•研究报告•

不同郁闭度对野外回归的梓叶槭幼树 形态和生理特征的影响

张宇阳¹ 于涛¹ 马文宝² 王飞³ 田成¹ 李俊清^{1*}¹ (北京林业大学森林资源生态系统过程北京市重点实验室, 北京 100083)² (四川省林业科学研究院国家森林和草地管理四川森林生态与资源环境重点实验室, 成都 610081)³ (中国科学院植物研究所西亚高山植物园, 四川都江堰 611843)

摘要: 濒危植物野外回归是扩大极小种群野生植物种群的有效途径。适宜的回归生境是物种生长的必要条件, 研究植物的生理生态特征对不同野外回归生境的适应性, 是科学评价濒危物种回归生境适宜性的关键指标。本文以野外回归的极小种群野生植物梓叶槭(*Acer catalpifolium*)为研究对象, 探讨了无遮荫、林缘、林隙以及林下(郁闭度由小到大) 4种不同光照条件对梓叶槭幼树的形态特征、光合特征、类黄酮指数及叶绿素含量等的影响。结果表明: (1)随着郁闭度的增大, 梓叶槭幼树的基径、冠幅以及新生枝条数量产生差异, 均呈现先增大后减小的趋势; (2)在林缘生境中, 梓叶槭幼树的单叶面积及单叶质量均最大, 比叶面积随着郁闭度的增大而增大; (3)随着郁闭度的增大, 梓叶槭叶片胞间CO₂浓度、蒸腾速率及气孔导度均呈现先减小后增大的趋势, 叶绿素含量呈现上升趋势, 类黄酮指数则呈现先增大后减小的趋势。综上可知, 林缘适宜的光照条件更适合梓叶槭野外回归。这一结果可为梓叶槭以及其他极小种群野生植物的回归生境适宜性的探索研究提供借鉴。

关键词: 梓叶槭; 野外回归; 郁闭度; 形态指标; 生理指标

Physiological and morphological effects of different canopy densities on reintroduced *Acer catalpifolium*

Yuyang Zhang¹, Tao Yu¹, Wenbao Ma², Fei Wang³, Cheng Tian¹, Junqing Li^{1*}¹ Beijing Key Laboratory for Forest Resources and Ecosystem Processes, Beijing Forestry University, Beijing 100083² Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration on Sichuan Forest Ecology, Resources and Environment, Sichuan Academy of Forestry Sciences, Chengdu 610081³ West China Subalpine Botanical Garden, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Dujiangyan, Sichuan 611843

Abstract: The reintroduction of an endangered plant is an effective way to increase its wild plant populations. Suitable habitat is a necessary condition for reintroduced species to survive. Studying the adaptability of a plant's physiology to different habitats prior to reintroduction is key for evaluating how successful the endangered species would be in each habitat. In this study, *Acer catalpifolium*, a Wild Plant with Extremely Small Populations (WPESP), was studied to explore the effects of habitat conditions on the morphological traits, photosynthetic characteristics, flavonoid index and chlorophyll contents of *A. catalpifolium* seedlings. The habitat conditions, no shading, forest edge, gap and understory, are ordered in a gradient from low to high canopy density. The results show that: (1) The change in canopy density correlated with the differences in base diameter, crown width and number of new branches. (2) The maximum single leaf area and single leaf mass were found in the forest edge habitat, and the specific leaf area increased as canopy density increased. (3) With increasing canopy density, intercellular CO₂ concentration, transpiration rate and stomatal conductance of *A. catalpifolium* showed an initial decrease before increasing. In contrast,

收稿日期: 2019-06-06; 接受日期: 2019-07-10

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0503100) “极小种群野生植物回归技术与示范”课题(2016YFC0503106)和四川省科技支撑项目(2017JY0280)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: lijq@bjfu.edu.cn

the flavonoid index showed an initial increase before decreasing. Chlorophyll content showed a consistent upward trend. In summary, the light conditions of forest edge habitat make it more suitable than the other habitats in this study for the reintroduction of *A. catalpifolium*. This study establishes a theoretical and practical basis for field reintroductions of *A. catalpifolium*, and provides significant guidance for exploring suitable habitat for the reintroduction of other Wild Plant with Extremely Small Populations.

Key words: *Acer catalpifolium*; reintroduction in the wild; canopy density; morphological indicators; physiological indicators

光照是影响植物生长和分布的主要环境因素之一(Tang et al, 2015)。植物的光捕获和利用效率直接影响森林生态系统中植被的生存和发展(Dutilleul et al, 2015; Liu et al, 2015)。森林植被盖度影响林内的光照条件, 过密或者过疏均会影响林木幼苗的生长、分布和扩张, 导致林木生长停止甚至死亡(章志都等, 2008; 杨淑芬和谷银森, 2011)。长期生长在不同光环境下的同种植物, 其表型和生理生态特性会有所不同, 如随着郁闭度的增加, 叶面积减少、比叶面积和叶绿素含量增加(Parelle et al, 2006)。有研究指出, 光照环境在幼苗幼树时期影响尤为明显(Katahata et al, 2007), 影响到它们的存活、生长和更新等。

光照不足会限制植物的光合作用, 降低植物的净碳吸收和生长, 从而对植物造成胁迫(Tang et al, 2015)。然而, 高光强也会对植物造成不利影响, 如过饱和的光密度会破坏PS II的D1蛋白质形成从而产生光抑制效应(Taiz & Zeiger, 2009)。反过来, 植物也会通过调节体内色素来适应光环境的变化。如Wu等(2017)发现植物会通过增加叶片叶绿素含量来提升PS II功能和光捕获效率; Yang等(2017)的研究指出花青素对光照较为敏感, 高光强诱发的光抑制会限制相关光诱导酶活性, 从而阻碍花青素的生物合成。

分析植物对不同光照强度的形态响应和生理响应, 是揭示一个物种对光照条件耐受性的有效手段, 在农业、生态、再造林和园艺中均广泛应用(Valladares et al, 2002; Aleric & Kirkman, 2005)。这一方法也广泛用于评估濒危植物的最佳生境条件, 以便保护仅存的极小种群植物或在极为多样化的条件下发现的珍稀濒危物种(Smith et al, 1993; Aleric & Kirkman, 2005)。例如, U.S. Fish and Wildlife Service Species Profile (1993)针对濒危物种*Lindera melissifolia*的拯救计划表明, 全面了解光照对植物生活力的影响对其保护具有重要意义。也有学者指出, 获取目标植物生态需求和物种生物学的相关基

础数据是对稀有物种进行科学抢救和管理的基础(Aleric & Kirkman, 2005)。

极小种群野生植物(Wild Plant with Extremely Small Populations, WPESP)是我国政府提出的一个关于珍稀濒危植物的新概念, 是指分布地域狭窄或呈间断分布, 由于自身原因或长期受到外界因素胁迫干扰而呈现出种群退化和数量持续减少, 种群及个体数量都极少, 已经低于稳定存活界限的最小生存种群, 是濒临灭绝的野生植物(Ren et al, 2012)。我国植物总数占全球的8% (Sang et al, 2011), 其中处于濒危或者受威胁的物种占植物总数的15%–20%, 因此, 加强濒危植物的保护已经刻不容缓(蒋志刚和马克平, 2014)。但目前对极小种群物种的认识有限, 亟需探索濒危植物野外回归的基础理论和关键技术, 以制定相应的保护对策。

梓叶槭(*Acer catalpifolium*)隶属无患子科槭属, 为落叶大乔木, 树冠伞形, 冠幅较大(国家林业局, 2009), 是典型的极小种群野生植物。关于该种已有的研究主要集中于种质资源和野外群落特征方面(于道平等, 2008; 马文宝等, 2014; 张宇阳等, 2018), 而有关其野外生境适应策略及适宜生境的评价尚未见报道, 这对于该物种的有效拯救和保护措施的科学制定都极为不利。

为此, 本研究拟通过对不同光照条件下梓叶槭回归后幼树植株的生长状况和生理指标进行评价, 回答以下科学问题: (1)梓叶槭幼树对不同郁闭度生境的形态学适应性; (2)梓叶槭幼树对不同郁闭度生境的生理生态适应性; (3)梓叶槭幼树的适宜郁闭度生境的选择。旨在进一步了解梓叶槭种群的适宜生境特点, 为梓叶槭种群的复壮提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

梓叶槭回归幼苗: 2016年12月, 在都江堰财神庙旁(103°32'37" E; 30°57'22" N; 海拔814 m)采集梓

叶槭果实,果实贮藏在4℃冰箱中备用。2017年2月,将果实去除果翅之后得到种子,放在培养皿中进行催芽,待种子发芽后移栽至四川省林业科学研究院唐昌基地进行苗木繁育。

2017年11月初,选取长势一致的苗木移栽至华西亚高山植物园内(30°57'45" N, 103°35'10" E; 海拔780 m)。苗木分别移栽至无遮荫地(郁闭度 = 0)、林缘(20% < 郁闭度 ≤ 40%)、林隙(50% < 郁闭度 ≤ 70%)及林下(郁闭度 > 90%)等生境中。不同生境的海拔、坡度等条件均一致,且不同回归条件下的土壤均常年无积水。华西亚高山植物园地处都江堰地区,位于四川盆地西缘,属于中亚热带湿润性季风气候。坝区年平均温度15.2℃,年降水量1,200–1,800 mm,年均湿度87%;11月至翌年4月寒冷干燥,5–10月多阴雨天气。土壤类型主要是黄壤和山地棕黄壤(陈昌笃,1999),地带性植被为中亚热带常绿阔叶林,植物区系处于横断山脉植物区系向华中植物区系的过渡带。

1.2 实验设计

不同生境均选取3块郁闭度相似的样地,每个样地种植5株梓叶槭,每株苗木的空间均大于2 m × 2 m。移栽之后缓苗2周,分别于2017年11月中旬、2018年3月中旬、6月中旬及9月中旬测量每株幼树的株高和基径,于2018年9月中旬测量每株幼树的冠幅和新生枝条数量,根据枝条颜色判断其当年所抽出的新枝条,并对每种野外回归生境的梓叶槭新枝进行统计。

2018年8月,选择晴天早晨(9:00–11:00),利用LI-6400 XT便携式光合作用测量系统(LI-COR Inc., Lincoln),在6400-02b LED红/蓝光源叶室上,测定同叶片的净光合速率(net photosynthetic rate, P_n)、胞间CO₂浓度(intercellular CO₂ concentration, C_i)、气孔导度(stomatal conductance, C_s)、蒸腾速率(transpiration rate, T_r)等光合特性。测量室的条件的设定参考Zhang等(2019)。

2018年9月,在每株样品取15片完整扩展的叶片,12片用于测定叶面积和质量,3片用于测量叶绿素含量。

利用扫描仪(CanonScan Lide120)和图像分析仪(Image J)测定叶面积;测定后的叶子在80℃烘干72 h后称重。比叶面积(specific leaf area, SLA) = 叶面积/叶片干重。

叶绿素含量测量方法如下:称取新鲜叶片0.05 g,放入棕色瓶内,加入10 mL V_{丙酮}:V_{乙醇} = 1:1的溶液,黑暗条件下静置24 h。用紫外可见分光光度计(岛津UV-2600)分别测量在663 nm、645 nm及470 nm波长下的吸光度值。

计算公式如下:

$$\text{叶绿素}a: \text{Chl } a \text{ (mg/g)} = (12.21 \times A_{663} - 2.81 \times A_{645}) \times V_T \times N / (1000 \times W) \quad (1)$$

$$\text{叶绿素}b: \text{Chl } b \text{ (mg/g)} = (30.311 \times A_{645} - 5.03 \times A_{663}) \times V_T \times N / (1000 \times W) \quad (2)$$

$$\text{总叶绿素(mg/g)} = (7.18 \times A_{663} + 27.5 \times A_{645}) \times V_T \times N / (1000 \times W) \quad (3)$$

$$\text{类胡萝卜素(mg/g)} = (1000 \times A_{470} - 3.27 \times \text{Chl } a - 104 \times \text{Chl } b) \times V_T \times N / (1000 \times W \times 229) \quad (4)$$

其中, V_T 为提取液体积; W 为样品鲜重; N 为稀释倍数。

类黄酮和花青素指标的测定:利用Multiplex 3荧光式植物生理/胁迫测量仪(FORCE-A, Orsay)测量类黄酮指数和花青素指数。将仪器传感器端垂直靠近梓叶槭顶部3–4对完全伸展的叶片(确保传感器和叶片之间距离为10 cm)进行测量。该仪器可激发6种不同的UV光源,其中由过滤光电二极管所探测的红外和远红外荧光组合信号可作为类黄酮和花青素含量的指导参数(Li et al, 2013; Brücková et al, 2016)。

1.3 数据分析

以每个梓叶槭幼树个体为统计单位,分析不同野外回归生境中的梓叶槭形态特征和生理响应变化特征,对所测指标进行单因素方差分析,利用最小显著性差异法(least-significant difference, LSD)多重比较不同郁闭度条件下梓叶槭形态及生理特征差异的显著性($P < 0.05$)。运用SPSS 21对数据进行统计分析,运用Origin Pro 2016完成绘图。

2 结果

2.1 不同光照条件对梓叶槭植株形态特征的影响

2.1.1 对株高的影响

不同郁闭度下梓叶槭的株高变化均符合线性增长模型(图1),以拟合方程斜率作为生长速率,可以看出无遮荫下株高生长速率最高,为0.13;其次是林缘,生长速率是0.11,林下和林隙增长速率最小,为0.08。2018年9月,无遮荫下植株最高,无遮荫和林缘生境梓叶槭幼树高度显著高于林下,分别

为14.03% ($P < 0.05$)和8.69% ($P < 0.05$)。

2.1.2 对基径的影响

不同郁闭度下, 梓叶槭植株生长趋势不同。基径从越冬到开春发芽生长较慢, 因此其生长趋势呈平滑曲线。在图2中, 根据斜率可知, 基径的生长速度大小依次为林缘 > 无遮荫 > 林下 > 林隙。无遮荫和林缘下, 梓叶槭幼树基径显著高于林隙和林下, 无遮荫分别高出73.76% ($P < 0.05$)和58.50% ($P < 0.05$); 林缘分别高出59.37% ($P < 0.05$)和45.38% ($P < 0.05$)。无遮荫和林缘无显著差异($P > 0.05$); 林隙和林下无显著差异($P > 0.05$)。

图1 不同光照条件对野外回归梓叶槭株高的影响
Fig. 1 Effects of different light conditions on plant height of *Acer catalpifolium*

图2 不同光照条件对野外回归梓叶槭基径的影响
Fig. 2 Effects of different light conditions on the basis of diameter of *Acer catalpifolium*.

2.1.3 对冠幅的影响

由图3可知, 林缘和无遮荫生境中梓叶槭冠幅差异不大, 分别为 $0.22 \pm 0.05 \text{ m}^2$ 和 $0.22 \pm 0.06 \text{ m}^2$ ($P > 0.05$), 而随着郁闭度的增大梓叶槭冠幅减小, 在林下显著低于林缘(36.36%, $P < 0.05$)和无遮荫(33.33%, $P < 0.05$); 在林隙中, 冠幅同样显著低于林缘(50%, $P < 0.05$)和无遮荫(47.62%, $P < 0.05$)。而林隙和林下的野外回归生境中, 梓叶槭冠幅无显著差异($P > 0.05$), 且小于林缘和无遮荫。

2.1.4 对新生枝条数量的影响

由图4可知, 林隙和林下新生枝条数无显著差异($P > 0.05$), 分别为 7 ± 3 个和 6.67 ± 0.5 个。而林缘和无遮荫生境中, 由于可获得的光照较强, 因此其新生枝条数显著高于林隙和林下, 林缘生境中梓叶槭新生枝条数显著高于林隙(157.14%, $P < 0.05$)和

图3 不同光照条件对野外回归梓叶槭冠幅的影响。不同字母代表差异显著($P < 0.05$)。
Fig. 3 Effects of different light conditions on crown of *Acer catalpifolium*. Different letters indicate significant differences ($P < 0.05$).

图4 不同光照条件对野外回归梓叶槭新生枝条数量的影响。不同字母代表差异显著($P < 0.05$)。
Fig. 4 Effects of different light conditions on number of newly stretched branches of *Acer catalpifolium*. Different letters indicate significant differences ($P < 0.05$).

林下(169.87%, $P < 0.05$), 无遮荫下梓叶槭新生枝条数显著高于林隙(128.57%, $P < 0.05$)和林下(139.88%, $P < 0.05$), 而林缘和无遮荫生境中梓叶槭新生枝条数之间无差异($P > 0.05$)。

2.2 不同光照条件对叶片的影响

由表1可知, 林缘生境中, 梓叶槭叶面积最大, 比林隙生境中高49.51%, 但二者之间无显著差异($P > 0.05$); 显著高于无遮荫(109.33%, $P < 0.05$)和林下(92.20%, $P < 0.05$)。无遮荫、林隙及林缘相互之间差异不显著。林隙生境中比叶面积最高, 显著高于无遮荫(76.84%, $P < 0.05$)和林缘(41.76%, $P < 0.05$); 次之为林下, 林下生境中梓叶槭比叶面积显著高于无遮荫(74.52%, $P < 0.05$), 林隙与林下比叶面积无显著差异($P > 0.05$)。就干叶质量而言, 林缘

生境中, 梓叶槭叶片质量最大, 显著高于无遮荫(123.33%, $P < 0.05$)、林隙(157.69%, $P < 0.05$)和林下(252.63%, $P < 0.05$); 其余则为无遮荫 > 林隙 > 林下, 且三者之间无显著差异($P > 0.05$)。

2.3 不同光照条件对野外回归生境梓叶槭生理的影响

2.3.1 对光合参数的影响

由图5可知, 梓叶槭的净光合速率随着光照强度的增大先增大后减小, 林隙 > 林缘 > 无遮荫 > 林下。林隙与林缘、无遮荫及林下均差异显著($P < 0.05$), 分别是林缘、无遮荫及林下的1.39 ($P < 0.05$)、1.54 ($P < 0.05$)及2.18倍($P < 0.05$); 林缘与无遮荫之间无显著差异($P > 0.05$); 林缘回归生境下显著高于林下(58.51%, $P < 0.05$); 无遮荫显著高于林下

表1 不同光照条件对野外回归梓叶槭叶片特征的影响
Table 1 Effects of different light conditions on leaf characteristics of *Acer catalpifolium*

	无遮荫 No shading	林缘 Forest edge	林隙 Gap	林下 Understory
叶面积 Leaf area (mm ²)	4,602.43 ± 891.16 ^a	9,634.17 ± 2,409.41 ^b	6,443.71 ± 2,652.62 ^{ab}	5,012.54 ± 1,391.37 ^a
单叶质量 Single blade mass (g)	0.30 ± 0.049 ^a	0.67 ± 0.38 ^b	0.26 ± 0.14 ^a	0.19 ± 0.05 ^a
比叶面积 Specific leaf area (cm ² /g)	150.71 ± 11.10 ^a	212.58 ± 80.39 ^b	266.50 ± 52.15 ^c	263.01 ± 12.47 ^{bc}

不同字母代表差异显著($P < 0.05$)。Different letters indicate significant differences ($P < 0.05$).

图5 不同光照条件对野外回归梓叶槭光合特征的影响。不同字母代表差异显著($P < 0.05$)。
Fig. 5 Effects of different light conditions on photosynthetic characteristics of *Acer catalpifolium*. Different letters indicate significant differences ($P < 0.05$).

(44.68%, $P < 0.05$)。

随着郁闭度的增加, 气孔导度呈下降趋势。无遮荫下 C_s 最大, 显著高于林缘(29.17%, $P < 0.05$)、林隙(40.91%, $P < 0.05$)和林下(40.55%, $P < 0.05$); 林隙和林下之间无显著差异; 林缘生境中显著大于林隙和林下, 分别高出10.60% ($P < 0.05$)和10.59% ($P < 0.05$)。

胞间 CO_2 浓度与 C_s 的规律相反: 即均随着郁闭度的增大而呈现增长的趋势。林下 C_i 显著高于其他回归生境, 分别高出无遮荫48.90% ($P < 0.05$)、林缘43.45% ($P < 0.05$)以及林隙45.67% ($P < 0.05$); 无遮荫与林缘、林下之间无显著差异($P > 0.05$)。

蒸腾速率随着郁闭度的增大而减小。无遮荫生境中最大, 为 $0.20 \pm 5.10 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 显著大于林缘(26.28%, $P < 0.05$)、林隙(42.85%, $P < 0.05$)和林下(49.25%, $P < 0.05$); 林缘次之, 且显著大于林隙(14.29%, $P < 0.05$)和林下(23.08%, $P < 0.05$); 林隙和林下之间无显著差异($P > 0.05$)。

2.3.2 对叶绿素含量的影响

由图6可知, 叶绿素 a 含量最大的是林下生境,

为 $4.04 \pm 0.37 \text{ mg/g}$, 是无遮荫的11.88倍($P < 0.05$)、林隙的7.62倍($P < 0.05$)和林缘的3.26倍($P < 0.05$); 林缘生境是无遮荫的3.65倍($P < 0.05$)、林隙的2.34倍($P < 0.05$); 林隙和无遮荫之间叶绿素 a 含量无显著差异($P > 0.05$)。叶绿素 b 与叶绿素 a 规律一致。不同生境下总叶绿素含量由大到小分别是林下 > 林缘 > 林隙 > 无遮荫, 且不同生境之间差异极显著($P < 0.01$)。不同生境条件下, 类胡萝卜素含量最大的为林下, 是无遮荫的5.91倍($P < 0.05$)、林缘的2.13倍($P < 0.05$)及林隙的3.32倍($P < 0.05$); 林缘和林隙之间无显著差异, 二者均显著高于无遮荫, 分别是无遮荫的2.78倍($P < 0.05$)和1.78倍($P < 0.05$)。

2.3.3 对多酚类指标的影响

从表2可知, 林缘生境中, 梓叶槭类黄酮指数最大, 显著高出无遮荫16.37% ($P < 0.05$)和林隙6.91% ($P < 0.05$), 与林下之间无显著差异($P > 0.05$); 林下高出无遮荫13.72% ($P < 0.05$)和林隙4.47% ($P < 0.05$); 林隙梓叶槭的类黄酮指标显著高出无遮荫8.85% ($P < 0.05$)。花青素指数在林隙生境中最大, 显著高于无遮荫、林缘及林下, 分别高出5.26% ($P <$

图6 不同光照条件对野外回归梓叶槭叶绿素含量的影响。不同字母代表差异显著($P < 0.05$)。

Fig. 6 Effects of different light conditions on chlorophyll content of *Acer catalpifolium*. Different letters indicate significant differences ($P < 0.05$).

表2 不同光照条件对野外回归梓叶槭多酚类的影响Table 2 Effects of different light conditions on polyphenols of *Acer catalpifolium*

	类黄酮指数 Flavonoids index	花青素指数 Anthocyanin index
无遮荫 No shading	2.26 ± 0.023 ^a	0.19 ± 0.00098 ^a
林缘 Forest edge	2.63 ± 0.045 ^b	0.17 ± 0.0031 ^b
林隙 Gap	2.46 ± 0.045 ^c	0.20 ± 0.0024 ^c
林下 Understory	2.57 ± 0.075 ^b	0.13 ± 0.0031 ^d

同列不同字母代表差异显著 ($P < 0.05$)。Different letters in the same column indicate significant differences ($P < 0.05$).

0.05)、17.65% ($P < 0.05$)及53.85% ($P < 0.05$); 无遮荫生境中花青素指数次之, 同时也显著大于林缘和林下, 分别高出11.76% ($P < 0.05$)和46.15% ($P < 0.05$), 林缘显著高出林下30.77% ($P < 0.05$)。

3 讨论

3.1 不同光照条件对野外回归梓叶槭生长和形态的影响

环境因子中, 光照对植物生长和形态的影响较大, 它影响着林下植物的光合作用、生长和繁殖(Zhang et al, 2005; Mountford, 2006)。随着野外回归生境(无遮荫、林缘、林隙及林下)光照的变化, 梓叶槭的株高、基径、冠幅及新枝条数量呈现出一定的差异, 这是因为不同郁闭度条件下植物所处的生态条件不同, 从而影响了该植物的生长发育(刘晓静等, 2011)。有研究表明, 在一定的光强范围内, 植物的生长随着光强的增加而增加(Joesting et al, 2009), 这是由于适宜的光照有利于植物光合产物的合成和累积, 进而影响生物量的大小^①。从形态学表现来看, 当进行适当遮荫时, 梓叶槭幼树将更多的能量分配给茎和叶的生长, 这有利于其在林缘生境中更好地利用有限的光照资源, 提高了光合能力(Quero et al, 2006)。而梓叶槭幼树在无遮荫及林缘生境中生长较好, 这可能是其幼树时期喜阳、喜半阳习性的表现。在弱光环境中, 植物幼苗的光合强度和生长速率会受到限制^②, 本研究结果与之一致, 生长于林下及林隙的梓叶槭株高、基径、冠幅及新枝条

数显著低于林缘或者无遮荫条件。

不同环境条件对植物的影响会由植物叶片的变化来体现(武高林, 2010)。植物叶片通过多种途径改变其外在的特征, 以适应光的异质性, 是植物在不同生境中最为明显的特征(Poorter & Bongers, 2006; 殷东生和沈海龙, 2016; 魏巍等, 2017)。随着光照由强到弱, 梓叶槭叶面积现先增大后减小的趋势, 这可能是梓叶槭适应不同光环境的一种策略: 强光照下, 梓叶槭叶面积较小从而降低了植株整体的蒸腾作用(Guo et al, 2016), 在光照较为适合的生境中, 回归物种的叶面积变大提高了物种对光辐射的接收能力(Wu et al, 2017)。

比叶面积是驱动植物相对生长率变化的因子之一(Taiz & Zeiger, 1998), 植物形态学、生理学和生物化学等相关性状决定了比叶面积的大小。植物在低光条件下叶片的比叶面积一般都显著高于强光条件下, 这种变化是植物对弱光环境做出的一种典型形态学反应(Nakano & Asada, 1987), 这与本研究结果相符。在对石楠属(*Photinia*) 3种植物^③的研究中, 光照较低情况下, 幼苗的比叶面积增加, 这是因为增加光合叶面积有利于在低光条件下更有效地捕捉光能。在本研究中, 梓叶槭的比叶面积随着回归生境郁闭度的增加而增加, 这与前人研究结果一致。

3.2 不同光照条件对野外回归梓叶槭生理指标的影响

叶片是植物生产过程中积累和生理代谢的基本单位(胡红玲, 2012), 是植物进行光合作用的主要来源之一。植物对光环境的适应是沿着有利于其光合作用的方向发展(Silvia et al, 2004)。本研究表明, 梓叶槭幼树的净光合速率随生境的不同而变化, 光照对 P_n 、 C_i 、 T_r 及 C_s 均影响显著。过高或过低的光照强度均会影响植物光合效率, 适当的遮荫或荫蔽会提高植物的 P_n (Montgomery & Chazdon, 2002; Zhang et al, 2013), 这与本研究 P_n 变化的规律一致。植物体与外界通过气孔进行 H_2O 和 CO_2 等气体交换, 而 C_i 最大的为林下回归生境, 在林下, 胞间 CO_2 浓度的增加会主动加速光合速率。

叶绿素含量与植物光合能力密切相关(Tjus et al, 1999), 直接影响该物种的光合作用(薛晨阳等, 2018)。相关研究表明, 在荫蔽条件下生长的植物可以通过增加色素密度来优化其光吸收效率(Wittmann et al, 2001)。90%遮荫下叶片叶绿素含量的显著

① 肖婷婷 (2016) 不同光照强度对美国红枫幼苗生长及叶色变化影响的研究. 硕士学位论文, 沈阳农业大学, 沈阳.

② 尹婷 (2015) 弱光对双色木番茄幼苗生长及生理特性的影响. 硕士学位论文, 广西大学, 南宁.

③ 陈璇 (2012) 不同光照强度对3种石楠属植物幼苗生长影响. 硕士学位论文, 南京林业大学, 南京.

增加表明植物在弱光生长条件下能够最大限度地提高采光能力(Lei et al, 1996)。林下生境中梓叶槭幼树叶绿素 a 、叶绿素 b 和叶绿素总量显著高于强光处理,提高了幼树吸收和传递光能的能力,使其能在弱光条件下充分利用光能。该指标与光合特征胞间 CO_2 浓度具有协同性,使梓叶槭在荫蔽的条件可以生存,这与Tang等(2015)的研究结果一致。类胡萝卜素是光合作用反应中心的叶绿素结合蛋白和天线系统的重要组成部分,在植物光合作用中担负着光吸收辅助色素的重要功能(Krause, 1988)。类胡萝卜素还能保护植物免受各种类型的胁迫损伤(计汪栋等, 2017)。Yamamoto (1975)的研究结果表明,由于遮荫下光合作用受到阻碍,从而导致过量激发能的积累。植物通过加速类胡萝卜素的合成,消耗光合作用所不能消耗的过多的激发热能,在一定程度上减轻了弱光胁迫对光合系统的破坏。在本研究中,林下梓叶槭幼树类胡萝卜素含量高于其他条件,也可能是同样的原因。

植物多酚是一类广泛存在于植物体内的多酚类物质,对其进行研究可作为植物光合、叶绿素等研究的补充。当植物叶片发生胁迫,特别是营养元素减少而限制了植物生长时,多酚含量会显著增高(Kandil et al, 2004)。而多酚与叶片N浓度呈显著相关(Cartelat et al, 2005; Tremblay et al, 2007)。有研究表明,减少N供应,蛋白质合成速率降低时,多酚含量会迅速增加(Jones & Hartley, 1999)。本研究中,林缘生境梓叶槭多酚类指标最大,说明梓叶槭可能在林缘生境缺少N导致在该种生境未能达到最优生长速率,因此在进一步研究中,我们可加入氮肥深入研究梓叶槭回归对施肥的响应。多酚类物质表现出广泛的生物活性,既有有益的,也有有害的(Sparg et al, 2004)。皂苷为多酚类物质的一种。宿主植物将会从皂素的生产中收益,通过它们参与防御和保护机制以及环境相互作用(Agrell et al 2003; Golawska et al, 2006)。同一种植物在不同地理区域生长,其特定次生代谢物的含量在质和量上可能存在显著差异。光照的有效性、强度和质量是影响植物皂苷含量的主要环境因子。在本研究中,梓叶槭类黄酮指标在无遮荫生境中含量最低,而在林缘生境中最高。花青素对光照条件敏感表现在强光照射可通过限制苯丙氨酸氨裂解酶、查尔酮合成酶等相关光诱导酶的活性,引起光抑制,从而影响花青素

的合成(Yang et al, 2017)。本研究中,无遮荫条件下梓叶槭多酚类物质指标可能与光照较强有关。

4 结论

本研究分析了梓叶槭在不同的回归生境条件下的形态指标、叶片变化特征及生理指标。结果表明:(1)生境郁闭度的变化导致梓叶槭株高、基径、冠幅以及新生枝条数量产生差异。随着郁闭度的增大,基径、冠幅以及新生枝条数量均呈现先增大后减小的趋势,植株高度则呈现递减的趋势,这说明幼树在无遮荫生境中株高生长未受到影响,相反,无遮荫的强烈的光照可能导致基径、冠幅及新生枝条的一定减小,从形态特征来看,梓叶槭为喜阳或半喜阳植物。(2)林缘生境中叶长、叶宽、单叶面积及单叶质量均为最大,比叶面积随着郁闭度的增大而增大,这也说明梓叶槭对荫蔽条件具有一定的适应性。(3)随着郁闭度的增大,梓叶槭胞间 CO_2 浓度、蒸腾速率及气孔导度均呈现先减小后增大的趋势,叶绿素含量则呈现上升趋势,类黄酮指数则呈现先增大后减小的趋势。综上可知,梓叶槭为喜阳或半喜阳植物,在野外回归光照生境的选择中,林缘可作为主要的生境,这为梓叶槭回归初期生境选择提供一定的基础。

参考文献

- Agrell J, Oleszek W, Stochmal A, Olsen M, Anderson P (2003) Herbivore-induced responses in alfalfa (*Medicago sativa*). *Journal of Chemical Ecology*, 29, 303–320.
- Aleric KM, Kirkman LK (2005) Growth and photosynthetic responses of the federally endangered shrub, *Lindera melissifolia* (Lauraceae), to varied light environments. *American Journal of Botany*, 92, 682–689.
- Bruckova K, Sytar O, Marek ivák, Marián Bresti, Lebeda A (2016) The effect of growth conditions on flavonols and anthocyanins accumulation in green and red lettuce. *Journal of Central European Agriculture*, 17, 986–997.
- Cartelat A, Cerovic ZG, Goulas Y, Meyer S, Lelarge C, Prioul JL, Barbottin A, Jeuffroy MH, Gate P, Agati G, Moya I (2005) Optically assessed contents of leaf polyphenolics and chlorophyll as indicators of nitrogen deficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Research*, 91, 35–49.
- Chen CD (1999) Biodiversity Research and Protection in Dujiangyan, pp. 1–18. Sichuan Science and Technology Press, Chengdu. (in Chinese) [陈昌笃 (1999) 都江堰生物多样性研究与保护, 1–18页. 四川科学技术出版社, 成都.]
- Dutilleul P, Han L, Valladares F, Messier C (2015) Crown

- traits of coniferous trees and their relation to shade tolerance can differ with leaf type: A biophysical demonstration using computed tomography scanning data. *Frontiers in Plant Science*, 6, 172–184.
- Golawska S, Leszczynski B, Oleszek W (2006) Effect of low and high-saponin lines of alfalfa on pea aphid. *Journal of Insect Physiology*, 52, 737–743.
- Guo X, Wang RQ, Wang CD, Xu F, Zhao S, Guo WH (2016) *Acer truncatum* seedlings are more plastic than *Quercus variabilis* seedlings in response to different light regimes. *Dendrobiology*, 76, 35–49.
- Hu HL (2012) Water Consumption Characteristic and Response to Drought Stress of *Eucalyptus grandis*. PhD dissertation, Sichuan Agricultural University, Chengdu. (in Chinese with English abstract) [胡红玲 (2012) 巨桉耗水特性及其对干旱胁迫的响应. 博士学位论文, 四川农业大学, 成都.]
- Ji WD, Shi GX, Yang HY, Xu QS, Xu Y, Zhang H (2007) Effects of Cu^{2+} stress on leaf physiological indice and ultrastructure of *Potamogeton malaianus*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18, 2727–2732. (in Chinese with English abstract) [计汪栋, 施国新, 杨海燕, 徐勤松, 许晔, 张慧 (2007) 铜胁迫对竹叶眼子菜叶片生理指标和超微结构的影响. *应用生态学报*, 18, 2727–2732.]
- Jiang ZG, Ma KP (2014) *The Principles of Conservation Biology*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [蒋志刚, 马克平 (2014) 保护生物学原理. 科学出版社, 北京.]
- Joesting HM, McCarthy BC, Brown KJ (2009) Determining the shade tolerance of American chestnut using morphological and physiological leaf parameters. *Forest Ecology and Management*, 257, 280–286.
- Jones C, Hartley S (1999) A protein competition model of phenolic allocation. *Oikos*, 86, 27–44.
- Kandil FE, Grace MH, Seigler DS, Cheeseman JM (2004) Polyphenolics in *Rhizophora mangle* L. leaves and their changes during leaf development and senescence. *Trees*, 18, 518–528.
- Katahata SI, Naramoto M, Kakubari Y, Mukai Y (2007) Photosynthetic capacity and nitrogen partitioning in foliage of the evergreen shrub *daphniphyllum humile* along a natural light gradient. *Tree Physiology*, 27, 199–208.
- Krause GH (1988) Photoinhibition of photosynthesis: An evaluation of damaging and protective mechanisms. *Physiologia Plantarum*, 74, 566–574.
- Lei TT, Tabuchi R, Kitao M, Koike T (1996) Functional relationship between chlorophyll content, leaf reflectance, and light-capturing efficiency of Japanese forest species. *Physiologia Plantarum*, 96, 411–418.
- Li JW, Zhang JX, Zhao Z, Lei XD, Xu XL, Lu XX, Weng DL, Gao Y, Cao LK (2013) Use of fluorescence-based sensors to determine the nitrogen status of paddy rice. *Journal of Agricultural Science*, 151, 862–871.
- Liu SL, Luo YM, Yang RJ, He CX, Cheng QS, Tao JJ, Ren B, Wang MH, Ma MD (2015) High resource-capture and -use efficiency, and effective antioxidant protection contribute to the invasiveness of *Alnus formosana* plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 96, 436–447.
- Liu XJ, Zhu XL, Yao S, Tian Y, Zhu CB (2011) Effects of canopy openness and planting density on the growth and yield of *Ilex denticulate* (Houtt.) Steb in Baotianman natural forest of *Quercus acutidentata*. *Journal of Henan Agricultural University*, 45, 292–296. (in Chinese with English abstract) [刘晓静, 朱学灵, 姚松, 田野, 朱从波 (2011) 郁闭度和种植密度对宝天曼天然锐齿栎林下苦蕒菜的生长及产量的影响. *河南农业大学学报*, 45, 292–296.]
- Ma WB, Xu G, Ji HJ, Liu XL (2014) Preliminary study on germination characteristics of the rare plant *Acer catalpifolium*. *Seed*, 33(12), 87–90. (in Chinese with English abstract) [马文宝, 许戈, 姬慧娟, 刘兴良 (2014) 珍稀植物梓叶槭种子萌发特性初步研究. *种子*, 33(12), 87–90.]
- Montgomery R, Chazdon R (2002) Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia*, 131, 165–174.
- Mountford EP, Savill PS, Bebbier DP (2006) Patterns of regeneration and ground vegetation associated with canopy gaps in a managed beechwood in southern England. *Forestry*, 79, 389–408.
- Nakano Y, Asada K (1987) Purification of ascorbate peroxidase in spinach chloroplasts; Its inactivation in ascorbate-depleted medium and reactivation by monodehydroascorbate radical. *Plant & Cell Physiology*, 28, 131–140.
- Parelle J, Roudaut JP, Ducrey M (2006) Light acclimation and photosynthetic response of beech (*Fagus sylvatica*) saplings under artificial shading or natural Mediterranean conditions. *Annals of Forest Science*, 63, 257–266.
- Poorter L, Bongers F (2006) Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87, 1733–1743.
- Quero JL, Villar R, Maranon T, Zamora R (2006) Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: Physiological and structural leaf responses. *New Phytologist*, 170, 819–833.
- Ren H, Zhang QM, Lu HF, Liu HX, Guo QF, Wang J, Jian SG, Bao HO (2012) Wild plant species with extremely small populations require conservation and reintroduction in China. *Ambio*, 41, 913–917.
- Sang WG, Ma KP, Axmacher JC (2011) Securing a future for China's wild plant resources. *BioScience*, 61, 720–725.
- Silvia A, Marta C, Monica G (2004) Estimation of Mediterranean forest transpiration and photosynthesis through the use of an ecosystem simulation model driven by remotely sensed data. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 371–380.
- Smith M, Wu Y, Green O (1993) Effect of light and water-stress on photosynthesis and biomass production in *Boltonia decurrens* (Asteraceae), a threatened species. *American Journal of Botany*, 80, 859–864.
- Sparg SG, Light ME, van Staden J (2004) Biological activities

and distribution of plant saponins. *Journal of Ethnopharmacology*, 94, 219–243.

State Forestry Administration (2009) China's Key Protected Wild Plant Resources Investigation. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [国家林业局 (2009) 中国重点保护野生植物资源调查. 中国林业出版社, 北京.]

Taiz L, Zeiger E (1998) *Plant Physiology* Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.

Taiz L, Zeiger E (2009) *Plant Physiology*, 4th edn, pp. 330–332. Science Press, Beijing.

Tang H, Song LL, Hu YY, Yu WW, Wu JS (2015) Growth, photosynthetic and physiological responses of *Torreya grandis* seedlings to varied light environments. *Trees*, 29, 1011–1022.

Tjss SE, Moiler BL, Scheller HV (1999) Photoinhibition of photosystem I damage both reaction center proteins PS I-A and PS I-B and acceptor side located small photosystem I polypeptides. *Photosynthesis Research*, 60, 75–86.

Tremblay N, Wang Z, Bélec C (2007) Evaluation of the dualox for the assessment of corn nitrogen status. *Journal of Plant Nutrition*, 30, 1355–1369.

U.S. Fish and Wildlife Service (1993) Recovery Plan for Pondberry (*Lindera melissifolia*). Atlanta, Georgia.

Valladares F, Chico J, Aranda I, Balaguer L, Dizengremel P, Manrique E, Dreyer E (2002) The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees*, 16, 395–403.

Wei W, Hou YP, Peng SL, Chen PD, Liang XP, Zhang J (2017) Effects of light intensity on growth and biomass allocation of invasive plants *Mikania micrantha* and *Chromolaena odorata*. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 6021–6028. (in Chinese with English abstract) [魏巍, 侯玉平, 彭少麟, 陈鹏东, 梁希平, 张静 (2017) 不同光照强度对入侵植物薇甘菊 (*Mikania micrantha*) 和飞机草 (*Chromolaena odorata*) 生长及生物量分配的影响. 生态学报, 37, 6021–6028.]

Wittmann C, Aschan G, Pfanz H (2001) Leaf and twig photosynthesis of young beech *Fagus sylvatica* and aspen *Populus tremula* trees grown under different light regime. *Basic and Applied Ecology*, 2, 145–154.

Wu GL, Chen M, Du GZ (2010) Response of biomass allocation and morphological characteristics to light and nutrient resources for seedlings of three alpine species. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 60–66. (in Chinese with English abstract) [武高林, 陈敏, 杜国祯 (2010) 三种高寒植物幼苗生物量分配及性状特征对光照和养分的响应. 生态学报, 30, 60–66.]

Wu J, Li J, Su Y, He Q, Wang J, Qiu Q, Ma J (2017) A morphophysiological analysis of the effects of drought and shade on *Catalpa bungei* plantlets. *Acta Physiologiae Plantarum*, 39, 80.

Xue CY, Xu F, Qu B (2018) Comparison of morphology, photosynthesis, and growth among *Xanthium strumarium*, *X. sibiricum* and their hybrid under different nitrogen levels. *Biodiversity Science*, 26, 554–563. (in Chinese with English abstract) [薛晨阳, 许玉凤, 曲波 (2018) 不同氮水平下瘤

突苍耳、苍耳及其杂交种形态、光合及生长特征比较. 生物多样性, 26, 554–563.]

Yamamoto HY (1975) Biochemistry of the violaxanthin cycle in higher plants. *Pure and Applied Chemistry*, 51, 639–648.

Yang L, Zhang DY, Qiu SZ, Gong ZQ, Shen HL (2017) Effects of environmental factors on seedling growth and anthocyanin content in *Betula* 'Royal Frost' leaves. *Journal of Forestry Research*, 28, 1147–1155.

Yang SF, Gu YS (2011) Techniques of planting *Aralia mandshurica* Maxim with different canopy density in forest land. *Forest By-Product and Speciality in China*, (3), 48–49. (in Chinese with English abstract) [杨淑芬, 谷银森 (2011) 调节不同郁闭度林地栽培龙牙楸木丰产技术. 中国林副特产, (3), 48–49.] □

Yin DS, Shen HL (2016) Shade tolerance and the adaptability of forest plants in morphology and physiology: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 27, 2687–2698. (in Chinese with English abstract) [殷东生, 沈海龙 (2016) 森林植物耐荫性及其形态和生理适应性研究进展. 应用生态学报, 27, 2687–2698.]

Yu DP, Peng QX, Li CH, Xie KP, Zhang GZ, Li SL (2008) Research on the biological characters of the seeds of *Acer catalpifolium* Rehd. *China Wild Plant Resource*, 27(6), 30–32. (in Chinese with English abstract) [余道平, 彭启新, 李策宏, 谢孔平, 张国珍, 李世丽 (2008) 梓叶槭种子生物学特性研究. 中国野生植物资源, 27(6), 30–32.]

Zhang SB, Hu H, Zhou ZK, Xu K, Yan N (2005) Photosynthesis in relation to reproductive success of *Cypripedium flavum*. *Annals of Botany*, 96, 43–49.

Zhang XR, Tan XF, Wang RQ, Xu NN, Guo WH (2013) Effects of soil moisture and light intensity on ecophysiological characteristics of *Amorpha fruticosa* seedlings. *Forest Research*, 24, 293–300.

Zhang YY, Ma WB, Yu T, Ji HJ, Gao J, Li JQ, Gao S, Ke L (2018) Population structure and community characteristics of *Acer catalpifolium* Rehd. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 24, 697–703. (in Chinese with English abstract) [张宇阳, 马文宝, 于涛, 姬慧娟, 高健, 李俊清, 高尚, 柯蕾 (2018) 梓叶槭的种群结构和群落特征. 应用与环境生物学报, 24, 697–703.]

Zhang YY, Yu T, Ma WB, Tian C, Sha ZP, Li JQ (2019) Morphological and physiological response of *Acer catalpifolium* Rehd. seedlings to water and light stresses. *Global Ecology and Conservation*, e00660.

Zhang ZD, Xu CY, Dong JW, Jiang ZG (2008) Impacts of canopy closure on undergrowth and landscape in scenic recreational forest: A case study of *Platycladus orientalis*-*Robinia pseudoacacia* forest in Beijing. *Journal of Chinese Urban Forestry*, (2), 10–13. (in Chinese with English abstract) [章志都, 徐程扬, 董建文, 连志刚 (2008) 郁闭度对风景游憩林林下植被及林内景观的影响. 中国城市林业, (2), 10–13.]

(责任编辑: 臧润国 责任编辑: 黄祥忠)