

DOI: 10.5846/stxb201810312347

李冬林, 王火, 江浩, 祝亚云, 金雅琴, 崔梦凡. 遮光对香果树幼苗光合特性及叶片解剖结构的影响. 生态学报, 2019, 39(24): 9089-9100.

Li D L, Wang H, Jiang H, Zhu Y Y, Jin Y Q, Cui M F. Effects of shading on photosynthetic characteristics and leaf anatomical structure of *Emmenopterys henryi* seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(24): 9089-9100.

## 遮光对香果树幼苗光合特性及叶片解剖结构的影响

李冬林<sup>1,\*</sup>, 王 火<sup>1</sup>, 江 浩<sup>1</sup>, 祝亚云<sup>1</sup>, 金雅琴<sup>2</sup>, 崔梦凡<sup>2</sup>

<sup>1</sup> 江苏省林业科学研究院, 南京 211153

<sup>2</sup> 金陵科技学院园艺学院, 南京 210038

**摘要:** 设置了全光照 (L0)、透光率 60% (L1)、透光率 25% (L2)、透光率 10% (L3) 4 种光环境, 研究了不同遮光处理对香果树幼苗光合作用及叶片解剖结构的影响。结果表明: (1) 遮光对香果树幼苗净光合速率 ( $P_n$ )、蒸腾速率 ( $T_r$ )、气孔导度 ( $G_s$ )、气孔限制值 ( $L_s$ )、胞间  $CO_2$  浓度 ( $C_i$ )、蒸汽压亏缺 ( $V_{pd}$ ) 均产生了显著影响。全光和 L1 处理下  $P_n$  和  $T_r$  日变化呈明显的双峰曲线, 中午出现了明显的“午休”, 其余处理的变化相对缓和, 双峰和“午休”现象不明显;  $G_s$  的日变化规律与  $P_n$  基本一致;  $C_i$  的日变化整体呈先期缓慢降低后期抬升的趋势, 与对照相比遮光显著提高了叶片胞间  $CO_2$  浓度;  $L_s$  和  $V_{pd}$  呈现出先升后降的弧形变化, 并且遮光下  $L_s$  和  $V_{pd}$  日均值显著低于全光照。一天中  $P_n$  和  $T_r$  的日均值大小排序为 L1>L0>L2>L3。(2) 不同光环境下香果树幼苗的光合响应特征明显不同。全光下, 香果树幼苗能够维持较高的净光合作用速率而未呈现明显的光抑制, 表现出一定的光忍耐和喜光性。L1 处理下的最大净光合速率 ( $P_{max}$ )、暗呼吸速率 ( $R_d$ ) 和表观量子效率 (AQY) 显著增加, 说明香果树对光强具有一定的可塑性, 轻度遮光有利于光合效率提高; 强度遮光 (L2、L3) 导致光补偿点 (LCP) 和光饱和点 (LSP) 显著降低, 有利于充分利用弱光, 但  $P_{max}$ 、 $R_d$  明显下降, 光合效率受到抑制。(3) 遮光显著影响了香果树叶片的气孔分布。遮光条件下香果树叶片的气孔密度显著减小, 气孔器长度、宽度与单个气孔器面积也呈现类似的变化。(4) 遮光条件下香果树叶片厚度减小, 上表皮增厚, 下表皮变薄。栅栏组织厚度 (PT) 变薄, 海绵组织 (ST) 不发达, PT/ST 增加; 维管束内单列导管数目和导管直径均有明显增大, 促进了叶片水分传导运输。(5) 在育苗生产中, 为了适应香果树幼苗生长发育的需求, 建议有效辐射强度保持在自然光强的 60% 以上。

**关键词:** 香果树; 遮光; 光合特性; 解剖结构

## Effects of shading on photosynthetic characteristics and leaf anatomical structure of *Emmenopterys henryi* seedlings

LI Donglin<sup>1,\*</sup>, WANG Huo<sup>1</sup>, JIANG Hao<sup>1</sup>, ZHU Yayun<sup>1</sup>, JIN Yaqin<sup>2</sup>, CUI Mengfan<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Forestry Academy of Jiangsu, Nanjing 211153, China

<sup>2</sup> Department of Horticulture Jinling Institute of Technology, Nanjing 210038, China

**Abstract:** Effects of shading on photosynthesis characteristics and leaf anatomical structure of *Emmenopterys henryi* seedlings were studied using four shading treatments including full sunlight (L0), 60% sunlight (L1), 25% sunlight (L2), and 15% sunlight (L3), respectively. The results showed that: (1) Shading had a significant effect on the net photosynthetic rate ( $P_n$ ), transpiration rate ( $T_r$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ), stomatal limitation value ( $L_s$ ), intercellular  $CO_2$  concentration ( $C_i$ ), and vapor pressure deficit ( $V_{pd}$ ) of *E. henryi* seedlings. The diurnal changes of  $P_n$  and  $T_r$  under L0 and L1 treatments showed obviously bimodal curves, and the “noon break” appeared at 12:00. Their changes under L2 and L3 treatments were relatively mild, and the “noon break” were not obvious. The variation of  $G_s$  was basically consistent with that of  $P_n$ . The variation of  $C_i$  showed a tendency of declining slowly at early stage and rising

基金项目: 江苏省重点研发计划(现代农业)项目(BE2017387)

收稿日期: 2018-10-31; 网络出版日期: 2019-09-17

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 704020830@qq.com

rapidly later. Compared with the control, the shading promoted significantly increase of the  $C_i$ . Both  $L_s$  and  $V_{p_{\text{dill}}}$  showed the arc changes of slow rising in advance and decreasing in the latter stage, and the daily averages under shading were lower significantly than the control. The order of daily averages of  $P_n$  and  $T_r$  was  $L1 > L0 > L2 > L3$ . (2) The photosynthesis-light response characteristics of *E. henryi* seedlings under four light regimes were obviously different. The seedlings grown under the full sunlight condition could maintain a higher  $P_n$  without obvious photoinhibition, showing a certain degree of shading-tolerance and light-demanding. The maximum net photosynthetic rate ( $P_{\text{max}}$ ), dark respiration rate ( $R_d$ ), and apparent quantum efficiency (AQY) under L1 treatment increased more significantly than the control. Therefore, the *E. henryi* seedlings had some plasticity to light intensity. The mild shading was beneficial to the improvement of photosynthetic efficiency. Serious shading (L2 and L3) resulted in a significant decrease of light compensation point (LCP) and light saturation point (LSP), which was beneficial to make full use of weak light. But they resulted in  $P_{\text{max}}$  and  $R_d$  decrease obvious, which inhibited photosynthetic efficiency. (3) The shading significantly affected the stomatal distribution on leaves surface of *E. henryi* seedlings. Under shading condition, the stomata density decreased significantly, and the stomata length, the stomata width, and single stomatal area was similar. (4) Under shading, the leaf thickness decreased, the upper epidermis thickened, and the lower epidermis thinned. The thickness of palisade tissue (PT) decreased and sponge tissue (ST) was not fully developed, and the value of PT/ST increased. Moreover, the number of vessel in vascular bundle and the vessel diameter increased significantly, which promoted the transport of water in leaves. (5) In order to meet the needs of growth and development of *E. henryi* seedlings in cultivation, we suggested that the effective radiation intensity should be above 60% of natural light intensity.

**Key Words:** *Emmenopterys henryi*; shading; photosynthetic characteristics; anatomical structure

植物在长期的进化过程中,由于不同植物接收的太阳辐射量存在着明显差异,因此形成了自身特有的需光特性<sup>[1]</sup>。强光直射和夏季高温、高湿是许多阴性植物幼苗期生长的主要限制因子,并成为幼苗能否顺利越冬、完成自我更新的关键。研究表明,高等树木生命周期中的幼年期对光照和高温的忍耐和需求程度有很大的差别,并直接影响到树木生命周期的延续和正常的更新演替<sup>[2]</sup>。对于绝大多数喜光树种而言,如枫香(*Liquidambar formosana*)<sup>[3]</sup>、灯台树(*Bothrocaryum controversum*)<sup>[4]</sup>、栓皮栎(*Quercus variabilis*)<sup>[5]</sup>等,幼年期生长对强光具有一定的需求和喜好,弱光下不利于其正常的生长发育;而另一部分树种则较为耐阴,如中华蚊母树(*Distylium chinense*)<sup>[6]</sup>等,遮光可促使其自身形态结构的调整,如增加株高、叶长和叶宽和降低比叶质量等,以及叶片光合生理的调整来适应低光量子密度的小环境,适度遮光反而有利于自身的生长和繁衍。因此,研究树木幼年期对光照的需求和适应性,特别是一些珍贵濒危树种的光合特性,将有助于濒危物种保育过程中采取合理的经营措施提高幼苗的竞争力和保存率,对促进种群完成自然更新具有重要意义。

香果树(*Emmenopterys henryi* Oliv.)是茜草科(Rubiaceae)香果树属植物,我国特有单种属。由于其自然更新能力差,加上环境恶化和人为破坏等因素的影响,该物种已濒临灭绝,被列为国家Ⅱ级重点保护珍贵稀有野生植物<sup>[7]</sup>。在我国,香果树广泛分布于西北、华北、华东、华中及华南、西南等省<sup>[8]</sup>,但多零星分布,成片资源很少。由于大规模的旅游开发和人为干扰的影响,资源趋于枯竭,濒临灭绝,急需采取人为措施予以保护和拯救。特别是近几年原本认为当地已经灭绝的香果树野生种群在江苏溧阳深溪芥再次被发现<sup>[9]</sup>,但林下幼苗很少,更新不良,引起当地政府和植物专家的极大关注。目前对香果树的研究主要集中在种群结构与群落特征<sup>[10-13]</sup>、开花及繁育生理<sup>[14-16]</sup>、种子萌发生理学<sup>[17]</sup>等方面,而对其幼苗培育和更新紧密相关的光环境适应性生理文献较少。郭连金等<sup>[18]</sup>研究了不同生境(冠下、冠缘、林窗和林缘)中2年生香果树实生苗的光合速率、水分利用效率、叶绿素、幼苗生长及生物量等因子的变化及其与生态因子的关系,但林内透光率稳定性差,据此推测香果树的耐荫性具有一定的局限性。本文以2年生实生幼苗为研究对象,通过人工遮光创造了不同梯度的光环境,对叶片光合作用指标进行了动态研究,分析了遮光环境下香果树幼苗的光合作用特征和叶片解剖结构的适应性变化,旨在深刻认识香果树的光适应机制,为香果树的幼苗繁育和苗期管理提供一定的科学性建议和指导。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验地自然条件

试验地位于江苏省林业科学研究院实验林场(南京市江宁区东善桥,东经 118° 46' 37',北纬 31° 51' 25')。地处北亚热带的边缘,季风气候,年均气温 16.1℃,极端最高气温 43.0℃,极端最低气温-14.0℃,年相对湿度 78%—80%,年均降雨量 1116.3 mm,年均日照时数 1912.8 h,无霜期 224 d。土壤类型为山地黄棕壤,pH 值 6.8。

### 1.2 试验材料与设计

供试材料来自湖北省宜昌市五峰县,为生长健壮、规格一致的 2 年生香果树实生苗(平均苗高 75 cm,平均地径 11.8 mm)。试验苗圃经全垦、整平后作高床,南北走向,床面宽 120 cm,长 45 m,步道宽 25—30 cm,床面高出步道 25 cm。幼苗于 2018 年 3 月定植于苗床,株距 30—35 cm,行距 40—45 cm。幼苗经过 3 个月的缓苗生长后,当年 6 月 20 日用黑色遮阳网进行遮光处理。遮荫棚南北设置,棚高 2.0 m,两边覆盖苗床并延伸到地面,南北敞开,便于通风透气。试验设 4 个处理:一层遮荫(L1,辐射强度相当于全光照 60%)、二层遮荫(L2,辐射强度相当于全光照 25%)、三层遮荫(L3,辐射强度相当于全光照 10%),全光照(L0,辐射强度 100%)为对照处理。采用单因素随机区组设计,选择 30 株植株作为试验小区,重复 3 次,挂牌标记。不同处理间留有 1.5 m 的保护行,以免交叉遮光。苗期正常抚育,确保不同处理间栽培技术措施一致。

### 1.3 测定指标与方法

#### 1.3.1 光合作用指标测定

8 月份选取连续晴朗的白天进行光合作用日变化测定,连续测定 3 天。不同处理选择发育完好的幼苗植株各 3 株,每株选择 3 片位置相当、发育成熟的功能叶(顶端第 4 片)作为测定叶(叶柄涂标)。测定期最高气温 36.8℃,最低气温 27.8℃,最高辐射光强 1740  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。测定时间 7:00—18:00,每隔 1 h 用 LI—6400 型便携式光合仪测定 1 次,每次测定 20—30 s。采用自然光源,标准叶室(2×3  $\text{cm}^2$ ),测定指标有:净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $G_s$ )、气孔限制值( $L_s$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ )、蒸汽压亏缺( $V_{\text{pdl}}$ )。其中气孔限制值  $L_s = 1 - C_i/C_a$ 。同时记录瞬时环境参数:光合有效辐射(PAR)、气温( $T_a$ )、大气相对湿度(RH)、 $\text{CO}_2$  浓度( $C_a$ )等。

光响应( $P_n$ -PAR)曲线的测定参考文献<sup>[19]</sup>,利用 LI-6400 光合仪配备 LED 红蓝光源。测定时间为上午 9:00—11:30。选取预先标记的叶片,测定前对其进行 30—45 min 的光诱导(1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )。使用  $\text{CO}_2$  注入系统控制  $\text{CO}_2$  的浓度(400  $\mu\text{mol/mol}$ ),叶室温度 28℃,相对湿度 65%。光强梯度设定为 2000、1500、1200、800、600、400、200、150、100、50、0  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。 $P_n$ -PAR 曲线拟合采用非直角双曲线模型<sup>[20-21]</sup>,获得不同遮光处理下的暗呼吸速率( $R_d$ )、最大净光合速率( $P_{\text{max}}$ )和表观量子效率(AQY)。光补偿点(LCP)和光饱和点(LSP)利用低光条件下( $\text{PAR} \leq 200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )的  $P_n$  与 PAR 构建线性方程进行估算, $P_n = m \times \text{PAR} + n$ , $\text{LCP} = -n/m$ , $\text{LSP} = (P_{\text{max}} - n)/m$ <sup>[22-23]</sup>。式中, $m$ 、 $n$  为拟合线性方程中的待定系数。

#### 1.3.2 叶片解剖结构的观察

叶片解剖实验于 9 月下旬进行,参照李正理(1987)的方法制作石蜡切片<sup>[24]</sup>。摘取叶片后沿中脉横切,切块约 5 mm×5 mm,用 FAA 固定,乙醇和二甲苯系列脱水,石蜡包埋,番红-固绿染色,中性树胶封片。切片在 OLYMPUS-BX61 光学显微镜下观测并拍照,借助图形分析软件 Image-Pro Plus 6.0 测量各微观参数。测定指标有:上表皮细胞厚度(UET)、下表皮细胞厚度(LET)、叶片厚度(LT)、栅栏组织厚度(PT)、海绵组织厚度(ST)、栅栏组织和海绵组织厚度比(PT/ST)、栅栏组织密度(PD)、导管数目(VN)、导管直径(VD)等。取 30 个视野测定统计各指标参数。

#### 1.3.3 叶片气孔结构的观察

采用指甲油印膜法取叶片中间部分(避开叶脉),用镊子撕取表皮制成临时装片,在生物显微镜下观察,

并用数码显微摄影系统拍照。应用 Image-Pro Plus6.0 测量气孔密度 (SD)、气孔器长度 (SL)、气孔器宽度 (SW)。SD=视野内气孔个数/视野面积。单个气孔器的面积( $A_s$ )依据以下公式推算: $A_s = \pi \times SL \times SW / 4$ ,  $\pi = 3.14$ ; 气孔器面积百分比  $A_l(\%) = A_s \times SD \times 100^{[25]}$ 。每个处理取 30 个视野统计指标值。

#### 1.4 数据处理

所有测定数据均采用平均值±标准差 (Mean ± SD) 的形式表示,应用 Excel 2003 作图,SPSS17.0 进行方差分析,多重比较采用最小显著极差法 (LSD 法)。

## 2 结果与分析

### 2.1 遮光条件下试验区环境参数的差异

图 1 可见,不同遮光条件下的环境参数均存在显著差异 ( $P < 0.05$ ),并形成一定的梯度变化。从 PAR 的变化来看,对照区在中午 11:00—13:00 时 PAR 最为强烈,最高值达  $1694 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,而遮光条件下 PAR 则显著下降,尤以中午前后差距最大。不同处理下的  $T_a$  呈现与之相似的动态变化,但有一定的波动,并且遮光处理下的  $T_a$  显著低于对照。  $C_a$  和大气中 RH 的日变化相反,有一定波动,但总体呈现先降后升的态势,并在 14:00—16:00 时降至最低。L3 处理的  $C_a$  和 RH 显著高于 L1、L2 和对照 ( $P < 0.05$ )。可见,遮光影响了幼苗生长的小环境,有利于维持地表大气中的  $\text{CO}_2$  浓度和水分含量,进而影响幼苗的正常生长、生理活动。

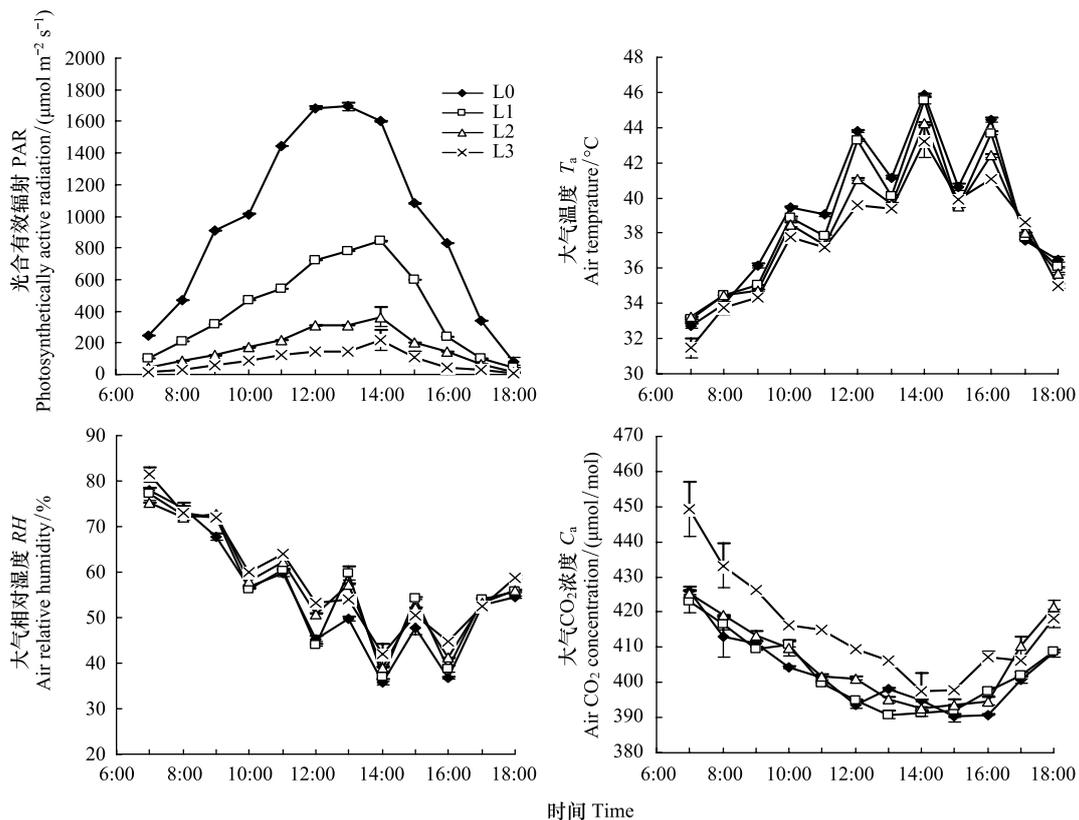


图 1 不同遮光条件下的环境参数变化

Fig.1 Change of environment alparameters under different shading treatments

### 2.2 遮光对香果树幼苗光合作用参数的影响

#### 2.2.1 遮光对净光合速率( $P_n$ )的影响

不同光环境下香果树叶片  $P_n$  的日变化趋势显著不同(图 2)。全光和 L1 处理下  $P_n$  呈明显的双峰曲线,中午 12:00 时出现了明显的“午休”现象。L2 处理在 9:00 时  $P_n$  最高,随后开始缓慢下降,而 L3 处理的  $P_n$  变化

曲线相对平缓,没有出现“午休”, $P_n$ 极值出现在中午 12:00 时( $3.38 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )。从不同处理  $P_n$  相比较而言,全光下 7:00—9:00 时间内  $P_n$  高于其他处理,但 9:00 时以后  $P_n$  下降;而 L1 处理下  $P_n$  在上午一直保持增高的趋势,并逐渐超过全光照和其他处理的测定值,这种趋势一直持续到中午 11:00 时。13:00—15:00 时间内,L1 处理下  $P_n$  一直高于其他处理。下午 15:00 时以后,所有处理的  $P_n$  均明显下降,尤其是在 18:00 时,L3 处理下  $P_n$  出现了负值,为试验  $P_n$  最低值。就  $P_n$  日均值比较,其大小排序为  $L1 > L0 > L2 > L3$  (表 1)。方差分析表明,不同遮光处理下  $P_n$  日均值有显著差异 ( $P < 0.05$ )。

### 2.2.2 遮光对气孔导度( $G_s$ )的影响

一般而言,气孔导度( $G_s$ )反映了大气  $\text{CO}_2$  和水汽与植物叶片传导、交换能力的高低。据研究,气孔导度对环境因子的变化十分敏感,凡是影响植物光合作用和叶片水分状况的各种因素都有可能对气孔导度造成影响<sup>[26-27]</sup>。由图 2 可见,不同处理下  $G_s$  日变化规律基本一致。11:00 时之前不同处理叶片  $G_s$  较高,后期基本趋于下降,这种趋势与  $P_n$  的日变化基本相似,说明香果树光合作用中  $G_s$  与  $P_n$  具有一定相关性。从整个  $G_s$  日变化进程来看,除了中午 12:00 和 18:00 时之外,其他时间段里 L1 处理的  $G_s$  一直高于其他处理,说明一层遮光的光强有利于香果树气孔的调节,并有利于光合作用效率的提高。L0 处理的  $G_s$  在 9:00 时之前都是逐渐升高的,但之后明显下降,13:00 时以后一直处于低位变化。L2 处理的  $G_s$  中午之前出现了 2 次高峰期(10:00、12:00 时),12:00 时后  $G_s$  一直很低;L3 处理的  $G_s$  在 10:00 时之前上升,但之后开始缓慢下降。 $G_s$  的日均大小排序为  $L1 > L0 > L2 > L3$ 。方差分析表明,不同处理间  $G_s$  日均值有显著差异 ( $P < 0.05$ ),但 L1、L2 与 L0 之间差异不显著(表 1)。

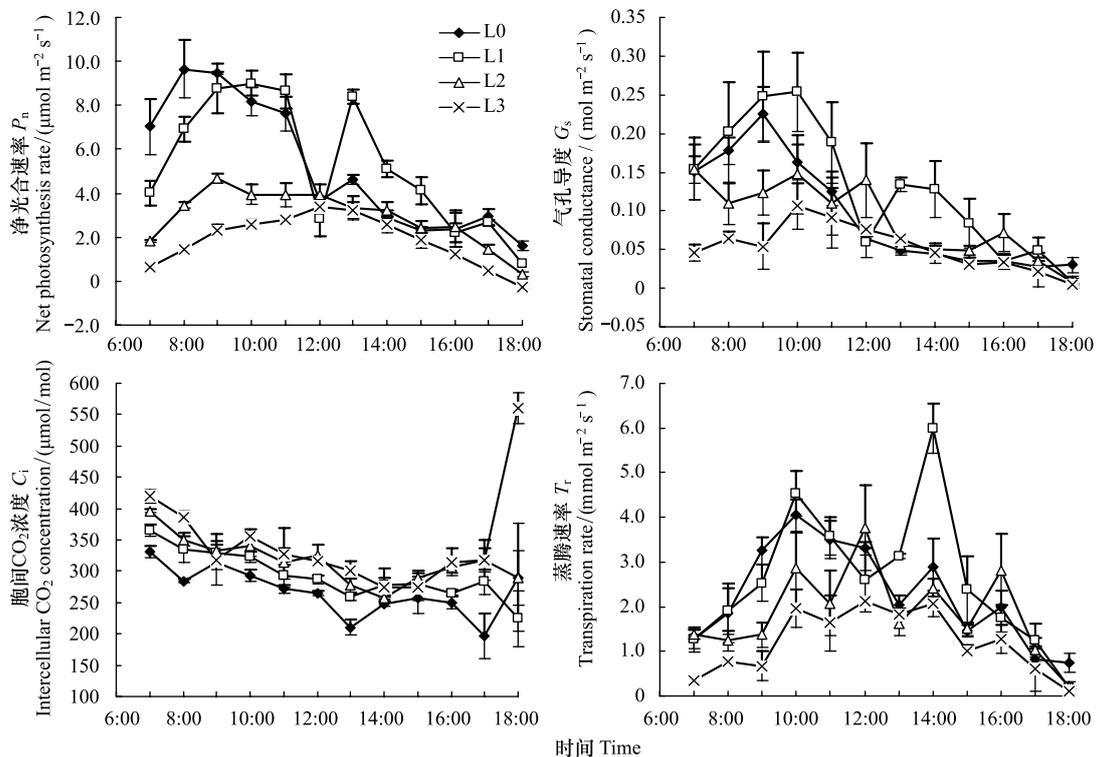


图 2 不同遮光处理下香果树幼苗净光合作用速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ )、蒸腾速率( $T_r$ )的日变化

Fig. 2 Diurnal variation of net photosynthesis rate ( $P_n$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ), intercellular  $\text{CO}_2$  concentration ( $C_i$ ) and transpiration rate ( $T_r$ ) of *E. henryi* seedlings under different shading treatments

### 2.2.3 遮光对胞间 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_i$ )的影响

不同光环境下  $C_i$  的日变化趋势相似,尽管存在一定的波动,但基本上呈缓慢降低、后期抬升的趋势(图 2)。不同处理  $C_i$  的日均大小顺序为  $L3 > L1 > L0 > L2$  (表 1)。方差分析表明,不同处理间  $C_i$  日均值差异显著

( $P < 0.05$ )。由于 L3 处理为强度遮光, 17:00 时以后光照强度已经很低, 并出现负值, 而  $G_s$  很低,  $CO_2$  同化率低, 致使较多  $CO_2$  积聚在细胞间, 导致  $C_i$  后期的急剧上升。

2.2.4 遮光对蒸腾速率 ( $T_r$ ) 的影响

不同光环境下幼苗的  $T_r$  的日变化见图 2。就日均  $T_r$  的比较而言,  $L1 > L0 > L2 > L3$  (表 1), 但 L1 与 L0 间差异不显著, L0 与 L2、L3 处理有显著差异 ( $P < 0.05$ )。与  $P_n$  的日变化相似,  $T_r$  的日变化也呈现出双峰波动。由于光照强度的不同, L0 和 L1 处理双峰出现在 10:00 和 14:00 时, 而 L2 处理双峰推迟出现在 12:00 和 16:00 时; L3 处理双峰趋势不明显。

2.2.5 遮光对气孔限制值 ( $L_s$ ) 的影响

不同光环境下  $L_s$  的日变化见图 3。 $L_s$  呈现不明显的弧形变化趋势。从各个时间段  $L_s$  的比较来看, 全光下的  $L_s$  一直大于遮光条件下的  $L_s$  测定值; 尽管  $L_s$  一直处于波动变化之中, 但从其日均变化而言,  $L0 > L1 > L2 > L3$  (表 1)。方差分析表明, 不同处理间  $L_s$  日均值有显著差异 ( $P < 0.05$ )。L3 处理在 18:00 时, 外界光照强度的严重不足导致了  $L_s$  迅速下降。

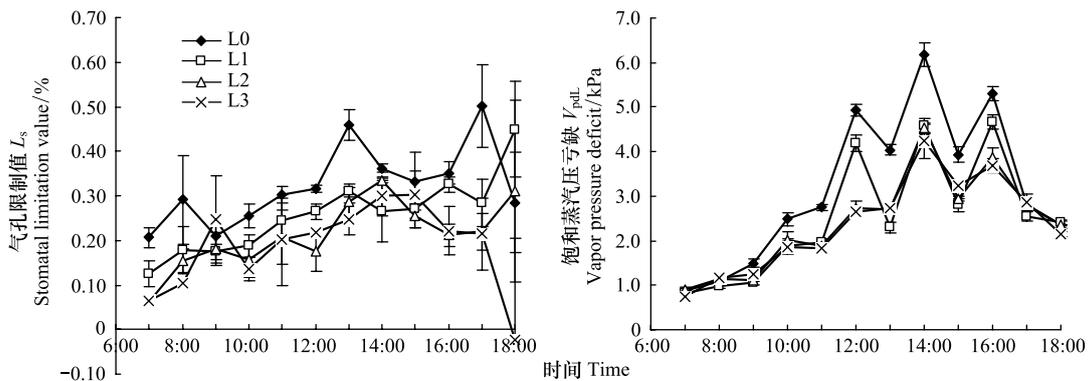


图 3 不同遮光条件下香果树幼苗气孔限制值 ( $L_s$ ) 与饱和蒸汽压亏缺 ( $V_{pdl}$ ) 的日变化

Fig.3 Diurnal variation of stomata limitation value ( $L_s$ ) and saturated vapor pressure deficiency ( $V_{pdl}$ ) of *E. henryi* seedlings under different shading treatments

2.2.6 遮光对蒸汽压亏缺 ( $V_{pdl}$ ) 的影响

图 3 可见, 不同光环境下幼苗的蒸汽压亏缺 ( $V_{pdl}$ ) 的日变化呈现先升后降的弧形变化, 即下午 14:00 时之前, 各处理  $V_{pdl}$  基本上都是上升的, 14:00 时后, 各处理  $V_{pdl}$  基本上都是下降的, 但有明显的波动。方差分析表明, 不同处理间日均  $V_{pdl}$  有显著差异 ( $P < 0.05$ ) (表 1)。全光下气温快速升高,  $T_r$  迅速增大, 致使叶片内  $V_{pdl}$  急剧上升, 使得全光下  $V_{pdl}$  高于遮光下的  $V_{pdl}$ 。遮光降低了林内光强, 缓和了水分蒸腾, 降低了  $V_{pdl}$ 。

表 1 不同遮光条件下香果树幼苗光合作用参数的日均值

Table 1 Daily mean value of photosynthesis parameters of *E. henryi* seedlings under different shading treatments

处理 Treatments	净光合作用速率 Net photosynthesis rate $P_n$ / ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	气孔导度 Stomatal conductance $G_s$ / ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	胞间 $CO_2$ 浓度 Intercellular $CO_2$ concentration $C_i$ / ( $\mu\text{mol/mol}$ )	蒸腾速率 Transpiration rate $T_r$ / ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	蒸汽压亏缺 Vapor pressure deficit $V_{pdl}$ / kPa	气孔限制值 Stomatal limitation value $L_s$ /%
L0	5.16±0.10a	0.09±0.01ab	267.75±4.51b	2.26±0.12a	3.18±0.05a	0.33±0.01a
L1	5.28±0.32a	0.11±0.01a	286.11±9.72b	2.34±0.15a	2.53±0.07b	0.25±0.01b
L2	2.79±0.32b	0.07±0.01b	265.34±7.02b	1.41±0.21b	1.94±0.03c	0.17±0.01c
L3	1.86±0.15c	0.05±0.01c	347.34±15.33a	1.20±0.16b	2.36±0.08b	0.16±0.03c

不同小写字母表示两种处理间差异达显著水平 ( $P < 0.05$ )

2.3 遮光对香果树幼苗光响应参数的影响

不同光环境下香果树幼苗的光合-光响应 ( $P_n$ -PAR) 曲线见图 4。可见, 当光合有效辐射 (PAR)  $\leq$

200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  时,各处理  $P_n$  均随 PAR 的增加而迅速增加;当  $\text{PAR} > 200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  时,  $P_n$  随 PAR 的增加变幅逐渐减缓;当  $\text{PAR} > 400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  后,  $P_n$  趋于稳定,呈现光饱和。所以,不同处理香果树幼苗的  $P_n$ -PAR 曲线的趋势一致,但变动幅度显著不同。 $P_n$ -PAR 曲线的拟合参数见表 2。

从表 2 可以看出,不同光环境下香果树幼苗的  $P_{\text{max}}$ 、LCP、LSP、 $R_d$  和 AQY 均存在显著差异 ( $P < 0.05$ )。遮光处理显著降低了幼苗的 LCP 和 LSP, L1、L2、L3 处理下 LCP 分别为全光下 LCP 的 0.94、0.78、0.12 倍;而 L1、L2、L3 处理的 LSP 分别为全光下的 0.92、0.90、0.62 倍,说明遮光使得幼苗能充分利用弱光,维持自身光合作用的需要。从  $P_{\text{max}}$  的变化来看, L1 处理的  $P_{\text{max}}$  显著大于 L0、L2、L3 ( $P < 0.05$ )。另外,与全光照 (L0) 相比, L1 提高了  $R_d$  ( $3.56 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), 但 L2 和 L3 则降低了  $R_d$  (分别为  $0.91$ 、 $0.67 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), 不同处理间差异显著 ( $P < 0.05$ )。AQY 的变化与  $R_d$  相似, L1 处理下 AQY 最大 ( $0.09 \mu\text{mol}/\mu\text{mol}$ ), 其次为 L0, 而 L2 处理下的 AQY 最低 ( $0.03 \mu\text{mol}/\mu\text{mol}$ )。以上分析表明, 香果树幼苗的光合作用效率在轻度遮光 (L1) 下得到一定促进, 但在中度 (L2) 和重度遮光 (L3) 条件下受到明显抑制。

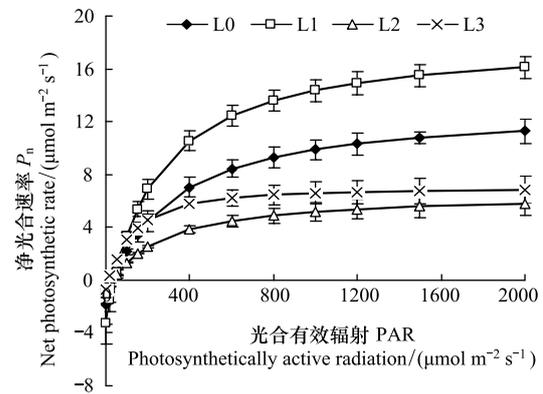


图 4 不同遮光条件下香果树幼苗  $P_n$ -PAR 光响应曲线

Fig.4 Photosynthesis-light response curve of *E. henryi* seedlings under different shading treatments

表 2 不同遮光条件下香果树幼苗  $P_n$ -PAR 光响应曲线的特征参数

Table 2 Characteristic parameters of  $P_n$ -PAR response curves of *E. henryi* seedlings under different shading treatments

处理 Treatments	光补偿 Light compensation point LCP/ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	光饱和点 Light saturation point LSP/ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	最大净光合速率 Maximum net photosynthetic rate $P_{\text{max}}/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	暗呼吸速率 Dark respiration rate $R_d/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	表观量子效率 Apparent quantum efficiency AQY/( $\mu\text{mol}/\mu\text{mol}$ )	决定系数 $R^2$ Coefficient of determination
L0	48.56±8.90a	514.69±15.59a	14.67±2.57b	1.87±0.08b	0.05±0.01b	0.98±0.01
L1	45.86±10.38a	477.83±49.60b	21.94±1.66a	3.56±1.57a	0.09±0.03a	0.98±0.01
L2	38.13±6.78b	465.57±63.18b	7.44±1.43c	0.91±0.23c	0.03±0.01c	0.94±0.01
L3	6.18±1.06c	322.72±86.25c	8.08±1.33c	0.67±0.09c	0.05±0.01b	0.94±0.02

## 2.4 遮光对香果树叶片解剖结构的影响

### 2.4.1 遮光对香果树叶片气孔特征参数的影响

表皮切片观察发现,香果树上表皮未发现气孔分布,而下表皮气孔分布明显(图 5),统计其微观参数见表 3。结果显示,遮光对叶片气孔密度(SD)、气孔器长度(SL)、气孔器宽度(SW)、单个气孔器面积( $A_s$ )、单个气孔器面积百分比( $A_i$ )均有显著影响。从 SD 的变化来看,全光下 SD 最大 ( $53.57 \text{ 个} \cdot \text{mm}^{-2}$ ), 并显著高于遮光处理 ( $P < 0.05$ ), 但 L2 与 L3 处理间无显著差异; SL、SW 与  $A_s$  三者的变化趋势一致, 即遮光下的测定值显著低于对照 ( $P < 0.05$ ), 而以 L1 处理的指标值最大, L1 与 L3 处理均存在显著差异 ( $P < 0.05$ ), 但 L1 与 L2, 以及 L2 与 L3 之间差异不显著。 $A_i$  也是以全光下的指标最高 (9.53%), 并显著高于遮光下的测定值 ( $P < 0.05$ ), 说明遮光引起了香果树叶片气孔器的分布、密度与单个气孔器面积的适应性变化。

### 2.4.2 遮光对香果树叶片显微结构的影响

香果树为典型的两面叶植物,叶片有明显的上表面和下表面之分(图 6)。上下表面均分布有表皮细胞(EP),上表皮下分布有栅栏组织(PT)和海绵组织(ST),ST 中分布有维管束。由图 6 可见,遮光改变了香果树叶片的组织结构及比例。全光下,香果树叶片较厚,上表皮细胞厚度(UET)小,PT 分布紧密且厚度大;遮光处理后,UET 略有增加,细胞变的松散,下表皮细胞厚度(LET)和叶片厚度(LT)均明显变小,PT 高度降低,ST 欠发达,PT/ST 相应增加(表 4)。

表 3 不同遮光条件下香果树叶片的气孔特征

Table 3 Stomatal characteristics of *E. henryi* leaves under different shading treatments

处理 Treatments	气孔密度 Stomata density SD/(个/mm <sup>2</sup> )	气孔器长度 Stomata length SL/ $\mu\text{m}$	气孔器宽度 Stomata width SW/ $\mu\text{m}$	单个气孔器面积 Single stomata area $A_s/\mu\text{m}^2$	气孔器面积百分比 Percent of stomata area $A_t/\%$
L0	53.57 $\pm$ 3.12a	59.34 $\pm$ 8.40a	38.86 $\pm$ 5.91a	1819.64 $\pm$ 425.35a	9.53 $\pm$ 2.13a
L1	36.84 $\pm$ 3.74c	53.14 $\pm$ 4.10b	34.26 $\pm$ 3.21b	1430.20 $\pm$ 179.14b	5.26 $\pm$ 0.63c
L2	48.70 $\pm$ 5.21b	51.83 $\pm$ 4.77bc	33.58 $\pm$ 2.75bc	1369.62 $\pm$ 198.52bc	6.85 $\pm$ 1.00b
L3	45.21 $\pm$ 11.48b	49.57 $\pm$ 4.28c	31.97 $\pm$ 4.62c	1243.82 $\pm$ 174.61c	5.62 $\pm$ 1.47c

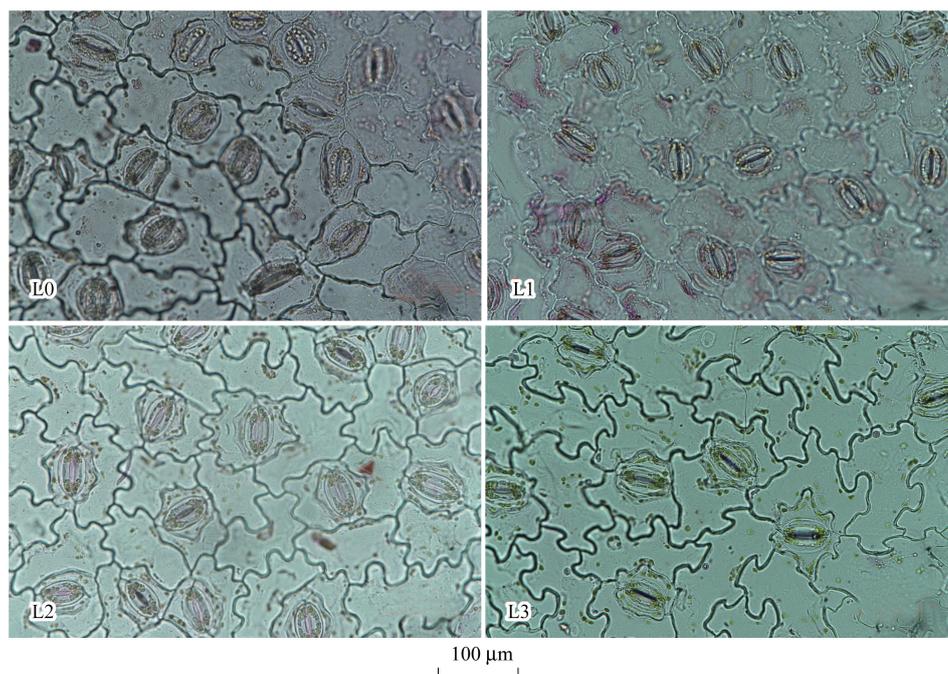


图 5 不同遮光条件下香果树幼苗叶表面气孔分布

Fig.5 Stomatal distribution on leaves of *E. henryi* seedlings under different shading treatments

表 4 不同遮光条件下香果树叶片横切面结构特征参数

Table 4 The cross section structure parameters of *E. henryi* leaves under different shading treatments

处理 Treatments	L0	L1	L2	L3
叶片厚度 Leaf thickness (LT)/ $\mu\text{m}$	359.93 $\pm$ 17.73a	295.35 $\pm$ 37.00b	252.10 $\pm$ 18.67c	256.02 $\pm$ 19.94c
上表皮厚度 Upper epidermal thickness (UET)/ $\mu\text{m}$	38.29 $\pm$ 3.60b	41.79 $\pm$ 7.28a	47.03 $\pm$ 3.86a	39.37 $\pm$ 7.40a
下表皮厚度 Lower epidermal thickness (LET)/ $\mu\text{m}$	28.63 $\pm$ 3.43a	14.81 $\pm$ 3.87b	16.39 $\pm$ 4.86b	16.08 $\pm$ 5.11b
栅栏组织厚度 Thickness of palisade tissue (PT)/ $\mu\text{m}$	65.37 $\pm$ 9.82a	74.48 $\pm$ 7.57a	55.77 $\pm$ 3.94b	52.98 $\pm$ 5.34b
栅栏细胞密度 Palisade cell density (PD)/(个/1000 $\mu\text{m}$ )	46.38 $\pm$ 5.62a	34.63 $\pm$ 2.26b	34.52 $\pm$ 2.81b	32.37 $\pm$ 3.13b
海绵组织厚度 Thickness of sponge tissue (ST)/ $\mu\text{m}$	227.62 $\pm$ 21.31a	164.25 $\pm$ 29.87b	132.90 $\pm$ 17.37c	147.58 $\pm$ 19.22c
栅栏组织和海绵组织厚度比 PT/ST	0.29 $\pm$ 0.06b	0.46 $\pm$ 0.07a	0.42 $\pm$ 0.04a	0.36 $\pm$ 0.08a
单列导管数目 Number of vessel per row (VN)/个	5.50 $\pm$ 0.86c	8.25 $\pm$ 0.50a	6.75 $\pm$ 0.95b	6.25 $\pm$ 0.50b
导管直径 Vessel diameter (VD)/ $\mu\text{m}$	40.34 $\pm$ 1.62ab	38.88 $\pm$ 3.73b	43.56 $\pm$ 3.11a	43.49 $\pm$ 1.03a

从叶脉结构来看,遮光后香果树叶脉髓心空腔变小(图 6),木质部(XY)宽度加大,单列导管数目(VN)增多,导管直径(VD)增粗增大,不同处理间的参数值均存在显著差异( $P<0.05$ )。多重比较表明,遮光下的指标值显著高于对照( $P<0.05$ ),而且 L2 和 L3 的 VN 显著小于 L1( $P<0.05$ ),但 VD 则明显大于 L1( $P<0.05$ ),说明遮光促进了香果树叶脉中 XY 的发育,尤其是重度遮光(L2、L3)下叶片中 XY 显著增粗增强,提高了叶片的水

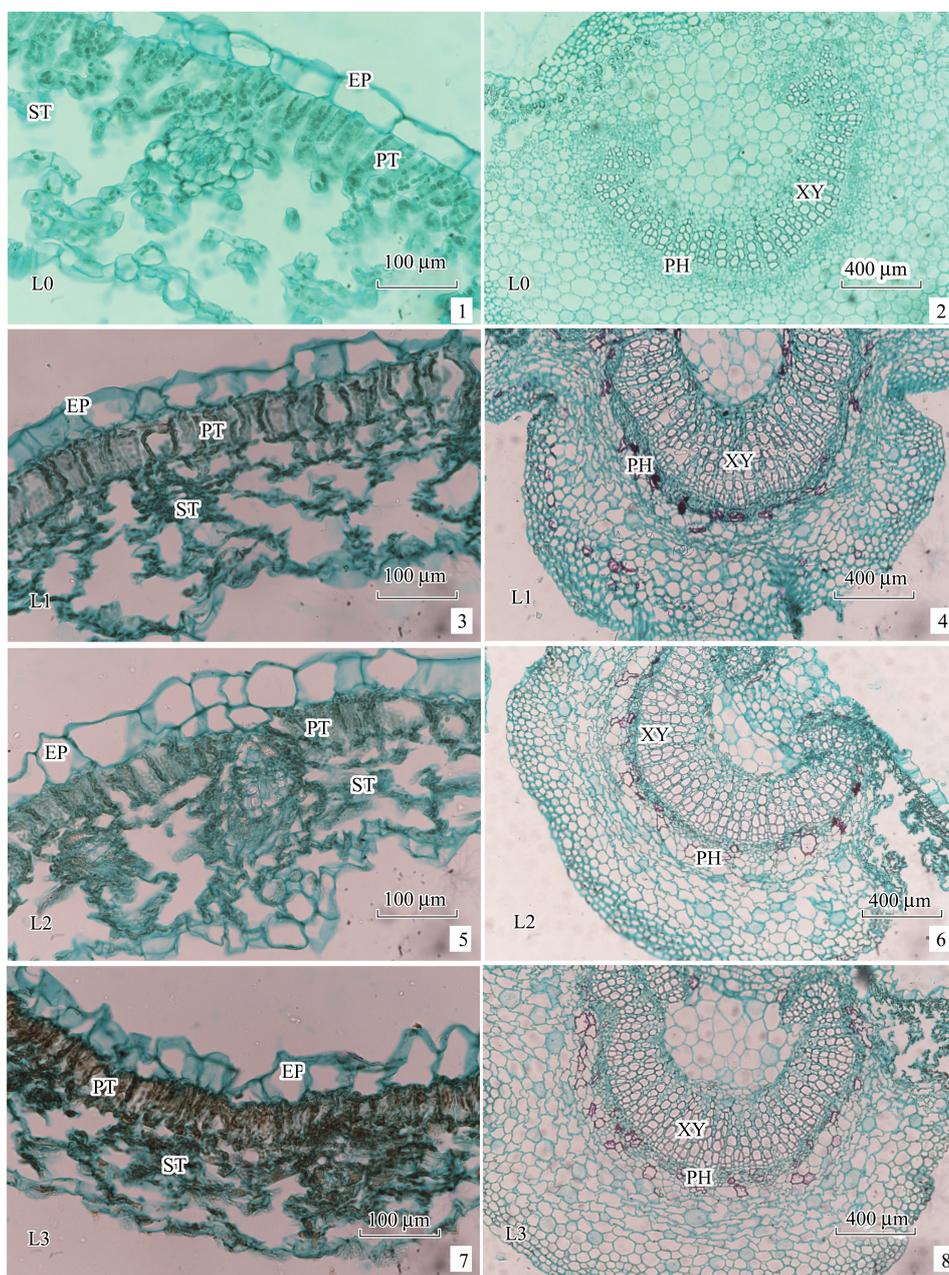


图 6 不同遮光条件下香果树叶片横切面结构

Fig.6 The cross section structure of *E. henryi* leaves under different shading treatments

1,3,5,7:不同处理叶片横切面 The cross section of leaves under different shading treatments( $\times 40$ ); 2,4,6,8:不同处理叶片主脉横切面 The cross section of main vein of leaves under different shading treatments( $\times 10$ ). EP 表皮细胞 Epidermal cell; PT 栅栏组织 Palisade tissue; ST 海绵组织 Spongy tissue; XY 木质部 Xylem; PH 韧皮部 Phloem

分传导能力(表 4)。

### 3 结论与讨论

不同光环境下香果树幼苗的光合响应特征明显不同。全光照下,香果树幼苗的光补偿点(LCP)为  $48.56 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,光饱和点(LSP)为  $514.69 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。而外界的光合有效辐射长时间高于全光下的 LSP,但是香果树幼苗仍能够维持较高的  $P_n$ 。过剩的强光并未对幼苗的组织器官造成明显灼伤,也未呈现明显的光抑制,说明香果树对强光具有一定的忍耐性和喜光性。一般说,表观量子效率(AQY)反映植物对弱光的利用能

力<sup>[28]</sup>,而 LCP 和 LSP 则反映了植物对光照条件的需求<sup>[29]</sup>。一层遮光(L1)下幼苗表现出最高的  $P_{\max}$ 、 $R_d$ 、AQY 和相对较低的 LSP 和 LCP,日均  $P_n$  最大,这意味着香果树幼苗的光合作用对外界光强的变化有较强的可塑性,能较好地适应轻度遮光条件下的低量子通量密度,进行最大限度的光合作用,从而有利于自身营养物质的积累,以满足低光环境下植株的正常生长。同时,遮光又可以降低地温,并有利于维持地表大气湿度和  $\text{CO}_2$  浓度,从这一点来说,特别是处于天气酷热的夏季,适度遮光对香果树幼龄期的生长和田间管理是十分有利的。而二层遮光(L2)和三层遮光(L3)下,幼苗的 LSP 和 LCP 显著下降,尽管植物自身能够充分利用弱光进行光合作用,但由于弱光下  $P_{\max}$ 、 $R_d$ 、AQY 明显降低, $P_n$  日均值显著下降,说明过低的光强已经成为幼苗光合作用的主要限制因子,形成弱光胁迫,不利于幼苗的营养积累和健康生长。

植物光合作用受到的限制主要是由气孔或者叶肉细胞变化引起,而导致植物  $P_n$  下降的原因主要有气孔限制和非气孔限制两类<sup>[30]</sup>。本试验中,全光和一层遮光(L1)下  $P_n$  和  $T_l$  的日变化呈现明显的双峰曲线,说明香果树幼苗光合作用存在“午休”现象,这与青榨槭(*Acer davidii*)<sup>[31]</sup>、无患子(*Sapindus mukorossi*)<sup>[32]</sup>、金莲花(*Trollius chinensis*)<sup>[33]</sup>等植物的研究结果一致。而此刻叶片  $P_n$  明显下降,同时也伴随着  $T_l$  的下降,说明此时的  $P_n$  下降可能与气孔限制有关。已有文献表明,胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ )和气孔限制值( $L_s$ )的变化往往是判断气孔限制或非气孔限制的主要依据<sup>[34]</sup>。其中  $C_i$  是关键指标,若  $C_i$  降低和  $L_s$  增大,则以气孔限制为主,若  $C_i$  增大和  $L_s$  减小,则以非气孔限制为主<sup>[35]</sup>;高光强、高温、干旱胁迫等不利环境条件下,植物本身气孔关闭一般是引发“午休”的主要原因<sup>[36]</sup>。本试验中,不同光环境下香果树叶片的  $C_i$  和  $L_s$  日动态有显著不同。全光(L0)下幼苗的  $P_n$  在 12:00 时明显下降,同时伴随着  $C_i$  持续下降和  $L_s$  的缓慢上升。因此,依据气孔限制理论可以断定,强光伴随着高温带来的气孔限制可能是导致全光(L0)和一层遮光(L1)条件下香果树幼苗“午休”的主要因素。

气孔是植物与外界环境进行  $\text{H}_2\text{O}$  和  $\text{CO}_2$  等气体交换的重要通道,其分布密度、面积大小直接决定着植物蒸腾和光合作用效率<sup>[37-38]</sup>。遮光条件下,植物长期处于弱光环境中导致植物叶表面的气孔特征发生了适应性变化,一般表现为气孔密度减小、气孔开张度显著降低<sup>[25]</sup>。本研究表明,全光下香果树气孔密度(SD)较大,并显著高于遮光条件下的 SD( $P < 0.05$ ),气孔器长度(SL)、宽度(SW)、单个气孔器面积( $A_s$ )与气孔器面积百分比( $A_l$ )也呈现类似的变化,这与油用牡丹(*Paeonia ostii*)<sup>[25]</sup>、薯蕷(*Dioscorea opposita*)和木薯(*Manihot esculenta*)<sup>[39]</sup>、生姜(*Zingiber officinale*)<sup>[40]</sup>等植物的研究结果基本一致,说明遮光引起了香果树叶片气孔器的适应性变化,相应影响幼苗细胞内外的水分和气体传递。但从气孔器的形态来看,香果树叶片的 SL、SW 及  $A_s$  要明显高于油用牡丹和其他草本植物,这可能是由于香果树为阔叶乔木植物,光合作用效率较高,蒸腾速率比灌木及草本植物更强。

光是影响植物生长的最重要生态因子之一,植物长期适应不同光照条件,导致其形态和生理发生相应的改变,以最大程度地维持光合能力,适应不同的光环境。因此,叶片结构的可塑性已成为衡量植物应对光胁迫的重要指标<sup>[41]</sup>。叶肉是叶片进行光合作用的主要部位,栅栏组织(PT)与海绵组织(ST)厚度、细胞层数及栅栏细胞的形态变化必然影响到叶片的光合效率。因此,分析遮光条件下植物叶片组织结构的变化可以为光合作用特征的改变提供解释。一般来说,叶片厚度增加、表皮结构发达和栅栏组织发达是适应强光和旱生叶片的典型特征,而叶片变薄、表皮结构发达、海绵组织疏松通气则是叶片适应弱光和水供给充足环境的一种适应特性<sup>[42]</sup>。从本试验结果来看,随着光照强度的减弱,香果树叶片明显变薄,上表皮细胞厚度(UET)增加,下表皮细胞厚度(LET)减少,PT 高度降低,排列变得疏松,这被认为是趋于阴生叶的主要特征,并与王荣<sup>[3]</sup>、杨文权等<sup>[43]</sup>的研究结果基本一致,说明香果树幼苗从内部结构上对弱光环境出现了适应性调节。目前,遮光对维管束导管结构的影响国内文献报道较少。遮光条件下香果树的维管束髓心空腔变小,木质部导管数目(VN)增多,导管直径(VD)同时增大,叶片水分传导运输能力相应增强,说明遮光促进了幼苗木质部的发育,这可能是香果树叶脉维管束对外界光环境改变所作出的反应机制,从而增强其对逆性胁迫的抗性,维持其正常的生理功能。

叶片是植物对外环境变化较为敏感且可塑性较大的器官,其形态结构和生理变化反映了环境因子对植物

的影响和植物对环境的适应<sup>[44]</sup>。一般认为,全光下有利于 PT 的发育,遮光则有利于 PT 向 ST 细胞的转化,但本研究遮光处理下香果树叶片 PT 明显变薄,但同时伴随着 ST 的发育不强,PT/ST 有所增加,这与诸多研究结果不一致,说明不同植物在逆境中所作出的生理反应具有复杂性和可变性,这也许是香果树遭受外界环境因素的综合影响的结果,其机制有待于进一步研究探讨。

综合来看,香果树自身具有较好的生理调节机制来应对外界不利的光环境,苗期具有一定的喜光性,同时对适度遮光又具有一定的适应性。但是,严重遮荫会制约幼苗的健康成长和发育,因此在人工育苗生产中,为了满足香果树幼苗生长发育的需求,建议有效辐射强度保持在自然光强的 60% 以上。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] 张聪颖,方炎明,姬红利,马涛. 遮荫处理对红叶石楠和洒金桃叶珊瑚光合特性的影响. 应用生态学报, 2011, 22(7): 1743-1749.
- [ 2 ] 王雁,苏雪痕,彭镇华. 植物耐荫性研究进展. 林业科学研究, 2002, 15(3): 349-353.
- [ 3 ] 王荣,郭志华. 不同光环境下枫香幼苗的叶片解剖结构. 生态学杂志, 2007, 26(11): 1719-1724.
- [ 4 ] 王莲,左娟,王戈,唐源盛,张海坦,秦银林. 灯台树幼苗对不同光环境的光合生理响应. 西南大学学报:自然科学版, 2010, 32(10): 82-87.
- [ 5 ] 王小菲,高文强,刘建锋,倪妍妍,屈璐,赵秀莲,杨文娟,邓云鹏,江泽平. 不同生境对栓皮栎幼苗光合生理特性的影响. 生态学报, 2016, 36(24): 8062-8070.
- [ 6 ] 刘泽彬,程瑞梅,肖文发,郭泉水,王娜. 遮对中华蚊母树苗期生长及光合特性的影响. 林业科学, 2015, 51(2): 129-.
- [ 7 ] 于永福. 中国野生植物保护工作的里程碑——国家重点保护野生植物名录(第一批)出台. 植物杂志, 1999, (5): 3-.
- [ 8 ] 傅立国,陈潭清,郎楷永,洪涛,林祁,李勇. 中国高等植物(第十卷). 青岛:青岛出版社, 2004: 557.
- [ 9 ] 王坚强,张光富,朱俊洪,汤秀珍,滕健康,李莉,冯菊芳. 濒危植物香果树在江苏的分布及其调查初报. 江苏林业科技, 2016, 43(1): 25-28.
- [ 10 ] 陈子林,康华靖,刘鹏,韦福民. 大盘山自然保护区香果树群落结构特征. 云南植物研究, 2007, 29(4): 461-466.
- [ 11 ] 康华靖,陈子林,刘鹏,郝朝运,韦福民. 大盘山自然保护区香果树种群结构与分布格局. 生态学报, 2007, 27(1): 389-396.
- [ 12 ] 杨开军,张小平,张中信,龚玉霞. 安徽天堂寨保护植物香果树群落现状分析. 植物资源与环境学报, 2007, 16(1): 79-80.
- [ 13 ] 郭连金,李梅. 濒危植物香果树武夷山种群分布格局的分形分析. 西北植物学报, 2009, 29(5): 867-873.
- [ 14 ] 李利平,李争艳,王玉兵,梁宏伟,陈发菊. 香果树花及胚胎发育的细胞学研究. 植物研究, 2012, 32(6): 646-650.
- [ 15 ] 熊丹,陈发菊,梁宏伟,王玉兵,李晓玲. 香果树体细胞胚胎发生过程中 4 种同工酶的研究. 西北植物学报, 2008, 28(10): 2011-2016.
- [ 16 ] 薛莘莘,郭连金,肖志鹏,吴艳萍. 不同种群香果树开花物候及繁殖器官数量特征. 南开大学学报:自然科学版, 2016, 49(3): 88-97.
- [ 17 ] 甘聃,陈发菊,梁宏伟,熊丹,何正权,徐伟. 珍稀濒危植物香果树种子萌发特性研究. 种子, 2006, 25(5): 27-30.
- [ 18 ] 郭连金,杜佳朋,吴艳萍,肖志鹏,廖婷,邵秀娟. 香果树实生苗的光合特性及其与环境因子的关系. 应用生态学报, 2017, 28(5): 1473-1481.
- [ 19 ] 张旺锋,樊大勇,谢宗强,蒋晓晖. 濒危植物银杉幼树对生长光强的季节性光合响应. 生物多样性, 2005, 13(5): 387-397.
- [ 20 ] 刘宇锋,萧浪涛,童建华,李晓波. 非直线双曲线模型在光合光响应曲线数据分析中的应用. 中国农学通报, 2005, 21(8): 76-79.
- [ 21 ] Farquhar G D, Caemmerer S, Berry J A. Abiochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. Planta, 1980, 149: 78-90.
- [ 22 ] 刘建锋,杨文娟,江泽平,郭泉水,金江群,薛亮. 遮荫对濒危植物崖柏光合作用和叶绿素荧光参数的影响. 生态学报, 2011, 31(20): 5999-6004.
- [ 23 ] Richardson A, Berlyn G P. Changes in foliar spectral reflectance and chlorophyll fluorescence of four temperate species following branch cutting. Tree Physiology 2002, 22(7): 499-506.
- [ 24 ] 李正理. 植物制片技术(第二版). 北京:科学出版社, 1987:170.
- [ 25 ] 蔡艳飞,李世峰,王继华,熊灿坤,宋杰,李树发. 遮光对油用牡丹植株生长和光合特性的影响. 西北植物学报, 2016, 36(8): 1623-1631.
- [ 26 ] 高冠龙,张小由,常宗强,鱼腾飞,赵虹. 植物气孔导度的环境响应模拟及其尺度扩展. 生态学报, 2016, 36(6): 1491-1500.
- [ 27 ] 王玉辉,周广胜. 松嫩草地羊草叶片光合作用生理生态特征分析. 应用生态学报, 2001, 12(1): 75-79.
- [ 28 ] 张勇,程怡,王清明,张云婷,汤浩茹. 遮荫对月季光合特性及生长发育的影响. 西北植物学报, 2014, 34(1): 162-168.
- [ 29 ] 解小娟,杨晓红,陈晓阳. 遮荫对转 *BADH* 基因的美丽胡枝子叶片形态和光合特性的影响. 林业科学, 2013, 49(3): 33-42.
- [ 30 ] 姚庆群,谢贵水. 干旱胁迫下光合作用的气孔与非气孔限制. 热带农业科学, 2005, 25(4): 80-85.
- [ 31 ] 缴丽莉,路丙社,周如久,白志英,梁海永,甄红伟. 遮光对青榨槭光合速率及叶绿素荧光参数的影响. 园艺学报, 2007, 34(1):

173-178.

- [32] 刁松锋, 邵文豪, 董汝湘, 孙洪刚, 姜景民. 无患子光合生理日变化及其与生理生态因子的关系. 西北植物学报, 2014, 34(4): 828-834.
- [33] 吕晋慧, 王玄, 冯雁梦, 李艳锋, 赵红霞, 王媛. 遮荫对金莲花光合特性和叶片解剖特征的影响. 生态学报, 2012, 32(19): 6033-6043.
- [34] 夏江宝, 张光灿, 刘京涛, 刘霞, 孙景宽. 遮光处理对山杏幼苗光合特性的影响. 西北植物学报, 2010, 30(11): 2279-2288.
- [35] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33: 317-345.
- [36] Salvucci M E, Crafts-Brandner S J. Inhibition of photosynthesis by heat stress: the activation state of rubisco as a limiting factor in photosynthesis. Physiologia Plantarum, 2004, 120(2): 179-186.
- [37] 郑玉龙, 姜春玲, 冯玉龙. 植物的气孔发生. 植物生理学通讯, 2005, 41(6): 847-850.
- [38] Hetherington A M, Woodward F I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. Nature, 2003, 424: 901-908.
- [39] Onwueme I C, Johnston M. Influence of shade on stomatal density, leaf size and other leaf characteristics in the major tropical root crops, Tannia, sweet potato, yam, cassava and taro. Experimental Agriculture, 2000, 36(4): 509-516.
- [40] 徐坤, 邹琦, 赵燕. 土壤水分胁迫与遮荫对生姜生长特性的影响. 应用生态学报, 2003, 14(10): 1645-1648.
- [41] Valladares F, Wright S J, Lasso E, Kitajima K, Pearcy R W. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. Ecology, 2000, 81: 1925-1936.
- [42] James S A, Bell D T. Influence of light availability on structure and growth of two *Euclyptus* ssp. *globulus* provenances. Tree Physiology, 2000, 20(15): 1007-1018.
- [43] 杨文权, 褚继鹏, 寇建村. 遮荫对白三叶叶片解剖结构和光合特性的影响. 草地科学, 2015, 23(3): 653-657.
- [44] 向芬, 周强, 田向荣, 陈功锡, 肖艳. 不同生境吉首蒲儿根叶片形态和叶绿素荧光特征的比较. 生态学报, 2014, 34(2): 337-344.