西北林学院学报 2023,38(4):119-126
Journal of Northwest Forestry University

doi:10.3969/j.issn.1001-7461.2023.04.15

不同林下生境对滇黄精叶表型及光合特性的影响

桂　琴,郭其强*,谢　娜,袁刚毅,张亚琴,罗丝琼,姚　珊

(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)

摘　要:滇黄精具有较高药用价值,是林下种植药用植物的首选。以马尾松人工林所形成的林缘、林隙、林内3种生境下种植的2年生滇黄精植株为试验对象,通过测定不同林下生境滇黄精叶片表型、光合色素质量分数及光合参数,比较分析在不同生境下的叶片表型及光合功能特性。结果表明,不同生境下滇黄精叶宽与比叶面积差异显著,表现为林隙>林缘>林内;不同生境光合色素(叶绿素a、叶绿素b、叶绿素a+b、类胡萝卜素)质量分数差异显著,均为林内>林缘>林隙;不同生境下滇黄精净光合速率日变化均呈"双峰"曲线,存在明显"午休"现象,其中林缘为气孔因素导致;林隙为气孔与非气孔因素共同影响;林内则为非气孔因素限制;林隙下的滇黄精光补偿点、暗呼吸速率较低,而光饱和点、日均净光合速率、最大净光合速率较高,表明其对光利用能力更强,即更有利于植株生长。因此,林下种植滇黄精的最佳生境为林隙,林缘次之,林内最差。

关键词:滇黄精;光合特性;光响应曲线;生境

中图分类号:S718.3　　**文献标志码:**A　　**文章编号:**1001-7461(2023)04-0119-08

Effects of Different Habitats on the Phenotype and Photosynthesis Characteristics of *Polygonatum kingianum*

GUI Qin, GUO Qi-qiang*, XIE Na, YUAN Gang-yi, ZHANG Ya-qin, LUO Si-qiong, YAO Shan

(*College of Forestry/Institute for Forest Resources & Environment of Guizhou, Guizhou University, Guiyang* 550025, *Guizhou, China*)

Abstract: *Polygonatum kingianum* is the first choice for planting medicinal plants under the forest for its high medicinal value. In this experiment, 2-year-old *P. kingianum* were planted in three habitats, including forest edge, canopy gap and understory of *Pinus massoniana* plantations. By measuring the leaf morphological characteristics, photosynthetic pigment mass fraction and photosynthetic parameters in different forest habitats, the leaf surface morphology and photosynthetic function characteristics in different habitats were compared and analyzed. The results showed that there were significant differences in leaf width and specific leaf area of *P. kingianum* in different habitats, manifested as canopy gap>forest edge>understory. There were significant differences in the mass fractions of photosynthetic pigments (chlorophyll a, chlorophyll b, chlorophyll a+b and carotenoids) in different habitats, which were understory>forest edge>canopy gap. The diurnal variation of net photosynthetic rate of *P. kingianum* in different habitats showed a "double peak" curve, and there was an obvious "midday break", in which the forest edge was caused by stomatal factors; the canopy gap was affected by both stomatal and non-stomatal factors; in the understory, it was limited by non-stomatal factors. The light compensation point and dark respiration rate of *P. kingianum* in the canopy gap were lower, while the light saturation point, daily average net photosynthetic rate and maximum net photosynthetic rate were higher. It showed that it had stronger light utilization ability, that is, it was more conducive to plant growth. Therefore, the best habitat for planting *P. kingianum* under the for-

收稿日期:2022-05-05　**修回日期:**2022-06-16
基金项目:贵州省科技厅平台人才项目([2018]5261)。
第一作者:桂　琴。研究方向:森林培育学。E-mail:178073816@qq.com
* **通信作者:**郭其强,博士,教授。研究方向:森林培育与植物生态学。E-mail:hnguqiqiang@126.com

est was forest gap, followed by forest edge, and the worst in the forest.

Key words: *Polygonatum kingianum*; photosynthetic characteristics; light response curve; habitat

林下经济主要是以林地资源和森林生态环境为依托所发展的林下种植业、养殖业、采集业和森林旅游业等产业[1-2]。贵州省"十四五"规划在发展林下经济中提出加快林下中药材种植,打造中药材规模化种植产业带[3]。发展林药种植,对缩短林业经济周期、增加林业附加值、促进经济林产业和中药材产业可持续发展、巩固生态建设成果等方面都具有积极作用[4-5]。在林药种植中林分类型、空间结构和经营措施等都会影响林下生境条件,从而影响到药用植物的生长发育[6]。光合作用是植物一切生理活动的基础,除遗传特性影响外,还与众多环境因子有关[7-9]。环境因子在时空上具有高度异质性,存在光照强度、空气温度、空气湿度等方面不同程度的差异,导致植物因生境条件的差异而表现出特异的生理响应[10-11]。其中,叶表型与光合参数就是对植物生理现状及其活性最为直接的表征[12-13]。

滇黄精(*Polygonatum kingianum*)为百合科(Liliaceae)黄精属(*Polygonatum*)草本植物[14],以根茎入药,具有极高药用和食用价值,主产于贵州、广西、云南等省份[15-16]。主要含有多糖、黄酮、皂苷等多种化学成分,有抗衰老、防止动脉硬化及抗菌消炎、增强免疫力等功效,在老年疾病预防、营养保健、养生等领域广泛应用[17-19]。滇黄精需求量较大,在20世纪90年代需求约800 t,随着人们保健意识增加,目前年需求量已达到3 500~4 000 t。研究表明贵州中部、东部是滇黄精的中度适生区,因此滇黄精成为贵州省生物医药产业中极具产业开发价值的药用植物[20-21]。学者们在探究滇黄精的分子鉴定、药理与临床应用以及大田种植等方面做了较多工作[22-25],而对滇黄精的林下套种技术的相关研究尚未见报道。因此本研究以贵州现存面积最大的马尾松(*Pinus massoniana*)人工林自然形成的生境为研究背景选择在不同林下生境(林缘、林隙、林内)套种滇黄精,通过分析其叶片表型、光合色素质量分数、气体交换参数以及光响应曲线特征,揭示滇黄精对马尾松林下不同生境的适宜性,为林下土地资源利用及滇黄精高效种植提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于贵州省贵阳市贵州大学林学院实验林场(26°27′N、106°39′E),属于亚热带高原季风湿润气候,海拔1 082~1 120 m,全年积温3 700~4 710 ℃,年均气温15.3 ℃,年降水量1 130 mm,无霜期270 d,土壤类型是黄壤,不同生境主要土壤因子见表1。林缘、林隙、林内为3个相邻试验林地,林分类型为马尾松。马尾松年龄为20 a,平均胸径为21 cm,平均树高约11 m,各生境大小约为30 m^2。滇黄精位于不同生境的过渡区,距离生境边缘1 m。不同生境林分透光率分别为林缘75%,林隙50%,林内15%。不同生境林分密度分别为林缘45株·hm^{-2},林隙75株·hm^{-2},林内156株·hm^{-2}。

1.2 叶表型及光合色素质量分数测定

经贵州大学林学院李志博士鉴定,种苗为滇黄精。于2021年5月将种苗种植在3种林下生境中,2021年9月选取生长良好、无病斑的植株作为试验材料。叶表型测定利用便携式叶面积仪(AM350)测定叶长、叶宽、叶周长等参数。叶片光合色素质量分数测定采用丙酮-95%乙醇提取法($V_{丙酮}$:$V_{95\%乙醇}$=2:1),滇黄精叶片弃去粗大叶脉后称取0.1 g,剪碎,放入装有10 mL混合液试管中,摇匀后遮光浸提24 h,采用UV-5500紫外分光光度计室温下分别在波长663、645 nm和470 nm处进行比色,计算叶绿素a(Chla)、叶绿素b(Chlb)、叶绿素a+b(Chlt)、类胡萝卜素(Car)质量分数。

1.3 光合参数测定

2021年9月,选择晴朗无风的天气,8:00-18:00使用便携式光合测定仪(Li-6400)测定。每种生境测定5株,每株重复3次,结果取平均值。测定参数包括净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间CO_2浓度(C_i)以及气象因子,包括光合有效辐射(PAR)、大气温度(T_a)、空气相对湿度(RH)以及大气CO_2浓度(C_a),试验期间的环境因子日变化见图1。同一天9:00-11:00测定光响应曲线,控制叶室CO_2浓度为395±5 μmol·m^{-2}·s^{-1},叶室温度为25 ℃±0.5 ℃,设置光合有效辐射(PAR)共13个梯度,分别为2 000、1 800、1 600、1 400、1 200、1 000、800、600、300、200、100、50、0 μmol·m^{-2}·s^{-1},利用Photosynthesis 1.0光合软件计算得出光补偿点(L_{cp})、光饱和点(L_{sp})、表观量子率(AQY)、暗呼吸速率(R_d)。光响应曲线采用直角双曲线修正模型进行拟合,计算公式如下

$$P_n=\alpha\frac{1-\beta P_{AR}}{1+\gamma P_{AR}}P_{AR}-R_d$$

式中:P_n为净光合速率,α为光响应曲线的初始斜

表 1　不同生境的主要土壤因子

Table 1　Main factors of soil under the different habitats

参数	林缘	林隙	林内
pH	5.00±0.01b	4.80±0.01c	5.27±0.03a
土壤全 N 含量/(g·kg^{-1})	0.55±0.11a	0.54±0.17a	0.47±0.10a
土壤全 P 含量/(g·kg^{-1})	0.23±0.01ab	0.27±0.01a	0.20±0.02b
土壤全 K 含量/(g·kg^{-1})	9.10±0.01b	15.27±0.03a	7.37±0.03c

注:未出现相同小写字母表示各生境间差异显著($P<0.05$),下同。

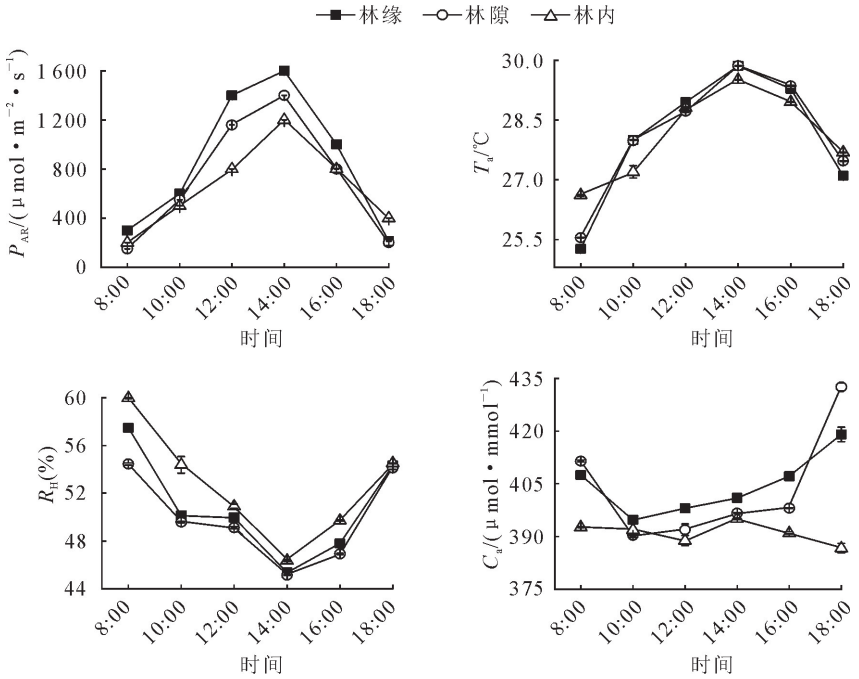

图 1　不同生境 P_{AR}、T_a、R_H 和 C_a 日变化

Fig. 1　The diurnal variations of P_{AR}、T_a、R_H *and* C_a *under different habitats*

率,β 和 γ 为系数,P_{AR} 为光合有效辐射,R_d 为暗呼吸速率。

2　数据分析

采用 Excel 整理原始数据、SPSS 软件对数据进行单因素方差分析(ANOVA,$\alpha=0.05$)以及进行皮尔逊(Pear-son)相关性分析。Origin 绘图,使用 Photosynthesis 拟合光响应曲线。

3　结果与分析

3.1　不同生境对滇黄精叶片表型的影响

由表 2 可知,林隙生境中的叶宽较林缘高 11.90%,差异显著($P<0.05$),较林内低 4.20%,差异不显著($P>0.05$);比叶面积较林缘高 12.21%,差异显著($P<0.05$),较林内高 45.09%,差异极显著($P<0.01$)。各生境间叶长和叶周长表现为林隙>林缘>林内,差异不显著($P>0.05$)。说明总体叶片生长状况为林隙最好,林缘次之,林内最差。

3.2　不同生境对滇黄精叶片光合色素质量分数的影响

由图 2 可知,Chla、Chlb 与 Chlt 质量分数在 3 种生境下均具有显著或极显著差异($P<0.05$ 或 $P<0.01$)。林缘与林隙生境中的 Car 质量分数差异不显著($P>0.05$),与林内生境中 Car 质量分数差异极显著($P<0.01$)。比较光合色素质量分数为林内>林隙>林缘。说明滇黄精在不同生境下具有较强的适应能力,在低 PAR 下可以提高光合色素质量分数来加强对光能的吸收、传递和转换。

3.3　不同生境对滇黄精气体交换参数的影响

不同生境中滇黄精叶片 P_n 日进程见图 3。3 种生境条件下滇黄精 P_n 日变化趋势不同,林缘呈现不明显的"双峰"曲线,在 10:00 出现第 1 个峰值后开始下降,14:00 出现第 2 个峰值,分析表明二者之间差异不显著($P>0.05$)。在林隙和林内生境中呈现"单峰"曲线,其峰值分别出现在 10:00 和 12:00,其中林隙峰值为 4.63 μmol·m^{-2}·s^{-1},林内峰值为 2.01 μmol·m^{-2}·s^{-1},较其他时间段的差异显著($P<0.05$)。林隙生境中滇黄精 P_n 普遍高于林缘与林内生境,在 10:00—14:00 极显著高于林缘与林内($P<0.01$)。比较不同生境中日均 P_n,其大小顺序为林隙>林缘>林内。

表 2 不同生境对滇黄精叶片表型的影响(平均值±标准误差)

Table 2 Effects of different habitats leaf surface morphology of *Polygonatum kingianum* (Mean±SE)

参数	林缘	林隙	林内
叶长/mm	91.12±2.75a	95.08±2.31a	88.33±6.15a
叶宽/mm	17.90±0.73b	20.23±0.35a	21.08±0.78a
叶周长/mm	186.52±3.71a	193.72±3.07a	188.30±12.21a
比叶面积/($cm^2 \cdot g^{-1}$)	400.89±6.06b	449.83±19.34a	310.03±8.29c

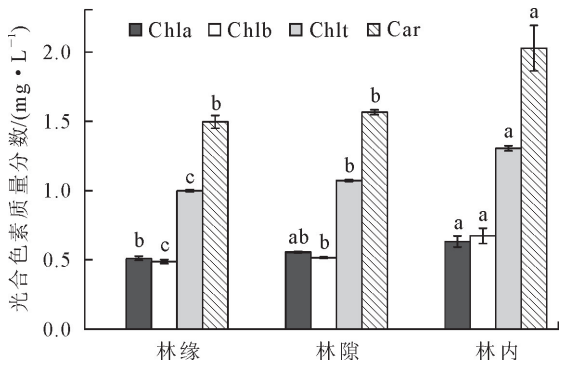

图 2 不同生境对滇黄精叶片光合色素质量分数的影响

Fig. 2 Effects of different habitats on the pigment content in the leaves of *P. kingianum*

3 种生境下 T_r 呈现"单峰"曲线,林缘生境峰值出现在10:00,为2.07 μmol·m^{-2}·s^{-1}。林隙和林内生境峰值出现在 14:00,分别为 2.46 μmol·m^{-2}·s^{-1} 和 1.32 μmol·m^{-2}·s^{-1}。3 种生境中 G_s 变化表现为清楚的"双峰"曲线,林缘和林隙两个峰值分别出现在 10:00 和 16:00,林内 2 个峰值分别出现在 10:00 和 14:00。林隙生境的滇黄精 T_r 与 G_s 在 10:00—14:00 显著高于林缘与林内($P<0.05$),而林缘与林内生境中 G_s 无显著差异($P>0.05$)。比较日均 T_r 与 G_s,其大小顺序为林隙>林缘>林内。林缘和林隙生境的 C_i 在 14:00 出现低谷底,呈"V"形曲线,而林内则呈现"W"形双低谷曲线,其谷底出现在 12:00 和 16:00。比较各生境的日均 C_i 大小顺序为林内>林缘>林隙。以上说明 3 种生境中的滇黄精都出现了"午休"现象,林隙和林缘生境"午休"现象较林内明显。

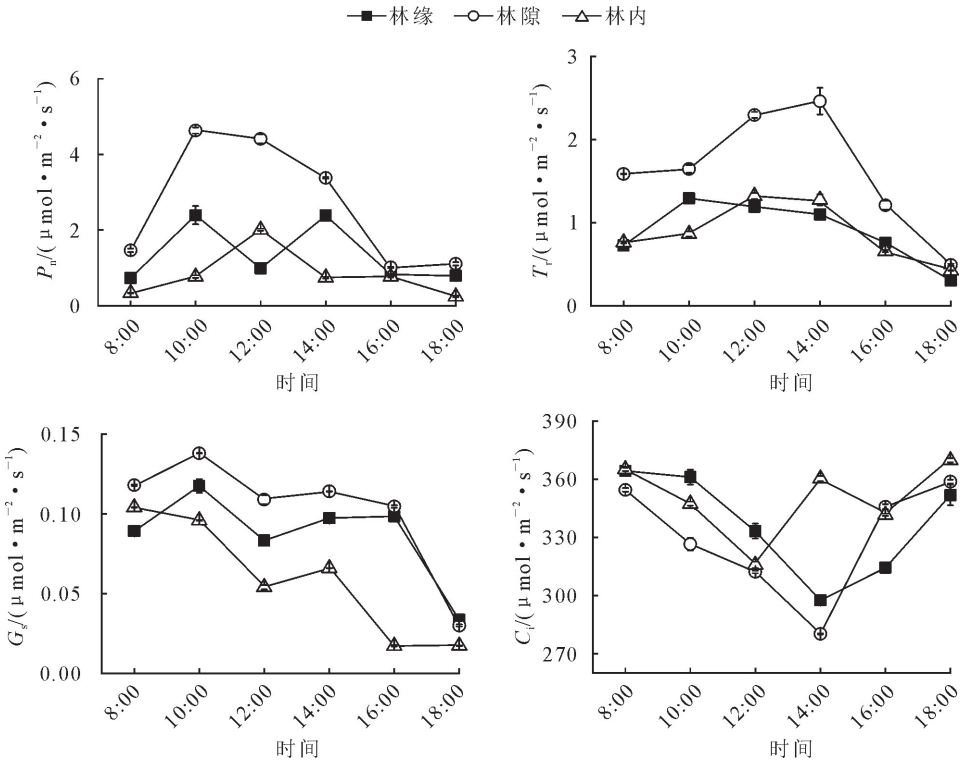

图 3 不同生境滇黄精叶片 P_n、T_r、G_s 和 C_i 日变化(平均值±标准误差)

Fig. 3 The diurnal variations of P_n, T_r, G_s and C_i in the leaves of *P. kingianum* under different habitats (Mean±SE)

3.4 不同生境对滇黄精光合—光响应曲线的影响

由图 4 可知,林缘和林内生境下滇黄精 P_n 在 PAR 为 0～300 μmol·m^{-2}·s^{-1} 范围内会随着 PAR 增强,P_n 也迅速增加;当 PAR 在 300～500 μmol·m^{-2}·s^{-1} 范围内时,P_n 上升趋势缓慢;当 PAR 在 600～2 000 μmol·m^{-2}·s^{-1} 范围内时,均

呈下降趋势。林隙生境下滇黄精 P_n 随着 PAR 增大而呈线性增加,当 PAR 达到一定强度时,P_n 达到最大值,即 L_{sp}。说明 3 种生境中滇黄精 P_n 大小为林隙>林缘>林内。由表 3 可知不同生境中滇黄精 R_d、P_{max}、L_{sp} 均差异显著或极显著($P<0.05$ 或 $P<0.01$),AQY 和 L_{cp} 各生境间无显著差异($P>0.05$)。说明林隙生境中的滇黄精 L_{cp} 较低而 L_{sp} 较高,该生境下有利于营养物质积累。

3.5　滇黄精光合参数与环境因子的关系

相关分析表明(表 4),林缘中 T_r 与 Chla 呈显著正相关,C_i 与 PAR、T_a 呈显著负相关,与 RH 呈显著正相关,G_s 与 C_a 呈显著负相关。林隙中 C_i 与 T_r、PAR 呈显著负相关,G_s 与 C_a 呈极显著负相关,Chlb 与 RH 呈显著负相关,与 C_a 呈显著正相关。林内中 P_n 与 C_i 呈极显著负相关,G_s 与 Chlt 呈显著负相关,PAR 与 Chlb 呈显著正相关,RH 与 Car 呈显著负相关。

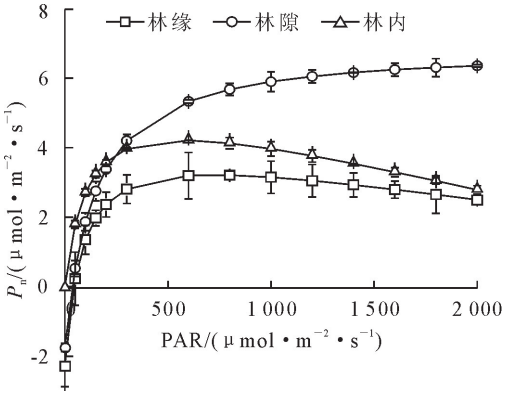

图 4　不同生境下滇黄精光合—光响应曲线

Fig. 4　Photosynthesislight—response curves of *P. kingianum* under different habitats

表 3　不同生境下滇黄精叶片光合—光响应曲线拟合参数

Table 3　Fitting parameters of *P. kingianum* photosynthesislight—response curves under different habitats

参数	林缘	林隙	林内
暗呼吸速率 R_d/(μmol·m^{-2}·s^{-1})	2.773±0.527b	1.691±0.063b	4.975±0.107a
表观量子效率 AQY/(μmol·μmol^{-1})	0.070±0.010a	0.063±0.001a	0.050±0.003a
最大净光合速 P_{max}/(μmol·m^{-2}·s^{-1})	3.773±0.555b	7.347±0.806a	3.918±0.303b
光补偿点 L_{cp}/(μmol·m^{-2}·s^{-1})	39.177±3.783a	39.162±3.666a	24.311±1.060b
光饱和点 L_{sp}/(μmol·m^{-2}·s^{-1})	686.811±7.533b	816.890±9.133a	560.633±5.989b

4　结论与讨论

4.1　不同生境对滇黄精叶表型及光合色素质量分数的影响

同种植物长期生长在不同生境下,其表型及生理生态特性会产生不同响应,出现趋异适应[26-27]。3 种生境中的滇黄精叶片生长状况为林隙最好,林缘次之,林内最差。叶绿体色素是植物进行光合作用的物质基础,其质量分数高低直接决定了植物光合作用的强弱。但是 3 种生境中的滇黄精的光合色素质量分数表现为林内>林缘>林隙,这是因为植物在低 PAR 环境中可以通过提高叶片光合色素质量分数来提高对光能的利用效率,以维持生长[28-29]。

4.2　不同生境对滇黄精叶片气体交换参数的影响

由于林缘、林隙、林内 3 种生境中的 PAR、T_a、RH 等环境因子都有差异,其中 PAR 差异最为明显,PAR 是植物光合作用的主要影响因子,因此不同生境中的滇黄精 P_n 差异较大。3 种生境中林隙日均 P_n 高于林缘和林内,主要原因是林内郁闭度高,PAR 低,成为植物光合作用的限制因子,影响了植物光合作用速率和物质的积累。林缘日均 PAR 最高,但林缘树木稀少且阳光直射,对滇黄精的生长有胁迫作用。滇黄精的 P_n 日进程呈"双峰"曲线,"午休"现象明显;早上随着 PAR 增强和 T_a 升高,P_n 也不断升高,到 10:00 左右出现第 1 个峰值。此后随着 PAR、T_a 继续升高,导致 T_r 升高,叶片水分减少,部分气孔关闭,G_s 下降,C_i 就会降低,导致 P_n 下降。午后,随着 PAR、T_a 的降低,RH 上升,气孔开度增大,P_n 随 G_s 增大而加快,滇黄精 P_n 又逐步回升,到 14:00 左右出现第 2 个峰值[25]。植物光合"午休"是对强 PAR 和高 T_a 的一种生态适应和自我调节机制的体现[29]。"午休"受气孔因素、非气孔因素以及气孔和非气孔因素的共同影响[30-31]。本研究中林缘生境中的滇黄精在 10:00—12:00 时间段内 P_n 和 C_i 变化方向相同,G_s 降低,是气孔限制因素引起的"午休"。林隙生境中的滇黄精虽然在 10:00—12:00 时间段内 P_n、C_i、G_s 变化趋势与林缘一致,但 T_r 在此时间段内呈上升趋势,说明此时气孔开放程度较高,并不完全满足气孔关闭导致净光合速率下降的"午休"特点,可能还存在非气孔因素的原因。高 T_a、强 PAR 使得植株呼吸作用过强,消耗物质较多,导致细胞原生质结构破坏,可能是其中一个原因,但仍待进一步研究确定[32]。林内 P_n 和 C_i 变化方向相反,且 G_s 增大,此时"午休"现象由非气孔限制因素所引起[33-34]。

表4 滇黄精光合参数与环境因子间的相关性分析

Table 4 Linear correlations among photosynthetic variables and environmental factors of *Polygonatum kingianum*

生境	参数	生理因子				环境因子				光合色素		
		P_n	T_r	C_i	G_s	P_{AR}	T_a	R_H	C_a	Chla	Chlb	Chlt
林缘	T_r	0.756	1									
	C_i	−0.255	0.111	1								
	G_s	0.594	0.770	−0.180	1							
	P_{AR}	0.403	0.269	−0.845*	0.386	1						
	T_a	0.457	0.277	−0.853*	0.298	0.861*	1					
	R_H	−0.596	−0.376	0.850*	−0.454	−0.848*	−0.975**	1				
	C_a	−0.462	−0.767	−0.088	−0.828*	−0.340	−0.034	0.145	1			
	Chla	0.985	1.000*	0.109	0.846	0.063	0.559	−0.734	−0.893	1		
	Chlb	−0.723	−0.844	0.461	−0.408	−0.606	−0.925	0.987	0.493	−0.832	1	
	Chlt	0.507	0.329	0.969	0.795	−0.913	−0.582	0.380	−0.734	0.350	0.229	1
	Car	0.931	0.984	−0.090	0.723	0.260	0.712	−0.854	−0.786	0.980	−0.926	0.157
林隙	T_r	0.712	1									
	C_i	−0.694	−0.866*	1								
	G_s	0.597	0.699	−0.415	1							
	P_{AR}	0.538	0.783	−0.905*	0.309	1						
	T_a	0.316	0.388	−0.686	0.040	0.861*	1					
	R_H	−0.398	−0.605	0.777	−0.384	−0.897*	−0.923**	1				
	C_a	−0.435	−0.706	0.325	−0.951**	−0.272	0.073	0.286	1			
	Chla	−0.413	0.570	0.026	−0.985	0.275	−0.138	0.280	−0.185	1		
	Chlb	0.981	0.669	−0.979	0.058	0.873	0.996	−0.999*	0.999*	−0.229	1	
	Chlt	0.368	0.987	−0.701	−0.809	0.883	0.616	−0.496	0.579	0.695	0.541	1
	Car	−0.358	0.618	−0.035	−0.994	0.333	−0.078	0.222	−0.125	0.998*	−0.170	0.737
林内	T_r	0.692	1									
	C_i	−0.950**	−0.510	1								
	G_s	−0.075	0.352	0.136	1							
	P_{AR}	0.445	0.698	−0.341	−0.247	1						
	T_a	0.139	0.072	−0.045	−0.811	0.629	1					
	R_H	0.119	−0.054	−0.266	0.661	−0.550	−0.894*	1				
	C_a	−0.129	0.523	0.181	0.627	0.402	−0.322	0.097	1			
	Chla	−0.904	−0.884	0.946	0.770	−0.986	−0.909	0.304	0.881	1		
	Chlb	0.979	0.969	−0.996	−0.898	0.998*	0.981	−0.520	−0.967	−0.972	1	
	Chlt	0.948	0.961	−0.906	−0.997*	0.827	0.945	−0.879	−0.963	−0.721	0.864	1
	Car	0.737	0.767	−0.657	−0.882	0.528	0.730	−0.997*	−0.771	−0.378	0.585	0.914

注：* 表示相关性呈显著水平($P<0.05$)，* * 表示相关性呈极显著水平($P<0.01$)。

4.3 不同生境对滇黄精叶片光响应曲线的影响

植物叶片 L_{sp} 与 L_{cp} 分别体现了植物对强光和弱光的利用能力[35]。林隙生境滇黄精 L_{cp} 及 R_d 较低而 L_{sp} 较高，说明林隙生境有利于滇黄精有机物质积累。正常情况下耐荫植物的 AQY 在 0.02～0.05[36]，而滇黄精的 AQY 在 0.05～0.07，同时 L_{cp} 在 600，说明滇黄精虽属于阳生植物($L_{cp}>380$)但不宜生长在强光、高温生境中；同时不宜种植在郁闭度高的林内生境下。这与野生黄精喜湿耐荫，不适应阳光直射，因而主要分布在荒山坡和灌木、乔木林下的习性相符合[37]。

4.4 滇黄精光合参数与环境因子关系

林缘生境中 P_n 和 T_r 与 Chla 均具有较高的正相关性，表明该生境下较高的叶绿素含量有利于滇黄精旺盛的生理活性维持。同时，该生境下滇黄精光合速率的“午休”是由气孔因素导致的。分析其原因，中午前后随 T_r 的升高使得环境中 R_H 降低，叶片为保蓄水分会降低 G_s，从而限制外界 CO_2 通过气孔进入叶肉细胞间隙，由此导致叶片碳同化速率下降[38-39]。林隙生境中 P_n 与 Chlb 相关性最大，呈正相关，Chlb 与 PAR 呈显著正相关，说明光照是影响林隙下滇黄精生长的重要因素，且与 Chlb 含量密切相关。林内生境中 P_n 与 C_i 呈极显著负相关，说明林内生境滇黄精碳同化速率明显受叶肉细胞 CO_2 浓度的限制。分析其原因：叶片 P_n 升高消耗了叶肉细胞存留的 CO_2，而林内环境下空气流速

慢,限制了通过气孔进入叶肉细胞的 CO_2 数量,最终导致 C_i 降低。

滇黄精在林隙生境中叶片生长状况较林缘与林内好,且日均 P_n、P_{max}、L_{sp} 表现为林隙>林缘>林内,R_d、L_{cp} 表现为林内>林缘>林隙。这说明林隙生境内更有利于滇黄精光能利用及碳同化效率。因此,林下种植滇黄精的最适宜生境为林隙,林缘次之,林内最差。滇黄精作为一种绿色草本植物,其生长过程在需光的同时也具有一定的耐阴性。因此,实际生产中,可通过提高林内透光度和温度条件,以营造有利于滇黄精生长的生境条件,为林下开展林药复合经营提供技术支撑。

参考文献:

[1] 莫秀超,潘晓莎. 林下经济助力脱贫攻坚的措施探讨[J]. 林产工业,2021,58(4):67-69.
MO X C,PAN X S. Discussion on measures of under-forest economy to help poverty alleviation[J]. China Forest Products Idustry,2021,58(4):67-69. (in Chinese)

[2] 张玲,张东来. 红松次生林下不同复合经营模式物种多样性研究[J]. 森林工程,2021,37(4):40-46.

[3] 方碧陶. 贵州省规划 2025 年林下中药材种植规模达 450 万亩[J]. 中医药管理杂志,2021,29(22):180.

[4] 林秋吉. 内江市林药种植模式综合效益评价[D]. 西南科技大学,2020.

[5] 刘英,王昆. 东北地区林下经济产业链特色研究[J]. 林产工业,2021,58(10):91-93.
LIU Y,WANG K. Study on characteristics of under forest economic industry Chain in Northeast China[J]. China Forest Products Industry,2021,58(10):91-93. (in Chinese)

[6] 杨学成,周庆,唐启明,等. 粤东亚热带森林群落树种组成对苔藓植物分布的影响[J]. 热带亚热带植物学报,2019,27(4):376-382.
YANG X C,ZHOU Q,TANG Q M,*et al*. Influence of tree species composition in subtropical forest communities on bryophyte distribution in eastern Guangdong[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany,2019,27(4):376-382. (in Chinese)

[7] 马金娥,金则新,张文标. 濒危植物夏蜡梅及其伴生植物的光合日进程[J]. 植物研究,2007,27(6):708-714.
MA J E,JIN Z X,ZHANG W B. The Diurnal changes of photosynthesis in the endangered plant *Sinocalycanthus chinensis* and its accompanying plants[J]. Bulletin of Botanical Research,2007,27(6):708-714. (in Chinese)

[8] 魏丽娜,周冠军,孙海龙,等. 氮磷施肥对水曲柳叶片光合特征及体内非结构性碳的影响[J]. 森林工程,2021,37(5):20-27.

[9] 姚新转,张宝会,陈湖芳,等. 过表达 *BAS*1 延迟转基因矮牵牛衰老[J]. 山地农业生物学报,2022,41(2):38-43.
YAO X Z,ZHANG B H,CHEN H F,*et al*. Over-expression of the *BAS*1 gene to delay senescence in transgenic *Petunia hybrida*[J]. Journal of Mountain Agriculture and Biology,2022,41(2):38-43. (in Chinese)

[10] 安树青,洪必恭,李朝阳,等. 紫金山次生林林窗植被和环境的研究[J]. 应用生态学报,1997,8(3):245-249.
AN S Q,HONG B G,LI Z Y,*et al*. Environmental and vegetation studies of the gaps of secondary forests on Zijin mountain[J]. Chinese Journal of Applied Ecology,1997,8(3):245-249. (in Chinese)

[11] 吴甘霖,羊礼敏,段仁燕,等. 大别山五针松林林窗、林缘和林下的微气候特征[J]. 生物学杂志,2017,34(4):64-66.
WU G L,YANG L M,DUAN R Y,*et al*. The microclimate characteristics in the gap,gap adjacent and closed canopy of *Pinus dabeshanensis* forest[J]. Journal of Biology,2017,34(4):64-66. (in Chinese)

[12] 周成. 滨海湿地植被光合作用与荧光特性的动态研究[D]. 上海:华东师范大学,2021.

[13] 李琪园,王晓斌,沈登锋,等. 盐胁迫下'贝尔奇卡金'哈克勒雷冬青与冬青的光合特性比较[J]. 山地农业生物学报,2021,40(2):36-42.
LI Q Y,WANG X B,SHEN D F,*et al*. Comparison of photosynthetic characteristics between *Ilex*×*altaclerensis* 'Belgica Aurea' and *Ilex chinensis* under salt stress[J]. Journal of Mountain Agriculture and Biology,2021,40(2):36-42. (in Chinese)

[14] 徐宇琳,王元忠,杨美权,等. 黄精的本草考证及民族用法[J]. 中国实验方剂学杂志,2021,27(17):237-250.
XU Y L,WANG Y Z,YANG M Q,*et al*. Herbal textual research on polygonati rhizoma and ethnic usage[J]. Chinese Journal of Experimental Traditional Medical Formulae,2021,27(17):237-250. (in Chinese)

[15] 杨兴鑫,穆健康,顾雯,等. 滇黄精资源的开发应用进展及前景分析[J]. 生物资源,2019,41(2):138-142.
YANG X X,MU J K,GU W,*et al*. Advances and prospect analysis on development and application of *Polygonatum kingianum*[J]. Biotic Resources,2019,41(2):138-142. (in Chinese)

[16] 陈怡,姚云生,陈松树,等. 多花黄精不同龄须根药材质量研究[J]. 山地农业生物学报,2019,38(6):61-63,79.
CHEN Y,YAO Y S,CHEN S S,*et al*. Study on the quality of radix in different ages of *Polygonatum cyrtonema* Hua[J]. Journal of Mountain Agriculture and Biology,2019,38(6):61-63,79. (in Chinese)

[17] 陶爱恩,张晓灿,杜泽飞,等. 黄精属植物中黄酮类化合物及其药理活性研究进展[J]. 中草药,2018,49(9):2163-2171.
TAO A E,ZHANG X C,DU Z F,*et al*. Research progress on flavonoids in plants of *Polygonatum* mill and their pharmacological activities[J]. Chinese Traditional and Herbal Drugs,2018,49(9):2163-2171. (in Chinese)

[18] 王婧,陶爱恩,杨燕,等. 滇黄精中多糖的分离与抗氧化活性研究[J]. 中草药,2021,52(16):4789-4796.
WANGJ,TAO A N,YANG Y,*et al*. Separation,physicochemical properties and anti-oxidant activities of three polysaccharides from *Polygonatum kingianum*[J]. Chinese Traditional and Herbal Drugs,2021,52(16):4789-4796. (in Chinese)

[19] 陶爱恩. 滇黄精多糖的理化性质、活性筛选与质量评价研究[D]. 大理白族自治州:大理大学,2019.

[20] 姚馨,张金渝,万清清,等. 滇黄精的潜在分布与气候适宜性分析[J]. 热带亚热带植物学报,2018,26(5):439-448.
YAO X,ZHANG J Y,WAN Q Q,*et al*. 2019. Potential geo-

graphical distribution of *Polygonatum kingianum* and its climatic suitability analysis[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany,2018,26(5):439-448. (in Chinese)

[21] 柳威,林懋怡,刘晋杰,等.滇黄精研究进展及黄精研究现状[J].中国实验方剂学杂志,2017,23(14):226-234.
LIU W,LIN M Y,LIU J J,*et al*. Progress in study of *Polygonatum kingianum* and research status of Polygonati Rhzoma [J]. Chinese Journal of Experimental Traditional Medical Formulae,2017,23(14):226-234. (in Chinese)

[22] 焦劼.黄精种质资源研究[D].咸阳:西北农林科技大学,2018.

[23] 石乃星,文国松,赵明富.黄精属植物DNA分子鉴定技术应用研究进展[J].植物遗传资源学报,2021,22(5):1209-1218.
SHI N X,WEN G S,ZHAO M F. Application of DNA molecular identification technology in *Polygonatum* mill[J]. Journal of Plant Genetic Resources,2021,22(5):1209-1218. (in Chinese)

[24] 刘熙,宋荣,马英姿,等.七种黄精属植物的光合特性[J].经济林研究,2021,39(2):181-187,195.
LIU X,SONG R,MA Y Z,*et al*. Photosynthetic characteristics of seven *Polygonatum* species [J]. Non-wood Forest Rsearch,2021,39(2):181-187,195. (in Chinese)

[25] 赵镭.天童国家森林公园常见种幼苗光合特性及物质分配特征[D].上海:华东师范大学,2010.

[26] 张淑敏,陈玉福,于飞海,等.林下和林窗内绢毛匍匐委陵菜的克隆生长和克隆形态[J].植物生态学报,2003,27(4):567-571.
ZHANG S M,CHEN Y F,YU F H,*et al*. Clonal growth and clonal morphology of *Potentilla reptans* var. *sericophylla* in forest understory and gap[J]. Chinese Journal of Plant Ecology,2003,27(4):567-571. (in Chinese)

[27] 刘茂秀,史军辉,王新英,等.塔河中游不同生境天然胡杨林木的光合与蒸腾特性[J].西北林学院学报,2021,36(6):9-15.
LIU M X,SHI J H,WANG X Y,*et al*. Photosynthetic and transpiration characteristics of natural *Populus euphratica* forests in different habitats in the middle reaches of the Tahe river[J]. Journal of Northwest Forestry University,2021,36(6):9-15. (in Chinese)

[28] MEGUIRE J P,MITEHELL R J,MOSER E B. Gaps in a gappy forest:plant resources,longleaf pine regeneration,and understory response to tree removal in longleaf pine savannas [J]. Canadian Journal of Forest Research,2001,31(5):765-778.

[29] 李浩铭,余著成,陈卓,等.光照强度对伯乐树幼苗生长及相关生理指标的影响[J].西南林业大学学报:自然科学,2021,41(3):20-30.
LI H M,YU Z C,CHEN Z,*et al*. Effects of light intensity on the growth and related physiological indexes of *Bretschneidera sinensis*[J]. Journal of Southwest Forestry University:Natural Sciences,2021,41(3):23-30. (in Chinese)

[30] 张芸香,张荣荣,王怡霖,等.干旱胁迫对杜仲截干苗生长和光合特性的影响[J].西北林学院学报,2020,35(4):1-6.
ZHANG Y X,ZHANG R R,WANG Y L,*et al*. Effects of soil drought on the growth and leaf photosynthetic characteristics of *Eucommia ulmoides* seedlings[J]. Journal of Northwest Forestry University,2020,35(4):1-6. (in Chinese)

[31] 李媛.土壤粗化对兴安胡枝子生理生长及种群生态特征的影响[D].阜新:辽宁工程技术大学,2021.

[32] 薛建平,王兴,张爱民,等.遮荫对半夏光合特性的影响[J].中国中药杂志,2008,33(24):2896-2900.
XUE J P,WANG X,ZHANG A M,*et al*. Effects of shading on photosynthetic characteristics of *Pinellia ternata* leaves [J]. China Journal of Chinese Materia Medica,2008,33(24):2896-2900. (in Chinese)

[33] 朱倩玉,姜新强,刘庆超,等.遮光处理对4种彩叶灌木叶色的影响[J].西南农业学报,2017,30(3):574-579.
ZHU Q Y,JIANG X Q,LIU Q C,*et al*. Effects of shading treatments on four color-leafed shrub plants[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences,2017,30(3):574-579. (in Chinese)

[34] 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[J].应用生态学报,2006,17(4):4653-4656.
QIN S H,LI L L. Effects of shading on squash seedlings' morphological and photosynthetic physiological characteristics [J]. Chinese Journal of Applied Ecology,2006,17(4):4653-4656. (in Chinese)

[35] 胡举伟,代欣,宋涛,等.不同光质对桑树幼苗生长和光合特性的影响[J].植物研究,2019,39(4):481-489.
HU J W,DAI X,SONG T,*et al*. Effects of different light qualities on growth and photosynthetic characteristics of mulberry seedlings[J]. Bulletin of Botanical Research,2019,39(4):481-489. (in Chinese)

[36] 畅灼卓,王雅情,赵夏童,等.'苯磺隆'对不同谷子品种叶片光合特性的影响[J].中国农业大学学报,2021,26(11):35-48.
CHANG Z Z,WANG Y Q,ZHAO X T,*et al*. Effects of 'Tribenuron-methyl' on the photosynthetic characteristics of different foxtail millet varieties[J]. China Agricultural University Journal of Social Sciences Edition,2021,26(11):35-48. (in Chinese)

[37] 仉劲,李国清,李景宇,等.泰山黄精栽培研究进展[J].山东林业科技,2021,51(1):87-91.
ZHANG J,LI G Q,LI J Y,*et al*. The research progress of the *Taishan Polygonatum* on cultivation[J]. Journal of Shandong Forestry Science and Technology,2021,51(1):87-91. (in Chinese)

[38] 叶子飘,谢志亮,段世华,等.设施栽培条件下三叶青叶片光合的气孔和非气孔限制[J].植物生理学报,2020,56(1):41-48.
YE Z P,XIE Z L,DUAN S H,*et al*. Stomatal and non-stomatal limitation of photosynthesis for *Tetrastigma hemsleyanum* under the condition of facility cultivation[J]. Plant Physiology Journal,2020,56(1):41-48. (in Chinese)

[39] 李诗莹,赵乾坤,郎莹,等.沂蒙山区金银花光合效率对土壤水分的响应[J].西北林学院学报,2020,35(3):55-60.
LI S Y,ZHAO Q K,LANG Y,*et al*. Response of photosynthetic efficiency in the leaves of *Lonicera japonica* to soil moisture in Yimeng mountainous area[J]. Journal of Northwest Forestry University,2020,35(3):55-60. (in Chinese)