

不同光照梯度的遮荫处理对绒毛番龙眼 幼苗生长的影响

闫兴富^{1,2}, 曹敏^{1*}

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223; 2. 北方民族大学生命科学与工程学院, 银川 750021)

摘要: 在不同光照梯度, 即 100% 自然全光照(natural sunlight, NS)、37.3% NS、15.5% NS、4.2% NS、1.6% NS 和 0.6% NS 的人工遮荫条件下, 研究了西双版纳季节雨林冠层树种绒毛番龙眼(*Pometia tomentosa*)幼苗的早期生长和定居后的生长特点。结果表明, 光照是影响幼苗生长的重要环境因子。生长早期的幼苗基径和复叶数随遮荫程度的增加而降低; 主根长、根冠比、总干重和单株叶面积均以 37.3% NS 处理最大; 比叶面积随遮荫程度的增加而增大, 而相对生长率则降低; 幼苗株高在 0.6% NS 下增长最快, 表明种子中贮藏的营养物质对幼苗的早期生长可能具有重要作用。37.3% NS 处理对定居后绒毛番龙眼幼苗的生长最有利, 幼苗的株高、基径、复叶数、叶轴长、复叶最多小叶数、单株叶面积、相对生长率和净同化率均在 37.3% NS 处理下获得最大增长; 幼苗总干重随光照强度的减弱而降低; 比叶面积在 15.5% NS 处理时最大。幼苗比叶面积和根冠比在生长过程中的波动可能是光照和土壤水分共同作用的结果。

关键词: 光照梯度; 遮荫处理; 绒毛番龙眼; 幼苗生长; 西双版纳季节雨林

中图分类号: Q945.3

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2007)06-0465-08

Effects of Shading Treatments on the Growth of *Pometia tomentosa* Seedlings

YAN Xing-fu^{1,2}, CAO Min^{1*}

(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China;

2. College of Life Science and Engineering, Northern University for Nationalities, Yinchuan 750021, China)

Abstract: *Pometia tomentosa* is a dominant uppermost canopy tree species of vallyland forest in Xishuangbanna tropical seasonal rainforest, China. Under different light intensities such as 100% natural sunlight (NS), 37.3% NS, 15.5%NS, 4.2% NS, 1.6% NS, 0.6% NS in shade house, growth characteristics were studied in early development stage and established seedlings. Light was an important environmental factor for the growth of *P. tomentosa* seedlings. During the early growth stage of seedlings, basal stem diameter and paripinnate number were decreased with the increasing of shade, taproot length, root : shoot ratio, total dry weight and leaf area per seedling were maximal under 37.3% NS, specific leaf area (SLA) was increased with the increasing of shade, but the relative growth rate was declined. Seedlings grew fastest under 0.6% NS, suggesting that nutrients stored in seeds played an important role at the early growth stage. The treatment of 37.3% NS was best for established seedlings in seedling height, basal stem diameter, paripinnate number, rachis length, the maximum sub-leaflet number of individual paripinnate, leaf area per seedling, relative growth rate and net assimilation rate. Light intensity was positively correlated to total dry weight, and negatively to specific leaf area. The maximum of SLA was observed

收稿日期: 2007-01-26 接受日期: 2007-05-08

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目(2003CB415100)资助

* 通讯作者 Corresponding author

under 15.5% NS. The fluctuations of SLA and root : shoot ratio in developmental established seedlings may be responsible for light intensity and soil moisture.

Key words: Light gradient; Shading treatment; *Pometia tomentosa*; Seedling growth; Xishuangbanna seasonal rainforest

从种子萌发到幼苗定居是植物生活史中最为敏感的阶段^[1], 幼苗的早期生长速率强烈影响甚至决定幼苗能否成功定居。大量研究证明, 林窗中较强的光照有利于幼苗的生长^[2-4], 人工模拟光照环境的研究也证明, 中等程度的人工遮荫有利于幼苗生长^[5], 但也有不同的研究报道^[6]。耐荫植物的幼苗在荫蔽环境中具有多种适应性变化, 如具有较大的叶生物量比(leaf mass ratio, LMR)和较高的比叶面积(specific leaf area, SLA)等。植物的生物量在地上和地下部分之间的分配能够反映植物生长过程中资源的分配状况, 地上部分生物量分配比例的增加是植物适应弱光环境采取的普遍策略。弱光下幼苗 LMR 和 SLA 的增大提高了植物分配于地上部分的生物量, 增强了幼苗对弱光环境的适应能力, 有利于幼苗的存活和生长。由于植物地上和地下部分获取资源能力的相互限制^[7], 生物量的分配能在地上部分和地下部分之间进行权衡(“trade-off”), 以保证其最大限度地生长。光照是引起植物 SLA 变化的主要因素^[8], SLA 的增大可增加幼苗对荫蔽环境的适应能力, 但弱光下较高的 SLA 降低了幼苗的干旱耐性, 因而有报道称水分胁迫可能是影响 SLA 的重要环境因子^[9]。

绒毛番龙眼是西双版纳热带季节雨林高大的上层优势树种之一, 被列为渐危树种, 属国家三级保护植物。绒毛番龙眼、千果榄仁(*Terminalia myriocarpa*)群落集中分布于海拔 800 m 以下的沟谷两侧, 局部地段可沿沟谷延伸至海拔 1 000 m 左右, 在沟谷中呈间断性、曲折走廊状分布^[10]。对该群落的树种组成和树种多样性、种群配置、种群结构动态与稳定性、土壤种子库和群落学方面已开展了大量研究工作^[11-16], 有关光照对绒毛番龙眼幼苗生长影响方面的研究主要集中在短期内幼苗生长对光照的反应方面^[17-19]。本研究在不同光照梯度的人工遮荫条件下, 对绒毛番龙眼幼苗的早期生长和定居后的生长持续进行了两个生长季节的观测, 研究了幼苗生长对不同光照强度的反应, 以期探讨这一热带雨林珍稀树种的濒危机制, 为该物种的保护和次生林的恢复工作提供幼苗生态学方面的科学依据。

1 材料和方法

1.1 种子的采集、处理与遮荫棚的搭建

绒毛番龙眼种子采自西双版纳州勐仑自然保护区小腊公路 55 km 处的原生林内。用高枝剪剪下成熟果实(果皮变黑)的枝条, 摘取大小均匀无病虫害的果实带回西双版纳热带植物园, 人工剥去果皮后堆积过夜, 第二天将带有果肉的种子与湿沙混匀, 手工搓去果肉, 清水冲洗干净后置于滤纸上在遮荫环境下晾干种子表面的水分。遮荫棚用黑色尼龙网眼布搭建, 6 个光照梯度(裸地、1 层、2 层、3 层、4 层和 5 层遮荫网遮荫) 的光照分别是 100% 自然全光照(natural sunlight, NS)、37.3% NS、15.5% NS、4.2% NS、1.6% NS 和 0.6% NS。

1.2 遮荫幼苗的早期生长

2004 年 8 月 29 日, 在 6 个光照梯度的遮荫棚内, 分别播种大小一致的种子 30 颗(种子表面水分晾干后立即播种), 播种时将种子侧放于土壤表面, 不覆土, 轻压种子使其充分接触土壤以利吸收水分。幼苗第一复叶的叶轴伸长至 2 cm 左右时(约播种后 13-14 d), 每一处理收获幼苗 10 株, 测定初始生长量, 生长 8 周后收获全部幼苗, 带回实验室清洗干净, 用滤纸吸干表面水分后测定幼苗株高(seedling height, SH)、基径(basal stem diameter, BSD)、复叶数(paripinnate leaf number, PN)、主根长(taproot length, TRL)、单株叶面积(leaf area per seedling, LAPS); 测定后将幼苗分根、茎(含叶柄)和叶片, 在 85℃ 烘箱中烘干 48 h 后分别称重, 计算幼苗总干重(total dry weight, TDW)、根冠比(root : shoot ratio, RSR)、SLA 和相对生长率(relative growth rate, RGR)。计算公式^[20-21]如下:

$$(1) RSR = \text{根干重} / \text{茎叶干重};$$

$$(2) SLA = \text{叶面积} / \text{叶片干重};$$

$$(3) RGR = (\ln W_2 - \ln W_1) / (T_2 - T_1)$$

式中 W_2 、 W_1 , T_2 、 T_1 分别为实验终止和开始时幼苗的总干重(g)和时间(d)。

1.3 幼苗定居后的遮荫生长

因幼苗数量的限制,只设置 4 个梯度的光照处理 (100% NS、37.3% NS、15.5% NS、4.2% NS), 在 2004 年 8 月 29 日将种子播于 15.5% NS 的遮荫棚内, 播种方法同上, 待种子萌发形成幼苗后选择大小一致的各约 50 株按 20 cm×20 cm 的株行距移栽于各光照处理的遮荫棚中。从 2004 年 11 月 20 日开始, 在每一光照处理用永久塑料标签编号挂牌幼苗各 20 株, 测定其株高、基径、复叶数、最大叶轴长 (maximal length of rachis, MLR)、复叶最多小叶数 (maximal sub-sessile leaflet number of individual paripinnate leaf, MSNIP)、单株叶面积等生长参数, 以后每 2 个月重复测定一次, 同时从每一光照处理收获幼苗 6-10 株进行生物量测定, 2005 年 10 月底结束实验。生长参数的测定和计算方法同上。最后一次观测时计算幼苗的相对生长率和净同化率 (net assimilation rate, NAR)。

$$NAR = (W_2 - W_1) \times (\ln A_2 - \ln A_1) / (T_2 - T_1) \times (A_2 - A_1)$$

式中 $W_2, W_1, A_2, A_1, T_2, T_1$ 分别为实验结束和开

始时幼苗的总干重 (g)、单株叶面积 (cm²) 和时间 (d)^[21]。

1.4 实验数据的统计分析

全部幼苗生长数据均在 SPSS12.0 中用单因子方差分析 (One-Way ANOVA) 进行各处理间的差异性分析。

2 结果和分析

2.1 人工遮荫对绒毛番龙眼幼苗早期生长的影响

绒毛番龙眼幼苗株高在 0.6% NS 处理下最大 (33.8 cm), 显著高于所有光照处理 ($P < 0.01$, 图 1a); 基径在 37.3% NS 处理最大 (3.99 mm), 显著高于其他所有遮荫处理 ($P < 0.01$, 图 1b); 复叶数随遮荫程度的增大逐渐减少, 以 0.6% NS 处理最小, 显著低于 100% NS ($P < 0.01$) 和其它所有遮荫处理 (图 1c); 幼苗主根长、根冠比、总干重和单株叶面积均以 37.3% NS 处理最大, 在 1.6% NS (主根长、总干重和单株叶面积) 或 0.6% NS 处理 (根冠比) 最小 (图 1d, e,

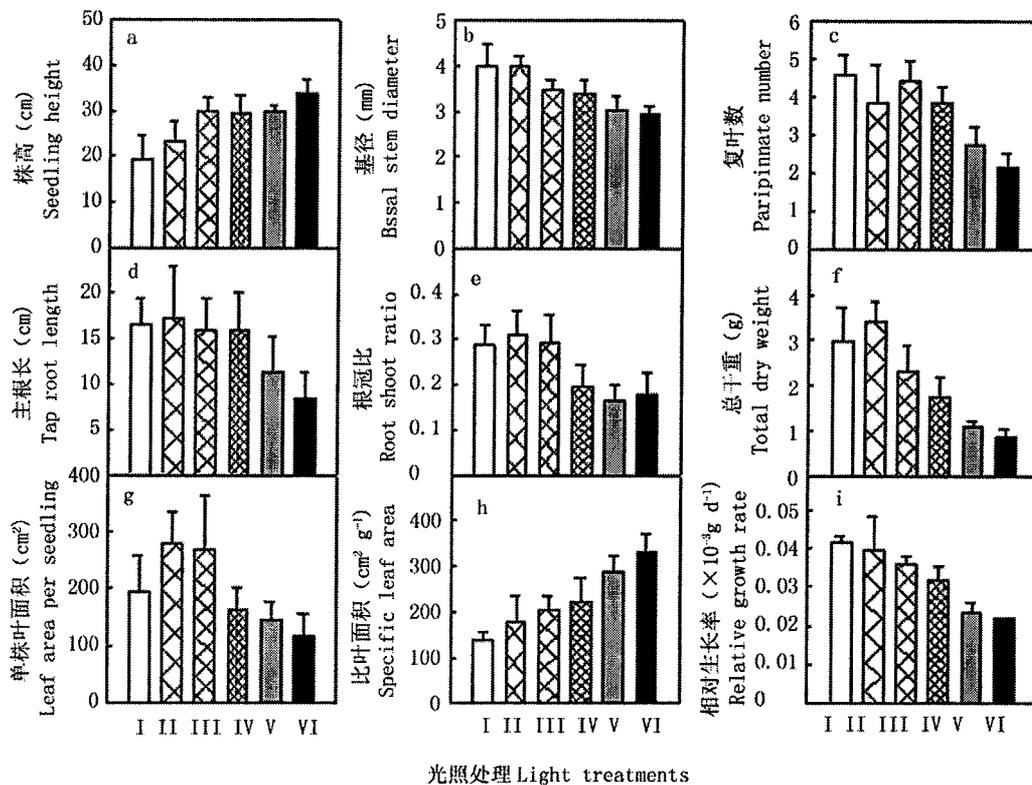


图 1 不同光照梯度的遮荫处理对绒毛番龙眼幼苗早期生长的影响

Fig. 1 Effects of light gradients in shade house on the early growth of *P. tomentosa* seedlings
自然全光照 Natural sunlight: I. 100%; II. 37.3%; III. 15.5%; IV. 4.2%; V. 1.6%; VI. 0.6%.

f, g); 幼苗 SLA 随着遮荫程度的增加而增大, 100% NS 处理的最小 ($136.7 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$) 显著低于除 37.3% NS 处理外的其它所有遮荫处理 ($P < 0.01$), 而且 4.2% NS、1.6% NS 和 0.6% NS 处理间均差异显著 (图 1h); 幼苗相对生长率随遮荫程度的增加而降低, 100% NS 处理显著高于除 37.3% NS 处理外的所有遮荫处理 (图 1i)。

2.2 人工遮荫对定居后的绒毛番龙眼幼苗生长的影响

幼苗株高在 37.3% NS 处理下生长最快, 在 4.2% NS 处理下生长最慢, 实验结束时 37.3% NS 处理的株高显著高于其它光照处理 ($P < 0.01$); 从 2004 年 10 月到次年 4 月, 幼苗基径一直以 100% NS 处理最大, 而且显著高于其它 3 个遮荫处理 ($P < 0.01$), 实验结束时在 100% NS 和 37.3% NS 处理的幼苗基径均显著高于 15.5% NS 和 4.2% NS 处理; 复叶数在 37.3% NS 处理最多, 显著高于 4.2% NS 处理 ($P < 0.05$); 最大叶轴长和复叶最多小叶数在

实验结束时均以 37.3% NS 处理最大, 4.2% NS 处理最小 (表 1)。实验结束时, 幼苗总干重随光照强度的减弱而降低, 各处理间均差异显著 ($P < 0.05$); 根冠比在 100% NS 处理持续增大, 但在 2005 年 4 月各遮荫处理均有所降低, 实验结束时随遮荫程度的增加而降低, 在 100% NS 处理显著高于其它遮荫处理 ($P < 0.01$); 单株叶面积随遮荫程度的增加而降低, 100% NS 和 4.2% NS 处理的先降低后增加, 实验结束时以 37.3% NS 处理最大 ($10\ 356.7 \text{ cm}^2$), 显著高于其它光照处理 ($P < 0.01$); SLA 最初在 4.2% NS 处理最大, 显著高于 100% NS ($P < 0.01$) 和其它两个遮荫处理 ($P < 0.05, 0.01$), 实验结束时以 15.5% NS 处理的最高, 而且显著高于 100% NS 和 37.3% NS 处理 ($P < 0.05$) (表 1)。

幼苗相对生长率在 37.3% NS 处理最大 ($12.2 \times 10^{-3} \text{ g d}^{-1}$), 显著高于 100% NS 处理 ($P < 0.01$), 尽管 100% NS 与 15.5% NS 处理间无显著差异, 但二者均显著高于 4.2% NS 处理 ($P < 0.01$, 图 2a)。幼苗净同

表 1 不同梯度的遮荫处理对定居后的绒毛番龙眼幼苗生长影响
Table 1 Effects of shading treatments on the growth of established *P. tomentosa* seedlings

处理 Treatment	2004				2005			
	Oct.	Dec.	Feb.	Apr.	Jun.	Aug.	Oct.	
株高 SH (cm)	I	23.06 ± 0.61a	32.44 ± 1.45a	43.45 ± 4.45a	68.14 ± 8.78a	90.04 ± 19.40a	94.68 ± 18.43a	97.40 ± 15.53a
	II	19.37 ± 1.17bc	27.92 ± 2.20b	43.51 ± 2.16a	75.59 ± 4.32a	120.12 ± 8.02b	146.24 ± 9.86b	164.31 ± 11.28b
	III	18.8 ± 0.67c	22.08 ± 0.35c	29.81 ± 1.03b	52.31 ± 5.07b	72.45 ± 6.22a	88.49 ± 10.59a	107.27 ± 13.45a
	IV	21.14 ± 0.48b	21.67 ± 0.62cd	24.83 ± 1.67c	31.07 ± 3.22c	39.37 ± 4.31c	45.42 ± 1.86c	55.33 ± 0c
基径 BSD (mm)	I	3.9 ± 0.15a	5.21 ± 0.13a	7.1 ± 0.09a	9.04 ± 0.33a	12.12 ± 1.19a	14.33 ± 1.86a	15.18 ± 0.80a
	II	3.34 ± 3.34b	4.31 ± 0.25b	5.99 ± 0.32b	8.33 ± 0.30b	11.96 ± 0.68a	15.06 ± 1.29a	17.5 ± 1.85a
	III	2.8 ± 0.08c	3.7 ± 0.24c	4.68 ± 0.31c	5.61 ± 0.45c	6.96 ± 0.57b	9.09 ± 0.97b	10.45 ± 1.44b
	IV	2.66 ± 0.22cd	3.07 ± 0.12d	3.48 ± 0.18d	3.58 ± 0.15d	4.20 ± 0.20c	5.15 ± 0.19c	5.68 ± 0.59c
复叶数 PR	I	4.25 ± 0.10a	7.00 ± 0.13a	9.98 ± 0.49a	12.84 ± 1.04a	14.64 ± 2.21a	14.36 ± 1.31a	14.38 ± 1.07a
	II	3.86 ± 0.46ab	6.39 ± 0.61b	9.71 ± 0.38a	13.05 ± 0.62a	15.39 ± 0.51a	17.03 ± 1.29a	18.25 ± 2.73ab
	III	3.56 ± 0.25bc	4.53 ± 0.36c	6.77 ± 0.68b	9.72 ± 1.33b	12.54 ± 1.42b	14.43 ± 1.48b	14.59 ± 2.10ab
	IV	2.87 ± 0.07c	3.37 ± 0.11d	4.73 ± 0.18c	6.34 ± 0.43c	8.99 ± 0.70c	10.10 ± 0.85c	12.14 ± 1.18b
最大叶 轴长 MLR (cm)	I	9.4 ± 0.21a	12.9 ± 0.32a	14.9 ± 0.78a	20.91 ± 2.53a	27.18 ± 3.78a	29.10 ± 3.05a	29.23 ± 2.19a
	II	9.83 ± 1.38a	12.97 ± 1.23a	18.44 ± 0.68a	25.49 ± 0.31a	34.78 ± 2.98a	40.39 ± 3.91b	48.55 ± 6.71b
	III	8.63 ± 0.40a	10.39 ± 0.07b	15.05 ± 0.32b	20.82 ± 1.26b	26.75 ± 1.86b	32.31 ± 3.89a	36.83 ± 2.62c
	IV	5.93 ± 0.24b	6.71 ± 0.74c	9.89 ± 1.47c	12.58 ± 0.96c	16.00 ± 1.68c	18.81 ± 1.24c	21.8 ± 1.70d
复叶最 多小叶 数 MSNIP	I	10.63 ± 0.60a	13.54 ± 0.34a	14.39 ± 0.73a	16.44 ± 0.95a	18.64 ± 0.63a	19.27 ± 0.63a	19.67 ± 0.71a
	II	10.58 ± 1.24a	13.41 ± 0.47a	14.48 ± 0.33a	16.67 ± 0.11a	19.58 ± 0.68a	21.1 ± 0.85b	21.72 ± 1.11b
	III	10.72 ± 0.49a	12.44 ± 0.39b	13.52 ± 0.28b	14.58 ± 0.94b	16.6 ± 0.85b	17.87 ± 1.22a	18.76 ± 0.40c
	IV	8.78 ± 0.18b	9.89 ± 0.38c	12.21 ± 0.24c	12.65 ± 0.24c	14.29 ± 0.37c	14.64 ± 0.66c	15.00 ± 0.50d
总干重 TDW (g)	I	2.18 ± 0.26a	8.24 ± 4.95a	9.45 ± 4.88a	15.28 ± 8.16a	37.03 ± 21.06ab	90.80 ± 48.64ab	83.18 ± 11.85a
	II	1.65 ± 0.04b	5.29 ± 2.81a	5.49 ± 3.51ab	17.19 ± 12.99ab	31.16 ± 5.14b	117.71 ± 51.99b	158.00 ± 39.30b
	III	1.02 ± 0.10c	2.01 ± 0.62a	2.61 ± 1.05ab	5.15 ± 2.11ab	12.51 ± 5.72ac	32.56 ± 2.21ac	44.46 ± 19.87c
	IV	0.83 ± 0.02d	1.13 ± 0.16a	1.19 ± 0.30b	1.78 ± 0.35b	2.76 ± 0.67d	4.72 ± 0.30d	9.30 ± 2.16d

续表 1 (Continued)

处理 Treatment	2004				2005			
	Oct.	Dec.	Feb.	Apr.	Jun.	Aug.	Oct.	
根冠比 RSR	I	0.20 ± 0.01a	0.28 ± 0.05a	0.32 ± 0.07a	0.51 ± 0.09a	0.32 ± 0.09a	0.28 ± 0.04a	0.31 ± 0.05a
	II	0.24 ± 0.03a	0.28 ± 0.10a	0.36 ± 0.13a	0.26 ± 0.13ab	0.34 ± 0.22ab	0.20 ± 0.02b	0.19 ± 0.02bd
	III	0.23 ± 0.02a	0.27 ± 0.11a	0.26 ± 0.10a	0.19 ± 0.06b	0.16 ± 0.01b	0.15 ± 0.01c	0.16 ± 0.01c
	IV	0.24 ± 0.03a	0.25 ± 0.07a	0.30 ± 0.05a	0.18 ± 0.03b	0.15 ± 0.02b	0.16 ± 0.003cd	0.15 ± 0.02cd
单株叶 面积 LAPS (cm ²)	I	—	—	915.27 ± 105.83a	872.64 ± 120.82a	—	—	4602.7 ± 1245.36a
	II	—	—	891.16 ± 126.75a	1384.18 ± 142.09b	—	—	10356.71 ± 4076.08b
	III	—	—	428.12 ± 52.30a	772.46 ± 122.40a	—	—	5183.96 ± 1406.29a
	IV	—	—	204.77 ± 39.42b	188.19 ± 24.17c	—	—	1564.31 ± 212.26c
比叶 面积 SLA	I	284.28 ± 5.19a	—	147.79 ± 5.40a	—	—	—	195.25 ± 64.05a
	II	322.71 ± 48.92ab	—	153.57 ± 16.54a	—	—	—	214.32 ± 17.57a
	III	318.06 ± 12.85b	—	183.60 ± 5.49b	—	—	—	407.40 ± 79.23b
	IV	419.25 ± 13.17c	—	225.50 ± 7.47c	—	—	—	346.37 ± 18.29b

同一生长参数后不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$). Data followed by different letters within the same growth parameter are significant difference at $P < 0.05$ level. I. 100% NS; II. 37.3% NS; III. 15.5% NS; IV. 4.2% NS.

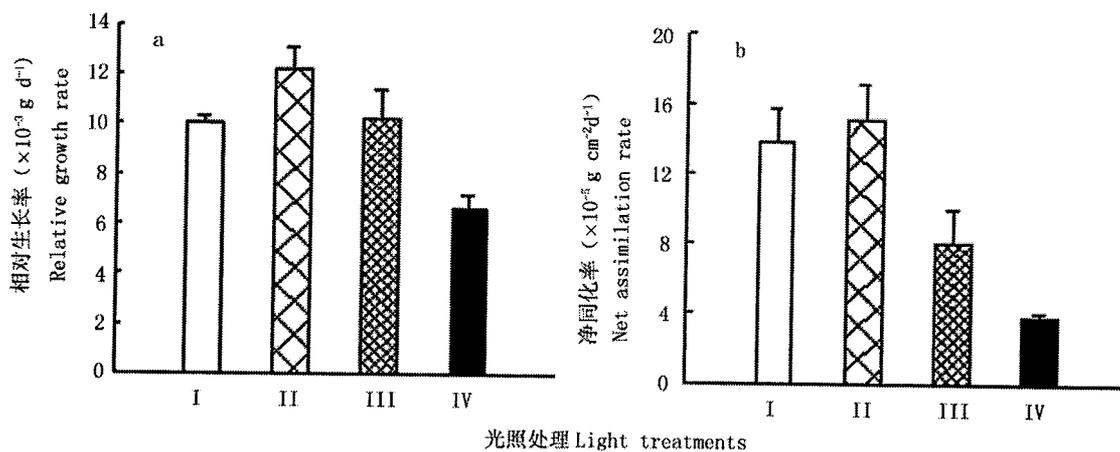


图 2 定居后的绒毛番龙眼幼苗在不同光照梯度遮荫处理下的相对生长率(a)和净同化率(b)

Fig. 2 Relative growth rate (a) and net assimilation rate (b) in established *P. tomentosa* seedlings treated with different light gradients in shade houses

自然全光照 Natural sunlight: I. 100%; II. 37.3%; III. 15.5%; IV. 4.2%.

化率也以 37.3% NS 处理最大($15.0 \times 10^{-3} \text{ g cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$), 与 100% NS 处理差异不显著, 但二者均显著高于 15.5% NS ($P < 0.05$)和 4.2% NS 处理($P < 0.01$, 图 2b)。

3 讨论

幼苗形成是森林更新过程中的重要限制因子, 而且在成年植株空间分布中具有决定性作用。在早期生长阶段, 绒毛番龙眼幼苗株高在 0.6% NS 处理下生长最快, 说明在绒毛番龙眼幼苗生长早期, 光

照对高生长具有抑制作用, 这可能与幼苗在最初的生长阶段光合机构没有完全发育有关, 而且这一阶段的幼苗生长在一定程度上依赖于种子中营养物质的供应。随着幼苗个体的长大逐渐表现出喜光的特点, 以 37.3% NS 处理生长最快, Veenendaal 等^[22]报道, 15% 的西非树种的幼苗相对生长率在 16%–27% NS 的环境中最高, 高于这一光照强度相对生长率就降低。绒毛番龙眼幼苗在早期生长过程中, 37.3% NS 处理有利于生长, 这一结果与 Ashton^[23]、Ashton 和 Berlyn^[24]以 *Shorea* spp. 幼苗为材料得到的

结论一致,而且反映了在强光下幼苗生长的抑制现象^[17-19]。幼苗定居后的生长与早期阶段的生长表现出基本一致的生长模式,试验结束时株高、基径、复叶数、单株叶面积、总干重等生长参数均以 37.3% NS 处理最大,这与其它野外研究工作^[25]的结论一致,人工模拟林窗光照环境的幼苗生长研究也有类似报道^[9]。强光下生长的植物在根系生长方面的投资更大,以满足高光饱和点、净同化率^[22]和快速叶片更新^[9]带来的较高水分蒸腾损失,在荫蔽环境中生长的植物分配相对较多的生物量到叶片而根冠比较低。早期生长阶段的绒毛番龙眼幼苗根冠比随光照的增强而增大,但最大值不是在 100% NS 处理,而是在 37.3% NS 处理,最小值也不是在 0.6% NS 处理,而是在 1.6% NS 处理,表明幼苗依赖于种子中的营养物质完成最初的生长后在荫蔽环境中叶片很少生长,而且幼苗根冠比在生长的早期阶段即受土壤水分供应状况的影响。定居后幼苗的根冠比始终以 100% NS 处理最大,而且随遮荫程度的增大而降低,根冠比在幼苗生长期间的波动可能是光照与短期干旱引起的水分胁迫共同作用的结果。

幼苗形态学方面的生长调节可提高其在遮荫环境中的光截获量,表现为 SLA 随光照的减弱而增大^[26],SLA 的变化可能是植物维持最优捕获光能的一种自我平衡机制,因为在同样的干物质下具有更大的叶面积可以补偿光合有效辐射的降低。热带森林林下树种对相对较小的光照变化可以做出积极的反应而引起植物碳同化和生长的较大变化,生长早期的绒毛番龙眼幼苗的 SLA 对光照强度的变化非常敏感,随遮荫程度的增加而增大,以 0.6% NS 处理最大,而且在 4.2% NS、1.6% NS 和 0.6% NS 处理间的差异均达到显著水平。在幼苗定居后的生长过程中,SLA 仍随光照强度的减弱而增大,但实验结束时并不是以深度遮荫的 4.2% NS 处理最大,因为幼苗在深度荫蔽环境中可能很少产生新的幼嫩叶片,在较强光照的 15.5% NS 处理产生了大量幼嫩叶片而增大了 SLA。幼苗 SLA 的季节性波动表明,旱季的水分胁迫可能也是影响 SLA 的重要环境因子,尽管在实验过程中定期浇水,但季节性干旱也可能给幼苗带来短期的水分胁迫,从总的研究结果看,光照仍是影响幼苗 SLA 的主要环境因素^[9]。

植物的相对生长率由两部分组成:生理学相对生长率(即 NAR 的不同)和形态学相对生长率(即叶

面积比率 leaf area ratio)。形态学相对生长率通常随光照的增强而降低,而生理学相对生长率则随光照的增强而增大^[27]。本研究中绒毛番龙眼幼苗的相对生长率在早期生长阶段没有表现出强光抑制现象,随光照的减弱依次降低,可能因为绒毛番龙眼的种子较大,种子内贮藏的大量营养能够满足幼苗生长的需要。定居后幼苗的相对生长率在 100% NS 下并不高,而是以 37.3% NS 处理最大;同样,幼苗净同化率也在 37.3% NS 处理最大,这一结果表明,强光对定居后的绒毛番龙眼幼苗的生长具有抑制作用^[17-19],因为植物在较高的光照负担下必然要求分配较多的干物质到根系以增加吸水来补偿水分蒸腾的损失,而分配到叶片的干物质量就很少,从而引起光合产物积累和相对生长率降低。对大多数树种来说,相对生长率在中等光照强度达到最大值,高于这一光照强度相对生长率就降低,净同化率的降低可由 SLA 的增大而补偿,因而幼苗在中等强度光照下具有更高的相对生长率。对绒毛番龙眼幼苗来说,尽管其 SLA 在 37.3% NS 处理很低,但其相对生长率和总干重仍然很高。

两个生长阶段的研究结果都表明,光是影响植物生长的重要环境因子,在一定光照强度范围内,幼苗生长都随光照的增强逐渐加快,而且随着个体的长大对光照变化的反应越来越敏感。Ter Steege 等^[26]也报道,生长于强光下的幼苗积累较多的生物量,而且具有较多的分枝、叶片和较大的叶面积。但对绒毛番龙眼幼苗来说,不论是幼苗的早期生长阶段,还是定居后的生长,都表现出强光抑制生长的现象,而在定居后的生长阶段强光对幼苗的生长抑制更为明显,这与相关研究的结论一致^[17-19]。

幼苗 SLA 和根冠比等生长参数的季节性变化反映了光照和水分对幼苗生长的共同影响,因为水分胁迫明显地限制幼苗的生长^[28]。一般认为,水分亏缺对植物生长的影响是光合作用降低、叶面积和光合产物分配格局改变等综合作用的结果^[29],Lambers 和 Poorter^[30]认为,植物主要通过降低 SLA 来处理光合产物在叶片中的分配和防御干旱带来的叶片损伤之间的关系,而且植物可通过改变生物量在不同器官之间的分配和提高净同化效率以抵抗水分胁迫,例如,韦莉莉等^[31]报道,水分胁迫对地上部分的限制大于地下部分,促使光合产物向地下部分运输,因而改变了幼苗光合产物的分配格局,使地下

部分的分配比例增加。干旱季节幼苗 SLA 的降低可以有效地降低植株蒸腾耗水, 而且植物通过改变生物量在不同器官之间的分配可提高净同化效率和抵抗水分胁迫^[11], 因为生物量分配向根的转移可以保证根系充分地营养和水分接近, 以提高单位叶面积的光合作用能力^[30]。

参考文献

- [1] Zhou X Y(周先叶), Li M G(李鸣光), Wang B S(王伯荪). Age and height structures of *Cryptocarya concinna* seedlings in Heishiding forest [J]. *J Trop Subtrop Bot(热带亚热带植物学报)*, 1997, 5(1): 39-44.(in Chinese)
- [2] Guo K(郭柯). Seedling establishment of *Fagus engleriana*, a dominant in mountain deciduous forests [J]. *J Appl Ecol(应用生态学报)*, 2003, 14(2):161-164.(in Chinese)
- [3] Liu Q(刘庆). The effects of gap size and within gap position on the survival and growth of naturally regenerated *Abies georgei* seedlings [J]. *Acta Phytoecol Sin(植物生态学报)*, 2004, 28(2): 204-209.(in Chinese)
- [4] Xiang Y C(向言词), Peng S L(彭少麟), Zhou H C(周厚诚), et al. The influences of gaps in different forest communities on the growth of seedlings of three transplanted tree species in Nan'ao Island, Guangdong [J]. *Acta Phytoecol Sin(植物生态学报)*, 2002, 26(2):260-264.(in Chinese)
- [5] Bongers F P E, Popma J. Leaf dynamics of seedlings of rain forest species in relation to canopy gaps [J]. *Oecologia*, 1990, 82:122-127.
- [6] Zhang Y B(张远彬), Wang K Y(王开运), Xian J R(鲜骏仁). Microenvironment of forest gaps and its effects on the growth of naturally regenerated seedlings of different ages in subalpine *Abies faxoniana* forest [J]. *Acta Phytoecol Sin(植物生态学报)*, 2006, 30(6):941-946.(in Chinese)
- [7] Sheng H Y(盛海燕), Li W C(李伟成), Chang J(常杰). Comparison of plasticity of seedling growth of two Umbellaceae species in response to light intensity [J]. *Acta Ecol Sin(生态学报)*, 2006, 26(6):1854-1861.
- [8] Niinemets Ü, Tenhunen J D. An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance [J]. *Tree Physiol*, 1997, 18:681-696.
- [9] Waring R H. Responses of evergreen trees to multiple stresses [C]// Mooney H A, Winner W E, Pell E J. Responses of Plants to Multiple Stresses. New York: Academic Press Inc, 1991:371-390.
- [10] Ou X K(欧晓昆). A phytosociological study on the *Pometia tomentosa* community in Mengyang Biosphere Reserve of Xishuangbanna [J]. *Acta Bot Yunnan(云南植物研究)*, 1997, (Suppl. IX):58-69.(in Chinese)
- [11] Cao M, Tang Y, Sheng C Y, et al. Viable seeds buried in the tropical forests soils of Xishuangbanna, Southwest China [J]. *Seed Sci Res*, 2000, 10:255-264.
- [12] Cao M, Zhang J H, Feng Z L, et al. Tree species composition of seasonal rain forest in Xishuangbanna, Southwest China [J]. *Trop Ecol*, 1996, 37:183-192.
- [13] Cao M, Zhang J H. Tree species diversity of tropical forest vegetation in Xishuangbanna, Southwest China [J]. *Biodiv Evol*, 1997, 6:995-1006.
- [14] Dang C L(党承林), Wang B R(王宝荣). The relationship between tree population dynamics and stability in Mengyang Biosphere Reserve of Xishuangbanna [J]. *Acta Bot Yunnan(云南植物研究)*, 1997, (Suppl. IX):77-82.(in Chinese)
- [15] Ou X K(欧晓昆). A component-structural study on the *Pometia tomentosa* community in Mengyang Biosphere Reserve of Xishuangbanna [J]. *Acta Bot Yunnan(云南植物研究)*, 1997, (Suppl. IX):108-117.(in Chinese)
- [16] Su W H(苏文华). A preliminary study on the dynamics of *Pometia tomentosa* population in the tropical seasonal rain forest of Xishuangbanna [J]. *Acta Bot Yunnan(云南植物研究)*, 1997, (Suppl. IX):92-96.(in Chinese)
- [17] Cai Z Q(蔡志全), Cao K F(曹坤芳), Zheng L(郑丽). Photosynthetic induction in seedlings of six tropical rainforest tree species [J]. *Acta Phytoecol Sin(植物生态学报)*, 2003, 5:617-623.(in Chinese)
- [18] Zhang J L(张教林), Cao K F(曹坤芳). Light energy utilization and dissipation in seedlings of three tropical rain forest tree species with different ecological habits [J]. *Chin J Appl Ecol(应用生态学报)*, 2004, 15(3):377-381.(in Chinese)
- [19] Zhang Y J(张亚杰), Feng Y L(冯玉龙), Feng Z L(冯志立), et al. Morphological and physiological acclimation to growth light intensities in *Pometia tomentosa* [J]. *J Plant Physiol Mol Biol(植物生理与分子生物学学报)*, 2003, 29(3):206-214.(in Chinese)
- [20] Hall J S, Medjibe V, Berlyn G P, et al. Seedling growth of three co-occurring *Entandrophragma* species (Meliaceae) under simulated light environments: Implications for forest management in central Africa [J]. *For Ecol Manag*, 2003, 179:135-144.
- [21] Osunkoya O O, Ash J E, Hopkins M S, et al. Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in northern Queensland [J]. *J Ecol*, 1994, 82: 149-163.
- [22] Veenendaal E M, Swaine M D, Lecha R T, et al. Responses of West African forest tree seedlings to irradiance and soil fertility [J]. *Funct Ecol*, 1996, 10:501-511.
- [23] Ashton M S. Seedling growth of co-occurring *Shorea* species in the simulated light environments of a rain forest [J]. *For Ecol Manag*, 1995, 72:1-12.
- [24] Ashton P M S, Berlyn G P. Leaf adaptations of some *Shorea* species to sun and shade [J]. *New Phytol*, 1992, 121:587-596.
- [25] Osunkoya O O, Ash J E, Graham A W, et al. Growth of tree seedlings in tropical rain forests of North Queensland, Australia [J]. *J Trop Ecol*, 1993, 9:1-18.

- [26] Ter Steege H, Bokdam C, Boland M, et al. The effects of man made gaps on germination, early survival, and morphology of *Chlorocardium rodiei* seedlings in Guyana [J]. *J Trop Ecol*, 1994, 10:245–260.
- [27] Popma J, Bongers F. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedling of rain forest species [J]. *Oecologia*, 1988, 75:625–632.
- [28] Burslem D, Grubb P J, Turner I M. Responses to simulated drought and elevated nutrient supply among shade-tolerant tree seedlings of lowland tropical forest in Singapore [J]. *Biotropica*, 1996, 28:636–648.
- [29] Osório J M, Osório M M, Pereira J S. Leaf gas exchange of cassava as affected by quality of planting material and water stress [J]. *Photosynthetica*, 1997, 34:409–418.
- [30] Lambers H, Poorter H. Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for ecological causes and consequences [J]. *Adv Ecol Res*, 1992, 23:187–261.
- [31] Wei L L(韦莉莉), Zhang X Q(张小全), Hou Z H(侯振宏), et al. Effects of water stress on photosynthesis and carbon allocation in *Cunninghamia lanceolata* seedlings [J]. *Acta Phytoecol Sin(植物生态学报)*, 2005, 29(3):394–402.(in Chinese)