

不同马尾松林下光环境中油茶叶片和光合特征比较及其与主要环境因子的相关性

张亚琴¹, 郭其强^{1,①}, 罗丝琼¹, 盘金文¹, 姚 珊¹, 郭有燕²

(1. 贵州大学林学院 贵州省森林资源与环境研究中心, 贵州 贵阳 550025; 2. 河西学院乡村振兴研究院, 甘肃 张掖 734000)

摘要: 以光下无遮挡处为对照(光照强度 $1\ 719\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 对马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.) 林缘(光照强度 $859\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 和林内(光照强度 $181\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 10 年生油茶(*Camellia oleifera* Abel) 的叶片和光合特征进行研究, 对 3 种林下光环境中气温、空气水汽压亏缺和光合有效辐射的日变化进行比较, 并对油茶叶片和光合特征指标与上述 3 个主要环境因子的相关性进行分析。结果表明: 林缘油茶叶片的面积、周长、厚度、比叶面积、气孔密度和叶绿素含量均最高, 且基本上显著($P < 0.05$) 高于林内和对照, 但气孔面积却显著低于林内和对照。在光合有效辐射为 $300 \sim 1\ 800\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 林缘油茶叶片的净光合速率也明显高于林内和对照。供试 3 种林下光环境中, 油茶叶片的最大净光合速率、表观量子效率、光饱和点和暗呼吸速率均在林缘最高、在林内最低, 而光补偿点则在对照最高、在林内最低, 且这 5 个指标在不同林下光环境间差异显著。从油茶叶片光合参数的日变化看, 林内油茶叶片的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和水分利用效率在多数时刻最低, 且 3 种林下光环境中这些指标的日变化趋势各异; 3 种林下光环境中油茶叶片胞间 CO_2 浓度和气孔限制值在不同时刻无明显规律, 且其日变化趋势恰好相反。3 种林下光环境中气温、空气水汽压亏缺和光合有效辐射的日变化总体上表现为先升高后降低的趋势。相关性分析结果表明: 油茶叶片净光合速率、蒸腾速率和气孔限制值与 3 个主要环境因子均呈显著或极显著正相关, 其胞间 CO_2 浓度和水分利用效率基本上与 3 个主要环境因子呈显著或极显著负相关, 另外, 比叶面积和气孔面积与光合有效辐射呈极显著正相关。综上所述, 马尾松林缘油茶的叶片生长较好且光合能力较强。

关键词: 油茶; 林下光环境; 叶片特征; 光合特征; 环境因子; 相关性分析

中图分类号: Q948.112⁺.1; Q945.11; S794.4 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2022)06-0025-09

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2022.06.03

Comparisons on leaf and photosynthetic characteristics of *Camellia oleifera* in different understory light environments of *Pinus massoniana* and their correlations with major environmental factors ZHANG Yaqin¹, GUO Qiqiang^{1,①}, LUO Siqiong¹, PAN Jinwen¹, YAO Shan¹, GUO Youyan² (1. Research Center for Forest Resources and Environment of Guizhou, College of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025, China; 2. Research Academy of Rural Revitalization, Hexi College, Zhangye 734000, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2022, 31(6): 25-33

Abstract: Taking the place without shelter under light as the control (illumination intensity of $1\ 719\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), leaf and photosynthetic characteristics of 10-year-old *Camellia oleifera* Abel in forest edge (illumination intensity of $859\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) and forest inside (illumination intensity of $181\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) of *Pinus massoniana* Lamb. were studied, and the diurnal variations of air temperature, air vapor pressure deficit, and photosynthetically active radiation in three understory light environments were compared, meanwhile the correlations of leaf and photosynthetic characteristic indexes

收稿日期: 2022-03-31

基金项目: 贵州省科学技术厅平台人才项目([2018]5261)

作者简介: 张亚琴(1992—), 女, 安徽枞阳人, 硕士研究生, 主要从事经济林生理生态研究工作。

①通信作者 E-mail: hnguoqiqiang@126.com

引用格式: 张亚琴, 郭其强, 罗丝琼, 等. 不同马尾松林下光环境中油茶叶片特征和光合特征比较及其与主要环境因子的相关性[J]. 植物资源与环境学报, 2022, 31(6): 25-33.

of *C. oleifera* with above three major environmental factors were analyzed. The results show that area, circumference, thickness, specific leaf area, stomatal density, and chlorophyll content in leaf of *C. oleifera* in forest edge are all the highest, and are basically significantly ($P < 0.05$) higher than those in forest inside and the control, but stomatal area is significantly lower than that in forest inside and the control. At the photosynthetically active radiation of $300-1\ 800\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, net photosynthetic rate of leaf of *C. oleifera* in forest edge is also evidently higher than that in forest inside and the control. In three test understory light environments, maximum net photosynthetic rate, apparent quantum yield, light saturation point, and dark respiration rate of leaf of *C. oleifera* are all the highest in forest edge, but the lowest in forest inside, while light compensation point is the highest in the control, but the lowest in forest inside, and these five indexes are significantly different among different understory light environments. From the diurnal variations of photosynthetic parameters of leaf of *C. oleifera*, net photosynthetic rate, stomatal conductance, transpiration rate, and water use efficiency of leaf of *C. oleifera* in forest inside are the lowest at most times, and the diurnal variation tendencies of these indexes in three understory light environments are different; intercellular CO_2 concentration and stomatal limit value of leaf of *C. oleifera* in three understory light environments have no evident patterns at different times, and their diurnal variation tendencies are opposite. The diurnal variations of air temperature, air vapor pressure deficit, and photosynthetically active radiation in three understory light environments show a tendency to first increase and then decrease in general. The correlation analysis result shows that net photosynthetic rate, transpiration rate, and stomatal limit value of leaf of *C. oleifera* all show significant or extremely significant positive correlations with three major environmental factors, while its intercellular CO_2 concentration and water use efficiency basically show significant or extremely significant negative correlations with three major environmental factors, in addition, specific leaf area and stomatal area show extremely significant positive correlations with photosynthetically active radiation. Taken together, the growth of leaf of *C. oleifera* in forest edge of *P. massoniana* are relatively good, and its photosynthetic ability is relatively strong.

Key words: *Camellia oleifera* Abel; understory light environment; leaf characteristics; photosynthetic characteristics; environmental factor; correlation analysis

油茶 (*Camellia oleifera* Abel) 为山茶科 (Theaceae) 山茶属 (*Camellia* Linn.) 常绿灌木, 是一种在中国南方地区广泛种植的优良油用经济树种。油茶籽油富含不饱和脂肪酸, 具有抗氧化和增强免疫力等作用^[1]。贵州是全国重点油茶产区之一^[2,3], 并且该地区约 30% 的油茶种植在马尾松 (*Pinus massoniana* Lamb.) 林下^[4]。然而, 随着马尾松个体的不断生长, 林下的光照强度和光照持续时间逐渐降低, 显著抑制了油茶的生长^[5]。如何科学地提高马尾松林下油茶产量成为贵州油茶产业发展中亟待解决的重要问题。

光照是影响植物生长、发育和空间分布的一个重要因子^[6], 通过植物的形态和光合特性变化能够分析植物的光合能力及其对环境的响应策略^[7]。国内学者已经对部分油茶资源的光合能力进行了比较, 并发现了一些优质资源。例如: 吴晓龙等^[8]对 2 个油茶品种 [‘湘林 1’ (‘Xianglin 1’) 和 ‘湘林 97’ (‘Xianglin 97’)] 及 6 个近缘种叶片光合特性的日变化规律进行了研究, 发现供试的 2 个油茶品种均具有

较高的光合效率和光合能力; 何一明等^[9]认为, 疏植油茶的光合效率高于密植油茶; 唐炜等^[10]比较了油茶品种 ‘湘林 1 号’ (‘Xianglin No. 1’)、攸县油茶 (*C. yuhsienensis* Hu) 和 宛田红花油茶 (*C. polyodonta* How ex Hu) 的光合特性日变化, 发现攸县油茶的净光合速率最高。值得注意的是, 虽然光照对植物的生长发育有较大影响, 但并不是所有植物都适合生长在强光照环境中, 有些植物更适合生长在适度遮光的环境中, 例如: 桃 (*Amygdalus persica* Linn.) 和 鳞尾木 (*Lepionurus sylvestris* Bl.)^[11,12]。Guo 等^[13]的研究结果表明: 气温、光合有效辐射和空气水汽压亏缺 3 个环境因子可显著影响桃儿七 [*Sinopodophyllum hexandrum* (Royle) Ying] 叶片的气孔特征和光合作用, 中等强度的光合有效辐射可以促进桃儿七的叶片发育和光合能力。探明马尾松林下不同光照环境中油茶的生长状况, 筛选出适宜马尾松林下油茶生长的光照条件, 对于提高马尾松林下油茶产量至关重要。

鉴于此, 本文对贵州大学林学院实验基地内不同马尾松林下光环境 (光下无遮挡处、林缘和林内) 中

的油茶叶片和光合特征差异进行了比较,对3种林下光环境中光合有效辐射、气温和空气水汽压亏缺的日变化差异进行了比较,并对油茶叶片和光合特征与上述3个主要环境因子进行了 Pearson 相关性分析,以期阐明不同光照条件下油茶叶片的形态、叶绿素含量、气孔形态和光合特征差异及其与主要环境因子的关系,为油茶复合种植,尤其是马尾松林下油茶产量的提高和科学管理提供实验依据。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

供试油茶植株种植在贵州大学林学院实验基地(具体地理坐标为东经 106°39'20"、北纬 26°27'18",海拔 1 116 m)。该区域属亚热带湿润季风气候,年平均气温 15.3 °C,最热月(7月)平均气温 24.6 °C,最冷月(1月)平均气温 4.9 °C,全年积温 3 700 °C ~ 4 710 °C;年平均降水量 1 174.7 mm,年平均空气相对湿度约 74%;无霜期约 270 d。基地土壤类型为黄壤,pH 5.0。

供试林分内马尾松株龄 20 a,平均胸径约 22 cm,平均树高约 11 m;供试油茶株龄 10 a,近 7 a 基本处于无人经营管理状态。

1.2 材料

于 2020 年 7 月下旬,在光下无遮挡处(对照)、林缘和林内选择生长良好且无病虫害的油茶植株各 5 株,做好标记。利用 3415FQF 光量子照度双辐射计(美国 Spectrum 公司),在连续 3 d 天气晴朗日的 8:00—18:00 间每 2 h 测定 1 次光照强度,分别测定每株油茶东、西、南、北 4 个方向距离地面 20 cm 处的光照强度,结果取平均值。不同马尾松林下光环境中油茶样株的基本情况见表 1。

表 1 不同马尾松林下光环境中油茶样株的基本情况 ($\bar{X} \pm SD$)
Table 1 Basic survey of *Camellia oleifera* Abel samplings in different understory light environments of *Pinus massoniana* Lamb. ($\bar{X} \pm SD$)

环境 ¹⁾ Environment ¹⁾	光照 强度/($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Illumination intensity	树高/cm Height	基径/cm Basal diameter
CK	1 719±56	152.25±0.34	1.15±0.05
FE	859±32	181.23±0.92	0.81±0.06
FI	181±10	170.57±0.65	0.64±0.04

¹⁾ CK: 对照(光下无遮挡处) The control (the place without shelter under light); FE: 林缘 Forest edge; FI: 林内 Forest inside.

1.3 方法

1.3.1 叶片特征观测

1.3.1.1 形态指标测定 于 2020 年 7 月 25 日至 30 日,采集所有样株一级侧枝中部长势均匀的完整叶片,即枝条顶端向下的第 3 和第 4 枚功能叶,每株随机选取 10 枚叶片,分别测定叶片的形态指标。其中,叶面积和叶周长使用 AM-350 叶面积测量仪(英国 ADC 公司)测量;叶片厚度使用数显游标卡尺(精度 0.01 mm)测量;比叶面积参照何小燕^[14]的方法测定,先将叶片置于 85 °C 条件下烘干至恒质量,再使用千分之一电子天平称量叶片的干质量,根据叶面积和叶片干质量计算比叶面积,计算公式为比叶面积=叶面积/叶片干质量。

1.3.1.2 叶绿素含量测定 在测定叶片形态特征的同时,使用 SPAD-502 叶绿素仪(日本 Konica 公司)测定上述叶片的叶绿素相对含量(SPAD),根据回归方程 $y = 0.236 0e^{0.058 8x}$ ($r^2 = 0.850 0$) 计算叶绿素含量,其中, x 为 SPAD 值, y 为叶绿素含量^[15]。

1.3.1.3 气孔形态观测 在测定叶片形态特征的同时,参照刘明智等^[16]的方法,用清水将上述叶片表面冲洗干净,擦干叶片表面的水分,将指甲油均匀涂在叶片表面,置于阴凉、通风处 2 h;待叶片表面成膜后,剪取叶片中部面积 2 mm×2 mm 的小块,用镊子撕下叶片表皮,固定在载玻片上,制成临时玻片;在 DM2500 光学显微镜(德国 Leica 公司)下观察气孔形态,选取典型视野,用 Leica Application Suite X 3.0.2 软件拍照,用 Image-J 软件测量气孔面积,并统计气孔密度。每株观测 30 个气孔。

1.3.2 叶片光合特征观测

1.3.2.1 光响应曲线拟合 于 2020 年 7 月 28 日至 30 日间晴朗日的 9:00—11:00,选取供试样株一级侧枝顶端向下生长状况良好且健康的第 3 和第 4 枚功能叶,使用 Li-6400 便携式光合仪(美国 LI-COR 公司)测定叶片的光合特征参数,每枚叶片重复测定 3 次。测定时,采用红蓝人工光源叶室,叶室 CO₂ 浓度为 (370±5) $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,叶室温度为 (25.0±0.5) °C,设定系列光合有效辐射为 1 800、1 600、1 400、1 200、1 000、800、600、400、300、200、100、50 和 0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,每个光合有效辐射水平适应 120~150 s。根据测定结果,利用非直角双曲线模型^[12]拟合光响应曲线,通过拟合的光响应曲线计算最大净光合速率、表观量子效率、光饱和点、光补偿点和暗呼吸

速率。

1.3.2.2 光合参数日变化分析 在拟合光响应曲线的同时,选择供试样株一级侧枝顶端向下生长状况良好且健康的第3和第4枚功能叶,使用Li-6400便携式光合仪测定叶片的光合参数日变化,每日测定时间为8:00—18:00,每1h测定1次,每枚叶片重复测定3次。测定时,叶室CO₂浓度为(370±5) μmol·m⁻²·s⁻¹,叶室温度为(25.0±0.5)℃,空气流速为(500±1) μmol·s⁻¹。认真记录净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和胞间CO₂浓度,根据测定结果计算水分利用效率和气孔限制值,计算公式分别为水分利用效率=净光合速率/蒸腾速率和气孔限制值=1-胞间CO₂浓度/大气CO₂浓度,其中,大气CO₂浓度为370 μmol·m⁻²·s⁻¹。

1.3.3 环境因子日变化分析 在测定光合参数的同时,使用Li-6400便携式光合仪记录光合有效辐射、气温和空气水汽压亏缺。

1.4 数据处理及分析

采用Microsoft EXCEL 2010软件整理相关数据;采用SPSS 26.0软件进行数据统计分析,采用单因素

方差分析(one-way ANOVA)法分析各指标在不同林下光环境间的差异(α=0.05),并对油茶叶片和光合特征与3个主要环境因子进行Pearson相关性分析;采用Origin 2018软件作图。

2 结果和分析

2.1 不同马尾松林下光环境中油茶叶片特征的比较

不同马尾松林下光环境中油茶叶片形态特征统计结果(表2)表明:油茶叶片的面积、周长和厚度在林缘最高、在林内最低,且这3个指标在不同林下光环境间差异显著(P<0.05);比叶面积在林缘最高、在光下无遮挡处(对照)最低,且该指标在林缘和林内的差异不显著,但均显著高于对照。

观测结果(表2和图1)表明:油茶叶片的气孔呈椭圆形,仅分布于叶片的下表皮。比较而言,气孔密度在林缘最大(238.6 mm⁻²)、在林内最小(172.6 mm⁻²),而气孔面积则在对照中最大(210.73 μm²)、在林缘最小(120.94 μm²),且气孔密度和气孔面积在不同林下光环境间差异显著。

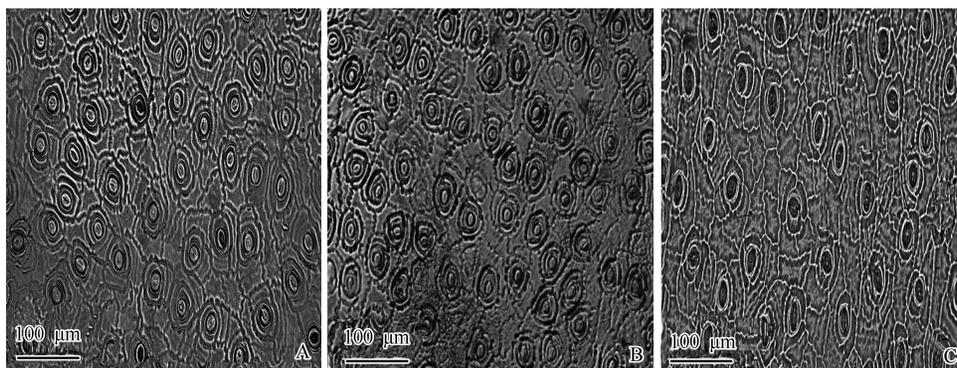
表2 不同马尾松林下光环境中油茶叶片的形态特征($\bar{X}\pm SD$)¹⁾

Table 2 Morphological characteristics of leaf of *Camellia oleifera* Abel in different understory light environments of *Pinus massoniana* Lamb. ($\bar{X}\pm SD$)¹⁾

环境 Environment	面积/cm ² Area	周长/mm Circumference	厚度/mm Thickness	比叶面积/(cm ² ·g ⁻¹) Specific leaf area	气孔密度/mm ⁻² Stomatal density	气孔面积/μm ² Stomatal area
对照 ²⁾ The control ²⁾	10.71±1.36b	128.46±3.61b	0.41±0.02b	20.32±2.32b	181.2±3.1b	210.73±2.53a
林缘 Forest edge	12.23±0.53a	135.83±4.82a	0.45±0.01a	28.18±1.96a	238.6±2.3a	120.94±3.75c
林内 Forest inside	8.97±0.65c	123.73±2.83c	0.36±0.02c	25.11±2.41a	172.6±1.3c	173.98±2.26b

¹⁾ 同列中不同小写字母表示在0.05水平上差异显著 Different lowercases in the same column indicate the significant difference at 0.05 level.

²⁾ 光下无遮挡处 The place without shelter under light.



A: 对照(光下无遮挡处)The control (the place without shelter under light); B: 林缘 Forest edge; C: 林内 Forest inside.

图1 不同马尾松林下光环境中油茶叶片的气孔形态

Fig. 1 Stomatal morphology of leaf of *Camellia oleifera* Abel in different understory light environments of *Pinus massoniana* Lamb.

2.2 不同马尾松林下光环境中油茶叶片光合特征的比较

2.2.1 叶绿素含量比较 由不同马尾松林下光环境中油茶叶片叶绿素含量统计结果(表3)可见:油茶叶片的叶绿素含量在林缘最高($15.69 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)、在林内最低($12.92 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$),且在林缘和光下无遮挡处(对照)的差异不显著,但均显著($P < 0.05$)高于林内。

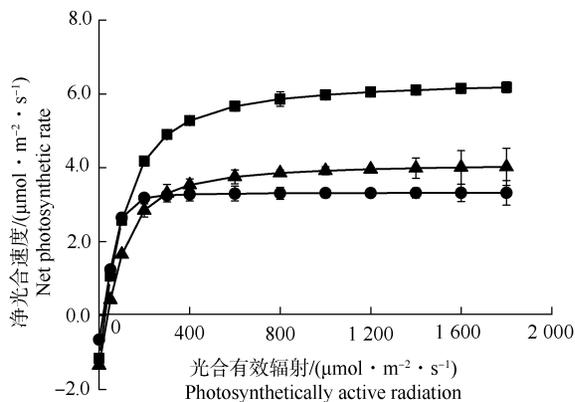
表3 不同马尾松林下光环境中油茶叶片的叶绿素含量($\bar{X} \pm SD$)¹⁾
Table 3 Chlorophyll content in leaf of *Camellia oleifera* Abel in different understory light environments of *Pinus massoniana* Lamb. ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

环境 Environment	叶绿素含量/($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$) Chlorophyll content
对照 ²⁾ The control ²⁾	$15.12 \pm 0.32\text{a}$
林缘 Forest edge	$15.69 \pm 0.83\text{a}$
林内 Forest inside	$12.92 \pm 0.56\text{b}$

¹⁾ 同列中不同小写字母表示在0.05水平上差异显著 Different lowercases in the same column indicate the significant difference at 0.05 level.

²⁾ 光下无遮挡处 The place without shelter under light.

2.2.2 光响应曲线比较 从不同马尾松林下光环境中油茶叶片的光响应曲线(图2)可以看出,随着光合有效辐射的提高,对照、林缘和林内油茶叶片的净光合速率均呈先急剧升高后趋于稳定的变化趋势。当光合有效辐射低于 $300 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,对照叶片净光合速率在3种林下光环境中最低。当光合有效辐射在 $300 \sim 1800 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,叶片净光合速率在林缘最高、在林内最低,且在林缘的数值明显高于林内



—▲—: 对照(光下无遮挡处) The control (the place without shelter under light); —■—: 林缘 Forest edge; —●—: 林内 Forest inside.

图2 不同马尾松林下光环境中油茶叶片的光响应曲线
Fig. 2 Light response curves of leaf of *Camellia oleifera* Abel in different understory light environments of *Pinus massoniana* Lamb.

和对照。当光合有效辐射为 $1800 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,林缘叶片净光合速率达 $6.29 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,林内叶片净光合速率为 $3.59 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

利用拟合的光响应曲线计算3种林下光环境中油茶叶片的光合参数,结果见表4。由表4可见:油茶叶片最大净光合速率在3种林下光环境中由大到小依次为林缘、对照、林内,其中,林缘叶片最大净光合速率为 $6.29 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,显著高于对照和林内,且后2种林下光环境间的叶片最大净光合速率差异显著。3种林下光环境中油茶叶片表观量子效率为 $0.037 \sim 0.055 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,且在不同林下光环境间差异显著,其中,林缘的叶片表观量子效率最高,分别较对照和林内增加了22.22%和48.65%。3种林下光环境中油茶叶片的光饱和点、光补偿点和暗呼吸速率存在显著差异,其中,叶片光饱和点在林缘最高($1410.28 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、在林内最低($761.57 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),林缘的叶片光饱和点分别较对照和林内增加了39.86%和85.18%;叶片光补偿点在3种林下光环境中从大到小依次为对照、林缘、林内,其中,对照的叶片光补偿点为 $25.56 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,林内的叶片光补偿点为 $6.63 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;叶片暗呼吸速率在林缘最高($1.03 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、在林内最低($0.54 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),林缘的叶片暗呼吸速率分别较对照和林内增加了58.46%和90.74%。

2.2.3 光合参数日变化比较 不同马尾松林下光环境中油茶叶片净光合速率的日变化曲线(图3-A)显示:在8:00—10:00和17:00—18:00间,叶片净光合速率从大到小依次为对照、林缘、林内;在11:00—16:00间叶片净光合速率从大到小依次为林缘、对照、林内(14:00除外)。总体来看,3种林下光环境中油茶叶片净光合速率的日变化呈现“升—降—升—降”的趋势,且均有2个峰值,其中,对照和林内叶片净光合速率的2个峰值均出现在10:00和14:00,但出现最高值的时间不同,对照叶片净光合速率在10:00最高,林内叶片净光合速率在14:00最高;林缘叶片净光合速率的2个峰值出现在10:00和13:00,且在13:00最高。

不同马尾松林下光环境中油茶叶片气孔导度的日变化曲线(图3-B)显示:在8:00—10:00和14:00—18:00间,叶片气孔导度从大到小依次为对照、林缘、林内;在11:00—12:00,叶片气孔导度从大到小依次为林缘、对照、林内;在13:00,叶片气孔

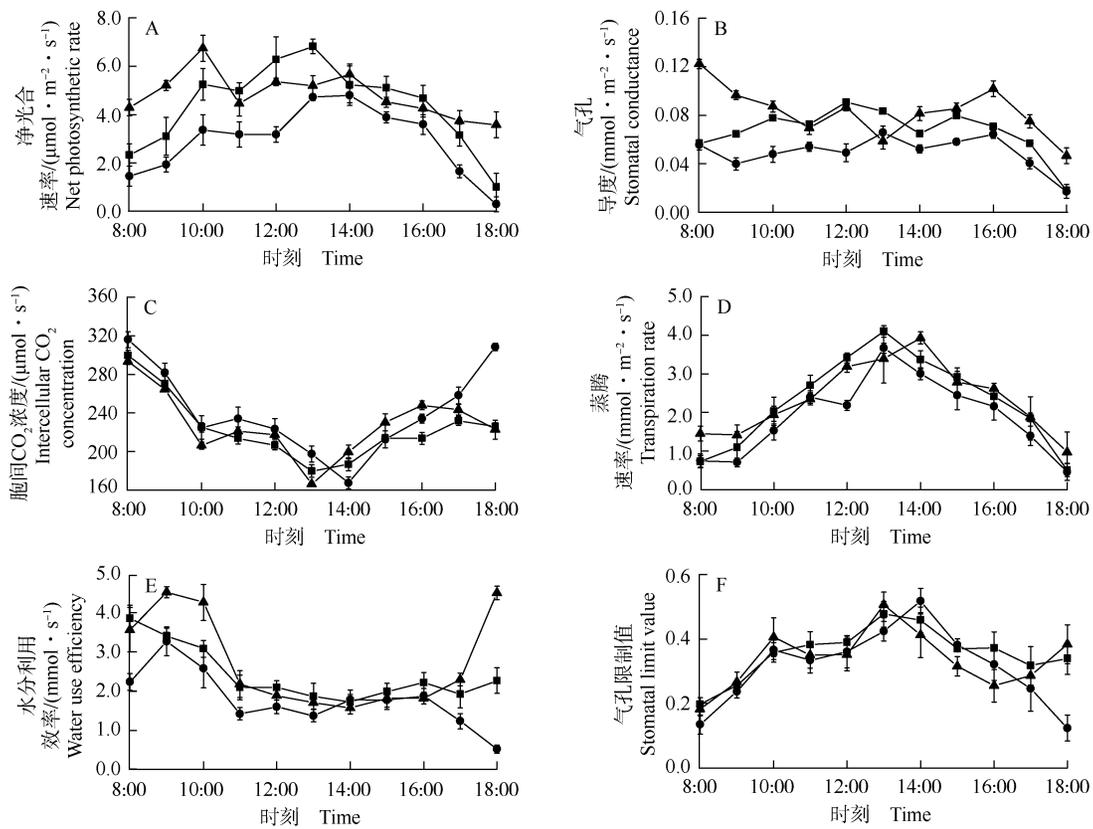
表4 不同马尾松林下光环境中油茶叶片光响应曲线的拟合参数($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 4 Fitting parameters of leaf light response curves of *Camellia oleifera* Abel in different understory light environments of *Pinus massoniana* Lamb. ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

环境 ²⁾ Environment ²⁾	最大净光合 速率/ $(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$ Maximum net photosynthetic rate	表观量子 效率/ $(\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1})$ Apparent quantum yield	光饱和 点/ $(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$ Light saturation point	光补偿 点/ $(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$ Light compensation point	暗呼吸 速率/ $(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$ Dark respiration rate
CK	4.18±0.02b	0.045±0.002b	1 008.34±3.23b	25.56±2.53a	0.65±0.05b
FE	6.29±0.09a	0.055±0.003a	1 410.28±3.12a	17.36±0.82b	1.03±0.12a
FI	3.59±0.01c	0.037±0.003c	761.57±2.14c	6.63±0.08c	0.54±0.08c

¹⁾ 同列中不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著 Different lowercases in the same column indicate the significant difference at 0.05 level.

²⁾ CK: 对照(光下无遮挡处)The control (the place without shelter under light); FE: 林缘 Forest edge; FI: 林内 Forest inside.



▲: 对照(光下无遮挡处)The control (the place without shelter under light); ■: 林缘 Forest edge; ●: 林内 Forest inside.

图3 不同马尾松林下光环境中油茶叶片光合参数的日变化
Fig. 3 Diurnal variations of photosynthetic parameters of leaf of *Camellia oleifera* Abel in different understory light environments of *Pinus massoniana* Lamb.

度从大到小依次为林缘、林内、对照。总体来看,3种林下光环境中油茶叶片气孔导度的日变化均呈现波动变化趋势,对照叶片气孔导度在8:00最高、在18:00最低,林缘叶片气孔导度在12:00最高、在18:00最低,林内叶片气孔导度在13:00最高、在18:00最低。

不同马尾松林下光环境中油茶叶片胞间CO₂浓度的日变化曲线(图3-C)显示:在8:00—13:00和

17:00—18:00间,林内叶片胞间CO₂浓度最高,多数时刻林缘叶片胞间CO₂浓度高于对照;在14:00—16:00间,对照叶片胞间CO₂浓度最高,林缘叶片胞间CO₂浓度在14:00—15:00间高于林内、在16:00低于林内。总体来看,3种林下光环境中油茶叶片胞间CO₂浓度的日变化均呈现先降低后升高的趋势,最高值均出现在8:00,但最低值略有差异,对照和林缘

叶片胞间 CO_2 浓度的最低值出现在 13:00, 林内叶片胞间 CO_2 浓度的最低值则出现在 14:00。

不同马尾松林下光环境中油茶叶片蒸腾速率的日变化曲线(图 3-D)显示:在 8:00—10:00 和 14:00—18:00 间,对照叶片蒸腾速率基本上最高,多数时刻林缘叶片蒸腾速率高于林内;在 11:00—13:00 间,林缘叶片蒸腾速率最高,林内叶片蒸腾速率在 11:00 和 13:00 高于对照、在 12:00 低于对照。总体来看,3 种林下光环境中油茶叶片蒸腾速率的日变化均呈先升高后降低的趋势,最低值均出现在 18:00,但最高值略有差异,林缘和林内叶片蒸腾速率的最高值出现在 13:00,对照叶片蒸腾速率的最高值则出现在 14:00。

不同马尾松林下光环境中油茶叶片水分利用效率的日变化曲线(图 3-E)显示:在 8:00 和 12:00—16:00 间,林缘叶片水分利用效率基本上最高,多数时刻对照叶片水分利用效率高于林内;在 9:00—11:00 和 17:00—18:00 间,叶片水分利用效率从大到小依次为对照、林缘、林内。总体来看,3 种林下光环境中油茶叶片水分利用效率的日变化略有差异,其中,对照叶片水分利用效率日变化表现为“升高—降低—相对稳定—升高”的趋势,林缘叶片水分利用效率日变化表现为“降低—相对稳定—升高”的趋势,

林内叶片水分利用效率日变化表现为“升高—降低—相对稳定—降低”的趋势。

不同马尾松林下光环境中油茶叶片气孔限制值的日变化曲线(图 3-F)显示:不同时刻对照、林缘和林内叶片气孔限制值无明显规律,但总体来看,3 种林下光环境中油茶叶片气孔限制值的日变化趋势与胞间 CO_2 浓度的日变化趋势恰好相反,基本上表现为先升高后降低的趋势。其中,对照和林缘叶片气孔限制值的最低值均出现在 8:00,最高值均出现在 13:00;林内叶片气孔限制值的最低值出现在 18:00,最高值出现在 14:00。

2.3 不同马尾松林下光环境中环境因子日变化的比较

不同马尾松林下光环境中气温、空气水汽压亏缺和光合有效辐射的日变化曲线见图 4。由图 4 可见:总体来看,3 种林下光环境中气温、空气水汽压亏缺和光合有效辐射的日变化趋势均表现为先升高后降低的变化规律,且气温和空气水汽压亏缺的日变化趋势更为相似。3 种林下光环境中气温和空气水汽压亏缺的最高值均出现在 13:00 或 14:00,而光合有效辐射的最高值则出现在 12:00;总体来看,气温和空气水汽压亏缺的最低值出现在 8:00,且明显低于 18:00 的数值。

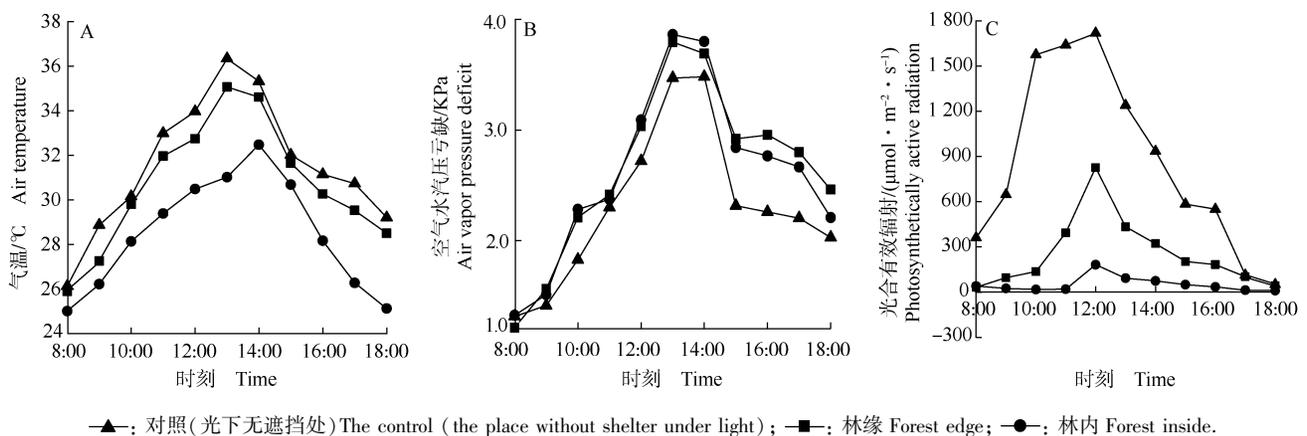


图 4 不同马尾松林下光环境中气温、空气水汽压亏缺和光合有效辐射的日变化
Fig. 4 Diurnal variations of air temperature, air vapor pressure deficit, and photosynthetically active radiation in different understory light environments of *Pinus massoniana* Lamb.

2.4 油茶叶片和光合特征与主要环境因子的相关性分析

油茶叶片和光合特征与上述 3 个主要环境因子的相关性分析结果(表 4)表明:油茶叶片的比叶面积

和气孔面积与光合有效辐射呈极显著($P < 0.01$)正相关,其余油茶叶片形态特征和叶绿素含量与气温、空气水汽压亏缺和光合有效辐射的相关性均不显著。除了气孔导度与气温和空气水汽压亏缺以及水分利

用效率与光合有效辐射的相关性不显著外,其余光合参数与气温、空气水汽压亏缺和光合有效辐射的相关性均达到显著($P < 0.05$)或极显著水平,其中,净光合速率、蒸腾速率和气孔限制值与3个主要环境因子均呈正相关,气孔导度与光合有效辐射与3个主要环境因子也呈正相关,而胞间 CO_2 浓度和水分利用效率与3个主要环境因子呈负相关。

表4 油茶叶片和光合特征与主要环境因子的相关性分析
Table 4 Analysis on correlations of leaf and photosynthetic characteristics of *Camellia oleifera* Abel with major environmental factors

指标 Index	与各环境因子的相关系数 ¹⁾ Correlation coefficient with each environmental factor ¹⁾		
	AT	AVPD	PAR
叶面积 Leaf area	0.019	0.066	-0.002
叶周长 Leaf circumference	0.088	0.071	0.168
叶厚度 Leaf thickness	0.171	0.066	0.354
比叶面积 Specific leaf area	-0.117	-0.119	0.556 **
气孔密度 Stomatal density	0.084	0.042	0.181
气孔面积 Stomatal area	-0.013	-0.228	0.594 **
叶绿素含量 Chlorophyll content	-0.057	-0.093	0.283
净光合速率 Net photosynthetic rate	0.519 **	0.408 *	0.479 **
气孔导度 Stomatal conductance	0.013	-0.086	0.370 *
胞间 CO_2 浓度 Intercellular CO_2 concentration	-0.956 **	-0.941 **	-0.687 *
蒸腾速率 Transpiration rate	0.918 **	0.902 **	0.705 *
水分利用效率 Water use efficiency	-0.796 **	-0.862 **	-0.189
气孔限制值 Stomatal limit value	0.940 **	0.913 **	0.744 **

¹⁾ AT: 气温 Air temperature; AVPD: 空气水汽压亏缺 Air vapor pressure deficit; PAR: 光合有效辐射 Photosynthetically active radiation. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

3 讨论和结论

众所周知,植物叶片形态特征与其受到的光照强度密切相关^[5]。在供试的3种林下光环境中,林缘油茶叶片的面积、周长、厚度和比叶面积均最高,且林缘多数指标显著高于光下无遮挡处(对照)和林内;林内油茶叶片的比叶面积显著高于对照,但叶片的面积、周长和厚度均显著低于对照。说明马尾松林缘的光照条件更适合油茶叶片的生长,林内的光照条件则不利于油茶叶片的生长。气孔是植物与外界环境进行水气交换的主要器官^[17,18]。油茶叶片的气孔呈椭圆形,仅分布于叶片的下表皮。在供试的3种林下光环境中,林内油茶叶片的气孔密度显著低于林缘和对照,气孔面积显著高于林缘但显著低于对照,说明不

同光照条件下,油茶可通过调节气孔密度和气孔面积来维持其叶片的光合能力和蒸腾水平。推测这是油茶对不同光照生境的适应性策略。气孔形态的这种变化不仅促进了油茶的气体交换,还促进了植株对水分的利用^[19]。

植物光补偿点能体现植物利用弱光的能力,其数值越低,表明植物的弱光利用能力越强^[20];而植物光饱和点越高,表明其光利用率越高^[21]。在供试的3种林下光环境中,林内油茶叶片的光补偿点最低,仅为 $6.63 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,林缘油茶叶片的光饱和点最高,达到 $1410.28 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,说明供试马尾松林内油茶叶片利用弱光的能力较强,而林缘油茶叶片的光利用率较高,有利于其体内有机物的积累。

叶绿素是评价植物光合作用水平的一个重要指标^[22],能够反映植物叶片的净光合速率水平^[23]。比较发现,林缘油茶叶片的叶绿素含量最高,达到 $15.69 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$,说明马尾松林缘油茶叶片的光合能力最强,推测这可能是因为林缘环境中,为了叶片能够获得更多的光能,油茶将体内更多的碳分配给叶片以提高叶片中的叶绿素含量,从而提高油茶叶片的光合作用水平^[24]。

叶片净光合速率是衡量植物光合作用能力的直接指标,数值越高,表明植物叶片的光合能力越强,对环境的适应性也越强^[25,26]。研究发现,气温、空气水汽压亏缺和光合有效辐射等环境因子通过影响植物的形态特征(如比叶面积和叶绿素含量)和光合参数(如净光合速率、空气导度、胞间 CO_2 浓度、蒸腾速率、水分利用效率和气孔限制值),间接影响植物的净光合速率,其中,气温、空气水汽压亏缺和光合有效辐射为主要影响因子^[27,28]。本研究结果显示:油茶叶片的净光合速率与气温、空气水汽压亏缺和光合有效辐射分别呈极显著、显著和极显著正相关,其叶片的蒸腾速率和气孔限制值也与上述3个环境因子呈显著或极显著正相关,而其叶片的胞间 CO_2 浓度和水分利用效率则与上述3个环境因子呈显著或极显著负相关(水分利用效率与光合有效辐射的相关性除外)。说明气温、空气水汽压亏缺和光合有效辐射均对油茶叶片的光合能力有较大影响,应在油茶栽培和推广过程中注意栽培地的这些环境因子条件是否适宜油茶生长。

综合分析认为,生长在马尾松林缘的油茶叶片生长较好,光合能力较强。在实际生产过程中,可通过

定期疏伐、修枝等措施,改善林下光合有效辐射条件,营造有利于油茶生长的环境条件,为马尾松林下油茶生长和产量提高提供技术保障。

参考文献:

- [1] ZHANG S, LI X. Hypoglycemic activity *in vitro* of polysaccharides from *Camellia oleifera* Abel. seed cake[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2018, 115: 811-819.
- [2] 张燕, 王晓敏. 贵州油茶产业发展现状分析[J]. 农技服务, 2014, 31(6): 17-18.
- [3] 盘金文, 郭其强, 余大龙, 等. 不同林龄马尾松人工林优势种径级结构及物种多样性分析[J]. 西北植物学报, 2019, 39(4): 722-728.
- [4] 马锦林. 油茶耐弱光生理特性研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学林学院, 2012: 6-11.
- [5] ZHANG Y Q, GUO Q Q, LUO S Q, et al. Light regimes regulate leaf and twigs traits of *Camellia oleifera* (Abel) in *Pinus massoniana* plantation understory[J]. Forests, 2022, 13(6): 918.
- [6] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境及生态系统功能[J]. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150-165.
- [7] 李芳兰, 包维楷. 植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应[J]. 植物学通报, 2005, 22(增刊): 118-127.
- [8] 吴晓龙, 唐正, 吴毅, 等. 2个油茶品种及6个近缘种的光合特性日变化规律[J]. 经济林研究, 2019, 37(3): 101-109.
- [9] 何一明, 吕芳德. 不同密度条件下油茶光合作用的研究[J]. 现代农业科学, 2008, 15(3): 25-27.
- [10] 唐炜, 谭晓风, 袁德义. 山茶属三个物种光合特性日变化[J]. 北方园艺, 2010(9): 5-8.
- [11] 王震, 朱计谋, 阎腾飞, 等. 不同光照度对信阳五月鲜桃叶片生长发育和光合作用的影响[J]. 江苏农业科学, 2021, 49(18): 134-138.
- [12] 朱成豪, 唐健民, 韦霄, 等. 不同光强对药食两用鳞尾木幼苗生长及光合特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2020, 48(8): 174-178.
- [13] GUO Q Q, LI H E, GAO C, et al. Leaf traits and photosynthetic characteristics of endangered *Sinopodophyllum hexandrum* (Royle) Ying under different light regimes in Southeastern Tibet Plateau[J]. Photosynthetica, 2019, 57(2): 548-555.
- [14] 何小燕. 弱光胁迫对油茶幼林光合特性和生长的影响[D]. 长沙: 中南林业科技大学林学院, 2012: 16-17.
- [15] UDDLING J, GELANG-ALFREDSSON J, PIHKKI K, et al. Evaluating the relationship between leaf chlorophyll concentration and SPAD-502 chlorophyll meter readings[J]. Photosynthesis Research, 2007, 91: 37-46.
- [16] 刘明智, 努尔巴衣·阿布都沙力克, 潘晓玲. 指甲油涂抹撕取法制取植物叶气孔装片[J]. 生物学通报, 2005(10): 44, 63.
- [17] ZHOU Y, HUANG L, WEI X, et al. Physiological, morphological, and anatomical changes in *Rhododendron agastum* in response to shading[J]. Plant Growth Regulation, 2017, 81: 23-30.
- [18] 陈晓英, 李翠, 郭晓云, 等. 3种紫萼属植物叶片光合特性研究[J]. 植物资源与环境学报, 2020, 29(1): 1-7.
- [19] 陆雯芸, 房克, 边红武, 等. 气孔发育及其调控因素的研究进展[J]. 植物生理学报, 2016, 52(6): 782-788.
- [20] 闫小莉, 王德炉. 遮荫对苦丁茶树叶片特征及光合特性的影响[J]. 生态学报, 2014, 34(13): 3538-3547.
- [21] 吕晋慧, 王玄, 冯雁梦, 等. 遮荫对金莲花光合特性和叶片解剖特征的影响[J]. 生态学报, 2012, 32(19): 6033-6043.
- [22] 马思宇, 刘瑞香, 郭占斌, 等. 藜麦光合特性及非结构性碳水化合物含量与产量的关系[J]. 江苏农业学报, 2021, 37(6): 1378-1385.
- [23] REICH P B, WALTERS M B, ELLSWORTH D S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1997, 94(25): 13730-13734.
- [24] 杨丹怡, 吉文丽, 杨静萱, 等. 平茬措施对风丹生长、光合生理和结实的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2019, 28(1): 43-51.
- [25] 刘厚诚, 雷雨, 陈日远. 遮光处理对节瓜光合作用特性的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2005, 14(3): 33-36.
- [26] 刘东焕, 赵世伟, 高荣孚, 等. 植物光合作用对高温的响应[J]. 植物研究, 2002, 22(2): 205-212.
- [27] 郑玉红, 樊聪, 邓波, 等. 蕾后期和花前期切花菊品种‘神马’不同部位叶片光合作用和叶绿素荧光特性的比较[J]. 植物资源与环境学报, 2017, 26(2): 61-67.
- [28] 李亚静, 姜燕琴, 韦继光, 等. 不同氮浓度对兔眼蓝浆果不同品种幼苗生长和光合生理的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2016, 25(2): 65-71.

(责任编辑: 佟金凤)