

遮阴对四季桂生理生态特性的影响

杨亚男¹, 潘远智^{1*}, 齐豫川¹, 鲜小林^{2,3}, 陈睿^{2,3}, 刘柿良¹

(1. 四川农业大学风景园林学院, 成都 611130; 2. 四川农业科学院园艺研究所, 成都 610066; 3. 农业部西南地区园艺作物生物学与种质创制重点实验室, 成都 610066)

摘要: 为了解遮阴对四季桂(*Osmanthus fragrans*)生长的影响, 研究了成都地区夏季遮阴处理下四季桂扦插苗生理生态特性的变化。结果表明, 随遮光率增加, 比叶重下降; 叶绿素 b (Chl b) 含量增加, Chl a/b 降低。遮阴下叶片可溶性糖、可溶性蛋白含量降低, 以 80% 遮光率下降的最显著; 随遮光率上升, 叶片丙二醛(MDA)含量下降, 超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性降低, 以 55%、80% 遮光率的 MDA 含量下降显著。遮阴处理下, 叶片光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、最大净光合速率(P_{max})、暗呼吸速率(R_d)均下降, 而表观量子速率(AQE)增大; 瞬时光能利用率(LUE)升高, 净光合速率(P_n)、气孔导度(Gs)、气孔限制值(Ls)均降低, 胞间 CO_2 浓度(Ci)升高。四季桂幼苗主要通过提高 P_n 和抗氧化酶活性来适应强光环境; 降低 SLW、LSP、LCP 和 R_d , 提高 Chl 和 Ci 含量, 增大 AQE 和 LUE 提高弱光利用能力, 中度遮阴(25%、55% 遮光率)有利于幼苗在夏季的生长。

关键词: 遮阴; 四季桂; 抗氧化酶; 光适应

doi: 10.11926/jtsb.3634

Effect of Shading on Physiological and Ecological Characteristics of *Osmanthus fragrans*

YANG Ya-nan¹, PAN Yuan-zhi^{1*}, QI Yu-chuan¹, XIAN Xiao-lin^{2,3}, CHEN Rui^{2,3}, LIU Shi-liang¹

(1. College of Landscape Architecture, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China; 2. Horticulture Institute, Sichuan Academy of Agricultural Science, Chengdu 610066, China; 3. Genetic Improvement of Southwest Region of Ministry of Agriculture, Chengdu 610066, China)

Abstract: In order to understand the effect of shading on growth of *Osmanthus fragrans*, the changes in physiological characters of three-year-old *O. fragrans* seedlings in summer were studied under shading in Chengdu. The results showed that the specific leaf weight decreased, chlorophyll b content increased, but the chl a/b was reduced with increment of shading rate. The soluble sugar and soluble protein contents in leaf decreased under shading, while those had the most significant effect under 80% shading. Malondialdehyde (MDA) content in leaf reduced, catalase (CAT), peroxidase (POD) and superoxide dismutase (SOD) activities decreased with increasing of shading rate, and MDA content decreased significantly under 55%–80% shading. The light saturation point (LSP), light compensation point (LCP), maximum net photosynthetic rate (P_{max}) and dark respiration rate (R_d) all decreased, but the apparent quantum efficiency (AQE) increased under shading. Otherwise, instantaneous light energy utilization (LUE) increased, net photosynthetic rate (P_n) and stomatal conductance (Gs) decreased, inversely intercellular CO_2 concentration (Ci) increased with the shading rate increment. Therefore, the seedlings of *O. fragrans* could adapt to strong light environment by improving P_n and antioxidant enzyme activities; enhance weak light utilization ability by decreasing SLW、LSP、LCP and R_d , and increasing chlorophyll content,

收稿日期: 2016-06-02

接受日期: 2016-08-04

基金项目: 四川省自然科学基金项目(2014-LY-176)资助

This work was supported by the Natural Science Foundation of Sichuan (Grant No. 2014-LY-176).

作者简介: 杨亚男(1991~), 女, 硕士, 主要从事园林植物生理生态学研究。E-mail: happyyyn@126.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: scpyzls@163.com

Ci and AQE, LUE. So, it could grow better under moderate shading (25% and 55% shading rate) in summer.

Key words: Shading; *Osmanthus fragrans*; Antioxidant enzyme; Light adaptation

光环境直接影响植物的生长发育和分布更新,是影响光合作用发生的决定性因素^[1],光照过强或过弱都会对植物生长产生不利影响。有研究表明,植物自身建立起多种保护适应机制对抗外界光环境的变化,比如光照过强时,植物通过降低叶绿体活动来减少光能吸收和激活一系列酶促和非酶促反应以消除体内活性氧^[2-3],减少叶片的伤害;光照过弱时,则会通过降低比叶重(SLW),增加光合色素含量,提高表观量子效率(AQE),降低光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)和暗呼吸速率(R_d)等,来提高弱光利用率^[4]。近年来,随着城市高大建筑的增多和层次绿化配置理念的发展,适应光强范围广的绿化植物的优势愈发明显^[5]。同时,传统绿篱植物,如紫叶小檗(*Berberis thunbergii*)、金叶榆(*Ulmus pumila*)等在 50%以上遮光环境下叶色返绿^[6],观赏性下降。然而四季桂(*Osmanthus fragrans*)作为近年发展起来的优良园林绿化树种,株型低矮,耐修剪,花期长,尤其冬春少花季节,桂香怡人,被用作绿篱植物种植在半阴环境中表现良好,在西南地区的绿化应用渐广。目前,对四季桂的光合特性已有初步研究,具有光合“午休”现象^[7],冬季可通过减小光补偿点(LCP)以增大对光照的适应,维持一定的净光合速率(P_n)和固氮量^[8-9],却并未明确划分其适光范围和其适应光环境的生理生态机制。本文通过对四季桂‘金玉台阁’(*Osmanthus fragrans* ‘Jinyutai’)品种进行遮阴处理,研究四季桂植株光合色素、抗氧化酶系统和光合能力的变化,探讨其对光环境的适应机理,为园林栽培管理、绿化配置提供参考,且为其园林应用和市场推广提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 材料

试验在四川省农业科学院新都基地内进行,该区属亚热带湿润季风气候,年均温 16.2℃,极端最高温 35.5℃,极端最低温 -5.4℃,年均相对湿度 81.5%,无霜期 271 d,年均日照率为 32%,日照天数 100 d,多年平均降水量 911.7 mm。试验材料选取 60 株株高 50~60 cm,长势一致且生长良好的 3 年生‘金玉台阁’四季桂(*Osmanthus fragrans* ‘Jinyutai’)扦插苗,无纺

布盆直径 40 cm,高 30 cm,盆土为微酸性砂质壤土。统一修剪,摘除花朵,移放至通风良好、光照适宜的露天场地,5 盆为 1 小组,3 小组为 1 大组,小组间距 2.5 m×2.5 m,试验期间统一正常水肥管理。

1.2 遮阴处理

2014 年 11 月 7 日开始遮阴,用市售黑色遮阴网(以 LX-1010b 数字照度计实际测定为准)设置 3 个处理:C1 (一层遮阴网人工抽丝,遮光度 25%)、C2 (一层遮阴网,遮光度 55%)、C3 (两层遮阴网,遮光度 80%),以全光照作为对照(CK)。处理组用竹竿和塑料管架设长×宽×高(2.5 m×1.8 m×1.3 m)的方框,根据遮阴标准覆盖遮阴网形成四面遮阴环境,遮光罩底部距地面 20 cm,以保证通风。2015 年 5 月 1 日起(遮阴 150 d 后)开始采样,选择长势一致的当年生健康枝条顶端第 3~4 片成熟叶片,每隔 40 d 采样 1 次,共采样 4 次。

1.3 叶片生理指标

比叶重测定采用打孔法^[10],取新鲜叶片,用直径为 0.7 cm 的打孔器打孔 15 个,105℃杀青 30 min,80℃烘干,称量干质量,计算单位面积叶质量($g\ m^{-2}$);叶绿素含量采用张治安^[11]的方法测定,称取鲜样 0.3 g,剪碎,加入按 1:1 混合均匀的乙醇-丙酮混合液 10 mL,摇匀后密封避光浸提 48 h,上清液在 665 nm 和 649 nm 下测定吸光度,并计算叶绿素 a、叶绿素 b 和叶绿素总含量。可溶性糖含量采用蒽酮法^[11]测定;可溶性蛋白采用考马斯亮蓝法^[11]测定;MDA 含量采用硫代巴比妥酸比色法,CAT 活性测定采用紫外吸收法,POD 活性测定采用愈创木酚法,SOD 活性测定采用氮蓝四唑(NBT)光化还原法,均参照李合生^[12]的方法测定。所有指标的测定均 3 次重复。

1.4 光合参数测定

7 月份选择连续的晴天的上午 9:00-11:30 和下午 3:00-5:00,每组处理选择 3 株植株,选取中上部生长位相同的 3 片成熟的功能叶片测定。使用 Li-6400 光合分析仪,控温(25±5)℃,相对湿度(60±5)%,CO₂浓度 380 $\mu\text{mol}\ \text{mol}^{-1}$,内置光源设置 16 个光照梯度:0、30、60、100、150、200、300、

400、600、800、1000、1200、1400、1600、1800 和 2000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 每个梯度稳定 3 min, 重复 3 次。测定前将待测叶片在 1000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 光强下诱导 30 min。测得数据使用 SPSS 17.0 软件利用叶子飘等^[13]改进的直角双曲线修正模型进行拟合, 得出光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、暗呼吸速率(R_d)、表观量子效率(AQE)等光合参数值。该模型为: $P_n = \alpha(1 - \beta \text{PAR}) / (1 + \gamma \text{PAR}) - R_d$, 式中, P_n 为净光合速率, α 、 β 、 γ 为系数, PAR 为光强, R_d 为植物的暗呼吸速率。其中, α 为曲线初始斜率; β 为修正系数; $\gamma = \alpha / P_{\max}$ 。

$$\text{LSP} = \frac{\sqrt{(\beta + \gamma)\beta} - 1}{\gamma};$$
$$P_{\max} = \alpha \left[\frac{\sqrt{\beta + \gamma} - \sqrt{\beta}}{\gamma} \right]^2 - R_d;$$
$$\text{AQE} = \alpha \frac{1 - 2\beta \text{LCP} - \beta \gamma \text{LCP}^2}{(1 + \alpha \text{LCP}^2)};$$
$$\text{LCP} = \frac{\alpha - \gamma R_d - \sqrt{(\gamma R_d - \alpha)^2 - 4\alpha\beta R_d}}{2\alpha\beta}$$

在相同环境条件下, 每个处理随机选择 3 株生长良好的植株, 每株选择 3 片充分受光、叶位一致的成熟叶片, 测定叶片气体交换参数, 包括净光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i), 同时记录 PPFD 和大气 CO_2 浓度(C_a)等环境参数, 并计算瞬时光能利用率(LUE)、气孔限制值(L_s): $\text{LUE} = P_n / \text{PPFD}$; $L_s = 1 - C_i / C_a$ 。

1.5 数据分析处理

采用 SPSS 17.0 对数据进行方差分析, Excel 2007 进行数据运算和图表处理。

2 结果和分析

2.1 对叶片比叶重及叶绿素含量的影响

从表 1 可见, 叶片比叶重与遮光率呈负相关,

遮阴 150 d 后, C2、C3 处理较对照显著下降, 遮阴 190 d, 处理的比对照显著下降, 且 $\text{CK} > \text{C1} > \text{C2} > \text{C3}$, 但遮阴 230 d 后, 3 个处理间的无显著差异。随遮光率增大, 叶片叶绿素含量呈上升趋势, 且叶绿素 b 含量显著上升, 叶绿素 a/b 显著下降。遮阴 190 d, C2、C3 处理的叶绿素 b 比对照显著上升, 分别增长 25.5%和 28.0%; 遮阴 230 d 后, 3 个处理的叶绿素 b 含量均显著上升, 分别为对照的 1.21、1.32 和 1.60 倍(表 2)。

2.2 对叶片可溶性糖、可溶性蛋白含量的影响

从图 1 可见, 随遮光率增大, 叶片可溶性糖和可溶性蛋白含量总体均呈下降趋势。遮阴 150 d, 处理的可溶性糖含量均比对照显著下降, 分别下降了 16.0%、11.5%和 29.0%, 仅 C3 处理的可溶性蛋白含量显著低于对照; 遮阴 190 d 和 230 d 后, 仅 C3 处理的可溶性糖含量显著低于对照, 分别下降了 33.3%和 40.7%; 遮阴 270 d 后, 处理的可溶性糖和可溶性蛋白含量均显著低于对照。

2.3 对叶片抗氧化酶系统的影响

从图 2 可看出, 遮阴 150 d, 植株 MDA 含量均较低(图 2: A), 且 C2、C3 处理的 POD、CAT 活性均比对照显著下降; 随遮阴时间延长, 3 个处理的 MDA 含量、CAT、SOD、POD 活性均显著低于对照。但遮阴 230 d 时, 处理的 SOD 活性比对照高(图 2: C), C3 处理的 POD 活性较其他遮阴处理显著上升(图 2: D), 但仍显著低于对照, 遮阴 270 d 时, C2、C3 处理的 CAT 活性显著高于 C1 处理(图 2: B)。

2.4 遮阴对四季桂叶片气体交换参数的影响

本研究采用直角双曲线修正模型拟合出的曲线与实测值较相符($R^2 > 0.990$, 表 3)。统计表明, 遮阴处理后, 四季桂 LSP、LCP 降低, 且 C2、C3 处

表 1 不同遮阴处理四季桂叶片比叶重($\text{g m}^{-2} \text{DW}$)的变化
Table 1 Changes in specific leaf weight ($\text{g m}^{-2} \text{DW}$) of *Osmanthus fragrans* under shading

	时间 Days			
	150	190	230	270
CK	0.0112±0.0001a	0.0128±0.0003a	0.0119±0.0003a	0.0150±0.0018a
C1	0.0111±0.0002a	0.0108±0.0001b	0.0096±0.0003b	0.0129±0.0003b
C2	0.0105±0.0002b	0.0097±0.0003c	0.0092±0.0002b	0.0120±0.0000ab
C3	0.0093±0.0004c	0.0093±0.0005c	0.0093±0.0001b	0.0109±0.0003c

同列数据后不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。下表同。
Data followed different letters indicate significant difference at 0.05 level. The same is following Tables.

表 2 不同遮阴处理四季桂叶片叶绿素含量(mg g⁻¹ FW)的变化
Table 2 Changes in chlorophyll (Chl) content (mg g⁻¹ FW) of *Osmanthus fragrans* under shading

		时间 Days			
		150	190	230	270
Chl a	CK	7.77±0.03a	7.81±0.01a	7.99±0.07b	7.67±0.02a
	C1	7.72±0.13a	7.79±0.03a	8.01±0.11b	7.63±0.02ab
	C2	7.74±0.08a	7.81±0.05a	8.18±0.09ab	7.65±0.08ab
	C3	7.74±0.07ab	7.77±0.05a	8.12±0.07ab	7.53±0.005b
Chl b	CK	3.50±0.11b	4.04±0.08b	3.70±0.24c	3.39±0.13c
	C1	3.97±0.11b	4.22±0.20b	3.95±0.15c	4.12±0.13b
	C2	4.72±0.31a	5.07±0.05a	5.13±0.12b	4.49±0.30b
	C3	5.08±0.65a	5.17±0.11a	5.60±0.38a	5.44±0.19a
Chl a+b	CK	11.27±0.09b	11.85±0.08b	11.69±0.31b	11.06±0.12c
	C1	11.69±0.23b	12.01±0.22b	11.96±0.11b	11.75±0.13b
	C2	12.46±0.31a	12.88±0.10a	13.31±0.13a	12.14±0.38b
	C3	12.81±0.65a	12.94±0.16a	13.72±0.31a	12.97±0.27a
Chl a/b	CK	2.22±0.08a	1.93±0.03a	2.17±0.12a	2.26±0.09a
	C1	1.94±0.03b	1.85±0.08a	2.03±0.10a	1.85±0.06b
	C2	1.64±0.10c	1.54±0.01b	1.59±0.04b	1.71±0.10b
	C3	1.54±0.18c	1.50±0.02b	1.45±0.10b	1.38±0.04c

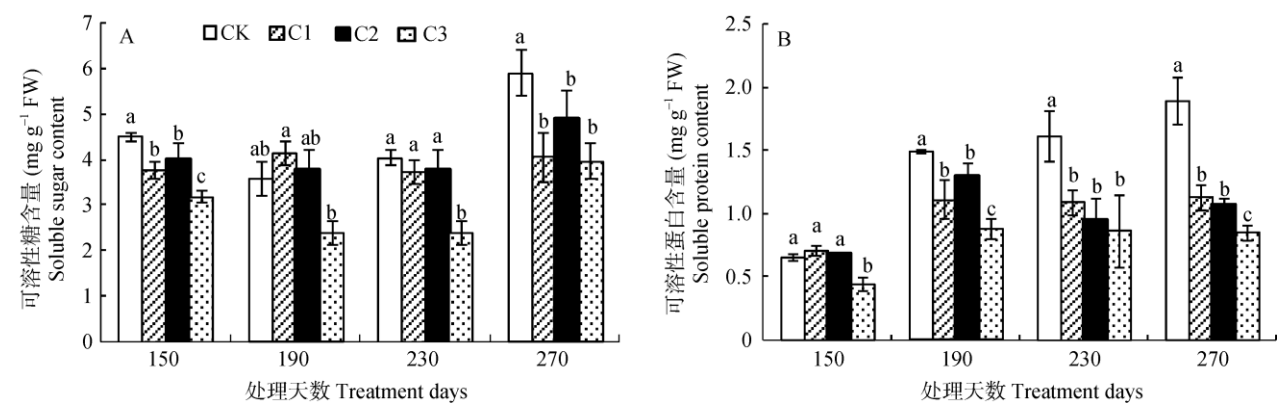


图 1 不同遮阴处理下四季桂叶片可溶性糖含量(A)和可溶性蛋白含量(B)的变化。柱上不同字母表示差异显著($P<0.05$); CK、C1、C2、C3 分别为全光照、25%、55%和 80%光照。下同图。
Fig. 1 Changes in soluble sugar content (A) and soluble protein content (B) in *Osmanthus fragrans* under shading. Different letters upon column indicate significant difference at 0.05 level. CK, C1, C2 and C3 indicate full sunlight, shading rate of 25%, 55% and 80%, respectively. The same is following Figures.

以 C3 处理达显著水平。 $P_{\max}$ 随遮光率上升呈下降趋势, C2、C3 处理下降显著, 而 AQE 则相反, 且 3 个遮阴处理均较对照显著上升。
遮阴处理对四季桂叶片气体交换参数的影响显著(表 4)。随遮光率增加, P_n 呈下降趋势, C2 和 C3 处理分别较对照下降了 43.4%、46.9%, 达显著差异。Tr 与 P_n 的变化趋势一致, C3 处理比对照显著下降, C1、C2 值虽有所降低, 但不显著; LUE 的变化趋势则相反, 随遮光率上升而上升, C3 处理的是对照的 4.19 倍。Gs、Ls 随遮光率上升显著下降, Ci 却随遮光率上升而显著上升。相关性分析表

明(表 5), Ci 与 P_n 、Gs 呈极显著负相关, 且与 LUE 呈极显著正相关($P<0.01$); Ls 与 P_n 、Gs、Tr 呈极显著正相关($P<0.01$), LUE 与 P_n 呈显著负相关($P<0.05$), 而与 Gs、Tr、Ls 呈极显著负相关($P<0.01$)。

3 讨论和结论

光照可直接影响植物形态建成^[14], 包括外部形态、叶片色素含量和内部解剖结构等^[15-16]。四季桂在遮阴环境下表现出比叶重降低、叶片变薄、叶绿素含量尤其是 Chl b 含量上升, 与扶芳藤(*Euonymus*

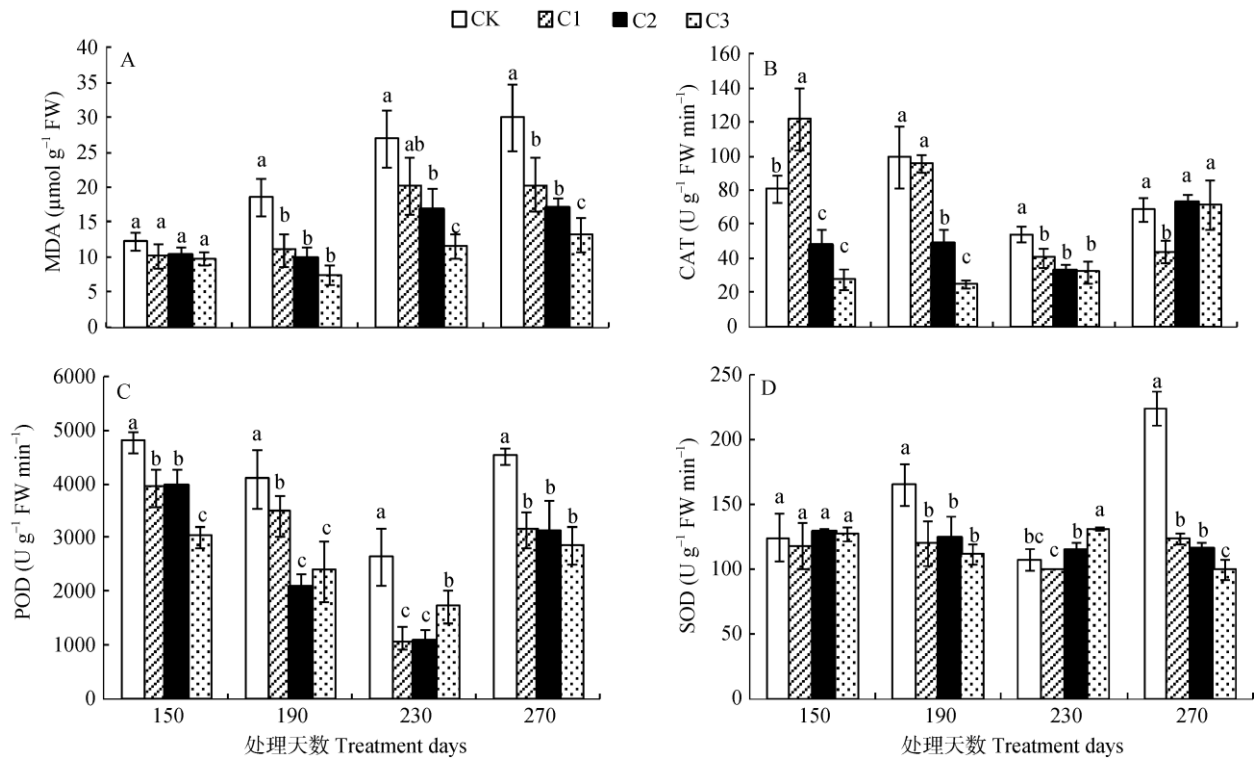


图 2 不同遮阴处理下四季桂叶片丙二醛(MDA)含量, 过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)活性变化

Fig. 2 Changes in MDA content, POD, SOD and CAT activities of *Osmanthus fragrans* under shading

表 3 不同遮阴处理四季桂叶片的光响应参数

	AQE ($\mu\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$)	R_d ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	P_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	LSP ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	LCP ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	相关系数 Correlation coefficient
CK	$0.027 \pm 0.001\text{c}$	$1.02 \pm 0.07\text{a}$	$8.33 \pm 0.06\text{a}$	$1238.6 \pm 26.9\text{a}$	$38.1 \pm 0.12\text{a}$	0.990
C1	$0.037 \pm 0.002\text{b}$	$1.02 \pm 0.04\text{a}$	$7.92 \pm 0.12\text{a}$	$1172.0 \pm 32.9\text{a}$	$38.0 \pm 0.10\text{a}$	0.991
C2	$0.040 \pm 0.002\text{b}$	$0.95 \pm 0.04\text{a}$	$5.76 \pm 0.14\text{b}$	$885.0 \pm 47.7\text{b}$	$29.7 \pm 0.87\text{b}$	0.995
C3	$0.046 \pm 0.002\text{a}$	$0.86 \pm 0.03\text{b}$	$4.32 \pm 0.12\text{c}$	$748.0 \pm 18.5\text{c}$	$21.9 \pm 0.35\text{c}$	0.992

AQE: 表观量子效率; R_d : 暗呼吸速率; P_{max} : 最大净光合速率; LSP: 光饱和点; LCP: 光补偿点。

AQE: Apparent quantum yield; R_d : Dark respiration rate; P_{max} : Maxium net photosynthetic rate; LSP: Light saturation point; LCP: Light compensation point.

表 4 不同遮阴处理四季桂叶片的气体交换参数和瞬时光能利用率

	P_n ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Gs ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Ci ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Tr ($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	LUE (mmol mol^{-1})	Ls
CK	$7.72 \pm 0.60\text{a}$	$125.62 \pm 6.9\text{a}$	$251.52 \pm 10.6\text{c}$	$2.67 \pm 0.68\text{a}$	$8.67 \pm 0.76\text{c}$	$0.29 \pm 0.01\text{a}$
C1	$7.80 \pm 0.46\text{a}$	$98.53 \pm 11.8\text{b}$	$281.03 \pm 18.5\text{b}$	$2.17 \pm 0.37\text{ab}$	$12.55 \pm 1.09\text{b}$	$0.27 \pm 0.01\text{b}$
C2	$4.37 \pm 0.68\text{b}$	$75.67 \pm 7.0\text{c}$	$316.63 \pm 9.4\text{a}$	$2.14 \pm 0.29\text{ab}$	$12.74 \pm 1.81\text{b}$	$0.21 \pm 0.02\text{c}$
C3	$4.10 \pm 0.89\text{b}$	$59.67 \pm 5.5\text{d}$	$332.21 \pm 19.1\text{a}$	$1.33 \pm 0.20\text{b}$	$36.36 \pm 2.54\text{a}$	$0.14 \pm 0.01\text{d}$

P_n : 净光合速率; Gs: 气孔导度; Ci: 胞间 CO_2 浓度; Tr: 蒸腾速率; LUE: 瞬时光能利用率; Ls: 气孔限制值。

P_n : Net photosynthetic rate; Gs: Stomatal conductance; Ci: Inter-cellular CO_2 concentratio; Tr: Transpiration rate; LUE: Instantaneous light energy utilization; Ls: Stomatal limiting value.

表 5 四季桂叶片气体交换参数与瞬时光能利用率之间的相关性

Table 5 Correlation coefficients among gas exchange parameters and instantaneous light utilization in *Osmanthus fragrans*

	P_n	Gs	Ci	Tr	Ls	LUE
P_n	1					
Gs	0.851**	1				
Ci	-0.814**	-0.913**	1			
Tr	0.477	0.733**	-0.727**	1		
Ls	0.862**	0.913**	-0.900**	0.743**	1	
LUE	-0.628*	-0.751**	0.713**	-0.768**	-0.896**	1

fortune)^[17]、金森女贞(*Ligustrum japonicum* ‘Howardii’)^[18]等在弱光下的表现一致,既有助于增大自身受光面积,有利于叶片吸收遮阴条件下占优势的短波蓝紫光,维持光系统 I (PSI)与光系统 II (PS II)之间的能量平衡^[19],使植物在弱光下也可获得充足的进行光合作用的物质基础。80%遮光处理,四季桂叶片可溶性糖、可溶性蛋白含量显著降低,说明光照太弱不利于叶片光合产物的积累,且不利于多种光合作用相关酶(如 Rubisco)含量的增加;而在 6、7 月份,25%和 55%遮阴处理叶片可溶性糖含量与对照无显著差异,说明夏季适度遮阴未对光合产物的积累产生不利影响,这与植物在逆境下会主动积累可溶性糖的结论^[20]相符。

有研究表明,光照过强会伤害植物叶片的光合系统,加剧膜脂过氧化作用,减弱光合能力^[21]。本研究中,遮阴 230~270 d,四季桂叶片的 MDA 含量显著低于对照,这与金莲花(*Trollius chinensis*)^[22]、骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)^[23]分别在 60%~80%和 30%~70%遮光下 MDA 含量的变化相似,说明遮阴处理对叶片起到了一定的保护作用。桤木(*Alnus cremastogyne*)^[24]幼苗随光强增加其抗氧化酶(SOD、CAT、APX)活性增强,清除活性氧的能力增强。本试验结论相似,强光下四季桂叶片协同多种抗氧化酶协作(SOD、POD、CAT 活性总体升高)来保证其正常生长。

遮阴下,四季桂的 P_{max} 、LSP、LCP 和 R_d 均降低,说明其对弱光环境有一定的适应性,这与对红叶桃(*Prunus persica*)^[25]、黄波罗(*Phellodendron amurense*)^[26]等能耐阴树种的研究结果相似。四季桂 LCP 的下降有助于其在极弱光下迅速抵消呼吸消耗,利于维持碳的净积累^[27],而 R_d 降低,说明其能够在较低的光照下依然保持 $P_n > 0$,这与厚皮甜瓜(*Muskmelon seeding*)^[28]、台湾桤木(*Alnus formosana*)^[4]幼苗在弱光下 R_d 的变化相似。四季桂叶片的 AQY 与遮光率成正相关,说明弱光能加快四季

桂叶片实现净光合积累过程,但是过度遮阴(80%遮光率)使得叶片的 P_{max} 显著下降,光合产物得不到有效积累进而对植株生长发育产生不利影响,这与大叶黄杨(*Buxus megistophylla*)^[29]、紫叶李(*Prunus cerasifera*)^[14]在遮阴下 P_{max} 的变化趋势一致。Gutiérrez 等^[30]的研究表明,四季桂 P_n 与 Ci 的变化相反且 Ls 减小,说明其 P_n 变化的决定因素是叶肉细胞的光合活性,而非气孔因素,且 Ci 的提高更有利于叶片在弱光下的碳固定和提高其光能利用率。这与对灌木山桃(*Prunus davidiana*)和山杏(*P. sibirica*)的研究结果一致^[24]。遮阴下,四季桂 Tr 呈下降趋势,可能是由于 GS 降低,气孔缩小或关闭,通过减少叶片水分亏缺以减少根系吸水来适应弱光环境。

综合看来,四季桂对不同光环境采取了积极的应对措施,一方面通过提高 P_n 和抗氧化酶活性,减少强光伤害;另一方面通过增加叶绿素和 Ci 含量,减小 SLW、LSP、LCP 和 R_d 和增大 LUE、AQE 来提高弱光利用能力。园林应用中,应将四季桂种植在疏林下、林缘带或有高大建筑物遮挡的半阴环境中(遮光率在 55%左右最佳),有助于充分发挥其绿化美化作用,不宜种植于无遮挡的露天环境(如用于道路分隔绿带);幼苗栽培时,在盛夏时节,可适当采取 80%的遮阴处理,以保证其正常生长;该品种光环境适应性较好,可在园林绿化中加以推广。

参考文献

- [1] ROZENDAAL D M A, HURTADO V H, POORTER L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light: Relationships with light demand and adult stature [J]. *Funct Ecol*, 2006, 20(2): 207–216. doi: 10.1111/j.1365-2435.2006.01105.x.
- [2] JALEEL C A, RIADH K, GOPI R, et al. Antioxidant defense responses: Physiological plasticity in higher plants under abiotic constraints [J]. *Acta Physiol Plant*, 2009, 31(3): 427–436. doi: 10.1007/s11738-009-0275-6.

- [3] MARUTA T, TANOUCHI A, TAMOI M, et al. *Arabidopsis* chloroplastic ascorbate peroxidase isoenzymes play a dual role in photoprotection and gene regulation under photooxidative stress [J]. *Plant Cell Physiol*, 2010, 51(2): 190–200. doi: 10.1093/pcp/pcp177.
- [4] LIU S L, MA M D, PAN Y Z, et al. Effects of light regime on the growth and photosynthetic characteristics of *Alnus formosana* and *A. cremastogyne* seedlings [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2013, 24(2): 351–358. 刘柿良, 马明东, 潘远智, 等. 不同光环境对桤木幼苗生长和光合特性的影响 [J]. *应用生态学报*, 2013, 24(2): 351–358.
- [5] CUI P Q, JIANG W B, WENG M L, et al. Pigment contents and net photosynthetic rates of leaves in purple-leaf plum seedling under shading [J]. *Acta Bot Boreali-Occid Sin*, 2010, 30(11): 2286–2292. 崔培强, 姜卫兵, 翁忙玲, 等. 遮荫对紫叶李幼苗叶片色素含量及光合速率的影响 [J]. *西北植物学报*, 2010, 30(11): 2286–2292.
- [6] QI H Y. The influence of light stress on the China gold leaf elm leaf color and photosynthetic characteristics [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2010: 16–17. 祁海艳. 光胁迫对中华金叶榆叶色及光合特性的影响 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2010: 16–17.
- [7] SHI J Y. Seasonal changes of photosynthetic characteristics of houses ornamental plant *Osmanthus fragrans* var. *semperflorens* [J]. *Subtrop Plant Sci*, 2010, 39(1): 25–28. doi: 10.3969/j.issn.1009-7791.2010.01.007. 施建羽. 四季桂光合特性的季节变化研究 [J]. *亚热带植物科学*, 2010, 39(1): 25–28. doi: 10.3969/j.issn.1009-7791.2010.01.007.
- [8] WANG J, QIN J, GAO K, et al. Seasonal response of net photosynthesis to environmental factors in *Osmanthus fragrans* [J]. *Ecol Environ Sci*, 2010, 19(4): 908–912. doi: 10.3969/j.issn.1674-5906.2010.04.030. 王静, 秦俊, 高凯, 等. 冬夏季桂花净光合速率及其对环境因子的响应 [J]. *生态环境学报*, 2010, 19(4): 908–912. doi: 10.3969/j.issn.1674-5906.2010.04.030.
- [9] CAO T. Study on the introduction and photosynthetic physiology characteristics of *Osmanthus fragrans* in Shenzhen [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2012: 22–27. 曹婷. 深圳地区桂花引种及光合生理特性研究 [D]. 南京: 南京林业大学, 2012: 22–27.
- [10] FENG Y L, CAO K F, FENG Z L, et al. Acclimation of lamina mass per unit area, photosynthetic characteristics and dark respiration to growth light regimes in four tropical rainforest species [J]. *Acta Ecol Sin*, 2001, 22(6): 901–910. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2002.06.015. 冯玉龙, 曹坤芳, 冯志立, 等. 四种热带雨林树种幼苗比叶重, 光合特性和暗呼吸对生长光环境的适应 [J]. *生态学报*, 2002, 22(6): 901–910. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2002.06.015.
- [11] ZHANG Z A, ZHANG M S, WEI R H. *Plant Physiology Experiment Instruction* [M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2004: 1–160. 张治安, 张美善, 蔚荣海. *植物生理学实验指导* [M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2004: 1–160.
- [12] LI H S. *Principle and Technology of Plant Physiological and Biochemical Experiments* [M]. Beijing: Higher Education Press, 2006: 1–289. 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, 2006: 1–289.
- [13] YE Z P, LI J S. Comparative investigation light response of photosynthesis on non-rectangular hyperbola model and modified model of rectangular hyperbola [J]. *J Jinggangshan Univ (Nat Sci)*, 2010, 31(3): 38–44. doi: 10.3969/j.issn.1674-8085.2010.03.009. 叶子飘, 李进省. 光合作用对光响应的直角双曲线修正模型和非直角双曲线模型的对比研究 [J]. *井冈山大学学报(自然科学版)*, 2010, 31(3): 38–44. doi: 10.3969/j.issn.1674-8085.2010.03.009.
- [14] LIU S L, LUO Y M, YANG R J, et al. High resource-capture and -use efficiency, and effective antioxidant protection contribute to the invasiveness of *Alnus formosana* plants [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2015, 96: 436–447. doi: 10.1016/j.plaphy.2015.08.022.
- [15] CAO K F. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest [J]. *Can J Bot*, 2000, 78(10): 1245–1253. doi: 10.1139/cjb-78-10-1245.
- [16] NEERAKKAL I M A, VINOTH T, MEENAKUMARI T, et al. Leaf anatomy of five medicinal species grown under two light regimes [J]. *Phytomorphology*, 2001, 51(2): 185–189.
- [17] SUN X L, XU Y F, MA L Y, et al. A review of acclimation of photosynthetic pigment composition in plant leaves to shade environment [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, 34(8): 989–999. doi: 10.3773/j.issn.1005-264X.2010.08.012. 孙小玲, 许岳飞, 马鲁沂, 等. 植株叶片的光合色素构成对遮阴的响应 [J]. *植物生态学报*, 2010, 34(8): 989–999. doi: 10.3773/j.issn.1005-264X.2010.08.012.
- [18] GUO B L, YANG J X, LU R Q, et al. Effects of shade treatment on the Growth and photosynthesis characteristics of *Euonymus fortunei* [J]. *Acta Hort Sin*, 2007, 34(4): 1033–1036. doi: 10.3321/j.issn:0513-353X.2007.04.040. 郭宝林, 杨俊霞, 鲁韧强, 等. 遮光处理对扶芳藤生长和光合特性的影响 [J]. *园艺学报*, 2007, 34(4): 1033–1036. doi: 10.3321/j.issn:0513-353X.2007.04.040.
- [19] ZHANG Z S, ZHANG Q F, XIA L, et al. Effects of shades on photosynthetic characteristics and growth of several species of affore-

- station plants [J]. J NE For Univ, 2010, 38(3): 47–49, 72. doi: 10.3969/j.issn.1000-5382.2010.03.014.
- 张智顺, 张庆费, 夏楠, 等. 遮阴对几种绿化植物光合特性和生长的影响 [J]. 东北林业大学学报, 2010, 38(3): 47–49, 72. doi: 10.3969/j.issn.1000-5382.2010.03.014.
- [20] LI Y F, LI Y H, WANG Z H, et al. Effect of soil drought stress on leaf coloration-emerging of *Prunus cistenena* cv. *Pissardii* [J]. Acta Ecol Sin, 2009, 29(7): 3678–3684. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2009.07.028.
- 李云飞, 李彦慧, 王中华, 等. 土壤干旱胁迫对紫叶矮樱叶片呈色的影响 [J]. 生态学报, 2009, 29(7): 3678–3684. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2009.07.028.
- [21] REDDY A R, CHAITANYA K V, VIVEKANANDAN M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants [J]. J Plant Physiol, 2004, 161(11): 1189–1202. doi: 10.1016/j.jplph.2004.01.013.
- [22] LÜ J H, LI Y F, WANG X, et al. Impact of shading on growth, development and physiological characteristics of *Trollius chinensis* Bunge [J]. Sci Agri Sin, 2013, 46(9): 1772–1780. doi: 10.3864/j.issn.0578-1752.2013.09.004.
- 吕晋慧, 李艳峰, 王玄, 等. 遮阴处理对金莲花生长发育和生理响应的影响 [J]. 中国农业科学, 2013, 46(9): 1772–1780. doi: 10.3864/j.issn.0578-1752.2013.09.004.
- [23] TANG G L, LI X Y, LIN L S, et al. Change of different shading on moisture conditions and the physiological response in *Alhagi sparsifolia* [J]. Chin J Plant Ecol, 2013, 37(4): 354–364.
- 唐钢梁, 李向义, 林丽莎, 等. 骆驼刺在不同遮阴下的水分状况变化及其生理响应 [J]. 植物生态学报, 2013, 37(4): 354–364.
- [24] LIU S L, MA M D, PAN Y Z, et al. Effects of light regimes on photosynthetic characteristics and antioxidant system in seedlings of two alder species [J]. Chin J Plant Ecol, 2012, 36(10): 1062–1074.
- 刘柿良, 马明东, 潘远智, 等. 不同光强对两种桤木幼苗光合特性和抗氧化系统的影响 [J]. 植物生态学报, 2012, 36(10): 1062–1074.
- [25] ZHANG B B, JIANG W B, WENG M L, et al. Effects of shading on photosynthetic characteristics of red-leaf peach [J]. Acta Hort Sin, 2010, 37(8): 1287–1294.
- 张斌斌, 姜卫斌, 翁忙玲, 等. 遮阴对红叶桃叶片光合生理的影响 [J]. 园艺学报, 2010, 37(8): 1287–1294.
- [26] WANG K, ZHU J J, YU L Z, et al. Effects of shading on the photosynthetic characteristics and light use efficiency of *Phellodendron amurense* seedlings [J]. Chin J Plant Ecol, 2009, 33(5): 1003–1012. doi: 10.3773/j.issn.1005-264X.2009.05.020.
- 王凯, 朱教君, 于立忠, 等. 遮阴对黄波罗幼苗的光合特性及光能利用效率的影响 [J]. 植物生态学报, 2009, 33(5): 1003–1012. doi: 10.3773/j.issn.1005-264X.2009.05.020.
- [27] YANG Y, WANG C H, LIU Y H. The effect of low irradiance on growth, photosynthetic characteristics, and biomass allocation in two deciduous broad-leaved tree seedlings in southeast of Hubei Province [J]. Acta Ecol Sin, 2010, 30(2): 6083–6090.
- 杨莹, 王传华, 刘艳红. 光照对鄂东南 2 种落叶阔叶树种幼苗生长、光合特性和生物量分配的影响 [J]. 生态学报, 2010, 30(22): 6082–6090.
- [28] LI J B, LI J M, ZOU Z R, et al. Study on change rule of photosynthetic rate, photo respiration rate and dark respiration rate of muskmelon leaves during seedling [J]. J NW Agri For Univ (Nat Sci), 2008, 36(7): 57–63.
- 李建斌, 李建民, 邹志荣, 等. 厚皮甜瓜苗期叶片光合、光呼吸及暗呼吸速率的变化 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2008, 36(7): 57–63.
- [29] YU Y Y, HU D, GUO E H, et al. Effects of urban shading on photosynthesis of *Euonymus japonicas* [J]. Acta Ecol Sin, 2011, 31(19): 5646–5653.
- 于盈盈, 胡聃, 郭二辉, 等. 城市遮阴环境变化对大叶黄杨光合过程的影响 [J]. 生态学报, 2011, 31(19): 5646–5653.
- [30] GUTIÉRREZ D, GUTIÉRREZ E, PÉREZ P, et al. Acclimation to future atmospheric CO₂ levels increases photochemical efficiency and mitigates photochemistry inhibition by warm temperatures in wheat under field chambers [J]. Physiol Plant, 2009, 137(1): 86–100. doi: 10.1111/j.1399-3054.2009.01256.x.