

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2020.30428

肖燕, 张科燕, 张树斌, 张教林. 羊蹄甲属藤本和树木叶片热值与建成成本的比较研究[J]. 植物科学学报, 2020, 38(3): 428-436

Xiao Y, Zhang KY, Zhang SB, Zhang JL. Differences in leaf caloric values and construction costs between liana and tree species in *Bauhinia* [J]. *Plant Science Journal*, 2020, 38(3): 428-436

## 羊蹄甲属藤本和树木叶片热值与建成成本的比较研究

肖燕<sup>1,2</sup>, 张科燕<sup>1,2</sup>, 张树斌<sup>1,3\*</sup>, 张教林<sup>1\*</sup>

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303; 2. 中国科学院大学, 北京 100049;

3. 中国科学院西双版纳热带植物园元江干热河谷生态站, 云南元江 653300)

**摘要:** 以羊蹄甲属(*Bauhinia*) 10种木质藤本和10种树木为研究对象, 对其叶片的养分、灰分、热值与建成成本等9个指标进行测定, 并分析了这些性状在两种生长型之间的差异以及性状之间的相互关系。结果显示, 20种羊蹄甲属植物的干质量热值均值为18.64 kJ/g, 去灰分热值均值为20.20 kJ/g。叶片热值和建成成本与碳含量显著正相关而与灰分含量显著负相关。羊蹄甲属木质藤本的叶片热值与建成成本极显著低于树木。主成分分析结果表明, 木质藤本位于热值和构建成本低的一端, 而树木则相反。研究结果说明, 作为典型热带阳生植物, 羊蹄甲属植物在存储和转化太阳能方面存在一定优势。羊蹄甲属木质藤本和树木可能采取不同的资源利用与分配策略, 藤本羊蹄甲显著较低的叶片热值和建成成本, 以及较低的比叶重反映其资源快速周转的策略; 而树木羊蹄甲相比于藤本羊蹄甲则表现为较保守的资源利用策略。

**关键词:** 热值; 叶片建成成本; 藤本; 羊蹄甲属

中图分类号: Q945

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2020)03-0428-09

### Differences in leaf caloric values and construction costs between liana and tree species in *Bauhinia*

Xiao Yan<sup>1,2</sup>, Zhang Ke-Yan<sup>1,2</sup>, Zhang Shu-Bin<sup>1,3\*</sup>, Zhang Jiao-Lin<sup>1\*</sup>

(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China;

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Yuanjiang Savanna Ecosystem Research Station,

Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Yuanjiang, Yunnan 653300, China)

**Abstract:** To understand the leaf energy investment strategies of co-occurring lianas and trees, we investigated nine traits related to leaf nutrients, ash, caloric value, and leaf construction costs in 10 liana and 10 tree species of *Bauhinia* (Leguminosae). We also analyzed the differences in traits between two growth forms and the relationships among traits. Results showed that the means of the gross caloric value (GCV) and ash free caloric value (AFCV) of the 20 *Bauhinia* species were 18.64 kJ/g and 20.20 kJ/g, respectively. Both GCV and mass-based leaf construction cost were significantly and positively correlated with leaf carbon content, were significantly and negatively correlated with leaf ash content, and were significantly lower in lianas than in trees. Principal component analysis showed that lianas were negative loads of the first PCA axis with low leaf caloric values and mass-based construction costs, whereas trees showed the opposite pattern. These results indicated that, as typical tropical sun plants, *Bauhinia* species had some advantages in solar energy storage. Furthermore, liana and tree species in *Bauhinia* demonstrated different resource utilization and allocation strategies. The significantly lower caloric value,

收稿日期: 2019-10-12, 退修日期: 2019-10-29。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31870385, 31600479)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31870385, 31600479)。

作者简介: 肖燕(1994-), 女, 硕士研究生, 主要研究方向为植物生理生态学(E-mail: xiaoyan@xtbg.ac.cn)。

\* 通讯作者(Authors for correspondence. E-mail: zhangshubin@xtbg.ac.cn; zjl@xtbg.org.cn)。

mass-based leaf construction cost, and leaf mass per area in lianas reflected a rapid resource turnover strategy, whereas trees exhibited a more conservative resource utilization strategy.

**Key words:** Caloric value; Leaf construction cost; Liana; *Bauhinia*

热值是指单位干物质在完全燃烧的条件下,冷却到原来温度时所释放的能量数,其单位用卡或焦耳表示<sup>[1]</sup>。植物热值能反映绿色植物对太阳能的转换效率,体现植物如何有效地利用各种自然资源的能力<sup>[2]</sup>,是衡量植物体生长状况的一个有效指标<sup>[3]</sup>。前人对不同地带植被类型<sup>[4,5]</sup>、不同群落组成<sup>[6]</sup>、不同生活型植物<sup>[3]</sup>、同一植物不同器官或不同发育阶段<sup>[7-9]</sup>的植物热值进行了研究,发现热值随地区、生境条件和植物种类的不同而改变。热值在物种水平随纬度增加而降低,但在群落水平上没有明显的纬度变化趋势<sup>[4]</sup>;同一群落从乔木层、层间植物、灌木层到草本层的叶片热值呈逐渐减小的趋势<sup>[6]</sup>;植物不同器官的平均热值为繁殖体 > 叶 > 枝 > 皮 > 根 > 干<sup>[7]</sup>,但幼叶、成熟叶和老叶等不同发育阶段的热值变化趋势具有种间特异性<sup>[8]</sup>。此外,含有较多蛋白质、脂肪、木质素和纤维素等物质的植物器官通常具有较高的热值<sup>[9]</sup>。

叶片建成成本定义为构建单位叶片干物质所需的葡萄糖量,其中一部分葡萄糖为有机物质的合成提供碳骨架,另一部分为呼吸过程提供还原剂和ATP<sup>[10,11]</sup>。叶片建成成本能表征植物构建叶片时所投入的能量状况,具有较低的叶片建成成本的植物通常具有较高的能量利用效率和较快的生长速率<sup>[12]</sup>。研究表明,木兰科玉兰属(*Yulania*)的落叶树种与常绿树种相比,虽然叶片寿命短,但叶片建成成本低、比叶面积大,有利于光资源的获取和营养积累,从而适应于北亚热带较短的生长季节和较低的水热条件<sup>[13]</sup>。此外,Funk和Vitousek<sup>[14]</sup>的研究发现,入侵种比本地种具有较低的叶片建成成本,在资源匮乏的条件下,入侵种能够更有效地利用有限的资源,从而有利于其占领新生境。这与很多研究结果相似,即较低的叶片建成成本是成功的入侵种具有生长竞争优势的重要生理机制之一。建成成本的微小差异能导致生长速率的较大差异,从而对物种之间的竞争具有决定作用<sup>[12,15-17]</sup>。叶片建成成本与其他性状结合可用于鉴别不同生态适应策略类型,评估植物对环境胁迫的抗性<sup>[18]</sup>。

植物的热值和建成成本一般呈显著正相

关<sup>[19-21]</sup>,二者的结合对于评估不同生态系统的初级生产力和理解植物对资源环境的利用效率具有重要参考价值<sup>[20]</sup>。豆科羊蹄甲属(*Bauhinia*)具有乔木、灌木及藤本3种生长型,约300种,广泛分布于世界热带地区<sup>[22]</sup>。木质藤本是一类不能直立、具有明显攀援习性的结构寄生植物类群,对于森林生态系统多样性的维持具有重要作用<sup>[23]</sup>,近年来,其多样性和丰富度有显著增加趋势<sup>[24,25]</sup>。Zhu等<sup>[26]</sup>对热带雨林木质藤本和树木的成本-效益研究结果显示,木质藤本的光合速率高于树木,而叶片寿命和建成成本均低于树木,表明木质藤本在光合作用的构建成本上比树木消耗更少的能量。目前关于藤本和树木的热值与建成成本的比较研究依然较为缺乏,仍需对其进行更深入的研究,而羊蹄甲属植物具有的不同生长型,为比较藤本和树木热值与建成成本差异提供了良好材料。

本文选取同质园生长的羊蹄甲属10种木质藤本和10种树木为研究对象,测定叶片的养分、灰分、热值和建成成本等9个性状,并分析了这些性状在两种生长型之间的差异以及性状之间的关联,阐明羊蹄甲属藤本和树木的热值与叶片建成成本是否具有差异以及叶片热值和建成成本与养分、灰分及比叶重之间的相关性,研究结果旨在为揭示木质藤本植物的资源获取方式,解释藤本和树木的生活史策略差异,以及其他藤本植物能量生态学的研究提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究地点自然概况及实验材料

本研究在中国科学院西双版纳热带植物园(21°41'N,101°25'E,海拔580m)进行。该地位于热带北缘,年均温为21.7℃,最热月(7月)平均气温为25.7℃,最冷月(1月)平均气温为16.1℃;年降水量为1560mm,一年分为明显的雨季(5-10月)和旱季(11月至次年4月),其中雨季降水量占全年降水的80%以上。本研究于2019年7月在植物生长的旺盛期选取园内的羊蹄甲属10种木质藤本和10种树木为研究对象(表1)。通过目测法估算植

物高度,用树木胸径尺测定植物胸径。这些种主要引自云南红河、盈江及泰国等热带地区,年龄均大于 3 年。

## 1.2 实验方法

### 1.2.1 比叶重测定

每种选取 3 ~ 5 株生长良好的植株,每株选取 3 片完全展开的成熟叶片,去除叶柄后用扫描仪扫描叶片,在 70℃ 烘箱中烘干至恒重后测定干重 (dry mass, DM)。用 Image J 软件处理、计算叶面积 (leaf area, LA)。比叶重 LMA (leaf mass per area,  $\text{g}/\text{m}^2$ ) =  $\text{DM}/\text{LA}$ 。

### 1.2.2 叶片碳、氮、磷、钾含量的测定

本研究所测定的叶片元素含量均为元素全量。从 3 ~ 5 株生长良好的植株上采集鲜重约 100 ~ 200 g 健康成熟的阳生叶片带回实验室。用湿毛巾轻轻擦拭叶片表面的污垢并去除叶柄后放入 70℃ 烘箱中连续烘 72 h,用研磨机粉碎叶片并过孔隙为 0.25 mm 的网筛,装入 5 号自封袋备用。

碳 ( $C_{\text{mass}}$ ,  $\text{g}/\text{kg}$ ) 和氮 ( $N_{\text{mass}}$ ,  $\text{g}/\text{kg}$ ) 含量采用碳氮分析仪 (Vario MAX CN-TOC cube, Elementar Analysensysteme, GmbH, Germany) 测定。磷 ( $P_{\text{mass}}$ ,  $\text{g}/\text{kg}$ ) 和钾 ( $K_{\text{mass}}$ ,  $\text{g}/\text{kg}$ ) 含量经硝酸-高氯酸消煮后用电感耦合等离子体发射光谱仪 (iCAP7400, Thermo, Germany) 测定。

### 1.2.3 灰分与热值测定

灰分含量 (AC%) 采用干灰化法测定,即样品在马弗炉 550℃ 下灰化 5 h 后测定其灰分质量,灰分含量% = 灰分质量 (g) / 干物质总质量 (g) × 100%。热值采用氧弹法测定,称取烘干、粉碎后的样品约 0.5 g (精确到 0.0001 g),重复两次取样称量,总重量约为 1 g。用粉末压片机进行压片后得到两片片状样品,待精确称重后,用热值分析仪 (C5000, IKA, Germany) 测定样品干质量热值 (GCV)。去灰分热值 AFCV ( $\text{kJ}/\text{g}$ ) =  $\text{GCV}/(1 - \text{AC}/100)$ 。测定热值的环境室温为 20℃ ~ 23℃,测定重复 3 次,每次实验前都采用苯甲酸标定。

表 1 物种信息  
Table 1 Species information

生长型 Growth form	中文名 Chinese name	拉丁名 Species	代码 Code	常绿/落叶 Evergreen/ Deciduous	高度/长度 Height/ Length (m)	胸径 DBH (cm)
藤本 Liana	薄叶羊蹄甲	<i>Bauhinia glauca</i> subsp. <i>tenuiflora</i> (Watt ex C. B. Clarke) K. et S. S. Larsen	Bgs	常绿	7.6 ± 0.2	2.1 ± 0.3
	圆叶羊蹄甲	<i>Bauhinia wallichii</i> J. F. Macbr.	Bw	常绿	21.0 ± 2.6	4.3 ± 0.5
	云南羊蹄甲	<i>Bauhinia yunnanensis</i> Franch.	By	常绿	6.4 ± 0.2	1.0 ± 0.1
	蟹钳叶羊蹄甲	<i>Bauhinia carcinophylla</i> Merr.	Bc	常绿	8.7 ± 0.3	1.9 ± 0.1
	菱果羊蹄甲	<i>Bauhinia scandens</i> var. <i>horsfieldii</i> (Watt ex Prain) K. et S. S. Larsen	Bsv	常绿	20.8 ± 1.8	4.5 ± 0.6
	龙须藤	<i>Bauhinia championii</i> (Benth.) Benth.	Beh	常绿	4.9 ± 0.5	1.6 ± 0.3
	箭羽龙须藤	<i>Bauhinia curtisii</i> Prain	Beu	常绿	12.0 ± 0.4	2.4 ± 1.0
	囊托羊蹄甲	<i>Bauhinia touranensis</i> Gagnep.	Bto	常绿	20.5 ± 1.9	5.6 ± 1.0
	橙花首冠藤	<i>Bauhinia bidentata</i> Jack	Bd	常绿	9.0 ± 0.9	2.9 ± 0.1
	马钱叶蝶叶豆	<i>Bauhinia strychnifolia</i> Craib	Bs	常绿	9.3 ± 1.3	1.9 ± 0.2
树木 Tree	鞍叶羊蹄甲	<i>Bauhinia brachycarpa</i> Wall ex Benth.	Bbr	落叶	6.5 ± 0.3	6.7 ± 0.6
	总状花羊蹄甲	<i>Bauhinia racemosa</i> Lam.	Bra	落叶	5.8 ± 0.4	10.0 ± 0.8
	白花羊蹄甲	<i>Bauhinia acuminata</i> Bruce.	Ba	落叶	2.2 ± 0.1	4.8 ± 0.4
	黄花羊蹄甲	<i>Bauhinia tomentosa</i> L.	Bt	常绿	3.6 ± 0.3	4.8 ± 0.3
	嘉氏羊蹄甲	<i>Bauhinia galpinii</i> N. E. Br.	Bg	常绿	2.2 ± 0.4	3.6 ± 0.6
	小叶羊蹄甲	<i>Bauhinia rufescens</i> Lam.	Br	常绿	4.1 ± 0.3	5.6 ± 0.8
	羊蹄甲	<i>Bauhinia purpurea</i> DC. ex Walp.	Bp	落叶	6.7 ± 0.4	11.3 ± 0.7
	单蕊羊蹄甲	<i>Bauhinia monandra</i> Kurz	Bm	落叶	4.9 ± 0.2	7.8 ± 0.7
	红花羊蹄甲	<i>Bauhinia blakeana</i> Dunn	Bb	落叶	6.4 ± 0.2	12.2 ± 0.6
	洋紫荆	<i>Bauhinia variegata</i> L.	Bv	落叶	10.3 ± 0.7	31.1 ± 3.5

Note: DBH, diameter at breast height.

### 1.2.4 叶片建成成本计算

叶片单位质量建成成本( $CC_{\text{mass}}$ , g glu/g) 定义为构建 1 g 叶片干物质所需要的葡萄糖量<sup>[27]</sup>, 参考 Williams 等<sup>[19]</sup> 提出的公式计算:

$$CC = [(0.06968AFCV - 0.065) (1 - AC) + 7.5 (k N_{\text{mass}} / 14.0067)] / EG。$$

式中, AFCV 为去灰分热值(kJ/g), AC 为灰分含量(g/g), N 为全氮含量(g/g), EG 为生长效率, 取 0.87<sup>[11]</sup>;  $k$  表示 N 的氧化还原状态(硝态,  $k = 5$ ; 氨态,  $k = -3$ )。因为本地区土壤 N 源主要为氨态氮<sup>[28]</sup>, 本研究中  $k = -3$ 。

### 1.3 数据分析

在数据分析前首先进行数据的  $\log_{10}$  转化, 采用独立样本  $t$  检验分析藤本和树木性状的差异显著性, 并利用 Pearson 相关检验性状间的相互关系; 采用软件 SPSS 24.0 的主成分分析(principle component analysis, PCA) 检测 20 种植物 9 个叶片性状对总体变异的贡献、性状的关联关系及物种在 PCA 上的空间分布。采用软件 Smatr v2.0 的标准主轴分析法(standardized major axis test, SMA) 对两个类群

性状间的相互关系差异性进行比较<sup>[29]</sup>。利用 Sigmaplot 12.5 和 Adobe Photoshop CC 2019 软件作图。

## 2 结果与分析

研究结果显示, 20 种羊蹄甲属植物的干质量热值(GCV) 均值为 18.64 kJ/g, 范围为 17.34 ~ 19.94 kJ/g; 去灰分热值(AFCV) 的均值为 20.20 kJ/g, 范围为 19.03 ~ 21.15 kJ/g(表 2)。藤本羊蹄甲的 GCV 和 AFCV 均值分别为 18.16 kJ/g 和 19.84 kJ/g; 树木的 GCV 和 AFCV 均值均高于藤本, 分别为 19.11 kJ/g 和 20.55 kJ/g。藤本的单位干重叶片建成成本( $CC_m$ ) 均值为 1.34 g glu/g, 低于树木的 1.41 g glu/g。

与树木相比, 藤本植物具有更低的碳含量( $C_{\text{mass}}$ )、GCV、AFCV 和  $CC_m$  ( $P < 0.05$ ), 但具有更高的钾含量( $K_{\text{mass}}$ ) ( $P < 0.05$ )。而叶片氮( $N_{\text{mass}}$ )、磷( $P_{\text{mass}}$ )、灰分含量(AC) 以及比叶重(LMA) 在两种生长型间差异不显著( $P > 0.05$ ) (图 1)。

表 2 羊蹄甲属 20 种植物的叶片性状  
Table 2 Leaf traits of 20 *Bauhinia* species

生长型 Life form	代码 Code	碳含量 $C_{\text{mass}}$ (g/kg)	氮含量 $N_{\text{mass}}$ (g/kg)	磷含量 $P_{\text{mass}}$ (g/kg)	钾含量 $K_{\text{mass}}$ (g/kg)	灰分含 量 AC (%)	干质量 热值 GCV (kJ/g)	去灰分 热值 AFCV (kJ/g)	比叶重 LMA (g/m <sup>2</sup> )	叶片建成 成本 $CC_m$ (g glu/g)
藤本 Liana	Bgs	459 ± 3	27.67 ± 1.25	1.50 ± 0.05	12.88 ± 1.16	7.79 ± 0.15	18.67 ± 0.13	20.24 ± 0.11	43 ± 2	1.38 ± 0.01
	Bw	440 ± 2	25.36 ± 0.84	2.86 ± 0.18	15.39 ± 2.17	11.35 ± 0.42	17.36 ± 0.09	19.58 ± 0.07	61 ± 3	1.28 ± 0.01
	By	433 ± 2	33.65 ± 0.66	2.25 ± 0.27	13.51 ± 1.53	13.23 ± 0.57	17.39 ± 0.11	20.04 ± 0.01	65 ± 2	1.27 ± 0.01
	Bc	473 ± 0	27.74 ± 0.50	1.68 ± 0.02	14.11 ± 0.28	6.05 ± 0.02	19.11 ± 0.03	20.34 ± 0.04	70 ± 5	1.41 ± 0.00
	Bsv	460 ± 0	21.53 ± 0.28	1.97 ± 0.07	10.16 ± 0.19	8.62 ± 0.12	18.06 ± 0.01	19.76 ± 0.03	77 ± 4	1.34 ± 0.00
	Bch	446 ± 2	18.98 ± 0.68	2.15 ± 0.06	12.15 ± 1.88	8.88 ± 0.36	17.34 ± 0.11	19.03 ± 0.05	52 ± 3	1.29 ± 0.00
	Bcu	454 ± 1	19.04 ± 0.09	2.20 ± 0.19	8.05 ± 0.28	9.17 ± 0.09	17.98 ± 0.09	19.79 ± 0.09	81 ± 4	1.34 ± 0.01
	Bto	462 ± 0	24.96 ± 0.27	1.96 ± 0.09	11.97 ± 0.07	7.75 ± 0.16	18.63 ± 0.02	20.20 ± 0.03	47 ± 1	1.38 ± 0.00
	Bd	456 ± 1	25.95 ± 1.55	1.67 ± 0.08	18.94 ± 1.81	7.82 ± 0.63	18.00 ± 0.08	19.53 ± 0.08	57 ± 3	1.33 ± 0.00
	Bs	475 ± 4	17.66 ± 0.21	1.21 ± 0.01	8.80 ± 0.52	4.30 ± 0.10	19.03 ± 0.04	19.87 ± 0.04	89 ± 5	1.42 ± 0.00
	Bbr	474 ± 1	24.84 ± 0.56	3.57 ± 0.17	10.74 ± 0.44	6.59 ± 0.06	19.42 ± 0.06	20.79 ± 0.05	63 ± 1	1.44 ± 0.00
	Bra	483 ± 1	19.65 ± 0.20	2.01 ± 0.16	10.28 ± 0.84	5.37 ± 0.09	19.58 ± 0.06	20.69 ± 0.08	95 ± 5	1.46 ± 0.01
	Ba	452 ± 0	23.62 ± 0.31	4.70 ± 0.00	9.31 ± 0.34	9.89 ± 0.33	18.55 ± 0.04	20.59 ± 0.04	60 ± 1	1.38 ± 0.00
	Bt	469 ± 2	27.01 ± 1.45	3.59 ± 0.06	10.03 ± 0.64	6.97 ± 0.16	19.17 ± 0.12	20.61 ± 0.10	59 ± 2	1.42 ± 0.01
树木 Tree	Bg	487 ± 0	21.19 ± 0.07	1.77 ± 0.05	8.887 ± 0.35	3.65 ± 0.09	19.82 ± 0.03	20.57 ± 0.03	81 ± 3	1.48 ± 0.00
	Br	468 ± 1	27.59 ± 0.59	1.76 ± 0.02	7.09 ± 0.15	8.41 ± 0.06	18.70 ± 0.06	20.41 ± 0.05	62 ± 2	1.38 ± 0.00
	Bp	457 ± 2	27.65 ± 2.01	1.83 ± 0.02	10.93 ± 0.37	7.36 ± 0.04	18.60 ± 0.15	20.08 ± 0.17	61 ± 2	1.37 ± 0.01
	Bm	460 ± 1	29.88 ± 0.80	2.96 ± 0.11	10.20 ± 0.31	7.50 ± 0.04	18.96 ± 0.05	20.49 ± 0.06	69 ± 1	1.39 ± 0.00
	Bb	457 ± 1	20.76 ± 0.22	2.54 ± 0.12	8.21 ± 0.04	8.77 ± 0.31	18.33 ± 0.09	20.09 ± 0.03	83 ± 6	1.36 ± 0.01
	Bv	490 ± 1	27.95 ± 2.67	1.97 ± 0.17	9.03 ± 0.14	5.71 ± 0.12	19.94 ± 0.10	21.15 ± 0.10	81 ± 4	1.48 ± 0.01

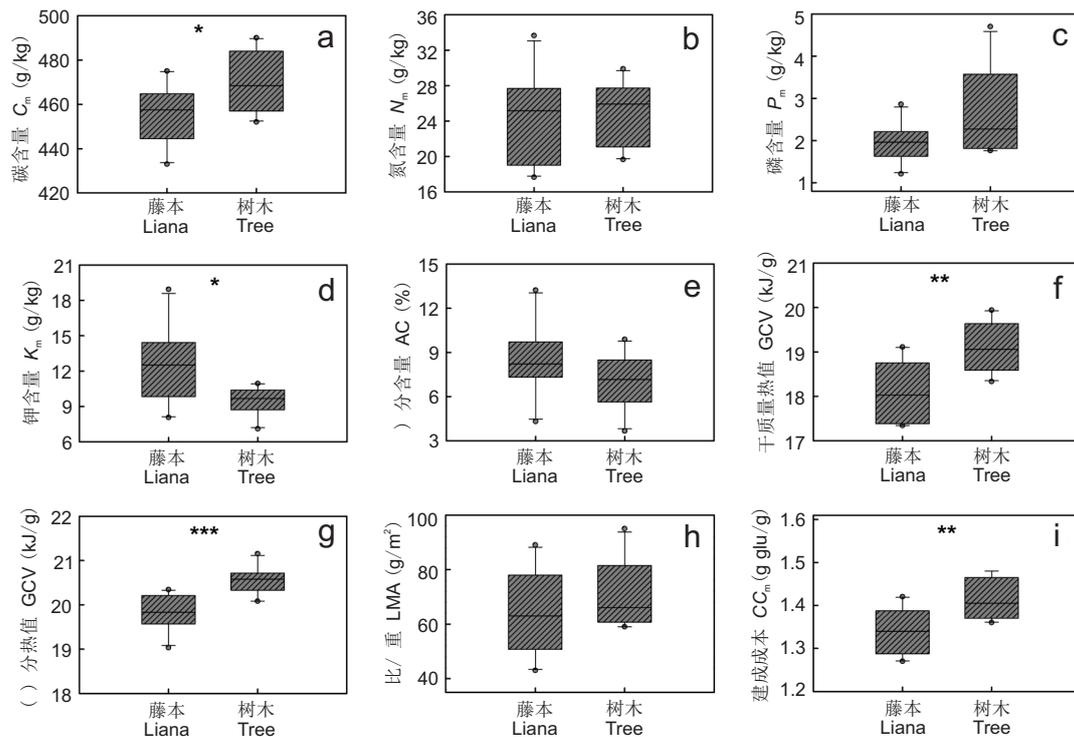
Notes:  $C_{\text{mass}}$ . Carbon content;  $N_{\text{mass}}$ . Nitrogen content;  $P_{\text{mass}}$ . Phosphorus content;  $K_{\text{mass}}$ . Potassium content; AC. Ash content; GCV. Gross calorific value; AFCV. Ash free calorific values; LMA. Leaf mass per area;  $CC_m$ . Mass-based leaf construction cost. Same below.

相关性分析结果显示(表 3),羊蹄甲属植物的  $CC_m$  与  $C_{mass}$ 、GCV、AFCV、LMA 显著正相关 ( $P < 0.05$ ),但与 AC 极显著负相关 ( $P < 0.01$ ) (表 3,图 2),与  $K_{mass}$  显著负相关 ( $P < 0.05$ )。LMA 与  $C_{mass}$  显著正相关 ( $P < 0.05$ ),但与  $N_{mass}$ 、 $K_{mass}$  均显著负相关 ( $P < 0.05$ )。AFCV 与  $C_{mass}$ 、GCV 及 AFCV 极显著正相关 ( $P < 0.01$ )。GCV 与  $C_{mass}$  极显著正相关 ( $P < 0.01$ ),但与 AC 极显著负相关 ( $P < 0.01$ )。AC 与碳含量极显著负相关 ( $P < 0.01$ )。

藤本和树木性状间的相互关系均呈现一致的趋

势,且两种生长型植物两两性状间的回归线的斜率均无显著差异(图 2)。两种生长型间的  $CC_m$  与  $C_{mass}$ 、AC 在回归线的截距上差异显著 ( $P < 0.01$ ) (图 2: a, e),  $CC_m$  与  $C_{mass}$ 、LMA、GCV、AFCV 及 AC 在位移上显著差异 ( $P < 0.05$ ) (图 2: a ~ e); 两类群间的 AFCV 与 AC 在截距和位移上均差异显著 ( $P < 0.05$ ) (图 2: f)。

9 个叶片性状的主成分分析的结果表明,前 2 个主成分解释了 9 个性状总变异的 73.14%,其中第一主成分对总变异的贡献率为 51.48%;第二主成分对总变异的贡献率为 21.66%(图 3)。对第一



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

图 1 羊蹄甲属藤本和树木叶片养分、灰分含量、热值、比叶重和建成成本的比较

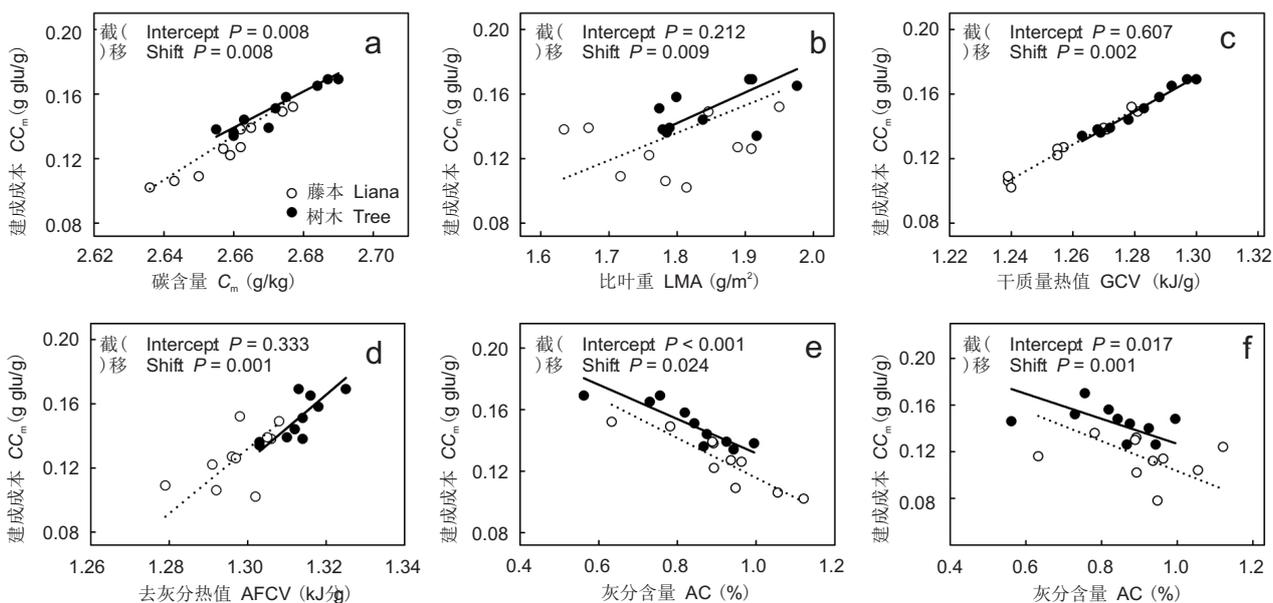
Fig. 1 Comparisons of leaf nutrients, ash contents, gross calorific values, ash free calorific values, leaf mass per areas, and mass-based leaf construction costs between liana and tree species of *Bauhinia*

表 3 羊蹄甲属藤本和树木叶片养分、灰分含量、热值、比叶重和建成成本的相关系数

Table 3 Pearson's correlation coefficients between leaf nutrient, ash content, gross calorific value, ash free calorific value, leaf mass per area, and mass-based leaf construction cost among liana and tree species of *Bauhinia*

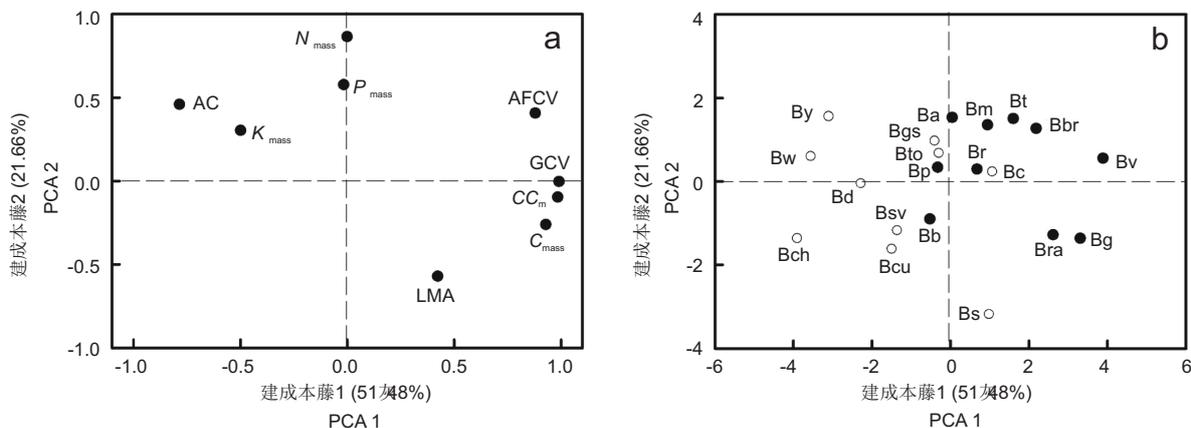
Factor	$C_{mass}$	$N_{mass}$	$P_{mass}$	$K_{mass}$	AC	GCV	AFCV	LMA
$N_{mass}$	-0.203							
$P_{mass}$	-0.261	0.168						
$K_{mass}$	-0.420	0.361	-0.086					
AC	-0.896**	0.347	0.413	0.281				
GCV	0.940**	0.002	-0.070	-0.414	-0.824**			
AFCV	0.673**	0.337	0.261	-0.412	-0.423	0.848**		
LMA	0.447*	-0.444*	-0.120	-0.489*	-0.435	0.357	0.241	
$CC_m$	0.956**	-0.115	-0.076	-0.457*	-0.852**	0.993**	0.807**	0.402

Notes: \*\*,  $P < 0.01$ ; \*,  $P < 0.05$ .



数据均进行了  $\log_{10}$  的转换。斜率、截距和位移用标准主轴分析法获得，两类群间所有相关关系的斜率无显著差异。Data were  $\log_{10}$  transformed. Slope, intercept, and displacement were obtained by standardized major axis test; no significant differences in correlation slopes were found between liana and tree groups.

图 2 羊蹄甲属藤本(空心点)和树木(实心点)叶片性状关系  
Fig. 2 Relationships among leaf traits of lianas (open circle) and trees (solid circle) of *Bauhinia*



a, 性状坐标图; b, 物种坐标图。性状缩写见表 2, 物种代码见表 1。空心点表示藤本, 实心点表示树木。First and second PCA axes show trait loadings (a) and species loadings (b), respectively. See Table 2 for trait abbreviations, see Table 1 for species codes. Open circles indicate liana species and solid circles indicate tree species, respectively.

图 3 20 种羊蹄甲属植物 9 个叶片性状的主成分分析  
Fig. 3 Principal component analysis of nine leaf traits of 20 *Bauhinia* species

主成分贡献较大的性状主要是  $C_{mass}$ 、GCV 及  $CC_m$ , 对第二主成分贡献较大的性状主要是  $N_{mass}$  和  $P_{mass}$ 。藤本主要分布在第一主轴的左端(图 3: a), 其 AC 及  $K_{mass}$  均高于树木。树木主要分布在第一主轴的右端(图 3: b), 其  $CC_m$ 、 $C_{mass}$  和 GCV 均高于藤本。

### 3 讨论

#### 3.1 羊蹄甲属植物热值水平

本研究中 20 种羊蹄甲属植物的干质量热值 (GCV) 均值为 18.64 kJ/g, 低于以落叶松 (*Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen.)、樟子松 (*Pinus sylvestris*

L.) 为优势种的黑龙江寒温带针叶林植物(GCV 均值为 19.10 kJ/g); 略低于纬度相近的以樟科植物厚壳桂(*Cryptocarya chinensis* (Hance) Hemsl.)、常绿植物五桠果(*Dillenia indica* L.) 为优势种的海南热带季雨林植物(GCV 均值为 18.74 kJ/g)<sup>[5]</sup>。这是由于针叶植物和樟科植物富含油脂, 而含有乳汁、芳香类物质和油脂等成分的植物热值通常较高<sup>[6]</sup>, 且针叶树种的木质素含量也高于阔叶树种, 其热值相应也较高<sup>[30]</sup>。此外, 常绿植物的热值一般高于落叶植物<sup>[31]</sup>, 而本研究羊蹄甲属植物树木多为落叶植物。

羊蹄甲属植物的去灰分热值(AFCV) 均值为 20.20 kJ/g, 高于世界陆生植物的 AFCV 均值(17.79 kJ/g)<sup>[30]</sup>, 也高于浙江北山七子花群落乔木层优势植物<sup>[32]</sup>和福建东山岛常绿阔叶林乔木层优势植物的 AFCV 均值<sup>[6]</sup>(分别为 19.92 kJ/g 和 18.89 kJ/g), 说明羊蹄甲属植物作为典型的热带阳生植物, 在光能存储和转化方面存在一定的优势。

### 3.2 羊蹄甲属叶片性状间的相关性

本研究中单位干重热值、去灰分热值以及叶片建成成本均与碳含量显著正相关而与灰分含量显著负相关, 这是因为碳是构成有机物的骨架, 构建以碳为基础的有机物如木质素、单宁等化合物所需要的能量较高<sup>[33]</sup>, 热值和叶片建成成本也越高; 而灰分的吸收和积累不需要直接的能量供给, 其含量的增加能够减少叶片构建的物质和能量消耗<sup>[21]</sup>。此外, 钾含量与比叶重、叶片建成成本均显著负相关, 这可能一方面是由于钾主要以溶解离子的形式存在于细胞中<sup>[34]</sup>, 而不是形成具有高热值的化合物; 另一方面是由于稀释效应导致元素间的差异。研究表明, 钾是渗透调节因子, 在钾含量高的情况下可以代替己糖进行渗透调节, 因为己糖所需的碳成本更高<sup>[35]</sup>。

### 3.3 羊蹄甲属藤本和树木热值与建成成本差异

植物间热值的差异能反映其对生长环境的适应策略的分化<sup>[4]</sup>。叶片建成成本能反映植物的资源利用策略, 高的生物量建成成本往往表征高的抗逆性, 有利于植物抵御不良环境延长其叶片寿命, 而低的生物量建成成本往往表征高的生长速率<sup>[21]</sup>, 有利于植物在新环境中的竞争和扩张<sup>[36, 37]</sup>。羊蹄甲属藤本叶片的单位干重热值、去灰分热值及建成成本均极显著低于树木, 表明藤本具有更高的碳资

源利用效率, 藤本通过光合作用构建相同质量的叶片所需的能量比树木更少, 从而能够将更多的能量投资到其他生长策略, 如增加种子产量和生物量, 提高相对生长速率等<sup>[12]</sup>。前人对木质藤本和树木的叶片性状对比研究发现, 木质藤本比树木具有更高的比叶面积和氮含量, 具有更低的叶片厚度和组织密度, 这些性状为藤本植物在热带干性常绿森林的资源竞争提供了优势<sup>[38]</sup>。羊蹄甲属的藤本比树木具有显著更低的碳含量和较低的比叶重也能反映藤本具有较低的结构性碳水化合物的投资<sup>[39]</sup>, 其具有更低的比叶重形成相对于树木更薄的叶片通常有利于获取光资源<sup>[40]</sup>, 而树木则可能在干旱生境具有更好的适应性<sup>[41]</sup>。灰分的高低可反映不同植物对矿质元素的选择吸收与积累的特点<sup>[42]</sup>。本研究发现, 藤本比树木具有更高的灰分含量, 说明其富集养分的能力强于树木。

植物在资源快速获取和资源利用保守性的叶片功能性状上存在权衡<sup>[38]</sup>, 例如, 具有较低的能量投资成本的叶片通常具有短的叶片寿命、高的比叶面积和高的光合能力<sup>[26]</sup>。本研究发现, 藤本和树木的叶片建成成本与各性状的回归关系在截距或者位移上具有显著差异, 且主成分分析结果显示藤本主要位于建成成本低的一端, 而树木主要分布在建成成本高的一端。结合 Wright 等<sup>[43]</sup>提出的全球叶片经济学谱, 本研究中羊蹄甲属的藤本和树木具有不同的生长策略, 藤本主要采取了快速生长的策略以获取更多的资源, 而树木采取了更为保守的资源利用策略, 在叶片的建成成本上投入了更多的能量。

综上所述, 羊蹄甲属植物在存储光能方面存在一定的优势。叶片热值及建成成本均与碳含量呈显著正相关而与灰分含量显著负相关。此外, 羊蹄甲属藤本的单位干重热值和去灰分热值均极显著低于树木, 表明两种生活型植物的能量利用效率不同。与树木相比, 藤本较低的叶片热值和建成成本, 表现为资源快速周转的生态策略, 促进其快速生长; 树木则表现为更保守的资源利用策略。本研究结果在一定程度上解释了藤本和树木的相互关系, 对其他藤本植物的能量生态学研究仍需进一步开展。

致谢: 感谢中国科学院西双版纳热带植物园园林园艺部引种和栽培本研究的植物材料, 同时感谢吴福川和马兴达老师对物种的鉴定。

## 参考文献:

- [1] 杨福国,何海菊. 高寒草甸地区常见植物热值的初步研究[J]. 植物生态学与地植物学丛刊, 1983, 7(4): 280-288.  
Yang FT, He HJ. A preliminary study on caloric values of common plants in alpine meadow [J]. *Acta Phytoecologica Geobotanica Sinica*, 1983, 7(4): 280-288.
- [2] Golley FB. Caloric value of wet tropical forest vegetation [J]. *Ecology*, 1969, 50(3): 517-519.
- [3] 杨春勳,张树斌,陈爱国,杨大新. 干热河谷稀树灌丛优势植物叶片热值及养分特征[J]. 森林与环境学报, 2019, 39(1): 54-60.  
Yang CM, Zhang SB, Chen AG, Yang DX. Caloric value and nutrients in the leaves of dominant savanna plant species in Yuanjiang dry-hot valley [J]. *Journal of Forest and Environment*, 2019, 39(1): 54-60.
- [4] Song GY, Hou J, Li Y, Zhang JH, He NP. Leaf caloric value from tropical to cold-temperate forests: latitudinal patterns and linkage to productivity [J]. *PLoS One*, 2016, 11(6): e0157935.
- [5] 宋广艳,何念鹏,侯继华. 中国不同地带性森林乔木叶片热值特征及其影响因素[J]. 林业科学研究, 2016, 29(1): 133-139.  
Song GY, He NP, Hou JH. Changes in leaf caloric value in main Chinese forests and its influencing factors [J]. *Forest Research*, 2016, 29(1): 133-139.
- [6] 朱美琴,叶功富,游水生,陈增鸿,白永会,等. 东山岛海岸带季风常绿阔叶林各层次优势种的热值[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2012, 41(3): 248-252.  
Zhu MQ, Ye GF, You SS, Chen ZH, Bai YH, et al. Caloric values of the dominant species from different layers of monsoon evergreen broad-leaved forest at Dongshan Island [J]. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition)*, 2012, 41(3): 248-252.
- [7] 王云霖,党永峰,曾伟生. 东北落叶松不同器官的热值和灰分含量分析[J]. 林业资源管理, 2012, 3: 100-106.  
Wang YL, Dang YF, Zheng WS. Caloric values and ash contents of different organs of larch in Northeastern China [J]. *Forest Resources Management*, 2012, 3: 100-106.
- [8] 谭忠奇,林益明,向平,丁印龙,彭在清. 5种榕属植物不同发育阶段叶片的热值与灰分含量动态[J]. 浙江林学院学报, 2003, 20(3): 40-43.  
Tan ZQ, Lin YM, Xiang P, Ding YL, Peng ZQ. Caloric value and ash content in the leaves at the different development stages of five *Ficus* species [J]. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 2003, 20(3): 264-267.
- [9] 周群英,陈少雄,韩斐扬. 华南十种桉树的热值与灰分含量比较[J]. 广西植物, 2016, 36(7): 788-794.  
Zhou QY, Chen SX, Han FY. Comparison of caloric values and ash contents of ten *Eucalyptus* species in South China [J]. *Guihaia*, 2016, 36(7): 788-794.
- [10] Eamus D, Myers B, Duff G, Williams R. A cost-benefit analysis of leaves of eight Australian savanna tree species of differing leaf life-span [J]. *Photosynthetica*, 2000, 36(4): 575-586.
- [11] Penning De Vries FWT, Brunsting AHM, Van Laar HH. Products, requirements and efficiency of biosynthesis a quantitative approach [J]. *J Theor Biol*, 1974, 45(2): 339-377.
- [12] 宋莉英,彭长连,彭少麟. 华南地区3种入侵植物与本地植物叶片建成成本的比较[J]. 生物多样性, 2009, 17(4): 378-384.  
Song LY, Peng CL, Peng SL. Comparison of leaf construction costs between three invasive species and three native species in South China [J]. *Biodiversity Science*, 2009, 17(4): 378-384.
- [13] 侯皓,刘慧,贺鹏程,华雷,许秋园,叶清. 木兰科常绿与落叶物种叶片构建策略的差异[J]. 热带亚热带植物学报, 2019, 27(3): 272-278.  
Hou H, Liu H, He PC, Hua L, Xu QY, Ye Q. Different leaf construction strategies in evergreen and deciduous species of *Magnoliaceae* [J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2019, 27(3): 272-278.
- [14] Funk JL, Vitousek PM. Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems [J]. *Nature*, 2007, 446(7139): 1079.
- [15] 王睿芳,冯玉龙. 叶物候、构建消耗和偿还时间对入侵植物碳积累的影响[J]. 生态学报, 2009, 29(5): 2568-2577.  
Wang RF, Feng YL. The effects of leaf phenology, construction cost and payback time on carbon accumulation in invasive plants [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(5): 2568-2577.
- [16] 屠臣阳,皇甫超河,姜娜,高尚宾,杨殿林. 入侵植物黄顶菊与5种共生植物叶片建成成本的比较[J]. 生态学杂志, 2013, 32(11): 2985-2991.  
Tu CY, Huangfu CH, Jiang N, Gao SB, Yang DL. Comparison of leaf construction cost between invasive plant *Flaveria bidentis* and its five co-occurring plants [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2013, 32(11): 2985-2991.
- [17] 陈新微,李慧燕,刘红梅,杨殿林,皇甫超河. 入侵种银胶菊和三叶鬼针草与本地种气体交换特性的比较[J]. 生态学报, 2016, 36(18): 5732-5740.  
Chen XW, Li HY, Liu HM, Yang DL, Huangfu CH. Comparison of gas exchange characteristics between invasive *Parthenium hysterophorus* and *Bidens pilosa* and co-occurring native *Cirsium setosum* (Asteraceae) [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(18): 5732-5740.
- [18] Pyankov VI, Ivanov LA, Lambers H. Plant construction cost in the boreal species differing in their ecological strategies [J]. *Russ J Plant Physiol*, 2001, 48(1): 67-73.
- [19] Williams K, Percival F, Merino J, Mooney HA. Estimation of tissue construction cost from heat of combustion and organic nitrogen content [J]. *Plant Cell Environ*, 1987, 10(9): 725-734.
- [20] 董周焱,柏新富,侯玉平,卜庆梅. 胶东滨海8种树木叶片热值、建成成本及其适应能力[J]. 林业科学, 2015, 51(3): 8-15.  
Dong ZY, Bai XF, Hou YP, Bu QM. Leaf caloric value of 8 tree species in the coastal areas of Jiaodong and cost of construction of leaf biomass and its adaptability [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2015, 51(3): 8-15.
- [21] 刘艳莉,陈鹏东,侯玉平,卜庆梅,柏新富. 烟台沙质海岸前

- 沿4种草本植物热值与建成成本分析[J]. 生态环境学报, 2018, 27(7): 1211-1217.
- Liu YL, Chen PD, Hou YP, Bu QM, Bai XF. Calorific Value and Construction Cost of 4 Herbaceous Species in the Coastal Frontier of Yantai [J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2018, 27(7): 1211-1217.
- [22] Wu ZY, Peter HR, Hong DY *et al.* *Floral of China* [M]. Beijing: Science Press, 2013: 6-21.
- [23] Schnitzer SA, Bongers F. The ecology of lianas and their role in forests [J]. *Trends Ecol Evol*, 2002, 17(5): 223-230.
- [24] Schnitzer SA, Bongers F. Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: emerging patterns and putative mechanisms [J]. *Ecol Lett*, 2011, 14(4): 397-406.
- [25] Schnitzer SA, van der Heijden GMF. Lianas have a seasonal growth advantage over co-occurring trees [J]. *Ecology*, 2019, 100(5): e02655.
- [26] Zhu SD, Cao KF. Contrasting cost-benefit strategy between lianas and trees in a tropical seasonal rain forest in southwestern China [J]. *Oecologia*, 2010, 163(3): 591-599.
- [27] Poorter H, Pepin S, Rijkers T, *et al.* Construction costs, chemical composition and payback time of high- and low-irradiance leaves [J]. *J Exp Bot*, 2005, 57(2): 355-371.
- [28] 沙丽清, 孟盈, 冯志立, 郑征, 曹敏, 刘宏茂. 西双版纳不同热带森林土壤氮矿化和硝化作用研究 [J]. 植物生态学报, 2000, 24(2): 152-156.
- Sha LQ, Meng Y, Feng ZL, Zheng Z, Cao M, Liu HM. Nitrification and net N mineralization rate of soil under different tropical forests in Xishuangbanna, Southwest China [J]. *Acta Phytocoecologica Sinica*, 2000, 24(2): 152-156.
- [29] Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby M. Bivariate line-fitting methods for allometry [J]. *Biol Rev*, 2006, 81(2): 259-291.
- [30] 官丽莉, 周小勇, 罗艳. 我国植物热值研究综述 [J]. 生态学杂志, 2005, 24(4): 452-457.
- Guan LL, Zhou XY, Luo Y. A review on the study of plant calorific value in China [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24(4): 452-457.
- [31] 鲍雅静, 李政海, 韩兴国, 宋国宝, 杨晓慧, 吕海燕. 植物热值及其生物生态学属性 [J]. 生态学杂志, 2006, 25(9): 1095-1103.
- Bao YJ, Li ZH, Han XG, Song GB, Yang XH, Lu HY. Plant calorific value and its bio-ecological attributes [J]. *Plant Sciences*, 2006, 25(9): 1095-1103.
- [32] 郝朝运, 刘鹏. 浙江北山七子花群落主要植物叶热值 [J]. 生态学报, 2006, 26(6): 1709-1717.
- Hao CY, Liu P. The calorific value of the dominant plant species of a *Heptacodium miconioides* forest at Bei Mountain, Zhejiang province, China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(6): 1709-1717.
- [33] 谭嫣辞, 鲍雅静, 李政海, 张靖, 梁杰, 等. 蒙辽农牧交错区草地植物种群和功能群热值研究 [J]. 草地学报, 2019, 27(1): 15-21.
- Tan YC, Bao YJ, Li ZG, Zhang J, Liang J, *et al.* Calorific values of grassland plant population and functional groups in the agro-pastoral ecotone of Inner Mongolia and Liaoning province border [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2019, 27(1): 15-21.
- [34] Larcher W. *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups: Vol. 4* [M]. New York: Springer-Verlag, 2003.
- [35] Santiago LS, Wright SJ. Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form [J]. *Funct Ecol*, 2007, 21(1): 19-27.
- [36] Funk JL. Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment [J]. *J Ecol*, 2008, 96(6): 1162-1173.
- [37] Osunkoya OO, Bayliss D, Panetta FD, Vivian-Smith G. Leaf trait co-ordination in relation to construction cost, carbon gain and resource-use efficiency in exotic invasive and native woody vine species [J]. *J Ecol*, 2010, 106(2): 371-380.
- [38] Vivek P, Parthasarathy Narayanaswamy. Contrasting leaf-trait strategies in dominant liana and tree species of Indian tropical dry evergreen forest [J]. *Flora*, 2018, 249: 143-149.
- [39] De Vries FWTP, Brunsting AHM, Van Laar HH. Products, requirements and efficiency of biosynthesis a quantitative approach [J]. *J Theor Biol*, 1974, 45(2): 339-377.
- [40] Evans JR, Poorter H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain [J]. *Plant Cell Environ*, 2001, 24(8): 755-767.
- [41] Cunningham SA, Summerhayes B, Westoby M. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients [J]. *Ecol Monogr*, 1999, 69(4): 569-588.
- [42] 周群英, 陈少雄, 吴志华, 韩斐扬, 陈宏, 林良柱. 巨桉等5种桉树的热值和灰分含量研究 [J]. 热带作物学报, 2009, 30(2): 161-166.
- Zhou QY, Chen SX, Wu ZH, Han FY, Chen H, Lin LZ. Ash Contents and Caloric Values of Five *Eucalypt* Species [J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2009, 30(2): 161-166.
- [43] Wright IJ, Reich PB, Westoby M, David DA, Zdravko B, *et al.* The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, 428(6985): 821.

(责任编辑: 周媛)