

## 四种亚高山针叶林树种的表型可塑性 对不同光照强度的响应

林 波, 刘 庆\*

(中国科学院成都生物研究所, 成都 610041)

**摘要:**以青藏高原东缘亚高山针叶林群落演替后期种岷江冷杉、演替中后期种粗枝云杉和青榨槭、及先锋树种红桦为材料,研究了不同光强下生长的 4 种植物生长、生物量分配、叶片形态和光合特性,探讨植物幼苗的形态和生理特征的表型可塑性与光适应的关系。结果表明:(1)弱光环境中生长的 4 种植物的基茎、相对生长速率、叶片厚度、根重比、最大净光合速率、光饱和点、光补偿点、暗呼吸速率较低,而比叶面积、地上/地下生物量、茎长/茎重、叶重比和茎重比较高。(2)大部分光环境下岷江冷杉幼苗的最大净光合速率和暗呼吸速率低于粗枝云杉,青榨槭幼苗的最大净光合速率和暗呼吸速率略低于红桦。(3)高光强下生长的粗枝云杉和红桦幼苗的相对生长速率分别大于岷江冷杉和青榨槭,但在低光强下则与之相反。(4)粗枝云杉和红桦幼苗的 11 种可塑性指数平均值则分别大于岷江冷杉和青榨槭。岷江冷杉适应弱光环境的能力略强于粗枝云杉和红桦,但适应强光的能力较差。生理适应的可塑性指数大于形态适应的可塑性指数,表明前者在 4 种植物幼苗光适应方面起到了重要的作用。研究结果支持树种的生理生态特性决定了其演替状况和生境选择的假说。

**关键词:**光适应;可塑性;形态特征;光合特性;亚高山针叶林树种

文章编号:1000-0933(2008)10-4665-11 中图分类号:Q142, Q143, Q945, Q948 文献标识码:A

### Plasticity responses of 4 tree species in subalpine-coniferous-forest to different light regimes

LIN Bo, LIU Qing\*

Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(10):4665 ~ 4675.

**Abstract:** The morphological and physiological acclimations to six light conditions were investigated in seedlings of four tree species (*Abies faxoniana*, *Picea asperata*, *Acer davidii* and *Betula albo-sinensis*) in subalpine coniferous forests, in Eastern Qinghai-Tibet Plateau, China. Four species are at different successional serals with *A. faxoniana* as late successional species, *P. asperata* and *A. davidii* as mid-late successional species, *B. albo-sinensis* as a pioneer tree species. The main purpose was to compare the difference in the responses of the plasticity of photosynthetic characteristics to different growth light gradients among the studies species. The growth light regimes designed in this study were 100%, 55%, 40%, 25%, 15% and 7% of the full sun light, respectively.

**基金项目:**国家自然科学基金重点项目(30530630);中国科学院西部行动计划重大项目(KZCX2-XB2-02);中国科学院成都生物研究所领域前沿项目(CIB-2007-LYQY-Q03);中国科学院“西部之光”人才计划项目(06C2021100)

收稿日期:2007-07-13; 修订日期:2008-03-18

作者简介:林波(1976~),男,四川隆昌人,博士,主要从事亚高山森林生态研究. E-mail:linbo@cib.ac.cn

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail:liuqing@cib.ac.cn

**Foundation item:** The project was financially supported by Natural Science Foundation of China (No. 30530630), the “Western Movement” Project of Chinese Academy of Sciences (CAS) (No. KZCX2-XB2-02), the forefront project of Chengdu Institute of biology, Chinese Academy of Sciences (No. CIB-2007-LYQY-Q03) and the Talent Plan of CAS(No. 06C2021100)

**Received date:**2007-07-13; **Accepted date:**2008-03-18

**Biography:** LIN Bo, Ph. D., mainly engaged in ecology of subalpine forests. E-mail:linbo@cib.ac.cn

The results were: (1) All seedlings of the four species under the low growth light conditions applied in this study showed decreasing in root collar diameter, relative growth rate (*RGR*), leaf thickness, root mass ratio (root dry mass/seedling dry mass), leaf area based photosynthetic capacity and dark respiration rate, light saturation point and light compensation point, but increasing in leaf area per unit mass, above- / under- ground mass, specific stem length (stem length/ stem dry mass), leaf mass rate (leaf mass/ seedling mass) and stem mass rate (stem mass/ seedling mass); (2) Under most light conditions leaf area-based photosynthetic capacity and respiration rates of *A. faxoniana* were lower than those of *P. asperata*, while *A. davidii* had higher values in those parameters when compared to *B. albo-sinensis*; (3) For *P. asperata* and *B. albo-sinensis* seedlings, the relative growth rates (*RGRs*) were higher than those of *A. faxoniana* and *A. davidii* as the growth light regimes increased. However, under the low growth light regimes *RGRs* of *A. faxoniana* and *A. davidii* seedlings were higher than those of the other two species; and (4) The means of phenotypic plasticity index of the eleven morphological and physiological parameters of *P. asperata* and *B. albo-sinensis* were higher than those of *A. faxoniana* and *A. davidii*, respectively. All of which indicate that *A. faxoniana* had stronger capacity of acclimation to low light regimes than *P. asperata* and *B. albo-sinensis* did, but the capacity of acclimation to high light regimes of the shade-tolerant species was poorer than that of the two early successional seral species. The index of physiological plasticity was higher than that of morphological plasticity, suggesting that morphological plasticity was an important acclimation characteristic for growth light regimes for the four subalpine coniferous tree species. The results in this paper also support the hypothesis that ecophysiological traits of tree species determines their successional status and associated habitats for their seedlings.

**Key Words:** light acclimation; plasticity; morphological characteristics; photosynthetic characteristics; subalpine-coniferous-forest tree species

森林光环境复杂多变<sup>[1]</sup>,不同树种可以通过采用不同的光能利用策略在林中共存。表型可塑性是植物适应环境变化在生理和形态上发生的改变,是植物克服环境异质性的主要方式,它的大小是衡量植物对异质环境适应能力的重要指标,已成为近来生态学研究的一个重要领域<sup>[2~5]</sup>。对森林生态系统内不同生活型植物的表型可塑性的研究一直有不同的结论,很早就有人认为,早期演替植物种比晚期演替植物有更大的适应能力<sup>[6~8]</sup>,但也有研究表明,中间演替树种比早期和晚期演替树种具有更大的表型可塑性,因为中间种能够适应较宽范围的生态环境<sup>[9]</sup>。

植物主要是通过形态和生理变化来适应不同的光环境。目前,对于叶片形态适应与生理适应的生态作用与相对重要程度还缺乏足够的认识。有人认为,形态学适应在植物长期适应光环境的过程中具有重要意义,而生理学适应的意义在于植物对光环境的短期或瞬时变化的适应<sup>[10,11]</sup>。另外,Valladares 等<sup>[12]</sup>指出,过去对植物表型可塑性的研究多集中在叶片如何适应变化的光环境,而忽视了对于植物整体可塑性方面的研究(如生长和生物量分配),而正是这种整体的可塑性决定了植物能否在不同光环境中存活和生长。

岷江冷杉林是青藏高原东缘的亚高山针叶林的主要森林类型之一,20 世纪 40 年代以来该区森林被大规模采伐,在营造了云杉纯林的同时,目前仍保存有大量次生林,杨、桦、槭、云杉和冷杉是组成这些次生林的主要阔叶和针叶树种。红桦属演替阶段的早期树种,喜光但能忍耐一定程度的荫蔽环境;青榨槭属演替中后期树种,主要分布于林下,但又能在林缘和沟谷地生长;粗枝云杉适应性较强,在群落演替中属中后期树种,比岷江冷杉喜光耐旱且耐寒凉,其更新经常在林窗或林缘发生;岷江冷杉属演替后期树种,幼苗能在林下生长和存活,深度耐荫。因此,根据各物种的生态分布特征及其在演替过程中的位置,对 4 种植物幼苗的喜光特性大致归纳为:红桦>青榨槭≈粗枝云杉>岷江冷杉。近年来,人工云杉林与次生林在更新与演替过程中出现了诸多值得关注的生态学问题。例如,人工针叶林下较低的光照条件能否影响人工林的更新?林下植物对光环境的适应与其分布格局有何关系?为此,本文以青藏高原东缘岷江冷杉林群落在不同演替阶段中的主要树种——

红桦、青榨槭、粗枝云杉、岷江冷杉等 4 种不同需光习性树种的幼苗为研究对象,设置不同光照梯度,研究幼苗生长、形态、生物量分配、叶片光合特征及其表型的可塑性,主要解决如下问题:(1)形态和生理表型可塑性的相对重要程度如何;(2)寻求不同幼苗生长所需的适宜光照条件,以期为该地区森林的经营管理与植被恢复提供科学依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

实验选择在四川省境内的中国科学院茂县生态站内进行,地处青藏高原东缘高山峡谷地带的长江重要支流岷江上游中部,在东经 103°53'58"与北纬 31°41'07"的交汇点上,海拔高度 1816.15 m。该地区地貌为青藏高原东南边缘深切地形,气候复杂多样,植被、土壤垂直带谱明显。成土母岩为志留系千枚岩、泥盆系灰岩、千枚岩夹薄层石英岩和寒武系变质岩等,土壤为棕壤。年降水量 900~1100 mm。

### 1.2 实验材料

岷江冷杉和粗枝云杉幼苗取自于阿坝州川西林业局 301 林场,为 2 年生实生苗。红桦和青榨槭幼苗来自于茂县大河坝苗圃,为 1.5 年生苗。于 2004 年 3 月在中国科学院茂县生态站内将 4 种幼苗分别盆栽于用黑色尼龙网遮荫的 5 个大棚内以及邻近空地上,每盆 1 株,每组实验处理 25 盆,每种植物 150 株,共计 600 株。栽植前测定每株幼苗鲜重,并另取回 20 株测定幼苗含水率。实验期间水肥常规管理,并经常除草和防治病虫害。

### 1.3 实验设置与测定方法

参照针叶林不同大小林窗内光照梯度的变化<sup>[13]</sup>,通过采用不同密度的遮荫网进行遮光处理,设置 5 个光照梯度(55%、40%、25%、15%与 7%全光照)与 100%全光照作为对照。在 2004 年 10 月和 2005 年 10 月分别取样进行株高、基茎和生物量的测定,并在 2005 年夏季用 Li-6400 光合仪进行光合光响应曲线参数的测定。

#### 1.3.1 形态指标测定

2005 年 10 月在每组遮荫处理中随机选取每种植物的 5 株幼苗,随机选择 20 枚当年生枝条上的针叶或阔叶,用叶面积测定仪(CI-203, CID Inc., USA)测定叶面积,再将叶片封好带回室内烘干称重,以所得的叶面积与干重来计算比叶面积(SLA)。用千分尺(CLT Inc., Chengdu, China)确定叶片厚度,每枚叶片于中间部位测定 3 次。

将这 5 株幼苗按照根、茎、叶分开,带回室内于 80℃烘干后测定各部分器官干重,并计算以下指标:根重比(RMR,根重/总生物量)、茎重比(SRM,茎重/总生物量)、叶重比(LMR,叶重/总生物量)、地上/地下部分生物量、高茎重比(HSWR,株高/茎生物量)及相对生长速率(RGR),其中  $RGR = (\ln Wt_2 - \ln Wt_1) / (t_2 - t_1)$ ,  $Wt$  为某一时间幼苗干物质重量<sup>[14]</sup>。

#### 1.3.2 光合作用测定

用 Li-6400 光合测定仪(采用开放气路)在室内测定幼苗光合光响应曲线,测量时将一束针叶(约 3cm 长)或一片阔叶放在叶室内。测定过程中,在约 4 m 的高空设置缓冲瓶让外源气体通过塑料导管均匀进入叶室,保证 CO<sub>2</sub>浓度恒定,空气流速为 0.5L·min<sup>-1</sup>,温度为 25℃。光源为人工冷光源,从 1500 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>光强下逐渐递减,光量子通量密度(PPFD)分别为 1500、900、600、300、80、30 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>和 0 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,每组处理测定 3 株幼苗,测定时每一光强下停留 3 min<sup>[11]</sup>。测定后,将用于光合测定的针叶取下用扫描仪扫描,采用 UTHSCSA 图象分析系统确定叶面积,计算光合作用的参数。光合光响应曲线采用 Non-rectangular Hyperbola 模型进行拟合<sup>[15,16]</sup>:

$$P_n = bI / (1 + aI) - R_d$$

式中, $P_n$ 为净光合速率, $I$ 为光量子通量密度, $a$ 与  $b$ 为系数, $R_d$ 为暗呼吸速率,计算可得幼苗最大净光合速率( $P_{max} = b/a$ )、表观量子效率( $\Phi = b$ )与光补偿点 [ $LCP = R_d / (b - aR_d)$ ]。假定  $P_n$ 达到  $P_{max}$ 的 99%的 PFD

为光饱和点( $LSP$ )<sup>[11]</sup>, 则:  $LSP = P_{\max} \ln(100R_d) / \Phi$ 。

#### 1.4 数据分析

用 Spss10.0 统计软件对 4 种幼苗的生长、形态、物质分配和光合光响应曲线参数等进行 One-Way ANOVA 分析( $p < 0.05$ ), 双因素(Two-Way ANOVA) 方差分析用于光强和物种对幼苗生长、形态和物质分配的影响。光合光响应曲线模型采用 Microcal Origin 5.0 统计分析软件进行拟合(Version 5.00, Massachusetts, USA), 图形均用 Microsoft Excel 软件绘制。

可塑性指数的计算方法为<sup>[10]</sup>: 某指标的可塑性指数 = (最大值 - 最小值) / 最大值。

## 2 结果与分析

对 4 种幼苗在 6 个光强梯度下的生长(株高、基茎、相对生长速率)、形态(比叶面积、叶片厚度、株高/茎重)和生物量分配(根生物量/总生物量、茎生物量/总生物量、叶生物量/总生物量、地上/地下部分生物量)共 10 个重要参数的双因素方差分析表表明, 光强对茎生物量的分配影响最小( $p < 0.05$ ), 对相对生长速率(RGR)影响较显著( $p < 0.01$ ), 对其它 8 个参数影响极显著( $p < 0.001$ )。物种及其和光强的交互作用对 10 个参数均有极显著的影响( $p < 0.001$ ), 但后者对叶片厚度影响不明显( $p > 0.05$ )。

表 1 4 种幼苗的生长、生物量分配的双因素方差分析与  $F$  值

Table 1 Results of a two-way ANOVA with light ( $n=6$ ) and species ( $n=4$ ) as fixed effects

变量 Variables		光强 Light intensity		物种 Species		光强 × 物种 Light × Species		$r^2$
		$F$	$p$	$F$	$p$	$F$	$p$	
		生长 Growth	株高 Seedling height	21.216	***	1015.532	** *	
	基茎 Root collar diameter	16.835	***	129.837	***	4.667	***	0.832
	相对生长速率 Relative growth rate (RGR)	3.916	**	296.806	***	4.659	***	0.897
形态 Morphology	比叶面积 Specific leaf area (SLA)	104.286	***	886.195	***	17.257	***	0.974
	叶片厚度 Leaf thickness	10.461	***	339.273	***	1.092	ns	0.958
	株高/茎重 Stem length/ stem weight	26.458	***	62.845	***	3.773	***	0.786
生物量分配 Biomass allocation	根重比 Root weight/ seedling weight (RMR)	12.107	***	271.494	***	17.636	***	0.910
	茎重比 Stem weight/ seedling weight (SMR)	2.730	*	71.096	***	20.653	***	0.828
	叶重比 Leaf weight/ seedling weight (LMR)	6.824	***	248.810	***	4.546	***	0.883
	地上/地下生物量 Above-/under ground weight	15.729	***	202.830	***	10.740	***	0.877

$F$ -values and significance ( $p$ ) are shown; Variables are grouped into categories related to growth and biomass allocation; NS,  $p > 0.05$ ; \*  $p < 0.05$ ;

\*\*  $p < 0.01$ ; \*\*\*  $p < 0.001$

### 2.1 不同光强对幼苗生长的影响

如表 2 所示, 在第 1 个生长季节, 遮荫对粗枝云杉、岷江冷杉的株高影响不明显, 但明显影响红桦和青榨槭的高生长。对针叶树而言, 遮荫降低了粗枝云杉高生长, 促进了岷江冷杉高生长, 但差异均不显著。对阔叶树而言, 遮荫有利于幼苗高生长, 红桦和青榨槭分别在 15% 和 7% 全光照下的高生长最大。在第 2 个生长季节, 遮荫对 4 种幼苗的高生长均有明显的影响。遮荫明显地降低了粗枝云杉和岷江冷杉的高生长, 两种幼苗在全光照下的高生长均最大。红桦和青榨槭幼苗则分别在 15% ~ 25% 和 25% 全光照下株高最大, 两种幼苗在强光(自然光照条件)和低光下(7% 全光照)株高均较低, 但都表现为强光最低, 低光次之。

第1个生长季节,遮荫明显地降低了岷江冷杉、红桦和青榨槭的基茎生长,但强光也抑制了岷江冷杉和青榨槭幼苗的基茎生长。在第2个生长季节,遮荫则明显降低了粗枝云杉和岷江冷杉幼苗的基茎生长;而适度地遮荫则有利于两种阔叶树幼苗基茎生长,表现为25%全光照下最大,强光下次之,弱光下最小。

第1个生长季节,红桦和青榨槭在100%全光照下的相对生长速率(RGR)最大,粗枝云杉在55%最大,岷江冷杉在25%~40%下较好;然而,在第2个生长季节,2种阔叶树的相对生长速率(RGR)的适宜光强则变为25%~55%,云杉为55%~100%,而冷杉为25%~100%。

表2 不同光照强度下生长的4种幼苗的生长特征比较

Table 2 The growth characteristics of 4 seedlings grown under 6 light levels (% of full sunlight)

光环境(%) Light environment	株高(cm) Seedling height		基茎(cm) Root collar diameter		相对生长速率(mg·g <sup>-1</sup> ·d <sup>-1</sup> ) Relative growth rate (RGR)	
	第1年 The 1st year	第2年 The 2nd year	第1年 The 1st year	第2年 The 2nd year	第1年 The 1st year	第2年 The 2nd year
<b>粗枝云杉 <i>P. asperata</i></b>						
100	25.36 ± 2.08 <sup>a</sup>	33.67 ± 4.73 <sup>a</sup>	0.73 ± 0.14 <sup>a</sup>	1.10 ± 0.25 <sup>a</sup>	0.0041 ± 0.0011 <sup>ab</sup>	0.0056 ± 0.0011 <sup>a</sup>
55	25.7 ± 3.95 <sup>a</sup>	33.16 ± 4.48 <sup>a</sup>	0.65 ± 0.09 <sup>a</sup>	1.06 ± 0.08 <sup>ab</sup>	0.0048 ± 0.0014 <sup>a</sup>	0.0059 ± 0.001 <sup>a</sup>
40	24.6 ± 2.99 <sup>a</sup>	29.00 ± 2.61 <sup>abc</sup>	0.72 ± 0.03 <sup>a</sup>	0.97 ± 0.10 <sup>abc</sup>	0.0034 ± 0.0011 <sup>ab</sup>	0.0045 ± 0.0008 <sup>ab</sup>
25	22.2 ± 1.89 <sup>a</sup>	29.50 ± 1.00 <sup>ab</sup>	0.67 ± 0.05 <sup>a</sup>	0.85 ± 0.13 <sup>abc</sup>	0.0032 ± 0.0021 <sup>ab</sup>	0.0046 ± 0.0006 <sup>ab</sup>
15	24.3 ± 3.23 <sup>a</sup>	23.38 ± 1.38 <sup>c</sup>	0.64 ± 0.09 <sup>a</sup>	0.77 ± 0.14 <sup>bc</sup>	0.0025 ± 0.0018 <sup>ab</sup>	0.0039 ± 0.0005 <sup>b</sup>
7	21.1 ± 2.48 <sup>a</sup>	26.50 ± 1.22 <sup>bc</sup>	0.56 ± 0.08 <sup>a</sup>	0.72 ± 0.22 <sup>c</sup>	0.0016 ± 0.0009 <sup>b</sup>	0.0021 ± 0.0007 <sup>c</sup>
<b>岷江冷杉 <i>A. faxoniana</i></b>						
100	11.94 ± 0.56 <sup>a</sup>	16.50 ± 1.66 <sup>a</sup>	0.39 ± 0.04 <sup>b</sup>	0.67 ± 0.14 <sup>a</sup>	0.0032 ± 0.0001 <sup>ab</sup>	0.0052 ± 0.0008 <sup>a</sup>
55	12.04 ± 0.33 <sup>a</sup>	15.92 ± 1.66 <sup>ab</sup>	0.49 ± 0.08 <sup>a</sup>	0.69 ± 0.11 <sup>a</sup>	0.0036 ± 0.0011 <sup>ab</sup>	0.0057 ± 0.0002 <sup>a</sup>
40	12.50 ± 1.00 <sup>a</sup>	13.25 ± 0.96 <sup>ab</sup>	0.39 ± 0.04 <sup>b</sup>	0.53 ± 0.04 <sup>ab</sup>	0.0042 ± 0.0012 <sup>a</sup>	0.0062 ± 0.0006 <sup>a</sup>
25	12.74 ± 1.58 <sup>a</sup>	13.80 ± 1.75 <sup>ab</sup>	0.50 ± 0.07 <sup>a</sup>	0.60 ± 0.01 <sup>ab</sup>	0.0040 ± 0.0007 <sup>a</sup>	0.0052 ± 0.0004 <sup>a</sup>
15	12.48 ± 1.30 <sup>a</sup>	15.50 ± 2.00 <sup>ab</sup>	0.36 ± 0.04 <sup>b</sup>	0.53 ± 0.08 <sup>ab</sup>	0.0027 ± 0.0002 <sup>ab</sup>	0.0034 ± 0.0010 <sup>b</sup>
7	12.33 ± 1.20 <sup>a</sup>	12.67 ± 0.29 <sup>b</sup>	0.37 ± 0.05 <sup>b</sup>	0.47 ± 0.08 <sup>b</sup>	0.0021 ± 0.0005 <sup>b</sup>	0.0032 ± 0.0003 <sup>b</sup>
<b>红桦 <i>B. albo-sinensis</i></b>						
100	84.06 ± 11.91 <sup>ab</sup>	110.17 ± 20.43 <sup>d</sup>	0.78 ± 0.60 <sup>a</sup>	1.12 ± 0.09 <sup>b</sup>	0.0124 ± 0.0036 <sup>a</sup>	0.0100 ± 0.0007 <sup>ab</sup>
55	70.74 ± 9.78 <sup>b</sup>	176.60 ± 11.28 <sup>bc</sup>	0.62 ± 0.06 <sup>b</sup>	1.33 ± 0.21 <sup>ab</sup>	0.0102 ± 0.0006 <sup>ab</sup>	0.0112 ± 0.0011 <sup>ab</sup>
40	68.34 ± 3.49 <sup>b</sup>	189.17 ± 12.71 <sup>ab</sup>	0.63 ± 0.07 <sup>b</sup>	1.22 ± 0.13 <sup>b</sup>	0.0085 ± 0.0032 <sup>ab</sup>	0.0113 ± 0.0014 <sup>ab</sup>
25	84.60 ± 20.15 <sup>ab</sup>	207.86 ± 11.70 <sup>a</sup>	0.66 ± 0.06 <sup>ab</sup>	1.60 ± 0.33 <sup>a</sup>	0.0072 ± 0.0009 <sup>ab</sup>	0.0120 ± 0.0015 <sup>a</sup>
15	95.32 ± 10.04 <sup>a</sup>	211.60 ± 23.24 <sup>a</sup>	0.62 ± 0.06 <sup>b</sup>	1.16 ± 0.05 <sup>b</sup>	0.0070 ± 0.0026 <sup>ab</sup>	0.0094 ± 0.0009 <sup>b</sup>
7	85.53 ± 5.52 <sup>ab</sup>	149.70 ± 17.75 <sup>c</sup>	0.48 ± 0.05 <sup>c</sup>	0.75 ± 0.08 <sup>c</sup>	0.0050 ± 0.0029 <sup>b</sup>	0.0052 ± 0.0005 <sup>c</sup>
<b>青榨槭 <i>A. davidii</i></b>						
100	80.12 ± 9.31 <sup>b</sup>	121.40 ± 8.20 <sup>c</sup>	0.82 ± 0.15 <sup>ab</sup>	1.30 ± 0.18 <sup>ab</sup>	0.0120 ± 0.0014 <sup>a</sup>	0.0091 ± 0.0011 <sup>a</sup>
55	104.3 ± 4.72 <sup>ab</sup>	143.50 ± 12.76 <sup>bc</sup>	0.86 ± 0.07 <sup>a</sup>	1.24 ± 0.15 <sup>ab</sup>	0.0110 ± 0.0030 <sup>ab</sup>	0.0102 ± 0.0013 <sup>a</sup>
40	85.54 ± 11.72 <sup>b</sup>	179.17 ± 36.96 <sup>ab</sup>	0.76 ± 0.07 <sup>ab</sup>	1.30 ± 0.14 <sup>ab</sup>	0.0090 ± 0.0012 <sup>abc</sup>	0.0100 ± 0.0019 <sup>a</sup>
25	107.14 ± 6.74 <sup>ab</sup>	186.17 ± 22.89 <sup>a</sup>	0.78 ± 0.06 <sup>ab</sup>	1.45 ± 0.10 <sup>a</sup>	0.0109 ± 0.0018 <sup>ab</sup>	0.0099 ± 0.0018 <sup>a</sup>
15	73.42 ± 11.85 <sup>b</sup>	153.60 ± 16.76 <sup>abc</sup>	0.66 ± 0.04 <sup>b</sup>	1.14 ± 0.094 <sup>b</sup>	0.0063 ± 0.0026 <sup>c</sup>	0.0082 ± 0.0024 <sup>a</sup>
7	110.98 ± 27.31 <sup>a</sup>	143.67 ± 18.84 <sup>bc</sup>	0.67 ± 0.12 <sup>b</sup>	1.10 ± 0.15 <sup>b</sup>	0.0071 ± 0.0015 <sup>b</sup>	0.0081 ± 0.0028 <sup>a</sup>

表中数据为平均值 ± 标准误差,不同字母表示同种植物不同光强下有显著差异( $p < 0.05$ ) Data of the table represent average value ± standard error, and different letters in the same species indicate significant difference ( $p < 0.05$ ) under different light levels

## 2.2 不同光强对幼苗物质分配的影响

遮荫增加了粗枝云杉、红桦和青榨槭幼苗叶生物量分配,但对岷江冷杉叶生物量分配无明显影响,不同程度的遮荫均能引起冷杉幼苗叶生物量分配的下降。遮荫对4种幼苗茎生物量分配影响类似,均表现为遮荫提高了茎生物量的投入。遮荫明显降低了4种幼苗根生物量的投入,但遮荫对红桦和青榨槭的作用比岷江冷杉要明显。

遮荫对粗枝云杉、红桦、青榨槭幼苗地上/地下生物量分配的影响相似,均表现为遮荫提高了幼苗地上/地下生物量分配比例,但遮荫对岷江冷杉幼苗地上/地下生物量分配无明显影响( $p > 0.05$ )。遮荫明显增加了4种幼苗的株高/茎生物量比值,表明遮荫使得幼苗倾向于将生物量分配到用于株高的生长,在低光下粗枝云杉和岷江冷杉的这样生物量分配走向比红桦和青榨槭要更明显。

4种植物的叶片厚度随光强的增加而增加,粗枝云杉和岷江冷杉比红桦和青榨槭增加要明显。植物的比叶面积则随光强的增加而减小,红桦和青榨槭比粗枝云杉和岷江冷杉减小得明显。

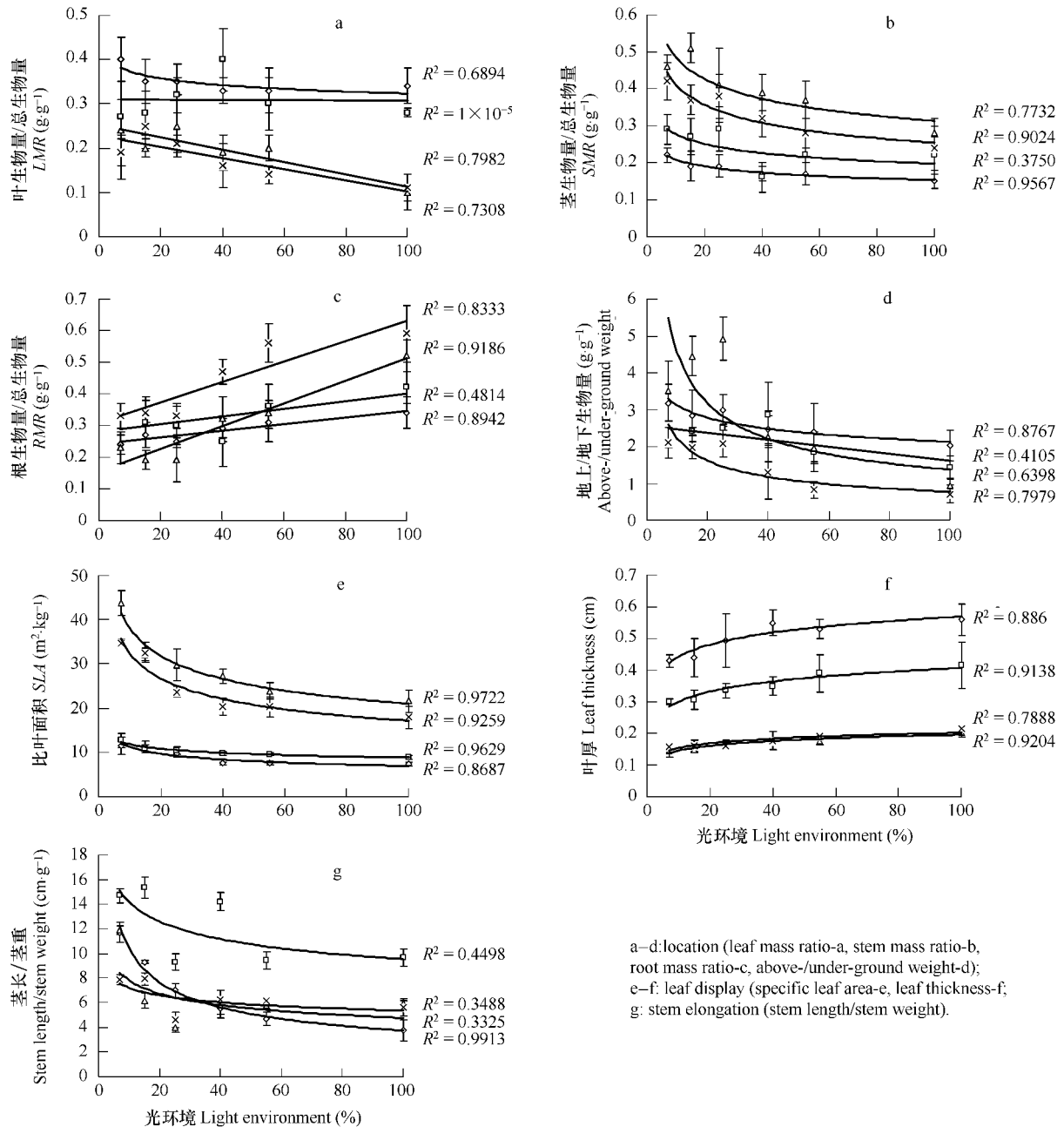


图1 粗枝云杉、岷江冷杉、红桦和青榨槭幼苗的形态特征对不同生长光强的响应

Fig. 1 Morphological responses to different growth light levels (% of full sunlight) for 4 seedlings

### 2.3 不同光强对幼苗叶片气体交换参数的影响

遮荫对4种幼苗的最大净光合速率具有明显的影响。遮荫降低了粗枝云杉、红桦幼苗的最大净光合速率,表现为强光下这2种幼苗具有较高 $P_{max}$ 值,而弱光下 $P_{max}$ 较小。中度遮荫下岷江冷杉和青榨槭幼苗

(25%、40%、55%全光照)的最大净光合速率最大,强光和弱光下2种幼苗的 $P_{max}$ 减小,其中岷江冷杉弱光(7%全光照)下的 $P_{max}$ 大于强光下的幼苗,而青榨槭幼苗与之相反。在相同光强下,粗枝云杉、红桦幼苗的最大净光合速率均高于岷江冷杉和青榨槭。

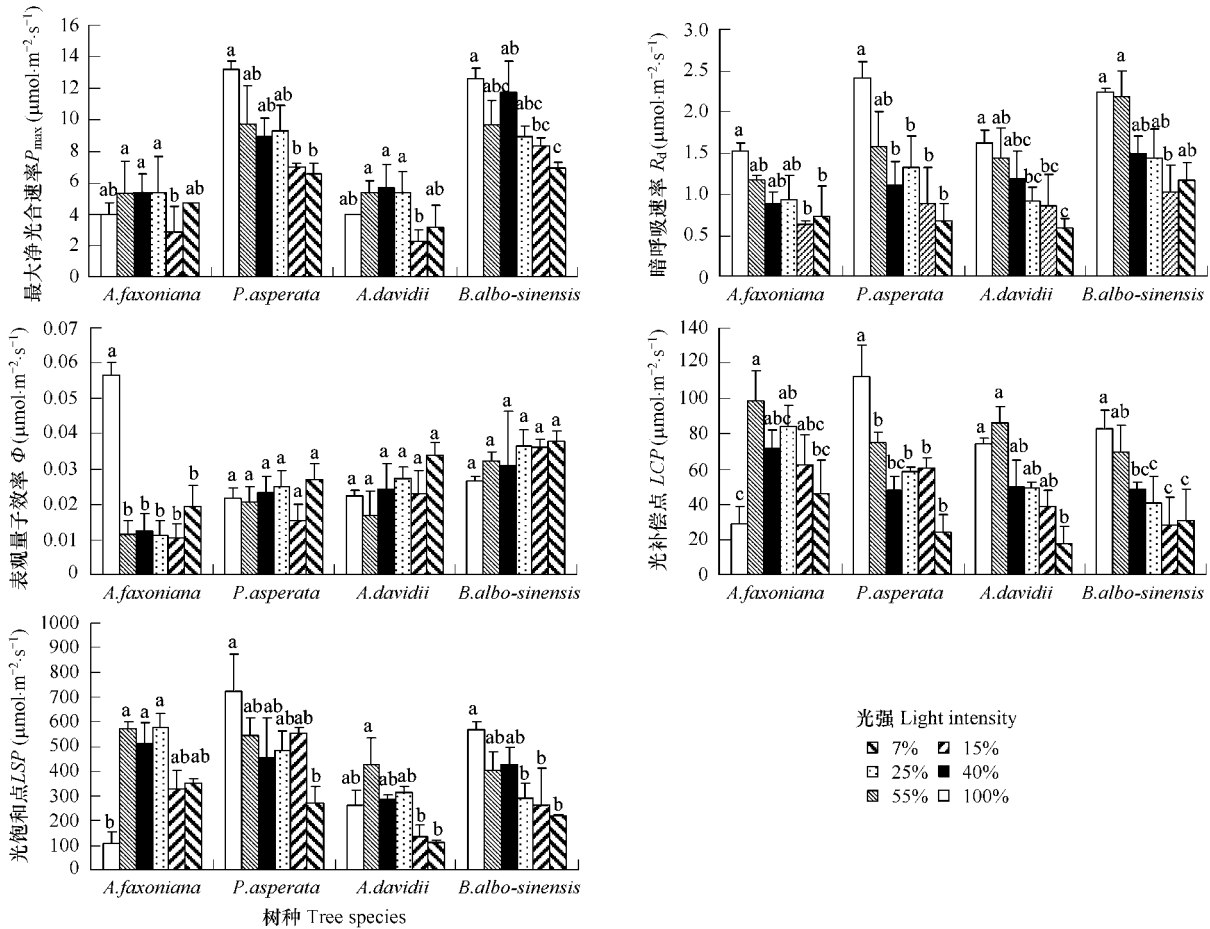


图2 不同光强下生长的粗枝云杉、岷江冷杉、红桦和青榨槭幼苗的光合光响应曲线参数

Fig. 2 Parameters of photosynthesis-light response of 4 species seedlings grown under 6 light levels (% of full sunlight), Error bars are  $\pm$  S. E. of mean of 3 plants in each treatment

除岷江冷杉外,遮荫对粗枝云杉、红桦和青榨槭幼苗的表观量子效率影响不明显( $p > 0.05$ )。但是,遮荫明显降低了4种幼苗的暗呼吸速率(红桦仅在15%全光照条件下遮荫作用才显著)( $p < 0.05$ );在相同光强下,粗枝云杉和红桦幼苗的暗呼吸速率略大于岷江冷杉和青榨槭。

遮荫明显降低了粗枝云杉、岷江冷杉、红桦和青榨槭幼苗的光补偿点(LCP)和光饱和点(LSP),但在全光照下岷江冷杉和青榨槭光补偿点和光饱和点也明显下降。

### 2.4 形态和生理的可塑性指数分析

表3为不同光强下生长的岷江冷杉、粗枝云杉、红桦和青榨槭幼苗的11种参数的可塑性指数。4种植物的叶片光合特征可塑性指数最大,形态特征可塑性指数次之,物质分配可塑性指数最小。其中,光补偿点可塑性指数最大,茎重比可塑性指数最小。

4种植物可塑性指数平均值大小排序为:红桦 > 青榨槭 > 粗枝云杉 > 岷江冷杉。其中,红桦的形态和物质分配可塑性指数较其它3种植物大,而叶片光合特性的可塑性指数较粗枝云杉和青榨槭小;岷江冷杉形态、生物量分配和叶片光合特性可塑性指数均较低。

表 3 不同光强下生长的 4 种幼苗 11 种形态学和生理学参数的可塑性指数

Table 3 Plasticity index for each of the eleven morphological and physiological parameters of 4 species seedlings grown under six light levels

参数 Parameters	可塑性指数 Plasticity index					平均值 Mean
	岷江冷杉 <i>A. faxoniana</i> .	粗枝云杉 <i>P. asperata</i>	青榨槭 <i>A. davidii</i>	红桦 <i>B. albo-sinensis</i>		
形态 Morphology	叶片厚度 Leaf thickness	0.28	0.23	0.27	0.29	0.27
	比叶面积 SLA	0.30	0.36	0.48	0.51	0.41
	株高/茎重 length/ stem weight	0.44	0.53	0.43	0.45	0.46
形态指数平均值 Morphology mean		0.34	0.37	0.39	0.42	0.38
物质分配 Biomass allocation	叶重比 LMA	0.28	0.23	0.26	0.36	0.28
	茎重比 RMA	0.07	0.11	0.20	0.40	0.20
	根重比 RMA	0.31	0.25	0.31	0.52	0.35
物质分配指数平均值 Biomass allocation mean		0.22	0.20	0.26	0.43	0.28
叶片光合特性 Leaf photosynthesis	最大净光合速率 $P_{max}$	0.47	0.50	0.60	0.45	0.51
	暗呼吸速率 $R_d$	0.59	0.72	0.63	0.54	0.62
	表观量子效率 $\Phi$	0.42	0.38	0.5	0.31	0.40
	光补偿点 LCP	0.53	0.79	0.80	0.66	0.70
	光饱和点 LSP	0.43	0.62	0.62	0.74	0.60
Leaf photosynthetic mean		0.49	0.60	0.63	0.54	0.57
总平均值 Total means		0.37	0.43	0.46	0.48	

### 3 讨论

#### 3.1 植物生长和形态对光强的适应

针叶和阔叶树对光强的响应存在明显差异。直到第 2 个生长季节,光强对 2 种针叶树的株高、基茎才有明显影响,而阔叶树在第 1 个季节就有明显变化,这与 Jurik<sup>[17]</sup>的研究结果一致。可能原因是云杉和冷杉的针叶生长周期较长(一般会生长 3~5a),已有的针叶对环境响应可能比较缓慢,幼苗适应新的环境时会受到明显影响,因而对环境变化的生长反应出现滞后;而红桦和青榨槭的阔叶当年落叶,新叶对环境敏感,幼苗适应环境时因此会受到影响。另外,针阔叶树种由于前一年的营养贮藏和分配格局不一样,也可能导致第 2 年叶片和茎生长出现差异<sup>[18]</sup>。

有研究表明,在特定光强下生长的植物比在其它光强下生长更好,因此在低光下生长的耐荫植物比先锋树种生长更快,强光下则相反<sup>[19]</sup>。本研究在低光环境下(7%~40%全光照)生长的岷江冷杉的 RGR 较粗枝云杉大(除 15%全光照),而在强光下(55%~100%全光照)RGR 则较小;青榨槭与红桦相比,也表现出相似的变化趋势(图 3),本研究结果再次印证了上述观点。但是,Poorter<sup>[6]</sup>对热带雨林 15 种树苗的研究发现,喜光树种在 3%~100%的光强下都比耐荫树种生长得好,他把这种现象归结为耐荫树种在低光下将生物量更多的用于维持生存,而非实现快速生长。

从第 1 个生长季节到第 2 个生长季节,2 种阔叶树苗更适宜在部分荫蔽的条件下生长(25%~55%),光强过高或过低 RGR 和生物量都会减小,这与很多研究结果一致。植物的生长一般会随着光强的增加而增加<sup>[20]</sup>,然而造成生物量下降的原因可能有以下几方面:(1)强光下产生的水分胁迫或土壤温度过高影响幼苗的生长,尽管本研究中定期施水一定程度上能够避免幼苗尽量不受干旱胁迫,但在夏季极端温度下这种胁迫可能仍然存在;(2)强光能够引起植物叶片光合系统的伤害,实验中发现与低光下生长的幼苗相比红桦幼苗叶片在全光照下大量凋落,导致桦木幼苗生物量受到影响;(3)强光导致叶片气孔关闭,影响光合作用过



程<sup>[21,22]</sup>;4)强光会导致植物尽量增加干物质向根分配的相对量,造成叶片生物量的相对减少,从而影响植物的光合作用及生长。然而从第1年到第2年,2种针叶树苗对光的需求则逐渐增加,在实验末期,云杉的最大RGR为55%~100%,而冷杉的最大RGR为25%~100%。粗枝云杉适应性较强,喜光耐旱亦耐寒凉<sup>[23,24]</sup>,所以在强光下生长较好。据报道,冷杉(*Abies alba* Mill.)能忍耐林下的最低光强为1.7%~2.7%,并且随着林龄的增加对光的需求也会增加<sup>[25,26]</sup>。2年、5年生和5~15年生冷杉幼苗(树)生长所需的一般光强分别为5%、8%和15%~25%<sup>[27]</sup>。本研究中,岷江冷杉比粗枝云杉更能够忍耐较低的光强,这与其他研究结果是一致的<sup>[24]</sup>。在实验末期岷江冷杉已经生长到4~5a,其RGR生长所需的适宜光强在25%~100%之间,其中25%的生长适宜光强与其它冷杉相似,但在较为充足的光强下仍能生长良好,这可能是在实验第2年,冷杉/云杉增加了对根生物量相对投资的结果,因为以这种方式强光下生长的针叶树幼苗更能保持其内部水分平衡,其生长不会因干旱胁迫而受到严重影响;或者在这个生长时期,冷杉幼苗已经进入到需光阶段<sup>[24]</sup>,较为充足的光强更能满足此阶段幼苗的生长,具体原因需要进一步的研究。

### 3.2 植物光合特征对光强的适应

阳生植物有较高的光饱和光合速率,耐荫植物则相对较低。本研究表明,生长在强光下粗枝云杉和红桦的光合能力显著提高,而岷江冷杉和青榨槭在中等遮荫条件下(25%~50%)光合能力最大,表明强光下粗枝云杉和红桦可通过提高光合速率来利用更多的光能。在相同光强下,粗枝云杉和红桦的最大净光合速率都比岷江冷杉和青榨槭高,分别显示出明显的阳生植物和耐荫植物的特征,Kitao等(2000)<sup>[9]</sup>亦曾证明耐荫植物有着较阳生植物低的光饱和速率和呼吸速率。

植物光补偿点和暗呼吸速率的降低是对低光环境的适应性反应。因为较低的光补偿点有利于植物在低光强下充分利用低光量子密度进行光合作用,提高有机物质的积累,维持碳平衡;而暗呼吸速率的降低,表明适应低光环境的植物能够通过相对较低的呼吸速率减少碳损耗。本研究中,遮荫明显降低了4种幼苗的光补偿点和暗呼吸速率( $p < 0.05$ ),这与其他研究结果一致<sup>[28~31]</sup>,但例外的是遮荫对岷江冷杉光补偿点的影响不明显。相同光强下,粗枝云杉的暗呼吸速率比岷江冷杉高,而红桦的暗呼吸速率则比青榨槭高,再次证明粗枝云杉和红桦具有明显的阳生植物特征,而岷江冷杉具有耐荫植物的特征。

### 3.3 植物对光强适应的可塑性分析

4种植物的生理特征可塑性指数大于形态和物质分配的可塑性指数,说明在研究期内生理特征的调整是植物对异质光环境适应的一个重要途径,而大部分形态和物质分配特征的可塑性较小,则暗示了生理特征适应比植物通过形态来适应环境的瞬时(短时)变化具有更重要的意义。具有不同喜光特性的植物对光强的响应与适应存在显著差异。一般来说,演替早期阶段(喜光)的植物比演替后期(耐荫)的植物对异质光环境具有更强的适应能力<sup>[32,33]</sup>。本研究中,红桦、青榨槭和粗枝云杉幼苗的可塑性指数的平均值要大于岷江冷杉,充分表明这3种树种在生理和形态上较强的可塑性有利于对异质光环境的适应,它们比更耐荫的岷江冷杉具有更强的光适应能力,本研究结果支持早期演替植物比晚期演替植物具有更大的适应能力和表观可塑性的假说。

本研究中红桦幼苗可塑性指数平均值最大,这些较强的可塑性有利于其对异质光环境的适应。比较分析

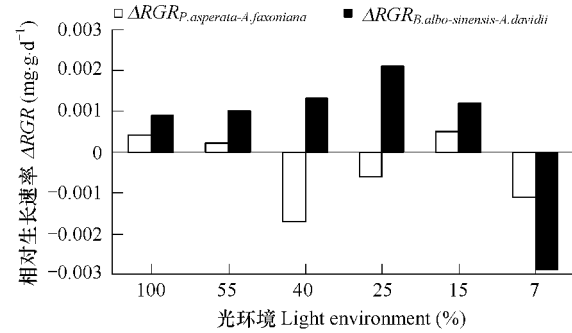


图3 不同生长光强下粗枝云杉和岷江冷杉、红桦和青榨槭幼苗的相对生长速率( $\Delta RGR_{\text{粗枝云杉-岷江冷杉}}$ 、 $\Delta RGR_{\text{红桦-青榨槭}}$ )比较  
Fig. 3 Comparisons of relative growth rates (RGR) for *P. asperata* / *A. faxoniana* ( $\Delta RGR_{P. asperata-A. faxoniana}$ ), and for *B. albo-sinensis* / *A. davidii* ( $\Delta RGR_{B. albo-sinensis-A. davidii}$ ) grown under six light levels (% of full sunlight)

4 种幼苗的 11 种参数的可塑性指数可以发现,红桦幼苗的形态与物质分配的可塑性指数比其它 3 种植物高,而光合特性可塑性指数较粗枝云杉和青榨槭小,表明红桦幼苗更能通过形态和生物量的分配来适应异质的光环境。此外,研究发现红桦幼苗在强光下具有较高的  $RGR$  与  $P_{max}$ ,这些特性都决定了桦木能够在光照充足的条件下生长,因此在迹地上能够战胜杂灌而居于上层,为喜荫的针叶幼苗的生长提供荫蔽条件。

与岷江冷杉相比,粗枝云杉的 11 种参数的可塑性指数较大,并且  $P_{max}$  和  $RGR$  在强光下也较高,表现出相对喜光的特性。本研究结果与吴中伦<sup>[23]</sup> 和李承彪<sup>[24]</sup> 的观点一致,这种特性决定了云杉的分布和演替规律。笔者在对米亚罗 60a 成熟人工云杉林中的幼苗分布的调查发现,尽管林下具有大量的 1~4 年生云杉幼苗,但 6a 以上的云杉大苗或幼树则非常缺乏,这意味着云杉幼苗在转化为幼树的过程中,出现了大量的死亡。光或许是影响云杉幼苗在林下分布和存活的重要因素。正是因为人工林能够产生大量种子雨,这种潜力能否转化为人工林良好的更新能力? 人工林下幼苗的定居和生长过程是值得关注的问题,需要长期深入研究。

#### References:

- [ 1 ] Chazdon R L. Photosynthetic plasticity of two rain shrubs across natural gap transects. *Oecologia*, 1992, 92: 586 – 595.
- [ 2 ] Callaway R M, Pennings S C, Richards C L. Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology*, 2003, 84, 1115 – 1128.
- [ 3 ] Lai I L, Scharr H, Krauser C, Kusters R, Wu J T, Chou C H, Schurr U, Walter A. Leaf growth dynamics of two congener gymnosperm tree species reflect the heterogeneity of light intensities given in their natural ecological niche. *Plant, Cell and Environment*, 2005, 28: 1496 – 1505.
- [ 4 ] Rozendaal D M A, Hurtado V H, Poorter L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology*, 2006, 20: 207 – 216.
- [ 5 ] Weijtschede J, Martinkova J, Kroon H, Huber H. Shade avoidance in *Trifolium repens*: costs and benefits of plasticity in petiole length and leaf size. *New Phytologist*, 2006, 172: 655 – 666.
- [ 6 ] Poorter L. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Funct. Ecol.*, 1999, 13: 396 – 410.
- [ 7 ] Gou Z H, Zang R G, Qi W Q. The response and adaptation of two primitive orchids to a variable light environment in subtropical forests. *Scientia Silvae Sinicae*, 2003, 39(3): 24 – 29.
- [ 8 ] Guo Y H, Cai Z Q, Cao K F, Wang W L. Leaf photosynthetic and anatomic acclimation of four tropical rainforest tree species to different growth light conditions. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2004, 22 (3): 240 – 244.
- [ 9 ] Kitao M, Lei T T, Koike H. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. *Plant Cell Environ*, 2000, 23: 81 – 89.
- [ 10 ] Feng Y L, Cao K F, Feng Z L, Ma L. Acclimation of Lamina mass per unit area, photosynthetic characteristics and dark respiration to growth light regimes in four tropical rain forest species. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(6): 901 – 910.
- [ 11 ] Wang B Y., Feng Y L. Effect of growth light intensity on photosynthesis in seedlings of two tropical rainforest species. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(1): 23 – 30.
- [ 12 ] Valladares F, Wright S J, Lasso E, Kitajima K, Pearcy B W. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. *Ecology*, 2000, 81: 1925 – 1936.
- [ 13 ] Derek W and Groot A. Microclimate of clear-cut, forest interior, and small openings in trembling aspen forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1997, 87: 313 – 329.
- [ 14 ] Huante P, Rinc n E. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia*, 1998, 113: 53 – 66.
- [ 15 ] Pothier D, Prévost M. Photosynthetic light response and growth analysis of competitive regeneration after partial cutting in a boreal mixed stand. *Trees*, 2002, 16: 365 – 373.
- [ 16 ] Matsuki S, Ogawa K I, Tanaka A, Hara T. Morphological and photosynthetic responses of *Quercus crispula* seedlings to high-light conditions. *Tree Physiology*, 2003, 23: 769 – 775.
- [ 17 ] Jurik T W. Temporal and spatial patterns of specific leaf weight in successional northern hardwood tree species. *American Journal of Botany*, 1986, 73: 1083 – 1092.
- [ 18 ] Kramer P J, Kozlowski. *Physiology of woody Plants*. New York: Academic Press, 1979. 163 – 222.
- [ 19 ] Adams B, Adams III W W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Plant Molecular Biology*, 1992, 43: 599 – 626.

- [20] Gardiner E S, Hodges J D. Growth and biomass distribution of cherry bark oak (*Quercus pagoda* Raf.) seedlings as influenced by light availability. *For. Ecol. Manage.*, 1998, 108: 127—108.
- [21] Gamper R, Mayr S, Bauer H. Similar susceptibility to excess irradiance in sun and shade acclimated saplings of Norway spruce [*Picea abies*(L.) Karst.] and stone pine (*Pinus cembra* L.). *Photosynthetica*, 2000, 38: 373—378.
- [22] Hanba Y T, Kogami H, Terashima I. The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25: 1021—1030.
- [23] Wu Z L. The distribution and updated planning advice of the major alpine forest species in Western Sichuan. *Scientia Silvae Sinicae*, 1959, 465—476.
- [24] Li C B ed. *Ecological study of Sichuan forest*. Chengdu: Sichuan Publishing House of Science & Technology, 1990.
- [25] Messier C, Doucet R, Ruel J C, Claveau Y, Kelly C, Lechowicz M J. Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Can. J. Fr. Res.*, 1999, 29: 812—823.
- [26] Givnish T J. Ecological constraints on the evolution of plasticity in plants. *Evolutionary Ecology*, 2002, 16: 213—242.
- [27] Robakowski P, Montpied P, Dreyer E. Plasticity of morphological and physiological traits in response to different levels of irradiance in seedlings of silver fir (*Abies alba* Mill). *Trees*, 2003, 17: 431—441.
- [28] Lieffers V J, Mugasha A G, MacDonald S E. Ecophysiology of shade needles of *Picea glauca* saplings in relation to removal of competing hardwoods and degree of prior shading. *Tree physiology*, 1993, 12: 271—280.
- [29] Mitchell A K and Arnott J T. Effects of shade on the morphology and physiology of amabilis fir and western hemlock seedlings. *New Forests*, 1995, 10: 79—98.
- [30] Kull O, Kruijt B. Acclimation of photosynthesis to light: a mechanistic approach. *Functional Ecology*, 1999, 13: 24—36
- [31] Lewis J D, McKane R B, Tingey D T, Beedlow P A. Vertical gradients in photosynthetic light response within an old-growth Douglas-fir and western hemlock canopy. *Tree Physiology*, 2000, 20: 447—456.
- [32] Chang J, Ge Y, Chen Z H, Pan X D, Liu K, Chen Q C. Characteristics of the leaf net photosynthesis of the evergreen broad-leaved forest dominated by *Quercus Glauca* and their significance in coenology. *Acta Phytocologica Sinica*, 1999, 23 (5): 393—400.
- [33] Kaelke C M, Kruger E L, Reich P B. Trade-offs in seedling survival, growth, and physiology among hardwood species of contrasting successional status along a light-availability gradient. *Can. J. For. Res.* 2001, 31: 1602—1616.

#### 参考文献:

- [7] 郭志华, 臧润国, 奇文清, 余让才. 中亚热带2种原始兰科植物对变化光环境的响应与适应. *林业科学*, 2003, 39(3): 23~29.
- [8] 郭玉华, 蔡志全, 曹坤芳, 王渭玲. 四种热带雨林树种光合和形态解剖特征对不同生长光强的适应. *武汉植物学研究*, 2004, 22(3): 240~244.
- [10] 冯玉龙, 曹坤芳, 冯志立, 马玲. 四种热带雨林树种幼苗比叶重、光合特性和暗呼吸对生长光环境的适应. *生态学报*, 2002, 22(6): 901~910.
- [11] 王博轶, 冯玉龙. 生长环境光强对两种热带雨林树种幼苗光合作用的影响. *生态学报*, 2005, 25(1): 23~30.
- [23] 吴中伦. 川西高山林区主要树种的分布和对于更新及造林树种规划的意见. *林业科学*, 1959. 465~476.
- [24] 李承彪. *四川森林生态研究*. 成都: 四川科学技术出版社, 1990.
- [32] 常杰, 葛滢, 陈增鸿, 潘晓东, 刘珂, 陈启嫦. 青冈常绿阔叶林主要植物种叶片的光合特性及其群落学意义. *植物生态学报*, 1999, 23(5): 393~400.