

DOI: 10.20103/j.stxb.202404290969

徐铭泽, 马磊, 司洪涛, 姚璐, 刘江, 朱冬雪, 王琛, 毛铮, 朱丹, 王科, 严有龙, 李成. 重庆铜锣山不同类型木本植物叶片光合能力参数与叶性状的种间关系. 生态学报, 2025, 45(6): 2753-2767.

Xu M Z, Ma L, Si H T, Yao L, Liu J, Zhu D X, Wang C, Mao Z, Zhu D, Wang K, Yan Y L, Li C. A study on the relationship between photosynthetic capacity parameters and leaf traits of different types of woody plants in Tongluo Mountain, Chongqing. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(6): 2753-2767.

# 重庆铜锣山不同类型木本植物叶片光合能力参数与叶性状的种间关系

徐铭泽<sup>1,2</sup>, 马磊<sup>1</sup>, 司洪涛<sup>1,3</sup>, 姚璐<sup>4</sup>, 刘江<sup>1,3</sup>, 朱冬雪<sup>1,3</sup>, 王琛<sup>1,3</sup>, 毛铮<sup>1,3</sup>, 朱丹<sup>1,3</sup>, 王科<sup>1,3</sup>, 严有龙<sup>1</sup>, 李成<sup>1,\*</sup>

1 自然资源部重庆典型矿区生态修复野外科学观测研究站(重庆地质矿产研究院), 重庆 401120

2 中国农业大学资源与环境学院, 北京 100089

3 重庆华地资源环保科技有限公司, 重庆 401120

4 北京林业大学水土保持学院, 北京 100089

**摘要:**在光合作用模型中,植物叶片光合能力通常由最大碳同化速率( $A_{\max}$ )、表观量子效率(AQY)、最大羧化速率( $V_{\max}$ )和最大电子传递速率( $J_{\max}$ )表征。目前对于种间尺度,叶性状对不同类型植物光合能力参数影响机制的研究仍不清楚。采用 Li-6800 便携式光合仪于生长季旺季,测量了重庆铜锣山 26 种木本植物的光响应曲线和二氧化碳响应曲线,进一步计算了 4 种光合能力参数( $A_{\max}$ 、AQY、 $V_{\max}$  和  $J_{\max}$ ),并同步测定了单位面积叶氮含量( $N_{\text{area}}$ )、单位面积叶碳含量( $C_{\text{area}}$ )、叶碳氮比(C:N)、叶绿素含量(Chl)、叶片相对含水量(LRWC)、比叶重(LMA)、叶厚度( $L_t$ )和叶干物质含量(LDMC)8 种叶性状,探究铜锣山木本植物光合能力参数与叶性状的种间关系。结果表明:铜锣山 26 种木本植物  $A_{\max}$ 、AQY、 $V_{\max}$  和  $J_{\max}$  的变异范围分别为 3.35—18.85  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 0.009—0.066 mol/mol, 10.05—81.89  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  和 33.45—140.92  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。光合能力参数平均种间变异系数为 47.7%,其种间变异程度高于叶性状(26.9%)。叶片光合能力在乔木和灌木植物间没有显著差异,落叶植物的光合能力显著高于常绿植物。光合能力参数与  $N_{\text{area}}$  和 LRWC 呈显著正相关,与 C:N 呈显著负相关。 $N_{\text{area}}$  是估算种间植物光合能力变异的最佳叶性状,但在常绿植物中, $N_{\text{area}}$  对四种光合能力参数的预测性要低于 LRWC。 $N_{\text{area}}$  主要通过直接影响  $V_{\max}$  间接影响 AQY、 $V_{\max}$  和  $J_{\max}$ ,LRWC 通过直接影响  $V_{\max}$  和  $J_{\max}$  间接影响 AQY 和  $A_{\max}$ 。总体而言,基于  $N_{\text{area}}$ 、LRWC 和 C:N 构建的多元线性回归模型决定系数高于任何单一叶性状预测模型,在所有植物类型条件下,其决定系数均在 0.7 以上,表明其具有较好的预测性。研究结果为改进亚热带地区常绿落叶阔叶林植物的光合能力估算模型提供理论依据。

**关键词:**光合能力;叶功能性状;种间差异;木本植物

## A study on the relationship between photosynthetic capacity parameters and leaf traits of different types of woody plants in Tongluo Mountain, Chongqing

XU Mingze<sup>1,2</sup>, MA Lei<sup>1</sup>, SI Hongtao<sup>1,3</sup>, YAO Lu<sup>4</sup>, LIU Jiang<sup>1,3</sup>, ZHU Dongxue<sup>1,3</sup>, WANG Chen<sup>1,3</sup>, MAO Zheng<sup>1,3</sup>, ZHU Dan<sup>1,3</sup>, WANG Ke<sup>1,3</sup>, YAN Youlong<sup>1</sup>, LI Cheng<sup>1,\*</sup>

1 Observation and Research Station of Ecological Restoration for Chongqing Typical Mining Areas, Ministry of Natural Resources (Chongqing Institute of Geology and Mineral Resources), Chongqing 401120, China

2 College of Resources and Environmental Science, China Agricultural University, Beijing 100089, China

3 Chongqing Huadi Resources and Environmental Technology Co., Ltd., Chongqing 401120, China

**基金项目:**重庆市科技局自然科学基金面上项目(CSTB2022NSCQ-MSX1121, CSTB2022NSCQ-MSX0280)

**收稿日期:**2024-04-29; **网络出版日期:**2024-12-23

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: licheng2025@163.com

4 College of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100089, China

**Abstract:** In the photosynthesis model, the photosynthetic capacity of plants is typically characterized by the maximum carbon assimilation rate ( $A_{\max}$ ), apparent quantum yield (AQY), maximum carboxylation rate ( $V_{\max}$ ), and maximum electron transfer rate ( $J_{\max}$ ). The mechanisms by which leaf traits influence photosynthetic capacity parameters of different types of plants at the interspecific scale remain unclear. In this study, we used a Li-6800 portable photosynthesis analyzer to measure the light response curves and carbon dioxide response curves of 26 woody plants in Tongluo Mountain during the peak growing season. Four photosynthetic capacity parameters (i.e.,  $A_{\max}$ , AQY,  $V_{\max}$ , and  $J_{\max}$ ) were further calculated, and eight leaf traits, including leaf nitrogen content per area ( $N_{\text{area}}$ ), leaf carbon content per area ( $C_{\text{area}}$ ), ratio of leaf carbon to nitrogen content (C:N), chlorophyll content (Chl), leaf relative water content (LRWC), leaf mass per area (LMA), leaf thickness ( $L_t$ ), and leaf dry matter content (LDMC) were simultaneously measured. These measurements aimed to explore the interspecific relationships between photosynthetic capacity parameters and leaf traits of woody plants in Tongluo Mountain. The results showed that the variation ranges of  $A_{\max}$ , AQY,  $V_{\max}$ , and  $J_{\max}$  of 26 woody plants were 3.35–18.85  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 0.009–0.066 mol/mol, 10.05–81.89  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , and 33.45–140.92  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectively. The average inter-species variation coefficient of photosynthetic capacity parameters was 47.7%, and the degree of interspecific variation was higher than the average inter-species variation coefficient of 26.9% for leaf traits. There was no significant difference in leaf photosynthetic capacity between trees and shrubs, while deciduous plants had significantly higher photosynthetic capacity than evergreen plants. The photosynthetic capacity parameters were significantly positively correlated with  $N_{\text{area}}$  and LRWC, and significantly negatively correlated with C:N.  $N_{\text{area}}$  was the best leaf trait for estimating plant photosynthetic capacity, but in evergreen plants,  $N_{\text{area}}$ 's predictive ability for the four photosynthetic capacity parameters was lower than LRWC.  $N_{\text{area}}$  mainly indirectly affected AQY,  $V_{\max}$ , and  $J_{\max}$  by directly affecting  $V_{\max}$ , while LRWC indirectly affected AQY and  $A_{\max}$  by directly affecting  $V_{\max}$  and  $J_{\max}$ . Overall, the multiple linear regression model based on  $N_{\text{area}}$ , LRWC, and C:N showed a higher coefficient of determination than any single leaf trait prediction model. Under all plant type conditions, its coefficient of determination was above 0.7, indicating its good predictive ability. The results of this study will provide a theoretical basis for improving the estimation model of photosynthetic capacity of evergreen deciduous broad-leaved forest plants in subtropical regions.

**Key Words:** photosynthetic capacity; leaf functional traits; interspecific differences; woody plants

在生物化学光合模型(FvCB模型)中, $C_3$ 木本植物的光合能力通常由两个生化过程限制<sup>[1–2]</sup>。一是低胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ )下的核酮糖 1,5-二磷酸(RuBP)的饱和速率,这一过程由光合酶(Rubisco)的羧化速率决定,常用最大羧化速率( $V_{\max}$ )表示;二是高  $C_i$  条件下 RuBP 的再生速率,由光收集和最大电子传输速率( $J_{\max}$ )驱动。因此, $V_{\max}$  和  $J_{\max}$  常用于表征植物的光合能力<sup>[3–5]</sup>。此外,基于光响应曲线模拟的最大碳同化速率( $A_{\max}$ )和表观量子效率(AQY)分别代表了植物在饱和光强下的碳吸收效率,和弱光环境下的光能利用率<sup>[6–7]</sup>,同样也是反映植物光合能力的关键指标。这些光合能力参数从不同维度反映了植物在碳增益过程的细微变化,在某些特定的场景中可以实现光合参数的互相转化,广泛用于陆地生物圈模型(TBMs)中的植物光合过程模拟<sup>[8–10]</sup>。

TBMs 中的植物光合能力值通常是根植物功能类型(PFT)进行粗略划分,并允许每一种 PFT 内的植物光合能力设置为常数<sup>[10–11]</sup>。这样做好处在于按 PFT 分组可以将植物群落的复杂性限制在几个关键性状上,并节省模型的计算能力<sup>[12]</sup>,然而,这种方式并没有考虑植物光合能力的种间变异,以及区域植物群落对局地气候的适应,导致了碳通量模型中光合能力估算存在一定的偏差<sup>[7–8]</sup>。

作为一种改进措施,一些模型使用叶性状与光合能力的函数来估算植物光合能力。这些常用的叶性状根据其生物学特性可分为生物化学性状和结构性状两类。例如,生物化学性状方面,大多数叶片氮作为叶绿体

卡尔文循环中的可溶性蛋白质(即 Rubisco),直接参与光合作用<sup>[13]</sup>,叶片氮含量与光合能力呈显著正相关<sup>[14–16]</sup>。最近研究表明,植物体内的氮分配存在光合系统与非光合系统间的权衡,当植物在光合氮方面的投资比例越高时,光合能力参数与叶氮含量的关联性更高<sup>[3]</sup>。也有一些研究称,榉树(*Zelkova serrata*)和日本樱花(*Prunus yedoensis*)等物种的叶氮含量变化与光合能力不耦合<sup>[17–18]</sup>;叶氮的第二个储存部分是在类囊体膜的含叶绿素的色素-蛋白质反应中心复合物中,这导致了叶绿素和叶氮之间的紧密联系<sup>[17]</sup>。叶绿素含量与植物 PSII 光能利用与能量分配的过程密切相关<sup>[19]</sup>。有研究认为,叶绿素含量相比叶氮含量,对光合能力预测性更好<sup>[20]</sup>。

形态结构性状方面,比叶重反映了单位叶面积内厚度和密度的变化<sup>[21]</sup>。从叶片解剖学特征来说,比叶重增加反映了叶内柱状栅栏组织细胞变厚,这有助于直接光线穿透叶片,让光更均匀地分布到叶片内部更深的叶绿体,从而优化了光收集和光合效率<sup>[22]</sup>。比叶重与叶片光合能力一般呈正相关<sup>[2,23]</sup>。另有研究反映,LMA 的增加表示植物的资源获取趋于保守,其值与植物光合能力呈负相关<sup>[24]</sup>。这些研究共同强调,目前对于叶性状作用植物光合能力的机制仍存在许多矛盾之处,并且高度依赖几个特定叶性状,应将更多的潜在作用因子纳入植物光合能力预测模型,以提高 TBMs 模拟碳循环的准确性。

总体而言,由于叶片性状与叶片光合能力间的关系受仍存在许多不确定性,导致基于叶性状预测光合能力的适用场景受到很大限制。此外,许多研究结果是基于特定物种的,不能直接将叶性状—光合能力的经验关系运用到不同类型植物的碳吸收模拟中。另一方面,过去很多研究大多描述了单一性状在预测植物光合能力方面的优势所在,而忽略了多性状对植物光合能力的耦合效应。近期研究发现,一些多因素的组合预测模式能够有效改进碳水通量模型,例如叶氮与光合色素<sup>[17–19]</sup>,叶绿素与叶龄<sup>[25]</sup>,然而,很少有研究从生物化学性状和形态结构性状方面系统评估了叶性状对不同类型植物光合能力的综合影响。鉴于此,本文以重庆铜锣山 26 种木本植物为研究对象,重点探究木本植物叶片光合能力参数与 8 个潜在预测叶性状间关系,进一步的,通过对比分析建立适用于亚热带常绿阔叶林木本植物的叶片光合能力预测模型。该研究结果将为区域碳水耦合模型构建提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于重庆渝北区铜锣山境内,该区域属亚热带季风气候区,年降水量 828.8—1614.9 mm,多年平均年降水量 1206 mm,每年雨季集中在 5—9 月,约占年降水量的 65%。当地植被类型以常绿落叶阔叶混交林为主,主要木本植物有香樟(*Cinnamomum camphora*)、黄葛树(*Ficus virens*)、天竺桂(*Cinnamomum japonicum*)、蓝花楹(*Jacaranda mimosifolia*)、金佛山荚蒾(*Viburnum chinshanense*)、马桑(*Coriaria nepalensis*)和火棘(*Pyracantha fortuneana*)等。

### 1.2 群落调查

研究于 2023 年 8 月,在铜锣山北段(29°43′10″—29°49′12″N, 106°43′20″—106°48′14″E,海拔 500—700 m)的 3 个 100 m×100 m 大样地中进行。进行常规群落学调查时,于每个大样地内远离林分边缘区域随机布设 3 个 30 m×20 m 的样方<sup>[26]</sup>,总计 15 个标准样方。记录样方中所有胸径(DBH)≥1 cm 木本植物的胸径、冠幅、高度、相对坐标和生境信息等。调查结果显示:样方内共有 26 种木本植物,涵盖 19 科 24 属,其中乔木 15 种,灌木 11 种。按叶习性划分,属于常绿植物的 14 种,落叶植物 12 种。具体涉及的植物种类信息如表 1 所示。

### 1.3 光响应曲线与二氧化碳响应曲线测定

选择晴朗天气的上午 8:00—11:00,使用 1 台配备 LED 红蓝光源叶室的便携式稳态光合作用系统(LI-6800,LI-COR, Lincoln, NE),对样地内每种木本植物进行了光响应曲线(A- $\text{PAR}$ )和二氧化碳响应曲线(A- $\text{C}_i$ )的测定。由于乔木上部叶片位置较高,仪器很难到达。为保证所有样品测定的一致性,在本研究中,对于乔木

和灌木植物的叶片光合能力测定均采用离体测量<sup>[27–28]</sup>,即测量时选择冠层外部同一方向全光照条件下的健康枝条剪下,立即将枝条放入水中,选择每个枝条末端上长势一致、同一叶位的成熟叶片进行响应曲线的测定。每个物种设置有 5 个重复样株,期间共测量了 130 个木本植物个体的响应曲线数据集。

表 1 研究涉及的植物种类信息  
Table 1 Plant species information involved in the Study

| 物种<br>Species                    | 生活型<br>Life form | 叶习性<br>Leaf habit | 物种<br>Species                        | 生活型<br>Life form | 叶习性<br>Leaf habit |
|----------------------------------|------------------|-------------------|--------------------------------------|------------------|-------------------|
| 小叶榕 <i>Ficus concinna</i>        | 乔木               | 常绿                | 蓝花楹 <i>Jacaranda mimosifolia</i>     | 乔木               | 落叶                |
| 木樨 <i>Osmanthus fragrans</i>     | 乔木               | 常绿                | 复羽叶栎 <i>Koelreuteria bipinnata</i>   | 乔木               | 落叶                |
| 杜英 <i>Elaeocarpus decipiens</i>  | 乔木               | 常绿                | 三角梅 <i>Bougainvillea spectabilis</i> | 灌木               | 常绿                |
| 香樟 <i>Cinnamomum camphora</i>    | 乔木               | 常绿                | 海桐 <i>Pittosporum tobira</i>         | 灌木               | 常绿                |
| 白兰 <i>Michelia×alba</i>          | 乔木               | 常绿                | 女贞 <i>Ligustrum quihoui</i>          | 灌木               | 常绿                |
| 马尾松 <i>Pinus massoniana</i>      | 乔木               | 常绿                | 火棘 <i>Pyracantha fortuneana</i>      | 灌木               | 常绿                |
| 天竺桂 <i>Cinnamomum japonicum</i>  | 乔木               | 常绿                | 金樱子 <i>Rosa laevigata</i>            | 灌木               | 常绿                |
| 小叶青冈 <i>Quercus myrsinifolia</i> | 乔木               | 常绿                | 黄花杜鹃 <i>Rhododendron lutescens</i>   | 灌木               | 常绿                |
| 黄葛树 <i>Ficus virens</i>          | 乔木               | 落叶                | 马桑 <i>Coriaria nepalensis</i>        | 灌木               | 落叶                |
| 盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>        | 乔木               | 落叶                | 金佛山荚蒾 <i>Viburnum chinshanense</i>   | 灌木               | 落叶                |
| 朴树 <i>Celtis sinensis</i>        | 乔木               | 落叶                | 牡荆 <i>Vitex cannabifolia</i>         | 灌木               | 落叶                |
| 加杨 <i>Populus×canadensis</i>     | 乔木               | 落叶                | 中华石楠 <i>Photinia beauverdiana</i>    | 灌木               | 落叶                |
| 山杏 <i>Prunus sibirica</i>        | 乔木               | 落叶                | 接骨木 <i>Sambucus williamsii</i>       | 灌木               | 落叶                |

进行正式测量之前,将叶片放置叶片气体交换室中驯化 15—20 min,直到净光合速率逐渐稳定。测量 A-*PAR* 曲线时,叶室温度设置为 25℃,相对湿度控制在 50%—70%,叶室内二氧化碳浓度 400 μmol CO<sub>2</sub> mol<sup>-1</sup>,光强梯度为 1800、1500、1200、1000、800、600、400、200、100、75、50、25 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> 和 0 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>;

A-*C<sub>i</sub>* 曲线测定时,叶室内温度与相对湿度设置与光响应曲线时保持一致,光饱和光强根据实际光响应曲线计算出的结果,统一设置为 1500 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>。叶室内 CO<sub>2</sub> 浓度由小钢瓶控制,测量时选择 6800 光合仪自带的快速二氧化碳响应曲线程序自动进行测定,由光合仪自动记录净光合速率(*A*)和胞间二氧化碳浓度(*C<sub>i</sub>*)等数据。当测量叶片的叶面积小于叶室面积时,后续需取下样叶带回实验室进行拍照,通过 Image J 软件计算其实际叶面积,对气体交换数据进行校准<sup>[11]</sup>。

1.4 叶片性状测定

采集与响应曲线测定样品接近的叶片(同一叶位、叶片大小相似)作为叶性状的测试叶片,测试样片的获取方式与响应曲线测定时一致。每个物种获得足够叶片测试样品时带回实验室进行测定。本研究基于前期其他研究展示的叶性状与光合能力间的潜在关系,确定了拟测定的 8 个叶性状指标(表 2)。

完成光响应曲线和二氧化碳曲线测定后,立即采用便携式叶绿素仪(SPAD-502, Japan)对叶片进行叶绿素含量的测量。随后将测量过响应曲线后的叶片摘下带回实验室,同一个物种的叶片进行充分混合后均分成 5 份。将叶片平铺在 A4 纸上进行拍照,利用 Image J 软件计算其实际叶面积。将拍过照的叶片装入信封,置于 80℃ 的烘箱中烘干 48 h,用万分之一电子天平称取其干质量。比叶重(LMA)为叶干质量/叶面积。取部分叶片称取鲜重,浸入装有水的烧杯中避光静置 5 h 使其充分吸水。完成后用吸水纸吸取叶片多余水分,用电子天平上称重记录叶片饱和鲜重。称重后将其置于 80℃ 的烘箱烘干 48 h,称取叶片干质量。叶片相对含水量(LRWC)和干物质含量(LDMC)按以下公式计算。

$$LRWC = \frac{FW - DW}{SFW - DW}$$
$$LDMC = \frac{FW}{SFW}$$



式中, $FW$  为叶片的鲜重(g), $DW$  为干重(g), $SFW$  为饱和鲜重(g)。

表 2 研究所涉及的叶性状  
Table 2 Leaf traits involved in the study

| 类别<br>Category               | 叶片性状名称<br>Leaf traits | 缩写<br>Abbreviation | 单位<br>Unit            | 与光合能力的潜在关联性<br>Potential correlation with photosynthetic capacity |
|------------------------------|-----------------------|--------------------|-----------------------|-------------------------------------------------------------------|
| 结构性状<br>Structural traits    | 比叶重                   | LMA                | $\text{g}/\text{m}^2$ | 影响光捕获与光能利用 <sup>[22]</sup>                                        |
|                              | 叶厚度                   | $L_t$              | mm                    | 反映叶内气体的扩散情况,光合作用相关的碳成本 <sup>[26]</sup>                            |
|                              | 叶片相对含水量               | LRWC               | %                     | 限制叶内蛋白、光合酶活性以及气孔的开放程度 <sup>[29]</sup>                             |
|                              | 叶干物质含量                | LDMC               | $\text{g}/\text{g}$   | 表征植物对水分和养分的利用能力以及环境的适应性 <sup>[30]</sup>                           |
| 生物化学性状<br>Biochemical traits | 单位面积叶氮含量              | $N_{\text{area}}$  | $\text{g}/\text{m}^2$ | 反映资源获取和衡量光合潜力 <sup>[11]</sup>                                     |
|                              | 单位面积叶碳含量              | $C_{\text{area}}$  | $\text{g}/\text{m}^2$ | 表示光合作用中固定贮存碳元素的能力 <sup>[31]</sup>                                 |
|                              | 叶碳氮比                  | C:N                |                       | 反映元素分配与适应策略 <sup>[32]</sup>                                       |
|                              | 叶绿素含量                 | Chl                |                       | 影响光捕获与光能吸收 <sup>[19]</sup>                                        |

LMA:比叶重 Leaf mass per area; $L_t$ :叶厚度 Leaf thickness; LRWC:叶片相对含水量 Leaf relative water content; LDMC:叶干物质含量 Leaf dry matter content; $N_{\text{area}}$ : 单位面积叶氮含量 Leaf nitrogen content per area;  $C_{\text{area}}$ : 单位面积叶碳含量 Leaf carbon content per area; C:N:叶碳氮比 The ratio of leaf carbon to nitrogen content; Chl:叶绿素含量 Chlorophyll content

采用元素分析仪(Vario Max CN Element analyzer,Elementar,Germany)测定叶片的叶氮含量和碳含量,后利用比叶重将基于质量的叶氮含量转化为单位面积叶氮含量( $N_{\text{area}}$ )和单位面积叶碳含量( $C_{\text{area}}$ ),叶碳氮比为  $C_{\text{area}}/N_{\text{area}}$ 。以上叶性状指标的重复测量次数均为 5 次。

1.5 数据处理与统计分析

最大碳同化速率  $A_{\text{max}}$  采用叶子飘的直角双曲线修正模型进行计算<sup>[33]</sup>。表观量子效率(AQY)使用光响应曲线中光强 $<0\text{--}200\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ 范围内的数据通过线性回归求得光响应曲线的初始直线斜率,即为表观量子效率<sup>[34]</sup>。最大羧化速率  $V_{\text{cmax}}$  和最大电子传递速率  $J_{\text{max}}$  采用生物化学光合模型(FvCB 模型)进行计算<sup>[11]</sup>,通过 R 语言 Plantecophys 包实现。

根据样地木本植物的科属信息,采用 R 语言 V. PhyloMaker 2 包生成系统发育树,然后通过 Picante 包中的 Blomberg's  $K$  值检验分析 4 个光合能力参数与 8 个叶性状的系统发育信号强度<sup>[35]</sup>。若  $K>1$ ,表明性状具有比按布朗运动模型(Brownian motion)进化更强的系统发育信号,性状表现出系统发育保守性;若  $K<1$ ,表明性状的系统发育信号较弱,物种趋同进化,系统发育结构与性状结构并不完全一致<sup>[36]</sup>。

采用单因素方差分析(one-way ANOVA)检验生活型、叶习性对铜锣山木本植物的光合能力参数以及叶性状的影响。采用双因素方差分析(two-way ANOVA)检验以及生活型和叶习性对光合能力参数和叶性状的交互效应。采用 Pearson 相关分析检验了光合能力参数与叶性状、光合能力参数间的相关性。对于与光合能力参数关系密切的叶性状,采用路径分析模型(path analysis model,PAM)识别叶性状对叶片光合能力参数的直接效应与间接效应,以及光合参数间的相互作用途径,并计算各路径对因变量的相对影响大小。在模型构建过程中,所有显著性 $>0.05$ 的路径将会在模型中剔除,负效应路径用红色实线表示,而正效应路径则采用蓝色实线区分,上述步骤在 AMOS(ver.17.0; SPSS Inc.,USA)软件中完成。使用一般线性模型和多元线性回归模型构建基于叶性状的光合能力参数预测模型,采用线性回归的决定系数( $R$  方)评价两类模型精度的高低。本文的统计分析均在 SPSS 22(SPSS Inc.,USA)和 R 语言(The R development Core Team)软件中完成,画图由 Origin 8.5(Origin Lab,USA)软件完成。

2 结果与分析

2.1 光合能力参数与叶性状的变异性

铜锣山 26 种木本植物最大碳同化速率  $A_{\text{max}}$  的变异范围为  $3.35\text{--}18.85\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ (图 1),平均值为

9.58  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 变异系数为 49.75%; 表观量子效率 AQY 的变异范围为 0.009—0.066 mol/mol, 平均值为 0.034 mol/mol, 变异系数为 48.39%; 最大羧化速率  $V_{\text{cmax}}$  的变异范围为 10.05—81.89  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 平均值为 38.46  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 变异系数为 50.19%。最大电子传递速率  $J_{\text{max}}$  变异范围 33.45—140.92  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 平均值为 75.62  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 变异系数为 42.43%。木本植物的 4 种光合能力参数的系统发育信号  $K$  值均小于 1, 其中最大碳同化速率和最大羧化速率表现出显著的系统发育信号(表 3)。4 种光合能力参数受叶习性的影响显著(表 4), 落叶植物的光合能力参数显著高于常绿植物。光合能力参数受生活型影响不显著, 生活型和叶习性对木本植物的光合能力参数没有交互作用。

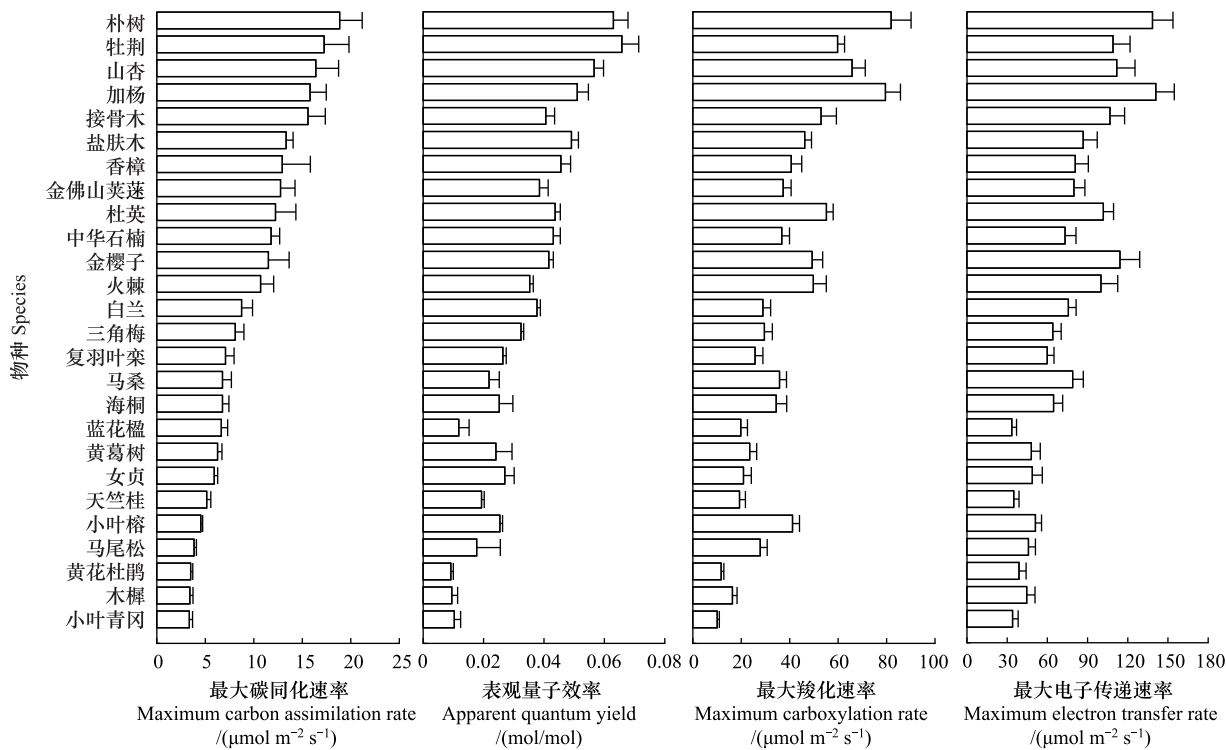


图 1 光合能力参数的种间差异

Fig.1 Interspecific differences in photosynthetic capacity parameters

表 3 光合能力参数与叶性状的系统发育信号

Table 3 Phylogenetic signals of photosynthetic capacity parameters and leaf traits

| 变量 Variable                                                                       | <i>K</i> | <i>P</i> |
|-----------------------------------------------------------------------------------|----------|----------|
| 最大碳同化速率 Maximum carbon assimilation rate/( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) | 0.82     | 0.04     |
| 表观量子效率 Apparent quantum yield/(mol/mol)                                           | 0.57     | 0.08     |
| 最大羧化速率 Maximum carboxylation rate/( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )        | 0.79     | 0.04     |
| 最大电子传递速率 Maximum electron transfer rate/( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )  | 0.54     | 0.08     |
| 叶绿素含量 Chlorophyll content                                                         | 0.26     | 0.23     |
| 单位面积叶氮含量 Leaf nitrogen content per area/( $\text{g/m}^2$ )                        | 0.39     | 0.12     |
| 单位面积叶碳含量 Leaf carbon content per area/( $\text{g/m}^2$ )                          | 0.32     | 0.25     |
| 叶碳氮比 The ratio of leaf carbon to nitrogen content                                 | 0.42     | 0.19     |
| 叶片相对含水量 Leaf relative water content/%                                             | 0.46     | 0.11     |
| 比叶重 Leaf mass per area/( $\text{g/m}^2$ )                                         | 0.11     | 0.33     |
| 叶厚度 Leaf thickness/mm                                                             | 0.29     | 0.31     |
| 叶干物质含量 Leaf dry matter content/( $\text{g/g}$ )                                   | 0.34     | 0.20     |

叶片生化性状方面,铜锣山木本植物叶绿素含量 Chl (SPAD) 变异范围为 33.66—67.82,平均值为 50.30,变异系数为 20.06%;单位面积叶氮含量  $N_{\text{area}}$  变异范围为 0.83—2.30 g/m<sup>2</sup>,平均值为 1.51 g/m<sup>2</sup>,变异系数为 33.20%;单位面积叶碳含量  $C_{\text{area}}$  变异范围为 21.32—53.14 g/m<sup>2</sup>,平均值为 38.24 g/m<sup>2</sup>,变异系数为 22.58%;叶碳氮比 C:N 变异范围为 14.87—52.32,平均值为 27.43,变异系数为 34.11%。

叶片结构性状方面,叶片相对含水量 LRWC 变异范围 60.68%—97.11%,平均值为 73.96%,变异系数为 13.45%;比叶重 LMA 变异范围为 53.10—115.98 g/m<sup>2</sup>,平均值为 87.10 g/m<sup>2</sup>,变异系数为 20.84%;叶厚度  $L_t$  变异范围为 0.07—0.53 mm,平均值为 0.24 mm,变异系数为 47.68%;叶干物质含量 LDMC 变异范围 0.21—0.47 g/g,平均值为 0.31 g/g,变异系数为 22.90%。总体而言,8 个叶性状的系统发育信号  $K$  值均小于 1,所有叶性状均未表现出显著的系统发育信号(表 3)。 $N_{\text{area}}$  受叶习性的显著影响,落叶植物的  $N_{\text{area}}$  显著高于常绿植物。其他 7 个叶性状受生活型、叶习性的影响均不显著,生活型和叶习性和 8 种叶性状没有交互作用(表 4 和表 5)。

表 4 生活型与叶习性对光合能力参数、叶性状的双因素方差分析结果

| 变量<br>Variable                                                                       | 生活型<br>Life form |          | 叶习性<br>Leaf habit |          | 生活型×叶习性<br>Life form×Leaf habit |          |
|--------------------------------------------------------------------------------------|------------------|----------|-------------------|----------|---------------------------------|----------|
|                                                                                      |                  |          |                   |          |                                 |          |
|                                                                                      | <i>F</i>         | <i>P</i> | <i>F</i>          | <i>P</i> | <i>F</i>                        | <i>P</i> |
| 最大碳同化速率<br>Maximum carbon assimilation rate/( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) | 0.27             | 0.61     | 9.56              | <0.01    | 0.003                           | 0.95     |
| 表观量子效率<br>Apparent quantum yield/(mol/mol)                                           | 0.10             | 0.75     | 4.98              | <0.05    | 0.002                           | 0.96     |
| 最大羧化速率<br>Maximum carboxylation rate/( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )        | 0.01             | 0.91     | 4.37              | <0.05    | 0.23                            | 0.64     |
| 最大电子传递速率<br>Maximum electron transfer rate/( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )  | 0.33             | 0.57     | 3.76              | <0.05    | 0.24                            | 0.63     |
| 叶绿素含量<br>Chlorophyll content                                                         | 0.13             | 0.72     | 0.18              | 0.68     | 1.18                            | 0.29     |
| 单位面积叶氮含量<br>Leaf nitrogen content per area/(g/m <sup>2</sup> )                       | 0.01             | 0.93     | 6.35              | <0.05    | 0.88                            | 0.36     |
| 单位面积叶碳含量<br>Leaf carbon content per area/(g/m <sup>2</sup> )                         | 0.01             | 0.94     | 1.56              | 0.07     | 0.07                            | 0.79     |
| 叶碳氮比<br>The ratio of leaf carbon to nitrogen content                                 | 0.06             | 0.82     | 3.30              | 0.08     | 0.73                            | 0.40     |
| 叶片相对含水量<br>Leaf relative water content/%                                             | 0.12             | 0.73     | 0.03              | 0.86     | 0.51                            | 0.48     |
| 比叶重 Leaf mass per area/(g/m <sup>2</sup> )                                           | 0.09             | 0.77     | 1.17              | 0.29     | 0.14                            | 0.71     |
| 叶厚度 Leaf thickness/mm                                                                | 3.19             | 0.09     | 0.29              | 0.60     | 3.20                            | 0.07     |
| 叶干物质含量 Leaf dry matter content/(g/g)                                                 | 0.18             | 0.67     | 0.02              | 0.89     | 0.001                           | 0.99     |

2.2 光合能力与叶性状的相互关系

铜锣山木本光合能力参数( $A_{\text{max}}$ 、AQY、 $V_{\text{cmax}}$  和  $J_{\text{max}}$ ) 与  $N_{\text{area}}$ 、LRWC 呈显著正相关,与 C:N 呈显著负相关(图 2)。 $V_{\text{cmax}}$  和  $J_{\text{max}}$  还与 Chl 呈显著负相关。4 种光合能力参数的种间变异普遍与  $C_{\text{area}}$ 、LMA、 $L_t$  和 LDMC 均不相关。当考虑植物类型时,常绿植物和灌木植物的  $V_{\text{cmax}}$ 、 $J_{\text{max}}$  与 Chl 没有显著相关性。

从路径模型结果可知(图 3 和图 4),木本植物光合能力主要受 LRWC 和  $N_{\text{area}}$  的种间调节,其次为 C:N。从影响路径来看,木本植物的 LRWC 直接影响  $V_{\text{cmax}}$ , $N_{\text{area}}$  直接影响  $V_{\text{cmax}}$  和 AQY,C:N 对四种光合能力参数的影响是通过作用 LRWC 和  $N_{\text{area}}$  的间接途径实现的。此外,LRWC、 $N_{\text{area}}$ 、C:N 通过影响其他光合能力参数间接影响  $A_{\text{max}}$ 。当考虑不同植物类型时,不同类型木本植物存在不一样的性状作用途径。常绿和落叶植物光合能力参数的主要受 LRWC 影响,其次为 C:N。 $N_{\text{area}}$  对落叶植物光合能力的影响要高于常绿植物。乔木植物的光合能力主要受  $N_{\text{area}}$  影响,其次为 LRWC。

表 5 不同类型木本植物叶片功能性状统计特征

Table 5 Statistical characteristics of leaf functional traits of different types of woody plants

| 植物类型<br>Plant type | 统计量<br>Statistic | 叶绿素含量<br>Chlorophyll content | 单位面积<br>叶氮含量<br>Leaf nitrogen content per area/<br>(g/m <sup>2</sup> ) | 单位面积<br>叶碳含量<br>Leaf carbon content per area/<br>(g/m <sup>2</sup> ) | 叶碳氮比<br>The ratio of leaf carbon to nitrogen content | 叶片相对<br>含水量<br>Leaf relative water content/% | 比叶重<br>Leaf mass per area/<br>(g/m <sup>2</sup> ) | 叶厚度<br>Leaf thickness/mm | 叶干物质含量<br>Leaf dry matter content/<br>(g/g) |
|--------------------|------------------|------------------------------|------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------|----------------------------------------------|---------------------------------------------------|--------------------------|---------------------------------------------|
| 乔木<br>Tree         | 最小值              | 33.66                        | 0.89                                                                   | 21.72                                                                | 16.38                                                | 60.68                                        | 55.43                                             | 0.07                     | 0.21                                        |
|                    | 最大值              | 67.82                        | 2.30                                                                   | 53.14                                                                | 42.04                                                | 97.11                                        | 115.98                                            | 0.53                     | 0.47                                        |
|                    | 平均值              | 49.83                        | 1.52                                                                   | 38.41                                                                | 26.93                                                | 73.45                                        | 86.28                                             | 0.21                     | 0.32                                        |
|                    | 变异系数/%           | 21.93                        | 36.32                                                                  | 26.06                                                                | 29.74                                                | 14.73                                        | 23.34                                             | 48.80                    | 22.93                                       |
| 灌木<br>Shrub        | 最小值              | 38.87                        | 0.83                                                                   | 21.32                                                                | 14.87                                                | 61.00                                        | 53.10                                             | 0.15                     | 0.22                                        |
|                    | 最大值              | 114.15                       | 2.12                                                                   | 44.53                                                                | 52.32                                                | 91.66                                        | 105.00                                            | 0.53                     | 0.41                                        |
|                    | 平均值              | 50.95                        | 1.49                                                                   | 38.00                                                                | 28.12                                                | 74.67                                        | 88.22                                             | 0.28                     | 0.31                                        |
|                    | 变异系数/%           | 31.52                        | 29.86                                                                  | 17.85                                                                | 40.27                                                | 12.17                                        | 18.05                                             | 43.70                    | 24.09                                       |
| 常绿<br>Evergreen    | 最小值              | 33.66                        | 0.83                                                                   | 21.32                                                                | 14.87                                                | 61.00                                        | 53.10                                             | 0.07                     | 0.21                                        |
|                    | 最大值              | 64.67                        | 2.26                                                                   | 53.14                                                                | 52.32                                                | 97.11                                        | 115.98                                            | 0.53                     | 0.42                                        |
|                    | 平均值              | 49.83                        | 1.30                                                                   | 36.26                                                                | 30.29                                                | 74.54                                        | 83.57                                             | 0.24                     | 0.32                                        |
|                    | 变异系数/%           | 20.00                        | 35.30                                                                  | 23.77                                                                | 36.51                                                | 14.98                                        | 22.13                                             | 44.90                    | 23.95                                       |
| 落叶<br>Deciduous    | 最小值              | 34.03                        | 0.97                                                                   | 21.72                                                                | 16.19                                                | 60.68                                        | 55.43                                             | 0.12                     | 0.23                                        |
|                    | 最大值              | 67.82                        | 2.30                                                                   | 50.77                                                                | 34.66                                                | 85.00                                        | 108.02                                            | 0.53                     | 0.47                                        |
|                    | 平均值              | 50.85                        | 1.75                                                                   | 40.54                                                                | 24.10                                                | 73.29                                        | 91.22                                             | 0.24                     | 0.31                                        |
|                    | 变异系数/%           | 20.94                        | 25.90                                                                  | 20.76                                                                | 23.43                                                | 11.95                                        | 19.30                                             | 52.43                    | 22.93                                       |

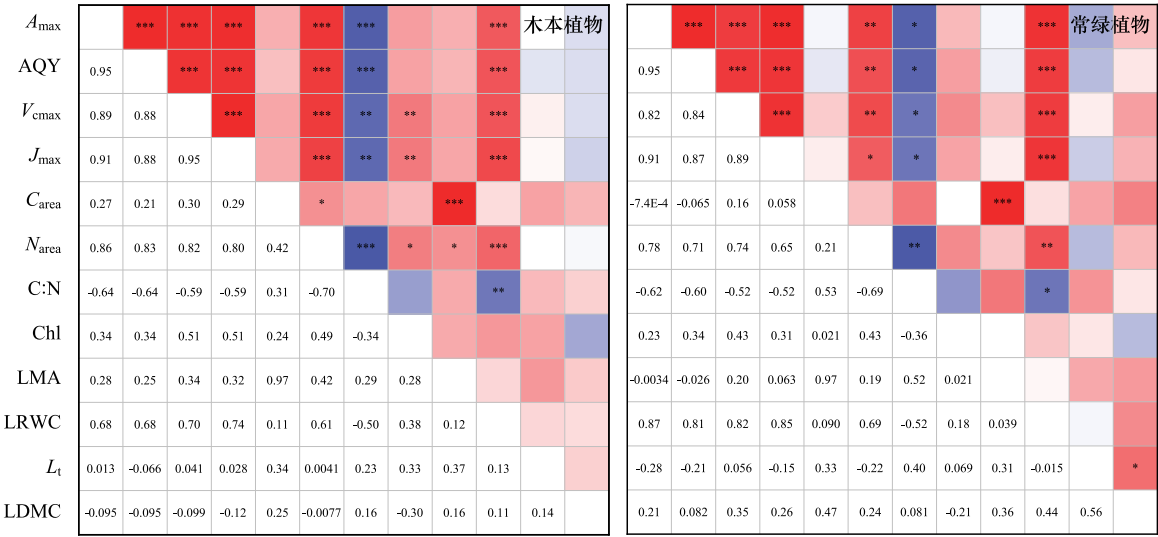
2.3 基于叶性状的光合能力参数预测模型构建

依据光合能力参数与叶性状的关联性,构建了铜锣山木本植物的光合能力参数多元线性回归模型。结果显示(表 6 和图 5),对于 4 个光合能力参数,由  $N_{\text{area}}$ 、LRWC 和 C:N 组成的多元线性模型决定系数( $R^2$ )均在 0.7 以上,波动范围 0.7—0.92。相比基于单一性状预测模型,多元线性模型的  $R^2$  提高了 0.05—0.39,表明模型预测性得到有效提升。特别是针对灌木植物,多元线性模型的  $R^2$  要明显高于其他单一性状预测模型 0.20—0.36。

3 讨论

3.1 光合能力参数、叶性状的变异性

研究发现,铜锣山木本植物叶片光合能力参数具有很高的种间变异水平( $CV>40\%$ ),其种间变异性大于





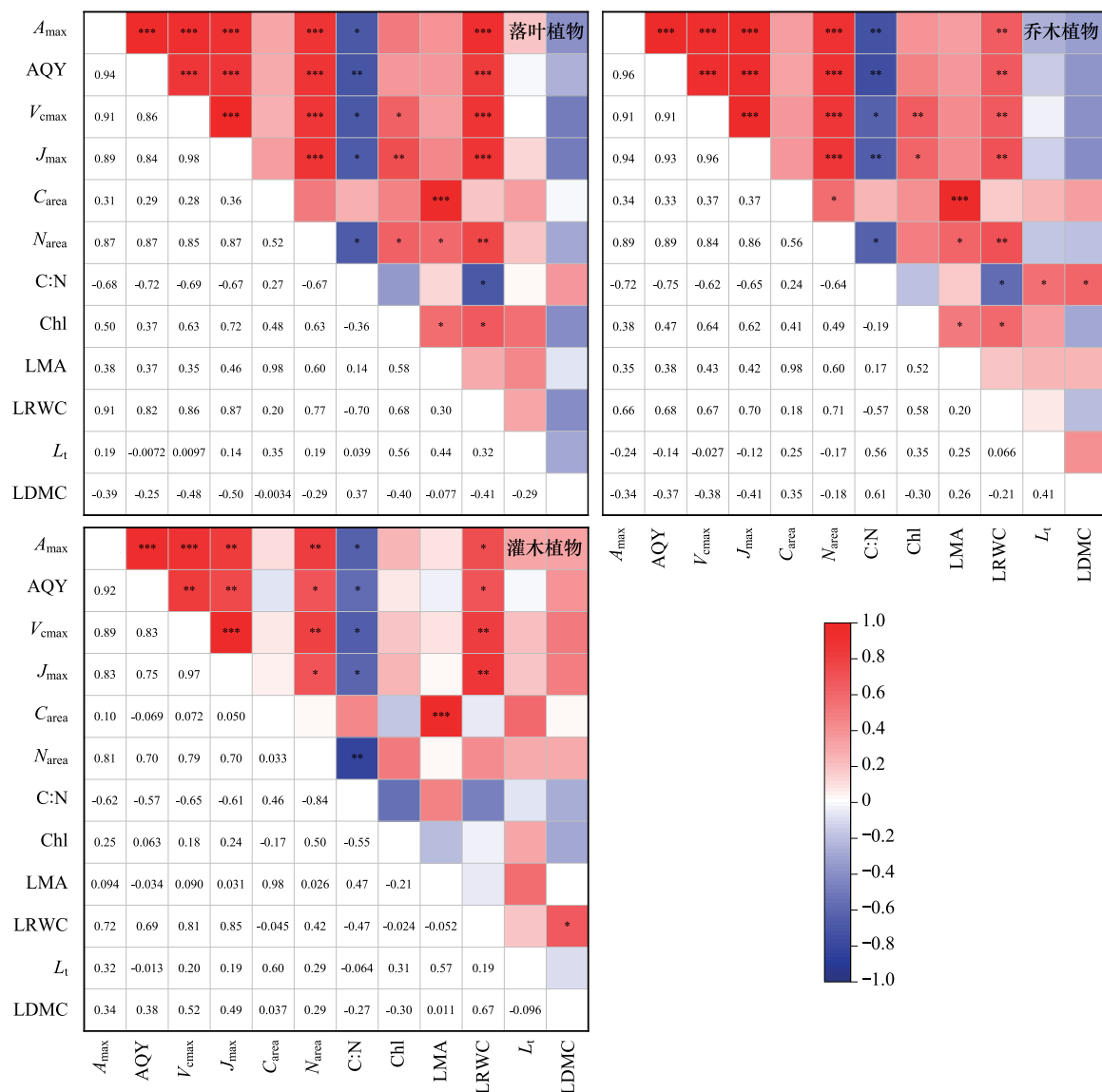


图2 光合能力参数与叶性状的相关性

Fig.2 Correlations between photosynthetic capacity parameters and leaf traits

$A_{\max}$ :最大碳同化速率 Maximum carbon assimilation rate; AQY:表观量子效率 Apparent quantum yield;  $V_{c\max}$ :最大羧化速率 Maximum carboxylation rate;  $J_{\max}$ :最大电子传递速率 Maximum electron transfer rate; Chl:叶绿素含量 Chlorophyll content;  $N_{\text{area}}$ :单位面积叶氮含量 Leaf nitrogen content per area;  $C_{\text{area}}$ :单位面积叶碳含量 Leaf carbon content per area; C:N:叶碳氮比 The ratio of leaf carbon to nitrogen content; LMA:比叶重 Leaf mass per area; LRWC:叶片相对含水量 Leaf relative water content;  $L_t$ :叶厚度 Leaf thickness; LDMC:叶干物质含量 Leaf dry matter content; \*, \*\* 和 \*\*\* 分别表示变量在  $P < 0.05$ ,  $P < 0.01$  和  $P < 0.001$  水平显著相关

叶性状。这与之前认为的,植物光合能力在空间尺度具有很高的变异性一致<sup>[2,18,20]</sup>。此外,铜锣山木本植物光合能力与叶性状未表现出较强的系统发育保守性,其 Blomberg's  $K$  值均小于 1,表明系统发育结构与性状结构并不完全一致,这与桂西南岩溶区植物群落的发现一致<sup>[35]</sup>。 $A_{\max}$  和  $V_{c\max}$  表现出显著的系统发育信号,说明  $A_{\max}$  和  $V_{c\max}$  受到植物系统发育历史的显著影响,具有进化的保守性。而  $J_{\max}$ 、AQY 和 8 个叶性状受环境因子的影响更大,这些性状变异可促使植物有效地适应局地环境的变化。

目前对于不同植物类型的光合能力差异存在一定的争议。有研究认为,处于林中低光照环境的灌木光合能力要低于位于冠层的乔木植物,其资源获取策略比较保守<sup>[37]</sup>。另有研究发现,林下灌木可以通过获得型策略(如提高比叶面积)增强自身的资源竞争力,导致灌木与乔木在光合性能上差异不显著<sup>[38]</sup>。本研究发现,铜锣山木本植物光合能力在乔木和灌木间没有显著差异,表明共存木本植物的光合特性未随着生活型而分

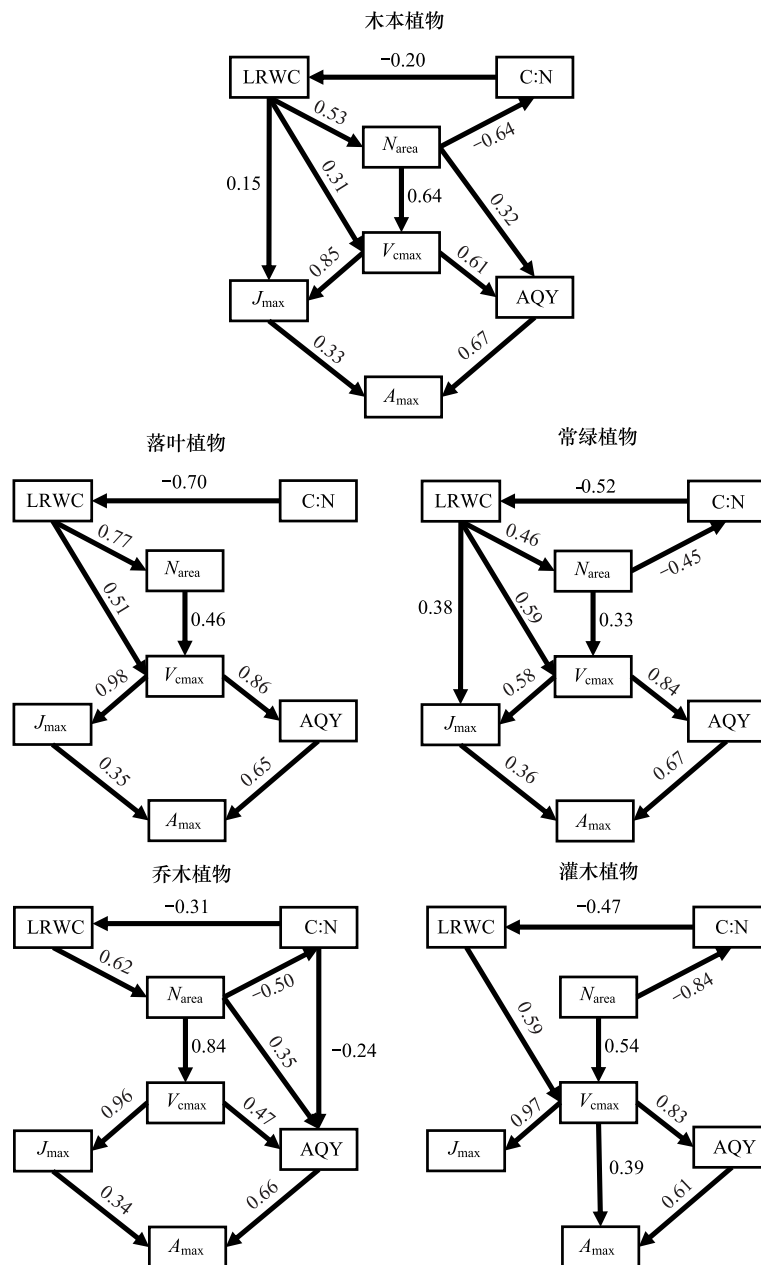


图3 叶性状对光合能力参数的影响途径

Fig.3 The impact pathway of leaf traits on photosynthetic capacity parameters

化。另一方面,与落叶植物相比,常绿植物的叶片寿命较长,单位叶面积的投入成本和维护成本相对较高<sup>[39-40]</sup>。为了应对差异化的外部环境压力,常绿和落叶植物采用了不同的环境适应策略,这与叶片生理性状的差异密切相关。本研究发现,落叶植物的光合能力显著高于常绿植物,这一结果支持落叶植物的光合能力强于常绿植物的结论<sup>[41-42]</sup>。在落叶植物上观察到的高光合能力可能与更高的气孔导度与叶肉导度有关<sup>[43]</sup>,这使得落叶植物能够在有限的生长季中,通过高叶绿体 CO<sub>2</sub> 浓度 (C<sub>c</sub>) 吸收更多的碳。

叶性状方面,叶片相对含水量、比叶重、叶绿素含量等大多数叶性状在生活型和叶习性方面均未表现出明显差异,这与之之前在广西猫儿山常绿阔叶林<sup>[27]</sup>和茂兰喀斯特常绿落叶阔叶混交林<sup>[44]</sup>的结果不一致。这可能是由于重庆铜锣山属于喀斯特山区,具有土层浅薄,土体不连续且岩石裸露率高的生境特点。当地植物的分布主要以矮林和灌草丛为主<sup>[45]</sup>,乔木和灌木植物在生长特性和资源获取方面比较相似。而落叶植物 N<sub>area</sub> 显

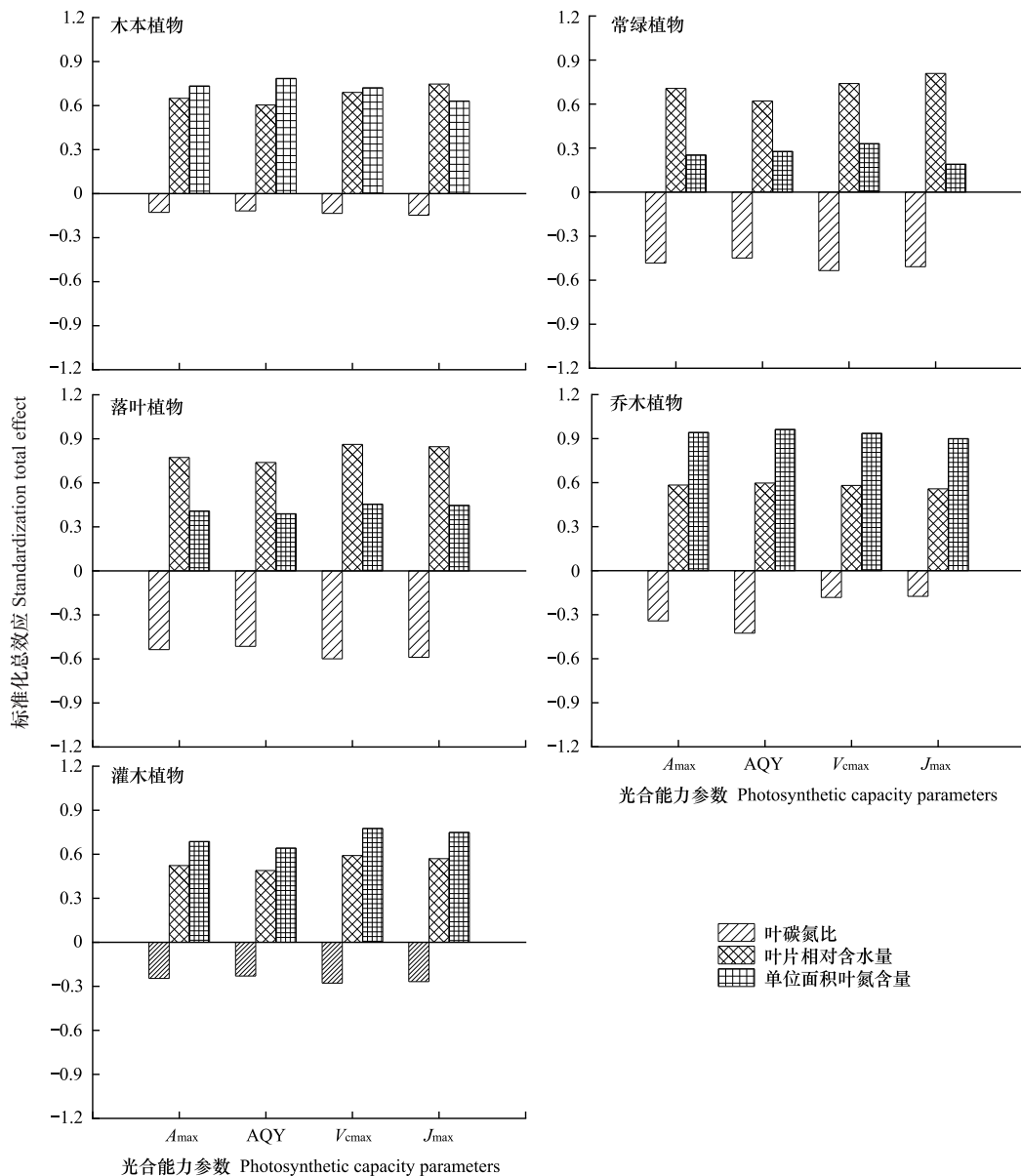


图 4 叶性状对光合能力参数的标准化总效应

Fig.4 Standardized total effect of leaf traits on photosynthetic capacity parameters

著高于常绿植物表明,落叶植物可能维持高叶片营养的方式来提高光合效率,这与之前在亚热带地区木本植物的发现一致<sup>[27]</sup>。

### 3.2 光合能力参数与叶性状的关系

研究表明,光合能力参数与  $N_{\text{area}}$  呈显著正相关,即植物的单位面积叶氮含量越高,其光合能力越强。这一发现与叶氮是影响植物光合性状的重要因素的结论一致<sup>[38-39]</sup>。在光合能力参数中,  $V_{\text{cmax}}$  更多的是受到  $N_{\text{area}}$  的直接调控,而其他光合能力参数主要受到  $N_{\text{area}}$  的间接影响。当区分木本植物的叶习性时,叶氮对光合能力的影响程度均有所降低,表明  $N_{\text{area}}$  与光合能力参数间的强耦合很大程度上取决于常绿和落叶植物之间的叶氮含量差异。叶氮对落叶植物光合能力的总效应明显高于常绿植物表明,落叶植物光合能力对叶氮的敏感性高于常绿植物,这可能是由于叶氮在不同叶习性植物中的分配策略差异导致的<sup>[46-47]</sup>。正如一些研究发现,植物光合氮利用效率(PNUE)与光合能力通常呈正相关<sup>[8,48]</sup>,这证实了叶片氮分配在解释植物光合性能差异方面

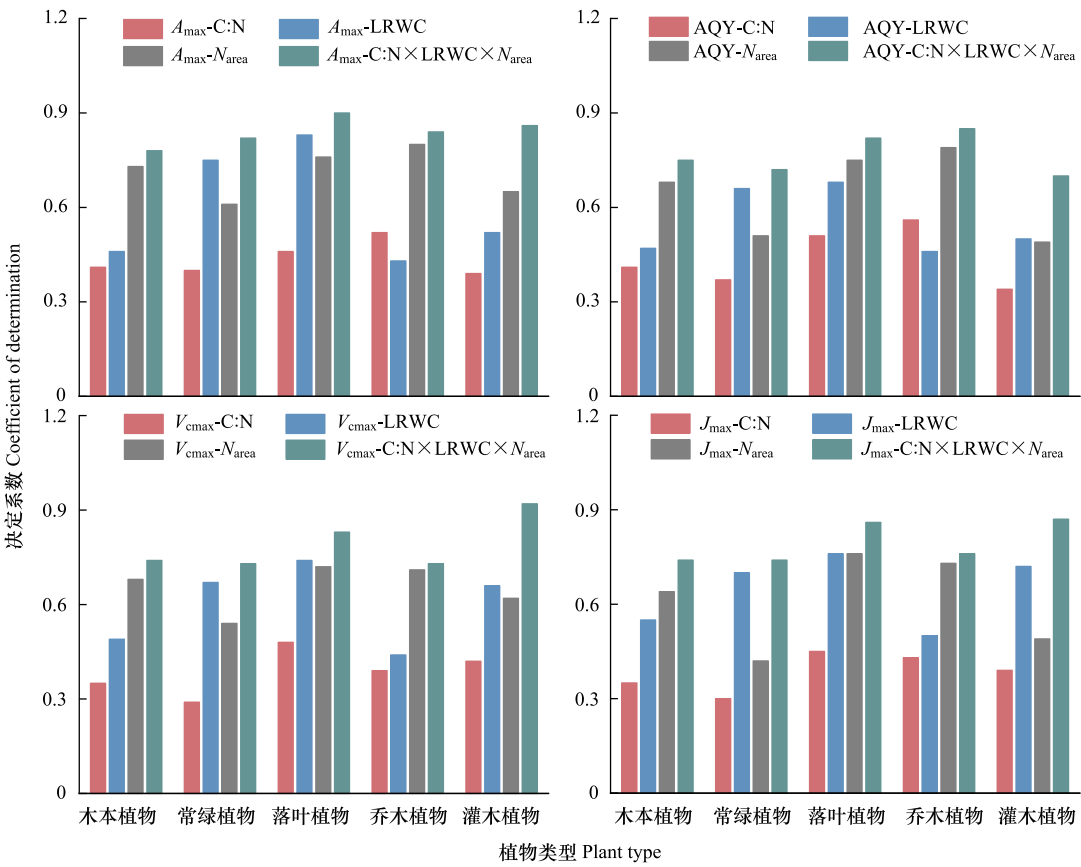


图 5 叶性状预测模型的决定系数 ( $R^2$ ) 差异

Fig.5 Differences in determination coefficients ( $R^2$ ) of leaf trait prediction models

表 6 基于  $N_{area}$ 、LRWC 和 C:N 的光合能力参数多元线性回归模型

Table 6 Multiple linear regression model of photosynthetic capacity parameters based on  $N_{area}$ , LRWC and C:N

| 光合能力参数<br>photosynthetic capacity<br>parameters | 类型<br>Type | 模型参数 Model parameter |       |        |        | $R^2$ | $P$    |
|-------------------------------------------------|------------|----------------------|-------|--------|--------|-------|--------|
|                                                 |            | $I$                  | $a$   | $b$    | $c$    |       |        |
| $A_{max}$                                       | 木本         | -7.96                | 6.44  | 0.12   | -0.03  | 0.78  | <0.001 |
|                                                 | 常绿         | -8.99                | 2.08  | 0.20   | -0.04  | 0.82  | <0.001 |
|                                                 | 落叶         | -18.52               | 4.30  | 0.32   | 0.01   | 0.90  | <0.001 |
|                                                 | 乔木         | 3.71                 | 6.96  | -0.01  | -0.17  | 0.84  | <0.001 |
|                                                 | 灌木         | -24.62               | 8.61  | 0.24   | 0.14   | 0.86  | <0.01  |
| AQY                                             | 木本         | -0.03                | 0.02  | 0.0001 | 0.0001 | 0.75  | <0.001 |
|                                                 | 常绿         | -0.03                | 0.005 | 0.001  | 0.0001 | 0.72  | <0.01  |
|                                                 | 落叶         | -0.03                | 0.02  | 0.001  | 0.0001 | 0.82  | <0.01  |
|                                                 | 乔木         | 0.02                 | 0.02  | 0.0001 | -0.001 | 0.85  | <0.001 |
|                                                 | 灌木         | -0.07                | 0.02  | 0.001  | 0.0001 | 0.7   | <0.05  |
| $V_{cmax}$                                      | 木本         | -45.58               | 25.09 | 0.61   | 0.05   | 0.74  | <0.001 |
|                                                 | 常绿         | -41.35               | 10.87 | 0.77   | 0.03   | 0.73  | <0.01  |
|                                                 | 落叶         | -65.43               | 20.12 | 1.15   | -0.28  | 0.83  | <0.01  |
|                                                 | 乔木         | -11.71               | 28.43 | 0.23   | -0.35  | 0.73  | <0.01  |
|                                                 | 灌木         | -80.57               | 24.11 | 0.98   | 0.34   | 0.92  | <0.001 |
| $J_{max}$                                       | 木本         | -74.91               | 35.31 | 1.31   | 0.02   | 0.74  | <0.001 |
|                                                 | 常绿         | -71.34               | 4.02  | 1.82   | -0.18  | 0.74  | <0.01  |
|                                                 | 落叶         | -113.31              | 36.61 | 1.88   | 0.009  | 0.86  | <0.001 |
|                                                 | 乔木         | -14.03               | 42.71 | 0.55   | -0.69  | 0.76  | <0.001 |
|                                                 | 灌木         | -121.93              | 31.43 | 1.93   | 0.40   | 0.87  | <0.01  |

表中  $I$  为线性回归模型中的截距项,  $a$ 、 $b$ 、 $c$  分别为线性回归模型中单位面积叶氮含量、叶片相对含水量和叶碳氮比的回归系数。  $A_{max}$ : 最大碳同化速率 Maximum carbon assimilation rate; AQY: 表观量子效率 Apparent quantum yield;  $V_{cmax}$ : 最大羧化速率 Maximum carboxylation rate;  $J_{max}$ : 最大电子传递速率 Maximum electron transfer rate



的重要性。由于常绿植物由于叶片暴露在外环境中的时间更长,其需要将更多的氮分配于非光合系统来维持叶片结构和形态不变,从而强化叶片的防御属性<sup>[49]</sup>。而落叶植物通常采取高投资-快收益的获得型策略,落叶植物的碳增益取决于叶氮的供应水平。

有研究称,叶绿素含量是决定植物光合能力的最重要因素,其光捕获和光合有效辐射的吸收中起着重要作用<sup>[17,19]</sup>。本研究发现,叶绿素含量与  $V_{\text{cmax}}$  和  $J_{\text{max}}$  呈显著正相关关系,但 Chl 对  $V_{\text{cmax}}$  和  $J_{\text{max}}$  的影响程度要低于  $N_{\text{area}}$  和 LRWC(图 2),表明 Chl 对于光合能力的影响是次要的。同时,Chl 与植物的  $A_{\text{max}}$  和 AQY 的种间关系是解耦的,因此 Chl 并未被纳入到最终的结构方程模型中。Chl 与  $A_{\text{max}}$  和 AQY 的解耦可能是由于植物对光强的反应还受到叶内扩散阻力等其他因素的综合影响,而植物的羧化过程和电子传递过程受气体扩散的影响较小,这导致了不同光合能力参数对调节因子的差异化响应。另一方面,有研究发现,植物对光能的利用效率受叶绿素 a/b 值的影响,但不受总叶绿素含量的影响<sup>[36]</sup>。由于本研究中所采用的叶绿素含量为无量纲的 SPAD 值,虽然 SPAD 值与植物总叶绿素含量存在显著的正相关<sup>[47]</sup>,但该数值不能反映叶片内部叶绿素 a/b 值的变化。一定程度上,叶绿素指标的选择可能对还原叶绿素组分与光合能力的关系有所影响。今后需要加强这方面的研究。

相比叶氮和叶绿素含量,叶片相对含水量和 C:N 对植物光合能力的影响很少被量化。尽管最近的研究强调叶片水分状况可能影响了光合酶的活性,导致植物碳同化速率下调<sup>[29,36]</sup>,但较少研究证实了两者之间的直接关系。在本研究中,植物光合能力参数与 LRWC 呈显著的正相关关系,LRWC 对植物光合能力的影响主要体现在其对叶片内部羧化效率与电子传递过程的积极影响,同时,叶片水分含量还影响了叶片氮的保有量,间接的影响了光合能力<sup>[36]</sup>;此外,C:N 是反映植物适应性的重要指标,研究发现低 C:N 的木本植物拥有更高的 LRWC,这表明 C:N 的大小可能反映了植物组织的保水能力。C:N 通过 LRWC 间接影响光合能力一定程度上解释了 C:N 与光合能力的相关性低于 LRWC 和  $N_{\text{area}}$  的原因。

### 3.3 光合能力参数预测模型构建

研究发现,在基于单个叶性状的光合能力预测模型中,LRWC 和  $N_{\text{area}}$  整体表现出了良好的预测性,是较为理想的叶片性状指标。在不考虑植物类型差异时,LRWC 对光合能力参数的预测性低于  $N_{\text{area}}$ ,表明  $N_{\text{area}}$  是最为理想的叶性状指标。这一结果支持了之前的一些研究结果<sup>[11,23,50]</sup>。需要指出的是,在不同类型植物中,LRWC 和  $N_{\text{area}}$  的运用存在一定的局限性,例如  $N_{\text{area}}$  在常绿和灌木植物中的预测性较差,而 LRWC 在乔木植物中的预测性较差。本研究强调,基于叶氮含量、叶片含水量和碳氮比建立的多元线性模型能够很好的消除不同类型植物间的预测精度差异,全面提升光合能力预测模型的准确性,以改进 TBMs 模型对于亚热带地区碳水循环过程的模拟。

此外,研究发现,铜锣山木本光合能力参数之间存在很强的关联性,这与之前在其他区域观察到的结果一致<sup>[2,34]</sup>。一般而言,理论上平均一个单位的 Rubisco 酶活化需要消耗大约两个电子,光合作用间的供求关系决定了  $J_{\text{max}}$  可以根据  $V_{\text{cmax}}$  的变化进行估算<sup>[20]</sup>。本研究中,四种光合能力参数的相互关系主要取决于关键变量  $V_{\text{cmax}}$  的相对变化,其中 Rubisco 酶羧化效率对植物的光合电子传递、弱光利用效率有直接的调节作用,而植物理想条件下的最大碳同化速率( $A_{\text{max}}$ )取决于后两个光合过程的直接影响。需要注意的是,灌木植物的最大碳同化速率由最大羧化速率和弱光的利用效率共同影响,这明显区别于其他类型植物。这一结果强调,使用气体交换参数的经验关系时需要考虑植物类型的差异,相比之下,AQY 是实现  $A_{\text{max}}$  估算的理想生理参数。

## 4 结论

重庆铜锣山 26 种木本植物光合能力参数的种间变异程度大于叶性状,落叶植物的光合能力显著高于常绿植物;光合能力参数与单位面积叶氮含量和叶片相对含水量呈显著正相关,与叶碳氮比呈显著负相关。单位面积叶氮含量是估算种间植物光合能力变异的最佳单个叶性状;基于单位面积叶氮含量、叶片相对含水量和叶碳氮比构建的多元线性回归模型能够降低单一叶性状在不同类型植物中的预测性偏差,从而提升叶性状

对光合能力参数的预测中,推荐在亚热带地区常绿落叶阔叶林植物的光合能力估算时采用这一改进方法。

#### 参考文献(References):

- [ 1 ] Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta*, 1980, 149(1): 78-90.
- [ 2 ] Miner G L, Bauerle W L. Seasonal responses of photosynthetic parameters in maize and sunflower and their relationship with leaf functional traits. *Plant, Cell & Environment*, 2019, 42(5): 1561-1574.
- [ 3 ] 闫霜, 张黎, 景元书, 何洪林, 于贵瑞. 植物叶片最大羧化速率与叶氮含量关系的变异性. *植物生态学报*, 2014, 38(6): 640-652.
- [ 4 ] 崔西甜, 袁凤辉, 王安志, 关德新, 吴家兵, 金昌杰. 蒙古栎叶片光合作用随叶龄的变化及其与叶片功能性状的关系. *生态学杂志*, 2017, 36(11): 3160-3167.
- [ 5 ] 张彦敏, 周广胜. 植物叶片最大羧化速率及其对环境因子响应的研究进展. *生态学报*, 2012, 32(18): 5907-5917.
- [ 6 ] Kositsup B, Kasemsap P, Thanisawanyangkura S, Chairungsee N, Satakhun D, Teerawatanasuk K, Ameglio T, Thaler P. Effect of leaf age and position on light-saturated CO<sub>2</sub> assimilation rate, photosynthetic capacity, and stomatal conductance in rubber trees. *Photosynthetica*, 2010, 48(1): 67-78.
- [ 7 ] Tian R P, Li L Y, Zhang D J, Zhang J, Wang C K, Quan K H. Response of photosynthetic capacity to climate warming and its variation among 11 provenances of Dahurian Larch (*Larix gmelinii*). *Forests*, 2024, 15: 1024.
- [ 8 ] Kattge J, Knorr W, Raddatz T, Wirth C. Quantifying photosynthetic capacity and its relationship to leaf nitrogen content for global-scale terrestrial biosphere models. *Global Change Biology*, 2009, 15(4): 976-991.
- [ 9 ] Way D A, Stinziano J R, Berghoff H, Oren R. How well do growing season dynamics of photosynthetic capacity correlate with leaf biochemistry and climate fluctuations? *Tree Physiology*, 2017, 37(7): 879-888.
- [ 10 ] Leng J Y, Chen J M, Li W Y, Luo X Z, Rogers C, Croft H, Xie X Y, Staebler R M. Optimizing seasonally variable photosynthetic parameters based on joint carbon and water flux constraints. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2024, 350: 109999.
- [ 11 ] Xu M Z, Zha T S, Tian Y, Liu P, Jia X, Bourque C P A, Jin C, Wei X S, Zhao H X, Guo Z F. Elevated physiological plasticity in xerophytic-deciduous shrubs as demonstrated in their variable maximum carboxylation rate. *Ecological Indicators*, 2022, 144: 109475.
- [ 12 ] Rogers A, Medlyn B E, Dukes J S, Bonan G, von Caemmerer S, Dietze M C, Kattge J, Leakey A D B, Mercado L M, Niinemets Ü, Prentice I C, Serbin S P, Sitch S, Way D A, Zaehle S. A roadmap for improving the representation of photosynthesis in Earth system models. *New Phytologist*, 2017, 213(1): 22-42.
- [ 13 ] Evans J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C<sub>3</sub> plants. *Oecologia*, 1989, 78(1): 9-19.
- [ 14 ] Han Q M, Kawasaki T, Nakano T, Chiba Y. Spatial and seasonal variability of temperature responses of biochemical photosynthesis parameters and leaf nitrogen content within a *Pinus densiflora* crown. *Tree Physiology*, 2004, 24(7): 737-744.
- [ 15 ] Broeckx L S, Fichot R, Verlinden M S, Ceulemans R. Seasonal variations in photosynthesis, intrinsic water-use efficiency and stable isotope composition of poplar leaves in a short-rotation plantation. *Tree Physiology*, 2014, 34(7): 701-715.
- [ 16 ] Dusenke M E, Madhavi S, Way D A. Contrasting acclimation responses to elevated CO<sub>2</sub> and warming between an evergreen and a deciduous boreal conifer. *Global Change Biology*, 2020, 26(6): 3639-3657.
- [ 17 ] Chou S R, Chen B, Chen J, Wang M M, Wang S Q, Croft H, Shi Q. Estimation of leaf photosynthetic capacity from the photochemical reflectance index and leaf pigments. *Ecological Indicators*, 2020, 110: 105867.
- [ 18 ] Kimm H, Ryu Y. Seasonal variations in photosynthetic parameters and leaf area index in an urban park. *Urban Forestry & Urban Greening*, 2015, 14(4): 1059-1067.
- [ 19 ] Li Y, Wang Q T, Fu T M, Qiao Y F, Hao L H, Qi T. Leaf photosynthetic pigment as a predictor of leaf maximum carboxylation rate in a farmland ecosystem. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1225295.
- [ 20 ] Song G M, Wang Q, Jin J. Exploring the instability of the relationship between maximum potential electron transport rate and maximum carboxylation rate in cool-temperate deciduous forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2021, 308: 108614.
- [ 21 ] 刘明秀, 梁国鲁. 植物比叶质量研究进展. *植物生态学报*, 2016, 40(8): 847-860.
- [ 22 ] Vogelmann T C, Martin G. The functional significance of palisade tissue: penetration of directional versus diffuse light. *Plant, Cell & Environment*, 1993, 16(1): 65-72.
- [ 23 ] Grassi G, Vicinelli E, Ponti F, Cantoni L, Magnani F. Seasonal and interannual variability of photosynthetic capacity in relation to leaf nitrogen in a deciduous forest plantation in northern Italy. *Tree Physiology*, 2005, 25(3): 349-360.
- [ 24 ] Niinemets Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 2001, 82(2): 453-469.
- [ 25 ] Chen B, Li Y, Wang S Q, Chen J H, Zhang X Z, Liu Z H, Croft H. Integrating leaf functional traits improves modelled estimates of carbon and water

- fluxes at a subtropical evergreen conifer forest. *Ecological Modelling*, 2024, 488: 110593.
- [26] 高永龙,孙艳丽,徐铭泽,刘杉. 北京百花山落叶阔叶林群落内木本植物的叶片功能性状变异特征. *北京林业大学学报*, 2024, 46(4): 40-51.
- [27] 白坤栋,蒋得斌,万贤崇. 广西猫儿山不同海拔常绿树种和落叶树种光合速率与氮的关系. *生态学报*, 2013, 33(16): 4930-4938.
- [28] 苗艳明,吕金枝,毕润成. 不同功能型植物叶氮含量与光合特性的关系研究. *植物研究*, 2012, 32(4): 425-429.
- [29] Burnett A C, Serbin S P, Lamour J, Anderson J, Davidson K J, Yang D D, Rogers A. Seasonal trends in photosynthesis and leaf traits in scarlet oak. *Tree Physiology*, 2021, 41(8): 1413-1424.
- [30] 杨芷毓,张兴,张洪运,高飞,曲艳婷,莫秋凡,徐欣,符文君,刘勇. 苏州市城市公园常见植物叶功能性状对热环境的响应机制研究. *东北农业大学学报*, 2023, 54(7): 14-24.
- [31] 郭美玲,姚步青,石国玺,王芳萍,王文颖,马真,张中华,周华坤. 高寒草甸植物叶片碳含量及其可塑性 with 系统发育的关系. *生态学杂志*, 2018, 37(6): 1841-1848.
- [32] 聂兰琴,吴琴,尧波,付珊,胡启武. 鄱阳湖湿地优势植物叶片-凋落物-土壤碳氮磷化学计量特征. *生态学报*, 2016, 36(7): 1898-1906.
- [33] 田俊凯,韩昊,赵传燕,董泽华, +位作者. 祁连山中段 5 种典型植物光合光响应曲线拟合模型比较. *植物资源与环境学报*, 2023, 32(4): 92-94.
- [34] Misson L, Tu K P, Boniello R A, Goldstein A H. Seasonality of photosynthetic parameters in a multi-specific and vertically complex forest ecosystem in the Sierra Nevada of California. *Tree Physiology*, 2006, 26(6): 729-741.
- [35] 庞世龙,欧芷阳,申文辉,叶斯进,黄宝珍,凌福诚,陆国导. 桂西南岩溶区植物叶性状的系统发育信号及其关联分析. *中南林业科技大学学报*, 2024, 44(7): 1-9.
- [36] 徐铭泽,刘鹏,田赞,赵洪贤,靳川,李满乐,毛军,魏晓帅,贾昕,查天山. 毛乌素沙地油蒿叶性状对光能利用效率动态的影响. *生态学报*, 2023, 43(12): 5122-5136.
- [37] Onoda Y, Wright I J, Evans J R, Hikosaka K, Kitajima K, Niinemets Ü, Poorter H, Tosens T, Westoby M. Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. *New Phytologist*, 2017, 214(4): 1447-1463.
- [38] 庞志强,卢伟丽,姜丽莎,靳珂,元峥. 滇中喀斯特 41 种不同生长型植物叶性状研究. *广西植物*, 2019, 39(8): 1126-1138.
- [39] 唐青青,黄永涛,丁易,臧润国. 亚热带常绿阔叶混交林植物功能性状的种间和种内变异. *生物多样性*, 2016, 24(3): 262-270.
- [40] 钟巧连,刘立斌,许鑫,杨勇,郭银明,许海洋,蔡先立,倪健. 黔中喀斯特木本植物功能性状变异及其适应策略. *植物生态学报*, 2018, 42(5): 562-572.
- [41] Qi J H, Fan Z X, Fu P L, Zhang Y J, Sterck F. Differential determinants of growth rates in subtropical evergreen and deciduous juvenile trees: carbon gain, hydraulics and nutrient-use efficiencies. *Tree Physiology*, 2021, 41(1): 12-23.
- [42] Smith N G, Keenan T F, Colin Prentice I, Wang H, Wright I J, Niinemets Ü, Crous K Y, Domingues T F, Guerrieri R, Yoko Ishida F, Kattge J, Kruger E L, Maire V, Rogers A, Serbin S P, Tarvainen L, Togashi H F, Townsend P A, Wang M, Weerasinghe L K, Zhou S X. Global photosynthetic capacity is optimized to the environment. *Ecology Letters*, 2019, 22(3): 506-517.
- [43] Sun H, Zhang S B, Peguero-Pina J J, Huang W. Cell-anatomical and physiological mechanisms underlying the faster carbon gain of deciduous trees relative to evergreen trees. *Environmental and Experimental Botany*, 2023, 209: 105286.
- [44] 熊玲,龙翠玲,廖全兰,薛飞. 茂兰喀斯特森林木本植物叶的功能性状及其相互关系,应用与环境生物学报. 2022, 28(1): 152-159.
- [45] 刘宏伟,王微,左娟,陶建平. 中梁山石灰岩山地 30 种主要植物叶片性状研究. *西南师范大学学报: 自然科学版*, 2014, 39(9): 50-55.
- [46] Song G M, Wang Q, Jin J. Leaf photosynthetic capacity of sunlit and shaded mature leaves in a deciduous forest. *Forests*, 2020, 11(3): 318.
- [47] Takashima T, Hikosaka K, Hirose T. Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. *Plant, Cell & Environment*, 2004, 27(8): 1047-1054.
- [48] Wang J C, Ouyang F Q, An S P, Wang L F, Xu N, Ma J W, Wang J H, Zhang H G, Kong L S. Variation, coordination, and trade-offs between needle structures and photosynthesis-related traits across five *Picea* species: consequences on plant growth. *BMC Plant Biology*, 2022, 22(1): 242.
- [49] Warren C R, Adams M A. Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 2004, 9(6): 270-274.
- [50] 赵洪贤,张洋军,徐铭泽,卫腾宙,毛军,雒宇,贾昕,查天山. 油蒿叶片氮分配对其最大净光合速率季节变异的影响. *生态学报*, 2022, 42(17): 7156-7166.