

不同郁闭度板栗林下套种香榧的光合生理特性研究

杨先裕¹, 袁紫倩², 颜福花¹, 吴连海^{1*}

(1. 浙江省丽水市林业科学研究院, 丽水 323000; 2. 浙江省杭州市林业科学研究院, 杭州 310016)

摘要: 为探讨不同郁闭度板栗林下套种香榧的生长适应性, 通过对林地不同郁闭度下香榧幼树的生长量进行分析, 采用 LI-6400 便携式光合测定系统测定不同郁闭度下香榧叶片的光合特性。结果表明, 不同郁闭度下香榧幼树生长量, 冠幅、苗高和新梢均为郁闭度 0.5>全光照>郁闭度 0.8, 其中郁闭度 0.5 显著高于郁闭度 0.8; 地径为全光照>郁闭度 0.5>郁闭度 0.8。不同郁闭度下叶片 A_{\max} 在 9.61~12.28 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 郁闭度 0.5>郁闭度 0.8>全光照, 遮阴条件下叶片 A_{\max} 显著高于全光照条件; 不同郁闭度下叶片 L_{CP} 差异也较大, 其中全光照下 L_{CP} 最大, 为 16.50 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 郁闭度 0.5 最小, 为 4.50 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; 3 种郁闭度下叶片 A_{QE} 、 L_{SP} 和 R_d 差异均不显著。光响应曲线结果显示随着 PAR_i 的增强, 不同郁闭度下叶片的 P_n 增大, T_r 加大, T_f 升高, G_s 增大, C_i 下降, WUE 增加。相比郁闭度 0.8 和全光照条件, 郁闭度 0.5 更适宜香榧幼林的生长。

关键词: 香榧; 郁闭度; 生长量; 光合特性

中图分类号: S718.43

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2016)03-0400-05

The photosynthetic and physiological characteristics of *Torreya grandis* interplanted with chestnut forests under different canopy densities

YANG Xianyu¹, YUAN Ziqian², YAN Fuhua¹, WU Lianhai¹

(1. Lishui Academy of Forestry, Lishui 323000; 2. Hangzhou Academy of Forestry, Hangzhou 323000)

Abstract: The growth adaptability of *Torreya grandis* interplanted with Chinese chestnut under different canopy densities were analyzed. The photosynthetic characteristics of *Torreya grandis* leaf under different canopy densities were determined using the LI-6400 portable photosynthesis system. The results showed as follows. The crown, seedling height and new shoots were the best under the canopy density of 0.5 followed by full exposure and the canopy density of 0.8. The growth of *Torreya grandis* under the canopy density of 0.5 was significantly higher than other conditions; however, the ground diameter was the largest under full exposure, then the canopy density of 0.5, and the canopy density of 0.8. The A_{\max} of *Torreya grandis* leaf under different canopy densities was between 9.61 and 12.28 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ with a tendency of the canopy density of 0.5 > canopy density of 0.8 > full exposure. The A_{\max} of *Torreya grandis* grown in the overshadow condition was significantly higher than that in full exposure. The L_{CP} of *Torreya grandis* under different canopy densities was significant different. The L_{CP} was the largest (16.50 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) under the full exposure condition and the minimum (4.50 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) under the canopy density of 0.5. The A_{QE} , L_{SP} and R_d of *Torreya grandis* leaf under different canopy densities had no significant difference. The light response curves showed that the values of P_n , T_r , T_f , G_s and WUE increased by increasing PAR_i , but the value of C_i decreased. *Torreya grandis* grew well under the canopy density of 0.5 compared to other densities.

Key words: *Torreya grandis* -Merrillii; canopy density; growth; photosynthesis character

香榧(*Torreya grandis* -Merrillii.) 是我国特有的珍稀经济树种, 在我国栽培已有 1300 多年历史^[1]。

随着香榧产业的发展, 前人对香榧的繁育、高产稳产技术等均做了较系统的研究, 香榧幼林的营建在

收稿日期: 2015-12-17

基金项目: 浙江省重大科技专项 (2012C12002) 资助。

作者简介: 杨先裕, 硕士研究生。E-mail: hkyangxianyu6698@163.com

* 通信作者: 吴连海, 高级工程师。E-mail: qllh86@163.com

各地迅速展开^[2-3]。香榧对光照的要求特殊,其幼树喜庇荫,进入结果期后,则需要充足的光照^[4]。目前,针对香榧这一生长特性,许多学者研究了香榧幼林营建技术体系,解决香榧种植技术、苗木质量选择、抚育管理、科学合理施肥、种植模式选择等问题,其中包括林下栽培技术的许多试验。林下栽培香榧的目的在于充分利用林分所形成的庇荫条件,提高香榧栽植的成活率,促进香榧生长,降低香榧生产成本,探索原有林分更新的新途径^[5]。香榧的光合生理方面也有前人做了大量的研究,主要集中在香榧苗期光合特性及其对营养代谢的响应,以及不同叶龄叶片的光合能力等方面的研究^[6-7]。本试验选择丽水市云和县香榧幼林营建基地为研究地点,对板栗林地不同郁闭度下香榧幼树的生长量和叶片光合特性进行测定分析,阐明其对香榧幼树营建的影响,为林下套种香榧,选择适宜郁闭度提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

试验地点选择在浙江省丽水市云和县,地处 119°32'11"E, 27°58'22"N, 海拔 150 m。该试验地属中亚热带季风气候,多年平均气温 17.6℃,最热月(7月)平均气温 28.4℃,最冷月(1月)平均气温 6.3℃,极端最高气温 40.9℃,极端最低气温 -8.3℃,年平均降水量 1465~1969 mm 之间,无霜期 240 d,日照 1774.4 h,林地土壤类型为砂壤。供试材料为板栗林下套种的 6 年生香榧幼树。根据样点法^[8]测算板栗林地的郁闭度,将不同郁闭度的试验林地分为 3 组:全光照(对照)、郁闭度 0.5 和郁闭度 0.8 共 3 块样地。

1.2 方法

1.2.1 香榧生长量的测定 在每个处理下随机选择 30 株香榧幼树植株,用钢卷尺测量树体冠幅(东西向、南北向、面积)、地径、苗高、最长新梢等,精确到 1 cm。

1.2.2 光合特性的测定 试验于 2014 年 10 月 14

日(晴到多云),使用 LI-6400 便携式光合测定系统及 6400-02B LED 红蓝光源,对不同郁闭度板栗林下的香榧叶片进行光合特性测定。每种处理随机选取 3 株,取每株中上部叶片进行测定,重复 3 次。光照强度设为 1500、1200、1000、800、600、500、400、300、250、200、150、100、50、20 和 0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 共 12 个梯度。当仪器显示各项指标的变异系数小于 1%,即状态稳定时记录净光合速率 P_n ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、蒸腾速率 Tr ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、气孔导度 G_s ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、胞间 CO_2 浓度 C_i ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)、叶片温度 T_f ($^{\circ}\text{C}$)。采用 Fischer and Turner 的方法计算水分利用效率 WUE ($WUE=P_n/Tr$),利用 Photosyn Assistant 软件拟合得到最大净光合速率 (A_{max})、表观量子效率 (A_{QE})、光补偿点 (L_{CP})、光饱和点 (L_{SP})、暗呼吸速率 (R_d) 等光合参数。

1.2.3 统计分析方法 数据通过 Excel 2007 软件进行整理,采用 SPSS Statistics 18.0 进行统计学分析处理,采用 Duncan 修复极差法进行多重比较分析,用 Sigmaplot 10.0 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 不同郁闭度下香榧幼树生长量

如表 1 所示,不同郁闭度对香榧幼树冠幅、地径、苗高和新梢有较大影响。郁闭度 0.5 和全光照下的香榧幼树冠幅东西向和南北向显著大于郁闭度 0.8 的,从冠幅面积来看,郁闭度 0.5 的香榧幼树最高,为 1.17 m^2 ;郁闭度 0.8 的最低,仅为 0.60 m^2 ,郁闭度 0.5 比郁闭度 0.8 高 95%。从香榧幼树的地径来看,随着郁闭度的提高,地径逐渐降低,最大是全光照 3.32 cm,最小是郁闭度 0.8,仅为 1.36 cm,全光照比郁闭度 0.8 高 144%。郁闭度 0.5 和全光照下香榧幼树苗高显著大于郁闭度 0.8 的,郁闭度 0.5 香榧幼树最高 (157.14 cm),郁闭度 0.8 香榧幼树最低 (96.55 cm),前者比后者高 63%。郁闭度 0.5 和全光照下香榧幼树最长新梢显著大于郁闭度 0.8 的,郁闭度 0.5 香榧植株最高 (23.71 cm),郁闭度 0.8 香榧植株最低 (13.70 cm),前者比后者高 73%。

表 1 不同郁闭度下香榧生长量

Table 1 The growth of *Torreya grandis* under different canopy densities

郁闭度 Canopy density	冠幅 Canopy			地径/cm Ground diameter	苗高/cm Height of seedling	最长新梢/cm The longest new tip
	东西向/m East-west	南北向/m North-south	面积/ m^2 Area			
全光照 Full exposure	0.99±0.04 ^a	1.17±0.21 ^a	1.15±0.16 ^a	3.32±0.02 ^a	135.50±0.50 ^a	19.00±2.50 ^{ab}
0.5	0.98±0.10 ^a	1.20±0.10 ^a	1.17±0.15 ^a	2.93±0.30 ^a	157.14±9.43 ^a	23.71±1.76 ^a
0.8	0.79±0.05 ^a	0.76±0.05 ^b	0.60±0.05 ^b	1.36±0.06 ^b	96.55±4.56 ^b	13.70±0.75 ^b

2.2 不同郁闭度下香榧叶片光合参数

不同郁闭度下香榧叶片的 $Pn-PARi$ 响应曲线见图 1。从图 1 可以看出, 当光照强度 ($PARi$) 超过 $600 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 后, 3 种不同郁闭度下叶片均出现了明显的光饱和现象。利用 Photosyn Assistant 软件拟合得到的光合参数详见表 2。从表 2 可以看出, 不同郁闭度下香榧叶片最大净光合速率 (A_{max}) 在 $9.61\sim 12.28 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间, 遮阴条件下香榧叶片 A_{max} 显著高于全光照条件, 郁闭度 0.5 和 0.8 条件下香榧叶片 A_{max} 差异不显著, 分别为 12.28 和 $12.02 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 但显著高于全光照条件下的 9.61

$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; 3 种郁闭度下香榧叶片表观量子效率 (A_{QE}) 差异不显著; 不同郁闭度下香榧叶片光补偿点 (L_{CP}) 差异也较大, 范围在 $4.50\sim 16.50 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间, 其中全光照下 L_{CP} 最大, 为 $16.50 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 郁闭度 0.5 的 L_{CP} 显著低于其他处理, 仅为 $4.50 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; 3 种郁闭度下香榧叶片光饱和点 (L_{SP}) 差异不大, 仅在 $883.50\sim 910.50 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间; 3 种郁闭度下香榧叶片暗呼吸速率 (R_{d}) 差异较为显著, 其中郁闭度 0.5 的 R_{d} 绝对值显著低于全光照和郁闭度 0.8 的植株, 为 $-0.39 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

表 2 不同郁闭度下香榧叶片的光合参数

Table 2 The photosynthetic parameter of *Torreya grandis* leaves under different canopy densities

郁闭度 Canopy density	最大净光合速率 A_{max} $/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	表观量子效率 A_{QE} $/\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$	光补偿点 L_{CP} $/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	光饱和点 L_{SP} $/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	暗呼吸速率 R_{d} $/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
全光照 Full exposure	$9.61\pm 0.78^{\text{b}}$	$0.059\pm 0.016^{\text{a}}$	$16.50\pm 1.50^{\text{a}}$	$883.50\pm 85.50^{\text{a}}$	$-0.88\pm 0.29^{\text{a}}$
0.5	$12.02\pm 0.20^{\text{a}}$	$0.075\pm 0.028^{\text{a}}$	$4.50\pm 1.50^{\text{b}}$	$910.50\pm 139.50^{\text{a}}$	$-0.39\pm 0.04^{\text{b}}$
0.8	$12.28\pm 0.18^{\text{a}}$	$0.058\pm 0.011^{\text{a}}$	$11.50\pm 0.50^{\text{ab}}$	$889.50\pm 127.50^{\text{a}}$	$-0.70\pm 0.04^{\text{a}}$

2.3 不同郁闭度下香榧幼树叶片光响应特性

不同郁闭度下香榧幼树叶片的蒸腾速率 (Tr)、叶温 (Tf)、气孔导度 (Gs)、水分利用效率 (WUE) 和胞间 CO_2 浓度 (Ci) 对光强 ($PARi$) 的响应曲线如图 2a 至图 2e。

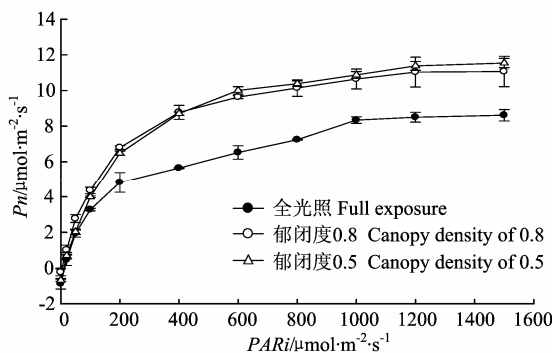


图 1 不同郁闭度下香榧叶片的 $Pn-PARi$ 响应曲线
Figure 1 The ' $Pn-PARi$ ' curve of of *Torreya grandis* Leaves under different canopy densities

3 种郁闭度下香榧幼树叶片的蒸腾速率 (Tr) 均随着 $PARi$ 的增加而增加。当 $PARi$ 超过光饱和点后 Tr 增速趋于缓和, 郁闭度 0.5 和郁闭度 0.8 条件下 Tr 显著高于全光照, 其中郁闭度 0.5 条件下香榧叶片 Tr 最大达 $2.53 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 郁闭度 0.8 下的为 $2.18 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 全光照下的仅为 $1.73 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

3 种郁闭度下香榧幼树叶片的叶温 (Tf) 均随 $PARi$ 的增加而升高, 其中郁闭度 0.8 条件下的叶

片 Tf 变化幅度最小, 为 0.61°C ($22.10\sim 22.71^\circ\text{C}$), 郁闭度 0.5 的 Tf 变化幅度为 1.68 ($23.47\sim 25.15^\circ\text{C}$), 全光照下的 Tf 变化幅度为 1.59°C ($24.48\sim 26.07^\circ\text{C}$), 说明不同郁闭度下香榧幼树叶片均表现出较强的调节叶温能力, 使叶温保持较低水平, 这种在高光照下保持较低叶温的能力对维持叶片正常生理功能具有积极意义。

3 种郁闭度下香榧幼树叶片气孔导度 (Gs) 总体上随着 $PARi$ 的增强而增大。郁闭度 0.8 条件下的叶片 Gs 变化幅度较小, 在 $0.14\sim 0.15 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 间; 郁闭度 0.5 的叶片 Gs 变化幅度在 $0.12\sim 0.16 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 间; 全光照下的叶片 Gs 显著低于遮阴条件, 其变化为 $0.03\sim 0.09 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

3 种郁闭度下香榧幼树叶片的的水分利用效率 (WUE) 在 $0\sim 400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 范围内均随 $PARi$ 的增强而增加, $PARi$ 大于 $400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时 WUE 趋于稳定。3 种郁闭度下叶片的 WUE 差异不显著, 其变化为 $4.516\sim 5.600 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ 。

3 种郁闭度下香榧幼树叶片胞间 CO_2 浓度 (Ci) 值均随着 $PARi$ 的增加表现出不同程度的下降趋势, 全光照、郁闭度 0.5 和郁闭度 0.8 条件下香榧幼树叶片的最大 Ci 值分别为初始阶段的 429.81 、 399.93 和 $394.48 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 当 $PARi$ 达到 $800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右时, 三者的 Ci 值均趋于稳定, 分别为 232.16 、 258.84 和 $262.53 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 全光照下的叶片 Ci 值低于遮阴条件, 但三者之间差异并不显著。

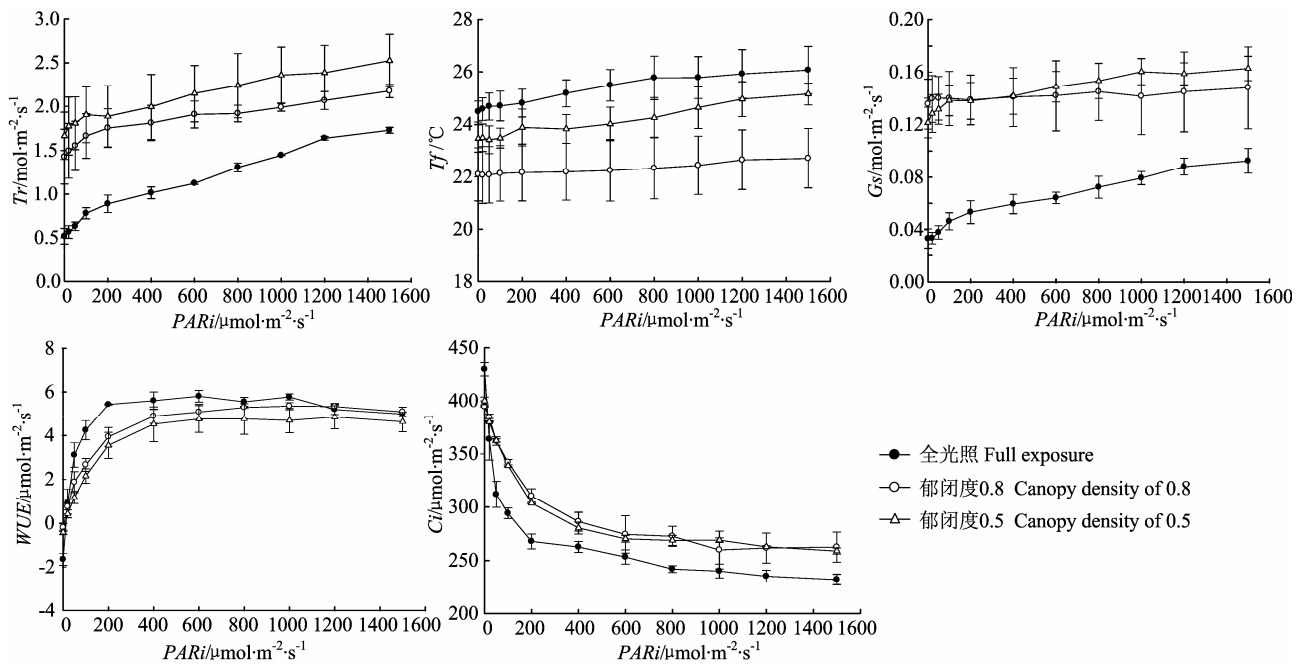


图 2 不同郁闭度下香榧幼树叶片光响应特性

Figure 2 The photoresponse curves of *Torreya grandis* leaves under different canopy densities

3 讨论

香榧属喜光树种,对光照条件要求较高,枝叶向光性很强,但其幼苗需要一定程度的庇荫,否则高温和强光照会使其造林成活率大大降低^[9-10]。香榧成林阶段,随着苗木年龄增加,香榧需光量逐渐增强,光照不足则导致其生长不良^[11-12]。尤其是进入结果期后,更需要充足的光照、良好的通风环境,以利于花芽分化和风媒传粉。邓胜标^[13]研究认为,香榧新梢生长量以林分郁闭度 0.4 的林下造林成活率最高,生长最为健壮旺盛,郁闭度 0.6 的林下香榧表现出光照不足而致的细嫩表象,郁闭度 0.2 的林下香榧新梢木质化程度略高。姜根平等^[5]研究认为郁闭度和林地交互作用对成活率均有极显著性影响,郁闭度对新梢生长量有显著影响,其中郁闭度为 0.4 的混交林中香榧幼苗新梢生长量最大 22.125 cm。本研究也发现不同郁闭度对香榧幼树的冠幅、地径、苗高和新梢均有较大影响。其中郁闭度 0.5 和全光照下香榧幼树冠幅显著大于郁闭度 0.8 的香榧幼树植株;随着郁闭度的提高,香榧幼树地径逐渐降低,郁闭度 0.8 的地径显著小于全光照和郁闭度 0.5;郁闭度 0.5 和全光照下香榧苗高显著大于郁闭度 0.8 的香榧植株;郁闭度 0.5 和全光照下香榧幼树最长新梢显著大于郁闭度 0.8 的香榧幼树。这表明香榧在成林阶段郁闭度过高会影响其营养生长。因此,在香榧幼树需光量开始增加时,通过对板栗

林的整形修剪及老林淘汰,逐步提高林地的光照强度来满足香榧幼树对光照的需求。

衡量叶片光合能力的重要指标是最大净光合速率^[14]。不同郁闭度下香榧幼树叶片 A_{max} 在 9.61~12.28 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 间,遮阴条件下香榧叶片 A_{max} 显著高于全光照条件。有研究认为植物叶片会通过增加自身叶绿素的含量来弥补因光照不足引起的光合作用能力降低的现象,并且低光照强度下叶绿素含量上升,一方面是由于弱光减少了色素的光氧化伤害,另一方面是由于叶绿体内的基粒变大,基粒片层垛叠程度变高^[15]。但是本研究发现郁闭度 0.5 高于郁闭度 0.8 条件下香榧叶片 A_{max} ,可能是光照强度太低,即使香榧叶片本身增加了叶绿素含量也不足以满足其光合作用,但这有待于进一步的验证。

4 结论

香榧幼苗造林需要遮阴条件,林下套种香榧是一种科学合理的栽培模式,既可以满足香榧对遮阴环境的需求,也可以减少香榧种植前期的投入成本,增加林地复合经营的效益。本研究发现不同郁闭度下香榧幼树的生长量和光合生理特性存在很大差异,相比全光照和郁闭度 0.8 条件,郁闭度 0.5 更适宜香榧成林阶段的生长。因此在香榧幼树成林后,应逐步增加香榧林地的光照强度来满足香榧树体的正常生长。

参考文献:

- [1] 程晓健, 黎章矩, 戴文圣, 等. 榿树种质资源调查与评价[J]. 果树学报, 2009, 26(5): 654-658.
- [2] 刘海琳, 陈力耕, 童品璋, 等. 香榿茎段离体培养再生植株的研究[J]. 果树学报, 2007, 24(4): 477-482.
- [3] 戴正, 陈力耕, 童品璋. 香榿性别鉴定的 RAPD 和 SCAR 标记[J]. 果树学报, 2008, 25(6): 856-859.
- [4] 吴连海, 吴黎明, 倪荣新, 等. 香榿栽培经济效益分析[J]. 浙江农林大学学报, 2013, 30(2): 299-303.
- [5] 姜根平, 叶根华, 叶森土. 不同林地和郁闭度对香榿幼苗影响分析[J]. 浙江林业科技, 2012, 32(5): 30-33.
- [6] 唐辉. 氮素营养对香榿苗期光合特性和氮代谢的影响[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2014.
- [7] 黄增冠, 喻卫武, 罗宏海, 等. 香榿不同叶龄叶片光合能力与氮含量及其分配关系的比较[J]. 林业科学, 2015, 51(2): 44-51.
- [8] 李永宁, 张宾兰, 秦淑英. 郁闭度及其测定方法研究与应用[J]. 世界林业研究, 2008, 21(1): 40-46.
- [9] 戴文圣, 黎章矩, 程晓建, 等. 香榿生长习性 & 提高造林成活率的关键技术[J]. 西南林学院学报, 2005, 25(4): 89-92.
- [10] 庄观山. 香榿嫁接苗培育与低产林管理[J]. 园艺与种苗, 2012(10): 9-12.
- [11] 金航标, 戴文圣, 吴慧敏, 等. 香榿腋芽组培及嫩枝嫁接技术研究[J]. 浙江林业科技, 2008, 28(3): 56-58.
- [12] 程晓建, 黎章矩, 喻卫武, 等. 香榿雌花芽的形态分化[J]. 林业科学, 2009, 45(10): 155-157.
- [13] 邓胜标. 香榿幼林营建技术研究及应用[D]. 临安: 浙江农林大学, 2011.
- [14] 何少雄. 不同遮阴处理对红松幼苗光合速率和叶绿素荧光特性的影响[J]. 黑龙江生态工程职业学院学报, 2010, 23(3): 40-41.
- [15] ATANASOVA L, STEFANOV D, YORDANOV I. Comparative characteristics of growth and photosynthesis of sun and shade leaves from normal and pendulum walnut (*Juglans regia* L) trees[J]. Photosynthetica, 2003, 41(2): 289-292.