论文

江西阳际峰73种阔叶植物叶片光截获和水分排除策略对树冠位置的响应研究

陈晓萍^{1,2}, 吕敏^{1,2}, 王满堂³, 胡丹丹^{1,2}, 孙俊^{1,2}, 钟全林^{1,2}, 程栋梁^{1,2*}

1. 福建师范大学, 福建省植物生理生态重点实验室, 福州 350007;

2. 福建师范大学地理研究所, 福州 350007;

3. 枣庄学院城市与建筑工程学院, 枣庄 277160

* 联系人, E-mail: chengdl02@aliyun.com

收稿日期: 2020-09-09; 接受日期: 2020-10-11; 网络版发表日期: 2020-12-25

国家自然科学基金(批准号: 32071555, 31722007)、国家重点研发计划(批准号: 2017YFC0505400)和福建省杰出青年科学基金项目滚动资助计划(批准号: 2018J07003)资助

摘要 为研究常绿阔叶林林木树冠位置是否会对叶片与光截获和水分排除相关的性状间的权衡关系产生影响, 本研究采用标准化主轴回归(standardized major axis, SMA)的方法, 对江西阳际峰73种阔叶树上、下树冠位置(冠层二分法)的叶形态性状(叶片厚度和叶长宽比)、构型性状(倾角和滴水尖长度)以及生理性状(光合-光饱和点和光合-光补偿点)进行分析, 以期阐明亚热带阔叶树叶片在应对资源变化时的策略. 结果显示, (i) 不同树冠位置的叶片厚度和长宽比无显著差异($P>0.05$); 上冠层叶片的倾角($34.92^{\circ}\pm 1.15^{\circ}$)、光饱和点($(954.89\pm 27.86) \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)和光补偿点($(29.45\pm 1.02) \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)均显著高于下冠层叶片(倾角: $16.66^{\circ}\pm 0.50^{\circ}$; 光饱和点: $(520.74\pm 15.47) \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$; 光补偿点: $(12.54\pm 0.38) \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$; $P<0.05$), 但上冠层叶片的滴水尖长度($(4.26\pm 0.15) \text{mm}$)显著低于下冠层叶片($(7.18\pm 0.22) \text{mm}$; $P<0.05$). (ii) 不同树冠位置叶片的叶倾角、滴水尖长度与光饱和点及光补偿点均存在显著相关关系($P<0.05$), 但其滴水尖长度与叶片长宽比仅在上冠层叶片中呈显著弱相关($P<0.05$). (iii) 不同树冠位置叶倾角、滴水尖长度、光饱和点和光补偿点均存在共同的异速指数($P>0.05$), 并呈现出等速生长关系, 但异速常数存在显著差异($P<0.05$). 研究结果表明, 树冠位置不会改变叶片光截获和水分排除性状间的权衡策略, 叶滴水尖长度和叶倾角主要受与叶片光资源利用能力相关的生理性状的影响.

关键词 叶厚, 叶长宽比, 滴水尖长度, 叶倾角, 光饱和点, 光补偿点, 异速关系

光对植物的生长、发育和繁殖至关重要, 是维持与发展森林生态系统的主要驱动力之一^[1]. 在较稀疏的阔叶林中, 光强从冠层顶部到底部逐渐减小, 差异在10~20倍, 而在较密集的阔叶林中, 从冠层顶部到底

部的光强差异大于50倍^[2-4]. 受不同树冠位置光有效辐射量差异的影响, 植物会通过改变一系列的构型和生理性状, 以适应其周围光照环境的变化, 从而实现碳获取的最大化^[5]. 生长在上冠层的叶片通常会选择更

引用格式: 陈晓萍, 吕敏, 王满堂, 等. 江西阳际峰73种阔叶植物叶片光截获和水分排除策略对树冠位置的响应研究. 中国科学: 生命科学, 2021, 51: 91–101
Chen X P, Lyu M, Wang M T, et al. Trade-off relationship between light interception and leaf water shedding at different canopy positions of 73 broad-leaved trees of Yangji Mountain in Jiangxi Province, China (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2021, 51: 91–101, doi: 10.1360/SSV-2020-0218

高的比叶重和养分含量以支持更高的代谢速率^[6], 从而最大限度降低光合羧化限制; 而生长在下冠层的叶片会分配更多的养分至叶绿体, 增强光截获能力^[7], 以最大程度减少光照资源的限制。

叶倾角(leaf angle, LA)的选择对于植物获取光照资源具有重要意义。理想的光照资源的获取方式是平行于水平面^[8], 然而叶倾角的大小直接影响叶片的疏水性和水滴在冠层上的保留能力^[9]。当叶倾角大于水滴保留角, 水滴可能会通过倾角从叶面排出^[10,11], 而附着在叶片表面的水分通过扩散可能会导致叶片营养物质浸出, 同时水滴对光照的反射会减少光合光通量^[12]。此外, 若叶片表面水分过多, 可能还会导致叶片表面病原体的产生^[13]。因此, 叶倾角与叶表面水分能否及时排除, 对叶片的光截获及生长至关重要。植物叶片较长的叶尾称为滴水尖(leaf drip tip, LDT)^[14], 被认为是反映除叶片倾斜外的另一种排水策略指标^[15]。生长在潮湿环境中的植物, 具有滴水尖的叶片排水速率要快于没有滴水尖的叶片^[16]。Farji-Brener等人^[17]在对哥斯达黎加雨林树木的一项研究中发现了小气候可以影响滴水尖存在的证据, 表明林木在有利于叶片自然干燥(例如高太阳辐射、强风和低相对湿度)环境条件中, 其叶滴水尖长度通常较短。然而Grubb^[18]认为, 在暴风雨与晴天交替的情况下, 叶片具有较长的滴水尖, 但在持续不断的雾气和小雨提供水分的山地雨林中, 滴水尖长度较短。因此, 生长在冠层底部的叶片为了获得更多的光资源, 会倾向于降低叶倾角并伸长叶滴水尖的生长策略, 而生长在冠层顶部的叶片由于光资源充足, 则倾向于增大叶片倾斜角, 以避免强光的灼伤。

叶片形态性状具有较强的可塑性和环境敏感性, 与其他叶功能性状具有密切的关系^[2]。例如, 叶片厚度影响植物对光的利用效率, 进而导致其光合效率改变^[19]。叶长宽比(leaf length/width ratio, L/W)代表叶片的细长程度, 是决定和划分叶形的一个重要指标^[20], 植物受低温胁迫时, 会通过使叶片变得狭长以减少热量散失^[21]。但目前尚不清楚叶形态性状是否会影响叶滴水尖长度和倾角。另外, 叶片的光饱和点(light saturation point, LSP)和光补偿点(light compensation point, LCP)是反映植物对强弱光利用能力的重要生理指标, 代表了植物的需光特性和需光量^[22]。光补偿点值越低表示叶片在弱光下更能有效利用光能, 通常阴

生植物的光补偿点值在 $20 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 以下^[23]。而光饱和点小的植物则表示其叶片的光合速率随光合有效辐射的增加会很快达到最大值, 随后则随光合有效辐射的增加维持不变或者降低。叶表面水分也影响着叶片的生理性状, 当叶表面的水分无法及时排除时, 植物可能会选择投资更多的物质至结构组织, 从而降低蒸腾和养分吸收的速率^[24], 影响叶片生理性状。因此, 与叶片光截获和水分排除相关的叶倾角和滴水尖长度可能与光利用能力相关的生理性状之间存在权衡关系。前期的研究表明, 叶经济谱性状间的异速关系和叶生物量分配在不同树冠位置存在一致的模式^[6,25], 但目前尚不清楚树冠位置是否对与叶片光截获和水分排除相关的性状间权衡关系产生影响。

因此, 本研究选取江西阳际峰常绿阔叶林中73种优势阔叶树, 分析不同树冠位置叶片形态性状(厚度、长宽比)、光合生理性状(光饱和点和光补偿点)对叶片构型性状(滴水尖长度、倾角)的影响, 计划回答以下科学问题: 与光截获和水分排除相关的叶片形态性状、构型性状和光合生理性状间是否存在权衡关系, 如果存在, 性状间的权衡关系是否会随树冠位置发生改变? 本研究以期深入了解植物性状对冠层内不同位置光照和水分资源变化产生的响应机制, 进而阐明亚热带常绿阔叶林中阔叶木本植物的光照和水分权衡策略。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于江西省阳际峰国家级自然保护区($117^{\circ}11'30'' \sim 117^{\circ}28'40''\text{E}$, $27^{\circ}51'10'' \sim 28^{\circ}02'20''\text{N}$), 地处武夷山脉中段西北坡、北武夷山和南武夷山交界处, 主峰阳际峰海拔高度为1540.9 m。该研究区气候温暖湿润, 属典型的湿润中亚热带季风气候, 年平均降水量为1870~2191 mm, 其中4~6月份降水量占全年降水量的72%~75%, 年平均气温 $11.4 \sim 18.5^{\circ}\text{C}$ 。地带性土壤为铝质湿润淋溶土^[26], 典型地带性植被为亚热带常绿阔叶林。

1.2 样地设置及样品采集

2015年8月, 在阳际峰建立了一个 25 h m^2 ($500 \text{ m} \times 500 \text{ m}$)的大样地^[27], 样地内平均海拔为332 m。

对样地内所有胸径 ≥ 1 cm的木本植物挂牌后进行每木检尺. 样地林分密度为 703.52 株/ hm^2 , 平均胸径为 (11.77 ± 0.10) cm, 平均树高为 (8.54 ± 0.06) m, 平均冠幅为 (3.18 ± 0.02) m. 样地内0~20 cm土层土壤全碳含量为 (72.41 ± 3.90) mg/g, 土壤全氮含量为 (5.70 ± 0.13) mg/g, 土壤全磷含量为 (0.58 ± 0.07) mg/g. 样地内优势阔叶树种有栲树(*Castanopsis fargesii*)、赤杨叶(*Alniphyllum fortune*)、山苍子(*Litsea cubeba*)、米楮(*Castanopsis carlesii*)、山杜英(*Elaeocarpus sylvestris*)、木荷(*Schima superba*)、山乌柏(*Sapium discolor*)、日本杜英(*Elaeocarpus japonicus*)、交让木(*Daphniphyllum macropodum*)等.

2017年8月, 对样地内73种阔叶木本植物(表1)进行采样, 共计31科59属, 占有物种个体数的88.54%. 参考采样标准^[28], 依据每一物种的平均胸径和树高, 选取3株标准木. 采用冠层二分法^[6,29], 在每株标准木上冠层(1/2冠层以上)完全暴露于太阳光照的位置, 以及下冠层(1/2冠层以下)完全阴影处的位置分别选取3~5个当年生小枝用于叶性状测定. 对于个体数少于3株的物种, 每一树冠位置至少选取9个当年生小枝. 在随机挑选当年生小枝的过程中, 要求当年生小枝上的叶片成熟、大小适中, 且无叶面损伤. 使用LI-250A光度计测量了每一标准木采样处的光合光通量密度(the photosynthetic photon flux densities, PPFD), 结果表明, 所有上冠层叶片生长的PPFD((1172.25 ± 25.73) $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)均高于下冠层叶片((82.88 ± 3.23) $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$).

1.3 叶片性状测定

选择晴朗的天气, 于9:00~12:00之间, 使用便携式光合-荧光测定系统LI-6800(LI-COR, 美国)测量不同光照强度下的叶片光合-光响应曲线. 光源为红、蓝光源, 光强梯度设置为2000, 1600, 1200, 900, 600, 300, 200, 100, 80, 50, 20和0 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 温度设置为25℃, CO_2 设置为400 $\mu\text{mol}/\text{mol}$, 流速设置为500 mmol/s. 测量叶片时, 从高光强至低光强, 依次测量每一光强下的叶片光合值, 直至所有光强测完, 再次测量之后的叶片, 每一物种选取3~5片叶子进行重复. 使用光合助手拟合叶片的光饱和点和光补偿点. 依据Meng等人^[30]的方法, 使用量角器测量被用于测定光响应曲线的叶片的水平倾角, 滴水尖长度被定义为以叶片顶部拐点至中脉的距离为半径作圆, 圆与叶中脉

交点至叶尖的连线长度, 使用圆规、游标卡尺测量. 使用游标卡尺测量靠近主脉但避开主脉和较大次级叶脉的叶片前、中和末端的叶厚, 3个厚度值的平均值即为叶片的厚度. 采集的所有小枝均装入自封袋并做好标记, 带回实验室使用扫描仪(Epson V39, Epson, 日本)对小枝上的所有叶片进行扫描(dpi设置为300), 叶长定义为从叶柄与叶面结合点出发与叶缘所有点间距的最大值(包括叶滴水尖), 叶宽定义为与长度垂直方向上的叶缘两点间距离的最大值, 使用ImageJ软件(National Institute of Health, Bethesda, ML)测量.

1.4 数据处理

首先, 使用独立样本 t 检验对植物上、下冠层的性状差异进行检验, 用字母或符号标记组间是否具有显著差异. 计算树冠位置诱导的叶性状可塑性值, 即上冠层叶片性状值与下冠层叶片性状值的比值^[31], 叶性状可塑性表示为所有物种的平均性状可塑性. 其次, 对所有数据进行以10为底的对数转换以降低误差. 使用Pearson相关系数(r)评估性状间的相关性. 采用异速生长方程: $y = \beta x^\alpha$ 拟合性状间的关系, 为使方程线性化, 对方程进行以10为底的对数转换得到方程 $\log(y) = \log(\beta) + \log(\alpha)(x)$. 其中, y 和 x 代表植物的特定性状, 分别为方程的因变量和自变量, α 代表异速生长指数, 即该方程的斜率, β 代表异速生长常数, 即该方程的截距, 当 $\alpha=1$ 时, 表示 y 和 x 两变量为等速关系, $\alpha \neq 1$ 时, 表示 y 和 x 两变量为异速关系. 研究使用模型II标准化主轴回归(standardized major axis, SMA)的方法计算异速生长指数与常数^[32], 计算出性状间回归方程斜率的置信区间, 并对不同树冠位置性状间的斜率和截距进行似然比检验和卡方分布比较, 如不存在异质性, 则求出上、下树冠位置性状间关系的共同斜率和共同截距^[32,33]. SMA回归采用R(v.3.5.1; R Foundation for Statistical Computing)中的“smatr”包实现^[33], 使用Origin 2020b进行制图.

2 结果

2.1 不同树冠位置对叶性状的影响

树冠位置的不同导致了叶倾角、滴水尖长度、光饱和点和光补偿点的显著变化(表2, 图1), 而上冠层

表1 73种阔叶木本植物平均胸径和平均树高(平均值±标准误)

Table 1 Mean±SE diameter at breast height (DBH) and mean±SE tree height of 73 broad-leaved woody plants

物种	拉丁名	平均胸径 (cm)	平均树高 (m)	物种	拉丁名	平均胸径 (cm)	平均树高 (m)
白玉兰	<i>Magnolia denudata</i>	7.79±0.69	6.81±0.35	米槠	<i>Castanopsis carlesii</i>	20.8±0.44	12.75±0.19
板栗	<i>Castanea mollissima</i>	8.35±0.58	6.69±0.40	闽楠	<i>Phoebe bournei</i>	6.66±0.23	5.30±0.17
臭椿	<i>Ailanthus altissima</i>	19.39±2.79	13.99±1.38	木荷	<i>Schima superba</i>	8.59±0.42	7.03±0.24
槲木	<i>Aralia chinensis</i>	6.69±0.34	6.00±0.31	南酸枣	<i>Choerospondias axillaris</i>	10.62±0.77	8.14±0.19
大果安息香	<i>Styrax macrocarpus</i>	4.50±0.67	4.95±0.51	赤杨叶	<i>Alniphyllum fortunei</i>	12.55±0.20	10.22±0.12
冬青	<i>Ilex chinensis</i>	5.21±0.40	5.07±0.41	朴树	<i>Celtis sinensis</i>	9.24±3.60	8.68±1.92
杜鹃	<i>Rhododendron simsii</i>	3.86±0.26	3.41±0.17	茜树	<i>Randia cochinchinensis</i>	9.48±5.56	3.35±0.25
短柄枹栎	<i>Quercus serrata</i>	3.80±1.20	2.95±1.65	青冈	<i>Cyclobalanopsis glauca</i>	9.07±0.66	6.78±0.35
枫香	<i>Liquidambar formosana</i>	14.62±0.83	10.76±0.61	日本杜英	<i>Elaeocarpus japonicus</i>	10.21±0.31	7.94±0.19
格药枰	<i>Eurya muricata</i>	5.01±0.23	4.72±0.10	绒毛润楠	<i>Machilus velutina</i>	2.85±0.05	3.40±0.50
钩栲	<i>Castanopsis tibetana</i>	12.32±2.55	8.48±1.84	乳源木莲	<i>Manglietia yuyuanensis</i>	6.78±0.54	5.75±0.34
光皮桦	<i>Betula luminifera</i>	8.36±0.92	8.02±0.42	山苍子	<i>Litsea cubeba</i>	6.75±0.21	6.91±0.20
红茴香	<i>Illicium henryi</i>	14.73±5.26	6.13±1.56	山杜英	<i>Elaeocarpus sylvestris</i>	8.85±0.46	7.13±0.34
红润楠	<i>Machilus thunbergii</i>	12.00±2.50	7.98±1.54	山矾	<i>Symplocos sumuntia</i>	3.15±0.35	5.35±0.15
猴欢喜	<i>Sloanea sinensis</i>	8.16±0.50	6.81±0.32	山合欢	<i>Albizia kalkora</i>	5.81±0.90	5.20±0.44
厚皮香	<i>Ternstroemia gymnanthera</i>	5.12±1.18	4.40±0.91	山腊梅	<i>Chimonanthus nitens</i>	3.59±0.09	3.80±0.16
厚叶冬青	<i>Ilex elmerrilliana</i>	5.11±0.55	4.27±0.36	山乌桕	<i>Sapium discolor</i>	13.44±0.52	9.95±0.24
华东泡桐	<i>Ficus tulosia</i>	16.78±6.70	11.10±3.13	少叶黄杞	<i>Engelhardtia fenzlii</i>	5.13±0.17	4.86±0.09
华东润楠	<i>Machilus leptophylla</i>	24.50±2.32	16.97±0.33	石栎	<i>Lithocarpus glaber</i>	6.14±0.23	5.55±0.13
化香	<i>Platycarya strobilacea</i>	15.13±2.36	13.27±1.55	树参	<i>Dendropanax dentiger</i>	3.66±0.21	3.52±0.14
杨桐	<i>Adinandra millettii</i>	4.45±0.23	4.25±0.14	水青冈	<i>Fagus longipetiolata</i>	15.31±4.52	9.64±2.60
黄檀	<i>Dalbergia hupeana</i>	37.7	18.2	甜槠	<i>Castanopsis eyrei</i>	12.82±0.69	9.01±0.45
欒木	<i>Loropetalum chinense</i>	13.10±4.40	7.90±0.30	武夷四照花	<i>Dendrobenthamia angustata</i>	3.50±0.10	3.60±0.20
加杨	<i>Populus canadensis</i>	6.55±0.34	6.48±0.26	细齿蕈树	<i>Altingia gracilipes</i>	16.08±3.66	10.57±2.26
江浙山胡椒	<i>Lindera chienii</i>	7.86±0.69	5.80±0.29	盐肤木	<i>Rhus chinensis</i>	6.09±0.47	5.94±0.38
交让木	<i>Daphniphyllum macropodum</i>	6.64±0.19	6.23±0.17	野含笑	<i>Michelia skinneriana</i>	7.87±0.66	5.85±0.36
栲树	<i>Castanopsis fargesii</i>	21.43±0.37	11.98±0.20	野黄桂	<i>Cinnamomum jensenianum</i>	5.81±0.37	5.43±0.28
苦楝	<i>Melia azedarach</i>	13.77±1.68	8.60±0.99	野漆树	<i>Toxicodendron succedaneum</i>	7.64±0.36	7.43±0.33
苦槠	<i>Castanopsis sclerophylla</i>	20.30±1.17	12.39±0.79	野柿	<i>Diospyros kaki</i>	10.97±0.66	8.79±0.38
蓝果树	<i>Nyssa sinensis</i>	10.09±0.62	8.99±0.42	野桐	<i>Mallotus japonicus</i>	3.60±0.44	5.73±0.35
老鼠矢	<i>Symplocos stellaris</i>	3.91±0.21	3.95±0.19	野鸦椿	<i>Euscaphis japonica</i>	3.2	4.2
亮叶腊梅	<i>Chimonanthus praecox</i>	3.48±0.70	4.38±0.24	意杨	<i>Populus xiaozhuanica</i>	6.06±0.46	4.51±0.16
罗浮柿	<i>Diospyros morrisiana</i>	4.90±0.19	5.71±0.19	迎春樱	<i>Cerasus discoidea</i>	6.13±0.68	6.11±0.24
马银花	<i>Rhododendron ovatum</i>	3.47±0.24	3.73±0.27	油茶	<i>Camellia oleifera</i>	2.23±0.09	3.87±0.68
毛桃	<i>Amygdalus persica</i>	18.67±3.35	12.13±2.03	樟树	<i>Cinnamomum camphora</i>	7.91±0.34	6.02±0.21
梅子	<i>Photinia davidsoniae</i>	7.40±4.45	5.13±1.58	长圆叶鼠刺	<i>Itea chinensis</i>	5.61±1.04	5.92±1.14
				竹叶楠	<i>Phoebe faberi</i>	4.5	2.8

图 1 不同树冠位置叶性状频率分布图. ***: $P < 0.001$

Figure 1 Frequency distribution of leaf traits at different canopy positions. ***: $P < 0.001$

表 2 不同树冠位置叶片性状平均值^{a)}

Table 2 Leaf traits at different canopy positions^{a)}

树冠位置	物种数量	叶厚度(mm)	叶长宽比	叶倾角(°)	滴水尖长度(mm)	光补偿点($\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)	光饱和点($\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)
上冠层	73	0.21 ± 0.01	2.57 ± 0.09	$34.93 \pm 1.17\text{a}$	$4.26 \pm 0.15\text{b}$	$29.45 \pm 1.02\text{a}$	$954.89 \pm 27.86\text{a}$
下冠层	73	0.20 ± 0.01	2.53 ± 0.09	$16.66 \pm 0.50\text{b}$	$7.18 \pm 0.22\text{a}$	$12.54 \pm 0.38\text{b}$	$520.74 \pm 15.47\text{b}$

a) 不同小写字母表示上下冠层存在显著差异($P < 0.05$)

的叶片厚度和长宽比与下冠层相比无显著差异(表2). 其中, 上冠层叶片滴水尖长度(平均值为 (4.26 ± 0.15) mm)显著小于下冠层叶片滴水尖长度(平均值为 (7.18 ± 0.22) mm), 可塑性指数为 0.60 ± 0.01 ($P < 0.05$, 图1A). 上冠层叶倾角(平均值为 $34.93^\circ \pm 1.17^\circ$)显著大于下冠层叶倾角(平均值为 $16.66^\circ \pm 0.50^\circ$), 可塑性指数为 2.16 ± 0.07 ($P < 0.001$, 图1). 上冠层叶片光饱和点($(954.89 \pm 27.86) \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)和光补偿点($(29.45 \pm 1.02) \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)均显著高于下冠层叶片(光饱和点为 $(520.74 \pm 15.47) \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 可塑性指数为 1.87 ± 0.05 , $P < 0.001$;

光补偿点为 $(12.54 \pm 0.38) \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 可塑性指数为 2.36 ± 0.06 , $P < 0.001$; 图1). 但上冠层的叶片厚度和叶片长宽比与下冠层的相比并无显著差异(表2).

2.2 不同树冠位置叶性状间相关性分析

叶倾角、滴水尖长度与生理性状(光饱和点和光补偿点)在不同树冠位置的叶片中均具有显著相关关系($P < 0.05$). 其中, 叶倾角与滴水尖长度、光饱和点和光补偿点均呈显著负相关($P < 0.05$), 而叶滴水尖长度与光饱和点和光补偿点呈显著正相关关系($P < 0.05$, 表

3). 在上、下冠层叶片中, 叶片厚度与长宽比均呈显著弱正相关关系(上冠层相关系数为0.30, 下冠层相关系数为0.24, $P<0.05$; 表3), 但叶片滴水尖长度和长宽比之间仅有上冠层叶片显著弱负相关关系(相关系数为 -0.28 , $P<0.05$; 表3).

表 3 不同树冠位置叶性状间相关性分析^{a)}

Table 3 Correlation analysis of leaf traits at different canopy positions^{a)}

叶性状	叶厚度(cm)	叶长宽比	叶倾角(°)	滴水尖长度(mm)	光补偿点($\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)	光饱和点($\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)
叶厚度(cm)		0.30**	0.31	-1.25	0.07	0.04
叶长宽比	0.24*		0.06	-0.28*	-0.14	-0.17
叶倾角(°)	0.08	0.01		-0.67**	-0.65**	-0.59**
滴水尖长度(mm)	-0.11	-0.11	-0.56**		0.68**	0.72**
光补偿点($\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)	-0.08	0.05	-0.85**	0.59**		0.94**
光饱和点($\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)	-0.13	-0.20	-0.67**	0.80**	0.72**	

a) 右上方矩阵为上冠层叶性状相关性系数, 左下角矩阵为下冠层叶性状相关性矩阵. *表示在0.05水平上相关($P<0.05$), **表示在0.01水平上相关($P<0.01$).

2.3 不同树冠位置对叶性状间异速关系的影响

在上、下冠层叶片中, 叶厚度(leaf thickness, LT)和叶长宽比之间呈等速生长关系, 存在共同斜率(表4). 叶倾角和叶滴水尖长度之间呈负等速生长关系(表4), 存在共同斜率 $-1.02(95\%CI=-1.16\sim-0.89, P=0.80)$ (图

图 2 不同树冠位置叶倾角、滴水尖长度、光饱和点和光补偿点间的异速关系

Figure 2 Scaling relationships among leaf angle, leaf drip tip length, light saturation point, and light compensation point at different canopy positions

2A), 但截距之间存在显著差异($P < 0.05$, 表4, 图2A). 光补偿点和光饱和点之间呈等速生长关系(表4), 且存在共同斜率 $1.07(95\%CI=0.99\sim 1.16, P=0.06)$ (表4, 图2D), 但截距之间存在显著差异($P < 0.001$, 图2D).

在上、下冠层叶片中, 光饱和点、光补偿点和叶倾角、叶滴水尖长度均存在等速生长关系(表4), 两者与叶倾角之间的共同斜率分别为 $-0.94(95\%CI=-1.04\sim -0.85, P=0.93)$, 图2B)和 $-0.96(95\%CI=-1.09\sim -0.84, P=0.16)$, 图2C), 与叶滴水尖长度之间的共同斜率分别为 $0.96(95\%CI=0.84\sim 1.09, P=0.86)$, 图2E)和 $0.97(95\%CI=0.87\sim 1.08, P=0.17)$, 图2F).

3 讨论

3.1 树冠位置对叶片性状的影响

本研究发现, 上冠层叶片比下冠层叶片具有更大的叶倾角(表2, 图1), 这是由于冠层顶部光照充足, 温度较高, 为减少过度的光辐射, 避免过高温度对植物叶片光合的影响^[34], 该结果与前人的相关研究一致. 例如, McMillen和McClendon^[35]基于对10种不同光照条件下落叶树种的研究, 发现在低光照环境下的叶倾角小于高光照. Valiente-Banuet等人^[36]量化了墨西哥常绿林内28个物种的叶倾角, 发现高辐射和干旱条件下的叶片倾向形成较陡峭的叶倾角, 并且认为这是进化造成的结果.

上冠层叶片比下冠层叶片具有更小的叶滴水尖长度(表2, 图1), 这可能与排除叶片水分有关. 叶片滴水尖的存在有助于提高叶片排水速率, 从而保持叶片表面干燥^[30,37,38]. Farji-Brener等人^[39]对哥斯达黎加热带雨林30个物种的叶滴水尖长度进行研究, 发现高温和强风有利于植物冠层顶部叶片的自然风干, 因此与下冠层叶片相比, 其上冠层叶片的滴水尖长度会相对小一些. 此外, Yamada等人^[40]发现, 滴水尖长度随树高的增加而减少, 主冠层的叶片完全没有这种结构. 但Williamson^[41]则认为, 长的滴水尖长度可能不是与保持雨后叶片干燥有关, 而是为了减少在雨中植物树根周围土壤的飞溅, 避免在长期降雨环境下土壤养分的流失. 因此, 叶滴水尖长度会随叶片离地面的位置变化而发生改变, 表明叶滴水尖长度的功能意义仍存在一定的不明确性.

对阳际峰73种阔叶树的研究结果表明, 叶长宽比

和叶厚度在不同树冠位置均无显著差异(表2), 即每一树种通常具有较稳定的叶厚度和叶长宽比, 表明在亚热带常绿阔叶林中, 叶厚度和叶长宽比可能是由遗传基因或者其他环境因素变化(例如降水条件的差异)所控制, 不容易受光照环境影响而发生改变^[42]. 上冠层叶片的光饱和点和光补偿点显著高于下冠层叶片(表2, 图1). 虽然相关研究很少, 但近年来关于遮阴处理对叶片光合特性的研究较多, 且认为光资源的差异是冠层中最大的环境变量, 如叶子飘和赵则海^[23]发现, 遮光处理的三叶鬼针草的光饱和点约为 $650 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 而对照组三叶鬼针草的光饱和点约为 $1780 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 二者之间存在显著差异. 因此, 对光资源相对不足的下冠层叶片, 植物会通过降低其光补偿点和光饱和点, 以尽可能多地捕获光能, 提高其对弱光的利用率.

3.2 树冠位置对叶性状间相关性及其异速关系的影响

上、下冠层叶厚度和叶长宽比与叶倾角、滴水尖长度、光饱和点和光补偿点等构型及生理性状指标间均无显著的相关关系(表3), 表明叶倾角和滴水尖长度等性状指标主要受环境因素影响, 叶厚度和叶长宽比对其影响相对较小. 上、下冠层的叶倾角与滴水尖长度、光饱和点和光补偿点均存在显著的负相关关系(表3), 说明上冠层叶片通常具有陡峭的叶倾角, 当光照高于光饱和点时, 特别是在夏季炎热的中午, 陡峭的叶倾角可以减少到达叶表面的光照强度, 有助于避免高温造成的叶片蒸腾速率增加以及光合系统的破坏^[36], 因此, 虽然上冠层叶片光饱和点和光补偿点更大, 但其叶倾角较大, 并具有较短的滴水尖; 而生长在较低光照环境下的下冠层叶片, 其光饱和点和光补偿点较低, 但会选择减小叶片水平倾角以实现更加积极的碳增益, 并发育生成较长的滴水尖, 表明代表植物光获取的叶倾角和滴水尖长度之间存在权衡. 这一结果与Meng等人^[30]在32种常绿树种中发现的光截获和叶表面水分排除权衡一致, 表明冠层内光照和水分之间存在权衡策略, 叶片会通过选择长滴水尖以排除叶片表面的多余水分, 并结合改变叶倾角以应对光环境的变化.

不同树冠位置并没有改变叶滴水尖长度、叶倾角与光饱和点、光补偿点之间一致的等速生关系(表4,

表 4 不同树冠位置叶性状异速生长关系

Table 4 Scaling relationships of leaf traits at different canopy positions

y vs. x	树冠位置	斜率	95%置信区间 (95%CI)	截距	R^2	P	物种数
叶厚度vs.叶长宽比	上冠层	1.09	0.87~1.35	-1.12	0.09	<0.05	73
	下冠层	1.09	0.87~1.36	-1.14	0.13	<0.05	73
叶倾角vs.滴水尖长度	上冠层	-1.00	-1.19~-0.84	2.14	0.44	<0.001	73
	下冠层	-1.03	-1.26~-0.85	2.08	0.32	<0.001	73
光饱和点vs.滴水尖长度	上冠层	0.95	0.80~1.13	2.38	0.46	<0.001	73
	下冠层	0.97	0.80~1.18	1.88	0.34	<0.001	73
光补偿点vs.滴水尖长度	上冠层	1.06	0.90~1.24	0.80	0.52	<0.001	73
	下冠层	0.91	0.79~1.05	0.32	0.63	<0.001	73
光饱和点vs.叶倾角	上冠层	-0.94	-1.14~-0.79	4.41	0.42	<0.001	73
	下冠层	-0.94	-1.06~-0.83	3.84	0.73	<0.001	73
光补偿点vs.叶倾角	上冠层	-1.05	-1.27~-0.87	3.06	0.35	<0.001	73
	下冠层	-0.88	-1.05~-0.73	2.15	0.44	<0.001	73
光补偿点vs.光饱和点	上冠层	1.11	1.02~1.21	-1.84	0.88	<0.001	73
	下冠层	0.93	0.79~1.10	-1.44	0.52	<0.001	73

图2), 表明植物具有一定的保守性. 叶片光照与水分之间的权衡关系并不会随树冠位置的变化而改变, 这是生态适应的结果^[43,44]. 树冠位置的不同导致了性状间的异速常数的显著差异(表4, 图2), 反映了物种进化和个体生活史的可量化差异^[45], 与其他学者研究得出的结论类似^[46]. 在不同的树冠位置, 代表植物叶片对于强光和弱光的利用方式的光饱和点和光补偿点, 以及代表植物光截获和水分排除的叶倾角和叶滴水尖长度间的异速指数也始终保持一致, 反映了植物叶片性状具有高度可塑性. 因此, 植物叶片性状间的权衡关系与高度可塑性使其能采取最优的光能利用策略.

4 结论

江西阳际峰国家级自然保区内常绿阔叶林73种优势木本植物的不同树冠位置的叶厚度和长宽比没

有差异. 树冠位置显著改变叶片滴水尖长度、叶倾角、光合饱和点、光补偿点及其这些性状的可塑性; 不同树冠位置叶片的滴水尖长度、叶倾角和叶光饱和点与光补偿点间均存在显著的相关关系, 树冠位置虽不会改变叶片性状间的异速指数, 但会改变这些性状间的异速常数, 叶厚度和长宽比则与这些性状不相关. 树冠位置不会改变叶片光截获和水分排除性状间的权衡策略, 叶滴水尖长度和叶倾角主要受与叶片光利用能力相关的光饱和点和光补偿点的影响. 研究结果对开展亚热带阔叶树叶片在应对光照和水分资源变化时的生活史策略研究具有重要意义. 由于本文仅从冠层二分法的角度分析了光截获和水分排除性状的变化特征, 它们的关系可能还受到冠层内微气候(例如降水量的差异)、物种系统发育以及树龄等因素的影响. 因此, 对这些问题还需作进一步的实验验证.

参考文献

- 1 Koch G W, Sillett S C, Jennings G M, et al. The limits to tree height. *Nature*, 2004, 428: 851-854
- 2 Valladares F. Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. In: Esser K, Luttge U, Beyschlag W, et al., eds. *Progress in Botany*. Berlin: Springer, 2003. 439-471

- 3 Poorter L, Bongers F, Sterck F J, et al. Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology*, 2003, 84: 602–608
- 4 Niinemets Ü, Anten N P R. Packing the photosynthetic machinery: from leaf to canopy. In: Laisk A, Nedbal L, Govindjee eds. *Photosynthesis in silico*. Advances in Photosynthesis and Respiration. Dordrecht: Springer, 2009. 363–399
- 5 Beer C, Reichstein M, Tomelleri E, et al. Terrestrial gross carbon dioxide uptake: global distribution and covariation with climate. *Science*, 2010, 329: 834–838
- 6 Chen X, Sun J, Wang M, et al. The leaf economics spectrum constrains phenotypic plasticity across a light gradient. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 735–745
- 7 Martin R E, Asner G P, Bentley L P, et al. Covariance of sun and shade leaf traits along a tropical forest elevation gradient. *Front Plant Sci*, 2020, 10: 1810–1822
- 8 Niklas K J. The role of phyllotactic pattern as a “developmental constraint” on the interception of light by leaf surfaces. *Evolution*, 1988, 42: 1–16
- 9 Holder C D. Effects of leaf hydrophobicity and water droplet retention on canopy storage capacity. *Ecohydrology*, 2013, 6: 483–490
- 10 Nanko K, Onda Y, Ito A, et al. Spatial variability of throughfall under a single tree: Experimental study of rainfall amount, raindrops, and kinetic energy. *Agric For Meteorol*, 2011, 151: 1173–1182
- 11 Gart S, Mates J E, Megaridis C M, et al. Droplet impacting a cantilever: a leaf-raindrop system. *Phys Rev Appl*, 2015, 3: 044019
- 12 Leigh Jr E G. Structure and climate in tropical rain forest. *Annu Rev Ecol Syst*, 1975, 6: 67–86
- 13 Huber L, Gillespie T J. Modeling leaf wetness in relation to plant disease epidemiology. *Annu Rev Phytopathol*, 1992, 30: 553–577
- 14 Givnish T J. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytol*, 2008, 106: 131–160
- 15 Goldsmith G R, Bentley L P, Shenkin A, et al. Variation in leaf wettability traits along a tropical montane elevation gradient. *New Phytol*, 2017, 214: 989–1001
- 16 Burd M. Adaptive function of drip tips: a test of the epiphyll hypothesis in *Psychotria marginata* and *Faramea occidentalis* (Rubiaceae). *J Trop Ecol*, 2007, 23: 449–455
- 17 Farji-Brener A G, Valverde O, Paolini L, et al. The function of leaf driptips and their vertical distribution in a tropical rain forest in Costa Rica. *Rev Biol Trop*, 2002, 50: 561–567
- 18 Grubb P J. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annu Rev Ecol Syst*, 1977, 8: 83–107
- 19 Muir C D, Hangarter R P, Moyle L C, et al. Morphological and anatomical determinants of mesophyll conductance in wild relatives of tomato (*Solanum* sect. *Lycopersicon*, sect. *Lycopersicoides*; Solanaceae). *Plant Cell Environ*, 2014, 37: 1415–1426
- 20 Shi Y Y, Wang Y J, Jin G Z, et al. Empirical model for leaf area of eight broadleaf species in different leaf growth periods (in Chinese). *Sci Silvae Sin*, 2019, 55: 22–30 [施月园, 王彦君, 金光泽, 等. 小兴安岭8种阔叶树在不同叶生长期的叶面积经验模型. 林业科学, 2019, 55: 22–30]
- 21 Han W, Liu C, Fan Y W, et al. Responses of leaf morphological traits for broadleaved woody plants along the altitudinal gradient of Changbai Mountain, northeastern China (in Chinese). *J Beijing For Univ*, 2014, 36: 47–53 [韩威, 刘超, 樊艳文, 等. 长白山阔叶木本植物叶片形态性状沿海拔梯度的响应特征. 北京林业大学学报, 2014, 36: 47–53]
- 22 Baltzer J L, Thomas S C. Physiological and morphological correlates of whole-plant light compensation point in temperate deciduous tree seedlings. *Oecologia*, 2007, 153: 209–223
- 23 Ye Z P, Zhao Z H. Effects of shading on the photosynthesis and chlorophyll content of *Bidens pilosa* (in Chinese). *Chin J Ecol*, 2009, 28: 21–24 [叶子飘, 赵则海. 遮光对三叶鬼针草光合作用和叶绿素含量的影响. 生态学杂志, 2009, 28: 21–24]
- 24 Evaristo J, McDonnell J J. Retracted article: global analysis of streamflow response to forest management. *Nature*, 2019, 570: 455–461
- 25 Lu Y M, Wang M T, Chen X P, et al. Effects of the current-year shoot stem configuration on leaf biomass in different canopy heights of woody plants in evergreen broad-leaved forest in Jiangxi Province, China (in Chinese). *J Appl Ecol*, 2019, 30: 3653–3661 [卢艺苗, 王满堂, 陈晓萍, 等. 江西常绿阔叶林木本植物不同冠层高度当年生小枝茎构型对叶生物量的影响. 应用生态学报, 2019, 30: 3653–3661]
- 26 Chen J F. Soil formation characteristics and systematic classification in Wuyi Mountain (in Chinese). *Chin J Soil Sci*, 2000, 31: 97–101 [陈健飞. 武夷山土壤形成特点与系统分类. 土壤通报, 2000, 31: 97–101]
- 27 Kong L J, You J S, Yu S B, et al. Community structure characteristics of a large plot in Yangjifeng Nature Reserve of Jiangxi Province (in Chinese). *South China Forest Sci*, 2016, 44: 5–8 [孔令建, 游济顺, 俞社保, 等. 阳际峰自然保护区大样地群落结构特征. 南方林业科学, 2016,

- 44: 5–8]
- 28 Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot*, 2003, 51: 335–380
- 29 Sack L, Melcher P J, Liu W H, et al. How strong is intracanopy leaf plasticity in temperate deciduous trees? *Am J Bot*, 2006, 93: 829–839
- 30 Meng F, Cao R, Yang D, et al. Trade-offs between light interception and leaf water shedding: a comparison of shade- and sun-adapted species in a subtropical rainforest. *Oecologia*, 2014, 174: 13–22
- 31 Valladares F, Martinez-ferri E, Balaguer L, et al. Low leaf-level response to light and nutrients in mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytol*, 2000, 148: 79–91
- 32 Warton D I, Wright I J, Falster D S, et al. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biol Rev*, 2006, 81: 259–291
- 33 Warton D I, Duursma R A, Falster D S, et al. Smatr 3—An R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods Ecol Evol*, 2012, 3: 257–259
- 34 Raabe K, Pisek J, Sonnentag O, et al. Variations of leaf inclination angle distribution with height over the growing season and light exposure for eight broadleaf tree species. *Agric For Meteorol*, 2015, 214–215: 2–11
- 35 McMillen G G, McClendon J H. Leaf angle: an adaptive feature of sun and shade leaves. *Bot Gaz*, 1979, 140: 437–442
- 36 Valiente-Banuet A, Verdú M, Valladares F, et al. Functional and evolutionary correlations of steep leaf angles in the mexical shrubland. *Oecologia*, 2010, 163: 25–33
- 37 Lightbody J P. Distribution of leaf shapes of piper sp. In a tropical cloud forest: evidence for the role of drip-tips. *Biotropica*, 1985, 17: 339–342
- 38 Dean J M, Smith A P. Behavioral and morphological adaptations of a tropical plant to high rainfall. *Biotropica*, 1978, 10: 152–154
- 39 Farji-Brener A G, Valverde O, Paolini L, et al. Acumen function in leaves and its vertical distribution in a tropical rain forest of Costa Rica. *Rev Biol Trop*, 2002, 50: 561–567
- 40 Yamada T, Takemoto M, Okuda T, et al. Leaf morphology correlated with height location in the emergent tree, *Dipterocarpus sublamellatus* in a Malaysian rain forest. *Hikobia*, 2014, 16: 433–440
- 41 Williamson G B. Driptips and splash erosion. *Biotropica*, 1981, 13: 228
- 42 Hu X J, Zhang W H, He J F. Architectural analysis of quercus variabilis seedlings in the south slopes of Qinling mountains (in Chinese). *Sci Silvae Sin*, 2015, 51: 160–167 [胡晓静, 张文辉, 何景峰. 秦岭南坡栓皮栎实生苗的构型分析. 林业科学, 2015, 160–167]
- 43 Grubb P J. Trade-offs in interspecific comparisons in plant ecology and how plants overcome proposed constraints. *Plant Ecol Divers*, 2016, 9: 3–33
- 44 Niinemets Ü, Valladares F. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. *Ecol Monogr*, 2006, 76: 521–547
- 45 Niklas K J, Hammond S T. On the interpretation of the normalization constant in the scaling equation. *Front Ecol Evol*, 2019, 6: 212–232
- 46 Zhu J D, Meng T T, Ni J, et al. Within-leaf allometric relationships of mature forests in different bioclimatic zones vary with plant functional types (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 2011, 35: 5–16 [祝介东, 孟婷婷, 倪健, 等. 不同气候带间成熟林植物叶性状间异速生长关系随功能型的变异. 植物生态学报, 2011, 35: 5–16]

Trade-off relationship between light interception and leaf water shedding at different canopy positions of 73 broad-leaved trees of Yangji Mountain in Jiangxi Province, China

CHEN XiaoPing^{1,2}, LYU Min^{1,2}, WANG ManTang³, HU DanDan^{1,2}, SUN Jun^{1,2},
ZHONG QuanLin^{1,2} & CHENG DongLiang^{1,2}

1 Fujian Provincial Key Laboratory of Plant Ecophysiology, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China;

2 Institute of Geography, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China;

3 School of City and Civil Engineering, Zaozhuang University, Zaozhuang 277160, China

As light interception and leaf water shedding may require different leaf traits, trade-offs may exist between the leaves' abilities in light interception and leaf water shedding. Moreover, such trade-offs may vary with the vertical canopy position as leaf traits vary with tree height. We studied the variations in leaf traits at different canopy positions to study how canopy positions would affect the trade-off between the traits related to light interception and leaf water shedding in subtropical broad-leaved trees. We used the standardized major axis regression method to analyze the relationships among leaf morphological traits (leaf thickness and leaf length/width ratio), configuration traits (leaf angle and leaf drip tip length), and physiological traits (photosynthesis-light saturation point and photosynthesis-light compensation point) between sun and shade leaves. The results are as follows: (i) There was no significant difference in the leaf thickness and leaf length/width ratio at different canopy positions ($P>0.05$). The leaf angle ($34.92^{\circ} \pm 1.15^{\circ}$), light saturation point ($(954.89 \pm 27.86) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$), and light compensation point ($(29.45 \pm 1.02) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) at the upper canopy were significantly higher than those at the lower canopy (leaf angle: $16.66^{\circ} \pm 0.50^{\circ}$, light saturation point: $(520.74 \pm 15.47) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, and light compensation point: $(12.54 \pm 0.38) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; $P<0.05$). However, the leaf drip tip length was significantly shorter at the upper canopy position ($(4.26 \pm 0.15) \text{mm}$) than at the lower canopy position ($(7.18 \pm 0.22) \text{mm}$; $P<0.05$). (ii) There were significant correlations among leaf angle, leaf drip tip length, light saturation point, and light compensation point at different canopy positions ($P<0.05$), but the leaf drip tip length and leaf length/width ratio were only weakly correlated at the upper canopy leaves ($P<0.05$). (iii) Common slope ($P>0.05$) and isometric scaling existed among the leaf angle, light saturation point, and light compensation point at different canopy positions, but there was no common constant ($P<0.05$). These results indicated that the canopy position does not alter the trade-off strategy between light interception and leaf water shedding. The leaf drip tip length and inclination were mainly affected by the light saturation point and light compensation point.

leaf thickness, leaf length/width ratio, leaf drip tip length, leaf angle, light compensation point, light saturation point, allometric relationship

doi: [10.1360/SSV-2020-0218](https://doi.org/10.1360/SSV-2020-0218)