

云南松比叶面积和叶干物质含量随冠层高度的垂直变化规律

张林^{1,2,3} 罗天祥² 邓坤枚¹ 李文华¹

(1 中国科学院地理科学与资源研究所 2 中国科学院青藏高原研究所
3 中国科学院研究生院)

摘要:比叶面积(SLA)和叶干物质含量(LDMC)综合反应了植物利用资源的能力,是植物适应环境所体现出的关键叶性状。为深入了解SLA和LDMC沿冠层高度的垂直变化规律,该文对云南省永仁县万马乡2株云南松(树高14.4 m,树龄29年;树高30.2 m,树龄138年)不同冠层高度叶片SLA和LDMC进行调查研究,分析了不同年龄树木、不同叶龄SLA和LDMC的差异,初步探讨了SLA和LDMC在云南松冠层中的垂直空间分布。结果表明:①对于SLA,29年生云南松当年叶和1年叶比138年生云南松分别高27.66%和16.71%;对于LDMC,138年生比29年生分别高14.67%和5.10%;②SLA与LDMC成负相关;③各龄叶SLA随冠层高度的增加均具有对数递减趋势;④约在22 m高度以下,LDMC随冠层高度的增加而增加;22 m以上,当年叶LDMC呈现下降趋势,但1年叶变化不明显。研究结果指出,光照和水分资源在冠层不同高度的分配,共同导致SLA和LDMC沿冠层垂直方向发生变化。

关键词:比叶面积;叶干物质含量;云南松;冠层高度

中图分类号:S718.51 文献标识码:A 文章编号:1000-1522(2008)01-0040-05

ZHANG Lin^{1,2,3}; LUO Tian-xiang²; DENG Kun-mei¹; LI Wen-hua¹. Vertical variations in specific leaf area and leaf dry matter content with canopy height in *Pinus yunnanensis*. *Journal of Beijing Forestry University* (2008) 30(1) 40-44 [Ch, 19 ref.]

1 Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100101, P. R. China;

2 Institute of Tibetan Plateau, Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100085, P. R. China;

3 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100049, P. R. China.

Specific leaf area (SLA) and leaf dry matter content (LDMC) are fundamental leaf traits reflecting the plant adaptation to environments, as well as the ability to utilize resources. In order to understand the vertical variations of SLA and LDMC along a canopy depth, the authors measured SLA and LDMC of both current and one-year-old leaves from the bottom to the top of 29- and 138-year-old (14.4 and 30.2 m in tree height, respectively) *Pinus yunnanensis* in Wanma Township of Yongren County, Yunnan Province, southwestern China. Differences in SLA and LDMC were analyzed between current and one-year-old leaves and between 29- and 138-year-old pine trees associated with sampled canopy height. The results indicated that: 1) SLA of current and one-year-old leaves in 29-year-old pine was 27.66% and 16.71% higher than those of 138-year-old pine, while the LDMC of current and one-year-old leaves in 138-year-old pine was 14.67% and 5.10% higher than those of 29-year-old pine. 2) SLA logarithmically decreased with the increase LDMC. 3) As canopy height increased, SLA generally declined, whereas LDMC increased when the height was lower than 22 m, but decreased for the current leaves and varied insignificantly for one-year-old leaves above the height threshold. The results suggest that the vertical variations of SLA and LDMC could be explained by the general light distribution and water allocation along a canopy depth.

Key words specific leaf area (SLA); leaf dry matter content (LDMC); *Pinus yunnanensis*; canopy height

收稿日期:2006-12-10

http://www.bjfujournal.cn, http://journal.bjfu.edu.cn

基金项目:美国林务局全球变化研究项目(05-IC-11242343-064)。

第一作者:张林,博士。主要研究方向:森林生态学。电话:010-62912475 Email:zhanglin@itpcas.ac.cn 现工作单位地址:100101 北京市海淀区双清路18号中国科学院青藏高原研究所。

叶性状是植物适应环境所体现出的叶片水平上的特征参数,对于环境的变化具有重要指示意义。比叶面积(specific leaf area, SLA)和叶干物质含量(leaf dry matter content, LDMC)是植物叶片的两个关键叶性状,综合反应了植物利用资源的能力以及适应环境的生存对策。其中,SLA是指单位干物质的叶面积(比叶重的倒数),反映了叶片捕获光照资源的能力,与相对生长速率和净光合速率成正比,与叶寿命成反比,具高SLA的植物通常生长在资源较为丰富的环境中,而低SLA植物叶片投资较高,能够适应干旱和高光强环境^[1-2]。LDMC为叶片的干重与鲜重之比,表征了叶片在自然状态下的含水率状况,相对于SLA,LDMC是一个更加容易测定的指标^[1-2]。

树种SLA通常随冠层高度的增加而递减,这种规律普遍存在于各种类型的森林植被中^[3-8],相关研究普遍解释为叶片对冠层光强梯度的适应^[9-11]。但是,水力作用随树高的增加而增大,水分限制对植物的影响随树高的增加应逐渐增加^[12],因此植物在增加固碳和防止水分散失之间可能存在一种权衡。然而,目前支持这一理论的研究证据仍不多见。基于此,本文以我国亚热带西部地区最有代表性的针叶树种——云南松为研究对象,从不同年龄树木SLA和LDMC入手,比较分析其在不同叶龄、不同树龄(树高)之间的差异,探讨它们在冠层的垂直分布规律以揭示树木最佳高度的存在,为建立模型估算区域生物生产力提供理论依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究地区位于云南省永仁县($25^{\circ}51' \sim 26^{\circ}31' N$, $101^{\circ}19' \sim 101^{\circ}51' E$),是我国云南松林的典型分布区。全区地处金沙江沿岸,年平均气温 $12 \sim 16^{\circ}C$,1月平均气温 $4 \sim 9^{\circ}C$,7月为 $18 \sim 21^{\circ}C$,年降雨量 $900 \sim 1100 mm$,干湿季分明,夏秋季降雨集中,年均日照达2 824.4 h,居全国第2(仅次于西藏拉萨),蒸发量大,适宜耐贫瘠的云南松生长。

采样地点位于永仁县万马乡蘑菇山,地理位置 $26^{\circ}12'57''N$, $101^{\circ}27'11''E$,海拔1 850 m,主要植被为云南松中幼林,林龄在30年左右,郁闭度0.7,在一些沟谷地带余留有少量的成、过熟母树(年龄超过100年)。林下灌木主要有余甘子(*Fructus phyllanthi*)、厚皮香(*Ternstroemia gymnanthera*)、乌饭(*Vaccinium latum*)、香薷(*Elsholtzia ciliata*)等。草本植物主要有鬼针草(*Bidens bipinnata*)、翻白草(*Potentilla discolor*)、柴胡(*Bupleurum scorzonerifolium*)和旱茅(*Eremopogon*

delavayi)等。林地外围由于人为干扰活动较强,采伐道路两侧已经逐渐被紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)侵占。林地土壤主要为山地红壤。

1.2 研究方法

1.2.1 植物样品采集

野外工作于2005年12月进行。首先在山坡中部有代表性地段设置 $20 m \times 20 m$ 样方1个,测定样方内立木胸径、树高,据此选择1株长势良好的平均标准木(胸径13.5 cm,树高14.4 m,树龄29年,枝下高9.5 m)伐倒,在样木冠层上、中、下部各选取标准枝1根。在同一坡位距离样方30 m的沟边地带(林分郁闭度0.4~0.5),分布有10余株成过熟母树,选择1株枝叶繁茂、干型通直的母树伐倒(胸径48.5 cm,树高30.2 m,树龄138年,枝下高8.9 m),沿冠层高度每隔1~3 m采集1根枝条,共采集11个标准枝。两棵样木共采集14个标准枝,分枝、叶及不同叶龄取样,即刻称重,一部分密封后就近测定SLA,其余带回实验室测定LDMC。

1.2.2 SLA的测定

按叶龄随机选取新鲜叶片50枚,利用游标卡尺测量单个针叶长度和针叶中部宽度。由于云南松通常是三针一束,每一束的断面近似一个圆,因此每根针叶断面弧长可视为断面周长的1/3,再乘针叶长度即得单面面积

$$S = \frac{2\pi\sqrt{3}}{9} dL \approx 1.2092 dL \quad (1)$$

式中,d为针叶中部宽度,L为针叶长度。进一步推算不同部位不同叶龄的SLA(m^2/kg):

$$SLA = \frac{\sum_{i=1}^{50} S_i}{W_i} \quad (2)$$

式中, $\sum_{i=1}^{50} S_i$ 为50针鲜叶样品总叶面积, W_i 为测定样品的干重。

1.2.3 LDMC的测定

本文定义LDMC为叶干重与自然状态下叶鲜重之比,为排除由于降雨等天气过程对叶片含水率的影响,选择在连续的晴天进行伐木和样枝采集工作。采集的样品在(80 ± 5)°C下连续烘48 h后,测定LDMC(mg/g):

$$LDMC = \frac{1000 W_d}{W} \quad (3)$$

式中, W_d 为样品干重,W为样品鲜重。

2 结果与分析

2.1 不同年龄树木、不同叶龄SLA和LDMC的差异

29年生云南松SLA明显高于138年生云南松

(图1a), 其中当年叶平均高出27.66%, 1年叶高出16.71%。与SLA有所不同, 138年生云南松LDMC高于29年生云南松(图1b), 其中当年叶平均高出14.67%, 1年叶高出5.10%, 不同年龄云南松SLA

和LDMC的差异在当年叶中的变化都较1年叶为大。相对于老龄树木, 幼龄树木具有较高的SLA和较低的LDMC, 体现了幼树较高的生长代谢活力。

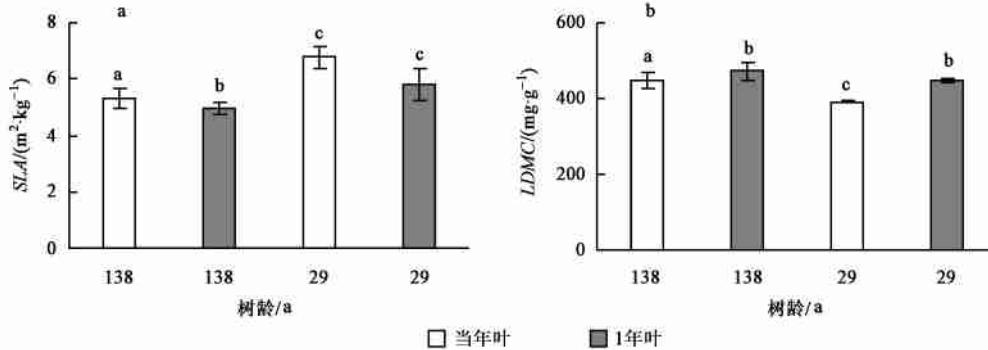


图1 云南松不同年龄树木、不同叶龄SLA和LDMC的差异

FIGURE 1 Comparisons of SLA and LDMC between current and one-year-old leaves,

as well as between 29-year-old and 138-year-old *P. yunnanensis*

注: 一维方差分析, 柱上标注相同字母表示在 $P < 0.05$ 水平下差异不显著

随叶龄的增加, 即从当年叶到1年叶, 在29年生云南松中, SLA平均降低14.04%, LDMC平均增加14.75%, 而在138年生云南松中, SLA仅下降5.97%, LDMC增加5.17% (见图1)。SLA和LDMC随叶龄的变化体现了养分物质在植物体内的循环利用, 随叶龄的增加, 叶片含水率降低, 营养元素从老叶转移到新叶, 光合速率下降, 而钙离子和一些次生代谢物则在老叶中沉积, 导致叶内组织密度增加, 进一步导致SLA的降低^[13]。SLA和LDMC在幼龄树中的变化较之老龄树更大, 可能是因为幼龄树木叶片SLA和叶片含水率较大, 而且具有较强的可塑性。

2.2 SLA与LDMC的关系

综合不同年龄树木、不同叶龄, 方程 $y = 0.8807x^{1.2121}$ 较好地描述了SLA随LDMC的变化规律(图2, $r^2 = 0.61$, $P < 0.001$)。随LDMC的增加, 叶片含水率降低, 叶片组织密度增加, 从而导致SLA降低。

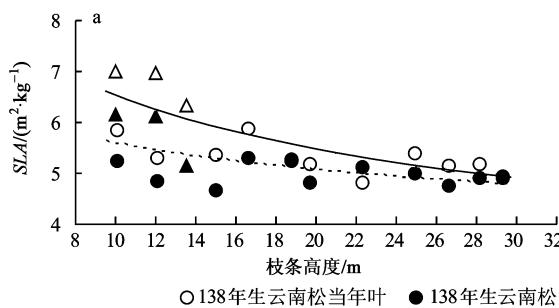


图2 云南松SLA和LDMC的相互关系

FIGURE 2 Relationship between SLA and LDMC in both 29-year-old and 138-year-old *P. yunnanensis*

2.3 SLA和LDMC在冠层中的垂直分异

综合分析29年生和138年生云南松SLA值随冠层高度的变化, 发现当年叶($r^2 = 0.56$, $P < 0.01$)和1年叶($r^2 = 0.33$, $P < 0.05$)都呈现明显的对数下降趋势(图3a), 其中当年叶下降幅度较大(斜率), 这是由于相对于1年叶(老叶), 当年叶(新叶)具有较大的SLA, 其变化也较大。SLA随冠层高度的变

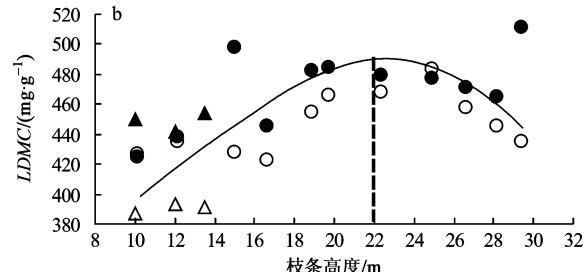


图3 云南松SLA和LDMC随采样枝条高度的变化

FIGURE 3 Relationship between branch height and SLA as well as LDMC in *P. yunnanensis*

化主要受光环境的影响。在郁闭林分中, 太阳辐射沿冠层垂直梯度具有明显的垂直变化规律, 冠层上部叶片可利用的太阳辐射能明显高于下部, 所以冠层上部叶片通常采取增加叶片厚度和(或)密度的方式来适应较强的光环境, 从而表现出较低的 SLA。本研究中 138 年生云南松冠层中上部的 SLA 明显高出其下的中幼林冠层平均高度, 由于不存在郁闭林分的遮荫现象, 其冠层中部和上部都处于类似的光环境, 进而表现出 SLA 在冠层中上部不同高度差异并不显著(图 3a)。

29 年生和 138 年生云南松 LDMC 随冠层高度的变化呈现先增加后下降的变化(图 3b)。综合当年叶和 1 年叶, LDMC 随冠层高度的变化可以用二次方程 $y = -0.0003x^2 + 0.0131x + 0.3155$ 进行拟合(图 3b, $r^2 = 0.42$, $P < 0.001$)。该方程表明大约在冠层 22 m 以下, LDMC 随冠层高度的增加而增加, 在 22 m 以上, LDMC 逐渐呈现下降趋势。LDMC 随冠层高度的变化从另一个侧面反映了植物对光环境的适应, 同时也体现出植物对水资源的利用。位于冠层上部和顶部的叶片在具有较高辐射能的环境中面临着严重失水的威胁, 所以植物叶片采取增加角质层厚度、关闭气孔等方式来防止进一步的失水。

3 讨论

3.1 树木大小决定叶性状的差异

29 年生云南松 SLA 明显高于 138 年生, 而 LDMC 则低于 138 年生云南松, 表明叶性状的变化与树龄有关。由于树龄与树木大小成正相关, 本研究中 138 年云南松胸径是 29 年生的 3.6 倍, 树高是 29 年生的 2.1 倍, 蓄积量超过 27 倍, 巨大的树木尺寸差异似乎能解释不同年龄树木 SLA 和 LDMC 的差异。本研究无法区别年龄和树木大小对叶性状的影响, 但嫁接实验表明, 叶性状在冠层不同高度的差异与树木大小有关而与树木年龄无关^[14-15]。

然而比较同一冠层高度(10~12 m)两株样本当年叶和 1 年叶 SLA 和 LDMC 的差异, 发现 29 年生云南松 SLA 比 138 年生分别高 25.21% 和 21.70%, 当年叶 LDMC 比 138 年生低 9.49%, 而 1 年叶无明显变化, 表明不同年龄树木在同一冠层高度仍然体现出不同的 SLA 及叶片水分含量, 似乎与“树木大小决定叶性状差异”的认识相矛盾。我们认为, 一方面与光环境的差异有关, 即 138 年生云南松位于沟边的疏林地带, 冠层下部枝条较长, 能够直接接受光照, 而 29 年生树木所处地段林分郁闭度较高, 冠层下部由于遮荫而形成弱光环境; 另一方面, 除了树木高度、大小等物理量的变化对植物叶性状具有影响,

作用, 树木年龄本身也可能具有一种内在的调控机制(如遗传因素)^[16]。

3.2 叶性状的变化对冠层垂直空间资源利用的指示意义

树木的高度与植物体内水分运输有关。植物体通过根系吸收土壤中的水分, 再通过蒸腾拉力将水分经树干木质部运输至树冠, 从根际土壤到树冠顶部形成一个明显的水势梯度。随着树木尺寸的增加, 水分运输路径增加, 由于摩擦作用以及水柱自身重力必然导致水分上行阻力增加。但叶片水势在中午过后进一步下降, 为防止由于木质部张力过大而引起的空穴化现象, 大树上部叶片气孔通常提早关闭, 从而降低了叶片碳同化能力, 最终导致高生长受限^[12,17]。水力限制假说是用于解释树高生长到一定年龄后趋于停滞的现象。由于水力限制的存在, 即便是在潮湿环境中生长的高大树木, 其冠层顶部的叶片也可能面临严重的缺水问题, 叶片的解剖构造甚至类似于干旱区的植物^[7]。SLA 随冠层高度的增加而减少, 一方面归因于光照资源在冠层中自上而下的递减分布, 另一方面则可能与冠层上部水资源供应不足有关^[12]。本研究中云南松 LDMC 随冠层高度的变化, 在 22 m 以下, 呈现增加趋势, 即叶片水分含量越来越低, 进一步说明树高增加所引起的水分胁迫现象的存在, 但在 22~24 m 以上, LDMC 反而呈现下降趋势, 表明叶片对于资源的需求存在一种非线性响应。在这个高度以上, 水分成为绝对制约因素, 叶片通过卷缩、关闭气孔等方式尽可能防止水分进一步散失^[7]。

此外, 在云南松冠层 22 m 以上, LDMC 随高度的增加呈现降低趋势, 表明叶片密度也具有下降趋势, 由于 SLA 与叶片密度成负相关, 故 SLA 应该呈现上升趋势, 而在 22 m 以上 SLA 随高度的变化不大, 肯定还存在其他因素制约 SLA, 其中一个很关键的因素就是叶片厚度, 因为 SLA 相当于叶片密度和厚度之积的倒数^[18], 只有通过增加叶片厚度才能维持 SLA 不变或者使之降低。由此可见, 冠层上部的叶片随高度的增加将进一步增加叶片厚度, 在限制水分散失的同时加强了单位面积的光合速率。

总的来说, SLA 和 LDMC 在冠层垂直方向上的空间差异表征了植物对冠层不同高度资源的利用策略, 对于本研究地区的云南松而言, 大概在冠层 22 m 以下, 光照是主要限制资源, 在 22~24 m 以上水分可能成为主导的限制资源。这对于进一步利用激光雷达技术探测树高, 进而建立模型来估算区域生物生产力具有重要意义^[19]。

参考文献

- [1] GARNIER E, SHIPLEY B, ROUMET C, et al. Standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content [J]. *Functional Ecology*, 2001, 15(5): 688-695.
- [2] WILSON P, THOMPSON K, HODGSON J. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies [J]. *New Phytologist*, 1999, 143(1): 155-162.
- [3] HUTCHISON B A, MATT D R, McMILLEN R T, et al. The architecture of a deciduous forest canopy in eastern Tennessee, USA [J]. *Journal of Ecology*, 1986, 74(3): 635-646.
- [4] BORGHETTI M, VENDRAMIN G G. Specific leaf area and leaf area index distribution in a young Douglas-fir plantation [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1986, 16(6): 1 383-1 388.
- [5] HOLLINGER D Y. Canopy organization and foliage photosynthetic capacity in a broad-leaved evergreen montane forest [J]. *Functional Ecology*, 1989, 3(1): 53-62.
- [6] RIJKERS T, PONS T L, BONGERS F. The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance [J]. *Functional Ecology*, 2000, 14(1): 77-86.
- [7] KOCH G W, SILLETT S C, JENNINGS G M, et al. The limits to tree height [J]. *Nature*, 2004, 428(6 985): 851-854.
- [8] 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 [J]. *Trees*, 2006, 20(1): 79-90.
- [9] CHABOT B F, JURIK T W, CHABOT J F. Influence of instantaneous and integrated light flux density on leaf anatomy and photosynthesis [J]. *American Journal of Botany*, 1979, 86(8): 940-945.
- [10] BOND B J, FARNSWORTH B T, COULOMBE R A, et al. Foliage physiology and biochemistry in response to light gradients in conifers with varying shade tolerance [J]. *Oecologia*, 1999, 120(2): 183-192.
- [11] ARANDA I, PARDO F, GIL L, et al. Anatomical basis of the change in leaf mass per area and nitrogen investment with relative irradiance within the canopy of eight temperate tree species [J]. *Acta Oecologica*, 2004, 25(3): 187-195.
- [12] RYAN M G, YODER B J. Hydraulic limits to tree height and tree growth [J]. *Bioscience*, 1997, 47(4): 235-242.
- [13] KAYAMA M, SASA K, KOIKE T. Needle life span, photosynthetic rate and nutrient concentration of *Picea glehnii*, *P. jezoensis* and *P. abies* planted on serpentine soil in northern Japan [J]. *Tree Physiology*, 2002, 22(10): 707-716.
- [14] MENCUCCINI M, MARTINEZ-VILALTA J, VANDERKLEIN D, et al. Size-mediated ageing reduces vigour in trees [J]. *Ecology Letters*, 2005, 8(11): 1 183-1 190.
- [15] MATSUZAKI J, NORISADA M, KODAIRA J, et al. Shoots grafted into the upper crowns of tall Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) show foliar gas exchange characteristics similar to those of intact shoots [J]. *Trees*, 2005, 19(2): 198-203.
- [16] DAY M E, GREENWOOD M S, WHITE A S. Age-related changes in foliar morphology and physiology in red spruce and their influence on declining photosynthetic rates and productivity with tree age [J]. *Tree Physiology*, 2001, 21(16): 1 195-1 204.
- [17] RYAN M G, PHILIPS N, BOND B J. The hydraulic limitation hypothesis revisited [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2006, 29(3): 367-381.
- [18] NIINEMETS U. Components of leaf dry mass per area-thickness and density alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants [J]. *New Phytologist*, 1999, 144(1): 35-47.
- [19] FANG J Y, BROWN S, TANG Y H, et al. Overestimated biomass carbon pools of the northern mid- and high latitude forests [J]. *Climatic Change*, 2006, 74(1-3): 355-368.

(责任编辑 赵 劲)