

兴安落叶松叶水力与光合性状的变异性和相关性

李志民 王传宽* 罗丹丹

东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040

摘 要 树木叶水力和光合性状的变异性及权衡策略对评估和预测气候变化对树木的存活、生长及分布至关重要。在帽儿山森林生态站27年生兴安落叶松(*Larix gmelinii*)人工林从山谷至山脊设立一条由5个样地组成的全坡位样带, 测量兴安落叶松黎明前叶水势(Ψ_{pre})、基于叶面积和叶质量的水力导度(K_{area} 和 K_{mass})、抗栓塞能力(P_{50})、比叶质量(LMA)、净光合速率(A)、叶氮含量(N)等叶水力和光合相关参数, 探索其叶性状随立地条件的变异性和相关性。结果表明: 不同样地的 Ψ_{pre} 、 K_{area} 、 K_{mass} 、 P_{50} 、 A 、 LMA 和 N 均存在显著差异($p < 0.05$), 表明叶性状随立地条件变化而表现出显著的种内变异性。 Ψ_{pre} 和 K_{area} 或 K_{mass} 均与 P_{50} 显著相关($p < 0.05$), 表明兴安落叶松种内存在一定的水力效率与安全权衡关系。 A 、 LMA 和 N 均存在成对相关关系($p < 0.05$)。然而, 水力性状与光合性状之间相关不显著。兴安落叶松响应于立地条件变化而表现出的叶水力和光合性状的可塑性和多重相关性, 是该树种的一种生存生长策略。

关键词 叶性状; 比叶质量; 光合速率; 水力导度; 种内变异; 立地效应

引用格式: 李志民, 王传宽, 罗丹丹 (2017). 兴安落叶松叶水力与光合性状的变异性和相关性. 植物生态学报, 41, 1140–1148. doi: 10.17521/cjpe.2017.0049

Variations and interrelationships of foliar hydraulic and photosynthetic traits for *Larix gmelinii*

LI Zhi-Min, WANG Chuan-Kuan*, and LUO Dan-Dan

Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract

Aims Variations and potential trade-offs of leaf hydraulic and photosynthetic traits are essential for assessing and predicting the effect of climate change on tree survival, growth and distribution. Our aims were to examine variations and interrelationships of leaf hydraulic and photosynthetic traits in response to changes in site conditions for Dahurian larch (*Larix gmelinii*)—a dominant tree species in Chinese boreal forests.

Methods This study was conducted at the Maoershan Forest Ecosystem Research Station. A transect of 27 year-old Dahurian larch plantation was established that consisted of five plots extending from the valley to the ridge of a slope. The predawn leaf water potential (Ψ_{pre}), area- and mass-based leaf hydraulic conductance (K_{area} and K_{mass} , respectively), resistance to embolism capacity (P_{50}), leaf mass per area (LMA), net photosynthetic rate (A), and leaf nitrogen content (N) were measured in August 2016.

Important findings The Ψ_{pre} , K_{area} , K_{mass} , P_{50} , A , LMA , and N all varied significantly among the plots ($p < 0.05$), indicating significant intra-specific variations in these traits in response to the changes in site conditions. The P_{50} was significantly ($p < 0.05$) correlated with Ψ_{pre} , K_{area} or K_{mass} , suggesting that a trade-off between hydraulic efficiency and safety exist within the species to some degree. There were significant ($p < 0.05$) pairwise correlations between A , LMA , and N . Nevertheless, there was no significant ($p < 0.05$) correlation between the measured photosynthetic traits and hydraulic traits. We concluded that the intra-specific variations and multiple interrelationships of the leaf hydraulic and photosynthetic traits for the larch reflect the plasticity of its leaf traits and strategies of its survival and growth as a result of its acclimation to diverse site conditions.

Key words leaf traits; leaf mass per area; photosynthetic rate; hydraulic conductance; intra-specific variation; site effect

Citation: Li ZM, Wang CK, Luo DD (2017). Variations and interrelationships of foliar hydraulic and photosynthetic traits for *Larix gmelinii*. Chinese Journal of Plant Ecology, 41, 1140–1148. doi: 10.17521/cjpe.2017.0049

叶片是植物与外界进行碳水交换的主要器官(金鹰和王传宽, 2015); 叶片因环境变化而产生的叶性状变化会显著地影响植物的碳水交换过程(Reich, 2014)。在叶形态、结构和功能性状中, 叶光合和水力性状对植物的生存和生长最为重要。叶光合性状主要包括净光合速率(A)、比叶质量(LMA)、叶氮含量(N)等, 是植物碳经济谱的主要参数(Wright *et al.*, 2004; Osnas *et al.*, 2013), 它对环境变化的响应直接影响植物净碳吸收(Marie *et al.*, 2015)。叶水力性状主要包括叶水力导度(K_{leaf})、抗栓塞能力(P_{50})等(龚容和高琼, 2014), 它是植物水分运输的重要性状, 显著地影响植物气体交换过程(金鹰和王传宽, 2015)。植物通过叶片气孔吸收 CO_2 的同时, 不可避免地伴随大量的水分扩散到大气中(Santiago *et al.*, 2004), 所以充足的水分供应是植物维持光合作用的必要条件(Nardini & Luglio, 2014)。探索植物叶光合和水力性状的变异性及其相互关系对理解和预测气候变化对植物的存活、生长及分布至关重要(Poorter & Bongers, 2006; Brodribb *et al.*, 2014; Marie *et al.*, 2015)。

植物叶光合性状和水力性状的变异性和相关性引起人们的普遍关注(Wright *et al.*, 2004), 但研究结果有时出现分歧。例如: Wright等(2004)整合构建了包括全球175个样地的2548个植物种的植物性状数据库(GLOPNET), 分析发现6个主要叶性状的种间变异高达1-2个数量级; A 、 LMA 、 N 等叶光合性状之间存在成对相关关系。然而, Funk和Cornwell (2013)从GLOPNET中提取22个不同群落的数据再度分析发现, 在叶寿命差异较小的群落中, A 、 LMA 和 N 之间的相关性微弱。Reich (2014)列举了许多案例研究, 提出了植物“快-慢经济谱”假说。该假说认为, 植物叶碳、水性状具有协同性, “快速收益型”物种应具有较高的 A 和 K_{leaf} , “慢速收益型”物种则反之。然而, Sack等(2013)综合分析发现叶水力性状(叶脉)与经济性状(LMA)并不相关; Li等(2015)也报道同样的现象, 并推测产生这种不相关现象的原因可能是叶片上层的栅栏组织与下层的海绵组织具有相对独立功能的缘故。与这些种间变异和相关性研究相比, 种内变异及相关性研究较少, 且研究结论也不一致。例如: Blackman等(2016)报道, 栅栏和海绵组织区分不明显的赤桉(*Eucalyptus camaldulensis*)的水力与光合性状之间也不相关。欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)的 P_{50} 随着干旱程度的增加而增加(Schuldt *et al.*, 2016), 而 K_{leaf} 与 P_{50} 无关(Hajek *et al.*, 2016)。另外, 植物叶性状也会受环境变化、土壤物理和化学性质等影响。例如: 氮添加可降低火炬松(*Pinus taeda*)叶水分运输效率, 从而降低叶水势, 但磷添加并不影响叶的水力结构(Faustino *et al.*, 2013)。综上所述, 植物叶性状及其相关性在种内和种间是否存在一致性的规律、这种变异性和相关性是否会随环境条件变化而变化等问题还需要进一步的验证, 以便更好地理解 and 预测植物对全球气候变化的响应和适应。

兴安落叶松(*Larix gmelinii*)是我国北方森林的优势组成树种, 具有广泛的分布范围和较强的环境适应能力(全先奎和王传宽, 2015)。随着全球气候变暖加剧, 模型预测兴安落叶松会逐渐北移, 甚至可能全部出境(李峰等, 2006)。然而, 更准确的评估与预测需要理解更多的植物生理生态机制。Jin等(2016)测定分析了我国温带10个主要树种(包括兴安落叶松)的叶水力和经济性状, 发现基于叶质量的水力导度随着 P_{50} 增加而增加, 光合与水力性状之间存在一定程度的协同性, 但他们并没有探究这些树种叶性状的种内变异性和相关性。然而, 本地区不同种源兴安落叶松同质园试验研究发现, 其叶光合特性(全先奎和王传宽, 2016)、水分利用效率(全先奎和王传宽, 2015)、叶氮磷含量(平川等, 2014)等性状均因长期适应于种源地的环境条件而表现出种内变异, 但其叶水力和光合性状对局部立地条件差异的响应尚不清楚。基于前期研究, 本文探究的科学问题是: 响应于局部立地条件变化, 兴安落叶松叶光合与水力性状的种内变异性和相关性如何?

兴安落叶松(*Larix gmelinii*)是我国北方森林的优势组成树种, 具有广泛的分布范围和较强的环境适应能力(全先奎和王传宽, 2015)。随着全球气候变暖加剧, 模型预测兴安落叶松会逐渐北移, 甚至可能全部出境(李峰等, 2006)。然而, 更准确的评估与预测需要理解更多的植物生理生态机制。Jin等(2016)测定分析了我国温带10个主要树种(包括兴安落叶松)的叶水力和经济性状, 发现基于叶质量的水力导度随着 P_{50} 增加而增加, 光合与水力性状之间存在一定程度的协同性, 但他们并没有探究这些树种叶性状的种内变异性和相关性。然而, 本地区不同种源兴安落叶松同质园试验研究发现, 其叶光合特性(全先奎和王传宽, 2016)、水分利用效率(全先奎和王传宽, 2015)、叶氮磷含量(平川等, 2014)等性状均因长期适应于种源地的环境条件而表现出种内变异, 但其叶水力和光合性状对局部立地条件差异的响应尚不清楚。基于前期研究, 本文探究的科学问题是: 响应于局部立地条件变化, 兴安落叶松叶光合与水力性状的种内变异性和相关性如何?

1 材料和方法

1.1 研究地概况和取样方案

试验地位于东北林业大学帽儿山森林生态站(45.33° N, 127.50° E), 平均海拔400 m, 平均坡度10°-15°, 地带性土壤为暗棕色森林土。该地区属于大陆性季风气候, 夏季温暖多雨, 冬季寒冷干燥, 年平均气温3.1 °C, 1月平均气温-18.5 °C, 7月平均气温22.0 °C, 平均年降水量为629 mm, 多集中在夏季, 无霜期为120-140天(Wang *et al.*, 2013)。

试验地是1989年春季营造的兴安落叶松人工林。造林采用从山谷至山脊的全坡位造林, 所用苗木为相同种源的实生苗, 株行距为1.5 m × 1.0 m。

2016年5月随机设置3条全坡位样带(1000 m), 进行每木检尺, 结果发现林分密度和胸高断面积从山谷到山脊呈现出“低-高-低”的趋势, 表明不同坡位兴安落叶松因立地条件差异而发生自然稀疏的强度不一。为此, 根据林分密度和胸高断面积, 在每条样带中建立了5块长20 m、宽3 m的样地(图1); 然后在每块样地内选择胸径(DBH)接近样地平均DBH的样树各4株, 共60株样树(表1)。

为了合理地反映立地条件变化对兴安落叶松叶性状的影响、降低背景干扰, 本研究采用了一种权衡取样方案: 选择样树的冠层上部处于全光照条件下的短枝作为叶水力和光合性状测量对象(Brodribb *et al.*, 2005), 同时考虑到测定针叶所处的不同树高引起重力势差异的影响, 在数据分析中将树高与水力性状进行回归分析, 比较分析树高对水势的影响。所有的叶性状参数测定均在2016年8月进行。

1.2 叶水力性状参数测定

黎明前水势(Ψ_{pre})测定: 在3:00–5:00选取带叶小枝一个, 迅速放入黑色塑料袋中, 装入冷藏箱(4 °C)。带回实验室后立即用压力室(Model 1505D, PMS Instrument Company, Albany, USA)测定其水势, 即为 Ψ_{pre} 。

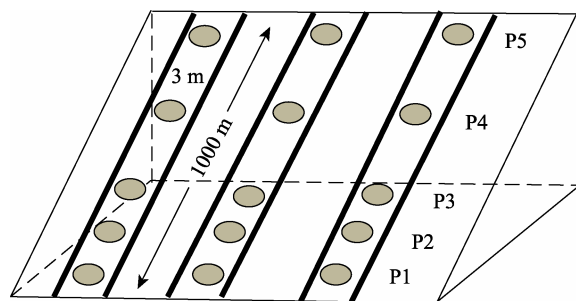


图1 样地位置示意图。样地代码(P1–P5)同表1。

Fig. 1 Schematic diagram of the plot location. Refer to Table 1 for the plot codes (P1–P5).

表1 样地和样树的基本特征(平均值±标准偏差, $n = 15$)

Table 1 Basic characteristics of the sample plots and trees (mean ± SD, $n = 15$)

样地号 Plot code	离山谷的距离 Distance from valley (m)	样地 Plot			样树 Sample tree	
		胸高断面积 Basal area ($\text{m}^2 \cdot \text{hm}^{-2}$)	密度 Density (trees $\cdot \text{hm}^{-2}$)	平均胸径 Mean DBH (cm)	平均胸径 Mean DBH (cm)	平均树高 Mean tree height (m)
P1	20–40	$28.2 \pm 5.0^{\text{ab}}$	$1\,778 \pm 192^{\text{ab}}$	$12.9 \pm 3.5^{\text{a}}$	$13.9 \pm 0.5^{\text{b}}$	$13.0 \pm 0.6^{\text{c}}$
P2	140–160	$54.5 \pm 21.3^{\text{a}}$	$2\,222 \pm 855^{\text{ab}}$	$19.5 \pm 7.3^{\text{a}}$	$17.2 \pm 1.4^{\text{ab}}$	$16.3 \pm 1.7^{\text{ab}}$
P3	260–280	$64.5 \pm 20.2^{\text{a}}$	$2\,444 \pm 385^{\text{a}}$	$17.3 \pm 3.3^{\text{a}}$	$17.9 \pm 1.7^{\text{a}}$	$17.3 \pm 1.0^{\text{a}}$
P4	540–560	$28.2 \pm 7.2^{\text{ab}}$	$1\,167 \pm 167^{\text{bc}}$	$16.1 \pm 0.6^{\text{a}}$	$17.2 \pm 1.3^{\text{ab}}$	$15.1 \pm 1.0^{\text{ab}}$
P5	980–1\,000	$13.2 \pm 4.9^{\text{b}}$	$722 \pm 192^{\text{c}}$	$15.5 \pm 2.8^{\text{a}}$	$14.9 \pm 1.0^{\text{ab}}$	$14.3 \pm 0.8^{\text{b}}$

同列不同小写字母表示显著差异($p < 0.05$)。

DBH, diameter at breast height. Different lowercase letters in same column indicate significant differences ($p < 0.05$).

www.plant-ecology.com

压力-容积(PV)曲线测定: 在3:00–5:00选取带叶小枝一个, 迅速放入水桶内, 并在水下剪去约10 cm的斜切口, 套上黑色塑料袋。带回实验室水化至饱和($\Psi_l > -0.1$ MPa, 约1 h)后, 取出小枝并吸干其表面水后, 立即用电子天平(0.001 g)称量其饱和和鲜质量(SW)。用压力室测定其水势(Ψ_l)后, 将其置于室温(20–25 °C)下自然失水一定时间, 再测定对应的鲜质量(FW)和 Ψ_l ; 如此反复测定, 直至 Ψ_l 下降不明显甚至上升为止。然后用扫描仪(Perfection V33, EPSON, Nagano, Japan)和图像处理软件测定叶面积(LA); 之后置于65 °C烘箱中烘48 h后称其干质量(DW), 由下式计算叶相对含水量(RWC , %):

$$RWC = 100 \times (FW - DW) / (SW - DW) \quad (1)$$

以 RWC 和 Ψ_l 作PV曲线, 从中求得失膨点前后线性部分的斜率($\Delta RWC / \Delta \Psi_l$), 再用下式计算失膨点前后的水容(C_{leaf}):

$$C_{\text{leaf}} = \frac{\Delta RWC}{\Delta \Psi_l} \times \left(\frac{DW}{LA} \right) \times \left(\frac{WW}{DW} \right) / M \quad (2)$$

式中: WW 为饱和状态下水的质量(即鲜质量–干质量, g); M 为水的摩尔质量($18 \text{ g} \cdot \text{mol}^{-1}$)。

水力导度和脆弱性曲线测定: 采用复水法(rehydration kinetic technique)测定(Brodribb & Holbrook, 2003)。于3:00–5:00, 在每个样树上采集若干个枝条, 迅速放入水桶内, 并在水下剪去10 cm左右, 套上黑色塑料袋, 带回实验室。将若干个小枝置于自然状态下失水不同时间, 以形成不同的初始水势梯度; 然后将其分别放入黑色塑料袋中密封, 并保存在黑暗处至少30 min, 使其上所有短枝水势平衡。之后, 取两个短枝测其水势差: 若小于0.1 MPa, 则认为达到平衡, 并记录为 Ψ_0 。然后, 再选一相邻短枝, 水下剪茎, 并使之复水一定时间(t); 复水时间取决于初始水势的高低(即高水势复水时间短, 低水势复水

时间长)。之后测定水化后水势(Ψ_f)。根据电容再补充的原理,按下式计算水力导度(K_{leaf}):

$$K_{\text{leaf}} = C_{\text{leaf}} \ln(\Psi_0/\Psi_f)/t \quad (3)$$

将 C_{leaf} 分别基于叶面积和叶质量进行标准化,可计算基于叶面积(K_{area})和叶质量的水力导度(K_{mass})。

对每株样树的 K_{leaf} 和 Ψ_0 测量值进行不同函数(线性、逻辑斯蒂和指数函数)回归拟合,选择其中赤池信息量准则(AIC)值最小的函数作为优化函数(Ocheltree *et al.*, 2016),得到最适的脆弱性曲线。将导水率为最大导水率(K_{area})的50%时所对应叶水势,确定为 P_{50} 。

1.3 叶光合性状参数测定

选取与水力性状测定小枝位置相邻的小枝,采用LI-6400便携式CO₂/H₂O红外分析仪(LI-COR, Lincoln, USA)离体测定其上三簇成熟针叶的净光合速率(A)(唐艳和王传宽, 2011),取平均值代表此样树 A 。测定时控制参数设置为:光强为饱和光强(1 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),CO₂浓度为400 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}$,进入样品室流速为500 $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$,温度为20–25 $^{\circ}\text{C}$ 。测定前先用饱和光强对针叶进行充分光诱导(约10 min),然后再作记录。测定完成后,立即采下该针叶,装入封口袋并置于冷藏箱(4 $^{\circ}\text{C}$)。带回实验室后,用扫描仪和图像处理软件测定 LA ;之后将叶样品置于

65 $^{\circ}\text{C}$ 烘箱烘48 h后称其干质量;将叶干质量除以 LA 得到比叶质量(LMA , $\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}$)。

另外,采集与测定位置相近的针叶带回实验室烘干粉碎后,采用全自动凯式定氮仪(Kjeltec 8400, FOSS, Hillerod, Danmark)测定叶氮含量(N , $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)。

1.4 数据分析

采用单因素方差分析法和Tukey多重比较样地间水力和光合性状参数的差异。以样木为试验单位,采用回归分析法和主成分分析法探索叶水力和光合性状之间的相关性。在分析叶水力性状与光合性状关系时,考虑到树高对两者的影响可能因重力势差异而不同,先将树高与水力导度(K_{area})回归,然后将其残差(e_K)与光合速率(A)作回归分析。所有数据处理均采用R3.3.2进行。

2 结果

2.1 不同样地兴安落叶松叶水力和光合性状的变异

不同样地的 Ψ_{pre} 差异显著($p < 0.05$,图2C),波动在−0.27 MPa与−0.54 MPa之间。 K_{area} 的样地间差异也显著($p < 0.05$,图2A),最小值(40.7 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$)仅为最大值(100.3 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$)的41%。 K_{mass} 与 K_{area} 变化趋势类似,变化范围为382.8–1134.8 $\text{mmol}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$ 。同样, P_{50} 的样地

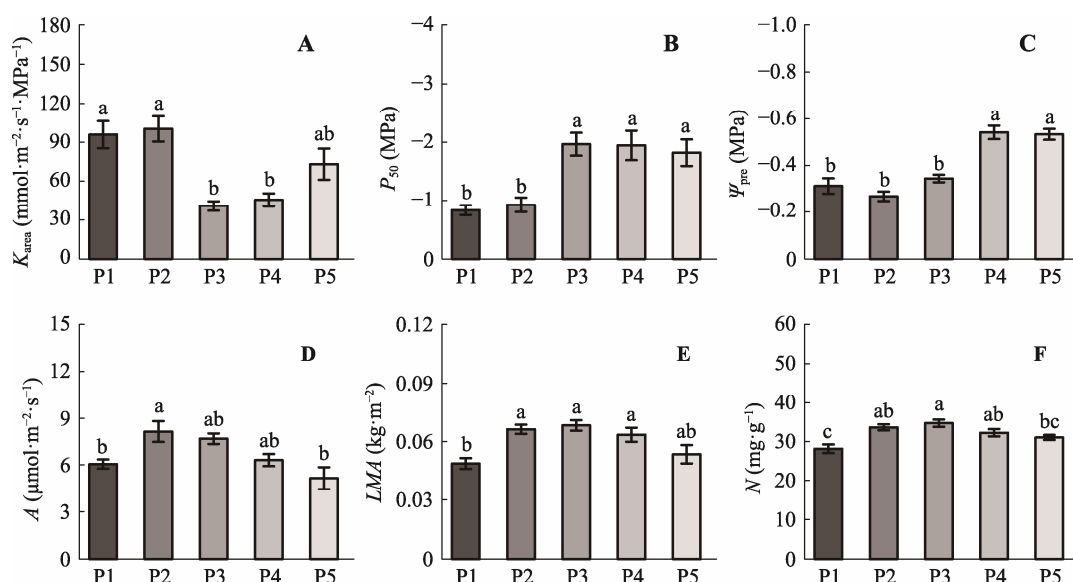


图2 不同样地兴安落叶松水力和光合性状的比较(平均值±标准偏差)。 K_{area} , 基于叶面积的水力导度; P_{50} , 导水率丢失50%所对应的叶水势; Ψ_{pre} , 黎明前叶水势; A , 净光合速率; LMA , 比叶质量; N , 叶氮含量; P1–P5, 样地代码见表1。不同小写字母表示样地间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 2 Comparisons of leaf hydraulic and photosynthesis traits among the plots of *Larix gmelinii* (mean \pm SD). K_{area} , area-based leaf hydraulic conductance; Ψ_{pre} , predawn leaf water potential; A , net photosynthesis rate; P_{50} , leaf water potential inducing 50% loss of the leaf hydraulic conductance; LMA , leaf mass per area; N , leaf nitrogen content; P1–P5, refer to Table 1 for Plot codes. Different lowercase letters indicate significant differences among the plots ($p < 0.05$).

间差异显著($p < 0.05$, 图2B), 波动在 -0.83 MPa与 -1.96 MPa之间, 前者是后者的42%。

不同样地的 A 、 LMA 和 N 均存在显著差异($p < 0.05$, 图2D–2F), 且三者随坡位从山谷至山脊的变化趋势基本一致, 呈现出“低-高-低”的格局。P2样地的 A 最大($8.14 \text{ } \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 显著高于P1和P5样地(平均值为 $5.60 \text{ } \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。P1样地的 LMA 最小($0.047 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}$), 显著低于P2、P3、P4样地(平均值为 $0.065 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}$)。N变化在 28.2 – $34.7 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 之间。

2.2 兴安落叶松叶水力和光合性状的相互关系

K_{area} 和 P_{50} 均随着 Ψ_{pre} 的降低而减少(图3A、3D)。 K_{area} 与 P_{50} 之间存在着极显著的负幂函数关系($R^2 = 0.51$, $n = 60$, $p < 0.01$; 图3C)。 K_{area} 和 P_{50} 均与树高(H)呈线性相关关系(图3B、3E), 其 R^2 分别为 0.13 和 0.07 , 但 Ψ_{pre} 与 H 相关不显著($p > 0.05$, 图3F)。 A 、 LMA 和 N 之间均存在显著的($p < 0.01$)成对相关关系, R^2 波动在 0.13 – 0.55 之间(图4)。

K_{area} 与 A 线性相关性较弱($p < 0.05$, $R^2 = 0.07$;

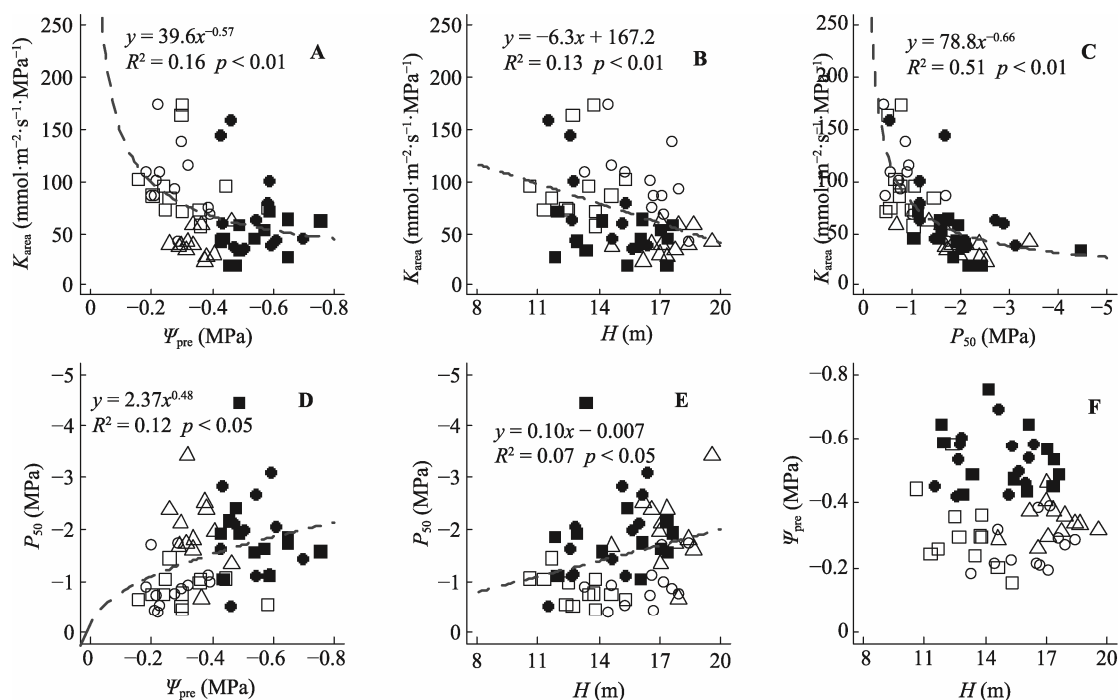


图3 兴安落叶松水力性状之间的关系。 K_{area} , 基于叶面积的水力导度; P_{50} , 导水率丢失50%所对应的叶水势; Ψ_{pre} , 黎明前叶水势; H , 树高。空心方形、圆形和三角形分别表示P1、P2和P3样地, 实心方形和圆形分别表示P4和P5样地。所有的样本数均为60。
Fig. 3 Relationships between leaf hydraulic traits for *Larix gmelinii*. K_{area} , area-based leaf hydraulic conductance; P_{50} , leaf water potential inducing 50% loss of the leaf hydraulic conductance; Ψ_{pre} , predawn leaf water potential; H , tree height. Hollow square circle, and triangle represent P1 plot, P2 plot, and P3 plot, respectively; solid square and triangle represent P4 plot and P5 plot, respectively. All sample sizes are 60.

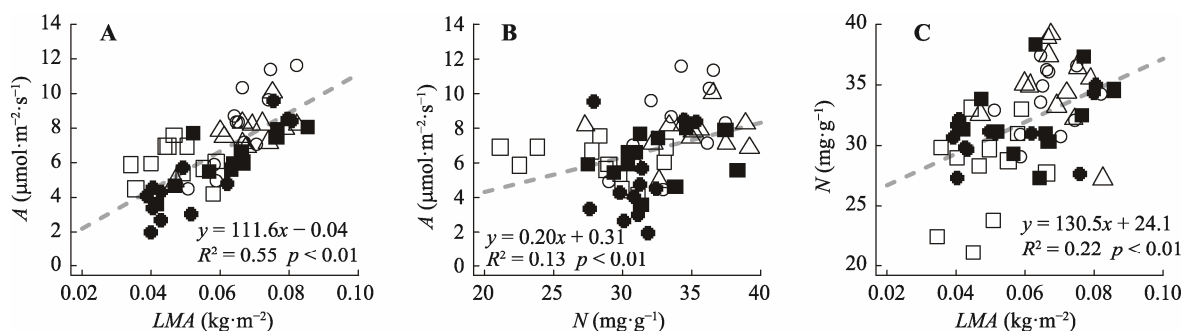


图4 兴安落叶松光合性状间的关系。 A , 净光合速率; N , 叶氮含量; LMA , 比叶质量; 空心方形、圆形和三角形分别表示P1、P2和P3样地, 实心方形和圆形分别表示P4和P5样地。所有的样本数均为60。
Fig. 4 Relationships between leaf photosynthetic traits for *Larix gmelinii*. A , net photosynthesis rate; N , leaf nitrogen content; LMA , leaf mass per area. Hollow square circle, and triangle represent P1 plot, P2 plot, and P3 plot, respectively; solid square and triangle represent P4 plot and P5 plot, respectively. All sample sizes are 60.

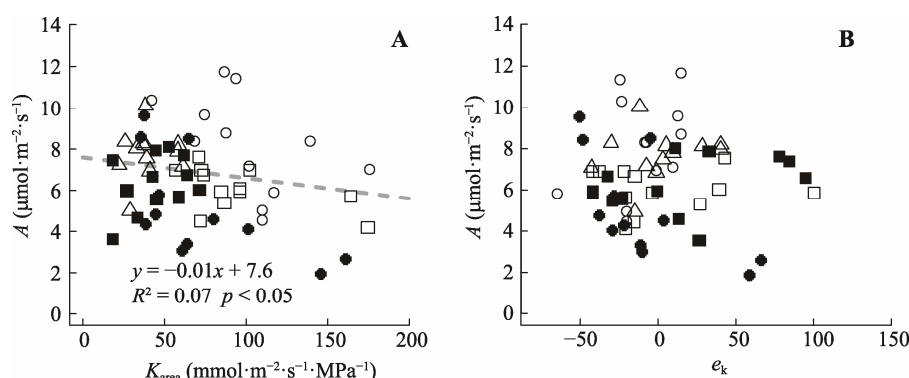


图5 兴安落叶松光合和水力性状的关系。A, 净光合速率; K_{area} , 基于叶面积的水力导度; e_k , 水力导度与树高的残差。空心方形、圆形和三角形分别表示P1、P2和P3样地, 实心方形和圆形分别表示P4和P5样地。所有的样本数为60。

Fig. 5 Relationships between leaf photosynthetic and hydraulic traits for *Larix gmelinii*. A, net photosynthesis rate; K_{area} , area-based leaf hydraulic conductance; e_k , residuals between K_{area} and height. Hollow square circle, and triangle represent P1 plot, P2 plot, and P3 plot, respectively; solid square and triangle represent P4 plot and P5 plot, respectively. All sample sizes are 60.

图5A)。分离树高影响后, e_k 与A相关不显著($p > 0.05$; 图5B)。进一步的主成分分析表明: 水力性状(K_{area} 和 P_{50})与光合性状(A、N和LMA)之间关系不紧密, 但水力性状之间、光合性状之间均显著相关(图6)。

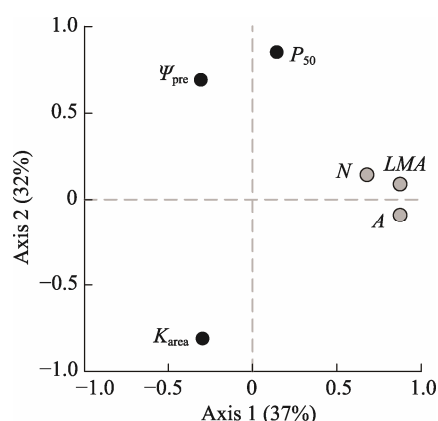


图6 兴安落叶松水力和光合性状的主成分分析。 K_{area} , 基于叶面积的水力导度; P_{50} , 导水率丢失50%所对应的叶水势; A, 净光合速率; LMA, 比叶质量; N, 叶氮含量。灰色圆形, 光合性状; 黑色圆形, 水力性状。

Fig. 6 Principal component analysis of the hydraulic and photosynthetic traits for *Larix gmelinii*. K_{area} , area-based leaf hydraulic conductance; P_{50} , leaf water potential inducing 50% loss of the leaf hydraulic conductance; A, net photosynthesis rate; LMA, leaf mass per area; N, leaf nitrogen content. Solid and hollow symbols represent hydraulic and photosynthetic traits, respectively.

3 讨论

3.1 兴安落叶松叶水力和光合性状随立地条件的变异性

虽然本研究尚未对全坡位样带的土壤物理和化学性质做全面监测, 但从3条样带不同坡位的5个样地的一些间接测定指标分析看, 不同坡位的立地条

件存在显著差异。首先, 各样地在1989年春季造林时所栽植的是年龄和种源相同的兴安落叶松实生苗, 造林初始密度也相同, 而且在过去的27年中(直至2016年调查)没有采取过任何林分抚育经营措施。不同样地的林分密度和胸高断面面积差异显著(表1), 表明林木响应于立地条件而产生林分自然稀疏和林木分化的强度不一。虽然各样地的平均DBH差异不显著, 但DBH的变异性(即SD)不一(表1), 从另一个角度反映出林木响应于立地条件变化而产生林木分化程度的差异。其次, 黎明前叶水势(Ψ_{pre})常用于表征根际土壤水势(Ameglio *et al.*, 1999); 样地间 Ψ_{pre} 的显著差异(图2C)表明样地间的土壤供水能力存在差异。再者, 叶氮含量(N)常与土壤肥力密切相关(Ordóñez *et al.*, 2009); 样地间N的显著差异(图2F)表明样地间的土壤肥力可能存在差异。由此推断, 处于不同坡位的这5个样地构成了一个立地条件综合变化梯度。

响应于样地间立地条件的差异, 兴安落叶松叶水力和光合性状均产生显著的变异性(图2); 该种内变异主要是叶性状响应于立地条件变化而表现出的表型可塑性。本研究结果显示, 在 Ψ_{pre} 较高样地中, K_{leaf} 和 P_{50} 也较高(图2), 而且二者与 Ψ_{pre} 相关显著(图3A、3D); 这说明兴安落叶松叶水力性状受土壤水分状况的影响。土壤水分供应显著影响植物水分有效性(Aranda *et al.*, 2014)。在水分供应较好的条件下, 林木能在单位时间内将更多的水分运输到叶, 但其抗栓塞能力较弱(Skelton *et al.*, 2015)。与叶水力性状不同, A、LMA和N等光合性状随样带坡位变化而显示出相似的变化趋势(图2), 且A和LMA均与N呈显

著的正相关关系(图4), 说明兴安落叶松叶光合性状的种内变异主要受土壤肥力影响。

3.2 兴安落叶松叶水力和光合性状的相关性

水力效率-安全权衡是植物适应环境和进化的结果(Blackman *et al.*, 2010), 水力效率是保证植物水分供应、进行光合生长的基础; 而水力安全是衡量植物干旱耐性, 决定植物是否能够生长或生存的关键性状(Naridini *et al.*, 2012)。以往不同植物种的叶水力导度与脆弱性之间存在权衡关系(Blackman *et al.*, 2010; Naridini *et al.*, 2012; Jin *et al.*, 2016), 说明水分运输效率较低的植物具有更安全的水力结构, 从而降低木质部栓塞的危险(Jin *et al.*, 2016)。我们发现不同立地条件下的兴安落叶松 K_{area} 与 P_{50} 显著相关(图3C), 表明兴安落叶松种内也存在一定的水力效率-安全权衡关系。然而, Hajek等(2016)对100个不同种源欧洲山毛榉的研究结果表明, 所测定的22个生理生态性状中绝大多数参数因种源的遗传分化而使其种内差异显著, 其中抗栓塞能力与水力效率无关, 不是通过调整导管的大小而是通过调整导管的数量来应对水分胁迫。全先奎和王传宽(2015)测定了兴安落叶松17个种源的叶水分利用效率、净光合速率、蒸腾速率、比叶面积和叶氮含量等也发现了类同的种内遗传分化, 而且参数之间存在显著相关关系; 但他们尚未测定叶水力性状。因此, 本研究中兴安落叶松随立地条件变化而呈现出的叶水力效率-安全权衡关系是否也存在于用于观察长期遗传分化的种源试验中, 尚需进一步验证。

Wright等(2004)首次提出了全球植物叶经济性状谱; 随后的许多研究结果也证实了它具有一定的普适性(Reich, 2014)。但Wright等(2004)采用叶性状的平均值代表每个物种的平均水平, 这忽略了叶性状的种内变异和表型可塑性(Niinemets, 2015)。全先奎和王传宽(2016)报道兴安落叶松6个种源的净光合速率与叶氮含量存在显著的正相关关系。本研究对这一研究作了补充, 发现随立地条件变化兴安落叶松叶光合性状之间也存在成对相关关系; 其中 A_{area} 与 LMA 正相关(图4A), 可能因为它通过降低叶内部空间或增加叶肉组织的投入来增加 LMA (Wright *et al.*, 2004; Hassiotou *et al.*, 2010)。Niinemets (2015)对冬青栎(*Quercus ilex*)叶性状相关性的研究也得出了类似的结果。

叶片碳固定与水散失共用一个通路(气孔)进行碳水交换, 因此叶光合与水力性状之间理论上应存在一定的相关性(Santiago *et al.*, 2004; Brodribb *et al.*, 2005, 2007)。但本研究结果显示兴安落叶松叶水力与光合性状之间相关性不强($R^2 = 0.07$, $p = 0.05$; 图5A), 而且分离树高对叶水势的影响后, 叶水力导度与叶光合速率则无显著相关关系(图5B, 图6), 表明叶性状存在多维性状组合。叶性状与植物生长、生存和分布紧密相关(Poorter & Bongers, 2006); 每一种性状组合往往代表着植物的一种生存生长策略(Laughlin, 2014)。因此, 兴安落叶松的多维性状组合可能为其更好地适应环境变化提供了更多的生存策略(Blackman *et al.*, 2016)。最近一些研究也得出类似的结果(Sack *et al.*, 2013; Li *et al.*, 2015; Blackman *et al.*, 2016)。造成叶光合与水力性状相互独立的可能原因有: 一是光合性状和水力性状分别表征不同的生理代谢过程, 所受到的控制因子不同。正如前述, 光合性状与土壤养分状况相关性更强, 而水力性状则受土壤水分状况影响更大。二是本研究中水力和光合性状测定部位和方法不同。水力性状测定的是液态水在木质部导管和叶肉组织中的导度, 而光合性状所测定的仅是气态 CO_2 在叶肉组织中的导度。与木质部水力导度相比, 叶肉组织导度是水分运输过程中的主要阻力来源(Sack *et al.*, 2005), 从而 A 与 K_{area} 无关(图5B), 而且可能与木质部之外的导度有关(Xiong *et al.*, 2017)。

4 结论

兴安落叶松叶水力和光合性状随立地条件变化而产生显著的种内变异, 表现出其环境可塑性。较高的 Ψ_{pre} 伴随着较高的叶水力导度和较低的抗栓塞能力, 且两者相关紧密, 展现出一定的叶水力效率-安全权衡关系。叶净光合速率与比叶质量和叶氮含量显著正相关。然而, 叶光合性状与叶水力导度不相关, 表现出该种内碳水代谢过程有一定的独立性。兴安落叶松在适应不同立地条件中表现出的种内水力和光合性状的可塑性以及叶性状之间的多维相关组合, 为其适应多样的环境提供了一种生存和生长策略。至于叶光合与水力性状在不同植物的种间、同种植物的种内是否有确定性规律以及在什么情况下两者耦联或解耦、其内在机理是什么等问题

还需要深入研究。

基金项目 国家“十三五”重点研发计划项目(2016YFD0600201)和教育部长江学者和创新团队发展计划(IRT_15R09)。

致谢 感谢东北林业大学生态研究中心的张泰东、王薪琪、汤颖等在野外和室内测定中给予的帮助。感谢帽儿山森林生态站提供了野外基础支持。

参考文献

- Ameaglio T, Archer P, Cohen M, Valancogne C, Daudet F-A, Dayau S, Cruiziat P (1999). Significance and limits in the use of predawn leaf water potential for tree irrigation. *Plant and Soil*, 207, 155–167.
- Aranda I, Cano FJ, Gascó A, Cochard H, Nardini A, Mancha JA, López R, Sánchez-Gómez D (2014). Variation in photosynthetic performance and hydraulic architecture across European beech (*Fagus sylvatica* L.) populations supports the case for local adaptation to water stress. *Tree Physiology*, 35, 34–46.
- Blackman CJ, Aspinwall MJ, Dios VR, Smith RA, Tissue DT (2016). Leaf photosynthetic, economics and hydraulic traits are decoupled among genotypes of a widespread species of eucalypt grown under ambient and elevated CO₂. *Functional Ecology*, 30, 1491–1500.
- Blackman CJ, Brodribb TJ, Jordan GJ (2010). Leaf hydraulic vulnerability is related to conduit dimensions and drought resistance across a diverse range of woody angiosperms. *New Phytologist*, 188, 1113–1123.
- Brodribb TJ, Field TS, Jordan GJ (2007). Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulic. *Plant Physiology*, 144, 1890–1898.
- Brodribb TJ, Holbrook NM (2003). Stomatal closure during leaf dehydration correlation with other leaf physiological traits. *Plant Physiology*, 132, 2166–2173.
- Brodribb TJ, Holbrook NM, Zwieniecki MA, Palma B (2005). Leaf hydraulic capacity in ferns, conifers and angiosperms: Impacts on photosynthetic maxima. *New Phytologist*, 165, 839–846.
- Brodribb TJ, McAdam SAM, Jordan GJ, Martins SCV (2014). Conifer species adapt to low-rainfall climates by following one of two divergent pathways. *Proceeding of the National Academy of Science of the United States of America*, 111, 14489–14493.
- Faustino LI, Bulfe NML, Pinazo MA, Monteoliva SE, Graciano C (2013). Dry weight partitioning and hydraulic traits in young *Pinus taeda* trees fertilized with nitrogen and phosphorus in a subtropical area. *Tree Physiology*, 33, 241–251.
- Funk JL, Cornwell WK (2013). Leaf traits within communities: Context may affect the mapping of traits to function. *Ecology*, 94, 1893–1897.
- Gong R, Gao Q (2015). Research progress in the effects of leaf hydraulic characteristics on plant physiological functions. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 300–308. (in Chinese with English abstract) [龚容, 高琼 (2015). 叶片结构的水力学特性对植物生理功能影响的研究进展. 植物生态学报, 39, 300–308.]
- Hajek P, Kurjar D, Wühlisch G, Delzon S, Schuldt B (2016). Intraspecific variation in wood anatomical, hydraulic, and foliar traits in ten European beech provenances differing in growth yield. *Frontiers in Plant Science*, 7, 791.
- Hassiotou F, Renton M, Ludwig M, Evans JR, Veneklaas EJ (2010). Photosynthesis at an extreme end of the leaf traits spectrum: How does it relate to high leaf dry mass per area and associated structural parameters? *Journal of Experimental Botany*, 61, 3015–3028.
- Jin Y, Wang C, Zhou Z, Li Z (2016). Co-ordinated performance of leaf hydraulic and economics in 10 Chinese temperate tree species. *Functional Plant Biology*, 42, 1082–1090.
- Jin Y, Wang CK (2015). Trade-offs between plant leaf hydraulic and economic traits. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 1021–1032. (in Chinese with English abstract) [金鹰, 王传宽 (2015). 植物叶片水力与经济性性状权衡关系的研究进展. 植物生态学报, 39, 1021–1032.]
- Laughlin DC (2014). The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. *Journal of Ecology*, 102, 186–193.
- Li F, Zhou G, Cao M (2006). Responses of *Larix gmelinii* geographical distribution to future climate change—A simulation study. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 17, 2255–2260. (in Chinese with English abstract) [李峰, 周广胜, 曹铭昌 (2006). 兴安落叶松地理分布对气候变化响应的模拟. 应用生态学报, 17, 2255–2260.]
- Li L, McCormack ML, Ma C, Kong D, Zhang Q, Chen X, Zeng H, Niinemets Ü, Guo D (2015). Leaf economics and hydraulic traits are decoupled in five species-rich tropical-subtropical forests. *Ecology Letters*, 18, 899–906.
- Maire V, Wright IJ, Prentice IC, Batjes NH, Bhaskar R, Bodegom PM, Cornwell WK, Ellsworth D, Niinemets Ü, Ordonez A, Reich PB, Santiago LS (2015). Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 706–717.
- Nardini A, Luglio J (2014). Leaf hydraulic capacity and drought vulnerability: Possible trade-offs and correlations with climate across three major biomes. *Functional Ecology*, 28, 810–818.
- Nardini A, Pedà G, Rocca NL (2012). Trade-offs between leaf hydraulic capacity and drought vulnerability: Morpho-anatomical bases, carbon costs and ecological consequences. *New Phytologist*, 196, 788–798.
- Niinemets Ü (2015). Is there a species spectrum within the

- world-wide leaf economics spectrum? Major variations in leaf functional traits in the Mediterranean sclerophyll *Quercus ilex*. *New Phytologist*, 205, 79–96.
- Ocheltree TW, Nippert JB, Prasad PVV (2016). A safety vs efficiency trade-off identified in the hydraulic pathway of grass leaves is decoupled from photosynthesis, stomatal conductance and precipitation. *New Phytologist*, 210, 97–107.
- Ordóñez JC, van Bodegom PM, Witte JPM, Wright IJ, Reich PB, Aerts R (2009). A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 137–149.
- Osnas JLD, Lichstein JW, Reich PB, Pacala SW (2013). Global leaf traits relationship: Mass, area, and the leaf economics spectrum. *Science*, 340, 741–744.
- Ping C, Wang CK, Quan XK (2014). Influence of environmental changes on stoichiometric traits of nitrogen and phosphorus for *Larix gmelinii* trees. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 1965–1974. (in Chinese with English abstract) [平川, 王传宽, 全先奎 (2014). 环境变化对兴安落叶松氮磷化学计量特征的影响. *生态学报*, 34, 1965–1974.]
- Poorter L, Bongers F (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87, 1733–1743.
- Quan XK, Wang CK (2015). Comparison of foliar water use efficiency among 17 provenances of *Larix gmelinii* in the Mao'ershan area. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 352–361. (in Chinese with English abstract) [全先奎, 王传宽 (2015). 帽儿山17个种源落叶松针叶的水分利用效率比较. *植物生态学报*, 39, 352–361.]
- Quan XK, Wang CK (2016). Responses and influencing factors of foliar photosynthetic characteristics of *Larix gmelinii* to changing environments. *China Science Bulletin*, 61, 2273–2286. (in Chinese) [全先奎, 王传宽 (2016). 兴安落叶松光合特性对环境的适应及其影响因素. *科学通报*, 61, 2273–2286.]
- Reich PB (2014). The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102, 275–301.
- Sack L, Scoffoni C, John GP, Poorter H, Mason CM, Alonzo MR, Donovan LA (2013). How do leaf veins influence the worldwide leaf economic spectrum? Review and synthesis. *Journal of Experimental Botany*, 64, 4053–4080.
- Sack L, Tyree M, Holbrook NM (2005). Leaf hydraulic architecture correlates with regeneration irradiance in tropical rainforest trees. *New Phytologist*, 167, 403–413.
- Santiago LS, Goldstein G, Meinzer FC, Fisher JB, Machado K, Woodruff D, Jones T (2004). Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia*, 140, 543–550.
- Schuldt B, Knutzen F, Delzon S, Jansen S, Haubold HM, Burrett R, Clough Y, Leuschner C (2016). How adaptable is the hydraulic system of European beech in the face of climate change-related precipitation reduction? *New Phytologist*, 210, 443–458.
- Skelton BP, West AG, Dawson TE (2015). Predicting plant vulnerability to drought in biodiverse regions using functional traits. *Proceeding of the National Academy of Science of the United States of America*, 112, 5744–5749.
- Tang Y, Wang CK (2011). A feasible method for measuring photosynthesis *in vitro* for major tree species in northeastern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 452–462. (in Chinese with English abstract) [唐艳, 王传宽 (2011). 东北主要树种光合作用可行的离体测定方法. *植物生态学报*, 35, 452–462.]
- Wang C, Han Y, Chen J, Wang X, Zhang Q, Lamberty BB (2013). Seasonality of soil CO₂ efflux in a temperate forest: Biophysical effects of snowpack and spring freeze-thaw cycles. *Agricultural and Forest Meteorology*, 177, 83–92.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Bares JC, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov WI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Xiong D, Flexas J, Yu T, Peng S, Huang J (2017). Leaf anatomy mediates coordination of leaf hydraulic conductance and mesophyll conductance to CO₂ in *Oryza*. *New Phytologist*, 213, 572–583.

责任编辑: 罗天祥 责任编辑: 李 敏

《植物水分调节对策: 等水与非等水行为》作者更正

发表在2017年41卷第9期1020–1032页罗丹丹等的文章《植物水分调节对策: 等水与非等水行为》中, 1023页“ P_{50} 是反映植物水分运输系统脆弱性的重要指标: P_{50} 值越负, 植物的抗栓塞力越弱(龚蓉和高琼, 2015)”应为“ P_{50} 是反映植物水分运输系统脆弱性的重要指标: P_{50} 值越负, 植物的抗栓塞力越强(龚蓉和高琼, 2015)”; 1027页基金项目应为: 国家“十三五”重点研发计划项目(2016YFD0600201)和教育部长江学者和创新团队发展计划(IRT_15R09)。特此更正。



扫码向作者提问