

## 遮光对木荷和枫香光合特性的影响

朱婷婷<sup>1,2</sup>, 王懿祥<sup>1,2</sup>, 朱旭丹<sup>1,2</sup>, 尤誉杰<sup>1,2</sup>, 邱皖婷<sup>1,2</sup>

(1. 浙江农林大学 亚热带森林培育国家重点实验室培育基地, 浙江 临安 311300; 2. 浙江农林大学 环境与资源学院 浙江省森林生态系统碳循环与固碳减排重点实验室, 浙江 临安 311300)

**摘要:** 在浙江临安次生灌丛群落中设置 3 种不同遮光率的光环境(0%, 50%, 70%), 观测及比较不同光环境中木荷 *Schima superba* 和枫香 *Liquidambar formosana* 部分叶片特征、光合色素质量浓度、叶绿素荧光和净光合速率, 探讨遮光处理对木荷和枫香生理生态的影响。结果表明: 遮光处理下木荷叶片和枫香叶片比叶面积、相对含水量以及光合色素质量浓度均显著增大( $P < 0.05$ ); 不同光照条件下木荷叶片比叶质量和叶绿素 a/b 均比枫香小, 而比叶面积较大; 遮光处理枫香叶片  $F_v/F_m$  均低于全光照, 且 70% 遮光条件下  $F_v/F_m$  为 0.74; 木荷叶片  $F_v/F_m$  值均为 0.75~0.85; 50% 遮光程度下, 12:00 时间段木荷叶片净光合速率高于全光照条件。综上所述, 木荷较枫香耐荫, 能适应更宽的光照幅度。在亚热带次生灌丛演替进程中, 木荷不同于枫香, 在森林演替上属于中间性类型, 在强光条件下适度遮光可促进其生长。图 3 表 2 参 26

**关键词:** 树木生理学; 遮光; 比叶面积; 比叶质量; 光合色素质量浓度; 光合系统 II 最大光化学效率; 净光合速率日变化

中图分类号: S718.4

文献标志码: A

文章编号: 2095-0756(2017)01-0028-08

## Photosynthetic characteristics with shading for *Schima superba* and *Liquidambar formosana*

ZHU Tingting<sup>1,2</sup>, WANG Yixiang<sup>1,2</sup>, ZHU Xudan<sup>1,2</sup>, YOU Yujie<sup>1,2</sup>, QIU Wanting<sup>1,2</sup>

(1. The Nurturing Station for the State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang A & F University, Lin'an 311300, Zhejiang, China; 2. Zhejiang Provincial Key Laboratory of Carbon Cycling and Carbon sequestration in Forest Ecosystems, School of Environmental & Resource Sciences, Zhejiang A & F University, Lin'an 311300, Zhejiang, China)

**Abstract:** The area of evergreen broad-leaf forest reversely evolved into the secondary brush community which was lower yields, weaker resistance ability and less diversity. So it was important to investigate that if it is helpful for trees growth to decrease the light intensity for sapling trees in the secondary brush stand which had a stronger light than evergreen broad-leaf forest. *Schima superba* and *Liquidambar formosana* were used in this experiment as materials to study the effects of three different shading levels (shading of 0%, 50%, and 70%) on their photosynthetic characteristics. The experiment was set in a secondary bush community in Lin'an, Zhejiang. Some of the leaf characteristics, photosynthetic pigment content, chlorophyll fluorescence parameters, and net photosynthetic rate were measured. Each species were selected 10 trees as samples in every shading level, and 5 trees were chosen to measure the indicators mentioned above. Results showed that compared to the full light treatment, specific leaf area (SLA), relative water content, and photosynthetic pigment content in the shade treatments of both species increased significantly ( $P < 0.05$ ). The  $F_v/F_m$  value of *L. formosana* under shading was lower than that in full lightreaching 0.74 at 70% shading; whereas,  $F_v/F_m$  values of *S. superba*

收稿日期: 2016-01-20; 修回日期: 2016-04-07

基金项目: “十二五”国家科技支撑计划项目(2012BAD22B0503)

作者简介: 朱婷婷, 从事森林可持续经营理论与技术研究。E-mail: zhutingting0325@163.com。通信作者: 王懿祥, 副教授, 博士, 从事森林可持续经营研究。E-mail: w\_yixiang@126.com

were in the range of 0.75–0.85 in three different treatments. The net photosynthetic rate of *S. superba* with 50% shading ( $8.11 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) was higher than the full light treatment ( $4.64 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) at 12:00. Thus, *S. superba* which was more shade-tolerant than *L. formosana* could live in a wider range of light intensities including secondary bush community succession stages in the subtropics where it belonged to intermediate forest succession. [Ch, 3 fig. 2 tab. 26 ref.]

**Key words:** tree physiology; shade; specific leaf area (SLA); lower specific leaf weight (SLW); pigment content;  $F_v/F_m$ ; diurnal variation of net photosynthesis

常绿阔叶林因人类不合理利用，遭到严重破坏，其残存的母桩、根茎、种子等地下繁殖体会因为亚热带地区有利的水热条件而由残存体发展成为大面积的次生林、次生灌丛和灌草丛<sup>[1]</sup>。自然条件下，属于退化生态系统的亚热带次生灌丛经过长时间的逐步恢复形成针叶树先锋群落<sup>[2-3]</sup>，但仍有大面积的次生灌丛群落存在着演替更新困难的问题<sup>[1]</sup>。顺从生态系统的演替规律进行的人为干扰演替是促进次生灌丛正向演替最有效和最省力的办法<sup>[4]</sup>。一般地，非耐荫种会逐渐地被中度耐荫种和更耐荫种取代，从而演替成为顶极种。近年来，人为干扰演替成为生态方面研究的热点，选取更多的功能组树种，借助荧光技术，从光合生理特征和可塑性大小角度进行研究将成为今后的趋势，而这对生态恢复和近自然林业建设具有重要的意义<sup>[5]</sup>。植物的耐荫性(shaded-tolerance 或 shade-adapted)是由植物的遗传特性和外部光环境变化的适应性共同决定的<sup>[6-8]</sup>。通过植物耐荫性可判断适宜其生长的演替阶段。遮光条件下，植物一般通过减小比叶质量、增大比叶面积、增加叶绿素质量分数以及降低叶绿素 a 与叶绿素 b 比值等进行光合作用和光形态建成<sup>[9]</sup>。近年来，关于遮光对植物影响的研究得到重视，例如对遮光条件下植物的光合特性、叶绿素荧光特性以及其他的生理特性响应的研究<sup>[8-12]</sup>。这些研究有利于理解植物对不同光环境的响应机制，为叶片特征、叶绿素荧光和净光合速率作为指标判断植物耐荫性提供依据，但这些实验大多是针对园林树种的盆栽实验，缺乏实地验证。天然次生灌丛中由于缺乏乔木层，光照充足，自然条件下演替中后期树种更新困难<sup>[1]</sup>。如果通过人工设置遮光条件能够成功补植中后期树种，将对加快次生灌丛的演替起重要的作用。木荷 *Schima superba* 和枫香 *Liquidambar formosana* 是中国亚热带重要的优良乡土速生阔叶树种<sup>[13]</sup>，是近些年来浙江省喜闻乐见的针叶林阔叶化改造混交树种。本研究通过在天然次生灌丛群落种植常绿阔叶树木荷(演替中后期代表种)和落叶阔叶树枫香(演替早期代表种)，并设置人工控制光照实验，探讨它们在不同光环境下叶片光合指标方面的响应差异，为把握次生灌丛的近自然演替规律及生态恢复和人工管理提供理论指导和实践参考，对加速次生灌丛群落演替及生态恢复具有重要意义。

## 1 研究区域和研究方法

### 1.1 研究区域概况

研究样地位于国家森林城市浙江省临安市境内(29°56′~30°23′N, 118°51′~119°52′E)。该地位于中亚热带季风气候区，温暖湿润，四季分明，具有春多雨，夏湿热，秋气爽，冬干冷的气候特征。全年平均气温为 16.4 °C，全年降水量 1 628.6 mm，日照时数 1 847.3 h，森林覆盖率达 76.5%。

试验地为次生灌丛群落，样地总面积为 9 600 m<sup>2</sup>。由于人为干扰和破坏，该次生灌丛群落在 20 世纪 70 年代由常绿阔叶林退化形成，经调查目前主要树种有短柄枹 *Quercus glandulifera*，麻栎 *Quercus acutissima*，欆木 *Loropetalum chinensis*，杜鹃 *Rhododendron simsii* 和白栎 *Quercus fabri* 等。土壤类型为红壤，贫瘠，且易受到采草药、上坟等人为干扰，影响次生灌丛群落的正向演替，经过长时间的恢复整个群落高度依然不到 2.0 m。

### 1.2 试验设计

2013 年 10 月，将生长良好，树高均为 1.2 m 左右的木荷苗和枫香苗栽植到试验地内，对栽植穴 1.0 m 直径范围以内进行抚育，不进行施肥浇水，任树木在自然条件下生长。

2014 年 6 月 13 日，选择生长良好，长势一致，且位于同一坡面的木荷和枫香作为实验对象，采用 2 种不同遮光率的黑色遮阳网材料对树木进行遮光处理。遮阳网设于离地面 2.0 m 处，遮光处理试验分别为全光照(遮光率 0%，透光 100%)，50%(遮光率 50%，透光 50%)，70%(遮光率 70%，透光 30%)3

个处理。光照强度根据 LC pro-便携式光合仪记录的叶表光强来确定,各处理的空气湿度、土壤湿度及气温经测定无明显差异。木荷和枫香分别选择 10 株·遮光度<sup>-1</sup>,随机设置遮光处理。每次采样时随机选择 5 株植株上部当年生的成熟叶片 3 片,对它们进行叶绿素荧光最大光化学效率( $F_v/F_m$ )值和净光合速率日变化测定,测量 3 次·叶片<sup>-1</sup>;完成光合参数测定后,采取所测叶片,叶片去除叶柄后装入编号好的自封袋,带回实验室进行部分叶片特征和光合色素质量浓度测定。

### 1.3 测定项目与方法

1.3.1 叶片参数测定 2014 年 10 月 22 日对采回来的叶片利用 6 mm 打孔器取叶圆片,30 个·株<sup>-1</sup>,利用电子天平称取鲜质量,然后用烘箱烘干(105 °C 下杀青 30 min,80 °C 连续烘干至恒量)。比叶干质量为叶片干质量与叶面积的比值,是比叶面积(SLA)的倒数值<sup>[14]</sup>,比叶鲜质量为叶片鲜质量与叶面积的比值。

1.3.2 光合色素质量浓度测定 2014 年 10 月 22 日选取新鲜叶片,擦拭干净,去主脉,称取 0.1 g,剪成大小均匀的小块,放入具塞的试管中,加入 10 mL 体积分数为 80%丙酮和无水乙醇 1:1 混合提取液,放置于黑暗条件下,充分浸泡提取 20 h 直到叶片全白为止,然后采用 722S 可见光分光光度计测定提取液的吸收光谱,读出各提取液分别在 645 nm 和 663 nm 处的吸光度,计算叶绿素 a,叶绿素 b 以及叶绿素(a+b)质量浓度。

1.3.3 叶绿素荧光参数测定 叶绿素荧光参数的测定采用 OS5p 调制式叶绿素荧光仪(美国 OPTSIN-CENS)。2014 年 10 月 17 日 9:00-14:00 时间段,选取植株自生长点之下的第 3 片、第 4 片和第 5 片活体叶片,经过暗适应 20 min 后测定,选择  $F_v/F_m$  模式。

1.3.4 光合日变化参数测定 采用 LCpro+便携式光合仪获取净光合速率。与叶绿素荧光参数同一天测定,2014 年 10 月 17 日 8:00-16:00 测定净光合速率日变化过程,隔 2 h 测量 1 轮:8:00,10:00,12:00,14:00,16:00 所示的时间点是指每一轮测量的起始时间点,选定 3 株树进行采样,选择树叶 3 片·株<sup>-1</sup>(叶片选择当年生第 3 片、第 4 片、第 5 片叶子),每片叶子同一部位测定 3 个数据。每一轮测量的顺序与上一轮保持一致

### 1.4 数据处理

采用 Excel 2003 以及 SPSS 23 对数据进行统计分析,采用单因素方差分析法(one-way ANOVA),利用 Sigmaplot 10.0 进行图形绘制。文中的数据均为平均值±标准误。

## 2 结果与分析

### 2.1 遮光对木荷和枫香叶片参数的影响

由表 1 可知:木荷叶片比叶面积随遮光程度升高而增大,于 70%遮光处理达到最大值,比全光照处理增加了 46.15%,与全光照处理有显著性差异( $P<0.05$ );比叶干质量和比叶鲜质量均随遮光率增加而降低,在遮光率 70%处理下最小,相较于全光照,分别降低了 31.93%和 25.08%,与全光照处理差异显著( $P<0.05$ )。

枫香叶片比叶面积随遮光率增加先增大后减小,于全光照处理取得最小值,50%遮光处理达到最大值,比全光照条件增加了 55.47%,且 3 个不同处理间差异显著( $P<0.05$ );比叶干质量和比叶鲜质量均随遮光率增加先下降后上升,均在 50%遮光处理取得最小值,相较于全光照条件,分别减小了 35.60%和 27.48%;比叶干质量在全光照与遮光处理间差异显著( $P<0.05$ );比叶鲜质量在 50%遮光与全光照处理差异显著( $P<0.05$ )。全光照条件下木荷叶片和枫香叶片的相对含水量均显著小于遮光条件( $P<0.05$ )。

表 1 遮光对木荷和枫香叶片特征的影响

Table 1 Effect of shade on leaf morphology of *Schima superba* and *Liquidambar formosana*

遮光率/%	木荷				枫香			
	比叶面积/ (cm <sup>2</sup> ·mg <sup>-1</sup> )	比叶干质量/ (mg·cm <sup>-2</sup> )	比叶鲜质量/ (mg·cm <sup>-2</sup> )	相对含水量/%	比叶面积/ (cm <sup>2</sup> ·mg <sup>-1</sup> )	比叶干质量/ (mg·cm <sup>-2</sup> )	比叶鲜质量/ (mg·cm <sup>-2</sup> )	相对含水量/%
0	0.143±0.007 a	7.030±0.354 a	15.699±0.507 a	0.551±0.037 a	0.137±0.007 a	7.307±0.352 a	15.525±0.696 a	0.529±0.002 a
50	0.193±0.018 ab	5.214±0.483 b	12.836±0.622 b	0.595±0.018 b	0.213±0.009 b	4.706±0.201 b	11.259±0.195 b	0.582±0.025 b
70	0.209±0.005 b	4.785±0.114 b	11.761±0.070 b	0.593±0.012 b	0.180±0.006 c	5.566±0.181 b	13.750±0.734 ab	0.595±0.008 ab

说明:同列字母表示处理间差异显著( $P<0.05$ )。表中数据为平均值±标准误。

## 2.2 遮光对木荷和枫香的光合色素质量浓度的影响

如表 2 所示：遮光处理下相同质量(0.1 g)木荷叶片和枫香叶片的叶绿素 a(Chl a)，叶绿素 b(Chl b)，以及叶绿素总量(Chl a+b)均高于全光照处理，且随遮光率增加而增加，均在遮光率 70%处理下取得最大值，与全光照相比分别增加 66.92%，119.35%，79.95%和 120.37%，171.56%，133.76%。木荷叶片叶绿素 a 与叶绿素 b 之比(Chl a/b)随遮光率增加先下降后保持稳定。枫香叶片 Chl a/b 随光荫梯度增加呈现下降趋势。枫香叶片和木荷叶片均在全光照条件下获得最大 Chl a/b，遮光处理与全光照处理均有显著性差异( $P < 0.05$ )。遮光处理木荷 Chl a/b 值约为 2.3，而枫香大于 2.3。从不同遮光处理木荷叶片和枫香叶片的叶绿素变化量看，不同遮光处理对木荷叶绿素质量浓度各个指标值的影响并不大，而枫香叶绿素质量浓度变化剧烈。

表 2 不同遮光处理下 2 种植物叶片光合色素质量浓度

Table 2 Comparison of pigment contents in leaves of two species under different shading treatments

树种	遮光率/%	叶绿素 a/(mg·L <sup>-1</sup> )	叶绿素 b/(mg·L <sup>-1</sup> )	叶绿素总量/(mg·L <sup>-1</sup> )	叶绿素 a/b
木荷	0	6.56 ± 1.09 a	2.17 ± 0.18 a	8.73 ± 1.28 a	3.00 ± 0.25 a
	50	8.62 ± 1.08 b	3.76 ± 0.34 ab	12.38 ± 1.43 b	2.28 ± 0.08 b
	70	10.95 ± 1.64 c	4.76 ± 0.61 b	15.71 ± 2.25 c	2.29 ± 0.05 b
枫香	0	6.48 ± 0.05 a	2.11 ± 0.08 a	8.56 ± 0.03 a	3.08 ± 0.14 a
	50	12.41 ± 3.12 b	4.79 ± 1.37 b	17.20 ± 4.49 b	2.62 ± 0.10 b
	70	14.28 ± 1.36 b	5.73 ± 0.98 b	20.01 ± 2.34 c	2.52 ± 0.19 b

说明：同列字母表示处理间差异显著( $P < 0.05$ )。表中数据为平均值±标准误。

## 2.3 遮光对木荷和枫香的净光合速率日变化和叶绿素荧光 $F_v/F_m$ 的影响

由图 1 可得：3 个不同光环境枫香叶表光强均呈先上升后下降趋势，且具相似的变化趋势，均于 12:00 取得峰值。全光照条件枫香叶表光强变化呈现“单峰型”，且 10:00 和 14:00，8:00 和 16:00 分别具有相近的光照强度，近似“对称结构”；而遮光条件下叶表光强的日变化不具“对称结构”。木荷叶表光强也呈先上升后下降趋势，且均于 12:00 取得 1 天中叶表光强最大值，12:00 至 14:00 时间段的叶表光强下降幅度较大，木荷叶表光强均小于枫香叶表光强。

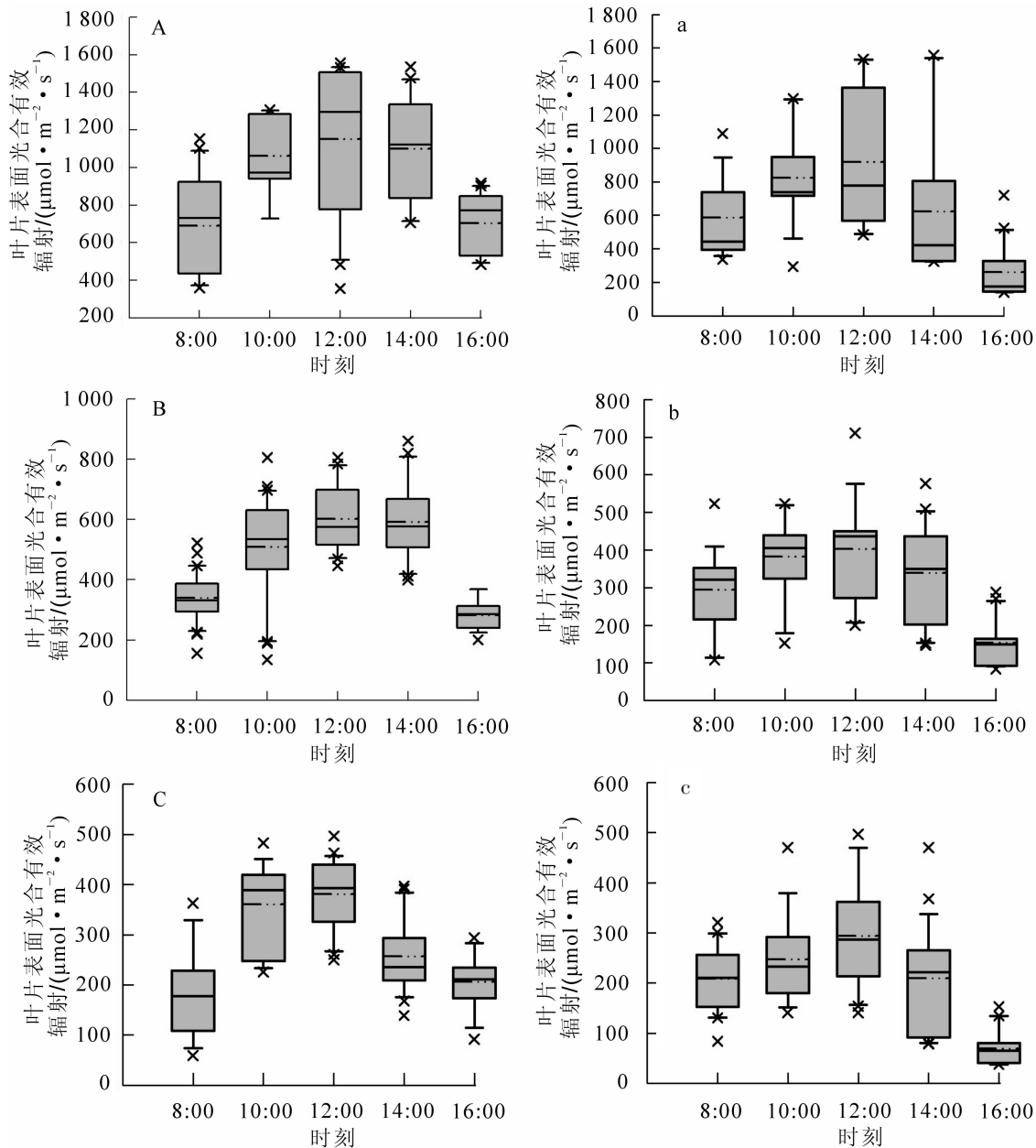
全光照下枫香叶片和木荷叶片净光合速率均呈“双峰型”(图 2)，分别于 1 d 中的 10:00 和 14:00 取得峰值，1 d 中的 12:00 取得最低值，而遮光处理净光合速率变化呈“单峰型”，均于 12:00 取得峰值。2 个不同遮光梯度枫香叶片净光合速率具有相似的变化趋势；1 d 中 3 个不同光环境枫香净光合速率为全光照 > 50%遮光 > 70%遮光。70%遮光下木荷净光合速率日变化趋势较平缓，而 50%遮光变化剧烈，尤其是 10:00-14:00 时间段；50%遮光处理木荷叶片净光合速率在 12:00 时间段明显大于全光照条件。

由图 3 所示：木荷叶片  $F_v/F_m$  值随遮光率增加无明显变化，3 个不同处理组均为 0.79，且各处理均无显著性差异( $P > 0.05$ )。枫香叶片  $F_v/F_m$  值均低于全光照条件，且随着遮光梯度增加呈现减小趋势，于 70%遮光条件达到最小值，与全光照条件相比减少 2.97%；70%遮光处理与全光照处理有显著性差异( $P < 0.05$ )，其余各处理无显著性差异( $P > 0.05$ )。不同遮光处理下，木荷叶片  $F_v/F_m$  值均位于 0.75~0.85，而枫香叶片的  $F_v/F_m$  值在 70%遮光处理下为 0.74，其变化趋势比木荷叶片明显，且均小于木荷叶片  $F_v/F_m$  值。

## 3 讨论

### 3.1 遮光对叶片特征的影响

叶片是植物响应光环境的一个较好的表征<sup>[15]</sup>。在植物叶形态特征中，比叶质量对光照敏感<sup>[16-17]</sup>，与光合速率关系密切。很多研究表明，耐荫植物比叶质量比非耐荫植物低<sup>[18-19]</sup>。相对含水量和比叶面积被认为是不同光照密度条件下叶片结构和叶形态建成的指标<sup>[20]</sup>。弱光条件下，木荷和枫香 2 个树种均具有扩大叶面积来进行光合作用的能力。单从不同遮光枫香叶片比叶面积和比叶质量判断，中度遮光下枫香比高遮光程度生长好，但高遮光下木荷通过扩大叶面积进行光合作用的能力比枫香叶片强。由此可见，



A, B, C分别表示0%, 50%, 70%处理枫香叶表光合有效辐射;  
a, b, c分别表示0%, 50%, 70%处理木荷叶表光合有效辐射。

图1 不同遮光下枫香和木荷叶表光合有效辐射日变化

Figure 1 Diurnal variation of photosynthetically active radiation (PAR) on leaf surface of *Liquidambar formosana* and *Schima superba*

木荷耐荫能力强于枫香。根据张云等<sup>[10]</sup>研究,弱光条件下耐荫植物的比叶面积小于非耐荫植物,这与上述结果有偏差。从实验结果看,无论全光照还是遮光处理,木荷比叶质量均较小,比叶面积较大。

### 3.2 遮光对光合色素质量浓度的影响

叶绿素 a 在红光部分的吸收带偏向长光波,叶绿素 b 蓝紫光部分的吸收带较宽<sup>[6,21]</sup>。弱光条件下,具有较高叶绿素 a+b 质量浓度和较低叶绿素 a/b 值的植物,有较高的光合活性,捕获光能的效率更高些<sup>[6]</sup>。遮光处理不同程度地提高了木荷和枫香的叶绿素 a, 叶绿素 b 以及叶绿素总量,降低了叶绿素 a/b 值,与张聪颖等<sup>[10]</sup>在研究遮光对红叶石楠 *Photinia × fraseri* 和洒金桃叶珊瑚 *Aucuba japonica* 叶绿素影响的结果相同。本研究叶绿素与 AYENI 等<sup>[22]</sup>研究中的叶绿素质量分数值偏差不大。具有阳性适应能力的植物具有更高的叶绿素 a/b 值,也表明其光捕获蛋白数量更少。本研究表明不同遮光梯度下枫香叶绿素质量浓度变化剧烈,而木荷变化较缓和。从遮光处理和全光照下木荷叶片叶绿素 a/b 的变化来看,木荷叶片对蓝紫光的利用效率较高,更适应于遮光生长。阳性植物的叶绿素 a/b 约为 3,耐荫植物的叶绿

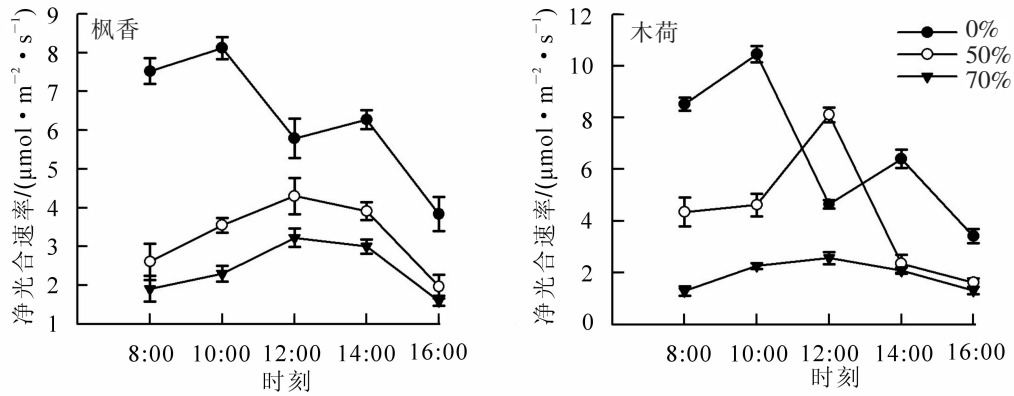


图 2 不同遮光条件下枫香和木荷净光合速率日变化

Figure 2 Diurnal variation of net photosynthetic rate of *Liquidamar formosana* and *Schima superba* in different treatments

素 a/b 约为 2.3<sup>[9]</sup>。由此可见，木荷比枫香耐荫，且能适应较宽的光照幅度。

### 3.3 遮光对木荷和枫香净光合速率日变化和荧光参数 $F_v/F_m$ 的影响

植物净光合速率可以直观地表述植物进行光合作用的能力<sup>[9]</sup>。遮光对木荷和枫香的影响明显不同。

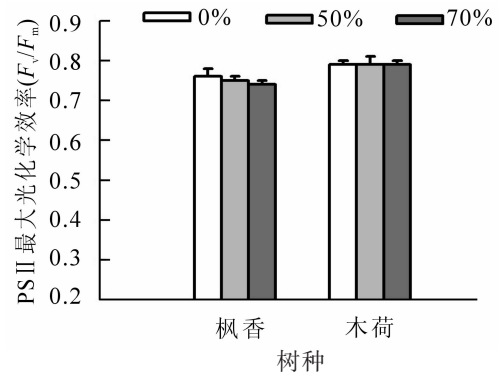
光照越强，枫香的净光合速率越大，固碳释氧能力越强。光照最强时，木荷遮光比全光照有更高净光合速率，可能是由于全光照条件高温和高光强引起部分气孔关闭，导致气体交换受阻，从而降低了光合速率，出现“午休”现象<sup>[9-10]</sup>。叶绿素荧光信号被视为植物光合作用与环境关系的内在指标<sup>[23]</sup>，可评估植物对环境的适应性和是否受到抑制<sup>[24]</sup>，未受到任何外界条件的抑制，如水分、光强等， $F_v/F_m$  的值一般为 0.75~0.85<sup>[11,23]</sup>，但植物一旦受到非生物和生物胁迫， $F_v/F_m$  值便会减小<sup>[25]</sup>。本研究结果说明高程度遮光下枫香受到一定的胁迫<sup>[26]</sup>。不同光环境下  $F_v/F_m$  值变化说明遮光对枫香具有一定的影响。根据实验结果，高程度遮光使枫香叶片  $F_v/F_m$  变小，而木荷叶片  $F_v/F_m$  值在不同光环境下均处于正常范围，且遮光处理的  $F_v/F_m$  值与全光照相比变化不大，表明遮光处理对木荷叶片的原初光能转化效率影响不大，且均未受到胁迫。

木荷既能适应强光，也能适应弱光，对光照的适应幅度较大。遮光条件下木荷部分叶片特征、光合色素质量浓度和叶绿素荧光参数  $F_v/F_m$  值等各个指标变化幅度较小，由此可见，木荷叶片对光照稍不敏感，能适应较大光照幅度。而遮光处理下枫香叶绿素 a，叶绿素 b 以及叶绿素总量均大幅度增加，PS II 最大光化学效率 ( $F_v/F_m$ ) 和净光合速率均明显小于全光照，枫香对光照敏感，且适合在强光条件下生长。

枫香幼苗喜光，对光照敏感，而木荷幼苗较枫香幼苗稍耐荫且能适应更大的光照幅度，在光照充足的次生灌丛林地上(无乔木遮蔽)，对木荷幼苗适度遮荫在一定程度上能增加净光合速率，促进木荷幼苗生长，有利于木荷在次生灌丛群落的定居，这对促进次生灌丛群落的正向演替具有重要意义。

## 4 参考文献

- [1] 王希华, 闫恩荣, 严晓, 等. 中国东部常绿阔叶林退化群落分析及恢复重建研究的一些问题[J]. 生态学报, 2005, **25**(7): 1796 - 1803.  
WANG Xihua, YAN Enrong, YAN Xiao, et al. Analysis of degraded evergreen broad-leaved forest communities in Eastern China and issues in forest restoration [J]. *Acta Ecol Sin*, 2005, **25**(7): 1796 - 1803.
- [2] 张光富, 宋永昌. 浙江天童苦槠+白栎灌丛群落的生物量研究[J]. 武汉植物学研究, 2001, **19**(2): 101 - 106.  
ZHANG Guangfu, SONG Yongchang. Studies on the biomass of *Castanopsis sclerophylla* + *Quercus fabri* shrubland in Tiantong Region, Zhejiang Province [J]. *J Wuhan Bot Res*, 2001, **19**(2): 101 - 106.

图 3 不同遮光处理下木荷和枫香叶片叶绿素荧光参数  $F_v/F_m$ Figure 3 Chlorophyll fluorescence parameter  $F_v/F_m$  of *S. superba* and *L. formosana* in different treatments

- [3] 赵平, 彭少麟, 张经纬. 恢复生态学——退化生态系统生物多样性恢复的有效途径[J]. 生态学杂志, 2000, **19**(1): 53 – 58.  
ZHAO Ping, PENG Shaolin, ZHANG Jingwei. Restoration ecology: an effective way to restore biodiversity of degraded ecosystems [J]. *Chin J Ecol*, 2000, **19**(1): 53 – 58.
- [4] 李翠环, 余树全, 周国模. 亚热带常绿阔叶林植被恢复研究进展[J]. 浙江林学院学报, 2002, **19**(3): 325 – 329.  
LI Cuihuan, YU Shuquan, ZHOU Guomo. Review of researches in restoration of subtropical evergreen broad-leaved forests [J]. *J Zhejiang For Coll*, 2002, **19**(3): 325 – 329.
- [5] 胡启鹏, 孙玲玲, 郭志华, 等. 常绿阔叶林中几个不同功能组树种叶形态、光合及光诱导对不同光环境的响应[J]. 华南农业大学学报, 2013, **34**(2): 207 – 212.  
HU Qipeng, SUN Lingling, GUO Zhihua, *et al.* Response of leaf morphology, photosynthesis, and light induction of species seedlings from different functional groups to different light regimes in evergreen broad-leaved forest [J]. *J South China Agric Univ*, 2013, **34**(2): 207 – 212.
- [6] 王雁, 苏雪痕, 彭镇华. 植物耐荫性研究进展[J]. 林业科学研究, 2002, **15**(3): 349 – 355.  
WANG Yan, SU Xuehen, PENG Zhenhua. Review of studies on plant shade tolerance [J]. *For Res*, 2002, **15**(3): 349 – 355.
- [7] 安锋, 林位夫. 植物耐荫性研究的意义与现状[J]. 热带农业科学, 2005, **25**(2): 68 – 72.  
AN Feng, LIN Weifu. Significances of plant shade-tolerance study and its advances [J]. *Chin J Trop Agric*, 2005, **25**(2): 68 – 72.
- [8] 王凯, 朱教君, 于立忠, 等. 遮荫对黄波罗幼苗的光合特性及光能利用效率的影响[J]. 植物生态学报, 2009, **33**(5): 1003 – 1012.  
WANG Kai, ZHU Jiaojun, YU Lizhong, *et al.* Effects of shading on the photosynthetic characteristics and light use efficiency of *Phellodendron amurense* seedlings [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2009, **33**(5): 1003 – 1012.
- [9] 张云, 夏国华, 马凯, 等. 遮荫对堇叶紫金牛光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 应用生态学报, 2014, **25**(7): 1940 – 1948.  
ZHANAG Yun, XIA Guohua, MA Kai, *et al.* Effects of shade on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence of *Ardisia violacea* [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2014, **25**(7): 1940 – 1948.
- [10] 张聪颖, 方炎明, 姬红利, 等. 遮荫处理对红叶石楠和洒金桃叶珊瑚光合特性的影响[J]. 应用生态学报, 2011, **22**(7): 1743 – 1749.  
ZHANG Congying, FANG Yanming, JI Hongli, *et al.* Effects of shading on photosynthesis characteristics of *Photinia × fraseri* and *Aucuba japonica* var. *variegata* [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2011, **22**(7): 1743 – 1749.
- [11] 刘建锋, 杨文娟, 江泽平, 等. 遮荫对濒危植物崖柏光合作用和叶绿素荧光参数的影响[J]. 生态学报, 2011, **31**(20): 5999 – 6004.  
LIU Jianfeng, YANG Wenjuan, JIANAG Zeping, *et al.* Effects of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of the endangered plant *Thuja sutchuenensis* [J]. *Acta Ecol Sin*, 2011, **31**(20): 5999 – 6004.
- [12] 李西文, 陈士林. 遮荫下高原濒危药用植物川贝母(*Fritillaria cirrhosa*)光合作用和叶绿素荧光特征[J]. 生态学报, 2008, **28**(7): 3438 – 3447.  
LI Xinwen, CHEN Shilin. Effect of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Fritillaria cirrhosa* [J]. *Acta Ecol Sin*, 2008, **28**(7): 3438 – 3447.
- [13] 徐漫平, 周侃侃, 黄丽霞. 木荷、枫香树不同树龄木材理化性能差异性研究[J]. 江苏林业科技, 2009, **36**(2): 23 – 27.  
XU Manping, ZHOU Kankan, HUANG Lixia. The physical and chemical characteristics of wood of *Schema superba* and *Liquidambar formosana* with different ages [J]. *J Jiangsu For Sci Technol*, 2009, **36**(2): 23 – 27.
- [14] 薛伟, 李向义, 朱军涛, 等. 遮荫对疏叶骆驼刺叶形态和光合参数的影响[J]. 植物生态学报, 2011, **35**(1): 82 – 90.  
XUE Wei, LI Xiangyi, ZHU Juntao, *et al.* Effects of shading on leaf morphology and response characteristics of photosynthesis in *Alhagi sparsifolia* [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2011, **35**(1): 82 – 90.
- [15] POOTER L, BONGERS F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species [J]. *E-*

- cology*, 2006, **87**(7): 1733 – 1743.
- [16] TERASHIMA I, MIYAZAWA S I, HANBA Y T. Why are sun leaves thicker than shade leaves? -consideration based on analyses of CO<sub>2</sub> diffusion in the leaf [J]. *J Plant Res*, 2001, **114**(1): 93 – 105.
- [17] OGUCHI R, HIKOSAKA K, HIROSE T. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? [J]. *Plant Cell Environ*, 2003, **26**(4): 505 – 512.
- [18] KOIKE T, KITAO M, MARUYAMA Y, *et al.* Leaf morphology and photosynthetic adjustments among deciduous broad-leaved trees within the vertical canopy profile [J]. *Tree Physiol*, 2001, **21**(12/13): 951 – 958.
- [19] 齐欣, 曹坤芳, 冯玉龙. 热带雨林蒲桃属 3 个树种的幼苗光合作用对生长光强的适应[J]. 植物生态学报, 2004, **28**(1): 31 – 38.
- QI Xin, CAO Kunfang, FENG Yulong. Photosynthetic acclimation to different growth light environments in seedlings of three tropical rainforest *Syzygium* species [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2004, **28**(1): 31 – 38.
- [20] REED S, SCHNELL R, MOORE J M, *et al.* Chlorophyll a+b content and chlorophyll fluorescence in avocado [J]. *J Agric Sci*, 2012, **15**(1): 101 – 113.
- [21] 王建华, 任士福, 史宝胜, 等. 遮荫对连翘光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 生态学报, 2011, **31**(7): 1811 – 1817.
- WANG Jianhua, REN Shifu, SHI Baosheng, *et al.* Effects of shades on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Forsythia suspense* [J]. *Acta Ecol Sin*, 2011, **31**(7): 1811 – 1817.
- [22] AYENI O, NDAKIDEMI P, SNYMAN R, *et al.* Assessment of metal concentrations, chlorophyll content and photosynthesis in *Phragmites australis* along the lower diep river, Cape Town, South Africa [J]. *Energ Environ Res*, 2012, **2**(1): 128 – 139.
- [23] 温国胜, 田海涛, 张明如, 等. 叶绿素荧光分析技术在林木培育中的应用[J]. 应用生态学报, 2006, **17**(10): 1973 – 1977.
- WEN Guosheng, TIAN Haitao, ZHANG Mingru, *et al.* Application of chlorophyll fluorescence analysis in forest tree cultivation [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2006, **17**(10): 1973 – 1977.
- [24] KARIM A, KOEDA K, NII N. Changes in anatomical features, pigment content and photosynthetic activity related to age of 'Irwin' mango leaves [J]. *Engei Gakkai Zasshi*, 1999, **68**(6): 1090 – 1098.
- [25] BAKER N R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2008, **59**(1): 89 – 113.
- [26] 何炎红, 郭连生, 田有亮. 白刺叶不同水分状况下光合速率及其叶绿素荧光特性的研究[J]. 西北植物学报, 2005, **25**(11): 2226 – 2233.
- HE Yanhong, GUO Liansheng, TIAN Youliang. Photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence of *Nitraria tangutorum* at different leaf water potentials [J]. *Acta Bot Borleal-Occident Sin*, 2005, **25**(11): 2226 – 2233.