DOI: 10.3724/SP.J.1011.2011.00338

林药复合系统林下植物光合特性对生长光强的响应*

吴统贵 虞木奎** 孙海菁 李会欣 张 翠 成向荣

(中国林业科学研究院亚热带林业研究所 富阳 311400)

摘 要 以上海市松江不同郁闭度(低、中、高)生态公益林—— 香樟(*Cinnamomum camphora*)林下种植的红茴香(*Illicium henryi*)和大吴风草(*Farfugium japonicum*)为研究对象, 并以香樟萌生苗为对照, 分析各植物光合特性在不同生长光强下的动态变化。结果表明: 在不同郁闭度下, 红茴香和大吴风草具有较高的表观量子效率(*AQE*)、较低的光补偿点(*LCP*), 而香樟具有较高的最大净光合速率(P_{max})和光饱和点(*LSP*)。随着郁闭度的增加, 各植物 *AQE* 逐渐增加, 且不同郁闭度处理间均存在显著差异(P<0.05); 香樟 P_{max} 表现为逐渐降低的趋势, 红茴香和大吴风草则呈先上升后降低的趋势; 香樟暗呼吸速率 R_d 呈现先降低后增加的趋势, 而红茴香和大吴风草则表现为逐渐降低; 各植物的 *LCP* 和 *LSP* 均表现为逐渐降低的趋势以适应弱光环境。可见, 香樟通过降低自身的 *LCP* 和 *LSP* 逐渐适应弱光环境, 但在高郁闭度下其光合作用仍然受到胁迫; 而红茴香和大吴风草则通过降低 *LCP*、*LSP* 和自身能量消耗来适应弱光环境, 且在中等郁闭度下具有最高的光合能力, 充分证明其阴生特性。

关键词 生态公益林 林药复合系统 林下植物 光合特性 郁闭度 林下光强 耐荫性
中图分类号: S718.52 **文献标识码:** A **文章编号:** 1671-3990(2011)02-0338-04

Photosynthetic response to different irradiances of undergrowth plants in tree-herb plantation

WU Tong-Gui, YU Mu-Kui, SUN Hai-Jing, LI Hui-Xin, ZHANG Cui, CHENG Xiang-Rong
(Institute of Sub-tropical Forestry Research, Chinese Academy of Forestry, Fuyang 311400, China)

Abstract Photosynthetic characteristics of *Illicium henryi* and *Farfugium japonicum* herbs were determined, with *Cinnamomum camphora* seedling as the control, under low, medium and high canopy densities of *C. camphora* forest in Songjiang, Shanghai. Results showed that *I. henryi* and *F. japonicum* had higher apparent quantum efficiency (*AQE*) and lower light compensation point (*LCP*). On the other hand, *C. camphora* seedling exhibited higher maximum photosynthetic rate (P_{max}) and light saturation point (*LSP*). *AQE* of three plant species increased with increasing canopy density, and with significant differences among different canopy densities. For *I. henryi* and *F. japonicum*, P_{max} initially increased and then eventually decreased, but that for *C. camphora* seedling decreased right throughout with increasing canopy density. While dark respiration (R_d) initially decreased and then increased for *C. camphora* seedling, that for undergrowth *I. henryi* and *F. japonicum* steadily decreased. There was an obvious adaptation of *C. camphora* seedling to low irradiance, due to decreasing *LCP* and *LSP*. But its stressed photosynthesis under high canopy density was observed. While P_{max} in *I. henryi* and *F. japonicum* occurred under medium canopy density, low irradiance was accommodated by not only low *LCP* and *LSP*, but also low energy consumption. This showed that *I. henryi* and *F. japonicum* were highly tolerant to shade.

Key words Ecological forest, Tree-herb plantation, Undergrowth plant, Photosynthetic characteristic, Canopy density, Understory irradiance, Shade tolerance
(Received June 21, 2010; accepted Oct. 28, 2010)

* 国家科技支撑计划课题(2009BADB2B03)、上海市与中国林业科学研究院合作项目(G069902)和中央级公益科研院所基本业务科研费(RISF6930)资助

** 通讯作者: 虞木奎(1961~), 男, 研究员, 主要从事沿海林业生态工程方面的研究。E-mail: yumukui@sina.com
吴统贵(1980~), 男, 博士, 助理研究员, 主要从事林业生态工程和植物生理生态方面的研究。E-mail: wutonggui@126.com
收稿日期: 2010−06−21 接受日期: 2010−10−28

光合作用是一切植物生长发育的基础, 在复合生态系统中, 下层弱光环境是抑制林下植物光合作用的关键因子[1]。在林药复合生态系统中, 林下药用植物一般具有一定的耐荫特性[2], 当前针对其光合生理特性的研究颇多, 但有关林下耐荫药用植物与阳性植物的光合生理特性的对比研究尚少见报道。本研究以上海市松江区香樟林[*Cinnamomum camphora* (L.) Presl.]林药复合生态系统为研究对象, 分析了不同郁闭度下林下阳生植物香樟幼苗和阴生植物红茴香(*Illicium henryi* Diels)、大吴风草[*Farfugium japonicum* (L.) Kitam.]光合特性的变化, 以期获得不同特性植物对生长环境光强的要求和响应差异, 为森林抚育间伐和林药复合生态系统的构建提供理论依据。

1　试验地概况与试验方法

1.1　试验地概况

试验区位于上海市松江区香樟生态公益林内(30°57′N, 121°13′E), 属北亚热带季风气候, 多年平均气温 17.9 ℃, 日照时数 1 690.3 h, 年降雨量 939.2 mm。2008 年对香樟林进行不同程度的疏伐, 其冠层郁闭度分别控制在低(50%左右)、中(70%左右)和高(90%左右)3 种程度, 面积各为 10 hm^2。同年, 在不同郁闭度香樟林下种植大量药用植物大吴风草、红茴香、朱砂根(*Ardisia crenata* var. crenata)、红豆杉(*Taxus chinensis*)等, 草本植物的株行距为 0.5 m×0.5 m, 木本植物的株行距为 1 m×2 m, 形成林药复合生态系统, 同时林下分布一定数量自然萌生的香樟幼苗。

1.2　试验方法

1.2.1　试验材料　本研究以香樟林下 1 年生香樟幼苗、1 年生药用植物红茴香和大吴风草为研究对象, 调查 3 种植物的基本生长状况, 并选择 6 棵植株的功能叶片测定各物种的光合作用光响应曲线。

1.2.2　试验方法　光合作用光响应曲线测定采用 LI-6400 光合作用测定系统。测定时选择 LI-6400 红蓝光源, 使用开路系统测定叶片净光合速率(P_n), 控制气温(T_a)、相对湿度(*RH*)和 CO_2 浓度(C_a)与测定时外界环境一致, 空气流速为 0.5 L · min^{-1}。测定光照强度(μmol · m^{-2} · s^{-1})从 2 000 光强开始, 依次降为 1 800、1 500、1 200、1 000、800、600、400、200、100、50、20 和 0。主要测定叶片 P_n、叶片温度(T_l)、空气相对湿度(*RH*)和光合有效辐射(*PAR*)等参数。各处理各物种重复测定 6 次。

1.2.3　数据处理　以 *PAR* 为横轴, P_n 为纵轴绘光合作用–光响应曲线, 通过 SPSS 软件拟合非直角双曲线并计算光补偿点 *LCP*、光饱和点 *LSP* 等。

2　结果与分析

2.1　不同郁闭度香樟林下各物种光合作用–光响应曲线的变化规律

不同物种间及同一物种在不同郁闭度下的光响应曲线差异均十分明显(图 1)。在低光强下(0~200 μmol · m^{-2} · s^{-1}), 各物种在不同郁闭度下 P_n 大小顺序不同, 香樟为高郁闭度>低郁闭度>中郁闭度, 红茴香为中郁闭度>高郁闭度>低郁闭度, 大吴风草为中郁闭度>低郁闭度>高郁闭度。随光合有效辐射(*PAR*)增加, 香樟 P_n 在不同程度郁闭度下均呈逐渐增加的趋势, 但其 P_n 大小顺序与低光强时完全相反; 而红茴香和大吴风草则均出现光抑制现象, 其大小顺序与低光强下完全相同。在各郁闭度下, 低光强(0~200 μmol · m^{-2} · s^{-1})下 3 物种 P_n 大小顺序均为大吴风草>红茴香>香樟, 而在高光强下则完全相反。

2.2　不同郁闭度香樟林下各植物表观量子效率的变化

各植物表观量子效率(*AQE*)随着上层香樟林郁闭度的增加而逐渐增加(图 2), 即各植物利用弱光的能力越来越强, 且相同物种不同郁闭度下均存在显著差异(P<0.05)。不同郁闭度下大吴风草的 *AQE* 均最大, 分别为 0.036 5、0.049 5 和 0.052 5, 其次是香樟(分别为 0.028 5、0.036 5 和 0.047 0), 红茴香除在低郁闭度(0.030 5)略大于香樟外, 其他两处理均最小(分别为 0.034 5、0.043 5); 方差分析表明不同郁闭度下大吴风草与香樟、红茴香间均存在显著差异(P<0.05)。

2.3　不同郁闭度香樟林下各植物最大净光合速率和暗呼吸速率的变化

随着上层郁闭度的增加, 香樟最大净光合速率(P_{max})表现为逐渐降低的趋势(图 3), 且低郁闭度与中、高郁闭度间存在显著差异; 而红茴香和大吴风草则呈先上升后降低的趋势, 即在中等郁闭度下显示出最大的光合能力(分别为 7.16 μmol · m^{-2} · s^{-1}、9.67 μmol · m^{-2} · s^{-1}), 其中红茴香在中等郁闭度下显著高于其他两种郁闭度, 而大吴风草在中、高郁闭度下显著大于低郁闭度。各郁闭度下, 香樟具有最高的 P_{max} (分别为 11.79 μmol · m^{-2} · s^{-1}、10.81 μmol · m^{-2} · s^{-1}、8.87 μmol · m^{-2} · s^{-1}), 其次是大吴风草, 红茴香最小; 方差分析表明在低、中郁闭度下香樟的 P_{max} 显著高于红茴香和大吴风草。

香樟暗呼吸速率(R_d)随着郁闭度的增加呈现先降低后增加的趋势, 而红茴香和大吴风草则表现为逐渐降低; 且低、中等郁闭度下 3 物种 R_d 差异不大, 但在高郁闭度下香樟的 R_d 显著高于其他两物种。

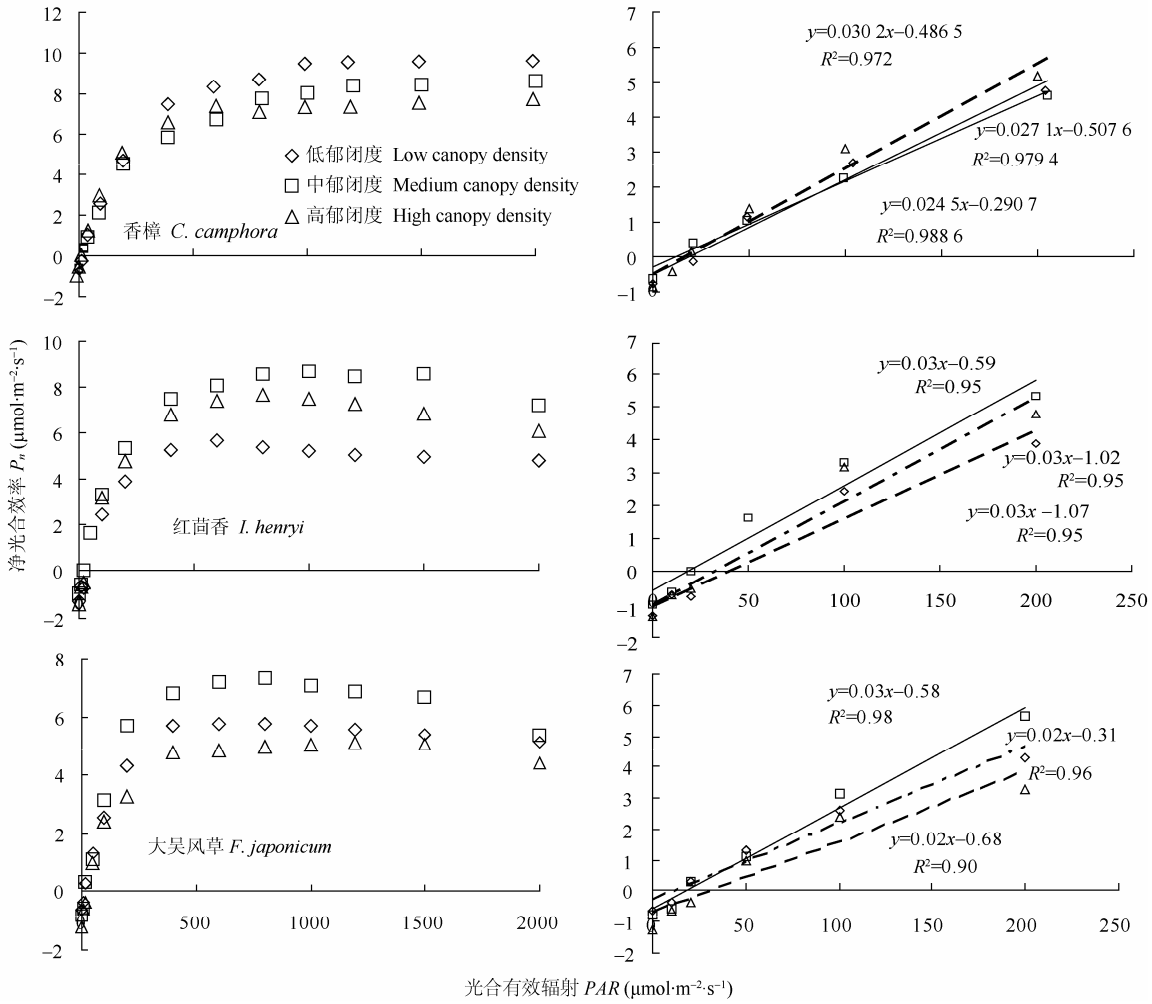


图 1 不同郁闭度香樟林下 3 种植物的光合作用–光响应曲线

Fig. 1 Photosynthetic light response curves of 3 species under *C. camphora* forests with different canopy densities

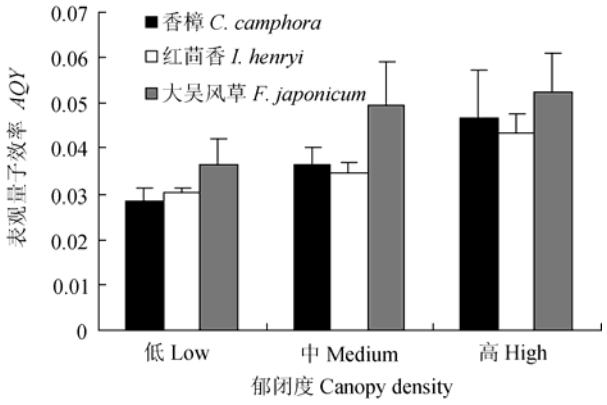


图 2 不同郁闭度香樟林下 3 种植物的表观量子效率

Fig. 2 *AQE* of 3 species under *C. camphora* forests with different canopy densities

2.4 不同郁闭度香樟林下各植物光补偿点和光饱和点的变化

各植物的光补偿点(*LCP*)和光饱和点(*LSP*)随着郁闭度的增加基本表现为逐渐降低的趋势, 以适应林下弱光环境, 且低郁闭度下各物种的 *LCP* 显著大于中、高郁闭度, 这是植物对弱光适应的一种表现(图 4)。

在低、中郁闭度下, 红茴香 *LCP* 最大, 分别为 37.12 μmol · m^{-2} · s^{-1}、21.30 μmol · m^{-2} · s^{-1}, 其次是大吴风草; 而在高郁闭度下, 香樟幼苗的 *LCP* 最大, 红茴香最小。在各郁闭度下, 香樟 *LSP* 均为最大, 分别为 371.04 μmol ·m^{-2} ·s^{-1}、254.78 μmol ·m^{-2} ·s^{-1}、186.25 μmol ·m^{-2} ·s^{-1}, 其次是红茴香(但在高郁闭度下小于大吴风草), 大吴风草最小(图 4)。

3 讨论

弱光环境限制了植物叶片光合作用、净碳水化合物的积累和植物生长, 而植物也通过各种形态、生理调整, 以适应弱光强环境: 一方面降低叶片厚度、增加叶绿素含量、降低光补偿点和饱和点、增加表观量子效率等以增强捕捉弱光的能力[3], 提高光能利用效率, 使之高效率地转化为化学能; 另一方面通过降低呼吸及维持其生长的能量消耗, 使光合作用同化的能力以最大比例储存于光合组织中[4]。本研究中, 随着香樟林郁闭度的增加, 即随着生长环境光强的逐渐降低, 香樟幼苗的表观量子效率逐渐增加, 最大净光合速率、光补偿点、光饱和点则逐渐下降, 这与其他阳生植物的表现相同[5], 说明香樟

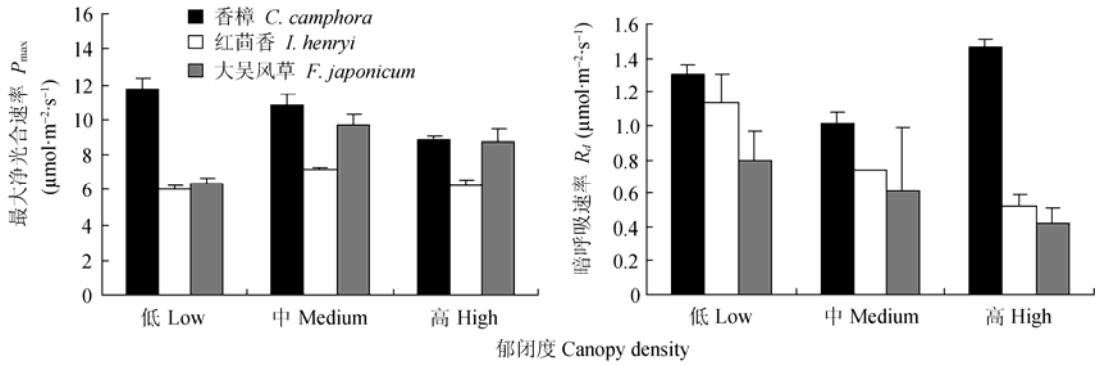


图 3　不同郁闭度香樟林下 **3** 种植物的最大净光合速率和暗呼吸速率

Fig. 3　P_{max} and R_d of 3 species under *C. camphora* forests with different canopy densities

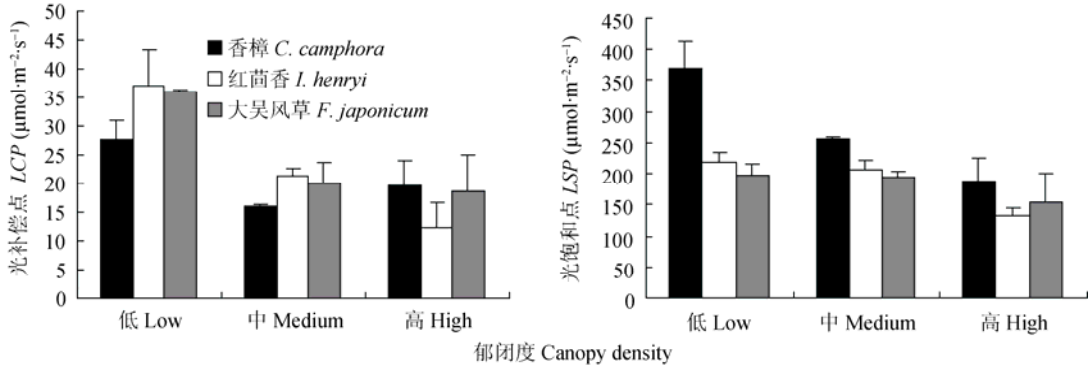


图 4　不同郁闭度香樟林下 **3** 种植物的光补偿点和光饱和点

Fig. 4　*LCP* and *LSP* of 3 species under *C. camphora* forests with different canopy densities

主要是通过降低光饱和点和补偿点来适应弱光环境; 而暗呼吸速率在高郁闭度下最大, 说明高郁闭度下的低光环境已对其产生了一定的胁迫作用[6]。随着郁闭度的增加, 红茴香和大吴风草最大净光合速率呈现先增加后降低的趋势, 即两物种在中等郁闭度下表现出最大的净光合速率, 这与 Dai 等[7]对三叶崖爬藤的研究结果相一致; 同时发现其光补偿点、饱和点和暗呼吸速率均呈现逐渐下降的趋势, 说明红茴香和大吴风草可以通过降低光补偿点、光饱和点和自身的暗呼吸速率以保证光合产物满足自身生长发育来适应弱光环境。

香樟具有较高的最大净光合速率和利用强光能力, 在低郁闭度下具有最高的光合速率, 这对其林下生长极为有利[8], 因此适当进行间伐修枝, 改善林下光环境, 有利于林下香樟幼苗的生长和香樟林系统的自我更新。红茴香和大吴风草在中等郁闭度下具有最高的光合速率, 充分体现了其阴生植物的特性。一般植物的叶绿素 a/b 约为 3, 而阴生植物为 2.3, 叶绿素 b 含量的提高有可能使阴生植物更有效地利用漫射光中较多的蓝光[9–10], 可保证其在弱光环境下维持一定的光合速率, 这些可为上海市生态公益林抚育间伐和林药系统的构建提供依据。

参考文献

[1] Johnson Z, Barber R T. The low-light reduction in the quantum yield of photosynthesis: Potential errors and biases when calculating the maximum quantum yield[J]. Photosynthesis Research, 2003, 75(1): 85–95

[2] 王占军, 蒋齐, 刘华, 等. 宁夏干旱风沙区林药间作生态恢复措施与土壤环境效应响应的研究[J]. 水土保持学报, 2007, 21(4): 90–93

[3] Bloor J M G. Light responses of shade-tolerant tropical tree species in north-east Queensland: A comparison of forest- and shadehouse-grown seedlings[J]. Journal of Tropical Ecology, 2003, 19(2): 163–170

[4] Joesting H M, McCarthy B C, Brown K J. Determining the shade tolerance of American chestnut using morphological and physiological leaf parameters[J]. Forest Ecology and Management, 2009, 257(1): 280–286

[5] 王博轶, 冯玉龙. 生长环境光强对两种热带雨林树种幼苗光合作用的影响[J]. 生态学报, 2005, 25(1): 23–30

[6] Senevirathna A M W K, Stirling C M, Rodrigo V H L. Growth, photosynthetic performance and shade adaptation of rubber (*Hevea brasiliensis*) grown in natural shade[J]. Tree Physiology, 2003, 23(10): 705–712

[7] Dai Y J, Shen Z G, Liu Y, et al. Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg[J]. Environmental and Experimental Botany, 2009, 65(2/3): 177–182

[8] 孙一荣, 朱教君, 于立忠, 等. 不同光强下核桃楸、水曲柳和黄菠萝的光合生理特征[J]. 林业科学, 2009, 45(9): 29–35

[9] 张国平, 周伟军译. 植物生理生态学[M]. 杭州: 浙江大学出版社, 2003

[10] Baig M J, Anand A, Mandal P K, et al. Irradiance influences contents of photosynthetic pigments and proteins in tropical grasses and legumes[J]. Photosynthetica, 2005, 43(1): 47–53