

DOI: 10.5846/stxb201805071017

刘青青, 马祥庆, 黄智军, 郭思, 王大洋, 王昌辉, 刘博. 光强对杉木幼苗形态特征和叶片非结构性碳含量的影响. 生态学报, 2019, 39(12): - .
Liu Q Q, Ma X Q, Huang Z J, Guo S, Wang D Y, Wang C H, Liu B. Effects of light intensity on the morphology characteristics and leaf non-structural carbohydrate content of Chinese fir seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(12): - .

光强对杉木幼苗形态特征和叶片非结构性碳含量的影响

刘青青^{1,2}, 马祥庆^{1,2}, 黄智军^{1,2}, 郭 思^{1,2}, 王大洋^{1,2}, 王昌辉^{1,2}, 刘 博^{1,2,*}

1 福建农林大学林学院, 福州 350002

2 国家林业局杉木工程技术研究中心, 福州 350002

摘要:选取南方重要的造林树种杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook) 幼苗为研究对象,通过搭建遮荫棚设置 5 个光照强度(分别为自然光照的 100%、60%、40%、15%和 5%),研究了幼苗在不同光照强度下的生长形态、生物量积累及分配、叶片的非结构性碳含量(NSC)特征。结果显示:(1)叶长、叶宽和叶面积在 40%光照强度下最大,而比叶面积和叶片相对含水量随着光照强度的降低呈递增趋势;(2)随着光照强度的降低,杉木幼苗各器官生物量下降,根生物量比和根冠比降低,茎和叶生物量比增加;(3)杉木幼苗在 60%光照强度下叶片非结构性碳含量最高,5%光照强度下含量最低;(4)杉木幼苗比叶面积与叶生物量以及与非结构性碳含量之间存在极显著的负相关关系($P<0.01$),叶生物量与非结构性碳含量之间存在极显著的正相关关系($P<0.01$)。杉木幼苗能够通过形态学上的可塑性来适应不同的光强环境,提高光竞争能力和生存适合度,但在 5%光照强度下,由于较难维持碳收支平衡而不利其生长和存活。

关键词:杉木;非结构性碳;比叶面积;生物量分配;适应

Effects of light intensity on the morphology characteristics and leaf non-structural carbohydrate content of Chinese fir seedlings

LIU Qingqing^{1,2}, MA Xiangqing^{1,2}, HUANG Zhijun^{1,2}, GUO Si^{1,2}, WANG Dayang^{1,2}, WANG Changhui^{1,2}, LIU Bo^{1,2,*}

1 College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

2 Engineering Research Center of Chinese Fir, State Forestry Administration, Fuzhou 350002, China

Abstract: We selected Chinese fir seedlings to study the effects of light intensity on seedling growth, morphology, biomass, biomass allocation, and non-structural carbohydrate (NSC) content in the leaves using a shade house experiment (100%, 60%, 40%, 15%, and 5% of full sunlight). The results showed that: (1) The greatest leaf length, leaf width, and leaf area occurred under 40% sunlight, whereas the specific leaf area and relative water content increased as light intensity decreased; (2) As light intensity decreased, the total biomass, root biomass, stem biomass, and leaf biomass of seedlings declined, the stem biomass ratio and leaf biomass ratio increased, and the root biomass ratio and root to shoot ratio decreased; (3) The greatest and lowest NSC content occurred under 60% and 5% sunlight, respectively; (4) The specific leaf area was significantly negatively correlated with leaf biomass and NSC content ($P<0.01$), whereas leaf biomass had a strong positive correlation with NSC content ($P<0.01$). In summary, Chinese fir seedlings might adapt to a shaded environment by adjusting their morphological characteristics to improve their competitive ability and fitness, although

基金项目:国家自然科学基金项目(31570448,31670714)

收稿日期:2018-05-07; 网络出版日期:2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liubo@fafu.edu.cn

seedlings had difficulty maintaining a carbon balance, which led to poor growth and survival, under 5% sunlight.

Key Words: Chinese fir; non-structural carbohydrate; specific leaf area; biomass allocation; acclimation

光照是影响植物生长发育和生存最重要的环境因子之一。森林光环境在空间上从林冠到林下或林窗,在时间上从春季到冬季均处于变化之中。植物在生长周期中,经常会遇到林下弱光或林窗和裸地的强光环境,因此除温度和水分外,光照是影响林下幼苗或幼树存活、生长和更新的重要限制因子^[1]。

在不同光环境下,植物会通过形态和生理上的变化来适应变化的环境^[2]。叶片作为植物对光环境变化最为敏感的器官,其形态结构特征被认为是最能够体现光环境对植物的影响及植物对光环境的适应^[3]。通常,弱光环境下幼苗的叶片变大、变薄,比叶面积增大以获取更多的光能^[4-5];而在强光环境下幼苗的叶片变小、变厚,比叶面积降低以避免光抑制的伤害^[6-7]。光照强度不同还可以引起生物量积累和分配的变化,这可能是幼苗在不同光照强度下生存的重要原因,同时幼苗通过调整光合组织与非光合组织生物量比即叶片生物量与根和茎生物量比维持自身的功能性平衡,抵御干扰带来的环境胁迫^[8]。

植物的能量主要由非结构碳(non-structural carbohydrate, NSC)供给,其组成主要是可溶性糖和淀粉。NSC是光合作用的产物,为植物呼吸、新陈代谢和生长提供能量^[9],并可防御环境胁迫造成的伤害^[10-11]。不同耐阴性树种具有不同的 NSC 存储策略,增加 NSC 的投入可能有利于弱光环境下的幼树存活。但有关遮荫条件下苗木 NSC 与存活和生长之间关系的研究在国内还很少。

杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook)是我国南方重要的速生造林树种,在满足我国木材需求和维持生态安全中发挥着重要作用,其人工林面积已达 $17 \times 10^6 \text{ hm}^2$,占全国人工林面积的 24%和世界人工林面积的 6.5%,居世界之首^[12]。由于长期以来过分追求短期经济效益,导致杉木人工林出现地力衰退、生态服务功能低和植被更新差等系列生态问题^[13],直接影响了杉木人工林的持续经营。随着现代多功能林业的迅猛发展,人工造林已从木材生产为主向发挥森林生态功能服务为主的方向转变,人工林的一些生态学过程和生态功能,如天然更新等方面的研究愈发引起学术界的重视,而人工林能否天然更新是实现可持续经营的关键。课题组前期的调查研究发现,杉木人工林天然落种更新能力差。已有研究表明种源并不是影响杉木更新的主要限制因子^[14]。南方降雨较充足、温度适宜,因此水分和温度也不是影响杉木更新的主要因子。而杉木人工林林分郁闭度高、林内蕨类植物较多所造成的林下光照不足可能是杉木人工林种子萌发和幼树定居障碍的主要原因^[15-16]。并且野外调查也发现在杉木林下天然更新幼苗非常稀少,但在林分边缘及道路边却有不少天然更新的杉木幼苗,证实了影响杉木天然更新的主要因子可能是光环境,所以研究杉木幼苗对不同光环境的形态可塑性和生理代谢响应对揭示杉木的林下更新障碍具有重要意义。但是有关光照对杉木幼苗生长及生理指标的影响尚鲜见报道。为此,本研究通过人工遮荫设置不同光强梯度,模拟野外林地光环境,对不同光照强度下幼苗生长形态、生物量积累及分配特征,以及叶片非结构性碳含量特征进行了比较,探讨其在不同光照强度下的形态可塑性及叶片非结构性碳含量对光的反应过程,揭示杉木幼苗对梯度光环境的适应性对策,以期从幼苗生长对光环境的适应方面寻找杉木人工林更新障碍的原因,为杉木近自然经营的可持续发展提供科学依据。

1 试验材料与方法

1.1 试验材料

于 2016 年 7 月,从福建省漳平市五一国有林场($25^{\circ}02'N$, $117^{\circ}29'E$)苗圃移栽杉木一年生实生幼苗。将幼苗植入口径 26 cm,高 30 cm 的塑料花盆内,花盆内栽培基质为泥炭土与蛭石按照 2:1 比例均匀混合所得。每盆种植 1 株,将定植好的幼苗全部置于福建农林大学林学院实验基地内空旷地适应 30 d。

1.2 试验方法

试验共设 5 个光强梯度(分别为自然光照的 100%、60%、40%、15%和 5%),以 100%作为对照,其余 4 个

处理则采用铁架罩黑色尼龙网搭建遮荫网室(6.0 m×2.5 m×2.0 m),通过覆盖不同层数的黑色尼龙网来获得不同光照强度。光强梯度是依据杉木人工林林缘、林窗及林下的光照强度变化范围而定。各遮荫网室间距为3.0 m,以减少处理间相互干扰。使用台湾 Hipoint 便携式、手持式光谱测量仪(HP350)测定不同光照梯度下的光强。光强特征见表1。

7月末缓苗结束后,选取生长良好、大小相对一致的杉木幼苗20盆,每4盆为一组,随机分为5组,进行标号并置于5种不同光环境下培养。同一遮荫水平下的幼苗随机排列,调整花盆间的间距,避免幼苗之间相互遮荫。试验期间,非雨季每日傍晚浇水以保证幼苗生长过程中有充足的水分供给,并经常除草和防治病虫害。随机调整同一处理下花盆的摆放位置,以确保受光条件基本一致。连续培养观测一年,于2017年8月结束试验。

表1 不同遮荫处理下光照强度(平均值±标准误)

Table 1 Light intensity in different shade treatments (mean ±SE)

光照强度 Light intensity/ (% of full sunlight)	光照度 Illuminance/Lux	光量子通量密度 Photosynthetic photon flux density/ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	红光/远红光 Red/Far red ratio
100	61860.11±1170.73a	1101.88±22.81a	1.07±0.01a
60	37214.13±885.93b	669.76±32.12b	1.07±0.01a
40	24805.29±424.82c	453.88±16.17c	1.06±0.01a
15	9357.80±374.01d	166.91±6.62d	1.06±0.01a
5	2889.60±89.48e	51.60±1.59e	1.06±0.02a

同列不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)

1.3 测定项目与方法

1.3.1 叶片形态特征

对5个处理下的所有杉木幼苗进行叶片取样,每一株取10片完全展开的健康叶片,在所有幼苗的同一高度相同部位采摘叶片。叶片放于冰盒内保存,带回实验室。利用 Yaxin-1241 叶面积仪逐一测定叶片相关指标:叶长、叶宽、叶面积,称量叶片鲜重后置于烘箱 105℃ 下杀青 30 min,再进行 80℃ 烘干至恒重,称叶干重。根据以上指标计算叶片相对含水量、比叶面积等。

1.3.2 幼苗生物量积累及分配

试验结束时,将幼苗分根、茎和叶3部分,置于烘箱 105℃ 下杀青 30 min 后再 80℃ 烘干 48 h 至恒量,称各部分的生物量。计算幼苗总生物量、各部分(根、茎、叶)生物量比、根冠比、光合组织(叶)与非光合组织(根、茎)生物量比等参数。

1.3.3 叶片非结构性碳及其组分含量

将杉木幼苗鲜叶剪碎混匀,称取 0.2 g 新鲜样品于试管中,加入 5 mL 去离子水并用塑料薄膜封口,在沸水浴中提取 30 min(提取 2 次),将 2 次的提取液滤入 25 mL 容量瓶中,反复漂洗试管及残渣,定容,即为可溶性糖提取液。将提取后的残余物烘干,加入高氯酸提取淀粉溶液。采用蒽酮法利用紫外可见分光光度计测定 630 nm 下可溶性糖和淀粉的吸光值,并计算其含量。非结构性碳含量=可溶性糖含量+淀粉含量。

1.4 数据处理

采用 SPSS 19.0 软件对数据进行统计分析,采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著差法(LSD)进行差异显著性检验($\alpha=0.05$),采用 Pearson 相关性分析方法判断杉木幼苗叶片特性与叶片非结构性碳含量之间的相关性。利用 Origin 9.1 软件作图。图表中数据均为平均值±标准误。

2 结果与分析

2.1 不同光照强度下杉木幼苗的叶片形态特征

由图1可知,杉木幼苗的叶长、叶宽和叶面积在不同光照强度处理下差异均极显著($P<0.01$)。幼苗叶

长、叶宽和叶面积的变化趋势大致相同,随着光照强度的降低,呈先增大再减小的变化趋势。杉木幼苗叶片叶长、叶宽和叶面积在 40%光照强度时均达到最大,且显著高于其他光强。幼苗叶长、叶宽和叶面积在 100%和 60%光照强度间均无显著性差异,叶长和叶面积在 40%、15%和 5%光照强度处理下均高于 100%和 60%光照强度处理,而叶宽则以 5%光照强度最低。

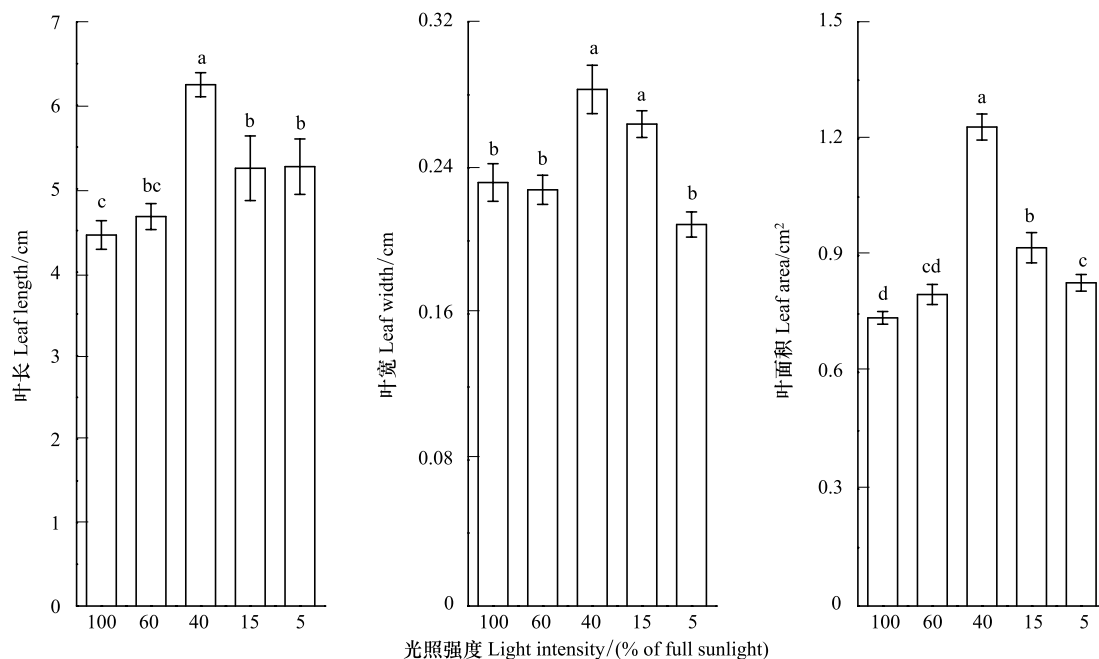


图1 不同光照强度下杉木幼苗叶片形态特征

Fig.1 Leaf morphology characteristics of Chinese fir seedlings under different light intensities

不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)

由图 2 可知,杉木幼苗叶片的比叶面积和相对含水量在不同光照强度处理下差异极显著 ($P < 0.01$)。随着光照强度的降低,比叶面积逐渐增大,100%光照强度下比叶面积最小,60%、40%和 15%光照强度间比叶面

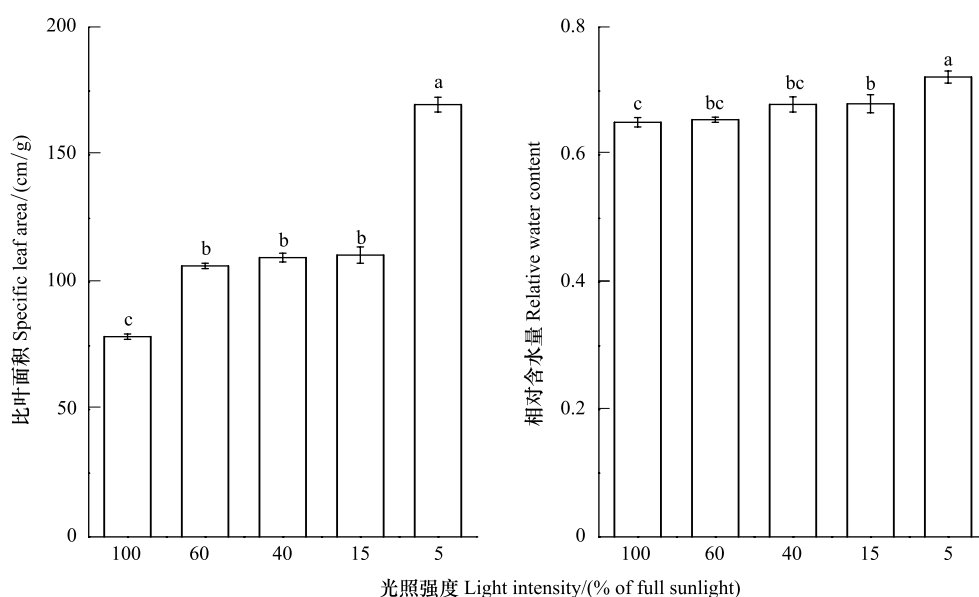


图2 不同光照强度下杉木幼苗比叶面积和相对含水量

Fig.2 Specific leaf area and relative water content of Chinese fir seedlings under different light intensities

积差异不显著,但与其他处理间差异极显著,而 5%光照强度下比叶面积显著最大。随着光照强度的降低,叶片相对含水量总体呈现增大趋势,5%光照强度下叶片相对含水量显著高于其他光强处理。

2.2 不同光照强度下杉木幼苗生物量积累及分配

由表 2 可知,杉木幼苗不同部位的生物量积累及分配在不同光照处理下差异显著($P<0.05$)。幼苗的根、茎、叶生物量和总生物量总体表现出随着光照强度的降低而减小的变化趋势,100%光照强度处理下的值均大于遮荫处理。幼苗在不同光照强度下的生物量分配也存在显著差异($P<0.05$),但在 100%、60%和 40%光照强度处理间的差异不显著。随着光照强度的降低,幼苗根生物量比和根冠比均减小,而茎生物量比、叶生物量比以及光合组织与非光合组织生物量比均增大。

表 2 不同光照强度下杉木幼苗生物量积累及分配

Table 2 Biomass accumulation and allocation of Chinese fir seedlings under different light intensities									
光照强度 Light intensity/ (% of full sunlight)	根生物量 Root biomass /g	茎生物量 Stem biomass /g	叶生物量 Leaf biomass /g	总生物量 Total biomass /g	根生物量比 Root mass ratio	茎生物量比 Stem mass ratio	叶生物量比 Leaf mass ratio	根冠比 Root shoot ratio	光合组织与非光合 组织生物量比 Photosynthesis and non-photosynthesis biomass ratio
100	11.54±1.23a	4.70±0.60a	10.09±1.32a	26.33±3.03a	0.44±0.01a	0.18±0.01b	0.38±0.02c	0.79±0.03a	0.62±0.05b
60	9.32±0.91ab	4.16±0.14a	8.33±0.50a	21.81±1.47a	0.43±0.01a	0.19±0.01b	0.38±0.01c	0.74±0.04a	0.62±0.02b
40	9.02±0.83b	3.98±0.46a	8.71±0.98a	21.71±2.09a	0.42±0.02a	0.18±0.01b	0.40±0.02cb	0.72±0.06a	0.67±0.05b
15	3.67±0.42c	3.46±0.58a	5.62±0.73b	12.75±1.66b	0.29±0.01b	0.27±0.01a	0.44±0.01b	0.41±0.03b	0.80±0.04b
5	1.08±0.21d	1.58±0.22b	2.95±0.26c	5.62±0.67c	0.18±0.02c	0.28±0.01a	0.53±0.03a	0.23±0.03c	1.17±0.12a

2.3 不同光照强度下杉木幼苗叶片非结构性碳含量

由图 3 可知,不同光照强度下杉木幼苗叶片非结构性碳及其组分含量均存在极显著差异($P<0.01$),且变化趋势一致。在 60%光照强度下,叶片可溶性糖、淀粉和非结构性碳含量均达到最大值,5%光照强度下均最小。由此表明,60%光照强度处理有利于杉木叶片的碳积累,增大叶片非结构性碳及其组分含量,而 15%和

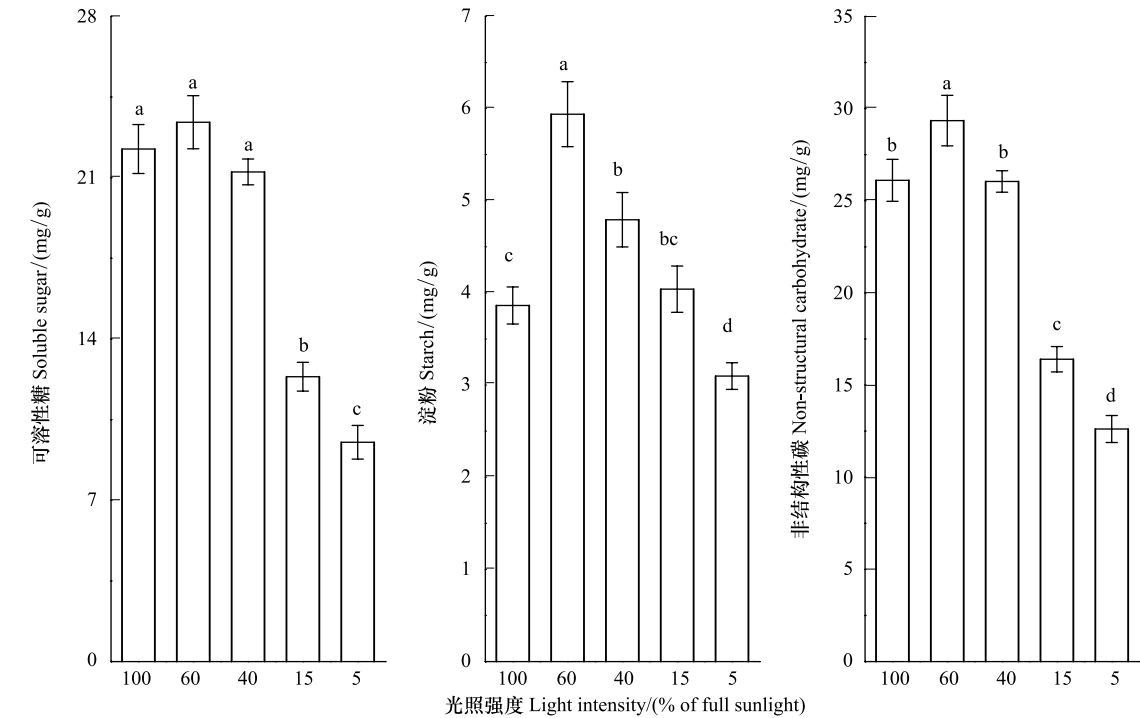


图 3 不同光照强度下杉木幼苗叶片可溶性糖、淀粉和非结构性碳含量

Fig.3 Soluble sugar, starch and non-structural carbohydrate (NSC) content of leaf of Chinese fir seedlings under different light intensities

5%光照强度处理则起到了相反的作用,不利于叶片的生长发育。

2.4 不同光照强度下杉木幼苗叶片特性与叶片非结构性碳含量之间的关系

由表3相关性分析发现,杉木幼苗叶面积与比叶面积、叶生物量、可溶性糖含量、淀粉含量及非结构性碳含量的相关性总体上均不显著($P>0.05$),而比叶面积与叶生物量、可溶性糖含量及非结构性碳含量均呈极显著的负相关关系($P<0.01$),与淀粉含量的相关性不显著($P>0.05$)。这在一定程度上反映出杉木幼苗叶生物量的变化主要是由可溶性糖含量和淀粉含量的变化决定,其相关系数分别为0.836和0.451,说明可溶性糖含量发挥着更为重要的作用。可溶性糖含量、淀粉含量均与非结构性碳含量存在极显著正相关关系($P<0.01$),且前者相关系数更大。

表3 杉木幼苗叶片特性与叶片非结构性碳含量之间的相关性

Table 3 The correlations between leaf characteristics and non-structural carbohydrate (NSC) content of Chinese fir seedlings under different light intensities

指标 Indices	叶面积 Leaf area	比叶面积 Specific leaf area	叶生物量 Leaf biomass	可溶性 糖含量 Soluble sugar	淀粉含量 Starch	非结构性 碳含量 Non-structural carbohydrate
叶面积 Leaf area	1					
比叶面积 Specific leaf area	0.133	1				
叶生物量 Leaf biomass	0.105	-0.762 **	1			
可溶性糖含量 Soluble sugar	0.126	-0.707 **	0.836 **	1		
淀粉含量 Starch	0.078	-0.398	0.451 *	0.676 **	1	
非结构性碳含量 Non-structural carbohydrate	0.124	-0.689 **	0.812 **	0.993 **	0.758 **	1

* 表示显著相关($0.01<P<0.05$), ** 表示极显著相关($P<0.01$)

3 讨论

3.1 不同光照强度下杉木幼苗的叶片形态特征

植物对外界不同选择压力的响应机制较多地体现在叶片形态结构上的改变^[3]。通常植物通过增大比叶面积增强捕光能力以适应低光环境。本研究发现,在遮荫处理下,杉木幼苗叶面积和比叶面积均增大,即叶片变大变薄,这是植物本身对弱光环境的响应,增大光合作用的叶面积有利于在有限的光照条件下截获更多的光能。而杉木在100%和5%光照强度下叶片小而厚,可能是由于过强和过弱的光辐射导致了光抑制和光胁迫,使得叶片中的大部分物质被用于构建保卫构造或增加叶肉细胞密度。刘柿良等^[17]对不同光环境下台湾桤木(*Alnus formosana*)和四川桤木(*Alnus cremastogyne*)幼苗生长的研究发现,随着光照强度的降低,两种桤木的叶性状参数均呈先增后减的变化趋势,林窗环境比旷地更有利于幼苗的生长。Ma等^[18]对喜树(*Camptotheca acuminata*)幼苗的研究发现,75%光照强度下的叶片面积显著大于其他处理下,且该光照强度下幼苗长势最佳,100%和25%光照强度均不利于幼苗的生长。同样,唐辉等^[19]针对林下与全光条件下地枫皮(*Illicium difengpi*)叶片形态的比较也发现相同的规律,即林下地枫皮的叶长、叶宽、叶面积和比叶面积等叶片形态参数均极显著大于100%光照强度下,与本研究结果一致;还有多数研究^[20-22]也验证了同样的结论,适度遮荫条件下幼苗具有更大的叶长和叶宽以及叶面积,能够增大其光合作用面积,补偿较低光量子通量密度造成的光合速率下降,与耐阴性较强的植物在遮荫条件下尽量拓展其宽大而薄的叶片以适应弱光环境的观点一致^[23]。

3.2 不同光照强度下杉木幼苗生物量积累及分配

生物量分配格局是植物对所处环境条件响应和适应的结果。通常在低光环境下,植物会将更多的资源分配到地上部分,减小根冠比;强光环境下,植物则会通过提高根生物量分配,增大根冠比,通过促进根部生长以

充分获取水分和矿质营养,减少强光和水分胁迫对植物本身的损伤^[24]。本研究发现杉木幼苗总生物量随着光照强度的降低显著减少,说明高光照强度有利于杉木幼苗生物量的积累,而在低光照强度下,杉木幼苗采取保守策略进行缓慢的资源获取和消耗,所以生物量积累较少。随着光照强度的降低,杉木幼苗减少根生物量分配,提高地上部分生物量投资,通过增加叶和茎生物量分配来增强光能捕获能力,促进杉木幼苗支持结构和运输结构的构建,以实现生长率的提高及光竞争能力和生存适合度的提高。刘柿良等^[17]研究发现了与本研究一致的结果,即随着光照强度的降低,四川桉木幼苗倾向于将更多的干物质分配到地上部分,具有更高的叶生物量比和更低的根生物量比。郭志华等^[25]研究发现喜树幼苗在不同光环境下的响应策略也表现为随着光照强度的降低,根生物量比降低,茎生物量比增大,而叶生物量比则以旷地和林窗下更高。

3.3 不同光照强度下杉木幼苗叶片非结构性碳含量

增加 NSC 存储是植物应对不良环境或潜在胁迫的对策之一^[26]。已有研究发现^[10,27-28],遮荫会打破植物 NSC 的收支平衡,由于林下低光环境限制了幼苗的碳获取,植物体内碳水化合物存储较低,不耐阴的树种幼苗就会因碳饥饿而死亡,这可能是导致林下弱光环境中幼苗死亡率高的关键因素。也有研究证实^[10,29],耐阴的树种在林下通过忍耐阴蔽,降低生长速率,在碳收支失衡时期增加存活机会,具有更高的 NSC 浓度,这一特征是耐阴树种幼苗的存活机制^[30],即证明 NSC 储备能够加强幼苗、幼树在林下的耐阴性。本研究发现,在 60% 光照强度下,杉木叶片可溶性糖、淀粉含量及非结构性碳含量均较 100% 光照强度下高,说明 60% 光照强度更有利于非结构性碳的转化与积累。但随着遮荫程度增大,可溶性糖、淀粉含量及非结构性碳含量均显著降低,表明适度遮荫能够促进杉木幼苗叶片光合产物的积累。5% 光照强度下由于幼苗叶片碳同化水平降低,影响植株可溶性糖和非结构性碳的积累,同时 5% 光照强度下幼苗呼吸作用增强,碳水化合物消耗增加,均不利于杉木幼苗的生长发育,可能就是杉木近自然经营林下天然更新困难、幼苗存活率低的原因。Schmitz 等^[31]对拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 进行强光处理后发现短期内其体内 NSC 含量迅速增大;陈志成等^[28]研究发现遮荫处理下锐齿栎 (*Quercus aliena*) 幼苗 NSC 浓度显著低于自然光照下,在重度遮荫环境下幼苗因碳收支失衡而死亡;霍常富等^[32]研究也发现遮荫处理显著降低了水曲柳 (*Fraxinus mandshurica*) 叶片中可溶性糖、淀粉含量和非结构性碳含量,均与本研究结果一致。

3.4 不同光照强度下杉木幼苗叶片特性与叶片非结构性碳含量之间的关系

本研究通过对不同光照强度下杉木幼苗叶片特性与叶片非结构性碳含量之间的相关性分析发现,杉木幼苗叶面积的变化并不是影响幼苗比叶面积、叶生物量、可溶性糖含量、淀粉含量及非结构性碳含量变化的关键因素,无显著相关效应。而叶生物量和非结构性碳含量的变化对比叶面积具有极显著的负作用,即叶生物量和非结构性碳含量增大,比叶面积显著减小。可溶性糖和淀粉作为非结构性碳的主要组分,可溶性糖含量、淀粉含量的增大是促进非结构性碳含量增大的主要原因,且非结构性碳含量与叶生物量之间存在极显著的正相关关系,在一定程度上反映出杉木幼苗叶生物量的变化主要是由可溶性糖含量和淀粉含量的变化决定。结合可溶性糖含量、淀粉含量与非结构性碳含量之间的相关系数分别为 0.993 和 0.758,由此表明可溶性糖含量在促进幼苗叶片生长方面发挥着更为重要的作用,可能在一定程度上有利于提高杉木幼苗的生长适合度。

4 结论

本研究表明,杉木幼苗生长需要较强的光照条件,在 60% 光照强度下幼苗生长较好。随着光照强度的减弱,杉木幼苗通过改变自身形态,增大光合作用的叶面积,将更多的光合产物投资于茎和叶部位,以增强其在适度遮荫环境下的光能捕获能力,提高光竞争能力和生存适合度。而 5% 光照强度下,由于碳收支失衡而不利于杉木幼苗生长和存活,因此光照不足可能是杉木幼苗林下更新的主要限制因子。这些响应策略均符合植物适应低光环境的胁迫耐受假说。

参考文献 (References):

- [1] Katahata S I, Naramoto M, Kakubari Y, Mukai Y. Photosynthetic capacity and nitrogen partitioning in foliage of the evergreen shrub *Daphniphyllum*

- humile* along a natural light gradient. *Tree Physiology*, 2007, 27(2): 199-208.
- [2] Lu D L, Wang G G, Yan Q L, Gao T, Zhu J J. Effects of gap size and within-gap position on seedling growth and biomass allocation: Is the gap partitioning hypothesis applicable to the temperate secondary forest ecosystems in Northeast China? *Forest Ecology and Management*, 2018, 429: 351-362.
- [3] 秦舒浩, 李玲玲. 遮光处理对西葫芦幼苗形态特征及光合生理特性的影响. *应用生态学报*, 2006, 17(4): 653-656.
- [4] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Bares J C, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [5] Dai Y J, Shen Z G, Liu Y, Wang L L, Hannaway D, Lu H F. Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, 65(2/3): 177-182.
- [6] Mokany K, Raison R J, Prokushkin A S. Critical analysis of root: shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology*, 2006, 12(1): 84-96.
- [7] Lockhart B R, Gardiner E S, Hodges J D, Ezell A W. Carbon allocation and morphology of cherry bark oak seedlings and sprouts under three light regimes. *Annals of Forest Science*, 2008, 65(8): 801-801.
- [8] 张敏. 东北次生林主要树木种子萌发、幼苗存活与早期生长对光环境的响应[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2012.
- [9] 于丽敏, 王传宽, 王兴昌. 三种温带树种非结构性碳水化合物的分配. *植物生态学报*, 2011, 35(12): 1245-1255.
- [10] Poorter L, Kitajima K. Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species. *Ecology*, 2007, 88(4): 1000-1011.
- [11] 李婷婷, 薛璟祺, 王顺利, 薛玉前, 胡凤荣, 张秀新. 植物非结构性碳水化合物代谢及体内转运研究进展. *植物生理学报*, 2018, 54(1): 25-35.
- [12] Liu B, Liu Q Q, Daryanto S, Guo S, Huang Z J, Wang Z N, Wang L X, Ma X Q. Responses of Chinese fir and *Schima superba* seedlings to light gradients: Implications for the restoration of mixed broadleaf-conifer forests from Chinese fir monocultures. *Forest Ecology and Management*, 2018, 419-420: 51-57.
- [13] 明安刚, 刘世荣, 李华, 曾冀, 孙冬婧, 雷丽群, 蒙明君, 陶怡, 明财道. 近自然化改造对马尾松和杉木人工林生物量及其分配的影响. *生态学报*, 2017, 37(23): 7833-7842.
- [14] 朱晨曦, 刘志刚, 于洋洋, 刘青青, 赵冲, 郑晓阳, 王正宁, 刘博. 杉木人工林种子雨组成和季节动态. *应用生态学报*, 2018, 29(5): 1515-1522.
- [15] 李俊清, 李景文. 中国东北小兴安岭阔叶红松林更新及其恢复研究(英文). *生态学报*, 2003, 23(7): 1268-1277.
- [16] 刘青青, 马祥庆, 李艳娟, 庄正, 杜子龙, 邢先双, 刘博. 杉木种子萌发及幼苗生长对光强的响应. *应用生态学报*, 2016, 27(12): 3845-3852.
- [17] 刘柿良, 马明东, 潘远智, 魏刘利, 何成相, 杨开茂. 不同光环境对桉木幼苗生长和光合特性的影响. *应用生态学报*, 2013, 24(2): 351-358.
- [18] Ma X H, Song L L, Yu W W, Hu Y Y, Liu Y, Wu J S, Ying Y Q. Growth, physiological, and biochemical responses of *Camptotheca acuminata* seedlings to different light environments. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 321.
- [19] 唐辉, 王满莲, 韦记青, 韦霄, 蒋运生, 柴胜丰. 林下与全光下地枫皮叶片形态和光合特性的比较. *植物生理学通讯*, 2010, 46(9): 949-952.
- [20] Yamashita N, Koike N, Ishida A. Leaf ontogenetic dependence of light acclimation in invasive and native subtropical trees of different successional status. *Plant, Cell & Environment*, 2002, 25(10): 1341-1356.
- [21] Niinemets Ü. The controversy over traits conferring shade-tolerance in trees; ontogenetic changes revisited. *Journal of Ecology*, 2006, 94(2): 464-470.
- [22] 胡启鹏, 郭志华, 李春燕, 马履一. 不同光环境下亚热带常绿阔叶树种和落叶阔叶树种幼苗的叶形态和光合生理特征. *生态学报*, 2008, 28(7): 3262-3270.
- [23] Moreira A S F P, de Lemos Filho J P, Zotz G, Isaias R M D S. Anatomy and photosynthetic parameters of roots and leaves of two shade-adapted orchids, *Dichaea cogniauxiana* Schltr. and *Epidendrum secundum* Jacq. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2009, 204(8): 604-611.
- [24] Mediavilla S, Escudero A. Differences in biomass allocation patterns between saplings of two co-occurring Mediterranean oaks as reflecting different strategies in the use of light and water. *European Journal of Forest Research*, 2010, 129(4): 697-706.
- [25] 郭志华, 王荣, 肖文发. 不同光环境下喜树与四川大头茶幼苗的表型可塑性. *林业科学*, 2009, 45(9): 6-12.
- [26] Sala A, Woodruff D R, Meinzer F C. Carbon dynamics in trees: feast or famine? *Tree Physiology*, 2012, 32(6): 764-775.
- [27] Zhang M, Zhu J J, Li M C, Zhang G Q, Yan Q L. Different light acclimation strategies of two coexisting tree species seedlings in a temperate secondary forest along five natural light levels. *Forest Ecology and Management*, 2013, 306: 234-242.
- [28] 陈志成, 刘晓静, 刘畅, 万贤崇. 锐齿栎幼苗生长、光合作用和非结构性碳对遮阴和模拟光斑的响应. *生态学杂志*, 2017, 36(4): 935-943.
- [29] Myers J A, Kitajima K. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. *Journal of Ecology*, 2007, 95(2): 383-395.
- [30] Valladares F, Niinemets Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, 39: 237-257.
- [31] Schmitz J, Heinrichs L, Scossa F, Fernie A R, Oelze M L, Dietz K J, Rothbart M, Grimm B, Flügge U I, Häusler R E. The essential role of sugar metabolism in the acclimation response of *Arabidopsis thaliana* to high light intensities. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(6): 1619-1636.
- [32] 霍常富, 孙海龙, 王政权, 范志强, 赵晓敏. 光照和氮营养对水曲柳苗木生长及碳-氮代谢的影响. *林业科学*, 2009, 45(7): 38-44.