

天童栲树冠层叶片碳同位素组成特征及与光合参数关系

彭舜磊^{1,2}, 由文辉¹, 王强¹, 蒋跃¹, 余华光¹

(1. 平顶山学院 低山丘陵区生态修复重点实验室, 河南 平顶山 467000; 2. 华东师范大学 生态与环境科学学院, 上海 200241)

摘要:植物冠层叶片存在稳定性碳同位素贫化效应,反映了冠层光合能力的异质性。通过测试不同月份栲树冠层冠顶至冠下8 m叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 及叶片最大光合速率(A_{\max})和单位质量叶片氮含量(N_{mass}),分析了冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的时空分布特征及其与 A_{\max} 和 N_{mass} 的相关关系,验证树高极限的水力限制假说。结果表明:不同月份和冠层高度对冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 存在极为显著的影响($p < 0.01$),从冠顶到冠下8 m叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值的变化范围为 $-28.61\text{‰} \sim -31.67\text{‰}$,冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随冠层高度降低呈线性极为显著减小($R^2 = 0.727$, $p < 0.001$);冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随 A_{\max} 和 N_{mass} 的增大而增大,呈极为显著的对数曲线关系($R^2 = 0.514$, $R^2 = 0.610$, $p < 0.0001$),不支持树高极限的水力限制假说。

关键词:栲树;冠层;叶片稳定性碳同位素;最大净光合速率;叶片单位质量氮含量

中图分类号:S718.5

文献标识码:A

文章编号:1005-3409(2016)03-0274-04

Characteristics of the Leaf Carbon Isotope in the *Castanopsis fargesii* Canopy and Their Relationship to Photosynthetic Parameters in the Tiantong Mountain

PENG Shunlei^{1,2}, YOU Wenhui¹, WANG Qiang¹, JIANG Yue¹, YU Huaguang¹

(1. Key Laboratory of Ecological Restoration in the Hilly Area, Pingdingshan University, Pingdingshan, He'nan 467000, China; 2. School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China)

Abstract: Leaf carbon isotopic depletion exists in plant canopy, which indicates the photosynthetic heterogeneity of canopy. In order to study the temporal and spatial changes of leaf $\delta^{13}\text{C}$ along canopy vertical gradient, and test whether the hypothesis of tree height limit from hydraulic limitation is true in the *Castanopsis fargesii*, the values of leaf $\delta^{13}\text{C}$, maximum assimilation rate (A_{\max}), and leaf nitrogen content per unit mass (N_{mass}) were measured from crown to 8 m crown below in different months. The results showed that the different months and canopy heights significantly affected on canopy leaf $\delta^{13}\text{C}$ ($p < 0.01$). The mean value of leaf $\delta^{13}\text{C}$ ranged from -28.61‰ to -31.67‰ along canopy vertical gradients from crown to 8 m crown below, and significantly linearly decreased with the decrease of canopy heights ($R^2 = 0.727$, $p < 0.001$). Canopy leaf $\delta^{13}\text{C}$ significantly increased with the increase of A_{\max} and N_{mass} ($p < 0.0001$), and their relationship followed the logarithmic curve very well ($R^2 = 0.514$ for A_{\max} , and $R^2 = 0.610$ for N_{mass}), which proved that the hypothesis of tree height limit from hydraulic limitation seems to be unlikely in the *Castanopsis fargesii*.

Keywords: *Castanopsis fargesii*; canopy; leaf carbon isotope; maximum assimilation rate (A_{\max}); leaf nitrogen content per unit mass (N_{mass})

冠层叶片是植物光合作用和呼吸作用的重要器官,冠层叶片稳定性碳同位素分馏是代表森林光合能力和长期水分利用效率的有效指标^[1-4]。由于冠层内环境因子和树木叶片的生理特征的变化^[5-6],冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 存在明显的成层现象,Martinelli等^[7]将这种现象定义为“冠层贫化效应”,即冠层高度越高,叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 越大。

冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 贫化效应在热带森林^[5,7-8]、温带森林^[9-10]以及南亚热带森林^[1]已得到验证。冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的贫化效应,代表了冠层光合能力的异质性^[1]。何春霞等^[8,11]分别对西双版纳热带雨林4种高大乔木和北京市区4种高大乔木研究表明,这些树种的冠层均存在 $\delta^{13}\text{C}$ 的贫化效应,光合能力和光合生理指标却随树高的增加

收稿日期:2015-05-25

修回日期:2015-06-09

资助项目:高等学校博士学科点科研专项基金“台风暴雨对我国东部沿海常绿阔叶林水文过程的影响”(20090076110021);中国博士后科学基金“台风对天童常绿阔叶林养分迁移的影响”(2014M561043)

第一作者:彭舜磊(1974—),男,河南驻马店人,博士,副教授,主要从事森林生态系统碳循环研究。E-mail:pengshunlei@163.com

通信作者:由文辉(1964—),男,山东龙口人,博士,教授,主要从事城市生态学和流域生态学研究。E-mail:youwenhui1964@126.com

而减小,支持了树高极限的水分限制假说。然而,孟陈等^[12]对浙江宁波天童山常绿阔叶林顶极树种栲树(*Castanopsis fargesii*)冠层光合能力研究表明,冠层北向叶的光合能力表现为上部>中部>底部,南向叶的光合能力表现为上部>底部>中部,冠层叶片光合能力与何春霞的研究结果并不一致,但是尚缺乏冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与光合参数的关系研究。为了验证树高极限的水分限制假说,本文以天童常绿阔叶林顶极树种栲树冠层为研究对象,根据冠层结构,将栲树冠层划分为5个冠层梯度,通过测定5个冠层梯度上不同月份叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和代表光合能力的最大光合速率(A_{\max})和单位质量叶片氮含量(N_{mass})的测试,分析栲树冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 时空变化特征及其与最大光合速率和单位质量叶片氮含量的关系,验证树高极限的水分限制假说对于栲树是否成立,并为冠层叶片光合模型和碳水耦合模型的构建提供理论依据。

1 研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站(N29°48',E121°47')内,面积355 hm²,地貌属浙闽低山丘陵区,海拔约300 m,最高峰太白山海拔650 m。土壤类型主要为山地黄红壤,土层一般在1 m左右,全氮和有机质含量较高,土壤pH值为4.5~5.0。气候为温暖湿润的亚热带季风气候,年平均温度16.2°C,年平均降水量1374.7 mm,年蒸发量为1320.1 mm,年相对湿度高达85%。植被类型是我国东部亚热带地区保存最为完好的地带性植被常绿阔叶林,群落优势树种以栲树(*Castanopsis fargesii*)、木荷(*Schima superba*)、米槠(*Castanopsis carlesii*)、云山青冈(*Cyclobalanopsis nubium*)和石栎(*Lithocarpus glaber*)为主^[13]。

1.2 样地设置

选择研究区内常绿阔叶林顶极群落栲树林为研究对象,在栲树林内设置1个面积为10 m×10 m的样地,样地内林分结构可分为乔木层、灌木层、草本层和层间植物,总盖度约95%。乔木层,主要以栲树为主,另有少量的木荷和枫香(*Liquidambar formosana*),层高度为15~20 m,盖度90%;灌木层层高度为1.5~3 m,盖度95%,主要以连蕊茶(*Camellia fraterna*)、细枝柃(*Eurya coquaiana*)、羊舌树(*Symplocos glauca*)和栲树幼树组成;草本层以里白(*Oiploptery glaucum*)为主,盖度95%。样地内胸径大于5 cm的栲树共31株,平均树高16 m,平均胸径26.1 m;胸径大于5 cm的木荷共11株,平均树高

16.8 m,平均胸径14.6 m。样地内建有35 m高的铁塔,便于对冠层进行梯度研究。

1.3 冠层叶片采样及 $\delta^{13}\text{C}$ 、 N_{mass} 和 A_{\max} 测试

1.3.1 冠层叶片采样 在栲树林中,选择铁塔南北两侧两株冠形和年龄相似的栲树为标准木^[12],按照冠层的空间分层部位,分别在2010年的1月、3月、5月、7月、9月和11月份,从冠顶(树高20 m处)往下,冠下2 m(树高18 m处)、冠下4 m(树高16 m处)、冠下6 m(树高14 m处)和冠下8 m(树高12 m处,冠层底部)每层采集冠层阳面的10片健康成熟的叶片。备测叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值和单位质量叶片氮素含量(N_{mass})。

1.3.2 冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 N_{mass} 测试 将采集回的叶片样品用清水超声波洗净、晾干,置于烘箱中,用60°C恒温烘48 h,称重,粉碎后过80目筛制成样品。叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的测定在华东师范大学河口研究院国家重点实验室稳定性同位素测试中心进行分析,精度为0.1‰,通过Delta V Advantage 同位素比率质谱仪(Thermo Fisher Scientific, Inc., USA)测定¹³C和¹²C的比率,并与国际标准物PDB(Pee Dee Belemnite)比对后计算样品的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,根据Farquhar等^[14]的研究,叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值可由下式进行计算:

$$\delta^{13}\text{C} = \frac{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{sample}} - (^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{PDB}}}{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{PDB}}} \times 1000\text{‰} \quad (1)$$

式中: $(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{sample}}$, $(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{PDB}}$ ——测试样品和标样的 $\delta^{13}\text{C}$ 值。

另外,把叶片样品采用微波消解系统(MARS6, USA)消解后,采用全自动凯氏定氮仪(BUCHI K360, SWISS)测试叶片全氮含量,然后根据叶片干重,换算成单位质量的叶氮含量 N_{mass} (%)表示。

1.3.3 冠层叶片最大净光合速率 A_{\max} 测定 2010年的1月、3月、5月、7月、9月和11月,每月选择晴天无云的天气采集叶片。由于光合仪数量有限,我们选择在叶片采集的当天和次日晴天无云天气2 d时间内,利用3台Li-6400 便携式光合仪(Licor, USA)测定5个冠层梯度上(按照叶片采样的冠层梯度)8:00—16:00净光合速率的日变化规律,其中当天用3台光合仪同时测上部冠层3个梯度叶片的净光合速率,次日用2台光合仪同时测剩余下部2个冠层梯度叶片的净光合速率,每个冠层日净光合速率的最大值作为该采样期该冠层叶片的最大净光合速率(A_{\max})。

1.4 数据分析

采用SPSS 16.0中Two way ANOVON分析冠层高度和月份对冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响;运用Excel 2003对冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与 A_{\max} 及 N_{mass} 的关系分别进行非线性回归分析并绘图。

2 结果与分析

2.1 栲树群落冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的时空格局

栲树冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 各月的变动范围为 $-27.99\text{‰} \sim -31.96\text{‰}$, 冠层到冠下 8 m 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的平均值为 $-27.44\text{‰} \sim -32.15\text{‰}$ (表 1)。由图 1 可以看出, 冠

表 1 栲树不同冠层高度叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 月动态变化 ‰

时间(年-月)	冠层梯度				
	冠顶	冠下 2 m	冠下 4 m	冠下 6 m	冠下 8 m
2010-01	-28.97 ± 0.20	-30.13 ± 0.14	-29.44 ± 0.21	-31.72 ± 0.10	-31.93 ± 0.12
2010-03	-27.99 ± 0.21	-28.85 ± 0.16	-29.21 ± 0.14	-30.06 ± 0.16	-31.23 ± 0.23
2010-05	-27.57 ± 0.13	-29.26 ± 0.12	-30.46 ± 0.11	-30.43 ± 0.11	-31.32 ± 0.15
2010-07	-28.63 ± 0.12	-29.20 ± 0.11	-29.96 ± 0.23	-31.72 ± 0.20	-31.91 ± 0.22
2010-09	-29.50 ± 0.11	-30.26 ± 0.24	-29.87 ± 0.22	-30.15 ± 0.15	-31.68 ± 0.17
2010-11	-28.97 ± 0.14	-30.13 ± 0.15	-29.44 ± 0.17	-31.72 ± 0.12	-31.96 ± 0.19
平均值	-28.61 ± 0.71	-29.64 ± 0.60	-29.73 ± 0.46	-30.97 ± 0.83	-31.67 ± 0.32

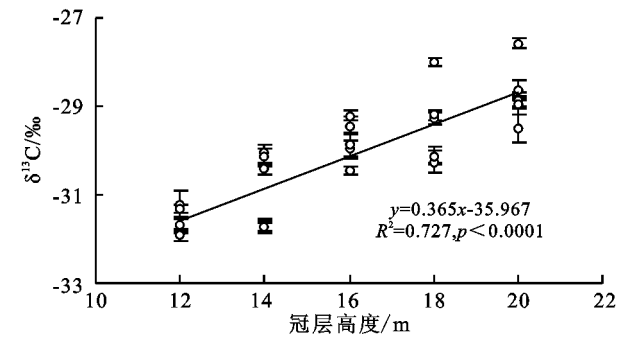


图 1 栲树冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随冠层高度的变化

2.2 冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与影响因素的关系

冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与最大光合速率 A_{max} (图 2A) 和单位质量叶片氮含量 N_{mass} (图 2B) 符合对数函数关系,

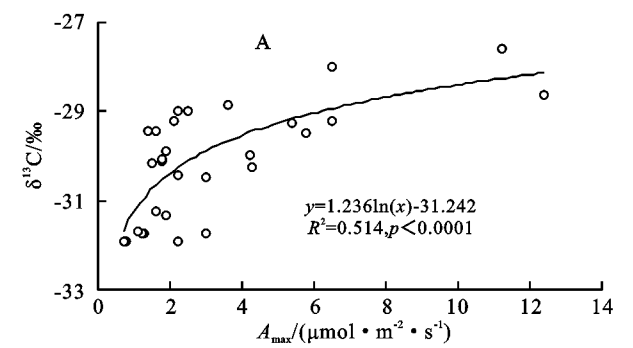


图 2 栲树冠层 $\delta^{13}\text{C}$ 与 A_{max} 和 N_{mass} 的关系

3 结论与讨论

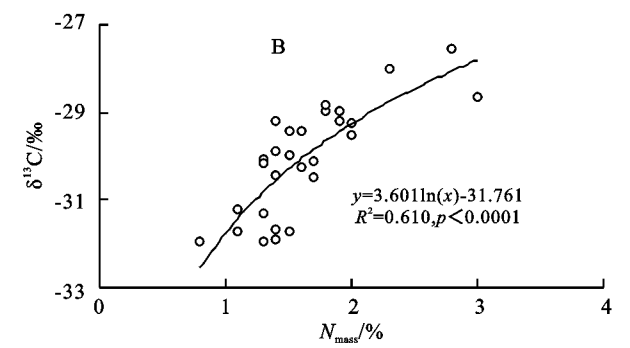
(1) 栲树冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 存在“冠层贫化效应”。在 8 m 冠层梯度上, 天童栲树冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值范围为 $-27.57\text{‰} \sim -31.96\text{‰}$, Joseph 等^[15] 研究表明, 巴拿马热带雨林的冠层 $\delta^{13}\text{C}$ 的范围为 $-23.8\text{‰} \sim -31.0\text{‰}$ 。西双版纳热带雨林 4 种高度树木冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的变化范围为 $-26.21\text{‰} \sim -31.56\text{‰}$ ^[8]; 鼎湖山常绿阔叶林锥栗 (*Castanopsis chinensis*) 冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 范围为 -27.07‰

层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 随冠层树高降低显著性降低 ($R^2 = 0.727, p < 0.001$)。

双因素方差分析表明 (表 2), 无论在冠层尺度上或时间尺度上, 冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 差异均极为显著 ($p < 0.001$), 并且不同月份与冠层高度之间的交互作用对冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 影响也极为显著 ($p < 0.01$)。

表 2 冠层高度和不同月份对栲树冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 影响的双因素方差分析

因素	自由度 D_f	均方	F 值	p 值
月份	5	0.705	14.467	<0.001
冠层高度	4	5.279	108.308	<0.001
月份×冠层高度	20	0.225	4.608	0.001



$\sim -30.30\text{‰}$, 木荷 (*Schima superba*) 冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 范围为 $-27.27\text{‰} \sim -30.33\text{‰}$ ^[1]; 在冠层梯度上, 冠顶的 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值为 -28.6‰ , 冠下 8 m 的平均值为 -31.7‰ , 越接近森林地表, 叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 越来越小, 下降程度为 -3.1‰ , 热带和温带森林下降程度约为 -3.6‰ ^[4], 说明无论热带森林、亚热带森林和温带森林, 冠层叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 的下降程度都相似。但是在温带地区的六盘山, 华山松 (*Pinus armandii*) 和辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 的叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 在冠层梯度上表现为: 下

部>上部>中部^[10],这可能与这2个树种的光饱和点较低等生理因素有关^[16]。

(2) 栲树冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与光合参数正相关,不支持树高极限的水力限制假说。植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与植物叶片胞间与大气分压比(P_i/P_a)、 CO_2 浓度比(C_i/C_a)密切相关^[14], C_i/C_a 反映了净光合速率和气孔导度两个变量的相对大小。本研究中,栲树冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与最大净光合速率 A_{\max} 正相关, A_{\max} 对冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的解释率为 0.514,说明冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 除与净光合速率有关外,还与气孔导度有关系,而气孔导度受调节植物碳代谢生理过程的环境因子影响,包括辐射、降雨量、温度、湿度,叶片氮含量以及大气 CO_2 浓度^[17],在冠层梯度上,下层叶片由于遮光,渐成老叶,冠顶光照好,幼叶较多,N 素从老叶转向冠顶的新叶,以利于冠顶更强的光合作用^[18],因此随栲树树高增加, N_{mass} , A_{\max} 和 $\delta^{13}\text{C}$ 均增大,并不支持树高极限的水力限制假说。不同月份气象因子的变化和冠层叶片氮素含量以及光合作用的差异导致 C_i/C_a 的变化,是冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 贫化的原因之一;另外,很多学者认为冠层越接近地表,冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 越贫化,是土壤和林下植物呼吸释放含有较低的 $\delta^{13}\text{C}$ 的结果^[19]。该研究没有对不同月份沿冠层梯度的气象因子以及土壤呼吸进行研究,今后应该加强气象因子、土壤水分和土壤呼吸以及冠层内 CO_2 的变化对冠层叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响机理探讨。

参考文献:

- [1] Ehleringer J R, Field C B, Lin Z F, et al. Leaf carbon isotope and mineral composition in subtropical plants and irradiance cline[J]. *Oecologia*,1986,70(4):520-526.
- [2] 蒋高明,韩兴国,林光辉. 大气 CO_2 浓度升高对植物的直接影响:国外十余年来模拟试验研究之主要手段及基本结论[J]. *植物生态学报*,1997,21(6):2-15.
- [3] Liser W, Jérôme O, Régis B, et al. Photosynthetic carbon isotope discrimination and its relationship to the carbon isotope signals of stem, soil and ecosystem respiration [J]. *New Phytologist*,2010,188(2):576-589.
- [4] 林光辉. 稳定同位素生态学:先进技术推动的生态学新分支[J]. *植物生态学报*,2010,34(2):119-122.
- [5] Bonal D, Sabatier D, Montpied P, et al. Interspecific variability of $\delta^{13}\text{C}$ among trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy integration[J]. *Oecologia*,2000,124(3):454-468.
- [6] Swanborough P W, Lamont B B, February E C. $\delta^{13}\text{C}$ and water-use efficiency in Australian grass-trees and South African conifers over the last century[J]. *Oecologia*,2003,136(2):205-212.
- [7] Martinelli L A, Almeida S, Brown I F, et al. Stable carbon isotope ratio of tree leaves, boles and fine litter in a tropical forest in Rondonia, Brazil[J]. *Oecologia*,1998,114(2):170-179.
- [8] 何春霞,李吉跃,孟平,等. 4 种高大树木的叶片性状及 WUE 随树高的变化[J]. *生态学报*,2013,33(18):5644-5654.
- [9] 韩兴国,严昌荣,陈灵芝,等. 暖温带地区几种木本植物碳稳定性同位素的特点[J]. *应用生态学报*,2000,11(4):497-500.
- [10] 王云霓,熊伟,王彦辉,等. 六盘山主要树种叶片稳定性碳同位素组成的时空变化特征[J]. *水土保持研究*,2012,219(3):42-47.
- [11] 何春霞,李吉跃,郭明,等. 4 种乔木叶片光合特征和水分利用效率随树高的变化[J]. *生态学报*,2008,28(7):3008-3016.
- [12] 孟陈,徐明策,李俊祥. 栲树冠层光合生理特性的空间异质性[J]. *应用生态学报*,2007,18(9):1932-1936.
- [13] 宋永昌,陈小勇,王希华. 中国常绿阔叶林研究的回顾与展望[J]. *华东师范大学学报:自然科学版*,2005,2005(1):1-7.
- [14] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Biology*,1989,40(1):503-537.
- [15] Holtum J A M, Winter K. Carbon isotope composition of canopy leaves in a tropical forest in Panama throughout a seasonal cycle[J]. *Trees*,2005,19(5):545-551.
- [16] 肖文发,徐德应,刘世荣,等. 杉木人工林针叶光合与蒸腾作用的时空特征[J]. *林业科学*,2002,38(5):8-46.
- [17] Ehleringer J R, Cooper T A. Correlations between carbon isotope ratio and microhabitat in desert plants [J]. *Oecologia*,1988,76(4):562-566.
- [18] Duursma R A, Marshall J D. Vertical canopy gradients in $\delta^{13}\text{C}$ correspond with leaf nitrogen content in a mixed-species conifer forest[J]. *Trees Structure and Function*,2006,20(4):496-506.
- [19] Sternberg L S, Mulkey S S, Wright J J. Ecological interpretation of leaf carbon isotope ratios: Influence of respired carbon dioxide[J]. *Ecology*,1989,70(5):1317-1324.