

中国百种杰出学术期刊
中国精品科技期刊
中国科协优秀期刊
中国科学院优秀科技期刊
新中国 60 年有影响力的期刊
国家期刊奖

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica

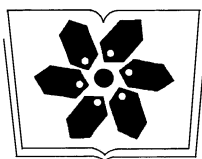
(Shengtai Xuebao)

第 30 卷 第 22 期
Vol.30 No.22
2010



中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 30 卷 第 22 期 2010 年 11 月 (半月刊)

目 次

高温对水稻叶片蛋白质表达的影响·····	曹云英,段 骅,王志琴,等 (6009)
茶园间作柑桔杨梅或吊瓜对叶蝉及蜘蛛类群数量和空间格局的影响·····	叶火香,崔 林,何迅民,等 (6019)
鼠尾藻生长与生殖的权衡·····	张树宝,唐永政,王志芳,等 (6027)
不同氮素水平下超高产夏玉米冠层的高光谱特征·····	陈国庆,齐文增,李 振,等 (6035)
近 100 年植被破坏侵蚀环境下土壤质量退化过程的定量评价 ·····	郑粉莉,张 锋,王 彬 (6044)
毛乌素沙地南缘沙漠化临界区域土壤养分的空间异质性·····	邱开阳,谢应忠,许冬梅,等 (6052)
CO ₂ 浓度倍增对干旱胁迫下黄瓜幼苗膜脂过氧化及抗氧化系统的影响 ·····	李清明,刘彬彬,艾希珍 (6063)
小兴安岭阔叶红松林粗木质残体空间分布的点格局分析·····	刘妍妍,金光泽 (6072)
光照对鄂东南 2 种落叶阔叶树种幼苗生长、光合特性和生物量分配的影响 ·····	杨 莹,王传华,刘艳红 (6082)
不同耕作和覆盖方式对紫色丘陵区坡耕地水土及养分流失的影响·····	林超文,罗春燕,庞良玉,等 (6091)
黄土残塬沟壑区流域次生植被物种分布的地形响应·····	王盛萍,张志强,张建军,等 (6102)
农村土地经营权流转对区域景观的影响——以北京市昌平区为例·····	刘 同,李 红,孙丹峰,等 (6113)
基于农户响应的北方农牧交错带生态改善策略·····	徐建英,柳文华,常 静,等 (6126)
滨岸不同植物配置模式的根系空间分布特征·····	仲启铖,杜 钦,张 超,等 (6135)
三江平原小叶章湿地剖面土壤微生物活性特征·····	杨桂生,宋长春,宋艳宇,等 (6146)
不同水分处理对湿地松幼苗生长与根部次生代谢物含量的影响·····	李昌晓,魏 虹,吕 茜,等 (6154)
生活污水慢渗生态处理对土壤及杨树生长的影响·····	白保勋,杨海青,樊 巍,等 (6163)
玉米连作及其施肥对土壤微生物群落功能多样性的影响·····	时 鹏,高 强,王淑平,等 (6173)
茶园 4 种半翅目主要害虫与其捕食性天敌的关系·····	周夏芝,毕守东,柯胜兵,等 (6183)
采煤塌陷地不同施肥处理对土壤微生物群落结构的影响·····	李金岚,洪坚平,谢英荷,等 (6193)
典型区域果园表层土壤 5 种重金属累积特征·····	杨世琦,刘国强,张爱平,等 (6201)
工业园区氮代谢——以江苏宜兴经济开发区为例·····	武娟妮,石 磊 (6208)
公路绿化带对路旁土壤重金属污染格局的影响及防护效应——以山西省主要公路为例·····	王 慧,郭晋平,张芸香,等 (6218)
奥运期间北京 PM _{2.5} 、NO _x 、CO 的动态特征及影响因素 ·····	曾 静,廖晓兰,任玉芬,等 (6227)
新疆绿洲农田土壤-棉花系统 9 种矿质元素生物循环特征 ·····	韩春丽,刘 娟,张旺锋,等 (6234)
甘肃省黄土高原旱作玉米水分适宜性评估·····	姚小英,蒲金涌,姚茹莘,等 (6242)
基于粪便 DNA 的马鹿种群数量和性比 ·····	田新民,张明海 (6249)
专论与综述	
水生态功能分区研究中的基本问题·····	唐 涛,蔡庆华 (6255)
土壤水分遥感监测研究进展·····	杨 涛,官辉力,李小娟,等 (6264)
中国北方气候暖干化对粮食作物的影响及应对措施·····	邓振镛,王 强,张 强,等 (6278)
问题讨论	
城市物质流分析框架及其指标体系构建·····	陈 波,杨建新,石 焱,等 (6289)
研究简报	
湖南会同不同退耕还林模式初期碳密度、碳贮量及其空间分布特征 ·····	田大伦,尹刚强,方 晰,等 (6297)

光照对鄂东南 2 种落叶阔叶树种幼苗生长、 光合特性和生物量分配的影响

杨莹¹, 王传华^{1,2}, 刘艳红^{1,*}

(1. 北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083; 2. 三峡大学化学与生命科学学院, 湖北宜昌 443000)

摘要:通过设置 4 个光照梯度(25%、12%、6% 和 3% 自然光)模拟鄂东南低山丘陵地区落叶阔叶林林下的光环境,研究了 2 种耐荫性不同的树种幼苗——麻栎(*Quercus acutissima*)和化香(*Platycarya strobilacea*)不同光强下的存活率、光合特性、生长和生物量分配,探讨了低光环境中耐荫性不同的树种幼苗维持自身碳平衡的机制和权衡“存活-生长”选择的生活史策略。结果表明:(1)低光下的 2 个树种幼苗的生长、光合特性和生物量分配具有显著性差异。(2)各个光照梯度下麻栎幼苗都生长良好,存活率保持在 35% 以上,而化香幼苗遭遇高的死亡率,80d 后 3% 和 6% 自然光下的幼苗全部死亡;低光环境中麻栎幼苗比化香幼苗具有更大的表观光量子(AQY)和最大净光合效率($P_{\max}$),更低的光补偿点(LCP)和暗呼吸效率(R_d),即耐荫性较强的麻栎幼苗比耐荫性较弱的化香幼苗具有更高的低光碳同化率和碳捕获能力。(3)2 个树种幼苗的成活率与 RGR 呈负相关关系,各个光照梯度下耐荫性较弱的化香幼苗的相对生长率(RGR)显著高于耐荫性较强的麻栎幼苗,而两个树种幼苗的净同化率(NAR)无明显差异。相对于麻栎幼苗较高的根生物量比(RMR),化香幼苗将更多的生物量分配给叶部,因而具有较高的叶生物量比(LMR)、叶面积比(LAR)和比叶面积(SLA)。不同耐荫性的幼苗生长及生物量分配方式的差异是植物“存活-生长”权衡后的结果,耐荫性弱的化香幼苗具有较高的生长潜力和较弱的自我保护能力,而耐荫性强的麻栎幼苗具有更高的低光碳储量,能够维持更好的低光碳平衡,具有竞争优势。

关键词:幼苗存活率; 光合特性; 相对生长率; 生物量分配; 低光碳平衡

The effect of low irradiance on growth, photosynthetic characteristics, and biomass allocation in two deciduous broad-leaved tree seedlings in southeast of Hubei Province

YANG Ying¹, WANG Chuanhua^{1,2}, LIU Yanhong^{1,*}

1 The Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 College of Chemistry and Life Sciences, China Three Gorges University, Yichang 443000, China

Abstract: Low-light environment in forest provides an unfavorable condition for the survival and growth of regenerating tree seedlings. To survive in forest understorey, seedlings must depend on carbohydrate reserves when they experience negative carbon balance imposed by occasional light reduction and tissue loss to herbivores and diseases. A greenhouse experiment was conducted to investigate shade tolerance in seedlings of two deciduous broad-leaved tree species, *Quercus acutissima* and *Platycarya strobilacea*, in a hilly region of southeast Hubei province. Since the two tree species are exposed to a very heterogeneous light environment, their seedlings are expected to express morphological and physiological plasticity in response to changes in the light environment, and to show different shade tolerance in low light. Here we studied how different tree seedlings maintain their low-light carbon balance and trade-off between survival and growth, in order to provide theoretical basis in support of afforestation effort and help with understanding forest succession. We compared the growth, photosynthetic characteristics and biomass allocation between seedling of the two tree species under four controlled

基金项目:“十一五”国家林业科技支撑项目(2006BAD03A16); 国家林业公益性行业科研专项资助项目(200804001)

收稿日期:2010-05-11; **修订日期:**2010-08-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liuyh0710@sohu.com

light regimes (3%, 6%, 15%, and 25% natural irradiance), in order to assess their low-light carbon balance and life history growth strategy when imposed to low irradiance. Results show strong differences between seedlings of the two tree species in growth, photosynthetic characteristics and biomass allocation under different light regimes. *Q. acutissima* seedlings had higher survival rate than *P. strobilacea* seedlings under all light regimes, especially in the low irradiance (3% and 6% natural irradiance) treatment where *P. strobilacea* seedlings suffered complete death in 80 days but *Q. acutissima* seedlings grew well with at least 35% of survival. Light had significant effects on the photosynthetic characteristics in seedlings of the two tree species. *Q. acutissima* seedlings had higher apparent quantum yield (AQY) and maximal net photosynthetic rate (P_{max}), but lower light saturation point (LSP) and dark respiration (R_d) than *P. strobilacea* seedlings, indicating stronger low-light carbon assimilation and carbon capture capability. There was a negative relationship between survival rate and relative growth rate: *Q. acutissima* seedlings had a high survival rate but poor relative growth, whereas *P. strobilacea* seedlings had a high relative growth rate but poor survival. Despite small differences in net assimilation rate (NAR), the light-demanding *P. strobilacea* seedlings had greater relative growth rate (RGR) than the shade tolerant *Q. acutissima* seedlings under the four light regimes. Compared with the high root mass ratio (RMR) in *Q. acutissima* seedlings, *P. strobilacea* seedlings allocated more resources to leaves and less to roots, hence relatively greater leaf mass ratio (LMR), leaf area ratio (LAR) and specific leaf area (SLA). In conclusion, further to a trade-off between survival and growth, seedlings with different shade tolerance may adopt specific life history strategies in response to low irradiance. Light-demanding tree seedlings have higher growth potential but weaker self-protection, which can be disadvantageous to survival at low light because high growth potential results in greater rates of whole-plant respiration, tissue turnover, herbivory and mechanical damage and decreased storage. In the contrary, the shade tolerant tree seedlings accumulate more biomass, maintain positive carbon balance, and have low-light competitive advantage, and are characterized by traits that maximize survival and net growth.

Key Words: survival rate; photosynthetic; relative growth rate; biomass allocation; low-light carbon balance

光照是影响植物种生长和分布的一个重要环境因子。由于演替各个阶段群落组成和层冠结构的分异,林下光环境具有多样化的特点。随着演替的进行,森林群落垂直结构的分化,森林群落高度、盖度和郁闭度的增加,使林冠下层的光辐射量不断下降,光照成为林下幼苗或幼树更新、存活和生长的重要限制性因子^[1]。由于高密度遮荫使光照强度接近整株植物的光补偿点,因此即使是很小的光辐射的变化都能影响植物幼苗自身的碳平衡^[2]。此外,早期阶段的幼苗更容易承受食草动物的取食、病原体的入侵和物理损伤等其它非生物压力^[3]。因而,林冠下层的植物幼苗时常处于一种不利的碳平衡状态^[4]。为了能够在不利的生存环境中存活,幼苗尤其需要不断权衡“存活—生长”来择适宜的生活史策略。阳性树种具有快速生长和低成活率特点,而耐荫性相对较强的树种具有高成活率和低死亡率特征,这种差异在幼苗或者幼树阶段表现得尤为明显。通常遮荫条件下的耐荫性较强的树种幼苗具有相对较低的叶面积比(LAR)和比叶面积(SLA),较高的光补偿点(LCP)和光饱和点(LSP)。其光合特性方面的适应性表现在最大化碳获得量且降低暗呼吸效率等^[5]。低光条件下,耐荫性较弱的幼苗倾向于最大化生长速率,如增大的净碳同化率(NAR)或提高 LCP 和 LSP ^[6-7]。

鄂东南地区以低山丘陵为主,气候温和湿润,水热条件优越;区内植被分布垂直地带性明显,自低而高,一般由常绿阔叶林过渡为常绿落叶阔叶林和落叶阔叶林,针叶林呈镶嵌式穿插于其它森林类型之间,或针叶树混生于阔叶树中^[8]。主要树种包括马尾松(*Pinus massoniana*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)等常绿树种及亚热带常见的落叶树种,如枫香(*Liquidambar formosana*)、化香(*Platycarya strobilacea*)及各种落叶栎类,如麻栎(*Quercus acutissima*)、短柄枹栎(*Quercus serrata* var. *brevipetiolata*)、白栎(*Quercus fabri*)和槲栎(*Quercus aliena*)等^[9]。麻栎是鄂东南低丘地区常绿落叶阔叶林和落叶阔叶林的主要优势种,化香则是麻栎的主要伴生种,二者的幼树或幼苗对其所在的群落更新至关重要。虽然麻栎和化香都属于阳性树种,但是由于演替后

期林下光环境的异质性和幼苗的可塑性变化,两个树种幼苗耐荫性存在差异性。本研究以 1 年生麻栎和化香幼苗作为研究对象,通过人工模拟不同光环境研究这两个树种幼苗的光合特性、生长和生物量分配,探讨低光环境中不同树种幼苗维持自身碳平衡的生长策略及其对“存活-生长”的权衡机制,对鄂东南低丘地区造林育种实践及森林群落演替机制的研究具有重要的指导作用和理论意义。

1 材料与方法

1.1 材料与处理

实验在三峡大学温室内进行。试验点位于湖北省宜昌市(30°43.816N, 111°18.941E),属亚热带季风性湿润气候,年平均水量在 992.1—1404.1mm 之间,年平均气温 16—17℃。根据张一平、丁圣彦等人的研究^[1,10-14]我国次生林冠层穿透率介于 3.6%—27% 之间,在温室内搭建 4 个 8m×2m×1.5m 的荫棚,用中性塑料遮阴网将各荫棚的透光率调整至冠层光合有效辐射(*PAR*)的 3%、6%、12% 和 25% (太阳光为 100%),以此 4 个透光率梯度来覆盖亚热带地区落叶阔叶林、针阔混交林的林下、林隙的所有光环境。实验选择直径 5cm、高度 15cm 的塑料杯为栽植植物幼苗的容器,杯底及杯壁刺有小孔以防积水,塑料杯中装入等量经水洗净的河沙。2009 年 3 月 1 日,将麻栎幼苗移栽到塑料杯中培育;4 月 11 日,对化香种子进行催芽,化香萌发期约为 1 个月,胚根突破种皮后 1—3d 将种子移植至塑料杯中,至 5 月 7 日移植完毕。每 2d 用改良的 Hoagland's 培养液浇灌 1 次,每连续浇灌 2 次营养液后用自来水冲洗 1 次,以防盐分积累。从 5 月中旬开始每周统计两种植物的死亡情况至 11 月上旬生长期结束为止。

1.2 试验方法与数据分析

7、8 月份幼苗生长旺季选择晴朗天气使用 LI-6400 便携式光合作用系统(LI-COR, Inc, USA)测定净光合速率(*P_n*),使用开放气路,空气流速为 0.5L/min,叶片温度 25℃,叶室中相对湿度为 60%—70%,光量子通量密度(*PFD*)由强到弱依次设为 800、500、400、300、200、150、100、80、60、40、20、10、0 μmol·m⁻²·s⁻¹,每一光强下停留 200s,测定前将植物幼苗放在饱和光强下诱导 30 min,使叶片充分预光照^[15-16]。采用非直角双曲线模型方法^[17]拟合 *P_n-PFD* 曲线方程,每一种处理随机测定 6 株植物,计算如下参数:表观光量子效率(*AQY*)、最大净光合速率(*P_{max}*)、暗呼吸速率(*R_d*)、光补偿点(*LCP*)和达到 90% *P_{max}* 的 *PFD* 的光饱和点(*LSP*)。

随机选择相同处理的幼苗 6 棵,分别在 6 月中旬和 8 月中旬各收获 1 次。将每次收获的植株分为根、茎、叶 3 部分,扫描所有叶片并用 WinRihzo 系统分析叶面积,置于 70℃ 烘箱内 48h 烘干后电子天平(精确度 0.0001g)称量。求出以下参数:比叶面积(*SLA*,总叶面积/总生物量,m²/kg)、叶面积比(*LAR*,总叶面积/植株总重,m²/kg)、叶生物量比(*LMR*,叶重/植株总重,mg/g)、茎生物量比(*SMR*,茎重/植株总重,mg/g)、根生物量比(*RMR*,根重/植株总重,mg/g)。依据^[18]方法计算平均相对生长速率(*RGR*,mg·g⁻¹·d⁻¹)和净同化率(*NAR*,m²·g⁻¹·d⁻¹)如下:

$$RGR = \frac{\ln(W_2) - \ln(W_1)}{\Delta t}$$

$$NAR = \frac{W_2 - W_1}{L_2 - L_1} \times \frac{\ln(L_2) - \ln(L_1)}{\Delta t}$$

式中,*W₁*和*L₁*表示第 1 次称测某种植物的总生物量(g)和总叶面积(m²);*W₂*和*L₂*表示第 2 次称测某种植物的总生物量(g)和总叶面积(m²); Δt 表示 2 次称测的时间间隔天数(d);另外,*NAR*与*RGR*具有 *NAR* = *RGR*/*LAR* 的关系。

光照(*L*)和树种(*S*)作为 2 个独立的影响因子,在 SPSS16.0 软件中采用两因素方差分析法检验它们及其交互作用对树种形态和生理参数影响的显著性差异。如果影响显著(*P* < 0.05),用一元方差分析(One-way ANOVA)和最小显著差数法(LSD)分别检验不同光照下的不同树种幼苗参数的差异性程度。统计每周两种树种幼苗存活植株数各占初始植株总数的百分比,制作幼苗成活率周变化表。文中图表和拟合趋势线由 Origin7.5 软件绘制。

2 结果

2.1 幼苗光合特性

非直角双曲线模型拟合 P_n - PFD 曲线方程,拟合相关系数(R)的平方均大于 0.993(表 1,图 1)。统计表明光照对麻栎和化香幼苗的 $P_{\max}$ 和 LSP 影响显著($F = 12.41, P < 0.001, F = 21.78, P < 0.001$),树种和光照的交互作用对 $P_{\max}$ 和 LCP 的影响也较显著($F = 3.65, P < 0.05, F = 5.45, P < 0.01$)。随着光照强度的降低,2 个树种幼苗的 $P_{\max}$ 、 LSP 和 LCP 都不同程度地减小;麻栎幼苗的 AQY 增大而 R_d 减小,化香幼苗的值变化不大;3% 和 6% 自然光下化香幼苗的比麻栎幼苗有更低的 $P_{\max}$,更高的 LCP 和 R_d (表 1)。

表 1 不同生长光强下(25%、12%、6% 和 3% 自然光)麻栎和化香幼苗叶片的气体交换参数及光合拟合相关系数

Table 1 Gas exchange parameters and light fitting correlation coefficient for the seedlings of *Q. acutissima* and *P. strobilacea* grown under four different light regimes (25%, 12%, 6%, and 3% full sunlight)

树种 Tree species	光照强度 Light regime/%	AQY / ($\mu\text{mol}/\mu\text{mol}$)	$P_{\max}$ / ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	LSP / ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	LCP / ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	R_d / ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	R^2
<i>Q. acutissima</i>	25	$0.036 \pm 0.004\text{A}, \text{a}$	$5.00 \pm 0.53\text{A}, \text{a}$	$457.6 \pm 13.8\text{A}, \text{a}$	$21.69 \pm 3.97\text{A}, \text{a}$	$0.61 \pm 0.09\text{A}, \text{a}$	0.999
	12	$0.038 \pm 0.003\text{A}, \text{a}$	$4.87 \pm 0.39\text{A}, \text{a}$	$411.3 \pm 45.2\text{AB}, \text{a}$	$14.55 \pm 3.36\text{AB}, \text{a}$	$0.45 \pm 0.07\text{AB}, \text{a}$	0.997
	6	$0.049 \pm 0.003\text{B}, \text{a}$	$3.33 \pm 0.21\text{A}, \text{a}$	$289.3 \pm 32.6\text{BC}, \text{a}$	$11.71 \pm 1.71\text{AB}, \text{a}$	$0.26 \pm 0.05\text{B}, \text{a}$	0.998
	3	$0.050 \pm 0.006\text{B}, \text{a}$	$3.36 \pm 0.55\text{A}, \text{a}$	$223.7 \pm 46.5\text{C}, \text{a}$	$5.36 \pm 2.90\text{B}, \text{a}$	$0.29 \pm 0.10\text{B}, \text{a}$	0.999
<i>P. strobilacea</i>	25	$0.038 \pm 0.005\text{A}, \text{a}$	$6.31 \pm 0.56\text{A}, \text{a}$	$486.6 \pm 20.2\text{A}, \text{a}$	$15.37 \pm 2.40\text{A}, \text{a}$	$0.56 \pm 0.11\text{A}, \text{a}$	0.999
	12	$0.037 \pm 0.005\text{A}, \text{a}$	$5.19 \pm 0.84\text{AB}, \text{a}$	$379.7 \pm 42.2\text{AB}, \text{a}$	$12.08 \pm 2.79\text{A}, \text{a}$	$0.49 \pm 0.15\text{A}, \text{a}$	0.998
	6	$0.037 \pm 0.016\text{A}, \text{a}$	$2.01 \pm 0.51\text{BC}, \text{a}$	$284.9 \pm 63.8\text{AB}, \text{a}$	$23.28 \pm 6.81\text{A}, \text{a}$	$0.56 \pm 0.21\text{A}, \text{a}$	0.998
	3	$0.035 \pm 0.016\text{A}, \text{a}$	$1.38 \pm 0.53\text{C}, \text{b}$	$198.9 \pm 25.2\text{B}, \text{a}$	$26.65 \pm 4.40\text{A}, \text{b}$	$0.45 \pm 0.13\text{A}, \text{a}$	0.993

AQY :表观光量子效率 Apparent quantum yield; $P_{\max}$:大净光合速率 Maximum net photosynthetic; LSP :光饱和点 Light saturation point; LCP :光补偿点 Light compensation point; R_d :暗呼吸速率 Dark respiration rate; R :相关系数 correlation coefficient

数据为平均值 $\pm$ 标准误($n = 4-6$),每一参数中不同大写字母表示相同树种在不同光照处理之间具有显著性差异($P < 0.05$),每一参数中不同小写字母表示在相同光照处理中不同树种之间具有显著性差异($P < 0.05$)

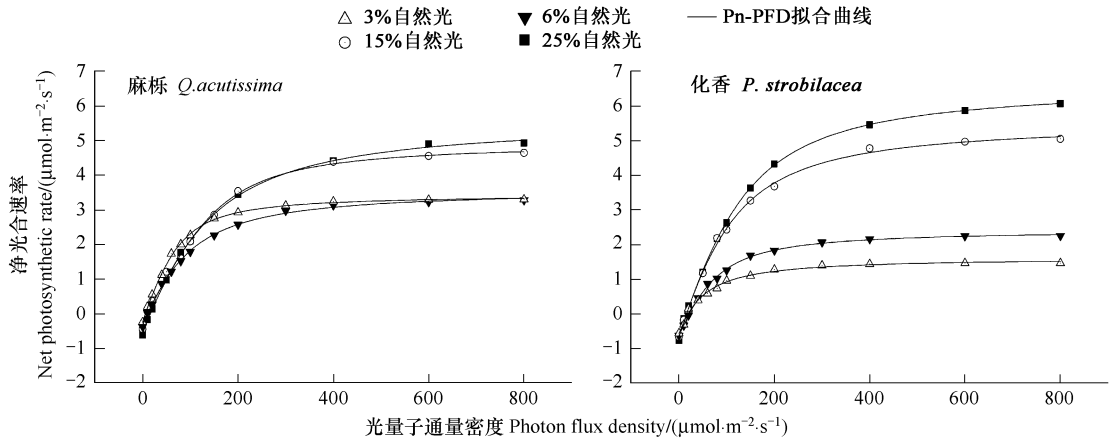


图 1 不同生长光强下(25%、12%、6% 和 3% 自然光)麻栎和化香幼苗光合作用的光响应曲线

Fig. 1 The photosynthetic light response curves of the seedling of *Q. acutissima* and *P. strobilacea* under four light regimes (25%, 12%, 6%, and 3% full sunlight)

2.2 生长和生物量分配

4 个不同光照梯度下麻栎和化香幼苗 112d 的成活率周变化差异明显。麻栎幼苗在 12% 和 25% 光照强度下全部存活,3% 和 6% 光强下麻栎幼苗前 80d 的成活率均在 84% 以上,此后出现大量植株死亡,至生长期结束成活的麻栎幼苗植株约占总植株的 1/3;最初的 30d 生长期里各个光照梯度下化香死亡率都很高,此后

12% 和 25% 光强下化香幼苗成活率能够保持在 81% 上下, 而 3% 和 6% 光强中仍然持续高死亡率, 至 90d 时幼苗全部死亡(图 2)。

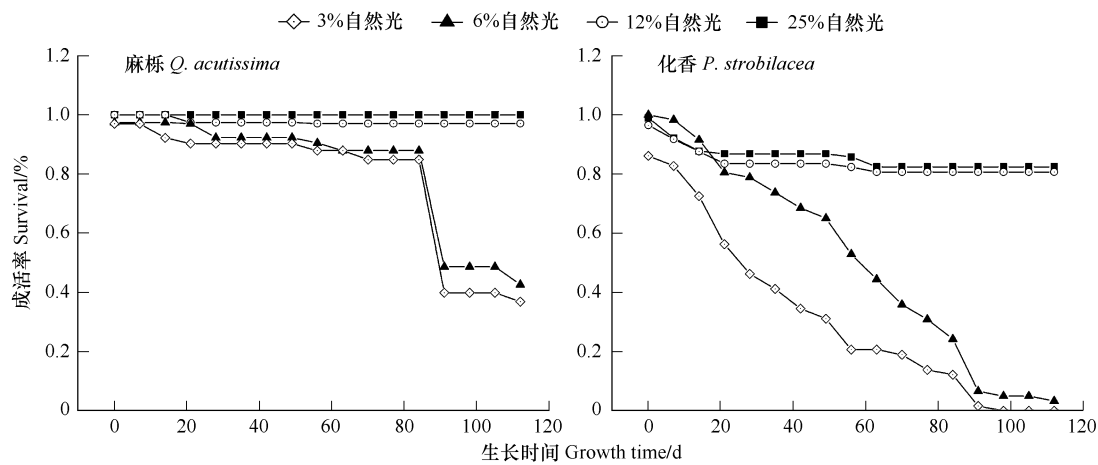


图 2 不同生长光强下(25%, 12%, 6% 和 3% 自然光)麻栎和化香幼苗成活率周变化

Fig. 2 The weekly survival for the seedling of *Q. acutissima* and *P. strobilacea* under four light regimes (25%, 12%, 6%, and 3% full sunlight)

化香幼苗的 LAR 和 SLA 都显著高于麻栎幼苗的值 ($F = 338.04, P < 0.001, F = 160.57, P < 0.001$, 图 3a, b), 同一光照强度下, 化香幼苗的 LAR 和 SLA 分别是麻栎幼苗值的 4.3—5.8 倍和 2.1—3 倍。随着光强梯度的降低, 两种树种幼苗的 SLA 和 LAR 均显著增大(6% 光照强度下达到最大值) ($F = 29.94, P < 0.001, F = 30.01, P < 0.001$, 图 3a, b)。树种和光照的交互作用对两个树种的 SLA 和 LAR 影响也很显著 ($F = 17.64, P < 0.001, F = 9.37, P < 0.001$, 图 3a, b)。

麻栎和化香幼苗的 RGR 种间差异显著 ($F = 161.65, P < 0.001$, 图 3c)。各个光照梯度下化香幼苗的 RGR 是麻栎幼苗值的 4.5 倍以上, 尤其在 12% 光强下甚至达到麻栎幼苗 RGR 的 6 倍。麻栎和化香幼苗的 NAR 种间差异不明显 ($F = 0.833, P > 0.05$, 图 3b), 但是 3% 光强下的麻栎幼苗 NAR 统计为负值, 与化香幼苗有较大区别。光照对两种树种幼苗的 RGR 和 NAR 影响都很显著 ($F = 39.08, P < 0.001, F = 22.91, P < 0.001$, 图 3c, d)。树种和光照的交互作用对两个树种幼苗的 RGR 影响显著, 对 NAR 影响不显著 ($F = 15.18, P < 0.001, F = 0.25, P > 0.05$, 图 3c, d)。4 个光照梯度由高到低, 两个树种幼苗的 RGR 和 NAR 都依次降低, 3% 光照强度下麻栎幼苗的 RGR 和 NAR 都为负值(图 3c, d)。

随着光强梯度的递增, 化香幼苗的 RMR 增大, SMR 和 LMR 减小(但 3% 光强下 LMR 不符合), 麻栎幼苗生物量分配参数在各个光照强度下变化规律不明显(图 4)。化香幼苗将更多的生物量分配给叶部 ($F = 279.43, P < 0.001$), 麻栎幼苗则倾向于将生物量分配给根部 ($F = 163.62, P < 0.001$), 2 种树种幼苗分配给茎部的生物量差异不显著 ($F = 2.67, P > 0.05$), 因而化香幼苗具有高的叶生物量, 麻栎幼苗具有高的根生物量(图 4)。光照对两种树种幼苗的 LMR 、 SMR 、 RMR 影响都较显著 ($F = 3.44, P < 0.05, F = 4.50, P < 0.01, F = 3.12, P < 0.05$)。

3 讨论

3.1 幼苗光合特性与成活率

林冠下层低光环境中幼苗第 1 年的成活率具有广泛的差异^[19], 这可能与幼苗期树种的耐荫性相关, 耐荫性强的幼苗在高密度遮光条件甚至光强仅达旷地光照的 1%—2% 的环境中仍能够存活数年, 耐荫性较弱的幼苗仅能在阳光相对充足的环境中存活和生长, 因而低光下幼苗存活率与群落更新和森林演替密切相关^[20-21]。本研究中低光(小于 6% 自然光)下麻栎幼苗前 80d 死亡率很低, 后期才有死亡植株出现, 生长期结束后植株成活率保持在 35% 以上; 而化香幼苗不能很好地生长, 90d 时几乎全部死亡。提高光照强度, 两个树

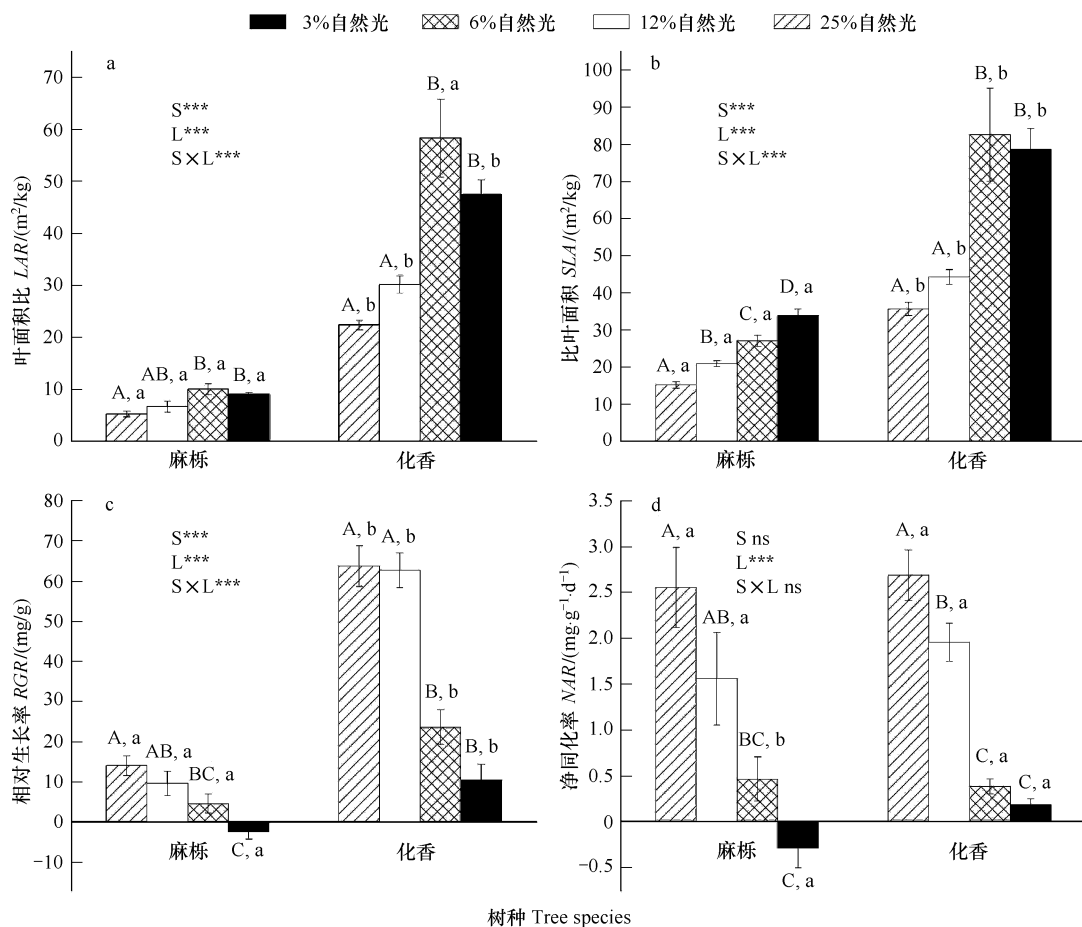


图3 不同生长光强下(25%, 12%, 6%和3%自然光)麻栎和化香幼苗叶面积比(LAR)、比叶面积(SLA)、相对生长率(RGR)和净同化率(NAR)

Fig. 3 Leaf area ratio (LAR), specific leaf area (SLA), relative growth rate (RGR), net assimilation rate (NAR) for the seedling of *Q. acutissima* and *P. strobiacea* under four light regimes (25%, 12%, 6%, and 3% full sunlight)

麻栎 *Q. acutissima*; 化香 *P. strobiacea*; S 树种; L 光照; S x L 树种和光照的交互作用; *** 0.001 水平上显著; ** 0.01 水平上显著; * 0.05 水平上显著; ns 不显著

种幼苗均能生长良好,表明前者具有较强的耐荫性而后者耐荫性较弱,光照成为幼苗成活和生长的限制性因子。

本研究设置的4个光照梯度(3%、6%、15%和25%自然光)显然低于阳光直接照射的光辐射水平,这个光强范围对一些树种(尤其是先锋树种)表达光合能力来说也许是不够的,但要远高于幼苗叶片光合作用达到光饱和点所需的光照水平^[22]。研究发现当光强增加至27%自然光以上,幼苗叶片光合作用的 $P_{\max}$ 增幅很小^[23]。本研究中 $P_{\max}$ 的变化范围跟其他同光照水平研究结果相同^[24-25]。低光下幼苗光合作用始终达不到LSP,因此一定范围内光辐射的增加直接导致两个树种幼苗的LSP的显著增大,尤其是需光型的化香幼苗表现得尤为明显(表1)。虽然幼苗生长最初的能量可能来自于种子贮存的碳^[3,26],但是幼苗真正开始利用光照获得能量是长出光合叶片后。演替后期随着森林郁闭度加大,林下更新的幼苗很难获得充足的光照进行光合作用,耐荫性不同的树种幼苗的光合特性差异很大。本研究中低光下麻栎幼苗比化香幼苗具有更大的AQY和 $P_{\max}$,更小的LCP和 R_d (表1)。表观光量子是植物吸收和转化光辐射能力的指标^[25],而较低的暗呼吸率和光补偿点被认为是植物适应弱光环境,获得最大碳收益的适应性反应^[27-28]。因此,低光下耐荫性强的幼苗碳同化率和碳捕获能力更高。在郁闭的森林中,整个生长季林冠下层更新的幼苗随时可能处于不利的光环境中,从植株整体碳收益和损耗考虑,低光下耐荫性较强的幼苗比耐荫性较弱的幼苗具有更高的光合效率和更

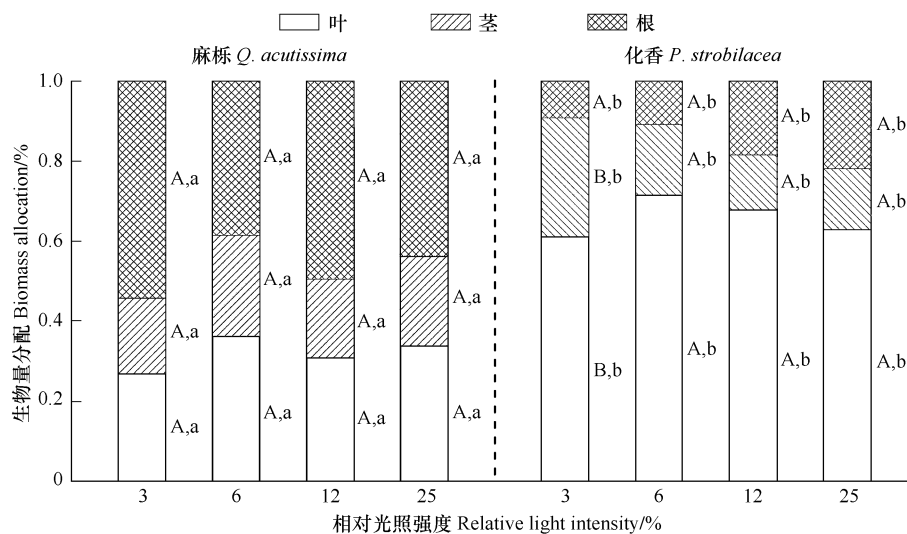


图4 不同生长光强下麻栎和化香幼苗生物量分配

Fig. 4 Biomass allocation for the seedling of *Q. acutissima* and *P. strobilacea* under four light regimes

低的暗呼吸效率,因而能维持更好的低光碳平衡。加之生长季结束后植物叶片凋落造成的碳损失,前者更具有净生长的优势。

3.2 幼苗生长和生物量分配

成活率与低光下幼苗生长及生物量分配密切相关。Kitajima 研究低光下 13 种热带雨林树种幼苗生长特点,认为短时间内 (<1 年期) RGR 与成活率之间呈负相关关系;这种负相关关系即使只拿 2 个树种幼苗做比较也很显著^[29]。本研究低光下麻栎幼苗具有高成活率和低 RGR 的特点,化香幼苗则相反(图 1,图 2c),支持成活率和 RGR 呈负相关关系的论断。有研究认为种子大小对种子萌发期的成活率有影响,但这种影响仅存在于播种后 2 个月内,其后种子大小的影响逐渐消失,幼苗耐荫性成为影响幼苗成活率的主要因素^[19,30]。因而统计麻栎和化香幼苗的成活率的时间分别为播种后 2 个月和 1 个星期(麻栎种子质量大于化香种子,化香种子胚根萌发期为 1 个月),以避免种子大小对成活率、 RGR 和生物量分配的影响。通常认为 RGR 受到 LAR 和 NAR 的影响,本研究中相同光照强度下的两个树种幼苗的 NAR 差异并不大,但化香幼苗的 LAR 是麻栎幼苗值的 4.3—5.8 倍,且随着光照强度减弱,相差倍数越大(6% 光照水平时相差最高)(图 2a, c, d),与 Pooter 的研究结果^[31] 相同,表明低光环境中, LAR 是影响 RGR 的主要因素,并随着光照的降低作用越明显。

植物通过叶片光合作用同化获得维持自身存活、生长的碳,这些碳分配给叶进行光合作用以获得更多的能量,分配给根吸收土壤中矿物质和水,或者用于构建自身组织和器官(叶、茎、根),或者被储存起来等等^[32-33]。Kobe 认为相对于需光型的树种幼苗,耐荫性强的幼苗倾向于分配更多的碳用于储备而不是产生新叶^[33]。本研究中耐荫性较强的麻栎幼苗比耐荫性较弱的化香幼苗具有更低的 LMR 和更高的 RMR ,而根部通常被认为是用于储存碳的器官^[34-35]。由于森林冠层下不利的光环境使处于生长季早期的幼苗通过光合作用同化的碳非常有限,所以幼苗将更多的碳分配给根部有助于幼苗在短时间(1—3 周)内提高碳储量,降低死亡率,度过不利时期。这种碳分配模式有利于次生林树种幼苗或幼树在演替后期郁闭加大后的低光环境中完成更新^[36]。需光型幼苗具有低量、稳定的碳储量表现在其低的 RMR 和高的 LMR 和 SLA ,这种碳分配模式能够为一旦出现光照充足的生长环境(出现林窗或火烧后)的迅速生长提供保证,但高的 SLA 和 LMR 会加剧草食动物取食和机械损伤的风险($LAR = LMR \times SLA$),从而进一步降低成活率。低光下不同树种幼苗种间的巨大差异,源于不同耐荫性幼苗权衡存活-生长后选择的生长策略,这对森林演替的进行和森林群落中不同生态位物种的共存是有益的^[33,37-39]。本研究中耐荫性麻栎幼苗较低的 SLA 和 LMR 和较高的 RMR ,能够有效地避免过剩生长力,提高的碳储量和自我保护能力,在低光环境中比化香幼苗具有生存优势。

研究表明,各个光照梯度下麻栎和化香幼苗第 1 年的成活率、生长状况、光合特性和生物量分配具有显著性差异。这种差异可能是耐荫性不同的树种幼苗应对林下低光环境、保持自身碳平衡而不断进行“存活-生长”权衡的结果。降低光照对耐荫性较弱的化香幼苗的影响要远大于耐荫性较强的麻栎幼苗,表明麻栎幼苗具有相对较好的维持低光碳平衡的能力。另一方面,由于 2 个树种生物量分配的巨大差异,虽然耐荫性较弱的化香具有更高的 *RGR*(这很大程度上是由于其高的 *LAR*),但是由于其相对较低的暗呼吸效率和较高的生物量损失,耐荫性强的麻栎幼苗仍具有净碳获得率的优势。

References:

- [1] Ding S Y, Lu X L, Li H M. A comparison of light environmental characteristics for evergreen broad-leaved forest communities from different successional stages in Tiantong National Forest Park. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(11): 2862-2867.
- [2] Montgomery R A, Chazdon R L. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia*, 2002, 131: 165-174.
- [3] Piper F I, Reyes-Díaz M, Corcuera L J, Lusk C H. Carbohydrate storage, survival, and growth of two evergreen *Nothofagus* species in two contrasting light environments. *Ecological Research*, 2009, 24: 1233-1241.
- [4] Cardillo E, Bernal C J. Morphological response and growth of cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings at different shade levels. *Forest Ecology and Management*, 2006, 222: 296-301.
- [5] Lambers H, Chapin F S, Pons T L. *Plant Physiological Ecology*. New York: Springer Verlag, 2008:112-144.
- [6] Walters M B, Reich P B. Are shade tolerance, survival, and growth linked? Low light and nitrogen effects on hardwood seedlings. *Ecology*, 1996, 77(3): 841-853.
- [7] Veneklaas E J, Ouden F. Dynamics of non-structural carbohydrates in two *Ficus* species after transfer to deep shade. *Environmental and Experimental Botany*, 2005, 54: 148-154.
- [8] Tan J X, Ban J D, Wang Z X. On the vegetation regionalization of Hubei Province. *Journal of Center China Teachers College*, 1982, 3:102-127.
- [9] Wang Y M. On the vegetation regionalization of Hubei Province. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1985, 3(1):165-176.
- [10] Sun X F, Chen L Z. A preliminary study on the environment of radiation energy of deciduous broad-leaved forest in the warm temperate zone. *Acta Ecologica Sinica*, 1995, 15(3): 276-278.
- [11] Han H R, Jiang Y L. Study on the light characteristics of artificial forest of *Quercus variabilis*. *Journal of Beijing Forestry University*, 2000, 22(4): 92-96.
- [12] Xie H C, Song J D, Jiang Z L. The light distribution and photosynthetic characteristics of main plant species in *Oriental oak* forest. *Journal of Fujian College Forestry*, 2004, 24(1): 21-24.
- [13] Zhang Y P, Dou J X, Yu G R, Zhao S J, Song Q H, Sun X M. Characteristics of solar radiation and its distribution above the canopy of tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna, southwest China. *Journal of Beijing Forestry University*, 2005, 27(5): 17-25.
- [14] Dou J X, Zhang Y P, Liu Y H, Ma Y X. A primarily study on radiation characteristics of canopy gap in a tropical secondary forest in Xishuangbanna, southwest China. *Journal of Tropical Meteorology*, 2005, 21(3): 293-300.
- [15] McKiernan M, Baker N R. A method for the rapid monitoring of photosynthetic shade adaptation in leaves. *Functional Ecology*, 1992, 6: 405-410.
- [16] Qi X, Cao K F, Feng Y L. Photosynthetic acclimation to different growthlight environments in seedlings of three tropical rainforest *Syzygium* species. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(1): 31-38.
- [17] Prioul J L, Chartier P. Partitioning of transfer and carboxylation components of intracellular resistance to photosynthetic CO₂ fixation: a critical analysis of the methods used. *Annals of Botany*, 1977, 41: 789-800.
- [18] Hunt R. *Plant Growth Curves: The Functional Approach to Plant Growth Analysis*. London, UK: Edward Arnold, 1982:153-189.
- [19] He Y L, Wang M T, Wen S J, Zhang Y H, Ma T, Du G Z. Seed size effect on seedling growth under different light conditions in the clonal herb *Ligularia virgaurea* in Qinghai-tibet Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(8): 3091-3108.
- [20] Sanford N L, Harrington R A, Fownes J H. Survival and growth of native and alien woody seedlings in open and understory environments. *Forest Ecology and Management*, 2003, 183: 377-385.
- [21] Kitajima K. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, 1994, 98: 419-428.
- [22] Sack L, Grubb P J. Why do species of woody seedlings change rank in relative growth rate between low and high irradiance?. *Functional Ecology*, 2001, 15: 145-154.

- [23] Turnbull M H. The effect of light quantity and quality during development on the photosynthetic characteristics of six Australian rainforest tree species. *Oecologia*, 1991, 87: 110-117.
- [24] Cao J X, Zhang G F, Zhang L, Li X H, Su W H. Acclimation of photosynthesis and growth to different growth light conditions for seedlings of *Cyclobalanopsis glaucoidea*. *Guihaia*, 2008, 28(1): 126-129.
- [25] Toledo-Aceves T, Swaine M D. Biomass allocation and photosynthetic responses of lianas and pioneer tree seedlings to light. *Acta Oecologica*, 2008, 34: 38-49.
- [26] Piper F I, Reyes-Díaz M, Corcuera L J, Lusk C H. Carbohydrate storage, survival, and growth of two evergreen *Nothofagus* species in two contrasting light environments. *Ecological Research*, 2009, 24: 1233-1241.
- [27] Gyimah R, Nakao T. Early growth and photosynthetic responses to light in seedlings of three tropical species differing in successional strategies. *New Forests*, 2007, 33: 217-236.
- [28] Pastur G M N, Lencinas M A V, Peri P L, Arena M. Photosynthetic plasticity of *Nothofagus pumilio* seedlings to light intensity and soil moisture. *Forest Ecology and Management*, 2007, 243: 274-282.
- [29] Kitajima K. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, 1994, 98: 419-428.
- [30] Walters M B, Reich P B. Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. *Ecology*, 2000, 81(7): 1887-1901.
- [31] Poorter L, Kitajima K. Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species. *Ecological Society of America*, 2007, 88(4): 1000-1011.
- [32] Chapin F S, Schulze E, Mooney H A. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecological Systems*, 1990, 21: 423-447.
- [33] Kobe R K. Carbohydrate allocation to storage as a basis of interspecific variation in sapling survivorship and growth. *Nordic Society Oikos*, 1997, 80: 226-233.
- [34] Imaji A, Seiwa K. Carbon allocation to defense, storage, and growth in seedlings of two temperate broad-leaved tree species. *Oecologia*, 2010, 162: 273-281.
- [35] Delucia E H, Sipe T W, Herrick J, Maherali H. Sapling biomass allocation and growth in the understory of a deciduous hardwood forest. *American Journal of Botany*, 1998, 85(7): 955-963.
- [36] Gill D S, Amthor J S, Bormann F H. Leaf phenology, photosynthesis, and the persistence of saplings and shrubs in a mature northern hardwood forest. *Tree Physiology*, 1998, 18: 281-289.
- [37] Hubbell S P, Foster R B. Short-term dynamics of a neotropical forest: why ecological research matters to tropical conservation and management. *Oikos*, 1992, 63: 49-61.
- [38] Wright S J, Muller-Landau H C, Condit R, Hubbell S P. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology*, 2003, 84(12): 3174-3185.
- [39] Gilbert B, Wright S J, Muller-Landau H C, Kitajima K, Hernández A. Life history trade-offs in tropical trees and lianas. *Ecology*, 2006, 87(5): 1281-1288.

参考文献:

- [1] 丁圣彦, 卢训令, 李昊民. 天童国家森林公园常绿阔叶林不同演替阶段群落光环境特征比较. *生态学报*, 2005, 25(11): 2862-2867.
- [8] 谭景森, 班继德, 王增学. 湖北植被区划. *华中师院学报*, 1982, 3: 102-127.
- [9] 王映明. 湖北植物研究(下). *武汉植被研究*, 1985, 3(1): 165-176.
- [10] 孙雪峰, 陈灵芝. 暖温带落叶阔叶林辐射能量环境初步研究. *生态学报*, 1995, 15(3): 276-278.
- [11] 韩海荣, 姜玉龙. 栓皮栎人工光环境特征的研究. *北京林业大学学报*, 2000, 22(4): 92-96.
- [12] 谢会成, 宋金斗, 姜志林. 栓皮栎林内的光照分布及植物的光合特性研究. *福建林学院学报*, 2004, 24(1): 21-24.
- [13] 张一平, 窦军霞, 于贵瑞, 赵双菊, 宋青海, 孙晓敏. 西双版纳热带季节雨林太阳辐射特征研究. *北京林业大学学报*, 2005, 27(5): 17-25.
- [14] 窦军霞, 张一平, 刘玉洪, 马友鑫. 西双版纳热带次生林林窗辐射特征初步研究. *热带气象学报*, 2005, 21(3): 293-300.
- [16] 齐欣, 曹坤芳, 冯玉龙. 热带雨林蒲桃属3个树种的幼苗光合作用对生长光强的适应. *植物生态学报*, 2004, 28(1): 31-38.
- [24] 曹建新, 张光飞, 张磊, 李秀华, 苏文华. 滇青冈幼苗的光合和生长对不同生长光强的适应. *广西植物*, 2008, 28(1): 126-129.

2008 年度生物学科总被引频次和影响因子前 10 名期刊★

(源于 2009 年版 CSTPCD 数据库)

排序 Order	期刊 Journal	总被引频次 Total citation	排序 Order	期刊 Journal	影响因子 Impact factor
1	生态学报	8956	1	生态学报	1.669
2	应用生态学报	7979	2	植物生态学报	1.656
3	植物生态学报	3742	3	应用生态学报	1.632
4	西北植物学报	3584	4	生物多样性	1.474
5	JOURNAL OF INTEGRATIVE PLANT BIOLOGY	3460	5	生态学杂志	1.276
6	植物生理学通讯	3187	6	植物学通报	1.058
7	生态学杂志	3148	7	西北植物学报	1.046
8	遗传学报	2142	8	植物生理与分子生物学 学报	1.034
9	植物生理与分子生物学学报	1855	9	遗传学报	0.887
10	昆虫学报	1580	10	遗传	0.835

★《生态学报》2008 年在核心版的 1868 种科技期刊排序中总被引频次 8956 次,全国排名第 2;影响因子 1.669,全国排名第 14;第 1~8 届连续 8 年入围中国百种杰出学术期刊;中国精品科技期刊

编辑部主任: 孔红梅

执行编辑: 刘天星 段 靖

生 态 学 报
(SHENGTAI XUEBAO)
(半月刊 1981 年 3 月创刊)
第 30 卷 第 22 期 (2010 年 11 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA
(Semimonthly, Started in 1981)
Vol. 30 No. 22 2010

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元