

# 平茬高度对香椿生长及其光合特性和非结构性碳水化合物含量的影响

任晓亮<sup>1</sup>, 黄东晨<sup>1</sup>, 谷明远<sup>1</sup>, 田新鑫<sup>1</sup>, 祁长建<sup>1</sup>, 袁应菊<sup>2</sup>, 傅松玲<sup>1\*</sup>

(1 安徽农业大学 林学与园林学院, 合肥 230036; 2 安徽东方金桥农林科技股份有限公司, 安徽六安 237000)

**摘要:** 该研究以4年生香椿为试验材料, 设置平茬20 cm(T<sub>1</sub>), 50 cm(T<sub>2</sub>), 80 cm(T<sub>3</sub>)和不平茬(CK)4种处理, 观测其萌枝和叶片生长情况, 以及叶片的气体交换参数、光合色素含量、非结构性碳水化合物(NSC)含量的变化, 分析不同平茬高度的生长生理响应差异, 以明确平茬措施下香椿植株更新复壮再生的生理机制。结果表明: (1) 平茬能够显著提高香椿的萌枝能力, 促进侧枝和叶片生长, 其萌枝数、侧枝长度在T<sub>3</sub>处理下最高, 成枝数、叶长、叶宽、叶面积及侧枝粗度在T<sub>2</sub>处理下达到最大值。(2) 随着平茬高度的增加, 香椿叶片净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和水分利用效率均先升后降, 并在T<sub>2</sub>处理达到最大, 较CK分别显著提高了17.33%、10.00%、13.51%和6.98%; 平茬也提高了叶片光合色素含量, 叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素含量和类胡萝卜素含量在T<sub>2</sub>处理下分别比CK显著提高了18.34%、27.07%、21.11%和23.05%。(3) 不同平茬高度处理下, 香椿叶、枝、根各器官中可溶性糖、淀粉和NSC含量均高于CK, 且T<sub>2</sub>和T<sub>3</sub>处理增幅均达到显著水平; 平茬处理与未平茬处理下香椿叶、枝、根不同器官中可溶性糖、淀粉和NSC含量分配规律一致, NSC含量表现为叶>根>枝。研究发现, 平茬能够通过提高叶片光合色素含量和光合气体交换参数来促进香椿的光合能力, 并通过优先储存策略促进不同器官中非结构性碳水化合物的积累和分配来适应平茬作业带来的影响, 调控香椿萌枝发生及生长, 并以平茬50 cm香椿更新恢复生长和光合能力最佳。

**关键词:** 香椿; 平茬高度; 生长特征; 光合特性; 非结构性碳水化合物

中图分类号: Q945.3; Q945.79; S644.4 文献标志码: A

## Growth and Photosynthetic Characteristics and Non-structural Carbohydrate Content of *Toona sinensis* under Different Stubble Height

REN Xiaoliang<sup>1</sup>, HUANG Dongchen<sup>1</sup>, GU Mingyuan<sup>1</sup>, TIAN Xinxin<sup>1</sup>,  
QI Changjian<sup>1</sup>, YUAN Yingju<sup>2</sup>, FU Songling<sup>1\*</sup>

(1 School of Forestry & Landscape Architecture, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China; 2 Anhui Oriental Golden Bridge Agricultural & Forestry Sci-tec Co. Ltd, Lu'an, Anhui 237000, China)

**Abstract:** In this study, we treated four-year-old *Toona sinensis* with stubble height 20 cm (T<sub>1</sub>), 50 cm (T<sub>2</sub>), 80 cm (T<sub>3</sub>) and no stubble (CK) to investigate the growth of sprouting branches and leaves, as well as the changes of leaf gas exchange parameters, photosynthetic pigment content and non-structural carbohydrate (NSC) content. We analyzed the differences in growth physiological response to different stubble

收稿日期: 2022-07-13; 修改稿收到日期: 2023-03-09

基金项目: 安徽省科技厅扶贫专项食用香椿良种选育及高效栽培技术研究与示范(202003b06020011)

作者简介: 任晓亮(1997-), 男, 在读硕士研究生, 主要从事植物生理生态研究。E-mail: 1213844402@qq.com

\* 通信作者: 傅松玲, 女, 教授, 博士生导师, 主要从事森林培育及植物生理生态方面的研究。E-mail: fusionsongling@ahau.edu.cn

heights and preliminarily explored the physiological mechanism of renewing and rejuvenating regeneration of *T. sinensis* plants under different stubble treatments. The results showed that: (1) different stubble heights could significantly improve the sprouting ability and promote the growth of lateral branches and leaves of *T. sinensis*. The sprouting number and lateral branch length of *T. sinensis* were the highest under  $T_3$  treatment, while the sprouting number, leaf length, leaf width, leaf area and side branch diameter reached the maximum under  $T_2$  treatment. (2) With the increase of stubble height, the net photosynthetic rate ( $P_n$ ), transpiration rate ( $T_r$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ) and water use efficiency (WUE) of leaves increased first and then decreased, and reached the maximum in  $T_2$  treatment, which significantly increased by 17.33%, 10.00%, 13.51% and 6.98% compared with CK, respectively. Different stubble heights also increased the photosynthetic pigment content of leaves, chlorophyll a, chlorophyll b, total chlorophyll contents and carotenoid content in  $T_2$  treatment significantly increased by 18.34%, 27.07%, 21.11% and 23.05%, respectively, compared with CK. (3) The contents of soluble sugar, starch and NSC in leaves, branches and roots of *T. sinensis* under different stubble heights were higher than those of CK, and the increases in  $T_2$  and  $T_3$  treatments reached a significant level. The distribution rules of soluble sugar, starch and NSC contents in different organs of leaves, branches and roots of *T. sinensis* were consistent between stubble treatment and no stubble treatment, and NSC contents showed the order of leaves > roots > branches. The results indicate that different stubble heights could improve the photosynthetic capacity of *T. sinensis* by increasing photosynthetic pigment content and photosynthetic gas exchange parameters of leaves, and promote the accumulation and distribution of non-structural carbohydrates in different organs through priority storage strategy to adapt to the effects of stubble treatment and regulate the occurrence and growth of sprouts. The comprehensive results of this experiment showed that the regeneration of *T. sinensis* with stubble height 50 cm was the best for growth recovery and photosynthetic capacity.

**Key words:** *Toona sinensis*; stubble height; growth characteristics; photosynthetic characteristics; non-structural carbohydrate

平茬是指将苗木从地面或距离地面一定高度截断,以刺激更多萌枝发生、培育优质苗木的一种抚育手段<sup>[1-2]</sup>,平茬高度一般根据植株自身生物学特性而选择。林业生产中常通过平茬来促使林木更新复壮,恢复植物生态经济价值。研究表明合理的平茬可调整植株器官间的营养物质分配,改变根冠比,增加叶片氮含量,从而提高叶片净光合速率,实现补偿性生长<sup>[3-4]</sup>。王震等<sup>[5]</sup>指出平茬会影响四合木(*Tetraena mongolica*)的萌枝数量、长度和基径年生长量,提高单位面积四合木的生物量;杜丹丹等<sup>[6]</sup>则认为平茬能刺激杜仲(*Eucommia ulmoides*)萌芽发生,增加单株总叶片数、枝条数、叶面积、叶厚等,促进植株生长。小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)和凤丹(*Paeonia ostii*)在适度平茬后,植株叶片光能利用效率增强,净光合速率、蒸腾速率、水分利用效率和叶绿素含量均显著提高<sup>[7-8]</sup>。田登娟等<sup>[9]</sup>发现,中国沙棘(*Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis*)在平茬10 cm后可通过提高其叶片和根系的NSC含量、储量及其分配比例来促进伐桩萌枝生长及存活。

香椿(*Toona sinensis*)属于楝科香椿属多年生

落叶乔木,顶端优势明显,自然状态下2~3年即可达到3 m<sup>[10]</sup>,易形成高立独干树形,椿芽产量低下且不易采摘。目前平茬已成为菜用香椿矮化增产的重要手段,前人研究主要集中在平茬高度和平茬时间对香椿芽产量、营养成分影响等方面,如郝明灼<sup>[11]</sup>和黄鹏<sup>[12]</sup>分别以2年生、1年生香椿为试材进行不同平茬高度的研究,均发现中度平茬处理下香椿产量提高幅度最大;张薇等<sup>[13]</sup>设计正交实验研究水肥控制和截干三因素对香椿生长和产量的影响得出20 cm为适宜截干高度;张晓丽等<sup>[14]</sup>对比不同平茬时间后的香椿芽及产量发现,4月份平茬香椿的营养品质和产量表现较其他时间平茬更佳。但是,目前关于对平茬后香椿更新恢复生长和光合生理变化规律的研究相对较少,本试验通过研究平茬技术手段在解除香椿顶端优势、促进侧枝萌发上的应用,明确平茬对香椿生长形态、光合特性的影响,并对平茬处理后香椿器官(叶、枝、根)非结构性碳水化合物含量积累及分配进行分析,初步探讨平茬措施下香椿植株更新复壮、再生资源获取和分配策略的生理机制,以期为香椿矮化栽培确定平茬高度提供理论依据。

# 1 材料和方法

## 1.1 试验地概况

试验样地位于安徽省阜阳市太和县安徽泰和香椿产业园香椿示范基地(33°11'13"N, 115°34'24"E), 属暖温带半湿润季风气候区, 年平均温度 14.9 °C, 年降雨量为 900 mm 且主要集中在 6—9 月, 年日照时间为 1 800~2 100 h, 无霜期 214 d。试验地土壤为黄潮土, 土壤主要理化参数为全氮 1.32 g · kg<sup>-1</sup>, 有机质 18.06 g · kg<sup>-1</sup>, 有效磷 13.58 mg · kg<sup>-1</sup>, 速效钾 396.83 mg · kg<sup>-1</sup>, pH 值 8.06。

## 1.2 试验材料与方法

供试材料为 4 年生香椿, 株行距为 1 m × 1.5 m。为保障香椿平茬后有足够的旺盛生长期, 翌年侧枝能够形成饱满顶芽, 平茬作业于 2021 年 5 月进行, 选取长势相对一致的 36 株香椿, 随机分为 4 个留茬高度处理组(植株根颈处到平茬顶端的高度), 分别为留茬 20 cm(T<sub>1</sub>)、50 cm(T<sub>2</sub>)和 80 cm(T<sub>3</sub>), 以设置不平茬(CK)为对照, 每个处理设 9 株重复。平茬作业时茬口与地面平行, 减少茬口周围树皮的损伤。平茬后, 及时涂抹油漆防止伤口感染。

## 1.3 测定指标及方法

**1.3.1 生长指标** 每处理选取 9 株植株, 3 次重复, 从平茬后 20 d 起测定植株相关指标, 用钢卷尺测量侧枝长度(精确到 0.1 cm), 用游标卡尺测量侧枝粗度(精确到 0.01 mm); 平茬作业期间每隔 20 d 测 1 次侧枝长度、粗度, 共 5 次。在平茬 20 d 后统计香椿萌枝数, 待侧枝木质化后统计成枝数。同时于光合作用测定当天采集成熟健康叶片带回实验室利用扫描仪(Canon lide300)将叶片平铺扫描, 随后使用 ImageJ 软件测量叶长、叶宽、叶面积。

**1.3.2 光合气体交换参数** 使用 Li-6400 便携式光合仪进行香椿叶片光合气体交换参数的测定。测定时间为 2021 年 8 月中旬上午 8:00—11:00, 每处理随机选取 3 株香椿, 在萌枝 2/3 处选取 3~5 枚向阳、成熟健康的叶片, 光强设置为 1 200 μmol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>, CO<sub>2</sub> 浓度为 400 μmol · mol<sup>-1</sup>, 叶室温度为 25 °C。待读数趋于稳定后记录不同平茬高度处理下叶片的净光合速率(P<sub>n</sub>)、蒸腾速率(T<sub>r</sub>)、气孔导度(G<sub>s</sub>)和胞间 CO<sub>2</sub> 浓度(C<sub>i</sub>), 并据此计算水分利用效率(WUE = P<sub>n</sub>/T<sub>r</sub>)。完成后当天于每处理 9 株重复中采集叶、枝、根混合样本带回实验室用于叶片光合色素和非结构性碳水化合物含量的测定。

**1.3.3 光合色素含量** 叶绿素含量测定采用酒精

浸提法<sup>[15]</sup>。从各处理混合样中选取无病虫害、长势良好的叶片剪去叶尖和基部, 取中间部分剪成 2 mm 细丝混合均匀后, 称取 0.1 g, 每处理重复 3 次, 倒入 10 mL 离心管中加入 8 mL 95% 的乙醇, 在黑暗条件下浸泡 24 h, 直至叶片发白。吸取 0.2 mL 提取液用酶标仪分别测定在 649 nm、665 nm 和 470 nm 下的吸光度值 OD<sub>649</sub>、OD<sub>665</sub> 和 OD<sub>470</sub>, 按照公式分别计算出叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素总含量和类胡萝卜素含量。

叶绿素 a 含量(C<sub>a</sub>) = (13.95OD<sub>665</sub> - 6.88OD<sub>649</sub>) [V/(1000W)]

叶绿素 b 含量(C<sub>b</sub>) = (24.96OD<sub>649</sub> - 7.32OD<sub>665</sub>) [V/(1000W)]

叶绿素总含量 = 叶绿素 a + 叶绿素 b

类胡萝卜素含量 = [(1000OD<sub>470</sub> - 2.05C<sub>a</sub> - 114.8C<sub>b</sub>)/245] × [V/(1000W)]

式中, V 为叶绿素提取液总体积(mL); W 为叶片鲜重(g)。

**1.3.4 非结构性碳水化合物含量** 将采集回的根、枝、叶混合样于 105 °C 杀青 30 min, 75 °C 烘干至恒重, 研钵粉碎过 100 目筛后标记备用。分别称取叶、枝、根 0.05 g 干样倒入 10 mL 离心管中, 加入 80% 酒精 4 mL, 80 °C 水浴 30 min 后, 3 000 r · min<sup>-1</sup> 离心 5 min, 收集上清液于 50 mL 容量瓶中, 反复 3 次, 合并上清液定容用于可溶性糖含量测定。收集上述离心后的下层沉淀物测定样品中淀粉含量, 向沉淀中加入 3 mL 蒸馏水, 沸水浴中糊化 15 min, 待冷却后加入 9.2 mol · L<sup>-1</sup> 高氯酸 2 mL 提取 15 min, 加蒸馏水至 10 mL 以 3 000 r · min<sup>-1</sup> 离心 10 min 后收集上清液于 50 mL 容量瓶中, 后继续向沉淀中加入 4.6 mol · L<sup>-1</sup> 高氯酸 2 mL 重复上述操作, 再用水洗涤 2 次离心后取上清液。每处理重复 3 次。采用蒽酮比色法<sup>[16]</sup>测定可溶性糖含量, 根据葡萄糖标准曲线计算出淀粉含量。非结构性碳水化合物(NSC)含量为可溶性糖与淀粉含量之和。

## 1.4 数据处理

数据处理用 Excel 2016, 单因素方差分析和双因素方差分析用 SPSS 26.0, 差异显著性检验(P < 0.05)用 LSD, 制图用 Origin 2021。

# 2 结果与分析

## 2.1 平茬高度对香椿生长指标的影响

**2.1.1 萌枝数及叶片生长指标** 香椿经不同高度平茬处理后, 促进伐桩产生了更多的新生枝条, 未平

茬的香椿由于存在顶端优势,侧芽生长受到抑制,萌枝能力表现较差(表1)。与未平茬CK相比,不同留茬高度处理后的萌枝数显著提高( $P < 0.05$ ),分别是未平茬的1.59~2.18倍。成枝数和成枝率在不同平茬高度下总体变化规律相似,均表现出先升后降的趋势,以 $T_2$ 处理最高,其中平茬处理后的成枝数和CK相比差异显著,但成枝率仅在 $T_2$ 处理达到显著性差异水平( $P < 0.05$ )。同时,各平茬处理也使香椿叶长、叶宽和叶面积比对照分别显著提高了10.28%~21.63%、10.34%~22.92%、23.86%~48.44%( $P < 0.05$ ),并均在 $T_2$ 处理达到最大,且 $T_2$ 和 $T_3$ 处理大多显著高于 $T_1$ 处理,而 $T_2$ 和 $T_3$ 处理间多无显著差异。

**2.1.2 侧枝长度和粗度** 不同高度平茬均能够提高香椿侧枝长度,其侧枝长度在各平茬时间不同程

度地高于同期不平茬对照(图1, I)。在平茬作业初期(20~40 d),香椿处于生长加速期,侧枝生长速度较快,长度变化幅度较大, $T_2$ 处理的侧枝长度最大,显著高于其他处理( $P < 0.05$ );在处理中后期(60~100 d),平茬对侧枝长度的增加量逐渐减弱;在处理100 d时,各平茬处理香椿侧枝长度达到最大,且随着平茬高度增加而增大,总体表现为 $T_3 > T_2 > T_1 > CK$ ,不同平茬处理均与对照差异显著,增幅达到6.38%~19.41%。

同时,图1, II显示,各平茬处理香椿侧枝粗度也不同程度地大于同期对照,且 $T_2$ 和 $T_3$ 处理的增幅均达到显著水平, $T_1$ 处理增幅不显著;各时期侧枝粗度始终表现为 $T_2 > T_3 > T_1 > CK$ ,但 $T_2$ 和 $T_3$ 处理之间无显著差异;在平茬处理100 d时, $T_2$ 和 $T_3$ 处理的侧枝粗度分别比CK增加9.21%和8.04%,差

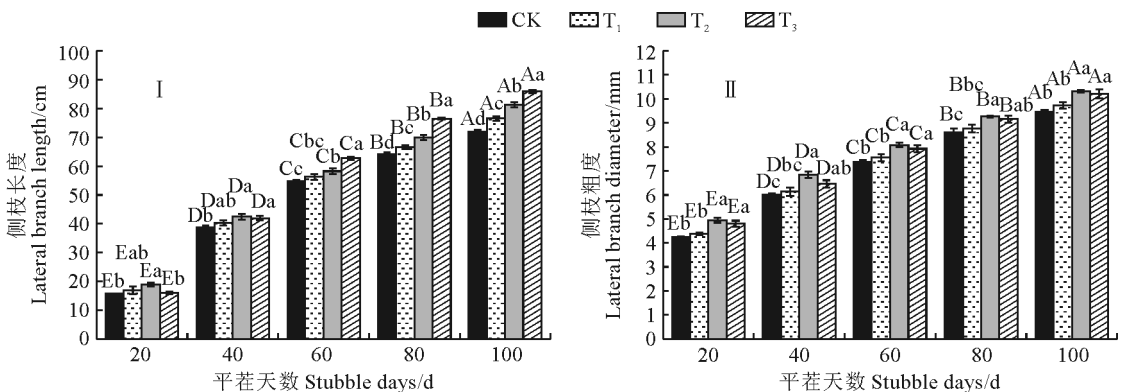
表1 不同平茬高度下香椿萌枝能力及叶片生长情况

Table 1 The branch sprout ability and leaf growth of *Toona sinensis* at different stubble heights

处理 Treatment	萌枝数 Sprout number	成枝数 Sprout survival number	成枝率 Sprout survival rate/%	叶长 Leaf length/cm	叶宽 Leaf width/cm	叶面积 Leaf area/cm <sup>2</sup>
CK	3.67±0.42c	2.00±0.26c	54.44±2.94b	10.31±0.60c	4.45±0.05c	29.46±1.59c
$T_1$	5.83±0.54b	3.51±0.44b	60.40±5.95ab	11.37±0.09b	4.91±0.16b	36.49±1.00b
$T_2$	7.50±0.34a	5.33±0.42a	71.63±5.63a	12.51±0.54a	5.47±0.14a	43.73±1.70a
$T_3$	8.00±0.26a	4.83±0.31a	60.45±3.48ab	12.11±0.31a	5.35±0.21a	39.96±0.56b

注:CK、 $T_1$ 、 $T_2$ 、 $T_3$ 分别表示不平茬对照和留茬20 cm、50 cm和80 cm;同列数字后的不同小写字母表示处理间在0.05水平存在显著性差异( $P < 0.05$ )。下同

Note: CK,  $T_1$ ,  $T_2$  and  $T_3$  denote the uneven stubble control and stubble height at 20 cm, 50 cm and 80 cm, respectively. Different lower-case letters after the numbers in same column indicate significant differences among different treatments at 0.05 level ( $P < 0.05$ ). The same as below



不同大写字母表示同一平茬高度下不同天数间差异显著( $P < 0.05$ ),不同小写字母表示同一天数下不同平茬高度间差异显著( $P < 0.05$ )。下同

图1 不同平茬高度下香椿侧枝长度和粗度随处理时间的变化

Different capital letters indicate significant differences among different days under the same stubble height ( $P < 0.05$ ), and different lowercase letters indicate significant differences among different stubble height under the same day ( $P < 0.05$ ). The same as below

Fig. 1 Changes in the length and diameter of lateral branches of *T. sinensis* with treatment time under different stubble heights

异达到显著水平( $P < 0.05$ )。综合3种平茬高度处理的表现,这可能是由于 $T_1$ 处理(平茬高度20 cm)对香椿植株伤害较大,树势恢复需要较长时间,致使平茬对侧枝粗度生长的促进效果不显著。

## 2.2 平茬高度对香椿叶片光合生理指标的影响

### 2.2.1 光合气体交换参数

平茬能够显著影响香椿叶片光合气体交换参数,并以 $T_2$ 处理效果最佳(表2)。其中,随着平茬高度的增加,香椿叶片净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )和气孔导度( $G_s$ )均呈现先升后降的趋势,且均显著高于对照,并以 $T_2$ 处理最高,而胞间二氧化碳浓度( $C_i$ )却先降后升,且均显著低于对照,并以 $T_2$ 处理最低; $T_2$ 处理下香椿叶片 $P_n$ 、 $T_r$ 和 $G_s$ 与CK相比分别显著提高了17.33%、10.00%和13.51%,而其叶片 $C_i$ 则显著降低了17.84%( $P < 0.05$ )。另外, $T_2$ 、 $T_3$ 处理下香椿叶片水分利用效率(WUE)分别比CK显著提高了6.98%和6.51%,而 $T_1$ 处理比CK稍高。

### 2.2.2 光合色素含量

图2显示,平茬处理后的香椿叶片叶绿素a(Chl a)、叶绿素b(Chl b)、总叶绿素含量(Chl)和类胡萝卜素含量(Car)均高于对照组,在不同平茬高度表现为 $T_2 > T_3 > T_1 > CK$ ,且 $T_2$ 和 $T_3$ 处理比对照增幅均达到显著水平,而 $T_2$ 处理又显著高于 $T_3$ 处理, $T_2$ 较CK分别显著提高了18.34%、27.07%、21.11%和23.05%( $P < 0.05$ )。叶绿素a/叶绿素b(Chl a/Chl b)通常用来表征植物对光能的利用情况,各平茬处理的香椿叶片叶绿素a/叶绿素b(Chl a/Chl b)显著低于CK( $P < 0.05$ ),并以 $T_2$ 处理降低幅度最大(6.95%),但Chl a/Chl b在 $T_1$ 、 $T_2$ 、 $T_3$ 处理组间差异未达到显著水平。

## 2.3 平茬高度对香椿非结构性碳水化合物含量的影响

图3显示,香椿可溶性糖、淀粉和NSC含量均受平茬高度、器官的极显著影响,淀粉和NSC含量还受到平茬高度、器官交互作用的极显著影响( $P < 0.01$ ),但可溶性糖含量受交互作用的影响不显

著, $F$ 值表现为器官 $>$ 平茬高度 $>$ 交互作用。说明可溶性糖、淀粉和NSC含量主要受器官的影响,其次是平茬高度,平茬高度和器官间的交互作用影响最小。香椿各器官非结构性碳水化合物含量在不同平茬高度处理下的变化规律相似,随平茬高度的增大,香椿叶、枝、根中可溶性糖、淀粉和NSC含量均呈先升后降的趋势,并整体上以 $T_2$ 处理最高, $T_3$ 处理次之, $T_1$ 处理最低。与对照相比,各平茬处理香椿叶、枝、根中可溶性糖、淀粉和NSC含量均不同程度地提高,且增幅除 $T_1$ 处理枝、根淀粉含量外均达到显著水平( $P < 0.05$ );其中 $T_2$ 处理叶、枝、根中可溶性糖含量较CK分别显著增加了7.52%、39.04%和36.86%,淀粉含量较CK分别显著增加了50.75%、17.09%和28.13%,NSC含量较CK分别显著增加了19.77%、29.55%和31.98%。另外,平茬处理和未平茬对照香椿可溶性糖、淀粉、NSC在不同器官中分配规律一致。其中,可溶性糖含量表现为叶 $>$ 枝 $>$ 根,且叶中含量显著高于枝和根( $P < 0.05$ ),枝和根除 $T_2$ 、 $T_3$ 处理外均不显著;淀粉和NSC含量在不同器官间均表现为叶 $>$ 根 $>$ 枝,且叶和根中含量显著高于枝。

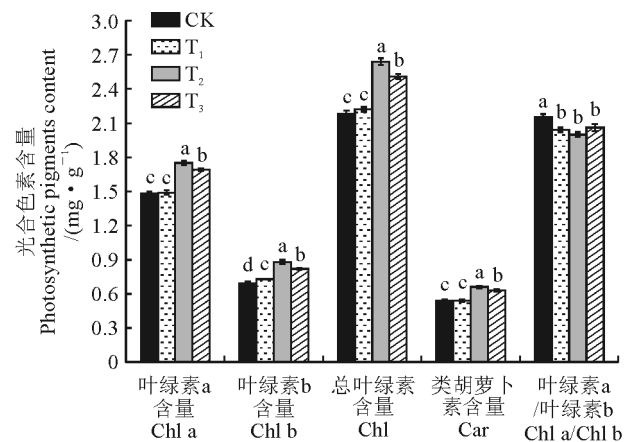


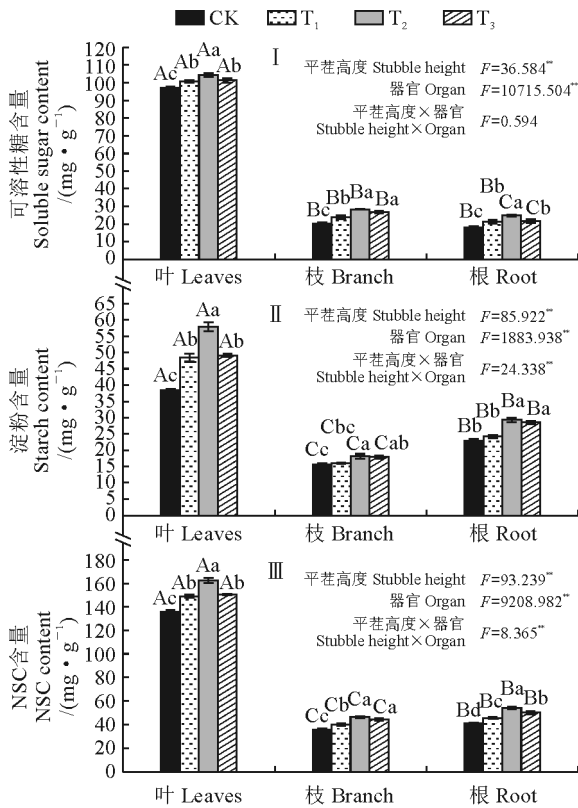
图2 不同平茬高度下香椿叶片光合色素含量变化

Fig. 2 Photosynthetic pigments content changes in leaves of *T. sinensis* under different stubble heights

表2 不同平茬高度下香椿叶片光合参数的变化

Table 2 The photosynthetic parameters in leaves of *T. sinensis* under different stubble heights

处理 Treatment	净光合速率 $P_n$ /( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	蒸腾速率 $T_r$ /( $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	气孔导度 $G_s$ /( $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	胞间 $\text{CO}_2$ 浓度 $C_i$ /( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )	水分利用效率 WUE /( $\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$ )
CK	14.43±0.09d	6.70±0.06c	0.37±2.40c	386.67±0.88a	2.15±0.03b
$T_1$	15.37±0.03c	7.03±0.09b	0.40±6.36b	356.58±0.33b	2.19±0.02b
$T_2$	16.93±0.07a	7.37±0.09a	0.42±3.48a	317.67±1.45d	2.30±0.03a
$T_3$	16.27±0.09b	7.10±0.00ab	0.41±1.53ab	345.71±1.76c	2.29±0.01a



不同大写字母表示同一平茬高度下器官间差异显著 ( $P < 0.05$ ), 不同小写字母表示同一器官下平茬高度间差异显著 ( $P < 0.05$ )

图3 不同平茬高度下香椿植株各器官非结构性碳水化合物含量变化

Different capital letters indicate significant differences among various organs under the same stubble height ( $P < 0.05$ ), and different lowercase letters indicate significant differences among different stubble heights for the same organ ( $P < 0.05$ )

Fig. 3 NSC content changes in various organs of *T. sinensis* under different stubble heights

### 3 讨论

植物生长过程中地上部分遭到人为干扰或采食性动物啃食后,可通过调节地上、地下部分养分获取策略减缓或解除胁迫来适应环境变化,进行补偿性生长,而植物补偿性生长的能力主要取决于采食或刈割的强度<sup>[17-18]</sup>。本研究结果显示,采用不同高度平茬处理后香椿萌枝数与未平茬相比均显著增加,表明平茬可促使香椿进行补偿性生长,有助于提高地上生物量的分配比例,与 Skovsgaard 等<sup>[19]</sup>发现山毛榉(*Fagus sylvatica*)在平茬后的两个生长季节中,平茬高度与伐桩萌生枝数存在正相关的趋势相一致。这可能是由于较高的伐桩存留更多的地上组织,有更多休眠芽可供萌发<sup>[20]</sup>。随着平茬高度的增加,本研究中香椿成枝数、叶长、叶宽、叶面积及侧枝

粗度均呈先升后降的趋势,其中平茬 50 cm 处理较不平茬对照差异显著。但杨丹怡等<sup>[8]</sup>报道,5、10、15 cm 3 种平茬高度中平茬 5 cm 最有利于凤丹生物量的提高,本研究结果与之略有不同,这种差异可能是植物自身生物学特性及平茬时间不同而导致。可见,平茬可以促进香椿侧枝萌发,但萌枝能力及其生长情况与平茬高度密切相关。

光合作用是植物生长和改良的基础,通过光合作用植物获取光能并将其转化为生化能量用于支持自身生长<sup>[21]</sup>,光合作用的强弱显著关联植物的生长及其抗逆性,研究表明平茬后植株的光合生理及水分利用效率都会发生变化。方向文等<sup>[22]</sup>认为,较高的光合速率是柠条(*Caragana korshinskii*)平茬后地上部分生物量得到快速恢复的关键因素。在本研究中,香椿叶片净光合速率、蒸腾速率、气孔导度及水分利用效率在平茬后均显著增加,这可能是由于平茬引起根冠比失调和源库关系发生变化,剩余叶片中叶绿素含量及细胞分裂素和光合酶活性增强,提高叶片光合能力<sup>[23]</sup>。另一方面平茬除去地上部分生物量,降低了对植物资源的争夺,为剩余器官和新生枝叶提供了有利的通风透光空间,根冠比失调提高单位面积叶片氮含量<sup>[3]</sup>,光能利用效率增强加速了植株光合产物的再循环<sup>[7]</sup>;由于平茬强度的差异性,本研究中平茬 50 cm 处理香椿叶片的光合气体交换参数值提高程度最为明显,平茬 80 cm 处理组叶片光合能力次之,平茬 20 cm 处理光合能力最弱。另外,叶绿素含量与光合作用能力呈正相关,直接影响着植物的净光合速率和光合产物的形成,光合作用越强,叶片光合色素合成能力越强<sup>[24-25]</sup>。本研究中香椿叶片中各光合色素含量对平茬高度的响应程度不同,其中平茬 50 cm 处理能显著提高香椿叶片的叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素含量和类胡萝卜素含量,这表明适宜的平茬高度能够使植株叶片叶肉细胞获得相对较高的光合能力,增加碳水化合物的积累,提高生物学产量。

碳水化合物是植物光合作用的产物,根据其在植物体内的功能可分为结构性碳水化合物(SC)和非结构性碳水化合物(NSC)<sup>[26]</sup>,NSC 是光合碳同化物在植物源库间转运的主要形式,对植株生理代谢过程和产量形成起直接作用<sup>[27]</sup>。枝条连接植株的碳供应器官和碳需求器官,负责将水和营养物质从叶片运输到树干和根部<sup>[28-29]</sup>,研究植物体内 NSC 及其组分含量在不同器官中的变化,可以直接反映植物在受到外界干扰后的适应策略<sup>[30]</sup>。研究表明,适

度修剪后白杨 (*Populus tomentosa*) 可充分调动各部分器官碳水化合物储备以维持代谢需求和补偿性生长<sup>[31]</sup>。本研究中平茬处理和未平茬处理下香椿叶、根、枝不同器官中可溶性糖、淀粉和 NSC 含量分配规律一致。NSC 含量在不同器官顺序为叶 > 根 > 枝, 说明平茬初期需要消耗枝中 NSC 含量来投资叶的生长促进光合作用, 叶片再通过光合作用固定部分碳、积累光合产物导致根中 NSC 含量升高<sup>[32]</sup>, 这与田登娟等<sup>[9]</sup>对中国沙棘研究中 NSC 含量在根系中占比最高略有不同, 可能和其在中国沙棘平茬后第 3 年取样有关, 植株体内营养物质随平茬年限的增加更多被分配到储存器官中。本研究发现, 与未平茬处理相比, 平茬后香椿叶、枝、根器官中的

NSC 及其组分含量均有所提高, 其中平茬 50 cm 处理高于平茬 20 cm 和平茬 80 cm 处理。说明平茬后香椿可以通过非结构性碳水化合物含量的积累来促进萌枝发生形成适应策略, 合理的平茬有利于香椿非结构性碳的转化与光合产物的积累。

综上所述, 平茬可以有效促进香椿进行补偿性生长, 增强叶片光能利用效率, 并通过提高非结构性碳水化合物及其组分含量来促进萌枝存活及生长, 并且在 3 种平茬高度中 50 cm 处理更有利于香椿的更新复壮和再生。由于本试验仅对香椿平茬后当年的生长、光合特性和非结构性碳水化合物含量进行了测定, 因此平茬年限增加对香椿更新复壮的影响机制是今后进一步的研究方向。

## 参考文献:

- [1] 郭月峰, 祁伟, 姚云峰, 等. 留茬高度对砒砂岩区沙棘生理特征的影响[J]. 生态环境学报, 2020, **29**(6): 1 116-1 122.  
GUO Y F, QI W, YAO Y F, *et al.* Effect of stubble height on the physiological characteristics of *Hippophae rhamnoides* in the sandstone region[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2020, **29**(6): 1 116-1 122.
- [2] TAI T D, CHIHIRO K, YASUAKI A, *et al.* Stump sprout dynamics of *Quercus serrata* Thunb. and *Q. acutissima* Caruth. four years after cutting in an abandoned coppice forest in western Japan[J]. *Forest Ecology and Management*, 2019, **435**: 45-56.
- [3] THOMSON V P, CUNNINGHAM S A, BALL M C, *et al.* Compensation for herbivory by *Cucumis sativus* through increased photosynthetic capacity and efficiency[J]. *Oecologia*, 2003, **134**(2): 167-175.
- [4] MARDEN M, LAMBIE S, ROWAN D. Root system attributes of 12 juvenile indigenous early colonising shrub and tree species with potential for mitigating erosion in New Zealand[J]. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 2018, **48**(1): 11.
- [5] 王震, 张利文, 虞毅, 等. 平茬高度对四合木生长及生理特性的影响[J]. 生态学报, 2013, **33**(22): 7 078-7 087.  
WANG Z, ZHANG L W, YU Y, *et al.* Effect of different stubble height treatments on the annual growth index and physiological characteristics of *Tetraena mongolica* in two growing seasons[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, **33**(22): 7 078-7 087.
- [6] 杜丹丹, 于莉莉, 季倩如, 等. 平茬处理对杜仲生长及光合特性的影响[J]. 经济林研究, 2020, **38**(2): 138-146.  
DU D D, YU L L, JI Q R, *et al.* Effects of stumping on growth and photosynthetic characteristics in *Eucommia ulmoides* [J]. *Non-Wood Forest Research*, 2020, **38**(2): 138-146.
- [7] 王东清, 温学飞, 李浩霞. 留茬高度对小叶锦鸡儿光合生理和生长特征的影响[J]. 水土保持通报, 2021, **41**(6): 57-62.  
WANG D Q, WEN X F, LI H X. Effects of different stubble height treatments on characters of growth and photosynthetic physiology of *Caragana microphylla* bushwood[J]. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 2021, **41**(6): 57-62.
- [8] 杨丹怡, 吉文丽, 杨静莹, 等. 平茬措施对凤丹生长、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.  
YANG D Y, JI W L, YANG J X, *et al.* Effect of stumping treatment on growth, photosynthetic physiology, and fruiting of *Paeonia ostii*[J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2019, **28**(1): 43-51.
- [9] 田登娟, 白双成, 聂恺宏, 等. 平茬高度对中国沙棘萌枝能力及非结构性碳水化合物积累与分配的影响[J]. 西北植物学报, 2021, **41**(4): 627-634.  
TIAN D J, BAI S C, NIE K H, *et al.* Effects of stubble height on sprouting ability and non-structural carbohydrates accumulation and distribution of *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, **41**(4): 627-634.
- [10] 彭方仁, 梁有旺. 香椿的生物学特性及开发利用前景[J]. 林业科技开发, 2005, **19**(3): 3-6.  
PENG F R, LIANG Y W. Biological characteristics and development prospect of *Toona sinensis* [J]. *China Forestry Science and Technology*, 2005, **19**(3): 3-6.
- [11] 郝明灼, 李群, 彭方仁, 等. 不同截干高度对香椿芽菜产量和商品性状的影响[J]. 浙江农林大学学报, 2013, **30**(2): 194-198.  
HAO M Z, LI Q, PENG F R, *et al.* Different stump heights with *Toona sinensis* bud vegetable yield and commodity characteristics with field coppice management [J]. *Journal of Zhejiang A & F University*, 2013, **30**(2): 194-198.
- [12] 黄鹏. 平茬处理对日光温室香椿生长及香椿芽产量的影响[J]. 中国农学通报, 2007, **23**(7): 438-440.  
HUANG P. The influence of heading height treatments on

- the growth characteristics and the sprout yield of *Toona sinensis* roem in greenhouse[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2007, **23**(7): 438-440.
- [13] 张 薇, 李连芳, 王文俊, 等. 水肥控制和截干对香椿萌芽生长和芽菜产量的影响[J]. 北方园艺, 2015, (22): 172-176. ZHANG W, LI L F, WANG W J, *et al.* Effect of fertilization with watering control and cutting-stem on sprout growth and its vegetable yields of *Toona sinensis*[J]. *Northern Horticulture*, 2015, (22): 172-176.
- [14] 张晓丽, 张亚红, 翟雪宁, 等. 平茬对日光温室栽培香椿营养品质和产量的影响[J]. 农业科学研究, 2018, **39**(1): 48-52. ZHANG X L, ZHANG Y H, ZHAI X N, *et al.* Effects of stumping on quality and yield of *Toona sinensis* in solar greenhouse[J]. *Journal of Agricultural Sciences*, 2018, **39**(1): 48-52.
- [15] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [16] 张志良, 翟伟菁, 李小方. 植物生理学实验指导[M]. 4 版. 北京: 高等教育出版社, 2009.
- [17] BOND W J, MIDGLEY J J. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, **16**(1): 45-51.
- [18] MASCHINSKI J, WHITHAM T G. The continuum of plant responses to herbivory: The influence of plant association, nutrient availability, and timing[J]. *The American Naturalist*, 1989, **134**(1): 1-19.
- [19] SKOVSGAARD J P, NORDFJELL T, Ib HOLMGÅRD SØRENSEN. Precommercial thinning of beech (*Fagus sylvatica* L.): Early effects of stump height on growth and natural pruning of potential crop trees[J]. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2006, **21**(5): 380-387.
- [20] XUE Y Q, ZHANG W H, ZHOU J Y, *et al.* Effects of stump diameter, stump height, and cutting season on *Quercus variabilis* stump sprouting[J]. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2013, **28**(3): 223-231.
- [21] EVANS J R. Improving photosynthesis[J]. *Plant Physiology*, 2013, **162**(4): 1 780-1 793.
- [22] 方向文, 王万鹏, 何小琴, 等. 扰动环境中不同刈割方式对柠条营养生长补偿的影响[J]. 植物生态学报, 2006, **30**(5): 810-816. FANG X W, WANG W P, HE X Q, *et al.* A study on vegetative compensatory growth of shrub, *Caragana korshinskii*, under different clipping treatments in disturbance environment [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2006, **30**(5): 810-816.
- [23] 田灵芝, 董召荣, 沈 洁, 等. 刈割一追氮对小黑麦抽穗后光合特性的影响[J]. 安徽农业大学学报, 2004, **31**(1): 72-75. TIAN L Z, DONG Z R, SHEN J, *et al.* Effects of mowing and topdressing of nitrogenon photosynthetic characteristics in *Triticale*[J]. *Journal of Anhui Agricultural University*, 2004, **31**(1): 72-75.
- [24] 杨永胜, 卜崇峰, 高国雄. 平茬措施对柠条生理特征及土壤水分的影响[J]. 生态学报, 2012, **32**(4): 323-332. YANG Y S, BU C F, GAO G X. Effect of pruning measure on physiology character and soil waters of *Caragana korshinskii*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, **32**(4): 323-332.
- [25] 巩志勇, 辛建华, 商小雨, 等. 盐碱胁迫下香椿幼苗光合及抗逆生理特性[J]. 西北植物学报, 2021, **41**(7): 1 199-1 209. GONG Z Y, XIN J H, SHANG X Y, *et al.* Photosynthetic characteristics and stress tolerance physiology of *Toona sinensis* seedlings under saline-alkali stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, **41**(7): 1 199-1 209.
- [26] 潘庆民, 韩兴国, 白永飞, 等. 植物非结构性贮藏碳水化合物的生理生态学研究进展[J]. 植物学通报, 2002, **37**(1): 30-38. PAN Q M, HAN X G, BAI Y F, *et al.* Advances in physiology and ecology studies on stored non-structure carbohydrates in plants[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2002, **37**(1): 30-38.
- [27] SUN T, MAO Z J, DONG L L, *et al.* Further evidence for slow decomposition of very fine roots using two methods: Litterbags and intact cores[J]. *Plant and Soil*, 2013, **366**(1): 633-646.
- [28] LIU Q Q, HUANG Z J, WANG Z N, *et al.* Responses of leaf morphology, NSCs contents and C : N : P stoichiometry of *Cunninghamia lanceolata* and *Schima superba* to shading [J]. *BMC Plant Biology*, 2020, **20**(1): 354.
- [29] 王 彪, 江 源, 王明昌, 等. 芦芽山不同海拔白杆非结构性碳水化合物含量动态[J]. 植物生态学报, 2015, **39**(7): 746-752. WANG B, JIANG Y, WANG M C, *et al.* Variations of non-structural carbohydrate concentration of *Picea meyeri* at different elevations of Luya Mountain, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, **39**(7): 746-752.
- [30] 朱亚男, 李金霞, 刘 娜, 等. 氮磷配施量对黑果枸杞叶片非结构性碳动态的影响[J]. 西北植物学报, 2020, **40**(12): 2 093-2 100. ZHU Y N, LI J X, LIU N, *et al.* Effect of nitrogen and phosphorus fertilizer on non-structural carbon dynamics in leaves of *Lycium ruthenicum*[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2020, **40**(12): 2 093-2 100.
- [31] ZHANG J, LIU L Q. Effects of pruning intensity on non-structural carbohydrates of *Populus alba* × *P. talassica* in the arid desert region of Northwest China[J]. *Journal of Forestry Research*, 2021, **32**(2): 823-830.
- [32] SCHÄDEL C, BLÖCHL A, RICHTER A, *et al.* Short-term dynamics of nonstructural carbohydrates and hemicelluloses in young branches of temperate forest trees during bud break[J]. *Tree Physiology*, 2009, **29**(7): 901-911.