

光照和水分对白藤幼苗生长特性的影响路径关系研究

陈本学¹, 范少辉¹, 刘广路^{1*}, 李雁冰², 黄彪¹, 梁昌强³

(1 国际竹藤中心, 竹藤科学与技术重点实验室, 北京 100102; 2 周口师范学院, 河南周口 466001; 3 海南省甘什岭自然保护区管理站, 海南三亚 572000)

摘要: 该研究以 2 年生白藤实生苗为研究对象, 通过控制试验, 设置 4 个光强梯度——S0(对照, 全光照)、S1(75%~80% 全光照)、S2(45%~50% 全光照)、S3(20%~25% 全光照) 和 3 个水分梯度——W0(对照, RSWC85%)、W1(中度干旱, RSWC55%)、W2(重度干旱, RSWC25%), 定期测定幼苗生长特性(株高、地径、叶片数), 叶片光合能力[净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、胞间二氧化碳浓度(C_i)、气孔导度(G_s)]及吸收能力(根、茎、叶生物量), 并利用结构方程模型进行路径分析, 探讨光照和水分对白藤幼苗生长特性影响过程, 为白藤育苗及资源恢复提供理论支撑。结果显示: (1) 随着光照强度的降低, 幼苗生长特性与吸收能力、光合能力表现出一致的变化趋势, 即先增加后减少; 在 45%~50% 光强条件下, 幼苗株高、地径、叶片数, 根、茎、叶和总生物量及叶片 P_n 、 G_s 、 T_r 和 L_s 均达最大值。 (2) 随着土壤含水量降低, 幼苗株高、地径及茎和叶生物量均逐渐减少, 而根、根冠比呈先增加后减少的趋势; 光合能力方面的 P_n 、 C_i 、 T_r 比对照分别显著降低 23.65%、20.61% 和 25.40% ($P < 0.05$), G_s 和 WUE 与对照差异不显著 ($P > 0.05$), L_s 比对照显著升高 170.00% ($P < 0.05$)。 (3) 结构方程模型分析表明, 光照主要通过影响幼苗叶片的光合能力, 水分主要通过影响根系生物量来实现影响幼苗生长特性的作用。研究表明, SEM 模型能有效对影响白藤幼苗生长的环境因子进行分析, 定量解释环境因子影响的路径过程, 光照和水分通过光合能力和吸收能力传递对生长特性的影响, 且光照因子影响力大于水分因子, 其路径系数分别为 0.89 和 0.56; 在白藤幼苗生长特性指标中, 地径标准因子载荷为 0.85, 能够有效反映白藤幼苗生长特性; 白藤幼苗培育在适度遮阴(45%~50%)和正常供水(RSWC85%)环境下生长最好。

关键词: 白藤; 生长特性; 光照; 水分; SEM 模型; 路径分析

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Pathway Relationship between Light and Water on Growth Characteristics of *Calamus tetradactylus* Seedlings

CHEN Benxue¹, FAN Shaohui¹, LIU Guanglu^{1*}, LI Yanbing²,
HUANG Biao¹, LIANG Changqiang³

(1 Key Laboratory for Bamboo and Rattan, International Center for Bamboo and Rattan, Beijing 100102, China; 2 Zhoukou Normal University, Zhoukou, Henan 466001, China; 3 Management Station of Ganzaling Natural Reserve in Hainan Province, Sanya, Hainan 572000, China)

Abstract: In this study, the 2-year-old seedlings of *Calamus tetradactylus* were selected as the research ob-

收稿日期: 2019-09-18; 修改稿收到日期: 2019-12-26

基金项目: 十二五科技支撑“特色棕榈藤及笋用竹种筛选及培育”(2015BAD04B0203) 和国际竹藤中心基本科研业务费项目(1632017007)

作者简介: 陈本学(1981—), 男, 博士研究生, 主要从事棕榈藤资源培育与生态方面的研究。E-mail: benxuechen@126.com

* 通信作者: 刘广路, 研究员, 主要从事竹藤生态培育与技术方面的研究。E-mail: liuguanglu@icbr.ac.cn

ject. Through the control experiment, we set four light intensity gradients—S0 (control, full light), S1 (75% to 80% full light), S2 (45% to 50% full light), and S3 (20% to 25% full light), and three water gradients—W0 (control, RSWC 85%), W1 (moderate drought, RSWC 55%), W2 (severe drought, RSWC 25%), on a regular basis to determine seedling growth characteristics (plant height, ground diameter, leaf number), photosynthetic capacity [net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), intercellular CO_2 concentration (C_i), stomatal conductance (G_s)] and absorptive capacity (root, stem and leaf biomass), and path analysis using structural equation model, to explore the pathway of light and water on the growth characteristics of *C. tetradactylus* seedlings, and to provide theoretical support for seedling cultivation and resource restoration. The results show that: (1) with the decrease of light intensities, the growth characteristics, absorption capacity and photosynthetic capacity of seedlings showed a consistent change trend, increased firstly and then decreased. (2) With the decrease of soil water content, the growth characteristics, stem and leaf biomass of seedlings decreased gradually, while the ratio of root and root crown increased firstly and then decreased. In terms of photosynthetic capacity, P_n , C_i and T_r were significantly reduced by 23.65%, 20.61% and 25.40% compared to the control group ($P < 0.05$). G_s and WUE were increased but not significantly different from the control group ($P > 0.05$), and L_s was significantly increased by 170.00% compared to the control group ($P < 0.05$). (3) Structural equation model analysis showed that light could affect the photosynthetic capacity of seedling leaves and water could affect the growth characteristics of seedlings by affecting the root biomass. This study shows that SEM model can effectively analyze the environmental factors that affect the growth of *C. tetradactylus* seedlings, and quantitatively explain the path process affected by environmental factors. Light and water transfer influence on growth characteristics through photosynthetic capacity and absorption capacity, and the influence of light factor is greater than that of water factor, with path coefficients of 0.89 and 0.56, respectively. During the cultivation of *C. tetradactylus* seedlings, the standard factor load of ground diameter was 0.85, which could effectively reflect the growth characteristics of *C. tetradactylus* seedlings. The seedlings grew best under moderate shade (45%—50%) plus normal water supply (RSWC 85%).

Key words: *Calamus tetradactylus*; growth characteristic; light; water; structural equation model; pathanalysis

白藤(*Calamus tetradactylus*),又名鸡藤,属棕榈科省藤属(*Calamus*)植物。属小茎藤,藤茎抗拉强度大,是制作家具和工艺品的理想材料,在海南岛热带森林中分布较为广泛,具有较高的经济和生态价值^[1-3],越来越受人们的重视。但人工培植的白藤林较少,不能满足工业发展对资源的消耗需求,提升白藤培育水平,增加棕榈藤资源供给能力是促进棕榈藤产业发展的基础条件。目前,关于棕榈藤幼苗的控制环境研究多集中在单一环境因子方面,如尹光天等研究表明光照是影响棕榈藤幼苗生长的主要因子,全光照或过度郁闭条件下,大多数棕榈藤幼苗生长不良,其最适光强因种而异^[4]。董诗凡等研究认为70%相对光照利于小省藤(*Calamus gracilis*)生长^[5];同一藤种在不同生长阶段,对光照的需求不同^[6-7]。Hisham等研究认为水分对棕榈藤更替生长与繁殖具有重要影响,大部分棕榈藤在水热资源丰富的地方更替生长良好^[8]。单一环境因子的研究不能有效解释棕榈藤更替生长的复杂环境,在其天然分布的热带雨林中林分密度大,林下光照低,全年降水量分布不均匀,旱季与雨季差异明显,光照和水

分是制约棕榈藤幼苗更替生长的关键因子,其不同胁迫程度对棕榈藤幼苗生长特性的影响亟待探索。

结构方程模型(structural equation modeling)简称SEM,是统计分析中的一种综合分析方法,能定量解释两种或多种可测变量与因变量之间的路径关系。该模型通过融合统计学的两大主流技术“路径分析”和“因子分析”,克服了相关分析、回归分析、路径分析等方法的缺点,形成结构方程模型^[9];本文拟利用SEM模型优势,探究光照和水分对白藤幼苗的生长指标、生物量指标、光合参数等的影响,通过路径因子分析定量解释不同遮阴和干旱强度影响藤苗生长特征的路径过程,为白藤幼苗培育及人工促进天然更新提供参考和依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本研究在海南省甘什岭自然保护区进行(109°37'E~109°42'E, 18°20'N~18°24'N),位于三亚市与保亭县交界处,是典型的热带低地次生雨林,地貌属低山丘陵,海拔50~400 m。热带海洋性季风气

候,年均温度 25.4℃,年降水量约 1 800 mm 以上,干湿季分明,植物种类丰富,生长期长。土壤母质为花岗岩,以酸性砂粘红壤为主。乔木层以铁凌(*Hopea reticulata*)、青梅(*Vatica mangachapoi*)、光叶巴豆(*Croton laevigatus*)、翅子树(*Pterospermum acerifolium*)、破布叶(*Microcos paniculata*)等为主,20 世纪 80 年代至今,无人为破坏和干扰记录。

1.2 试验设计

于 2017 年 11 月在甘什岭自然保护区选取株高、地径基本一致的天然更新白藤(平均高 14 ± 1 cm)幼苗,移栽至装有相同试验基质的盆中,正常浇水管理,缓苗 2 个月后将幼苗移至苗圃地透明防雨棚中,按照试验设计进行控制培养试验。

控制试验采用完全随机方法设计试验,共 12 个处理。通过不同层数的遮阴网,每天用照度仪同时检测不同时段不同光强梯度下的光照强度,设置 4 个光强梯度:对照 S0(全光照)、S1(全光照 75%~80%)、S2(全光照 45%~50%)、S3(全光照 20%~25%);3 个水分梯度:对照 W0(RSWC 85%)、中度干旱 W1(RSWC 55%)、重度干旱 W2(RSWC 25%),试验期间每天 17:00~18:00 用土壤水分测试仪测定土壤含水量,并及时补充水分。每个处理 15 盆,每盆 1 株。

2018 年 3 月 1 日测量幼苗的株高、地茎、叶片数、叶片光合参数等,每个处理 5 个重复;测量完以上指标后,称取根、茎、叶干物质量,每个处理 6 个重复。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 生长指标 用钢卷尺测量株高(plant height,最高展叶叶基距地面垂直距离),精确到 0.1 cm;用游标卡尺测量地径(ground dia,主干距地面 1 cm 处直径),精确到 0.01 mm;记录展开叶片数(leaf number)。

1.3.2 生物量 用全株挖掘法完整获取待测植物。将其分根、茎、叶 3 部分,105℃烘箱中杀青 0.5 h 后,80℃烘箱内烘干至恒重后称量(天平精度为 0.000 1 g)得到各部分器官干重,将各器官干重相加计算总干物质量(total biomass);根冠比(根生物量/茎叶生物量,R/S)。

1.3.3 光合参数 选择晴朗天气,9:00~11:00 用 Li6400 便携式光合仪(Li-COR,USA),测定叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、胞间二氧化碳浓度(C_i)、气孔导度(G_s)等生理指标,并计算水分利用效率($WUE = P_n/T_r$)、气孔限制值($L_s = 1 - C_i/C_a$)。

1.4 数据处理与分析

采用 SPSS 13.0 软件对数据进行双因素方差分析、Duncan 多重比较检验;采用 AMOS20.0 首先对不同处理下幼苗生长指标进行正态分布检验,根据 SEM 建模原理进行结构方程模型拟合与构建;采用 Excel 2003 软件进行数据整理、制图。

2 结果与分析

2.1 环境因子对白藤幼苗生长指标的影响

随着光照强度的降低,白藤幼苗株高、地径、叶片数表现出先增加后减少的趋势(图 1)。在 W0 水分条件下,与对照(S0)相比,S1 处理株高、地径、叶片数有所增加,但差异不显著($P > 0.05$);S2 处理株高、地径、叶片数达到最大值,分别显著增加 35.13%、45.86%和 30%($P < 0.05$);S3 处理株高、地径和叶片数降低,但差异不显著($P > 0.05$),分别比 S2 处理显著降低 29.28%、39.20%和 25.77%($P < 0.05$)。

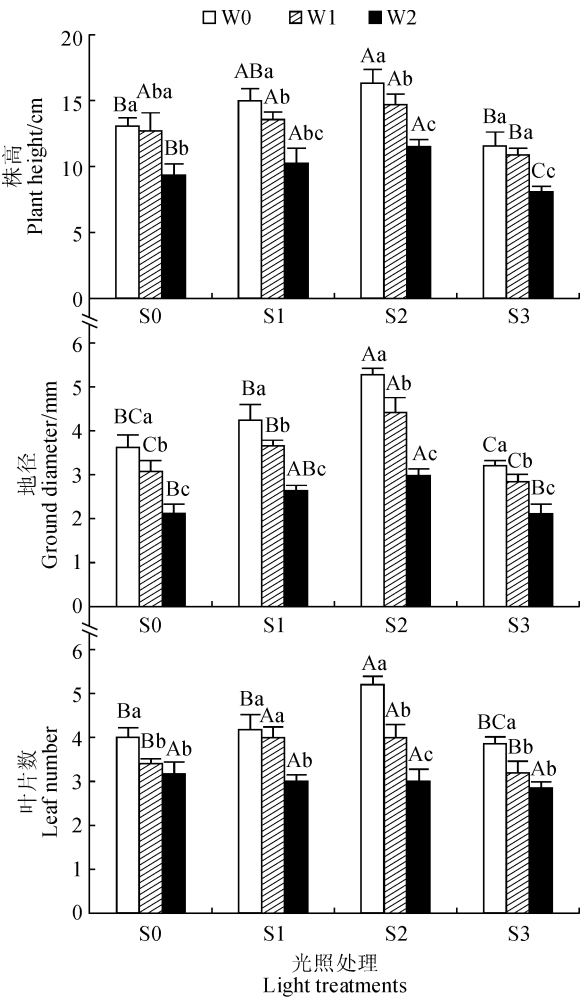
随着土壤含水量降低,白藤幼苗株高、地径和叶片数均减少。在 S0 光照条件下,中度干旱处理地径、叶片数分别比 W0 显著减少 15.01%和 21.75%($P < 0.05$),株高与 W0 差异不显著($P > 0.05$);重度干旱处理株高、地径和叶片数分别比 W0 显著降低 28.43%、41.38%和 20.75%($P < 0.05$)。

光照与水分对白藤幼苗株高、地径、叶片数有显著交互作用($P < 0.05$)。适度遮阴可缓解全光照下干旱对株高、地径、叶片数减少的影响,干旱加重了低光照对株高的影响。

2.2 环境因子对白藤幼苗生物量的影响

光照与水分对白藤幼苗的生物量有重要影响(图 2)。随着光照强度的降低,白藤幼苗根、茎、叶、总生物量呈先增加后减少的趋势,根冠比呈降低趋势。在 W0 水分条件下,S1 处理根、茎和总生物量分别比 S0 增加 20.43%、32.44%和 26.40%($P < 0.05$),叶生物量和根冠比与 S0 差异不显著($P > 0.05$);S2 处理根、茎、叶和总生物量均达到最大值,分别比 S0 增加 33.93%、110.67%、27.93%和 62.71%($P < 0.05$),根冠比与 S0 差异不显著($P > 0.05$);S3 处理根生物量和根冠比分别比 S0 降低 33.11%和 44.12%($P < 0.05$),茎生物量则增加 36%($P < 0.05$),叶生物量和总生物量与 S0 差异不显著($P > 0.05$)。

随着土壤含水量降低,根、根冠比呈先增加后减少趋势,茎和叶生物量逐渐减少。在 S0 光照条件下,



S0. 对照, 全光照; S1. 75%~80%全光照; S2. 45%~50%全光照; S3. 20%~25%全光照; W0. 对照, RSWC 85%; W1. 中度干旱, RSWC55%; W2. 重度干旱, RSWC25%; 不同大写字母表示相同水分条件各光照处理之间的差异显著 ($P<0.05$), 不同小写字母表示相同光照条件下各水分处理间的差异显著 ($P<0.05$). 下同

图 1 光照与水分对白藤生长指标的影响
S0. Control, Full Light; S1. 75%–80% Full Light; S2. 45%–50% Full Light; S3. 20%–25% Full Light; W0. Control, RSWC 85%; W1. Moderate drought, RSWC55%; W2. Severe drought, RSWC25%; Values with the different capital letters are significantly different at 0.05 level among different light treatments at the same water condition; Values with the different lowercase letters are significantly different at 0.05 level among different water treatments at the same light condition. The same as below

Fig. 1 Effects of light and water on growth indexes of *C. tetradactylus* seedlings

W1 处理根和根冠比分别比 W0 显著增加 16.22% 和 19.61% ($P<0.05$), 总生物量变化不显著 ($P>0.05$); W2 处理根、茎、总生物量和根冠比分别比 W0 减少 39.86%、48.75%、28.71% 和 31.73% ($P<0.05$).

光照与水分对生物量有显著交互作用 ($P<0.05$). 大于 20%~25% 光强可缓解全光照下干旱对根、叶

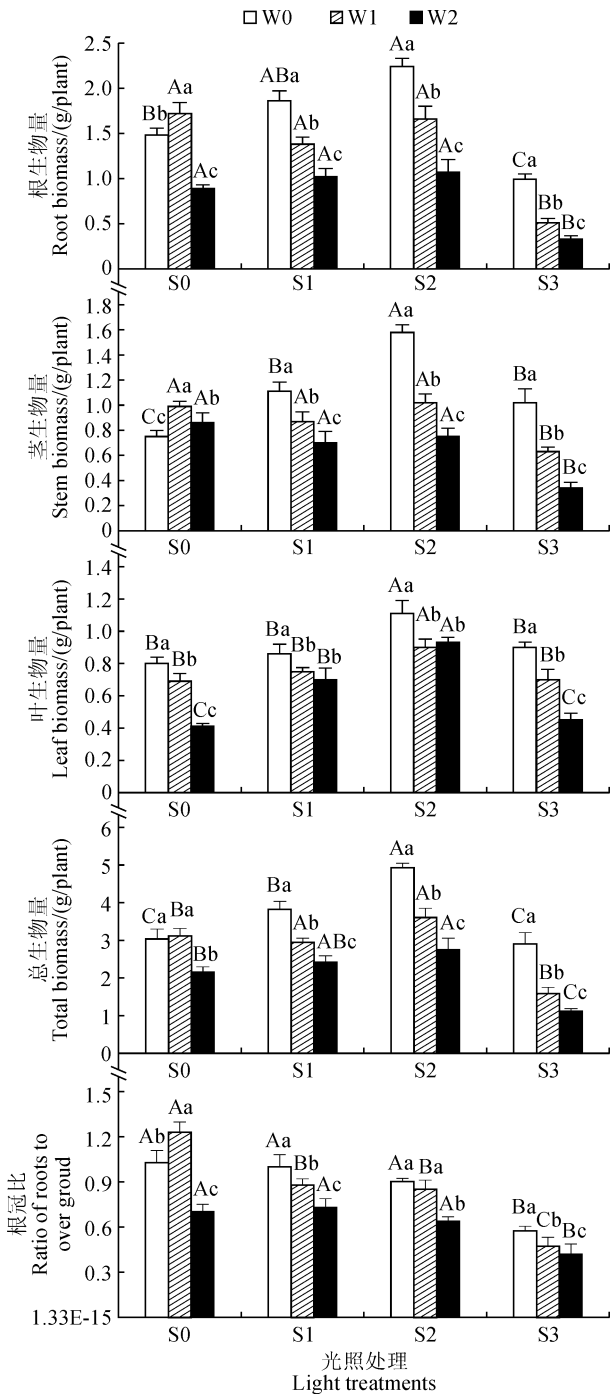


图 2 光照与水分对白藤幼苗生物量的影响
Fig. 2 Effects of light and water on biomass of *C. tetradactylus* seedlings

生物量减少的作用。干旱加重了低光照对根、总生物量和根冠比减少的作用。W2S3 处理(重度干旱 \times 20%~25% 光强)下根、茎、叶、总生物量和根冠比分别比 W0S0 显著减少 77.71%、54.67%、43.75%、63.04% 和 58.82%。

2.3 环境因子对白藤幼苗叶片光合能力的影响

光照与水分对白藤幼苗的光合作用参数有重要

影响(表 1)。随着遮阴度增加,白藤幼苗叶片 P_n 、 G_s 、 T_r 、 L_s 和 WUE 均表现出先增加后降低的趋势。在 W0 水分条件下,S1 处理 P_n 、 G_s 、 T_r 、 L_s 和 WUE 分别比 S0 增加 127.03%、114.28%、62.70%、60.21%和 47.03%($P<0.05$), C_i 低于 S0 但差异不显著($P>0.05$);S2 处理叶片 P_n 、 G_s 、 T_r 和 L_s 均比 S0 显著增加($P<0.05$),且达到最大值,而 C_i 显著低于 S0,这可能是由于此时细胞对 CO_2 的吸收不能满足光合作用,致其显著降低;S3 处理叶片 P_n 和 T_r 分别比 S0 降低 41.89%、46.03%($P<0.05$), G_s 、 C_i 、 L_s 和 WUE 与 S0 差异不显著($P>0.05$)。

在 S0 光照条件下,随着土壤含水量的降低,W1 处理叶片 P_n 、 C_i 、 T_r 分别比 W0 降低 23.65%、20.61%和 25.40%($P<0.05$), G_s 和 WUE 升高,但与 W0 差异不显著($P>0.05$), L_s 比 W0 升高 170.00%($P<0.05$);W2 处理叶片 P_n 、 G_s 、 C_i 和 T_r 分别比 W0 降

低 49.32%、42.86%、27.54% 和 68.25%, L_s 和 WUE 比 W0 分别显著增加250.00%和 37.77%。

光照与水分对光合作用指标有显著交互作用($P<0.05$),大于 20%~25%光强能缓解干旱胁迫下光合指标下降的趋势;重度干旱可加重遮阴下光合能力指标下降的幅度。

2.4 环境因子对白藤幼苗生长影响的 SEM 模型构建与分析

2.4.1 正态分布检验与结构方程模型构建 本研究通过考察变量的偏度(skewness)和峰度(kurtosis)进行正态检验,经过计算,单变量除 GSWL(根生物量,下同)为 1.325、ZG(株高,下同)为 1.178 外,其他单变量 GZ(光照)、SF(水分)、YSWL(叶生物量)、ZTSL(蒸腾速率)、BJND(胞间 CO_2 浓度)、QKDD(气孔导度)、JGHSL(净光合速率)、YPS(叶片数)、DJ(地径)偏度绝对值在 0~1 之间,峰度绝对

表 1 光照与水分对白藤幼苗光合指标的影响
Table1 Effect of different light and water treatments on photosynthetic parameters of *C. tetradactylus* seedlings

指标 Index	水分梯度 Water gradient	光照梯度 Light gradient			
		S0(100%)	S1(75%~80%)	S2(45%~50%)	S3(20%~25%)
净光合速率 $P_n/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	W0	1.48±0.19Ba	3.36±0.24Aa	3.52±0.32Aa	0.86±0.07Ca
	W1	1.13±0.05Bab	2.98±0.52Aa	2.52±0.25Ab	1.03±0.15Ba
	W2	0.75±0.14Bb	0.58±0.14Bb	1.21±0.02Ac	0.33±0.01Bb
气孔导度 $G_s/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	W0	0.07±0.04Ba	0.15±0.07Aa	0.18±0.01Aa	0.08±0.01Ba
	W1	0.08±0.05BCa	0.11±0.06ABa	0.14±0.03Aa	0.06±0.01Ca
	W2	0.04±0.05Aa	0.03±0.03Ab	0.05±0.00Ab	0.02±0.03Aa
胞间 CO_2 浓 $C_i/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	W0	359.27±15.33Aa	337.36±28.54Aa	268.24±9.45Ba	338.40±11.29Aa
	W1	285.45±13.15Ab	300.14±30.25Ab	211.90±29.46Bb	264.88±8.24ABb
	W2	260.32±13.15Ab	296.40±30.27Ab	182.29±6.39Bb	145.28±21.67Bc
蒸腾速率 $T_r/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	W0	1.26±0.13Ba	2.05±0.42Aa	2.73±0.17Aa	0.68±0.05Bb
	W1	0.94±0.08Bb	1.16±0.65Bb	1.93±0.16Ab	1.14±0.26Ba
	W2	0.40±0.05ABc	0.72±0.08Ac	0.48±0.05ABc	0.35±0.17Bb
气孔限制值 L_s	W0	0.10±0.01Bb	0.16±0.02Bb	0.33±0.01Ab	0.15±0.02Bc
	W1	0.29±0.01Ba	0.25±0.02Ba	0.47±0.07Aa	0.34±0.05ABb
	W2	0.35±0.05Ba	0.26±0.03Ba	0.54±0.06Aa	0.64±0.11Aa
水分利用效率 WUE/ $(\text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1})$	W0	1.17±0.16Bb	1.64±0.31Ab	1.29±0.11ABb	1.26±0.12ABb
	W1	1.21±0.08Bb	2.57±0.18Aa	1.31±0.09Bb	2.21±0.07Aa
	W2	1.88±0.13Aa	0.81±0.06Bc	2.52±0.31Aa	0.94±0.08Bc

注:不同大写字母表示相同水分条件各光照处理之间的差异显著($P<0.05$),不同小写字母表示相同光照条件下各水分处理间的差异显著($P<0.05$)。下同

Note: Values with the different capital letters are significantly different at 0.05 level among different light treatments at the same water condition; Values with the different lowercase letters are significantly different at 0.05 level among different water treatments at the same light condition. The same as below

值小于 3.1;多元正态分布统计绝对值为 2.357,均在合理范围内,满足正态分布要求,可进行模型拟合和分析,本文采用稳健的最大似然估计法作为分析方法进一步进行模型拟合。

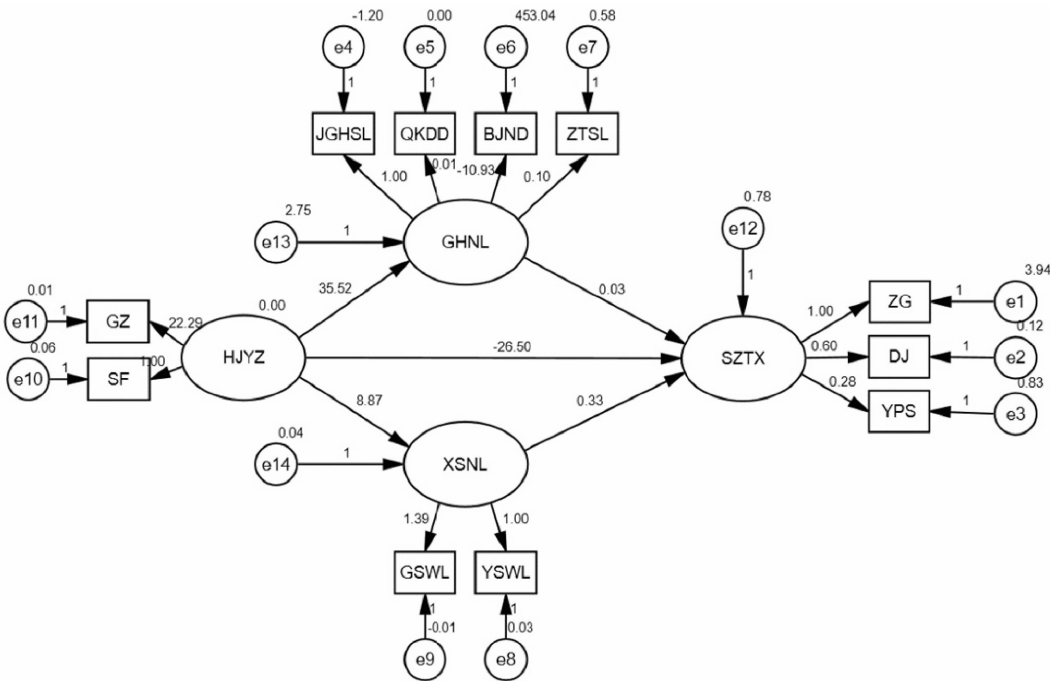
根据控制条件下光照和水分对白藤幼苗生长影响的研究结果可知,环境因子的变化通过改变幼苗光合参数和生理物质的含量,进而改变白藤幼苗的光合能力和吸收能力的大小,最终影响幼苗生长,影响程度在株高、地径、叶片数等形态指标和器官生物量方面得以体现。因此,根据环境因子→光合或生理指标→器官生物量→形态变化的相互关系,按照 SEM 建模原理^[10-11],构建环境因子对白藤生长影响的因子路径图。

本研究采用一阶验证性因子分析(一阶 CFA)模式进行,对环境因子(HJYZ,下同;光照、水分)、叶片光合能力(GHNL,下同;净光合速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度、蒸腾速率)、吸收能力(XSNL,下同;根系生物量、茎生物量、叶片生物)、生长特性

(SZTX,下同;株高、地径、叶片数)进行分析及变量选取,按照从左到右的构图原则,构图中“○”形表示模型中潜在变量,“□”形表示观察变量,“→”表示两者之间存在因果关系,“↔”表示两者之间存在相关关系。

2.4.2 模型拟合度检验与模型拟合 完成潜在变量模型设定及观察变量样本选取后,本文采用 AMOS(20.0)软件对模型进行拟合度检验。经计算(表 2),模型无负残差和过大方差存在,所有估计参数统计量彼此间相关的绝对值都低于 0.92,其中,卡方值较大(239.177),卡方值/自由度为 6.133,在 5 附近,GFI 和 CFI 值分别等于 0.776 和 0.532,均大于 0.5,因此模型拟合结果可以接受,符合基本拟合要求,即模型无违法估计,模型的整体拟合结果为通过,拟合效果较好(表 2)。

模型中不同路径显著性不同,其中环境因子对光合能力、生长特性有显著影响(路径 1: $P=0.030$ 、路径 2: $P=0.039$),而对吸收能力影响不显著(路径



GZ. 光照;SF. 水分;HJYZ. 环境因子;GHNL. 光合能力;JGHSL. 净光合速率;QKDD. 气孔导度;BJND. 胞间 CO₂ 浓度; ZTSL. 蒸腾速率;XSNL. 吸收能力;GSWL. 根生物量;YSWL. 叶生物量;SZTX. 生长特性;ZG. 株高;DJ. 地径;YPS. 叶片数;
○. 潜在变量;□. 观察变量;→. 路径关系;e1~e11. 测量误差;e12~e14. 结构残差。下同

图 3 环境因子对白藤幼苗生长影响的非标准化结构模型

GZ. Illumination; SF. Moisture; HJYZ. Environmental Factors; GHNL. Photosynthetic capacity; JGHSL. Net photosynthetic rate; QKDD. Stomatal conductance; BJND. Intercellular CO₂ concentration; ZTSL. Transpiration rate; XSNL. Absorptive capacity; GSWL. Root biomass; YSWL. Leaf biomass; SZTX. Growth characteristics; ZG. Plant height; DJ. Ground diameter; YPS. Number of leaves; ○. Latent variable; □. Observed variable; →. Path relationship; e1-e11. Measurement error; e12-e14. Structural residuals. The same as below

Fig. 3 Unstandardized estimates of environmental factors affecting the growth of *C. tetradactylus* seedlings

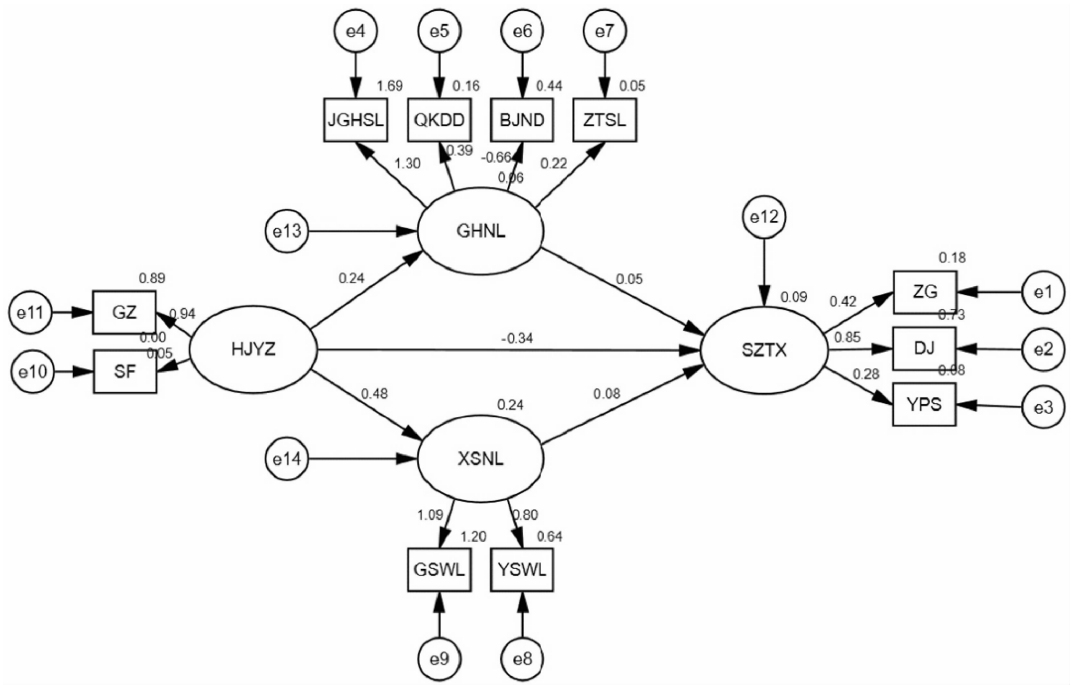


图 4 环境因子对白藤幼苗生长影响的标准化结构模型

Fig. 4 Standardized estimates of environmental factors affecting the growth of *C. tetradactylus* seedlings

表 2 模型拟合度

Table 2 Model fit

Model 模型	参数个数 NPAR	卡方值 CMIN	自由度 DF	P	卡方值/自由度 CMIN/DF	GFI	CFI
Default model	27	239.177	39	0.000	6.133	0.776	0.532
Saturated model	66	0.000	0	1.000	1.000		
Independence model	11	482.303	55	0.000	8.769	0.570	0.000

3; $P=0.730$)。光合能力与生长特性、蒸腾速率间存在显著关系 ($P=0.017$ 、 $P=0.033$),与气孔导度、胞间 CO_2 浓度存在极显著的关系 ($P=0.004$ 、 $P=0.000$);吸收能力与根生物量间存在极显著关系 ($P=0.000$)。环境因子中水分因子作用大于光照因子,其通过影响光合能力进一步显著影响生长特性,光合能力对生长特性影响显著,吸收能力对生长特性影响不显著(图 3)。

由图 4 可知,潜在因子生长特性主要来自变量吸收能力的贡献,生长特性不是衡量白藤幼苗生长状况的良好指标 ($R^2=0.09$),其仅能解释环境因子变化对其带来的 9% 的变异。

根据 Tabachnick & Fidell 所提出的因子负荷量标准^[12],本模型中株高、地径和叶片数的标准因子载荷分别为 0.42、0.85 和 0.28,仅地径因子大于 0.71,对指标有效,所以选用生长特性来反映白藤幼苗株高、地径和叶片数的变异情况较为笼统,说服力不足,今后生产实践中可选用地径作为白藤幼苗生

长变化的指标较为合理。潜在变量吸收能力中根生物量和叶生物量标准因子荷载分别为 1.09 和 0.80,均大于 0.71,对指标有效,说服力高;潜在变量光合能力中 4 个观测变量的标准因子荷载分别为 1.30、0.39、-0.66 和 0.22,仅净光合速率大于 0.71,对指标有效,说服力高。

3 讨论

植物的生长和发育与周围环境相互作用^[13],在热带天然林中,光照和水分是影响树木生长、发育和繁殖更新的重要环境因子^[14-15]。植物幼苗对环境因子的变化反应更为敏感,幼苗对光照强度反应敏感^[16],植物通常会通过改变株高、地径、叶面积及叶片数等指标适应光信号胁迫,减轻危害^[17]。本研究中,在 45%~50% 光强时,白藤株高、地径、叶片数显著高于对照(全光照,正常供水),达到最大值;在 20%~25% 光强时,与对照间差异不显著,表明弱光或全光照(直射)均不利于白藤幼苗生长,导致株高、

地径、叶片数增加不明显,相比之下,适度遮阴更有利于白藤幼苗快速生长,这与杨锦昌等研究结论一致^[18]。构件生物量累积与分配比是分析植物对生境胁迫响应能力的重要指标,遮光降低了光照强度,光照强度对植物形态的塑性导致构件生物量累积量和分配比发生变化^[19]。本研究中,白藤在 45%~50%光强条件下植株总生物量达到最大值;全光照或 20%~25%光强下,藤苗的根生物量、茎生物量、总生物量显著低于 45%~50%、75%~80%光强,说明强光照和较低的弱光照导致白藤幼苗生物量积累发生了变化。

水分是植物体内物质合成、转化和运输的重要载体^[20],缺水植物会减缓营养生长,降低生物量,导致植物株高、地径和叶片生长受到影响^[21]。本研究中,中度干旱时白藤株高与对照差异不显著,在光照与水分胁迫的共同作用下,白藤的株高、地径、叶片数与对照变化显著,说明地上部分对光照与水分的影响敏感,能通过调节自身的形态特征适应环境变异,但对强光和弱光的忍耐均存在阈值。干旱胁迫下,白藤叶生物量比对照显著降低。光照与水分胁迫的共同作用显著降低了单一因子对生物量分配的影响,适当遮阴可缓解干旱导致生物量下降的影响,干旱则加重遮阴使生物量下降的影响。

P_n (净光合速率)是衡量植物光合作用能力的重要指标,气孔是气体交换和水分散失的门户, G_s (气孔导度)的变化直接影响光合速率和蒸腾速率,光照与水分通过调节 P_n 、气孔开张、 G_s 等光合指标,进而影响光合作用^[22-24]。本研究中,白藤在 75%~80%光强时, P_n 、 G_s 显著高于对照和其他遮阴环境;在 20%~25%光强时, P_n 、 G_s 、 T_r 比对照均显著降低,表明适度遮阴有利于植株进行光合作用,阳光直射或弱光均造成光合能力的下降。干旱胁迫抑制植物的光合作用,可通过气孔和非气孔限制因素造成光合速率下降。本研究中,随着干旱程度增加,幼苗叶片的 P_n 、 G_s 、 C_i 和 T_r 均降低, L_s 显著上升,表明在干旱条件下光合速率降低主要受气孔限

制因素影响。适度遮阴和中度干旱交互作用可提高白藤幼苗的光合能力,重度遮阴和重度干旱及交互作用下叶片光合参数显著降低。

根据结构方程模型的分析原理,本研究中,白藤幼苗在中光照(45%~50%)下生长特性优于高光照(全光照)和低光照(20%~25%),表明光照强度的变化主要改变了幼苗叶片的光合能力,对吸收能力的影响较小。白藤幼苗期株高、地径、叶片数三者之间的变异较大(决定系数为 0.09),不宜用生长特性来总体衡量三者的变化情况,说服力不足,可选用地径(标准因子载荷为 0.85)作为衡量幼苗生长变化情况。

4 结 论

1)白藤幼苗生长需要适度遮阴环境,阳光直射和重度遮阴不利于幼苗生长;白藤幼苗在全光照 45%~50% 环境下生长较好。正常供水(RSWC 85%)环境下幼苗生长最好,干旱胁迫抑制幼苗生长,降低生物量。

2)结构方程模型(SEM)路径因子分析表明,环境因子通过不同的途径影响幼苗的生长特性,其中,光照通过影响幼苗叶片的光合能力,而水分通过影响根系生物量来实现影响幼苗生长特性的作用。

3)根据结构方程模型分析可知,在白藤幼苗培育过程中,可选用地径指标来反映幼苗生长特性的变化情况,幼苗株高和叶片数不是反映其生长特性的有效指标。

综上所述,光照和水分对白藤的生长发育有显著作用。45%~50%光照和 85%土壤含水量条件下,可以显著增加白藤生长指标,有利于植被的生长发育,可作为白藤幼苗培育的参考。此外,结构方程模型分析揭示了光照和水分对白藤的作用路径。其中,光照和水分主要影响白藤幼苗的光合作用和根生物量,对白藤生长发育产生作用。白藤幼苗可选用地径反映幼苗生长特征的变化情况,株高、叶片数不适合作为白藤幼苗生长特性的表征指标。

参考文献:

[1] 许煌灿,钟惠甫,符史深. 白藤的特性及栽培技术研究[J]. 热带林业科技,1984,12(2): 9-27.
XU H C, ZHONG H P, FU S S. Study on characteristics and cultivation techniques of *Calamus tetradactylus* [J]. *Tropical Forestry*, 1984, 12(2): 9-27.
[2] 许煌灿,尹光天,孙清鹏,等. 棕榈藤的研究和发展[J]. 林业科

学,2002,38(2): 135-143.
XU H C, YIN G T, SUN Q P, *et al.* Research and development of rattan in China[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2002, 38(2): 135-143.
[3] 江泽慧,王慷林. 中国棕榈藤[M]. 北京:科学出版社,2013.
[4] 尹光天,许煌灿,张伟良,等. 棕榈藤物种的收集和引种驯化研究[J]. 林业科学研究, 1993, 6(6): 609-617.
YIN G T, XU H C, ZHANG W L, *et al.* Study on the collection

- and introduction of rattan species[J]. *Forest Research*, 1993, **6** (6): 609-617.
- [5] 董诗凡,卢靖,彭院文. 遮阳和施肥对小省藤苗期生长的影响[J]. 西部林业科学, 2015, **44**(5): 90-95.
DONG S F, LU J, PENG Y W. Effect of shading and fertilization on seedling growth of *Calamus gracilis*[J]. *Journal of West China Forestry Science*, 2015, **44**(5): 90-95.
- [6] BØGH A. Abundance and growth of rattans in Khao chong national park, Thailand[J]. *Forest Ecology and Management*, 1996, **84**(1-3): 71-80.
- [7] 江浩,周国逸,黄钰辉,等. 南亚热带常绿阔叶林林冠不同部位藤本植物的光合生理特征及其对环境因子的适应[J]. 植物生态学报, 2011, **35**(5): 567-576.
JIANG H, ZHOU G Y, HUANG Y H, *et al.* Photosynthetic characteristics of canopy-dwelling vines in lower subtropical evergreen broad-leaved forest and response to environmental factors[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, **35**(5): 567-576.
- [8] HISHAM H N, HALE M, NORASIKIN A L. Equilibrium moisture content and moisture exclusion efficiency of acetylated rattan (*Calamus manan*)[J]. *Journal of Tropical Forest Science*, 2014, **26**(1): 32-40.
- [9] 阮文奇,李勇泉. 结构方程模型在旅游研究中的应用述评[J]. 乐山师范学院学报, 2016, **31**(2): 69-77.
RUAN W Q, LI Y Q. Review of application of structural equation modeling in tourism research[J]. *Journal of Leshan Normal University*, 2016, **31**(2): 69-77.
- [10] 李刚,孙晋海. SEM结构方程模型下体育旅游消费风险知觉量表的初步编制研究[J]. 东岳论丛, 2016, **37**(6): 128-138.
LI G, SUN J H. Study on the preliminary preparation of sports tourism consumption risk perception scale under SEM structural equation model[J]. *Dongyue Tribune*, 2016, **37** (6): 128-138.
- [11] 蔡晓珊,陈和. 知识型企业创业的关键环境要素探讨:基于SEM模型的实证研究[J]. 中央财经大学学报, 2016, (1): 115-122.
CAI X S, CHEN H. Study on the key factors of knowledge intensive firms' entrepreneurial environment: based on the empirical research of SEM model[J]. *Journal of Central University of Finance & Economics*, 2016, (1): 115-122.
- [12] TABACHNICK B G, FIDELL L S. Using Multivariate Statistics(5th Ed)[M]. Needham Heights, MA: Allyn and Bacon, 2007: 33-38.
- [13] ADAMS V M, MARSH D M, KNOX J S. Importance of the seed bank for population viability and population monitoring in a threatened wetland herb[J]. *Biological Conservation*, 2005, **124**(3): 425-436.
- [14] 王彬. 子午岭油松林林隙更新特征研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2007.
- [15] 刘建锋,杨文娟,江泽平,等. 遮荫对濒危植物崖柏光合作用和叶绿素荧光参数的影响[J]. 生态学报, 2011, **31**(20): 5 999-6 004.
LIU J F, YANG W J, JIANG Z P, *et al.* Effects of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of the endangered plant *Thuja sutchuenensis* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **31** (20): 5 999-6 004.
- [16] 殷谷丽,唐建维,杨成源,等. 四种省藤属植物的光合特征与叶片性状及生长的相关性[J]. 中南林业科技大学学报, 2010, **30**(6): 104-112.
YIN G L, TANG J W, YANG C Y, *et al.* Relationships among photosynthesis and leaf traits and growth of four rattan species seedlings[J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2010, **30**(6): 104-112.
- [17] 崔婷茹,于慧敏,李会彬,等. 干旱胁迫及复水对狼尾草幼苗生理特性的影响[J]. 草业科学, 2017, **34**(4): 788-793.
CUI T R, YU H M, LI H B, *et al.* Effect of drought stress and rewatering on physiological characteristics of *Pennisetum alopecuroides* seedlings[J]. *Pratacultural Science*, 2017, **34** (4): 788-793.
- [18] 杨锦昌,许煌灿,尹光天,等. 黄藤人工林密度效应[J]. 林业科学, 2006, **42**(4): 57-61.
YANG J C, XU H C, YIN G T, *et al.* The density effect of *Daemonorops margaritae* plantation[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2006, **42**(4): 57-61.
- [19] 樊星,蔡捡,刘金平,等. 局部遮光对鹅绒委陵菜基株形态塑性及生物量配置的影响[J]. 草业学报, 2016, **25**(3): 172-180.
FAN X, CAI J, LIU J P, *et al.* Effect of partial shading on the morphological plasticity and biomass allocation of *Potentilla anserina* [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2016, **25**(3): 172-180.
- [20] 谢瑞娟,张小晶,刘金平,等. 干旱和遮阴对苘草构件形态及生物量分配的影响[J]. 草业科学, 2017, **34**(7): 1 496-1 505.
XIE R J, ZHANG X J, LIU J P, *et al.* Synergistic effects of drought and shade on component morphology and biomass allocation of *Arthraxon hispidus* [J]. *Pratacultural Science*, 2017, **34**(7): 1 496-1 505.
- [21] 周光良,罗杰,胡红玲,等. 干旱胁迫对巨桉幼树生长及光合特性的影响[J]. 生态与农村环境学报, 2015, **31**(6): 888-894.
ZHOU G L, LUO J, HU H L, *et al.* Effects of drought stress on growth and photosynthetic characteristics of *Eucalyptus grandis* saplings[J]. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 2015, **31**(6): 888-894.
- [22] 吴大千,徐飞,郭卫华,等. 中国北方城市常见绿化植物夏季气孔导度影响因素及模型比较[J]. 生态学报, 2007, **27** (10): 4 141-4 148.
WU D Q, XU F, GUO W H, *et al.* Impact factors and model comparison of summer stomatal conductance of six common greening species in cities of Northern China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, **27**(10): 4 141-4 148.
- [23] FAVARETTO F, MARTINEZ C A, SORIANI H H, *et al.* Differential responses of antioxidant enzymes in pioneer and late-successional tropical tree species grown under sun and shade conditions[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2011, **70**(1): 20-28.
- [24] PRENTICE I C, DONG N, GLEASON S M, *et al.* Balancing the costs of carbon gain and water transport: testing a new theoretical framework for plant functional ecology[J]. *Ecology Letters*, 2014, **17**(1): 8 291.

(编辑:潘新社)