

25 种南亚热带植物耐阴性的初步研究

曾小平^{1,2} 赵平¹ 蔡锡安¹ 饶兴权¹ 刘惠¹ 马玲¹ 李长洪³

(1 中国科学院华南植物园 2 中国科学院研究生院 3 广东佛山市园林管理处)

摘要: 该文研究了南亚热带不同生活型植物的耐阴性, 为城市绿化植物选择配置提供实验依据. 选取 25 种南亚热带植物的盆栽幼苗作为试验材料, 其种类包括目前正在推广的园林植物和采自森林的灌木和地被植物, 用 LI-6200 光合作用测定系统等仪器测定各种植物叶片的形态特征、光合作用和光合-光响应曲线, 包括叶片厚度 (LT)、叶面积 (LA)、比叶面积 (SLA)、含水量 (LWC)、叶绿素含量 (Chl)、叶绿素 a/b 值 ($Chl\ a/b$)、光合速率 (P_n)、暗呼吸速率 (R_d)、光补偿点 (LCP)、光饱和点 (LSP) 和表观量子效率 (Φ) 等生理指标, 并对测定结果进行方差分析、相关分析和聚类分析, 比较分析植物的耐阴程度. 结果表明, 25 种植物可分为 3 类: 第 1 类为耐阴性较强的硬枝老鸭嘴、百两金、野芋、桢桐、板蓝根、狮子尾、红背桂、虾脊兰、宫粉郁金和黑骨蕨等 10 种, 第 2 类为耐阴性中等的石柑子、大花鸳鸯茉莉、北江砂仁、崖爬藤、合果芋和华南胡椒等 6 种, 第 3 类为耐阴性相对较弱的可爱花、鸡爪兰、咖啡、扇蕨、棕叶九尾草、草果、千年健、大叶仙茅和虎舌红等 9 种. P_n 与 $Chl\ a/b$ 值和 R_d 呈显著的正相关, 与 $Chl\ b$ 呈显著的负相关; LCP 与 LSP 呈显著正相关; $Chl\ b$ 与 $Chl\ a$ 和 $Chl\ a+b$ 呈极其显著正相关, 与 $Chl\ a/b$ 呈显著负相关; SLA 与 LA 呈显著正相关, 与 LWC 呈极其显著正相关.

关键词: 园林植物, 光合速率, 叶绿素含量, 比叶面积, 耐阴性

中图分类号: S718.3 文献标识码: A 文章编号: 1000-1522(2006)04-0088-08

ZENG Xiao-ping^{1,2}; ZHAO Ping¹; CAI Xi-an¹; RAO Xing-quan¹; LIU Hui¹; MA Ling¹; LI Chang-hong³.

Shade-tolerance of 25 low subtropical plants. *Journal of Beijing Forestry University* (2006) 28(4) 88-95 [Ch., 24 ref.]

1 South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou, 510650, P. R. China;

2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100049, P. R. China;

3 Gardens Management Office of Foshan, Guangdong, 528000, P. R. China.

In this paper the authors presented a comparative study on shade-tolerance of low subtropical plants of different life forms, to provide experimental data in the selection for urban greenery. And the authors chose seedlings of 25 species, consisting of garden and understory plants from local forests and low subtropical areas in order to determine morphological characteristics of leaves and photosynthesis as well as photosynthetic light response curves using a LI-6200 portable photosynthetic system. The following measurements were made: physiological indices of leaf thickness (LT), leaf area (LA), specific leaf area (SLA), water content (LWC), chlorophyll content (Chl), chlorophyll a/b ratio ($Chl\ a/b$), photosynthetic rate (P_n), dark respiration rate (R_d), light compensation point (LCP), light saturation point (LSP) and apparent quantum yield (Φ). The measured data were analyzed for correlation and a cluster analysis was applied. Results showed that all 25 plant species could be classified into three groups of shade-tolerance by hierarchical cluster analysis: 1) ten plants of strongly shade-tolerant: *Thunbergia erecta*, *Ardisia crenata*, *Colocasia antiquorum*,

收稿日期: 2005-01-25

<http://journal.bjfu.edu.cn>

基金项目: 国家杰出青年科学基金项目 (B 类) (30428022)、国家自然科学基金面上项目 (30270239)、广东省自然科学基金面上项目 (031265)、中国科学院知识创新工程重大项目 (KSCX2-SW-133、KZCX-SW-01-01B-05)、中国科学院华南植物园知识创新基金项目 (2002-2110).

第一作者: 曾小平, 博士生, 副研究员. 主要研究方向: 植物生理生态学. 电话: 020-37252921 Email: zengxp@scbg.ac.cn 地址: 510650 广州中国科学院华南植物园.

责任作者: 赵平, 博士, 研究员. 主要研究方向: 植物生理生态学. 电话: 020-37252881 Email: zhaoping@scbg.ac.cn 地址: 同上.

Clerodendrum japonicum, *Baphicacanthus cusia*, *Rhaphidophora hongkongensis*, *Excoecaria cochinchinensis*, *Calanthe discolor*, *Curcuma kwangsiensis* and *Adiantum flabellulatum*; 2) six plants are intermediate in shade tolerance; *Pothos chinensis*, *Brufelsia calycina*, *Amomum villosum*, *Tetrastigma obtectum*, *Syngonium podophyllum* and *Piper austrosinense*; 3) nine plants have low shade tolerance; *Eranthemum austrosinensis*, *Chloranthus spicatus*, *Coffea arabica*, *Neocheiropteris palmatopedata*, *Setaria palmifolia*, *Amomum tsao-ko*, *Homalomena occulta*, *Curculigo capitulate* and *Ardisia mamillata*. There was a significant positive correlation between P_n and $Chl\ a/b$ ratio as well as R_d , and a significant negative correlation between P_n and $Chl\ b$; the positive correlation between LCP and LSP was also significant; the positive correlation of $Chl\ b$ and $Chl\ a$ as well as $Chl\ a+b$ was extremely significant, but there was a significant negative correlation between $Chl\ b$ and $Chl\ a/b$ ratio; the positive correlation of SLA and LA was significant and the negative correlation between SLA and LWC was extreme significant.

Key words garden plants, photosynthetic rate, chlorophyll content, specific leaf area, shade tolerance

现代园林的发展以植物造景为主, 强调生态园林。城市绿地的局限性和人们对园林景观的审美需要, 要求园林工作者研究多层次的群落配置。目前很多园林绿地中普遍存在着植物种类单调, 栽培群落缺少层次, 群落结构不合理, 地被植物缺乏等问题。随着我国城市化的不断发展, 为保持良好的城市生态环境, 必须建设生态园林, 增加绿地中人工植物群落的配置层次, 充分发挥单位绿地的生态效益。光是绿色植物进行光合作用产生能量以确保其正常生长的首要因子, 目前城市中一些绿地处于建筑物的包围之中, 使 50% 以上绿地处于荫蔽环境之中, 园林绿化植物面临日照时间短和光照强度弱的环境胁迫。因此, 耐阴植物的筛选和应用是园林绿化的重要环节, 是增加人工植物群落层次的基础。目前, 国际上有不少关于植物耐阴性的报道, 但多以森林植物, 尤其是热带雨林植物作为主要研究对象^[1-5], 旨在研究森林先锋树种和林内植物的演替规律, 有关园林植物的耐阴性涉及不多。我国自上世纪 80 年代以来, 陆续有一些关于园林植物耐阴性方面的报道^[6-8], 但对华南地区, 尤其是珠江三角洲地区的园林植物耐阴性却甚少报道; 本研究的目的在于探讨该地区耐阴植物的筛选和应用, 在研究对象的选择上, 除一些近年来正在推广的种类外, 多数是采自当地森林的灌木和地被植物, 通过测定其光合生理特性及叶片形态结构特征, 并尝试进行相关分析和聚类分析, 以此对植物的耐阴性进行分类, 为日益城市化的珠江三角洲园林绿化的植物配置以及物种的开发利用提供参考。

1 材料与方方法

选用华南地区正在推广的园林植物和生长在林下的灌木和地被植物共 25 种(表 1), 其中灌木 9 种,

草本植物 12 种, 藤本植物 4 种。在春季, 将所选植物移栽于盛有相同土质和同一规格的花盆中, 每盆 1 株, 每种植物不少于 10 盆, 所有盆栽苗置于佛山市五峰山森林公园的试验苗圃里, 进行相同的管理, 定期施肥和浇水。

样品采集和实验测定工作在 2003 年 10 月 16—20 日的晴朗天气条件下进行, 测定前, 将所有供试植物置于全光照下, 从每种植物不同株间选取成熟叶 5~6 片, 于每天 9:30—11:30 时段, 利用 LI-6200 型(美国)光合作用测定系统测定叶片的光合速率(P_n), 5~6 次重复, 结果取平均值和标准差。将遮光纱布置于叶室上方, 通过增减纱布的层次调节光强, 待叶片光合速率达到相对稳定时测定植物的光合-光响应曲线。计算出植物的光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)、最暗呼吸速率(R_d)和表观量子效率(Φ)。

用打孔器从供测试植物叶片均匀钻取小圆片, 取 10 个小圆片, 用 Sartorius 电子天秤(德国)迅速称鲜重, 80% 丙酮提取, 采用 Lambda 25 型(美国)紫外分光光度计测定叶绿素含量(Chl)。

用游标卡尺测定供试植物叶片的厚度(LT), CI-203 型激光叶面积仪(美国)测定叶面积(LA), 摘取叶片样品, 用 Sartorius 电子天秤(德国)测定叶片鲜重(g), 再置于烘箱 70℃ 烘干至恒重, 称干重(g), 计算叶片的比叶面积(SLA)和叶片含水量(LWC)。上述测定重复次数为 10~30 次, 结果取平均值和标准差。

数据分析: 用 SPSS 统计软件包(美国)对实验数据进行单因素方差分析(ANOVA), 采用最小显著差法(LSD)对植物进行种间多重比较并进行相关分析和聚类分析。用 Sigmaplot 科学绘图软件包(美国)分析拟合光合-光曲线及回归方程。

表1 供试植物种类
TABLE 1 Species of tested plants

| 编号 | 种名 | 生活型 | 编号 | 种名 | 生活型 |
|----|---|------|----|---|------|
| 1 | 桢桐 <i>Clerodendrum japonicum</i> | 灌木 | 14 | 北江砂仁 <i>Anomum villosun</i> | 草本植物 |
| 2 | 硬枝老鸭嘴 <i>Thunbergia erecta</i> | 灌木 | 15 | 野芋 <i>Colocasia antiquorum</i> | 草本植物 |
| 3 | 可爱花 <i>Eranthemum austrosinensis</i> | 灌木 | 16 | 合果芋 <i>Syngonium podophyllum</i> | 草本植物 |
| 4 | 华南胡椒 <i>Piper austrosinense</i> | 藤本植物 | 17 | 崖爬藤 <i>Tetrastigma obtectum</i> | 藤本植物 |
| 5 | 板蓝根 <i>Baphicacanthus cusia</i> | 草本植物 | 18 | 虎舌红 <i>Ardisia mamillata</i> | 灌木 |
| 6 | 棕叶九尾草 <i>Setaria palmifolia</i> | 草本植物 | 19 | 狮子尾 <i>Rhaphidophora hongkongensis</i> | 藤本植物 |
| 7 | 咖啡 <i>Coffea arabica</i> | 灌木 | 20 | 宫粉郁金 <i>Curcuma kwangsiensis</i> | 草本植物 |
| 8 | 百两金 <i>Ardisia crenata</i> | 灌木 | 21 | 石柑子 <i>Pothos chinensis</i> | 藤本植物 |
| 9 | 虾脊兰 <i>Calanthe discolor</i> | 草本植物 | 22 | 大花鸳鸯茉莉 <i>Brunfelsia calycina</i> | 灌木 |
| 10 | 鸡爪兰 <i>Chloranthus spicatus</i> | 灌木 | 23 | 红背桂 <i>Excoecaria cochinchinensis</i> | 灌木 |
| 11 | 草果 <i>Anomum tsao'ko</i> | 草本植物 | 24 | 扇蕨 <i>Neochieopteris palmatopedata</i> | 草本植物 |
| 12 | 大叶仙茅 <i>Curculigo capitulata</i> | 草本植物 | 25 | 黑骨蕨 <i>Adiantum flabellulatum</i> | 草本植物 |
| 13 | 千年健 <i>Homalomena occulta</i> | 草本植物 | | | |

注:植物种名序号下表同此.

2 结果与分析

2.1 植物叶片的形态特征

25种植物叶片的厚度、面积、比叶面积和含水量等指标的测定结果如表2. 在叶片厚度方面, 宫粉郁金最大(1.55 mm), 在0.4~0.44 mm的植物依次是可爱花>虎舌红>百两金; 在0.2~0.39 mm的植物为虾脊兰>桢桐>硬枝老鸭嘴>扇蕨>狮子尾>板蓝根>北江砂仁>华南胡椒>大花鸳鸯茉莉>千年健>鸡爪兰; 0.2 mm以下的植物依次为咖啡>野芋>崖爬藤>红背桂>草果>合果芋>石柑子>大叶仙茅>黑骨蕨>棕叶九尾草. 比叶面积是研究叶片形态特征较具代表性的指标, 从表2可见, SLA在300以上的有3种植物: 合果芋>宫粉郁金>野芋; SLA在200~300的有11种植物: 千年健>桢桐>华南胡椒>棕叶九尾草>硬枝老鸭嘴>草果>崖爬藤>可爱花>狮子尾>石柑子>板蓝根; 其余植物在200以下: 鸡爪兰>黑骨蕨>扇蕨>大花鸳鸯茉莉>咖啡>虎舌红>大叶仙茅>虾脊兰>北江砂仁>红背桂>百两金. 在植物叶片形态特征中, 厚度、叶面积和比叶面积是判断植物耐阴性的重要指标, 与阳生性植物相比, 耐阴植物具有叶片薄、叶面积大和

比叶面积高等特点^[9-10]. 根据植物厚度和SLA的测定结果分析, 野芋、崖爬藤、草果、合果芋、石柑子、棕叶九尾草、华南胡椒和千年健等植物的耐阴性较强; 虎舌红、扇蕨、百两金和虾脊兰的耐阴性相对较弱.

2.2 植物叶片的叶绿素含量

叶绿素含量及叶绿素a/b比值也是衡量植物耐阴性的重要指标之一, 耐阴性强的植物叶绿素含量较高, 而Chl a/b比值较低^[9-10]. 一般来说, 阳生性植物的Chl a/b值为3^[11], 阴生植物的Chl b含量较阳生性植物高而Chl a/b值较小, 因此阴生植物能充分利用蓝紫光, 适应在遮荫的环境中生长. 从表3可以看出: 25种植物的叶绿素含量为14.84~45.16 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$, 统计分析结果表明存在较大的差异, 相差最高达3倍多; 25种植物的Chl a/b值1.57~3.28, 除棕叶九尾草大于3外, 其余的Chl a/b值都在3以下, 其中Chl a/b值在2.8以上的有棕叶九尾草、可爱花、桢桐和狮子尾, 它们的耐阴性较弱, 其余种类的耐阴性较强, 尤其是Chl a/b值在2.67以下的野芋、咖啡、鸡爪兰、石柑子、黑骨蕨、崖爬藤、大叶仙茅、华南胡椒、扇蕨、北江砂仁、板蓝根和虾脊兰, 它们的耐阴性相对更强.

表2 植物叶片的结构特征 (n=10~30)

TABLE 2 Characteristics of leaf structure of tested plants

| 编号 | 种名 | 叶厚度/mm | 叶面积/cm ² | 比叶面积/(cm ² ·g ⁻¹) | 含水量/% |
|----|--------|-------------------------|--------------------------|--|--------------------------|
| 1 | 桉桐 | 0.37±0.08 ^d | 41.8±11.9 ^e | 282.15±35.78 ^e | 80.24±1.40 ^{cd} |
| 2 | 硬枝老鸭嘴 | 0.36±0.08 ^{cd} | 14.9±4.2 ^f | 249.53±36.64 ^d | 78.06±2.40 ^d |
| 3 | 可爱花 | 0.44±0.09 ^b | 27.9±5.4 ^{ef} | 226.40±24.74 ^d | 80.22±2.52 ^{cd} |
| 4 | 华南胡椒 | 0.24±0.03 ^f | 29.1±12.4 ^{ef} | 267.67±55.21 ^{cd} | 82.77±2.87 ^c |
| 5 | 板蓝根 | 0.25±0.09 ^{de} | 13.8±2.7 ^f | 220.09±19.0 ^{de} | 81.72±1.76 ^c |
| 6 | 棕叶九尾草 | 0.12±0.03 ^{gh} | 60.7±14.5 ^{de} | 255.28±27.62 ^{cd} | 75.32±1.66 ^e |
| 7 | 咖啡 | 0.19±0.02 ^g | 64.4±17.7 ^{de} | 176.70±29.31 ^{ef} | 70.66±2.68 ^f |
| 8 | 百两金 | 0.40±0.06 ^{cd} | 26.2±5.6 ^{ef} | 120.52±17.01 ^g | 76.87±2.76 ^{de} |
| 9 | 虾脊兰 | 0.39±0.11 ^c | 22.4±7.9 ^{ef} | 163.59±15.02 ^{ef} | 70.91±6.91 ^f |
| 10 | 鸡爪兰 | 0.20±0.02 ^{gh} | 12.3±2.6 ^f | 193.17±11.14 ^e | 76.80±3.30 ^{de} |
| 11 | 草果 | 0.16±0.02 ^{gh} | 49.9±10.1 ^{de} | 241.17±24.97 ^d | 78.72±1.95 ^d |
| 12 | 大叶仙茅 | 0.14±0.03 ^{gh} | 129.5±53.1 ^c | 172.80±11.89 ^{ef} | 63.53±2.12 ^g |
| 13 | 千年健 | 0.22±0.02 ^{gh} | 172.9±49.8 ^b | 299.98±34.3 ^{bc} | 87.02±0.65 ^a |
| 14 | 北江砂仁 | 0.25±0.02 ^{ef} | 58.4±15.4 ^{de} | 152.82±27.46 ^f | 75.01±8.21 ^e |
| 15 | 野芋 | 0.18±0.03 ^g | 71.6±33.6 ^d | 300.99±61.8 ^{bc} | 86.08±1.62 ^b |
| 16 | 合果芋 | 0.16±0.02 ^{gh} | 67.4±10.4 ^{de} | 384.07±32.41 ^a | 86.29±1.60 ^b |
| 17 | 崖爬藤 | 0.18±0.02 ^{gh} | 19.7±11.4 ^{ef} | 240.75±35.30 ^d | 78.05±1.67 ^{de} |
| 18 | 虎舌红 | 0.41±0.08 ^{cd} | 21.8±5.2 ^{ef} | 176.25±22.07 ^{ef} | 81.77±2.07 ^c |
| 19 | 狮子尾 | 0.30±0.04 ^e | 16.7±7.1 ^{ef} | 222.07±18.65 ^{de} | 87.37±4.24 ^b |
| 20 | 宫粉郁金 | 1.55±0.20 ^a | 280.7±112.7 ^a | 321.74±71.24 ^b | 89.19±0.70 ^a |
| 21 | 石柑子 | 0.16±0.02 ^g | 20.4±3.8 ^{ef} | 221.33±35.64 ^{de} | 75.93±4.28 ^{de} |
| 22 | 大花鸳鸯茉莉 | 0.22±0.04 ^{ef} | 22.8±4.3 ^{ef} | 185.43±17.82 ^e | 76.65±2.32 ^{de} |
| 23 | 红背桂 | 0.17±0.02 ^{gh} | 18.5±2.3 ^{ef} | 143.98±23.82 ^f | 64.15±3.42 ^g |
| 24 | 扇蕨 | 0.35±0.08 ^{ef} | 72.3±34.5 ^d | 187.39±13.83 ^e | 74.07±2.24 ^{ef} |
| 25 | 黑骨蕨 | 0.13±0.03 ^h | 22.7±9.2 ^{ef} | 188.52±58.81 ^e | 70.06±6.21 ^f |

注:同一列的数值间具相同字母表示差异不显著(p<0.05),下表同此.

表3 植物叶片的叶绿素含量 (n=3)

TABLE 3 Chlorophyll content of plant leaves

| 编号 | 种名 | 叶绿素 a/($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$) | 叶绿素 b/($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$) | 叶绿素(a+b)/($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$) | 叶绿素 a/b 值 |
|----|--------|--|--|---|--------------------|
| 1 | 桉桐 | 20.93±2.82 | 7.45±0.83 ^{bc} | 28.38±3.65 ^{bc} | 2.81 ^b |
| 2 | 硬枝老鸭嘴 | 20.11±1.74 | 7.31±0.66 ^c | 27.42±2.40 ^{bc} | 2.75 ^{bc} |
| 3 | 可爱花 | 23.87±6.22 | 8.25±0.70 ^{bc} | 32.12±6.91 ^{bc} | 2.89 ^b |
| 4 | 华南胡椒 | 15.24±1.68 | 6.41±0.78 ^{cd} | 21.65±2.46 ^{cd} | 2.38 ^c |
| 5 | 板蓝根 | 19.19±2.54 | 10.50±0.58 ^{cd} | 29.69±3.11 ^{bc} | 1.83 ^d |
| 6 | 棕叶九尾草 | 15.39±2.53 | 4.69±0.69 ^d | 20.07±3.22 ^{cd} | 3.28 ^a |
| 7 | 咖啡 | 24.83±0.99 | 9.36±0.78 ^b | 34.19±1.78 ^b | 2.65 ^{bc} |
| 8 | 百两金 | 19.20±6.35 | 6.92±2.76 ^c | 26.12±9.11 ^c | 2.77 ^b |
| 9 | 虾脊兰 | 18.15±4.70 | 11.59±2.51 ^{ab} | 29.74±7.21 ^{bc} | 1.57 ^d |
| 10 | 鸡爪兰 | 15.83±0.05 | 5.99±0.41 ^{cd} | 21.82±0.45 ^{cd} | 2.64 ^{bc} |
| 11 | 草果 | 21.75±1.88 | 7.99±0.65 ^{bc} | 29.74±2.52 ^{bc} | 2.72 ^{bc} |
| 12 | 大叶仙茅 | 13.58±3.85 | 5.65±1.24 ^{cd} | 19.24±5.10 ^{cd} | 2.40 ^c |
| 13 | 千年健 | 18.45±3.48 | 6.79±0.86 ^{cd} | 25.24±4.34 ^{cd} | 2.72 ^{bc} |
| 14 | 北江砂仁 | 19.28±5.35 | 8.39±1.98 ^{bc} | 27.67±7.33 ^{bc} | 2.30 ^c |
| 15 | 野芋 | 12.31±2.36 | 4.61±1.20 ^d | 16.92±3.57 ^d | 2.67 ^{bc} |
| 16 | 合果芋 | 10.85±0.85 | 3.99±0.14 ^d | 14.84±0.98 ^d | 2.72 ^{bc} |
| 17 | 崖爬藤 | 20.65±1.76 | 8.24±1.32 ^{bc} | 28.89±3.68 ^{bc} | 2.51 ^{bc} |
| 18 | 虎舌红 | 33.02±2.23 | 12.14±0.05 ^a | 45.16±2.28 ^{bc} | 2.72 ^{bc} |
| 19 | 狮子尾 | 31.87±2.54 | 11.39±0.35 ^{ab} | 43.27±2.80 ^a | 2.80 ^{bc} |
| 20 | 宫粉郁金 | 17.00±1.23 | 6.09±0.42 ^{cd} | 23.09±1.65 ^{cd} | 2.79 ^{bc} |
| 21 | 石柑子 | 21.29±1.83 | 8.08±1.21 ^{bc} | 29.37±3.04 ^{bc} | 2.63 ^{bc} |
| 22 | 大花鸳鸯茉莉 | 17.34±0.79 | 6.33±0.43 ^{cd} | 23.68±1.23 ^{cd} | 2.74 ^{bc} |
| 23 | 红背桂 | 23.80±2.06 | 8.78±0.72 ^{bc} | 32.58±2.77 ^{bc} | 2.71 ^{bc} |
| 24 | 扇蕨 | 13.49±8.40 | 5.67±2.79 ^{cd} | 19.17±11.19 ^{cd} | 2.38 ^c |
| 25 | 黑骨蕨 | 12.12±1.65 | 4.67±0.53 ^d | 16.79±2.18 ^d | 2.60 ^{bc} |

2.3 植物叶片的光合参数

不同植物在相同条件下测出的光补偿点、光饱和点、最大净光合速率是反映它们耐阴性的主要指标^[8],光补偿点和表观量子效率是体现植物在弱光条件下光合作用能力的两项重要指标.一般来说,植物的光补偿点越低,表观量子效率越大,耐阴性越强;阳生性植物比阴生植物具有较高的光饱和点和光补偿点;但有一些植物的光补偿点较低而光饱和点相对较高,则这类植物既具有较强的耐阴性又能适应阳光较充足的环境.从表4可以看出,供试植物的光合速率普遍较低,除棕叶九尾草、野芋、崖爬藤和海南胡椒外,其他植物的光合速率都在4以下,有13种植物的光合速率在3以下,分别为大花鸳鸯茉莉>千年健>石柑子>板蓝根>黑骨蕨>大叶仙茅>狮子尾>咖啡>北江砂仁>合果芋>扇蕨>虾

脊兰>虎舌红.根据计算结果(表4),虎舌红和板蓝根的光补偿点最高,分别达40.2和38.1 $\mu\text{mol}/(\text{cm}^2 \cdot \text{s})$;LCP较低(2.5~15.9)的植物有15种,分别为红背桂=扇蕨>野芋>虾脊兰>桢桐=黑骨蕨>北江砂仁>合果芋>石柑子>崖爬藤>可爱花>千年健>狮子尾>宫粉郁金香>海南胡椒.有4种植物的光饱和点较高(623.5~780.1 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$),分别是虎舌红>鸡爪兰>可爱花>扇蕨;LSP在400~600 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的有10种;在400 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 以下的有11种,分别是狮子尾>红背桂>虾脊兰>宫粉郁金香>黑骨蕨>大花鸳鸯茉莉>石柑子>北江砂仁>崖爬藤>合果芋>海南胡椒.根据植物光合作用特性的分析结果表明,海南胡椒、虾脊兰、千年健、北江砂仁、合果芋、崖爬藤、狮子尾、宫粉郁金香、石柑子、大花鸳鸯茉莉、红背桂、扇蕨和黑骨蕨等具有较强的耐阴性.

表4 植物叶片的光合参数($n=5$)
TABLE 4 Photosynthetic parameters of plant leaves

| 编号 | 种名 | 光合速率/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) | 暗呼吸速率/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) | 光补偿点/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) | 光饱和点/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) | 表观量子效率/ ($\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) |
|----|--------|--|---|--|--|---|
| 1 | 桢桐 | 3.49±1.0 ^{de} | 0.84 | 12.6 | 423.8 | 0.010 9 |
| 2 | 硬枝老鸭嘴 | 3.02±1.35 ^{de} | 1.05 | 20.7 | 469.1 | 0.013 3 |
| 3 | 可爱花 | 3.41±0.45 ^{de} | 0.28 | 7.4 | 652.8 | 0.007 0 |
| 4 | 海南胡椒 | 4.6±1.98 ^{cd} | 0.63 | 2.5 | 78.4 | 0.059 7 |
| 5 | 板蓝根 | 2.68±1.15 ^{de} | 0.72 | 38.1 | 416.9 | 0.012 9 |
| 6 | 棕叶九尾草 | 8.43±0.46 ^a | 1.02 | 27.3 | 568.6 | 0.007 9 |
| 7 | 咖啡 | 2.47±1.3 ^{de} | 0.87 | 20.3 | 598.2 | 0.012 6 |
| 8 | 百两金 | 3.72±1.1 ^d | 0.88 | 21.7 | 461.7 | 0.006 2 |
| 9 | 虾脊兰 | 2.06±0.1 ^e | 0.43 | 15.0 | 323.1 | 0.014 2 |
| 10 | 鸡爪兰 | 3.68±0.67 ^d | 0.65 | 22.1 | 688.2 | 0.004 8 |
| 11 | 草果 | 3.12±0.74 ^{de} | 1.24 | 22.0 | 568.2 | 0.006 7 |
| 12 | 大叶仙茅 | 2.55±0.2 ^{de} | 0.39 | 23.9 | 531.9 | 0.006 0 |
| 13 | 千年健 | 2.76±0.6 ^{de} | 0.33 | 5.6 | 566.1 | 0.007 1 |
| 14 | 北江砂仁 | 2.45±0.63 ^{de} | 0.62 | 12.4 | 209.3 | 0.022 7 |
| 15 | 野芋 | 7.16±2.0 ^b | 1.13 | 15.1 | 448.3 | 0.009 7 |
| 16 | 合果芋 | 2.37±0.45 ^{de} | 0.90 | 9.5 | 170.0 | 0.038 4 |
| 17 | 崖爬藤 | 5.12±1.77 ^c | 0.44 | 7.6 | 197.7 | 0.029 4 |
| 18 | 虎舌红 | 0.96±0.47 ^e | 0.27 | 40.2 | 780.1 | 0.004 8 |
| 19 | 狮子尾 | 2.54±1.53 ^{de} | 0.41 | 4.0 | 372.7 | 0.025 6 |
| 20 | 宫粉郁金香 | 3.13±0.43 ^{de} | 0.21 | 3.7 | 319.8 | 0.014 7 |
| 21 | 石柑子 | 2.75±0.31 ^{de} | 0.68 | 8.0 | 233.9 | 0.019 5 |
| 22 | 大花鸳鸯茉莉 | 2.96±1.19 ^{de} | 0.89 | 19.6 | 255.9 | 0.031 0 |
| 23 | 红背桂 | 3.52±0.56 ^{de} | 1.09 | 15.9 | 367.9 | 0.010 9 |
| 24 | 扇蕨 | 2.23±0.93 ^e | 0.37 | 15.9 | 623.5 | 0.004 8 |
| 25 | 黑骨蕨 | 2.64±0.63 ^{de} | 0.76 | 12.6 | 291.8 | 0.015 9 |

2.4 测定指标的相关分析和植物耐阴性的聚类分析

通过对测定指标进行相关分析,结果显示(表5),光合速率与暗呼吸速率、叶绿素a/b值呈显著正相关,与叶绿素b呈显著负相关;光补偿点与光饱和

点呈显著正相关,另外LCP与表观量子效率(Φ)呈显著的负相关,LSP与 Φ 呈极显著负相关;在叶绿素含量方面,叶绿素b与叶绿素a/b值呈显著的负相关,与叶绿素a和叶绿素总量呈极显著正相关,叶绿素a亦与叶绿素总量呈极显著的正相关;在叶片

形态结构方面, 叶片厚度与叶面积呈极显著正相关, 比叶面积与叶面积呈显著的正相关, 与含水量呈极显著正相关; 其他的相关关系不显著. 表明叶绿素之间及光合作用与叶绿素之间的关系密切, 在植物耐阴性比较中是重要的因素之一.

在相关分析的基础上, 再对测定指标进行聚类分析, 结果表明(图 1), 当聚合距离为 25 时, 各测定指标可分为 3 类: 第 1 类包括叶绿素 a、叶绿素总量、叶绿素 b、LCP 和 LSP; 第 2 类包括叶绿素 a/b 值、Pn 和 Rd; 第 3 类包括 SLA、LWC、LA、LT 和 Φ. 这与相关分析的结果相似, 叶片形态结构特征的测定指标基本上聚在同一类, 由于这类指标只有在植物进行遮荫试验后才能更好地分析其变化规律, 因此在本文不将其作为变量因素进行植物间的耐阴性分析变量, 其对遮荫处理的响应结果将另文分析.

影响植物耐阴性的因素很多, 从不同因素出发得到的结果可能不同^[12-13]. 为综合分析 25 种植物耐阴性的差异, 我们根据上述相关和聚类分析的结果, 把与植物耐阴性关系密切的光合速率、暗呼吸速率、光补偿点、光饱和点、叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素总量、叶绿素 a/b 值等测定指标作为变量, 对 25 种植物进行聚类分析. 结果表明(图 2), 当聚合距离为 25 时, 25 种植物可分为 3 类, 其中硬枝老鸭嘴、百两金、野芋、桢桐、板蓝根、狮子尾、红背桂、虾脊兰、宫粉郁金香和黑骨蕨等 10 种植物属第 1 类, 耐阴性较强. 石柑子、大花鸳鸯茉莉、北江砂仁、崖爬藤、合果芋和华南胡椒等 6 种植物属第 2 类, 耐阴性次之. 可爱花、鸡爪兰、咖啡、扇蕨、棕叶九尾草、草果、千年健、大叶仙茅和虎舌红等 9 种植物属第 3 类, 耐阴性相对较弱.

表 5 植物耐阴性各测定指标的相关矩阵

TABLE 5 Correlation matrix of measured indices of shade-tolerance of plants

| 指标 | LT | LWC | Chl b | Chl a/b | Pn | LCP | Rd | LSP | LA | SLA | Chl a | Chl a+b |
|---------|---------|---------|---------|---------|--------|---------|--------|----------|--------|--------|---------|---------|
| LT | 1 | | | | | | | | | | | |
| LWC | 0.397 | 1 | | | | | | | | | | |
| Chl b | 0.049 | -0.025 | 1 | | | | | | | | | |
| Chl a/b | 0.056 | 0.223 | -0.4* | 1 | | | | | | | | |
| Pn | -0.155 | 0.105 | -0.47* | 0.399* | 1 | | | | | | | |
| LCP | -0.221 | -0.283 | 0.245 | -0.115 | -0.067 | 1 | | | | | | |
| Rd | -0.442* | -0.183 | -0.296 | 0.253 | 0.415* | 0.236 | 1 | | | | | |
| LSP | -0.009 | -0.087 | 0.15 | 0.264 | -0.063 | 0.553* | -0.109 | 1 | | | | |
| LA | 0.666** | 0.296 | -0.333 | 0.15 | -0.003 | -0.287 | -0.36 | 0.043 | 1 | | | |
| SLA | 0.229 | 0.721** | -0.427 | 0.289 | 0.286 | -0.394 | 0.049 | -0.226 | 0.433* | 1 | | |
| Chl a | 0.075 | 0.097 | 0.838** | 0.145 | -0.341 | 0.163 | -0.207 | 0.307 | -0.269 | -0.314 | 1 | |
| Chl a+b | 0.07 | 0.064 | 0.916** | -0.014 | -0.392 | 0.193 | -0.241 | 0.271 | -0.298 | -0.359 | 0.987** | 1 |
| Φ | -0.089 | 0.26 | -0.1 | -0.135 | 0.048 | -0.485* | 0.014 | -0.816** | -0.148 | 0.316 | -0.158 | -0.147 |

注: *、** 分别表示显著水平为 0.05 和 0.01 时差异显著、极显著.

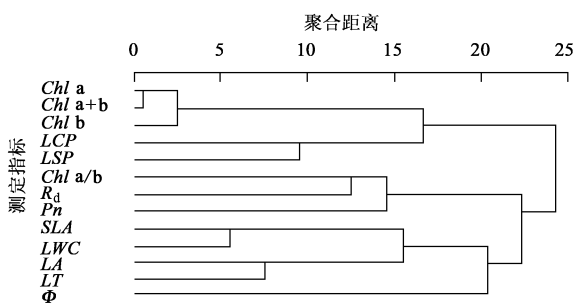


图 1 植物耐阴性测定指标的聚类分析

FIGURE 1 Dendrogram of measured indices of shade-tolerance of plants

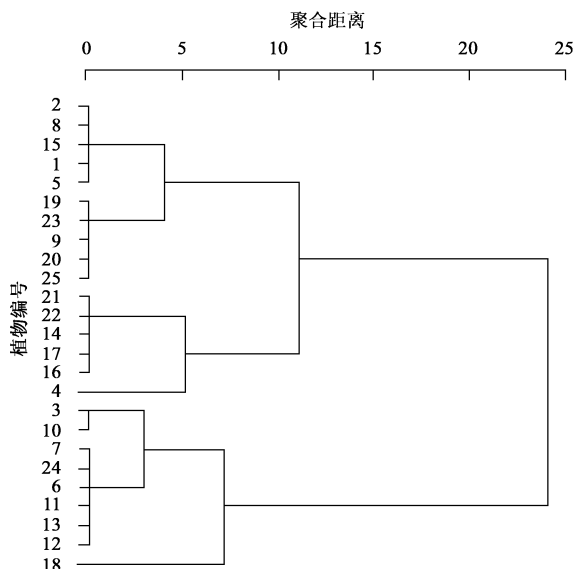


图 2 植物耐阴性的聚类分析

FIGURE 2 Dendrogram of shade-tolerance of plants

3 结论与讨论

1) 叶绿素是植物光合作用中最重要的色素, 由于叶绿素 a 和叶绿素 b 在理化性质和吸收光谱等方面存在差异, 能给科研工作者研究光合机理提供重

要的信息,能反映植物的光合特性.叶绿素 a/b 值是衡量植物耐阴性的一个重要指标之一,有学者认为阴生植物的 $Chl\ a/b$ 值在 3 以下^[11],Lichtenthaler 等^[14]和 Hoflacher 等^[15]分别对欧洲水青冈 (*Fagus sylvatica*)和洋常春藤 (*Hedera helix*) 两种植物的阴生叶和阳生叶进行试验,结果也表明,阳生叶的叶绿素 a/b 值在 3 以上,阴生叶则在 3 或更低.根据这一观点,可以看出本文供试的 25 种植物中,绝大多数植物属阴生种类,适合在较荫蔽的生境中生长,显示了一定的耐阴性.从本项研究的后续遮荫处理试验中也证明这一点:分别进行全光照的 50%、70% 和 90% 遮光处理 1 年后,生长于阴棚中的植物绝大部分长势旺盛,枝高叶茂,叶色浓绿,而生长在全光照下的植物则相反,有的种类已经死亡.许多植物的单位干重叶绿素总量随遮荫而增加,但由于阴生叶比阳生叶厚度薄,其单位面积的叶绿素总量随同遮荫而减少^[14,16-18],由于单位不同而得出截然不同的结果.另外也有不同研究结果的报道,Malavasi 等^[3]研究了巴西热带雨林两种树木幼苗对不同光环境的响应,发现生长快速的先锋树种 *Schyzolobium parahybium* 的叶绿素含量在不同光环境下差异不明显,而生长缓慢的阴生树种 *Hymenae stilbocarpa* 叶绿素总量在遮荫环境下减少,说明不同植物对光环境的敏感度不同.本项研究将对供试植物在不同光环境下叶绿素含量的种间和种内的变化情况作进一步的比较.

2) 本研究的光合-光响应曲线使用 Von Bertalanffy 方程^[19]进行回归拟合,并计算出表观量子效率,结果显示(见表 4),25 种供试植物的 Φ 值为 0.005~0.06,平均值 \pm SE (标准误) 为 0.016 \pm 0.003,与 6 种北温带树种和英国的常春藤的 Φ 值^[20-21]相比存在较大的差异($p < 0.05$),大多数种类的 Φ 值相对较低,但与国内相关报道相比较^[22],大部分植物的 Φ 值较为接近.多数学者的研究表明^[10,21],植物的阳生叶与阴生叶或嫩叶与成熟叶在不同光环境下的 Φ 值不存在明显的差异,Lanhäusser 等^[20]的研究则表明,生长在不同光环境下的植物,以叶面积为计算基础的 Φ 值不存在明显差异,而以叶干重为基础计算的 Φ 值,则存在明显差异,遮光环境下植物的 Φ 值明显高于全光照下的植物.因此应该明确指出的是植物的阴生叶和阳生叶不存在明显差异是基于以叶面积为计算的结果.本文的 Φ 值是以叶面积为计算基础,其结果与前人的结论相一致,若以 Φ 值为分析因素,则分析结果出现较大误差,毫无意义.因此,本文在聚类分析时不把它作为分析因素,以确保分析结果的准确度.

3) 比叶面积是表现植物叶片形态特征的主要指标,Reich 等^[23]分别对包括北美和南美多种不同生态类型的几十种植物进行 SLA 测定,结果表明非禾本草本植物的 SLA 最高,灌木和乔木较低,针叶树最低.本文对供试植物的 SLA 测定结果同样显示出草本植物具有最高的 SLA,其次分别为藤本植物和灌木,但三者的 SLA 较为接近,不存在明显差异($p > 0.05$).许多学者的研究都表明植物的 SLA 对遮荫敏感,生长在遮光环境下的植物 SLA 明显升高^[18,20,24],但也有得出不同结果的情况发生,Malavasi 等^[3]对两种热带雨林幼苗进行不同的光照处理实验,结果发现树种 *Schyzolobium parahybium* 的 SLA 随光照的增强而升高,而另一种供试树苗 *Hymenae stilbocarpa* 结果正好相反,说明不同植物的 SLA 对光照的响应并不很一致,因此本文不将 SLA 作为聚类分析的变量因素.通常认为低光辐射环境下具较高的 SLA 使植物能更有效地吸收光能,是植物对遮荫响应的主要生长参数,因此,本研究将对不同光梯度处理下 25 种植物的 SLA 作进一步分析,探讨植物对光的敏感程度.

4) 聚类分析是统计学研究中进行分类统计的主要方法,其中层次聚类分析是根据观察值或变量之间的亲疏程度,将最相似的对象结合在一起,以逐次聚合的方式将观察值分类,直到最后所有样本都聚成一类.该方法已被广泛应用于科学研究之中,从中国期刊全文数据库中检索到有关聚类分析的论文多达 509 篇(1994—2004 年),说明该方法在科学研究中具有重要作用.本研究在原来聚类分析的基础上,增加叶片形态方面指标 SLA、LA、LT、LWC 作为分析变量,对 25 种植物的耐阴性分类进行判别分析,结果只有 1 种植物被误判,正确率达 96%.在此基础上,去掉可塑性较大的 LSP,判别分析结果表示有 3 种植物被误判,正确率为 88%.可以认为在本研究中所测定的叶片形态特征也可用于植物耐阴性的聚类分析中,表明本文对 25 种植物耐阴性分类结果具有较高的可信度,本文所得的初步结论将通过后续的处理实验加以论证.

5) 通过对供试植物的主要生理指标进行综合分析,得出的初步结果表明:25 种植物的耐阴性可分为 3 类:第 1 类为耐阴性较强的硬枝老鸭嘴、百两金、野芋、桢桐、板蓝根、狮子尾、红背桂、虾脊兰、宫粉郁金香和黑骨蕨等 10 种;第 2 类为耐阴性中等的石柑子、大花鸳鸯茉莉、北江砂仁、崖爬藤、合果芋和华南胡椒等 6 种;第 3 类为耐阴性较弱的可爱花、鸡爪兰、咖啡、扇蕨、棕叶九尾草、草果、千年健、大叶仙茅和虎舌红等 9 种.这一结论可为华南地区园林植物

的引种栽培及园林绿化中耐阴植物的筛选提供实验依据。Pn与叶绿素a/b值和Rd呈显著的正相关,与叶绿素b呈显著的负相关;LCP与LSP呈显著正相关;叶绿素b与叶绿素a和叶绿素总量呈极显著相关,与叶绿素a/b呈显著负相关;SLA与LA呈显著正相关,与LWC呈极显著正相关。

致谢 孙谷畴研究员审阅全文,并提出有益的建议;刘世忠和黄向旭两位工程师为本文校正植物学名;在此一并致谢!

参 考 文 献

- [1] LUSK C H, CONTRERAS O. Foliage area and crown nitrogen turnover in temperate rain forest juvenile trees of differing shade tolerance[J]. *Journal of Ecology*, 1999, 87: 973-983.
- [2] POORTER L. Growth responses of 15 rain forest tree species to a light gradient: The relative importance of morphological and physiological traits[J]. *Functional Ecology*, 1999, 13: 396-410.
- [3] MALAVASI U C, MALAVASI M M. Leaf characteristics and chlorophyll concentration of *Schyzolobium parahybum* and *Hymenaea stilbocarpa* seedlings grown in different light regimes [J]. *Tree Physiology*, 2001, 21: 701-703.
- [4] LUSK C H, POZO A D. Survival and growth of seedlings of 12 Chilean rainforest trees in two light environments: Gas exchange and biomass distribution correlates [J]. *Austral Ecology*, 2002, 27: 173-182.
- [5] BLOOR J M G, GRUBB P J. Growth and mortality in high and low light: Trends among 15 shade-tolerant tropical rain forest tree species [J]. *Journal of Ecology*, 2003, 91: 77-85.
- [6] 苏雪痕. 园林植物耐阴性及其配置[J]. 北京林学院学报, 1981, 3(2): 63-70.
- SU X H. Shade-tolerance and scheme of garden plants[J]. *Journal of Beijing Forestry College*, 1981, 3(2): 63-70.
- [7] 伍世平, 王君健, 于志熙. 11种地被植物的耐阴性研究[J]. 武汉植物学研究, 1994, 12(4): 360-364.
- WU S P, WANG J J, YU Z X. A study on the shade-resistance of 11 ground covers[J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1994, 12(4): 360-364.
- [8] 白伟岚, 任建武, 苏雪痕. 八种植物耐阴性比较研究[J]. 北京林业大学学报, 1999, 21(3): 46-52.
- BAI W L, REN J W, SU X H. Comparative study on shade-tolerance of eight garden plants [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 1999, 21(3): 46-52.
- [9] KOZLOWSKI T T, PALLARDY S G. *Physiology of woody plants* [M]. 2nd ed. New York: Academic Press, 1997.
- [10] LARCHER W. *Physiological plant ecology* [M]. 4th ed. Berlin: Springer-Verlag, 2003.
- [11] 王沙生, 高荣孚, 吴贯明. 植物生理学[M]. 2版. 北京: 中国林业出版社, 1991: 136.
- WANG S S, GAO R F, WU G M. *Plant physiology* [M]. 2nd ed. Beijing: China Forestry Publishing House, 1991: 136.
- [12] 采利尼克尔. 木本植物耐阴性的生理学原理[M]. 王世绩, 译. 北京: 科学出版社, 1986.
- ЦЕЛВНИКЕВ ЮЛ. *Physiological principle on shade-tolerance of woody plants* [M]. WANG S J, translated. Beijing: Science Press, 1986.
- [13] BROWN R D. Estimating radiation received by a person under different species of shade trees[J]. *Journal of Arboriculture*, 1990, 16: 158-161.
- [14] LICHTENTHALER H K, BUSCHMANN C, DILL M, et al. Photosynthetic activity, chloroplast ultra-structure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves[J]. *Photosynth Res*, 1981, 2: 115-141.
- [15] HOFLACHER H, BAUER H. Light acclimation in leaves of the juvenile and adult life phases of ivy (*Hedera helix*) [J]. *Physiol Plant*, 1982, 56: 177-182.
- [16] DEAN T J, PALLARDY S G, COX G S. Photosynthetic responses of black walnut (*Juglans nigra*) to shading[J]. *Can J For Res*, 1982, 12: 725-730.
- [17] KOZLOWSKI T T, KRAMER P J, PALLARDY S G. *The physiological ecology of woody plants* [M]. San Diego: Academic Press, 1991.
- [18] SENEVIRATHNA A M W K, STIRLING C M, RODRIGO V H L. Growth, photosynthetic performance and shade adaptation of rubber (*Hevea brasiliensis*) grown in natural shade [J]. *Tree Physiology*, 2003, 23: 705-712.
- [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: 11-19.
- [20] LANHUSSE S M, LIEFFERS V J. Photosynthesis and carbon allocation of six boreal tree species grown in understory and open conditions[J]. *Tree Physiology*, 2001, 21: 243-250.
- [21] BAUER H, THONI W. Photosynthetic light acclimation in fully developed leaves of the juvenile and adult life phases of *Hedera helix* [J]. *Physiol Plant*, 1988, 73: 31-37.
- [22] 孙谷畴, 赵平, 曾小平. 两种木兰植物叶片光合作用的光驯化[J]. 生态学报, 2004, 24(6): 1111-1117.
- SUN G C, ZHAO P, ZENG X P. Photosynthetic acclimation to growth irradiance in two tree species of Magnoliaceae [J]. *Acta Ecological Sinica*, 2004, 24(6): 1111-1117.
- [23] REICH P B, WALTERS M B, ELLSWORTH D S, et al. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: A test across biomes and functional groups [J]. *Oecologia*, 1998, 114: 471-482.
- [24] GRONINGER J W, SEILER J R, PETERSON J A, et al. Growth and photosynthetic responses of four Virginia Piedmont tree species to shade [J]. *Tree Physiology*, 1996, 16: 773-778.

(责任编辑 赵勃)