

常绿阔叶林 8 种乔灌木叶片氮含量 及其分配与光合能力的关系

纪倩倩³, 李德志^{1,2,3*}, 刘 微³, 赖苏雯³,
陈惠娟³, 陈青青³, 耿 松³, 贡小涛³

(1 华东师范大学 上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室, 上海 200241; 2 浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 浙江宁波 315114; 3 华东师范大学 资源与环境学院环境科学系, 上海 200241)

摘 要:以浙江天童国家森林公园常绿阔叶林为研究对象, 采用空间代替时间的方法, 研究了 5 个不同演替阶段常见的 4 种乔木以及 4 种灌木叶片的光饱和速率($P_{\max}$)、光合氮素利用效率($PNUE$)及其与叶片氮含量(N_L)、叶片氮素在细胞壁的分配比例(细胞壁 N/叶片总 N, N_{CW}/N_L)、氮素在光合酶中的分配比例(N_R/N_L)、单位面积叶干重(LMA)的相互关系。结果表明: (1) 演替系列 4 种乔木和 4 种灌木各种间指标除 N_L 外均表现出显著差异, 前期种较后期种具有更高的 N_R/N_L 、 $PNUE$ 、 $P_{\max}$, 而后期种 LMA 、 N_{CW}/N_L 、 M_{CW}/M_L (细胞壁干重/叶片总干重) 更大, N_L 在乔木各种间差异不明显, 在灌木种间则差异显著; 乔木种较灌木种具有更大的 LMA 、 N_{CW}/N_L 、 M_{CW}/M_L , 而 N_R/N_L 则较灌木小; 8 种植物的 $P_{\max}$ 与 N_L 以杨梅为最高, 连蕊茶最低; 苦槠具有最高的 $PNUE$, 而栲树最低。 (2) 随着演替的进行, 前期种的 N_R/N_L 、 $PNUE$ 、 $P_{\max}$ 有减小趋势, 而 LMA 、 N_{CW}/N_L 、 M_{CW}/M_L 逐渐增大, 后期种则表现出相反的趋势。 (3) N_R/N_L 与 $P_{\max}$ 、 $PNUE$ 之间呈显著正相关关系, 而 LMA 、 N_{CW}/N_L 、 M_{CW}/M_L 则与 $P_{\max}$ 、 $PNUE$ 、 N_R/N_L 显著负相关。研究认为, N_R/N_L 与 N_{CW}/N_L 之间的负相关性及其对 $PNUE$ 的影响可以在一定程度上解释树木在光合与维持两方面的权衡关系以及演替的生理机制。

关键词: 常绿阔叶林; 演替; 光合氮利用效率; 氮素分配; 比叶重

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Content and Allocation of Nitrogen in Leaves of 8 Tree and Shrub Species of the Evergreen Broad-leaved Forest and the Relations with Their Photosynthetic Abilities

JI Qianqian³, LI Dezhi^{1,2,3*}, LIU Wei³, LAI Suwen³, CHEN Huijuan³,
CHEN Qingqing³, GENG Song³, YUN Xiaotao³

(1 Key Laboratory of Urbanization and Ecological Restoration of Shanghai, Shanghai 200241, China; 2 National Field Observation and Research Station in Tiantong Forest Ecosystem of Zhejiang, Ningbo, Zhejiang 315114, China; 3 Department of Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200241, China)

Abstract: The saturated photosynthetic rate ($P_{\max}$), photosynthetic nitrogen use efficiency ($PNUE$), as well as their relationships with the nitrogen allocation in cell wall (N_{CW}/N_L), nitrogen allocation in photosyn-

收稿日期: 2014-03-08; 修改稿收到日期: 2014-07-02

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31170387); 国家自然科学基金资助项目(31370435)

作者简介: 纪倩倩(1985—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事克隆植物和植物生理生态方面的研究。E-mail: biyuegong1987@163.com

* 通信作者: 李德志, 教授, 博士生导师, 主要从事种群与群落生态学、生理与理论生态学及克隆植物生态学方面的研究。E-mail: dzli@des.ecnu.edu.cn

thetic enzyme(N_R/N_L) and leaf mass per unit area(LMA) of 4 trees and 4 shrubs in different successional stages of the evergreen broad-leaved forest in Tiantong National Forest Park were studied by the method of space instead of time. The result showed that: (1) There were significant differences for every index except N_L , the mean values of N_R/N_L , $PNUE$, P_{max} in earlier successional stages were higher than those in later successional stages; the species in the later successional stages had higher LMA , N_{CW}/N_L and M_{CW}/M_L . No significant differences were found among the values of N_L in the 4 trees. However, there were significant differences among the shrubs. The mean values of LMA , N_{CW}/N_L and M_{CW}/M_L in trees were higher than those in shrubs, while the N_R/N_L had an opposite tendency; the P_{max} and N_L of *Myrica rubra* were the highest, *Camellia fraterna* had the lowest values. *Castanopsis sclerophylla* had the highest values of $PNUE$, *Castanopsis fargesii*, in the contract, the lowest. (2) With the progress of the succession, the N_R/N_L , $PNUE$, P_{max} of the earlier successional stages decrease gradually. N_{CW}/N_L , LMA and M_{CW}/M_L increase, respectively, but the species of later successional stages had a opposite trend. (3) N_R/N_L was significantly negatively correlated with the $PNUE$ and P_{max} ($P < 0.01$), respectively, while LMA , M_{CW}/M_L , N_{CW}/N_L were positively correlated with $PNUE$, P_{max} and N_R/N_L respectively ($P < 0.01$). The research suggested that the negative correlation between N_{CW}/N_L and N_R/N_L and their influences on the $PNUE$ can be explain the trade-off between the photosynthesis and persistence as well as the physiological mechanism of the succession to some extent.

Key words: evergreen broad-leaved forest; succession; photosynthetic nitrogen use efficiency; nitrogen allocation; leaf mass per unit area

群落动态研究在生态学中占有重要位置。群落演替是群落动态的一个重要类型,自 John Adlum 提出演替概念以来^[1],大批生态学家开展了对植物群落的研究,并提出了各种有关植物群落演替的假说。但早期关于演替的研究,重在定性描述和总体分析,直到 20 世纪 80 年代,美国植物生理学家 Bazzaz 提出通过比较“优势种生理生态特性”的方法来研究从先锋群落到顶级群落演替的机理^[2-4],由此开始了研究植物群落演替的生理生态学本质和机理的新时代。从一定意义上说,不同优势种的更替过程在植物群落的整个演替过程中起着主导作用,明确了优势种的更替机理,在一定程度上也就能解释群落的演替机理。对于植物而言,叶片光合作用适应环境的能力和条件共同决定了植物的存活和生长,并在一定程度上决定了植物的分布方式和多度^[5],叶片光合能力的大小主要受比叶重、叶氮含量、氮利用效率、氮素在光合结构的分配比例等因素的影响^[6]。关于比叶重、叶氮含量等对光合效率影响的研究多有报道,但是关于氮素在不同细胞器以及细胞器不同组分中分配的研究较少^[6-7],以此揭示种间竞争能力的差异以及群落演替机理的研究更是未曾见报道。

基于此,本研究选择浙江省天童国家森林公园常绿阔叶林群落不同演替阶段中的常见种(主要是优势种,优势种是指对群落结构和环境的形成有明显控制作用的植物种,它们通常是那些个体数量多、

投影盖度大、生物量高、体积大、生活能力强、占有竞争优势并能通过竞争来取得资源的优先占有地位,即优势度较大的种,在演替前期群落中占优势的种定义为前期优势种,可简称为前期种如苦槠、杨梅,在中期群落中占优势的种称为中期种如石栎、榿木、山矾,在后期群落中出现较多的优势种称为后期种如木荷、栲树、连蕊茶)为对象,旨在探索处于不同演替阶段的物种叶片氮素分配与比叶重和光合效率的关系,并从此角度解释种间竞争能力的差异以及群落演替的原因。

1 研究地区概况

本实验研究区天童国家森林公园位于浙江省鄞县东南,浙东丘陵与滨海平原交错区($N29^{\circ}48'$, $E121^{\circ}47'$),距宁波市 27 km。公园面积 353.3 hm^2 。一般山体海拔 300 m 左右,最高峰太白山海拔 653.3 m。由南向北三面被沙地地形包围,对北来的寒流和南来的季风起着天然屏障作用。该地气候全年温暖潮湿,属典型的亚热带季风气候。冬夏季风显著,温度适中,四季分明,光照充足,热量较优,雨量丰沛,空气湿润。全年平均气温为 16 $^{\circ}C$,年平均降雨量为 1 551 mm,年相对湿度高达 85%^[8]。

通过野外踏查和固定样地调查,该森林公园范围内发育着较完整的常绿阔叶林演替系列。(1)次生灌丛:该阶段是在原常绿阔叶林的砍伐迹地上发育起来的,植物种类复杂,灌木以榿木(*Loropetalum*

chinense)、杨梅(*Myrica rubra*)为优势种,伴生窄基红褐桫欈(*Eurya rubiginosa* var. *attenuata*)、山矾(*Symplocos sumuntia*),乔木主要有木荷(*Schima superba*)、石栎(*Lithocarpus glaber*)和苦槠(*Castanopsis sclerophylla*);(2)马尾松林(*Pinus massoniana*):马尾松为乔木层优势种,群落下层常绿阔叶树种较多,其中木荷的种群结构为增长型,栲树(*Castanopsis fargesii*)幼苗偶见,灌木层以檫木、山矾为主,伴有较多窄基红褐桫欈;(3)马尾松+木荷林:马尾松的发育受抑制,木荷、栲树等常绿阔叶树种逐渐增加,灌木层中马银花(*Rhododendron ovatum*)、山矾为优势种;(4)木荷+马尾松林:马尾松呈明显消退趋势,木荷等常绿阔叶树种占优势,灌木层主要是山矾、马银花、桫欈(*Eurya japonica*)和皱柄冬青(*Ilex kengii*);(5)木荷+栲树林:马尾松基本消失,木荷、栲树成为共同优势种,苦槠生长受到抑制,灌木层以浙江新木姜子(*Neolitsea aurata* var. *chekiangensis*)、连蕊茶(*Camellia fraterna*)、老鼠矢(*Symplocos stellaris*)占优势;(6)栲树林:乔木层栲树占绝对优势,木荷次优,伴生少量石栎,苦槠逐渐退出群落,其灌木层连蕊茶为优势种^[9]。

2 材料和方法

2.1 样地和植物种类的选择

为了保证演替系列各阶段植物群落生态条件的相似性,选择样地时使其他地形因子(海拔、坡向、高度)尽量保持一致。本实验选取了其中 5 个演替阶段作为研究样地,按照演替次序依次是:次生灌丛、马尾松+木荷林、木荷+马尾松林、木荷+栲树林、栲树林。为了便于比较,针叶型的马尾松不在采样范围。其中,选取各演替阶段的不同优势种以分析演替进程中发生物种代替的可能生理原因,选取各阶段均存有的相同种以便分析同种植物在演替进程中若干生理指标的变化,对于每种植物随机选取长势良好的成树 5 株,并采集树冠阳面部位、健康枝条上完全展开的成熟叶片 5 片进行相关实验测定。实验于 2013 年 6 月间晴朗天气进行,整个实验均重复 3 次。

2.2 生理生态指标的测定

2.2.1 叶片光合生理指标 利用 Li-6400 便携式光合作用测定系统(Li-Cor, USA)^[10],于上午 9:30~11:30 测定植物叶片的气体交换参数,测定时使用开放气路,空气流速为 $0.5 \text{ L} \cdot \text{s}^{-1}$,相对湿度为 65%,温度为 $25 \text{ }^{\circ}\text{C}$,在 CO_2 浓度为 $360 \mu\text{mol} \cdot$

mol^{-1} ,在光照强度梯度为 2 000、1 500、800、500、300、200、100、50、20、 $0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 条件下,依次测定相应叶片净光合速率(P_n),以光量子通量密度(PFD)为横轴做 P_n -PFD 曲线,根据 Bassman 的方法拟合 P_n -PFD 曲线方程,计算 $P_{\max}$ 以及光合氮利用效率 PNUE(每单位氮素光合效率 $P_{\max}/N_L$),把完成光合生理测定的成熟叶片装入样袋并标记带回实验室处理。

2.2.2 叶片形态指标 用叶面积仪(LI-3100)测定叶面积(S)之后,将每片叶子沿中脉切分为对等的两份,其中一份直接烘干称重,计算比叶重 LMA[叶片干重(M_L)/叶面积(S)],并用于测定叶片总氮含量;另一部分速冻在液氮中,用于后续提取细胞壁,并测定其氮素含量。

2.2.3 氮素含量 (1)全叶氮含量 N_L 将切割后的一份叶片烘干至恒重,用小球研磨仪研磨,之后,用全自动间断化学分析仪(Cleverchem 200,德国产)测量氮素含量,最终以单位面积叶氮质量表示($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)。

(2)细胞壁含量 M_{CW} 及其氮含量 N_{CW} 细胞壁材料的提取方法改编自 Onoda 等^[11-12]。将另一份叶片用液氮研磨之后,加入 4 mL 含 3% SDS 的磷酸缓冲液^[11-13]制成匀浆,放于离心机在 $2\,500 \text{ g}$ 离心 5 min,去除上清,剩余固体状小球在 $90 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 条件下加热 5 min,之后,用磷酸缓冲液离心 5 min。上述过程重复 4 次,剩余固体物质包含淀粉和胞质蛋白,先加入淀粉糖苷酶在 $55 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 条件下温育 30 min 以除去淀粉,再加入 KOH 离心洗涤 5 min 除去胞质蛋白,剩余固体部分即为细胞壁材料^[11]。用蒸馏水和乙醇分别离心洗涤 10 min,然后将材料在 $75 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 条件下烘干、称重得到细胞壁含量 $M_{\text{CW}}(\text{g})$,再用全自动间断化学分析仪测定其中氮含量 $N_{\text{CW}}(\text{g} \cdot \text{m}^{-2})$,并计算 $N_{\text{CW}}/N_L(\%)$ 。

(3)光合酶 Rubisco 中氮素比例 $N_R/N_L(\%)$ 根据 Matthew 等^[9]的方法进行计算,公式为:

$$N_R/N_L = LMA^{-0.435}$$

2.3 数据分析

(1)方差分析与多重比较 以树种为因子,实验测定的各指标为因变量,采用 SPSS 19.0 软件对数据进行 One-Way ANOVA 方差分析;在方差齐性情况下,选择 LSD-Test、Duncan-Test 对不同植物间的数据进行多重比较,检验方差非齐性时使用 Dunnett's $T_3(3)$ 。

(2)相关分析 对实验指标 LMA 、 M_{CW}/M_L 、

N_{CW}/N_L 、 N_R/N_L 、 N_L 、 $PNUE$ 、 P_{max} 数据进行 Pearson 相关性分析,使用双侧检验两两分析得到各组数据在 0.01 以及 0.05 水平下的相关关系。

(3) 回归分析 分别以 $PNUE$ 与 P_{max} 为因变量,以 N_L 、 N_R/N_L 、 LMA 、 M_{CW}/M_L 、 N_{CW}/N_L 为自变量,以 N_R/N_L 为因变量, N_{CW}/N_L 为自变量进行回归分析,拟合最优回归方程,确定两两之间的关系,利用 Excel 软件绘制散点图,并拟合回归线形图。

3 结果与分析

3.1 演替系列各群落中不同植物参数指标的总体特征

3.1.1 N_R/N_L 、 N_L 、 $PNUE$ 、 P_{max} 的变化特征

(1) 不同种植物间的变化特征 由表 1、表 2 可知,5 个演替阶段中乔、灌木的 N_R/N_L 均表现为前期种大于后期种;在乔木中后期优势种木荷与栲树差异不显著,但与前期种比较,差异达显著水平;在灌木中,前、中期优势种杨梅和榿木间以及后期种山矾和连蕊茶间差异不明显,但前期种较后期种数据明显增大。不同植物间 $PNUE$ 、 P_{max} 的差异表现出类似的特征,演替前、中期种苦槠、石栎高于后期种木荷、栲树,杨梅、榿木大于山矾、连蕊茶。在栲树群落中连蕊茶 $PNUE$ 值偏高,而苦槠的 P_{max} 偏小。 N_L 的差异在乔、灌木中表现出不同的特征(表 1、表 2)。 N_L 在乔木各树种间差异不明显,而灌木树种表现为前期种数据大于后期种。8 种植物中杨梅有最高的 N_L (1.343 ± 0.011) 和 P_{max} (9.658 ± 0.405) 连蕊茶最低: N_L (0.940 ± 0.023), P_{max} (5.818 ± 0.254)。 $PNUE$ 的大小顺序依次为:苦槠>杨梅>榿木>山矾>石栎>连蕊茶>木荷>栲树(表 1)。从均值来看 4 个指标的基本趋势是前期种较后期种更大。

(2) 同种植物随演替的变化特征 随着演替的进行,乔木中前期种苦槠的 N_R/N_L 有变小的趋势,石栎表现为先减小后略有增大,而后期种木荷与栲树则逐渐增大,灌木中杨梅和榿木的 N_R/N_L 随着演替的进行逐渐减小,山矾先期增大后减小,连蕊茶随着演替的进行有增大的趋势。苦槠、石栎的 N_L 呈先减小后增大趋势,木荷与栲树先期逐渐增大后期略有降低,灌木中、前期种杨梅与后期种连蕊茶表现出类似的变化趋势,先增后减,而中期种榿木与山矾逐渐减小。随着演替的进行 4 种乔木树种和 4 种灌木树种的 $PNUE$ 与 P_{max} 表现出类似的变化趋势,前期优势乔木苦槠和灌木杨梅的 $PNUE$ 与

P_{max} 随演替进行逐渐减小,石栎先减小后略有增大,后期种木荷、栲树与连蕊茶则不断增大,而榿木和山矾先增大后减小。4 个指标整体的变化趋势为中前期种有所减小,后期种逐渐增大。

3.1.2 LMA 、 M_{CW}/M_L 、 N_{CW}/N_L 的变化特征

(1) 不同种植物间的变化特征 在 5 个演替群落中,不同种间的 LMA 、 M_{CW}/M_L 、 N_{CW}/N_L 表现出基本相似的变化规律(表 2、表 3)。后期种叶片各参数大于前期种。对于乔木种除栲树群落中苦槠的数据高于石栎外,其他群落中植物的 LMA 、 M_{CW}/M_L 、 N_{CW}/N_L 大小顺序均为:栲树>木荷>石栎>苦槠。从均值来看 4 种灌木种的参数指标顺序为连蕊茶>山矾>榿木>杨梅。其中在栲树群落中榿木较杨梅,连蕊茶较山矾有更小的 LMA 值;在木荷-马尾松群落中山矾的 M_{CW}/M_L 偏小,在木荷-栲树与栲树群落中种间 M_{CW}/M_L 差异不明显,且连蕊茶数据偏低;在木荷-马尾松以及木荷-栲树群落中山矾的 N_{CW}/N_L 偏小,且中后期 3 种灌木榿木、山矾、连蕊茶间 N_{CW}/N_L 数据差异不明显,在栲树群落中连蕊茶 N_{CW}/N_L 偏小。

(2) 同种植物随演替的变化特征 随着演替的进行,同种植物的 3 个指标间表现出相同的变化趋势,其中乔木种苦槠在演替进行中各指标逐渐增大,石栎则表现出先增后减的趋势,而后期种木荷、栲树则略有减小;灌木种中杨梅、榿木各指标不断增大,山矾表现为先减后增,后期种连蕊茶则不断减小(表 2、表 3)。基本规律为前期种的 LMA 、 M_{CW}/M_L 、 N_{CW}/N_L 随演替进行逐渐增大,后期种有所减小,而中期种呈现出无规律变化特征。

3.2 各参数指标之间的关系分析

经方差分析,除 N_L 与 $PNUE$ 外,其他具相关性的两两指标间 $P=0.000$ 。按 $\alpha=0.05$ 水平,拒绝回归系数均为 0 的原假设,得到各指标间的回归方程,标准预测值在 $-2 \sim 2$ 间。回归方程满足线性与方差齐性假设。在 0.05 和 0.01 水平下对各参数间相关性进行双侧 Pearson 相关性分析。

3.2.1 $PNUE$ 、 P_{max} 与 N_L 、 N_R/N_L 之间的关系

对参数间进行相关性分析,对于具有相关性的参数间进一步进行回归分析,确定参数间的回归关系。随着演替的进行,实验中所有植物种的 P_{max} 均随 N_L 增加而增大,正相关性显著(图 1, A; 表 4),而 $PNUE$ 与 N_L 之间正相关关系不显著($P>0.05$; 表 4)。 $PNUE$ 、 P_{max} 与 N_R/N_L 分别呈显著线性正相关关系($P<0.01$; 图 1, B、C; 表 4)。

表 1 不同演替阶段各植物叶片 N_R/N_L 、 N_L 、 $PNUE$ 、 P_{max} 特征

Table 1 N_R/N_L , N_L , $PNUE$ and P_{max} in leaves of trees and shrubs among various successional stages

指标 Index	种名 Species	演替阶段 Successional stages					均值±标准误差 Mean±SD	
		I	II	III	IV	V		
$N_R/N_L/\%$	乔木 Tree	CS	15.487±0.199Aa	15.228±0.076Aa	14.867±0.05Ba	14.58±0.07Ba	14.208±0.278Ca	14.874±0.227a
		LI	14.536±0.048Ab	14.3±0.123BCb	14.122±0.027Cb	14.214±0.033BCab	14.371±0.047ABa	14.309±0.071b
		SC	12.904±0.087Ec	13.169±0.011De	13.415±0.035Cc	13.77±0.032Bc	13.962±0.047Ab	13.444±0.193c
		CF	—	—	12.677±0.015Bd	13.159±0.02Ad	13.255±0.204Ac	13.030±0.179c
	灌木 Shrub	MY	17.983±0.066Aa	17.421±0.036Ba	16.863±0.059Ca	16.336±0.023Da	15.361±0.028Ea	16.793±0.451a
		LO	16.875±0.041Ab	16.522±0.023Bb	16.165±0.045Da	16.082±0.023Ca	15.738±0.028Ea	16.276±0.195a
		SY	14.991±0.045Bc	15.229±0.023Ac	15.248±0.021Ab	15.02±0.041Bb	14.876±0.013Cb	15.073±0.072b
		CA	—	14.115±0.033Dd	14.338±0.107Cc	14.705±0.01Bc	15.075±0.028Aab	14.558±0.211b
	乔木 Tree	CS	1.205±0.006Aa	1.148±0.017Ba	1.119±0.009BCb	1.106±0.015Cc	1.132±0.007Bc	1.142±0.017a
		LI	1.115±0.013Cc	1.078±0.011Db	1.152±0.006Bab	1.148±0.011Bb	1.223±0.011Aa	1.143±0.024a
		SC	1.165±0.003Cb	1.175±0.005Ca	1.206±0.003Ba	1.226±0.003Aa	1.215±0.005ABa	1.197±0.012a
		CF	—	—	1.015±0.011Cb	1.196±0.003Aab	1.191±0.002Bab	1.134±0.06a
	灌木 Shrub	MY	1.302±0.005Ca	1.362±0.005Aa	1.363±0.006Aa	1.352±0.003Aa	1.334±0.009Ba	1.343±0.011a
		LO	1.203±0.007Ab	1.195±0.004Ab	1.18±0.004Bb	1.158±0.003Cb	1.113±0.007Db	1.170±0.016b
		SY	1.095±0.003Ac	1.045±0.002Bc	1.048±0.002Bc	1.026±0.003Cc	1.018±0.003Db	1.046±0.013c
		CA	—	0.879±0.002Cd	0.947±0.003Bd	0.946±0.003Bd	0.989±0.003Abc	0.940±0.023d
$PNUE$ $/(\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{s}^{-1})$	乔木 Tree	CS	7.929±0.003Aa	7.82±0.005Ba	7.454±0.003Ca	6.918±0.011Da	6.227±0.006Ea	7.270±0.315a
		LI	7.27±0.003Ab	6.914±0.006Bb	6.054±0.024Db	6.295±0.007Cb	6.014±0.032Db	6.509±0.249ab
		SC	5.338±0.011Ec	5.747±0.021Dc	5.808±0.008Cc	5.969±0.021Bc	6.129±0.023Aab	5.798±0.133bc
		CF	—	—	5.106±0.009Cd	5.471±0.005Bc	5.965±0.024Ab	5.514±0.249c
	灌木 Shrub	MY	8.29±0.017Aa	7.551±0.042Bb	7.006±0.052Cb	6.787±0.035Da	6.365±0.023Ea	7.200±0.333a
		LO	7.478±0.032Bb	7.816±0.020Aa	7.233±0.016Ca	6.785±0.044Da	6.289±0.020Eab	7.120±0.267a
		SY	6.641±0.022Bc	7.005±0.038Ac	7.144±0.031Aab	6.059±0.063Cc	5.764±0.096Dc	6.523±0.267ab
		CA	—	5.839±0.048Cd	6.115±0.067Bc	6.363±0.038Ab	6.399±0.023Aa	6.179±0.130b

表 3 不同演替阶段各植物叶片 LMA 、 M_{cw}/M_L 、 N_{cw}/N_L 特征

Table 3 LMA 、 M_{cw}/M_L and N_{cw}/N_L in leaves of trees and shrubs among various successional stages

指标 Index	种名 Species	演替阶段 Successional stage				均值±标准误差 Mean±SD
		I	II	III	IV	V
LMA $/(g \cdot m^{-2})$	乔木 Tree	CS 72.799±0.818De	75.684±0.859De	79.951±0.467Cd	83.635±1.455Bd	88.754±1.150Ac
		LI 84.221±1.236Cb	87.455±0.774ABb	90.006±0.663Ac	88.673±1.379ABc	86.455±0.971BCc
		SC 110.735±1.196Aa	105.677±1.041Ba	101.284±1.102Cb	95.381±0.743Db	92.395±0.879Eb
		CF —	—	115.348±1.453 Aa	105.875±1.035Ba	104.114±1.198Ba
		MY 51.639±0.974Ec	55.547±1.241Dd	59.863±0.785Cd	64.396±0.821Bc	61.126±3.899b
	灌木 Shrub	LO 59.765±1.143Cb	62.743±0.794Cc	65.973±0.834Bc	66.754±1.142Bc	70.163±1.134Ac
		SY 78.453±1.419ABa	75.674±0.966Bb	75.452±1.601Bb	78.113±0.735ABb	79.865±0.986Aa
		CA —	90.113±1.432Aa	86.976±1.091Aa	82.009±1.032Ba	77.453±1.112Ca
		CS 21.676±0.858Cc	22.017±0.881Cc	25.839±0.552Bd	26.978±0.375Bd	34.336±0.773Ac
		LI 32.745±0.856Cb	36.674±0.607Bb	42.865±0.896Ac	35.174±1.212BCc	32.897±0.896Dc
M_{cw}/M_L /%	乔木 Tree	SC 52.178±1.150Aa	50.366±0.792Aa	47.341±0.626Bb	40.013±0.872Cb	34.876±0.953Db
		CF —	—	53.617±0.968Aa	47.548±0.716Ba	39.965±0.873Ca
		MY 14.967±0.571De	17.865±0.452Cbc	20.769±0.76Bbc	24.887±0.829Aa	25.906±0.915Aab
		LO 17.967±0.519Db	20.004±0.917Cb	23.819±0.687Bb	26.756±0.475Aa	27.584±0.0.65Aa
	灌木 Shrub	SY 23.675±0.672Ca	21.908±0.562CDb	21.087±0.484Dbc	25.997±0.943Ba	28.341±0.682Aa
		CA —	28.649±0.627Aa	26.985±0.890ABa	25.709±0.730BCa	24.453±0.762Cab
		CS 6.058±0.055Bc	6.227±0.071Bc	6.594±0.084Ab	6.754±0.109Ac	6.818±0.176Aab
		LI 6.767±0.035Cb	6.773±0.045Cb	7.215±0.029Aa	6.986±0.045Bbc	6.714±0.054Cb
		SC 7.896±0.211Aa	7.564±0.104Ba	7.201±0.079Ca	7.106±0.099CDb	6.995±0.111Dab
		CF —	—	8.081±0.059A	7.638±0.024Ba	7.229±0.036Ca
N_{cw}/N_L /%		MY 4.167±0.026Ec	4.295±0.040Dc	4.786±0.034Cc	5.175±0.042Bb	5.759±0.028Ab
	乔木 Tree	LO 4.786±0.025Eb	5.346±0.021Db	5.859±0.029Cab	6.018±0.077Ba	6.449±0.079Aa
		SY 6.007±0.111Ba	5.784±0.048Cb	5.574±0.072Cb	6.017±0.073Ba	6.641±0.052Aa
	灌木 Shrub	CA —	6.754±0.033Aa	6.281±0.041Ba	6.174±0.034Ba	5.987±0.077Cb
						6.299±0.163aa

注: LMA . 单位面积叶干重; N_{cw}/N_L . 叶片氮素在细胞壁的分配比例; M_{cw}/M_L . 细胞壁干重占叶片总干重的比例。
Note: LMA . Leaf mass per unit area; N_{cw}/N_L . The nitrogen allocation in cell wall; M_{cw}/M_L . The leaf mass allocation in cell wall.

3.2.2 $PNUE$ 与 LMA 、 M_{CW}/M_L 、 N_{CW}/N_L 之间的关系 相关分析表明 $PNUE$ 与 LMA 、 M_{CW}/M_L 、 N_{CW}/N_L 之间存在显著负相关关系 ($P < 0.01$), 由图 2, a、b 可以看出 $PNUE$ 随 LMA 、 N_{CW}/N_L 的增大逐渐减小, 表明具有较高细胞壁投入的植物种光合氮利用率降低。由表 4 可知 LMA 与 M_{CW}/M_L 、 N_{CW}/N_L 之间显著正相关 ($P < 0.01$), 随着植物比叶重的增加, 植物在细胞壁中的物质投入比例相应增加, N 素投入水平也增加。

3.2.3 N_R/N_L 与 N_{CW}/N_L 之间的关系 将不同演替阶段各乔木和灌木种叶片 N_R/N_L 与 N_{CW}/N_L 做

回归分析和相关性分析, 结果显示 N_R/N_L 与 N_{CW}/N_L 之间呈现出显著的负相关性 ($P < 0.01$) (图 3, 表 4), 随着细胞壁中氮素投入水平的增加, 光合酶中的氮素水平逐渐降低, 这体现了处于不同演替阶段的各乔木和灌木叶片中氮素投入在结构物质和光合器官之间的分配权衡。

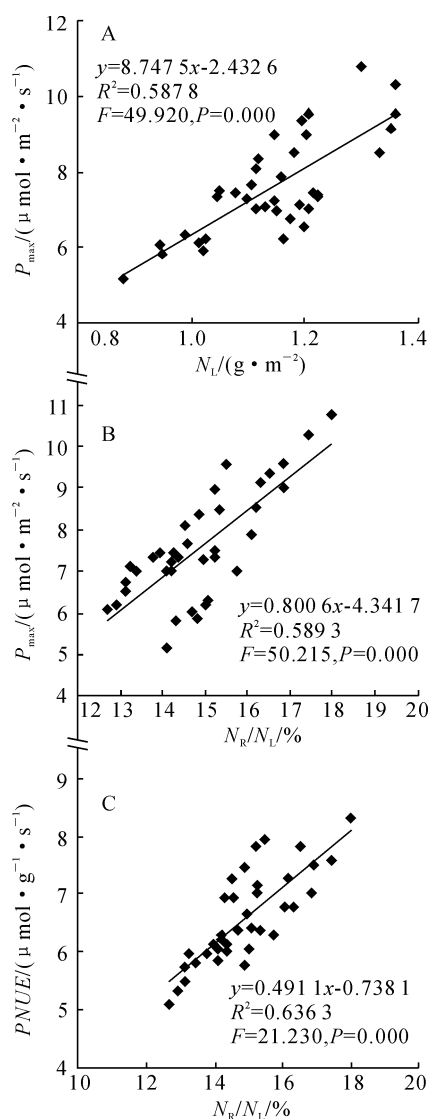


图 1 不同演替阶段各乔、灌木叶片 $PNUE$ 、 P_{max} 与 N_L 、 N_R/N_L 之间的回归关系图 ($n=37$)

Fig. 1 Correlations among $PNUE$, P_{max} and N_L , N_R/N_L in leaves of trees and shrubs in various successional stages ($n=37$)

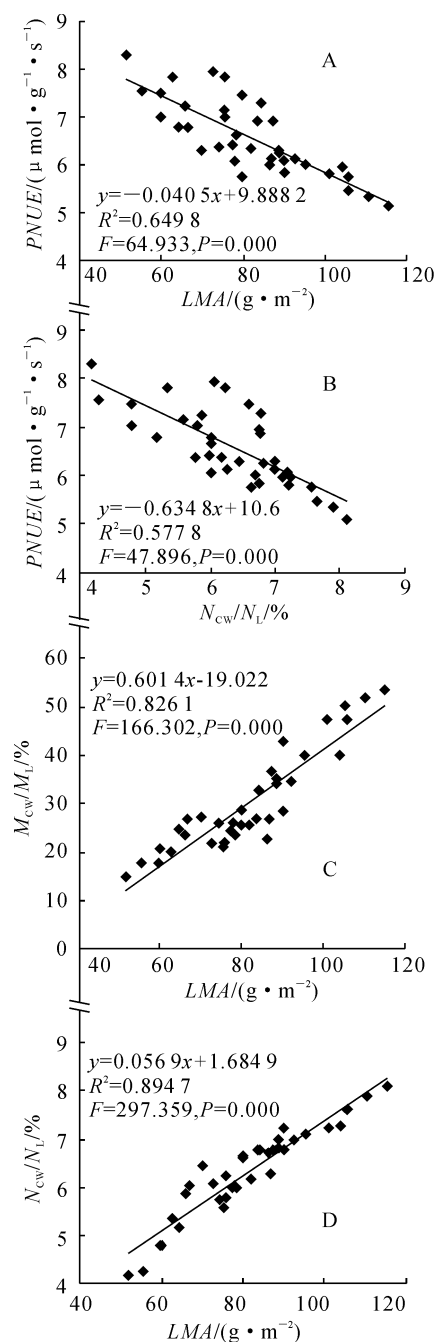


图 2 不同演替阶段各乔、灌木叶片 $PNUE$ 与 LMA 、 M_{CW}/M_L 、 N_{CW}/N_L 之间的回归关系图 ($n=37$)

Fig. 2 Correlations among $PNUE$ and LMA , M_{CW}/M_L , N_{CW}/N_L in leaves of trees and shrubs in various successional stages ($n=37$)

表 4 叶片各指标间的 Pearson 相关性分析
Table 4 Pearson correlation analysis among the indexes of leaf

指标 Index	<i>LMA</i>	M_{CW}/M_L	N_{CW}/N_L	N_R/N_L	N_L	<i>PNUE</i>	P_{max}
<i>LMA</i>	1						
M_{CW}/M_L	0.909 **	1					
N_{CW}/N_L	0.946 **	0.878 **	1				
N_R/N_L	-0.986 **	-0.860 **	-0.959 **	1			
N_L	-0.334 *	-0.108	-0.367 *	0.406 *	1		
<i>PNUE</i>	-0.806 **	-0.769 **	-0.760 **	0.798 **	0.316	1	
P_{max}	-0.719 **	-0.557 **	-0.717 **	0.768 **	0.767 **	0.836 **	1

注: * 和 * 分别表示在 0.01 和 0.05 水平(双侧)上显著相关(n=47)。
Note: ** and * stand for significant correlation at the 0.01 and 0.05 levels, respectively(n=47).

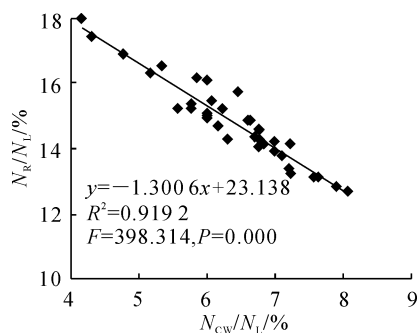


图 3 不同演替阶段各乔、灌木叶片 N_R/N_L 与 N_{CW}/N_L 之间的回归关系图(n=37)
Fig. 3 Correlations between N_R/N_L and N_{CW}/N_L in leaves of trees and shrubs among various successional stages(n=37)

4 讨 论

氮素是植物需求量最大的矿质元素,同时也是植物个体或种群生长、竞争、替代乃至群落演替的重要限制因子^[14]。作为最重要的营养元素之一,叶片中的氮含量与叶片的光合能力密切相关。叶片中大约有一半的氮素与光合作用有关,因此,光合器官是植物最大的氮库^[15-16]。但是光合能力与叶片中氮含量的相关程度在物种间的变异较大,因为叶片氮含量在物种之间没有清楚的变化趋势^[17],本实验中乔木各树种间叶片氮含量差异不明显,而灌木的中、前期种杨梅与后期种连蕊茶表现出类似的变化趋势,所以光合氮利用率(*PNUE*)也许是植物种间光合能力变异的最重要因素^[18]。本实验结果显示,常绿阔叶林的演替前期优势种苦槠、榿木、杨梅等具有较高*PNUE*。我们通常认为,在演替过程中,植物间发生取代的机理是凭借光合效率和生长速度,一般高者代替低者。但是随着演替的进行,群落郁闭度增加,林下光透过率降低,具有高光合效率的阳生植物,反

倒生长不利,其光合效率有降低的趋势,而具有耐阴性的树种栲树、连蕊茶或者如木荷这种适应性强的树种则更易在不利的光环境中存活。这些植物一方面能适应更阴生的环境,其光合器官中氮素分配随着演替的进行而增多,光合能力逐渐增强,另一方面从本实验发现,演替后期种具有更大的*LMA*、 M_{CW}/M_L 和 N_{CW}/N_L 。一般认为,具有高*LMA*的植物叶片的细胞壁组分和碳含量较高,而细胞壁在植物组织的机械韧性方面起着重要的作用,对于维持植物寿命,抵御环境干扰起决定作用^[19-20],后期优势种投入更多的氮素到细胞壁结构物质中,提高了结构材料比重和韧性,叶片和树木本身的寿命增长,环境适应性提高,进而有利于在演替进程中取得优势。这也许可以成为解释群落演替的一个氮素分配假说。

大量研究表明,植物光合效率随叶片氮素含量的增加而提高^[21-24]。本实验结果也得到相似的结论: P_{max} 与 N_L 之间呈显著正相关关系,而另一个光合参数指标*PNUE*与 N_L 之间的相关关系则不明显,*PUNE*与 N_R/N_L 之间则呈显著正相关关系。这表明,光合氮利用率的变化主要归因于叶片氮素在光合酶中分配比例的多少,而非总叶氮含量的多少。RuBP羧化酶(Rubisco)是光合作用中最丰富、最关键的酶,其中氮含量占光合器官氮素的50%,其对氮的需求量占叶片总氮含量的10%~30%^[25-26]。本实验数据基本在这个范围内,植物分配越多叶氮到Rubisco中,植物的*PNUE*越大。苦槠、杨梅等早期种具有更高的 N_R/N_L ,其相应的*PNUE*增大,因此,氮素在光合单位中分配比例的不同正是各演替系列种*PNUE*差异的主要因素。本实验没有通过直接提取Rubisco来测定其中氮素含量,而是通过前人总结的公式加以计算,数据结果显示的氮含量范围在理论范围之内,并且该公式被多次使用验证^[16,19,26-27],可靠度较高。尽管如此,笔

者希望在后期实验中加入 Rubisco 的提取并测定其中氮素含量的工作,以便以实际数据更准确反映其中的氮素动态。

演替后期种通过根系从土壤中吸收的矿质养分被贮存在叶片中,其中很大一部分被用于构建保卫构造,如分配较多的氮于非溶性蛋白纤维,以增强其细胞壁韧性,或者增加叶肉细胞密度,以防止环境伤害^[18-19,28],同时,植物体内积累脯氨酸或蔗糖等可溶性化合物,其结果是形成厚度较大而面积较小的叶片,单位叶面积的干物质增加,即叶片 LMA 增大,细胞壁材料增加。细胞壁是植物叶片的另一个氮库^[28],相关研究表明,细胞壁物质中有 10% 的含氮化合物^[29],包括大量与防御、信号传导、生长发育、细胞间联系、环境感应等相关的蛋白。氮素在光合器官和结构材料中的分配存在权衡关系^[12,16,30-31],演替前期优势种分配更多的氮素于光合组织,使其保持了较高的光合氮利用率,而后期种则选择投入更多氮素到细胞壁,以增加环境适应能力。但是,实验中叶片 N_{CW}/N_L 变化范围是 4.167%~8.081%,而 N_R/N_L 变化范围是 12.677%~17.983%,后者

变化范围更大,其原因可能有以下几方面。一是在提取细胞壁的过程中,磷酸缓冲液和为了除去胞质蛋白添加的 KOH 等溶液可能把一些与细胞壁结合不够牢固的蛋白也除掉了。导致对 N_{CW} 量有所低估;二是光合羧化酶和细胞壁中氮素大约占叶片中氮素总量的 30%~40%,其他部分主要存在于除 Rubisco 外其他光合蛋白、防御化合物、核酸中,而光合蛋白如捕光复合体、电子传递链中的氮素浓度的变化可能影响氮素在 Rubisco 中的分配,另外一些植物体可能含有一些富氮的防御化合物,如生物碱、氰苷等(约占氮素含量的 0~5%)^[32];三是核酸内占有叶片氮素含量的 10%~15%^[33]。此外,一些含氮化合物和细胞器,如胞质蛋白、线粒体、氨基酸、核糖体等,也会对氮素的分配产生影响^[24,34]。因此,关于这方面的工作还有进一步细化研究的必要。总之,本实验从光合和维持两方面解释了不同演替阶段各乔木和灌木的生存策略,从氮素分配的角度对物种间竞争、替代和群落演替的生理机制做了一定程度的解释,希望对该区常绿阔叶林的演替机理的研究及森林保护、恢复与重建提供理论参考。

参考文献:

- [1] SPURR S H. Origin of the concept of forest succession[J]. *Ecology*, 1952, 33: 426—427.
- [2] BAZZAZ F A. The physiological ecology of plant succession[J]. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1979, 10: 351—371.
- [3] BAZZAZ F A. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review[J]. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1980, 11: 287—310.
- [4] BAZZAZ F A, CARLSON R G. Photosynthetic acclimation to variability in the environment of early and late successional plants[J]. *Oecologia*, (Berl.), 54: 313—316.
- [5] WHITMORE T C. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry[M]//SWAINE M D. *The Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings*. Paris: Parthenon Publishing Group, 1996: 3—39.
- [6] TAKASHIMA T, HIKOSAKA K, HIROSE T. Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species[J]. *Plant Cell and Environment*, 2004, 27: 1 047—1 054.
- [7] ZHANG Y J(张亚杰), FENG Y L(冯玉龙). The relationships between photosynthetic capacity and lamina mass per unit area, nitrogen content and partitioning in seedlings of two *Ficus* species grown under different irradiance[J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology* (植物生理与分子生物学学报), 2004, 30(3): 269—276(in Chinese).
- [8] DING SH Y(丁圣彦). The causes of *Castanopsis fargesii* and *Schima superba* being dominant species of series of evergreen broad-leaved forest in Zhejiang Tiantong[J]. *Journal of Henan University* (Nat. Sci. Edi.) (河南大学学报·自然科学版), 2001, 31: 79—83(in Chinese).
- [9] 宋永昌, 王祥荣. 浙江天童国家森林公园的植被和区系[M]. 上海: 上海科学技术文献出版社, 1995.
- [10] WU T G(吴统贵), WU M(吴明), XIAO J H(萧江华). Ecophysiology of dominant plant species during succession in Hangzhou Bay Wetlands[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2008, 28(8): 1 683—1 688(in Chinese).
- [11] ONODA Y, HIKOSAKA K, HIROSE T. Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency[J]. *Functional Ecology*, 2004, 18: 419—425.
- [12] LAMPORT D T A. The protein component of primary cell walls[J]. *Advances in Botanical Research*, 1965, 2: 151—218.
- [13] MATTHEW T, HARRISON, EVERARD J. EDWARDS, GRAHAM D. FARQUHAR, ADRIENNE B. Nitrogen in cell walls of sclero-

- phyllous leaves accounts for little of the variation in photosynthetic nitrogen-use efficiency[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2009, 32: 259–270.
- [14] WANG Q(王 琪), XU CH Y(徐程杨). Effects of Nitrogen and phosphors on plant leaf photosynthesis and carbon partitioning[J]. *Shandong For. Sci. Techn.*, 2005, (5): 59–62(in Chinese).
- [15] HIKOSAKA K, HANBA Y T, HIROSE T. Photosynthetic nitrogen efficiency in leaves of woody and herbaceous species[J]. *Functional Ecology*, 1998, 12: 896–905.
- [16] WARREN C R, ADAMS M A. Trade-offs between the persistence of foliage and productivity in two *Pinus* species[J]. *Oecologia*, 2000, 124: 487–494.
- [17] REICH P B, UHL C, WALTER M B, ELLSWORTH D S. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 *Amazonian* tree species[J]. *Oecologia*, 1991, 86: 16–24.
- [18] SHOWALTERA M. Structure and function of plant cell wall proteins[J]. *Plant Cell*, 1993, 5: 9–23.
- [19] TURNER I M. Sclerophylly: primarily protective[J]. *Functional Ecology*, 1994, 8: 669–675.
- [20] HIKOSAKA K, NAGAMATSU D, HIROSHI S I, HIROSE T. Photosynthesis-nitrogen relationships in species at different altitudes on Mount Kinabalu, Malaysia[J]. *Ecological Research*, 2002, 17: 305–313.
- [21] HIKOSAKA K, HANBA Y T, HIROSE T, TERASHIMA I. Photosynthetic nitrogen-use efficiency in woody and herbaceous plants[J]. *Functional Ecology*, 1998, 12: 896–905.
- [22] VAZQUEZ DE ALDANA B R, BERENDSE F. Nitrogen-use efficiency in six perennial grasses from contrasting habitats[J]. *Functional Ecology*, 1997, 11: 619–626.
- [23] EVANS J R, SEEMANN J R. The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus: costs, consequences, and control[M]. *Photosynthesis*(ed. W. R. Briggs), Liss, New York, 1989: 183–205.
- [24] FIELD C, MOONEY H A. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plant[M]//GIVNISH T J. On the economy of plant form and function. Cambridge: Cambridge University Press, 1986: 25–55.
- [25] EVANS J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C_3 plants[J]. *Oecologia*, 1989, 78: 9–19.
- [26] HIKOSAKA K. Leaf canopy as a dynamic system ecophysiology and optimality in leaf turnover[J]. *Annals of Botany*, 2004, 16: 36–43.
- [27] WARREN C R, ADAM M A. Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis[J]. *Trends in Plant Science*, 2004, 9: 270–274.
- [28] LAMBERS H, POORTER H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences[J]. *Advances in Ecological Research*, 1992, 23: 187–261.
- [29] REITER W D. The molecular analysis of cell wall components[J]. *Trends in Plant Science*, 1998, 3: 27–32.
- [30] FENG Y L. Photosynthesis, nitrogen allocation and specific leaf area and native *Eupatorium japonicum* grown at different irradiances[J]. *Physiology Plant*, 2008, 133: 318–326.
- [31] POORTER H, EVANS J R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific area[J]. *Oecologia*, 1998, 116: 26–37.
- [32] BURNS A E, GLEADOW R M, WOODROW I E. Light alters the allocation of nitrogen to cyanogenic glycosides in *Eucalyptus cladocalyx*[J]. *Oecologia*, 2002, 133: 288–294.
- [33] CHAPIN F S III, KEDROWSKI R A. Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees[J]. *Ecology*, 1983, 64: 376–391.
- [34] WRIGHT I J, REICH P B, CORNELISSEN J H C. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2005, 14: 411–421.