

遮光对红鳞蒲桃幼苗光合特性的影响^{*}

刘金炽, 招礼军^{**}, 朱栗琼, 金 贇, 权佳惠

(广西大学林学院, 广西森林生态与保育重点实验室, 广西南宁 530004)

摘要: 为了解红鳞蒲桃(*Syzygium hancei*)对光能的需求及适应性,以红鳞蒲桃幼苗为材料,设置透光率分别为100.0%、72.3%、48.6%、24.9%的4种光照处理,测定其光合作用参数、光响应参数、叶绿素含量等数据,研究不同遮光处理对其光合特性的影响。结果表明:(1)红鳞蒲桃是喜光树种,红鳞蒲桃幼苗净光合速率(Net Photosynthetic Rate, P_n)、气孔导度(Stomatal Conductance, G_s)日均值随着遮光程度的增加而减小,胞间 CO_2 浓度(Intercellular Carbon Dioxide Concentration, C_i)日均值随之增大,过度遮光下(透光率为48.6%和24.9%),蒸腾速率(Transpiration Rate, T_r)日均值显著低于全光照;(2)遮光条件下,红鳞蒲桃幼苗净光合速率下降可能是非气孔限制引起的;(3)红鳞蒲桃幼苗的最大净光合速率(Maximum Net Photosynthetic Rate, P_{max})、光补偿点(Light Compensation Point, LCP)、光饱和点(Light Saturation Point, LSP)、暗呼吸速率(Respiration Rate, R_d)均随着光照强度的增加而显著增加;(4)红鳞蒲桃幼苗叶绿素a、叶绿素b及叶绿素(a+b)的含量均随着遮光程度的增加而显著增加,叶绿素a/b的值随之减小。红鳞蒲桃在幼苗期具有较明显的喜光性,因此,在红鳞蒲桃幼苗的培育及种群的恢复过程中,可通过疏伐、修剪枝条等措施来增加林内的透光量,为处于幼苗时期的红鳞蒲桃创造适宜的光照环境,为其自然更新提供良好条件。

关键词: 红鳞蒲桃 遮光 光合特性 光合作用参数 光响应参数 叶绿素含量

中图分类号: Q945.11 文献标识码: A 文章编号: 1005-9164(2020)06-0646-09

DOI: 10.13656/j.cnki.gxkx.20201214.015

0 引言

光照在植物的生长发育、分布及更新换代中起着关键作用^[1]。在长期自然选择过程中,不同植物所接收的太阳辐射量存在着明显的差异,因此每种植物形成了自身特有的光照需求^[2]。夏季的强光直射、高温

及干旱等是植物幼苗生长的主要限制因子,是决定植物在幼苗期能否顺利度过夏天的关键因素^[3]。研究表明,植物的幼苗期是植物生活史中对光照及温度等环境条件最为敏感的时期,会影响到苗木生命周期的延续及其更新演替^[4]。对于喜光植物而言,比如楠木(*Phoebe zhennan*)^[5]、黄花落叶松(*Larix olgen-*

^{*} 国家自然科学基金项目(31260093,31560061)和广西创新驱动发展专项(AA17204058-11)资助。

【作者简介】

刘金炽(1994—),女,在读硕士研究生,主要从事森林生态研究。

【**通信作者】

招礼军(1971—),男,教授,主要从事森林生态与植物生理生态研究,E-mail: Zhlj-70@163.com。

【引用本文】

刘金炽,招礼军,朱栗琼,等.遮光对红鳞蒲桃幼苗光合特性的影响[J].广西科学,2020,27(6):646-654.

LIU J C, ZHAO L J, ZHU L Q, et al. Effects of Shading on Photosynthetic Characteristics of *Syzygium hancei* Seedlings [J]. Guangxi Sciences, 2020, 27(6): 646-654.

sis)^[6]、黑松(*Pinus thunbergii*)^[7]等,其幼苗适合生长在光照较强的环境下,光照不足不利于树高、胸径、冠幅等增长,光合速率也会降低。而一部分树种如中华蚊母树(*Distylium chinense*)有很强的耐阴性,遮光可使其对自身形态结构及叶片的光合生理特性进行调整,如增加株高、叶面积,降低比叶质量、光补偿点、光饱和点等来适应光强较弱的环境^[8]。因此,研究植物幼苗对光照的需求及适应性,了解植株的耐阴性,有助于探索植物在繁殖培育过程中采取合理的经营措施提升植物的生存率及竞争力,这对促进种群的自我更新及健康演替具有重大的意义。

红鳞蒲桃(*Syzygium hancei*)为桃金娘科(Myrtaceae)蒲桃属(*Syzygium*)常绿灌木或乔木,是滨海过渡带中的重要物种,主要分布于海南、广西、广东、福建等地的低海拔疏林中。红鳞蒲桃是改善生态环境的先锋性物种,在滨海生态修复领域具有一定应用,同时也是优良的绿化造景树种^[9]。目前已经开展了红鳞蒲桃的树种培育^[10]、物候特征^[11]、结构特征^[12]、群落多样性^[13]及生理特征^[14]等研究,同时也对红鳞蒲桃在温度胁迫^[11]、移栽胁迫^[15]、盐分和干旱胁迫^[16]等方面进行了探索。由于大规模开发造成的人为干扰,以及其自然更新困难,广西滨海红鳞蒲桃季雨林生境不断破碎化,物种数量不断减少,占地面积不足 20 hm²,急需人为拯救及保护^[15]。研究表明,光照是植物自然更新最重要的环境因素^[17]。植物在一定的强光环境范围内调整其形态结构以及生理生态特性,以适应异质的光环境^[18]。在遮光条件下,植物的生物量分配、叶片光合生理特性等均会发生变化^[19]。有研究表明,在郁闭度较小的林分下,红鳞蒲桃种子能萌发并形成大量的幼苗,但存活时间一般不超过 2 年,许多苗木在后期不能存活^[20]。植物与其光强环境的相关性研究一直是植物生理生态学的研究热点,因此开展红鳞蒲桃幼苗在不同光照强度条件下的适应机制,有助于合理地给红鳞蒲桃幼苗生长提供理想的光环境。本研究以一年生红鳞蒲桃幼苗为研究对象,探究遮光对其光合特性和叶绿素含量的影响,了解红鳞蒲桃幼苗对光照强度的需求及适应性,为其种质资源保护、人工迁地保护、繁殖培育及养护管理等提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 试验地概况

试验地位于广西壮族自治区南宁市广西大学林

学院苗圃基地(108°17' E, 22°51' N)。南宁市地处南亚热带地区,苗圃基地年平均气温 21.6℃,极端最低气温 -2.1℃,极端最高气温 40.4℃,年均降雨量达 1 304.2 mm。

1.2 试验材料与处理设计

试验材料为 2017 年 4 月中旬采自于广西壮族自 治区北海市合浦县的红鳞蒲桃幼苗,幼苗长势健壮、规格一致且无病虫害(平均苗高 15.2 cm,平均地径 0.3 cm)。将其栽植于口径 20 cm、深 18 cm 的塑料盆中,每盆栽植 1 株,置于广西大学林学院苗圃试验地中培养,栽培土为森林表层土。实验前测得土壤 pH 值为 6.54,有机质含量为 23.08 g·kg⁻¹,全氮为 1.69 g·kg⁻¹,全磷为 0.71 g·kg⁻¹,全钾为 7.86 g·kg⁻¹。幼苗经过 3 个月的生长适应期后,进行遮光处理。试验设置 4 个处理:1 层黑网遮光(透光率 72.3%,L1),2 层黑网遮光(透光率 48.6%,L2),3 层黑网遮光(透光率 24.9%,L3),以及不做遮光处理的自然光照(透光率 100.0%,CK)作为对照。采用完全随机区组设计,设置 12 个试验小区,每个处理设置 3 组重复,每组重复 30 株。试验期间定期进行水肥供应,且不同处理间水肥供应等栽培措施一致。遮光处理 10 个月后,测定各项指标。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 光合作用参数的测定

选择连续晴朗的 3 d 进行光合作用参数日变化的测定。在每个试验组中,随机选择生长发育良好的幼苗至少 5 株,幼苗平均株高约为 22.8 cm,平均地径约为 0.42 cm,每株选择完全展叶、生长健壮的成熟叶(从顶端数第 6 片)作为测定叶(遮光处理前生长出来的叶片)。测定时间为 6:00—16:00,每隔 1 h 用美国 CI-340 便携式光合测定仪进行测定,每次测定时间为 20—30 s。测定指标有净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO₂ 浓度(C_i)、气孔限制值(L_s)等。

1.3.2 光响应参数的测定

光合-光响应曲线(P_n -PAR)的测定参考张旺锋等^[21]的方法,在每个试验组中随机选择生长发育良好的幼苗至少 5 株,采用美国 CI-340 便携式光合测定系统测定。为了增强试验的可靠性,减小因新老叶差异产生的误差,每株选取 3 片位置相当的成熟叶片(从顶端数第 5—7 片),于上午 9:00—12:00 进行测定。叶室温度约为 30℃,相对湿度为 60%,大气 CO₂ 浓度为 380 μmol·mol⁻¹,光合有效辐射(PAR)强度

梯度设定为 0, 5, 10, 25, 50, 100, 150, 200, 300, 400, 600, 800, 1 000, 1 200, 1 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。 P_n -PAR 曲线拟合采用非直角双曲线模型^[22], 从而可以得知不同遮光处理下最大净光合速率(P_{max})、光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)、暗呼吸速率(R_d)等参数。

1.3.3 叶绿素含量的测定

参考文献[23]的方法进行测定: 在每个试验组中随机选取 6 株完整的植株, 分别采集相同位置的成熟叶 3 片, 分别测定其色素含量, 取平均值作为结果, 重复 3 次。用剪刀剪取新鲜叶片, 擦拭干净, 剪去主脉, 再将叶片剪碎混匀。称取鲜重 0.50 g 碎叶片, 加入 5 mL 纯丙酮, 少许碳酸钙及石英砂, 然后将叶片研磨成匀浆。用 5 mL 80% 丙酮将匀浆洗入离心管中(分 3 次洗), 在 4℃、12 000 r/min 下离心 10 min, 取上清液, 用 80% 丙酮定容至 20 mL。摇匀后取 1 mL 提取液, 加 4 mL 80% 丙酮稀释, 用 722 s 可见分光光度计分别在波长 663 nm 及 645 nm 下测定其吸光值(A_{663} 、 A_{645}), 计算叶片叶绿素 a(C_a)、叶绿素 b(C_b)、叶绿素(a+b)(C_T)、叶绿素 a/b($C_{a/b}$)以及叶绿素含量 T_i 的值:

$$C_a = 13.95A_{663} - 6.88A_{645},$$

$$C_b = 24.96A_{645} - 7.32A_{663},$$

$$C_T = C_a + C_b,$$

$$C_{a/b} = C_a / C_b,$$

$$T_i = (C_i \times V \times d) / m,$$

式中, C_i 表示相应叶绿素的浓度($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$), V 表示提取液体积(L), d 表示稀释倍数, m 表示样品鲜重(mg)。

1.4 数据处理

利用 Microsoft Excel 2013 进行试验数据的统计, 运用 SPSS 19.0 进行方差分析, 采用最小显著差异法(LSD)进行差异显著性检验, 用 SigmaPlot 10.0

表 1 不同遮光条件下红鳞蒲桃幼苗光合作用参数的日均值

Table 1 Daily mean value of photosynthesis parameters of *S. hancei* seedlings under different shading treatments

处理 Treatments	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 CO_2 浓度 C_i ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)
CK	5.369±0.232a	1.235±0.054ab	34.647±1.474a	240.763±5.511c
L1	5.223±0.230ab	1.353±0.078a	32.775±1.542ab	253.775±5.032bc
L2	3.577±0.282bc	0.926±0.062bc	25.268±1.474bc	308.711±6.076ab
L3	3.224±0.240c	0.796±0.052c	20.835±1.594c	350.859±6.513a

注: 表中数据均为平均值±标准偏差, 不同小写字母表示两种处理间差异显著($P < 0.05$)

Note: The data in the table are mean value±standard deviation, different lowercase letters indicateds significant difference between the two treatments at 0.05 level

作图。

2 结果与分析

2.1 遮光对红鳞蒲桃幼苗光合作用参数的影响

2.1.1 红鳞蒲桃净光合速率(P_n)的日变化

4 种遮光条件下, 红鳞蒲桃净光合速率(P_n)的日变化曲线均呈双峰型, 有明显的光合“午休”现象(图 1)。在全光照条件下, 两个峰值出现在 9:00 和 13:00, 分别为 9.178 和 6.923 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 第一个峰值出现的时间较遮光条件下晚; 在遮光条件下, 两个峰值均出现在 8:00 和 13:00, L1 条件下分别为 8.785 和 6.834 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, L2 条件下分别为 5.264 和 5.248 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, L3 条件下分别为 4.102 和 5.145 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 红鳞蒲桃 P_n 日变化曲线的两个峰值均随着遮光程度的增加而降低。从整个 P_n 日变化进程来看, 除了 8:00 和 11:00 外, 全光照条件下的 P_n 均高于其他处理, 说明全光照条件有利于红鳞蒲桃叶片光合作用的进行。红鳞蒲桃日平均 P_n 随着遮光程度的增加而降低, L2、L3 日平均 P_n 显著低于 CK、L1($P < 0.05$), 说明过度遮光(L2 和 L3)抑制光合作用(表 1)。

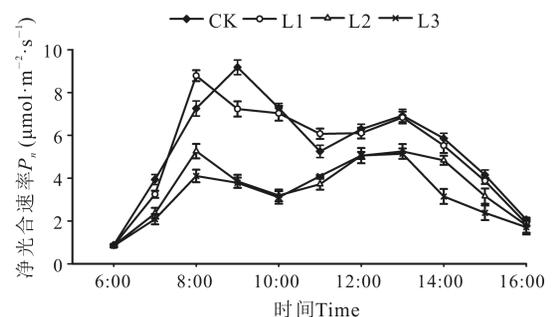


图 1 不同遮光条件下红鳞蒲桃幼苗净光合速率的日变化

Fig. 1 Diurnal variation of P_n of *S. hancei* seedlings under different shading treatments

2.1.2 红鳞蒲桃蒸腾速率(T_r)和气孔导度(G_s)的日变化

与净光合速率的日变化相似,不同遮光条件下红鳞蒲桃叶片蒸腾速率(T_r)的日变化曲线均呈双峰型(图2)。在全光照和L3条件下,两个峰值出现在9:00和12:00,全光照下分别为 1.854 和 1.967 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,L3条件下分别为 1.167 和 1.154 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。在L1和L2条件下,两个峰值出现在8:00和12:00,L1条件下分别为 1.825 和 2.078 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;L2条件下分别为 1.453 和 1.456 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。不同遮光处理下,日平均蒸腾速率由高到低依次为 $L1 > CK > L2 > L3$ (表1),L1与CK差异不显著,过度遮光(L3)显著降低了红鳞蒲桃叶片的蒸腾速率。

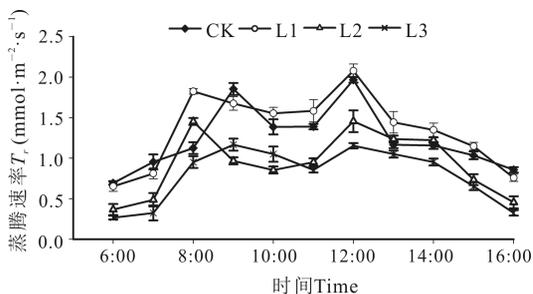


图2 不同遮光条件下红鳞蒲桃幼苗蒸腾速率的日变化
Fig. 2 Diurnal variation of T_r of *S. hancei* seedlings under different shading treatments

气孔导度(G_s)变化与净光合速率的日变化相似,不同遮光条件下红鳞蒲桃 G_s 的日变化规律基本一致,曲线均呈“双峰型”(图3)。在全光照条件下,两个峰值出现在9:00和13:00,分别为 53.593 和 40.153 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。在遮光条件下,两个峰值均出现在8:00和13:00,L1条件下分别为 51.745 和 39.556 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,L2条件下分别为 36.532 和 35.545 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,L3条件下分别为 29.573 和 28.556 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。不同遮光处理

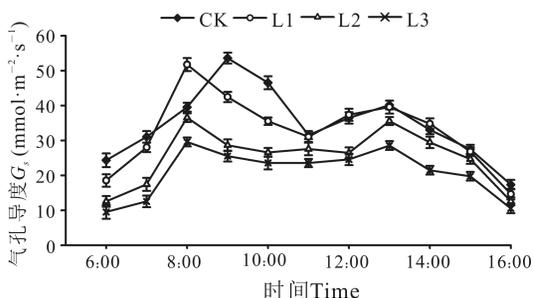


图3 不同遮光条件下红鳞蒲桃幼苗气孔导度的日变化
Fig. 3 Diurnal variation of G_s of *S. hancei* seedlings under different shading treatments

下,日平均气孔导度由高到低依次为 $CK > L1 > L2 > L3$ (表1),遮光降低了红鳞蒲桃叶片的气孔导度。

2.1.3 红鳞蒲桃胞间 CO_2 浓度(C_i)和气孔限制值(L_s)的日变化

不同遮光条件下,红鳞蒲桃胞间 CO_2 浓度(C_i)的日变化规律基本一致,曲线均呈W型(图4)。在全光照条件下,两个低谷出现在9:00和13:00,分别为 125.657 和 205.689 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。在遮光条件下,两个低谷均出现在8:00和13:00,L1条件下分别为 144.565 和 220.937 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,L2条件下分别为 247.477 和 250.365 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,L3条件下分别为 255.475 和 255.457 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。从整个 C_i 日变化进程来看,除了8:00和11:00外,全光照条件下的 C_i 均低于其他处理。日平均胞间 CO_2 浓度由高到低依次为 $L3 > L2 > L1 > CK$ (表1)。

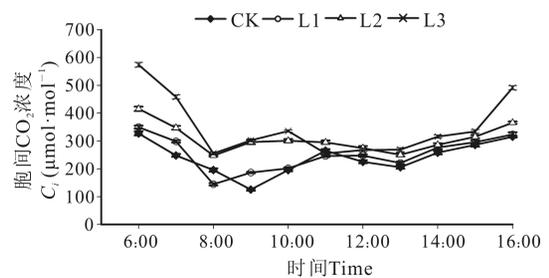


图4 不同遮光条件下红鳞蒲桃幼苗胞间 CO_2 浓度的日变化
Fig. 4 Diurnal variation of C_i of *S. hancei* seedlings under different shading treatments

由图5可知,在不同光照强度下, P_n 日变化曲线与 L_s 日变化曲线变化趋势一致,与 C_i 日变化曲线升降趋势相反,即当 P_n 下降时, L_s 减小、 C_i 增大。由表2可知不同光照强度下,红鳞蒲桃幼苗的 P_n 与 T_r 、 G_s 、 L_s 均极显著相关,与 C_i 极显著负相关,由此可知红鳞蒲桃 P_n 下降为非气孔限制。

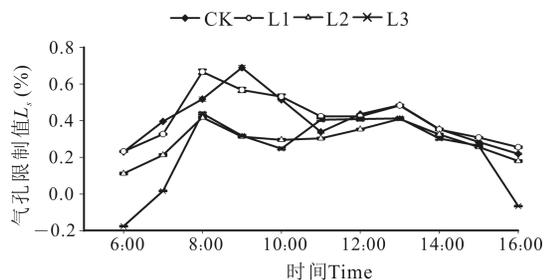


图5 不同遮光条件下红鳞蒲桃幼苗气孔限制值的日变化
Fig. 5 Diurnal variation of L_s of *S. hancei* seedlings under different shading treatments

表 2 不同遮光条件下红鳞蒲桃光合作用参数之间的相关分析

Table 2 Correlation analysis on photosynthetic parameters of *S. hancei* under different shading treatments

参数 Parameters	处理 Treatments	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
蒸腾速率 T_r	CK	0.757**			
	L1	0.889**			
	L2	0.969**			
	L3	0.870**			
气孔导度 G_s	CK	0.927**	0.703*		
	L1	0.947**	0.831**		
	L2	0.927**	0.882**		
	L3	0.902**	0.920**		
胞间 CO_2 浓度 C_i	CK	-0.952**	-0.715*	-0.963**	
	L1	-0.966**	-0.816**	-0.932**	
	L2	-0.971**	-0.919**	-0.955**	
	L3	-0.910**	-0.887**	-0.946**	
气孔限制 值 L_s	CK	0.926**	0.689*	0.967**	-0.996**
	L1	0.945**	0.789**	0.930**	-0.996**
	L2	0.974**	0.937**	0.963**	-0.991**
	L3	0.919**	0.889**	0.957**	-0.997**

注: ** 表示为极显著相关 ($P < 0.01$), * 表示显著相关 ($P < 0.05$), 负号表示呈负相关

Note: ** indicates extremely significant level ($P < 0.01$), * indicates significant level ($P < 0.05$), minus sign indicates negative correlation

2.2 遮光对红鳞蒲桃幼苗光响应参数的影响

不同遮光条件下红鳞蒲桃幼苗光合-光响应曲线如图 6 所示。在一定范围内,净光合速率 P_n 随着光合有效辐射 PAR 的增加而增加,当 $0 < PAR < 200 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时, P_n 急剧增加;当 $200 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1} \leq PAR \leq 400 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时, P_n 增加逐渐减缓;当 $PAR > 400 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, P_n 趋于平稳,达到光饱和点。不同遮光条件下红鳞蒲桃幼苗光合-光响应曲线趋势一致,但变幅程度不一致。光合-光响应曲线的拟合参数如表 3 所示。由表 3 可知,不同遮光条件下红鳞蒲桃幼苗的 P_{max} 、LSP、LCP、 R_d 均存在显著差异 ($P < 0.05$)。红鳞蒲桃幼苗的 P_{max} 、LSP、LCP、 R_d 均随着遮光程度的增加显

著降低,说明红鳞蒲桃幼苗适宜生长在光照充足的环境下。

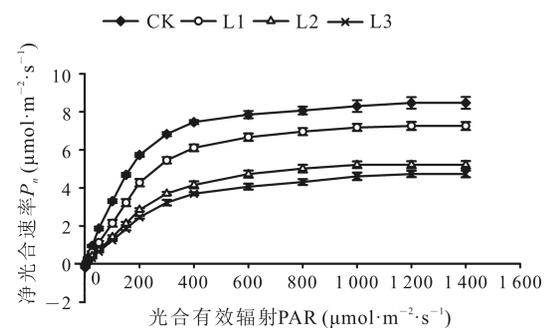


图 6 不同遮光条件下红鳞蒲桃幼苗光合-光响应曲线

Fig. 6 Photosynthesis-light response curves of *S. hancei* under different shading treatments

表3 不同遮光条件下红鳞蒲桃幼苗光响应参数的特征参数

Table 3 Characteristic parameters of P_n -PAR response curves of *S. hancei* seedlings under different shading treatments

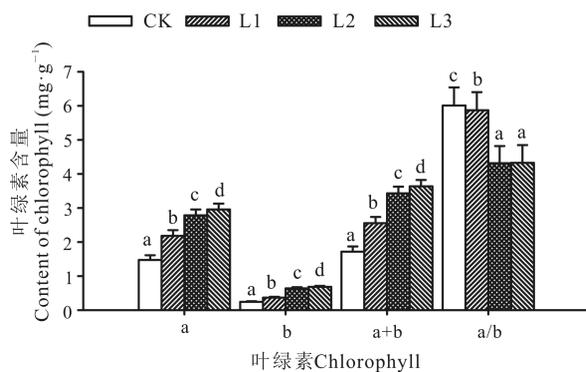
处理 Treatments	最大净光合速率 P_{max} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	暗呼吸速率 R_d ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
CK	8.849 ± 0.273a	865.780 ± 32.546a	10.604 ± 0.358a	0.182 ± 0.072a
L1	7.457 ± 0.683a	834.817 ± 31.538ab	10.017 ± 0.437a	0.098 ± 0.063b
L2	5.972 ± 0.772b	768.810 ± 23.139b	5.717 ± 0.458b	0.071 ± 0.148bc
L3	4.624 ± 0.496b	510.106 ± 10.109c	5.317 ± 0.527b	0.061 ± 0.148c

注:表中数据均为平均值±标准偏差,不同小写字母表示两种处理间差异显著($P < 0.05$)

Note: The data in the table are mean value ± standard deviation, different lowercase letters indicates significant difference between the two treatments at 0.05 level

2.3 遮光对红鳞蒲桃幼苗叶绿素含量的影响

本遮光实验结果显示,红鳞蒲桃幼苗叶绿素 a、叶绿素 b 及叶绿素(a+b)均随着遮光程度的增加而显著增加,而叶绿素 a/b 值依次为 CK>L1>L2,且差异显著($P < 0.05$),L2 和 L3 差异不显著(图 7)。红鳞蒲桃幼苗在遮光程度增加时,叶绿素 a、b 的含量增加,且叶绿素 b 的增加量较大。



不同小写字母表示两种处理间差异显著($P < 0.05$)

Different lowercase letters indicates significant difference between the two treatments at 0.05 level

图7 不同遮光条件下红鳞蒲桃幼苗叶绿素含量

Fig. 7 Chlorophyll content of *S. hancei* seedlings under different shading treatments

3 讨论

3.1 遮光对红鳞蒲桃幼苗光合作用参数的影响

光照是影响植物生长发育的主要环境因子^[3]。在本研究中,遮光对红鳞蒲桃幼苗的光合作用产生了显著的影响。红鳞蒲桃幼苗 P_n 、 G_s 日均值随着遮光程度的增加而减小, T_r 日均值由高到低依次为 L1>CK>L2>L3(表 1),L1 与 CK 差异不显著,而 C_i 日均值随之增大。随着光照强度的增大,红鳞蒲桃幼苗净光合速率提高,即使处于幼苗期,也不受强光的抑制,与叉子圆柏(*Juniperus sabina*)^[24]、油桐(*Verni-*

cia fordii)^[25]等植物研究结果一致。遮光会导致光照强度、空气温度和土壤温度降低,而光照不足、低温等多种因素共同影响红鳞蒲桃幼苗的光合作用,致使净光合速率低于全光照^[26]。另外,净光合速率日变化是评判植物光能利用效率高低的指标,数值越大表明有机物积累越多^[27]。红鳞蒲桃幼苗 P_n 日均值随着遮光程度的增加而降低,全光照条件显著促进了红鳞蒲桃幼苗的能量吸收及有机物积累,而过度遮光(L2 和 L3)则起抑制的作用,说明红鳞蒲桃是喜光树种。根据起因不同,净光合速率下降的原因可以分为气孔限制及非气孔限制,气孔限制是由于 G_s 下降使得 CO_2 进入叶片受阻,非气孔限制是由于因光合机构和功能受到损伤而引起净光合速率下降^[28]。已有文献表明, C_i 和 L_s 的变化规律是判断气孔限制和非气孔限制的主要依据^[29]。当 P_n 及 G_s 降低时, C_i 降低和 L_s 增大,才可认为净光合速率下降主要是由气孔限制引起的,即净光合速率下降的原因主要为气孔限制;如果 C_i 增大或不变且 L_s 减小,则为非气孔限制^[30]。本研究结果显示,随着遮光程度的增加,红鳞蒲桃幼苗 P_n 降低, C_i 增大, G_s 、 L_s 减小,且 P_n 与 T_r 、 G_s 、 L_s 呈显著正相关,与 C_i 呈显著负相关,根据气孔限制理论,红鳞蒲桃幼苗净光合速率下降可能是非气孔限制引起的。由此推断,可能是非气孔因素如电子传递能力、光能捕获效率以及光合羧化酶活性等受到影响,导致红鳞蒲桃幼苗净光合机制受到损伤,使其光合能力降低^[31]。有研究指出,有机物的积累也是引起净光合速率下降的非气孔限制因子^[32],具体的影响因素有待进一步探讨。本实验中,4 种光照条件下红鳞蒲桃幼苗 P_n 的日变化曲线均呈双峰型,说明在中午时段均存在“午休”现象。本研究结果显示,在不同的光照条件下,红鳞蒲桃幼苗 P_n 与 C_i 的变化趋势均相反,与 L_s 、 T_r 、 G_s 变化趋势一致。4 种

光照条件下红鳞蒲桃幼苗 P_n 在中午时段明显降低,同时伴随 C_i 升高, L_s 减小,由此可以根据气孔限制理论推断,红鳞蒲桃光合“午休”也可能是非气孔限制引起的。

3.2 遮光对红鳞蒲桃幼苗光响应参数的影响

光响应参数是判断植物环境条件与光合特性之间响应情况的指标^[33]。植物对不同光照环境的光合响应不同^[34]。植物光合作用的适应性表现为低光环境的光捕获最大化和高光环境的光合最优化。红鳞蒲桃幼苗的 P_{max} 、LSP、LCP、 R_d 均随着光照强度的增加显著增加,与思茅蒲桃 (*Syzygium szemaoense*)^[35]、细罗伞 (*Ardisia sinoaustralis*)^[36] 等热带雨林喜光树种表现一致。其中 LSP 和 LCP 是衡量植物对光照利用能力的生理指标,在一定程度上代表了需光特性,是植物光合作用对光照强度要求的上限及下限,反映植物对强光和弱光的利用能力^[37]。红鳞蒲桃幼苗 LSP 在全光照下最高,随着遮光程度的增加,LSP 随之降低,说明红鳞蒲桃幼苗对强光的利用能力高。有研究表明,植物(尤其是先锋树种)在强光中有较高的 LCP 以及较大的 R_d ,有利于植物对强光的适应^[38]。随着光照强度的增加红鳞蒲桃幼苗 LCP 及 R_d 随之增加,说明红鳞蒲桃幼苗对强光有一定的适应能力。 R_d 与 LCP 是植物在低光环境下的一种适应机制,在弱光环境下通过降低 R_d 与 LCP 来减少碳损失,这是植物对弱光环境做出的适应性反应,以维持植物的碳平衡^[38]。红鳞蒲桃幼苗在遮光条件下,通过降低 R_d 与 LCP 来减少因呼吸作用造成的光合产物损耗,增加净光合积累使得碳积累最大化,确保红鳞蒲桃幼苗在遮光条件下净光合速率降低时干物质积累相对稳定。 P_{max} 反映了植物在单位面积上能将大气中的 CO_2 转化成有机物的最大潜力^[39]。本研究中,红鳞蒲桃幼苗 P_{max} 随着光照强度的增加而显著增加,说明了红鳞蒲桃幼苗可以通过提高净光合速率来利用强光,防止光合组织被破坏,与闽楠 (*Phoebe bournei*)^[39]、台湾桤木 (*Alnus formosana*)^[40] 等植物的研究结果一致。红鳞蒲桃幼苗在全光照条件下 P_{max} 最大,表明红鳞蒲桃幼苗在全光照下较遮光条件下有更高的光能利用能力,全光照条件使得红鳞蒲桃幼苗光能转化为化学能的效率最大化,更有利于幼苗光合产物的积累。

3.3 遮光对红鳞蒲桃幼苗叶绿素含量的影响

叶绿素是植物进行光合作用的重要色素,具有吸收、传递和转换光量子的功能,其含量和比例是植物

适应和利用环境因子的重要指标,遮光环境下的植物通过增加单位叶面积色素密度来吸收更多的光能^[41]。本研究表明,红鳞蒲桃幼苗叶绿素 a、叶绿素 b 及总叶绿素含量均随着遮光程度的增加而增加,且叶绿素 b 的增加量较大。叶绿素含量的增加有利于增强弱光下红鳞蒲桃幼苗对光能的吸收及利用,提高弱光下漫射光的利用效率,从而适应较弱的光环境^[42]。这说明红鳞蒲桃幼苗在遮光条件下,通过增加叶绿素含量来提高光能利用效率,与闽楠 (*Phoebe bournei*)^[18]、大叶竹节树 (*Carallia garciniaefolia*)^[42]、短梗大参 (*Macropanax rosthornii*)^[43] 等植物的研究结果类似。植物的叶绿素含量在遮光条件下增加,可能与弱光对色素的光伤害减少、叶绿体中的基粒增大、基粒片层垛叠程度变高有关^[40]。叶绿素 b 主要存在于光系统 II 捕光天线复合体中 (PS II)^[18]。红鳞蒲桃叶绿素 a/b 值高低依次为 CK > L1 > L2,且差异显著 ($P < 0.05$),L2 和 L3 差异不显著。全光照条件下叶绿素 a/b 值较高,叶绿素 b 值相对较低,因此红鳞蒲桃幼苗在全光照条件下光吸收能力较低,光抑制较小。在一定程度的遮光范围内,红鳞蒲桃叶绿素 a/b 值随着遮光程度的增加而显著减少,过度遮光时(透光率 24.9%)趋于稳定。出现这种现象的原因可能是叶绿素 a 和叶绿素 b 的捕光色素蛋白复合体的数量在较弱的光照条件下增加;PS II 主要集中分布于垛叠的类囊体膜上,弱光下垛叠类囊体的数量增加,导致 PS II/PS I 值增加,而 PS II 中叶绿素 a/b 值低于 PS I,叶绿素 a/b 值降低是为了在弱光下捕获更多的光能,维持较好的生存及生长^[18]。因此,叶绿素 b 质量比的相对增大(叶绿素 a/b 值减小),可提高红鳞蒲桃幼苗蓝紫光的利用效率,更好地利用弱光中的漫射光,以适应弱光环境^[42]。过度遮光时叶绿素 a/b 值稳定不变,可能是由于红鳞蒲桃幼苗在弱光胁迫条件下无需增大捕光天线,而采取降低反应中心的电子传递速率及 Rubisco 酶羧化速率来降低红鳞蒲桃幼苗对光的需求,从而使得叶绿素 b 的质量比保持不变^[18]。红鳞蒲桃幼苗在不同光照强度下,光合作用参数均受到不同程度的影响。弱光引起红鳞蒲桃幼苗光合系统中的电子传递能力以及光合羧化酶活性等改变,使净光合速率、蒸腾速率等日均值降低,叶绿素含量升高。

4 结论

综上所述,红鳞蒲桃在幼苗期具有较为明显的喜

光性,同时也能适应适度的遮光,具有良好的生理调节机制来应对弱光环境。但总的来说,红鳞蒲桃在幼苗期对强光有较强的利用能力,光照较好的环境更有利于其光合产物积累,不宜生长在闭郁的林下。因此,在红鳞蒲桃人工育苗生产及种群恢复建设过程中,可采用疏伐、修剪枝条等措施来增加林内的透光量,以满足红鳞蒲桃幼苗生长发育及自然更新的需求。

参考文献

- [1] AGYEMAN V K, SWAINE M D, THOMPSON J. Response of tropical forest tree seedlings to irradiance and the derivation of a light response index [J]. *Journal of Ecology*, 1999, 87(5): 815-827.
- [2] 张聪颖, 方炎明, 姬红利, 等. 遮光处理对红叶石楠和洒金桃叶珊瑚光合特性的影响[J]. *应用生态学报*, 2011, 22(7): 1743-1749.
- [3] 李冬林, 金雅琴, 崔梦凡, 等. 遮光对连香树幼苗光合特性及其叶片解剖结构的影响[J]. *西北植物学报*, 2019, 39(6): 1053-1063.
- [4] 王雁, 苏雪痕, 彭镇华. 植物耐荫性研究进展[J]. *林业科学研究*, 2002, 15(3): 349-355.
- [5] 吴载璋, 陈绍栓. 光照条件对楠木人工林生长的影响[J]. *福建林学院学报*, 2004, 24(4): 371-373.
- [6] 历胤男, 刘盛, 李国伟, 等. 落叶松人工林冠下光环境对更新幼树生长的影响[J]. *东北林业大学学报*, 2016, 44(10): 8-11.
- [7] 聂鑫. 3种松树幼树的光因子生理机制研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2015.
- [8] 刘泽彬, 程瑞梅, 肖文发, 等. 遮光对中华蚊母树苗期生长及光合特性的影响[J]. *林业科学*, 2015, 51(2): 129-136.
- [9] 李蕾鲜. 广西滨海过渡带红鳞蒲桃群系及其生态分布的研究[D]. 南宁: 广西大学, 2008.
- [10] 夏江林, 袁仁庚, 胡七乔. 园林树种红鳞蒲桃的培育[J]. *林业实用技术*, 2005(3): 40.
- [11] 莫竹承, 徐剑强, 陈树宇. 红鳞蒲桃季雨林重要树种的物候特征[J]. *广西科学*, 2013, 20(3): 193-198.
- [12] 李远发, 王磊, 喻素芳, 等. 广西滨海过渡区红鳞蒲桃群落的空间结构特征[J]. *生态学杂志*, 2016, 35(3): 726-732.
- [13] 闭炳翠, 王磊, 罗弼樱, 等. 广西滨海红鳞蒲桃群落多样性研究[J]. *广东农业科学*, 2016, 43(10): 89-94.
- [14] 蓝燕, 谢伟东, 莫小香, 等. 广西滨海植物红鳞蒲桃的生理特征分析[J]. *中南林业科技大学学报*, 2010, 30(5): 123-127.
- [15] 曾聪, 李蕾鲜, 范航清. 广西滨海红鳞蒲桃资源现状与群落特征[J]. *广西科学*, 2011, 18(3): 283-288.
- [16] 招礼军, 霍丽娜, 欧阳妮, 等. 红鳞蒲桃苗木生长和生理生化特征对不同盐分和干旱胁迫的响应[J]. *西南林业大学学报: 自然科学*, 2020, 40(2): 12-17.
- [17] MARTENS S N, BRESHEARS D D, MEYER C W. Spatial distributions of understory light along the grassland/forest continuum: Effects of cover, height, and spatial pattern of tree canopies [J]. *Ecological Modelling*, 2000, 126(1): 79-93.
- [18] 唐星林, 姜姜, 金洪平, 等. 遮阴对闽楠叶绿素含量和光合特性的影响[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(9): 2941-2948.
- [19] 吕程瑜, 刘艳红. 不同遮光条件下梓叶槭幼苗生长与光合特征的种源差异[J]. *应用生态学报*, 2018, 29(7): 2307-2314.
- [20] 招礼军, 朱栗琼, 谢伟东, 等. 红鳞蒲桃幼苗对不同光强的生理生态响应[J]. *生态科学*, 2014, 33(6): 1177-1181.
- [21] 张旺锋, 樊大勇, 谢宗强, 等. 濒危植物银杉幼树对生长光强的季节性光合响应[J]. *生物多样性*, 2005, 13(5): 387-397.
- [22] 刘宇锋, 萧浪涛, 童建华, 等. 非直线双曲线模型在光合响应曲线数据分析中的应用[J]. *中国农学通报*, 2005, 21(8): 76-79.
- [23] 张志良, 瞿伟菁. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2003.
- [24] 赵顺, 黄秋娟, 李玉灵, 等. 遮光处理对臭柏幼苗光合特性的影响[J]. *生态学报*, 2014, 34(8): 1994-2002.
- [25] 石凯, 李泽, 张伟建, 等. 不同光照对油桐幼苗生长、光合日变化及叶绿素荧光参数的影响[J]. *中南林业科技大学学报*, 2018, 38(8): 35-42, 50.
- [26] 吕晋慧, 王玄, 冯雁梦, 等. 遮阴对金莲花光合特性和叶片解剖特征的影响[J]. *生态学报*, 2012, 32(19): 6033-6043.
- [27] 李璟, 叶充, 蔡仕珍, 等. 遮光对玉竹光合日变化和光合有效辐射——净光合速率响应曲线的影响[J]. *东北林业大学学报*, 2015, 43(6): 57-63.
- [28] SCHATZENDTABEL A, SCHWARTZ P, TEIEHM-ANN T, et al. Cadmium-induced changes in antioxidative systems, hydrogen peroxide content, and differentiation in scots pine roots [J]. *Plant Physiology*, 2001, 127(3): 887-898.
- [29] 夏江宝, 张光灿, 刘京涛, 等. 遮光处理对山杏幼苗光合特性的影响[J]. *西北植物学报*, 2010, 30(11): 2279-2285.
- [30] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33: 317-345.
- [31] 李芯妍, 滕志远, 徐启江, 等. 遮阴对黑茶藨子叶片形态结构和光合特性的影响[J]. *植物研究*, 2017, 37(4): 521-528.
- [32] 张述斌, 徐崇志, 张锐, 等. 遮阴对‘温 185’核桃光合特性的影响[J]. *中国果树*, 2017(3): 22-27.
- [33] TYREE M C, SEILER J R, MAIER C A, et al. *Pinus taeda* clones and soil nutrient availability: Effects of soil organic matter incorporation and fertilization on biomass partitioning and leaf physiology [J]. *Tree Physi-*

- ology, 2009, 29(9): 1117-1131.
- [34] MIYAZAWA Y, KIKUZAWA K. Photosynthesis and physiological traits of evergreen broadleaved saplings during winter under different light environments in a temperate forest [J]. Canadian Journal of Botany-revue Canadienne De Botanique, 2006, 84(1): 60-69.
- [35] 齐欣, 曹坤芳, 冯玉龙. 热带雨林蒲桃属 3 个树种的幼苗光合作用对生长光强的适应[J]. 植物生态学报, 2004, 28(1): 31-38.
- [36] 栗忠飞, 郑征. 不同季节西双版纳热带雨林细罗伞幼树光合特性的变化[J]. 生态科学, 2012, 31(4): 364-369.
- [37] 宋杰, 李树发, 李世峰, 等. 遮阴对高山杜鹃叶片解剖和光合特性的影响[J]. 广西植物, 2019, 39(6): 802-811.
- [38] 李理渊, 李俊, 同小娟, 等. 不同光环境下栓皮栎和刺槐叶片光合光响应模拟[J]. 应用生态学报, 2018, 29(7): 2295-2306.
- [39] 王振兴, 朱锦懋, 王健, 等. 闽楠幼树光合特性及生物量分配对光环境的响应[J]. 生态学报, 2012, 32(12): 3841-3848.
- [40] 刘柿良, 马明东, 潘远智, 等. 不同光强对两种柃木幼苗光合特性和抗氧化系统的影响[J]. 植物生态学报, 2012, 36(10): 1062-1074.
- [41] 王云贺, 韩忠明, 韩梅, 等. 遮荫处理对东北铁线莲生长发育和光合特性的影响[J]. 生态学报, 2010, 30(24): 6762-6770.
- [42] 黄菁, 魏丽萍, 孙小龙, 等. 遮阴条件下大叶竹节树光合特性和荧光参数的变化[J]. 西南大学学报: 自然科学版, 2018, 40(3): 68-74.
- [43] 梁文斌, 聂东伶, 吴思政, 等. 遮荫对短梗大参苗木光合作用及生长的影响[J]. 生态学杂志, 2015, 34(2): 413-419.

Effects of Shading on Photosynthetic Characteristics of *Syzygium hancei* Seedlings

LIU Jinchu, ZHAO Lijun, ZHU Liqiong, JIN Yun, QUAN Jiahui

(Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, Forestry College, Guangxi University, Nanning, Guangxi, 530004, China)

Abstract: In order to explore the demand and adaptability of *Syzygium hancei* to light energy, the seedlings of *S. hancei* were used as materials, and 4 light treatments with transmittance of 100.0%, 72.3%, 48.6%, and 24.9% were set up to measure the photosynthetic parameter, light response parameter and chlorophyll content. In addition, the effects of different shading treatment on photosynthetic characteristics were analyzed. The results showed that: (1) *S. hancei* was a light-loving tree. The daily mean values of Net Photosynthetic rate (P_n) and Stomatal Conductance (G_s) of *S. hancei* seedlings decreased with the increase of shading degree, and the daily mean value of Intercellular Carbon Dioxide Concentration (C_i) increased. The daily mean value of Transpiration Rate (T_r) under excessive shadings (48.6%, 24.9%) was significantly lower than under full sunlight. (2) Under shading conditions, the decrease of net photosynthetic rate in *S. hancei* might be caused by non-stomatal restriction. (3) With the increase of light intensity, Maximum Net Photosynthetic Rate (P_{max}), Light Compensation Point (LCP), Light Saturation Point (LSP), Respiration Rate (R_d) of *S. hancei* seedlings all increased significantly. (4) With the increase of shading degree, the contents of chlorophyll a, chlorophyll b and chlorophyll (a+b) in *S. hancei* seedlings increased significantly, and the value of chlorophyll a/b decreased accordingly. *S. hancei* has obvious light-loving feature at the seedlings stage. Therefore, during the process of seedling cultivation and population restoration, measures such as thinning and pruning can be taken to increase the amount of light transmission in the forest and create suitable light environment for the *S. hancei* at seedling stage and provide a good light environment for its natural regeneration.

Key words: *Syzygium hancei*, shading, photosynthetic characteristics, photosynthetic parameter, light response parameter, chlorophyll content

责任编辑: 符支宏