

杨树失叶对生长超越补偿作用的研究*

王世绩 刘雅荣 朱春全 沈应柏

摘要 1990~1991年在北京中国林业科学研究院苗圃,以一年生美洲黑杨为试材,观测了人工摘叶以后引起的光合作用速率、叶片气孔导度、气孔阻力、主茎伸长生长和叶面积增长速率等生命过程的变化规律。研究证明了超越补偿作用的存在,以及在苗木的不同生长时期、不同摘叶量、摘叶后持续的时间内,超越补偿作用的特点。

关键词 杨树、光合速率、超越补偿

在农林业生产中,人们发现,林木或作物的一部分器官遭受害虫取食后并不一定引起减产,甚至在一定条件下,还能增产,这种现象被称为补偿作用,或超越补偿作用^[1~3]。盛承发等^[1]利用该原理,提出了棉铃虫二代期的防治措施,收到了显著的经济生态学效益。在林木害虫防治阈值的研究中,一些作者提出,树木损失40%~50%叶量时,不致降低其生长量^[4~10]。杨志敏^[6]最近报道,当泡桐被人工摘叶10%时,次年的材积增长量超过了对照。但在以往的研究中,多侧重于较长时期的效应,如果观测人工摘叶后引起某些生理指标的变化,或者数日内的生长变化,则更有利于证明超越补偿作用的存在,及其所需要的内外部条件。此项研究对于确定合理的营林措施,病虫害的防治十分重要。

1 材料与方 法

试验是1990~1991年在中国林业科学研究院苗圃内进行的。试材为1989年扦插的美洲黑杨(*Populus deltoides* Dartr.)天然杂交家系的无性系。扦插密度为80 cm×50 cm,用当年生平茬苗做试验。在6月4日、7月15日和8月21日分别做5种人工摘叶处理:A.不摘叶(对照);B.摘叶25%(每隔3叶摘除1叶);C.摘叶50%(每隔1叶摘除1叶);D.摘叶75%(每隔1叶摘除3叶);E.全摘叶(只保留顶端未展开的幼叶)。从摘叶之日起,每天早晨8时测量茎端的伸长生长量和茎端相邻的两片未展开叶的长度和宽度,测量方法见前文^[11]。叶面积是由叶片长度和宽度建立的回归方程求得。每种处理重复10次。光合速率等生理指标用LI-COR 6200光合测定仪测定,重复5次。

2 试验结果

2.1 摘叶后光合速率、气孔导度等生理指标的变化

从表1看出,在光通量、气温、叶温和CO₂浓度4个气象因子相当稳定的条件下,进行

1992-08-13收稿。

王世绩研究员,刘雅荣,朱春全(中国林业科学研究院林业研究所 北京 100091),沈应柏(北京林业大学生物中心)。

*刘建伟、陈立文、唐亮、王骏同志参加部分试验。

摘叶处理。摘叶25%~75%处理, 叶片气孔导度和气孔阻力均优于对照; 各种处理的光合速率也都高于或等于对照, 尤其是摘叶25%和50%处理明显高于对照; 摘叶后24 h至第8天, 生理变化的趋势是一致的。说明杨树苗期生长超越补偿作用的物质基础来源于高光合效率。

表1 摘叶处理后苗木生理指标的变化 (测定日期: 1991—08—21~29)

天数 (d)	处 理	光 通 量 ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	气 温 ($^{\circ}\text{C}$)	叶 温 ($^{\circ}\text{C}$)	CO ₂ 浓度 (ppm)	光合速率 ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	气孔导度 ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	气孔阻力 ($\text{s}\cdot\text{cm}^{-1}$)
1	对照(不摘叶)	1 567	35.0	34.8	298	13.4	0.782	0.529
	摘(25%)	1 553	34.4	33.8	298	16.0	1.118	0.336
	叶(50%)	1 626	34.2	33.7	299	16.9	1.279	0.322
	(75%)	1 538	34.7	33.9	300	13.8	1.237	0.366
3	对照(不摘叶)	1 267	35.5	34.3	296	17.4	2.406	0.168
	摘(25%)	1 269	35.6	34.3	301	17.4	3.444	0.115
	叶(50%)	1 264	35.6	34.3	296	17.6	3.520	0.121
	(75%)	1 299	35.5	34.2	302	16.8	2.828	0.142
8	对照(不摘叶)	1 242	35.2	34.4	308	16.5	1.574	0.255
	摘(25%)	1 241	35.2	34.2	305	17.4	2.671	0.151
	叶(50%)	1 281	34.9	33.8	301	18.1	2.293	0.173
	(75%)	1 237	35.0	33.6	303	17.6	2.936	0.131

2.2 摘叶对茎伸长速率的影响

2.2.1 生长初期 6月4日摘叶处理后, 茎伸长速率从第2天起就出现明显的差异(表2)。在摘叶后的6 d内, 不摘叶的(对照)日伸长速率最大, 其平均数值随当天的气象条件而变化, 保持 $1.89\sim 3.53\text{ cm}\cdot\text{d}^{-1}$ 。随摘叶量的增加, 茎伸长速率呈规律性的下降, 全摘叶处理茎伸长速率最小, 平均值在 $0.19\sim 1.31\text{ cm}\cdot\text{d}^{-1}$ 。单因素方差分析的结果表明, 各处理的差异达到了极显著水平。进一步做多重比较表明, 全摘叶与其他处理之间的差异达到了极显著水平。对照与摘叶25%之间的差异不显著。处理后的第6天, 对照与处理之间发生了质的变化, 即对照与摘叶50%、25%之间的差异均不显著; 至第8天, 摘叶50%、25%两种处理的伸长速率反而超过了对照(仍未达到差异极显著水平)。说明部分摘叶对茎伸长生长有补偿作用。

2.2.2 生长旺盛期 苗木进入旺盛生长期的观测结果(表2)与生长初期相比, 其共同点是, 对照与摘叶25%的处理差异不显著(第1天例外), 全摘叶与其他各种处理之间的差异达到了极显著水平(第1天例外)。不同点是, 处理后第5天, 摘叶50%和25%与对照的差异已经不显著, 第6天以后, 茎伸长速率已经超过了对照, 第8天达到了差异极显著水平。说明随着苗木叶量的增多, 摘叶后茎伸长速率的恢复期缩短了, 表现出超越补偿作用。

2.2.3 生长后期 从表2可以看出, 8月下旬苗木的超越补偿作用主要表现在以下三方面。一是全摘叶与摘叶75%两处理间差异不显著; 二是对照与摘叶25%两处理间的差异不显著; 三是摘叶后茎伸长速率的恢复期更加提前了, 摘叶后第4天, 摘叶25%的茎伸长速率已超过了对照, 第8天, 摘叶25%和50%的两处理都超过了对照, 摘叶75%的也接近对照的水平。

综合三个生长时期的试验结果得出, 摘叶时间愈早, 对降低茎伸长速率的影响愈大, 持续的时间也愈长。但是, 三个生长时期都存在着补偿或超越补偿作用。

表2 不同生长期摘叶处理茎伸长速率方差分析与多重比较

处 理 (摘叶水平)		摘叶后不同天数茎日伸长速率平均值 (cm·d ⁻¹)							
		1	2	3	4	5	6	7	8
生长初期 (6月4日)	A(对照)	1.89 a ^①	2.67 a	3.64 a	2.12 a	2.38 a	3.53 a	1.52 a	2.42 a
	B(25%)	1.79 a	2.38 a	3.20 a	2.01 a	2.11 ab	3.33 a	1.71 a	2.70 a
	C(50%)	0.88 b	1.70 b	2.53 b	1.48 b	1.79 b	2.88 ab	1.28 ab	2.54 ab
	D(75%)	0.53 bc	1.18 b	1.62 c	1.09 b	1.69 b	2.23 b	0.85 bc	2.19 b
	E(100%)	0.19 c	0.32 c	0.80 d	0.56 c	0.99 c	1.31 c	0.50 c	1.19 c
	F 值	41.032	47.979	53.287	25.060	21.145	26.947	14.297	25.325
	显著性水平	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 0
旺盛期 (7月15日)	A(对照)	3.09 a	2.44 a	2.68 a	2.74 a	3.47 a	2.46 ab	2.04 a	1.65 a
	B(25%)	2.38 b	2.05 ab	2.44 ab	2.47 ab	3.26 ab	2.93 a	2.25 a	2.08 ab
	C(50%)	1.89 bc	1.81 b	2.14 b	2.01 bc	3.18 ab	2.72 ab	2.27 a	2.43 b
	D(75%)	1.54 cd	1.18 c	1.55 c	1.60 c	2.50 b	2.00 b	1.95 ab	2.51 b
	E(100%)	1.27 d	0.50 d	0.90 d	0.95 d	1.17 c	1.17 c	1.40 b	1.89 ab
	F 值	23.629	29.514	36.358	25.717	22.681	14.457	5.825	3.626
	显著性水平	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 7	0.012 4
生长末期 (8月21日)	A(对照)	3.12 a	2.99 a	3.48 a	3.14 ab	2.97 ab	2.97 ab	2.10 ab	2.10 ab
	B(25%)	2.53 ab	2.90 a	2.94 ab	3.23 a	3.06 a	3.06 a	2.40 a	2.40 a
	C(50%)	2.18 bc	2.54 ab	2.50 bc	2.77 abc	2.86 ab	2.86 ab	2.39 a	2.39 a
	D(75%)	2.10 bc	2.12 b	1.99 cd	2.36 bc	2.79 ab	2.79 ab	2.02 ab	2.02 ab
	E(100%)	1.84 c	0.75 c	1.33 d	2.10 c	2.34 b	2.34 b	1.66 b	1.66 b
	F 值	10.028	43.570	6.266	25.589	2.788	2.788	6.657	6.657
	显著性水平	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 4	0.037 8	0.037 8	0.000 3	0.000 3

① 平均值后面字母表示差异显著性, 字母相同者差异不显著, 不同者差异显著($\alpha < 0.05$)或差异极显著($\alpha < 0.01$)。下划线“—”为最大值。

2.3 摘叶对叶面积增长速率的影响

摘叶处理后, 测量上部未停止生长的第4片叶的长度和宽度, 计算日叶面积的增长速率。以初始叶面积为协变量进行协方差分析, 结果表明, 6、7月两次摘叶处理均达到差异极显著水平。8月下旬叶面积增长速率很低, 故未做测量。表3列出了多重比较的统计结果, 可以看出, 摘叶后第4天, 除摘叶25%的处理外, 其他处理与对照的差异均极显著, 至第8天, 生长初期摘叶的, 除全摘叶的处理与对照差异极显著以外, 其他处理与对照的差异均不显著; 生长旺盛期摘叶处理, 只有全摘叶和摘叶75%两个处理与对照差异显著, 其余两处理与对照的差异不显著。同时还可以看出, 摘叶25%的处理, 至第8天全都超过了对照的叶面积增长率, 证明存在补偿作用。

2.4 摘叶对生长季末苗高和地径的影响

为了观察摘叶处理对苗木生长的长期效应, 于生长季末(10月10日), 调查了苗高和地径。现将方差分析结果列入表4。从表4中看出, 三个生长时期处理的结果都一致表明, 摘叶25%对苗高和地径生长均有一定的促进作用。摘叶的时期愈早, 摘叶量愈大, 降低生长量的幅度愈大。

表3 摘叶后叶面积生长量协方差分析多重检验

处 理 (摘叶水平)		摘叶后不同天数叶面积生长量平均值(cm ²)			
		2 d	4 d	6 d	8 d
生长初期 (6月4日)	A(对照)	26.54 a	68.44 a	111.35 a	120.04 ab
	B(25%)	24.53 a	68.17 a	116.29 a	129.53 a
	C(50%)	19.38 b	55.37 b	100.04 ab	113.30 ab
	D(75%)	13.93 c	39.73 c	77.22 b	94.41 b
	E(100%)	2.82 d	10.41 d	29.46 c	48.88 c
生长旺盛期 (7月15日)	A(对照)	41.21 a	93.30 a	167.25 a	195.97 a
	B(25%)	28.94 b	77.70 a	149.66 a	209.58 a
	C(50%)	19.26 c	50.72 b	113.70 b	176.33 a
	D(75%)	6.62 d	18.51 c	52.24 c	116.56 b
	E(100%)	5.52 d	14.02 c	34.24 c	69.77 b

表4 摘叶对全年苗高^①、地径生长^②的影响 (1991—10—10测定)

处 理 (摘叶水平)	生长初期摘叶			生长旺盛期摘叶			生长后期摘叶		
	苗高 生长量 (cm)	增 长 百分 数 (%)	地 径 (cm)	苗高 生长量 (cm)	增 长 百分 数 (%)	地 径 (cm)	苗高 生长量 (cm)	增 长 百分 数 (%)	地 径 (cm)
A(对照)	263.50 a	100	2.96 a	132.81 a	100	3.29 a	57.62 a	100	—
B(25%)	264.21 a	100.27	3.11 a	134.87 a	100.05	3.33 a	59.21 a	102.78	—
C(50%)	240.91 a	91.43	2.92 a	118.33 ab	89.10	2.99 ab	52.23 ab	92.38	—
D(75%)	233.91 a	88.77	2.69 ab	106.60 bc	80.27	2.74 b	52.50 ab	91.11	—
E(100%)	167.61 b	63.61	2.30 b	83.34 c	62.75	2.57 b	41.10 b	71.33	—

①以初始苗高为协变量, 对各处理的苗高生长量做协方差分析, 多重检验; ②单因素方差分析多重检验。

3 结 论

(1) 采取人工摘叶模拟害虫取食一年生美洲黑杨, 证明对光合作用速率、茎伸长速率、叶面积增长速率, 以及对全年的苗高和地径生长量均有补偿作用或超越补偿作用。

(2) 摘叶后24 h至第8天, 摘叶量25%和50%的处理, 其叶片气孔导度和光合速率均高于不处理的苗木。

(3) 摘叶对苗木生长补偿作用的大小与苗木的生长时期有关。摘叶25%至75%, 茎伸长速率和叶面积增长速率与对照达到差异不显著的水平时生长初期需要6 d, 生长中期需要5 d, 生长后期只需要4 d。

(4) 阐明了树木失叶对生长的补偿作用, 可为制定合理营林措施, 防治病虫害的经济阈值提供科学依据。

参 考 文 献

- 1 盛承发, 马世骏. 棉铃虫二代期模拟危害的经济生态学效益. 生态学报, 1986, 6(2): 148~158.
- 2 盛承发. 对于棉花早期蕾损失的补偿作用分析. 生态学报, 1988, 8(2): 97~103.
- 3 盛承发. 生长的冗余——作物对于虫害超越补偿作用的一种解释. 应用生态学报, 1990, 1(1): 26~30.

- 4 齐学智, 高秀英, 崔继平, 等. 山西灵邱油松人工林油松毛虫经济阈值的研究. 森林病虫通讯, 1987, (2): 20~21.
- 5 李兴龙. 榆树受害允许水平及春尺蠖防治指标的研究. 森林病虫通讯, 1988, (3): 5~7.
- 6 杨志敏, 俞志顺, 杨焕金, 等. 大袋蛾危害泡桐的经济阈值研究. 山东林业科技, 1991, (3): 47~50.
- 7 陈永学, 张希堂, 周凤忱, 等. 杨树五种食叶害虫危害指标研究. 森林病虫通讯, 1990, (1): 17~20.
- 8 高瑞桐, 秦锡祥, 李吉斌, 等. 食叶害虫的食叶量与树木生长的关系. 林业科学, 1985, 21(2): 199~205.
- 9 奥恒毅, 邵崇斌, 周嘉燕. 大袋蛾防治阈值的研究. 林业科学研究, 1991, 4(2): 167~171.
- 10 葛庆杰, 关励巧, 李周直, 等. 马尾松毛虫防治指标的研究. 南京林业大学学报, 1988, 12(3): 94~99.
- 11 王世绩, 刘奉党, 刘雅荣, 等. 杨树苗木的生长节律和水分状况的昼夜变化. 植物生理学通讯, 1983, (3): 39~41.

A Study on the Over-Compensation Effect of Poplar from Leaf Loss

Wang Shiji Liu Yarong Zhu Chunquan Shen Yingbai

Abstract During 1990~1991, in the nursery of the Chinese Academy of Forestry, leaf-plucking experiment of one-year-old *Populus deltoides* was conducted. The changing law of photosynthesis rate, stomatal conductance, stomatal resistance, main stem height growth rate and enlarging rate of leaf area were observed, which proved the existance of over-compensation effect and expounded the characteristics of over-compensation effect in different growth stages, different leaf-plucking amount and different duration after leaf plucking.

Key words Poplar, photosynthesis, over-compensation

Wang Shiji, Professor, Liu Yarong, Zhu Chunquan (The Research Institute of Forestry, CAF Beijing 100091), Shen Yingbai (Biological Center, Beijing Forestry University).