

高卫龙, 游成铭, 王华, 王冕之, 李晗, 徐振锋, 谭波. 都江堰灵岩山3种人工林优势物种叶片的有机组分特征[J]. 应用与环境生物学报, 2021, 27 (1): 15-22

Gao WL, You CM, Wang H, Wang MZ, Li H, Xu ZF, Tan B. Characteristics of organic components in the leaves of dominant species in three plantations in Lingyan Mountain of Dujiangyan [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2021, 27 (1): 15-22

都江堰灵岩山3种人工林优势物种叶片的有机组分特征

高卫龙 游成铭 王华 王冕之 李晗 徐振锋 谭波✉

四川农业大学生态林业研究所, 长江上游林业生态工程四川省重点实验室, 长江上游森林资源保育与生态安全国家林业和草原局重点实验室, 水土保持与荒漠化防治省级重点实验室 成都 611130

摘要 叶片的有机组分特征不仅是植物光合产物分配策略和养分回收的重要参数, 而且是衡量凋落叶分解难易程度的重要指标. 为探究不同植物群落叶片间有机组分的差异, 以华西雨屏区人工林的优势乔、灌、草植物作为对象, 收集其成熟叶及凋落叶, 研究其水溶性组分 (water soluble component, WSC)、有机溶性组分 (organic solvent soluble component, OSC)、酸溶性组分 (acid-soluble extractive, ASE) 和酸不溶性组分 (acid-insoluble residue, AIR) 含量特征. 结果显示: 植物叶片整体的WSC、OSC、ASE和AIR的平均相对含量分别为25.05%、6.56%、34.30%和35.05%, 表现为AIR > ASE > WSC > OSC. 成熟叶和凋落叶同种组分的相对含量存在差异, 成熟叶中ASE的相对含量 (36.34%) 最高, 凋落叶中AIR含量 (39.63%) 最高. 乔、灌、草层植物成熟叶的WSC、OSC、ASE的相对含量高于凋落叶, 而AIR的相对含量低于凋落叶, 其中WSC的相对含量在成熟叶和凋落叶间差异显著. 不同植物功能群的同一组分间存在差异, 木本植物WSC、ASE的相对含量低于草本植物, 而OSC、AIR的相对含量高于草本植物. 因此, 植物叶片的有机组分特征不仅受到叶类型的影响, 也受到不同植物功能群的影响; 结果可为理解亚热带人工林植物的养分利用效率和凋落叶分解机制提供重要理论依据. (图5 表1 参50)

关键词 人工林; 植物功能群; 成熟叶; 凋落叶; 有机组分

Characteristics of organic components in the leaves of dominant species in three plantations in Lingyan Mountain of Dujiangyan

GAO Weilong, YOU Chengming, WANG Hua, WANG Mianzhi, LI Han, XU Zhenfeng & TAN Bo✉

Forestry Ecological Engineering in the Upper Reaches of the Yangtze River Key Laboratory of Sichuan Province & National Forestry and Grassland Administration Key Laboratory of Forest Resources Conservation and Ecological Security in the Upper Reaches of the Yangtze River & Soil and Water Conservation and Desertification Control Key Laboratory of Sichuan Province, Institute of Ecology & Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

Abstract The characteristics of organic components in leaves are not only important parameters for the allocation strategy of photosynthetic products and nutrient absorption in plants, but are also important indicators for measuring the difficulty of litter decomposition. We selected the leaves of dominant trees, shrubs, and herbs from the plantations to explore the characteristics of organic components in the leaves of different plant functional groups in the Rainy Area of West China. The mature leaves and senesced leaves of the plants were sampled to analyze the relative contents of water-soluble components (WSC), organic solvent soluble component (OSC), acid-soluble extractive (ASE), and acid-insoluble residue (AIR). The results showed that the relative contents of WSC, OSC, ASE, and AIR in the plant leaves were 25.05%, 6.56%, 34.30% and 35.05%, respectively, and the order ranked as AIR > ASE > WSC > OSC. There were differences in the relative contents of the same component between mature leaves and senesced leaves. The highest relative content of ASE (36.34%) was observed in the mature leaves, while the highest relative content of AIR (39.63%) was observed in senesced leaves. In trees, shrubs, and herbs, the relative contents of WSC, OSC, and ASE in mature leaves were higher than those in senesced leaves, but the opposite situation was observed for the relative contents of AIR. Meanwhile, the relative content of WSC was significantly different between mature leaves and senesced leaves. Additionally, there were differences among the components of different plant functional groups. The relative contents of WSC and ASE in

收稿日期 Received: 2020-02-05 接受日期 Accepted: 2020-04-03

国家自然科学基金项目 (31870602, 31901295, 31700542)、四川省重大科技专项 (2018SZDZX0030) 和四川农业大学科研兴趣培养项目 (2019267) 资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (31870602, 31901295 and 31700542), the Special Fund for Key Science and Technology Program of Sichuan Province (2018SZDZX0030), and the Research Interest Training Project of Sichuan Agricultural University (2019267)

✉通讯作者 Corresponding author (E-mail: bobotan1984@163.com)

woody plants were lower than those in herbs, while the opposite results were observed in the relative contents of OSC and AIR. These results suggest that the characteristics of organic components in plant leaves are affected not only by leaf type, but also by plant functional groups. This finding can provide an important theoretical basis for understanding the nutrient use efficiency and litter decomposition mechanism of subtropical plantation plants.

Keywords plantation; plant functional group; mature leaf; senesced leaf; organic component

植物的有机组分主要由水溶性组分 (water soluble component, WSC)、有机溶性组分 (organic solvent soluble component, OSC)、酸溶性组分 (acid-soluble extractive, ASE) 和酸不溶性组分 (acid-insoluble residue, AIR) 组成。植物的成熟叶片是植物进行光合作用的场所, 其光合作用的产物是植物有机化学组分的重要组成部分, 如结构性组分 ASE 和 AIR 中木质素、纤维素和半纤维素等微生物难分解物质^[1-3]; WSC 中的碳水化合物及其与氮 (N)、磷 (P) 等元素的结合产物等^[4]。因此, 植物光合产物分配和转化策略对叶片化学组分有着显著影响^[5]。其次, 前人研究表明, 植物凋落叶的不同化学组分的相对比例会对凋落叶的分解造成显著影响^[6-10]。例如, 易分解的 WSC 和 OSC 主要在凋落物分解的前期释放, 而难分解的 ASE 和 AIR 主要在后期分解^[11]。此外, 成熟叶和凋落叶间的组分差异反映了植物叶片衰老过程中营养物质转移回收与利用效率^[12]。因此, 研究植物成熟叶和凋落叶的有机组分差异不仅可以了解植物叶片光合产物的分配策略、养分利用效率, 也可以量化凋落叶的分解难易程度。

目前国内外学者探讨了植物凋落物的叶、枝、花、果实和根等有机组分在不同时间、空间下的动态变化特征。例如, 研究了物候期^[13]、雪被覆盖^[14-15]、溪流^[16]和氮添加^[17-18]等对森林植物凋落物有机化学组分的影响, 从而发现森林植物凋落物有机组分具有明显的物候特征, 并且其释放受到气候及环境因子的调控。然而, 目前关于植物成熟叶片的有机组分特征还缺乏必要的探讨。其次, 以往的研究主要集中于对乔木和灌木植物有机组分的分析, 而对草本植物有机组分的研究关注较少。草本植物与木本植物的生命周期和环境应对策略有所差异, 一般而言, 草本植物的寿命较短, 在垂直空间上受到的光照较少^[19], 其对光照等环境条件变化的响应更为敏感^[20], 并且对光合养分的利用效率更高^[21]。因此, 木本植物和草本植物在形态、适应能力和养分利用效率上的差异可能使其叶片中的有机化学组成存在一定差异。然而, 森林生态系统是一个有机的整体, 林下的草本植物对其能量流动和物质循环过程均具有重要的作用^[22]。因此, 研究森林生态系统乔、灌、草层植物叶片之间的有机组分差异, 可为森林生态系统的保护及可持续经营管理提供重要科学依据。

华西雨屏区地处我国中亚热带季风气候区, 是四川盆地和青藏高原的过渡带^[23]。该地区雨水充足, 气候湿润, 地形起伏大, 当地人为干扰严重, 使得该地形成了物种丰富且乔、灌、草群落分层明显的桢楠-喜树人工混交林、麻栎-喜树人工混交林、多树种组成的人工混交林等^[17], 是研究人工林乔、灌、草植物叶片有机组分分配特征的理想场所。因此, 我们以华西雨屏区都江堰灵岩山3种人工林的优势植物为研究对象, 收集其成熟叶和凋落叶, 探究不同功能群及叶片类型间的 WSC、OSC、ASE 和 AIR 的分配特征。拟解决以下问题: (1) 该地区优势植物叶 WSC、OSC、ASE 和 AIR 的分配特征? (2) 成熟叶和凋落叶的同种组分的相对含量是否存在差异? (3) 不同功能群植物的同种组分间相对含量间是否存在差异? 通过探讨分析以上科学问题, 为进一步了解森林生态系统的物质循环和能量流动过程提供重要的理论依据。

1 材料与方法

1.1 样地概况

研究区位于四川省都江堰灵岩山四川农业大学华西雨屏区生态环境监测站 (103°34', 31°01', 海拔 896-1 320 m), 是成都平原向青藏高原的过渡带。该地区属于中亚热带季风型气候, 雨水充足, 气候湿润, 全年平均降水量为 1 243 mm, 年平均相对湿度 83%。年最高气温出现在 7 月, 31.6 °C; 年最低气温出现在 1 月, -1.4 °C。当地土壤类型为发育在砂岩上的黄壤。研究地区的植物种类丰富, 乔、灌、草功能群分层明显。主要群落优势物种: (1) 乔木: 桢楠 (*Phoebe zhennan*)、黑壳楠 (*Lindera megaphylla*)、柳杉 (*Cryptomeria fortunei*)、杉木 (*Cunninghamia lanceolata*)、喜树 (*Camptotheca acuminata*)、枫杨 (*Pterocarya stenoptera*)、柏木 (*Cupressus funebris*)、峨眉含笑 (*Michelia wilsonii*) 等; (2) 灌木: 高粱泡 (*Rubus lambertianus*)、寒莓 (*Rubus buergeri*)、悬钩子 (*Rosa rubus*)、山茶 (*Camellia japonica*)、紫麻 (*Oreocnide frutescens*) 等; (3) 草本: 水花生 (*Alternanthera philoxeroides*)、土牛膝 (*Achyranthes aspera*)、鸢尾 (*Iris tectorum*) 等^[13]。

1.2 样地设置与样品采集

选取该地区具有代表性的桢楠-喜树人工混交林、麻栎-喜树人工混交林、多树种人工混交林为研究对象, 选取相似的坡度、坡向、海拔等林分条件, 分别在 3 种人工林中设置 3 个 20 m × 20 m 的样方。在每个样方内分别选取有代表性的 3 个 1 m × 1 m 的样方采取草本样品。根据样地所在研究地区的气候特点, 在 2018 年的生长季节末期, 即 10 月份左右, 开始采集优势乔木层植物的成熟叶与凋落叶; 在 10 月中旬采集林下优势灌木和草本的成熟叶, 11 月份采集选取植物的新鲜凋落叶片。采集的优势乔木 8 种为桢楠、黑壳楠、柳杉、杉木、喜树、枫杨、柏木、峨眉含笑; 其中, 由于喜树、枫杨、峨眉含笑整体树干过于高大, 未采集到其相应成熟叶。优势灌木 5 种: 高粱泡、寒莓、悬钩子、山茶、紫麻。优势草本 3 种: 水花生、土牛膝、鸢尾。

优势乔木层和灌木层植物成熟叶与凋落叶的采集: 在 3 种人工混交林设置的每个样方内, 分别选择优势乔木和灌木树种植物各 3 株, 在每棵优势木的树冠部位自正北方向起按顺时针方向, 用高枝剪采取生长良好且无病虫害的成熟叶片, 每种树种成熟叶采集 200 g 左右。此外, 在每个样方内的相应树种上采集泛黄的衰老叶片或地面上新鲜的凋落叶片, 同样每种树种凋落叶片采集 200 g 左右。每次采集完成后, 将采集好的叶片按照不同物种及叶片类型放入相应编号的信封袋, 带回实验室进行处理。

林下优势草本层植物成熟叶片和凋落叶片的采集: 在每个样方中选取目标草本 10-20 株, 用刈割法采集草本植物的健康且生长良好无病虫害的成熟叶片, 每种草本植物的成熟叶片采集 200 g 左右。草本植物的凋落叶片每周采集一次, 直到采集完成, 同样每个样方中每种植物采集 200 g 左右。每次采集完成后, 将采集好的叶片放入带有编号的自封袋内, 带回实验室进行处理。

样品初步处理: 将样品在105 ℃下杀青2 h后放入65 ℃恒温烘箱中烘干至恒重, 然后进行研磨, 过100目筛后再次按照物种、叶片类型装袋备用。

1.3 分析测试

1.3.1 有机溶性组分 (OSC) 相对含量测定 称取1.00 g (m_0) 干样放入折叠好的干燥滤纸套中, 包扎密闭后放入烘箱于105 ℃下烘干3 h后进行称重 (m_1)。将8个滤纸套为一组放入索氏提取管中, 然后加入150 mL三氯甲烷作为提取剂, 在80 ℃下进行提取至试管中溶剂由绿色变为无色, 之后将样品放置在65 ℃恒温烘箱中烘至恒量并称重 (m_2)^[13, 24]。

1.3.2 水溶性组分 (WSC) 相对含量测定 打开已烘至恒重的干燥滤纸套, 利用热蒸馏水将其中的样品淋洗至150 mL锥形瓶中, 并向其中加入50 mL热蒸馏水, 在80 ℃下沸水浴30 min, 其间摇荡1-2次, 以保证瓶内样品受热均匀, 再将所有样液转移至已称重的砂芯漏斗 (G) 中进行抽滤, 于105 ℃烘箱中烘干残渣并称重 (m_3)^[13, 25]。

1.3.3 酸溶性组分 (ASE) 及酸不溶性组分 (AIR) 相对含量测定 样品经水溶性和有机溶性组分测定之后, 向漏斗中加入40 mL 72%硫酸, 搅拌样品使其与硫酸充分接触后继续提取并过夜, 随后用热蒸馏水反复洗涤样品并经已称重的砂芯漏斗抽滤至滤液无色, 于105 ℃干燥并称重 (m_4)。所测指标进行3次平行测定, 结果取平均值^[13, 26]。

1.4 数据处理和统计分析

1.4.1 组分含量计算

有机溶性组分OSC相对含量 = $(m_1 - m_2) / m_0 \times 100\%$ ^[13, 24]

水溶性组分WSC相对含量 = $[m_0 - (m_1 - m_2) - (m_4 - G)] / m_0 \times 100\%$ ^[13, 25]

酸溶性组分ASE相对含量 = $(m_3 - m_4) / m_0 \times 100\%$ ^[13, 26]

酸不溶性组分AIR相对含量 = $(m_4 - G) / m_0 \times 100\%$ ^[13, 26]

式中, m_0 为样品质量, m_1 为样品和滤纸套质量, m_2 为索氏提取后样品和纸包质量, m_3 为水溶烘干后样品加漏斗质量, m_4 为酸溶烘干后样品加漏斗质量; G 代表沙芯漏斗质量。式中所有质量均为干重。

1.4.2 数据分析 采用SPSS 25软件进行分析数据。采用描述统计分析4种组分的正态分布; 使用双因素方差分析法 (two-way ANOVA) 分析不同功能群和不同叶类型对组分相对含量的影响; 利用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 分析功能群对组分相对含量的影响; 用独立样本 t 检验法分析成熟叶和凋落叶的组分间差异。采用Origin 2018软件作图; 图中数据均为平均值 (Mean) $\pm$ 标准误差 (SE)。

2 结果与分析

2.1 WSC、OSC、ASE、AIR组分在叶中的分配特征

优势植物叶中WSC、OSC、ASE和AIR组分的相对含量符合正态分布 (图1)。植物叶片WSC、OSC、ASE和AIR的相对含量的数值区间分别为13.13%-39.03%、1.09%-28.19%、13.90%-49.05%和11.12%-60.81%; 平均值分别为25.05%、6.56%、34.30%和35.05%, 变异系数分别为0.283 4、0.795 7、0.243 4和0.312 9; 并且植物叶片各组分相对含量整

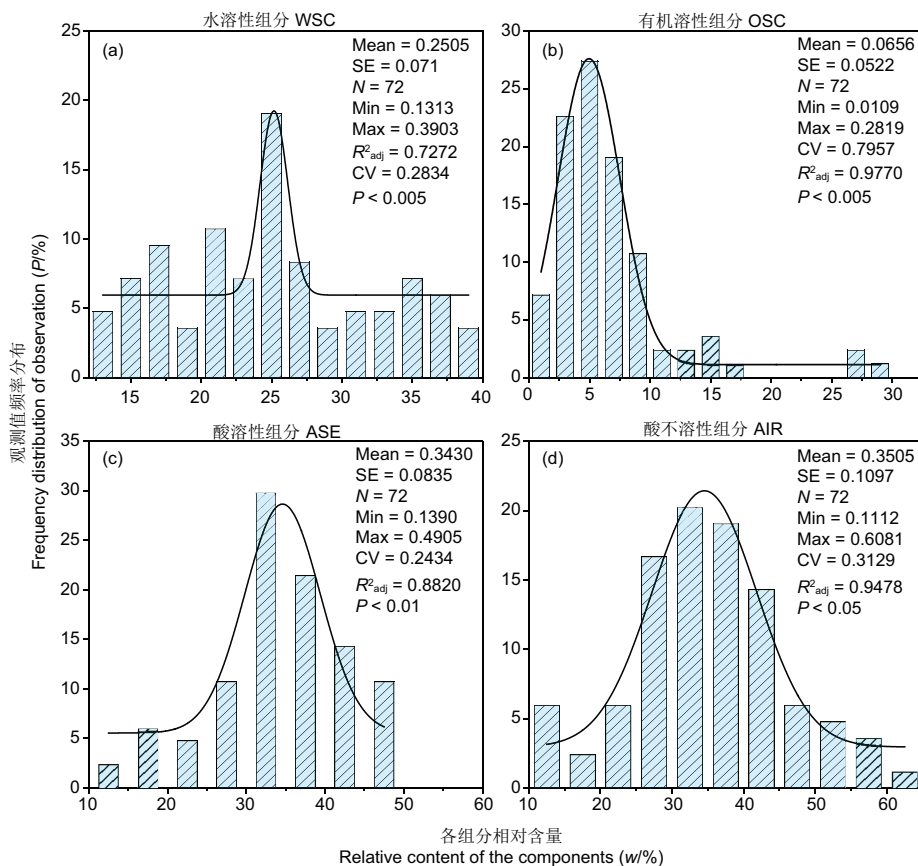


图1 优势物种叶片中水溶性组分、有机溶性组分、酸溶性组分和酸不溶性组分的正态分布。Mean: 平均数; SE: 标准误差; Min: 最小值; Max: 最大值; N: 样本容量; CV: 变异系数; R^2 : 决定系数。* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 。

Fig. 1 Normal distribution of the water soluble component (WSC), organic solvent soluble component (OSC), acid-soluble extractive (ASE), acid-insoluble residue (AIR) in dominant species leaves. SE: Standard error; Min: Minimum; Max: Maximum; N: Sample size; CV: Coefficient of variation; R^2 : Determination coefficient. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

表现为 $AIR > ASE > WSC > OSC$ 。双因素方差分析表明,功能群对植物叶片的WSC、OSC、ASE和AIR组分的相对含量有显著影响;叶片类型对植物的WSC、OSC和AIR组分的相对含量影响显著;功能群和叶片类型对WSC、AIR组分相对含量的交互作用影响显著(表1)。

表1 植物功能群(FG)、叶片类型(LT)对水溶性组分、有机溶性组分、酸溶性组分和酸不溶性组分相对含量影响的双因素方差分析结果

Table 1 Two-way results ANOVA of responses of the water soluble component (WSC), organic solvent soluble component (OSC), acid-soluble extractive (ASE), acid-insoluble residue (AIR) relative content in leaves of plant functional group (FG) and leaf type (LT)

组分 Component	水溶性组分 WSC	有机溶性组分 OSC	酸溶性组分 ASE	酸不溶性组分 AIR
FG	46.81***	5.70**	4.35*	18.12***
LT	29.75***	9.55**	3.25	28.01***
FG × LT	10.90***	1.06	1.71	10.13***

*** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$.

2.2 成熟叶与凋落叶4种组分相对含量特征

优势植物不同类型叶片的WSC、OSC、ASE和AIR的相

对含量间存在显著差异(图2)。在成熟叶和凋落叶中,结构性组分ASE和AIR的相对含量均高于易分解的组分OSC和WSC。其中,ASE的相对含量(36.34%)在成熟叶中最高,AIR的相对含量(39.63%)在凋落叶中最高,而OSC的相对含量均在成熟叶和凋落叶最低。将成熟叶和凋落叶各组分的相对含量进行比较,其中成熟叶/凋落叶的WSC、OSC和ASE比值大于1,表明成熟叶的WSC、OSC和ASE相对含量大于凋落叶;成熟叶/凋落叶的AIR比值小于1,表明成熟叶的AIR相对含量低于凋落叶。此外,同种植物功能群的WSC、OSC、ASE和AIR的相对含量在成熟叶和凋落叶间也有所不同(图3)。在植物功能群中,乔木层植物的成熟叶WSC、OSC和ASE的相对含量高于凋落叶,AIR的相对含量低于凋落叶。然而,灌木层和草本层植物的成熟叶片WSC的相对含量显著高于凋落叶,而其他组分在成熟叶和凋落叶则无显著差异。

2.3 不同植物功能群组分相对含量特征

乔木、灌木和草本3个植物功能群叶片的WSC、OSC、ASE和AIR的相对含量差异显著(图4)。植物叶片OSC和AIR的相对含量表现为乔木>灌木>草本;而WSC和ASE则相反,表现为乔木<灌木<草本。此外,同种类型叶片的组分在

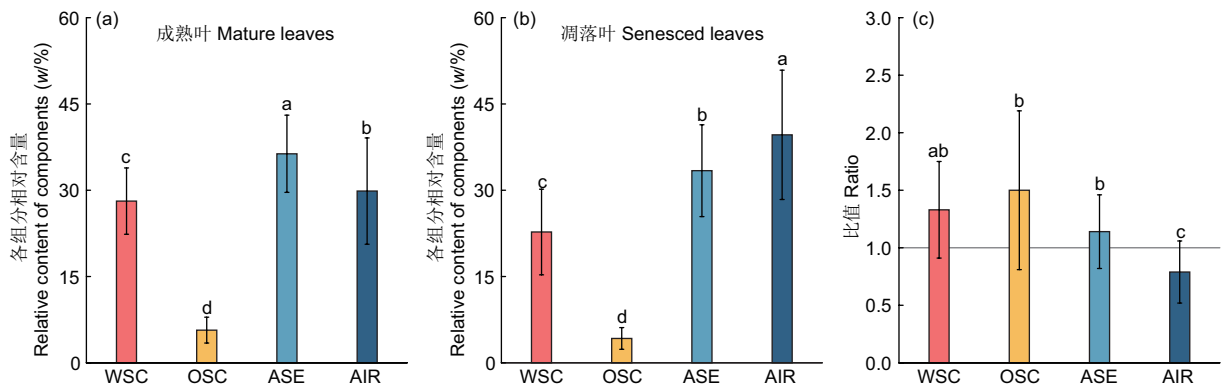


图2 成熟叶和凋落叶中水溶性组分(WSC)、有机溶性组分(OSC)、酸溶性组分(ASE)和酸不溶性组分(AIR)相对含量的分配特征及两者间不同组分的比值。比值=成熟叶组分/凋落叶组分。不同小写字母表示同种叶内不同组分含量差异显著($P < 0.05$)。

Fig. 2 Distribution characteristics of the water soluble component (WSC), organic solvent soluble component (OSC), acid-soluble extractive (ASE), acid-insoluble residue (AIR) relative contents in mature leaves and senesced leaves, and the ratio of different components between mature leaves and senesced leaves. Ratio = Mature leaves component / senesced leaves component. Different lowercase letters indicate significance differences in relative contents of the components between mature leaves and senesced leaves ($P < 0.05$).

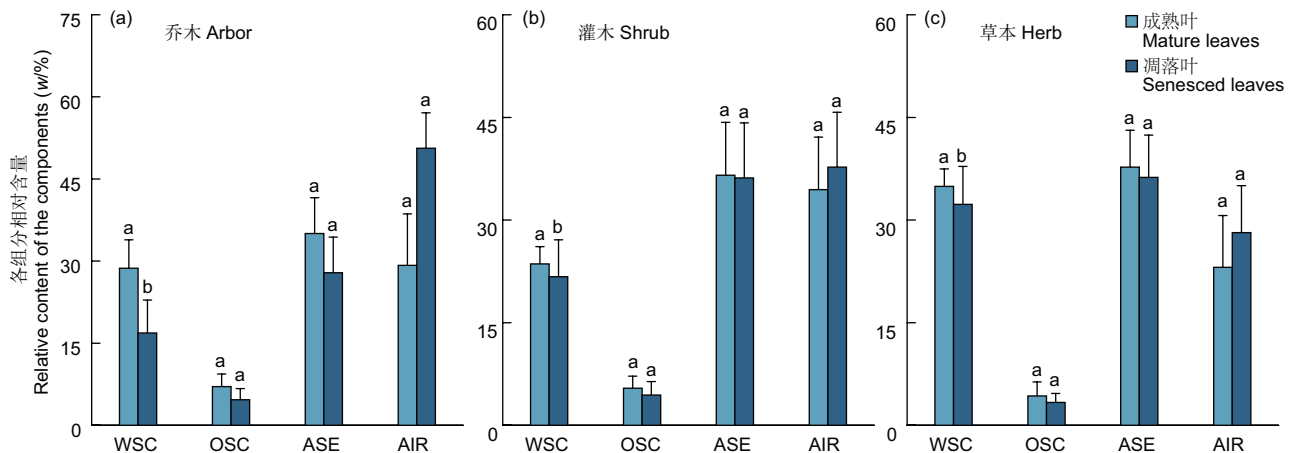


图3 同一植物功能群中成熟叶与凋落叶水溶性组分(WSC)、有机溶性组分(OSC)、酸溶性组分(ASE)和酸不溶性组分(AIR)相对含量特征。不同小写字母表示同种植物功能群中成熟叶和凋落叶组分相对含量存在显著差异($P < 0.05$)。

Fig. 3 Characteristics of the water soluble component (WSC), organic solvent soluble component (OSC), acid-soluble extractive (ASE), acid-insoluble residue (AIR) relative contents in the same plant functional groups of mature leaves and senesced leaves. Different lowercase letters indicate significance differences in relative contents of the components among the same plant functional groups in the mature leaves and senesced leaves ($P < 0.05$).

不同植物功能群间也存在显著差异(图5)。在成熟叶中,乔木OSC和AIR的相对含量显著高于灌木和草本。草本WSC的相对含量显著高于乔木和灌木,而乔木ASE的相对含量显著低于草本和灌木。在凋落叶中,ASE的相对含量在乔木、灌木和草本之间无显著差异;WSC的相对含量表现为灌木<乔木<草本,而AIR的相对含量则表现为灌木>>乔木>草本;OSC的相对含量与成熟叶中表现一致。综上所述,木本植物成熟叶片和凋落叶的WSC和ASE的相对含量均低于草本植物,而其OSC和AIR的相对含量均高于草本植物。

3 讨论

3.1 亚热带典型人工林优势植物叶的有机组分分配

本研究发现华西雨屏区典型人工林森林生态系统的优势植物叶片中WSC、OSC、ASE和AIR组分相对含量分配符合正态分布,并表现为AIR > ASE > WSC > OSC。这与何聪等在华西雨屏区的研究结果^[13]一致,即叶片中以结构性组分AIR和ASE为主。这可能是因为植物细胞光合作用的产物70%储存在植物的细胞壁中,而细胞壁含有较多的纤维素、半纤维素

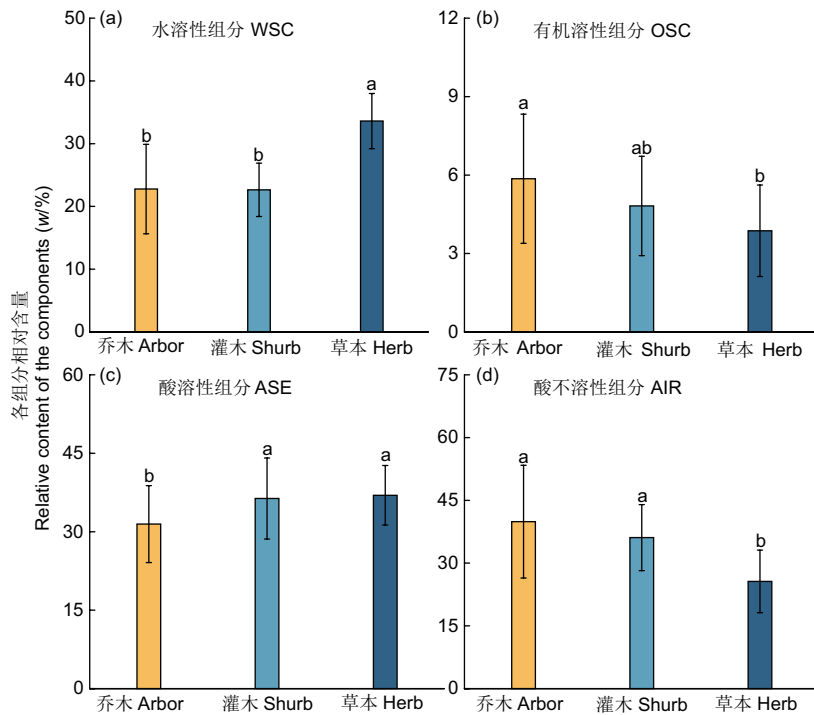


图4 不同植物功能群水溶性组分、有机溶剂性组分、酸溶性组分和酸不溶性组分相对含量特征。不同小写字母表示不同功能群组分相对含量存在显著差异 ($P < 0.05$)。

Fig. 4 Characteristics of the water soluble component (WSC), organic solvent soluble component (OSC), acid-soluble extractive (ASE), acid-insoluble residue (AIR) relative contents in different plant functional groups. Different lowercase letters indicate significance differences in relative contents of the components among different plant functional groups ($P < 0.05$).

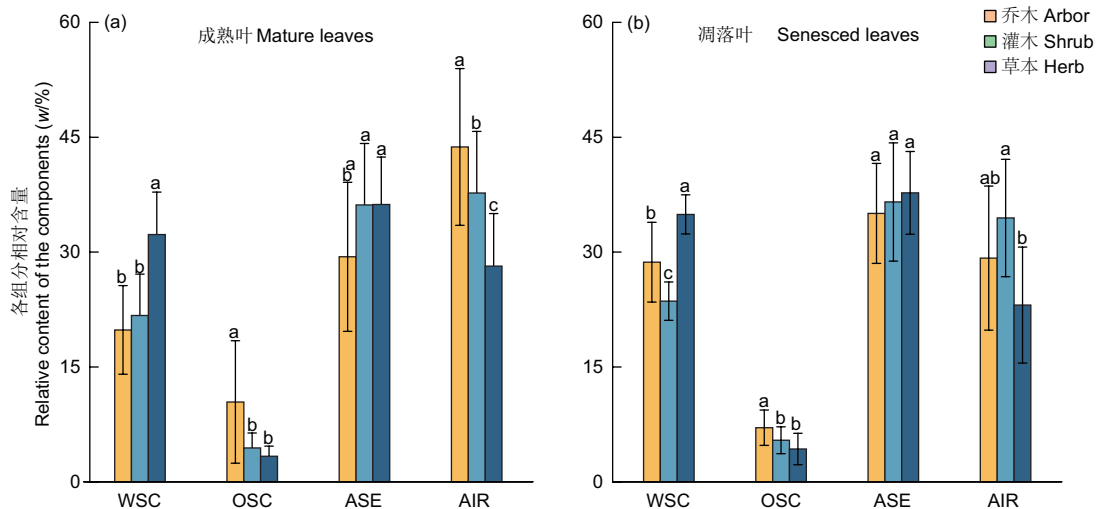


图5 不同植物功能群同种叶水溶性组分(WSC)、有机溶剂性组分(OSC)、酸溶性组分(ASE)和酸不溶性组分(AIR)相对含量的特征。不同小写字母表示同种叶中不同植物功能群组分相对含量存在显著差异 ($P < 0.05$)。

Fig. 5 Characteristics of the water soluble component (WSC), organic solvent soluble component (OSC), acid-soluble extractive (ASE), acid-insoluble residue (AIR) relative contents in the same leaves of different plant functional groups. Different lowercase letters indicate significance differences in relative contents of the components among different plant functional groups in the same leaves ($P < 0.05$).

和木质素等成分^[27-30],使得ASE和AIR组分的含量相对较高。而叶片中的单宁和脂肪等脂溶性物质较少,导致其OSC组分含量相对较低^[31]。也可能是因为结构性组分是组成植物细胞壁的成分,不易在植物体内流动;而WSC和OSC组分移动较快,利于植物的利用和消耗^[32-33]。

3.2 成熟叶与凋落叶的同种组分间相对含量

成熟叶和凋落叶各组分的相对含量有所不同。首先,凋落叶中表现出更高的AIR含量,而成熟叶中有更高的ASE含量。凋落叶各组分的分配与何聪、李晗等人的结果^[13-15]一致。这可能是叶片生长过程中木质素的沉积和叶片凋落时纤维素、半纤维素的分解^[34-39]导致的。其次,成熟叶WSC的相对含量显著高于凋落叶。原因可能是,在植物生长过程中,成熟叶片通过光合作用产生大量的非结构性碳水化合物^[31-32],同时植物叶片在凋落前会发生养分重吸收,小分子N、P化合物更容易被植物重新吸收和利用^[12, 21]。此外,叶片凋落后受到雨水的淋溶作用,造成凋落叶片WSC大量的流失^[3, 40-41],也可能导致WSC在成熟叶和凋落叶间差异显著。这些结果表明华西雨屏区典型人工林生态系统中不同植物功能群间的成熟叶和凋落叶有机组分的分配特征基本保持一致,有利于深刻认识植物物质循环的机制。

3.3 不同功能群同种组分间相对含量

不同植物功能群组分的相对含量差异显著。木本植物WSC的相对含量显著低于草本,这一实验结果与周广胜、陈亚军等人对光合产物分配的研究结论^[5, 42-43]类似。主要原因可能是林下草本植物的光合效率高于木本植物,导致其光合作用产生的非结构性碳水化合物在叶片中的比例更高^[21]。其次,强光照促进植物生长,植物将更多的可溶性N、P化合物和非结构性碳水化合物向根和茎分配,转化成结构性物质;而弱光照促使植物为提高光合效率,将更多的碳水化合物和养分

向叶片分配^[44],使得其叶片中光合产物的比例更高。木本植物OSC的相对含量高于草本,这是因为乔木优势种中的柏木和柳杉富含树脂、柏油和挥发性油等^[45]。同时部分木本植物在生长过程中其叶片外部通常存在一定的蜡质保护其避免高强度光照的危害^[46]。木本植物AIR的相对含量高于草本,ASE相对含量低于草本,这与杨林在川西高山林的实验结果^[47]相似。这可能是由于处在弱光环境下的草本植物通过增大叶片面积降低叶片厚度和表皮细胞壁厚度等来提高光合效率^[46],次生细胞壁不发达,细胞壁中纤维素与半纤维素的含量更高^[27]。同时,处在强光照下的木本植物叶脉组织更加发达,叶脉密度更大^[48],而叶脉中的维管束含有大量的木质素,可能造成木本植物AIR的相对含量高于草本植物。这些结果表明森林生态系统的微环境(如光照)对乔木层、灌木层、草本层植物叶片有机化学组分有调控作用。

4 结论

华西雨屏区典型人工林优势植物叶中WSC、OSC、ASE和AIR组分的相对含量表现为AIR > ASE > WSC > OSC,与其他亚热带地区研究结果相同。成熟叶和凋落叶组分分配存在差异,成熟叶中ASE相对含量最高,而凋落叶的AIR相对含量最高,成熟叶WSC的相对含量显著高于凋落叶。其次,不同植物功能群的同组分间存在差异,木本植物WSC、ASE的相对含量低于草本植物,而OSC、AIR的相对含量高于草本植物。这些结果表明,植物叶片的有机组分特征受到叶类型和植物功能群的影响,可为研究亚热带人工林不同功能群植物的光合产物分配、凋落物分解以及养分利用效率机制提供重要的科学依据。

参考文献 [References]

- Lemma B, Nilsson L, Kleja DB, Olsson M, Knicker H. Decomposition and substrate quality of leaf litters and fine roots from three exotic plantations and a native forest in the southwestern highlands of Ethiopia [J]. *Soil Biol Biochem*, 2007, **39** (9): 2317-2328
- Bengtsson F, Rydin H, Hájek T. Biochemical determinants of litter quality in 15 species of *Sphagnum* [J]. *Plant Soil*, 2018, **425** (1-2): 161-176
- Preston CM, Nault JR, Trofymow JA. Chemical changes during 6 years of decomposition of 11 litters in some Canadian forest sites. Part 1. Elemental composition, tannins, phenolics, and proximate fractions [J]. *Ecosystems*, 2009, **12** (7): 1053-1077
- 代静玉, 秦淑平, 周江敏. 水杉凋落物分解过程中溶解性有机质的分组组成变化[J]. 生态环境, 2004 **13** (2): 207-210 [Dai JY, Qin SP, Zhou JM. Dynamic changes of DOM fractions during the decaying process of *Metasequoia glyptostroboides* litter [J]. *Ecol Environ*, 2004 **13** (2): 207-210]
- 平晓燕, 周广胜, 孙敬松. 植物光合产物分配及其影响因子研究进展[J]. 植物生态学报, 2010, **34** (1): 100-111 [Ping XY, Zhou GS, Sun JS. Advances in the study of photosynthate allocation and its controls [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, **34** (1): 100-111]
- 毕京东, 李玉霖, 宁志英, 赵学勇. 科尔沁沙地优势植物叶凋落物分解及碳矿化——凋落物质量的影响[J]. 中国沙漠, 2016, **36** (1): 85-92 [Bi JD, Li YL, Ning ZY, Zhao XY. Carbon mineralization and decomposition of litter from dominant plants in the Horqin sandy land: effects litter quality [J]. *J Desert Res*, 2016, **36** (1): 85-92]
- Cornelissen JHC, Perez HN, Diaz S, Grime JP, Marzano B, Cabido M, Vendramini F, Cerabol B. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents [J]. *New Phytol*, 1999, **143** (1): 191-200
- 葛晓改, 肖文发, 曾立雄, 黄志霖, 付甜, 封晓辉. 不同林龄马尾松凋落物基质质量与土壤养分的关系[J]. 生态学报, 2012, **32** (3): 852-862 [Ge XG, Xiao WF, Zeng LX, Huang ZL, Fu T, Feng XH. Relationships between litter substrate quality and soil nutrients in different-aged *Pinus massoniana* stands [J]. *Acta Ecol Sin*, 2012, **32** (3): 852-862]
- 曾锋, 邱治军, 许秀玉. 森林凋落物分解研究进展[J]. 生态环境学报, 2010, **19** (1): 239-243 [Zeng F, Qiu ZJ, Xu XY. Review on forest litter decomposition [J]. *Ecol Environ*, 2010, **19** (1): 239-243]
- 黄锦学, 黄李梅, 林智超, 陈光水. 中国森林凋落物分解速率影响因素分析[J]. 亚热带资源与环境学报, 2010, **5** (3): 56-63 [Huang JX, Huang LM, Lin ZC, Chen GS. Controlling factors of litter

- decomposition rate in China's forests [J]. *J Subtrop Resour Environ*, 2010, **5** (3): 56-63]
- 11 Berg B, McClaugherty C. Plant Litter: Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration [M]. Berlin: Springer, 2014
- 12 吕中诚, 康文星, 黄志宏, 赵仲辉, 邓湘雯. 不同林龄杉木组织迁移养分的再利用[J]. 植物生态学报, 2019, **43** (5): 458-470 [Lu ZC, Kang WX, Huang ZH, Zhao ZH, Deng XW. Reuse of retranslocated nutrients in tissues of Chinese fir in plantations of different ages [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2019, **43** (5): 458-470]
- 13 何聪, 任颖, 麦淑媛, 袁吉, 游成铭, 王旭熙, 吴福忠. 华西雨屏区几种乡土树种不同物候关键时期凋落物的有机组分特征[J]. 应用与生态学报, 2019, **25** (1): 9-15 [He C, Ren Y, Mai SY, Yuan J, You CM, Wang XX, Wu FZ. Characteristics of organic components in litter of several native trees at different phenological stages in the Rainy Area of West China [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2019, **25** (1): 9-15]
- 14 李晗, 吴福忠, 杨万勤, 徐李亚, 倪祥银, 何洁, 常晨晖. 不同厚度雪被对高山森林6种凋落物分解过程中酸溶性和酸不溶性组分的影响[J]. 生态学报, 2015, **35** (14): 4687-4698 [Li H, Wu FZ, Yang WQ, Xu LY, Ni XY, He J, Chang CH. Effects of snow cover on acid-soluble extractive and acid-insoluble residue during foliar litter decomposition in the alpine forest [J]. *Acta Ecol Sin*, 2015, **35** (14): 4687-4698]
- 15 徐李亚, 杨万勤, 李晗, 倪祥银, 何洁, 吴福忠. 雪被覆盖对高山森林凋落物分解过程中水溶性和有机溶性组分含量的影响[J]. 应用生态学报, 2014, **25** (11): 3067-3075 [Xu LY, Yang WQ, Li H, Ni XY, He J, Wu FZ. Effects of snow cover on water soluble and organic solvent soluble components during foliar litter decomposition in an alpine forest [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2014, **25** (11): 3067-3075]
- 16 刘博文, 张丽, 吴福忠, 倪祥银, 徐振锋, 谭波, 岳楷. 高寒森林不同生境凋落叶分解过程中水溶性组分动态特征[J]. 生态学报, 2020, **39** (4): 1130-1140 [2020-01-30] [Liu BW, Zhang L, Wu FZ, Ni XY, Xu ZF, Tan B, Yue K. Dynamics of water-soluble matters during foliar litter decomposition under different habitats in an alpine forest [J]. *Chin J Ecol*, 2020, **39** (4): 1130-1140]
- 17 谌贤, 刘洋, 唐实玉, 杨帅, 陈亚梅, 杨林, 郑海峰, 李洪杰. 川西亚高山森林凋落物不同分解阶段基质质量特征[J]. 西北植物学报, 2017, **37** (3): 586-594 [Chen X, Liu Y, Tang SY, Yang S, Chen YM, Yang L, Zheng HF, Li HJ. Characteristics of substrate quality variation at different litter decomposition stages in subalpine forest of western Sichuan [J]. *Acta Bot Bor-Occid Sin*, 2017, **37** (3): 586-594]
- 18 Hendricks JJ, Aber JD, Hallett NRD. Nitrogen controls on fine root substrate quality in temperate forest ecosystems [J]. *Ecosystems*, 2000, **3** (1): 57-69
- 19 臧润国, 张志东. 热带森林植物功能群及其动态研究进展[J]. 生态学报, 2010 **30** (12): 205-212 [Zang RG, Zhang ZD. Plant functional groups and their dynamics in tropical forests: a review [J]. *Acta Ecol Sin*, 2010 **30** (12): 205-212]
- 20 陈丝露, 赵敏, 李贤伟, 范川, 肖宝茹. 柏木低效林不同改造模式优势草本植物多样性及其生态位[J]. 生态学报, 2018, **38** (1): 143-155 [Chen SL, Zhao M, Li XW, Fan C, Xiao BR. Study on plant diversity and niche characteristics of dominant herbaceous populations under different reconstruction patterns in low efficiency stands of *Cupressus funebris* [J]. *Acta Ecol Sin*, 2018, **38** (1): 143-155]
- 21 宋贺, 于鸿莹, 陈莹婷, 许振柱, 周广胜. 北京植物园不同功能型植物叶经济谱[J]. 应用生态学报, 2016, **27** (6): 1861-1869 [Song H, Yu HY, Chen YT, Xu ZZ, Zhou GS. Leaf economics spectrum among different plant functional types in Beijing Botanical Garden, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2016, **27** (6): 1861-1869]
- 22 Wardle NDA. Understory vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest [J]. *Front Ecol Environ*, 2005, **3** (8): 421-428
- 23 周世兴, 黄从德, 向元彬, 韩博涵, 肖永翔, 唐剑东. 模拟氮沉降对华西雨屏区天然常绿阔叶林凋落物木质素和纤维素降解的影响[J]. 应用生态学报, 2016, **27** (5): 1368-1374 [Zhou SX, Huang CD, Xiang YB, Han BH, Xiao YX, Tang JD. Effects of simulated nitrogen deposition on lignin and cellulose degradation of foliar litter in natural evergreen broadleaved forest in Rainy Area of Western China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2016, **27** (5): 1368-1374]
- 24 GB/T 2677.6-1994. 造纸原料有机溶剂抽出物含量的测定[S] [GB/T 2677.6-1994. Fibrous Raw Material-Determination of Solvent Extractives [S]]
- 25 GB/T 2677.4-1993. 造纸原料水抽出物含量测定[S] [GB/T 2677.4-1993. Fibrous Raw Material-Determination of Water Solubility [S]]
- 26 Hilli S, Stark S, Derome J. Carbon quality and stocks in organic horizons in boreal forest soils [J]. *Ecosystems*, 2008, **11** (2): 270-282
- 27 程曦, 郝怀庆, 彭励. 植物细胞壁中纤维素合成的研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2011, **19** (3): 283-290 [Chen X, Hao HQ, Peng L. Recent progresses on cellulose synthesis in cell wall of plants [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2011, **19** (3): 283-290]
- 28 宋东亮, 沈君辉, 李来庚. 高等植物细胞壁中纤维素的合成[J]. 植物生理学报, 2008, **44** (4): 791-796 [Song DL, Shen JH, Li LG. Cellulose synthesis in the cell walls of higher plants [J]. *J Plant Phys*, 2008, **44** (4): 791-796]
- 29 黄成, 李来庚. 植物细胞壁研究与生物质改造利用[J]. 科学通报, 2011, **19** (3): 283-290 [Huang C, Li LG. Understanding of plant cell wall biosynthesis for utilization of lignocellulosic biomass resources [J]. *Chin Sci Bull*, 2011, **19** (3): 283-290]
- 30 Pauly M, Keegstra K. Cell-wall carbohydrates and their modification as a resource for biofuels [J]. *Plant J*, 2008, **54** (4): 559-568
- 31 卢善发. 植物脂肪酸的生物合成与基因工程[J]. 植物学报, 2000, **17** (6): 481-491 [Lu SF. Biosynthesis and gene engineering of plant fatty acids [J]. *Chin Bull Bot*, 2000, **17** (6): 481-491]
- 32 潘庆民, 韩兴国, 白永飞, 杨景成. 植物非结构性贮藏碳水化合物的生理生态学研究进展[J]. 植物学通报, 2002, **19** (1): 30-38 [Pan QM, Han XG, Bai YF, Yang JC. Advances in physiology and ecology studies on stored non-structure carbohydrates in plants [J]. *Chin Bull Bot*, 2002, **19** (1): 30-38]
- 33 宋涛涛, 陈光水, 史顺增, 郭润泉, 郑欣, 熊德成, 陈望远, 陈廷廷. 土壤增温对杉木幼苗细根呼吸和非结构性碳的影响[J]. 应用生态学报, 2018, **29** (3): 705-712 [Song TT, Chen GS, Shi SZ, Guo RQ, Zheng X, Xiong DC, Chen WY, Chen TT. Effects of soil warming on specific respiration rate and non-structural carbohydrate concentration in fine roots of Chinese fir seedlings [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2018, **29** (3): 705-712]

- 34 Zhang HS, Zhou CJ. Signal transduction in leaf senescence [J]. *Plant Mol Biol*, 2013, **82** (6): 539-545
- 35 Schippers JHM, Schmidt R, Wagstaff C, Jing HC. Living to die and dying to live: the survival strategy behind leaf senescence [J]. *Plant Phys*, 2015, **169** (2): 914-930
- 36 Chrobok D, Law SR, Brouwer B, Lindén P, Ziolkowska A, Liebsch D, Narsai R, Szal B, Moritz T, Rouhier N, Whelan J, Gardeström P, Keech O. Dissecting the metabolic role of mitochondria during developmental leaf senescence [J]. *Plant Phys*, 2016, **172** (4): 2132-2153
- 37 Lin WF, Huang DM, Shi XM, Deng B, Ren YJ, Lin WX, Miao Y. H_2O_2 as a feedback signal on dual-located WHIRLY1 associates with leaf senescence in *Arabidopsis* [J]. *Cells*, 2019, **8** (12): 1585
- 38 Kim J, Kim JH, Lyu JI, Woo HR, Lim PO. New insights into the regulation of leaf senescence in *Arabidopsis* [J]. *J Exp Bot*, 2018, **69** (4): 787-799
- 39 Smith RA, Schuetz M, Roach M, Mansfield SD, Ellis B, Samuels L. Neighboring parenchyma cells contribute to *Arabidopsis* xylem lignification, while lignification of interfascicular fibers is cell autonomous [J]. *Plant Cell*, 2013, **25** (10): 3988-3999
- 40 武启骞, 吴福忠, 杨万勤, 徐振锋, 何伟, 何敏, 赵野逸, 朱剑霄. 季节性雪被对高山森林凋落物分解的影响[J]. 植物生态学报, 2013, **37** (4): 296-305 [Wu QQ, Wu FZ, Yang WQ, Xu ZF, He W, He M, Zhao YY, Zhu JX. Effect of seasonal snow cover on litter decomposition in alpine forest [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2013, **37** (4): 296-305]
- 41 康根丽, 杨玉盛, 司友涛, 刘嵩, 杨智杰. 马尾松与芒萁鲜叶及凋落物水溶性有机物的溶解特征和光谱学特征[J]. 热带亚热带植物学报, 2014, **22** (4): 357-366 [Kang GL, Yang YS, Si YT, Liu Z, Yang ZJ. Soluble and spectral characteristics of DOM in leaching solution from leaves and litter-fall of *Pinus massoniana* and *Dicranopteris dichotoma* [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2014, **22** (4): 357-366]
- 42 Kidombo SD, Dean TJ. Growth response of branches to variation in the intra- and interbranch supply of photosynthate [J]. *Trees*, 2018, **32** (5): 1291-1300
- 43 程建峰, 陈根云, 沈允钢. 神农架林区不同类型植物的叶片特征与光合性能研究[J]. 生态环境学报, 2010, **19** (1): 165-171 [Cheng JF, Chen GY, Shen YG. Leaves characteristics and photosynthetic capacities of various plants in Shennongjia National Nature Reserve [J]. *Ecol Environ*, 2010, **19** (1): 165-171]
- 44 Mccarthy MC, Enquist BJ. Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation [J]. *Funct Ecol*, 2007, **21** (4): 713-720
- 45 Ikei H, Song C, Miyazaki Y. Physiological effect of olfactory stimulation by Hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa*) leaf oil [J]. *J Phys Anthropol*, 2015, **34** (1): 44
- 46 李芳兰, 包维楷. 植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应[J]. 植物学通报, 2005, **22** (S1): 118-127 [Li LF, Bao WK. Responses of the morphological and anatomical structure of the plant leaf to environmental change [J]. *Chin Bull Bot*, 2005, **22** (S1): 118-127]
- 47 杨林, 邓长春, 陈亚梅, 和润莲, 张健, 刘洋. 川西高山林线交错带凋落叶分解速率与初始质量的关系[J]. 应用生态学报, 2015, **26** (12): 3602-3610 [Yang L, Deng CC, Chen YM, He RL, Zhang J, Liu Y. Relationships between decomposition rate of leaf litter and initial quality across the alpine timberline ecotone in western Sichuan, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2015, **26** (12): 3602-3610]
- 48 李乐, 曾辉, 郭大立. 叶脉网络功能性状及其生态学意义[J]. 植物生态学报, 2013, **37** (7): 691-698 [Li L, Zeng H, Guo DL. Leaf venation functional traits and their ecological significance [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2013, **37** (7): 691-698]
- 49 孙素静, 李芳兰, 包维楷. 叶脉网络系统的构建和系统学意义研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2015, **23** (3): 353-360 [Sun SJ, Li FL, Bao WK. Advances on construction of leaf venation system and its significance of phylogeny [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2015, **23** (3): 353-360]
- 50 龚容, 高琼. 叶片结构的水力学特性对植物生理功能影响的研究进展[J]. 植物生态学报, 2015, **39** (3): 300-308 [Gong R, Gao Q. Research progress in the effects of leaf hydraulic characteristics on plant physiological functions [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2015, **39** (3): 300-308]