# 锐齿栎幼苗生长、光合作用和非结构性碳对遮阴和模拟光斑的响应

陈志成[1] 刘晓静[2,3] 刘 畅[4] 万贤崇[1]

([1]中国林业科学研究院林业新技术研究所, 北京 100091;[2]河南宝天曼国家级自然保护区管理局, 河南南阳 474350;[3]国家林业局宝天曼森林生态定位研究站, 河南南阳 474350; [4]中国林业科学研究院资源管护处, 北京 100091)

**摘 要** 近年发现宝天曼锐齿栎(*Quercus aliena* var. *acuteserrata*)成熟林难以更新,通过对锐齿栎幼苗不同遮阴处理下生长、非结构性碳(NSC)和光合作用进行研究,为理解宝天曼锐齿栎树种的更新困难和加强锐齿栎林的科学抚育提供理论依据。本研究通过搭建遮阴棚对盆栽锐齿栎幼苗设置遮阴处理,并用中午开放遮阴网的方法模拟光斑,设置了对照(自然光照)、遮阴 80%中午开放 1 h(T80-1)、一直遮阴 80%(T80)、遮阴 98%中午开放 1 h(T98-1)、一直遮阴 98%(T98)5 处理,测定了遮阴后锐齿栎幼苗的干物质量、比叶面积、NSC 浓度、存活率、光合光响应曲线参数、光合日变化、荧光参数等指标。结果表明:遮阴处理的幼苗干物质量和 NSC 浓度都显著低于对照,模拟光斑处理使幼苗 NSC 浓度显著高于一直遮阴处理的幼苗;遮阴严重的 T98 处理使幼苗出现了较高的死亡率;在高光强下,T80、T98-1、T98 的净光合速率($P_n$)因非气孔限制显著低于对照;且 T98 的光化学反应能力最低;遮阴后锐齿栎幼苗表现出一定的遮阴适应性,如光饱和点(*LCP*)和暗呼吸速率($R_d$)降低,T98 的 $P_n$高于 T98-1。本研究证明,在严重遮阴环境下锐齿栎幼苗易因难以维持碳的收支平衡而死亡,但光斑缓解了遮阴对幼苗碳储备的不利影响,对塑造幼苗在高光照条件下的光合能力也有显著作用。

**关键词** 森林演替; 碳饥饿; 非气孔限制; 树木死亡; 遮阴忍耐; 碳平衡

**Responses of growth, photosynthesis and nonstructural carbohydrate of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* seedlings to shading and simulated sunfleck.** CHEN Zhi-cheng[1], LIU Xiao-jing[2,3], LIU Chang[4], WAN Xian-chong[1]* ([1]*Institute of New Forestry Technology, Chinese Academy of Forestry, Beijing* 100091, *China*; [2]*Baotianman Nature Reserve Administrative Bureau, Nanyang* 474350, *Henan, China*; [3]*Baotianman Forestry Ecosystem Research Station of State Forestry Administration, Nanyang* 474350, *Henan, China*; [4]*Resources Management Office, Chinese Academy of Forestry, Beijing* 100091, *China*).

**Abstract**: In recent years, it has been found that *Quercus aliena* var. *acuteserrata* mature forests in Baotianman Mountains in southwestern Henan Province in China are difficult to regenerate. This study aims to explore the reasons why *Q. aliena* could not well regenerate by investigating the effects of different light environments on photosynthetic characters and nonstructural carbohydrate (NSC) of *Q. aliena* seedlings, and to discuss the impact of sunfleck on *Q. aliena* regeneration. In this study, sunfleck was simulated by opening shading apparatus at noon every day. Five treatments were set up: control (CK, natural sunlight) and four shading treatments including shade by 80% with opening one hour at noon (T80-1), shade by 80% (T80), shade by 98% sunshine with opening one hour at noon (T98-1) and shade of 98% sunshine (T98). Dry matter yield, NSC of *Q. aliena* seedlings, gas exchanges in photosynthetically active radiation (*PAR*) under 1500 μmol · $m^{-2}$ · $s^{-1}$, photosynthesis-*PAR* curves, diurnal variation of photosynthesis and

国家自然科学基金项目(31290223)资助。
收稿日期: 2016-08-04 接受日期: 2017-01-15
* 通讯作者 E-mail: wxc@caf.ac.cn

chlorophyll fluorescence parameters of the leaves were measured. The dry matter yield and total NSC content of *Q. aliena* seedlings in shaded treatments were significantly lower than those of CK. The NSC content of seedlings under simulated sunfleck treatments was significantly higher than that of the seedlings with corresponding only shading treatments. Serious shading treatment (T98) resulted in higher death rate of seedlings. Different light environments had significant effects on photosynthetic capacity of *Q. aliena* seedlings. The net photosynthetic rates ($P_n$) of T80, T98-1 and T98 were significantly lower than CK under high *PAR* because of non-stomatal limitation in the shading treated seedlings. The efficiency of photochemical reaction of T98 was the lowest among all treatments. *Q. aliena* seedlings showed the ability of shade tolerance to some degree, such as lower light compensation point and dark respiration rate in shaded treatments, and T98 had higher $P_n$ than T98-1. In summary, *Q. aliena* seedlings had difficulty to maintain the balance of carbon and to survive in seriously shading environment. However, sunfleck relieved the negative influences of carbon reserves of *Q. aliena* seedlings in shading environment, and had significant effects on building up high photosynthetic capacity of seedlings under high light conditions.

**Key words**: forest succession; carbon starvation; non-stomatal limitation; tree mortality; shade tolerance; carbon balance.

植物的能量主要由非结构性碳(nonstructural carbohydrate,NSC)供给(Chapin *et al.*,1990),NSC主要是淀粉和可溶性糖。NSC是光合作用的产物,其储备是维持呼吸、新陈代谢和生长的基础,并对抵抗干扰和干扰后的恢复有重要作用(Poorter *et al.*,2007;McDowell,2011;Gaylord *et al.*,2013)。多种形式的外界干扰或胁迫可打破植物NSC的收支平衡,如干旱(McDowell,2011)、虫害(Landhäusser *et al.*,2012)、遮阴(Poorter *et al.*,2007;Zhang *et al.*,2013)等,当包括光合作用、可动员的NSC储备和水解供应的NSC不能抵消包括呼吸、生长和防御所需的NSC的时候,NSC的浓度就会降低(Marshall *et al.*,1985;McDowell,2011),当NSC降低到一定程度时,植物就会因碳饥饿而死亡(McDowell,2011)。

光照是驱动森林演替、改变森林结构的主要环境因子(Pacala *et al.*,1996),特别是对于温带和热带的森林演替和动态(Bazzaz,1979;Pacala *et al.*,1996)。先锋树种等不耐阴的植物幼苗在森林郁闭后的遮蔽环境中通常容易死亡,从而导致此类树种不能更新(Bazzaz,1979;Pacala *et al.*,1996)。Kobe(1997)发现,耐阴树种的幼苗在林下比需光树种的幼苗含有更高的NSC浓度,也首次通过试验证明了NSC储备能加强幼树在林下耐阴的假说。许多国外的研究证实,耐阴的树种在林下具有更高的NSC浓度或碳库,并且存活率更高(Myers *et al.*,2007;Poorter *et al.*,2007)。也就是说,林下遮阴环境容易限制幼树的碳获取,不耐阴的树种幼苗容易因碳饥饿而死亡(Myers *et al.*,2007;Poorter *et al.*,2007)。但有关遮阴条件下苗木NSC、生长和存活或更新之间关系的研究在国内还很少(Zhang *et al.*,2013)。

森林演替早期树种往往是需光树种,在森林郁闭后,主要是在林窗内进行更新,依靠其快速的生长在林窗冠层占据有利位置(Poorter *et al.*,2007)。另外,森林中的光斑(sunfleck)对林下植物生长也很重要,光斑是穿过冠层小空隙并随着阳光入射角度变化而移动的光点;在郁闭的森林里,光斑可在数秒内数十倍的改变撞击到森林底层叶片上的光子通量;有研究认为,光斑能为林下植物的碳固定提供20%~80%的光能量(Pearcy *et al.*,1983;Chazdon,1988)。近些年国外对光斑影响林下植物生长的研究越来越少,而国内对这方面的研究也很少(张小全等,2000)。宝天曼国家级自然保护区位于河南省西南部,在20世纪50年代末,宝天曼大面积的林分遭到皆伐。在海拔1000 m以上皆伐后的裸地上,形成了现在以锐齿栎(*Quercus aliena* var. *acuteserrata*)为优势冠层树种的天然次生林。现在锐齿栎林正在逐渐向成熟林过渡,其林分冠层郁闭。虽然锐齿栎林每年的种子雨很大,每年春天萌发的锐齿栎幼苗也很多,但是很难看到锐齿栎幼树。且其向成熟林过渡的性质导致其缺乏大的倒木,所以大的林窗也很少。我们推测皆伐后第一代长成的锐齿栎大树冠层郁闭后,对林下的锐齿栎幼苗形成了严重的遮阴,并使其死亡。所以,研究锐齿栎幼苗对不同光照环境的生理生态响应和适应对揭示锐齿栎的林下更新障碍具

有重要意义。为此,在宝天曼开展了锐齿栎幼苗遮阴和模拟光斑试验,研究锐齿栎幼苗对不同光环境的响应及其适应机制。我们的科学假设是:严重的遮阴限制锐齿栎幼苗的光合作用并使其因碳饥饿而死亡,但光斑可缓解幼苗的碳饥饿程度。此研究可为科学抚育锐齿栎林提供理论依据。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

研究地点在河南省西南部的宝天曼国家级自然保护区内的宝天曼森林生态定位研究站,属伏牛山南坡,地理坐标为 111°47′ E—112°04′ E,33°20′ N—33°36′ N,大陆性季风气候。宝天曼的最高海拔为 1830 m,成土母质主要是花岗岩,低海拔为山地黄棕壤和褐土,高海拔为山地棕壤,研究地的海拔约为 1400 m,主要为山地棕壤。气象数据是由距研究地点 200 m 以内的气象站采集,年均温 15.1 ℃,年均降雨量 900 mm,年蒸发量 991.6 mm,极端高温 41.2 ℃,极端低温 - 14.8 ℃,相对湿度 68%,年积温 4200~4900 ℃。保护区植物种类丰富,共有种子植物 150 科 783 属 2147 种。植被区划属暖温带落叶阔叶林,在研究地锐齿栎是主要优势冠层树种。

### 1.2 试验设计

2015 年 4 月下旬在林下挖取锐齿栎实生幼苗,栽植到内径 20 cm,高 25 cm 的塑料盆内,盆内土壤为森林内表层 15 cm 的土壤。共栽植成活 200 盆,摆放于空旷无遮挡的平地,4 月下旬完成盆栽,缓苗期内人工浇水促其生长。

2015 年 8 月下旬搭建两个遮阴棚,每个遮阴棚都是宽 1.5 m、长 10 m、高 1.5 m,东西走向。在晴天中午用 LI-250A 辐照计(Li-Cor,Lincoln,USA )测定锐齿栎林内外的光照强度,林内光强为林外空旷地的 2%。根据林内遮阴情况,设计一个遮阴棚在晴天中午网内光照强度相当于空旷地的 20%,即遮蔽了全光照的 80%;另一个遮阴棚在晴天中午其光照强度相当于空旷地的 2%,即遮蔽了全光照的 98%,这也相当于锐齿栎林下的光照强度。棚的北面敞开以保持通风。每个棚都从中间分成东西两部分,选取长势一致的苗木,每部分摆放 30 盆,另有 30 盆在空旷地接受全光照作为对照。参考之前的文献(蒋高明,2004),林下植物接收光斑的总辐射量相当于几十分钟的全光照,所以模拟光斑处理设计为在全光照下 1 h。遮阴开始后,每天中午 12 点左右,都把遮阴棚西面这一部分完全敞开 1 h,使这部分苗木接受阳光,模拟森林中的光斑,另一部分从遮阴开始后,一直处于遮阴状态。即除了对照(CK,自然光照),有 4 个遮阴处理,分别是遮阴 80%中午开放 1 h(T80-1)、一直遮阴 80%(T80)、遮阴 98%中午开放 1 h(T98-1)、一直遮阴 98%(T98)。

### 1.3 试验测定方法

**1.3.1** 样地调查数据 利用 2010 年在本研究地点附近调查的一个 1 $hm^2$ 样地数据来说明锐齿栎的更新情况。

**1.3.2** 光合特性的测定 选择天气晴朗的 9 月 25 日,在每个处理中随机选择 5 棵苗木,用 LI-6400XT 型便携式光合仪(Li-Cor,Lincoln,USA)测定光合有效辐射(*PAR*)为 1500 μmol · $m^{-2}$ · $s^{-1}$ 条件下的光合参数,待数据稳定后再记录,包括净光合速率($P_n$)、气孔导度($G_s$)、胞间二氧化碳浓度($C_i$)等光合生理参数,气孔限制值($L_s$)用公式 $L_s = 1 - C_i/C_a$ 计算,式中,$C_a$ 为叶室 $CO_2$ 浓度。测定时间为当日的 9:00—15:00,设定 $CO_2$ 浓度为 400 μmol · $mol^{-1}$,叶室温度 25 ℃,相对湿度 70%,每棵苗木测定 3 个叶片。

选择天气晴朗的 9 月 26—28 日,在每个处理 30 盆中随机选择 3 棵苗木,用 LI-6400XT 测定 $P_n$-*PAR* 响应曲线,设定 *PAR* 梯度为 2000、1800、1600、1400、1200、1000、800、600、400、300、200、100、50、20、0 μmol · $m^{-2}$ · $s^{-1}$,每次 *PAR* 改变时稳定 120 s。以 *PAR* 为 $x$ 轴,$P_n$ 为 $y$ 轴,得到 $P_n$-*PAR* 响应曲线,曲线趋于平缓时得到光饱和点(*LSP*);因为不同处理的光补偿点都小于 50 μmol · $m^{-2}$ · $s^{-1}$,所以采用≤50 μmol · $m^{-2}$ · $s^{-1}$ 的曲线初始部分(*PAR* 为 0、20、50 μmol · $m^{-2}$ · $s^{-1}$)进行线性回归,得到直线回归方程 $y = ax + b$,$a$ 为表观量子效率(*AQY*),$-b$ 为暗呼吸速率($R_d$),$-b/a$ 为光补偿点(*LCP*)(许大全,2002)。每棵苗木测定一个叶片。

之后选择晴朗天气,在每个处理 30 盆中随机选择 5 棵苗木,用 LI-6400XT 测定不同遮阴处理的光合作用日变化,测定时间为 8:00—18:00,每 2 h 测定一次,包括 *PAR* 等环境参数和 $P_n$、$G_s$ 和 $C_i$ 等生理参数,并计算 $L_s$。每棵苗木测定 1~2 个叶片。

在晴朗天气的 9 月 29 日,在每个处理中随机选择 3 棵苗木,用 PAM-2500 便携式调制叶绿素荧光仪(Heinz Walz GmbH,Effeltrich,Germany)测定叶片的荧光慢速动力学曲线,获得叶绿素荧光参数。由仪器测定软件直接给出 PS Ⅱ 实际光化学效率

($\Phi_{PSII}$)、可调节性能量耗散($\Phi_{NPQ}$)、非光化学猝灭系数($NPQ$)和光化学猝灭系数($qP$)、PSⅡ有效光化学效率($F_v'/F_m'$)等荧光参数。

**1.3.3** 比叶面积和干物质量的测定 光合特性测定后,在每个处理中随机选择 5 盆苗木,用打孔器打下 5~10 个叶圆片,根部用清水洗净,所有样品 105 ℃杀青 30 min,75 ℃烘干 72 h,用万分之一的电子天平称干重,用叶圆片计算比叶面积,并获得整株干物质量。

**1.3.4** 存活率的测定 2015 年 11 月之后,宝天曼渐进冬季逐渐封山,没有再进行模拟光斑的处理,但保留了遮阴处理。2016 年 5 月查看了各个处理锐齿栎幼苗的存活情况。

**1.3.5** 非结构性碳的测定 测定干物质量的苗木在杀青前都把茎枝的韧皮部和木质部分离,测定叶片、韧皮部、木质部和根 4 个器官的可溶性糖和淀粉浓度,可溶性糖和淀粉浓度之和即为总非结构性碳(TNC)浓度。4 个器官烘干样品研磨过 100 目筛(孔径 0.15 mm)。用蒽酮-硫酸法测定可溶性糖和淀粉浓度(Hanson *et al.*,1975)。在 80 ℃恒温水浴下用 80%的乙醇提取可溶性糖 3 次,提取后的残渣用高氯酸水解淀粉为可溶性糖,用 96 孔板和 SpectraMax 190 酶标仪(Molecular Devices,USA)在 620 nm 下进行测定。

### 1.4 数据分析

所有数据用 SPSS 17.0 软件进行统计分析。文中只有 T80-1 与 T80、T98-1 与 T98 的光合日变化数据用独立样本 $t$ 检验分析差异显著性,其他各指标都用 one-way ANOVA 和最小显著差数法(LSD)检验不同处理间的差异性程度,当 $P<0.05$ 时认为差异显著。文中数据均为平均值±标准误差。采用 Sigmaplot 12.5 软件作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 宝天曼锐齿栎林更新情况

宝天曼锐齿栎天然次生林林龄约为 60 a,其中锐齿栎是冠层优势树种。在宝天曼锐齿栎林,一般胸径 12 cm 的锐齿栎即可到达冠层,不会被遮蔽而死。相比胸径 10 cm 以上的锐齿栎,胸径 10 cm 以下,特别是 1~5 cm 的锐齿栎数量呈减少趋势,这可以说明宝天曼锐齿栎这个树种更新能力正在减弱(图 1)。

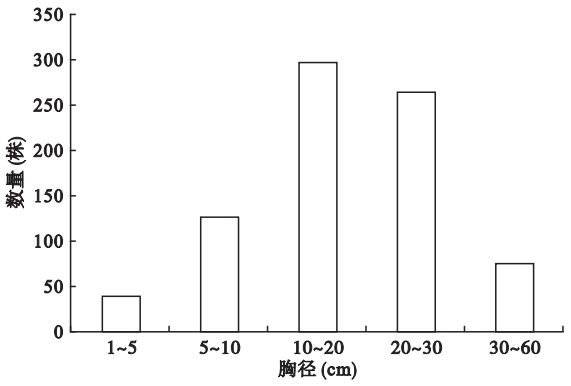



**图 1 宝天曼 1 hm² 样地不同胸径锐齿栎的数量分布**

**Fig.1 Number distribution of different diameters at breast height of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* in a 1 hm² plot in Baotianman**

### 2.2 比叶面积和干物质量

对照和 T80-1 的比叶面积最低且差异不显著,而 T98 的比叶面积最高,T80 和 T98-1 的比叶面积差异不显著(图 2)。对照的干物质量显著高于 4 个遮阴处理,而 4 个遮阴处理之间的干物质量差异不显著(图 2)。

### 2.3 在 1500 μmol · m$^{-2}$ · s$^{-1}$光照强度下的光合参数

遮阴处理后,在 1500 μmol · m$^{-2}$ · s$^{-1}$光照强度下(图 3),只有遮阴 80%中午开放 1 h 处理(T80-1)的 $P_n$与对照差异不显著,其他处理的 $P_n$均显著低于对照;且遮阴 98%中午开放 1 h 处理(T98-1)的 $P_n$显著大于遮阴 80%处理(T80)和遮阴 98%处理(T98),其中 T98 的 $P_n$最低。遮阴对 $G_s$也产生了显著变化,T80-1 显著大于 T80,T98-1 显著大于 T98,而 T80-1 与 T98-1 差异不显著,T80 显著大于 T98。T80-1 的 $C_i$最低,而 T98 的 $C_i$最高;$L_s$的规律与 $C_i$相反(图 3)。

### 2.4 光合光响应曲线参数和荧光参数

各处理间的 $AQY$ 差异都不显著(表 1);T80-1 的 $LSP$ 与对照差异不显著,其他 3 个处理的 $LSP$ 均显著小于对照,T98-1 和 T98 的 $LSP$ 之间差异不显著,但都显著小于 T80-1 和 T80;4 个遮阴处理的 $LCP$ 和 $R_d$均显著小于对照,但 4 个处理之间的 $LCP$ 和 $R_d$差异不显著。并且,T98-1 与 T98 的光响应曲线出现了光抑制。

对照、T80-1、T80 和 T98-1 之间的 $Fv'/Fm'$、$\Phi_{PSII}$、$\Phi_{NPQ}$、$NPQ$、$qP$ 差异均不显著,而 T98 的 $Fv'/Fm'$、$\Phi_{PSII}$、$qP$ 均显著小于以上 4 个处理,$\Phi_{NPQ}$、$NPQ$ 均显著大于以上 4 个处理(表 2)。

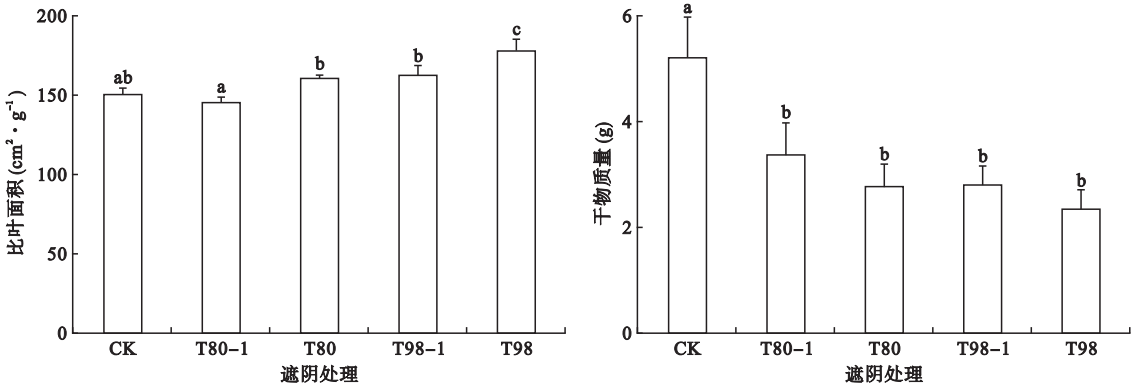



**图 2　不同遮阴处理锐齿栎幼苗的比叶面积和干物质量**

**Fig.2　Specific leaf area and dry matter yield of seedlings of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* under different shading treatments**

数值为平均值±标准误差;不同小写字母表示处理间差异显著($P$<0.05)。下同。

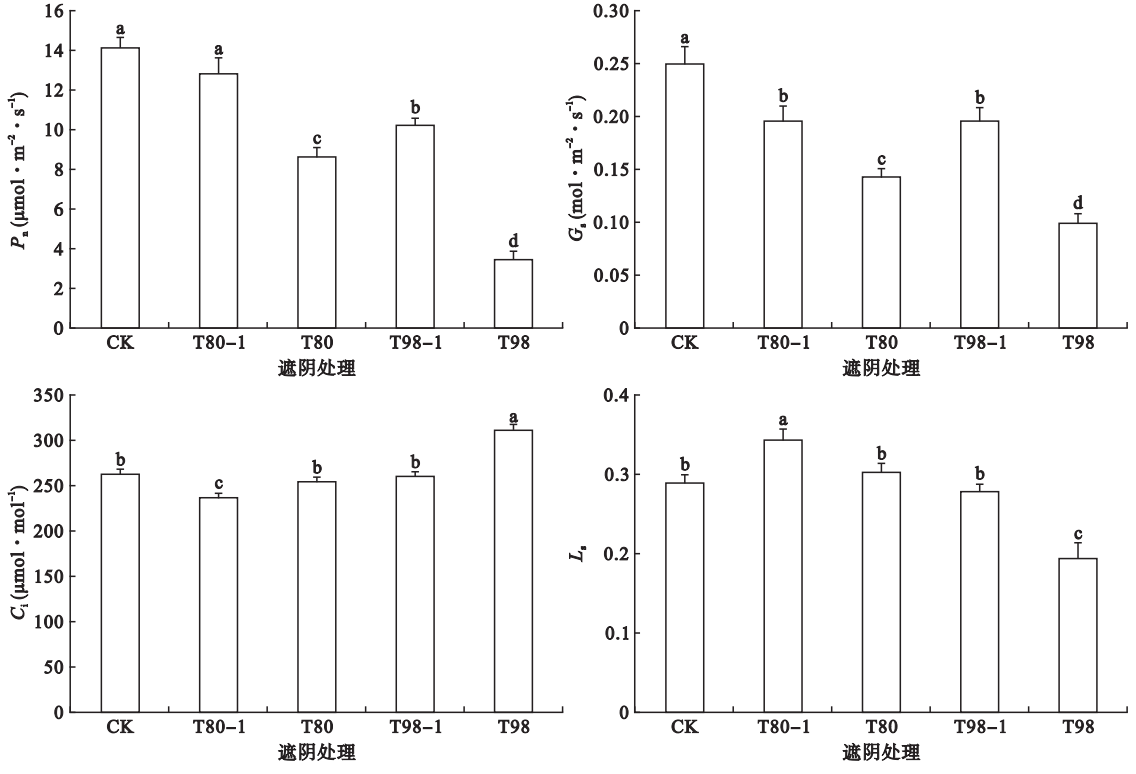



**图 3　锐齿栎幼苗叶片在 1500 μmol · m$^{-2}$ · s$^{-1}$光照强度下的光合参数**

**Fig.3　Photosynthetic parameters of seedling leaves of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* under 1500 μmol · m$^{-2}$ · s$^{-1}$**

**表 1　不同遮阴处理锐齿栎幼苗叶片光合光响应曲线的特征参数(平均值±标准误差)**

**Table 1　Characteristic parameters of $P_n$-*PAR* fit curves of seedling leaves of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* under different shading treatments (mean±*SE*)**

| 处理 | 表观量子效率 *AQY*(mol · mol$^{-1}$) | 光饱和点 *LSP*(μmol · m$^{-2}$ · s$^{-1}$) | 光补偿点 *LCP*(μmol · m$^{-2}$ · s$^{-1}$) | 暗呼吸速率 $R_d$(μmol · m$^{-2}$ · s$^{-1}$) |
|---|---|---|---|---|
| CK | 0.057±0.002 a | 1733.3±133.3 a | 25.85±5.55 a | 1.49±0.38 a |
| T80-1 | 0.062±0.006 a | 1433.3±120.2 ab | 10.82±0.99 b | 0.67±0.09 b |
| T80 | 0.061±0.008 a | 1400.0±115.5 b | 10.78±1.09 b | 0.66±0.13 b |
| T98-1 | 0.051±0.002 a | 766.7±33.3 c | 12.80±3.16 b | 0.65±0.15 b |
| T98 | 0.050±0.006 a | 633.3±33.3 c | 10.89±1.59 b | 0.56±0.14 b |

数据后不同字母表示不同处理间差异显著($P$<0.05)。

表 2 不同遮阴处理锐齿栎幼苗叶片的叶绿素荧光参数(平均值±标准误差)

**Table 2 Chlorophyll fluorescence parameters of leaves of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* under different shading treatments (mean±*SE*)**

| 处理 | PSⅡ有效量子效率 $F_v'/F_m'$ | PSⅡ实际量子产量 $\Phi_{PSII}$ | 非光化学猝灭的量子产量 $\Phi_{NPQ}$ | 非光化学猝灭系数 *NPQ* | 光化学猝灭系数 *q*P |
|---|---|---|---|---|---|
| CK | 0.606±0.007 a | 0.487±0.005 a | 0.250±0.010 b | 0.952±0.055 b | 0.804±0.003 a |
| T80-1 | 0.609±0.025 a | 0.487±0.024 a | 0.221±0.035 b | 0.768±0.159 b | 0.799±0.017 a |
| T80 | 0.602±0.017 a | 0.468±0.022 a | 0.258±0.017 b | 0.942±0.048 b | 0.777±0.016 a |
| T98-1 | 0.608±0.020 a | 0.483±0.021 a | 0.253±0.029 b | 0.971±0.155 b | 0.794±0.012 a |
| T98 | 0.528±0.025 b | 0.381±0.035 b | 0.385±0.028 a | 1.643±0.074 a | 0.719±0.035 b |

数据后不同字母表示不同处理间差异显著($P$<0.05)。

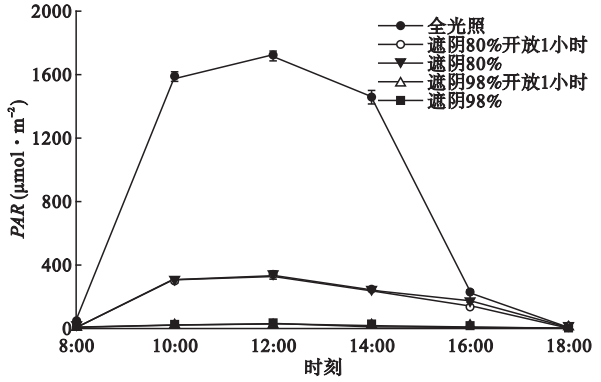



图 4 不同遮阴处理的 *PAR* 日变化

**Fig.4 Diurnal changes of photosynthetically active radiation of different shading treatments**

### 2.5 光合作用的日变化

不同遮阴处理的 *PAR* 日变化见图 4,其中 T80-1 与 T80、T98-1 与 T98 之间的 *PAR* 在各个时间点上差异都不显著。总体上,在光合作用的日变化中,$P_n$ 和 $L_s$ 的均值都是对照>T80-1>T80>T98>T98-1,而 $C_i$ 均值与二者相反(图 5)。在 *PAR* 较高时,对照的 $G_s$ 均值高于其他遮阴处理,但是在 *PAR* 较低时的 8:00和 18:00,对照的 $G_s$ 不是最大;且在光合日变化中,T80-1、T98-1 和 T98 的 $G_s$ 变化幅度都不大(图 5)。在 18:00,对照的 $P_n$ 和 $L_s$ 的均值为负值。

### 2.6 非结构性碳浓度

在对照、T80-1、T80、T98-1和T98的处理变化

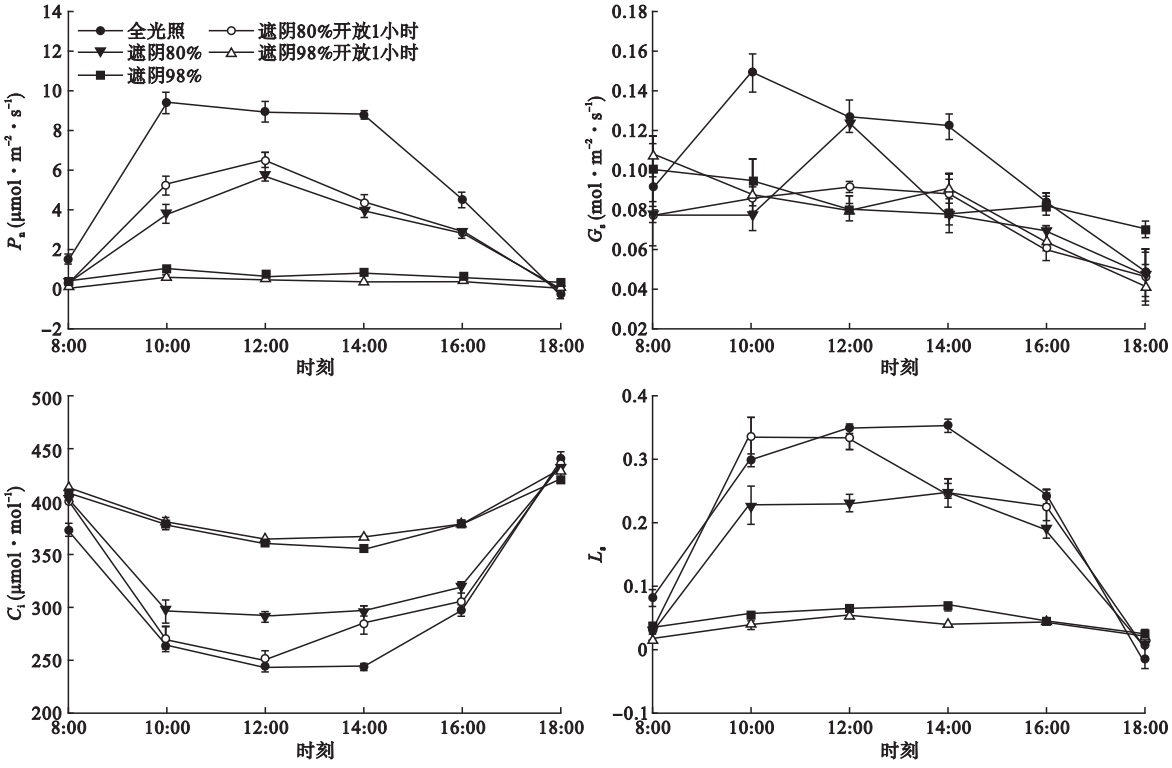



图 5 不同遮阴处理锐齿栎幼苗叶片的光合参数日变化

**Fig.5 Diurnal changes of photosynthetic parameters of seedling leaves of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* under different shading treatments**

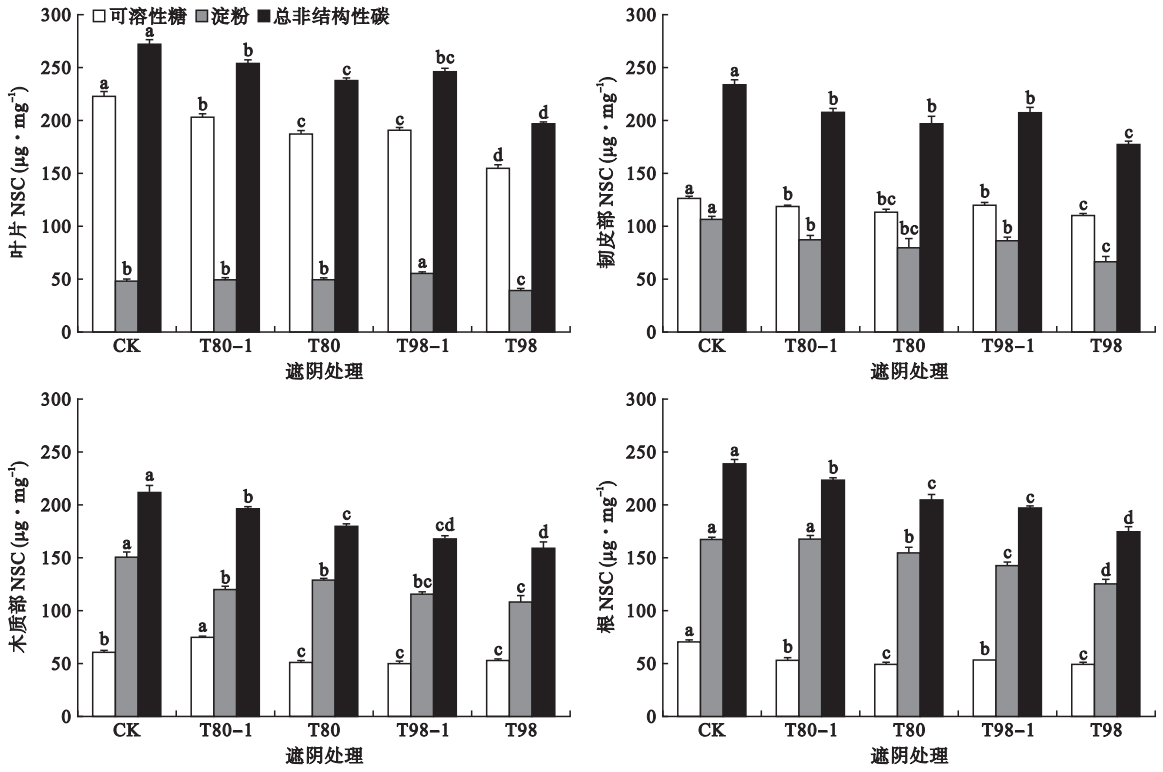



**图 6　不同遮阴处理锐齿栎幼苗叶片、韧皮部、木质部和根的可溶性糖、淀粉和总非结构性碳浓度**

**Fig.6　Soluble sugar, starch and total nonstructural carbohydrate concentrations of leaf, phloem, xylem and root of seedling of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* under different shading treatments**

不同小写字母表示处理间差异显著($P$<0.05)。

趋势上,叶片、韧皮部、木质部和根的可溶性糖、淀粉和总 NSC 浓度总体的变化规律是由大到小。其中对照的 4 个器官的 NSC 浓度都是最大,而 T98 的 4 个器官的可溶性糖、淀粉和 NSC 浓度都是最小。在 4 个器官中,在同一遮阴程度下,中午开放 1 h 处理的 NSC 浓度都是显著大于一直遮蔽的处理或者二者差异不显著(图 6)。

### 2.7　存活情况

取样之后各个处理组还剩余 25 株;2016 年 5 月发现遮阴最严重的 T98 处理的锐齿栎幼苗死亡了 15 株,即死亡率为 60%,其他处理的幼苗全部存活。

## 3　讨　论

在林下遮阴生境中,耐阴的、存活率高的树种比不耐阴的、存活率低的树种具有更高的 NSC 浓度或碳库(Reyes, 1996; Poorter *et al.*, 2007; Myers *et al.*, 2007),即树种的存活率与 NSC 浓度或碳库正相关。Sevanto 等(2014)的研究中,所有遮阴的树木全部在 16~20 周内死亡,树木死亡之前 NSC 达到了非常低的水平且韧皮部膨压发生了崩塌。在本研究中,遮阴显著降低了幼苗叶片、韧皮部、木质部和根 4 个器官的 NSC 浓度。为了在遮阴的林下持续生存,幼苗必须维持积极的净碳平衡。但是林下光照强度可能会非常接近植物的光补偿点。本研究中,T98 处理下的实际光强即与 T98 处理的锐齿栎幼苗光补偿点相近。当林下的光照低于光补偿点时,幼树只能利用碳储备来满足呼吸需求(Myers *et al.*, 2007)。宝天曼的锐齿栎林是落叶阔叶林,锐齿栎幼苗是在 3—4 月萌发,这个时候大树冠层叶片也是刚开始萌发生长,冠层还没有郁闭,林内透光率高,幼苗容易维持积极的净碳平衡,幼苗萌发前的种子也可以供给一定的 NSC;但是生长季时冠层郁闭,晴天林内光强远低于林外,随着锐齿栎幼苗的不断生长,碳需求也变大,林下的遮蔽环境会造成锐齿栎幼苗的负碳平衡,长期的负平衡达到阈值时,锐齿栎幼苗就可能因碳饥饿而死亡。

宝天曼的锐齿栎林更新能力趋弱(图 1)。NSC 具有维持呼吸和用于生长两大作用,本研究中遮阴处理的幼苗干物质量显著低于对照,即虽然遮阴处理使得锐齿栎幼苗生长缓慢,但 NSC 浓度还是显著低于对照。并且 T98 遮阴处理后,幼苗出现了较高的死亡率。这说明在严重遮阴条件下锐齿栎幼苗不

但没有足够的生长竞争能力,存活能力也没有保障。因此,遮阴对锐齿栎幼苗光合的限制使其NSC浓度降低,容易出现碳饥饿而死亡,这可能就是宝天曼锐齿栎树种不能更新的原因。

先前研究认为,阳性叶片在高光强下进行固碳的能力强,能避免光抑制造成的光合降低(Rijkers, 2000),而阴性叶片在高光条件下的光合速率低,但在低光条件下的光合效率较高(Boardman, 1977)。在本研究中,同样在1500 μmol · $m^{-2}$ · $s^{-1}$高光照条件下,只有T80-1的$P_n$与对照差异不显著,而其他遮阴处理的$P_n$均显著小于对照。这说明长期遮阴会显著减弱锐齿栎幼苗在高光强下的光合能力,且通过分析处理间的$C_i$和$L_s$,能得出光合降低的原因是非气孔限制(Farquhar *et al.*, 1982)。而模拟光斑处理显著增强了遮阴幼苗的光合能力。光合日变化中,在*PAR*较高时,通过分析$P_n$、$C_i$和$L_s$,相比T80-1,也可得出T80的$P_n$因非气孔限制降低。对照、T80-1、T80、T98-1之间的荧光参数差异不显著,而T98的$Fv'/Fm'$、$\Phi_{PSII}$、$q$P最低,$\Phi_{NPQ}$、$NPQ$最高,说明深度遮阴(T98)严重影响了锐齿栎幼苗在高光强条件下的光合能力,而遮阴98%也约为宝天曼锐齿栎林下的遮阴程度。

植物有两个生存策略来适应遮阴环境(Henry *et al.*, 2001):一个是通过形态和生理上的适应进行遮阴忍耐(Boardman, 1977);另一个是通过快速垂直生长这种结构功能适应来最大化地截取光,即遮阴逃避(Ballaré, 1997)。遮阴98%的2个处理的*LSP*显著低于对照和遮阴80%的2个处理,且4个遮阴处理的*LCP*也显著低于对照,即遮阴使得锐齿栎幼苗叶片朝着耐阴的方向适应,并且这导致了在实际遮阴时的低光强环境下,T98的$P_n$均值均大于T98-1(实际遮阴的光合日变化中),且在10:00和14:00差异显著。遮阴处理的$R_d$也显著低于对照。即幼苗在遮阴条件下表现出了最大化碳固定和最小化呼吸作用的碳损失。但锐齿栎幼苗的这种遮阴忍耐适应不足以抵消遮阴对其光合固碳的限制,遮阴幼苗的NSC浓度仍然显著低于对照。

光斑对林下树木生长很重要(Pearcy *et al.*, 1983;Chazdon, 1988;张小全等, 2000)。在遮阴的光合日变化中,虽然T98的$P_n$大于T98-1,但T98-1的NSC浓度仍显著高于T98,而两者的呼吸速率差异也不显著,即T98-1多于T98的NSC都是来源于模拟光斑固定的碳。并且在80%遮阴处理中,T80-1幼苗的4个器官的NSC总体上也是高于T80处理。T80-1和对照的比叶面积差异也不显著。并且对高光照强度下的光合参数分析,光斑对塑造锐齿栎幼苗高光条件下的高光合能力也很重要。总的来说,本研究通过中午开放遮阴网的方法,用强光照射幼苗模拟光斑,这虽然与林下真实的、不断发生变化的光斑不同,但从幼苗利用短时强光固碳缓解生存的角度来说二者是一致的。本研究中的模拟光斑虽然每天只有1 h,但是模拟光斑处理显著提高了遮阴幼苗在高光强下的光合潜能,并使得幼苗NSC浓度显著高于一直遮阴处理的幼苗,缓解了遮阴对幼苗碳储备的不利影响,从碳经济的角度证明短时强光照下的光合有利于幼苗NSC提高和生存,所以高密度的光斑对维持宝天曼林下锐齿栎幼苗净的碳平衡可能有一定的作用。在对宝天曼锐齿栎林进行抚育时,建议修剪大树冠层的枝条,增大森林透光率,提高林下光斑密度,可能有助于提高锐齿栎树种的更新能力。

## 参考文献


蒋高明. 2004. 植物生理生态学. 北京: 高等教育出版社.

许大全. 2002. 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社.

张小全, 徐德应. 2000. 杉木中龄林针叶光合作用对光斑的响应. 植物生态学报, **24**(5): 534-540.

Bazzaz FA. 1979. Physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**: 351-371.

Ballaré CL, Scopel AL, Sùnchez RA. 1997. Foraging for light: Photosensory ecology and agricultural implications. *Plant, Cell and Environment*, **20**: 820-825.

Boardman NK. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*, **28**: 355-377.

Chapin FS, Schulze ED, Mooney HA. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **21**: 423-447.

Chazdon RL. 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Advances in Ecological Research*, **18**: 1-63.

Farquhar GD, Sharkey TD. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, **33**: 317-345.

Gaylord ML, Kolb TE, Pockman WT, *et al*. 2013. Drought predisposes piñon-juniper woodlands to insect attacks and mortality. *New Phytologist*, **198**: 567-578.

Hanson J, Moller I. 1975. Percolation of starch and soluble carbohydrates from plant tissue for quantitative determination with anthrone. *Analytical Biochemistry*, **68**: 87-94.

Henry HAL, Aarssen LW. 2001. Inter- and intraspecific relationships between shade tolerance and shade avoidance in

temperate trees. *Oikos*, **93**: 477-487.

Kobe RK. 1997. Carbohydrate allocation to storage as a basis of interspecific variation in sapling survivorship and growth. *Oikos*, **80**: 226-233.

Landhäusser SM, Lieffers VJ. 2012. Defoliation increases risk of carbon starvation in root systems of mature aspen. *Trees*, **26**: 653-661.

Marshall JD, Waring RH. 1985. Predicting fine root production and turnover by monitoring root starch and soil temperature. *Canadian Journal of Forest Research*, **15**: 791-800.

McDowell N. 2011. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiology*, **155**: 1051-1059.

Myers JA, Kitajima K. 2007. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. *Journal of Ecology*, **95**: 383-395.

Pacala SW, Canham CD, Saponara J, *et al*. 1996. Forest models defined by field measurements: Estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs*, **66**: 1-43.

Pearcy RW, Calkin HC. 1983. Carbon dioxide exchange of $C_3$ and $C_4$ tree species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecologia*, **58**: 26-32.

Poorter L, Kitajima K. 2007. Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species. *Ecology*, **88**: 1000-1011.

Reyes T, Nell TA, Barrett JE, *et al*. 1996. Testing the light acclimatization potential of *Chrysalidocarpus lutescens* Wendl. *Hortscience*, **31**: 1203-1206.

Rijkers T, Pons TL, Bongers F. 2000. The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Functional Ecology*, **14**: 77-86.

Sevanto S, McDowell NG, Dickman LT, *et al*. 2014. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant, Cell and Environment*, **37**: 153-161.

Zhang M, Zhu J, Li M, *et al*. 2013. Different light acclimation strategies of two coexisting tree species seedlings in a temperate secondary forest along five natural light levels. *Forest Ecology and Management*, **306**: 234-242.

**作者简介** 陈志成,男,1986 年生,博士,主要从事植物水分生理生态方面的研究。E-mail: wwchenzhicheng2006@163.com

**责任编辑** 张 敏