

遮荫处理对梅叶冬青叶片形态、光合特性和生长的影响

蔡锡安¹, 饶兴权¹, 刘占锋¹, 周清秋^{1,2}, 周笛轩^{1,2}, 牟之建^{1,2}, 周丽霞^{1*}

(1. 中国科学院华南植物园, 退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 为了解遮荫环境对梅叶冬青(*Ilex asprella*)生长和光合特性的影响, 采用遮荫网的方法模拟 85%、56%和全光照等 3 种光照环境, 研究了遮荫对其生长、光合参数以及生物量等的影响。结果表明, 经一年遮荫处理后, 梅叶冬青的叶绿素 a、b 和叶绿素总量都随着遮荫强度的增加而显著增高, 胡萝卜素含量则显著降低。与对照相比, 56%遮荫处理显著提高梅叶冬青的最大净光合速率和光饱和点, 分别提高了 17.6%和 25.2%, 但是 85%遮荫处理则显著降低最大净光合速率和光饱和点, 分别降低了 18.2%和 24.1%, 两种遮荫处理均显著降低了光补偿点。叶长、叶宽、比叶面积、单片叶面积和叶片含水量均随着遮荫强度的增加而显著增加, 而叶片厚度则显著减小。遮荫处理明显抑制整株生物量增长, 减小根冠比, 但是株高、冠幅和径向生长随遮荫处理时间不同而有所变异。因此, 梅叶冬青有耐荫偏阳的特性, 在林下种植时需及时调控乔冠层的透光率, 一般应大于 44%。

关键词: 梅叶冬青; 遮荫; 光合特性; 生物量

doi: 10.11926/jtsb.4077

Effects of Shading on Leaf Morphology, Photosynthetic Characteristics, and Growth of *Ilex asprella*

CAI Xi-an¹, RAO Xing-quan¹, LIU Zhan-feng¹, ZHOU Qing-qiu^{1,2}, ZHOU Di-xuan^{1,2}, MOU Zhi-jian^{1,2}, ZHOU Li-xia^{1*}

(1. Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: In order to explore the adaptability of *Ilex asprella* under shading environment, the growth, photosynthetic parameters, and biomass of *I. asprella* were studied under three light environments, including 85% shading, 56% shading, and full sunlight. The results showed that the contents of chlorophyll a, b, and a+b of *I. asprella* leaves significantly increased with shading intensity increment, while the content of carotene decreased significantly after one year shading. Compared with control, 56% shading significantly increased the maximum net photosynthetic rate by 17.6% and light saturation point by 25.2%, whereas 85% shading decreased the maximum net photosynthetic rate by 18.2% and light saturation point by 24.1%. The light compensation points significantly decreased under both 85% and 56% shading. The length, width, area, and water content of leaves, specific leaf area increased significantly under shading, but the leaf thickness reduced. The individual biomass and root shoot ratio significantly decreased under shading, but the response of plant height, crown area, and radial growth varied with the shading duration. Therefore, *Ilex asprella* is shade-tolerant and heliophilous species, it is

收稿日期: 2019-04-09 接受日期: 2019-05-14

基金项目: 广东省林业科技创新项目(2014KJJCX019-03, 2017KJJCX021); 国家重点研发计划(2017YFC0505403-04)资助

This work was supported by the Project for Forestry Science and Technology Innovation in Guangdong (Grant No. 2014KJJCX019-03, 2017KJJCX021); and the National Key Research and Development Plan (Grant No. 2017YFC0505403-04).

作者简介: 蔡锡安(1968~), 男, 助理研究员, 研究方向为植物生理生态学。E-mail: xncai@scib.ac.cn

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: zhoulx@scbg.ac.cn

critical to adjust the light transmittance of the canopy layer when planting in understory layer. Generally, the light transmittance of canopy should be greater than 44%.

Key words: *Ilex asprella*; Shade; Photosynthetic characteristics; Biomass

植物耐荫性是指植物适应弱光照环境下的生活能力,是由植物的遗传特性和植物对光环境变化的适应性等方面决定的^[1-3]。认识植物的耐荫性有助于理解植物的生长和适应机制^[3,4-7]。研究表明,当植物受到荫蔽后,其叶片变长、变窄、变薄,树干径向生长减少,高度生长增加,根在全株总干重中的比例减小,而叶的比例则增大等,植物的这种形态变化更有利于在遮荫环境下同化有机物质的积累和呼吸消耗的降低^[1,3,8-9]。还有一些植物会通过改变叶片的角度和厚度、栅栏组织与海绵组织的比例关系、叶绿素的含量和比值、RuBP 羧化酶活性等来适应遮荫环境^[10]。然而,由于植物不同器官组织对环境变化的响应各不相同,因此如何根据具体的环境认识植物的耐荫能力,目前还没有统一的标准。梅叶冬青(*Ilex asprella*)是华南地区常见的林下灌木,属冬青科(Aquifoliaceae)冬青属,别称秤星树、岗梅等,是南方民间凉茶常用配方药,具有较高的经济开发价值^[11-12],所以了解梅叶冬青的林下耐荫能力对其林下种植以及营林管理均有重要的科学意义和应用价值。

作为民间用药,梅叶冬青目前的市场供应源都来自于野生种群,随着破坏式的采挖,梅叶冬青野生种群和个体数量急剧下降,自然资源已日益枯竭,无法满足当前的市场需求^[13],因此开发林下种植是今后发展的重要方向。目前有关梅叶冬青的研究多集中于药物的鉴别、药用成分的分离及药理作用、栽培和繁殖等方面^[14-17],尚未见从生理和生态等方面研究梅叶冬青的耐荫性。根据梅叶冬青分布在疏林中或路旁灌丛中的生长特征,以及前期的研究结果^[11,18],我们推测梅叶冬青对遮荫有一定的要求,不同的遮荫对其生长和生理特性可能产生不同的影响,如叶片大小、树干径向生长、高度生长、一些光合生理参数等都可能随遮荫程度的不同而发生改变。因此,我们开展了遮荫对梅叶冬青影响的研究,以探索梅叶冬青的耐荫特性,为开发梅叶冬青林下种植技术、提高梅叶冬青的生态适应性提供理论基础,并为建立合理的梅叶冬青复层群落结构,提高林地生产力提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本研究在广东鹤山森林生态系统国家野外科学观测研究站(112°53' E, 22°40' N)苗圃场开展。该站属亚热带季风气候区,温暖多雨,年均气温 21.7℃,其中最高月均温 29.2℃,最低月均温 12.6℃。年平均降雨量 1 801 mm,年蒸发量 1 700 mm,年平均相对湿度 78%。该区为低丘地势,地带性土壤为赤红壤^[18]。

1.2 试验材料

用于试验的梅叶冬青种苗,均由本地野生梅叶冬青母树种子培育所得。当年摘取母树成熟果实,去皮常温保湿砂床贮藏。次年 4 月播种出苗后,在苗圃育苗,按正常苗木管理。第 3 年选取 30 株株高 50~60 cm,长势一致且生长良好的苗木开展试验。

1.3 遮荫处理

将试验苗木种植在苗圃的试验地里。种植土壤为附近山体挖出的黄心泥, pH 4.5, 土壤有机质含量为 0.97%。定植 2 个月开展遮荫处理,期间按正常的苗木管理,只进行适当的除草和浇水。遮荫处理开始于 2017 年 7 月,根据资料和前期试验数据,在 50%左右的遮荫下梅叶冬青生长较佳,因此,本试验设置 2 个遮荫水平处理:遮荫率 85%和 56% (Li250A 数字照度计测定),并以全光照作为对照(遮荫率 0%)。具体操作为:用竹竿和塑料管架设长×宽×高为 3 m×1 m×2 m 的框架,将市售黑色遮荫网覆盖在框架上形成四面遮荫环境,四周遮荫网底部距地面 40 cm。处理开始时,选择晴朗无云天气,于 8:00、12:00 和 17:00,用 Li250A 数字照度计置于植株冠层顶端水平面测定遮荫率,这个位置与遮荫网顶端高度约为 100 cm,每处理组测定 11 个固定点,以测得数据的平均值表示遮荫处理组的遮荫率。之后根据植株生长情况,每月适当调整遮荫网与植株间的距离,保证植株的遮荫率在设定的范围内。

1.4 光合参数的测定

遮荫处理 12 个月, 参考公绪云等^[18]的方法于 2018 年 7 月对梅叶冬青的生理生态指标进行测定。采用 Li-6400XT 便携式光合作用测量系统(LI COR, Inc, USA)测定成熟叶片光合作用的光响应曲线。晴朗天气下, 于 9:00–12:00 选取各处理组内长势一致的 5 棵树冠上部长势优良的枝条第 3~4 健康叶片进行原位连体测定。光合测定前所有叶片材料均置于自然光下或用 Li-6400XT 自带光源(6400-02 LED)以 $1\ 000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\ \text{s})$ 光强进行充分诱导, 使用开放式气路, 用 CO_2 小钢瓶供应 CO_2 气体, 控制叶室内 CO_2 浓度为 $400\ \mu\text{mol}/\text{mol}$, 用仪器自带的温度控制器设定叶片温度为 25°C 左右。测定时光强由强到弱, 依次设定光量子通量密度为 $1\ 500$ 、 $1\ 200$ 、 $1\ 000$ 、 800 、 500 、 300 、 200 、 100 、 80 、 60 、 40 、 $20\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\ \text{s})$, 待数值稳定后, 记录每个光强下的 P_n , 测定结果用 von Bertalanffy 非线性模型拟合出每种植物的 P_n -PFD (光合-光响应)曲线方程^[19]: $P_n = R_d + P_{\max} * (1 - \exp^{-\phi * \text{PAR}})$, 式中, P_n 为实际测定的净光合速率 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2\ \text{s})$], R_d 为暗呼吸速率 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2\ \text{s})$], $P_{\max}$ 为最大净光合速率 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2\ \text{s})$], ϕ 为光合作用的表观量子效率 (mol/mol)。根据 $P_{\max}$ 值 (P_{sat} 为 $P_{\max}$ 的 95%) 计算出光饱和点 [LSP, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\ \text{s})$] 和光补偿点 [LCP, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\ \text{s})$]^[20–21]。

在光响应曲线测定完成后, 在晴天天气, 各处理组分别选择 5 株植株, 取其中上部生长位相同的健康成熟叶片, 使用 Li-6400XT 便携式光合作用分析仪和透明叶室测定光合日变化, 测定时间为 6:00–18:00, 每小时测定 1 次。

1.5 叶片特征指标的测定

净光合速率测定完成后, 在叶片中部用钻孔器取 10 片小圆片, 用 80% 丙酮提取, 采用紫外分光光度计(Lambda650, USA)在波长 663、645、470 nm 下测定吸光值, 计算叶绿素 a、b 含量和类胡萝卜素含量, 每组样品重复 3 次。同时随机摘取成熟叶 30 片, 分别用电子天平称质量, 用 LI-3000C 叶面积仪测定叶片的长、宽、叶面积, 用游标卡尺测定叶片中部的厚度(避开主叶脉)。上述项目测量完成后将叶片置于烘箱中, 先在 105°C 下处理 30 min, 再于 80°C 下烘 24 h 至恒定, 称取质量并计算比叶面积(specific leaf area, SLA), $\text{SLA} = \text{单叶面积} / \text{叶片干质量}$ 。

1.6 植株生长和生物量测定

遮荫处理开始后, 定期测量各处理的植株高度、地径、冠幅面积, 以及每株的分枝数。树高、冠幅面积用钢卷尺测定, 地径(植株距离地面 10 cm 处的树干直径)用游标卡尺测定。

试验结束时, 对各处理的 21 棵植株进行全收获, 分别测量每株的叶、茎和根的生物量, 并建立枝、叶和根生物量与地径、株高的异速生长关系式, 计算出早期不同月份梅叶冬青的生物量。本文的生物量均指干质量生物量。各器官的生物量与地径和株高的生长关系式为: $W = a(D^2H)^b$, 式中, W 为灌木各器官的干生物量, D 为地径, H 为树高, a 和 b 为常数。

1.7 数据统计和分析

采用 SPSS 22.0 和 Excel 2010 等软件进行数据的统计和分析。用单因素方差分析和 LSD ($P < 0.05$) 比较不同处理间各指标的差异性, 数据以平均值 $\pm$ 标准差表示。用 Sigma Plot 14.0 软件制图。

2 结果和分析

2.1 遮荫对叶片叶绿素含量的影响

从表 1 可见, 与全光照(对照)相比, 梅叶冬青的叶绿素(Chl) a、b 和 Chl a+b 都随遮荫增强而显著增高, 遮荫 56% 和 85% 处理的 Chl a 分别增加了 13.3% 和 19.6%; Chl b 分别增加了 23.9% 和 27.2%; Chl a+b 分别增加了 16.1% 和 21.6%。遮荫处理后, Chl a/b 下降, 但 2 种遮荫处理间的差异不显著。遮荫处理后胡萝卜素含量显著减少, 遮荫 56% 和 85% 处理的胡萝卜素分别减少了 39.8% 和 41.7%。可见, 梅叶冬青可通过提高叶片叶绿素含量来适应遮荫环境。

2.2 遮荫对叶片气体交换参数的影响

梅叶冬青遮荫处理 12 个月测量最大净光合速率 ($P_{n\max}$) 和光饱和点 (LSP) 等参数(表 2)。与全光照相比, 遮荫 56% 处理的 $P_{n\max}$ 提高了 17.6%, 达 $(10.73 \pm 1.57)\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\ \text{s})$, LSP 提高了 25.2%, 遮荫 85% 处理的 $P_{n\max}$ [$(7.46 \pm 1.11)\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\ \text{s})$] 则降低了 18.2%, LSP 降低了 24.1%。遮荫 56%、85% 处理的光补偿点(LCP)分别降低了 25.0% 和 18.8%。遮荫处理对暗呼吸速率(R_{dark})和表观光合量子效率(AQY)都没有明显影响。可见, 遮荫 56% 处理有利于梅叶冬青的光合作用, 而遮荫 85% 处理, 则不利于其光合作用。

表 1 遮荫处理对叶片叶绿素和胡萝卜素含量的影响

Table 1 Effect of shading treatment on chlorophyll (Chl) and carotene contents ($\mu\text{g}/\text{cm}^2$) in leaves

	遮荫 85% Shading 85%	遮荫 56% Shading 56%	全光照 Full sunlight
Chl a	24.96 $\pm$ 2.56a	23.64 $\pm$ 1.06b	20.87 $\pm$ 1.73c
Chl b	9.62 $\pm$ 0.84a	9.37 $\pm$ 0.48b	7.56 $\pm$ 2.14c
Chl a + b	34.58 $\pm$ 3.25a	33.01 $\pm$ 1.49b	28.43 $\pm$ 2.14c
Chl a/b	2.59 $\pm$ 0.17ab	2.52 $\pm$ 0.07b	2.77 $\pm$ 0.19a
胡萝卜素 Carotene	2.11 $\pm$ 0.25c	2.18 $\pm$ 0.29b	3.62 $\pm$ 0.58a

同行数据后不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。n=3。下表同。

Data followed by different letters in the same line indicate significant differences at 0.05 level. n=3. The same is following Tables.

表 2 遮荫处理对叶片光合参数的影响

Table 2 Effect of shading treatment on photosynthetic parameters of leaves

	遮荫 85% Shading 85%	遮荫 56% Shading 56%	全光照 Full sunlight
最大净光合速率 Maximum net photosynthetic rate [P_{max} , $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \text{ s})$]	7.46 $\pm$ 1.11b	10.73 $\pm$ 1.57a	9.12 $\pm$ 0.90ab
暗呼吸速率 Dark respiration rate [R_{dark} , $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \text{ s})$]	0.33 $\pm$ 0.17a	0.35 $\pm$ 0.29a	0.71 $\pm$ 0.49a
光饱和点 Light saturation point [LSP, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \text{ s})$]	355 $\pm$ 76c	586 $\pm$ 44a	468 $\pm$ 47b
光补偿点 Light compensation point [LCP, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \text{ s})$]	13 $\pm$ 3b	12 $\pm$ 1b	16 $\pm$ 3a
表观光合量子效率 Apparent photosynthetic quantum efficiency (AQY, mmol/mol)	0.033 6 $\pm$ 0.003 4a	0.037 3 $\pm$ 0.005 5a	0.036 4 $\pm$ 0.004 0a

n=5

2.3 遮荫对光合日变化的影响

由图 1 可看出,不同遮荫条件下,梅叶冬青叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)的日变化趋势基本一致,均为单峰曲线。早上随着光照的增强,其 P_n 、 G_s 和 T_r 等指标也不断增大,在 12:00 前后达到峰值,随后降低,且遮荫处理对上面 3 个指标的日变化格局影响不明显。与全光照相比,遮荫处理后梅叶冬青的 P_n 、 G_s 和 T_r 在大多数时刻都较小。三者之间的胞间 CO_2 浓度(C_i)的日变化差异不明显。总体来说,遮荫处理对梅叶冬青的日光合进程没有明显影响。

从日均值来看,与全光照相比,遮荫 85%处理显著降低了 P_n 和 G_s ,而遮荫 56%处理虽有降低,但差异不显著(表 3)。 C_i 除遮荫 56%处理组与全光照组间有明显不同外,其它处理间的差异不明显。 T_r 在 2 种遮荫处理和全光照组间差异不显著。这说明过度的遮荫处理限制了梅叶冬青的光合作用。

2.4 遮荫对叶片形态特征的影响

从表 4 可见,梅叶冬青经遮荫处理后,叶长、宽、比叶面积和单叶面积明显增大,且与遮荫程度成正相关。叶片厚度则变薄,但单叶干质量和叶长宽比没有明显的变化。与全光照相比,遮荫处理显著提高了叶片含水量,但 2 种遮荫处理间则没有显著差异。可见,遮荫处理后对梅叶冬青的叶片形态

特征有明显的影

2.5 遮荫对植株生长和生物量的影响

遮荫处理期间,梅叶冬青的径向生长、株高和冠幅面积都随着生长进程的推进而增大,但增长量在不同遮荫条件下有差异。遮荫处理前 4 个月,2 种遮荫条件下梅叶冬青的径向增长量差异不显著,但都比全光照的低。随着处理时间的延长,遮荫程度越大,径向生长的相对增长量越小,与全光照的差异越大(图 2),说明遮荫处理能明显抑制径向生长的增长。

株高的增长与径向增长相反,遮荫处理前 9 个月,2 种遮荫处理的株高相对增长量都比对照大,并且随着遮荫程度的增强,其株高增幅越大。遮荫处理的第 12 个月,2 种遮荫处理与全光照间的株高增长量无显著差异(图 2),说明遮荫处理早期,株高的生长得到明显促进,但随着处理时间的延长(12 个月)这种作用逐渐减缓,这可能与梅叶冬青是灌木的生物学特性有关。

遮荫处理期间,冠幅面积的变化趋势与径向生长和株高不同。在早期遮荫 56%处理对冠幅面积生长最有利,显著超过对照和遮荫 85%处理,但到遮荫处理的第 12 个月,遮荫处理与全光照间的冠幅面积增长量无显著差异。说明早期适当的遮荫有利于梅叶冬青的冠幅面积生长,但后期这种促进作用就

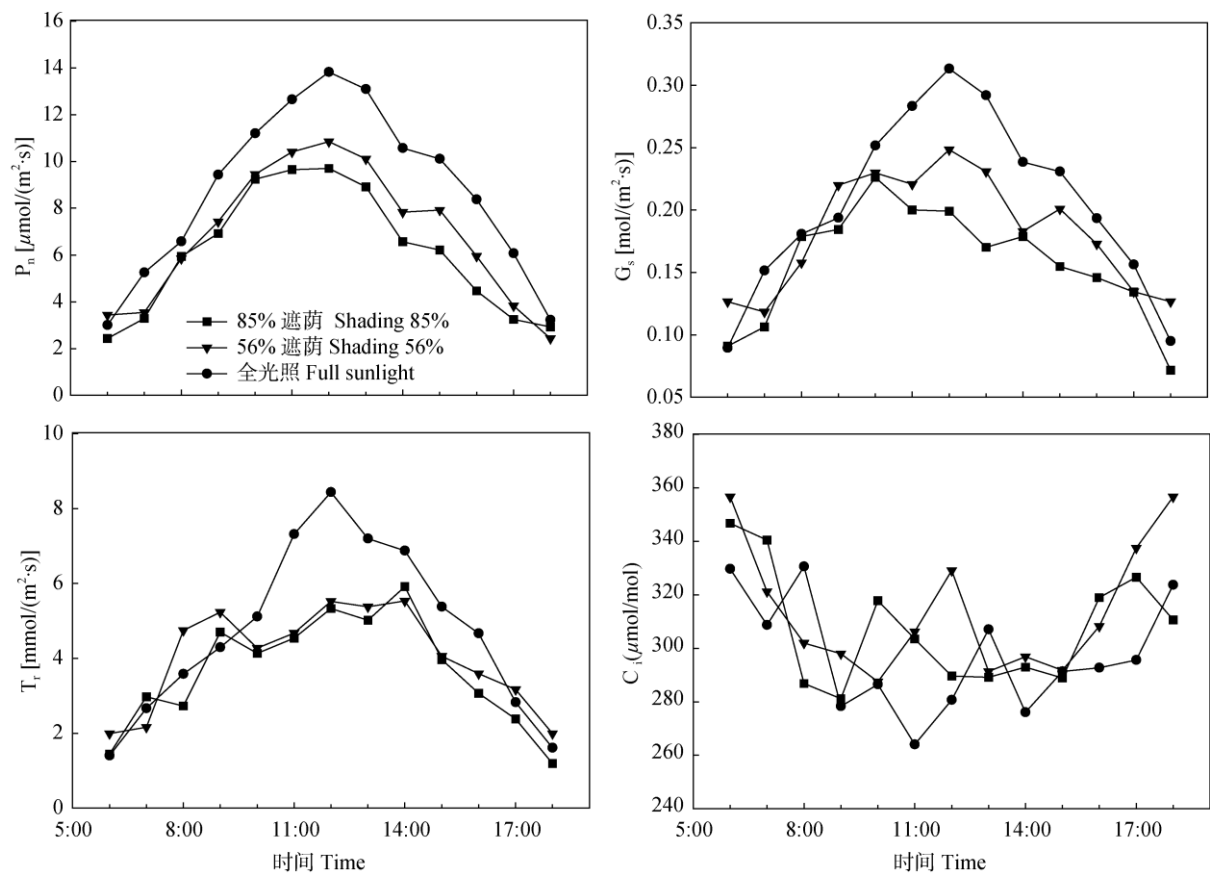


图 1 遮荫处理下梅叶冬青的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和胞间 CO_2 浓度(C_i)的日变化

Fig. 1 Diurnal changes in net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r) and intercellular CO_2 concentration (C_i) of *Ilex asprella* under shading

表 3 遮荫处理下梅叶冬青的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和胞间 CO_2 浓度(C_i)日均值

Table 3 Daily mean of net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r) and intercellular CO_2 concentration (C_i) of *Ilex asprella* leaves under shading

遮荫 Shading /%	P_n [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	G_s [$\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	C_i ($\mu\text{mol}/\text{mol}$)	T_r [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]
85	$6.16 \pm 2.76\text{b}$	$0.15 \pm 0.04\text{b}$	$306.6 \pm 22.1\text{ab}$	$3.53 \pm 1.34\text{a}$
56	$6.90 \pm 3.10\text{ab}$	$0.18 \pm 0.04\text{ab}$	$313.4 \pm 24.8\text{a}$	$3.93 \pm 1.26\text{a}$
0	$8.93 \pm 3.74\text{a}$	$0.20 \pm 0.07\text{a}$	$294.3 \pm 23.8\text{b}$	$4.71 \pm 2.35\text{a}$

$n=5$

表 4 遮荫处理对叶片形态特征的影响

Table 4 Effect of shading treatment on leaf morphological characteristics

	遮荫 85% Shading 85%	遮荫 56% Shading 56%	全光照 Full sunlight
叶长 Leaf length (L, cm)	$8.88 \pm 1.76\text{a}$	$8.05 \pm 1.11\text{b}$	$6.13 \pm 0.67\text{c}$
叶宽 Leaf width (W, cm)	$4.01 \pm 0.64\text{a}$	$3.68 \pm 0.71\text{b}$	$2.70 \pm 0.31\text{c}$
L/W	$2.28 \pm 0.57\text{a}$	$2.24 \pm 0.38\text{a}$	$2.29 \pm 0.34\text{a}$
厚度 Thickness (mm)	$1.15 \pm 0.208\text{0c}$	$1.65 \pm 0.32\text{b}$	$1.84 \pm 0.14\text{a}$
叶片含水量 Leaf water content (g/g)	$0.782 \pm 0.023\text{a}$	$0.779 \pm 0.019\text{a}$	$0.678 \pm 0.026\text{b}$
比叶面积 Specific leaf area (SLA, cm^2/g)	$362.31 \pm 58.10\text{a}$	$315.37 \pm 55.72\text{b}$	$165.95 \pm 21.83\text{c}$
单片叶面积 Area per leaf (cm^2)	$17.67 \pm 3.51\text{a}$	$14.66 \pm 3.40\text{b}$	$8.58 \pm 1.57\text{c}$
单叶干质量 Weight per leaf (g)	$0.049\ 6 \pm 0.011\ 0\text{a}$	$0.047 \pm 0.011\text{a}$	$0.052 \pm 0.008\text{a}$

$n=30$

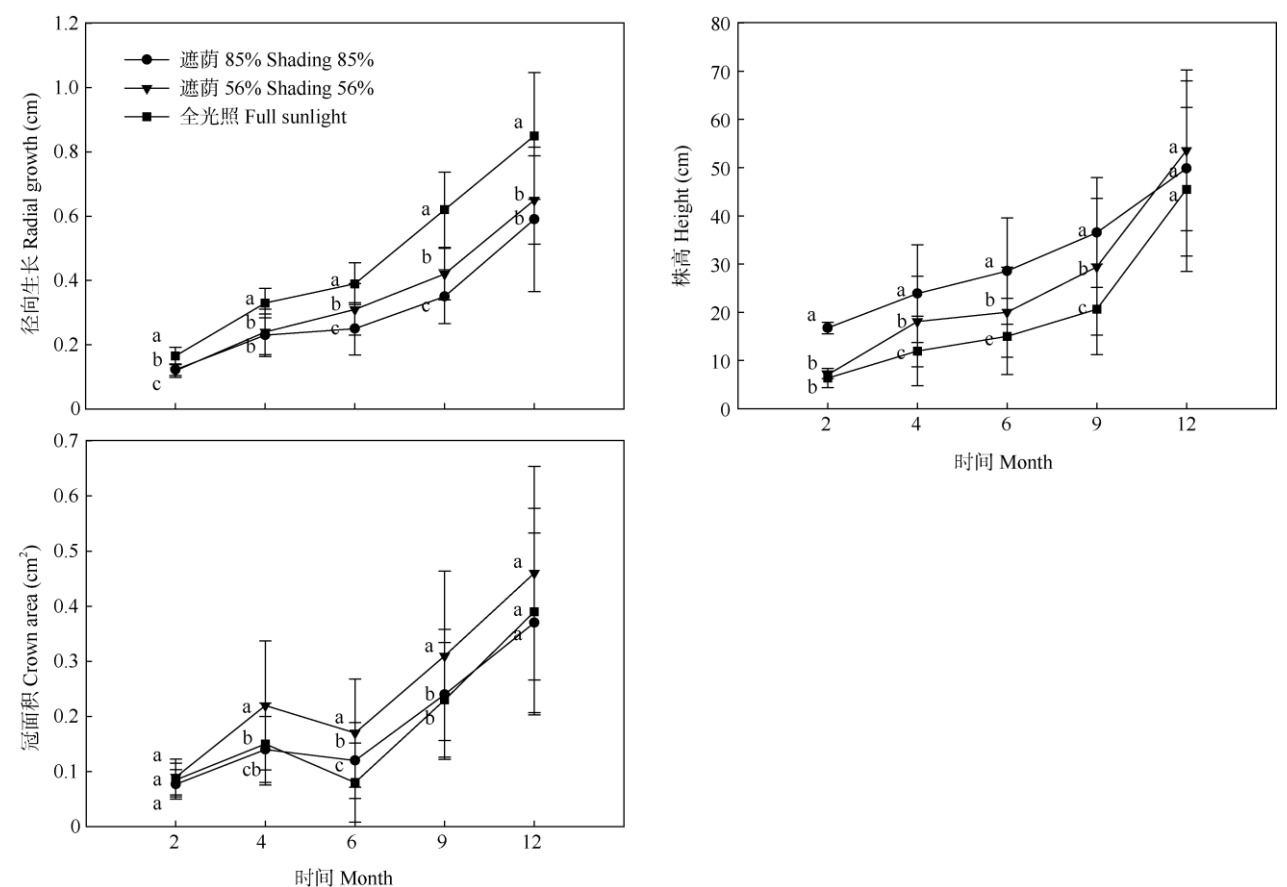


图2 遮荫处理下梅叶冬青径向生长、株高和冠幅面积的增长量。 $n=30$ 。
Fig. 2 Increment in radial growth, plant height and crown area of *Ilex asprella* under shading treatment. $n=30$.

不明了。遮荫处理6个月时冠幅面积的增长量突然减小，主要原因是此时恰逢梅叶冬青短暂的落叶期(1月份)，从而导致了冠幅面积的特殊变化。

根据建立的生物量异速生长关系式推算，梅叶冬青的根、茎、叶和总生物量的增长量都随着处理时间的延长而增大，但不同的器官组织在不同遮荫条件下的增幅不同(图3)。遮荫处理2个月后显著减缓了梅叶冬青的叶、根和总生物量相对增长量的增幅，遮荫程度越大，减缓作用越明显，且随着遮荫处理时间的延长，这种减缓作用也越来越明显。遮

荫处理对梅叶冬青的茎生物量相对增长量也有减缓作用，但到了后期(第12个月)，遮荫56%处理并未对茎生物量的增长造成太大影响，反而有一定的促进作用，遮荫85%处理却明显抑制了茎生物量的增长。

遮荫处理第12个月对梅叶冬青进行生物量收获，从表5中可以看出，遮荫处理组的叶、根生物量和单株总生物量以及根冠比都显著低于全光照组，且遮荫85%处理也显著比遮荫56%处理的小。遮荫85%处理的茎生物量和地上生物量显著低于

表5 遮荫处理12个月后梅叶冬青的收获生物量
Table 5 Harvested biomass of *Ilex asprella* after shading for 12 months

	遮荫 85% Shading 85%	遮荫 56% Shading 56%	全光照 Full sunlight
叶生物量 Leaf biomass (g)	8.57 ±2.77c	21.00 ±4.42b	31.57 ±9.40a
茎生物量 Stem biomass (g)	25.05 ±9.66b	50.33 ±11.18a	51.20 ±10.07a
根生物量 Root biomass (g)	10.11 ±3.30c	20.14 ±3.53b	38.47 ±9.10a
地上生物量 Biomass above ground (g)	33.62 ±12.21b	71.33 ±15.18a	82.77 ±17.31a
单株总生物量 Individual biomass (g)	43.74 ±14.95c	91.47 ±18.42b	121.24 ±25.27a
根冠比 Ratio of root to crown	0.31 ±0.08b	0.28 ±0.03b	0.46 ±0.06a

$n=21$

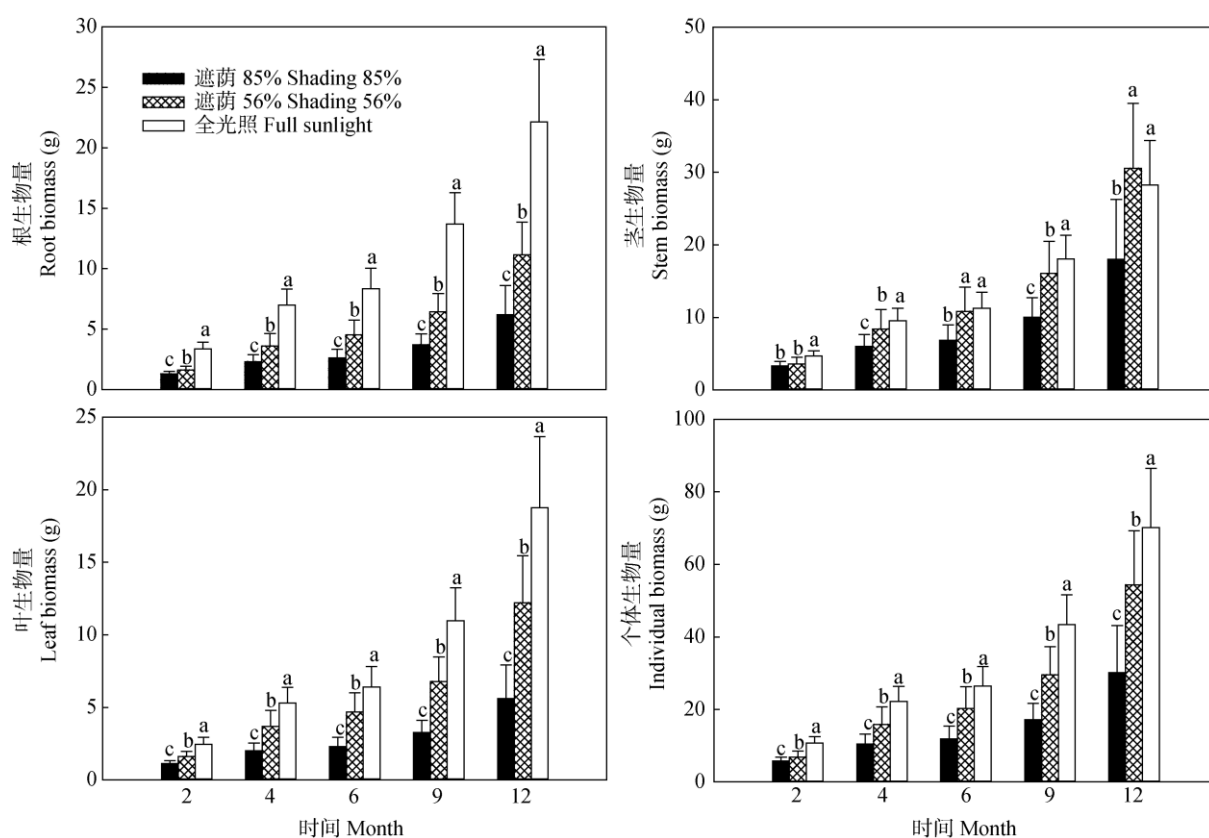


图3 遮荫处理下梅叶冬青叶、茎、根和个体生物量的增长量。 $n=30$ 。

Fig. 3 Increment in leaf, stem, root and individual biomass of *Ilex asprella* under shading treatment. $n=30$.

遮荫 56%处理和全光照,而后两者间的差异不显著。可见,遮荫处理(56%和 85%)对梅叶冬青的总生物量积累有显著的抑制作用,这种生物量的减少主要来源于叶和根生物量的减少。遮荫 56%处理对其茎和地上部分的生物量积累影响不明显。

3 结论和讨论

叶绿素参与光能的吸收和传递,常作为判断植物耐荫程度的依据之一,叶绿素含量高、叶绿素 a/b 小的植物具有较强的耐荫性^[1]。据报道,异株荨麻(*Urtica dioica*)随着遮荫程度的提高,其叶绿素含量明显提高,叶绿素 a/b 值则随着遮荫程度的提高而下降^[22]。臭柏(*Juniperus sabina*)和短梗大参(*Macropanax rosthornii*)等遮荫处理也有相似的结果^[23-24]。本研究表明,梅叶冬青经过遮荫处理后,Chl a+b、Chl a 和 Chl b 显著增加,且随着遮荫程度的提高呈上升趋势。而 Chl a/b 和胡萝卜素则呈相反的趋势,随着遮荫程度的提高而下降(表 1)。梅叶冬青叶片 Chl a、Chl b 和 Chl a+b 的增加,表明其可以通过

更多的天线色素捕获光能,同时更有效地利用蓝紫光来增加叶片叶绿体对光能的转化,进而增加光合作用的同化能力。梅叶冬青叶绿素含量的这种变化是对弱光环境的一种生理适应,其通过提高捕光能力,尽可能多地吸收光能来供给光合作用,从而适应遮荫环境带来的影响。

最大净光合速率、光补偿点和光饱和点等光合参数是表征植物对光强的适应指标,暗呼吸速率是衡量植物消耗有机物质的指标^[1]。刘悦秋等报道异株荨麻的光合速率峰值和日平均光合速率均随着遮荫程度的提高而明显下降,遮荫可使其降低光补偿点、光饱和点、净光合速率、暗呼吸速率^[22]。本研究的梅叶冬青在遮荫处理后,LCP 和 LSP 发生了变化,中等强度的遮荫(56%),其 LSP 增大,LCP 下降,说明梅叶冬青对遮荫环境响应明显,在中等遮荫环境下(56%)梅叶冬青不仅通过降低 LCP 来利用弱光,同时也提高了 LSP 和 P_{nmax} ,为其生长最大限度地积累有机物。过高的遮荫处理(85%),其 LSP、LCP 和 P_{nmax} 都明显下降,说明过高的遮荫处理抑制了其光合能力。梅叶冬青在遮荫环境下的 R_{dark} 和

AQY 没有发生明显的变化,说明其在遮荫环境下的呼吸消耗并没有减小,其光能利用效率也没有提高。这表明梅叶冬青并不具有很强的耐荫性。

光照是植物必需的环境因子之一,对植物的生长发育、生理生化及形态建成有着非常重要的影响。一般认为生长于弱光环境中的植物具有叶片大而薄、比叶重小等特征^[1]。王静等报道,三七(*Panax notoginseng*)在低光下通过增加比叶面积提高叶片光能捕获能力,在高光下利用更多的生物量构建保卫细胞或者增加叶肉细胞的密度,使叶片增厚,进而增加叶片的光合和固碳能力^[25]。熊静等^[26]对朱砂根(*Ardisia crenata*)进行遮荫处理,比叶面积(SLA)也增大。我们的研究结果表明,遮荫处理使梅叶冬青的叶长、宽、SLA 和单片叶面积明显增大;虽然单片叶干重、叶长宽比没有明显的变化,但其叶片厚度在遮荫处理后变薄,叶片含水量也明显提高,这与三七和朱砂根的研究结果类似。SLA 增大,增加了叶片细胞对光的捕获能力,增加了受光面积;叶片变薄有利于光辐射穿透叶表皮,使叶片更适应弱光的条件^[27-28]。可见梅叶冬青在遮荫的环境下,能够通过改变叶面积和叶厚度等叶片形态结构来适应弱光环境,是对低光的适应策略。

本研究结果表明,遮荫处理明显促进梅叶冬青株高和冠幅的增长,抑制径向生长的增长,这与刘从等^[9]的 mata 分析结果相似。对这一现象的解释多数认为,幼苗为了最大程度地获取光照,会将同化的碳更多地用于垂直生长,而减少用于径向生长,遮荫有利于幼苗在林下更快的向上生长以获取足够的光资源,充分体现了幼苗地径和株高对遮荫环境的适应策略^[9,29-30]。本研究结果还表明,在遮荫初期,遮荫强度越大,梅叶冬青的株高增长量越大,但遮荫后期这种生长差异变小,第 12 个月时,遮荫处理与全光照间的株高增长量已经无明显差异。这可能与梅叶冬青是灌木的生物学特性有关,也说明在遮荫处理试验中,处理时间不同,其结果可能不同。

一般认为木本植物光合作用有一定的光强范围,其生物量积累也存在较佳光强范围^[1]。本研究表明,全光照下梅叶冬青的总生物量积累最大,遮荫处理会抑制其总生物量的积累,特别是遮荫处理后期对叶和根生物量积累的抑制作用更明显,可见梅叶冬青对光强有一定的要求,过低的光强不利于其生长。综合来看,梅叶冬青有一定的耐荫能力,有耐荫偏阳的特性,

在实际生产中应避免过度荫蔽。因此,梅叶冬青在林下种植时,要及时调控乔木冠层的透光率,一般认为,乔木冠层的透光率应大于 44%为宜。

参考文献

- [1] VALLADARES F, NIINEMETS Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences [J]. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2008, 39: 237–257. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506.
- [2] DAI H, ZHANG Q, FANG Y M. Research progress of plant shade-tolerance [J]. *J Anhui Agric Sci*, 2015, 43(19): 18–20. doi: 10.13989/j.cnki.0517-6611.2015.19.009.
代慧, 张强, 方炎明. 植物耐荫性研究进展 [J]. *安徽农业科学*, 2015, 43(19): 18–20. doi: 10.13989/j.cnki.0517-6611.2015.19.009.
- [3] YIN D S, SHEN H L. Shade tolerance and the adaptability of forest plants in morphology and physiology: A review [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2016, 27(8): 2687–2698. doi: 10.13287/j.1001-9332.201608.018.
殷东生, 沈海龙. 森林植物耐荫性及其形态和生理适应性研究进展 [J]. *应用生态学报*, 2016, 27(8): 2687–2698. doi: 10.13287/j.1001-9332.201608.018.
- [4] WESTOBY M, FALSTER D S, MOLES A T, et al. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species [J]. *Ann Rev Ecol Evol Syst*, 2002, 33: 125–159. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452.
- [5] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, 428(6985): 821–827. doi: 10.1038/nature02403.
- [6] WRIGHT I J, ACKERLY D D, BONGERS F, et al. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven Neotropical forests [J]. *Ann Bot*, 2007, 99(5): 1003–1015. doi: 10.1093/aob/mcl066.
- [7] FALSTER D S, DUURSMA R A, FITZJOHN R G. How functional traits influence plant growth and shade tolerance across the life cycle [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115(29): E6789–E6798. doi: 10.1073/pnas.1714044115.
- [8] AN F, LIN W F. Significances of plant shade-tolerance study and its advances [J]. *Chin J Trop Agric*, 2005, 25(2): 68–72. doi: 10.3969/j.issn.1009-2196.2005.02.016.
安锋, 林位夫. 植物耐荫性研究的意义与现状 [J]. *热带农业科学*, 2005, 25(2): 68–72. doi: 10.3969/j.issn.1009-2196.2005.02.016.
- [9] 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. doi: 10.5846/stxb201611012221.
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.
- [10] ZHANG L Q, ZHOU Q, XIAO C L. Research progress in the shade endurance of garden plant [J]. J Anhui Agric Sci, 2006, 34(19): 4851–4853. doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2006.19.015.
- 张林青, 周青, 肖程岭. 园林植物耐阴性研究进展 [J]. 安徽农业科学, 2006, 34(19): 4851–4853. doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2006.19.015.
- [11] Delectis Flora Reipublicae Popularis Sinicae, Agenda Academiae Sinicae Edita. Flora Reipublicae Popularis Sinicae, Tomus 45(2) [M]. Beijing: Science Press, 1999: 258–258.
- 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志, 第45卷第2分册 [M]. 北京: 科学出版社, 1999: 258–258.
- [12] YAN Y Q, YU C L, HUANG T K, et al. Traditional Chinese Medicine (TCM) Example, Vol. 2 [M]. Beijing: China Medical Science Press, 1996: 277–278.
- 严永清, 余传隆, 黄泰康, 等. 中药辞海, 第2卷 [M]. 北京: 中国医药科技出版社, 1996: 277–278.
- [13] HUANG Y F, XIE L S, LI J F. Cultivation techniques of *Ilex asprella* [J]. Modern Hort, 2014(6): 41. doi: 10.3969/j.issn.1006-4958.2014.11.024.
- 黄玉芬, 谢李崧, 黎军发. 岗梅栽培技术 [J]. 现代园艺, 2014(6): 41. doi: 10.3969/j.issn.1006-4958.2014.11.024.
- [14] CAI S K, TANG Y F, HUANG Y H. Tissue culture and rapid propagation of *Ilex asprella* (Hook. et Arn.) Champ.ex Benth [J]. Plant Physiol Commun, 2006, 42(6): 1137.
- 蔡时可, 汤亚飞, 黄云海. 岗梅的组织培养和快速繁殖 [J]. 植物生理学通讯, 2006, 42(6): 1137.
- [15] WU Y B, CHEN S Q, ZHANG J W, et al. Cutting propagation test of *Ilex asprella* [J]. J Chin Med Mat, 2006, 29(5): 429–430. doi: 10.3321/j.issn:1001-4454.2006.05.006.
- 吴永彬, 陈树清, 张洁文, 等. 岗梅扦插繁殖试验 [J]. 中药材, 2006, 29(5): 429–430. doi: 10.3321/j.issn:1001-4454.2006.05.006.
- [16] ZENG K, CHEN L H, QIU Q, et al. Advances on of *Ilex asprella* roots [J]. Chin J Ethnomed Ethnopharm, 2012, 21(18): 28–29. doi: 10.3969/j.issn.1007-8517.2012.18.019.
- 曾坤, 陈良华, 丘琴, 等. 岗梅根的研究进展 [J]. 中国民族民间医药, 2012, 21(18): 28–29. doi: 10.3969/j.issn.1007-8517.2012.18.019.
- [17] GONG X Y, ZHOU L X, FU S L, et al. Effects of different treatments on cuttings rooting in *Ilex asprella* [J]. Nonwood For Res, 2017, 35(3): 85–92. doi: 10.14067/j.cnki.1003-8981.2017.03.012.
- 公绪云, 周丽霞, 傅声雷, 等. 不同处理对梅叶冬青插穗生根的影响 [J]. 经济林研究, 2017, 35(3): 85–92. doi: 10.14067/j.cnki.1003-8981.2017.03.012.
- [18] GONG X Y, RAO X Q, ZHOU L X, et al. Dynamics of shade tolerance, biomass, and individual growth of five understory plant species in *Eucalyptus urophylla* plantations [J]. Acta Ecol Sin, 2018, 38(3): 1124–1133. doi: 10.5846/stxb201612022484.
- 公绪云, 饶兴权, 周丽霞, 等. 尾叶桉林下5种植物的耐阴性、生物量及其个体消长 [J]. 生态学报, 2018, 38(3): 1124–1133. doi: 10.5846/stxb201612022484.
- [19] HORTON J L, NEUFELD H S. Photosynthetic responses of *Microstegium vimineum* (Trin.) A. Camus, a shade-tolerant, C₄ grass, to variable light environments [J]. Oecologia, 1998, 114(1): 11–19. doi: 10.1007/s004420050414.
- [20] QUERO J L, VILLAR R, MARAÑÓN T, et al. Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: Physiological and structural leaf responses [J]. New Phytol, 2006, 170(4): 819–834. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01713.x.
- [21] XU D Q. Photosynthetic Efficiency [M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 2002: 9–19.
- 许大全. 光合作用效率 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 9–19.
- [22] LIU Y Q, SUN X Y, WANG Y, et al. Effects of shades on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Urtica dioica* [J]. Acta Ecol Sin, 2007, 27(8): 3457–3464. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2007.08.044.
- 刘悦秋, 孙向阳, 王勇, 等. 遮荫对异株荨麻光合特性和荧光参数的影响 [J]. 生态学报, 2007, 27(8): 3457–3464. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2007.08.044.
- [23] ZHAO S, HUANG Q X, LI Y L, et al. Effects of shading treatments on photosynthetic characteristics of *Juniperus sabina* Ant. seedlings [J]. Acta Ecol Sin, 2014, 34(8): 1994–2002. doi: 10.5846/stxb201306101606.
- 赵顺, 黄秋娴, 李玉灵, 等. 遮荫处理对臭柏幼苗光合特性的影响 [J]. 生态学报, 2014, 34(8): 1994–2002. doi: 10.5846/stxb201306101606.
- [24] LIANG W B, NIE D L, WU S Z, et al. Effects of shading on the growth and photosynthesis of *Macropanax rosthornii* seedlings [J]. Chin J Ecol, 2015, 34(2): 413–419. doi: 10.13292/j.1000-4890.2015.0058.
- 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. doi: 10.13292/j.1000-4890.2015.0058.
- [25] WANG J, KUANG S B, ZHOU P, et al. Agronomic and quality traits of two-year-old *Panax notoginseng* response to environmental light intensity [J]. J Trop Subtrop Bot, 2018, 26(4): 375–382. doi: 10.11926/jtsb.3884.
- 王静, 匡双便, 周平, 等. 二年生三七农艺和质量性状对环境光强的响应特征 [J]. 热带亚热带植物学报, 2018, 26(4): 375–382. doi:

- 10.11926/jtsb.3884.
- [26] XIONG J, WANG C, XING W L, et al. Morphological and physiological responses of *Ardisia crenata* seedlings under different light intensities [J]. *Plant Sci J*, 2018, 36(5): 736–744. doi: 10.11913/PSJ.2095-0837.2018.50736.
- 熊静, 王臣, 邢文黎, 等. 朱砂根幼苗在不同光照强度下的形态和生理响应 [J]. *植物科学学报*, 2018, 36(5): 736–744. doi: 10.11913/PSJ.2095-0837.2018.50736.
- [27] CAI Y L, SONG Y C. Adaptive ecology of lianas in Tiantong evergreen broad-leaved forest, Zhejiang, China: I. Leaf anatomical characters [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 2001, 25(1): 90–98.
- 蔡永立, 宋永昌. 浙江天童常绿阔叶林藤本植物的适应生态学: I. 叶片解剖特征的比较 [J]. *植物生态学报*, 2001, 25(1): 90–98.
- [28] LI F L, BAO W K. Responses of the morphological and anatomical structure of the plant leaf to environmental change [J]. *Chin Bull Bot*, 2005, 22(S1): 118–127.
- 李芳兰, 包维楷. 植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应 [J]. *植物学通报*, 2005, 22(S1): 118–127.
- [29] XUE S L, WANG Q C, SUN X X, et al. Effects of shading on the photosynthetic characteristics, growth, and biomass allocation in *Fraxinus mandshurica* and *Quercus mongolica* [J]. *Bull Bot Res*, 2012, 32(3): 354–359.
- 薛思雷, 王庆成, 孙欣欣, 等. 遮荫对水曲柳和蒙古栎光合、生长和生物量分配的影响 [J]. *植物研究*, 2012, 32(3): 354–359.
- [30] 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. doi: 10.11707/j.1001-7488.20150216.
- 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.