

南方冰雪灾害后受害木荷萌枝光合生理特性*

李晓靖¹ 周本智^{1**} 曹永慧¹ 王刚¹ 洪奕丰^{1,2}

(¹中国林科院亚热带林业研究所, 浙江富阳 311400; ²中南林业科技大学林业遥感信息工程研究中心, 长沙 410004)

摘要 木荷 (*Schima superba*) 作为中国亚热带常绿阔叶林的重要组成树种, 在 2008 年南方冰雪灾害中受到严重损害。本研究在浙江江郎山随机设置 5 个 400 m² 样地, 并将受害木荷分为断木和倒木 2 种类型, 研究不同部位萌枝光响应、气体交换以及叶绿素荧光参数等光合生理特征, 有助于人们对群落更新机理的认识, 为研究亚热带地区萌枝生态学特征提供理论依据。结果表明: 不同叶龄之间, 2 年生叶片的最大净光合速率 (P_{max})、最大光化学效率 (F_v/F_m)、PS 的潜在活性 (F_v/F_0)、有效光化学效率 (F_v'/F_m')、比叶重 (LMA)、叶片全氮含量大于 1 年生叶片, 其总叶绿素含量 ($Chl(a+b)$) 显著高于 1 年生叶片 ($P < 0.05$), 而叶绿素 a/b ($Chl(a/b)$) 低于 1 年生叶片; 不同部位之间, F_v/F_m 、 F_v/F_0 、 F_v'/F_m' 、 $Chl(a+b)$ 、 $Chla/b$ 、类胡萝卜素 (Car) 表现为断木的中部和倒木的根部最高; LMA 、全氮含量表现为断木顶部 > 中部 > 根部, 倒木根部 > 中部 > 顶部; 不同受害类型木荷之间, 倒木萌枝净光合速率 (P_n)、水分利用率 (WUE) 高于断木 ($P < 0.05$), 而断木萌枝对光有更宽的生态幅, 其光补偿点 (LCP) 低于倒木, 光饱和点 (LSP) 却高于倒木。

关键词 冰雪灾害; 光合作用; 叶绿素荧光参数; 叶龄; 部位

中图分类号 S718.55 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2011)12-2753-08

Photosynthetic physiology of *Schima superba* sprouts after the ice and snow disaster in 2008. LI Xiao-jing¹, ZHOU Ben-zhi^{1**}, CAO Yong-hui¹, WANG Gang¹, HONG Yi-feng^{1,2} (¹Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Fuyang 311400, Zhejiang, China; ²Research Center of Forest Remote Sensing & Information Engineering, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(12): 2753-2760.

Abstract: *Schima superba*, an important tree species of China subtropical evergreen broadleaf forests, suffered from the ice and snow disaster in 2008. In this study, five 400 m² plots were randomly established in Jianglangshan Mountain of Zhejiang Province, and the damaged *S. superba* trees were classified into decapitated and uprooted. The photosynthetic responses, gas-exchange, and chlorophyll fluorescence parameters of the sprouts at different segments were studied, aimed to understand the mechanisms of the community regeneration after the extreme disturbance and to provide a theoretical basis for the study of sprout ecology in subtropical regions. As for the different age-class leaves, 2-year-old leaves had the higher maximum net photosynthetic rate (P_{max}), maximal photochemical efficiency of PS II (F_v/F_m), potential activity of PS II (F_v/F_0), effective photochemical efficiency of PS II (F_v'/F_m'), leaf mass per area (LMA), and nitrogen (N) content than 1-year-old leaves. 2-year-old leaves also had a significantly higher chlorophyll (a+b) content than 1-year-old leaves ($p < 0.05$), but the chlorophyll a/b ratio was lower than that of 1-year-old leaves. For the sprouts at different segments, the sprouts at the middle segment of decapitated trees and at the basal segment of uprooted trees had the highest F_v/F_m , F_v/F_0 , F_v'/F_m' , $Chl(a+b)$, $Chla/b$, and carotenoids (Car). The sprouts at the top seg-

* 林业公益性行业科研专项 (201104006 和 201104008) 和中国林业科学研究院中央级公益性科研院所基本科研业务费重点项目 (CAFYBB2008006) 资助。

** 通讯作者 E-mail: benzhi_zhou@126.com

收稿日期: 2011-05-23 接受日期: 2011-09-09

ment of decapitated trees had the highest *LMA* and N content, followed by those at middle segment, and at basal segment. For uprooted trees, the *LMA* and N content exhibited an opposite order, *i. e.*, basal segment > middle segment > top segment, and the net photosynthetic rate (P_n) and water use efficiency (*WUE*) were significantly higher than those of decapitated trees ($P < 0.05$). Decapitated trees had broader ecological amplitude to sunlight, with lower light compensation point (*LCP*) and higher light saturation point (*LSP*) than uprooted trees.

Key words: ice and snow disaster; photosynthesis; chlorophyll fluorescence parameter; leaf age; segment.

植物在受到人为(砍伐)或自然干扰(冰雪灾害、火灾、风灾等)后,会通过种子更新或者萌枝更新方式继续生存(Bellingham & Sparrow, 2000; Clemente *et al.*, 2005)。种子更新需要经历萌发、定居、竞争等漫长过程,而萌枝更新是植物在原位进行生存竞争的捷径,尤其在群落恢复初期具有重要作用(Kammesheidt, 1998; Pascarella *et al.*, 2000)。植物通过萌枝方式迅速占领空间资源,坚守其固有的生态位,阻止其他物种的迁入,短期内恢复其原有结构优势,从而维持森林群落的稳定性,并对群落的结构、组成、多样性等产生影响(Bond & Midgley, 2001)。以往对萌枝的研究主要集中在萌枝的萌生效率(Luoga *et al.*, 2004)、生物学特征(Iwasa & Kubo, 1997; Brommit *et al.*, 2004)、更新动态(Ohkubo *et al.*, 1996; Pausas *et al.*, 1999)等方面。

2008年中国南方发生了一场低温雨雪冰冻灾害,树干径向冰层厚度达到61~160 mm(Zhou *et al.*, 2011a),无论是人工林还是天然林,针叶林、阔叶林还是竹林和经济林,几乎都受到了不同程度的影响(徐雅雯等, 2010)。木荷(*Schima superba*)作为中国亚热带常绿阔叶林的重要组成树种以及防火林带的主要树种(王荣和郭志华, 2007),在这次冰雪灾害中遭到了严重的损害。由于光合作用与树木成长的环境密切相关,所以光合强度常作为评价树木适应性的重要指标(李丽芳等, 2007)。Fleck等(1998)发现植物受到火灾干扰后,恢复初期萌枝的净光合速率、气孔导度值会比正常植株更高,而最大光化学效率(F_v/F_m)无显著变化。另有研究认为,不同的土壤水分情况下萌枝生理指标如气体交换参数和光合效率在应对干扰时有不同响应(Peña-Rojas *et al.*, 2004)。本文通过研究受害木荷萌枝光合生理特征,探讨植物通过萌枝更新方式,对极端干扰后群落更新、系统结构以及物种多样性的影响,有助于人们对群落更新部分机理的认识,为研究亚热带地区萌枝生态学特征提供基础理论依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

试验地位于浙江省江山市江郎山($E118^{\circ}48'37''$, $N28^{\circ}52'26''$)。最高海拔达到1500.3 m,最低海拔73 m。土壤以黄壤为主,分布有红壤、岩性土、水稻土,腐殖质层较厚,且常保持较好的枯枝落叶层。年均气温17.1℃,极端最高气温40.2℃(1971年7月31日),最低气温-11.2℃(1980年2月9日);年均降水量1820 mm,年平均湿度80%。无霜期255 d左右。四季分明,气候湿润,光照充足。森林覆盖率达67.1%,自然植被有常绿阔叶林、针阔混交林、针叶林和灌丛4个组,7个类,15个群系。海拔900 m以下大多分布着木荷林、马尾松林、杉木林以及其它植被类型。

1.2 样地及样株的选择

试验地位于海拔350~500 m的受灾林分内,坡向南偏西25°,坡度28°~37°,成土母岩为沉积岩,土壤属红壤,土层厚度70~100 cm。在同一山坡上设置5个20 m×20 m的样地,进行每木调查,记录木荷受损类型、胸径(*DBH*)、树高(*H*)、冠幅(假设倒木萌枝向上生长方为北向)。其中,断干立木(以下简称断木)为主干高度是未受损前主干的1/3到1/2,萌枝生长旺盛;倒木为主干倾斜且与地面角度<20°,主根系保留于土壤内,萌枝生长旺盛,短期内不会死亡。选择林窗形状大小一致,距离较近,土壤水分状况相似样地内树龄一致的断木(*DBH*为7.78 cm±2.6 cm, *H*为3.42 m±1.5 m,东西冠幅为0.54 m+0.54 m,南北冠幅为0.35 m+0.35 m)、倒木(*DBH*为10.81 cm±2.6 cm, *H*为9.33 m±1.2 m,东西冠幅为0.32+0.32 m,南北冠幅为0+1.76 m)样株各3株用于光合指标的连体测定,需借助梯子进行断木较高处的测定。木荷不同部位萌枝的确定采用萌高比(萌枝长出位置距根部高度/全株高度)计算方法。顶部,萌高比为0.66~1;中部,萌高比为

0.33~0.66; 根部 萌高比为 0~0.33。

木荷在本实验区域生长物候期为每年 2 月下旬抽芽展叶 3 月伸枝展叶 4 月新叶全部变绿 4 月下旬—5 月进入第 2 次抽芽展叶伸枝阶段, 至 9 月中旬转绿, 这与王良衍和王希华(2002)记载相同。由于萌枝生长存在更新现象, 2008 年萌枝大多死亡(只有断木的顶部偶尔有发现), 调查中很少发现 3 年生萌枝, 且断木和倒木树干都表现为中部的萌枝数量最多, 其中断木顶部大于根部, 倒木根部大于顶部, 因此, 本研究选择晴朗无云的天气(2010 年 10 月), 分别测定断木和倒木树干中部 2 年生萌枝的光响应曲线和气体交换参数。叶绿素荧光动力学技术被称为研究植物光合功能的快速、无损伤探针, 与“表观性”的气体交换参数相比, 叶绿素荧光参数更具有反映“内在性”特点(张守仁, 1999)。为深入探究受损木荷不同部位萌枝的光合作用能力, 本研究对断木和倒木顶部、中部、根部长势较好的 2 年生萌枝进行叶绿素荧光参数的测定。所有被测萌枝上分别选取 1 年生和 2 年生叶片(1 年生叶片为 2010 年 5 月第 2 次抽芽后刚刚转绿的未成熟叶片, 2 年生叶片为 2009 年第 2 次抽芽的叶片)各 3 片作为重复, 测定完毕后, 将叶片带回实验室进行光合色素含量、比叶重和叶片全氮含量的测定。

1.3 研究方法

1.3.1 光响应曲线和气体交换参数的测定 采用 LI-6400 红蓝光源, 空气流速为 $0.5 \text{ L} \cdot \text{min}^{-1}$, 温度在 $20 \text{ }^{\circ}\text{C} \pm 1 \text{ }^{\circ}\text{C}$, 相对湿度 80% 左右, CO_2 浓度控制在 $380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 采用原位测量方法, 测定光强依次为 2000、1800、1500、1200、1000、800、500、200、120、80、50、20、0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 于 9:00—11:00 测定, 每叶片重复读数 5 次。以光合有效辐射 (PAR) 为横轴, P_n 为纵轴绘出光响应曲线, 并采用非直角双曲线拟合曲线方程 (Herrick & Thomas, 1999):

$$P_n = \frac{AQY \cdot PAR + P_{\max} - \sqrt{(AQY \cdot PAR + P_{\max})^2 - 4\theta \cdot AQY \cdot P_{\max} \cdot PAR}}{2\theta} - R_d$$

式中 P_n 为净光合速率, AQY 为表观量子效率, P_{\max} 为最大净光合效率, PAR 为光合有效辐射, θ 为光响应曲线曲角, R_d 为暗呼吸速率。

同样采用 LI-6400 红蓝光源设定光合有效辐射 (PAR) 为 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{s} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 测定净光合速率

(P_n)、蒸腾速率 (T_r)、气孔导度 (G_s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i) 等, 并记录大气 CO_2 浓度 (C_a), 测定时间为 9:00—11:00。每叶片重复读数 5 次, 取平均值。气孔限制值 (L_s) 和叶片瞬时水分利用效率 (WUE) 由公式计算, 即: $L_s = 1 - C_i / C_a$; $WUE = P_n / T_r$ 。

1.3.2 叶绿素荧光参数的测定 采用便携式脉冲调制叶绿素荧光仪 (PAM-2500, Walz) 测定叶绿素荧光诱导动力学参数。测定时间为 9:00—11:00。先将叶片暗适应 20 min, 测定初始荧光 (F_0)、最大荧光 (F_m)、稳态荧光 (F_s) 和最大荧光 (F_m')、最小荧光 (F_0'); 同时测定光化学荧光猝灭系数 (q_p)、非光化学猝灭系数 (q_N)、可变荧光 (F_v) ($F_v = F_m - F_0$)、PS II 最大光化学效率 (F_v / F_m)、PS II 光能捕获效率 (F_v' / F_m')、PS II 潜在活性 (F_v / F_0) 和电子传递速率 ETR ($ETR = \Phi_{\text{PS II}} \times PAR \times 0.5 \times 0.84$)。

1.3.3 光合色素含量、比叶重和叶片全氮含量的测定 采用丙酮-乙醇液提取法测定光合色素含量(李得孝等, 2006)。按 Wellburn(1994)公式计算叶绿素及类胡萝卜素含量。每处理重复 3 次, 计算结果取平均值。叶面积采用 WinRHIZO 软件扫描处理获得, 取样叶在 $80 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 下烘至恒重, 称重(精度 0.0001)。比叶重 (LMA) = 叶片干重 / 叶面积 ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)。叶片全氮含量(以单位干物质重的叶氮含量表示)采用 FOSS2300 凯氏定氮仪测定 (Page, 1982)。

1.4 数据处理

数据统计分析和绘图采用 Microsoft Excel 和 SPSS 16.0 软件结合进行, 并用 LSD 法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 断木和倒木不同叶龄叶片的光合特征

从图 1 和表 1 可知, 对于 1 年生叶片来说, 断木的 P_{\max} 、 AQY 、 LSP 分别比倒木高 14.26% ($P > 0.05$)、20.69% ($P > 0.05$)、11.57% ($P > 0.05$), 而 R_d 、 LCP 分别比倒木低 8.12% ($P > 0.05$)、34.35% ($P > 0.05$)。对于 2 年生叶片来说, 断木的 LSP 比倒木高 22.07% ($P < 0.05$), 而 P_{\max} 、 AQY 、 R_d 、 LCP 分别比倒木低 18.28% ($P > 0.05$)、14.28% ($P > 0.05$)、60.27% ($P < 0.05$)、67.94% ($P < 0.05$)。受害木荷萌枝 2 年生叶片 P_{\max} 、 AQY 、 R_d 的均值分别比 1 年生叶片高 29.97%、80.20%、28.77%。光补偿点和光饱和点是植物对光利用能力的重要指标, 反映了植物光合作用的生物化学特性(张文标等, 2006)。断木 1 龄叶和 2 龄叶的 LCP 低于倒木, 而 LSP 高于倒

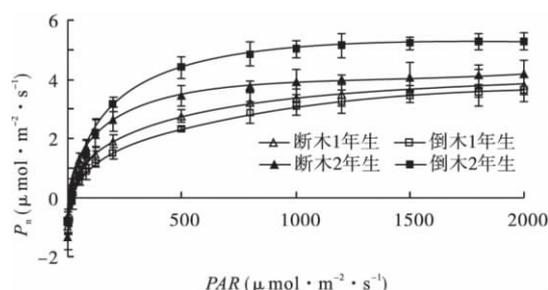


图1 断木和倒木不同叶龄叶片的光响应拟合曲线
Fig. 1 Comparison of P_n -light response curves of leaves with different ages for decapitated and uprooted trees

木, 这表明断木相对于倒木来说, 有更宽的生态幅, 以适应 PAR 的变化。

从表 2 可以看出, 对于 1 年生叶片来说, 断木的 G_s 、 T_r 比倒木高 22.22% ($P < 0.05$)、8.73% ($P > 0.05$), 而 P_n 、 WUE 比倒木低 2.07% ($P < 0.05$)、9.86% ($P < 0.05$)。同样, 对于 2 年生叶片来说, 断木的 G_s 、 T_r 比倒木高 29.16% ($P < 0.05$)、10.58% ($P > 0.05$), 而 P_n 、 WUE 比倒木低 21.55% ($P < 0.05$)、29.11% ($P > 0.05$)。断木 1 年生叶片的 C_i 、2 年生叶片的 L_s 分别比倒木低 34.22% ($P < 0.01$)、35.05% ($P < 0.05$), 而断木 1 年生叶片的 L_s 、2 年生叶片的 C_i 分别比倒木高 87.37% ($P < 0.05$)、92.2% ($P < 0.01$)。

2.2 断木和倒木不同叶龄、部位间的叶绿素荧光参数比较

F_v/F_m 是 PS II 最大光化学量子产量, 反映的是最大 PS II 的光能转换效率, 叶暗适应 20 min 后测得。 F_v'/F_m' 反映的是 PS II 有效光化学效率, 叶片不经过暗适应在光下直接测得。 F_v/F_0 则反映了 PS II 的潜在活性, 它们都是描述光化学反应状况的重要参数(李晓等 2006)。由图 2 和图 3 可知, 3 个部位叶片 F_v/F_m 、 F_v/F_0 、 F_v'/F_m' 的均值表现为, 断木 2 年生叶片比 1 年生叶片分别高 0.51%、15.75%、28.53%, 倒木 2 年生叶片比 1 年生叶片分别高 1.24%、4.01%、1.48%。不同部位之间相比, 断木中部高于顶部和根部, 但无显著差异; 倒木 1 年生叶片的 F_v/F_m 和 F_v/F_0 在不同部位间差异显著 ($P < 0.05$), 表现为根部 > 中部 > 顶部, 而 F_v'/F_m' 在不同部位间无显著差异。这可能是由于倒木根部萌枝距离根系较近, 利于萌枝吸收营养物质和水分, 叶片生长旺盛, 导致根部萌枝上的叶片 PS II 的最大光化学效率和潜在活性显著高于中部和顶部。

ETR 反映了 PS II 反应中心在环境胁迫中有部分关闭情况下的电子传递速率。由图 2 和图 3 可知, 断木中部的 ETR 最高(1 年生为 31.50 ± 10.42 ;

表 1 断木和倒木不同叶龄叶片光合参数的比较

Table 1 Comparison of photosynthetic parameters of leaves with different ages for decapitated and uprooted trees

叶龄 (a)	树木类型	最大净光合效率 P_{max} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	表观量子效率 AQY ($\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	暗呼吸速率 R_d ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
1	断木	4.469±0.235	0.0105±0.0012	0.2285±0.0356	16.45±3.26	1364.47±69.56
	倒木	3.911±0.153	0.0087±0.0003	0.2487±0.0164	25.06±2.37	1222.93±58.36
	<i>P</i>	0.064	0.342	0.125	0.095	0.192
2	断木	4.898±0.339	0.0168±0.0009	0.1747±0.0095	10.40±2.59	1261.47±49.32
	倒木	5.994±0.267	0.0196±0.0016	0.4398±0.0147	32.44±5.26	1033.36±75.68
	<i>P</i>	0.055	0.247	0.024	0.032	0.043

$P > 0.05$ 表示木荷同一叶龄不同受灾类型的光合参数差异不显著; $P < 0.05$ 表示差异显著; $P < 0.01$ 表示差异极显著。数值为平均值±标准差。

表 2 断木和倒木不同叶龄叶片气体交换参数的比较

Table 2 Comparison of gas-exchange parameters of leaves with different ages for decapitated and uprooted trees

叶龄 (a)	树木类型	净光合速率 P_n ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	气孔导度 G_s ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	胞间 CO_2 浓度 C_i ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	蒸腾速率 T_r ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	气孔限制值 L_s	水分利用率 WUE ($\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$)
1	断木	3.157±0.308	0.022±0.007	194.645±34.622	0.224±0.079	0.538±0.078	14.051±3.723
	倒木	3.224±0.298	0.018±0.003	295.883±35.963	0.206±0.041	0.287±0.005	15.589±1.784
	<i>P</i>	0.011	0.025	0.001	0.109	0.011	0.044
2	断木	3.348±0.425	0.031±0.007	220.769±35.982	0.324±0.072	0.467±0.003	10.3150±0.205
	倒木	4.268±0.298	0.024±0.002	114.863±38.952	0.293±0.031	0.719±0.003	14.550±0.069
	<i>P</i>	0.032	0.014	0.001	0.190	0.032	0.057

$P > 0.05$ 表示木荷同一叶龄不同受灾类型的气体交换参数差异不显著; $P < 0.05$ 表示差异显著; $P < 0.01$ 表示差异极显著。数值为平均值±标准差。

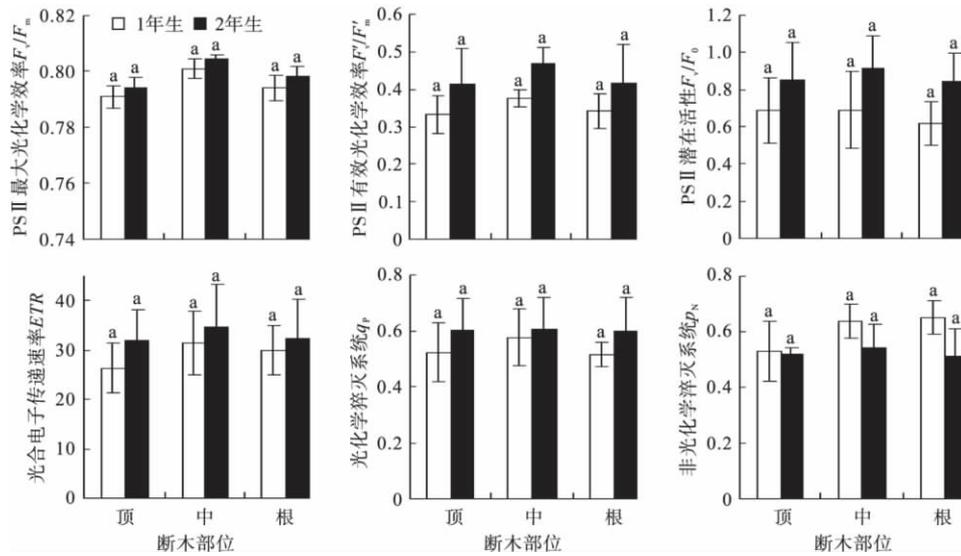


图2 断木不同叶龄和部位 PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)、有效光化学效率(F_v'/F_m')、PS II 的潜在活性(F_v/F_0)、PS II 光合电子传递速率(ETR)、光化学淬灭系数(q_p)、非光化学淬灭系数(q_N)

Fig.2 Comparison of PS II maximal photochemical efficiency (F_v/F_m), PS II effective photochemical efficiency (F_v'/F_m'), the ratio of variable fluorescence to initial fluorescence (F_v/F_0), acyclic electron transfer rate (ETR), photochemical quench (q_p) and quench non-photochemical (q_N) in leaf of different ages at different segments for decapitated trees

误差线为标准差 SD, 字母为 LSD 比较结果, 字母不同者表示差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

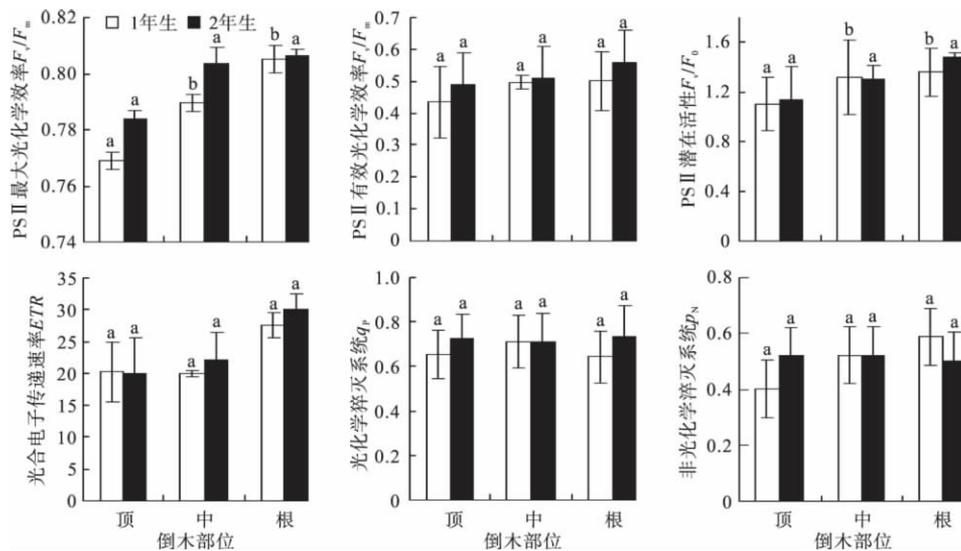


图3 倒木不同叶龄和部位 PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)、有效光化学效率(F_v'/F_m')、PS II 的潜在活性(F_v/F_0)、PS II 光合电子传递速率(ETR)、光化学淬灭系数(q_p)、非光化学淬灭系数(q_N)

Fig.3 Comparison of PS II maximal photochemical efficiency (F_v/F_m), PS II effective photochemical efficiency (F_v'/F_m'), the ratio of variable fluorescence to initial fluorescence (F_v/F_0), acyclic electron transfer rate (ETR), photochemical quench (q_p) and quench non-photochemical (q_N) in leaves of different ages at different segments for uprooted trees

2 年生为 34.56 ± 11.64), 倒木根部的 ETR 最高(1 年生为 27.63 ± 1.99 ; 2 年生为 29.97 ± 2.51), 但不同部位之间无显著差异 ($P > 0.05$)。光化学淬灭系数 (q_p) 的大小反映的是 PS II 原初电子受体 QA 的还原状态和 PS II 反应中心的开放程度 q_p 越大, QA 重新氧化形成 QA 的量愈大, 即 PS II 具有高的电子传递

活性。非光化学淬灭系数 (q_N) 反映的是 PS II 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分。热耗散可以防御光抑制带来的破坏, 所以非光化学淬灭是一种自我保护机制 (张守仁, 1999)。本研究, 断木和倒木 2 年生叶片的 q_p 均高于 1 年生叶片, 而 q_N 均低于 1 年生叶片,

说明叶片热耗散能力随叶龄的增大而降低。相同叶龄不同部位的断木和倒木的 q_P 、 q_N 、 ETR 之间无显著差异 ($P>0.05$)。

2.3 断木和倒木不同叶龄、部位间的光合色素含量、比叶重和全氮含量的比较

由表3可知,断木2年生叶片的 $Chl(a+b)$ 、 Car 、 LMA 、全N含量分别比1年生叶片高57.20%、39.53%、20.43%、3.88%,而 $Chla/b$ 比1年生叶片低1.97%。倒木2年生叶片的 $Chl(a+b)$ 、 Car 、 LMA 、全N含量分别比1年生叶片高77.93%、54.64%、27.11%、8.09%,而 $Chla/b$ 比1年生叶片低24.01%。断木和倒木的总叶绿素含量都表现为2年生叶的总叶绿素含量高于1年生叶的总叶绿素含量,而叶绿素 a/b 低于1年生叶片,即1年生叶片中叶绿素 a 含量相对较高,2年生叶片中叶绿素 b 含量相对较高,说明随着叶片内叶肉组织的不断发育,叶绿素 a 占总叶绿素含量的比例呈逐渐下降趋势。2年生叶片 LMA 高于1年生叶片,即其细胞壁组分和碳含量较高,同时2年生叶片的N含量高于1年生叶片,即其分配于光合器官中的N含量也较高,这些都有助于光合作用的进行。

同一叶龄,断木各部位的光合色素含量表现为中部>根部>顶部,中部1年生叶片显著高于根部和顶部,中部和根部的2年生叶片显著高于顶部 ($P<0.05$);倒木各部位的光合色素含量表现为根部>中部>顶部,各部位之间差异不显著 ($P>0.05$)。Green和Kruger(2001)报道,叶片在强光下会通过增加光合能力、降低光合色素含量等减少对光能的捕获。

本文中,断木顶部叶片接受的光照最强,因此其光合色素含量最低,而整株树木为了保证一定的光合效率,就增大树干中部萌枝叶片的光合色素含量,充分利用其叶片进行光合碳同化制造植物必需的有机物。倒木各部位基本处于同一高度,接受照强度相同,因此,其不同部位间光合色素差异不显著 ($P>0.05$)。

断木同一叶龄不同部位间 LMA 均表现为顶部>中部>根部,但差异不显著 ($P>0.05$)。倒木同一叶龄,不同部位间 LMA 均表现为根部>中部>顶部,但差异不显著 ($P>0.05$)。有研究报道 LMA 与叶片长期生长的光环境密切相关,并与林冠中光强呈正相关 (Grassi *et al.* 2001; Vincent 2001)。强光下植物为了避免吸收过量的光能引起光抑制,会减小对叶片生物量的投入,缩小叶面积,以减弱光在叶肉组织中传播 (Kitao *et al.* 2000)。本研究的断木接受的光照强度为顶部>中部>根部,因此其顶部 LMA 较高。 LMA 的大小是植物长期适应环境作用的结果,由于断木处于林分冠层的中下部分,倒木处于林分冠层的下部分,其 LMA 在树干不同部位处无显著差异。

由表3可知,同一叶龄,不同部位断木叶氮含量表现为顶部>中部>根部,但差异不显著 ($P>0.05$)。倒木叶氮含量表现为根部>中部>顶部,且根部显著高于中部和顶部 ($P<0.05$)。倒木根部1年生叶片氮含量分别是中部和顶部的1.19倍、1.20倍,倒木根部2年生叶片氮含量分别是中部和顶部的1.10倍、1.14倍。光合器官中的氮含量占整个叶片氮含

表3 断木和倒木不同叶龄叶片和部位间光合色素含量、比叶重和全氮含量的比较

Table 3 Comparison of chlorophyll contents, LMA and total N content in leaves of different ages at different positions for decapitated and uprooted trees

树木类型	叶龄 (a)	部位	总叶绿素 $Chl(a+b)$ ($mg \cdot g^{-1}$)	叶绿素 a/b $Chla/b$	类胡萝卜素 Car ($mg \cdot g^{-1}$)	比叶重 LMA ($g \cdot m^{-2}$)	全N含量 (%)
断木	1	顶	1.55±0.04 a*	4.47±0.13 a	0.41±0.00 a	87.26±12.9 a	1.46±0.14 a
		中	1.81±0.01 b	5.23±0.02 b	0.45±0.00 b	76.39±7.9 a	1.45±0.17 a
		根	1.71±0.16 a	4.54±0.11 a	0.43±0.03 a	75.59±9.3 a	1.31±0.17 a
	2	顶	2.49±0.04 a	4.32±0.23 a	0.56±0.01 a	98.09±13.1 a	1.55±0.25 a
		中	2.84±0.08 b	5.06±0.03 b	0.64±0.02 b	97.08±7.4 a	1.45±0.19 a
		根	2.64±0.07 a	4.58±0.04 a	0.60±0.02 a	92.95±11.9 a	1.39±0.20 a
倒木	1	顶	1.15±0.04 a	5.60±0.22 a	0.31±0.08 a	71.11±8.4 a	1.57±0.23 a
		中	1.25±0.48 a	5.86±0.78 a	0.33±0.10 a	71.52±4.3 a	1.58±0.19 a
		根	1.27±0.33 a	6.03±0.12 a	0.33±0.06 a	75.25±7.0 a	1.88±0.30 b
	2	顶	1.90±0.40 a	4.08±0.76 a	0.42±0.10 a	86.94±12.8 a	1.71±0.13 a
		中	2.27±0.17 a	5.92±0.18 a	0.53±0.03 a	92.33±9.1 a	1.77±0.12 a
		根	2.36±0.14 a	6.39±1.28 a	0.55±0.02 a	97.68±8.4 a	1.95±0.81 b

* 同叶龄、同受灾类型木荷的同参项目的相同字母表示差异不显著 ($P>0.05$)。数值为平均值±标准差。

量的 75% (Takashima *et al.*, 2004), 叶氮含量间接决定着叶片的光合能力 (Penuelas *et al.*, 1993), 本文中 2 年生叶片的光合能力强于 1 年生叶片。同一叶龄, 断木不同部位叶片的光合能力无显著差异 ($P>0.05$), 倒木根部叶片的光合能力显著高于中部和顶部 ($P<0.05$)。

3 讨论

3.1 断木和倒木不同叶龄叶片光合生理特性的比较

本文中 2 年生叶片的 F_v/F_m 、 F_v/F_0 、 F_v'/F_m' 比 1 年生叶片高, 这与段爱国等 (2008) 研究结果一致。霍宏和王传宽 (2007) 对红松的研究发现 2 年生叶片的 P_{max} 比 1 年生叶片低, 这是因为不同叶龄叶片光合能力的差异除与其生理特性有关外, 还和叶片所处光环境有关, 正常林木 1 年生叶片一般处于树冠外层或枝顶端, 可以接受充分光照, 而 2 年生叶片常处于树冠里层, 光照条件不好。而本研究中 2 年生叶片的 P_{max} 比 1 年生叶片高, 这是因为木荷断木和倒木皆处于林冠下层, 萌枝上 1 年生和 2 年生叶片接受光照强度基本相同, 因此叶片本身的生理特性是决定不同叶龄叶片光合能力大小的主要因素。有研究表明 LMA 和单位面积的光合能力呈正相关 (Grassi *et al.*, 2001; Vincent, 2001), 且光合色素含量高, 有利于叶片进行光合作用, 同样叶片中全氮含量高, 其分配于光合器官中的氮含量就高, 叶片的光合能力相应提高 (Penuelas *et al.*, 1993)。本实验中 2 年生叶片的 LMA 、 $Chl(a+b)$ 、 Car 、全氮含量都比 1 年生叶片高, 因此其光合能力高于 1 年生叶片。

3.2 断木和倒木不同着生部位叶片光合生理特性的比较

着生部位影响着叶片光合器官的形成及所处的外部环境, 进而影响叶片的光合作用 (何春霞等, 2010)。本文中 F_v/F_m 、 F_v/F_0 、 F_v'/F_m' 、 $Chl(a+b)$ 、 $Chla/b$ 和 Car 表现为断木的中部和倒木的根部最高, 其中断木不同部位叶绿素荧光参数差异不显著 ($P>0.05$), 叶绿素含量差异显著 ($P<0.05$)。 LMA 、全 N 含量与叶片生长量、营养元素相关, 都表现为断木顶部 > 中部 > 根部, 倒木根部 > 中部 > 顶部。Kauffman (1991) 发现, 亚马逊热带雨林植物受火灾干扰后, 树木根部的萌生能力大于中、顶部, 这是因为根部萌枝距离根系较近, 优先吸收营养物质和水分。本文中, 倒木根部萌枝生长状况较好, 也是由于这个原因。而断木的萌枝表现为顶部生长状况最

好, 这可能是因为断木顶部的光照条件优于中、根部, 树木有一种“顶端优势”, 在树干折断后会明显地表现出来, 因此, 断木顶部萌枝的光合能力最高。另外, 虽然断木和倒木都表现为中部萌枝数量最多, 但是断木顶部和倒木根部的萌枝基径显著大于其它部位, 有的甚至达到 18.76 mm。叶片光合作用的产物最终体现在萌枝生物量的生长上, 因此, 这也证明了断木顶部和倒木根部萌枝的光合能力较其它部位强。

3.3 断木和倒木叶片光合生理特性的比较

倒木萌枝的 P_n 、 WUE 高于断木。在天然次生林中, 由于自然干扰 (如风暴、雪压、冻雨等) 导致树木掘根、风倒、折干、断枝等形成林窗, 林窗引起林内环境的时空异质性, 最终会促进林分的更新, 淘汰受损林木 (熊小刚, 2002)。本文中倒木的萌枝生长较旺盛, 其 P_n 甚至高于断木, 而其应对强光的自我保护机制低于断木。可能是因为本研究时间为灾害发生 2 年后, 受损林木上方林窗没有完全郁闭, 倒木整个树干上所有萌枝都接受光照, 而断木只有顶部萌枝的光照条件较好。植物叶片 WUE 的高低取决于气孔控制的光合作用和蒸腾作用 2 个耦合过程, 低的 G_s 伴随着低的 T_r , 倒木的 G_s 显著低于断木 ($P<0.05$), 因此其 WUE 高于断木, 是高 P_n 和低 T_r 共同作用的结果。但是调查中发现, 有些木荷倒木为整片的倒伏, 被压在下面的倒木由于高温高湿环境的影响, 树干开始有腐烂现象, 而上面的倒木萌枝生长旺盛。这些主干有腐烂现象的倒木, 在林分自然恢复过程中会逐渐被淘汰。另外, 同一叶龄的断木 LCP 低于倒木 LSP 却高于倒木, 这表明断木有更宽的生态幅, 以适应 PAR 的变化, 即使林窗郁闭后, 断木的生长情况也不会受到很大影响。

1998 年北美地区冰雪灾害之后, 安大略省东部林木自然恢复的 2 年中, 死亡率在 1% ~ 2% (Hopkin *et al.*, 2003), 灾害发生 6 年后, 魁北克加蒂诺公园大部分优势种还是没有恢复到灾害前的林木生长水平。这是因为受损林木的营养物质大多运输给新萌枝, 提供给树干的营养物质很少, 因此, 灾害后 6 年内树干的直径没有太多增长, 而灾后受损林木的新萌枝生长对维持森林碳平衡有重要作用 (Pisarcic *et al.*, 2008)。叶片的光合作用是森林生态系统生产力形成的基础, Zhou 等 (2011b) 发现冰雪灾害后林分郁闭度降低, 活体碳储量流失严重。因此, 本文认为在林分自然恢复初期, 断木和倒木萌枝生长对暂时弥补林内活体碳储量损失有一定作用。

参考文献

- 段爱国, 保尔江, 张建燕, 等. 2008. 华山松不同叶龄、部位针叶绿素荧光参数的动态变化规律. 北京林业大学学报, **30**(5): 26-32.
- 何春霞, 李吉跃, 张燕香, 等. 2010. 5种绿化树种叶片比叶重, 光合色素含量和 $\delta^{13}\text{C}$ 的开度与方位差异. 植物生态学报, **34**(2): 134-143.
- 霍宏, 王传宽. 2007. 冠层部位和叶龄对红松光合蒸腾特性的影响. 应用生态学报, **18**(6): 1181-1186.
- 李晓, 冯伟, 曾晓春. 2006. 叶绿素荧光分析技术及应用进展. 西北植物学报, **26**(10): 2186-2196.
- 李得孝, 侯万伟, 员海燕. 2006. 玉米叶片叶绿素快速浸提方法研究. 西北农林科技大学学报, **34**(11): 65-67.
- 李丽芳, 吴晓每, 王立峰. 2007. 植物光合生理生态学研究进展. 山西师范大学学报(自然科学版), **21**(3): 71-75.
- 王荣, 郭志华. 2007. 木荷幼苗对常绿阔叶林不同光环境的光合响应. 林业科学研究, **20**(5): 688-693.
- 王良衍, 王希华. 2002. 浙江天童国家森林公园木荷演替更新特性的研究. 浙江林业科技, **22**(1): 14-17.
- 熊小刚, 熊高明, 谢宗强. 2002. 神农架地区常绿落叶阔叶混交林树种更新研究. 生态学报, **22**(11): 2001-2005.
- 徐雅雯, 吴可可, 朱丽蓉, 等. 2010. 中国南方雨雪冰冻灾害受损森林植被研究进展. 生态环境学报, **19**(6): 1485-1494.
- 张守仁. 1999. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. 植物学通报, **16**(4): 444-448.
- 张文标, 金则新, 柯世省, 等. 2006. 木荷光合特性日变化及其与环境因子相关性分析. 广西植物, **26**(5): 492-498.
- Bellingham PJ, Sparrow AD. 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos*, **89**: 409-416.
- Bond WJ, Midgley JJ. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: The persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**: 45-51.
- Brommit AG, Charbonneau N, Contreras TA, et al. 2004. Crown loss and subsequent branch sprouting of forest trees in response to a major ice storm. *Journal of the Torrey Botanical Society*, **131**: 169-176.
- Clemente AS, Rego FC, Correia OA. 2005. Growth, water relations and photosynthesis of seedlings and sprouts after fire. *Acta Oecologica*, **27**: 233-243.
- Fleck I, Hogan K, Llorens L, et al. 1998. Photosynthesis and photoprotection in *Quercus ilex* sprouts after fire. *Tree Physiology*, **18**: 607-614.
- Grassi G, Colom MR, Minotta G. 2001. Effects of nutrient supply on photosynthetic acclimation and photoinhibition of one-year-old foliage of *Picea abies*. *Physiologia Plantarum*, **111**: 245-254.
- Green DS, Kruger EL. 2001. Light-mediated constraints on leaf function correlate with leaf structure among deciduous and evergreen tree species. *Tree Physiology*, **21**: 1341-1346.
- Herrick JD, Thomas RB. 1999. Effects of CO_2 enrichment on the photosynthetic light response of sun and shade leaves of canopy sweetgum trees (*Liquidambar styraciflua*) in a forest ecosystem. *Tree Physiology*, **19**: 779-786.
- Hopkin A, Williams T, Sajan R, et al. 2003. Ice storm damage to eastern Ontario forests: 1998-2001. *Forestry Chronicle*, **79**: 47-53.
- Iwasa Y, Kubo T. 1997. Optimal size of storage for recovery after unpredictable disturbances. *Evolutionary Ecology*, **11**: 41-65.
- Kammesheidt L. 1998. The role of tree sprouts in the restoration of stand structure and species diversity in tropical moist forest after slash-and-burn agriculture in Eastern Paraguay. *Plant Ecology*, **139**: 155-165.
- Kauffman JB. 1991. Survival by sprouting following fire in tropical forests of the eastern Amazon. *Biotropica*, **23**: 219-224.
- Kitao M, Lei T, Koike T, et al. 2000. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. *Plant, Cell & Environment*, **23**: 81-89.
- Luoga EJ, Witkowski E, Balkwill K. 2004. Regeneration by coppicing (resprouting) of miombo (African savanna) trees in relation to land use. *Forest Ecology and Management*, **189**: 23-35.
- Ohkubo T, Tanimoto T, Peters R. 1996. Response of Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) sprouts to canopy gaps. *Plant Ecology*, **124**: 1-8.
- Page AL, Miller RH, Keeney DR. 1982. Methods of soil analysis (Part 2). Chemical and microbiological properties, 2nd ed. Madison: American Society of Agronomy.
- Pascarella JB, Aide TM, Serrano MI, et al. 2000. Land-use history and forest regeneration in the Cayey Mountains, Puerto Rico. *Ecosystems*, **3**: 217-228.
- Pausas JG, Carbó E, Neus Caturra R, et al. 1999. Post-fire regeneration patterns in the eastern Iberian Peninsula. *Acta Oecologica*, **20**: 499-508.
- Peña-Rojas K, Aranda X, Fleck I. 2004. Stomatal limitation to CO_2 assimilation and down-regulation of photosynthesis in *Quercus ilex* sprouts in response to slowly imposed drought. *Tree Physiology*, **24**: 813-822.
- Penuelas J, Biel C, Estiarte M. 1993. Changes in biomass, chlorophyll content and gas exchange of beans and peppers under nitrogen and water stress. *Photosynthetica*, **29**: 535-542.
- Pisarcic MFJ, King DJ, MacIntosh AJM, et al. 2008. Impact of the 1998 ice storm on the health and growth of sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) dominated forests in Gatineau Park, Quebec. *Journal of the Torrey Botanical Society*, **135**: 530-539.
- Takashima T, Hikosaka K, Hirose T. 2004. Photosynthesis or persistence: Nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. *Plant, Cell & Environment*, **27**: 1047-1054.
- Vincent G. 2001. Leaf photosynthetic capacity and nitrogen content adjustment to canopy openness in tropical forest tree seedlings. *Journal of Tropical Ecology*, **17**: 495-509.
- Wellburn AR. 1994. The spectral determination of chlorophyll a and chlorophyll b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology*, **144**: 307-313.
- Zhou B, Gu L, Ding Y, et al. 2011a. The Great 2008 Chinese ice storm: Its socioeconomic-ecological impact and sustainability lessons learned. *Bulletin of the American Meteorological Society*, **92**: 47-60.
- Zhou B, Li Z, Wang X, et al. 2011b. Impact of the 2008 ice storm on moso bamboo plantations in southeast China. *Journal of Geophysical Research*, **116**: G00H06.

作者简介 李晓靖,女,1986年生,硕士研究生。主要从事植物生理生态学研究。E-mail: lixiaojing1003@163.com
责任编辑 李凤芹