

DOI: 10.5846/stxb202112273661

廖靚, 俞飞, 伊力塔, 张明如, 许焱. 亚热带森林演替阶段下不同光环境对芒萁光合生理的影响. 生态学报, 2023, 43(5): 1853-1860.

Liao L, Yu F, Yi L T, Zhang M R, Xu Y. Effects of different light environments on photosynthetic physiology of *Dicranopteris dichotoma* under successional stages in subtropical forests. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(5): 1853-1860.

# 亚热带森林演替阶段下不同光环境对芒萁光合生理的影响

廖 靚<sup>1</sup>, 俞 飞<sup>1</sup>, 伊力塔<sup>1,\*</sup>, 张明如<sup>2</sup>, 许 焱<sup>1</sup>

1 浙江农林大学林业与生物技术学院, 杭州 311300

2 浙江农林大学风景园林与建筑学院, 杭州 311300

**摘要:** 光环境的变化是群落演替进程中植物进入和退出群落的重要因素。为研究亚热带森林次生演替不同阶段的光照对芒萁光合生理的影响, 对灌草丛、马尾松林和常绿阔叶林这 3 种群落内盆栽芒萁的光响应过程和叶绿素荧光诱导动力学参数进行了研究。结果表明: 芒萁在光强为  $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  左右且日变化幅度较小的马尾松林下净光合速率 ( $P_n$ ) 最高, 在光强  $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  左右的常绿阔叶林下次之, 在  $400\text{—}1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  左右波动的灌草丛内最低。这是因为灌草丛内芒萁 J 点相对可变荧光 ( $V_j$ )、K 点标准化后的相对可变荧光 ( $W_k$ ) 显著升高, 以吸收光能为基础的光系统 II 性能指数 (PS II) ( $PI_{\text{ABS}}$ ) 显著降低, 而热耗散参数 ( $\phi_{\text{D}_0}$ ) 基本不变, 即强光破坏了芒萁光合机构 PS II 的供体侧和受体侧, 使其产生了光抑制。常绿阔叶林内芒萁叶绿素荧光诱导动力学参数与马尾松林下差异不明显, 且最大净光合速率 ( $P_{\text{max}}$ ) 下降是光强变弱导致的, 但是暗呼吸速率 ( $R_d$ )、光补偿点 (LCP) 和光饱和点 (LSP) 均随之降低, 可见芒萁光合机构对该光强有一定的适应性。由此可知, 芒萁喜光但不耐强光, 对弱光具有一定耐受性。

**关键词:** 光照; 光响应进程; 叶绿素荧光; 演替; 芒萁

## Effects of different light environments on photosynthetic physiology of *Dicranopteris dichotoma* under successional stages in subtropical forests

LIAO Liang<sup>1</sup>, YU Fei<sup>1</sup>, YI Lita<sup>1,\*</sup>, ZHANG Mingru<sup>2</sup>, XU Yan<sup>1</sup>

1 School of Forestry and Biotechnology, Zhejiang Agriculture and Forestry University, Hangzhou 311300, China

2 School of Landscape and Architecture, Zhejiang Agriculture and Forestry University, Hangzhou 311300, China

**Abstract:** The light changes of forest succession play important roles in the presence or absence of plant species in communities. To reveal the effects of light on photosynthetic physiology of *Dicranopteris dichotoma* at different stages of secondary succession in subtropical forests, light response process and chlorophyll fluorescence induction kinetic parameters of *D. dichotoma* growing in three different communities (scrub, *Pinus massoniana* forest, and evergreen broadleaf forest) were investigated in this experiment. The results showed that the net photosynthetic rate ( $P_n$ ) was the highest in the *P. massoniana* forest with a light intensity of about  $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  and a small daily variation, followed by the evergreen broadleaf forest with a light intensity of about  $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , and the lowest in the scrub with a fluctuation of about  $400\text{—}1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . The lowest  $P_n$  in the scrub was because high light disrupted donor and acceptor sides of photosystem II (PSII) of *D. dichotoma*, and resulted in photoinhibition of *D. dichotoma*, which were proved by significantly increased relative variable fluorescence ( $V_j$ ) at point J, normalized relative variable fluorescence ( $W_k$ ) at point K, and significantly

**基金项目:** 国家自然科学基金项目 (31971623); 浙江省“尖兵”“领雁”研发攻关计划项目 (2022C02019)

**收稿日期:** 2021-12-27; **网络出版日期:** 2022-10-21

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

decreased PSII performance index ( $PI_{\text{ABS}}$ ), and unchanged heat dissipation parameter ( $\varphi_{\text{D0}}$ ). No significant differences in chlorophyll fluorescence induction kinetics between the *D. dichotoma* growing in evergreen broad-leaved forest and *P. massoniana* forest indicated that its PSII was not damaged, and the decrease of the maximum net photosynthetic rate ( $P_{\text{max}}$ ) was caused by the low light. At the same time, the reduced dark respiration rate ( $R_d$ ), light compensation point (LCP), and light saturation point (LSP) showed that *D. dichotoma* photosynthetic system could adapt to the low light in the evergreen broad-leaved forest. This study showed that *D. dichotoma* was a light-loving but not light-tolerant species, with the modest low-light tolerance.

**Key Words:** light; light response process; Chlorophyll fluorescence; succession; *Dicranopteris dichotoma*

光对植物的生长发育、形态结构、生理代谢、信号转导以及光合生理等方面均具有重要影响<sup>[1-5]</sup>。森林群落演替进程中光环境的变化是引起植物物种更新与更替,决定群落演替各阶段的物种组成,推动群落演替进程最重要的生态因子之一<sup>[6-7]</sup>。森林群落演替进程是林内光照强度逐渐减弱的过程<sup>[8]</sup>,演替早期的植物大多具有耐强光的特性,演替后期这些植物逐渐退出群落,被耐阴的植物所取代。我国东北的红松林取代桦树林,亚热带东部地区的木荷、青冈等常绿阔叶林取代马尾松林,川西亚高山地区的云杉林取代白桦林,光照均是其中的关键因子<sup>[9-12]</sup>。

芒萁(*Dicranopteris dichotoma*)为里白科(Gleicheniaceae)芒萁属多年生蕨类,广泛分布于长江中下游及长江以南、西南等广大的亚热带低山丘陵区<sup>[13]</sup>。芒萁定殖早期通过孢子繁殖,而后通过克隆生长迅速占据地表,常常形成连续密布的单优层片,占据贫瘠的斜坡或稀疏的森林<sup>[14]</sup>。最新的研究表明芒萁层片在改善小气候、增加养分固存、突破群落演替生态阈值等方面发挥着重要作用<sup>[15]</sup>。野外调查发现<sup>[16-17]</sup>,芒萁单优草本层片虽然广泛分布于亚热带低山丘陵区的多种退化群落,但消退于常绿阔叶森林群落,其中的机理尚不明确。根据森林演替进程中阳性植物退出群落的原因,前期研究猜测芒萁具有喜光不耐阴的生态学特性,光环境的改变可能是芒萁消退于常绿阔叶林的关键因素,并开展了光强对盆栽芒萁光合生理特性影响的受控试验<sup>[18-19]</sup>,研究结果与假设相反:芒萁具有强耐阴性。考虑到受控试验的局限性,本文对灌草丛、马尾松群落和常绿阔叶群落 3 个亚热带典型演替阶段芒萁的光合生理特性进行了研究,在受控试验的基础上进一步对“芒萁具有强耐阴性”的假设进行验证。

## 1 研究区概况

研究区位于浙江省杭州市淳安县姥山林场(29°11'—30°02'N, 118°21'—119°20'E),属低山丘陵区,地处中亚热带季风气候区北缘,最高海拔为 405.2 m,气候温暖湿润,四季分明,光照充足,年均气温 17℃,年均降水量 1430 mm,年均无霜期 263 d。土壤主要有黄壤和红壤两大类,呈酸性或微酸性,土层厚度为 15—30 cm。主要优势树种有马尾松(*Pinus massoniana*)、青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、盐肤木(*Rhus chinensis*)、苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)芒萁、蕨(*Pteridium aquilinum* var. *latiusculum*)等。

## 2 研究方法

### 2.1 样地设置

在研究区选择疏灌草丛、马尾松群落、青冈苦槠常绿阔叶群落 3 种类型样地(表 1),分别代表亚热带森林群落演替的初期、中期和后期 3 个阶段,林内的光强从演替初期到后期呈递减趋势(图 1)。每种样地设置 5 个 10 m×10 m 的样方。2016 年 5 月选择姥山林场内马尾松群落下自然生长,长势较一致的芒萁幼苗(株高: (11.6±0.8) cm),将其种于高 27 cm,内径 22 cm 的塑料花盆内,每盆 1 株,栽培基质采用当地马尾松林 0—

20 cm 表层土壤。土壤背景值见表 2。缓苗半年后,选择 300 盆长势较好的盆栽芒萁,在每个样地随机放置 20 盆,用于光合生理指标的测定,指标测定时间分别为 2017 年 5 月、7 月和 10 月。

表 1 不同群落主要物种组成

Table 1 The main species composition of different communities

| 群落<br>Community                          | 层<br>Layer                     | 植物名<br>Plant                                         | 株/丛<br>Plants/Plexus | 地径/胸径/cm<br>Ground diameter/<br>breast diameter | 高度/m<br>Height |
|------------------------------------------|--------------------------------|------------------------------------------------------|----------------------|-------------------------------------------------|----------------|
| 灌草丛<br>Grassland                         | 乔木层                            | 马尾松 <i>Pinus massoniana</i>                          | 8                    | 1.10                                            | 1.82           |
|                                          | 灌木层                            | 蓬蘽 <i>Rubus hirsutus</i>                             | 9                    | 0.60                                            | 0.31           |
|                                          |                                | 微毛柃 <i>Eurya hebeclados</i>                          | 7                    | 0.90                                            | 0.41           |
|                                          | 草本层                            | 蕨 <i>Pteridium aquilinum</i> var. <i>latiusculum</i> | 10                   | 0.30                                            | 0.62           |
|                                          |                                | 芒萁 <i>Dicranopteris dichotoma</i>                    | 14                   | 0.10                                            | 0.28           |
| 马尾松<br><i>Pinus massoniana</i>           | 灌木层                            | 芒 <i>Miscanthus sinensis</i>                         | 2                    | 0.40                                            | 0.73           |
| <i>Pinus massoniana</i>                  | 乔木层                            | 马尾松 <i>Pinus massoniana</i>                          | 35                   | 32.00                                           | 21.00          |
|                                          | 灌木层                            | 蓬蘽 <i>Rubus hirsutus</i>                             | 34                   | 0.30                                            | 0.62           |
|                                          |                                | 檫木 <i>Loropetalum chinense</i>                       | 22                   | 0.90                                            | 0.82           |
|                                          | 草本层                            | 求米草 <i>Oplismenus undulatifolius</i>                 | 2                    | 0.10                                            | 0.32           |
|                                          |                                | 芒萁 <i>Dicranopteris dichotom</i>                     | 68                   | 0.10                                            | 0.35           |
| 阔叶林<br>Evergreen broad-<br>leaved forest | 草本层                            | 蕨 <i>Pteridium aquilinum</i> var. <i>latiusculum</i> | 8                    | 0.20                                            | 0.26           |
| 阔叶林<br>Evergreen broad-<br>leaved forest | 乔木层                            | 苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i>                   | 8                    | 39.00                                           | 14.80          |
|                                          | 灌木层                            | 青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>                     | 5                    | 5.80                                            | 6.70           |
|                                          |                                | 木荷 <i>Schima superba</i>                             | 6                    | 0.70                                            | 0.63           |
|                                          |                                | 尾叶冬青 <i>Ilex wilsonii</i>                            | 5                    | 0.40                                            | 0.70           |
|                                          | 草本层                            | 芒萁 <i>Dicranopteris dichotoma</i>                    | 11                   | 0.10                                            | 0.30           |
|                                          |                                | 阔叶鳞毛蕨 <i>Dryopteris championii</i>                   | 26                   | 0.12                                            | 0.35           |
|                                          | 狗脊蕨 <i>Woodwardia japonica</i> | 21                                                   | 0.15                 | 0.42                                            |                |

表 2 土壤理化性质(平均值±标准差)

Table 2 Soil physical and chemical properties (Mean±SD)

| 含水量/%<br>Moisture content | pH         | 有机质/%<br>Organic matter | 水解氮/(mg/kg)<br>Hydrolysis nitrogen | 速效磷/(mg/kg)<br>Available phosphorus | 速效钾/(mg/kg)<br>Available potassium |
|---------------------------|------------|-------------------------|------------------------------------|-------------------------------------|------------------------------------|
| 19.357±0.23               | 4.756±0.08 | 3.377±0.23              | 42.389±0.09                        | 1.987±0.12                          | 5.079±0.06                         |

## 2.2 试验方法

### 2.2.1 光照强度测定

2017 年 5 月、7 月和 10 月各选择 3 个晴天,于 9:00—17:00 在 3 种不同群落内进行光照强度的测定,采用往返观测法<sup>[20]</sup>,用 ZDS-10 照度计(上海市嘉定学联仪表厂)在芒萁高度处(30—40cm)各测定 10 次。

### 2.2.2 光响应进程的测定

每个群落内分别挑选 3 盆长势较一致,受光均一的芒萁,用 Li-6400XT 光合测定仪(Li-Cor Inc.,美国)在晴天的 8:00—11:30,测定芒萁的光响应进程,每次测 3 片样叶,重复 3 次。测定时 CO<sub>2</sub> 浓度稳定在 400 μmol/mol,叶片温度控制在(25±0.5)℃,叶室中相对湿度控制在(40±5)%,光强梯度依次设定为 2000、1500、1200、1000、800、500、300、100、50、30、10、0 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>,将待测叶片置于光下(1500 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)诱导 15min,使叶片活化,测定设定光强下的净光合速率( $P_n$ )。采用光合助手软件(Photosynthesis)对芒萁的光响应曲线进行拟合,并用非直角双曲线模型<sup>[21]</sup>获得最大净光合速率( $P_{max}$ )、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、暗呼吸速率( $R_d$ )和表观量子效率(AQY)。

### 2.2.3 叶绿素荧光诱导动力学曲线的测定

采用便携式动态荧光仪 YZQ-500,测定各群落内芒萁叶片的叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP 曲线),测定前暗处理 40 min,每个群落内挑选 3 盆,每盆重复测定 3 次。从曲线上可以直接获得初始荧光( $F_0$ )、k 点荧光( $F_k$ )、J 点荧光( $F_J$ )、I 点荧光( $F_I$ )和最大荧光( $F_p$ ),并通过 OJIP 曲线分析可计算获得如下参数:K 点相

对可变荧光( $W_k$ )、J 点相对可变荧光( $V_j$ )、最大光化学效率( $\varphi_{p_o}$ )、热耗散量子比率( $\varphi_{D_o}$ )以及光合性能指数( $PI_{ABS}$ )。

#### 2.2.4 数据处理

用 Excel 和 SPSS 23.0 软件进行数据处理,采用单因素方差分析法和最小显著差数法(LSD)对数据进行差异显著性检验和多重比较,并进行主成分分析,利用 Origin2021 进行制图。

### 3 结果与分析

#### 3.1 不同群落内光照强度差异

由图 1 可知,无论是春季、夏季,还是秋季,灌草丛光强均显著大于马尾松群落和常绿阔叶林。灌草丛 10:00—13:00 光强均在  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  以上,处于高光强水平;马尾松群落内一天中最高光强为  $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  左右;常绿阔叶林仅为  $75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  左右,维持在较低水平。灌草丛光强变化幅度较大,呈先上升后下降的趋势,日变化幅度高达 380%;而马尾松和常绿阔叶林的光强变化平缓,日变化幅度分别在 95% 和 81% 左右。

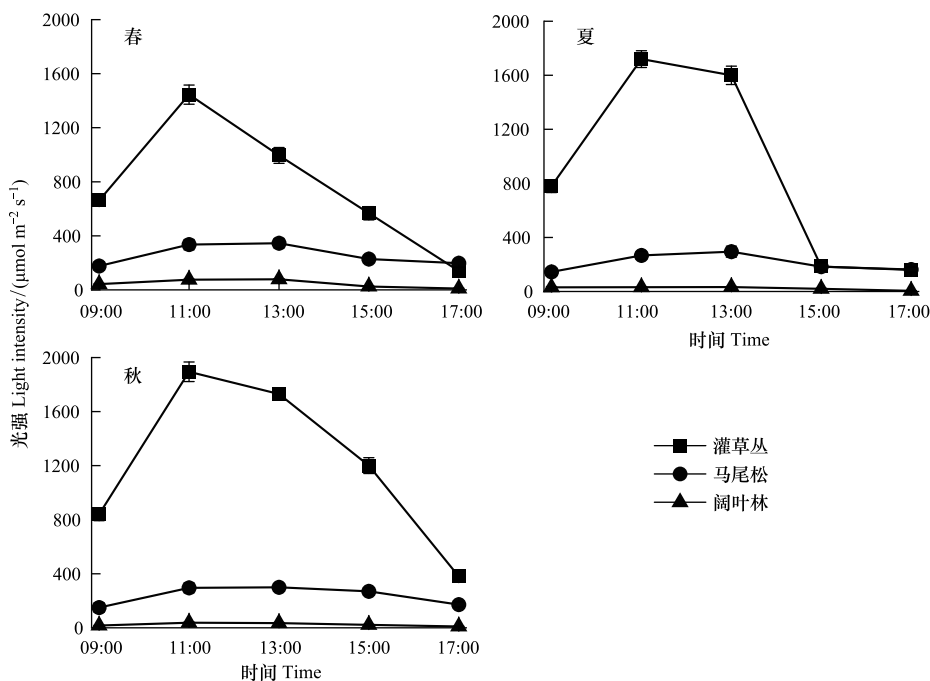


图 1 不同群落内光照强度的变化

Fig.1 Changes in light intensity in different communities

#### 3.2 不同群落内芒萁光响应曲线

光响应曲线可反映植物的  $P_n$  随光合有效辐射(PAR)增减的变化规律<sup>[22]</sup>。总体而言,马尾松林下芒萁的光响应曲线高于灌草丛和常绿阔叶林(图 2)。夏季,马尾松群落内芒萁的  $P_n$  超过另外两种群落 30%,表明芒萁能很好的适应马尾松群落内的光环境。春季和秋季灌草丛内芒萁的  $P_n$  分别低于另外马尾松和常绿阔叶林 45% 和 15%,意味着强光环境显著降低了灌草丛内芒萁的  $P_n$ 。

#### 3.3 不同群落内芒萁光合参数

由图 3 可知,在不同生长季节中,芒萁的  $P_{max}$  和 LSP 均在马尾松群落内达到最大值。其中  $P_{max}$  显著大于灌草丛( $P<0.05$ ),分别是灌草丛的 2.04 倍、1.41 倍和 1.22 倍;LSP 显著高于另外两种群落( $P<0.05$ ),分别比灌草丛增加了 51.66%、28.60%、46.00%,较常绿阔叶林增长了 26.30%、32.20%、28.11%。 $R_d$  的变化趋势则大

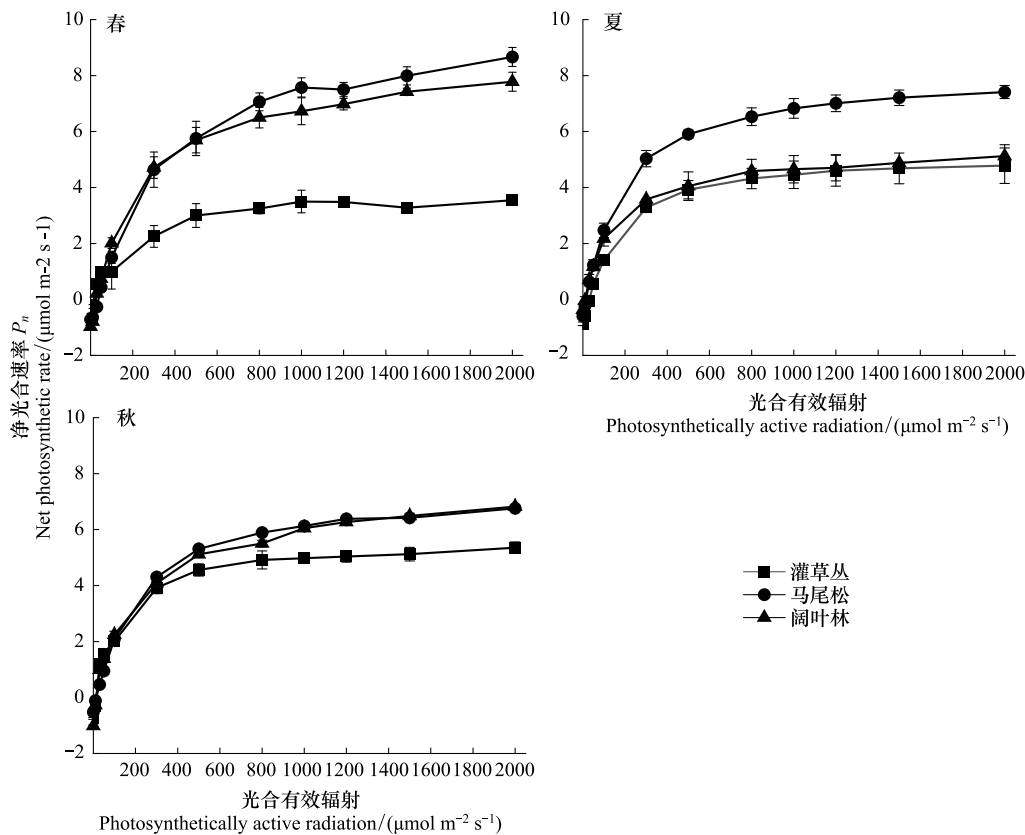


图2 不同群落内芒萁光响应曲线的变化

Fig.2 Changes in the light response curve of *D. dichotoma* in different communities

致与上述两个参数的变化趋势相反,表现为夏、秋季马尾松群落内芒萁的  $R_d$  分别较灌草丛下降了 47.50% 和 29.70%,降幅显著。不同季节的 3 种群落内芒萁 AQY 均无显著差异 ( $P>0.05$ )。

### 3.4 不同群落内芒萁光系统 II (PS II) 性能

K 点相对可变荧光  $W_k$  的上升表示 PS II 供体侧放氧复合体受到抑制,而 J 点相对可变荧光  $V_j$  的变大则代表 PS II 受体侧的氧化还原比率上升,因此可通过  $W_k$ 、 $V_j$  来表示 PS II 供、受体侧的性能<sup>[23]</sup>。由表 3 可知,芒萁  $W_k$  和  $V_j$  的变化趋势基本一致,均在灌草丛内达到最大值,且都显著高于马尾松和阔叶林,涨幅在 14.00%—44.10% 内波动,可见灌草丛内芒萁供体侧放氧复合体受损且光合电子传递链中的  $Q_A$  (PS II 电子传递链初级电子受体) 至  $Q_B$  (PS II 电子传递链次级电子受体) 的电子传递受阻,导致还原态  $Q_A$  积累量增加。各季节不同群落芒萁的  $\varphi_{P_0}$  差异不显著 ( $P>0.05$ ),意味着虽然灌草丛内芒萁 PS II 供体侧和受体侧均遭到了强光的伤害,但 PS II 反应中心并未受到伤害。

以吸收光能为基础的  $PI_{ABS}$  能够衡量 PS II 的整体性能<sup>[24]</sup>。不同生长季节中,芒萁的  $PI_{ABS}$  均在灌草丛内达到最小。春季和秋季灌草丛内芒萁的  $PI_{ABS}$  显著低于另外两种群落 ( $P<0.05$ ),春季灌草丛的  $PI_{ABS}$  较马尾松和常绿阔叶林群落分别下降了 47.60% 和 55.20%,秋季的降幅为 61.30% 和 65.20%,而马尾松和常绿阔叶林群落之间差异不显著 ( $P>0.05$ )。说明灌草丛内芒萁的 PS II 整体性能相较另外两种群落有所下降。

## 4 讨论

### 4.1 光照对芒萁光合能力的影响

演替进程中群落内光环境的变化是阳生植物退出演替后期群落的主要生态因子之一<sup>[7, 11]</sup>。芒萁作为亚热带地区生态恢复的先锋植物,一直被认为是喜光耐光的阳生蕨类,但前期对马尾松群落下自然生长的芒萁



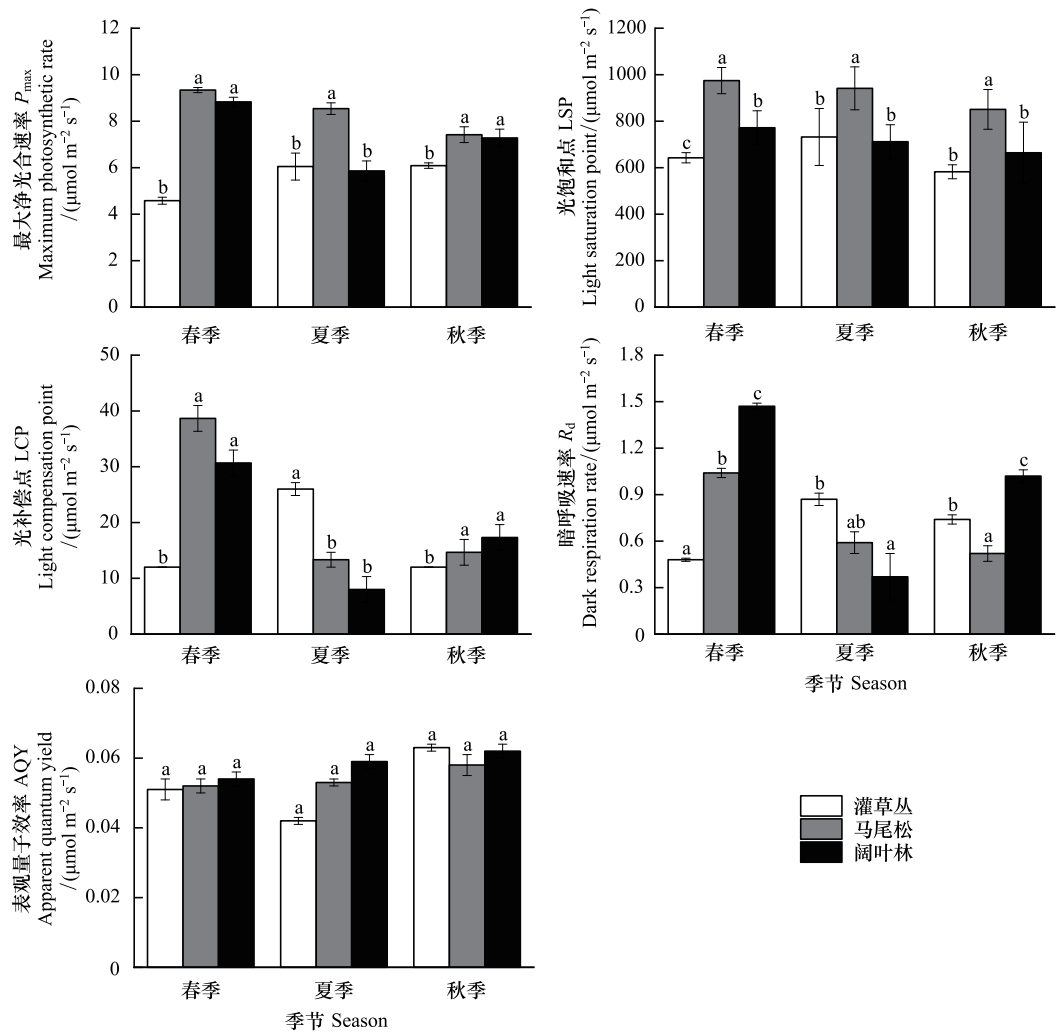


图3 不同群落内芒萁的光合特征参数

Fig.3 Photosynthetic characteristic parameters of *D.dichotoma* in different communities  
不同小写字母表示芒萁在不同生境之间差异显著( $P<0.05$ )

表3 不同群落内芒萁的  $W_k$ 、 $V_j$ 、 $\varphi_{Po}$ 、 $\varphi_{Do}$  和  $PI_{ABS}$

Table 3  $W_k$ ,  $V_j$ ,  $\varphi_{Po}$ ,  $\varphi_{Do}$  and  $PI_{ABS}$  of *D. dichotoma* in different communities

| 季节<br>Season | 群落<br>Community | $W_k$      | $V_j$       | $\varphi_{Po}$ | $\varphi_{Do}$ | $PI_{ABS}$ |
|--------------|-----------------|------------|-------------|----------------|----------------|------------|
| 春季<br>Spring | 灌草丛             | 0.77±0.06a | 0.49±0.03a  | 0.60±0.02a     | 0.40±0.02a     | 0.65±0.09b |
|              | 马尾松             | 0.62±0.06b | 0.39±0.01b  | 0.64±0.02a     | 0.36±0.02a     | 1.24±0.22a |
|              | 阔叶林             | 0.65±0.04b | 0.38±0.01b  | 0.65±0.15a     | 0.35±0.15a     | 1.45±0.25a |
| 夏季<br>Summer | 灌草丛             | 0.91±0.06a | 0.59±0.17a  | 0.60±0.02a     | 0.40±0.02a     | 0.82±0.18a |
|              | 马尾松             | 0.75±0.07b | 0.42±0.03b  | 0.61±0.02a     | 0.39±0.02a     | 0.91±0.12a |
|              | 阔叶林             | 0.51±0.04c | 0.41±0.07b  | 0.63±0.15a     | 0.37±0.15a     | 0.88±0.11a |
| 秋季<br>Autumn | 灌草丛             | 0.81±0.03a | 0.51±0.05a  | 0.59±0.01a     | 0.41±0.01a     | 0.62±0.09b |
|              | 马尾松             | 0.69±0.04b | 0.45±0.02ab | 0.68±0.02a     | 0.32±0.02b     | 1.60±0.15a |
|              | 阔叶林             | 0.71±0.02b | 0.38±0.01b  | 0.69±0.01a     | 0.31±0.01b     | 1.78±0.20a |

$W_k$ : K点相对可变荧光 K point relative variable fluorescence;  $V_j$ : J点相对可变荧光 J point relative variable fluorescence;  $\varphi_{Po}$ : 最大光化学效率 Maximum photochemical efficiency;  $\varphi_{Do}$ : 热耗散量子比率 Quantum ratio of heat dissipation;  $PI_{ABS}$ : 光合性能指数 Photosynthetic performance index; 不同小写字母表示芒萁在不同生境之间差异显著( $P<0.05$ )

层片发育机制进行研究后发现:芒萁具有强耐阴性<sup>[16]</sup>。而后模拟不同演替阶段森林群落林内光照强度,设置了轻度、中度和高度遮光 3 种处理,探索光照强度变化对光合特性的影响,结果表明芒萁光饱和点较高,光补偿点较低,是一种喜光又耐阴的植物<sup>[18, 25]</sup>。本研究发现芒萁光饱和点显著高于大部分蕨类植物,但是在光照最低的阔叶林内其光补偿点可以下降到  $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  左右,这与常出现在郁闭森林下的狗脊 (*Woodwardia japonica*)、蜈蚣草 (*Eremochloa ciliaris*)<sup>[26]</sup> 等的光补偿点接近。同时,阔叶林内芒萁的最大净光合速率、光饱和点和暗呼吸速率也显著低于马尾松林,而表观量子效率有所增大,这些都是芒萁适应林下弱光环境的表现。

春、夏和秋季灌草丛内光照强度主要都在  $800\text{--}1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  之间变化,同时芒萁光响应曲线和最大净光合速率在该群落中均是最低的,而且其光饱和点、光补偿点、暗呼吸速率和表观量子效率的变化也并没有表现出其对强光的适应。这与金迪<sup>[19]</sup>的研究结果有相似之处,即强光不利于芒萁的生长。宋凯丽等<sup>[27]</sup>的高温受控试验发现,在  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  光照强度下,连续高温 ( $35^\circ\text{C}$  及以上) 2 h,芒萁净光合速率显著下降,连续高温 12 小时,芒萁叶绿素含量 *b* 显著降低。由此可见,芒萁并不喜强光,而且强光引起的高温也会抑制芒萁生长。芒萁最适宜在光强  $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  左右的马尾松林下生长。这与在野外观察到的芒萁主要分布于次生演替初期的马尾松林,或者杉木、桉树等具有一定郁闭度的人工林下等情况相符。

#### 4.2 光照对芒萁叶绿素荧光特性的影响

环境中过高的光强往往会造成植物光合机构吸收的光能超过其所能利用的量,导致 PS II 发生光破坏,引起光合效率的降低<sup>[28]</sup>。本研究中灌草丛内芒萁  $PI_{\text{ABS}}$  显著低于马尾松林,而常绿阔叶林内芒萁  $PI_{\text{ABS}}$  与马尾松没有显著差异,这解释了灌草丛内芒萁最大净光合速率最低的原因,其光合机构 PS II 在强光下发生了光破坏,整体性能下降,而在中等光强和弱光下并未受明显影响。显著上升的  $W_k$  和  $V_j$ ,以及没有显著变化的  $\varphi_{p_0}$  表明光破坏的位点主要发生在 PS II 供体侧和受体侧,而非 PS II 反应中心。这使得光合作用过程中的电子传递出现了问题。另一方面,强光下芒萁 PS II 热耗散功能似乎也受到破坏,这可能是灌草丛内芒萁 PS II 产生损伤的原因之一。

PS II 光破坏是高等植物光合作用过程中无法避免的,而植物体内具有对受伤害的 PS II 进行快速修复的机制,光抑制是否发生取决于破坏速度是否大于修复速度<sup>[29]</sup>。本研究中,灌草丛内芒萁 PS II 的破坏速率明显大于修复速率,造成了芒萁的光抑制,而且这种光抑制几乎贯穿于芒萁整个生长季(春、夏和秋季)。金桂宏<sup>[30]</sup>开展了光照对盆栽芒萁的受控试验,发现全光照条件下盆栽芒萁最大净光合速率显著三种不同程度的遮阴处理,原因是全光照下芒萁 PS II 被损伤,且叶绿素 *a* 和叶绿素 *b* 含量显著降低。这是因为叶绿素分子吸收的过刺激能无法被及时耗散时,会造成还原态  $Q_A$  快速积累,进而产生活性氧 (ROS) 使光系统附近的色素分子和蛋白质发生降解。类似的研究结果在王立竹、邹伶俐、吕铨香等对芒萁的研究中均有报道<sup>[31–33]</sup>。

## 5 结论

综上,灌草丛内的强光会破坏芒萁光合机构 PS II 的供体侧和受体侧,使其产生光抑制。芒萁可以通过调整光补偿点、光饱和点和暗呼吸速率等适应常绿阔叶林内的弱光环境。但是芒萁在马尾松林下的光合效率最高。结合之前的研究表明芒萁喜光但不耐强光,对弱光具有一定耐受性。然而芒萁单优层片的形成还必须具备较强的繁殖和扩散能力,本研究尚未证明弱光环境对芒萁繁殖与扩散的影响,光环境的变化是否是芒萁消退于亚热带常绿阔叶群落的关键因子还需要更深入的进行探索。

**致谢:**童佳丽、刘语参与大量野外采样及室内实验,浙江农林大学库伟鹏老师协助植被调查,千岛湖姥山林场丰忠平等协助野外样地建设,特此致谢。

#### 参考文献 (References):

- [1] Collado C E, Hernández R. Effects of light intensity, spectral composition, and paclobutrazol on the morphology, physiology, and growth of *Petunia*, *Geranium*, pansy, and *Dianthus* ornamental transplants. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2022, 41(2): 461–478.

- [2] 李影影, 熊耀康. 光照强度与南方红豆杉初生代谢产物相关性研究. 中华中医药杂志, 2018, 33(6): 2659-2664.
- [3] Feng F J, Mei H W, Fan P Q, Li Y N, Xu X Y, Wei H B, Yan M, Luo L J. Dynamic transcriptome and phytohormone profiling along the time of light exposure in the mesocotyl of rice seedling. Scientific Reports, 2017, 7(1): 11961.
- [4] 陈斌, 刘筱玮, 贾琳, 杨扬, 何森. 光强对 4 种鸭跖草科植物生长和光合特性的影响. 生态学报, 2022, 42(4): 1450-1461.
- [5] Yudina L, Sukhova E, Mudrilov M, Nerush V, Pecherina A, Smirnov A A, Dorokhov A S, Chilingaryan N O, Vodenev V, Sukhov V. Ratio of intensities of blue and red light at cultivation influences photosynthetic light reactions, respiration, growth, and reflectance indices in lettuce. Biology, 2022, 11(1): 60.
- [6] Zhang Q, Chen Y J, Song L Y, Liu N, Sun L L, Peng C L. Utilization of lightflecks by seedlings of five dominant tree species of different subtropical forest successional stages under low-light growth conditions. Tree Physiology, 2012, 32(5): 545-553.
- [7] Zhang T J, Zheng J, Yu Z C, Gu X Q, Tian X S, Peng C L, Chow W S. Variations in photoprotective potential along gradients of leaf development and plant succession in subtropical forests under contrasting irradiances. Environmental and Experimental Botany, 2018, 154: 23-32.
- [8] 管铭, 金则新, 王强, 李月灵, 左威. 千岛湖次生林优势种植物光合特性对不同光环境的响应. 应用生态学报, 2014, 25(6): 1615-1622.
- [9] Zhou G, Xu W Z, Wan J, Wang Y N, Liu L T, Liu Q J. Seasonal dynamics of energy and nutrients of *Pinus koraiensis* seedlings in different successional stages of broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountain, China. Ying Yong Sheng Tai Xue Bao=the Journal of Applied Ecology / Zhongguo Sheng Tai Xue Xue Hui, Zhongguo Ke Xue Yuan Shenyang Ying Yong Sheng Tai Yan Jiu Suo Zhu Ban, 2021, 32(5): 1663-1672.
- [10] 刘峰, 谭畅, 王红, 龙江平. 基于 LiDAR 的亚热带次生林林窗对幼树更新影响分析. 农业机械学报, 2017, 48(3): 198-204.
- [11] 邓梦达, 游健荣, 李家湘, 李雄, 杨静, 邓创发, 刘昂, 刘文剑, 丁聪, 谢勇, 周国辉, 喻勋林. 长株潭城市群生态绿心地区主要植被类型的群落特征. 植物生态学报, 2020, 44(12): 1296-1304.
- [12] 陈静, 赵文强, 贺合亮, 罗林, 刘庆, 阳小成. 川西亚高山森林不同演替阶段植物凋落物添加对白桦幼苗生长的影响. 应用与环境生物学报, 2021, 27(3): 686-693.
- [13] 钱崇澍, 陈焕镛. 中国植物志-第二卷. 北京: 科学出版社, 1959.
- [14] Zhu S D, Li R H, Song J, He P C, Liu H, Berninger F, Ye Q. Different leaf cost-benefit strategies of ferns distributed in contrasting light habitats of sub-tropical forests. Annals of Botany, 2015, 117(3): 497-506.
- [15] Yang L, Huang Y H, Lima L V, Sun Z Y, Liu M J, Wang J, Liu N, Ren H. Rethinking the ecosystem functions of *Dicranopteris*, a widespread genus of ferns. Frontiers in Plant Science, 2021, 11: 581513.
- [16] 张明如, 温国胜, 张汝民, 侯平. 千岛湖森林群落下层芒萁层片发育机理初步判断. 内蒙古农业大学学报: 自然科学版, 2010, 31(3): 28-34.
- [17] 张明如, 何明, 温国胜, 张汝民, 张建国, 侯平. 芒萁种群特征及其对森林更新影响评述. 内蒙古农业大学学报: 自然科学版, 2010, 31(4): 303-308.
- [18] 金桂宏, 张明如, 王立竹, 夏侯佐英, 许焱, 何云核. 光强对盆栽芒萁光响应过程与抗氧化酶系统的影响. 浙江农林大学学报, 2018, 35(5): 836-844.
- [19] 金迪, 张明如, 王佳佳, 侯平. 遮阴和氮素梯度处理对芒萁光合生理的影响. 森林与环境学报, 2020, 40(4): 412-419.
- [20] 刘旭. 夏季日光温室番茄种植适宜密度及群体小气候特性的研究[D]. 郑州: 河南农业大学, 2014.
- [21] Farquhar G D, Von C S, Berry J A. Models of photosynthesis. Plant Physiology, 2001, 125(1): 42-45.
- [22] 林威, 俞正超, 罗燕娜, 施楚亮, 赖宇波, 彭长连. 冬季南亚热带森林演替中后期优势树种幼叶光保护策略. 热带亚热带植物学报, 2021, 29(2): 171-179.
- [23] 赵伟, 徐铮, 高大鹏, 安振, 高辉远, 张子山, 宁堂原, 李耕. 定向种植对夏玉米群体内光环境及叶片光合性能的影响. 应用生态学报, 2019, 30(8): 2707-2716.
- [24] 王仁杰, 朱凡, 梁惠子, 黄鑫浩, 王旭旭, 楚晶晶. 重金属 Mn 对苦楝叶片光系统性能的影响. 生态学报, 2020, 40(6): 2019-2027.
- [25] 王佳佳, 张明如, 许焱, 何云核. 光强和氮素对芒萁光响应及叶绿素荧光参数的影响. 浙江农林大学学报, 2019, 36(6): 1199-1207.
- [26] 张建新, 方依秋, 丁彦芬, 方炎明. 蕨类植物的叶绿素、光合参数与耐荫性. 浙江大学学报: 农业与生命科学版, 2011, 37(4): 413-420.
- [27] 宋凯丽, 朱秀端, 陈志强, 陈志彪, 焦艳金. 短期高温胁迫对芒萁叶片光合特性的影响. 亚热带水土保持, 2022, 34(1): 38-42.
- [28] Lu T, Meng Z J, Zhang G X, Qi M F, Sun Z P, Liu Y F, Li T L. Sub-high temperature and high light intensity induced irreversible inhibition on photosynthesis system of tomato plant (*Solanum lycopersicum* L.). Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 365.
- [29] 魏爱丽, 王志敏. 高等植物 PS 的光抑制与光破坏研究进展. 西北植物学报, 2004, 24(7): 1342-1347.
- [30] 金桂宏. 不同光照条件下芒萁(*Dicranopteris dichotoma*)的光合生理响应特征分析[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2018.
- [31] 王立竹, 张明如, 许焱, 伊力塔. 模拟酸雨和光强交互作用对芒萁光合生理特性的影响. 中南林业科技大学学报, 2018, 38(10): 86-94.
- [32] 邹伶俐, 张明如, 刘欣欣, 吴刚, 阴卓越. 不同光强和土壤水分条件对芒萁光合作用和叶绿素荧光参数的影响. 内蒙古农业大学学报: 自然科学版, 2012, 33(1): 33-37.
- [33] 吕毓香, 张明如, 邹伶俐. 模拟酸雨与光强处理对芒萁叶绿素及荧光特性的影响. 浙江农林大学学报, 2015, 32(1): 52-59.