

# 辽东栎幼苗对干旱和去叶的生态反应的初步研究

孙书存\*, 陈灵芝

(中国科学院植物研究所, 北京, 200062)

**摘要:** 幼苗阶段是植物种群生活史中亏损最严重的时期之一。通过干旱处理和去叶试验研究了辽东栎幼苗的生态反应。结果表明: (1) 干旱处理显著降低了单叶面积、叶面积比和叶比重, 从而也降低了单株生物量, 但根比重却较对照组有显著上升; (2) 去叶显著提高了单株叶数、叶面积比和叶比重, 尽管单株生物量只稍高于对照组, 这说明辽东栎在去叶后有一定的补偿能力。

**关键词:** 辽东栎; 幼苗; 干旱; 去叶; 生态反应

## A preliminary study on the ecological responses of seedlings to drought and simulated defoliation in *Quercus liaotungensis*

SUN Shu-Cun, CHEN Ling-Zhi (Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

**Abstract:** Plants suffer high mortality in the seedling stage of life history. The experiments of drought and simulated defoliation were conducted to examine the ecological responses of seedlings in *Quercus liaotungensis*. The results showed that (1) drought significantly decreased the single-leaf area, leaf area ratio, leaf weight ratio, and individual biomass of seedlings. The root weight ratio was significantly higher than the control; (2) the number of leaves, leaf area ratio and leaf weight ratio were significantly higher than the control. We suggest that the seedlings of *Quercus liaotungensis* have the ability to compensate after defoliation.

**Key words:** *Quercus liaotungensis*; seedling; drought; defoliation; ecological response

文章编号: 1000-0933(2000)02-0893-05 中图分类号: Q948.1 文献标识码: A

种子、幼苗阶段是大多乔木种群生活史数量亏损最严重的时期<sup>[1]</sup>。植物种子在环境筛的作用下发芽、生根成苗, 由于小生境特征多种多样, 幼苗所处的光、温等水热因子各有差异, 还可能受到动物侵食、邻体干扰的影响<sup>[2]</sup>, 从而引发幼苗不同的生态反应。幼苗一般情况下由于自身生物量较小, 对外界环境变化的忍耐、可塑性调节能力较小<sup>[3]</sup>, 因此对水热因子的变化比较敏感, 也易于受到不利因子的伤害, 因此往往导致幼苗生长缓慢, 影响未来的竞争能力, 甚至还可能致死, 引起种群数量下降。

北京山区相对干旱少雨, 而且由于频繁的人类活动的影响, 暖温带森林生态系统退化十分严重而普遍; 而辽东栎相对耐干旱、贫瘠; 由于其强大的萌蘖能力, 易于适应人类活动的干扰。在低海拔灌丛地带人为扩大辽东栎种群分布, 无疑有利于群落的恢复和重建。但辽东栎幼苗能否经受得住干旱的胁迫, 关系重大。另外, 据观察展叶初期也是叶受虫害最严重的阶段。

在本研究中, 作者试图通过对辽东栎幼苗的模拟取食, 即去叶 (Defoliation) 试验和干旱处理试验来确定在试验条件下 (1) 辽东栎幼苗的生长状况和生物量分配特征; (2) 辽东栎幼苗叶的数量与品质特征。以初步研究辽东栎幼苗对干旱和昆虫取食的生态适应对策, 并为北京山区植被恢复提供理论依据。

基金项目: 中国科学院重点资助项目 (KZ951-SI-21)

收稿日期: 1998-06-08; 修订日期: 1999-09-21

作者简介: 孙书存 (1969—), 男, 安徽相城人, 博士, 副教授。主要从事植物种群生态学与生态系统生态学研究。

\* 现通讯地址为: 南京大学生物系 210093

## 1 材料与方法

### 1.1 研究地概况

本试验在中国科学院北京森林生态系统定位研究站完成。该站位于北京市门头沟区小龙门林场,处于东灵山范围内,其植被、土壤特征见文献[4]。

定位站多年资料分析表明:本研究区年均温  $4.8^{\circ}\text{C}$ ,7 月份平均气温  $18.3^{\circ}\text{C}$ ,1 月均温  $-10.1^{\circ}\text{C}$ 。年降水量  $611.9\text{mm}$ ,年平均空气相对湿度  $58.6\%$ ,全年日照时数为  $1945.3\text{h}$ ,生长季(5~10 月份)为  $1113.6\text{h}$ ,占全年的  $57.2\%$ ,平均日照百分率为  $45\%$ ;无霜期  $219\text{d}$ 。生长季太阳辐射为  $2384.6\text{MJ/m}^2$ 。

### 1.2 种子采集与播种

在 1996 年秋天(9 月初),即在辽东栎种子雨初期,从辽东栎成熟林收集饱满成熟、中等大小的辽东栎种子计 600 余粒,种子平均鲜重  $0.4\sim 0.5\text{g}$ 。均匀播散于事先整理好的块畦中,播种深度  $2\sim 5\text{cm}$ ,密度为  $100\text{个/m}^2$ ,并在周围散布鼠药,以保护种子的发芽。

### 1.3 模拟干旱试验

1997 年 5 月上旬,将一部分发芽后有真叶露出地表的幼苗移栽至花盆中,花盆高度  $30\text{cm}$ ,直径  $25\text{cm}$ ,每花盆内均装满均匀搅拌后的土壤。所有花盆均放置于塑料大棚内。栽培时,要求幼苗埋入土层的深度一致( $5\text{cm}$ )。1 周内若未成活,则重新移栽。开始时,根据幼苗生长需要给幼苗均匀浇水。待成活后,在幼苗叶伸展期,约 6 月上旬,将幼苗随机分成 2 组,每组 10 个,其中一组按以前正常供水以满足其生长需要,另一组则保持干旱状态,直至发现叶片出现萎焉状态才补充少量水分,如 Roziijn 的处理[5]。

试验持续至 8 月下旬,在辽东栎落叶前夕,收获后测定试验植株的相关参数;完成对叶数、叶面积、枝长、根长等的测定后将植株用塑料袋装好,带回试验室,分别测定根、茎、叶各部分的鲜重、干重。

### 1.4 去叶试验

昆虫对叶的取食程度和部位都相差很大。取食部位或叶片中心,或叶片的边缘,或叶片顶端,取食程度不等。为使试验结果更直观、更明显,本试验采取去全叶的方法来模拟昆虫取食。

与模拟干旱试验的同时,将发芽露出地表的幼苗移栽至整理好的条畦中,条畦共 2 个,土壤来源相同,系均匀搅拌后分开。每条畦分别移栽  $10\sim 12$  株,幼苗间距  $20\text{cm}$  左右。幼苗成活后使其在自然状况下生长。至 6 月上旬时,每幼苗有 4 个叶片,叶的长度约为  $4\sim 5\text{cm}$ ,这时相间摘除其中的 2 片。此后在幼苗生长过程中细心观察并注意去除叶片上的昆虫。

同干旱试验一样,即幼苗生长至 8 月中旬时,采取收获法测定生物量、叶面积、根等参数。但因为有数株幼苗受到损害或死亡,最后共收获 16 株,其中去叶组和对照组分别为 8 株。

因为两条两端受光照、温度影响差异较大,显著性检验时采用配对比较的  $t$  检验。

试验结果表达的有关参数的计算方法:单位叶面积干重(Specific leaf mass)为叶干重除以叶面积,叶面积比(Leaf area ratio)为单株总叶面积除以单株干重,根、茎、叶比重(Leaf weight ratio)分别为根、茎、叶干重所占单株总干重的比例。

## 2 结果

东灵山地区整个生长季比较短暂,仅 5 个月左右。本研究中所辽东栎幼苗生长期大约 4 个月,其中试验处理期仅 2 个月稍多,但因为试验中所施加的干旱强度和去叶强度( $50\%$ 左右)都较大,试验结果都一定程度上反映了辽东栎细幼苗的生态反应(表 1,表 2)。

### 2.1 对干旱的生态反应

与对照组相比,受干旱胁迫的幼苗生长严重受阻,平均单株生物量显著小于对照组,不足对照组的  $50\%$ (表 1)。与生物量相关的参数,根长和茎长也都显著小于对照组,其中根长并未因干旱胁迫而如一般预测的那样延伸较长,这一方面可能与试验期短暂有关,另一方面可能因为模拟干旱过严重,光合作用所固定的碳过少妨碍了根的延伸。

表 1 辽东栎幼苗对干旱的生态反应

| Table 1 Ecological responses of seedlings to drought in <i>Q. liaotungensis</i> |                      |                      |                                                            |
|---------------------------------------------------------------------------------|----------------------|----------------------|------------------------------------------------------------|
| 项目<br>Item                                                                      | 干旱组<br>Drought group | 对照组<br>Control group | 显著性<br>( <i>t</i> 检验)<br>Significance<br>( <i>t</i> -test) |
| 生物量 <sup>①</sup> (g)                                                            | 0.76±0.28            | 1.57±0.53            | * * *                                                      |
| 根长 <sup>②</sup> (cm)                                                            | 15.60±3.68           | 21.06±4.68           | *                                                          |
| 茎长 <sup>③</sup> (cm)                                                            | 11.14±3.39           | 15.60±3.69           | *                                                          |
| 叶数 <sup>④</sup>                                                                 | 6.75±2.77            | 11.13±4.16           | *                                                          |
| 单叶面积 <sup>⑤</sup> (m <sup>2</sup> )                                             | 4.594±1.46           | 8.06±2.10            | * * *                                                      |
| 单位叶面积干重 <sup>⑥</sup><br>(mg/cm <sup>2</sup> )                                   | 5.68±0.92            | 5.97±0.77            | n. s.                                                      |
| 叶面积比 <sup>⑦</sup>                                                               | 39.34±1.05           | 55.39±13.63          | *                                                          |
| 叶比重 <sup>⑧</sup>                                                                | 0.22±0.05            | 0.33±0.09            | * *                                                        |
| 茎比重 <sup>⑨</sup>                                                                | 0.21±0.04            | 0.19±0.04            | n. s.                                                      |
| 根比重 <sup>⑩</sup>                                                                | 0.57±0.06            | 0.48±0.09            | *                                                          |
| 叶含水量 <sup>⑪</sup>                                                               | 0.591±0.0537         | 0.586±0.0258         | n. s.                                                      |
| 根茎含水量 <sup>⑫</sup>                                                              | 0.571±0.101          | 0.62±0.039           | n. s.                                                      |

n. s. 不显著 not significant ( $P < 0.05$ ); \*  $0.01 < P < 0.05$ ; \* \*  $0.001 < P < 0.01$ ; \* \* \*  $P < 0.001$

①Biomass; ②Root length; ③Stem length; ④No. of leaf; ⑤Leaf area; ⑥Special leaf mass; ⑦Leaf area ratio; ⑧Leaf weight ratio; ⑨Stem weight ratio; ⑩Root weight ratio; ⑪Leaf water content; ⑫Water content of stem and root

表 2 辽东栎幼苗对去叶的生态反应

| Table 2 Ecological responses of seedlings to defoliation in <i>Q. liaotungensis</i> |                          |                      |                                                            |
|-------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------|----------------------|------------------------------------------------------------|
|                                                                                     | 去叶组<br>Defoliation group | 对照组<br>Control group | 显著性<br>( <i>t</i> 检验)<br>Significance<br>( <i>t</i> -test) |
| 生物量 <sup>①</sup> (g)                                                                | 1.70±0.56                | 1.67±0.53            | n. s.                                                      |
| 单株叶数 <sup>②</sup>                                                                   | 8.25±2.21                | 5.25±1.82            | * *                                                        |
| 叶面积比 <sup>③</sup>                                                                   | 53.74±14.28              | 46.85±9.11           | *                                                          |
| 单位叶面积干重 <sup>④</sup> (mg/cm <sup>2</sup> )                                          | 7.47±1.06                | 8.01±1.58            | n. s.                                                      |
| 叶含水量 <sup>⑤</sup>                                                                   | 0.485±0.034              | 0.48±0.03            | n. s.                                                      |
| 叶比重 <sup>⑥</sup>                                                                    | 0.19±0.018               | 0.16±0.03            | * *                                                        |
| 茎比重 <sup>⑦</sup>                                                                    | 0.25±0.05                | 0.22±0.05            | n. s.                                                      |
| 根比重 <sup>⑧</sup>                                                                    | 0.56±0.05                | 0.62±0.04            | *                                                          |

n. s. 不显著 not significant ( $P < 0.05$ ); \*  $0.01 < P < 0.05$ ; \* \*  $0.001 < P < 0.01$ ; \* \* \*  $P < 0.001$

①Biomass; ②No. of leaf; ③Leaf area ratio; ④Special leaf mass; ⑤Leaf water content; ⑥Leaf weight ratio; ⑦Stem weight ratio; ⑧Root weight ratio

生物量的差异是由于干旱致使光合固定碳的减少,这从叶面积等相关参数上可明显看出。与对照组相比,干旱处理组幼苗的叶数、单叶面积、叶面积参数等都显著降低。说明干旱不仅降低芽的活动能力,使爆芽数减少,而且还限制了叶片的伸展,叶面积系数的降低更说明了干旱对叶生长的抑制。但单位叶面积干重并未如一般预料的上升,反而较对照组稍下降,这可能由于试验期短叶片受干旱抑制一直未能增厚,未能成熟所致;可能也是叶的含水量在干旱处理组反而稍高的原因。根茎含水量在两组间无显著差异,因对照组供水充分,所以含水量较高。

由于叶比重的下降,致使茎、根比重高于对照组(表 1)尽管这种比重的改变并非一定由于幼苗本身生长造成。根比重较对照组高出将近 20%,而茎比重相对很小,幼苗将较多生物量分配于根有助于满足植株对养分、水分的强烈需求。生物量分配的改变可能是辽东栎幼苗在干旱胁迫条件下的重要生存对策之一。

2.2 对去叶的生态反应

在去叶后不到两周内,去叶组的幼苗在剩余叶的下端的休眠芽陆续萌动,继而产生新叶,成为叶的“次生”群体;每幼苗产生的新叶数 2~6 个不等,而对照组产生新叶数的很少。因此最后的统计结果表明(表 2),去叶组幼苗的平均叶数显著高于对照组,叶的总面积和叶面积系数都显著高于对照组,叶面积的增加提高了植株对碳固定能力,结果不仅弥补去叶引起的损失,而且总生物量还稍高于对照组,尽管没有显著性差异,仍说明辽东栎幼苗在去叶后有一定的补偿能力。

叶生物量的增加提高了叶在整个生物量的比重,去叶组幼苗的叶比重显著高于对照组,相应的,根比重却较对照组显著下降。茎的比重在两组间无显著差异,去叶组稍高。

叶的单位面积干重和叶的含水量在两组间均无显著差异;叶的含水量在去叶组稍高,单位叶面积干重在去叶组稍低。

3 讨论

植物体因受干旱胁迫,根吸收不到足够的水分和养分,各器官的生长发育都受到限制;因此植物的叶生长减弱,叶片不能充分伸展,叶数和叶面积都将显著降低,本研究中的干旱处理与对照组的比较证实了这一点,也与前期的研究结果相一致<sup>[6,7]</sup>。叶面积的减少降低了蒸腾作用,减少了水分散失,同时小叶还可

以加速空气对流,有利于维持叶片温度的稳定,改善叶片的小生境<sup>[8]</sup>。因为试验中的干旱处理强度较大,叶片生长一直受到干旱胁迫,整个试验期中叶片都可能未达到成熟状态,因此单位叶面积干重较对照组低和叶片含水量较高。

植物对胁迫的生态反应是整体的,叶结构和功能的改变必将影响到与之相连的支持组织和根<sup>[9]</sup>。生物量分配一定程度上能反映幼苗受干旱胁迫时生存对策;幼苗在叶比重降低的同时,较多地提高根比重,这种现象也许由于根部碳-氮不平衡引起的<sup>[10]</sup>,但有利于缓解植物对水分、养分的供求矛盾。另外,茎比重的增加可以相对减少因呼吸作用引起的碳损失<sup>[11]</sup>。根长和茎长的显著降低与生物量的下降是一致的,表明了幼苗生长参数间的相关性。干旱对植物生长的不同时期的影响是很不相同的,1年生草本植物 *Airu* spp. 的营养期和生殖期受干旱影响后反应不同,以生殖期最为严重<sup>[5]</sup>。本研究中,总生物量的显著下降表明了干旱胁迫对辽东栎幼苗生长的不利。

昆虫(如鳞翅目幼虫,象鼻虫等)取食也是辽东栎幼苗遭受的严重侵害之一。植物在遭受去叶后可能诱导产生躲避反应,如受害叶的细胞壁增厚,表皮毛、叶脉密度增加,使叶片的粗糙度增加<sup>[12]</sup>。本研究中能代表叶粗糙度的单位面积干重却没有增减,叶片含水量反而增加。对此可能的解释是:受害后叶的寿命可能延长,而且重新生长出的叶相对较年轻,到试验结束收获时也许尚未成熟,叶片尚未完全增厚;再者,本研究去叶方式与以前试验大不相同,去除叶的一部分可能叶的粗糙度增加,也许去除全叶并不影响其它叶的品质。

植物在遭受去叶后的另一重要反应是忍耐反应。即植物能重新生长(Regrowth),如提高光合效率<sup>[13]</sup>,增加叶寿命,提高光合器官的生物量分配比例,以合成更多的有机物弥补去叶的损失。去叶无疑是植物自身碳库和养分库的损失,但忍耐反应的补偿程度差异很大。本研究发出去叶组生物量与对照组无显著差异,而且还稍高于对照组。有的研究甚至发现植物在去叶后有超越补偿能力<sup>[14]</sup>。另外,去叶组幼苗茎比重较大,根比重却显著低于对照组,这一点同植物在遮阳、干旱胁迫下的反应模式很相似<sup>[7,15]</sup>。Chabot 等认为将生物量较多分配于茎,较分配于根和叶节约,可以降低呼吸作用引起的碳消耗<sup>[11]</sup>。

因为生长季和试验期都很短暂,不能判定辽东栎幼苗在去叶后发生了超越补偿,但至少可以认为去叶对辽东栎幼苗的生长在试验期内没有发生负面影响。一般认为幼苗期个体较成熟个体具较小的可塑性。因为它本身所固定和储存的碳库和养分库都很有限<sup>[3]</sup>。但辽东栎种子本身即包含丰富的营养,这种补偿效应的能力不难得到解释。去叶对植物本身无疑是个损失,那么植物体是依靠什么样的机制来补偿这种损失呢? Karban 等认为去叶后改变了植物体碳的库-汇强度关系,从而提高光合效率,增加叶面积,相应促进根等器官的生长;使水分、养分供应得以增加,再反馈于叶的生长最终使总生物量也上升<sup>[16]</sup>。Davidson 等对去叶试验后的观察一定程度上也证明了这一点<sup>[17]</sup>。本研究中,仅仅能观察到第一阶段结果,即叶面积等增加的出现。但辽东栎幼苗对干旱处理和去叶的生态反应,特别是碳生物量的协调分配使人们认识到植物激素可能在去叶后的补偿反应形成机制中起着重要作用。生物量分配主要由细胞分裂素和脱落酸控制<sup>[18]</sup>,细胞分裂素在根部合成,然后通过输导组织输送至枝及叶的各个部分,主要功能是调节碳的输送和分配。因此,去叶后,如根不受影响,碳的库-汇强度将肯定增加,后期的一系列反应再由此发生。

## 参考文献

- [1] Silvertown J W 著. 祝宁,王义弘,陈文斌,等译. 植物种群生态学导论. 哈尔滨:东北林业大学出版社, 1987. 52~92.
- [2] Harper J L. *Population Biology of Plants*. London: Academic Press, 1977, 111~150, 395~404.
- [3] Rosenthal J P, Kotane P M. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution*, 1994, 9(4): 145~148.
- [4] 陈灵芝主编. 暖温带森林生态系统结构和功能研究. 北京:科学出版社, 1997.
- [5] Rozijn 万方数据 an der, werf D C. Effects of drought during different stages in the life cycling on the growth and biomass allocation of two *Aria* species. *Journal of Ecology*, 1986, 74: 507~523.

- [6] Ashenden T W, Stewart W S, Watkin W. Growth responses of sand dune population of *Dactylis glomerata* L. to different levels of water stress. *Journal of Ecology*, 1974, **62**: 97~107.
- [7] Dale M P, Causton D R. The ecophysiology of *Veronica chamaedary*, *V. montana* and *V. officinalis*. 2. The interaction of irradiance and water regime. *Journal of Ecology*, 1992, **80**: 493~504.
- [8] Young D R, Smith W K. Influence of sun light on photosynthesis water relations and leaf structure in the understory species *Arnica cordifolia*. *Ecology*, 1980, **61**: 1380~1390.
- [9] Givnish T J. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Aust. J. Plant. Physio.*, 1988, **15**: 63~92.
- [10] Chapin F S. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1980, **11**: 233~260.
- [11] Chabot B F, Hick D G. The ecology of plant leaf life spans. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1982, **13**: 229~259.
- [12] Chong M F. What makes a leaf tough and how this affects the pattern of *Castanopsis fissa* leaf consumption by caterpillars. *Functional Ecology*, 1996, **10**: 668~674.
- [13] Morrison K D, Reekie E G. Pattern of difoliation and its effect on photosynthetic of capacity in *Oenothera biennis*. *Journal of Ecology*, 1995, **83**: 759~767.
- [14] 盛承发. 对于棉花早期蕾的损失补偿作用分析. *生态学报*, 1988, **8**(2): 97~103.
- [15] Dale M P, Causton D R. The ecophysiology of *Veronica chamaedary*, *V. montana* and *V. officinalis*. 2. The effects of shading on the phenology of biomass allocation-a field experiment. *Journal of Ecology*, 1992, **80**: 505~515.
- [16] Karban R, Myers J H. Induced plant responses to herbivory. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1989, **20**: 331~348.
- [17] Davidson J L, Milthorpe F L. The effects of defoliation on the carbon balance in *Dactylis glomerata*. *Ann. Bot.*, 1996, **30**: 185~198.
- [18] Voisenek L A C, Blom C W. Plants and hormones: an ecophysiological view on timing and plasticity. *Journal of Ecology*, 1996, **84**: 111~119.