调控的。气孔是叶片对外进行气体交换的门户,蒸腾作用通过气孔往外界散失水分,同时叶片也经由气孔从空气中吸收 CO_2 进行光合作用。气孔打开时会使气体扩散进出叶片的阻力减小, $Cond$ 增大,水蒸气扩散出去的速度加快, T_r 增大,同时进入叶片的 CO_2 也增多,使得 C_i 变大,相应的 P_n 也会随之增大。反之,气孔关闭时, $Cond$ 和 C_i 减小, T_r 和 P_n 也就随之降低^[9]。很多研究表明^[4,9,11],水分亏缺是引起气孔关闭的主要原因,此时叶片通过降低水势、引起气孔关闭来减小蒸腾水分散失,以减小空穴的危险性和膨压损失。Koch^[6]等人对世界最高树种北美红杉的研究也得出其叶片的最大净光合速率随着树高的增大而减小,Woodruff^[10]等人的研究也得出花旗松松针的气孔导度随树高增大而降低。因此,这些研究及本研究得出的叶片的光合能力、气孔导度等指标随树高增长而减弱的结论都为随乔木长高其叶片受到的水分胁迫逐渐加重提供了证据,并因此支持了 Ryan^[4]等人提出的水力限制假说。即随着树木长高,木质部通道增长,水分受到的重力作用和传输通道阻力增加,使得叶片水势增大、气孔关闭以避免空穴。气孔关闭使 $Cond$ 和 C_i 减小,限制了进入叶片的 CO_2 量,而低浓度的 CO_2 是光合作用的限制因子,这也必然会引起光合同化物的减少,因此会大大降低上部叶片的光合能力,从而限制上部枝叶的生长,使得植物不能继续长高。

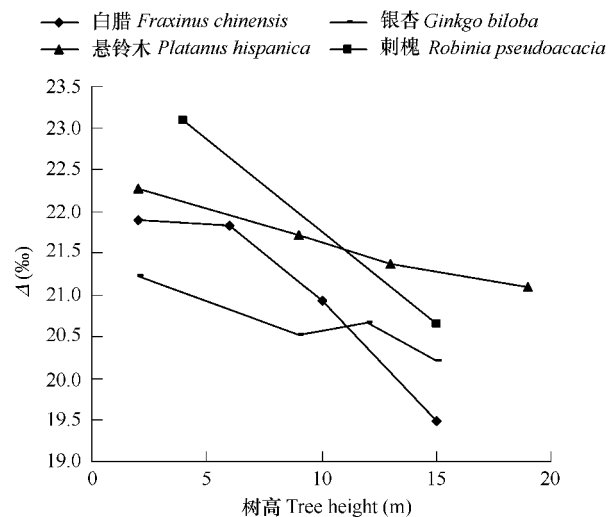
图7 4树种叶片 Δ 随树高的变化Fig. 7 Changes of leaf Δ along tree height of the 4 tree species

表 1 4 树种叶片光合特性及 $\delta^{13}\text{C}$ 随树高的变化(平均值 $\pm$ 标准差)Table 1 Changes of leaf photosynthetic characteristics and $\delta^{13}\text{C}$ along tree height of the 4 tree species (mean $\pm$ SD)

树种 Tree species	取样高度 Sample height(m)	P_n ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	$Cond$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	C_i ($\mu\text{L/L}$)	Tr ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	WUE_i ($\mu\text{mol}/\text{mmol}$)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	Δ (‰)
白蜡 <i>Fraxinus</i>	2	4.77 $\pm$ 0.39a	0.175 $\pm$ 0.027a	315.21 $\pm$ 17.75a	5.80 $\pm$ 1.17a	0.84 $\pm$ 0.51a	-29.338 $\pm$ 1.164a	21.901a
	6	4.17 $\pm$ 0.59b	0.140 $\pm$ 0.008b	332.42 $\pm$ 11.69b	2.99 $\pm$ 0.12b	1.39 $\pm$ 0.19b	-29.268 $\pm$ 0.001b	21.828b
<i>chinensis</i>	10	3.92 $\pm$ 0.46bc	0.097 $\pm$ 0.008c	313.89 $\pm$ 9.99a	2.26 $\pm$ 0.14b	1.74 $\pm$ 0.23b	-28.415 $\pm$ 0.454c	20.930c
	15	3.47 $\pm$ 0.12c	0.081 $\pm$ 0.022c	270.19 $\pm$ 11.05c	2.72 $\pm$ 0.60b	1.80 $\pm$ 0.56b	-27.048 $\pm$ 0.654d	19.496d
	Sig.	0.002	0.000	0.000	0.000	0.005	0.000	0.000
银杏 <i>Ginkgo biloba</i>	2	4.16 $\pm$ 0.79a	0.060 $\pm$ 0.009a	281.06 $\pm$ 19.36a	2.25 $\pm$ 0.29a	2.36 $\pm$ 0.54a	-28.697 $\pm$ 0.510a	21.227a
	9	4.27 $\pm$ 0.89a	0.058 $\pm$ 0.013a	264.34 $\pm$ 12.69ab	1.42 $\pm$ 0.30b	2.63 $\pm$ 0.33a	-28.032 $\pm$ 0.400b	20.528b
	12	3.41 $\pm$ 0.32ab	0.059 $\pm$ 0.013a	249.05 $\pm$ 13.31b	1.30 $\pm$ 0.27b	3.01 $\pm$ 0.15a	-28.167 $\pm$ 0.236c	20.669c
	15	2.44 $\pm$ 0.75b	0.032 $\pm$ 0.011b	239.79 $\pm$ 17.34b	0.85 $\pm$ 0.32b	3.85 $\pm$ 0.39b	-27.736 $\pm$ 0.525d	20.217d
	Sig.	0.049	0.059	0.056	0.003	0.007	0.000	0.000
悬铃木 <i>Platanus</i>	2	4.09 $\pm$ 0.66a	0.041 $\pm$ 0.014a	283.25 $\pm$ 18.24a	0.91 $\pm$ 0.30a	2.62 $\pm$ 0.73a	-29.697 $\pm$ 0.171a	22.279a
	9	2.39 $\pm$ 0.69b	0.047 $\pm$ 0.023a	258.99 $\pm$ 14.61a	1.03 $\pm$ 0.46a	3.10 $\pm$ 0.92a	-29.159 $\pm$ 0.000b	21.713b
<i>hispanica</i>	13	3.24 $\pm$ 0.18b	0.053 $\pm$ 0.031a	234.72 $\pm$ 20.97b	1.15 $\pm$ 0.63a	3.57 $\pm$ 1.10a	-28.830 $\pm$ 0.342c	21.367c
	19	1.04 $\pm$ 0.25c	0.011 $\pm$ 0.000b	235.11 $\pm$ 13.84b	0.26 $\pm$ 0.01b	4.05 $\pm$ 0.86a	-28.571 $\pm$ 0.772d	21.094d
	Sig.	0.000	0.140	0.025	0.121	0.329	0.000	0.000
刺槐 <i>Robinia</i>	4	4.69 $\pm$ 0.37	0.074 $\pm$ 0.025	267.95 $\pm$ 16.99	1.58 $\pm$ 0.47	2.98 $\pm$ 0.72	-30.465 $\pm$ 0.000	23.089
	15	2.85 $\pm$ 0.75	0.029 $\pm$ 0.007	223.87 $\pm$ 12.58	0.65 $\pm$ 0.14	4.39 $\pm$ 0.60	-28.155 $\pm$ 0.000	20.657
<i>pseudoacacia</i>	Sig.	0.019	0.041	0.023	0.033	0.060	0.000	0.000

同列数据后的不同小写字母表示各树种光合指标、 $\delta^{13}\text{C}$ 和 Δ 在不同高度的 LSD 多重比较结果在 $P < 0.05$ 水平上差异显著;Sig. 表示每树种的同一指标在不同树高处的差异显著性检验 In the multiple comparison of photosynthesis characteristics, $\delta^{13}\text{C}$ and Δ of leaves at different heights of each tree species, values within lists with different letters differ significantly ($P < 0.05$) according to LSD's tests; Sig. denotes significant difference tests of the same parameter at different height of each tree species

随着树高的增加,银杏 P_n 先在 9m 高处略有增大后又开始下降,而悬铃木 P_n 、 Tr 和 $Cond$ 则在树冠中部略有回升后又急速下降,其整个树冠叶片的 P_n 和 Tr 相对其他 3 树种都小;白蜡的 P_n 下降的速度较其他 3 树种慢,其 C_i 在树冠中部比下部稍有升高, Tr 在树顶略有增加却远远小于树冠下部的蒸腾速率,且其叶片上下部 Tr 、 C_i 值和 $Cond$ 均大于其他 3 树种。4 个树种光合特性的差异表明在不同树种间,气孔对叶片的调控机理不同。白蜡叶片的气孔调控能使它在水分不足时也能维持一个较高的气孔导度和蒸腾速率。而悬铃木能通过降低 $Cond$ 来维持较低的光合能力和蒸腾作用,这也可能是悬铃木叶片面积相对较大,总的光合、蒸腾面积远大于其他 3 树种,从而补偿了其较低的光合和蒸腾速率,使其既能维持总的光合碳同化能力,又能通过气孔调控、限制 $Cond$ 来降低总的叶片蒸腾失水量,因此也使得上下部树冠的叶片 Tr 、 $Cond$ 以及 WUE_i 多重比较差异不显著。银杏和悬铃木叶片的 P_n 在树冠中部稍有增大可能是由于外界环境因子如光强等的变化造成的,由于太阳辐射的垂直变化规律,照射在树冠中上部叶片的光强要大于树冠下部的叶片,而在一定的光强范围内,特定树种叶片的光合速率会随着光强的增大而增大,这可能导致了银杏、悬铃木树冠中部叶片 P_n 稍大于下部,而在树顶则是相对的水分胁迫对叶片光合的影响更大,使其 P_n 相对树冠中下部叶片明显减小,这也可能是造成白蜡的 C_i 在树冠中部也大于树冠下部的主要原因。总的来说,本研究中的 4 树种光合能力随树高增大的总体趋势都是下降的,并与 Koch^[6]、Woodruff^[10] 等人的结果一致。而 Kenzo^[12] 等对东南亚热带雨林的几种龙脑香科乔木的研究则得出相反的结论,即叶片的光合特性随其所在的冠层高度的增高而增强。因此,可能不同树种间以及同一树种在不同年龄阶段其气孔在调控光合特性的机理上存在差异。这有待对更多的高树进行研究验证。

另外,随着树高的增加,叶片结构上的改变也可能对植物的光合特性有很大的影响。Koch 等人^[6] 对北美

红杉的研究、England^[7]对桉树的研究、Burgess^[13]、Marshall^[14,15]等人的研究以及笔者对国内最高树种望天树的研究^[16]都得出叶片比叶重(LMA)随树高的增加而增大,叶面积随树高而减小;且桉树和望天树树顶叶片表现出旱生型结构,如气孔小而密、叶片结构发达且叶肉细胞排列紧密等。 LMA 增大以及叶片密度增大和小而密的气孔都会一定程度上降低气孔导度,限制水蒸气和 CO_2 扩散进出细胞,从而限制到叶片的光合效率和蒸腾速率。Oguchi 等人^[17]也认为叶片厚度与叶片的光合速率关系显著。4 种乔木上部叶片的 $Cond$ 和 C_i 较下部的小表明上部叶片的叶肉组织排列的较为紧密,且叶片的边界层阻力、叶肉阻力也可能较大,这些都使得上部气孔关闭时间较长或者开口可能比下部的要小。由于木质部通道增长和重力作用造成的相对水分胁迫应该是造成树顶叶片在形态和解剖结构以及生理特性上发生改变的主要原因,这些与 Ryan^[4]等人提出的有关树高极限的水力限制假说的基本理论是相一致的。此外,外界的环境条件,如光照强度、空气相对湿度以及 CO_2 浓度等随着树高的改变也可能对叶片的结构和生理有一定影响,这些外界条件与树木本身的水分状况之间的交互作用还值得进一步研究。

3.2 叶片的水分利用效率随树高的变化

叶片的水分利用效率可以用瞬时水分利用效率(WUE_i)和长期水分效率(植物吸收单位重量的水所产生的干生物量)来表示。前者是根据植物叶片瞬时的气体交换效率,即植物 P_n 和 T_r 的比值来确定的,得出的是叶片瞬时的水分利用状况。而长期水分效率是指植物吸收单位重量的水所能产生的干生物量。很多研究表明^[18,19], $\delta^{13}C$ 与植物的水分利用效率呈正相关,能反映植物长期水分利用状况,是植物体光合能力和长期水分利用效率的一个普遍而有效的指标。碳稳定同位素分辨率(Δ)是通过叶片和空气的 $\delta^{13}C$ 计算得出的^[8]。一般研究^[8,20]都认为 Δ 与 $\delta^{13}C$ 呈负相关,也就是 Δ 值与植物的水分利用效率呈负相关。

关于植物受到的干旱胁迫与其水分利用效率之间的关系,已有很多证据^[21-23]表明,植物在轻度和中度干旱胁迫情况下,随着植物受到的水分胁迫程度增大,其水分利用效率显著增大,而随着干旱胁迫的进一步加剧,植物的水分利用效率反而会下降。 WUE_i 及 $\delta^{13}C$ 随树高增大而 Δ 随树高减小表明这 4 树种叶片的水分利用效率随着树木长高而增大,验证了树冠上部叶片受到了轻度或中度的水分胁迫。尽管上文中 P_n 和 T_r 都随着树高的增大而减小,但 WUE_i 却随着树高而增加,这表明叶片 P_n 降低的幅度要小于 T_r 降低的幅度,这说明树顶叶片的蒸腾作用受相对水分胁迫的影响要大于光合作用,水分胁迫的加剧使 T_r 迅速减慢,同时保持一定的光合能力以维持其整体的水分状况和碳同化能力。4 种乔木中,悬铃木高差最大为 17m,白蜡和银杏约为 13m,刺槐约 11m,树冠上部比树冠下部的 $\delta^{13}C$ 值分别增加了 1.126‰、2.290‰、2.280‰和 2.310‰,表明随树高增加,悬铃木水分利用效率随树高的变化较小,而白蜡和刺槐变化较大,银杏居中。严昌荣^[18]等对辽东栎林分的 $\delta^{13}C$ 随冠层高度的研究得出,从 0~2m 到 12~14m,冠层叶片的 $\delta^{13}C$ 值共约增大了 1.5‰;Koch^[6]等研究的北美红杉的 $\delta^{13}C$ 值从树冠高度约 40m 到 110m 增大了约 5‰。这些结果都表明叶片 $\delta^{13}C$ 值随树高的增大而增加,但增大的幅度因树种而异,且由于树高生长受限,所以叶片的 $\delta^{13}C$ 也不能无限增大,Koch^[6]等通过模型预测 $\delta^{13}C$ 的极限值为 -20‰。

叶片的 $\delta^{13}C$ 值随树高的变化可能是由叶片的结构和光合特性等随树高的改变而引起的^[24]。因此,银杏树冠中部处叶片的 $\delta^{13}C$ 值比下部略有下降而 Δ 值略有升高可能是由于上文提到的其光合速率在树冠中部较下部有所升高造成的。根据内聚力-张力学说,随着树高增加叶片水势减小,当水势减小到小于 -1MPa 时,很多树种叶片的气孔导度都会降低^[6],使进入细胞的 CO_2 量减少,由于 CO_2 供应不足植物来不及分馏重碳同位素,叶片就会吸收较多的 ^{13}C 参加反应,从而使上部叶片 $\delta^{13}C$ 值增大^[21]、 Δ 减小,这与长期受到水分胁迫的旱生植物有较高的 $\delta^{13}C$ 值是一致的。因此,通过分析 $\delta^{13}C$ 值可以推测树木光合作用的长期气孔限制程度。

总的来说,本研究中 4 树种叶片的光合能力随树高的增加而减弱,而水分利用效率随树高的增加而增高,且 WUE_i 、 $\delta^{13}C$ 值和 Δ 随树高的变化与叶片生理指标随树高的变化在机理上是一致的,证明了树顶叶片确实存在相对的水分亏缺,这些结论为水分限制假说提供了证据。但由于本研究树种只是北京地区相对高大的乔木,且未将环境因子的影响考虑进去,为了进一步验证该理论,建议对更多较高树种不同高度处叶片的光合特

性等生理指标以及外界环境条件对其的影响^[25]做进一步的深入研究。

References:

- [1] Fang J Y, Fei S L, Fan Y J, *et al.* Ecological patterns in anatomic characters of leaves and woods of *Fagus lucida* and their climatic control in Mountain Fanjingshan, Guizhou, China. *Acta Botanica Sinica*, 2000, 42 (6): 636—642.
- [2] Cai Y L, Song Y C. Adaptive ecology of lianas in Tiantong ever green broad-leaved forest, Zhejiang, China I. Leaf anatomical characters. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25(1): 90—98.
- [3] Lee D W, Bone R A, Tersis S, *et al.* Correlates of leaf optical properties in tropical forest sun and extreme-shade plants. *American Journal of Botany*, 1990, 77: 370—380.
- [4] Ryan M J, Yoder B J. Hydraulic limits to tree height and tree growth. *Bioscience*, 1997, 47: 235—242.
- [5] Fan Z X, Cao K F. Hypothesis on the limitation of tree height growth. *Chinese Bulletin of Botany*, 2005, 22 (5): 632—640.
- [6] Koch G W, Sillett S C, Jennings G M, *et al.* The limit to tree height. *Nature*, 2004, 428: 851—854.
- [7] England J R, Attiwill P M. Changes in leaf morphology and anatomy with tree age and height in the broadleaved evergreen species, *Eucalyptus regnans* F. Muell. *Trees*, 2006, 20: 79—90.
- [8] Farquhar G D, O'Leary M H, Berry J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Plant Physiol*, 1982, 9: 121—137.
- [9] Wu W H. *Plant Physiology*. Beijing: Chinese Science Press, 2003. 440—447.
- [10] Woodruff D R, McCulloh K A & Warren J M, *et al.* Impacts of tree height on leaf hydraulic architecture and stomatal control in Douglas-fir. *Plant, Cell and Environment*, 2007, 30: 559—569.
- [11] Brodribb T J, Holbrook M. Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits. *Plant Physiology*, 2003, 132 (4): 2166—2173.
- [12] Kenzo T, Ichie T, Watanabe Y, *et al.* Changes in photosynthesis and leaf characteristics with tree height in five dipterocarp species in a tropical rain forest. *Tree Physiology*, 2006, 26: 865—873.
- [13] Burgess S, Dawson T. Predicting the limits to tree height using statistical regressions of leaf traits. *New Phytologist*, 2007, 174: 626—636.
- [14] Marshall J D, Monserud R A. Foliage height influences specific leaf area of three conifer species. *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, 33: 164—170.
- [15] Marshall J D, Monserud R A. Erratum: foliage height influences specific leaf area of three conifer species, Vol. 33, pp. 164, 2003. *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, 33: 1591—1591.
- [16] He C X, Li J Y, Zhou P, *et al.* Changes of leaf morphological, anatomical structure and carbon isotope ratio with the height of the Wangtian tree (*Parashorea chinensis*) in Xishuangbanna, China. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2008, 50(2): 168—173.
- [17] Oguchi R, Hikosaka K & Hirose T. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26: 505—512.
- [18] Yan C R, Han X G, Chen L Z. Foliar $\delta^{13}\text{C}$ within temperate deciduous forest: its spatial change and interspecies variation. *Acta Botanica Sinica*, 1998, 40(9): 853—859.
- [19] Zheng S X, Shang Guan Z P. Variation in the $\delta^{13}\text{C}$ value of typical plants of Loess plateau over the last 70 years. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(2): 289—295.
- [20] Impa S M, Nadarajan S, Boominathan P, *et al.* Carbon isotope discrimination accurately reflects variability in WUE measured as a whole plant level in rice. *Crop Science*, 2005, 45(6): 2517—2522.
- [21] Li J Y, Zhou P, Zhao L J. Influence of Drought Stress on Transpiring Water-consumption of Seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(9): 1380—1386.
- [22] Li J Y & Blake T J. Effect of repeated cycles of dehydration-rehydration on gas exchange and water use efficiency in jack pine and black spruce. *J. Bei. For. Uni.*, 1996, 5(2): 78—87.
- [23] Zhao L J, Li J Y, Yu J F, Bertin S. Daily variation in transpiring water-consumption rates of seedlings in different drought stress. *J. Bei. For.*

Uni. 2003, 25(3): 42—47.

[24] O'leary M H. Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry*, 1981, 20(4): 553—567.

[25] He C X, Li J Y, Guo M. Research progresses of the mechanism of the sap flow in trees. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(1): 329—337.

参考文献:

[1] 方精云, 费松林, 樊拥军, 等. 贵州梵净山亮叶水青冈解剖特征的生态格局及主导因子分析. *植物学报*, 2000, 42(6): 636~642.

[2] 蔡永立, 宋永昌. 浙江天童常绿阔叶林藤本植物的适应生态学 I. 叶片解剖特征的比较. *植物生态学报*, 2001, 25(1): 90~98.

[5] 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.

[9] 武维华主编. *植物生理学*, 北京: 科学出版社, 2003. 440~447.

[18] 严昌荣, 韩兴国, 陈灵芝, 等. 暖温带落叶阔叶林主要植物叶片中 $\delta^{13}\text{C}$ 值的种间差异及时空变化. *植物学报*, 1998, 40(9): 853~859.

[19] 郑淑霞, 上官周平. 近 70 年来黄土高原典型植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化比较. *植物生态学报*, 2005, 29(2): 289~295.

[21] 李吉跃, 周平, 招礼军. 干旱胁迫对苗木蒸腾耗水的影响. *生态学报*, 2002, 22(9): 1380~1386

[23] 招礼军, 李吉跃, 于界芬, Sophie Bertin. 干旱胁迫对苗木蒸腾耗水日变化的影响. *北京林业大学学报*, 2003, 25(3): 42~47

[25] 何春霞, 李吉跃, 郭明. 树木树液上升机理研究进展. *生态学报*, 2007, 27(1): 329~337.