刘雯雯,饶丹丹,吴二焕,等.遮阴对栾椤幼苗的叶片性状及光合特性的影响[J].山西农业大学学报(自然科学版),2024,44(2):52-62.
Liu W W, Rao D D, Wu E H, et al. Effects of shading on leaf traits and photosynthetic characteristics of *Alsophila spinulosa* seedlings[J]. Journal of Shanxi Agricultural University(Natural Science Edition), 2024,44(2):52-62.
**doi**: 10.13842/j.cnki.issn1671-8151.202311002

# 遮阴对栾椤幼苗的叶片性状及光合特性的影响

刘雯雯[1,2],饶丹丹[2],吴二焕[2],韩豫[2],陈彧[2*]

(1.海南大学 热带农林学院,海南 海口 570228;2.海南省林业科学研究院/海南省红树林研究院,海南 海口 571100)

**摘　要**:[目的]本文旨在探究栾椤幼苗的光照需求及光适应机制,以期为其林下种植管理和园林化应用提供科学依据。[方法]以栾椤幼苗为试验材料,在遮阴强度为30%的塑料薄膜大棚内进行试验,研究不同遮阴处理CK、T1、T2、T3、T4,即棚内光照强度100%、60%、30%、10%、2%对其叶片性状、气体交换参数、光响应曲线和光合色素的影响,并采用隶属函数法对不同遮阴处理下栾椤幼苗的生长及光合性能进行综合评价。[结果]不同遮阴处理对栾椤幼苗的叶片性状及光合特性具有显著影响。在T3处理下,栾椤幼苗的叶数、叶长、叶宽和自由水/束缚水比值均显著大于其它处理;随遮阴程度的加重,栾椤幼苗的比叶面积、自由水含量、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(Gs)、叶绿素含量和类胡萝卜素含量等逐渐增加,比叶质量和气孔密度呈现先上升后降低的趋势,叶绿素a/b比值和束缚水含量则整体呈现逐渐降低的趋势;与CK相比,T3处理下栾椤幼苗的净光合速率($P_n$)、瞬时水分利用效率(WUE)、最大净光合速率($P_{nmax}$)、光饱和点(LSP)、表观量子效率(AQY)皆达到最高,暗呼吸速率($R_d$)、光补偿点(LCP)和胞间$CO_2$浓度($C_i$)则降至最低;根据隶属函数值的平均值,不同处理的综合评价为T3>T4>T2>T1>CK。[结论]栾椤幼苗期具有耐阴特性,在弱光下表现出积极的适应性,自然光照对栾椤幼苗存在强光胁迫;当遮阴处理为10%棚内光强时,栾椤幼苗的生长最适且光合作用最强。

**关键词**:栾椤;遮阴;叶片性状;光合特性;光合色素
**中图分类号**:S796　　**文献标识码**:A　　**文章编号**:1671-8151(2024)02-0052-11

光照对植物生长发育起着至关重要的作用,它为光合作用提供能量,是决定植物昼夜周期、应对不同环境刺激响应的关键因素[1-2]。有效光照的改变会导致植物形态结构和生理特征的变化[3],而不同植物具有不同的需光特性,喜光植物宜于强光生长,而耐阴植物宜于弱光生长[4]。过强光下植物光合器官功能易受损,产生光抑制,而过弱光下植物光合作用受到限制,减少了碳水化合物的合成,打破体内的碳平衡,二者都会使植物的生长发育受到抑制[5-6]。此外,植物也会对不同光环境产生适应策略,具体表现为随着光照变强,植物的比叶质量和气孔密度增加,甚至会关闭气孔以降低蒸腾作用[7-8];随着光照变弱,比叶面积、干物质质量以及叶绿素含量增加,光饱和点、光补偿点和暗呼吸速率降低,表观量子效率增加,以提高对弱光的利用效率[9-10]。因此,研究植物叶片性状与光合生理参数的变化对探索植物光环境变化的适应策略具有重要意义。

栾椤(*Alsophila spinulosa*)又名刺桫锣,常绿羽状树形蕨类植物,喜光喜湿,生长于山地溪畔或疏林中。桫椤是白垩纪末、第三纪早期冰川的孑遗种,属国家二级保护植物[11],其茎干笔直,髓可入药,具有一定的科学研究、园林观赏和药用价值[12]。由于桫椤的自我繁殖困难、幼龄期的种苗存活率过低且易受外界环境干扰,面临种群数量加速减少的问题。而在桫椤幼苗生长时期,作为林下生长的蕨类植物,光照和水分更是其种群更新的限制因子[13]。目前,对于桫椤的研究主要集

**收稿日期**:2023-11-01　　**修回日期**:2023-12-19
**基金项目**:海南省科研院所技术创新专项(SQKY2022-0027)
**作者简介**:刘雯雯(ORCID:0009-0009-7391-8000),硕士,研究方向:热带植物园林应用与评价
*通信作者:陈彧(ORCID:0000-0002-5593-4623),林业高级工程师,研究方向:珍贵树种培育,E-mail:cfstuchen@126.com

中在种群生态[14]、繁育栽培[15-16]、化学药理等方面[17],而对于栲椤幼苗生理生化的研究仅涉及干旱胁迫下的生理特性[18-19],针对不同光照强度下栲椤幼苗的叶片性状和光合特性鲜有报道。因此,本研究以栲椤幼苗为试验对象,开展不同遮阴环境下的叶片生长及光合特性研究,探讨栲椤幼苗的光适应生长策略,并筛选最适光照强度,以期为栲椤幼苗的林下种植管理和园林化应用提供科学依据。

## 1　材料与方法

### 1.1　试验材料

试验地点位于海南省林业科学研究院(红树林研究院)云龙科研基地(19°52′N,110°28′E),该地属热带季风海洋性气候,平均海拔30.4 m,年均气温23.8 ℃,年均日照1750～2000 h,年均降雨量1 697.8 mm[20]。

试验材料为基地提供的栲椤播种苗(株高15～20 cm,具3～4叶片),选取生长健壮、长势一致的幼苗,盆规格统一为15 cm×15 cm,每盆1株植物,共150盆,培养基质为红心土∶泥炭土∶珍珠岩,体积比2∶1∶1。

### 1.2　试验设计

于2023年5月中旬,利用黑色遮阳网进行不同遮阴处理。基于栲椤主要生长于40%～80%郁闭度(中等偏高)的生境条件下[21],本研究在遮阴强度为30%的塑料薄膜大棚内进行试验,以棚内自然光照为对照(CK)、3针遮阳网(60%棚内光强,T1)、6针遮阳网(30%棚内光强,T2)、2层6针遮阳网(10%棚内光强,T3)、3层6针遮阳网(2%棚内光强,T4)共5个处理,光合有效辐射(PAR)分别为1098、649、333、104、23 μmol·m$^{-2}$·s$^{-1}$,每个处理组设3个重复,每个重复10株苗。试验期间,所有幼苗采用相同的管护措施,每周调整同一光照处理下的花盆位置,以确保受光条件基本一致。60 d后进行各项指标测定。

### 1.3　测定方法

1.3.1　叶片性状的测定

于2023年7月中旬,观察植株叶片生长情况,每处理随机抽取5株,统计每株植物的叶片数量(leaf number, LN),用直尺测定每株植物的带柄叶长(leaf length,LL)和叶宽(leaf wide,LW),长度测其最长处,宽为最宽处。并摘取生长位置相近的成熟健壮叶片,每处理叶片均用网格纸裁剪成0.5 cm×0.5 cm叶面积大小,用天平测量其叶片鲜重(leaf fresh weight, LFW)和干重(leaf dry weight,LDW),以此计算比叶面积(specific leaf area, SLA)、比叶质量(leaf mass per unit area, LMA)和叶片含水量(leaf moisture content, LMC)。叶片自由水(free water content,FWC)和束缚水含量(bound water content,BWC)则参考张帆等[22]的称重法测量。气孔密度(stomatal density,SD)采用印迹法[23]制成下表皮临时装片,使用光学显微镜(EVOS M5000,美国)观察气孔。

1.3.2　气体交换参数的测定

在晴朗无风的天气,于上午8:00-11:00,使用LI-6800便携式光合仪(LI-COR,美国)测定各项光合参数。选取植物自上而下第4～5片功能叶,以1 cm×3 cm大小的叶室进行测量(叶片覆满叶室),每个处理随机选取3株,重复测量3次。各参数包括:净光合速率($P_n$,μmol·m$^{-2}$·s$^{-1}$)、胞间$CO_2$浓度($C_i$,μmol·mol$^{-1}$)、气孔导度($G_s$,mol·m$^{-2}$·s$^{-1}$)和蒸腾速率($T_r$,mmol·m$^{-2}$·s$^{-1}$)。依据外界环境因素和预实验,环境因子参数设为:红蓝LED光源,光照800 μmol·m$^{-2}$·s$^{-1}$,$CO_2$浓度400 μmol·mol$^{-1}$,流速500 μmol·s$^{-1}$,温度28 ℃。

根据测定结果计算瞬时水分利用效率(WUE):

$$\mathrm{WUE}=P_n/T_r \tag{1}$$

式中:$P_n$为净光合速率,$T_r$为蒸腾速率。

1.3.3　光响应曲线的测定

测定时间和参数设置同1.3.2节,测定前用800 μmol·m$^{-2}$·s$^{-1}$光强诱导叶片15 min,使气孔处于打开状态。光照强度梯度为:1800、1500、1200、900、600、400、200、100、50、20、0 μmol·m$^{-2}$·s$^{-1}$,等待时间60～200 s,在每个设定的光照强度下测$P_n$,每株测定1片叶片,每个处理测定3株。光响应特征参数选用修正直角双曲线模型[24]进行拟合计算(公式2),求得最大净光合速率($P_{nmax}$)、表观量子效率(AQY)、光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)、暗呼吸速率($R_d$)。

$$P_n(I)=\frac{\alpha(1-\beta I)}{1+\gamma I}I-R_d \tag{2}$$

式中:$I$为光合有效辐射,$\alpha$为初始量子效率,$\beta$、$\gamma$为系数,$P_n$为净光合速率,$R_d$为暗呼吸速率。

1.3.4 光合色素含量测定

参照李合生[25]的方法,采用乙醇浸泡提取叶片光合色素,在波长665、649、470 nm下测定吸光度,并使用Lichtenthaler等[26]修正公式进行叶绿素a(Chl a)、叶绿素b(Chl b)、总叶绿素(Chl a+b)和类胡萝卜素(Car)含量计算。

### 1.4 数据处理

数据指标均以平均值±标准误表示,使用Excel 2010软件处理数据,SPSS 19.0进行单因素方差分析(One-Way ANOVA)和相关性分析(Pearson),Origin 2022软件作图。采用模糊数学隶属函数法[10],对不同处理幼苗的生长及光合能力进行综合评价。隶属函数值的计算如公式(3)所示,与净光合速率呈负相关的指标,则利用反隶属函数值的计算公式如公式(4)所示。

$$X_\mu=(X-X_{\min})/(X_{\max}-X_{\min}) \quad (3)$$

$$X'_\mu=1-(X-X_{\min})/(X_{\max}-X_{\min}) \quad (4)$$

式中:$X$表示各处理中某指标的测定值,$X_{\min}$、$X_{\max}$分别为所有该指标的最大值和最小值。

## 2 结果分析

### 2.1 遮阴对桫椤幼苗叶片性状的影响

对桫椤幼苗叶片表型进行比较,由图1可见,CK和T1处理下的叶片皆存在较大程度的黄化,其中CK的叶片灼伤严重,出现叶片萎缩、边缘褐化干枯的现象,而T1有较多叶片的尖端变淡黄色或褐色。与CK处理相比,T2叶片轻微泛黄,T3和T4叶片颜色则分别呈现浅绿和深绿。




CK、T1、T2、T3、T4分别表示100%、60%、30%、10%、2%棚内光照强度

CK, T1, T2, T3 and T4 indicate 100%, 60%, 30%, 10% and 2% of the light intensity in the shed, respectively

**图1 不同遮阴处理下桫椤幼苗的叶片表型**

**Fig.1** Leaf phenotype of *A.spinulosa* seedlings under different shading treatments

同时,对各处理桫椤幼苗叶片性状指标的测定结果显示,不同遮阴处理下,桫椤幼苗的叶片性状指标存在一定差异性(表1)。随着遮阴程度的增加,桫椤幼苗的叶数、叶长、叶宽、比叶质量、自由水/束缚水和气孔密度皆呈现先升高后降低的趋势,比叶面积、叶片含水量和自由水含量则是逐渐升高,束缚水含量逐渐降低。与CK相比,T1处理的比叶面积显著降低,而叶数、叶长、叶宽、比叶质量、叶片含水量、气孔密度显著增加;T2处理的比叶面积和束缚水含量显著降低,而叶数、叶长、叶宽、比叶质量、叶片含水量、气孔密度、自由水含量和自由水/束缚水皆显著降低;T3和T4处理的比叶质量、束缚水含量、气孔密度显著降低,其余指标皆显著增加。

### 2.2 遮阴对桫椤幼苗气体交换参数的影响

如图2所示,不同处理间桫椤幼苗叶片的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间$CO_2$浓度和瞬时水分利用效率存在极显著差异。随着遮阴程度的加重,净光合速率和瞬时水分利用效率先升高后降低,胞间$CO_2$浓度先降低再升高,而蒸腾速率和气孔导度均呈逐渐上升的趋势。与CK相比,T1和T2的净光合速率和瞬时水分利用效率极显著增加,蒸腾速率和气孔导度无极显著变化,胞间$CO_2$浓度极显著降低;T3和T4的净光合速率、瞬时水分利用效率、蒸腾速率和气孔导度均极显著增加,胞间$CO_2$浓度极显著降低,其中,净光合速率和瞬时水分利用效率以T3处理最高,分别是CK的472.37%、297.87%,而蒸腾速率、气孔导度以T4处理最高,分别是CK的223.75%、243.48%。

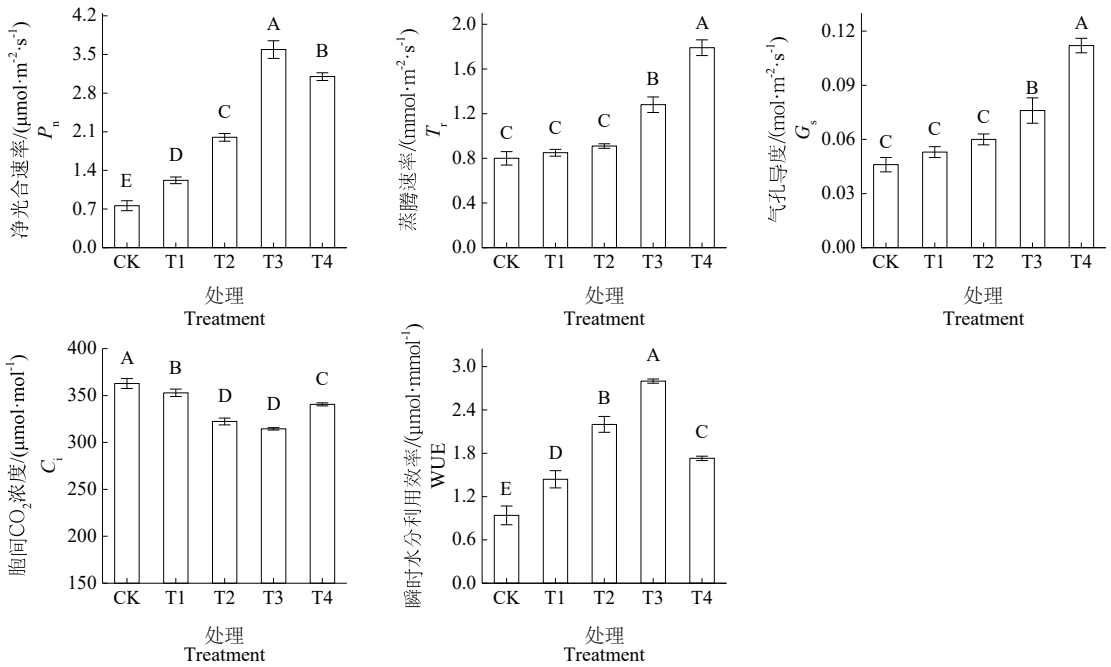
**表1　不同遮阴处理下桫椤幼苗的叶片性状**

**Table 1**　Leaf traits in *A. spinulosa* seedlings under different shading treatments

| 性状 Trait | 不同遮阴处理 Different shading treatments | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | CK | T1 | T2 | T3 | T4 |
| 叶数/片 | 2.25±0.96c | 5.00±1.00b | 7.20±1.30a | 8.40±0.55a | 7.80±0.84a |
| 叶长/cm | 12.13±2.72c | 25.20±8.99b | 38.90±5.52a | 44.14±6.96a | 37.76±3.45a |
| 叶宽/cm | 4.38±1.03d | 11.40±2.72c | 15.80±1.79ab | 18.50±2.67a | 14.30±3.40bc |
| 比叶面积/($cm^2 \cdot g^{-1}$) | 242.78±4.72c | 218.07±3.93d | 196.86±1.55e | 353.84±5.73b | 493.59±11.10a |
| 比叶质量/($g \cdot cm^{-2}$) | 4.12±0.08c | 4.59±0.08b | 5.08±0.04a | 2.83±0.05d | 2.03±0.05e |
| 叶片含水量/% | 52.36±1.86d | 59.54±1.64c | 60.40±1.96c | 72.49±0.81b | 78.59±0.62a |
| 自由水含量/% | 17.06±2.09c | 18.37±2.58c | 32.68±3.03b | 45.19±2.91a | 46.57±0.53a |
| 束缚水含量/% | 32.66±1.31a | 33.85±0.90a | 22.36±1.92b | 23.35±2.80b | 23.78±1.73b |
| 自由水/束缚水 | 0.52±0.06c | 0.54±0.08c | 1.47±0.25b | 1.96±0.34a | 1.96±0.13a |
| 气孔密度/(个·$mm^{-2}$) | 111.15±3.49c | 156.11±5.17b | 168.36±6.99a | 90.72±5.17d | 74.37±2.31e |

注:同行小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)

Note: The lowercase letters within the same row indicated significant differences between treatments ($P<0.05$)




不同大写字母表示处理间差异极显著($P<0.01$)

Different capital letters indicate extremely significant differences between treatments ($P<0.01$)

**图2　不同遮阴处理下桫椤幼苗的气体交换参数**

**Fig.2**　Gas exchange parameters of *A. spinulosa* seedlings under different shading treatments

### 2.3　遮阴对桫椤幼苗光响应曲线的影响

由图3可见,不同遮光处理下桫椤幼苗净光合速率的光响应曲线整体变化趋势基本一致。整个变化过程可分为3个阶段:首先在低光合有效辐射下(PAR≤150 μmol·$m^{-2}$·$s^{-1}$),净光合速率随光强增加呈近似线性递增;其次,在较高光合有效辐射即150 μmol·$m^{-2}$·$s^{-1}$<PAR<900 μmol·$m^{-2}$·$s^{-1}$时,净光合速率增加幅度降低,随光强增加呈曲线缓慢上升;最后,光合有效辐射达到900 μmol·$m^{-2}$·$s^{-1}$以后,净光合速率趋于平稳。

利用修正直角双曲线模型拟合,得出光响应曲线特征参数如表2所示。随着遮阴程度的增加,

最大净光合速率和表观量子效率均呈现先上升后下降的趋势,其中T3的最大净光合速率和表观量子效率最高,与其它处理存在显著差异,分别较CK显著增加了188.66%、39.67%;光饱和点也以T3最高,为1 275.04 μmol·m$^{-2}$·s$^{-1}$,显著大于其它处理;光补偿点和暗呼吸速率则相反,随着遮阴增强表现出先降后升的趋势,以T3最低,与CK相比显著降低了56.18%、17.97%。表明桫椤幼苗叶片利用强光的能力较弱,而适度遮阴下最大净光合速率、光饱和点和表观量子效率能维持在一个较高水平。

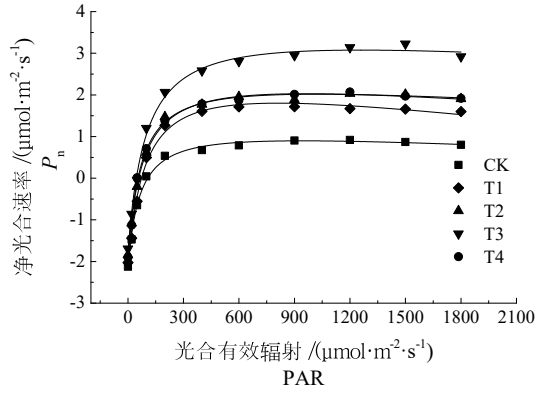



**图3 不同遮阴处理下桫椤幼苗的光响应曲线**

**Fig.3** Light response curve of *A. spinulosa* seedlings under different shading treatments

### 2.4 遮阴对桫椤幼苗光合色素的影响

从图4可知,桫椤幼苗叶片的光合色素含量在不同遮阴处理间存在极显著差异($P<0.01$)。随遮光度的增强,叶片的叶绿素a、叶绿素b和总叶绿素含量均逐渐增加,类胡萝卜素含量先增加再减少,而叶绿素a/b比值整体为逐渐降低的趋势。T4处理下叶绿素a、叶绿素b和总叶绿素含量皆达到最大值,与CK相比增加了130.49%、230.00%、158.04%;T2、T3和T4处理的类胡萝卜素含量极显著高于CK和T1,且T3>T4>T2;而叶绿素a/b比值在T3处理开始较CK极显著降低,并在T4达到最低值。

**表2 不同遮阴处理下桫椤幼苗的光响应参数**

**Table 2** Light response parameters of *A. spinulosa* seedlings under different shading treatments

| 处理 Treatment | 光补偿点/(μmol•m$^{-2}$•s$^{-1}$) LCP | 暗呼吸速率/(μmol•m$^{-2}$•s$^{-1}$) $R_d$ | 最大净光合速率/(μmol•m$^{-2}$•s$^{-1}$) $P_{nmax}$ | 光饱和点/(μmol•m$^{-2}$•s$^{-1}$) LSP | 表观量子效率 AQY |
|---|---|---|---|---|---|
| CK | 104.82±3.91a | 2.17±0.04a | 0.97±0.17c | 887.55±33.86b | 0.018 4±0.000 7d |
| T1 | 68.70±15.81b | 2.14±0.03a | 1.81±0.28b | 867.21±53.27b | 0.023 8±0.000 4b |
| T2 | 59.31±14.22bc | 1.91±0.05b | 2.01±0.10b | 961.33±46.37b | 0.024 6±0.000 8ab |
| T3 | 45.93±10.47c | 1.78±0.06c | 2.80±0.44a | 1 275.04±79.84a | 0.025 7±0.000 9a |
| T4 | 54.40±3.69bc | 1.94±0.05b | 1.93±0.14b | 967.37±38.93b | 0.021 2±0.000 8c |

注:同行小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)

Note:Different lowercase letters within the same column indicated significant differences between treatments ($P<0.05$)

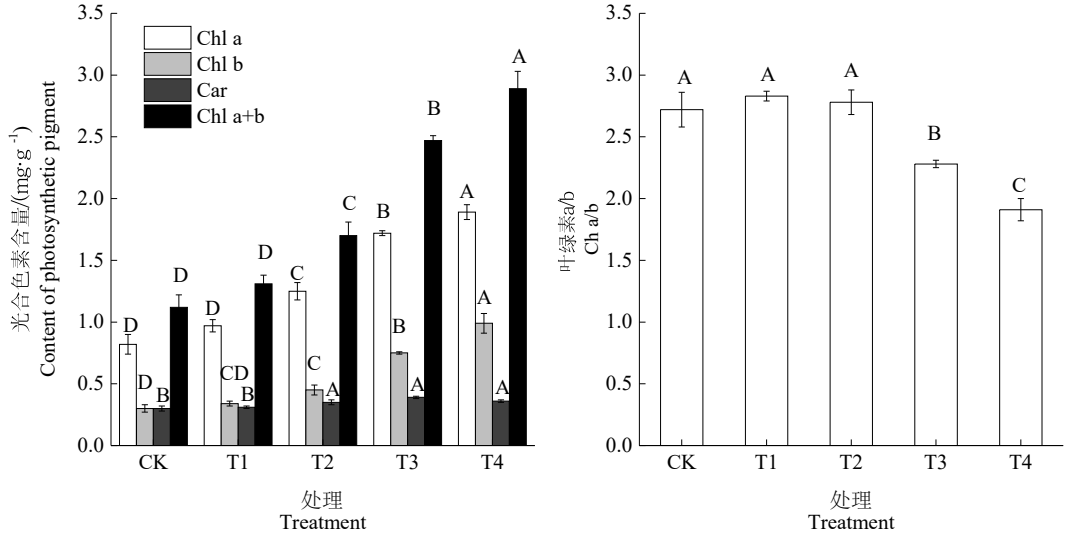
### 2.5 不同遮阴处理下桫椤幼苗叶片性状及光合指标的综合评价

#### 2.5.1 各性状的相关性分析

对不同遮阴处理下桫椤幼苗的叶片性状与光合指标的25个性状进行相关性分析,并绘制相关系数矩阵热图。如图5所示,净光合速率与自由水/束缚水比值、自由水含量、叶绿素a含量、类胡萝卜素含量呈极显著正相关,与叶数、叶长、叶片含水量、叶绿素b含量、总叶绿素含量呈显著正相关,与暗呼吸速率呈显著负相关;蒸腾速率与比叶面积、气孔导度、叶绿素b含量呈极显著正相关,与比叶质量、叶绿素a含量、总叶绿素含量呈显著正相关,与叶绿素a/b比值呈极显著负相关,与比叶质量呈显著负相关;胞间$CO_2$浓度与暗呼吸速率拥有极显著的正相关性;瞬时水分利用效率与叶数、叶长、叶宽、最大净光合速率、类胡萝卜素含量呈显著正相关,与胞间$CO_2$浓度呈极显著负相关;最大净光合速率与胞间$CO_2$浓度、光补偿点、暗呼吸速率呈显著负相关;表观量子效率只与最大净光合速率存在显著正相关;气孔密度只与比叶质量呈显著正相关。通过以上结果可知,叶片生长生理性状、光合参数和光合色素含量间存在不同程度的相关性。

#### 2.5.2 隶属函数综合分析

不同遮阴处理中各指标的隶属函数值及综合排序见表4,平均值越高,说明该性状的综合表现

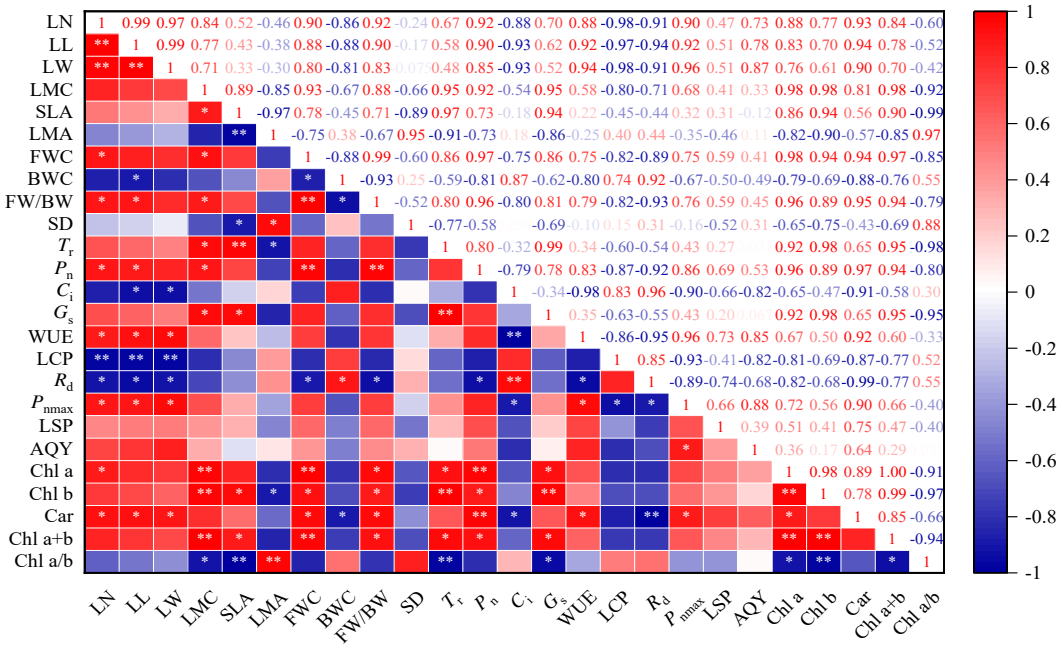



不同大写字母表示处理间差异极显著($P<0.01$)

Different capital letters indicate extremely significant differences between treatments ($P<0.01$)

**图4　不同遮阴处理下秕椤幼苗的光合色素含量**

**Fig.4**　Content of photosynthetic pigments in *A. spinulosa* seedlings under different shading treatments




*表示显著相关($P<0.05$),**表示极显著相关($P<0.01$)。表中LN为叶数,LL为叶长,LW为叶宽,LMC为叶片含水量,SLA为比叶面积,LMA为比叶质量,FWC为自由水含量,BWC为束缚水含量,FW/BW为自由水/束缚水,SD为气孔密度,$T_r$为蒸腾速率,$P_n$为净光合速率,$C_i$胞间$CO^2$浓度,$G_s$为气孔导度,WUE为瞬时水分利用效率,LCP为光补偿点,$R_d$为暗呼吸速率,$P_{nmax}$为最大净光合速率,LSP为光饱和点,AQY为表观量子效率,Chl a为叶绿素a含量,Chl b为叶绿素b含量,Car为类胡萝卜素含量,Chl a + b为总叶绿素含量,Chl a/b为叶绿素a/b比值

* indicates significant correlation($P<0.05$), ** indicates extremely significant correlation($P<0.01$). In the table, LN is leaf number, LL is leaf length, LW is leaf width, LMC is leaf moisture content, SLA is single leaf area, LMA is leaf mass per unit area, FWC is free water content, BWC is bound water content, FW / BW is free water / bound water, SD is stomatal density, Tr is transpiration rate, $P_n$ is net photosynthetic rate, $C_i$ is intercellular CO2 concentration, $G_s$ is stomatal conductance, WUE is water use efficiency, LCP is light compensation point, $R_d$ is dark respiration rate, $P_{nmax}$ is maximum net photosynthetic rate, LSP is light saturation point, AQY is apparent quantum yield. Chl a is chlorophyll a content, Chl b is chlorophyll b content, Car is carotenoid content, Chl a + b is chlorophyll content, Chl a / b is the ratio of chlorophyll a/b

**图5　不同遮阴处理下秕椤幼苗各性状的相关性**

**Fig.5**　Correlation of various traits of *A. spinulosa* seedlings under different shading treatments

越好。由表4可知,T3处理下的平均值(0.86)最高,T4次之(0.81),CK(0.05)最低。表明T3遮阴程度最适合柽柳幼苗的生长,强光会抑制其生长发育。

**表4 不同遮阴处理柽柳幼苗的综合评价与排名**

**Table 4** Comprehensive evaluation and ranking of *A. spinulosa* seedlings under different shading treatments

| 指标 Index | 不同遮阴处理 Different shading treatments | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | CK | T1 | T2 | T3 | T4 |
| 叶数 | 0.00 | 0.45 | 0.80 | 1.00 | 0.90 |
| 叶长 | 0.00 | 0.41 | 0.84 | 1.00 | 0.80 |
| 叶宽 | 0.00 | 0.50 | 0.81 | 1.00 | 0.70 |
| 叶片含水量 | 0.00 | 0.27 | 0.31 | 0.77 | 1.00 |
| 比叶面积 | 0.15 | 0.07 | 0.00 | 0.53 | 1.00 |
| 比叶质量 | 0.31 | 0.16 | 0.00 | 0.74 | 1.00 |
| 自由水含量 | 0.00 | 0.04 | 0.53 | 0.95 | 1.00 |
| 束缚水含量 | 0.10 | 0.00 | 1.00 | 0.91 | 0.88 |
| 自由水/束缚水比值 | 0.00 | 0.01 | 0.66 | 1.00 | 1.00 |
| 气孔密度 | 0.61 | 0.13 | 0.00 | 0.83 | 1.00 |
| 蒸腾速率 | 0.00 | 0.05 | 0.11 | 0.48 | 1.00 |
| 净光合速率 | 0.00 | 0.16 | 0.44 | 1.00 | 0.83 |
| 胞间$CO_2$浓度 | 0.00 | 0.20 | 0.84 | 1.00 | 0.46 |
| 气孔导度 | 0.00 | 0.11 | 0.21 | 0.45 | 1.00 |
| 瞬时水分利用效率 | 0.00 | 0.27 | 0.68 | 1.00 | 0.42 |
| 光补偿点 | 0.00 | 0.61 | 0.77 | 1.00 | 0.86 |
| 暗呼吸速率 | 0.00 | 0.08 | 0.67 | 1.00 | 0.59 |
| 最大净光合速率 | 0.00 | 0.46 | 0.57 | 1.00 | 0.52 |
| 光饱和点 | 0.05 | 0.00 | 0.23 | 1.00 | 0.25 |
| 表观量子效率 | 0.00 | 0.74 | 0.85 | 1.00 | 0.38 |
| 叶绿素a含量 | 0.00 | 0.14 | 0.40 | 0.84 | 1.00 |
| 叶绿素b含量 | 0.00 | 0.06 | 0.22 | 0.65 | 1.00 |
| 类胡萝卜素含量 | 0.00 | 0.11 | 0.56 | 1.00 | 0.67 |
| 总叶绿素含量 | 0.00 | 0.11 | 0.33 | 0.76 | 1.00 |
| 叶绿素a/b比值 | 0.12 | 0.00 | 0.05 | 0.60 | 1.00 |
| 平均值 | 0.05 | 0.21 | 0.47 | 0.86 | 0.81 |
| 排序 | 5 | 4 | 3 | 1 | 2 |

## 3 讨论

### 3.1 遮阴对柽柳幼苗叶片性状的影响

叶片是植物对不同光照感受最敏感的器官,具有与光相关的可塑性,通过内部生理和外部形态对环境变化的响应,表现出植物对环境变更的适应策略[27]。结果显示,随着遮阴程度的增加,柽柳幼苗的叶数、叶长、叶宽、比叶面积显著增加,说明在强光下柽柳幼苗可以通过减少叶片暴露面积以避免伤害。随着光强的降低,植物叶片生长加快,可以通过增加单位生物量的叶面积,以提高其捕获光能的能力,获取更多光资源[28-29]。

此外,气孔是植物进行气体交换和蒸腾作用的重要通道,通常情况下,长期处于弱光环境的植物,其气孔密度会较强光低[30]。本研究结果也证实了这一点,柽柳幼苗叶片在10%、2%棚内光强的气孔密度显著小于100%,说明全光照下幼苗叶片的气孔密度增加,有利于叶片进行蒸腾作用并快速散热。而100%棚内光强表现出气孔密度显著低于60%、30%棚内光强的情况,这是因为叶片遭到强光胁迫,利用气孔密度下降减缓光抑制的损伤[31]。

自由水和束缚水含量是叶片内部生理指标之一,其比值常与植物生长和抗性有密切关系。光照的减弱会增大环境湿度,抑制叶片水分的散失,自由水含量会逐渐提高,相反,强光下环境温度高、湿度低,植物通过提高束缚水含量以降低代谢活动渡过不良的环境,因此,光照的减弱会致使植物自由水和束缚水的比值增大。在本研究中,随着遮阴程度的增加,自由水与束缚水的比值呈逐渐上升的趋势,于10%、2%棚内光强达最高值,说明随着光照强度的降低栾椤幼苗体内水分更加充盈,其代谢越旺盛,有利于栾椤幼苗物质运输,加快其生长发育,但其抗逆性降低[32]。

### 3.2　遮阴对栾椤幼苗光合作用的影响

叶片的气体交换参数是植物光合作用强弱的判断指标,反映出植物生理代谢和物质积累的能力[8]。净光合速率下降的原因是否为气孔因素主要依据气孔导度和胞间$CO_2$浓度进行判断:若气孔导度和胞间$CO_2$浓度在同一时间范围内变化趋势一致,即是气孔因素导致,若净光合速率下降胞间$CO_2$浓度上升,则为非气孔因素[33]。本研究结果表明,随着遮阴程度的增加,净光合速率表现出先升高后降低的趋势,在100%至10%棚内光强的处理中,气孔导度上升而胞间$CO_2$浓度降低,净光合速率上升;而2%棚内光强相较于10%,气孔导度和胞间$CO_2$浓度都上升,净光合速率下降。表明在强光照下非气孔性限制是栾椤幼苗叶片光合速率降低的重要因素,而弱光下则为气孔限制。且也有研究表明强光下叶片光合机构受到损害,胞间$CO_2$浓度较高,碳同化能力降低,进而导致光合速率下降[34]。此外,在试验中蒸腾速率、气孔导度和瞬时水分利用效率随着遮阴程度的增加而上升,进一步说明强光限制了栾椤幼苗植物生理代谢。在强光下叶片会关闭气孔以降低蒸腾作用,防止体内水分的散失;在弱光下,光合作用消耗大量的$CO_2$,为保持光合作用的进行,栾椤幼苗叶片会开放气孔促进气体交换,水分蒸腾速率加快,同时水分利用率提高[35]。

光补偿点和光饱和点反映了植物叶片对弱光和强光的利用能力。一般情况下,光补偿点低且光饱和点高,意味着植物的光适应性强[6]。表观量子效率则表示植物光合作用过程中对光的利用效率[36]。本研究中,全光照下,栾椤幼苗的最大净光合速率和光饱和点最低,可能是因为叶片产生了光抑制,其光合系统受到损伤,说明栾椤幼苗不适宜在强光下生长。而随着光照强度的降低,最大净光合速率、光饱和点和表观量子效率显著上升,光补偿点和暗呼吸速率显著降低,但均在10%棚内光强达到极值,这与陈超等[29]在夏秋季节对景宁木兰幼苗的研究结果相似,说明弱光下能使栾椤幼苗的最大净光合速率和光饱和点维持在较高水平,同时叶片对光的利用能力更强,能够减少呼吸作用产生的消耗,具有较强的耐阴性。

光合色素在植物光合作用进程中发挥着吸收、传递及转化光能等作用[37]。叶绿素含量的增加是植物利用弱光能力增强的判断标准;叶绿素a主要吸收红光,叶绿素b主要吸收蓝紫光,弱光环境下叶绿素a/b比值的下降反映了植物对弱光的利用能力增强[38-39]。本研究中,随着遮阴程度的加深栾椤幼苗叶片的叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素和类胡萝卜素含量均逐步提高,叶绿素a/b比值降低,表明栾椤幼苗在弱光环境下表现出积极的适应性。对于多数植物,叶片经光照后叶绿素才能合成,然而过强光易引起光氧化伤害[33],栾椤幼苗叶片的叶绿素含量在100%棚内光强中显著低于其它处理,说明强光环境对栾椤幼苗的光合色素造成了光氧化的破坏。

## 4　结论

综上所述,不同遮阴条件下栾椤幼苗的叶片性状和光合特性存在显著差异,栾椤幼苗通过调节叶片生长生理、光合色素含量和光合参数以适应变化的光环境。与全光照相比,10%棚内光强条件下栾椤幼苗光合能力最强且叶片生长最佳,即弱光环境更利于栾椤幼苗生长,而强光环境下会导致栾椤幼苗叶片生长和光合作用受到限制。

## 参　考　文　献

[1]Lambers H,Chapin F S,Pons T L. Plant physiological ecology,2nd ed[M]. New York,USA:Springer,2008:11.

[2]宸珩,杨文强. 光合生物光抑制现象与光保护措施[J].植物生理学报,2023,59(4):705-714.
Yi H, Yang W Q. Photoinhibition and photoprotection of photosynthetic organisms[J]. Plant Physiology Journal,2023,59(4):705-714.

[3]Smith H. Phytochromes and light signal perception by plants-an emerging synthesis[J]. Nature,2000,407(6804):585 - 591.

[4]李小琴,张凤良,杨淏,等.遮阴对濒危植物风吹楠幼苗叶形态和光合参数的影响[J].植物生理学报,2019,55(1):80-90.
Li X Q, Zhang F L, Yang T, et al. Effect of shading on leaf morphology and photosynthetic parameters in endangered *Horsffeldia glabra* seedlings [J]. Plant Physiology Journal, 2019,55(1):80-90.

[5]Chai S F, Tang J M, Mallik A, et al. Eco-physiological basis of shade adaptation of *Camellia nitidissima*, a rare and endangered forest understory plant of Southeast Asia [J]. BMC Ecology, 2018,18(1):5.

[6]周欢,韦如萍,李吉跃,等.光照强度对乐昌含笑幼苗生长及光合特性的影响[J/OL].生态学杂志,1-9[2023-12-11]http://kns.cnki.net/kcms/detail/21.1148.Q.20230328.1344.004.html.
Zhou H, Wei R P, Li J Y, et al. Effects of light intensity on growth and photosynthetic characteristics of *Michelia chapensis* Dandy seedlings [J/OL]. Chinese Journal of Ecology, 1-9 [2023-12-11] http://kns. cnki. net/kcms/detail/21.1148. Q.20230328.1344.004.html.

[7]袁梦琦.不同遮阴对刺楸幼苗光合特性影响的研究[D].吉林:北华大学,2022.
Yuan M Q. Effects of Different Shading on Photosynthetic Characteristics of *Kalopanax septemlobus* Seedlings [D]. Jilin: Beihua University,2022.

[8]屠凯,温国胜,侯平.红叶石楠绿叶与红叶的光合蒸腾特性比较[J].中国农学通报,2019,35(15):110-115.
Tu K, Wen G S, Hou P. Red leaves and green leaves of *Photinia serrulata*: comparison of the characteristics of photosynthesis and transpiration [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin,2019,35(15):110-115.

[9]葛萌,安常蓉,韦小丽.光照强度和水分对花榈木幼苗结瘤及生理特性的影响[J].中南林业科技大学学报,2022,42(2):27-35.
Ge M, An C R, Wei X L. Influence of light intensity and water content on nodulation and physiological characteristics of *Ormosia henryi* seedlings [J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2022,42(2):27-35.

[10]陶凌剑,涂淑萍,金莉颖,等.光照强度对圆齿野鸦椿叶片光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J].经济林研究,2022,40(2):225-231.
Tao L J, Tu S P, Jin L Y, et al. Effects of light intensity on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of leaves of *Euscaphis konishii* [J]. Nonwood Forest Research,2022,40(2):225-231.

[11]宗秀虹,张华雨,王鑫,等.赤水桫椤国家级自然保护区桫椤群落特征及物种多样性研究[J].西北植物学报,2016,36(6):1225-1232.
Zong X H, Zhang H Y, Wang X, et al. Community characteristics and species diversity of *Alsophila spinulosa* in Chishui Alsophila national nature reserve [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica,2016,36(6):1225-1232.

[12]范剑明,温秀凤,王溢豪,等.珍稀濒危植物桫椤的研究进展与开发前景分析[J].热带农业科学,2023,43(7):46-52.
Fan J M, Wen X F, Wang Y H, et al. Research and development prospect analysis of rare and endangered plant *Alsophila spinulosa* [J]. Chinese Journal of Tropical Agriculture,2023,43(7):46-52.

[13]谢春平,王常玲,王候河,等.海南吊罗山热带雨林桫椤种群结构与动态特征[J].信阳师范学院学报(自然科学版),2022,35(4):566-575.
Xie C P, Wang C L, Wang H H, et al. Population structure and dynamic characteristics of *Alsophila spinulosa* in Diaoluo Mountain tropic rain forest of Hainan [J]. Journal of Xinyang Normal University (Natural Science Edition ), 2022, 35(4): 566-575.

[14]何琴琴,穆君,袁冬梅,等.珍稀濒危植物桫椤种群结构与动态特征[J].贵州科学,2023,41(2):1-6.
He Q Q, Mu J, Yuan D M, et al. Population structure and dynamics of *Alsophila spinulosa*, a rare and endangered plant [J]. Guizhou Science,2023,41(2):1-6.

[15]侯梦丹,何卓冀,杜旭烨,等.桫椤 *Alsophila spinulosa* 组培快繁体系的建立[J/OL].分子植物育种,1-10[2023-12-11]http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230224.2020.020.html.
Hou M D, He Z Y, Du X Y, et al. Establishment of tissue culture and rapid propagation system of *Alsophila spinulosa* [J]. Molecular Plant Breeding, 1-10[2023-12-11]http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230224.2020.020.html.

[16]谢金兰,王运昌.桫椤的特征特性及栽培技术[J].农技服务,2007,(11):96.
Xie J L, Wang Y C. Characteristics and cultivation techniques of *Alsophila spinulosa* [J]. Agricultural Technology Service, 2007,24(11):96.

[17]王文沛,张昊祯,Muhammad Ishaq,等.桫椤的化学成分及药理活性研究进展[J].化学试剂,2023,45(6):44-51.
Wang W P, Zhang H Z, Muhammad I, et al. Research progress on chemical components and pharmacological activities of *Alsophila spinulosa* [J]. Chemical Reagents, 2023, 45(6): 44-51.

[18]吕朝燕,高智席,徐兴线,等.干旱胁迫及复水对桫椤生理特性的影响[J].林业资源管理,2022(5):160-168.
Lü C Y, Gao Z X, Xu X X, et al. Effects of drought stress and rehydration on the physiological characteristics of *Alsophila spinulosa* [J]. Forest Resources Management, 2022 (5): 160-168.

[19]吕朝燕,高智席,徐兴线,等.桫椤光合特性和水势对干旱胁迫及复水的响应[J].林业资源管理,2023(1):51-61.
Lü C Y, Gao Z X, Xu X X, et al. Responses of photosynthetic characteristics and water potential of *Alsophila spinulosa* to drought stress and rehydration [J]. Forest Resources Management,2023(1):51-61.

[20]陈飞飞,黄川腾,林玲,等.不同因素对降香黄檀大树移植成活率的影响试验[J].热带林业,2023,51(2):37-40.

Chen F F, Huang C T, Lin L, et al. Effects of different factors on the survival rate of *Dalbergia odorifera* big trees transplantion[J]. Tropical Forestry, 2023, 51(2): 37-40.

[21]赵瑞白,杨小波,李东海,等. 海南岛桫椤科植物地理分布和分布特征研究[J]. 林业资源管理, 2018(2): 65-73, 97.
Zhao R B, Yang X B, Li D H, et al. Study on geographical distribution and distribution characteristics of Cyatheaceae in Hainan Island[J]. Forest Resources Management, 2018(2): 65-73, 97.

[22]张帆,王鸿,张雪冰,等. 干旱胁迫及复水对不同桃自根砧生理特性影响[J]. 植物生理学报, 2022, 58(4): 767-776.
Zhang F, Wang H, Zhang X B, et al. Effects of drought stress and rehydration on physiological characteristics of different peach rootstocks[J]. Plant Physiology Journal, 2022, 58(4): 767-776.

[23]刘明智,努尔巴衣·阿布都沙力克,潘晓玲. 指甲油涂抹撕取法制取植物叶气孔装片[J]. 生物学通报, 2005, 40(10): 44.
Liu M Z, Nuerbayi A, Pan X L. Preparation of plant leaf stomatal mountings by nail polish smearing and tearing method [J]. Bulletin of Biology, 2005, 40(10): 44.

[24]杜凌,丁波,徐德静,等. 桫椤对光照和$CO_2$的响应曲线及其模型拟合研究[J]. 广东农业科学, 2018, 45(7): 56-61.
Du L, Ding B, Xu D J, et al. Studies of the curve and modeling of response of light and $CO_2$ of *Alsophila spinulosa* [J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2018, 45(7): 56-61.

[25]李合生. 植物生理生化实验原理和测定技术[M]. 北京:高等教育出版社, 2003: 102-104.
Li H S. Principle and technology of plant physiological and biochemical experiments[M]. Beijing: Higher Education Press, 2003: 102-104.

[26]Lichtenthaler H K, Wellburn A R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents[J]. Biochemical Society Transactions, 1983, 11(5): 591-592.

[27]Tripathi S, Bhadouria R, Srivastava P, et al. Effects of light availability on leaf attributes and seedling growth of four tree species in tropical dry forest[J]. Ecological Processes, 2020, 9(3): 221-707.

[28]Guo X, Wang R Q, Wang C D, et al. *Acertruncatum* seedlings are more plastic than *Quercus variabilis* seedlings in response to different light regimes[J]. Dendrobiology, 2016, 76: 35-49.

[29]Xiao H G, Wang C Y, Liu J, et al. Insights into the differences in leaf functional traits of heterophyllous *Syringa oblata* under different light intensities [J]. Journal of Forestry Research, 2015, 26: 613-621.

[30]陈超,金则新,袁梦,等. 不同光照强度下濒危植物景宁木兰幼苗光合特性的季节变化[J]. 浙江农林大学学报, 2022, 39(5): 950-959.
Chen C, Jin Z X, Yuan M, et al. Seasonal changes of photosynthetic characteristics of seedlings of *Magnolia sinostellata* under different light intensities [J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2022, 39(5): 950-959.

[31]周一冉. 不同光照强度对白及光合生理特性的影响[D]. 郑州:郑州大学, 2020.
Zhou Y R. Effects of different light intensities on photosynthetic and physiological characteristics of *Bletilla striata*[D]. Zhengzhou: Zhengzhou University, 2020.

[32]孙晶,李向民,张晶. 光强对盾叶薯蓣生长发育及皂素含量的影响[J]. 西北植物学报, 2011, 31(3): 536-542.
Sun J, Li X M, Zhang J. Preliminary studies on the influence of light intensity on growth and Saponin contents of *Dioscorea zingiberensis* [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2011, 31(3): 536-542.

[33]顾雪丹,吕东,赵祐,等. 遮阴对红砂幼苗生长及光合特性的影响[J]. 干旱区资源与环境, 2023, 37(8): 145-152.
Gu X D, Lv D, Zhao H, et al. Influence of shading on growth and photosynthetic characteristics of *Reaumuria* soongorica seedlings [J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2023, 37(8): 145-152.

[34]尹赜鹏,鹿嘉智,魏雪莹,等. 适当遮光对高温强光下番茄幼苗叶片光合功能的影响[J]. 沈阳农业大学学报, 2020, 51(1): 43-51.
Yin Z P, Lu J Z, Wei X Y, et al. Effects of appropriate shading on photosynthetic function of tomato seedling leaves under high temperature and high light [J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2020, 51(1): 43-51.

[35]吴霞,毛行简,凡莉莉,等. 花叶鹅掌柴不同颜色叶片光合特性[J]. 热带作物学报, 2022, 43(3): 556-564.
Wu X, Mao X J, Fan L L, et al. Photosynthetic characteristics of different color leaves of *Schefflera odorata* 'variegata'[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2022, 43(3): 556-564.

[36]王强,金则新,郭水良,等. 濒危植物长叶榧的光合生理生态特性[J]. 生态学报, 2014, 34(22): 6460-6470.
Wang Q, Jin Z X, Guo S L, et al. Photosynthetic traits of the endangered plant species *Torreya jackii* [J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(22): 6460-6470.

[37]孙小玲,许岳飞,马鲁沂,等. 植株叶片的光合色素构成对遮阴的响应[J]. 植物生态学报, 2010, 34(8): 989-999.
Sun X L, Xu Y F, Ma L Y, et al. A review of acclimation of photosynthetic pigment composition in plant leaves to shade environment [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(8): 989-999.

[38]夏婵,李何,王佩兰,等. 不同光照强度对赤皮青冈幼苗光合特性的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2021, 41(7): 72-79.
Xia C, Li H, Wang P L, et al. Effects of shading on the photosynthetic characteristics of *Cyclobalanopsis gilva* seedlings [J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2021, 41(7): 72-79.

[39]Bertamini M, Muthuchelian K, Nedunchezhian N. Shade effect alters leaf pigments and photosynthetic responses in Norway spruce (*Picea abies* L.) grown under field conditions [J]. Photosynthetica, 2006, 44(2): 227-234.

## Effects of shading on leaf traits and photosynthetic characteristics of *Alsophila spinulosa* seedlings

Liu Wenwen[1,2], Rao Dandan[2], Wu Erhuan[2], Han Yu[2], Chen Yu[2*]

(*1.College of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Haikou 570228, China; 2.Hainan Academy of Forestry /Hainan Academy of Mangrove, Haikou 571100, China*)

**Abstract**: [Objective] This study aimed to explore the light requirements and light adaptation mechanisms of *Alsophila spinulosa* seedlings, in order to provide scientific basis for its understory planting management and landscaping application. [Methods] *A. spinulosa* seedlings were used as test materials, and experiments were carried out in a plastic film greenhouse with a shading intensity of 30%. The effects of different shading treatments CK, T1, T2, T3, and T4 with light intensity of 100%, 60%, 30%, 10%, and 2%, respectively, on leaf traits, gas exchange parameters, light response curves, and photosynthetic pigments were studied. The growth and photosynthetic performance of *A. spinulosa* seedlings under different treatments were comprehensively evaluated using principal component analysis and membership function. [Results] Different shading treatments had significant effects on leaf traits and photosynthetic characteristics of *A. spinulosa* seedlings. Under the T3 treatment, the number of leaves, leaf length, leaf width, and free water/bound water ratio of *A. spinulosa* seedlings were significantly higher than those under other treatments. With the increase of shading intensity, the specific leaf area, free water content, $T_r$, $G_s$, chlorophyll, and carotenoid content of *A. spinulosa* seedlings increased gradually, while the specific leaf mass and stomatal density showed an initial increase followed by a decrease trend, and the chlorophyll a/b ratio and bound water content showed a gradual decrease trend overall. Compared with CK treatment, $P_n$, WUE, $P_{nmax}$, LSP, and AQY of *A. spinulosa* seedlings under T3 treatment were the highest, while $R_d$, LCP, and $C_i$ decreased to the lowest. According to the average value of subordinate function values, the comprehensive evaluation of different treatments was T3>T4>T2>T1>CK. [Conclusion] *A. spinulosa* seedlings have shade tolerance characteristics during the seedling stage and show positive adaptability under weak light environment. Natural light poses strong light stress on *A. spinulosa* seedlings. When the light intensity is 10% of the greenhouse light intensity, the growth and photosynthesis of *A. spinulosa* seedlings are the most suitable and strongest.

**Keywords**: *Alsophila spinulosa*, Shading, leaf traits, Photosynthetic characteristics, Photosynthetic pigment

(编辑:郭玥微)