

DOI: 10.5846/stxb201306241761

闫小莉,王德炉.遮荫对苦丁茶树叶片特征及光合特性的影响.生态学报,2014,34(13):3538-3547.

Yan X L, Wang D L. Effects of shading on the leaves and photosynthetic characteristics of *Ligustrum robustum*. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(13): 3538-3547.

遮荫对苦丁茶树叶片特征及光合特性的影响

闫小莉¹, 王德炉^{2,*}

(1. 北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083; 2. 贵州大学林学院, 贵阳 550025)

摘要:通过人工遮荫方式研究了 4 种遮荫强度(全光照、20%、40%和 60%遮荫)对苦丁茶树叶片生长和光合特性的影响,从而为苦丁茶合理栽培和抚育管理提供理论依据。结果表明:(1) 40%遮荫条件下苦丁茶树叶片宽度、厚度、叶面积和栅栏组织厚度均显著高于其它 3 个处理($P<0.05$),栅栏组织层数为 2 层,其它 3 个处理均为 1 层。遮荫显著提高了苦丁茶树叶片总叶绿素、叶绿素 a 和叶绿素 b 含量,且随遮荫程度的增强叶绿素含量呈上升趋势,而叶绿素 a/b 呈相反趋势。(2) 40%遮荫处理显著提高了苦丁茶树叶片净光合速率($P<0.05$),而遮荫达到 60%时则抑制了其光合速率。20%和 40%遮荫处理促进苦丁茶树叶片气孔导度、胞间 CO_2 浓度和蒸腾速率的提高,降低了蒸汽压亏缺,有利于光合作用的进行;全光照和 60%遮荫处理下蒸汽压亏缺显著高于其它处理,而气孔导度和胞间 CO_2 浓度等因子极显著降低,从而抑制了苦丁茶树叶片蒸腾作用和光合作用。(3) 遮荫处理降低了苦丁茶树叶片光补偿点和暗呼吸速率,40%遮荫处理下表观量子效率和最大净光合速率显著提高。随着遮荫程度的增强, F_v/F_m 和 F_v/F_o 降低,与全光照相比,3 种遮荫处理 F_v/F_m 依次下降了 2.71%、4.59%和 8.03%, F_v/F_o 值依次降低了 6.89%、11.99%和 19.81% ($P<0.01$);60%遮荫下各荧光参数值显著低于其它 3 个处理,过度遮荫使苦丁茶树叶片叶绿素分子捕获激发能的效率及光系统 II (PS II) 潜在活性降低。综上,苦丁茶树在适宜的遮荫强度下,即 40%遮荫(日光合有效辐射在 273—1222 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 范围内)条件下其叶片生长和光合能力会有效提高。

关键词:苦丁茶; 遮荫强度; 叶片特征; 光合特性

Effects of shading on the leaves and photosynthetic characteristics of *Ligustrum robustum*

YAN Xiaoli¹, WANG Delu^{2,*}

1 The Key Laboratory of Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Forestry College of Guizhou University, Guiyang 550025, China

Abstract: We study the effect of different shading treatments (0, 20%, 40% and 60% shade) on the leaf growth and photosynthetic characteristics of *Ligustrum robustum* through artificial shade, aiming to provide scientific advices for cultivation and management of the species. The results showed that (1) the leaf width, leaf area and leaf thickness at 40% shade of *L. robustum* were significantly higher than those under other three different treatments; the palisade tissue thickness (64.70 μm) at 40% shade of *L. robustum* was significantly higher than those under other three different treatments; there were two palisade tissue layers at 40% shading treatment comparing to one layer at the other three different treatments. The contents of total chlorophyll, chlorophyll a and chlorophyll b in leaves under the shading conditions were significant higher than those under the full daylight, and the chlorophyll contents increased with the increasing of shading levels. That *L. robustum* showed significantly higher leaves growth and the best overall growth and development at 40% shading treatment, which could be regarded as an appropriate shading intensity for its growth and development of *L. robustum*. (2) The net

基金项目:贵州省科技攻关项目(黔科合 NY 字[2007]3040 号);贵州省科学技术基金(黔科合 J[2007]2059 号);贵州省优秀教育科技人才省长资金(黔省专合字(2006)5 号)

收稿日期:2013-06-24; **修订日期:**2014-04-19

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fc.dlwang@gzu.edu.cn

photosynthetic rate increased at 40% shading treatment but decreased at 60% shading treatment. The stomatal conductance, internal carbon dioxide concentration and transpiration rate increased while the vapor pressure deficit decreased at both 20% and 40% shading treatment, which was helpful for photosynthesis. The vapor pressure deficit was highest while stomatal conductance and internal carbon dioxide concentration lowest at the 0% and 60% shading treatment comparing to other shade treatments, which suppressed net photosynthetic rate and transpiration rate of the plants. (3) The dark respiration and light compensation point declined in the shading treatments while the 40% shading treatments resulted in the increases of the apparent quantum efficiency and maximum net photosynthetic rate, which indicated that *L. robustum* had shade tolerance to some extent. The F_v/F_m and F_v/F_o became smaller as the increase of shading level, the F_v/F_m of 20%, 40% and 60% shading treatments were about 2.71%, 4.59% and 8.03% significantly lower than that under full day light respectively, and the F_v/F_o of 20%, 40% and 60% shading treatments were about 6.89%, 11.99% and 19.81% significantly lower than that under full day light respectively. All fluorescence parameters of 40% shading treatment were significantly lower than those under the other three different treatments. Shading significantly depressed the efficiency of chlorophyll molecules capture excitation energy and potential activity of photosystem II (Φ_{PSII}). In summary, *L. robustum* is shade-tolerant plants, and 40% shading treatment (the daily PAR values within the range of 273—1222 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) is an appropriate light environment, which could significantly improve leaves growth and photosynthetic capacity.

Key Words: *Ligustrum robustum*; shade; leaves characteristics; photosynthetic characteristics

苦丁茶树,即粗壮女贞(*Ligustrum robustum*),为木犀科女贞属植物,是一种野生的常绿灌木或小乔木,集中分布在贵州、四川、云南等南方地区,分布海拔高度为 400—2000m^[1]。将粗壮女贞鲜叶加工后作为一种代茶饮料,称为苦丁茶,加工而成的苦丁茶经冲泡,叶片舒展鲜活,汤色翠绿,滋味先苦后甘,具有清热解毒、生津止渴、降脂减肥和防癌治癌等多种药理保健功效^[2-4],享有“青山绿水”和“绿色黄金”的美誉^[5]。苦丁茶树作为极具开发潜力的经济类植物,受到研究者广泛关注,目前主要研究集中在药理及其成份提取、分析^[2]等方面,在产量^[6]、光合特性^[7-8]、微量元素^[9-10]、人工繁殖与栽培技术^[11]、生理特性^[12]、有机肥^[13]等方面也有研究。

目前,在我国西南地区已开始大力发展苦丁茶产业,对地区经济发展起到了很好的带动作用。然而,有研究者发现苦丁茶树虽在无遮荫或强光照条件下可正常生长,但强光照会使叶面出现皱纹,叶片两侧向中间闭合,呈卷曲状^[1],影响茶叶产量和品质。另一方面,随着全球气候变暖,近年来西南地区高温干旱形势逐渐加剧,这对苦丁茶树生理适应产生了影响,导致其产量和品质下降。叶片是植物接受光的器官,光照条件的改变首先会影响到叶片生长发育和形态解剖结构的变化^[14],随着叶片组织结构的变化,植株光合特性也发生相应变化(如净光合

速率提高、光补偿点和饱和点降低等)^[15-18]。前人研究得出遮荫措施可通过降低光照强度、气温、土温和叶温等来提高土壤含水量、空气湿度等^[15,19]改变植物生长环境,进而植物叶片栅栏组织、海绵组织、叶角质层、表皮细胞和叶厚度等均会随着遮荫强度的变化发生相应变化^[20-22]。因此,采取合理的遮荫措施对提高苦丁茶产量和品质,以及在西南地区或更广泛的地区栽培具有重要意义。但是,目前有关苦丁茶树在遮荫条件(或不同光照强度)下叶片生长及光合特性的详细和系统性研究尚未见报道,且在苦丁茶树栽培和管理过程中还没有遮荫操作的理论数据支撑。

因此,本文采用人工遮荫的方法,对不同遮荫强度下苦丁茶树叶片生长及光合特性进行系统研究,目的是(1)揭示不同光照强度对苦丁茶树叶片生长和光合能力产生的影响及其适应特征;(2)明确能够促进苦丁茶树叶片生长、提高光合能力和茶叶产量的适宜光照范围。从而为苦丁茶树高产、优质的合理栽培,抚育管理技术提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验区概况与研究对象

试验在贵州大学林学院苗圃进行,地处贵阳市花溪区,东经 104° 34′、北纬 26° 34′,年均温度

15.8 ℃;年降水量为 1229 mm;年平均相对湿度 79%,年生长期为 271 d。供试材料为生长状况基本一致的 3 年生苦丁茶树实生苗,栽于高 22 cm、口径 28 cm、底径 22 cm 花盆中,每盆一株。

1.2 试验设计

自 2009 年 11 月份用不同透光率的黑色遮荫网进行遮荫处理,遮荫棚南北向,高 1.5 m,宽 2.0 m,东、西遮荫网距地面 0 cm,南北敞开,便于通风透气。通过增加遮荫网的层数来调整遮荫程度,并用照度计精确测定。设置遮荫梯度分别为:20%、40%、60%,以全光照作为对照(CK),每处理重复 3 次,每重复 4 株。并在多个晴朗无云天每隔 2 h 对不同遮荫处理的实际光照强度进行了测定(图 1)。为避免相互遮光,各处理设置 2.0 m 的间距,所有供试植株均按一致的常规栽培技术管理。试验相关指标的测定于 2010 年 5 月之后展开,且测定和取样期间各处理均继续保持遮荫至试验完毕。

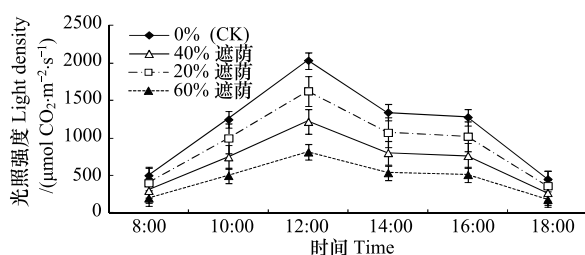


图 1 不同遮荫处理下光合有效辐射值

Fig.1 Light density in different shade treatments

1.3 试验指标测定方法

1.3.1 叶片生长与内部解剖结构特征

于 2010 年 6 月初开始观测叶片、枝条等形态特征以及新梢性状、色泽等,月末在各处理中摘取一定量的成熟叶片进行叶长、叶宽和叶面积测定。沿叶主脉两侧切取 0.5—1 cm 的小片,用 FAA 液固定、梯度酒精脱水、番红染色、二甲苯透明处理制成石蜡切片(厚度为 10 μm),脱蜡后固绿染色剂进行复染,在 Motic 型光学显微镜下,用 Images Advaced3.0 软件进行观测。

1.3.2 叶绿素含量

在光合特性测定完成后,摘取各处理叶片,精确称取 0.300 g 苦丁茶树鲜叶片,测定采用 95%乙醇提取比色法,每个样品重复 3 次。

1.3.3 光合速率日进程

于 2010 年 6 月中旬选择晴朗无云天用 LI-6400

进行光合日进程的测定。测定因子有:净光合速率(P_n)、气孔导度(Cond)、蒸腾速率(Tr)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、叶面蒸汽压亏缺(V_{pdl})等。测定时间为 08:00—18:00,每 2 h 测 1 次,每个处理测定 3 株,每株测定 3—5 片叶子,重复记录 10 个观测值,取其平均值作为该处理此时此刻的光合速率测定值。

1.3.4 光响应曲线

于 2010 年 6 月中旬选择晴朗无云天气,在 9:00—11:00 或 14:00—16:00 进行光合响应曲线的测定。光合光响应曲线的测定用 LI-6400-02B 红蓝光源设定叶室中光合有效辐射强度分别为:2000、1800、1600、1500、1400、1300、1200、1000、800、600、400、200、100、50、20、0 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,叶室温度控制在 $(25 \pm 0.5)^\circ C$;相对湿度控制在 $(40 \pm 5)\%$,测定前对叶片进行 1000 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 光诱导 15 min。

1.3.5 叶绿素荧光参数

用 LI-6400 测定初始荧光(F_o)、最大荧光(F_m)、可变荧光(F_v),最大的光化学效率(F_v / F_m)、按照 $F_v / F_m = (F_m - F_o) / F_m$ 来计算。其中 F_o 、 F_m 测定前,需要植物叶片完全的暗适应。选定叶片后,白天用锡纸包裹,经过一个晚上的暗适应后在凌晨破晓前测定。

1.4 数据处理

采用 SPSS 20.0 软件对试验数据进行 One-way ANOVA 分析, Duncan 新复极差法进行多重比较。对光响应测定结果,按非直角双曲线方程对光响应参数进行估算^[18];不同遮荫强度下的 P_n -PAR 响应曲线采用非直角双曲线模型进行拟合,并通过直线回归得光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)、最大净光合速率($P_{n_{max}}$)、表观量子效率(AQY)、暗呼吸速率(R_d)等。

2 结果与分析

2.1 遮荫对苦丁茶树叶片外观形态的影响

由表 1 可知,遮荫对苦丁茶树叶片外观形态产生的影响主要表现在随着遮荫强度的增加,苦丁茶树叶片叶色加深、叶型呈长椭圆形或椭圆形、新梢色泽深绿微紫、叶缘逐渐平展、叶尖为渐尖;而遮荫对苦丁茶树姿、叶面、叶质和叶基无影响。

表 1 遮荫对苦丁茶树叶片外观形态的影响

Table 1 Effect of shading on leaf characteristics of *Ligustrum robustum*

测定指标 Determination standard	0% (CK) 0% shading	20%遮荫 20% shading	40%遮荫 40% shading	60%遮荫 60% shading
树姿 Tree posture	半披张	半披张	半披张	半披张
新梢色泽 Treetop color	深绿微紫	黄绿色	浅绿色	浅绿色
叶型 Leaf shape	长椭圆	长椭圆	长椭圆	椭圆
叶色 Leaf color	黄绿	黄绿	深绿	暗绿
叶面 Foliar	平滑光泽	平滑光泽	平滑光泽	平滑光泽
叶缘 Leaf margin	微波	微波	平展	平展
叶质 Leaf quality	柔软	柔软	柔软	柔软
叶基 Leaf base	楔形	楔形	楔形	楔形
叶尖 Leaf tip	急尖	渐尖	渐尖	渐尖

从表 2 可见,遮荫对苦丁茶树叶长和叶面积产生了极显著影响。与全光照相比,40%和 60%遮荫条件下苦丁茶树叶面积均大于无遮荫条件,但 60%遮荫与无遮荫条件之间差异不显著,20%遮荫显著

降低了叶面积,由此表明,适度遮荫增大了苦丁茶树叶面积,有利于苦丁茶树叶片的生长发育,而过度遮荫起到了相反的作用。

表 2 遮荫对苦丁茶树叶片大小的影响

Table 2 Effect of shading on leaf size of *Ligustrum robustum*

处理 Treatments	叶长 Leaf length/ cm	叶宽 Leaf width/ cm	叶面积 Leaf area/ cm ²
0% (CK) 0% shading	5.34±0.08B	2.31±0.15B	7.83±0.09B
20%遮荫 20% shading	4.81±0.14C	2.14±0.10B	6.16±0.12C
40%遮荫 40% shading	5.82±0.19B	2.87±0.05A	9.88±0.18A
60%遮荫 60% shading	6.67±0.25A	2.10±0.05B	8.12±0.09B

每列不同的大写字母代表不同遮荫处理之间存在极显著性差异 ($P<0.01$)

2.2 遮荫对苦丁茶树叶片解剖结构的影响

4 个遮荫强度下苦丁茶树叶片上、下表皮细胞厚度分别为 22.29—17.37 μm 、14.47—10.42 μm ,海绵组织厚度为 92.77—72.62 μm ,栅栏组织 1—2 层,厚度为 64.70—48.91 μm 。方差分析表明,各遮荫处理

下苦丁茶树叶片海绵组织和栅栏组织的厚度存在显著差异,而上、下表皮细胞厚度差异不显著。其中,40%遮荫下叶片和栅栏组织厚度显著高于其它 3 个处理,栅栏组织层数为 2 层(表 3),表明在 40%遮荫条件下可显著改变苦丁茶树叶片解剖结构。

表 3 遮荫对苦丁茶树叶片解剖结构的影响

Table 3 Effect of shading on anatomical structure of *Ligustrum robustum*

处理 Treatments	叶片厚度 Leaf thickness / μm	上表皮细胞厚度 Thickness of upper epidermis cell / μm	下表皮细胞厚度 Thickness of lower epidermis cell / μm	海绵组织厚度 Spongytissue thickness / μm	栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness / μm	栅栏组织层数 layer of PT
0% (CK)	127.35±11.33C	17.37±2.29a	10.42±1.74a	76.70±5.23ab	48.91±4.10b	1
20%遮荫	175.11±7.02B	20.84±0.87a	13.60±1.33a	72.62±8.29b	49.63±5.50b	1
40%遮荫	202.02±3.51A	19.68±4.37a	14.47±2.19a	92.77±7.95a	64.70±4.29a	2
60%遮荫	144.72±8.34C	22.29±3.62a	10.71±2.79a	78.86±8.44ab	50.57±4.36b	1

每列不同字母表示各遮荫处理之间存在差异,大写字母显著水平 $P<0.01$,小写字母显著水平 $P<0.05$

2.3 遮荫对苦丁茶树叶片叶绿素含量的影响

苦丁茶树叶片总叶绿素、叶绿素 a、b 含量在遮

荫条件下均显著高于全光照条件下的含量 ($P<0.05$),且随遮荫强度的增大叶绿素含量呈上升趋势

势。而叶绿素 a/b 的值则呈相反的趋势 (表 4)。这表明,随着遮荫程度的提高,苦丁茶树叶绿素含量的增加主要体现为叶绿素 b 含量的增加,即遮荫更有利于促进苦丁茶树叶片中叶绿素 b 的合成。

表 4 遮荫处理对苦丁茶树叶绿素含量的影响
Table 4 Effect of shading on chlorophyll contents of *Ligustrum robustum*

处理 Treatments	叶绿素 a Chl a/(mg/g)	叶绿素 b Chl b/(mg/g)	叶绿素总量 Total chl content/(mg/g)	叶绿素 a/b Chl (a/b)
0% (CK)	6.17±0.10d	2.89±0.04d	9.06±0.13 d	2.13±0.02 a
20% 遮荫	6.79±0.06 b	3.36±0.08c	10.15±0.12 c	2.03±0.04 b
40% 遮荫	7.91±0.08 b	4.01±0.08b	11.91±0.14 b	1.97±0.04 b
60% 遮荫	8.76±0.09a	4.86±0.14a	13.63±0.09 a	1.80±0.15 c

不同小写字母代表不同遮荫强度下粗壮女贞叶绿素含量的差异性显著 ($P<0.05$)

2.4 遮荫对苦丁茶树叶片光合特性的影响

2.4.1 P_n 、LUE 的日变化

如图 2,4 种遮荫强度下苦丁茶树叶片在晴天 P_n 日变化均呈典型的“单峰”型曲线。有遮荫的处理在 10:00 左右达到高峰,然后持续下降,至 18:00 左右降至最低点,而全光照下 P_n 在 14:00 左右才达到高峰值。4 种处理下苦丁茶树叶片 P_n 日均值大小依次为:遮荫 40%>0%>20%>60%。与 40%遮荫处理相比,0%、20%和 60%遮荫处理的 P_n 日均值分别下降了 12.87%、15.56%和 16.77%,达到显著水平 ($P<0.05$),与全光照相比,40%遮荫处理可显著提高苦

丁茶树叶片净光合速率,而 20%和 60%遮荫处理却起了抑制作用,但差异不显著 (表 5)。

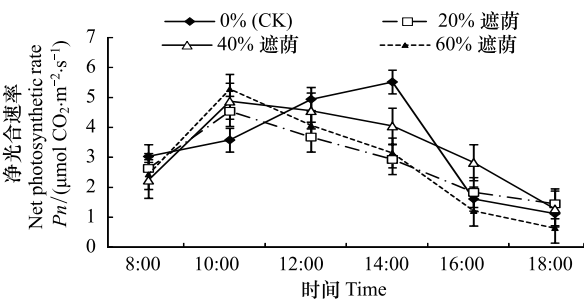


图 2 遮荫对苦丁茶树净光合速率的影响
Fig.2 The effects of shades on diurnal net photosynthetic rate of *Ligustrum robustum*

表 5 不同遮荫处理对苦丁茶树叶片光合特性的影响

Table 5 Effect of different shading treatments on the photosynthetic characteristics of *Ligustrum robustum*

处理 Treatments	净光合速率 Net photosynthetic/ ($\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	气孔导度 Stomatal Conductance/ ($\text{molH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	胞间 CO_2 浓度 Internal carbon dioxide concentration/ ($\mu\text{molCO}_2\cdot\text{mol}^{-1}$)	蒸腾速率 Transpiration rate/ ($\text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	蒸汽压亏缺 The vapor pressure deficit/ kPa
0% (CK)	2.91±1.570 b	0.026±0.015 b	225±11.064 d	0.58±0.389 b	1.86±0.555 a
20% 遮荫	2.82± 0.973 b	0.046±0.023 a	240±3.617 b	0.91 ±0.373 a	1.72±0.584 a
40% 遮荫	3.34±1.199 a	0.053±0.017 a	247±2.999 a	1.03±0.490 a	1.72±0.542 a
60% 遮荫	2.78± 1.270 b	0.033±0.021 b	232±6.363 c	0.57±0.320 b	1.78±0.528 a

每列不同的小写字母代表不同遮荫处理之间存在显著性差异 ($P<0.05$)

2.4.2 Cond、 T_r 日变化

由图 3 可知,4 种遮荫处理 Cond 日变化趋势大致相同,均呈单峰曲线,从 08:00 开始上升,12:00 左右达到最高峰,18:00 左右降至最低点。遮荫 40% 的处理 Cond 日均值分别比遮荫 20%、60%和 0% 的处理增加了 17.09%、56.19%和 105.98% ($P<0.05$)。

不同遮荫强度下 T_r 日变化趋势与 P_n 一致 (图 4),都为“单峰”型曲线,其峰值出现在 14:00。各遮荫强度下苦丁茶树 T_r 日均值大小依次为:遮荫 40%

>20%>0%>60%。从表 6 中 P_n 与其他光合因子相关性分析可知:在 20%和 60%遮荫条件下,Cond 与 P_n 呈负相关,40%遮荫下则为显著正相关;4 个遮荫强度下 T_r 与 P_n 均为正相关,其中 40%和 60%遮荫时达到显著水平 ($P<0.05$)。

2.4.3 C_i 、 V_{pdl} 日变化

4 种遮荫强度下苦丁茶树叶片 C_i 日变化均为“W”型,最大值均出现在 18:00。在 10:00—12:00,遮荫 20%、40%、60% 的处理 P_n 下降,而其 Cond、 C_i

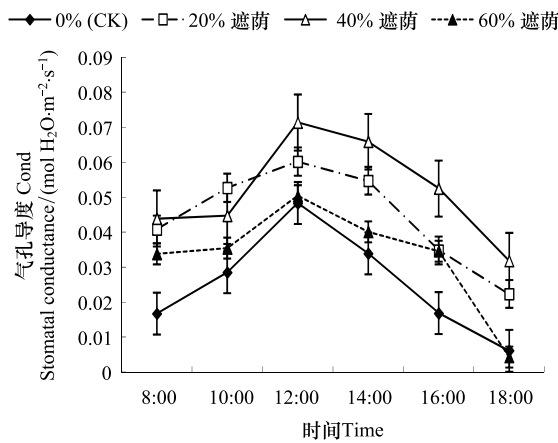


图3 遮荫对苦丁茶树气孔导度的影响

Fig.3 The effects of shades on stomatal conductance of *Ligustrum robustum*

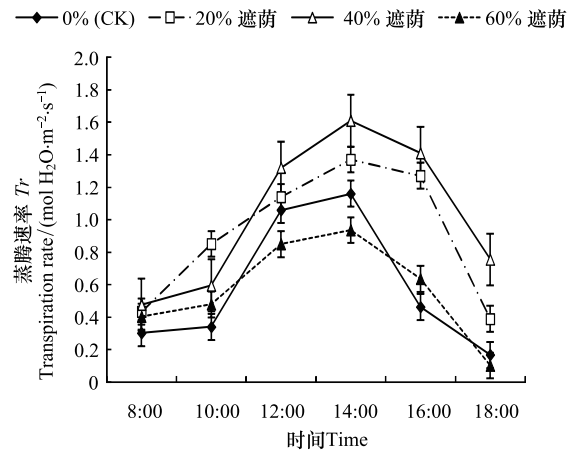


图4 遮荫对苦丁茶树蒸腾速率的影响

Fig.4 The effects of shades on transpiration rate of *Ligustrum robustum*

表6 不同遮荫处理下苦丁茶树叶片 P_n 与其他光合参数间的相关性

Table 6 The correlation among photosynthetic parameter in leaves of *Ligustrum robustum* at shading treatments

处理 Treatments	净光合速率 P_n	气孔导度 Cond	胞间 CO_2 浓度 c_i	蒸腾速率 Tr	蒸汽压亏缺 V_{pdl}
0% (CK)	1	0.270	-0.526	0.526	0.473
20%遮荫	1	-0.830	-0.961	0.923	0.795
40%遮荫	1	0.992 *	0.960	0.996 *	0.052
60%遮荫	1	-0.999 *	-0.999 *	0.991 *	-0.999 *

* 显著水平 $P < 0.05$

上升,因此判断苦丁茶树叶片正午 P_n 降低是由非气孔因素引起的(图2、图3、图5)。全光照、20%和60%遮荫条件下 C_i 与 P_n 呈负相关,但只在60%遮荫条件下达到显著水平($P < 0.05$),可见,过度遮荫导致光合有效辐射显著减少、气孔导度低、 CO_2 同化率低、致使较多 CO_2 滞留胞间、胞间 CO_2 浓度增高和 P_n 下

降,故 C_i 是制约苦丁茶树叶片 P_n 的主要因素之一(表6)。

不同遮荫强度下苦丁茶树 V_{pdl} 日变化趋势均为“单峰”型曲线,峰值出现在16:00, V_{pdl} 的大小依次为:遮荫0% > 60% > 40% > 20%(图6)。全光照、20%、40%遮荫处理 P_n 与 V_{pdl} 正相关但不显著,

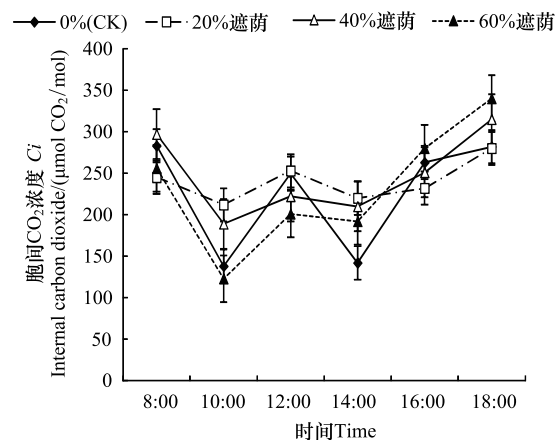


图5 遮荫对苦丁茶树胞间 CO_2 浓度的影响

Fig.5 The effects of shades on internal carbon dioxide concentration of *Ligustrum robustum*

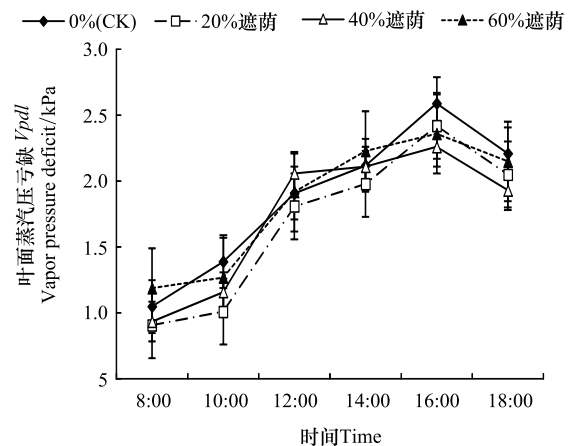


图6 遮荫对苦丁茶树叶片蒸汽压亏缺的影响

Fig.6 The effects of shades on Vapor pressure deficit of *Ligustrum robustum*

60%遮荫处理 P_n 与 V_{pd} 呈显著负相关 ($P<0.05$) (表 6)。

2.4.4 遮荫条件下苦丁茶树叶片对光强变化的响应
不同遮荫强度下苦丁茶树叶片 $P_{n_{max}}$ 、AQY、LCP、LSP、 R_d 的变化见表 7, 结果表明: 苦丁茶树叶片在遮荫 40% 条件下 $P_{n_{max}}$ 最大, 而遮荫达到 60% 时 $P_{n_{max}}$ 显著降低, 全光照和 20% 遮荫处理之间差异不显著。遮光后 LCP 值均低于全光照, 随着遮荫强度的增强呈持续下降趋势, 60% 遮荫处理下 LCP 由全

光照的 $41.1 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 降低到 $16.2 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 下降了 60.58% ($P<0.05$)。遮光后叶片需光特性的变化与弱光条件相适应, 改变了叶片的结构与生理功能, 说明苦丁茶树在低光照条件下可通过大幅降低 LCP、LSP 以提高对弱光的利用能力, 适应弱光环境来维持植株的正常生长。4 种遮荫强度下, 遮荫 40% 条件下苦丁茶树叶片 AQY 最大 (0.0423) ($P<0.05$), 说明其利用弱光的能力最强。

表 7 不同遮荫强度下苦丁茶树的光响应参数

Table 7 Photoresponse parameters of *Ligustrum robustum* under different shading treatments

处理 Treatments	最大净光合速率 $P_{n_{max}}$ Maximum net photosynthetic rate/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光饱和点 LSP Light Saturation/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP Light Compensation/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	暗呼吸速率 R_d / ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	表观量子效率 AQY Apparent quantum yield/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
0% (CK)	8.32±0.063 b	574±1.155 b	41.06±0.203 a	0.911±0.006 a	0.0195±0.191 d
20% 遮荫	8.26±0.046 b	516±0.732 c	27.50±0.231 b	0.802±0.269 a	0.0230±0.202 c
40% 遮荫	9.14±0.063 a	648±0.577 a	20.81±0.115 c	0.686±0.019 a	0.0423±0.102 a
60% 遮荫	6.55±0.057 c	402±1.254 d	16.20±0.173 d	0.478±0.098 b	0.0331±0.178 b

每列不同的小写字母代表不同遮荫处理之间存在显著性差异 ($P<0.05$)

2.4.5 不同遮荫强度对苦丁茶树叶绿素荧光特性的影响

与全光照相比, 遮荫降低了苦丁茶树叶片 F_v/F_m 和 F_v/F_o 值, 随着遮荫强度的增加, 3 种遮荫条件下 F_v/F_m 依次下降了 2.71%、4.59% 和 8.03%, F_v/F_o 值依次降低了 6.89%、11.99% 和 19.81% ($P<0.01$)。当遮荫达到 60% 时, F_v/F_m 和 F_v/F_o 值与

CK 处理达到显著差异 ($P<0.05$)。以反映 PS II 原初光能转化效率 (F_v/F_m) 和 PS II 潜在活性或电子传递效率 (F_v/F_o) 的两个参数来分析, 遮荫降低了苦丁茶树叶片叶绿素分子捕获激发能的效率及光系统 II (PS II) 潜在活性, 且降低程度随遮荫强度的增强而增加 (表 8)。

表 8 不同遮荫处理下苦丁茶树的叶绿素荧光参数

Table 8 Chlorophyll fluorescence parameters of *Ligustrum robustum* under different shading treatments

处理 Treatments	初始荧光 Initial fluorescence F_o	最大荧光 Maximal fluorescence F_m	可变荧光 Variable fluorescence F_v	PS II 最大光化学效率 PS II maximal efficiency F_v/F_m	PS II 潜在光化学效率 PS II potential efficiency F_v/F_o
0% (CK)	158.38±0.03 a	451.83±0.06 a	293.45±0.04 a	0.6495±0.35 a	1.8530±0.21 a
20% 遮荫	148.75±0.12 b	405.28±0.22 b	255.53±0.32 b	0.6319±0.07 b	1.7253±0.19 ab
40% 遮荫	160.98±0.65 a	423.70±0.18 b	262.73±0.45 b	0.6197±0.04 ab	1.6308±0.03 b
60% 遮荫	134.58±0.02 c	334.33±0.03 c	199.75±0.03 c	0.5973±0.55 c	1.4859±0.24 c

每列不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著

3 结论与讨论

叶片是对环境变化较敏感、且变异性和可塑性大的器官^[19,23]。苦丁茶树的叶片不仅是收获的主要部分, 同时也是进行光合和呼吸作用等生理代谢活动的重要器官^[24]。因此, 叶片内部结构常作为评价

苦丁茶树生理活性、抗逆性以及产量、品质的指标的重要依据^[25]。栅栏组织第一层细胞数及厚度与光合强度有密切关系, 叶片解剖结构特征可作为间接鉴定光合作用生产力的指标, 栅栏组织厚度越大其生产力指数就越大^[26]。本研究得出 40% 遮荫条件下叶片和栅栏组织厚度均显著高于其它 3 个处理,

说明苦丁茶树在 40% 遮荫时可通过增加叶片厚度, 促进叶片吸收更多的光, 弥补遮荫造成的光照强度不足, 从而提高叶片的光能利用率^[19,27]。另外, 苦丁茶树在遮荫条件下增加了叶绿素 b 的含量, 因叶绿素 b 在蓝紫光部分的吸收带较宽, 耐荫植物可利用蓝紫光在低光照下正常生长^[28], 这也是苦丁茶树在光胁迫环境下所形成更耐弱光的一种生理适应, 为光合作用的需要尽可能地吸收较多的光。上述分析表明, 40% 遮荫条件可有效促进苦丁茶树叶片的生长, 使苦丁茶树叶片整体的生长发育最好, 且生产力指数最大。

Poorter 等认为植物蒸汽压亏缺可能比高温和高光照造成的光合“午休”对光合作用的影响还要明显^[29]。本研究中, 60% 的过度遮荫使苦丁茶树叶片 P_n 显著低于其它处理, 其 P_n 与 V_{pdl} 呈显著负相关, 而与 T_r 呈显著正相关, 这是因为当蒸汽压亏缺增大时, 植株大量失水导致细胞水势下降, 蒸腾速率降低^[30], 蒸腾速率的降低影响矿质元素和水的吸收, 进而影响光合作用的进行。同时, 蒸腾速率降低使得光合产物输出变慢, 产生反馈抑制, 也会降低光合速率^[19]。因此可以推断过度遮荫导致苦丁茶树叶片光合能力下降的主要因素是叶片蒸汽压亏缺增大和蒸腾速率降低所造成的。

表观量子效率是光合作用中光能转化效率的一种量度, 可以正确地反映光合机构的机能变化, 也可以反映叶片对弱光的利用能力^[31]。本研究中遮荫 40% 处理的 AQY 最大 (0.0423), 而全光照下苦丁茶树的 AQY (0.0195) 却低于自然条件下一般植物的表观量子效率 (0.03—0.05)^[18]。表观量子效率越大, 植物吸收与转换光能的色素蛋白复合体可能越多, 利用弱光能力越强^[19,32], 说明遮荫 40% 处理使得苦丁茶树叶片吸收与转换光能的色素蛋白复合体增加, 从而有效增强其利用弱光的能力, 并提高光合速率。

叶绿素荧光是光合作用的探针, 可真实而准确地揭示遮光对植物叶片 P_n 的影响机制^[33]。本研究中随着遮荫程度的增加, F_v/F_m 和 F_v/F_o 均降低, F_v/F_m 反映最大 PS II 的光能转换效率, 非胁迫条件下该参数的变化极小, 不受物种和生长条件的影响, 胁迫条件下该参数明显下降^[34-35], F_v/F_m 下降是光抑制的重要特征, 在有些植物中, F_v/F_m 的下降可能

是一种光抑制保护机制, 而不会导致 PS II 的伤害^[36]。苦丁茶树在 60% 遮荫处理下各叶绿素荧光参数值显著低于其它 3 种处理, 说明过度遮荫时, 苦丁茶树叶片叶绿素分子捕获激发能的效率及光系统 II (PS II) 潜在活性降低, 这可能是苦丁茶树叶片对遮荫后弱光的一种适应性调节。

综上所述, 在苦丁茶树栽培和抚育管理中, 应将栽培管理措施与其生长及生理特性结合起来, 才能创造苦丁茶树的最佳生长环境, 从而有效提高苦丁茶的产量和品质, 建议在苦丁茶树的栽培及抚育管理技术中应以 40% 的遮荫强度 (日光合有效辐射在 273—1222 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 范围内) 为最佳条件, 即可通过稀植间种玉米等高秆作物或果树, 达到经济和生态效益的双赢。

References:

- [1] Yang L D, Wang A W. The breeding and cultivating techniques of *Ligustrum robustum*. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2005, 13(3): 181-182.
- [2] Cao F, Tan H. Chemical constituents and pharmacological research progress of thick privet. Herald of Medicine, 2007, 26(7): 756-758.
- [3] Cao F, Chen M, Feng W J, Deng X K, Chen J X, Tan H. Primary study on hypoglycemic action of *Ligustrum robustum* BL in Guizhou province. Journal of Sichuan of Traditional Chinese Medicine, 2008, 26(12): 57-58.
- [4] Chen Y, He X Q, Xie T G, Li C H. Hypotensive action of *Zu-zhuang-nv-zhen*. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 1995, 26(7): 360-361.
- [5] Shu R G, Yao M N, Min L. Advances in studies on chemical components and pharmacology of different origins of Kuding Tea. Journal of Jiang xi College of Traditional Chinese Medicine, 2008, 20(6): 504-509.
- [6] Yao L, Yang L D, Tang Y W. Research biomass of *Ligustrum robustum*. Guizhou Forestry Science and Technology, 2004, 32(1): 27-30.
- [7] Yan X L, Wang D L, Li Z Y, Ding B. Preliminary study on photosynthetic diurnal variation of *Ligustrum robustum*. Guizhou Agricultural Sciences, 2010, 38(10): 49-51.
- [8] Yan X L, Wang D L. Light intensity influence on *Ligustrum robustum* photosynthetic and physiological and biochemical characteristics. Practical Forestry Technology, 2011, (4): 3-5.
- [9] Ding B, Wang D L. Effect of selenium on physiological characters and chlorophyll fluorescence parameters in *Ligustrum robustum*. Journal of He'nan Agricultural Sciences, 2012, 41(7): 58-61.
- [10] Ding B, Wang D L, Luo H. Zinc treatment on *Ligustrum robustum*

- (Kuding tea) physiological characteristics and the influence of the quality. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2009, (5):18-20.
- [11] Luo R. Tissue culture and rapid propagation of *Ligustrum robustum*. *Brief Communications of Plant Tissue Culture*, 2001, 37(5): 422-422.
- [12] Wu Z F, Zhou Y C, Zhang J, Zhang Q, He T. Effect of Different pH Stress on Physiological Property of *Ligustrum robustum*. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2012, 40(1): 47-50.
- [13] He T, Zhou Y C. The effects of organic fertilizers on quality of *Ligustrum robustum* (Kuding Tea). *Journal of He'nan Agricultural Sciences*, 2011, 40(2): 86-89.
- [14] Xia M Z. The effect of shading on the formation and abscission of flowers and pods in the bean before, during and after the flowering period. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 1989, 13(2):171-179.
- [15] Xiao R L, Wang J R, Shan W X, Li X H, Song T Q, Tang Y. Tea plantation environment and quality under different degrees of shading. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2007, 15(6):6-11.
- [16] Liu S B, Hu Z H. Effects of shading treatment on the leaf morphology, structure and photosynthetic characteristics of *Gynostemma pentaphyllum*. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2004, 22(4):339-344.
- [17] Huang C L, Wu Z M, Yao Y K, Xu X N. Photosynthetic characteristics of *Gynostemma pentaphyllum* under shade. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(11):2099-2103.
- [18] Liu J F, Yang W J, Jiang Z P, Guo Q S, Jin J Q, Xue L. Effects of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of the endangered plant *Thuja sutchuenensis*. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(20):5999-6004.
- [19] Lü J H, Wang X, Feng Y M, Li Y F, Zhao H X, Wang Y. Effects of shading on the photosynthetic characteristics and anatomical structure of *Trollius chinensis* Bunge. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(19): 6033-6043.
- [20] Cai Z Q, Qi X, Cao K F. Response of stomatal characteristics and its plasticity to different light intensities in leaves of seven tropical woody seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(2): 201-204.
- [21] Yang X H, Chen C R, Shi P. Effects of shading on the anatomical structure of cotton leaf and stem. *Journal of Shandong Agricultural University: Natural Science*, 2000, 31(4):373-377.
- [22] Hao R M, Li X Z, Hu J L. Leaf structural change of *Cyclobalanopsis multinervis* and *Michelia foveolata* after shaded treatment. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2005, 25(6):1083-1088.
- [23] Hu Y, Chu H J, Li J Q. Response of leaf anatomy characteristics and its plasticity to different soil-water conditions of *Medicago ruthenica* in four populations. *Plant Science Journal*, 2011, 29(2):218-225.
- [24] Tu X Z. Leaf anatomical structures of Tea tree under different altitude. *Chinese Tea*, 1986: 15-16.
- [25] Ye S R, Tang Q, Du X. Extraction, Separation and primary identification of flavonoids from *Ligustrum robustum* in Sichuan. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 2004, 22(2): 157-160.
- [26] Shu J L. The principle and technology in leaf anatomical structure identification of tea tree. *Chinese tea*, 1995, 17(1): 2-4.
- [27] Dong R L, Yu F Y, Ou Y X. Effects of shading treatments on leaf morphology and anatomical structure of *Styrax tonkinensis* seedlings. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2010, 32(5): 974-981.
- [28] Boardman N K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 1977, 28(1): 355-377.
- [29] Poorter H. Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration. *Vegetatio*, 1993, 5(1):77-97.
- [30] Li X W, Chen S L. Effect of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Fritillaria cirrhosa*. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(7): 3438-3446.
- [31] Wang J H, Ren S F, Shi B S, Liu B X, Zhou Y L. Effects of shades on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Forsythia suspense*. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(7):1811-1817.
- [32] Richardson A D, Berlyn G P. Spectral reflectance and photosynthetic properties of *Betula papyrifera* (Betulaceae) leaves along an elevational gradient on Mt. Mansfield, Vermont, USA. *American Journal of Botany*, 2002, 89(1):88-94.
- [33] Jiao L L, Lu B S, Zhou R J, Bai Z Y, Liang H Y, Zhen H W. Effects of shading on net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence parameters of leaf in david maple (*Acer davidii* Franch). *Acta Horticulturae Sinica*, 2007, 34(1):173-178.
- [34] Zhang S R. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, 16(4): 444-448.
- [35] Zhou Y H, Hang L F, Yu J Q. Effects of sustained chilling and low light on gas exchange, chlorophyll fluorescence quenching and absorbed light allocation in cucumber leaves. *Journal of plant physiology and Molecular Biology*, 2004, 30(2):153-160.
- [36] Sun Y P, Wang L J. Effects of 5-aminolevulinic acid (ALA) on chlorophyll fluorescence dynamics of watermelon seedlings under shade condition. *Acta Horticulturae Sinica*, 2007, 34(4): 901-908.

参考文献:

- [1] 杨礼旦, 王安文. 粗壮女贞繁殖与栽培技术研究. *中国生态农业学报*, 2005, 13(3): 181-182.

- [2] 曹芳, 谭辉. 粗壮女贞的化学成分与药理研究进展. 医药导报, 2007, 26 (7): 756-758.
- [3] 曹芳, 陈明, 冯文静, 邓先扩, 陈金秀, 谭辉. 贵州粗壮女贞降血糖作用初探. 四川中医, 2008, 26 (12): 57-58.
- [4] 陈一, 何兴全, 谢唐贵, 李翠红. 粗壮女贞的降压作用. 中草药, 1995, 26 (7): 360-361.
- [5] 舒任庚, 姚敏娜, 闵雷. 不同植物来源苦丁茶的化学成分及药理作用研究进展. 江西中医学院学报, 2008, 20 (6): 504-509.
- [6] 姚立, 杨礼旦, 唐望远. 粗壮女贞的生物量研究. 贵州林业科技, 2004, 32 (1): 27-30.
- [7] 闫小莉, 王德炉, 李自玉, 丁波. 粗壮女贞光合日变化的初步研究. 贵州农业科学, 2010, 38 (10): 49-51.
- [8] 闫小莉, 王德炉. 光强对粗壮女贞光合及生理生化特性的影响. 林业实用技术, 2011 (4): 3-5.
- [9] 丁波, 王德炉. 硒对粗壮女贞生理特性及叶绿素荧光参数的调控效应. 河南农业科学, 2012, 41 (7): 58-61.
- [10] 丁波, 王德炉, 罗辉. 锌处理对粗壮女贞(苦丁茶)生理特性及品质的影响. 现代农业科技, 2009, (5): 18-20.
- [11] 罗睿. 粗壮女贞的组织培养与快速繁殖. 植物生理学通讯, 2001, 37 (5): 422-422.
- [12] 吴泽富, 周运超, 张静, 张琴, 何滔. 粗壮女贞(苦丁茶)生理特性对 pH 胁迫的响应. 贵州农业科学, 2012, 40 (1): 47-50.
- [13] 何滔, 周运超. 有机肥对粗壮女贞(苦丁茶)品质的影响. 河南农业科学, 2011, 40 (2): 86-89.
- [14] 夏明忠. 遮光对蚕豆花荚形成和脱落的影响. 植物生态学与地植物学学报, 1989, 13 (2): 171-179.
- [15] 肖润林, 王久荣, 单武雄, 黎星辉, 宋同清, 汤宇. 不同遮荫水平对茶树光合环境及茶叶品质的影响. 中国生态农业学报, 2007, 15 (6): 6-11.
- [16] 刘世彪, 胡正海. 遮荫处理对绞股蓝叶形态结构及光合特性的影响. 武汉植物学研究, 2004, 22 (4): 339-344.
- [17] 黄成林, 吴泽民, 姚永康, 徐小牛. 遮荫条件下绞股蓝光合作用特点的研究. 应用生态学报, 2004, 15 (11): 2099-2103.
- [18] 刘建锋, 杨文娟, 江泽平, 郭泉水, 金江群, 薛亮. 遮荫对濒危植物崖柏光合作用和叶绿素荧光参数的影响. 生态学报, 2011, 31 (20): 5999-6004.
- [19] 吕晋慧, 王玄, 冯雁梦, 李艳锋, 赵红霞, 王媛. 遮荫对金莲花光合特性和叶片解剖特征的影响. 生态学报, 2012, 32 (19): 6033-6043.
- [20] 蔡志全, 齐欣, 曹坤芳. 七种热带雨林树苗叶片气孔特征及其可塑性对不同光照强度的响应. 应用生态学报, 2004, 15 (2): 201-204.
- [21] 杨兴洪, 陈翠容, 施培. 遮荫对棉花茎叶解剖结构的影响. 山东农业大学学报: 自然科学版, 2000, 31 (4): 373-377.
- [22] 郝日明, 李晓征, 胡金良. 遮荫处理下多脉青冈和金叶含笑叶解剖结构变化研究. 西北植物学报, 2005, 25 (6): 1083-1088.
- [23] 胡营, 楚海家, 李建强. 4 个花苜蓿居群叶片解剖结构特征及其可塑性对不同水分处理的响应. 植物科学学报, 2011, 29 (2): 218-225.
- [24] 屠兴祖. 不同海拔高度茶树叶片的解剖结构. 中国茶叶, 1986: 15-16.
- [25] 叶善蓉, 唐茜, 杜晓. 四川粗壮女贞苦丁茶中黄酮的提取、分离与初步鉴定. 四川农业大学学报, 2004, 22 (2): 157-160.
- [26] 束际林. 茶叶叶片解剖结构鉴定的原理与技术. 中国茶叶, 1995, 17 (1): 2-4.
- [27] 董如磊, 喻方圆, 欧阳献. 遮荫对东京野茉莉幼苗叶片形态和解剖结构的影响. 江西农业大学学报, 2010, 32 (5): 974-981.
- [30] 李西文, 陈士林. 遮荫下高原濒危药用植物川贝母(*Fritillaria cirrhosa*)光合作用和叶绿素荧光特征. 生态学报, 2008, 28 (7): 3438-3446.
- [31] 王建华, 任士福, 史宝胜, 刘炳响, 周玉丽. 遮荫对连翘光合特性和叶绿素荧光参数的影响. 生态学报, 2011, 31 (7): 1811-1817.
- [33] 缴丽莉, 路丙社, 周如久, 白志英, 梁海永, 甄红伟. 遮光对青榨槭光合速率及叶绿素荧光参数的影响. 园艺学报, 2007, 34 (1): 173-178.
- [34] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. 植物学通报, 1999, 16 (4): 444-448.
- [35] 周艳虹, 黄黎锋, 喻景权. 持续低温弱光对黄瓜叶片气体交换、叶绿素荧光猝灭和吸收光能分配的影响. 植物生理与分子生物学报, 2004, 30 (2): 153-160.
- [36] 孙永平, 汪良驹. ALA 处理对遮荫下西瓜幼苗叶绿素荧光参数的影响. 园艺学报, 2007, 34 (4): 901-908.