

# 两种亚热带榕属乔木切枝后的叶效率及其对生长的影响

曾 波<sup>1,2</sup>, Marinus J. A. WERGER<sup>2</sup>, 钟章成<sup>1</sup>

(1. 西南师范大学生命科学学院, 重庆 400715; 2. Department of Plant Ecology, Utrecht University, P. O. Box 80084, 3508TB Utrecht, The Netherlands)

**摘要:** 榕(*Ficus microcarpa* L.) 和黄桷树(*Ficus virens* Ait. Var. *sublanceolata* (Miq.) Corner) 是在三峡库区大量栽植的优良绿化树种。因种苗培育和植株管理的需要, 对榕和黄桷树进行切枝的现象常有发生。切枝引起的叶组织损失可能使植株的总光合生产下降, 生长减弱。因此, 叶的净生产能力, 即叶效率, 对榕和黄桷树植株切枝后的生长和损伤恢复至关重要。由于切枝引起的光合组织(叶组织)损失大于非光合组织损失(因为切枝并不影响植株的主茎和根组织), 植株切枝后平均每单位叶面积要提供比切枝前更多的同化产物用于呼吸消耗, 因而切枝后植株的叶效率有可能下降。为探明切枝是否会影响榕和黄桷树的叶效率以及可能的叶效率变化对植株生长的影响, 设计了包括 2 个处理季节(春季和秋季)和 4 个处理强度(0%、20%、50% 和 70% 切枝)的切枝实验, 对榕和黄桷树进行了切枝处理。实验结果表明, 切枝不会降低榕和黄桷树的叶效率, 相反, 切枝后植株的叶效率会增高(榕春季切枝处理除外), 切枝对叶效率的增高效应不会因切枝季节和切枝强度的不同而变化。研究发现, 不同切枝季节对榕和黄桷树叶效率的影响不一样。秋季切枝使叶效率增高的程度大于春季切枝。秋季切枝后, 榕和黄桷树的叶效率随切枝强度的增大而增高, 但春季切枝后的叶效率随切枝强度增大而增高的趋势却不明显。分析表明, 叶效率增高促进了榕和黄桷树植株切枝后的生长。切枝处理一年后, 因叶效率增高而导致的地上部分生物量增量占植株地上部分生物量总增量的百分率在 20%、50%、70% 秋季切枝榕植株中分别为 7.9%、12.9%、21.6%; 在春季切枝黄桷树植株中分别为 24.4%、18.1%、15.4%; 在秋季切枝黄桷树植株中分别为 9.5%、19.9% 和 35.3%。本研究表明, 切枝后叶效率的升高可以在一定程度上缓解切枝植株因叶面积减少而导致的光合生产下降, 它是植物适应损伤的一种有效策略。

**关键词:** 切枝; 叶效率; 生长; 榕; 黄桷树

## Leaf efficiency and its role in the growth of two subtropical *Ficus* tree species following branch cutting

ZENG Bo<sup>1,2</sup>, Marinus J. A. WERGER<sup>2</sup>, ZHONG Zhang-Cheng<sup>1</sup> (1. Faculty of Life Science, Southwest China Normal University, Chongqing 400715, China; 2. Department of Plant Ecology, Utrecht University, P. O. Box 80084, 3508TB Utrecht, The Netherlands). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(3): 471~479.

**Abstract:** *Ficus microcarpa* L. and *Ficus virens* Ait. Var. *sublanceolata* (Miq.) Corner are two tree species

基金项目: 荷兰热带研究进展基金资助项目(WOTRO)(WB84-411); 重庆市应用基础研究基金资助项目(99-5776)

收稿日期: 2002-06-06; 修订日期: 2002-12-28

作者简介: 曾波(1972~), 男, 重庆人, 博士, 教授, 主要从事植物生态学与环境生物学研究。E-mail: bzeng@swnu.edu.cn

**Foundation item:** Supported by the Netherlands Foundation for the Advancement of Tropical Research(No. WB84-411) and the Chongqing Foundation of Basic Research for Application(No. 99-5776)

**Received date:** 2002-06-06; **Accepted date:** 2002-12-28

**Biography:** 曾波, Professor, interested in plant ecology and environmental biology.

致谢: 感谢 Heinjo During 博士和 Thijs Pons 博士在本文写作过程中提出的宝贵建议和意见。

of Moraceae. Due to their graceful crown and capability of growing on barren fields, these two species are extensively grown in Three Gorges Reservoir area. Because of the tree management and the need of cuttings for propagation (the propagation of *F. microcarpa* and *F. virens* is mainly dependent on cuttage), branch cutting occurs quite often to these two tree species in Three Gorges Reservoir area. Branch cutting may lead to an overall reduction of photosynthetic production in a tree because of the large loss of productive leaf tissues. Therefore, in a branch-cut tree, the net productivity of remaining leaves, i. e. the leaf efficiency of remaining leaves, is essential to tree's regrowth and recovery. However, since branch-cutting results in a higher ratio of unproductive wood to productive leaves due to the unaffected stem and roots, and consequently per unit area of remaining leaves in branch-cut trees has to bear more maintenance respiration costs, whether branch-cut trees are able to achieve high leaf efficiency is uncertain. In this study, our aim was to investigate the leaf efficiency of branch-cut *F. microcarpa* and *F. virens* trees, and evaluate the role of leaf efficiency in the growth of branch-cut trees.

The study was conducted in an experimental garden at the foot of Jinyun Mountain National Nature Reserve (29° 50' N, 106° 26' E). Two branch-cutting seasons (spring and autumn) and four branch-cutting intensities (0%, 20%, 50%, and 70% reduction of crown depth by removing branches) were applied in the experiment. The aboveground biomass of branch-cut trees instantaneously after cutting as well as one year after cutting was determined indirectly based on the regression formulas constructed with harvested trees.

It was shown in the experiment that branch-cutting did not decrease the leaf efficiency of both *F. microcarpa* and *F. virens* trees. Conversely, the leaf efficiency of *F. microcarpa* and *F. virens* trees was increased after branch cutting, regardless of the intensity and the season of branch-cutting (except that the leaf efficiency of spring-treated *F. microcarpa* trees did not alter too much). It was found that the effects of branch-cutting on the increase of leaf efficiency varied with cutting season. For both species, branch-cutting conducted in autumn led to a larger increase in leaf efficiency than that conducted in spring. Furthermore, the pattern of leaf efficiency changing with cutting intensity differed between cutting seasons. The leaf efficiency of autumn-cut trees increased with cutting intensity, but the leaf efficiency of spring-cut trees did not present this pattern. The experimental results revealed that increased leaf efficiency contributed to the aboveground biomass gain of *F. microcarpa* and *F. virens* trees after branch cutting. The proportions of aboveground biomass gain due to the increase of leaf efficiency to the overall aboveground biomass gain one year after cutting were 7.9%, 12.9%, and 21.6% in 20%, 50%, and 70% autumn-cut *F. microcarpa* trees; 24.4%, 18.1%, and 15.4% in 20%, 50%, and 70% spring-cut *F. virens* trees; and 9.5%, 19.9%, 35.3% in 20%, 50%, and 70% autumn-cut *F. virens* trees. Undoubtedly, the increase of leaf efficiency following branch-cutting could, to some extent, alleviate the reduction of photosynthetic assimilate production of branch-cut trees. Raising leaf efficiency is a useful strategy of trees to mitigate the adverse effects of external damages on growth.

**Key words:** branch-cutting; *Ficus microcarpa*; *Ficus virens*; growth; leaf efficiency

文章编号:1000-0933(2003)03-0471-09 中图分类号:Q948 文献标识码:A

榕(*Ficus microcarpa* L.)和黄桷树(*Ficus virens* Ait. Var. *sublanceolata* (Miq.) Corner)是桑科榕属的两种乔木树种。由于其优美的树冠和对瘠薄土壤基质的良好适应能力,榕和黄桷树作为优良的绿化树种在三峡库区大量栽植。因种苗培育(榕和黄桷树的繁殖主要靠切枝扦插进行)和植株管理的需要,在三峡库区,对榕和黄桷树的切枝现象常有发生。切枝对榕和黄桷树植株结构的影响很大,它使植株损失大量的光合叶组织(特别是大量切枝)但并不直接影响植株的茎和根,因而切枝后植株光合组织量与非光合组织

(枝、茎、根)量的比率下降。由于光合叶面积的减少和非光合组织在植株中所占比例的增加,切枝后植株叶组织生产的光合产物的大部分要用于维持整个植株的呼吸消耗(其中非光合结构的呼吸消耗占很大部分),而用于植株生长的光合产物量则相应减少。在这种情况下,切枝后植株叶组织的净生产能力,即去除呼吸耗费之后能用于结构建成的剩余光合同化物量大小,对植株的生长至关重要。高的叶净生产能力可以保证植株有更多的碳水化合物用于生长。

国际上通常用叶效率来近似表示叶的净生产能力<sup>[1~4]</sup>。具体地说,叶效率指一定时间范围内基于单位叶面积的植株生物量增量或材积增量<sup>[2, 5~10]</sup>。许多研究发现,林分生产力和植株生活力与叶效率的高低密切相关<sup>[2~4]</sup>。在实际应用中,叶效率常作为有用的指标来衡量虫害、林业管理措施等因素对植株生活力的影响<sup>[1, 5]</sup>。对榕和黄桷树而言,植株切枝后由于总叶面积减少,每单位叶面积需提供更多光合同化物用于呼吸消耗,而能够用于生长的光合产物量则相应减少。因而,切枝可能使榕和黄桷树的叶效率降低,植株生长减缓。

亚热带地区植物生长具有明显季节性,植物在春季大量发芽萌叶,之后萌叶减少甚至不再萌叶。春夏季节植物光合生产强、生长速度快,而在秋冬季则生长缓慢甚至停止生长<sup>[11~13]</sup>。由于植物季节性生长的原因,切枝发生时间对植株的叶效率及切枝后植株的生长可能有一定影响。如果切枝发生在大量萌叶已经结束的春夏季,切枝后植株已不可能在当年萌生出太多新叶,植株的呼吸消耗只能由为数不多的剩余叶组织承担,因而单位面积叶组织提供的能用于生长的光合产物少,植株表现出具有低的叶效率。假如切枝发生在生长减缓或停止的秋冬季,由于秋冬季切枝的植株其生长主要在来年进行,而来年春夏季大量萌出的新生叶组织又可以和剩余叶组织一起分担切枝造成的相对大量非光合组织对碳水化合物的需要,因而,与春夏季切枝相比,有可能秋冬季切枝后植株单位面积叶组织需承受的呼吸消耗负担小,在秋冬季切枝的植株其单位面积叶组织可以提供更多的光合产物用于生长从而表现出较高的叶效率。

为了探明切枝后榕和黄桷树叶效率的变化、叶效率对不同切枝时间的响应、以及可能的叶效率改变对植株生长的影响,本文提出如下问题并回答之:

- (1) 切枝是否会影响榕和黄桷树的叶效率?
- (2) 春季切枝植株的叶效率是否与秋季切枝植株的叶效率有差异?
- (3) 如果切枝改变叶效率,那么改变了的叶效率对植株生长有多大程度的影响?

1 材料与方法

1.1 研究材料与研究地概况

榕(*Ficus microcarpa* L.)和黄桷树(*Ficus virens* Ait. Var. *sublanceolata* (Miq.) Corner)属桑科榕属植物,在我国亚热带地区有大量分布。前者为常绿乔木,后者为落叶乔木。二者均可生长到 20m 左右高<sup>[14]</sup>。

本研究的实验地位于重庆缙云山(29°50' N, 106° 26' E)国家自然保护区山脚下,距重庆市区约 40km。该地区属季风气候类型,夏季炎热潮湿,冬季寒冷但无霜期长。土壤为酸性黄壤。该地区的地理、气候详细情况已多有报道<sup>[12, 13]</sup>。

1.2 切枝处理和生物量测定

1996 年初春,栽植榕和黄桷树植株于不同的实验地块内,所有的榕或黄桷树植株树龄相同,大小一致。栽植时留足株距以保证在整个实验期间植株不相互遮蔽。对实验植株进行常规田间管理(除草、浇水及杀虫)。1997 年初春,在栽植榕和黄桷树的实验地里分别设置 20 个区组,每组包括 9 株榕或黄桷树植株(此时榕和黄桷树植株株高分别约为 1.5 和 1.8m)。本实验中设置 4 个切枝强度:0%(对照)、20%、50%和 70%,分别表示处理植株的植冠长度(定义为从主干顶芽至植冠最下位一级枝在主干上着生点的距离)被减小 0%、20%、50%和 70%(图 1)。为模拟实际切枝情况,切枝处理时,从位于主干上最下位的一级枝开始向上逐枝剪切直至所需位置为止,因而,此切枝处理方式不影响植株的主干和上部植冠。对每区组中的 9 株植株分别进行如下处理:1 株为对照,3 株于 1997 年春季(5 月份)分别进行 20%、50%和 70%春季切枝,另 3 株于 1997 年秋季(10 月份)分别进行 20%、50%和 70%秋季切枝,余下 2 株为收割株,分别于 1997 年春季和秋季收割。每区组中 9 株植株何株接受何种处理随机设定。

在本实验中,对叶效率的分析基于植株切枝处理后一年内的生长。

对春季处理植株和秋季处理植株,切枝处理分别在 1997 年的 5 月末和 10 月末进行。前者植株大量萌叶已经完成,后者植株生长减缓并开始进入生长停滞期。每株植株切枝处理后,测量植株主干长和基径(离地表约 10cm 处测量基径)及主干上所有剩余一级枝的长和基径(在离枝基部 1 cm 处测量),并记录植株上所有剩余叶片的数量。切枝后植株主干干重、剩余枝叶干重及叶面积按下述方法确定<sup>[15]</sup>。

1997 年春季和秋季,在进行春季切枝处理和秋季切枝处理的同时,收割 20 株收割株的地上部分(每个区组 1 株,共 20 个区组)。对每一收割株,称量其主干和枝叶的鲜重,测量主干长、基径及所有一级枝的长和基径。主干干重、枝叶干重及叶面积根据对主干样、枝样和叶样的分析确定(干重于 70℃ 下烘 96h 后测定,叶面积用 Delta-T 叶面积仪(Cambridge, UK)测定)。

根据 20 株收割株的分析数据,建立主干干重与主干长和基径关系的回归方程( $y=ax+b$ ,  $y$ : 主干干重;  $x$ :  $L \times D^2$ , 主干长乘以主干基径平方;  $a$ 、 $b$  为斜率和截距)及枝干重与一级枝长和基径关系的回归方程( $y=ax+b$ ,  $y$ : 枝干重;  $x$ :  $\sum(L \times D^2)$ , 每株植株所有一级枝长乘以一级枝基径平方之和;  $a$ 、 $b$  为斜率和截距)。利用此回归方程(表 1)并结合测得的处理植株主干及剩余一级枝的长和基径数据可以计算出 1997 年春季切枝处理和秋季切枝处理后植株的主干干重和剩余枝干重。处理植株剩余叶组织干重和面积根据剩余叶片数量确定。

表 1 1997 年榕和黄桷树收割株回归方程

春季收割株 Spring-harvested trees		秋季收割株 Autumn-harvested trees	
主干 Stem	枝 Branch	主干 Stem	枝 Branch
榕 <i>F. microcarpa</i> $y=0.16x+3.8$ $r^2=0.89, p<0.001$	$y=0.28x+2.5$ $r^2=0.91, p<0.001$	$y=0.27x+29.6$ $r^2=0.89, p<0.001$	$y=0.42x+1.83$ $r^2=0.93, p<0.001$
黄桷树 <i>F. virens</i> $y=0.29x+31.2$ $r^2=0.90, p<0.001$	$y=0.54x+3.2$ $r^2=0.88, p<0.001$	$y=0.24x+52.2$ $r^2=0.87, p<0.001$	$y=0.52x+9.22$ $r^2=0.85, p<0.001$

主干干重与主干长和基径,及枝干重与一级枝长和基径的回归方程。对主干干重回归方程,  $y$  表示主干干重(g),  $x$  表示主干长乘以主干基径平方( $L \times D^2$ ,  $\text{cm}^3$ ); 对枝干重回归方程,  $y$  表示枝干重,  $x$  表示每株植株所有一级枝长乘以一级枝基径平方之和( $\sum(L \times D^2)$ ,  $\text{cm}^3$ )。榕的春季、秋季收割株及黄桷树的春季、秋季收割株的样本含量各为 20 株。constructed for stem dry weight( $y$ : stem dry weight(g);  $x$ : product of stem length times squared stem basal diameter ( $\text{cm}^2$ )) and total branch dry weight ( $y$ : total branch dry weight (g);  $x$ : sum of the product of length times squared basal diameters of all first-order branches ( $\text{cm}^2$ )) of harvested *F. microcarpa* and *F. virens* trees. For each species, 20 trees were harvested in the spring of 1997 and 20 trees were harvested in the autumn of 1997.

1998 年 5 月末,测量生长一年后春季处理植株的主干长和基径、所有一级枝的长和基径并计数植株叶片数量。考虑到在整个冬季植株无明显生长,因而春季切枝处理植株在 1998 年春季的主干和枝生物量用 1997 年秋季收割株建立的回归方程来确定。叶生物量和叶面积根据叶片数量确定。

1998 年 10 月末,测量生长一年后秋季处理植株的主干长和基径、所有一级枝的长和基径并计数植株叶片数量。同时,随机选取 20 个区组中的 5 个区组,收割其中的所有植株并建立主干干重与主干长、基径、

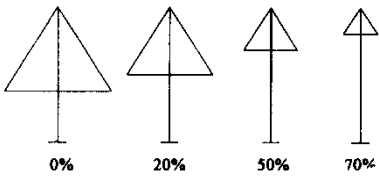


图 1 榕和黄桷树的切枝示意图

枝切除在植株的下部植冠进行,切枝强度为 0%、20%、50%和 70%,分别表示植冠长度被减少 0%、20%、50%和 70%。

Fig. 1 Illustration of branch-cutting of *F. microcarpa* and *F. virens*

Branch-cutting was conducted by removing branches and associated leaves from the lower tree crown. Cutting intensities were 0%, 20%, 50%, and 70%, which implies that the crown depth were reduced by 0%, 20%, 50%, and 70%, respectively.

及枝干重与一级枝长、基径的回归方程(表 2)。根据这些回归方程确定秋季处理植株生长一年后的主干和枝生物量。叶生物量和叶面积根据叶片数量确定。

1.3 数据分析

本研究中的叶效率(LE, kg · m<sup>-2</sup>)用以下公式计算:

$$LE = \frac{M}{0.5(A_1 + A_2)}$$
 (1)

其中, *M* 表示处理植株地上部分生物量增量, 以一年后植株地上部分生物量减去植株刚切枝后的剩余生物量(即主干生物量和剩余枝叶生物量之和)求得; *A*<sub>1</sub> 表示植株刚切枝处理后的剩余叶面积; *A*<sub>2</sub> 表示植株切枝处理一年后的叶面积。根据 Madgwick<sup>[16]</sup>的观点, 可以把 0.5(*A*<sub>1</sub> + *A*<sub>2</sub>) 近似地看作植株在切枝处理后一年内具有的平均叶面积。

因切枝而改变的叶效率对植株生长的贡献(*C*, g · g<sup>-1</sup>)用下式度量:

$$C = 100\% \times \frac{M_{\text{treat}} - LE_{\text{control}} \times 0.5(A_{1(\text{treat})}) + A_{1(\text{treat})}}{M_{\text{treat}}}$$
 (2)

其中, *M*<sub>treat</sub> 表示切枝处理植株地上部分生物量的实际增量(实际上等于(1)式中的 *M*); *LE*<sub>control</sub> 表示非切枝植株的平均叶效率; *A*<sub>1(treat)</sub> 表示切枝植株刚切枝后的总剩余叶面积; *A*<sub>2(treat)</sub> 表示切枝植株切枝一年后的总叶面积。当切枝植株的叶效率低于、等于、或高于非切枝植株(对照株)的叶效率时, *C* 将小于、等于、或大于零。特别地, 如果 *C* 大于零, 它表示切枝后增高的叶效率部分产生的生物量增量占切枝植株生物量总增量的百分率; 如果 *C* 小于零, 它表示因叶效率降低植株损失的生物量增量占植株实际生物量增量的百分率。

用单因素方差分析(one-way ANOVA)分析不同处理季节切枝强度对榕和黄桷树叶效率的影响。采用 Duncan 多范围检验(Duncan's multiple range test)来检测不同切枝强度对叶效率影响的差异。切枝处理与切枝时间是否存在相互作用用两因素方差分析(two-way ANOVA)检测。运用 *t*-检验(备测假设: *C* = 0)检测改变的叶效率对植株生长是否有贡献, 此贡献在不同处理强度间的差异用 Duncan 多范围检验检测。为保证方差齐性, 在需要时进行了数据变换。所有分析均用 SPSS 8.0 完成(SPSS Inc., 1997)。

2 结果

结果表明, 在本实验中, 不管是春季切枝还是秋季切枝都不会降低榕和黄桷树的叶效率(图 2、图 3)。春季切枝对榕的叶效率影响不明显, 但秋季切枝使榕的叶效率升高。不管是春季切枝还是秋季切枝, 均会使黄桷树的叶效率升高。对两个物种而言, 秋季切枝处理后植株的叶效率有随切枝强度的增加而升高的趋势(图 2、图 3)。

切枝发生的时间对榕和黄桷树的叶效率有很大影响。秋季切枝后植株的叶效率增高明显大于春季切枝后植株的叶效率增高, 这一点可以从切枝处理与切枝季节之间显著的相互作用看出(图 3)。

从实验结果可见, 榕和黄桷树在切枝后一年内的生物量增量有较大部分是由切枝后叶效率的增高所导致的(图 4)。对榕而言, 尽管春季切枝植株的生长并不因叶效率的变化而获益或受损(因春季切枝植株的叶效率与非切枝植株叶效率无显著差异(图 2)), 但秋季切枝处理后生物量增量有一部分是叶效率增高贡献的, 贡献率大小对 20%, 50% 和 70% 植

表 2 1998 年秋季榕和黄桷树主干、枝的回归方程

Table 2 Regression formulas of stem and Branch		
	主干 Stem	枝 Branch
榕 <i>F. microcarpa</i>	$y = 0.26x + 232.4$ $r^2 = 0.88, p < 0.001$	$y = 0.54x + 23.3$ $r^2 = 0.91, p < 0.001$
黄桷树 <i>F. virens</i>	$y = 0.22x + 301.2$ $r^2 = 0.84, p < 0.001$	$y = 0.456x + 25.6$ $r^2 = 0.85, p < 0.001$

干重与主干长和基径, 及枝干重与一级枝长和基径的回归方程。对主干干重回归方程, *y* 表示主干干重(g), *x* 表示主干长乘以主干基径平方(*L* × *D*<sup>2</sup>, cm<sup>3</sup>); 对枝干重回归方程, *y* 表示枝干重, *x* 表示每株植株所有一级枝长乘以一级枝基径平方之和(∑(*L* × *D*<sup>2</sup>), cm<sup>3</sup>)。榕和黄桷树收割株的样本含量各为 35 株。Constructed for stem dry weight (*y*: stem dry weight (g); *x*: product of stem length times squared stem basal diameter (cm<sup>2</sup>)) and total branch dry weight (*y*: total branch dry weight (g); *x*: sum of the product of length times squared basal diameters of all first-order branches (cm<sup>2</sup>)) of harvested *F. microcarpa* and *F. virens* trees in the autumn of 1998. 35 trees in 5 blocks were harvested for each species.

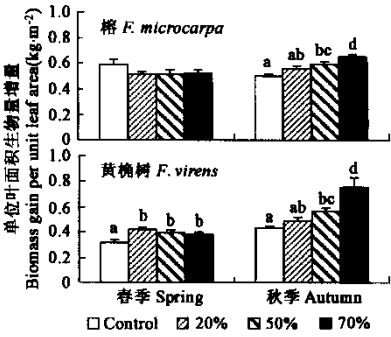


图 2 不同强度切枝后榕和黄桷树的叶效率 (mean ± se)

Fig. 2 Leaf efficiencies (mean ± se) of *F. microcarpa* and *F. virens* following branch-cutting of different intensities

在春季或秋季切枝处理后,不同处理强度植株的叶效率是否存在差异用相同或相异的小写字母表示,具有相同字母表示相互之间无差异,具相异字母表示有差异。不同处理强度植株的样本含量各为 20 株。For each species, after spring or autumn cutting treatment, means which share the same lower-cased letters do not differ (Duncan's multiple range test). The sample size for each cutting intensity was 20 individuals

不足之处在于此法只能近似估计植株在整个考察时间段内具有的叶面积,而不易对其进行精确定量。在本研究中,切枝处理不仅在春季,也在秋季进行。秋季处理后的植株因为季节的关系其剩余叶组织已不能进行太多的光合生产,因而对秋季处理植株而言,其生长不仅需要剩余叶组织的光合生产,更重要的是次年新生叶组织的光合生产。为了用统一的标准比较春季处理植株和秋季处理植株的叶效率,用植株在考察时间段内具有的平均叶面积 (即  $0.5(A_1 + A_2)$ ) 来计算叶效率。

研究发现,不管在春季还是在秋季,切枝都不会降低植株的叶效率 (图 2, 图 3)。这表明尽管切枝处理后单位面积叶组织要投入更多的光合产物用于植株呼吸消耗所需,但切枝处理植株平均每单位面积叶组织仍能提供并不少于非切枝植株单位面积叶组织的光合产物用于生长。此实验结果意味着切枝处理植株的叶组织可能比非切枝处理植株叶组织具有更高的光合同化率。许多研究发现,植株对碳水化合物需求强度可以影响叶组织的光合同化率<sup>[17~19]</sup>。当植株具有更大的库/源比 (sink/source ratio), 即植株对碳水化合物的需求受到叶组织过少的制约时,叶组织的净  $\text{CO}_2$  同化率会升高<sup>[20~24]</sup>。这是因为库/源比增大时,光合同化产物 (主要是可溶性糖) 外运增强<sup>[25]</sup>, 因而减弱了光合同化产物对光合反应速度的反馈抑制<sup>[21, 26]</sup>。在本研究中,切枝使植株丧失了大量叶组织但并未影响植株的主干和根系,这种光合组织相对于非光合组织的大量减少使植株的库/源比增大,从而可能增强叶组织的光合同化率,使植株的叶效率升高。一些研究已证实去叶或修剪可以增加叶的光合同化速率<sup>[27~34]</sup>。此外,需要指出的是,在本研究中,切除的枝叶位于植冠下部,留存枝叶位于植冠上部 (图 1)。在植株互不遮蔽的情况下,对任一植株而言,其植冠下部枝叶因受上部植冠的遮挡,所接受的光辐射无疑要少于植冠上部。本实验采用的切枝处理方式切除的是下部植冠相对受光少、光合生产弱的叶组织,保留的是相对受光多、光合生产强的上部植冠叶组织。这种光合生产强的上部植冠叶组织留存可能也在一定程度上也促进了切枝后叶效率的增高。

从实验结果可以看出,不论是榕还是黄桷树,秋季切枝后植株的叶效率增高均大于春季切枝后植株的叶效率增高。此实验结果表明,不同切枝季节对榕和黄桷树植株的叶效率影响是有差异的。相对而言,秋季切枝对榕和黄桷树植株的不良影响比春季切枝小,秋季切枝植株具有更高的生活力。因此,在

株分别为 7.9%、12.9%、21.6%。不论是春季还是秋季切枝,切枝后黄桷树的生长均获益于增高的叶效率。叶效率增高对 20%、50% 和 70% 春季切枝黄桷树植株生物量增量的贡献分别为 24.4%、18.1%、15.4%, 对 20%、50% 和 70% 秋季切枝植株生物量增量的贡献分别为 9.5%、19.9% 和 35.3%。

3 讨论

植物的叶效率指一定时间范围内基于单位叶面积的植株生物量增量。在某些情况下 (如林业管理中), 也可用以指基于单位叶面积的植冠体积增量或植株主干体积增量<sup>[2, 5~10]</sup>。叶效率是叶组织光合生产对植株生长贡献大小的度量,在一定程度上体现了植株的生活力。生态学工作者通常使用两种方法来计算叶效率。一种方法是用植株在被考察时间段起始点的叶面积来计算叶效率<sup>[5]</sup>, 另一种方法是用植株在整个考察时间段中具有的平均叶面积来计算叶效率<sup>[6]</sup>。前一种方法的优点在于植株在考察时间段起始点的叶面积可以准确地度量,但缺点是没有把在考察时间段内新萌出的叶组织考虑在内,而这部分叶组织同样对植株的生长做出了贡献。后一种方法与前者相反,其优点是考虑了在考察时间段内萌出的叶组织,因而更合乎实际情况。但

在本研究中,切枝处理不仅在春季,也在秋季进行。秋季处理后的植株因为季节的关系其剩余叶组织已不能进行太多的光合生产,因而对秋季处理植株而言,其生长不仅需要剩余叶组织的光合生产,更重要的是次年新生叶组织的光合生产。为了用统一的标准比较春季处理植株和秋季处理植株的叶效率,用植株在考察时间段内具有的平均叶面积 (即  $0.5(A_1 + A_2)$ ) 来计算叶效率。

研究发现,不管在春季还是在秋季,切枝都不会降低植株的叶效率 (图 2, 图 3)。这表明尽管切枝处理后单位面积叶组织要投入更多的光合产物用于植株呼吸消耗所需,但切枝处理植株平均每单位面积叶组织仍能提供并不少于非切枝植株单位面积叶组织的光合产物用于生长。此实验结果意味着切枝处理植株的叶组织可能比非切枝处理植株叶组织具有更高的光合同化率。许多研究发现,植株对碳水化合物的需求强度可以影响叶组织的光合同化率<sup>[17~19]</sup>。当植株具有更大的库/源比 (sink/source ratio), 即植株对碳水化合物的需求受到叶组织过少的制约时,叶组织的净  $\text{CO}_2$  同化率会升高<sup>[20~24]</sup>。这是因为库/源比增大时,光合同化产物 (主要是可溶性糖) 外运增强<sup>[25]</sup>, 因而减弱了光合同化产物对光合反应速度的反馈抑制<sup>[21, 26]</sup>。在本研究中,切枝使植株丧失了大量叶组织但并未影响植株的主干和根系,这种光合组织相对于非光合组织的大量减少使植株的库/源比增大,从而可能增强叶组织的光合同化率,使植株的叶效率升高。一些研究已证实去叶或修剪可以增加叶的光合同化速率<sup>[27~34]</sup>。此外,需要指出的是,在本研究中,切除的枝叶位于植冠下部,留存枝叶位于植冠上部 (图 1)。在植株互不遮蔽的情况下,对任一植株而言,其植冠下部枝叶因受上部植冠的遮挡,所接受的光辐射无疑要少于植冠上部。本实验采用的切枝处理方式切除的是下部植冠相对受光少、光合生产弱的叶组织,保留的是相对受光多、光合生产强的上部植冠叶组织。这种光合生产强的上部植冠叶组织留存可能也在一定程度上也促进了切枝后叶效率的增高。

从实验结果可以看出,不论是榕还是黄桷树,秋季切枝后植株的叶效率增高均大于春季切枝后植株的叶效率增高。此实验结果表明,不同切枝季节对榕和黄桷树植株的叶效率影响是有差异的。相对而言,秋季切枝对榕和黄桷树植株的不良影响比春季切枝小,秋季切枝植株具有更高的生活力。因此,在

植物生长具有季节性的三峡库区,当需要对榕和黄桷树植株进行切枝处理时,如无对切枝时间的特别要求,最好选择在生长变缓的秋季进行。

研究表明,黄桷树对切枝的反应不同于榕。切枝对黄桷树叶效率的增高效应要大于对榕叶效率的增高效应。不论是春季还是秋季切枝,均使黄桷树的叶效率增高,但榕的叶效率在春季切枝后却无变化。从实验结果来看,就叶效率而言,似乎黄桷树比榕对切枝有更强的响应性(图2,图3)。榕和黄桷树是具有不同叶生长特征的两个树种,榕为常绿树种,而黄桷树为落叶树种。在本实验中表现出来的叶效率在榕和黄桷树之间的差异是否与叶的常绿落叶性质有关还有待于进一步研究。

分析叶效率对植株生长的影响可以看出,切枝后升高的叶效率促进了榕和黄桷树植株的生长,使植株获得了更多的生物量增长(春季处理的榕植株除外)(图4)。以秋季切枝植株为例,20%、50%、70%榕植株秋季切枝后一年内地地上部分生物量增量的7.9%、12.9%、21.6%是由叶效率升高所致,而叶效率升高对20%、50%、70%秋季切枝黄桷树植株的生物量增量贡献分别为9.5%、19.9%、35.3%。就一具体的植株而言,切枝总的来说对植株的生长可能是不利的,因为切

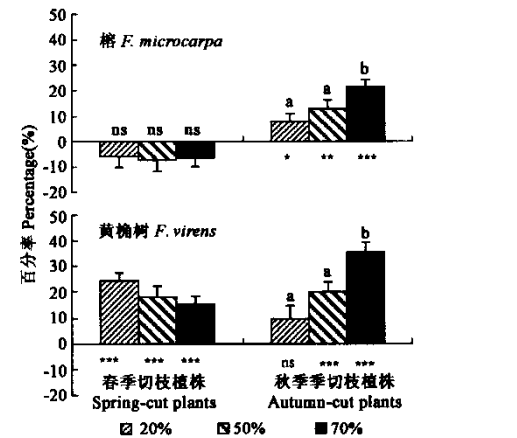


图3 榕和黄桷树切枝与非切枝植株的叶效率(mean±se)

Fig. 3 Leaf efficiencies (mean±se) of branch-cut and uncut *F. microcarpa* and *F. virens* plants

切枝植株的叶效率是所有切枝植株(20%、50%、70%)叶效率的平均值。切枝植株与非切枝植株叶效率的差异程度用 ns(无差异)、\* ( $p<0.05$ )、\*\* ( $p<0.01$ ) 和 \*\*\* ( $p<0.001$ )表示。非切枝植株的样本含量为 20 株,春季和秋季切枝植株的样本含量各为 60 株 Branch-cut plants of all branch-cutting intensities (including 20%, 50%, and 70% plants) were pooled before analysis. Symbols ns (not significant), \* ( $p<0.05$ ), \*\* ( $p<0.01$ ), and \*\*\* ( $p<0.001$ ) were used to indicate the differences in leaf efficiency between cut and uncut plants. The sample sizes for uncut, spring-cut, and autumn-cut plants were 20, 60, 60 individuals, respectively

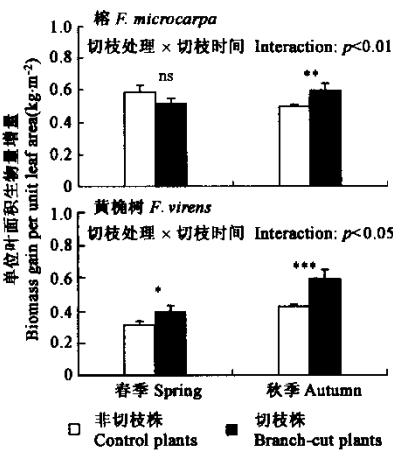


图4 榕和黄桷树切枝后的叶效率变化对地上部分生物量增长的贡献(%) (mean±se)

Fig. 4 Contribution (C; %) (mean±se) of altered leaf efficiency to the aboveground biomass increment of *F. microcarpa* and *F. virens* following branch-cutting

ns(无差异)、\* ( $p<0.05$ )、\*\* ( $p<0.01$ ) 和 \*\*\* ( $p<0.001$ )表示叶效率变化对生物量增长贡献的显著程度。相同和相异的小写字母分别表示叶效率变化对生物量增长的贡献在不同切枝强度植株之间无差异和有差异。不同处理强度植株的样本含量各为 20 株

Contribution (C) of altered leaf efficiency to the aboveground biomass increment was evaluated by *t*-test ( $H_0: C=0$ ), significance levels were indicated by ns (not significant), \* ( $p<0.05$ ), \*\* ( $p<0.01$ ), and \*\*\* ( $p<0.001$ ). For each species, after each cutting treatment, means sharing the same lower-cased letter do not differ (One-way ANOVA, Duncan's multiple range test). The sample size for each cutting intensity was 20 individuals.

枝导致植株总叶面积减少、光合生产量下降。但毫无疑问,本研究发现的切枝后植株叶效率升高可以在一定程度上缓解切枝植株因叶面积减少而导致的光合生产下降,它是植物对外界损伤的一种有效适应。

#### 4 结论

在本研究中,考察了切枝(包括不同切枝强度和切枝时间)对榕和黄桉树叶效率的影响以及叶效率在植株生长中的作用,结论如下:

(1) 本实验处理中的最高切枝强度为 70%,根据实验结果,可以认为在切枝强度不超过 70%的情况下,切枝处理不会降低榕和黄桉树的叶效率,相反,会促进叶效率的升高。切枝强度超过 70%后是否同样不会降低榕和黄桉树的叶效率还有待于进一步的实验验证。

(2) 切枝发生的时间对榕和黄桉树叶效率的影响有差异,秋季切枝对叶效率的增高效应大于春季切枝。因而,如对切枝时间无特别的要求,切枝最好在秋季进行。

(3) 相对于非切枝植株而言,切枝后叶效率的升高可使切枝植株获得更多的生物量增长。叶效率升高有利于切枝损伤植株的生长,是植物适应损伤的一种有效策略。

#### References:

- [1] Waring R H, Newman K, Bell J. Efficiency of tree crowns and stemwood production at different canopy leaf densities. *Forestry*, 1981, **54**: 129~137.
- [2] Waring R H. Estimating forest growth and efficiency in relation to canopy leaf area. *Adv. Ecol. Res.*, 1983, **13**: 327~354.
- [3] Blanche C A, Hodges J D, Nebeker T E. A leaf area-sapwood area ratio developed to rate loblolly pine tree vigor. *Can. J. For. Res.*, 1985, **15**: 181~184.
- [4] Smith F W, Long J N. The influence of canopy architecture on stemwood production and growth efficiency of *Pinus contorta* var. *latifolia*. *J. Appl. Ecol.*, 1989, **26**: 681~691.
- [5] Velazquez-Martinez A, Perry D A, Bell T E. Response of aboveground biomass increment, growth efficiency, and foliar nutrients to thinning, fertilization, and pruning in young Douglas-fir plantations in the central Oregon Cascades. *Can. J. For. Res.*, 1992, **22**: 1278~1289.
- [6] Bandara G D, Whitehead D, Mead D J, *et al.* Effects of pruning and understorey vegetation on crown development, biomass increment and above-ground carbon partitioning in *Pinus radiata* D. Don trees growing at a dryland agroforestry site. *For. Ecol. Manage.*, 1999, **124**: 241~254.
- [7] Shi K, Cao Q V. Predicted leaf area growth and foliage efficiency of loblolly pine plantations. *For. Ecol. Manage.*, 1997, **95**: 109~115.
- [8] Gilmore D W, Seymour R S. Alternative measures of stem growth efficiency applied to *Abies balsamea* from four canopy positions in central Maine, USA. *For. Ecol. Manage.*, 1996, **84**: 209~218.
- [9] Kuuluvainen T, Sprugel D G. Examining age- and altitude-related variation in tree architecture and needle efficiency in Norway spruce using trend surface analysis. *For. Ecol. Manage.*, 1996, **88**: 237~247.
- [10] Maguire D A, Brissette J C, Gu L. Crown structure and growth efficiency of red spruce in uneven-aged, mixed-species stands in Maine. *Can. J. For. Res.*, 1998, **28**: 1233~1240.
- [11] Walter H. Vegetation of the earth, and ecological systems of the geo-biosphere (3<sup>rd</sup> Ed). Berlin: Springer, 1984.
- [12] Li R. Clonal growth in the giant bamboo *Phyllostachys pubescens*. Utrecht University, 1998.
- [13] Zeng B. Pruning Chinese Trees—an experimental and modeling approach. Utrecht University, 2001.
- [14] Botany Institute of Chinese Academy of Science. Iconographia Cormophytorum Sinicorum (Tomus I). Beijing: Science Press, 1980. 483~485.
- [15] Zeng B. Aboveground biomass partitioning and leaf development of Chinese subtropical trees following pruning. *For. Ecol. Manage.*, 2002.
- [16] Madgwick J. Foliage and growth distribution within crowns of *Pinus radiata*: changes with age in a close-spaced stand. *New Zealand J. For. Sci.*, 1993, **23**: 84~89.

[17] Wareing P F, Khalifa M M, Treharne KJ. Rate-limiting processes in photosynthesis at saturating light intensities. *Nature*, 1968, **220**: 453~457.

[18] Geiger D R. Effects of translocation and assimilate demand on photosynthesis. *Can. J. Bot.*, 1976, **54**: 2337~2345.

[19] Gifford R M, Evans L T. Photosynthesis, carbon partitioning, and yield. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1981, **32**: 485~509.

[20] Fujita K, Furuse F, Sawada O, *et al.* Effect of defoliation and ear removal on dry matter production and inorganic element absorption in sweet corn. *Soil Sci. Plant Nutrit.*, 1994, **40**: 581~591.

[21] Layne D R, Flore J A. End-product inhibition of photosynthesis in *Prunus cerasus* L in response to whole plant source-sink manipulation. *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, 1995, **120**: 583~599.

[22] Suwignyo R A, Nose A, Kawamitsu Y, *et al.* Effects of manipulations of source and sink on the carbon exchange rate and some enzymes of sucrose metabolism in leaves of soybean (*Glycine max* (L.) Merr). *Plant and Cell Physiol.*, 1995, **36**: 1439~1446.

[23] Laporte M M, Delph L F. Sex-specific physiology and source-sink relations in the dioecious plant *Silene latifolia*. *Oecologia*, 1996, **106**: 63~72.

[24] Jeschke W D, Hilpert A. Sink-stimulated photosynthesis and sink-dependent increase in nitrate uptake - nitrogen and carbon relations of the parasitic association *Cuscuta reflexa* - *Ricinus communis*. *Plant Cell & Environment*, 1997, **20**: 47~56.

[25] Jeannette E, Rocher J P, Prioul J L. Effect of an increased sink demand on the carbon metabolism and export of a maize source leaf. *Physiol. Plant.*, 1995, **94**: 319~327.

[26] Myers D A, Thomas R B, Delucia E H. Photosynthetic responses of loblolly pine (*Pinus taeda*) needles to experimental reduction in sink demand. *Tree Physiol.*, 1999, **19**: 235~242.

[27] Hodgkinson K C. Influence of partial defoliation on photosynthesis, photorespiration and transpiration by lucerne leaves of different ages. *Aust. J. Plant Physiol.*, 1974, **1**: 561~578.

[28] Alderfer R G, Eagles C F. The effect of partial defoliation on the growth and photosynthetic efficiency of bean leaves. *Bot. Gaz.*, 1976, **137**: 351~355.

[29] Bassman J H, Dickmann D I. Effects of defoliation in the developing leaf zone of young *Populus*×*Euramericana* plants. I. Photosynthetic physiology, growth, and dry weight partitioning. *For. Sci.*, 1982, **28**: 599~612.

[30] Wallace L L, McNaughton S J, Coughenour M B. Compensatory photosynthetic responses of three African graminoids to different fertilisation, watering and clipping regimes. *Bot. Gaz.*, 1984, **145**: 151~156.

[31] Morrison K D, Reekie E G Pattern of defoliation and its effect on photosynthetic capacity in *Oenothera biennis*. *J. Ecol.*, 1995, **83**: 759~767.

[32] Tschaplinski T J, Blake T J. Growth and carbohydrate status of coppice shoots of hybrid poplar following shoot pruning. *Tree Physiol.*, 1995, **15**: 333~338.

[33] Pinkard E A, Beadle C L. Regulation of photosynthesis in *Eucalyptus nitens* (Deane and Maiden) Maiden following green pruning. *Trees*, 1998, **12**: 366~376.

[34] Pinkard E A, Battaglia M, Beadle C L, *et al.* Modeling the effects of physiological responses to green pruning on net biomass production of *Eucalyptus nitens*. *Tree Physiol.*, 1999, **19**: 1~12.

参考文献:

[14] 中国科学院植物研究所主编. 中国高等植物图鉴(第一卷). 北京:科学出版社,1980. 483~485.