



## 遮荫对极小种群植物浙江安息香幼苗生长和光合特性的影响

傅国林, 李婷婷, 方庆, 徐可, 吴初平, 江波

引用本文:

傅国林, 李婷婷, 方庆, 等. 遮荫对极小种群植物浙江安息香幼苗生长和光合特性的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 2025, 33(4): 381–389.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4984>

## 您可能感兴趣的其他文章

### Articles you may be interested in

#### 遮荫对裸花紫珠苗期光合特性及总黄酮含量的影响

Effect of Shading on Photosynthetic Characteristics and Total Flavonoid Content of *Callicarpa nudiflora* Seedlings

热带亚热带植物学报. 2017, 25(6): 569–578 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3751>

#### 遮荫处理对秋枫幼苗生理生态特性的影响

Effects of Shading on Physio-ecology Characteristics of *Bischofia javanica* Seedlings

热带亚热带植物学报. 2017, 25(4): 323–330 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3705>

#### 盐度、温度和光照强度对针叶蕨藻的生长及光合活性的影响

Effects of Salinity, Temperature and Light Intensity on Growth and Photo-synthetic Activity of *Caulerpa sertularioides*

热带亚热带植物学报. 2021, 29(6): 626–633 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4378>

#### 遮荫处理对梅叶冬青叶片形态、光合特性和生长的影响

热带亚热带植物学报. 2020, 28(1): 25–34 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4077>

#### 遮荫对高山羊齿光合生理特性的影响

Effect of Shading on Photosynthetic Physiological Characteristics of *Davallia mariesii*

热带亚热带植物学报. 2018, 26(2): 141–149 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3745>

向下翻页, 浏览PDF全文

# 遮荫对极小种群植物浙江安息香幼苗生长和光合特性的影响

傅国林<sup>1</sup>, 李婷婷<sup>2\*</sup>, 方庆<sup>1</sup>, 徐可<sup>1</sup>, 吴初平<sup>2</sup>, 江波<sup>2</sup>

(1. 建德市建德林场, 浙江 建德 311600; 2. 浙江省林业科学研究院, 全省林木育种重点实验室, 浙江杭州城市森林生态系统国家定位观测研究站, 杭州 310023)

**摘要:** 浙江安息香(*Styrax zhejiangensis*)是浙江省特有的极小种群野生植物。该研究旨在探讨不同遮荫环境对其幼苗生长、养分及光合特性的影响,进而为其保护和人工栽培提供理论依据。研究对象为2 a生实生幼苗,设置3种光照强度:全光照(L<sub>0</sub>)、50% (L<sub>50</sub>)和75%遮荫(L<sub>75</sub>),处理4个月,分析幼苗的生长特性、营养元素含量和光合参数。结果表明,不同遮荫条件下幼苗的株高、地径生长量及叶片结构有显著差异。50%遮荫下,幼苗通过优化叶片结构增强光能利用率;而在75%遮荫下,幼苗则通过进一步增加株高和地径以广布叶片的方式获取更多光能。遮荫促进浙江安息香叶片氮、钾含量上升,而磷、镁含量下降。随着遮荫强度增加,表观量子效率(AQY)和最大净光合速率(P<sub>max</sub>)上升,光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)和暗呼吸速率(Rd)降低。叶绿素荧光参数表明,PSII潜在活性(F<sub>v</sub>/F<sub>o</sub>)和最大光化学量子效率(F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>)随遮荫程度增强均显著上升,而有效光量子产量(F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>)、光化学淬灭系数(qP)和电子传递效率(ETR)则先下降后回升。浙江安息香幼苗具有较强的耐荫性和光合调节能力,适度遮荫对其苗期生长、养分平衡和光合作用具有积极作用,合理遮荫管理和肥料施用可以为物种的保护和人工栽培提供重要支持。

**关键词:** 浙江安息香; 遮荫; 生长; 光合特性

doi: 10.11926/jtsb.4984

CSTR:32235.14.jtsb.4984

## Effects of Shading on Growth and Photosynthetic Characteristics of Extremely Small Populations *Styrax zhejiangensis* Seedlings

FU Guolin<sup>1</sup>, LI Tingting<sup>2\*</sup>, FANG Qin<sup>1</sup>, XU Ke<sup>1</sup>, WU Chuping<sup>2</sup>, JIANG Bo<sup>2</sup>

(1. Forest Farm of Jiande City, Jiande 311600, Zhejiang, China; 2. Zhejiang Forestry Academy, Zhejiang Key Laboratory of Forest Genetics and Breeding, Zhejiang Hangzhou Urban Forest Ecosystem Research Station, Hangzhou 310023, China)

**Abstract:** *Styrax zhejiangensis* is an extremely rare wild plant endemic to Zhejiang Province. To explore the effects of different shading environments on seedling growth, the growth characteristics, nutrient element contents and photosynthetic parameters of two-year-old seedlings were analyzed under three light intensities: full light (L<sub>0</sub>), 50% shading (L<sub>50</sub>), and 75% shading (L<sub>75</sub>), for 4 months. The results showed that the growth of height and ground diameter, as well as leaf structure of seedlings were significantly different under different shading conditions. Under L<sub>50</sub>, seedlings enhanced their light energy utilization by optimizing leaf structure; while under L<sub>75</sub>, seedlings increased their height and ground diameter to spread leaves more widely to obtain more light energy. Shading promoted the increase of nitrogen and potassium contents in the leaves of *S. zhejiangensis*, but decreased the contents of phosphorus and magnesium. With the increase of shading intensity, the apparent

收稿日期: 2024-11-01 接受日期: 2025-02-11

基金项目: 浙江省“尖兵”“领雁”研发攻关计划(2024C03227); 浙江省珍稀濒危野生动植物抢救保护行动(2021—2025)资助

This work was supported by the Program for ‘Pioneer’ and ‘Leading Goose’ R&D of Zhejiang (Grant No. 2024C03227), and the Project for Rare and Endangered Wildlife Rescue and Protection Action of Zhejiang from 2021 to 2025.

作者简介: 傅国林(1975年生),男,高级工程师,研究方向为森林培育。E-mail: 124381223@qq.com

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: tingtingli71@163.com

quantum efficiency (AQY) and maximum net photosynthetic rate ( $P_{nmax}$ ) increased, while the light saturation point (LSP), light compensation point (LCP) and dark respiration rate ( $R_d$ ) decreased. Chlorophyll fluorescence parameters indicated that the potential activity of PSII ( $F_v/F_o$ ) and the maximum photochemical quantum efficiency ( $F_v/F_m$ ) significantly increased with the increase of shading degree, while the effective photochemical quantum yield ( $F_v'/F_m'$ ), photochemical quenching coefficient ( $qP$ ) and electron transport rate (ETR) first decreased and then increased. The seedlings of *S. zhejiangensis* have strong shade tolerance and photosynthetic regulation ability. Therefore, moderate shading had a positive effect on their growth, nutrient balance and photosynthesis during the seedling stage. Reasonable shading management and fertilizer application could provide important support for the protection and artificial cultivation of the species.

**Key words:** *Styrax zhejiangensis*; Shade; Growth; Photosynthetic characteristics

在森林生态系统的演替中,木本植物幼苗的更新至关重要。与成年个体相比,幼苗对环境因素更加敏感,容易受到光照、水分和温度等多种生态因素及其相互作用的影响<sup>[1]</sup>。幼苗的更新与森林内部的光照环境密切相关,特别是光照的强度分布。这种空间分布的不均会直接影响不同树种幼苗在林下的建成和更新能力。因此,幼苗对森林光环境异质性的适应能力在某种程度上决定了其萌发、存活、分布和丰度<sup>[2]</sup>。不同的光照环境可以产生不同的光强度,这些光强度直接影响光合作用活动、蒸腾速率、营养元素和水分的吸收,并影响幼苗的生长和环境适应性<sup>[3]</sup>。近年来,越来越多的学者开始通过光合生理生态研究深入分析濒危植物种群减少的原因,为濒危植物保护提供了新的视角和思路。对降香(*Dalbergia odorifera*)<sup>[4]</sup>、风吹楠(*Horsfieldia amygdalina*)<sup>[5]</sup>和朝鲜崖柏(*Thuja koraiensis*)<sup>[6]</sup>等幼苗光合特性的研究表明,这些植物在全光照和弱遮荫条件下表现出良好的光合性能,能够正常生长发育,但因原生境中光资源不足限制了这些濒危植物的生存和自然更新能力。相比之下,耐荫植物毛果木莲(*Manglietia ventii*)缺乏对强光的自我保护能力,由于过度采伐和原生境破坏,这些植物的幼苗无法在适宜的光环境中完成更新<sup>[7]</sup>。在长期适应多样光环境的过程中,植物进化出了适应不同光照条件的能力,并形成了各自独特的光能利用特性,研究光环境对植物特别是濒危植物的影响,可以为濒危植物的就地/迁地保护,以及繁育栽培条件的确定提供可靠的理论依据。

浙江安息香(*Styrax zhejiangensis*)隶属于安息香科(*Styracaceae*)安息香属,落叶灌木或小乔木,亦称浙江野茉莉,是浙江省特有极小种群野生植物,具有极高的观赏和药用价值。其分布区域极其狭窄,

仅发现于浙江建德泮江亚热带常绿阔叶林内,2011年初次调查仅有 37 丛,属极危物种,是浙江省珍稀濒危野生植物及省级重点监测物种<sup>[8]</sup>。至 2020 年,在浙江省野生动植物保护和基础公益研究计划协同保护下,种群数量增至 114 丛,但从年龄结构来看,低龄级个体数量不足,且为片段化分布,种群呈衰退趋势<sup>[9-10]</sup>。因此,需要采取人为措施,保护、扩展栖息地,辅助幼苗生长发育,扩大种群数量。目前,浙江安息香幼苗的光合特性和人工栽培条件研究尚未开展。本文拟通过设置不同的遮荫处理,对浙江安息香幼苗的光合特性、叶绿素荧光参数、生长指标和叶片营养元素含量进行比较研究,揭示浙江安息香幼苗对不同光强的响应规律,以期摸索人工栽培最佳光照条件提供依据,进而为浙江安息香的栖息地和种质资源保护、适应性评价、种苗高效培育和利用提供理论支撑。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验地点和材料处理

试验地点为建德市建德林场江南分场浙江安息香迁地保护点苗圃(119°34'4"~119°34'20" E, 29°36'40"~29°36'44" N),海拔 50~60 m,年均气温 14 °C~22 °C,最热月平均气温 24 °C~34 °C,最冷月平均气温 2 °C~11 °C,平均年降雨量 1 600 mm。试验材料为 2 a 生浙江安息香实生幼苗,于 2021 年 2 月由大棚移至苗圃地内陆地培养,常规管护,生长良好。于 2021 年 5 月上旬开始遮荫处理。选用不同密度遮阳网设置 3 种光环境条件,即全光照( $L_0$ )、50% ( $L_{50}$ )和 75% 遮荫( $L_{75}$ )。不同处理小区遮阳网向四周延伸 2 m,以避免边缘透光影响。于 9 月上旬测定光响应曲线及叶绿素荧光、生长指标和叶片营养元素含量。

## 1.2 生长指标和营养元素含量测定

使用卷尺和游标卡尺在遮荫前后测量浙江安息香幼苗在3种遮荫处理下的苗高和地径,3个处理,随机区组设计,3次重复,每个重复9株,每处理测量27株。

用LI-3000C便携式叶面积测定仪测定遮荫4个月后叶片的叶长、平均叶宽和叶面积。选取由植株顶端数第4~8片成熟叶,每株测量4片,每处理测量9株。将测定后的叶片带回实验室,放入80℃烘箱中烘干至恒重,称取干质量,计算比叶质量,即叶干质量/叶面积。将烘干后的叶片每处理分别混样后等分3份,测定叶片养分元素含量。采用凯氏定氮法测定氮含量,钼锑抗吸光光度法测定磷含量,火焰原子吸收分光光度法测定钾和镁含量<sup>[11]</sup>。

## 1.3 光响应曲线测定

采用LI-6400XT便携式光合-荧光测定仪(LICOR, USA)测定不同遮荫条件下浙江安息香成熟叶片的光响应曲线。测试时间为9月上旬晴天上午8:00—12:00,每处理随机选取6株测试,从每株植株顶叶往下的第4~6成熟叶中选取1片叶片作为测定对象,使用红蓝光源(6400-02B)控制光合有效辐射强度,梯度设为0、20、50、100、200、300、500、800、1 000、1 200、1 500、1 800和2 000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,对叶片进行10 min光诱导后开启光响应自动测量程序记录光合生理参数,每个光强度数据采集时间设定为150 s。 $\text{CO}_2$ 浓度设定为400  $\mu\text{mol}/\text{mol}$ ,叶室温度控制在 $(28 \pm 1)^\circ\text{C}$ ,相对湿度维持在 $(40 \pm 5)\%$ 。以净光合速率( $P_n$ )为纵坐标,光合有效辐射强度(PAR)为横坐标绘制光响应曲线。

## 1.4 叶绿素荧光参数测定

采用LI-6400XT测定仪配备的荧光叶室(6400-40 Default Fluorometer)测定叶绿素荧光参数。测试时间为晴天上午8:00—12:00,每处理测定6株。测定前使用暗盒对叶片进行30 min暗适应,然后使用仪器自带程序获取主要叶绿素荧光参数,包括初始荧光( $F_0$ )、最大荧光( $F_m$ )、稳态荧光( $F_s$ )、光下最大荧光( $F_m'$ )、光下最小荧光( $F_0'$ )、光系统II(PSII)实际光化学效率( $\Phi\text{PSII}$ )和稳态荧光条件下的光合有效辐射(PAR),再根据Genty等的方法<sup>[12]</sup>计算PSII的最大光化学效率( $F_v/F_m$ )、潜在活性( $F_v/F_0$ )、有效光量子产量( $F_v'/F_m'$ )、光化学淬灭( $qP$ )、非光化学淬灭(NPQ)和电子传递速率(ETR)等荧光参数,  $\text{ETR} = \Phi\text{PSII} \times \text{PAR} \times 0.5 \times 0.84$ 。

## 1.5 数据处理

以净光合速率( $P_n$ )为纵坐标,光合有效辐射强度(PAR)为横坐标绘制光响应曲线;采用光合计算4.1.1软件中的双曲线修正模型<sup>[13]</sup>拟合得到最大净光合速率( $P_{n\text{max}}$ )、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、暗呼吸速率( $R_d$ )和决定系数( $R^2$ ),以响应曲线上光补偿点和 $\text{CO}_2$ 补偿点的直线斜率作为表观量子效率(AQY);用SPSS 19.0软件对不同遮荫处理下浙江安息香生长性状、营养元素含量、光合及叶绿素荧光的参数进行单因素方差分析,用Duncan法比较不同处理间差异显著性;用OmicShare Tools绘制2组检验箱型图。

# 2 结果和分析

## 2.1 遮荫对生长指标的影响

从图1可见,在不同遮荫处理下,浙江安息香幼苗的地径、株高生长量和叶片形态存在显著差异。方差分析结果表明, $L_{75}$ 处理的地径和株高生长量明显高于 $L_{50}$ 和 $L_0$ 。在叶片形态方面, $L_{50}$ 处理的平均叶长明显优于 $L_0$ 和 $L_{75}$ ;而平均叶宽在 $L_{75}$ 下表现最佳;叶面积在 $L_{50}$ 处理下最大,显著高于其他2个处理;比叶质量随着遮荫程度的增加显著下降,其中 $L_0$ 的比叶质量显著高于 $L_{50}$ 和 $L_{75}$ 。这表明浙江安息香幼苗在不同遮荫程度下通过形态的可塑性来适应光环境的变化。当遮荫强度为50%时,幼苗通过优化叶片的形态特征,如调整叶形、增加叶面积提高光能的捕获效率;随着遮荫程度的增加,则开始通过增加植株高度和地径以广布叶片的方式获得足够的光能。

## 2.2 遮荫对营养元素积累的影响

由表1可见,不同遮荫处理下各养分元素存在显著差异( $P < 0.05$ )。 $L_{75}$ 处理的氮、钾含量显著高于其他处理,而磷和镁含量则随遮荫程度的增加而显著降低。氮钾比随着遮荫程度增加而显著降低,氮磷比则显著上升。结果表明,遮荫环境下,浙江安息香加强了氮和钾向叶片的转运吸收,而磷和镁的积累受到抑制,这可能是为了优化光合效率满足生长必需条件。氮钾比的下降和氮磷比的上升进一步表明植物在遮荫环境中对营养元素需求和比例的调节,反映了浙江安息香幼苗在不同光照条件下的适应性生理响应和养分利用策略的变化。

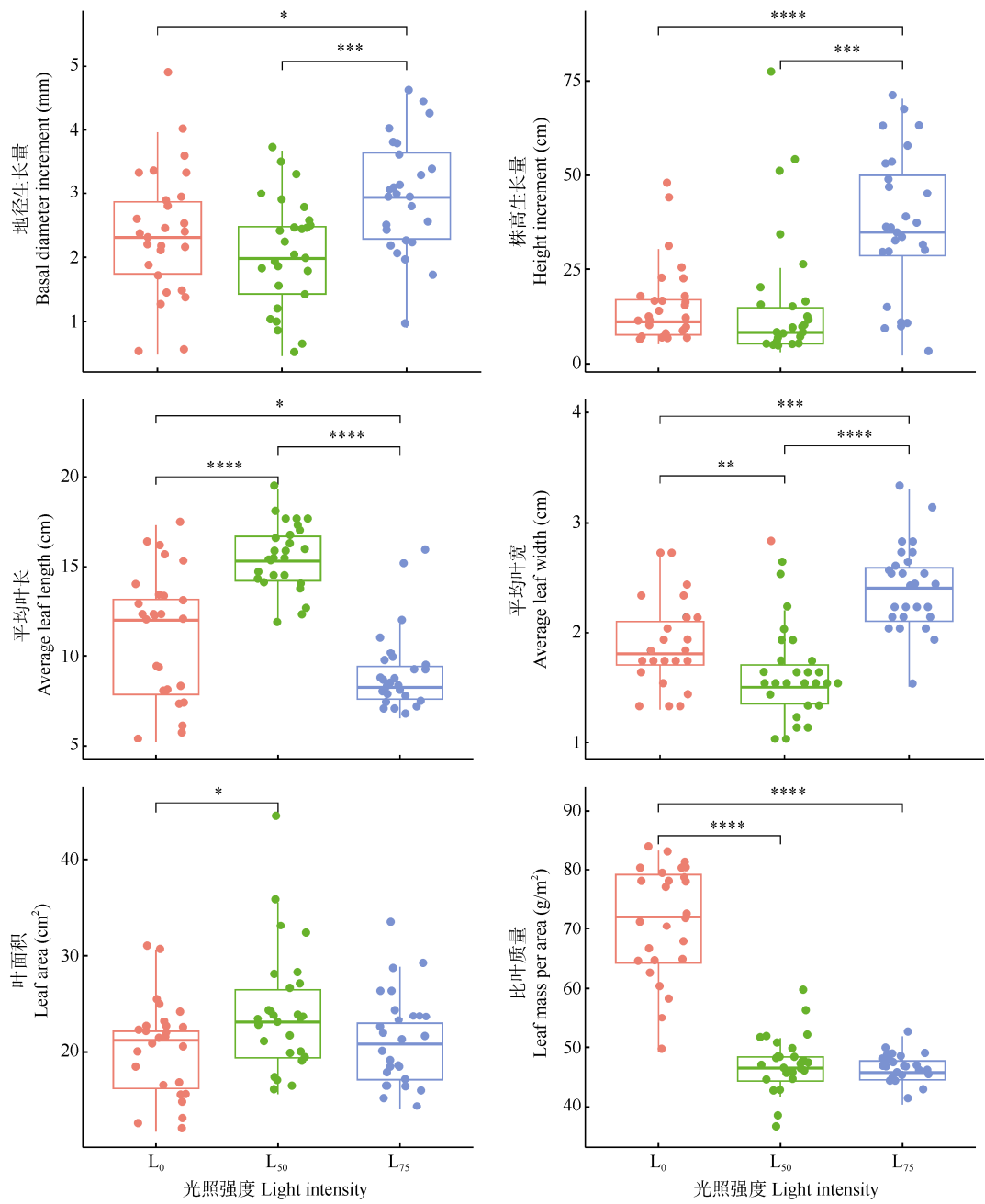


图 1 遮荫对浙江安息香幼苗生长和叶片形态的影响。L<sub>0</sub>: 全光照; L<sub>50</sub>: 50%遮荫; L<sub>75</sub>: 75%遮荫; \*:  $P<0.05$ ; \*\*:  $P<0.01$ ; \*\*\*:  $P<0.001$ ; \*\*\*\*:  $P<0.0001$ 。下同  
Fig. 1 Effect of shading on growth and morphology of *Styrax zhejiangensis* seedlings. L<sub>0</sub>: Full sunlight; L<sub>50</sub>: 50% shade; L<sub>75</sub>: 75% shade; \*:  $P<0.05$ ; \*\*:  $P<0.01$ ; \*\*\*:  $P<0.001$ ; \*\*\*\*:  $P<0.0001$ . The same below

表 1 遮荫对浙江安息香幼苗叶片养分元素含量的影响

Table 1 Effect of shading on nutrient element contents in leaves of *Styrax zhejiangensis* seedlings

| 处理<br>Treatment | 氮<br>N (mg/g) | 钾<br>K (mg/g) | 磷<br>P (mg/g) | 镁<br>Mg (mg/g) | N/K        | N/P        |
|-----------------|---------------|---------------|---------------|----------------|------------|------------|
| L <sub>0</sub>  | 4.35±0.34b    | 0.88±0.12c    | 2.49±0.12a    | 2.65±0.46a     | 4.99±0.28a | 1.75±0.19c |
| L <sub>50</sub> | 4.65±0.10b    | 1.04±0.04b    | 1.99±0.38ab   | 1.81±0.27b     | 4.47±0.24b | 2.38±0.37b |
| L <sub>75</sub> | 5.62±0.14a    | 1.66±0.04a    | 1.85±0.21b    | 1.72±0.03b     | 3.39±0.08c | 3.05±0.30a |

同列数据后不同字母表示差异显著( $P<0.05$ )。下同

Data followed different letters within column indicate significant difference at 0.05 level. The same below

2.3 遮荫对光响应曲线的影响

3 种光照强度处理下浙江安息香幼苗的光响应曲线变化趋势相似(图 2)。当光合有效辐射(PAR)≤400 μmol/(m<sup>2</sup>·s)时, 净光合速率(P<sub>n</sub>)随 PAR 增加迅速提高, 且 L<sub>75</sub> 处理下增幅最大。随后, P<sub>n</sub> 随 PAR 增加的趋势趋于平缓, 在 PAR≥100 μmol/(m<sup>2</sup>·s)时, 相同光强条件下 P<sub>n</sub> 均表现为 L<sub>75</sub>>L<sub>50</sub>>L<sub>0</sub>。当 PAR>1 000 μmol/(m<sup>2</sup>·s)时, P<sub>n</sub> 略有下降, 表现出轻微光抑制现象。

光响应曲线拟合结果表明(表 2), 与 L<sub>0</sub> 相比, L<sub>50</sub> 处理下浙江安息香幼苗的表观量子效率(AQY)有所升高, 最大净光合速率(P<sub>nmax</sub>)和光饱和点(LSP)略下降, 但未达到显著水平。而 L<sub>75</sub> 处理下, AQY 和 P<sub>nmax</sub> 均显著增加(P<0.05)。LSP、光补偿点(LCP)和暗呼吸速率(Rd)随遮荫程度增加呈下降趋势。以上结果表明, 浙江安息香幼苗具有较强的耐荫性, 在中度遮荫下仍能够有效进行光合作用, 随着遮荫程度的加剧, 幼苗通过提高净光合速率、降低

暗呼吸速率等调节机制提高光合效率, 以适应弱光环境。

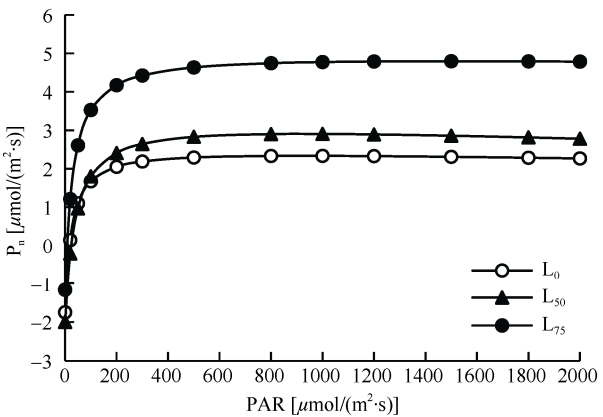


图 2 遮荫下浙江安息香幼苗叶片的光合-光响应曲线。P<sub>n</sub>: 净光合速率; PAR: 光合有效辐射。

Fig. 2 Light response curves of net photosynthetic rate for *Styra x zhejiangensis* seedlings under shading. P<sub>n</sub>: Net photosynthetic rate; PAR: Photosynthetically active radiation.

表 2 遮荫不同光处理对浙江安息香叶片光合-光响应参数的影响

Table 2 Effects of shading on photosynthetic parameters of *Styra x zhejiangensis*

| 处理<br>Treatment | AQY<br>(μmol/μmol) | P <sub>nmax</sub><br>[μmol/(m <sup>2</sup> ·s)] | LSP<br>[μmol/(m <sup>2</sup> ·s)] | LCP<br>[μmol/(m <sup>2</sup> ·s)] | Rd<br>[μmol/(m <sup>2</sup> ·s)] | R <sup>2</sup> |
|-----------------|--------------------|-------------------------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|----------------------------------|----------------|
| L <sub>0</sub>  | 0.084±0.009b       | 2.91±0.73b                                      | 953.89±88.62a                     | 25.13±8.67a                       | 2.00±0.35a                       | 0.99±0.00      |
| L <sub>50</sub> | 0.102±0.013b       | 2.27±0.24b                                      | 867.97±70.37a                     | 18.18±8.98ab                      | 1.68±0.43b                       | 0.98±0.01      |
| L <sub>75</sub> | 0.153±0.013a       | 4.89±0.27a                                      | 728.43±76.74b                     | 7.75±1.55b                        | 1.16±0.06b                       | 0.99±0.01      |

AQY: 表观量子效率; P<sub>nmax</sub>: 最大净光合速率; LSP: 光饱和点; LCP: 光补偿点; Rd: 暗呼吸速率。

AQY: Apparent quantum efficiency; P<sub>nmax</sub>: Maximum net photosynthetic rate; LSP: Light saturation point; LCP: Light compensation point; Rd: Dark respiration rate.

2.4 遮荫对叶绿素荧光参数的影响

由表 3 可见, 随着遮荫程度加强, PSII 潜在活性(F<sub>v</sub>/F<sub>0</sub>)和最大光化学量子效率(F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>)均呈显著上升趋势, 且 L<sub>75</sub> 处理下的 F<sub>v</sub>/F<sub>0</sub> 和 F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> 显著高于 L<sub>0</sub>

和 L<sub>50</sub> 处理, 表明低光环境下 PSII 的光捕获能力和光化学效率显著提升。有效光量子产量(F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>')在 L<sub>75</sub> 处理下恢复至与 L<sub>0</sub> 处理相近的水平, 显著高于 L<sub>50</sub> 处理。光化学淬灭系数(qP)在 L<sub>0</sub> 处理下最高, 但

表 3 不同光处理对浙江安息香叶绿素荧光参数的影响

Table 3 Effects of light treatments on chlorophyll fluorescence parameters of *Styra x zhejiangensis*

| 处理<br>Treatment | F <sub>v</sub> /F <sub>0</sub> | F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub> | F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub> ' | PAR          | qP          | NPQ         | ETR         |
|-----------------|--------------------------------|--------------------------------|----------------------------------|--------------|-------------|-------------|-------------|
| L <sub>0</sub>  | 2.19±0.60b                     | 0.68±0.07b                     | 0.63±0.04a                       | 158.40±1.25a | 0.88±0.05a  | 0.28±0.23b  | 37.50±4.22a |
| L <sub>50</sub> | 2.63±0.45b                     | 0.72±0.04ab                    | 0.55±0.09b                       | 156.68±0.13b | 0.83±0.02b  | 0.42±0.28a  | 30.53±5.31b |
| L <sub>75</sub> | 3.34±0.67a                     | 0.77±0.02a                     | 0.68±0.03a                       | 156.41±0.10b | 0.85±0.02ab | 0.30±0.21ab | 38.15±2.20a |

F<sub>v</sub>/F<sub>0</sub>: PS II 潜在活性; F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>: 最大光化学量子产量; F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>': 有效光量子产量; PAR: 光合有效辐射; qP: 光化学淬灭系数; NPQ: 非光化学淬灭系数; ETR: 电子传递速率。

F<sub>v</sub>/F<sub>0</sub>: Potential activity of PSII; F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>: Maximum quantum efficiency of PSII; F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>': Actual photochemical efficiency; PAR: Photosynthetically active radiation; qP: Photochemical quenching coefficient; NPQ: Non-photochemical quenching coefficient; ETR: Electron transport rate.

在  $L_{75}$  处理下仍保持较高水平,表明 PSII 反应中心的开放程度在低光环境下仍能维持较高水平。非光化学淬灭系数(NPQ)在  $L_{50}$  处理下显著升高,但在  $L_{75}$  处理下有所回落,表明中度遮荫可能诱导了更多的能量耗散,而重度遮荫则通过其他方式补充了这种需求。电子传递速率(ETR)在  $L_{75}$  处理下达到最高值,显著高于  $L_{50}$  处理,接近  $L_0$  处理水平,表明重度遮荫条件下植物通过优化光合机构和光能利用策略,维持了较高的电子传递效率。

### 3 讨论和结论

#### 3.1 遮荫对浙江安息香幼苗生长的影响

遮荫条件下,植物在叶片形态、比叶质量、株高和地径等方面会展现出不同的形态学反应,这反映了植物对光照的适应能力差异<sup>[14]</sup>。浙江安息香幼苗在不同遮荫强度下表现出灵活的形态学适应性,在 50%遮荫环境下,株高和地径与全光照条件无显著差异,但叶长和叶面积却显著增加,反映了植物在较弱的遮荫条件下,采用了增加叶片生长以提升光能获取的策略。这种反应与其他耐荫植物,如地枫皮(*Illicium difengpi*)相似,该植物在遮荫条件下也表现出株高和冠幅的显著增加,但比叶质量下降<sup>[15]</sup>。相比 75%遮荫,浙江安息香的株高和地径显著增加,并没有因弱光受到抑制。这种生长策略有利于幼苗在林下更快地向上生长以获取足够光资源,与多数落叶阔叶树种在重度遮荫条件下的反应类似<sup>[16]</sup>。这种在不同遮荫强度下采取的不同策略,助力于根系生长与营养吸收,有利于在复杂的生态环境中维持生长<sup>[17]</sup>。浙江安息香幼苗在不同遮荫强度下表现出的形态学变化,不仅体现了其对光照环境的灵活适应能力,还反映了其能够根据光照条件的变化动态调整资源分配,从而在复杂的森林生态系统中占据有利生态位。此外,浙江安息香对遮荫环境的灵活适应性也说明光照对幼苗的生长状态有显著影响,但并不是导致其分布范围狭窄的主要原因。

#### 3.2 遮荫对浙江安息香幼苗营养元素含量的影响

调整养分元素的比例是植物在遮荫条件下适应养分供应变化的重要策略,有助于平衡其生长需求与养分获取能力<sup>[18]</sup>,氮、钾等动态元素在光合作用以及在光合作用过程中最终产物的长距离运输中发挥着重要作用,最终影响糖代谢和光合碳同

化<sup>[19]</sup>。植物调控叶氮分配到光合器官不同部位的能力在一定程度上能够解释其对遮荫的适应性机制,研究浙江安息香在遮荫条件下的营养元素变化及计量比,可以评估其对养分吸收、利用效率以及环境胁迫的适应能力。本研究中,随着遮荫强度的变化,浙江安息香叶片的氮、磷、钾、镁含量和氮钾比、氮磷比都发生了显著变化。有研究表明,氮素与遮荫在植物生长上具有显著的交互作用,影响光合速率、蒸腾速率以及根系特征,且总氮和钾的积累与这些根系特征呈正相关,表明氮素可以缓解遮荫对养分积累和产量的负面影响<sup>[20]</sup>。钾元素在调节叶片气孔开度及参与光合电子传递链方面起着关键作用,进而影响了胞间二氧化碳浓度<sup>[21]</sup>。对香榧(*Torreya grandis* ‘Merrilli’)苗期氮分配的研究表明,随遮荫强度的增加,分配到羧化作用的氮素、能量代谢的氮素、光合氮素利用效率均呈先增加后降低的趋势,且在 75%遮荫下最高,表明在此种遮荫处理下分配到光合器官的氮素最多<sup>[22]</sup>。对梧桐(*Firmiana simplex*)幼苗的研究表明,随着遮荫强度的增加,总氮积累呈现先增加后减少的趋势,并在 75%的遮荫下达到最大值 10.7 mg/g<sup>[23]</sup>。此外,对芍药(*Paeonia lactiflora*)幼苗生长和矿质营养积累的研究也表明,遮荫下植物会主动利用根系资源以满足叶片的生理需求,促进矿质营养的吸收<sup>[24]</sup>。本研究中,浙江安息香同样采取加大吸收氮、钾元素的方式来缓解遮荫的不利影响,以维持正常生长所需的养分。

与氮和钾含量上升相反,浙江安息香幼苗叶片中磷和镁含量在遮荫处理下呈下降趋势,这可能是由于幼苗生长速率减缓,导致对这些养分需求降低。此外,浙江安息香幼苗在不同光照环境下较低的氮磷比和氮钾比表明,其生长受到氮素限制。土壤肥力显著影响植物的耐荫性,因为叶片中的氮含量与土壤中的氮含量正相关。氮作为叶绿素的重要组成部分,直接影响光合作用能力和光能利用效率,从而影响耐荫性<sup>[25]</sup>。因此,在遮荫条件下应施用氮素为主的复合肥,以补充因光合氮比例提高而导致的叶片氮消耗,协助幼苗应对不利影响。同时,在亚热带常绿阔叶林的迁地保护时,适当抚育施肥可提高浙江安息香幼苗在林下的存活率和适应性。

#### 3.3 遮荫对浙江安息香幼苗光合特性的影响

表观量子效率反映植物在低光强环境中吸收和转换光能的能力,数值越高,说明植物内存在更

多可利用光能的色素蛋白复合体<sup>[26]</sup>。浙江安息香幼苗在遮荫条件下的表观量子效率高于全光照,表明其对弱光环境具有较强的适应性。光合作用中的光补偿点和光饱和点反映了植物对光的利用能力,代表了其需光量和光特性<sup>[27]</sup>。荫生植物的光补偿点通常在  $10\sim 50\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ , 饱和点在  $100\sim 200\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ; 而阳生植物的光补偿点为  $50\sim 100\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ , 饱和点在  $500\sim 2\ 000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ <sup>[26,28]</sup>。本研究中, 浙江安息香具有高的光饱和点 $[728\sim 954\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})]$ 和低的光补偿点 $[8\sim 25\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})]$ , 表明浙江安息香幼苗在光照充足的环境下可以良好生长, 但在弱光环境下也能够进行有效的光合作用和生长, 对光环境变化具有较强的调节适应性。

叶绿素荧光特征能够反映植株叶片的光合效率和潜在能力, 可用于评估植物胁迫程度和植物光能利用效率<sup>[26]</sup>。 $F_v/F_m$  参数反映 PSII 反应中心捕获激发能的效率, 用于指示光抑制现象<sup>[29]</sup>。有研究表明, 不同红树植物幼苗在不同光强下的  $F_v/F_m$  为  $0.69\sim 0.75$ , 其中一些在遮荫条件下显著高于 100% 光照<sup>[30]</sup>。此外, 康红梅等<sup>[31]</sup>研究表明, 金叶女贞 (*Ligustrum vicaryi*) 和胶东卫矛 (*Euonymus kiautschovicus*) 的  $F_v/F_m$  在遮荫条件下显著上升, 显示出良好的低光适应性。本研究中, 浙江安息香幼苗在不同光强下的  $F_v/F_m$  为  $0.68\sim 0.77$ , 且随着遮荫程度增强,  $F_v/F_m$  和  $F_v/F_0$  显著升高, 显示其能够通过适应性调整提高能量利用效率。ETR 是衡量植物在实际光强下表现电子传递效率和潜在最大光合能力的关键指标, 较高的 ETR 表明植物具有更强的耐光抑制能力<sup>[32]</sup>。本研究中, 浙江安息香幼苗在重度遮荫 ( $L_{75}$ ) 处理下的 ETR 显著高于中度遮荫 ( $L_{50}$ ) 处理, 与  $F_v/F_0$ 、 $F_v/F_m$  和  $F_v'/F_m'$  等参数的增加趋势一致, 表明在重度遮荫条件下, PSII 的光化学效率和潜在活性得到显著提升, 从而促进了 ETR 的增强。同时,  $qP$  在  $L_{75}$  处理下仍保持较高水平, 说明 PSII 反应中心在低光环境下依然维持较高的开放程度。 $NPQ$  在  $L_{50}$  处理下的升高及  $L_{75}$  处理下的回落, 反映了浙江安息香幼苗根据不同遮荫程度调整光能耗散策略的能力。此外, 结合叶片营养元素的变化,  $L_{75}$  处理下氮、钾元素含量显著上升, 这可能为光合机构的优化和电子传递效率的提升提供了必要的营养支持<sup>[22-23]</sup>。综上所述, 浙江安息香幼苗在低光环境下通过优化光合机构、调节光能耗散以及优化营养元素配置等策略, 增强了光能的捕获、转化和利用效率, 展现

出较强的光适应能力。

综上, 本研究通过对浙江安息香幼苗在不同遮荫强度下的生长特性、营养元素含量和光合特性进行全面分析, 揭示了其对光照环境的复杂适应机制。在 50% 遮荫下, 幼苗通过增加叶长和叶面积来提高光能捕获能力; 而在 75% 遮荫下, 幼苗则通过增加株高和地径以突破遮荫层获取更多光照。此外, 遮荫处理导致叶片中氮和钾含量显著上升, 而磷和镁含量下降, 反映了幼苗通过调整营养元素的吸收和分配来适应弱光环境。光合特性分析表明, 幼苗在遮荫下表现出较高的表观量子效率和优化的叶绿素荧光参数, 能够提高光能利用效率以应对光照不足。研究结果不仅有助于理解浙江安息香的生态适应性, 也为人工栽培和保护工作提供了科学依据。未来研究可以进一步探讨遮荫对浙江安息香幼苗繁殖和种群动态的影响, 以及在不同土壤和水分条件下的适应性变化, 从而为其综合保护和管理提供更全面的科学支持。

## 参考文献

- [1] CHEN S B, SONG A Q, LI Z J. Research advance in response of forest seedling regeneration to light environmental heterogeneity [J]. Chin J Appl Ecol, 2005, 16(2): 365-370. [陈圣宾, 宋爱琴, 李振基. 森林幼苗更新对光环境异质性的响应研究进展 [J]. 应用生态学报, 2005, 16(2): 365-370. doi: 10.13287/j.1001-9332.2005.044.]
- [2] CHEN H, WANG L, GUO S, et al. Effects of light intensity on seedling emergence and early growth of *Liquidambar formosana* Hance [J]. Forests, 2023, 14(5): 867. doi: 10.3390/f14050867.
- [3] LIU Y J, DAWSON W, PRATI D, et al. Does greater specific leaf area plasticity help plants to maintain a high performance when shaded [J]. Ann Bot, 2016, 118(7): 1329-1336. doi: 10.1093/aob/mcw180.
- [4] ZHENG J, WU Z H, CHEN Q X, et al. Influence of shading on growth and physiology of *Dalbergia odorifera* seedlings [J]. Sci Silv Sin, 2016, 52(12): 50-57. [郑坚, 吴朝辉, 陈秋夏, 等. 遮荫对降香黄檀幼苗生长和生理的影响 [J]. 林业科学, 2016, 52(12): 50-57. doi: 10.11707/j.1001-7488.20161206.]
- [5] LI X Q, ZHANG F L, YANG T, et al. Effect of shading on leaf morphology and photosynthetic parameters in endangered *Horsfieldia glabra* seedlings [J]. Plant Physiol J, 2019, 55(1): 80-90. [李小琴, 张凤良, 杨焱, 等. 遮荫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. doi: 10.13592/j.cnki.ppj.2018.0369.]
- [6] YUAN J Q, YU Z L, LAN X H, et al. Effects of shading treatments on

- photosynthetic characteristics of endangered plant *Thuja koraiensis* [J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci), 2022, 46(5): 58–66. [苑景淇, 于忠亮, 兰雪涵, 等. 遮阴对濒危植物朝鲜崖柏光合特性的影响 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2022, 46(5): 58–66. doi: 10.12302/j.issn.1000-2006.202012003.]
- [7] XU Q, BI H Y, CUI G S, et al. Response of photosynthetic fluorescence of the endangered plant *Manglietia ventii* seedlings to shade treatment [J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci), 2019, 43(6): 46–52. [徐清, 闭鸿雁, 崔光帅, 等. 珍稀濒危植物毛果木莲幼苗光合特性及对遮阴处理的响应 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2019, 43(6): 46–52. doi: 10.3969/j.issn.1000-2006.201810008.]
- [8] WANG M, XU Y X, YU Y L, et al. Investigation on population and protection of *Styrax zhejiangensis* [J]. J Zhejiang For Sci Technol, 2011, 31(5): 54–56. [王敏, 徐永星, 余裕龙, 等. 浙江安息香种群现状调查与保护利用探讨 [J]. 浙江林业科技, 2011, 31(5): 54–56.]
- [9] WU L D. Research on population characteristics of rare and endangered plant *Styrax zhejiangensis* [D]. Hangzhou: Zhejiang A&F University, 2019. [吴霖东. 珍稀濒危植物浙江安息香种群特征研究 [D]. 杭州: 浙江农林大学, 2019. doi: 10.27756/d.cnki.gzjlx.2019.000211.]
- [10] WU L D, LI T T, FU G L, et al. Niche and interspecific relationship of the wild plant *Styrax zhejiangensis* with extremely small population [J]. J Zhejiang Univ (Agric Life Sci), 2020, 46(4): 459–474. [吴霖东, 李婷婷, 傅国林, 等. 极小种群野生植物浙江安息香的生态位和种间关系 [J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2020, 46(4): 459–474. doi: 10.3785/j.issn.1008-9209.2019.08.263.]
- [11] LI H S. Principles and Techniques of Plant Physiological and Biochemical Experiments [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000. [李合生. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.]
- [12] GENTY B, BRIANTAIS J M, BAKER N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence [J]. Bioch Bioph Acta Gen Subjects, 1989, 990(1): 87–92.
- [13] YE Z P. A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa* [J]. Photosynthetica, 2007, 45(4): 637–640. doi: 10.1007/s11099-007-0110-5.
- [14] LIU Z B, CHENG R M, XIAO W F, et al. Effects of shading on growth and photosynthetic characteristics of *Distylium chinense* seedlings [J]. Sci Silv Sin, 2015, 51(2): 129–136. [刘泽彬, 程瑞梅, 肖文发, 等. 遮荫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. doi: 10.11707/j.1001-7488.20150216.]
- [15] WANG L, WANG M L, LIANG H L, et al. Effect of shading on growth and biomass allocation of *Illicium difengpi* seedlings [J]. J Trop Subtrop Bot, 2023, 31(5): 607–614. [王琳, 王满莲, 梁惠凌, 等. 遮阴对地枫皮幼苗生长和生物量分配的影响 [J]. 热带亚热带植物学报, 2023, 31(5): 607–614. doi: 10.11926/jtsb.4654.]
- [16] LIU C, TIAN T, LI S, et al. Growth response of Chinese woody plant seedlings to different light intensities [J]. Acta Ecol Sin, 2018, 38(2): 518–527. [刘从, 田甜, 李珊, 等. 中国木本植物幼苗生长对光照强度的响应 [J]. 生态学报, 2018, 38(2): 518–527. doi: 10.5846/stxb201611012221.]
- [17] BEBRE I, ANNIGHÖFER P, AMMER C, et al. Growth, morphology, and biomass allocation of recently planted seedlings of seven European tree species along a light gradient [J]. IForest, 2020, 13(4): 261–269. doi: 10.3832/for3370-013.
- [18] 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 Biol, 2020, 20: 354. doi: 10.1186/s12870-020-02556-4.
- [19] SHAH I H, WU J H, LI X Y, et al. Exploring the role of nitrogen and potassium in photosynthesis implications for sugar: Accumulation and translocation in horticultural crops [J]. Sci Hort, 2024, 327: 112832. doi: 10.1016/j.scienta.2023.112832.
- [20] PAN S G, LIU H D, MO Z W, et al. Effects of nitrogen and shading on root morphologies, nutrient accumulation, and photosynthetic parameters in different rice genotypes [J]. Sci Rep, 2016, 6(1): 32148. doi: 10.1038/srep32148.
- [21] XU S S, TANG Y, ZHONG M H, et al. Effects of shading on the growth, photosynthetic characteristics and nutrient content of *Aglaonema commutatum* [J]. Pratac Sci, 2022, 39(10): 2083–2094. [许珊珊, 唐银, 钟明慧, 等. 遮阴对粗肋草生长、光合特性和养分含量的影响 [J]. 草业科学, 2022, 39(10): 2083–2094. doi: 10.11829/j.issn.1001-0629.2021-0602.]
- [22] SONG Y, LIAO L, LIU T, et al. Response of photosynthesis and nitrogen distribution of *Torreya grandis* ‘Merrilli’ seedlings in different light regimes [J]. Sci Silv Sin, 2016, 52(5): 55–63. [宋洋, 廖亮, 刘涛, 等. 不同遮荫水平下香榧苗期光合作用及氮分配的响应机制 [J]. 林业科学, 2016, 52(5): 55–63. doi: 10.11707/j.1001-7488.20160507.]
- [23] ZHI X M, SONG Y, YU D S, et al. Early growth characterization and C:N:P stoichiometry in *Firmiana simplex* seedlings in response to shade and soil types [J]. Forests, 2023, 14(7): 1481. doi: 10.3390/f14071481.
- [24] ZHAN L J, ZHANG H B, LI Z T, et al. Impacts of shading on seedling growth and mineral accumulation in *Paeonia lactiflora* [J]. Chin J Appl Ecol, 2020, 31(10): 3473–3479. [战丽杰, 张宏宝, 李宗泰, 等. 遮荫

- 处理对芍药幼苗生长和矿质营养积累的影响 [J]. 应用生态学报, 2020, 31(10): 3473–3479. doi: 10.13287/j.1001-9332.202010.029.]
- [25] WEBER A, LECKIE S, KIMMINS J P, et al. Survival and growth as measures of shade tolerance of planted western redcedar, western hemlock and amabilis fir seedlings in hemlock-fir forests of northern Vancouver Island [J]. For Ecol Manag, 2017, 386: 13–21. doi: 10.1016/j.foreco.2016.11.019.
- [26] 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 Ecol Sin, 2011, 31(20): 5999–6004. [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): 5999–6004.]
- [27] CALZAVARA A K, BIANCHINI E, PIMENTA J A, et al. Photosynthetic light-response curves of light-demanding and shade-tolerant seedlings of neotropical tree species [J]. Photosynthetica, 2019, 57(2): 470–474. doi: 10.32615/ps.2019.061.
- [28] ZHANG W F, FAN D Y, XIE Z Q, et al. The seasonal photosynthetic responses of seedlings of the endangered plant *Cathaya argyrophylla* to different growth light environments [J]. Biodiv Sci, 2005, 13(5): 387–397. [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. doi: 10.1360/biodiv.050142.]
- [29] WANG Y, TONG Y F, CHU H L, et al. Effects of different light qualities on seedling growth and chlorophyll fluorescence parameters of *Dendrobium officinale* [J]. Biologia, 2017, 72(7): 735–744. doi: 10.1515/biolog-2017-0081.
- [30] ZHU Y M, LI T, SUN D G, et al. Effect of shading on chlorophyll fluorescence parameters in leaves of seedlings of eight mangrove species [J]. J Trop Subtrop Bot, 2023, 31(6): 797–804. [朱一民, 李婷, 孙当歌, 等. 遮荫对 8 种红树植物幼苗叶片叶绿素荧光参数的影响 [J]. 热带亚热带植物学报, 2023, 31(6): 797–804. doi: 10.11926/jtsb.4676.]
- [31] KANG H M, SONG Z Q, CAO D M, et al. Effects of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of two shrubs [J]. N Hort, 2021(6): 59–65. [康红梅, 宋卓琴, 曹冬梅, 等. 遮荫对两种灌木光合特性及叶绿素荧光参数的影响 [J]. 北方园艺, 2021(6): 59–65. doi: 10.11937/bfy.20201622.]
- [32] HUANG J, WEI L P, ZHOU H P, et al. Effects of shading on chlorophyll fluorescence and physiological and biochemical characteristics of *Parashorea cathayensis* Wang Hsie [J]. J SW China Norm Univ (Nat Sci), 2021, 46(2): 74–79. [黄菁, 魏丽萍, 周会平, 等. 遮荫对望天树生长和生理生化特性的影响 [J]. 西南师范大学学报(自然科学版), 2021, 46(2): 74–79. doi: 10.13718/j.cnki.xsxb.2021.02.013.]