

几种丛生竹叶性状随冠层高度的垂直变化规律

潘云龙^{1,2}, 欧阳玉莹^{1,2}, 李彬^{1,2}, 陈欣凡^{1,2}, 朱清波^{1,2}, 洪滔^{1,2*}

(1. 福建农林大学林学院, 福建福州 350002; 2. 福建省高校森林生态系统过程与经营重点实验室, 福建福州 350002)

摘要 [目的]了解几种丛生竹叶的平均叶面积(MLA)、比叶面积(SLA)和叶干物质含量(LDMC)沿冠层高度的垂直变化规律。[方法]对福建农林大学百竹园内12种丛生竹不同冠层高度叶片MLA、SLA和LDMC进行调查,分析丛生竹不同冠层MLA、SLA和LDMC的垂直空间结构与差异。[结果]不同丛生竹的上、中、下冠层MLA与LDMC变化较小,SLA变化较大,MLA与LDMC均以唐竹最高(上、中、下冠层MLA均值分别为26.0、33.7、27.4 cm²;LDMC分别为766.0、814.8、792.4 m²/kg),LDMC以大黄苦竹最低(上、中、下冠层分别为528.4、548.5、479.0 mg/g);SLA均以高节竹最高(上、中、下冠层分别为629.0、284.9、440.7 m²/kg);同竹种不同冠层间MLA差异不显著($P>0.05$);除白哺鸡竹外,其他11种竹种3个冠层间的SLA差异不显著($P>0.05$)。[结论]光照、水分资源及养分在冠层不同高度的分配,共同导致MLA、SLA和LDMC沿冠层垂直方向发生变化。

关键词 平均叶面积;比叶面积;叶干物质含量;丛生竹;冠层高度

中图分类号 S718.3 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2017)22-0107-03

Vertical Variations in Foliar Traits with Canopy Height of Several Sympodial Bamboos

PAN Yun-long^{1,2}, OUYANG Yu-ying^{1,2}, LI Bin^{1,2}, HONG Tao^{1,2*} et al (1. College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou, Fujian 350002; 2. Key Laboratory of Fujian Universities for Forest Ecological System Process and Management, Fuzhou, Fujian 350002)

Abstract [Objective] To understand the vertical variations of MLA, SLA and LDMC along a canopy height of several sympodial bamboos. [Method] The MLA, SLA and LDMC of different height of canopy of 12 kinds of cluster bamboo in Fujian Agriculture and Forestry University were investigated. The vertical structure and difference of MLA, SLA and LDMC in different canopy of clustered bamboo were analyzed. [Result] The results showed that the changes of MLA and LDMC in the upper, middle and lower canopy of different clustered bamboos were smaller, and the change of SLA was greater, and MLA and LDMC of *Sinobambusa tootsik* were the highest (MLA in the upper, middle and lower canopy were 26.0, 33.7 and 27.4 cm², respectively, and LDMC was 766.0, 814.8 and 792.4 m²/kg, respectively). The minimum LDMC was *Pleiblastus amarus* (LDMC in the upper, middle and lower canopy were 528.4, 548.5, 479.0 mg/g). The highest SLA was *Phyllostachys prominens* (the upper, middle and lower canopy were 629.0, 284.9 and 440.7 m²/kg, respectively). There was no significant difference in MLA between the canopy of the same species ($P>0.05$). In addition to *Phyllostachys dulcis*, difference of SLA of other 11 kinds of bamboo species in 3 canopy was not significant ($P>0.05$). [Conclusion] The distribution of light, water resources and nutrients at different heights of canopy resulted in the change of MLA, SLA and LDMC along the vertical direction of canopy.

Key words Mean leaf area (MLA); Specific leaf area (SLA); Leaf dry matter content (LDMC); Sympodial bamboos; Canopy height

植物叶片适应环境变化所形成的生存对策^[1-4]称为叶性状(leaf traits)。叶性状作为植物的重要特性之一,其变化可以表征植物生长对策及利用资源的能力^[5],对环境变化具有重要的指示意义^[6]。平均叶面积(mean leaf area, MLA)、比叶面积(specific leaf area, SLA)和叶干物质含量(leaf dry matter content, LDMC)是植物叶片的3个关键叶性状^[6]。其中,MLA反映植物获取光资源的能力;SLA(指单位干物质叶面积)反映叶片捕获光照资源的能力和形成干物质的结果,与叶片的光合作用能力直接相关;LDMC(是叶片干重与饱和鲜重的比较)反映了植物叶片生态行为差异^[5],与自然状态下的含水率状况有关,具有重要的生态学及植物生理学研究价值^[7-9]。

植物的垂直结构是指植物由于年龄、生活型差异等原因形成的空间上的垂直分布方式,是植物群体结构的重要组成部分。植物冠层指标作为评价植物群体结构优劣及探讨不同群体生产能力大小的重要依据^[10],对植物群体的物质生产、经济产量的形成、生态系统稳定及多样性分布有决定性

的影响^[11]。国内学者对植物的结构和一些生理特性随着树高的变化进行了研究,如张林等^[6]对云南松SLA和LDMC随冠层高度垂直的变化进行了研究。但由于在实际研究中,想要获得高大乔木树冠中上部的叶片或小枝十分不易,因此,国内目前对森林垂直结构的研究较少,多为对垂直空间上光合特性变化、水分利用变化的研究^[12-14]及对红松成树冠层不同位置叶片光合速率的测定,或者是对树高极限理论假说的验证^[15],极少数对冠层垂直方向的研究也都是在小区域或极少数数量下进行的。笔者以我国亚热带海洋性季风型气候区最有代表性的阔叶竹种——丛生竹(12种)为研究对象,比较不同竹种、不同冠层间MLA、SLA和LDMC的差异,探讨它们在冠层的垂直分布规律,以期为中亚热带海洋性季风型气候森林生态系统的经营与管理、生物多样性保护和退化生态系统的恢复与重建提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究地概况 试验地位于福建省福州市仓山区福建农林大学百竹园内(26°05'20" N, 119°13'45" E),福建农林大学东临闽江,西临乌龙江,南倚妙峰山,北靠淮安山,全年冬短夏长,热量丰富,雨水充沛,霜少无雪,无霜期达326 d,年平均日照数为1700~1980 h,年平均降水量为900~2100 mm,年平均气温为16~20℃,最冷月1—2月,最热月7—8月。极端最高温42.3℃,极端最低温-1.2℃。年

基金项目 国家林业局成果转化基金(6213C011108);福建省科技厅重大项目(2012NZ01)。

作者简介 潘云龙(1991—),男,甘肃定西人,硕士研究生,研究方向:海岸带环境与生态过程。*通讯作者,副教授,博士,从事森林生态学、海岸带森林与环境研究。

收稿日期 2017-05-22

相对湿度约77%。冬季主导风向为东北风,夏季为偏南风,土壤以南方红壤为主^[16]。福建农林大学百竹园占地面积约0.2 hm²,位于该校正东方向,竹子种类繁多,整体环境清洁干净。

1.2 调查对象 调查林分别为福建农林大学百竹园内引种的大黄苦竹 (*Pleioblastus amarus*)、安吉金竹 (*Phyllostachys parvifolia*)、花哺鸡竹 (*Phyllostachys glabrata*)、篌竹 (*Phyllostachys nidularia*)、唐竹 (*Sinobambusa tootsik*)、白哺鸡竹 (*Phyllostachys dulcis*)、四季竹 (*Oligostachyum lubricum*)、芽竹 (*Phyllostachys robustirama*)、红哺鸡竹 (*Phyllostachys iridescens*)、乌哺鸡竹 (*Phyllostachys vivax*)、高节竹 (*Phyllostachys prominens*)、寒竹 (*Chimonobambusa marmorea*)。

1.3 研究方法 野外工作于2016年10月进行,在该研究地不同丛生竹林下分别设标准地,在选定的每个标准地内沿对角线按“S”型布设3个25 cm×25 cm的未被干扰样方,以丛为单位,每个竹种调查3丛中等竹进行叶片采集,采集时,使用高枝剪从样木冠层上、中、下部每隔1~3 m各选取生长良好标准枝1根,共采集3个标准枝。分枝、叶及不同叶龄取样,每枝共取10片完好无损叶,清理表面杂质,称其鲜重并装入已编号的尼龙网袋内带回实验室、用叶面积仪 CI-203 (美国产)测定样品叶面积(S),每叶重复3次。测定后置于80℃电热鼓风干燥箱内烘干至恒重并称其干重。

1.4 数据处理与分析 通过以下公式计算每株叶片的 MLA (cm²)、SLA (m²/kg) 和 LDMC (mg/g):

$$MLA = \frac{\sum_{i=1}^n S_i}{n} \quad (1)$$

$$SLA = \frac{\sum_{i=1}^n S_i}{W_i} \quad (2)$$

$$LDMC = \frac{1\ 000W_i}{W} \quad (3)$$

式中, $\sum_{i=1}^n S_i$ 为样品面积; n 为总叶片数; W_i 为第 i 片样品叶的干重; W 为样品鲜重。

2组数据的平均值比较用独立样本 t 检验,多组数据的平均值比较用单因素方差分析方法。所有统计分析用 SPSS 19.0 软件,数据制图用 Excel 2016 软件。

2 结果与分析

2.1 不同竹种 MLA、SLA 和 LDMC 的差异 对12种丛生竹种的3个叶性状分析对比后发现,不同竹种 MLA、SLA 和 LDMC 值的差异显著 ($P < 0.05$) (表1)。12种丛生竹的上、中和下冠层 MLA 变化较小(上冠层为12.4~26.0 cm²,均值为18.0 cm²;中冠层为13.7~33.7 cm²,均值为18.3 cm²;下冠层为9.5~27.4 cm²,均值为17.2 cm²),3个冠层 MLA 均以唐竹最高。

与 MLA 有所不同,12种丛生竹的3个冠层 SLA 变化较大(上冠层为116.3~629.0 m²/kg,均值为222.2 m²/kg;中冠层为151.2~284.9 m²/kg,均值为210.7 m²/kg;下冠层为172.2~440.7 m²/kg,均值为260.6 m²/kg),其中3个冠层 SLA 均以高节竹最高,上冠层以白哺鸡竹最低(116.3 m²/kg),中冠层以大黄苦竹最低(151.2 m²/kg),下冠层以四季竹最低(172.2 m²/kg);但与上冠层和中冠层有所不同,下冠层叶 SLA 在12种竹种间并无显著差异 ($P > 0.05$),均值为250.4 m²/kg。与 MLA 相似,12种丛生竹的3个冠层间 LDMC 变化较小(上冠层为528.4~766.0 mg/g,均值为665.4 mg/g;中冠层为548.5~814.8 mg/g,均值为671.5 mg/g;下冠层变化范围为479.0~792.4 mg/g,均值为672.6 mg/g),3个冠层冠层 LDMC 均以唐竹最高,以大黄苦竹最低。

表1 百竹园12种丛生竹上、中、下冠层叶的性状特征(平均值±标准偏差)

Table 1 Leaf traits of higher, middle and lower canopy in 12 sympodial bamboo in the bamboo's park (mean ± SD)

竹种 Bamboo species	上冠层 Higher canopy			中冠层 Middle canopy			下冠层 Lower canopy		
	MLA cm ²	SLA m ² /kg	LDMC mg/g	MLA cm ²	SLA m ² /kg	LDMC mg/g	MLA cm ²	SLA m ² /kg	LDMC mg/g
大黄苦竹 <i>Pleioblastus amarus</i>	17.8 ± 0.9	207.0 ± 35.7	528.4 ± 29.0	17.5 ± 0.3	151.2 ± 36.4	548.5 ± 58.4	18.9 ± 0.8	181.5 ± 41.5	479.0 ± 42.2
安吉金竹 <i>Phyllostachys parvifolia</i>	22.6 ± 2.1	258.2 ± 93.4	632.6 ± 55.7	21.8 ± 0.9	277.5 ± 102.2	621.1 ± 28.7	21.3 ± 0.3	320.6 ± 118.3	587.7 ± 82.9
花哺鸡竹 <i>Phyllostachys glabrata</i>	12.4 ± 1.8	182.2 ± 35.8	724.8 ± 12.5	13.8 ± 2.6	178.1 ± 15.5	715.2 ± 34.9	14.3 ± 2.6	228.7 ± 3.6	737.9 ± 43.8
篌竹 <i>Phyllostachys nidularia</i>	18.4 ± 1.6	164.0 ± 43.7	655.4 ± 20.7	19.7 ± 3.6	203.0 ± 89.6	670.1 ± 46.2	16.2 ± 2.7	340.3 ± 64.0	689.1 ± 64.5
唐竹 <i>Sinobambusa tootsik</i>	26.0 ± 6.6	220.2 ± 6.1	766.0 ± 135.8	33.7 ± 2.6	201.7 ± 24.9	814.8 ± 94.6	27.4 ± 4.2	245.6 ± 43.5	792.4 ± 108.6
白哺鸡竹 <i>Phyllostachys dulcis</i>	21.0 ± 2.0	116.3 ± 11.3	722.1 ± 6.2	19.5 ± 2.3	245.6 ± 43.5	792.4 ± 108.6	18.5 ± 2.3	192.1 ± 37.0	608.0 ± 3.8
四季竹 <i>Oligostachyum lubricum</i>	13.6 ± 3.3	186.1 ± 28.7	643.1 ± 109.2	13.7 ± 4.2	176.4 ± 20.1	705.7 ± 55.2	9.5 ± 3.2	172.2 ± 17.8	712.0 ± 113.4
芽竹 <i>Phyllostachys robustirama</i>	16.6 ± 2.0	148.7 ± 11.8	638.1 ± 25.7	17.1 ± 3.4	163.4 ± 29.6	654.8 ± 72.9	12.8 ± 4.4	176.9 ± 32.0	660.2 ± 39.0
红哺鸡竹 <i>Phyllostachys iridescens</i>	18.1 ± 0.3	217.3 ± 55.9	717.3 ± 11.5	14.9 ± 3.2	233.0 ± 60.7	649.0 ± 47.5	17.9 ± 0.8	283.3 ± 90.2	769.1 ± 75.2
乌哺鸡竹 <i>Phyllostachys vivax</i>	16.0 ± 3.1	146.6 ± 19.2	618.6 ± 64.3	14.6 ± 3.2	173.6 ± 18.2	614.4 ± 32.5	13.9 ± 2.6	283.3 ± 90.3	769.1 ± 75.3
高节竹 <i>Phyllostachys prominens</i>	14.3 ± 1.2	629.0 ± 67.7	676.9 ± 144.8	14.0 ± 1.5	284.9 ± 58.6	693.6 ± 46.1	14.3 ± 2.4	440.7 ± 106.8	646.5 ± 127.5
寒竹 <i>Chimonobambusa marmorea</i>	19.1 ± 0.7	191.1 ± 24.7	661.9 ± 103.2	19.5 ± 2.1	240.2 ± 39.9	578.5 ± 63.5	20.9 ± 1.4	261.7 ± 50.8	620.1 ± 85.0
平均 Average	18.0 ± 2.1	222.2 ± 61.9	665.4 ± 59.9	18.3 ± 2.2	210.7 ± 44.9	671.5 ± 57.4	17.2 ± 2.3	260.6 ± 58.0	672.6 ± 71.8

2.2 不同冠层 MLA、SLA 和 LDMC 的差异 对比同种竹种不同冠层 MLA、SLA 与 LDMC 可以发现,12种丛生竹 MLA 与 LDMC 之间差异不显著 ($P > 0.05$);白哺鸡竹上、中、下冠层间的 SLA 差异显著 ($P < 0.05$) [中冠层(245.6 m²/kg),下

冠层(192.1 m²/kg),上冠层(116.3 m²/kg)],其他11种竹种上、中和下冠层间差异不显著 ($P > 0.05$);SLA 的差异在上冠层中的变化较中冠层和下冠层叶大,这说明相对于中冠层与下冠层叶,上冠层具有较高的 SLA,体现了上冠层较高的生

长代谢活力(表 1)。

3 结论与讨论

合理高效的冠层结构对植物群体物质生产、经济产量形成、生态系统稳定及多样性分布有决定性影响^[11]。MLA、SLA 与 LDMC 是反映植物群体光截获能力和构建合理冠层结构的重要调控指标^[17-18]。Gardner 等^[19]研究认为,植物有效地利用太阳辐射能、增加干物质产量,首先必须是叶片截获全部或几乎全部的太阳辐射,使光合作用达到最大值。大量研究^[17,20-25]证明,叶面积的垂直分布直接影响光在冠层内的截获与分布状况。该研究表明,不同丛生竹 MLA 的垂直分布差异不大(上冠层为 18.0 cm²,中冠层为 18.3 cm²,下冠层为 17.2 cm²);同竹种不同冠层 MLA 之间也差异不显著,这 2 种情况说明上、中、下冠层间叶片截获光资源能力基本相同。张艳敏等^[24]研究表明,小麦群体 MLA 的垂直分布接近上下对称,最大叶面积出现在 0.60~0.65 相对高度之间。丛生竹 MLA 分布与小麦类似,可能是由于该 MLA 结构有利于光资源向下层渗透,使中下部叶片获得更充足光能。随着生育进程的推进,冠层中部的相对叶面积较下部呈递增趋势,而冠层上部的相对叶面积较中部又呈递减趋势,这与杨长明等^[25]的研究结论相反,这可能是由于上冠层叶为新生叶,叶面积较小,中冠层为成熟叶,且截获的光能较多,导致中冠层叶 MLA 最大,下冠层叶 MLA 最小。该研究还显示,12 个竹种的 3 个冠层 MLA 均以唐竹最高,说明唐竹叶片在获取光资源的能力、增大光截获和碳收益方面较其他竹种具有竞争优势。

对比不同竹种不同冠层 SLA 可以发现,不同竹种 SLA 在冠层之间存在一定差异(上冠层为 222.2 cm²,中冠层为 210.7 m²/kg,下冠层为 260.6 m²/kg);而 LDMC 在不同冠层之间差异较小(上冠层为 665.4 mg/g,中冠层为 671.5 mg/g,下冠层为 672.6 mg/g),远小于 SLA 的变化情况,根据这一结果可以推断,植物的 SLA 对高差的反映比 LDMC 更敏感,但 SLA 在冠层间的变化表现为一种非线性响应,可能还存在其他因素制约 SLA,其中一个关键因子就是光照,因为在冠层上部,水分含量较低,水分成为绝对制约因素,叶片通过卷缩、关闭气孔等方式尽可能防止水分进一步散失^[26],在限制水分散失的同时加强了单位面积的光合速率,只有通过增加叶片光合速率才能维持植物生长。丛生竹 LDMC 在冠层中自下而上递减分布也可能与冠层上部水资源供应不足有关,叶片水分含量随树高增加而引起水分分布不均^[27]。

总体来说,MLA、SLA 和 LDMC 在冠层垂直方向上的空间差异表征了植物对冠层不同高度资源的利用策略,对于该研究地区的丛生竹而言,在下冠层,光照是主要限制资源,在

中冠层以上水分可能成为主导的限制资源。

参考文献

- ACKERLY D. Self-shading, carbon gain and leaf dynamics: A test of alternative optimality models[J]. *Oecologia*, 1999, 119(3): 300-310.
- COLEY P D. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense[J]. *Oecologia*, 1988, 74(4): 531-536.
- VENDRAMINI F, DIAZ S, CURVICH D E, et al. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species[J]. *New phytologist*, 2002, 154(1): 147-157.
- WESTOBY M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme[J]. *Plant and soil*, 1998, 199(2): 213-227.
- 陈文, 王桔红, 马瑞君, 等. 粤东 89 种常见植物叶功能性状变异特征[J]. *生态学杂志*, 2016, 35(8): 2101-2109.
- 张林, 罗天祥, 邓坤枚, 等. 云南松比叶面积和叶干物质含量随冠层高度的垂直变化规律[J]. *北京林业大学学报*, 2008, 30(1): 40-44.
- CHAPIN F S, BLOOM A J, FIELD C B, et al. Plant responses to multiple environmental factors: Physiological ecology provides tools for studying how interacting environmental resources control plant growth[J]. *Bioscience*, 1987, 37(1): 49-57.
- WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al. The worldwide leaf economics spectrum[J]. *Nature*, 2004, 428(6 985): 821-827.
- 张林, 罗天祥. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展[J]. *植物生态学报*, 2004, 28(6): 844-852.
- 范仲学, 王璞, 梁振兴, 等. 优化灌溉与施肥对冬小麦冠层结构的影响研究[J]. *中国生态农业学报*, 2005, 13(3): 79-81.
- 郑景明, 赵秀海, 张春雨. 北京百花山森林群落的结构多样性研究[J]. *北京林业大学学报*, 2007, 29(1): 7-11.
- 何春霞, 李吉跃, 郭明, 等. 4 种乔木叶片光合特性和水分利用效率随树高的变化[J]. *生态学报*, 2008, 28(7): 3008-3016.
- 霍宏, 王传宽. 冠层部位和叶龄对红松光合蒸腾特性的影响[J]. *应用生态学报*, 2007, 18(6): 1181-1186.
- 方晓雨. 阔叶红松林 3 个主要树种垂直结构上的光合光谱研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2012.
- 何春霞. 树高极限的水分限制机理研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2009.
- 叶宝鉴, 兰思仁, 李明河, 等. 福建农林大学校园植物区系特征[J]. *福建农林大学学报(自然科学版)*, 2013, 42(1): 51-56.
- 沈秀瑛, 戴俊英, 胡安物, 等. 玉米群体冠层特征与光截获及产量关系的研究[J]. *作物学报*, 1993, 19(3): 246-252.
- PLÉNT D, MOLLIER A, PELLERIN S. Growth analysis of maize field crops under phosphorus deficiency. II: Radiation-use efficiency, biomass accumulation and yield components[J]. *Plant and soil*, 2000, 224(2): 259-272.
- GARDNER F P, PEARCE R B, MITHELL R L. Physiology of crop plants[J]. *The quarterly review of biology*, 1986, 61(2): 31-46.
- STEWART D W, COSTA C, DWYER L M, et al. Canopy structure, light interception, and photosynthesis in maize[J]. *Agronomy journal*, 2003, 95(6): 1465-1474.
- 林少君, 江广恒. 测定稻麦冠层叶片铅直分布的实用模式[J]. *南京农业大学学报*, 1989, 12(4): 130-131.
- SASSENATH-COLE G F. Dependence of canopy light distribution on leaf and canopy structure for two cotton (*Gossypium*) species[J]. *Agricultural & forest meteorology*, 1995, 77(1): 55-72.
- 杨锦忠, 陆强. 玉米冠层结构的铅直分布模式的研究[J]. *山西农业大学学报(自然科学版)*, 1996, 16(4): 347-349.
- 张艳敏, 李晋生, 钱维朴, 等. 小麦冠层结构与光分布研究[J]. *华北农学报*, 1996, 11(1): 54-58.
- 杨长明, 刘敏华, 丁超尘, 等. 三个水稻品种的冠层结构比较研究[J]. *安徽农业大学学报*, 2001, 28(3): 276-280.
- RUIZ R A, BERTERO H D. Light interception and radiation use efficiency in temperate quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) cultivars[J]. *European journal of agronomy*, 2008, 29(2/3): 144-152.
- 王锡平, 李保国, 郭焱, 等. 玉米冠层内光合有效辐射三维空间分布的测定和分析[J]. *作物学报*, 2004, 30(6): 568-576.

(上接第 92 页)

- 王长林, 郭巧生, 程博幸, 等. 不同株龄明党参化学成分分析[J]. *中国中药杂志*, 2010, 35(22): 2945-2949.
- 仇燕, 庞丽然, 李志伟, 等. 菜芙蓉醇提物金丝桃苷含量测定及对肿瘤细胞生长抑制作用[J]. *安徽农业科学*, 2011, 39(14): 8331-8333.

- 李淳, 胡定煜, 辛秀兰, 等. 原子光谱法测定金花葵花瓣及种子中微量元素[J]. *食品研究与开发*, 2012, 33(4): 152-155.
- 王刚, 郭延磊. 金花葵子挥发油的化学成分分析[J]. *安徽农业科学*, 2010, 38(14): 7297-7298.