

DOI: 10.3969/j.issn.1000-3142.2014.03.014

张军,李贤伟,范川,等. 林窗面积对香椿生长及光合生理特性的影响[J]. 广西植物,2014,34(3):355—361

Zhang J, Li XW, Fan C, et al. Effects of forest gap size on growth and photosynthetic characteristics of *Toona sinensis*[J]. *Guihaia*, 2014, 34(3):355—361

# 林窗面积对香椿生长及光合生理特性的影响

张 军<sup>1</sup>, 李贤伟<sup>1\*</sup>, 范 川<sup>1</sup>, 冯茂松<sup>1</sup>, 赵 敏<sup>2</sup>, 龙 玲<sup>1</sup>, 王佳美<sup>1</sup>

(1. 四川农业大学 林学院 长江上游生态林业工程四川省重点实验室, 四川 雅安 625014; 2. 德阳市林业局, 四川 德阳 618000)

**摘 要:** 研究了川中丘陵区柏木人工林内人造林窗面积[50 m<sup>2</sup>(I), 100 m<sup>2</sup>(II)和 200 m<sup>2</sup>(III)], 旷地(CK)对香椿生长、光合特性及相关生理特征的影响。结果表明: 林窗面积对香椿的树高、地径和冠面积影响显著, 以林窗II最大, CK最小; 随着林窗面积的增加, 香椿的日均净光合速率增加, 但午时的净光合速率初始量子效率、近光饱和点、最大净光合速率、光氮利用率、光能利用效率都显著降低, 光合能力下降; 香椿的叶绿素 a/b、叶片厚度、比叶鲜重、比叶干重、单位面积叶氮含量、丙二醛、超氧化物歧化酶及可溶性蛋白含量随着林窗面积的增加而增加, 而叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量都降低, 表明香椿对因林窗面积变化而导致的光强改变有较强的适应性, 这在一定程度上促进了生长及光合能力的差异; 旷地内香椿的“光合午休”及林窗内日均  $P_n$  的降低可归因于非气孔因素限制。说明香椿对生境的变化适应性较强, 而且 100 m<sup>2</sup>的林窗在其形成初期能有效促进香椿维持较高的生产力和光合能力。

**关键词:** 香椿; 林窗; 光照强度; 生长; 光合特性

**中图分类号:** Q945.79    **文献标识码:** A    **文章编号:** 1000-3142(2014)03-0355-07

## Effects of forest gap size on growth and photosynthetic characteristics of *Toona sinensis*

ZHANG Jun<sup>1</sup>, LI Xian-Wei<sup>1\*</sup>, FAN Chuan<sup>1</sup>, FENG Mao-Song<sup>1</sup>,  
ZHAO Min<sup>2</sup>, LONG Ling<sup>1</sup>, WANG Jia-Mei<sup>1</sup>

(1. College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Forestry Ecological Engineering in Upper Reaches of Yangtze River Key Laboratory of Sichuan Province, Ya'an 625014, China; 2. Deyang Forestry Bureau, Deyang 618000, China)

**Abstract:** To study the growth, photosynthetic characteristics and physiological of *Toona sinensis* under different sizes of forest gaps, to know the response of the light intensity, we were selected three different size of forest gaps including 50 m<sup>2</sup>(I), 100 m<sup>2</sup>(II), 200 m<sup>2</sup>(III) and opening field (CK), which were in a cypress plantation in hilly region of central Sichuan. The results showed that the plant height, stem diameter, crown area of *Toona sinensis* were significantly influenced by increased of gap size. The three properties in opening field were significantly lower than which in other size of forest gaps, and those properties in gap II were the largest. The net photosynthetic rate at noon, intrinsic quantum efficiency, light saturation point, highest maximum net photosynthetic rate, photosynthetic nitrogen utilization efficiency, light use efficiency, chlorophyll a/b, leaf thickness, leaf fresh mass per unit leaf area, leaf dry mass per unit leaf area, nitrogen in per unit area, malondialdehyde, superoxide dismutase, soluble protein increased with the increase of gap size. On the contrary, the net photosynthetic rate of day, chlorophyll a, chlorophyll b, carotenoids decreased. So the photosynthetic capacity of *Toona sinensis* decreased with the increase of gap size, and to some extent had a positive

收稿日期: 2013-08-24    修回日期: 2013-10-28

基金项目: 国家“十二五”科技支撑计划项目(2011BAC09B05); 国家林业局中央财政林业科技推广示范项目(2010TK55); 四川省科技支撑计划项目(2010NZ0049)。

作者简介: 张军(1988-), 男, 四川内江人, 在读硕士生, 主要从事生态林业工程研究, (E-mail) sczjun@foxmail.com。

\*通讯作者: 李贤伟, 教授, 博士生导师, 主要从事生态林业工程研究, (E-mail) lxw@sicau.edu.cn。

effect on differences of photosynthetic capacity and growth. We speculated that non-stomatal limitation was the main factor that "photosynthetic siesta" and inhibited net rate. Therefore, *Toona sinensis* had a good adaptability to environment and *Toona sinensis* could keep a high photosynthetic capacity and productive forces in gap II at the initial stage of gap formation.

**Key words:** *Toona sinensis*; forest gap; light intensity; growth; photosynthetic characteristics

香椿(*Toona sinensis*)具有材用、药用、菜用和观赏等多种用途,树干通直、无节少疤、木材花纹美丽,享有“中国桃花心木”的美称(彭方仁等,2005)。香椿还具有生长速度快、抗病虫害能力及生态适应性强、营养价值及药用价值高等特点,是一种发展前景十分广阔的乡土树种。当前我国人工林(特别是针叶纯林)在培育过程中常表现出林分生态功能低下和生产力下降等诸多问题(张文臣等,2004;周霆等,2008)。调整树种结构比例和造林树种多样化,将成为人工林(尤其是生态公益林)经营的重要趋势,而珍贵阔叶树种的比例将大幅度提升(陈俊华等,2011)。香椿作为一种珍贵速生的多用途树种,在退化人工林的改造中有着先天的优势,可作为重要的备选树种之一。

人造林窗通过模拟小尺度自然干扰来增加生境异质性和林分结构的复杂性能有效缩短林分更新的进程,对促使纯林形成复层、异林结构的针阔混交林具有重要的意义(Fahey *et al.*, 2008; 张象君等, 2011)。林窗面积是林窗重要的特征之一,也是评价林窗中环境异质性及资源分配状况的重要指标(谭辉等,2007),更是影响幼苗生长的关键性因素(Meyer *et al.*, 1999)。针对川中丘陵区人工柏木(*Cupressus funebris*)防护林林分系统功能呈逆向发展及水土流失严重的问题,如能在柏木人工林构建适宜面积的林窗以种植香椿,将有利于缓解柏木人工林的生态问题,对提高林地效益具有重要作用。因此,探讨林窗面积对香椿生长的影响,以及香椿生理响应机制等问题具有较强的现实意义。本研究采用团圈状采伐模拟自然条件下的林窗干扰,于林窗内种植香椿,探讨林窗面积对香椿生长的影响及其适应机理,为柏木人工林结构调整的树种选取及科学经营提供理论依据和参考。

## 1 材料与方 法

### 1.1 研究区概况

研究样地设在德阳市旌阳区和新镇永兴村,

104° 25' 30"~104° 25' 45" E, 31° 04' 08"~31° 04' 15" N, 海拔 510~530 m, 土壤类型为紫色土。区内属亚热带湿润季风区, 年均气温 15~17 °C, 年均日照时数 1 000~1 300 h, 年总降水量 960 mm 以下。降水量多集中在 5—10 月, 占年降水量的 87%~89%。该区柏木人工林为 20 世纪 80 年代中期营建的长江中上游防护林, 期间基本未进行林业经营措施和抚育管理, 平均树高 9 m, 胸径 10 cm, 枝下高 2 m, 林分郁闭度多在 0.7~0.8, 甚至有达 0.9。树种结构单一, 水源涵养和水土保持功能低下。混生植被主要有女贞(*Ligustrum lucidum*)、黄荆(*Vitex negundo*)、苎草(*Arthraxon hispidus*)等。

### 1.2 试验设计

1.2.1 林窗建造与栽植规划 本研究所选林窗建造样地位于山体中坡位、西南坡向、坡度在 20°~25°之间。所造林窗为南北向长、东西向短的近椭圆形, 林窗间保留 10 m 的过渡带。林窗面积的计算采用椭圆面积公式。林窗面积分别为 50 m<sup>2</sup>(I), 100 m<sup>2</sup>(II) 和 200 m<sup>2</sup>(III), 各 3 个, 并以旷地(CK)为对照。林窗于 2012 年 3 月上旬经人工砍伐形成, 砍伐后移除树枝树干等残体, 未做掘根处理。2012 年 4 月上旬选择生长基本一致的香椿 1 a 生实生苗, 带土移植, 每株施 2.5~3.0 kg 的基肥。初植香椿平均树高 30 cm, 地径 0.43 cm。2012 年 10 月底对林窗内幼树做每木调查, 冠面积为 0.25π×冠宽<sup>2</sup>, 结果如表 1。多因素主成分分析显示, 样地生境的差异主要是由光照强度的变化, 进而引起气温、空气湿度和土壤水分状况的差异。旷地由于遮阴较少, 光照、气温均较高, 空气湿度及土壤含水量较低; 林窗内随林窗面积的增加, 光照、气温升高, 空气湿度及土壤相对含水量降低(表 1)。

1.2.2 测定方法 光合测定时间选择在植物生长盛期的 2012 年 8 月中旬, 于晴朗的天气, 用 Li-6400 便携式光合仪(Li-Cor Inc, USA)进行光合参数的测定, 每个林窗选取 5 株, 分布于林窗中心及林窗边缘, 每株测定 1 个叶片。光合日变化特征, 于 8:00~18:00 每隔 2 h 测量一次, 每次在 30 min 内完成,

表 1 林窗样地基本特征  
Table 1 Basic characteristics of gap sites

处理 Treatment	面积 Area (m <sup>2</sup> )	坡度 Slope	坡向 Slope aspect	气温 <sup>*</sup> Air temperature (°C)	空气湿度 <sup>*</sup> Air humidity (%)	土壤相对 含水量 <sup>*</sup> Soil moisture (%)	光合有效 辐射 <sup>*</sup> PAR ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	平均树高 <sup>**</sup> Average height (cm)	地径 <sup>**</sup> Ground diameter (cm)	冠面积 <sup>**</sup> Grown area (m <sup>2</sup> )
I	50	23°	西南 SW	26.62± 3.14b	86.41± 3.68a	69.28± 1.36a	344.07± 113.54c	157.21± 19.47b	2.21± 0.47ab	1.34± 0.42a
II	100	22°	西南 SW	28.43± 2.91ab	76.67± 7.94ab	68.52± 0.99a	416.90± 112.56c	194.52± 12.12a	2.61± 0.51a	1.76± 1.06a
III	200	25°	西南 SW	31.63± 4.57a	69.21± 11.84b	68.21± 3.91a	608.06± 121.61b	150.35± 10.88b	1.85± 0.60b	1.21± 0.37a
CK	1360	23°	南 S	32.71± 3.86a	69.01± 13.07b	61.05± 1.45a	961.82± 123.18a	117.70± 20.97c	1.84± 0.53b	0.61± 0.39b

注: \* 为 2012 年 8 月测定, \*\* 为 2012 年 10 月测定。不同小写字母表示在不同处理之间差异显著, 下同。

Note: \* represent be measured in August 2012, \*\* represent be measured in October 2012. Different small letters indicate significant differences among four light regimes. The same below.

全天共测定 6 次, 读取 6 个重复。为消除天气的影响, 每一面积的林窗重复测量 3 d, 林窗 III 与 CK 同时测量, 共计 9 d 完成测定。测定参数主要包括净光合速率 ( $P_n$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、气孔导度 ( $Cond$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 等, 同时记录光合有效辐射 ( $PAR$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、空气温度 ( $T_a$ , °C)、湿度 ( $RH$ , %) 等环境因子, 并采用酒精烧湿法测定表层土壤相对含水量日变化。光响应曲线的测定时间为 8:30~11:30。应用 Li-6400 的红蓝光源和液化  $\text{CO}_2$  钢瓶注入系统, 测定叶温设为 ( $25 \pm 1$ ) °C,  $\text{CO}_2$  浓度设为  $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 空气湿度为 70%, 光强自高到低设定为 2 000、1 600、1 200、800、400、200、150、100、80、50、20、0  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。根据 Richardson *et al.* (2002) 的方法采用非直角双曲线拟合光响应曲线, 得出相应的初始量子效率 ( $\alpha$ )、最大净光合速率 ( $P_{max}$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、暗呼吸速率 ( $R_d$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、并计算光补偿点 ( $L_{cp}$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 和近光饱和点 ( $L_{sp}$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )。瞬时光能利用效率 ( $LUE$ ) =  $P_n/PAR$ 。

测定光合参数后, 选择测定光合参数的植株进行生理生化指标的测定, 每株测定 3 次。叶片厚度 (mm) 用游标卡尺测量。比叶干重 ( $LMA$ ,  $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ ) 及比叶鲜重 ( $LFA$ ,  $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ ) 的测定是采用一定面积的打孔器, 打下 60 个小片称重并计算  $LFA$ , 在 120 °C 处理 30 min 后 80 °C 处理 24 h, 烘干后称干重计算  $LMA$ 。叶片全氮采用凯式定氮法。以  $P_{max}$  与单位面积叶氮含量 ( $LNCa$ ,  $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ ) 的比值表示光合氮利用效率 ( $PNUE$ )。叶绿素 (Chl) 和类胡萝卜素 (Cars) 采用乙醇与丙酮的混合液提取, 分光光度法测定含量 (Lichtenthaler, 1987)。丙二醛 (MDA)

含量采用硫代巴比妥酸显色法测定 (熊庆娥, 2003)。SOD 活性用氮蓝四唑法测定 (熊庆娥, 2003)。可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝 (G-250) 染色法 (熊庆娥, 2003)。

### 1.3 数据处理与统计分析

用 Excel2003 对数据归类整理, 用 SPSS 17.0 软件做数据处理。采用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 法作方差分析, 用最小显著差法 (LSD) 法进行多重比较。

## 2 结果与分析

### 2.1 林窗面积对香椿生长的影响

从表 1 可知, 不同面积林窗内香椿树高、地径及冠面积存在显著差异 ( $P < 0.05$ )。树高、地径及冠面积均表现为  $II > I > III > CK$ , 总体来看, 林窗 II 生长最好, CK 最差。表明林窗面积过大或过小其微环境均不利于香椿的生长, 而与 CK 相比, 林窗内香椿的树高及冠面积显著增加 ( $P < 0.05$ ), 这有利于香椿在弱光下获取更多的光照。

### 2.2 林窗面积对香椿光合生理参数日变化的影响

林窗面积的变化对香椿的  $P_n$  日变化特征影响显著 (图 1:a)。林窗内香椿  $P_n$  的日变化均呈单峰型, 峰值出现在 14:00 时, 并以 II 最大, 且在 12:00 前及 14:00 后均有一个较大的变化幅度; CK 有明显的“光合午休”, 12:00 时达到谷底。随林窗面积的增加, 日均净光合速率分别为 2.89、5.21、5.67、6.37  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

$Cond$  受环境因子的影响很大, 适宜的光强和温度有利于气孔开张, 气孔阻力降低,  $Cond$  增大, 有利于水、气交换。从图 1:b 可以看出, 香椿气孔导

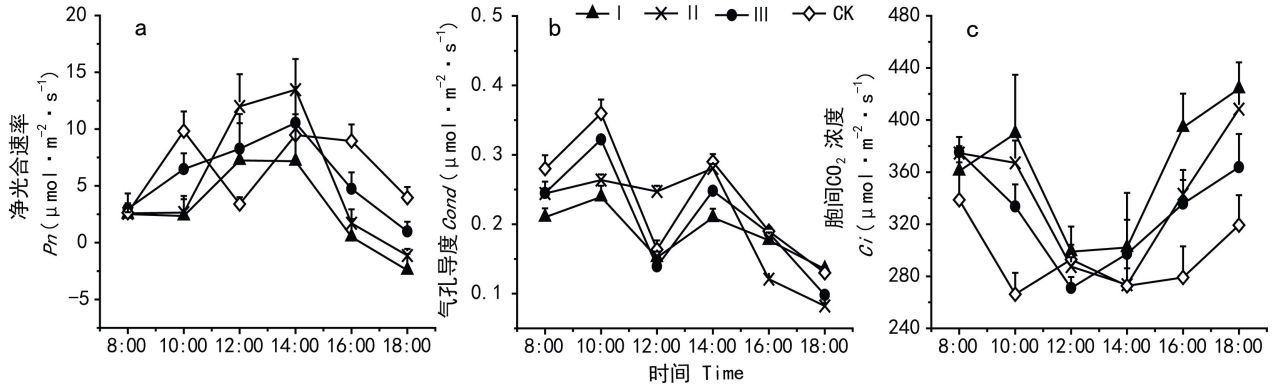


图 1 不同面积林窗内香椿叶片净光合速率、气孔导度、胞间  $\text{CO}_2$  浓度日变化  
Fig. 1 Daily courses of  $P_n$ ,  $Cond$  and  $C_i$  in leaves of *Toona sinensis* in different gap size

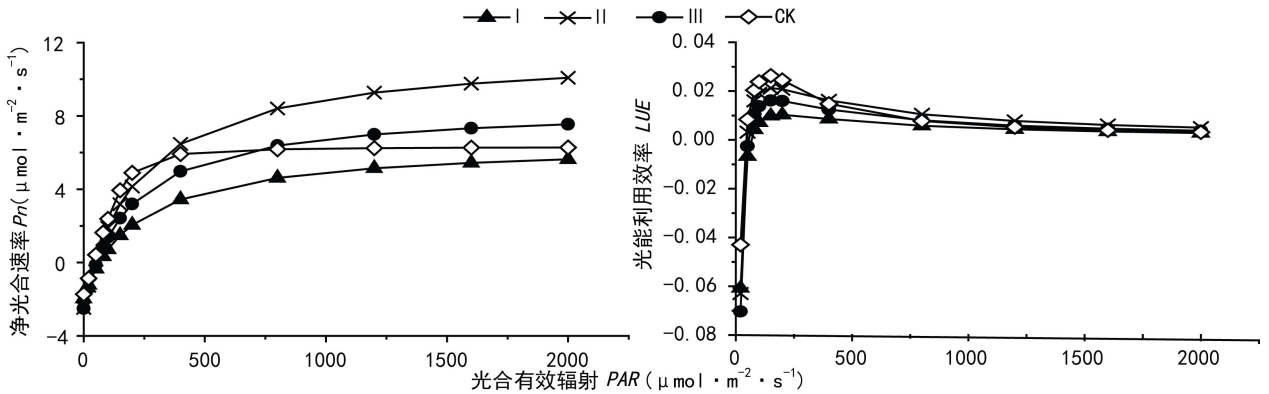


图 2 不同面积林窗内香椿的光响应及光能利用率响应曲线

Fig. 2 Light response of photosynthetic and light use efficiency curves of *Toona sinensis* in different gap size

度日变化都表现为双峰型曲线,峰值在 10:00 时及 14:00 时。与 CK 相比,香椿在林窗条件下, $Cond$  有着不同程度的降低。日均  $Cond$  分别为 0.19、0.21、0.21、0.24  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

受植物夜晚呼吸作用的影响,香椿早上  $C_i$  均较高,并随林窗面积的增加而降低,日均  $C_i$  分别为 361.61、342.32、329.45、294.81  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (图 1c)。日变化趋势则均呈凹峰型,但 CK 的  $C_i$  在 12:00 时有个明显的上升过程。

### 2.3 林窗面积对香椿光响应生理特征的影响

从图 2 可知,在低光强下 ( $0\sim 200\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ),香椿  $P_n$  呈  $\text{CK} > \text{II} > \text{III} > \text{I}$  的趋势,各处理间差异不显著 ( $P > 0.05$ )。随  $PAR$  的增加, $P_n$  均逐渐增加,并逐渐缓和趋于稳定,当  $PAR > 500\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  时,不同林窗间差异显著 ( $P < 0.05$ ),  $\text{II} > \text{III} > \text{CK} > \text{I}$ 。不同光环境下  $LUE$  的光响应过程基本相似,为明显的单峰曲线。低光强 ( $PAR < 200\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) 条件下,随着  $PAR$  的增强,

$LUE$  急剧上升,对光强响应敏感;在  $100\sim 300\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光强范围内,达到峰值;此后  $LUE$  逐渐下降,但  $PAR$  大于  $1000\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  后变化较小。 $LUE$  在低光强时,  $\text{CK} > \text{II} > \text{III} > \text{I}$ ,而当  $PAR > 300\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  后,CK 的  $LUE$  降低幅度显著高于林窗内香椿的  $LUE$ ,且以 II 最高。表明在适当的林窗面积内种植香椿,能有效地提高其利用弱光及强光的能力。

从表 2 可知,香椿叶片  $\alpha$  由高到底的顺序为  $\text{II} > \text{III} > \text{CK} > \text{I}$ , II 内的  $\alpha$  最高,分别显著高于其它处理 59.5%、17.5%、52.3% ( $P < 0.05$ );叶片  $P_{max}$  同样以 II 的  $P_{max}$  最高 ( $14.00\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ),显著高出 64.7%、27.3%、73.5% ( $P < 0.05$ );各林窗间  $R_d$  差异不显著 ( $P > 0.05$ );叶片  $L_{cp}$  则以 I 最高, II 较最低, I 与其余处理差异显著 ( $P > 0.05$ );随林窗面积的增加叶片  $L_{sp}$  逐渐降低,各林窗间差异不显著 ( $P > 0.05$ ),但均显著高于 CK ( $P < 0.05$ )。可见林窗 II 内香椿具有最低的  $L_{cp}$  和最高的  $\alpha$ 、



$P_{max}$ , 表明该面积林窗内的香椿具有较宽的光能利用范围, 及较高的光合效率。

表 2 不同面积林窗内香椿光响应特征参数的比较

Table 2 Comparisons of light-photosynthesis response parameters *Toona sinensis* in different gap size

处理 Treatment	$\alpha$	$P_{max}$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$Rd$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$Lcp$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$Lsp$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )
I	0.042± 0.02b	8.50± 2.36b	1.97± 0.45a	52.53± 18.01a	522.80± 112.34a
	0.067± 0.02a	14.00± 6.11a	2.47± 0.47ab	37.53± 5.19b	476.17± 113.55a
II	0.057± 0.01ab	11.00± 4.14ab	2.32± 0.43b	40.95± 8.57b	449.05± 67.97a
	0.044± 0.03b	8.07± 1.95b	1.73± 0.28a	39.20± 3.28b	279.43± 58.44b
CK					

表 3 不同面积林窗内香椿叶片性状比较

Table 3 Comparison of leaf traits of *Toona sinensis* in different gap size

叶性状 Leaf trait	处理 Treatment			
	I	II	III	CK
叶绿素 a	2.49±	1.86±	1.64±	1.22±
Chla ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )	0.17a	0.17b	0.29b	0.012c
叶绿素 b	0.82±	0.57±	0.52±	0.34±
Chlb ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )	0.07a	0.05b	0.09b	0.003c
类胡萝卜素	0.96±	0.72±	0.63±	0.45±
Cars ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )	0.07a	0.07b	0.10b	0.07c
叶绿素 a/b	3.02±	3.26±	3.18±	3.63±
Chla/Chlb	0.07c	0.08b	0.02b	0.004a
叶片厚度 (mm)	0.19±	0.21±	0.25±	0.26±
Leaf thickness	0.01b	0.03b	0.01a	0.02a
比叶干重	53.54±	59.09±	62.88±	65.23±
$LMA$ ( $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ )	1.37d	0.86c	1.19b	1.36a
比叶鲜重	159.76±	169.32±	215.78±	220.91±
$LFA$ ( $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ )	17.57b	33.86ab	27.79a	28.72a
单位面积叶氮含量	0.86±	0.93±	0.95±	1.62±
$LNCa$ ( $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ )	0.04b	0.08b	0.19b	0.20a
光氮利用率	9.92±	14.9±	11.54±	5.07±
$PNUE$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$ )	2.91ab	6.04b	3.77ab	1.50a
丙二醛	42.04±	65.78±	73.29±	99.74±
MDA ( $\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1}$ FW)	10.51c	9.21b	9.19b	14.96a
超氧化物歧化酶	250.24±	243.88±	308.45±	361.52±
SOD ( $\text{U} \cdot \text{g}^{-1}$ FW)	41.43b	45.27b	41.79ab	60.34a
可溶性蛋白 ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )	2.84±	2.86±	3.01±	3.79±
Soluble protein	0.18b	0.40b	0.36b	0.07a

## 2.4 林窗面积对香椿生理生化指标的影响

由表 3 可知, 林窗面积的变化对香椿叶片 Chla、Chlb、Cars 影响显著。随林窗面积的增加, 光照的增强, Chla、Chlb、Cars 均逐渐降低, Chla/Chlb 则逐渐增加。较林窗 I Chla 下降了 33.9%、51.8%、104.1%, Chlb 下降了 43.9%、57.7%、141.2%, Cars 降低 33.3%、52.4%、113.3%, Chlb 的变化幅度最高。表明光照的改变对香椿的 Chlb 的影响比 Chla 敏感, 使得 Chla、Chlb、Cars 均随林窗面积的降低光照的减弱而显著增加, 这有利于香椿吸收更多的漫

射光, 提高光能利用率, 对弱光环境的适应有利。

另外, 香椿的叶片厚度、 $LMA$ 、 $LFA$ 、 $LNCa$  均随林窗面积的增加而显著增加 ( $P < 0.05$ );  $PNUE$  以 II 最高, 并显著高于 CK ( $P < 0.05$ )。香椿叶片 MDA、SOD 及可溶性蛋白含量随林窗面积的增加而显著增加 ( $P < 0.05$ ), MDA 仅 II 与 III 差异不显著 ( $P > 0.05$ ), 其余两两之间均达到显著水平 ( $P < 0.05$ ), 表明在强光下的香椿存在一定膜脂过氧化损害, 而 III 和 CK 具有较高的 SOD 活性表明在强光下香椿具有一定的清除活性氧的能力, 能在一定程度上防止植株受到活性氧积累带来的伤害。

## 3 讨论

随着林窗面积增加, 光照和气温升高, 土壤相对含水量和空气湿度降低, 对香椿的生长影响显著, 其中林窗 II 内香椿的树高、地径及冠面积最大, CK 最小, 表明林窗面积过大或过小其微环境均不利于香椿生长。这与室内模拟林窗生境对植物尤其是幼苗阶段生长影响的研究结果相一致 (蒋运生等, 2009; 李林轩等, 2012)。

植物的  $Lsp$  和  $Lcp$  是其需光特性的重要生理指标, 代表植物对光能的利用能力 (张旺锋等, 2005)。本研究中, 随着林窗面积增加香椿的  $Lsp$  显著降低, 而  $Lcp$  以 II 最低, I 最高, 表明林窗 II 内香椿光能的利用范围最大。高的  $\alpha$  表明林窗 II 内香椿可能含有更多的吸收与转换光能的色素蛋白复合体, 有利于对弱光的吸收, 高光强伴随着高的  $LUE$ , 表明林窗 II 内香椿具有最大的光能利用范围。由于光抑制及气孔的主动调节作用, 强光下植物的光合能力与适度遮荫下的光合能力差异不显著, 并可能由于强光导致细胞壁的加厚限制了气体交换速率、增强了呼吸速率使适度遮荫下的光合能力最优 (Black *et al.*, 2005)。本研究得到了相似的结果, 林窗面积在  $100 \text{ m}^2$  (相当于全光照的 43%) 时香椿的  $P_{max}$  最大, 表明适宜面积的林窗其环境能有效促进香椿维持较高的光合能力, 这可能是 12:00~14:00 时香椿维持高净光合速率的重要原因。

本研究中, 香椿的  $LNCa$  随林窗面积的增加而显著增加, 并以 CK 最高, 而  $PNUE$  则以 II 最高。这可能与不同环境下叶氮在光合系统中分配量或利用率的差异有关。叶寿命较长的植物叶片常较厚, 高  $LMA$ , 这能有效保证其光合生产的安全, 但显著

降低了  $PNUE$  (Wright *et al.*, 2001)。本研究中, 随林窗面积的增加, 香椿的叶片厚度、 $LMA$  和  $LNCa$  增加, 而  $P_{max}$  和  $\alpha$  降低, 说明林窗面积过大可能导致叶氮被分配到光合器官中的绝对含量及光氮的利用率降低。 $PNUE$  是评估氮素投入光合效率的有效指标, 高的  $PNUE$  意味着高的生产力和生长速度(郑淑霞等, 2007)。

CK 的  $P_n$  日变化表现为双峰型, 12:00 时  $P_n$  的降低并伴随着  $C_i$  升高和  $Cond$  降低, 表明非气孔因素为主要原因。而随着林窗面积的降低, 同样呈现出  $P_n$  及  $Cond$  的降低及  $C_i$  升高。光合活性下降可能受  $CO_2$  固定能力、叶绿素含量、光合作用关键酶等改变的影响。核酮糖 1,5-二磷酸羧化酶(RuB-PCase)是光合代谢中重要的调节酶, 具有同时参与光合  $CO_2$  固定及光呼吸  $CO_2$  释放的双重功能, 其含量占植物可溶性蛋白的 50% 以上(陈贵等, 2007)。对香椿叶片可溶性蛋白含量的测定发现, 随林窗面积的降低, 可溶性蛋白含量降低, 这与  $P_n$  的变化相吻合。由此可知,  $P_n$  降低的主要原因可能是非气孔限制因素。“光合午休”是植物抵御强光和干旱胁迫的重要机制, 但会损失 30% ~ 50% 的光合生产(许大全, 2002), 这使得林窗内香椿的日均  $P_n$  虽有所降低, 但其生长量仍高于 CK。

在弱光下, 植物常加大了地上部分的生物量分配比例, 降低  $LMA$ 、 $LFA$ 、叶片厚度来增加对光能的捕获和利用(Grechi *et al.*, 2007); 而在全光下较高的  $LMA$  和  $LFA$ , 以及较厚的叶片, 能有效的减缓光在叶片内部的传导, 有利于叶片避免强光引起光合机构的破坏, 本研究也得出了同样的结果。另一方面弱光减少了色素的光氧化伤害, 叶绿体内的基粒变大, 基粒片层垛叠程度变高(秦舒浩等, 2006), 这也使得香椿  $Chla$ 、 $Chlb$  均随林窗面积的降低光照的减弱而显著增加。 $Chla$  和  $Chlb$  的升高可促进捕光色素蛋白复合体的数量增加, 从而提高光能利用率。在弱光条件下, 用于光保护的叶黄素下降而与光捕获相关的黄体素则上升(孙小玲等, 2010)。因此, 光照较弱的林窗内香椿保持较高的  $Cars$ , 可能是香椿通过增加与光捕获相关的黄体素以适应弱光环境的一种机制, Matsubara *et al.* (2009)也得到了类似的结果。以上结果表明香椿对林窗面积的变化而导致的光照强度的改变有着较强的适应性, 表现出较强的耐荫性。这与张玉洁(2002)关于香椿耐荫性较差的研究结果存在差异,

产生这种分歧的原因可能有两个方面: 一方面张玉洁(2002)对香椿耐荫性的分析仅从  $Lsp$  和  $Lcp$  值与其它树种对比得出, 缺乏对其生理和形态特征的分析; 另一更为重要的方面, 张玉洁(2002)是以 3 a 生香椿为观察对象, 与本研究有较大差异。

在本研究中, 香椿的  $MDA$  和  $SOD$  活性均随林窗面积的增加而显著增加。表明随林窗面积的增加使香椿受到强光和高温的胁迫程度也在增加, 但清除活性氧的能力同步上升, 一定程度上降低了细胞膜的膜脂过氧化水平, 对防止植株受到活性氧积累带来的伤害起到一定的作用, 表现出较强的适应性。

## 4 结论

综上所述, 随林窗面积的增加, 光照和气温升高, 土壤相对含水量和空气湿度降低, 香椿的日均  $P_n$  增加, 但光合能力降低, 生长量随之降低, 此外, 叶片厚度、 $LMA$ 、 $LFA$  的增加, 叶绿素含量的降低使得香椿对弱光利用能力的增强也促进了这一趋势, 这使得种植在  $100\text{ m}^2$  林窗内香椿具有最高的光合能力, 生长最好。而林窗内苗木生长状况不仅受林窗面积的影响, 林窗的形成时间也是一个重要的因素, 随着林窗边界木的侧生生长, 林窗内的微环境会逐渐改变, 并影响资源的有效性, 进一步影响苗木的生长。在实际应用林窗模式进行改造时, 应根据林窗环境的异质性和引入树种的特征, 并考虑采用渐进改造的思路, 依林窗内苗木生长情况, 相应伐去边缘木, 扩大林窗或移出部分苗木作为大苗销售, 以带动经济效益的提升, 并减少人为干扰可能带来的破坏, 降低改造中人力、物力的投入。

**致谢** 感谢德阳市林业局和建大绿色农业公司对定位研究和野外工作的支持; 感谢博士生周义贵、刘运科、王谢、硕士生李仲彬、杨正菊、李平、魏鹏、张腾飞、刘浩、潘业田等在野外测定及室内分析中的帮助。

## 参考文献:

- Black K, Davis P, Mc Grath J, *et al.* 2005. Interactive effects of irradiance and water availability on the photosynthetic performance of *Picea sitchensis* seedlings: implications for seedling establishment under different management practices[J]. *Ann For Sci*, **62** (5): 413-422
- Chen G(陈贵), Zhou Y(周毅), Guo S-W(郭世伟), *et al.* 2007. The regulatory mechanism of different nitrogen form on photosynthetic efficiency of rice plants under water stress(水分

- 胁迫条件下不同形态氮素营养对水稻叶片光合效率的调控机理研究[J]. *J Chin Agric Univ*(中国农业科学), **40**(10): 2 162—2 168
- Chen JH(陈俊华), Gong GT(龚固堂), Hu DL(胡道亮), et al. 2011. Responses of “opening window and supplementing broad-leaved tree” revamping patterns of three kinds of inefficient protection forest in hilly areas of central Sichuan to the different fertilizer practice(川中丘陵区低效防护林“开窗补阔”改造模式对不同施肥措施的影响)[J]. *J Sichuan For Sci & Tech*(四川林业科技), **32**(1): 74—79
- Fahey RT, Puettmann KJ. 2008. Patterns in spatial extent of gap influence on understory plant communities[J]. *For Ecol Manage*, **255**(7): 2 801—2 810
- Grechi I, Vivin P, Hilbert G, et al. 2007. Effect of light and nitrogen supply on internal C : N balance and control of root-to-shoot biomass allocation in grapevine[J]. *Environ Exp Bot*, **59**(2): 139—149
- Jiang YS(蒋运生), Chai SF(柴胜丰), Tang H(唐辉), et al. 2009. Effect of different light intensities on photosynthetic characteristics and growth of *Stephania kwangsiensis*(光照强度对广西地不容光合特性和生长的影响)[J]. *Guihaia*(广西植物), **29**(6): 792—796
- Li LX(李林轩), Zou R(邹蓉), Tang H(唐辉). 2012. Effects of light intensity on the growth and diurnal variation of photosynthesis in *Evodia iurataecarpa* seedlings(不同光强对吴茱萸生长动态和光合日变化的影响)[J]. *Guihaia*(广西植物), **32**(3): 345—349
- Lichtenthaler HK. 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes[J]. *Meth Enzymol*, **148**: 350—382
- Matsubara S, Krause GH, Aradna J, et al. 2009. Sun-shade patterns of leaf carotenoid composition in 86 species of neotropical forest plant[J]. *Funct Plant Biol*, **36**(1): 20—36
- Meer PVD, Dignan P, Saveneh AG. 1999. Effect of gap size on seedling establishment, growth and survival at three years in mountain ash(*Eucalyptus regnans* F. Muell.) forest in Victoria, Australia[J]. *For Ecol Manag*, **117**(1): 33—42
- Onoda Y, Hikosaka K, Hirose T. 2004. Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency[J]. *Funct Ecol*, **18**(3): 419—425
- Peng FR(彭方仁), Liang YW(梁有旺). 2005. Current situation and prospects on exploitation and utilization of *Toona sinensis*(香椿的生物学特性及开发利用前景)[J]. *Chin For Sci & Tech*(林业科技开发), **19**(3): 3—6
- Richardson AD, Beryln GP. 2002. Spectral reflectance and photosynthetic properties of *Betula papyrifera*(Betulaceae) leaves along an elevational gradient on Mt. Mansfield, Vermont, USA [J]. *Am J Bot*, **89**(1): 88—94
- Sun XL(孙小玲), Xu YF(许岳飞), Ma LY(马鲁沂), et al. 2010. A review of acclimation of photosynthetic pigment composition in plant leaves to shade environment(植株叶片的光合色素构成对遮阴的响应)[J]. *Chin J Plant Ecol*(植物生态学报), **34**(8): 989—999
- Tan H(谭辉), Zhu JJ(朱教君), Kang HZ(康宏樟), et al. 2007. A research review on forest gap disturbance(林窗干扰研究)[J]. *Chin J Ecol*(生态学杂志), **26**(4): 587—594
- Wright IJ, Cannon K. 2001. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora[J]. *Funct Ecol*, **15**(3): 351—359
- Xiong QE(熊庆娥). The Experimental Course of Plant Physiology(植物生理学实验教程)[M]. Chengdu(成都): Sichuan Science and Technology Press(四川科学技术出版社): 85—86, 124—126
- Xu DQ(许大全). 2002. Photosynthetic Efficiency(光合作用效率)[M]. Shanghai(上海): Shanghai Science and Technology Press: 78—79
- Zang RG(臧润国), Xu HC(徐化成). 1998. Advances in forest gap disturbance research(林隙(GAP)干扰研究进展)[J]. *Sci Silv Sin*(林业科学), **34**(1): 90—98
- Zhang YJ(张玉洁). 2002. A study on photosynthesis of *Toona Sinensis* and the effect of environmental factors(香椿幼树光合作用及其影响因子研究)[J]. *For Res*(林业科学研究), **15**(4): 432—436
- Zhang WC(张文臣), Zhang JP(张俊佩). 2004. Problems and countermeasures of planted forest(人工林存在的问题与对策)[J]. *Prot For Sci & Tech*(防护林科技), (3): 45—46
- Zhang WF(张旺锋), Pan DY(樊大勇), Xie ZQ(谢宗强), et al. 2005. The seasonal photosynthetic responses of seedlings of the endangered plant *Cathaya argyrophylla* to different growth light environments(濒危植物银杉幼树对生长光强的季节性光合响应)[J]. *Biodivers Sci*(生物多样性), **13**(5): 387—397
- Zhang XJ(张象君), Wang QC(王庆成), Wang SL(王石磊), et al. 2011. Effect of the close-to-nature transformation of *Larix gmelinii* pure stands on plant diversity of understory vegetation in Xiaoxing'an mountains of China(小兴安岭落叶松人工纯林近自然化改造对林下植物多样性的影响)[J]. *Sci Silv Sin*(林业科学), **47**(1): 6—14
- Zheng SX(郑淑霞), Shangguan ZP(上官周平). 2007. Photosynthetic characteristics and their relationships with leaf nitrogen content and leaf mass per area in different plant functional types(不同功能型植物光合特性及其与叶氮含量、比叶重的关系)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **27**(1): 171—181
- Zhou T(周霆), Sheng WT(盛炜彤). 2008. On the plantation sustainability in China(关于我国人工林可持续问题)[J]. *World For Res*(世界林业研究), **21**(3): 49—53