

DOI: 10.5846/stxb202011102908

晋梦然,贾梅花,肖倩茹,刘金福,沈彩霞,施友文,何中声.林窗凋落物化感作用对格氏栲幼苗生长的影响.生态学报,2022,42(20):8288-8299.

Jin M R, Jia M H, Xiao Q R, Liu J F, Shen C X, Shi Y W, He Z S. Allelopathic effect of forest gap litter on the growth of *Castanopsis kawakamii* seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(20): 8288-8299.

## 林窗凋落物化感作用对格氏栲幼苗生长的影响

晋梦然<sup>1,2,3</sup>, 贾梅花<sup>1,2,3</sup>, 肖倩茹<sup>1,2,3</sup>, 刘金福<sup>1,2,3</sup>, 沈彩霞<sup>4</sup>, 施友文<sup>5</sup>, 何中声<sup>1,2,3,\*</sup>

1 福建农林大学林学院, 福州 350002

2 福建农林大学海峡自然保护区研究中心, 福州 350002

3 生态与资源统计福建省高校重点实验室, 福州 350002

4 福建省三明莘口格氏栲自然保护区服务站, 三明 365000

5 福建省林业调查规划院, 福州 350003

**摘要:**为探讨林窗凋落物化感作用对幼苗更新的影响,通过模拟林窗与非林窗光照强度,以林窗和非林窗凋落物水浸提液(浓度 1:10、1:30、1:50 和 1:100)为化感物质的主要来源,阐述林窗、凋落物化感作用及二者协同效应对格氏栲幼苗高度、叶绿素荧光参数和渗透调节物质的影响。结果表明:(1)非林窗幼苗的叶绿素相对含量、PS II 潜在活力( $F_v/F_o$ )、PS II 最大光化学效率( $F_v/F_m$ )和可溶性糖含量高于其它林窗,后期幼苗高度和叶片初始荧光( $F_o$ )低于其它林窗。(2)与对照处理相比,不同浓度凋落物浸提液均抑制了幼苗  $F_v/F_o$ ,而浓度 1:50 和 1:100 提高了幼苗后期高度、可溶性蛋白含量和叶绿素相对含量。(3)不同浓度凋落物浸提液中,林窗存在总体上提高了幼苗高度,且小林窗和非林窗幼苗叶绿素相对含量、 $F_v/F_o$  和  $F_v/F_m$  值高于其它林窗。(4)熵值法结果表明,非林窗格氏栲幼苗生长的综合评价值高于其它林窗,凋落物浸提液浓度对幼苗生长的影响呈“低促高抑”效应,浓度 1:50 下幼苗生长的综合评价值高于其它浓度。高浓度(1:10 和 1:30)浸提液下,中林窗幼苗生长的综合评价值高于其它林窗。综上,林窗与凋落物化感作用共同影响格氏栲幼苗,且中林窗(50—100 m<sup>2</sup>)减弱了高浓度凋落物化感作用对格氏栲幼苗生长的毒害作用。未来,通过人为干扰方式调节林窗面积,适当清理森林凋落物以促进格氏栲幼苗天然更新。

**关键词:**格氏栲;林窗;凋落物化感作用;幼苗生长

## Allelopathic effect of forest gap litter on the growth of *Castanopsis kawakamii* seedlings

JIN Mengran<sup>1,2,3</sup>, JIA Meihua<sup>1,2,3</sup>, XIAO Qianru<sup>1,2,3</sup>, LIU Jinfu<sup>1,2,3</sup>, SHEN Caixia<sup>4</sup>, SHI Youwen<sup>5</sup>, HE Zhongsheng<sup>1,2,3,\*</sup>

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

2 Cross-Strait Nature Reserve Center, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

3 Key Laboratory of Fujian Universities for Ecology and Resource Statistics, Fuzhou 350002, China

4 Service Station of *Castanopsis kawakamii* Nature Reserve in Xinkou, Sanming of Fujian Province, Sanming 365000, China

5 Fujian Forestry Investigation and Planning Institute, Fuzhou 350003, China

**Abstract:** In order to explore the allelopathy effect of forest gap litter on the natural regeneration of *Castanopsis kawakamii* seedlings, we illustrated forest gap, litter allelopathy effect, and their interactions on the seedling height, chlorophyll fluorescence parameters, and osmotic adjustment substance of *C. kawakamii*. In this experiment, we simulated the light intensity of different gaps and non-gaps, and used aqueous extracts of litter as the main allelochemicals with different

**基金项目:**国家自然科学基金(31700550, 31770678);福建省自然科学基金(2019J01367);福建省林业科技推广项目(2018TG14-2)

**收稿日期:**2020-11-10; **采用日期:**2022-03-01

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jxhs85@126.com

concentrations' treatments (1:10, 1:30, 1:50 and 1:100). The results showed that: (1) the relative chlorophyll content, PS II potential activity ( $F_v/F_o$ ), PS II maximal photochemical efficiency ( $F_v/F_m$ ), and the soluble sugar content of seedlings in non-gaps were higher than those of other gaps, whereas the seedlings height on the late stage and initial fluorescence ( $F_o$ ) were lower than those of other gaps. (2) Comparing with the control treatment, the litter extracts with different concentrations decreased the  $F_v/F_o$  value, while the concentrations of 1:50 and 1:100 increased seedling height in the late stage, the soluble protein content and relative chlorophyll content. (3) The formation of forest gap improved seedling height under the different concentrations of litter extract in general. In addition, the relative chlorophyll content,  $F_v/F_o$ , and  $F_v/F_m$  under different concentrations in small gaps and non-gaps were generally higher than those in other gaps. (4) The results of entropy method indicated that the comprehensive evaluation value of *C. kawakamii* seedling in non-gaps was higher than that of other gaps. The influences of litter extract concentration on seedlings growth expressed an obvious trend with "low promotion and high inhibition", and the comprehensive evaluation value of 1:50 concentration was higher than that of other concentrations. Under the higher concentrations (1:10 and 1:30), the comprehensive evaluation value in medium gaps was higher than that of other gaps. It concluded that forest gap and litter allelopathic effect affected the seedling growth of *C. kawakamii* mutually, and the medium gaps (50—100 m<sup>2</sup>) weakened the toxic effect with higher extract concentration of litter on the seedling growth. In the future, we could regulate gap size, and clear the forest litter by human interference to promote the natural regeneration of *C. kawakamii* seedlings.

**Key Words:** *Castanopsis kawakamii*; forest gap; litter allelopathic effect; seedlings growth

林窗是森林群落中乔木层树木个体死亡形成的空隙<sup>[1]</sup>,通过改变光照强度影响植物光合作用及蛋白质合成,间接影响了植物形态特征和生理结构<sup>[2]</sup>。林窗大小是森林重要的空间特征,随林窗面积增加林下层接收光合有效辐射上升<sup>[3]</sup>,加快了土壤表层水分蒸发,植物通过缩小或关闭叶片气孔以降低水分散失,降低了植物体内渗透调节物质累积<sup>[3-4]</sup>,从而影响幼苗生长。大林窗较强光照可能灼伤新生叶片,对叶片组织造成不可逆的损伤,导致植物枯萎或死亡<sup>[5]</sup>;郁闭的林冠层削弱了光合有效辐射强度,植物光合速率下降,植物生长相对缓慢<sup>[6]</sup>。适宜的林窗大小通过避免强光和弱光环境对幼苗生长的抑制作用,提高了植物适应性,进而促进幼苗生长<sup>[7]</sup>。因此,阐述不同林窗大小下植物生长和生理特征差异,有助于进一步理解植物在林窗中的适应策略。

林窗形成调节了森林凋落物组成和产量,改变了凋落物化感物质种类与含量<sup>[8-9]</sup>。凋落物经雨水淋溶、土壤动物和微生物作用释放化感物质并影响植物生长<sup>[10]</sup>。目前,凋落物水浸提液是研究森林化感作用的有效手段,其浓度高低直接影响幼苗生理生化进程<sup>[11]</sup>。低浓度凋落物浸提液中化感物质含量较低<sup>[12]</sup>,部分化感物质氧化分解可为土壤提供养分资源,调节了幼苗光合生理过程<sup>[13]</sup>。当化感物质浓度超过幼苗耐受阈值时,可能会破坏植物细胞生物膜,导致植物体内功能系统紊乱、有害物质和防御物质失衡等,从而抑制植物生长<sup>[14-17]</sup>。凋落物化感作用通过其化感物质浓度高低调节幼苗光合与呼吸作用等抑制或促进其生长,间接影响森林植物更新<sup>[12]</sup>。林窗形成增加了光照和降水对地表凋落物分解的淋溶作用,并通过释放化感物质改变了植物体内渗透调节物质含量,进而影响了植物生长<sup>[18]</sup>。因此,探讨林窗、凋落物化感作用是否存在协同效应,及其协同效应对植物生长的影响机理,对林窗幼苗更新具有重要参考价值。

格氏栲 (*Castanopsis kawakamii*) 为中亚热带常绿阔叶高大珍稀乔木,零星分布于中国福建、江西和广西等地,福建三明有 700 hm<sup>2</sup>以格氏栲为优势树种的天然林分,堪称“世界格氏栲林”<sup>[19]</sup>。目前,格氏栲林内幼苗和幼树数量较少,种群年龄结构呈“倒金字塔”型,导致林冠层破碎化严重,林窗数量逐渐增多<sup>[20]</sup>。林窗形成有利于格氏栲种子散布与幼苗更新<sup>[20-21]</sup>,而凋落物化感物质对其种子萌发和幼苗生长具有高浓度抑制低浓度促进的“低促高抑”作用<sup>[22]</sup>。然而,林窗形成影响了林内光照条件<sup>[20-21]</sup>,改变了凋落物化感物质的种类和含量<sup>[23]</sup>,而林窗与凋落物化感作用的协同效应是否影响格氏栲幼苗生长尚未报道,限制了对林窗幼苗更新机

制的理解。因此,通过模拟林窗与非林窗光照条件,探讨林窗-凋落物化感作用对格氏栲幼苗生长的影响,旨在解决:(1)格氏栲幼苗高度、渗透调节物质和叶绿素荧光特征在不同大小林窗和凋落物化感作用之间的差异性;(2)揭示适宜格氏栲幼苗生长的林窗尺度与凋落物浸提液浓度,为实现格氏栲幼苗自然更新提供理论依据。

## 1 试验材料与方法

### 1.1 研究区概况

格氏栲自然保护区位于福建省三明市郊,地理坐标为  $26^{\circ}07'—26^{\circ}10'N$ ,  $117^{\circ}24'—117^{\circ}27'E$ ,海拔 180—604 m,年平均气温  $19.5^{\circ}C$ ,年平均降雨量 1500 mm,属亚热带季风气候,土壤类型为酸性铁铝土。格氏栲天然林郁闭度高达 0.8,林冠层平均树高 15 m,平均胸径 30 cm,格氏栲种群平均年龄 100 年左右。林内主要乔木树种有格氏栲、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、木荷(*Schima superba*)、马尾松(*Pinus massoniana*)、桂北木姜子(*Litsea subcoriacea*)等<sup>[24—25]</sup>。

### 1.2 林窗光照环境模拟

2018 年 4 月于三明格氏栲保护区内,利用尼康相机 D7200 搭配鱼镜头(NIKON DX AF FISHEYE NIKKOR 10.5 mm 1:2.8 GED)在林窗中央距离地面 1 m 位置垂直向上拍摄照片,采用双半球面影像法计算林窗面积<sup>[26]</sup>,选择 3 个大林窗( $\geq 200\text{ m}^2$ )、3 个中林窗( $50—100\text{ m}^2$ )和 3 个小林窗( $30—50\text{ m}^2$ ),在距离林窗 10 m 处设置 3 个  $10\text{ m}\times 10\text{ m}$  的非林窗,共 12 个样地<sup>[21]</sup>。在不同大小林窗与非林窗东、南、西、北和中央五个方位设置凋落物收集框,逐月收集林窗不同方位凋落物,带回实验室置于通风处晾干备用。

2019 年 6 月选择晴朗无云的天气,于 8:30、10:00、15:00、16:30,在林窗与非林窗南北边缘及中央位置,利用泰仕照度计(TES1332A,台湾泰仕,中国台湾)测量距地表 1.5 m 处光照强度,共测量 4 d。取 3 个方位平均值作为大、中、小和非林窗的光照强度,分别为 40109 lux、20367 lux、11059 lux 和 9617 lux,计算光照强度比例约为 4.17:2.12:1.15:1。依据大、中、小和非林窗光照强度比例,在福建农林大学布设遮阳棚( $1.43\text{ m}\times 1.43\text{ m}\times 1.95\text{ m}$ ),且覆盖 1 层、2 层、4 层、4 层黑色 PVC 网格布以模拟林窗光照。

### 1.3 凋落物浸提液制备

将凋落物按大、中、小和非林窗分别混合,烘干粉碎至 1—2 cm 大小,按 1:10(1 g 干物质中加入 10 mL 蒸馏水)比例加入适量蒸馏水,常温浸泡 48 h,用干净纱布过滤 2 次,将滤液经真空泵抽滤制备 1:10 浓度浸提液<sup>[25]</sup>(C1)。将原液稀释 3、5 和 10 倍,制备成 1:30(C2)、1:50(C3)和 1:100(C4),共 4 种不同浓度浸提液,共得到 4(林窗) $\times$ 4(浓度)=16 种浸提液,放入  $4^{\circ}C$  冰箱中备用,每个林窗均以蒸馏水代替浸提液为对照处理(CK)。

### 1.4 幼苗试验

受试格氏栲幼苗由福建农林大学海峡自然保护区研究中心培养,2019 年 4 月选取长势基本一致的格氏栲幼苗(平均幼苗高度为  $(58\pm 0.4)\text{ mm}$ ),移植于  $30\times 20\times 18\text{ cm}$  的育苗盆中,每盆种植 6 株,缓苗 2 个月。缓苗结束,将育苗盆移置遮光棚培养,每盆加入 100 mL 凋落物浸提液,每个浓度设置 3 个重复,并以等量蒸馏水处理为对照,共得到 4(林窗) $\times$ 4(浓度) $\times$ 3(重复)+4(对照) $\times$ 3(重复)=60 盆幼苗,共计 360 株幼苗。育苗基质为高压灭菌后的格氏栲天然林土壤,每盆土层厚约 10 cm。每周每次补浇 100 mL 浸提液,定期加等量蒸馏水以保持土壤湿润。每间隔 2 个月用卷尺(精度 1 mm)从各株幼苗基部到主茎顶部测量一次幼苗高度,记为前期、中期和后期幼苗高度,整个试验持续 6 个月。试验结束测量叶片可溶性蛋白质含量、可溶性糖含量、叶绿素相对含量和叶绿素荧光参数。

### 1.5 指标测定

#### 1.5.1 渗透物质测定

采取测量结束的幼苗叶片若干,剪碎混合后称取 0.2 g 于预冷研钵中,加入适量液氮充分研磨至匀浆,利

用 0.05 mol/L、pH 7.8 的磷酸缓冲液定容至 4 mL 离心管,于 4℃ 下 10000 rpm 冷冻离心 20 min,提取上清液为待测酶液<sup>[27]</sup>,利用考马斯亮蓝染色法测定可溶性蛋白质含量。另取新鲜样品 0.3 g,剪碎后放入 15 mL 离心管,加入 5 mL 蒸馏水,于 80℃ 水浴锅中分别提取 30 min(提取 2 次),提取液过滤入 25 mL 容量瓶中反复冲洗试管及残渣,定容至刻度,用蒽酮法测定可溶性糖含量<sup>[28]</sup>。每个样品测定设置 3 次重复。

### 1.5.2 光合荧光指标测定

选择晴朗无云的天气,于 8:00—10:00,利用便携式叶绿素仪 (SPAD-502 Plus, Konica Minolta Investment Ltd., Japan) 测定叶绿素相对含量,每个重复选取 3 株无明显病虫害的幼苗,每株幼苗选择 3 片完整叶片,在每个叶片中脉两侧均匀选取 3 个点测量,取其平均值为叶片的叶绿素相对含量 (SPAD)。采用便携式叶绿素荧光参数仪 (FluorPen FP100, Ecotech Ecological Technology Ltd., Czech Republic),将叶片置于暗反应夹进行暗适应 20 min,测定初始荧光  $F_o$  (Initial fluorescence),PS II 潜在活力  $F_v/F_o$  (PS II potential activity),PS II 最大光化学效率  $F_v/F_m$  (PS II maximal photochemical efficiency)。每个重复选取 3 株测量取平均值。

### 1.6 林窗化感效应的综合评价

为消除量纲影响,将收集的原始数据,按正、逆、适度指标分类后<sup>[29]</sup>,运用极差变化法进行无量纲化处理,将幼苗生长、生理生化指标实际值转化为 [0, 1] 的值;为消除极端 0 值的影响,调整计算公式,具体方法参考文献<sup>[30]</sup>。试验设置 4 种林窗类型 (大林窗、中林窗、小林窗和非林窗),每个林窗设置 5 个凋落物浸提液浓度,每个浓度设置 3 个重复,共设置 4 (林窗) × (4 (浓度) + 1 (对照)) = 20 种处理,作为林窗、浓度及二者协同效应的评价值。将前、中、后期幼苗高度、可溶性蛋白、可溶性糖、叶绿素相对含量、 $F_o$ 、 $F_v/F_o$  和  $F_v/F_m$  等 9 种作为评价指标。正向指标:前、中、后期幼苗高度、叶绿素相对含量、 $F_v/F_o$  和  $F_v/F_m$ ;逆向指标:初始荧光  $F_o$ ;适度指标:可溶性蛋白、可溶性糖含量。为评估林窗、凋落物浸提液浓度及二者协同作用对格氏栲幼苗生长影响的大小,利用熵值法计算林窗、凋落物浸提液浓度及二者协同作用对格氏栲幼苗生长影响的综合效应得分,具体公式参考文献<sup>[30]</sup>。

### 1.7 数据处理与分析

采用 Excel 2016 对数据进行基本处理和绘图,采用 SPSS 21.0 中单因素方差分析林窗、凋落物化感作用及二者协同效应对格氏栲幼苗高度、叶绿素荧光和渗透调节物质的影响 (Duncan 检验),采用熵值法计算不同林窗大小、凋落物化感作用及二者协同效应对幼苗生长影响的综合评价值;利用 R 3.6.3 中“agricolae”包分析综合评价值在林窗、凋落物化感作用和二者协同作用之间差异性<sup>[31]</sup>,揭示适宜格氏栲幼苗生长的林窗尺度及浸提液浓度。

## 2 研究结果

### 2.1 林窗对格氏栲幼苗高度和生理生化指标的影响

#### 2.1.1 幼苗高度

不同林窗大小对格氏栲幼苗前、中期苗高的影响无显著差异性 ( $P > 0.05$ ) (图 1),后期中林窗幼苗高度显著高于非林窗,不同林窗间无显著差异,林窗形成提高了格氏栲幼苗高度。

#### 2.1.2 幼苗渗透调节物质

小林窗格氏栲幼苗可溶性蛋白含量显著高于大林窗,可溶性糖含量显著低于其它林窗;非林窗幼苗可溶性糖含量显著高于其它林窗 (图 2)。

#### 2.1.3 叶绿素相对含量和荧光参数

不同大小林窗对幼苗叶绿素相对含量、 $F_o$ 、 $F_v/F_o$  和  $F_v/F_m$  均有显著影响 ( $P < 0.05$ ) (图 3)。非林窗幼苗  $F_v/F_o$  显著高于其它林窗,且非林窗和小林窗幼苗叶绿素相对含量和  $F_v/F_m$  高于大、中林窗。中林窗幼苗  $F_v/F_o$  和  $F_v/F_m$  最低,  $F_o$  在中林窗最大,并显著高于非林窗。

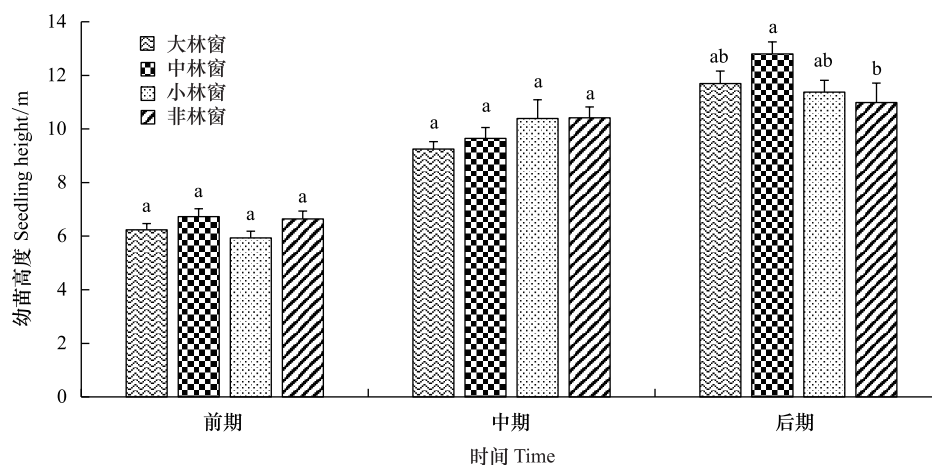


图1 林窗大小对格氏栲幼苗高度的影响

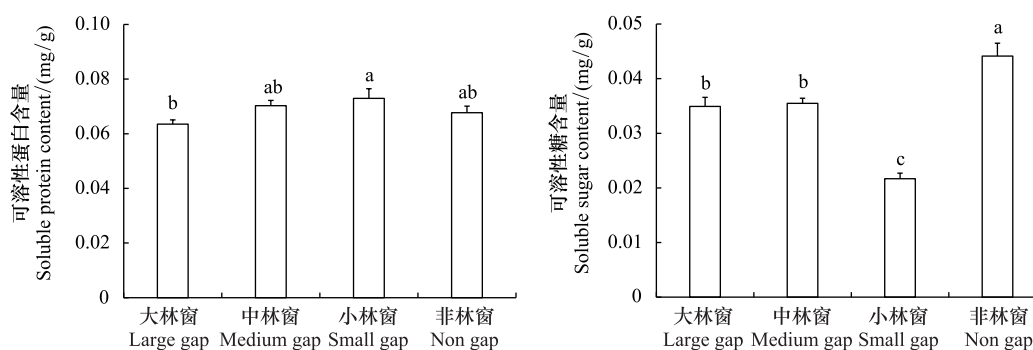
Fig.1 Effects of gap sizes on the growth of *C. kawakamii* seedlings同一时期不同小写字母代表林窗间差异显著 ( $P < 0.05$ )

图2 林窗大小对格氏栲幼苗渗透调节物质的影响

Fig.2 Effects of gap sizes on the osmotic adjustment substances in *C. kawakamii* seedlings不同小写字母代表各林窗间差异显著 ( $P < 0.05$ )

## 2.2 凋落物化感作用对格氏栲幼苗高度和生理生化指标的影响

### 2.2.1 幼苗高度

不同浓度凋落物浸提液对前、中期幼苗高度的影响无显著差异性(图4)。幼苗生长后期,C1浓度对幼苗高度起抑制作用,C3浓度对幼苗高度起促进作用。

### 2.2.2 幼苗渗透调节物质

不同浓度凋落物浸提液对格氏栲幼苗可溶性蛋白含量的影响无显著差异 ( $P > 0.05$ ) (图5)。凋落物浸提液 C4 浓度的幼苗可溶性蛋白和可溶性糖含量高于其它浓度,且均与 CK 处理间无显著差异性。

### 2.2.3 叶绿素相对含量和荧光参数

凋落物浸提液浓度显著影响格氏栲幼苗叶绿素相对含量、 $F_o$ 、 $F_v/F_o$  和  $F_v/F_m$  (图5); C1 浓度凋落物浸提液的幼苗叶绿素相对含量、 $F_v/F_o$  和  $F_v/F_m$  总体上低于其它浓度,而  $F_o$  高于其它浓度;格氏栲幼苗叶绿素相对含量在 C3 和 C4 浓度较高,而  $F_v/F_m$  在 C4 浓度达最小值。

## 2.3 林窗-凋落物浸提液协同效应对格氏栲幼苗高度和生理生化指标的影响

### 2.3.1 幼苗高度

不同林窗大小的格氏栲后期幼苗高度对高浓度 (C1 和 C2) 凋落物浸提液的响应具有显著差异 ( $P <$

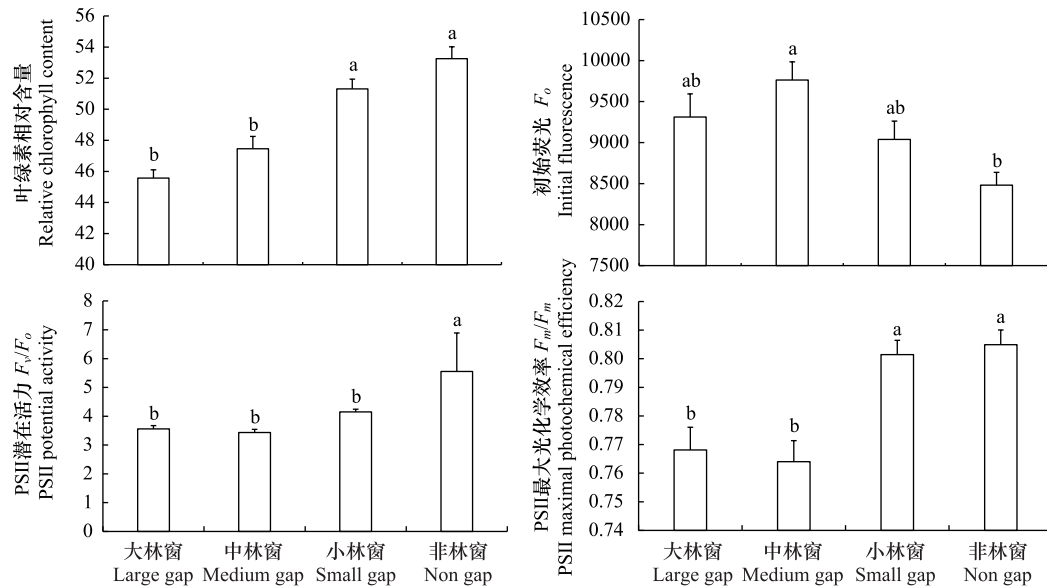


图3 林窗大小对格氏栲幼苗光合荧光指标的影响

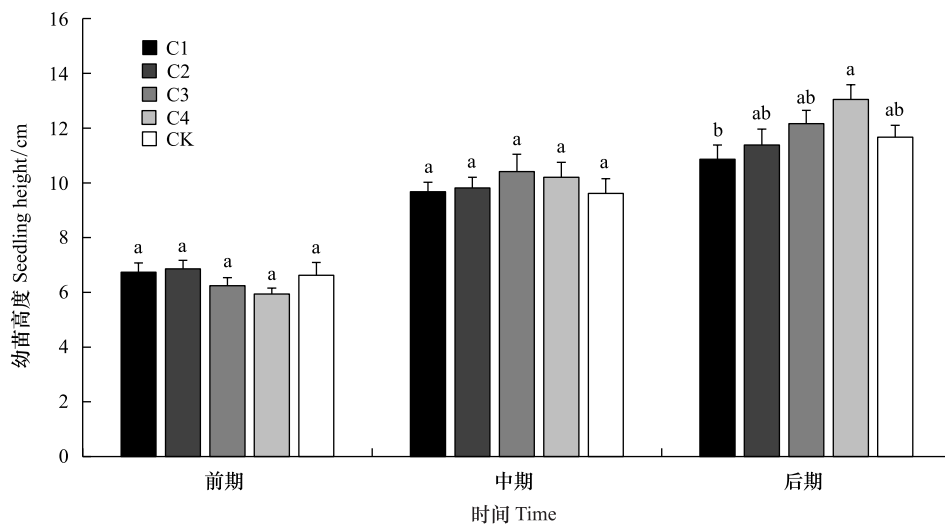
Fig.3 Effects of gap sizes on the photosynthetic fluorescence indices of *C. kawakamii* seedlings

图4 凋落物浸提液浓度对格氏栲幼苗高度的影响

Fig.4 Effect of litter extract concentrations on the height of *C. kawakamii* seedlings

C1:凋落物浸提液浓度 1:10 Litter extract concentrations 1:10;C2:凋落物浸提液浓度 1:30 Litter extract concentrations 1:30;C3:凋落物浸提液浓度 1:50 Litter extract concentrations 1:50;C4:凋落物浸提液浓度 1:100 Litter extract concentrations 1:100;CK:对照 Control

0.05),对低浓度(C3和C4)的响应无显著差异性( $P>0.05$ )(图7)。高浓度下,中林窗幼苗高度高于其它林窗,非林窗幼苗高度最低。

### 2.3.2 幼苗渗透调节物质

林窗-凋落物浸提液浓度对幼苗可溶性蛋白和可溶性糖含量影响的结果表明(图8),高浓度(C1)凋落物浸提液下,中林窗幼苗可溶性蛋白含量较高;低浓度(C4)凋落物浸提液下,小林窗对幼苗可溶蛋白含量的影响起促进作用。不同浓度凋落物浸提液下,小林窗幼苗可溶性糖含量低于其它林窗;且除C1浓度外,非林窗幼苗的可溶性糖含量高于其它林窗。

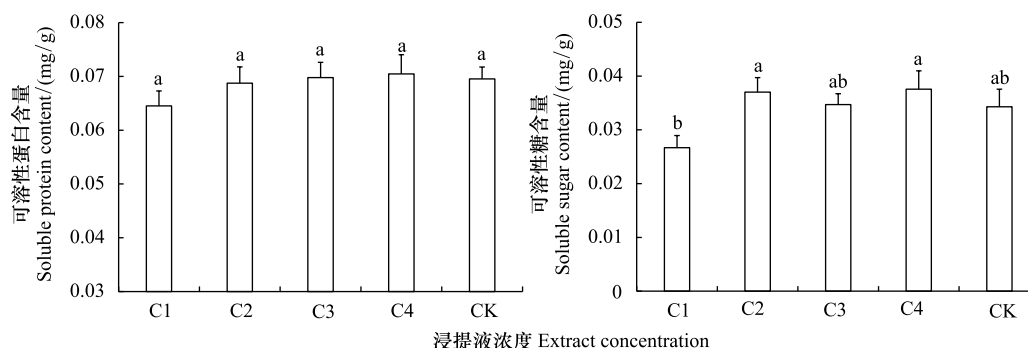


图5 凋落物浸提液浓度对格氏栲幼苗渗透调节物质的影响

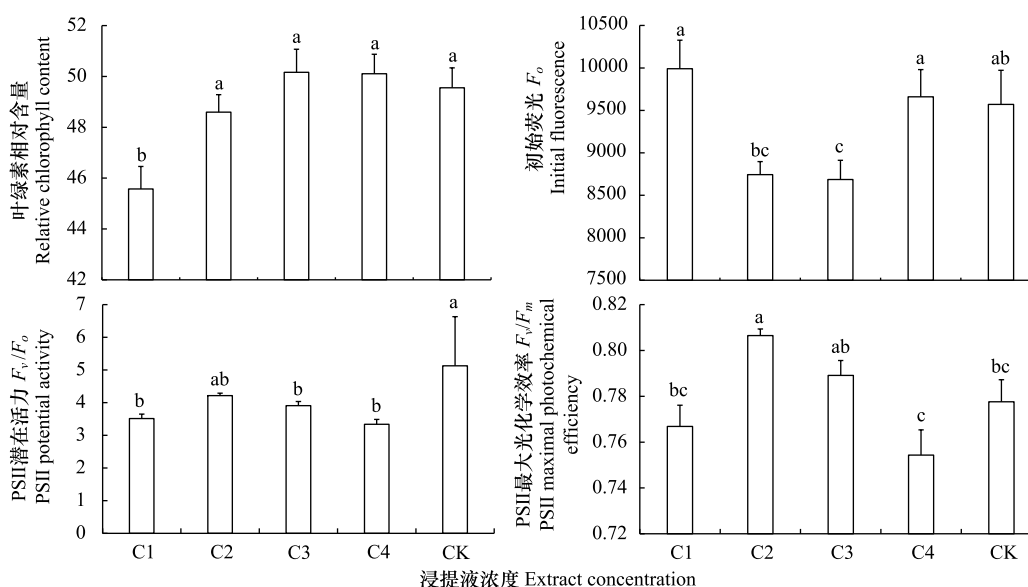
Fig.5 Effects of litter extract concentrations on the osmotic adjustment substances of *C. kawakamii* seedlings

图6 凋落物浸提液对格氏栲幼苗光合荧光指标的影响

Fig.6 Effects of litter extract concentrations on the photosynthetic fluorescence indices of *C. kawakamii* seedlings

### 2.3.3 叶绿素相对含量和荧光参数

林窗-凋落物浸提液浓度对格氏栲幼苗叶绿素荧光参数的结果表明(图9),各浓度凋落物浸提液下,随林窗面积减小,叶绿素相对含量总体呈逐渐上升趋势,在非林窗达最大值。C1浓度下幼苗 $F_0$ 值随林窗面积降低呈下降趋势,在大林窗达最大值,其它浓度幼苗 $F_0$ 值在中林窗较高。C1、C2和C3浓度下,非林窗幼苗 $F_v/F_0$ 高于其它林窗,且在C2浓度显著高于中林窗;C4浓度下,小林窗幼苗 $F_v/F_0$ 显著高于大林窗。C1和C3浓度下,大林窗幼苗 $F_v/F_m$ 显著低于小林窗和非林窗;C2浓度下,非林窗幼苗 $F_v/F_m$ 显著高于中林窗(图9)。

### 2.4 林窗-凋落物化感作用的交互效应对格氏栲幼苗生长影响

林窗-凋落物化感作用的单独效应对格氏栲幼苗生长的综合评价具有显著性影响,且存在一定交互效应( $F=1.76, P=0.09$ )(图10)。随林窗面积减小,不同浓度凋落物浸提液对格氏栲幼苗生长的影响呈先升再降后上升趋势,C3和C4浓度对格氏栲幼苗生长的促进作用高于其它浓度,C1浓度对幼苗生长的抑制作用最强。非林窗对幼苗生长的促进作用显著高于其它林窗,其次是中林窗;高浓度(1:10和1:30)凋落物浸提液与林窗相互作用时,中林窗对幼苗生长的促进作用最强,其次是非林窗;随凋落物浸提液浓度降低,非林窗对格氏栲幼苗生长的促进作用逐渐增强。

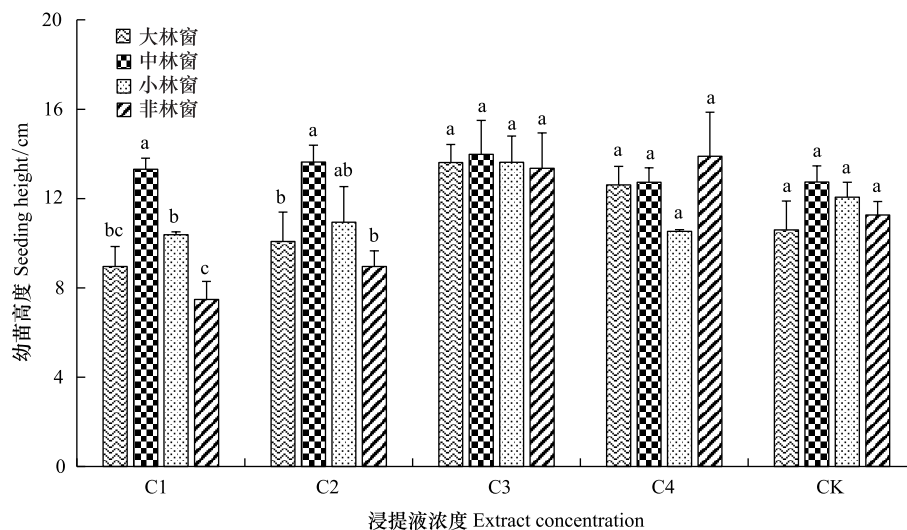


图 7 林窗凋落物对后期格氏栲幼苗高度的化感作用

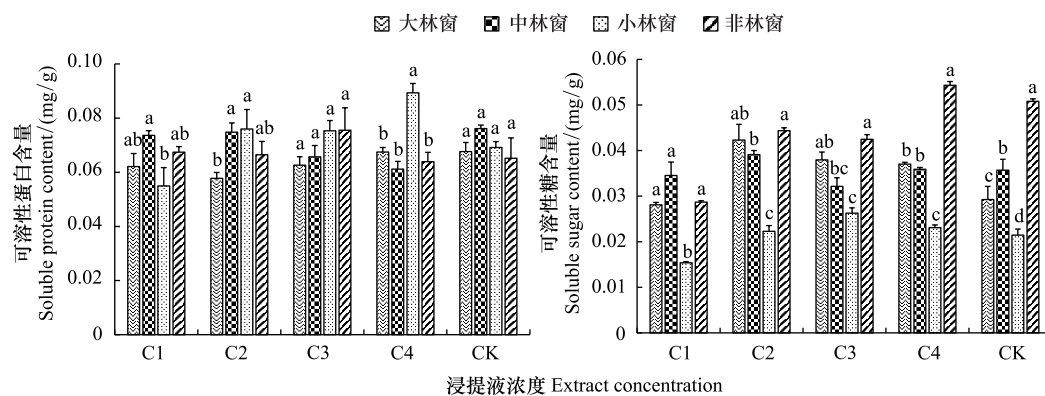
Fig.7 Allelopathic effect of forest gaps litter on the late stage height of *C. kawakamii* seedlings同一浓度不同小写字母代表各林窗间差异显著 ( $P < 0.05$ )

图 8 林窗凋落物对格氏栲幼苗渗透调节物质的化感作用

Fig.8 Allelopathic effect of forest gaps litter on the osmotic adjustment substances of *C. kawakamii* seedlings

### 3 讨论

#### 3.1 林窗对格氏栲幼苗生长的影响

林窗形成通过改变光照条件影响幼苗更新<sup>[6-7]</sup>。非林窗对格氏栲幼苗生长的促进作用显著高于其它林窗,可能是非林窗郁闭林分减弱了光照强度,降低了色素的光氧化对幼苗的伤害<sup>[32]</sup>,导致叶绿素相对含量、 $F_v/F_o$ 和 $F_v/F_m$ 随林窗面积增大而降低。非林窗提高了幼苗 $F_v/F_o$ 、 $F_v/F_m$ 和可溶性糖含量,其幼苗生长的综合评价也高于其它林窗(图 10),可能是格氏栲幼苗属耐荫性物种,非林窗郁闭的林分环境降低了强光对叶绿素和光合反应中心的破坏<sup>[20]</sup>,促使植物将吸收光能转化为可利用状态。幼苗通过提高 $F_v/F_o$ 和 $F_v/F_m$ 增强植物在荫蔽环境中的同化能力,促进植物对光能的吸收和转化<sup>[33]</sup>,与前期对不同龄级格氏栲幼苗在弱光条件下的研究结果一致<sup>[20]</sup>。大林窗降低了幼苗 $F_v/F_o$ 和 $F_v/F_m$ ,且综合评价显著低于非林窗(图 10),在于大林窗接受更多太阳辐射从而使土壤表层含水量下降,在强光环境下幼苗通过关闭或缩小叶片气孔等减少水分散失,抑制了植物光合作用过程,降低了植物渗透调节物质的累积速率<sup>[34]</sup>。同时,格氏栲幼苗为适应光环境造

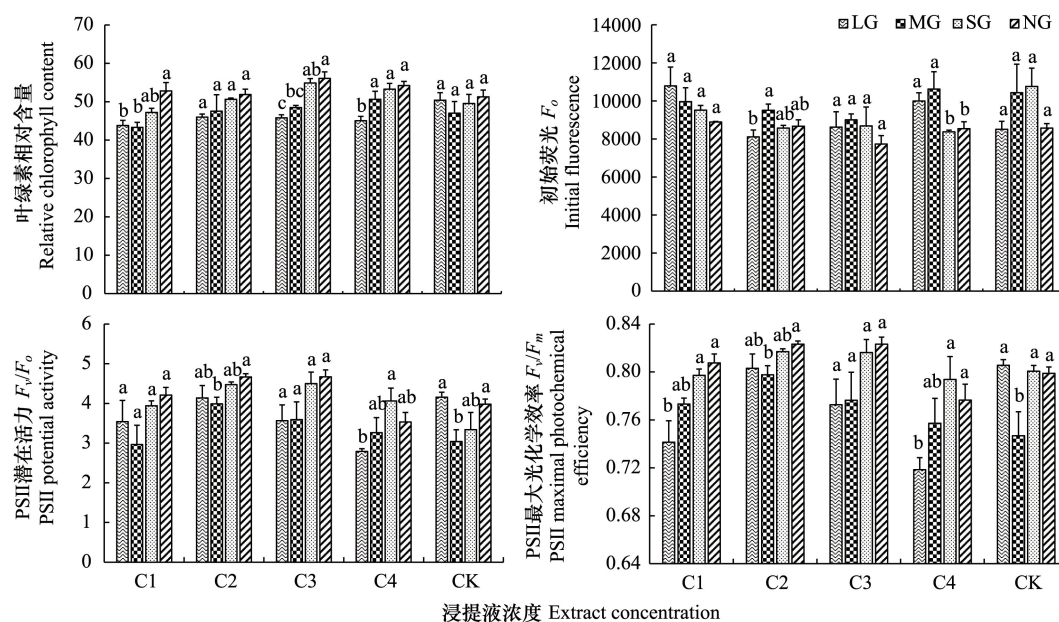


图9 林窗凋落物对格氏栲幼苗光合荧光指标的化感作用

Fig.9 Allelopathic effect of forest gaps litter on the photosynthetic fluorescence indices of *C. kawakamii* seedlings

成的生长压力,通过降低叶绿素相对含量、 $F_v/F_0$ 和 $F_v/F_m$ 以避免吸收过量光能,减轻了光合机构受破坏程度,从而维持了植物体内的养分平衡,这是幼苗适应环境变化采取的策略之一<sup>[20]</sup>。

### 3.2 凋落物化感作用对格氏栲幼苗生长的影响

森林凋落物通过雨水淋溶、物质挥发等方式释放化感物质,影响植物在不同生境中生长<sup>[10]</sup>。低浓度(1:50和1:100)凋落物浸提液促进格氏栲幼苗生长,其中1:50浓度具有显著促进作用(图10),可能是低浓度化感物质积累量少,部分化感物质在土壤中转化成幼苗可利用的养分资源,提高植物根部养分资源的吸收,促进了光合作用相关物质的积累和运输,增强了幼苗抗逆性<sup>[17, 35–36]</sup>。凋落物分解改善了土壤养分状况,并通过微生物作用促使凋落物释放水解胞外酶,为植物提供养分资源<sup>[36]</sup>,降低了植物生长压力。幼苗通过提高叶片可溶性糖含量、叶绿素相对含量和 $F_v/F_m$ 等生长特性将光合产物储藏,以维持植物正常的光合作用,从而促进了暗反应阶段 $\text{CO}_2$ 固定<sup>[34]</sup>。高浓度(1:10和1:30)凋落物浸提液抑制幼苗生长,1:10浓度起显著抑制作用(图10),可能是凋落物浸提液化感物质随时间积累,化感物质含量高于幼苗承受范围,损伤了幼苗根系细胞组织和类囊体薄膜,PS II光合反应中心受损,降低了幼苗光合速率,从而抑制了幼苗生长<sup>[14, 16]</sup>。高浓度凋落物浸提液对格氏栲幼苗可溶性糖、可溶性蛋白、叶绿素相对含量、 $F_v/F_0$ 和 $F_v/F_m$ 的抑制作用,也证实了这一观点。

### 3.3 林窗和凋落物化感作用的协同效应对格氏栲幼苗生长的影响

林窗通过调节森林光照和水分资源等<sup>[6]</sup>,改变了凋落物分解释放化感物质进程<sup>[23]</sup>,且与凋落物化感效应共同作用于植物生长。不同林窗尺度下,凋落物浸提液1:50浓度格氏栲幼苗生长的综合评价总体较高,而非林窗1:100浓度最高(图10),可能是林窗改变了林下光照和水热条件,影响了凋落物淋溶分解过程<sup>[8]</sup>,进而影响凋落物化感物质的种类和含量,减弱了化感作用对格氏栲幼苗生长的毒害<sup>[22]</sup>。大林窗和小林窗抑制了格氏栲幼苗生长(图10),可能是大林窗较强的有效光合辐射致使叶片PS II反应中心出现可逆性失活,幼苗不能及时、有效运输和耗散吸收的光能<sup>[34]</sup>。同时,大林窗强光直接照射地表,导致土壤表层易产生干旱的环境条件,减弱了土壤动物和微生物活性,降低了凋落物分解速率<sup>[37]</sup>,进而抑制格氏栲幼苗生长。小林窗郁闭的林冠层,降低了林下植物光资源的获取<sup>[38]</sup>,减弱了植物光合作用进程,抑制了凋落物单宁和总酚的降解<sup>[37]</sup>。格氏栲幼苗通过降低叶绿素相对含量,提高可溶性蛋白和可溶性糖含量等储藏更多光合作用产物,以

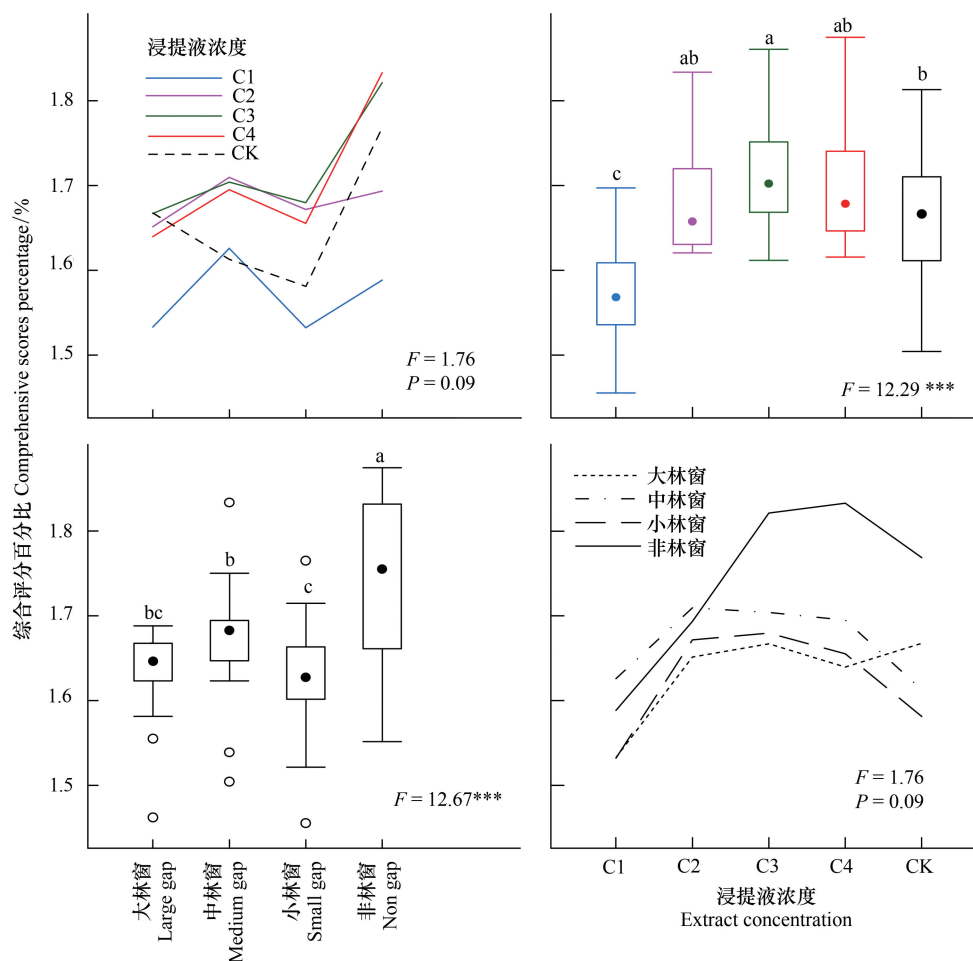


图 10 林窗-凋落物化感作用交互效应对格氏栲幼苗生长的影响

Fig.10 Interaction effect of forest gaps-allelopathic effect of litter on the seedlings growth of *C. kawakamii*

应对林窗-凋落物化感共同作用带来的不利影响。高浓度(1:10 和 1:30)凋落物浸提液与林窗相互作用下,中林窗促进了格氏栲幼苗生长(图 10),可能是中林窗林冠层具有遮荫和截流作用,林下层适宜的光照强度和温度促进凋落物高分子结构体解体<sup>[23, 37]</sup>,导致部分化感物质被分解成植物根系可利用的养分资源<sup>[36]</sup>。同时,中林窗适宜的光照强度,刺激了植物气孔开放,提高了植物光合速率,间接提高了植物对养分资源的转化和吸收<sup>[7, 39]</sup>。低浓度(1:50 和 1:100)浸提液与林窗相互作用下,非林窗显著促进幼苗生长(图 10),在于非林窗郁闭的林冠层削弱了太阳辐射强度,降低了林地表层水分蒸发速率,林下稳定的生存环境加快凋落物分解释放化感物质的速率<sup>[18]</sup>,促进了植物新陈代谢进程<sup>[40]</sup>。当凋落物浸提液浓度超过自身所能承受范围后<sup>[17, 28]</sup>,非林窗幼苗通过提高可溶性蛋白和可溶性糖含量等储藏营养物质,降低了凋落物化感作用对自身的毒害<sup>[33]</sup>。非林窗格氏栲幼苗也通过提高叶绿素相对含量将吸收的光资源转化成自身可利用养分<sup>[34]</sup>,减弱了凋落物化感效应对格氏栲幼苗生长的抑制作用。综上,适宜的林窗面积与凋落物化感作用通过调节幼苗叶绿素荧光特性、可溶性蛋白和可溶性糖等应对胁迫带来的不利影响,从而影响幼苗天然更新。

#### 4 结论

林窗通过改善林内光照条件影响凋落物化感物质的释放,并通过凋落物浸提液浓度或林窗-凋落物浸提液共同作用于格氏栲幼苗生长。非林窗郁闭的林冠层通过降低林内光照条件显著促进格氏栲幼苗生长,且低浓度的凋落物浸提液(1:50)直接促进幼苗生长。林窗-高浓度(1:10 和 1:30)凋落物浸提液共同作用时,中林

窗对格氏栲幼苗生长具有促进作用;林窗-低浓度(1:50 和 1:100)凋落物浸提液共同作用时,非林窗对幼苗生长的促进作用高于其它林窗。可见,林窗与凋落物化感作用存在一定的交互效应,且中林窗降低了高浓度浸提液对幼苗生长的负效应,有助于促进格氏栲幼苗天然更新。

#### 参考文献(References):

- [1] Muscolo A, Bagnato S, Sidari M, Mercurio R. A review of the roles of forest canopy gaps. *Journal of Forestry Research*, 2014, 25(4): 725-736.
- [2] 张军, 李贤伟, 范川, 冯茂松, 赵敏, 龙玲, 王佳美. 林窗面积对香椿生长及光合生理特性的影响. *广西植物*, 2014, 34(3): 355-361.
- [3] Zhu J J, Matsuzaki T, Lee F Q, Gonda Y. Effect of gap size created by thinning on seedling emergency, survival and establishment in a coastal pine forest. *Forest Ecology and Management*, 2003, 182(1/2/3): 339-354.
- [4] Wills C, Harms K E, Condit R, King D, Thompson J, He F L, Muller-Landau H C, Ashton P, Losos E, Comita L, Hubbell S, LaFrankie J, Bunyavejchewin S, Dattaraja H S, Davies S, Esufali S, Foster R, Gunatilleke N, Gunatilleke S, Hall P, Itoh A, John R, Kiratiprayoon S, de Lao S L, Massa M, Nath C, Noor M N S, Kassim A R, Sukumar R, Suresh H S, Sun I F, Tan S, Yamakura T, Zimmerman J. Nonrandom processes maintain diversity in tropical forests. *Science*, 2006, 311(5760): 527-531.
- [5] 刘辉, 宋会兴, 杨万勤, 张健. 油樟幼苗对马尾松林窗面积的光合响应特征. *生态学报*, 2015, 35(12): 4089-4096.
- [6] 李兵兵, 秦琰, 刘亚茜, 刘相兵, 黄选瑞. 燕山山地油松人工林林隙大小对更新的影响. *林业科学*, 2012, 48(6): 147-151.
- [7] 廖睿燕, 吴小琪, 靳程, 黄力, 钱深华, 杨永川. 林冠环境对润楠幼苗构型和生物量分配的影响. *应用生态学报*, 2021, 32(6): 2061-2069.
- [8] 吴庆贵, 吴福忠, 谭波, 杨万勤, 何伟, 倪祥银. 高山森林林窗对凋落叶分解的影响. *生态学报*, 2016, 36(12): 3537-3545.
- [9] Lin N, Bartsch N, Heinrichs S, Vor T. Long-term effects of canopy opening and liming on leaf litter production, and on leaf litter and fine-root decomposition in a European beech (*Fagus sylvatica* L.) forest. *Forest Ecology and Management*, 2015, 338: 183-190.
- [10] 潘存德, 王强, 阮晓, 李兆慧. 天山云杉针叶水提取物自毒效应及自毒物质的分离鉴定. *植物生态学报*, 2009, 33(1): 186-196.
- [11] 李凤兰, 武佳文, 姚树宽, 赵梓颐, 赵潇臻, 贺付蒙, 朱元芳, 石奇海, 周磊, 徐永清. 假苍耳不同部位水浸提液对 5 种土著植物化感作用的研究. *草业学报*, 2020, 29(9): 169-178.
- [12] Kimura F, Sato M, Kato-Noguchi H. Allelopathy of pine litter: delivery of allelopathic substances into forest floor. *Journal of Plant Biology*, 2015, 58(1): 61-67.
- [13] 李欣欣, 赖金莉, 岳建华, 荣俊冬, 陈礼光, 陈凌艳, 何天友, 郑郁善. 毛竹各器官和根际土浸提液对杉木种子萌发的化感作用. *生态学报*, 2018, 38(22): 8149-8157.
- [14] Muturi G M, Poorter L, Bala P, Mohren G M J. Unleached *Prosopis* litter inhibits germination but leached stimulates seedling growth of dry woodland species. *Journal of Arid Environments*, 2017, 138: 44-50.
- [15] 陈娟, 白尚斌, 周国模, 王懿祥, 梁倩倩, 程艳艳, 沈蕊. 毛竹浸提液对苦槠幼苗生长的化感效应. *生态学报*, 2014, 34(16): 4499-4507.
- [16] Ming Y, Hu G X, Li J, Zhu Z J, Fan X M, Yuan D Y. Allelopathic effects of *Castanea henryi* aqueous extracts on the growth and physiology of *Brassica pekinensis* and *Zea mays*. *Chemistry & Biodiversity*, 2020, 17(6): e2000135.
- [17] Zhang X, Cui Q X, Zhao Y, Li H Y. Allelopathic potential of *Koeleria bipinnata* var. *integrifoliola* on germination of three turf grasses. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2018, 65(6): 833-841.
- [18] Tan B, Zhang J, Yang W Q, Yin R, Xu Z F, Liu Y, Zhang L, Li H, You C M. Forest gaps retard carbon and nutrient release from twig litter in alpine forest ecosystems. *European Journal of Forest Research*, 2020, 139(1): 53-65.
- [19] 刘金福, 何中声, 洪伟, 郑世群, 王兆杰. 濒危植物格氏栲保护生态学研究进展. *北京林业大学学报*, 2011, 33(5): 136-143.
- [20] He Z S, Tang R, Li M J, Jin M R, Xin C, Liu J F, Hong W. Response of photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of *Castanopsis kawakamii* seedlings to forest gaps. *forests*, 2019, 11(1): 21.
- [21] Zhu J, Jiang L, Zhu D H, Xing C, Jin M R, Liu J F, He Z S. Forest gaps regulate seed germination rate and radicle growth of an endangered plant species in a subtropical natural forest. *Plant Diversity*, 2021.
- [22] 王哲, 蓝亦琦, 何中声, 刘金福, 邢聪, 朱静, 王雪琳, 施友文, 沈彩霞. 凋落物浸提液对格氏栲种子萌发及胚根生长的影响. *福建农林大学学报: 自然科学版*, 2020, 49(1): 51-58.
- [23] 冯雪萍, 刘金福, Buajan S, 何中声, 江蓝, 洪伟, 施友文. 福建三明格氏栲天然林林窗凋落物-土壤的生态化学计量特征. *植物资源与环境学报*, 2017, 26(4): 18-24.
- [24] 朱静, 刘金福, 何中声, 邢聪, 王雪琳, 江蓝. 凋落物物理阻隔对格氏栲种子萌发及胚根生长的影响. *生态学报*, 2020, 40(16): 5630-5637.
- [25] 晋梦然, 王哲, 李梦佳, 刘金福, 何中声, 邢聪, 施友文, 沈彩霞. 格氏栲天然林凋落物浸提液对杉木种子萌发和胚根生长的影响. *北京*

林业大学学报, 2020, 42(4): 51-59.

- [26] Hu L L, Gong Z W, Li J S, Zhu J J. Estimation of canopy gap size and gap shape using a hemispherical photograph. *Trees*, 2009, 23(5): 1101-1108.
- [27] 赵新梅, 王军, 莫静静, 杨水平, 温明霞, 张雪, 赵建, 陈大霞, 蒋卫. 三种作物茎叶枯落物水浸液对烟草幼苗生长的化感效应. *草业学报*, 2016, 25(9): 37-45.
- [28] Mahdavia F, Saharkhiz M J, Karami A. Defensive response of radish seedlings to the oxidative stress arising from phenolic compounds in the extract of peppermint (*Mentha × piperita* L.). *Scientia Horticulturae*, 2017, 214: 133-140.
- [29] Zhao D F, Li C B, Wang Q Q, Yuan J H. Comprehensive evaluation of national electric power development based on cloud model and entropy method and TOPSIS: a case study in 11 countries. *Journal of Cleaner Production*, 2020, 277: 123190.
- [30] Zhong C H, Yang Q C, Liang J, Ma H Y. Fuzzy comprehensive evaluation with AHP and entropy methods and health risk assessment of groundwater in Yinchuan Basin, northwest China. *Environmental Research*, 2022, 204: 111956.
- [31] de Mendiburu F. Statistical Procedures for Agricultural Research. Package “agricolae” Version 1.4-4. Comprehensive R Archive Network, Institute for Statistics and Mathematics, Vienna, 2013. <http://CRAN.R-project.org/package=agricolae>.
- [32] 邹长明, 王允青, 刘英, 张晓红, 唐杉. 四种豆科作物的光合生理和生长发育对弱光的响应. *植物生态学报*, 2015, 39(9): 909-916.
- [33] 张兰, 王静, 张金峰, 邓晓娟, 罗永红, 闫兴富. 辽东栎幼苗生长和生理特性对光照强度的响应. *中南林业科技大学学报*, 2021, 41(11): 73-81.
- [34] 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.
- [35] 张雅倩, 黄蕊, 左林芝, 陈盼, 李蕾. 海南岛不同林龄木麻黄凋落物内外细菌多样性及其化感潜力. *应用生态学报*, 2020, 31(7): 2185-2194.
- [36] 许子君, 万晓华, 梁艺凡, 施秀珍. 根系在凋落物层生长对凋落叶分解及酶活性的影响. *应用生态学报*, 2021, 32(1): 31-38.
- [37] 张艳, 张丹桔, 张健, 杨万勤, 邓长春, 李建平, 李勋, 唐仕姗, 张明锦. 马尾松人工林林窗大小对两种凋落叶难降解物质含量的影响. *植物生态学报*, 2015, 39(8): 785-796.
- [38] 王成, 庞学勇, 包维楷. 低强度林窗式疏伐对云杉人工纯林地表微气候和土壤养分的短期影响. *应用生态学报*, 2010, 21(3): 541-548.
- [39] Lu D L, Zhu J J, Wang X Y, Hao G Y, Wang G G. A systematic evaluation of gap size and within-gap position effects on seedling regeneration in a temperate secondary forest, Northeast China. *Forest Ecology and Management*, 2021, 490: 119140.
- [40] Xie J Q, Tang W, Zhao L, Liu S R, Liu K, Liu W P. Enantioselectivity and allelopathy both have effects on the inhibition of napropamide on *Echinochloa crus-galli*. *Science of the Total Environment*, 2019, 682: 151-159.