

遮阴对濒危植物风吹楠幼苗叶形态和光合参数的影响

李小琴¹, 张凤良¹, 杨湑¹, 者国雄^{1,2}, 毛常丽¹, 吴裕^{1,*}

¹云南省热带作物科学研究所, 云南景洪666100

²西南林业大学林学院, 昆明650224

摘要: 探讨风吹楠(*Horsfieldia glabra*)在不同遮阴条件下的适应能力, 为风吹楠野生资源保护和利用提供理论依据。选取生长在3个不同自然遮阴环境——无遮阴(正常光照)、中午前遮阴和下午15:00点前遮阴的风吹楠同一家系一年生实生苗作为试验材料, 测定苗木的生长量、生物量分配、叶片形态及光合生理参数等23个指标。结果表明: (1) 3种处理下风吹楠幼苗生长、生物量分配及光合生理参数等各指标差异均达到显著或极显著水平; 12个叶片性状除长/宽、形状因子及脉左宽/叶宽等3个指标差异不显著外, 其余均达到显著或极显著水平。(2) 遮阴处理下苗木生长矮小, 其叶片、侧枝和主干各部分的生物量比正常光照减小了几倍到几十倍, 说明遮阴影响了风吹楠干物质积累, 影响苗木的正常生长。但3种处理地上各部分生物量分配规律基本相同, 表现为叶片>主干>侧枝; 随着光照时长的缩短, 植株地上部分生物量主要分配在叶片上。(3) 遮阴处理使风吹楠苗木叶片变小变薄, 叶脉更紧密, 叶片数成倍减少, 组织含水量变大。(4) 遮阴处理风吹楠叶片叶绿素含量显著高于正常光照, 且主要表现在叶绿素 a 显著增多; 遮阴处理使风吹楠的最大净光合速率($P_{\max}$)、表观量子效率(AQY)、光饱和点(LSP)、净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)和瞬时水分利用效率(WUE_i)均显著降低; 胞间CO₂浓度(C_i)高于正常光照; 光补偿点(LCP)和暗呼吸速率(R_d)也相应地发生改变, 但变化规律不一致。从光合日变化结果来看, 强光照高温下风吹楠并未发生明显光抑制现象, 也未出现“午休现象”。总之, 遮阴对风吹楠幼苗生长、叶片形态、光合生理等影响较大, 光照充足的环境才适合其正常生长, 而遮阴程度较大时风吹楠苗木生长严重受阻。

关键词: 风吹楠; 遮阴处理; 生长; 叶片形态; 光合生理; 适应性

光是影响植物生长发育的重要环境因子之一, 对植物的生长发育、生理生化反应、形态结构建成等方面有重要影响, 在环境发生变化时, 植物能够通过改变生长策略来适应变化。同时, 植物对于不同光环境的适应能力又取决于植物对光响应的幅度和方向(Portsmouth和Niinemets 2007; 张东来等2017)。光合作用是植物生长和产量形成的重要前提, 生物量能反映植物的生长状况, 光照过弱或光照时长过短都会导致供光合作用的能量不足, 不利于生物量积累(胡艳等2013)。一般而言, 喜阳植物适宜于强光下生长, 而喜阴植物适宜于弱光下生长。遮阴和短时光照处理可以引起光质的改变, 削弱光合有效辐射强度(Sofa等2009; 薛伟等2011), 且遮阴对于喜阳植物的生长发育、碳氮代谢、光合生理、产量和品质均有不良影响(王振华等2007; 姜武等2007; 崔海岩等2013), 特别是幼苗期的植物, 对环境胁迫和竞争的影响表现更为敏感(陈婕等2008)。但不同的植物种类或同一植物

不同基因型对光环境的适应能力存在很大差异, 科研工作者常常通过遮阴或不同自然光环境来观察植物对光胁迫的反应, 进而评价植物的耐阴性, 筛选耐阴基因型。

风吹楠(*Horsfieldia glabra*)属肉豆蔻科(Myristicaceae)常绿乔木树种, 生长于海拔300~1 200 m的平坝疏林或山坡、山脊上, 原产于云南(南部、东南部、西南部至西部)、海南、广西西南部等局部地域。风吹楠种子含油量高, 脂肪酸成分主要为肉豆蔻酸和月桂酸, 是机械润滑油增黏降凝双效添加剂。课题组经过多年的资源调查, 发现风吹楠所处生境已受严重破坏, 种群数量锐减, 加之分布局限, 野生资源量越来越稀少, 现已处于濒临灭绝状态, 被列入国家II级濒危保护植物(文彬和宋松泉2005)。而导致风吹楠处于濒危的原因复杂多

收稿 2018-09-17 修定 2018-12-13

资助 国家自然科学基金(31560214)。

* 通讯作者(hhyw20030105@126.com)。

样, 目前, 有关风吹楠的研究集中在资源调查、播种繁殖、表型多样性、生物学特性、引种栽培及化学成分等方面(胡永华等2017; 薛宝金和方真2012; 许玉兰等2012; 马琴等2014), 而对于风吹楠的适应性研究并未见报道。

在进行风吹楠资源收集保存及引种栽培时, 必须充分考虑原产地与种植地的生态差异, 了解适合风吹楠生长的生态环境及其自身的可塑性, 才能保证种植成功。课题组于2016年4月对风吹楠野外资源进行了调查, 并收集种子播种进行了资源保存。由于保存地部分区域光照时长差异较大, 后调查发现播种于遮阴短时低光照环境下的苗木生长缓慢, 而播种于正常光照区域的苗木生长良好, 且关于风吹楠在不同光环境下苗木的生长、形态及生理生化差异未见相关报道。为此, 本研究根据遮阴程度的不同对苗木进行分组, 比较分析不同自然光照环境对苗木生长、生物量分配、叶片性状及光合生理特性等方面的影响, 试图为风吹楠适应性评价、苗木繁殖、造林、物种濒危原因、种质资源保护和利用等提供一些理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料及设计

研究地位于云南省热带作物科学研究所(21°59'~22°01'N 100°40'~100°50'E), 海拔约550 m, 年平均气温18.6~21.9°C, 最冷月份平均气温15.6°C, 最热月份平均气温25.2°C, 年平均降雨量约1 200 mm, 土壤为酸性红土, pH值4.5~5.5, 适合风吹楠正常生长。

播种材料于2016年4月采自云南省西双版纳州风吹楠野生分布区的一株母树。野外采收风吹楠成熟种子带回后, 按株行距60 cm×80 cm直接播种于云南省热带作物科学研究所苗圃地内, 常规育苗管理, 苗木生长良好。根据自然遮阴时长的不同分成3个处理: 处理1为正常光照, 无遮阴; 处理2为中午前遮阴, 即中午12:00后才有自然光照; 处理3为下午才见光照, 即到15:00后可见一些自然光照。

于2017年8月对各处理植株苗木的生长情况、

生物量、叶片性状、叶绿素含量及光合生理特性等进行测定。

1.2 测定方法

1.2.1 生长和叶片性状测定

2017年8月14~18日, 3个光环境下分别选取50株风吹楠植株, 用塔尺测量株高(X_1), 用游标卡尺测量离地20 cm处地径(X_2)。每个处理分别选择5株苗木测定叶片性状, 每株苗木采集一级侧枝中部长势均匀的叶片10片, 每个处理共计50片, 测定指标及标准见表1。叶片性状分别采用直尺(精确到0.1 cm)、量角仪(精确到0.1°)、游标卡尺(精确到0.01 mm)及YMJ-D叶面积测量仪(精确到0.01 cm²)测量, 叶片鲜重及干重用万分之一天平称量, 用烘箱烘干至恒重。

1.2.2 光合日变化测定

2017年8月21~25日, 选择晴朗无风天气, 用LCpro-SD便携式光合测定仪(ADC Bioscientific Ltd., 英国)测定风吹楠幼苗的光合日变化。选择一级侧枝上由基部向上的第5~7片叶进行编号, 每个处理测定3株, 每株测定3片。测定时间分别为8:00、9:30、11:00、13:00、15:00、16:30、18:00, 同步记录不同光照条件下光强等参数。

叶片瞬时水分利用效率(WUE_i)用净光合速率(P_n)与蒸腾速率(T_r)之比来表示。

1.2.3 光响应曲线测定

于2017年8月21~25日, 利用LCpro-SD便携式光合测定仪配套的LED红蓝光源叶室, 在晴朗无风时, 测定不同处理下风吹楠幼苗的光响应曲线。每个处理测定3株, 叶片选择方法同光合日变化测定。测定前采用500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光强对叶片进行光诱导20 min。设定CO₂浓度以当地环境CO₂浓度为基准, 气体流速控制在(500±0.1) $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$, 样品室叶片温度控制在(30±3)°C, 光合有效辐射(PAR)梯度设置为1 800、1 600、1 400、1 200、1 000、800、600、400、200、150、100、50、0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 每个光强下稳定3 min后记录数据, 测定时间为上午9:00~11:00。

净光合速率(P_n)对光强的响应进程用叶子飘(2010)报道的双曲线修正模型进行拟合。根据拟合光响应曲线, 计算出光补偿点(LCP)、光饱和点

表1 风吹楠叶片性状指标与测定标准

Table 1 Indexes and measurement standards of leaf traits in *H. glabra*

序号	指标	单位	测定标准
X_3	叶长	cm	叶面积测量仪测量
X_4	叶宽	cm	叶面积测量仪测量
X_5	叶面积	cm ²	叶面积测量仪测量
X_6	叶形指数	—	叶长/叶宽
X_7	形状因子	—	叶面积测量仪测量
X_8	叶厚	mm	5片为一组, 层叠测量后取平均值
X_9	叶柄长/叶长	—	叶柄长与叶长比值
X_{10}	宽基距/叶长	—	叶片最宽处到叶片基部的垂直距离为宽基距/叶长
X_{11}	脉左宽/叶宽	—	叶片最宽处中脉距叶左边线的垂直距离为脉左宽/叶宽
X_{12}	叶脉密度	条·m ⁻¹	叶脉密度=叶脉数/叶长×100
X_{13}	比叶面积	cm ² ·g ⁻¹	叶面积与叶片干重比
X_{14}	叶片含水量	%	(鲜叶重-干叶重)/鲜叶重

(LSP)、最大净光合速率($P_{\max}$)、暗呼吸速率(R_d)和表观量子效率(AQY)。

1.2.4 叶片光合色素的测定

光响应曲线测定完后的叶片, 用SPAD-502 Plus叶绿素仪(KONICA MINOLTA公司, 日本)同步测定SPAD (Soil and Plant Analyzer Development)值后, 立即将叶片取下, 低温避光保存带回实验室用于叶绿素含量的测定。总叶绿素、叶绿素 a 、叶绿素 b 、类胡萝卜素含量采用乙醇提取法测定(李合生2002)。

1.2.5 生物量测定

测定完光合生理参数的植株, 每个处理选择3株健康、长势均匀的作为地上部分生物量测定对象, 取地上部分整株带回实验室, 用清水清洗干净, 以株为单位分成叶片、侧枝、主干等3部分。于鼓风烘箱105℃温度下杀青1 h, 然后在75℃下烘至恒重, 称其各部分干重(精确到小数点后第4位)。各器官生物量分配比(%)=各器官干物质重/总生物量×100%。

1.3 数据处理

采用Excel 2003录入数据、整理及作图, 采用SPSS 23.0软件进行统计分析。

2 实验结果

2.1 遮阴对风吹楠苗木生长的影响

从表2可以看出, 正常光照和不同程度的遮阴处理间风吹楠苗木的地径、苗高及叶片SPAD值差

异均达到了极显著水平。正常光照下苗木地径、苗高、SPAD值等3个指标均为最大值, 平均分别为19.93 mm、155.94 cm、67.70, 其地径是处理2和3的1.85倍和3.46倍, 苗高为1.66倍和3.36倍, SPAD值分别提高了12.88%和24.57%。从变异系数来看, 所测定的整个群体苗木地径、苗高及叶片SPAD值等3个指标远大于3个处理, 进一步说明了苗木在不同的光环境下分化较大。

2.2 遮阴对风吹楠幼苗生物量分配的影响

由表3可知, 正常光照下苗木叶片、侧枝、主干等三部分的生物量为遮阴处理下的几倍到十几倍, 差异极大, 说明遮阴时间长、光照不足严重影响了风吹楠干物质积累, 影响苗木的生长。三种处理条件下, 地上各部分干物质分配规律基本相同, 表现为叶片>主干>侧枝, 但随着光照时长的缩短, 植株地上部分生物量基本都分配到叶片上(占82.09%), 从全天光照到下午光照, 叶片干物质含量占比由47.28%上升到82.09%, 侧枝变得少而细, 主干矮小。风吹楠幼苗叶片、侧枝及主干生物量在不同光环境下表现出了极强的可塑性。

2.3 遮阴对风吹楠叶片光合色素的影响

从表4中可以看出, 苗木叶片光合色素含量的排序为处理1<处理2<处理3, 说明随着遮阴程度的加剧, 苗木叶片的光合色素含量增大。3个处理间叶绿素 a 和总叶绿素差异达到显著水平, 而叶绿素 b 和类胡萝卜素无明显差异, 即随着遮阴程度的增

表2 遮阴对风吹楠幼苗生长及叶片SPAD值的影响

Table 2 Effect of shading on the growth and SPAD values of leaves on *H. glabra* seedlings

遮阴处理	地径		苗高		SPAD值	
	$\bar{x}/\text{mm}$	CV/%	$\bar{x}/\text{cm}$	CV/%	$\bar{x}$	CV/%
1	19.93±5.19 ^A	26.04	155.94±24.9 ^A	15.97	67.70±1.93 ^A	2.85
2	10.76±2.12 ^B	19.72	94.06±16.47 ^B	17.51	58.98±4.68 ^B	7.94
3	5.76±1.57 ^C	27.34	46.38±8.10 ^C	17.46	51.07±4.81 ^C	9.42
总体	13.62±6.56 ^{**}	48.20	111.06±44.75 ^{**}	40.29	58.39±7.64 ^{**}	13.09

同列数据后不同大写字母标识表示差异极显著($P<0.01$), **表示在 $\alpha=0.01$ 水平上差异极显著, $\bar{x}$ 表示平均数, CV表示变异系数。下同。

表3 遮阴对风吹楠幼苗生物量分配的影响

Table 3 Effect of shading on the distribution of biomasses of *H. glabra* seedlings

遮阴处理	总生物量/g	叶片重/g	侧枝重/g	主干重/g	侧枝数	叶片数	生物量分配/%		
							叶片	侧枝	主干
1	761.49± 45.39 ^A	360.01±12.45 ^A	121.10±3.97 ^A	280.37±5.75 ^A	25.00±1.41 ^A	577.00±12.72 ^A	47.28	15.90	36.82
2	106.28±9.28 ^B	68.77±1.86 ^B	13.43±0.68 ^B	24.09±1.22 ^B	13.50±2.12 ^B	145.50±4.94 ^B	64.70	12.64	22.66
3	34.23±3.45 ^C	28.10±1.29 ^C	2.67±0.07 ^C	3.46±0.38 ^C	9.00±1.41 ^C	57.50±10.60 ^C	82.09	7.81	10.09
总体	300.67±312.01 ^{**}	152.29±142.03 ^{**}	45.74±23.92 ^{**}	102.64±138.00 ^{**}	15.83±7.49 ^{**}	260.00±248.80 ^{**}	50.65	15.21	34.14

表4 遮阴对风吹楠幼苗叶片光合色素的影响

Table 4 Effect of shading on the leaf photosynthetic pigment of *H. glabra* seedlings

遮阴处理	叶绿素 a 含量/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW)	叶绿素 b 含量/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW)	总叶绿素含量/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW)	叶绿素 a/b	类胡萝卜素含量/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW)
1	3.604±0.343 ^b	1.537±0.164 ^A	5.141±0.506 ^b	2.348±0.038 ^A	1.853±0.252 ^A
2	3.749±0.264 ^{ab}	1.614±0.186 ^A	5.362±0.417 ^{ab}	2.340±0.214 ^A	2.062±0.312 ^A
3	4.150±0.565 ^a	1.811±0.273 ^A	5.961±0.835 ^a	2.295±0.053 ^A	2.182±0.407 ^A
总体	3.834±0.453 [*]	1.654±0.233	5.488±0.678 [*]	2.328±0.124	2.032±0.340

同列数据后不同小写字母标识表示差异显著($P<0.05$), *表示在 $\alpha=0.05$ 水平上差异显著。

加, 叶片叶绿素含量的增加主要体现在叶绿素 a 含量的增加上。

2.4 遮阴对风吹楠叶片性状的影响

叶片性状是植物适应环境所体现出的叶片水平上的特征参数, 对于环境的变化具有重要指示意义。表5统计了遮阴条件下风吹楠幼苗叶片性状测定结果, 方差分析结果显示不同遮阴处理下叶长、叶宽、叶面积、叶厚、叶脉密度、比叶面积及叶片含水量等指标差异均达到极显著水平, 且随着遮阴程度加剧及光照时长的变短, 叶面积呈显著变小的趋势, 叶脉变得更紧密, 叶片变薄, 叶片组织含水量呈增大的趋势。12个叶片性状中仅有长宽比、

形状因子及脉左宽/叶宽等三个性状差异未达到显著水平, 而这三个性状多用于指示叶形, 说明叶形不易受遮阴的影响, 性状较稳定, 风吹楠叶片也保持良好的左右对称性。从变异系数可以看出, 总体变异系数大于各处理变异系数的指标有叶长、叶面积、叶厚、叶脉密度、比叶面积、叶片含水量等六个指标, 这些指标多数反映的是叶片大小和质地, 说明叶片大小和质地比叶形更易受不同光照条件影响, 具有较强的环境可塑性。

2.5 遮阴对风吹楠叶片光合生理特性的影响

2.5.1 遮阴对风吹楠光合参数日变化的影响

不同遮阴处理导致光合有效辐射日变化存在

表5 遮阴对风吹楠幼苗叶片性状的影响
Table 5 Effect of shading on leaf traits of *H. glabra* seedlings

遮阴处理	指标	X_3	X_4	X_5	X_6	X_7	X_8	X_9	X_{10}	X_{11}	X_{12}	X_{13}	X_{14}
1	$\bar{x}$	20.04 ^A	6.86 ^A	85.0 ^A	2.91	0.40	0.35 ^A	0.12 ^a	0.55 ^b	0.49	57.93 ^B	103.37 ^C	75.47 ^C
	CV/%	11.87	6.19	14.12	7.99	31.79	9.47	20.27	7.74	5.89	11.82	10.66	1.91
	Min	16.14	6.12	65.96	2.55	0.18	0.29	0.08	0.44	0.46	48.48	90.07	73.04
	Max	23.13	7.56	118.99	3.33	0.59	0.41	0.15	0.60	0.58	74.33	119.92	77.69
2	$\bar{x}$	18.92 ^B	6.83 ^{AB}	80.28 ^B	2.77	0.37	0.33 ^A	0.10 ^b	0.56 ^{ab}	0.50	61.33 ^B	121.28 ^B	78.43 ^B
	CV/%	9.93	9.88	19.70	7.03	30.30	7.22	12.31	4.39	3.93	12.50	8.02	1.65
	Min	15.18	5.73	56.22	2.29	0.17	0.30	0.08	0.52	0.46	49.39	95.19	76.09
	Max	23.13	8.23	102.48	3.13	0.55	0.40	0.12	0.64	0.56	76.01	134.63	80.28
3	$\bar{x}$	17.15 ^B	6.23 ^B	68.75 ^C	2.76	0.33	0.30 ^B	0.10 ^b	0.58 ^a	0.50	72.28 ^A	149.23 ^A	80.06 ^A
	CV/%	11.62	13.37	19.15	8.48	36.11	10.10	24.81	4.40	3.37	11.29	8.31	1.04
	Min	13.79	4.40	41.96	2.44	0.13	0.26	0.06	0.54	0.46	55.77	129.09	78.28
	Max	19.72	7.47	90.71	3.28	0.57	0.37	0.16	0.64	0.54	90.83	173.35	81.49
总体	$\bar{x}$	18.56 ^{**}	6.62 ^{**}	78.01 ^{**}	2.80	0.36	0.33 ^{**}	0.10 [*]	0.57 [*]	0.50	64.42 ^{**}	126.97 ^{**}	78.31 ^{**}
	CV/%	12.45	11.16	21.21	7.97	32.92	11.24	20.79	5.60	4.26	14.99	16.61	2.69
	Min	13.79	4.40	41.96	2.29	0.13	0.26	0.06	0.44	0.46	48.48	90.07	73.04
	Max	23.13	8.23	118.99	3.33	0.59	0.41	0.16	0.64	0.58	90.83	173.35	81.49

X_3 : 叶长; X_4 : 叶宽; X_5 : 叶面积; X_6 : 叶形指数; X_7 : 形状因子; X_8 : 叶厚; X_9 : 叶柄长/叶长; X_{10} : 宽基距/叶长; X_{11} : 脉左宽/叶宽; X_{12} : 叶脉密度; X_{13} : 比叶面积; X_{14} : 叶片含水量。Min: 最小值; Max: 最大值。

较大差异, 植物光合日变化是研究植物光合能力的一种重要手段。从图1-A可以看出, 三种不同光照条件下PAR的日变化趋势在上午11:00前存在较大差异, 即正常光照下(处理1)呈快速上升的趋势, 处理2和3基本未见光照, PAR稳定于一个较低水平。三种处理PAR达到最大值的时间分别为下午13:00、15:00和16:30。

从图1-B可以看出, 风吹楠幼苗 P_n 日变化曲线呈现出不同的类型。正常光照下随PAR的变化呈“双峰”曲线, 在早上11:00左右出现第一个光合高峰; 中午13:00左右出现短暂的光抑制现象, 但此时 P_n 值仍较高; 下午16:30左右出现第二个高峰值, 后逐渐降低。处理2和处理3均呈现“单峰”曲线, 光合高峰值出现在下午16:00点后。 P_n 日变化表现为处理1>处理2>处理3, 跟实际遮阴程度和光照时长相一致。由图1-C可知, 3种处理下 T_r 日变化均呈“双峰”曲线, 呈现先上升后下降的趋势。一般而言, 早晨大气环境中的气温低、湿度高、光强低, 表现出蒸腾速率较低, 但中午时叶片 T_r 也处于一个较低水平, 具体原因有待进一步研究。 T_r 日变化也表现为处理1>处理2>处理3。

从图1-D可以看出, 正常光照下 G_s 日变化趋势与 P_n 日变化趋势相似, 出现了2个高峰值, 遮阴环境时变化趋势与之相差较大, 但均在中午13:00出现最低值, 说明强光下气孔开放程度较低。胞间 CO_2 浓度(C_i)随光强的增加不断降低并趋于稳定, 后又短暂升高(图1-E), 且正常光照低于遮阴短时低光照。中午13:00前 C_i 下降的主要原因可能是 G_s 下降引起的, 表明中午光合速率出现短时下降可能是由气孔导度降低引起的。正常光照下瞬时水分利用效率(WUE_i)的日变化高于短时低光照(图1-F), 表明遮阴短时低光照环境不利于苗木对水分的利用。

2.5.2 遮阴对风吹楠幼苗叶片光响应曲线的影响

植物光响应曲线能反映净光合速率随光强变化特征, 由图2可知, 三种处理条件下风吹楠叶片 P_n 光响应曲线变化趋势大致相似, 整个过程大致可分为3个阶段: 第一阶段(PAR在50~150 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间)为 P_n 随光强增加而呈线性增加, 即光合速率迅速增加, 3个处理差异不大。第二阶段(PAR在150~900 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间)为 P_n 随PAR增加略呈曲线缓慢上升(处理3后期随光强增加出现短暂下降)。第三阶段(PAR在900~1 600 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间)

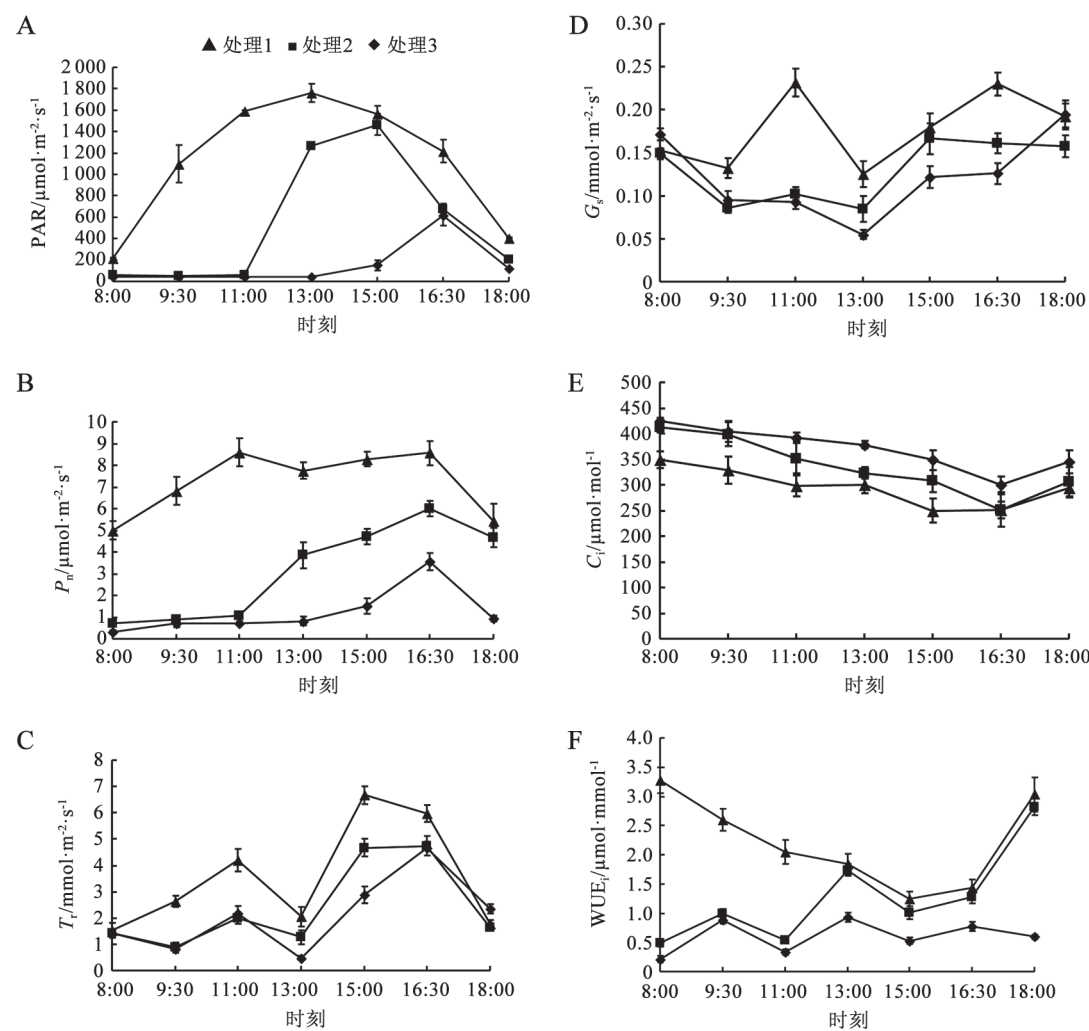


图1 遮阴对风吹楠叶片气体交换参数日变化的影响

Fig.1 Effect of shading on daily variation of gas exchange parameters in leaves of *H. glabra*

A: 光合有效辐射(PAR)日变化; B: 净光合速率(P_n)日变化; C: 蒸腾速率(T_r)日变化; D: 气孔导度(G_s)日变化; E: 胞间 CO_2 浓度(C_i)日变化; F: 瞬时水分利用效率(WUE_i)日变化。

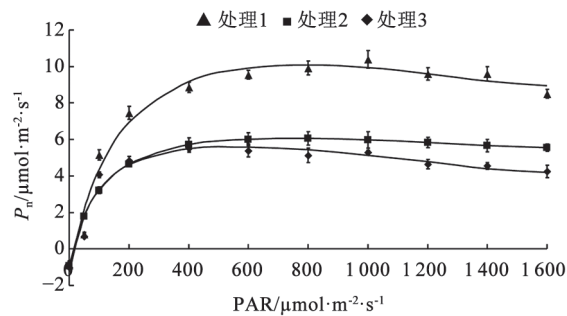


图2 遮阴处理下风吹楠叶片光响应曲线

Fig.2 Light response curves of leaves on *H. glabra* under different shading treatments

P_n 基本趋于平稳状态, 且PAR在900~1 050 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间 P_n 达到最大值(处理3在500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右)。当PAR从1400上升到1 600 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 各处理 P_n 均开始呈现缓慢下降趋势, 本次在光强1 800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 下未测出相应的数值。

利用叶子飘(2010)报道的直角双曲线修正模型对不同遮阴条件下风吹楠幼苗光响应曲线进行了拟合, 并计算其特征参数(图2和表6)。可以看出, 随着遮阴程度的加剧, 风吹楠幼苗叶片的 P_{max} 呈下降趋势, 即正常光照下数值最大, 且远大于处理2和处理3。与全光照相比, 遮阴使风吹楠幼苗叶片

表6 不同遮阴条件下3种光响应模型拟合的特征参数

Table 6 Characteristic parameters of three light response models under different shading treatments

遮阴处理	$P_{\max}/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	$R_d/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	AQY/mol·mol ⁻¹	LCP/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	LSP/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	决定系数(R^2)
1	10.07±1.10 ^A	1.28±0.039 ^a	0.086±0.010 ^a	19.16±1.34 ^B	881.30±90.28 ^A	0.975
2	6.06±0.84 ^B	0.92±0.029 ^b	0.078±0.006 ^b	17.25±1.21 ^C	753.74±88.36 ^B	0.964
3	5.60±0.91 ^B	1.24±0.051 ^a	0.068±0.005 ^c	20.33±2.16 ^A	546.63±73.29 ^C	0.951

的光饱和点(LSP)和表观量子效率(AQY)显著降低,而暗呼吸速率(R_d)和光补偿点(LCP)呈先降后升的趋势。

3 讨论

3.1 遮阴对风吹楠苗木生长及形态建成的影响

植物的生长对生态环境的变化非常敏感,尤其是光环境的变化对植物的生长、干物质含量及形态发生不同程度的改变,研究表明一层遮荫(50%透光率)的环境会使锦绣杜鹃(*Rhododendron pulchrum*)枝条生长量最大,叶绿素含量上升,叶片更绿,植株生长快(许桂芳等2004);毛棉杜鹃花(*R. mou-lmainense*)幼苗在不遮阴时茎生长量最大,但冠幅生长以半光照条件为最好(白宇清等2017);弱光条件下欧洲紫杉(*Taxus baccata*)将生物量优先分配给地上部分,使同化器官更为发达(Perrin和Mitchell 2013);遮阴处理显著提高香榧(*Torreya grandis*)地径生长量(宋洋等2016);遮阴处理下苹果(*Malus pumila*)植株生长加快,叶片变薄,叶面积增加,比叶重显著降低(刘颖娇2014)。从前人的研究结果可以看出,对大多数植物而言,适度遮阴对其营养生长有很大的促进效果,表现出生长量更大、根系发达、叶面积增加、叶片变薄等特点。另外,遮阴处理改善了植株生长的环境温度、相对湿度以及CO₂浓度,从而提高了植物的光合效率以及降低强光对苗木的光抑制。而在本研究中,遮阴短时低光照处理下风吹楠苗木的生长与其他大部分树种差异较大,表现为苗木生长矮小、生物量合成受阻、叶片变小、侧枝细而少,遮阴不利于其营养器官的形态建成,说明风吹楠适宜生长在光照充足的环境,遮阴会抑制植株的生长发育。

3.2 遮阴对风吹楠光响应参数的影响

遮阴会对植物的光合作用产生较大的影响,

而光合作用是植物生物产量的主要决定因素之一,同一种植物在不同光照条件下会表现出不同的日变化规律,如草莓(*Fragaria × ananassa*) (曾祥国等2010)、红松(*Pinus koraiensis*) (金鑫等2009)等植物在全光照下其净光合速率日变化呈现“双峰”型曲线,而在遮阴条件下表现为“单峰”型曲线。本研究得出风吹楠一年生幼苗正常光照下 P_n 日变化表现为“双峰”型曲线,当PAR较低时 P_n 随PAR的增加而迅速增大,当PAR过大时 P_n 随PAR的变化较为缓慢,这与前人研究结果相一致(Hoyaux等2008);短时低光照下净光合速率一直处于较低水平,仅在下午出现一个“单峰”曲线。三种光环境下叶片 P_n 均未出现“午休现象”,只在正常光照下中午13:00时,气温和叶温均达到一天中的较大值(45.09和44℃),此时 P_n 略有下降,但仍较大,有研究表明过高的温度下植物蒸腾失水加剧, G_s 降低,为了避免植物过量失水,同时使CO₂传导受限,会使 P_n 下降(宋于洋等2007)。风吹楠叶片 P_n 和 C_i 光响应曲线与日变化规律一致,表现出正常光照下 P_n 大于短时低光照下, C_i 小于短时低光照下;而 T_l 和 G_s 光响应曲线与日变化规律表现出了不一致的变化趋势,即短时光照大于正常光照,说明风吹楠在短时低光照下 P_n 降低的原因与气孔因素关系不大。

根据Farquhar和Sharkey (1982)的观点, C_i 下降,可以确定气孔导度的降低是 P_n 减少的主要原因;相反,当 C_i 的变化与 P_n 变化方向相反时,即 P_n 的减少伴随 C_i 的升高,非气孔因素成为光合速率降低的主要原因(许大全2002;胡勇等2017)。本研究中,正常光照下 C_i 低于短时低光照下,对应的 P_n 正常光照远大于短时低光照,说明风吹楠在短时低光照下 P_n 降低的主要原因是受非气孔因素引起的,与光响应分析结果一致。从气孔导度的光响应曲线结果分析表明,短时低光照处理下气孔导度一直处于

一个较高水平, 而与实际测定的气孔导度日变化相反, 但对应的净光合速率都很低, 具体原因有待进一步研究解释。

LSP和LCP分别代表植物光合作用光照强度的上限和下限, 前人给出耐阴植物光补偿点和光饱和点的范围分别为0~20和500~1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Boardman 1977)。本试验研究得出不同光环境下风吹楠光补偿点在17.25~20.33 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、光饱和点在546.63~881.30 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间, 但风吹楠属于喜阳植物, 与前人研究的结论差异较大, 产生这一较大差异的原因一方面来自研究的时间背景差异较大, 另一方面可能还与研究的广度有很大关系, 如季节性、年龄、树体结构差异较大等, 需要对不同条件下的光合参数进行探索研究。本研究中, 处理1和处理2光补偿点(LCP)低于处理3, 而光饱和点(LSP)处理1远高于处理2和处理3, 处理3遮阴强度更大, 而处理2有一定的光照条件, 说明风吹楠适应更多的光照条件, 对弱光的利用能力较差。植物具有较高的AQY说明植物对光的利用率较高, 风吹楠幼苗叶片在全光照下AQY高于遮阴条件下, 且全光照下对应的 $P_{\max}$ 最大, 苗木生长最快。以上综合说明充足的光照条件下, 风吹楠幼苗光能利用效率高, 最有助于风吹楠苗木生长。

葛雨萱等(2011)研究表明对于一些喜阳不耐阴植株, 全光照下叶片易出现日灼现象, 太阳光照射到叶片上时, 大部分能量转变为热能, 如果叶片没有降温的功能而温度过高, 叶片会被灼伤, 较强的蒸腾作用能够降低叶面的温度, 防止叶片灼伤。而本次观测的苗木中午在较高的温度下蒸腾速率较低, 未对叶片起到降温的作用, 但植株未发现日灼现象, 且高温高光强下组织含水量降低, 可以判断风吹楠属于喜阳耐高温植物。另外, 本研究通过光合参数来评估植株的瞬时水分利用效率(WUE_i), 得出风吹楠不管是在正常光照还是遮阴条件下, WUE_i 都不高, 由于未见前人对风吹楠耐旱性评价做过研究, 本文通过光合参数做了一个初探, 推测出风吹楠的耐干旱能力不强。

3.3 遮阴对风吹楠叶片光合色素的影响

叶片色素含量是指示其光合生理功能变化的良好指标, 光照不足或遮阴条件下, 叶绿素含量的

增加和叶绿素 a/b 下降是植物利用弱光能力强的判别标准(薛伟2011; 梁文斌等2015), 叶绿素($a+b$)含量与光合速率之间关系密切, 在一定条件下, 叶绿素含量的增加可以增强叶绿体对光能的吸收与转化, 从而增强光合速率, 选择叶绿素($a+b$)含量较高和叶绿素 a/b 比值较低的植物和品种, 有利于提高作物的净光合速率, 特别是在辐射能量较低的地区, 这种选择更具有实践意义(刘贞琦等1984)。类胡萝卜素参与叶黄素循环, 可有效降低叶绿素吸收过量光子后发生光合器官损伤的影响, 有利于遮阴提高光能利用效率(Demmig-Adams和Adams 1996)。本研究中, 尽管在遮阴下风吹楠叶片总叶绿素、叶绿素 a 、叶绿素 b 及类胡萝卜素等的含量均呈上升趋势, 与前人研究结果相一致, 但光合作用是一系列复杂的代谢反应总和, 因此, 叶片高叶绿素含量并不是有效光合速率高的必要条件。减少光照时长、降低光照强度虽可以提高风吹楠叶片叶绿素的生物合成, 但短时光照和弱光环境下风吹楠叶片光合速率降低, 同时蒸腾速率升高, 苗木生长缓慢, 充分说明光照不足的环境不利于风吹楠生长。

最后值得指出的是, 在测定苗木叶片叶绿素含量的同时测定了叶片的相对叶绿素含量SPAD值, 前人大量研究结果表明叶片叶绿素 a 、叶绿素 b 及总叶绿素含量与SPAD值之间存在显著正相关(方波等2013; 李小琴等2017)。一般而言, 在遮阴条件下叶片叶绿素含量会增加, 但对应的苗木生长不一定良好, 如本研究中受光胁迫的处理2和处理3叶绿素的含量较之处理1大, 对应的SPAD值则变小了, 即叶绿素含量与SPAD呈负相关关系, 但对应的苗木生长量前者就显著小于后者。通常情况下叶片SPAD值用来指示植物的营养状况良好程度, 说明叶片SPAD值只有在苗木生长良好的情况下与叶绿素含量呈极显著的正相关, 这就要引起我们的足够重视, 在正常生长环境和逆境胁迫下如何来理解和应用两者的关系。

参考文献(References)

- Bai Y, Xie L, Wang D (2017). Influences of different shading and soil water drainage on growth and photosynthetic

- characteristics of *Rhododendron moulmainense*. *Sci Silv Sin*, 53 (2): 44–53 (in Chinese with English abstract) [白宇清, 谢利娟, 王定跃(2017). 不同遮荫、土壤排水处理对毛棉杜鹃幼苗生长及光合特性的影响. *林业科学*, 53 (2): 44–53]
- Boardman NK (1977). Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann Rev Plant Physiol*, 28: 355–377
- Chen J, Mao ZJ, Ma LX, et al (2008). Response of photosynthetic capacity and chlorophyll fluorescence in *Quercus mongolica* and *Tilia amurensis* seedlings after light intensity transfer. *Bull Bot Res*, 28 (4): 471–476 (in Chinese with English abstract) [陈婕, 毛子军, 马立祥等(2008). 蒙古栎和紫椴幼苗对光环境转变的光合作用响应. *植物研究*, 28 (4): 471–476]
- Cui HY, Jin LB, Li B, et al (2013). Effects of shading on photosynthetic characteristics and xanthophyll cycle of summer maize in the field. *Acta Agron Sin*, 39 (3): 478–485 (in Chinese with English abstract) [崔海岩, 靳立斌, 李波等(2013). 大田遮阴对夏玉米光合特性和叶黄素循环的影响. *作物学报*, 39 (3): 478–485]
- Demmig-Adams B, Adams WW III (1996). The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends Plant Sci*, 1 (1): 21–26
- Fang B, Guo C, Li J, et al (2013). Research on correlations between SPAD readings and chlorophyll content influenced by the rice leaf thickness. *Ecol Econ*, (9): 137–140 (in Chinese with English abstract) [方波, 郭冲冲, 李加福等(2013). 水稻叶厚对SPAD值与叶绿素含量相关性的影响研究. *生态经济*, (9): 137–140]
- Farquhar GD, Sharkey TD (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann Rev Plant Physiol*, 33: 317–345
- Ge Y, Zhao Y, Gan C, et al (2011). The effects of different light environments on photosynthetic characteristics, growth potential and leaves color of *Cotinus coggygia* Scop. *Chin Agr Sci Bull*, 27 (19): 19–22 (in Chinese with English abstract) [葛雨萱, 赵阳, 甘长青等(2011). 不同光环境对黄栌光合特性及生长势和叶色的影响. *中国农学通报*, 27 (19): 19–22]
- Hoyaux J, Moureaux C, Tourneur D, et al (2008). Extrapolating gross primary productivity from leaf to canopy scale in a winter wheat crop. *Agr For Meteorol*, 148 (4): 668–679
- Hu Y, Xiao J, Liao YM, et al (2013). Effects of light intensity on the growth and physiological characteristics of *Acanthopanax trifoliatum*. *J China West Norm Univ-Nat Sci*, 34 (1): 56–61 (in Chinese with English abstract) [胡艳, 肖娟, 廖咏梅等(2013). 光照强度对白簕生长和生理特征的影响. *西华师范大学学报(自然科学版)*, 34 (1): 56–61]
- Hu Y, Xuan WL, Wang XC (2017). Study on photosynthetic characteristics of two street trees. *Mod Agr Sci Technol*, (17): 141–143 (in Chinese with English abstract) [胡勇, 宣文良, 王希春(2017). 2种行道树光合特性研究. *现代农业科技*, (17): 141–143]
- Hu Y, Yang X, Li X, et al (2017). Variation analysis on leaf traits of *Horsfieldia amygdalina*. *Trop Agr Sci Technol*, 40 (1): 28–32 (in Chinese with English abstract) [胡永华, 杨晓玲, 李小琴等(2017). 风吹楠叶片性状变异分析. *热带农业科技*, 40 (1): 28–32]
- Jiang W, Jiang WB, Li ZG (2007). Advance of researches on germplasm differences and genetic expression of photosynthetic traits in horticultural crops. *Nonwood For Res*, 25 (4): 102–108 (in Chinese with English abstract) [姜武, 姜卫兵, 李志国(2007). 园艺作物光合性状种质差异及遗传表现研究进展. *经济林研究*, 25 (4): 102–108]
- Jin X, Hu W, Ding L, et al (2009). Effect of shading on the growth and photosynthetic characteristics of *Pinus koraiensis*. *J Northeast For Univ*, 37 (9): 12–13 (in Chinese with English abstract) [金鑫, 胡万良, 丁磊等(2009). 遮阴对红松幼苗生长及光合特性的影响. *东北林业大学学报*, 37 (9): 12–13]
- Li H (2002). *Modern Plant Physiology*. Beijing: Higher Education Press, 134–136 (in Chinese) [李合生(2002). *现代植物生理学*. 北京: 高等教育出版社, 134–136]
- Li XQ, Zhang FL, Hu YH, et al (2017). Spatial distribution characteristics of chlorophyll on different leaf positions in *Hevea brasiliensis*. *J Northwest For Univ*, 32 (5): 52–58 (in Chinese with English abstract) [李小琴, 张凤良, 胡永华等(2017). 橡胶树不同叶位叶绿素空间分布特点. *西北林学院学报*, 32 (5): 52–58]
- Liang WB, Nie DL, Wu SZ, et al (2015). Effects of shading on the growth and photosynthesis of *Macropanax rosthornii* seedlings. *Chin J Ecol*, 34 (2): 413–419 (in Chinese with English abstract) [梁文斌, 聂东伶, 吴思政等(2015). 遮阴对短梗大参苗木光合作用及生长的影响. *生态学报*, 34 (2): 413–419]
- Liu Y (2014). Effects of shade on photosynthesis and PSII reaction center in apple leaves (dissertation). Yangling: Northwest A&F University, 35–36 (in Chinese with English abstract) [刘颖娇(2014). 遮阴对苹果叶片光合作用和PSII反应中心的影响(学位论文). 杨凌: 西北农林科技大学, 35–36]
- Liu Z, Liu Z, Ma D, et al (1984). A study on the relation between chlorophyll content and photosynthetic rate of rice. *Acta Agron Sin*, 10 (1): 57–62 (in Chinese) [刘贞琦, 刘振业, 马达鹏等(1984). 水稻叶绿素含量及其与光合速率关系的研究. *作物学报*, 10 (1): 57–62]
- Ma Q, Zhan R, Chen YG (2014). Chemical constituents and biological activity of *Horsfieldia* plants. *Guangzhou Chem Ind*, 42 (12): 11–13 (in Chinese with English abstract) [马琴, 詹睿, 陈业高(2014). 风吹楠属植物化学

- 成分及活性研究进展. 广州化工, 42 (12): 11–13]
- Perrin PM, Mitchell FJG (2013). Effects of shade on growth, biomass allocation and leaf morphology in European yew (*Taxus baccata* L.). *Eur J For Res*, 132 (2): 211–218
- Portsmouth A, Niinemets Ü (2007). Structural and physiological plasticity in response to light and nutrients in five temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Funct Ecol*, 21: 61–77
- Sofo A, Dichio B, Montanaro G, et al (2009). Shade effect on photosynthesis and photoinhibition in olive during drought and rewatering. *Agr Water Manag*, 96 (8): 1201–1206
- Song Y, Liao L, Liu T, et al (2016). Response of photosynthesis and nitrogen distribution of *Torreya grandis* ‘Merrilli’ seedlings in different light regimes. *Sci Silv Sin*, 52 (5): 55–63 (in Chinese with English abstract) [宋洋, 廖亮, 刘涛等(2016). 不同遮荫水平下香榧苗期光合作用及氮分配的响应机制. 林业科学, 52 (5): 55–63]
- Song YY, Tayir, Wang BJ, et al (2007). Daily changing rule between leaf net photosynthetic rate and plant environment factors in *Hippophae rhamnoides* L. *J Northwest For Univ*, 22 (1): 8–11 (in Chinese with English abstract) [宋于洋, 塔依尔, 王炳举等(2007). 沙棘叶片光合速率与其环境因子的日变化规律研究. 西北林学院学报, 22 (1): 8–11]
- Wang ZH, Sun HY, Zhang XY, et al (2007). Response of photosynthesis of different winter wheat cultivars to environmental factors. *Acta Agr Boreali-Sin*, 22 (1): 9–12 (in Chinese with English abstract) [王振华, 孙宏勇, 张喜英等(2007). 不同冬小麦品种光合作用对环境因子响应的初步研究. 华北农学报, 22 (1): 9–12]
- Wen B, Song SQ (2005). A brief research into the rare and endangered plants in Xishuangbanna. *J Cent South For Univ*, 25 (2): 50–54 (in Chinese with English abstract) [文彬, 宋松泉(2005). 西双版纳珍稀濒危植物初探. 中南林学院学报, 25 (2): 50–54]
- Xu D (2002). The Photosynthesis Efficiency. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 32–34 (in Chinese) [许大全(2002). 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 32–34]
- Xu G, Chen Z, Zhang C (2004). Comparative studies on photosynthetic characteristics of *Rhododendron fortunei* grown under different light conditions. *J Zhejiang Agr Sci*, (3): 134–135 (in Chinese with English abstract) [许桂芳, 陈自力, 张朝阳(2004). 不同光照条件下杜鹃花生态特性的比较. 浙江农业科学, (3): 134–135]
- Xu Y, Cai N, Wu Y, et al (2012). Fatty acid composition of several plants of *Horsfieldia*. *China Oils Fats*, 37 (5): 80–82 (in Chinese with English abstract) [许玉兰, 蔡年辉, 吴裕等(2012). 几种风吹楠属植物脂肪酸成分分析. 中国油脂, 37 (5): 80–82]
- Xue BJ, Fang Z (2012). Extraction of *Horsfieldia amygdalina* seed oil and analysis of its fatty acids. *Nat Prod Res Dev*, (24): 110–113 (in Chinese with English abstract) [薛宝金, 方真(2012). 风吹楠种子油萃取工艺研究及其脂肪酸成分分析. 天然产物研究与开发, (24): 110–113]
- Xue W, Li XY, Zhu JT, et al (2011). Effects of shading on leaf morphology and response characteristics of photosynthesis in *Alhagi sparsifolia*. *Chin J Plant Ecol*, 35 (1): 82–90 (in Chinese with English abstract) [薛伟, 李向义, 朱军涛等(2011). 遮阴对疏叶骆驼刺叶形态和光合参数的影响. 植物生态学报, 35 (1): 82–90]
- Ye ZP (2010). A review on modeling of responses of photosynthesis to light and CO₂. *Chin J Plant Ecol*, 34 (6): 727–740 (in Chinese with English abstract) [叶子飘(2010). 光合作用对光和CO₂响应模型的研究进展. 植物生态学报, 34 (6): 727–740]
- Zeng XG, Feng XM, Xiang FY, et al (2010). Effects of shading on photosynthesis of strawberry. *Hubei Agr Sci*, 49 (11): 2811–2814 (in Chinese with English abstract) [曾祥国, 冯小明, 向发云等(2010). 遮阴对草莓光合特性的影响. 湖北农业科学, 49 (11): 2811–2814]
- Zhang DL, Zhang L, Ge WZ (2017). Phenotypic plasticity and respond of *Juglans mandshurica* seedling under different light environments. *Bull Bot Res*, 37 (5): 658–663 (in Chinese with English abstract) [张东来, 张玲, 葛文志(2017). 不同光环境下胡桃楸幼苗的形态可塑性及其响应研究. 植物研究, 37 (5): 658–663]

Effect of shading on leaf morphology and photosynthetic parameters in endangered *Horsfieldia glabra* seedlings

LI Xiao-Qin¹, ZHANG Feng-Liang¹, YANG Tian¹, ZHE Guo-Xiong^{1,2}, MAO Chang-Li¹, WU Yu^{1,*}

¹Yunnan Institute of Tropical Crops, Jinghong, Yunnan 666100, China

²Forestry College, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

Abstract: Research on the adaptability of *Horsfieldia glabra* under different shading environments can provide theoretical basis for the protection and utilization of *H. glabra* resources. One-year-old seedlings of *H. glabra* from a same family grown under three different natural shading environments, no shading (normal lighting), shading before noon and shading before 15:00, as the test materials. Twenty three indexes were measured, including seedling growth, biomass allocation, leaf morphology and photosynthetic physiological parameters, etc. The results show: (1) under three treatments, the seedling growth, biomass allocation, photosynthetic physiological parameter were significantly different, and most of the 12 leaf traits were also significantly different excepted for the ratio of length to width, leaf shape factor and the ratio of the leaf width on the left of main vein to leaf width. (2) Under shading treatment, the seedlings were stunted and the biomasses of leaves, lateral branches and stems were reduced by several times to dozens of times than those in normal environment, indicating shading treatment seriously affected the accumulation of dry matter and the normal growth of *H. glabra* seedlings. However, the distribution pattern of overground biomass was similar under the three shading environments, with an order as leaf > stem > lateral branch. As the lighting time shortened, the overground biomass was mainly allocated to leaves. (3) Shading treatment led to smaller and thinner leaves, more intensive leaf veins, fewer leaves and increased content of tissue water. (4) The chlorophyll content of *H. glabra* in shading environment was significantly higher than that in normal lighting environment, especially the chlorophyll *a*. Under shading treatment, the maximal net photosynthetic rate ($P_{\max}$), apparent quantum yield (AQY), light saturation point (LSP), net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), stomatal conductance (G_s) and instantaneous water use efficiency (WUE_i) were all significantly decreased, while the intercellular CO_2 concentration (C_i) was increased. The light compensation point (LCP) and dark respiration rate (R_d) changed inconsistently. According to the diurnal variation of photosynthesis, there was no light suppression and “siesta phenomenon” observed in *H. glabra* under strong light and high temperature. In conclusion, shading has significant effects on seedling growth, leaf morphology and photosynthesis physiology. *H. glabra* is more suitably grown in sufficient lighting environment, and heavy shading could seriously hinder its regular growth.

Key words: *Horsfieldia glabra*; shading treatment; growth; leaf morphology; photosynthetic physiology; adaptation

Received 2018-09-17 Accepted 2018-12-13

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31560214).

*Corresponding author (hhyw20030105@126.com).