

DOI: 10.5846/stxb202009202445

陈斌, 刘筱玮, 贾琳, 杨扬, 何森. 光强对 4 种鸭跖草科植物生长和光合特性的影响. 生态学报, 2022, 42(4): 1450-1461.

Chen B, Liu X W, Jia L, Yang Y, He M. Effects of light intensity on the growth and photosynthetic characteristics of four Commelinaceae plants. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(4): 1450-1461.

光强对 4 种鸭跖草科植物生长和光合特性的影响

陈 斌¹, 刘筱玮¹, 贾 琳², 杨 扬¹, 何 森^{1,*}

¹ 东北林业大学园林学院, 哈尔滨 150040

² 东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040

摘要:为探究 4 种鸭跖草科植物对不同光环境的适应能力,以紫鸭跖草、花叶水竹草、吊竹梅、绿叶水竹草 4 种植物为试验材料,利用遮光网设置 5 种光强梯度(分别为自然光强的 100%、75%、50%、25%、5%),研究不同光强对 4 种植物生长和光合特性的影响。结果表明:随光强的减弱,4 种植物的叶面积、比叶面积、株高、叶片夹角显著增加,但紫鸭跖草在 5% 自然光强下叶面积显著降低,同时降低的光强显著降低了 4 种植物叶片的上下表皮厚度和叶片厚度,以及紫鸭跖草、花叶水竹草和绿叶水竹草的栅栏组织厚度、花叶水竹草和绿叶水竹草的海绵组织厚度,但 4 种植物的栅栏组织和海绵组织比未发生显著变化。紫鸭跖草和花叶水竹草的 Chl a、Chl b 和 Chl (a+b) 含量随光强的降低呈先升后降趋势,而吊竹梅和绿叶水竹草的 Chl a、Chl b 和 Chl (a+b) 含量则显著升高。与 100% 自然光强和 5% 自然光强相比,4 种植物在 25%—75% 自然光强下,能保持高的气孔开度、净光合速率、气孔导度、胞间二氧化碳浓度和蒸腾速率。研究表明,4 种鸭跖草科植物具有较强的光适应性,可以通过调整植株形态、叶片解剖结构、光合色素含量、气孔开度和导度的方式在弱光环境中(25%—75% 自然光强)增强对光的捕获和利用能力,保持较高的净光合速率,从而保证植株体在弱光环境中进行正常的生命活动。

关键词:鸭跖草科植物;光强;生长指标;解剖结构;光合特性

Effects of light intensity on the growth and photosynthetic characteristics of four Commelinaceae plants

CHEN Bin¹, LIU Xiaowei¹, JIA Lin², YANG Yang¹, HE Miao^{1,*}

¹ Department of Landscape Architecture, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

² Department of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: In this research, four Commelinaceae plants (*Commelina purpurea*, *Tradescantia zebrina*, *Tradescantia flurnuensis* 'Variegata', and *Tradescantia flurnuensis* 'Vairidia') were used as experimental materials to explore the influence of different light intensities on the growth and photosynthetic characteristics. Shading nets of different densities were used to create five light environments with 100%, 75%, 50%, 25%, and 5% of natural light intensity, respectively. The results indicated that the leaf area, specific leaf area, plant height, and leaf angle of the four plants increased significantly with the decrease of light intensity, but the leaf area of *Commelina purpurea* was significantly reduced in the 5% natural light intensity. Simultaneously, the reduction of light intensity significantly reduced the upper and lower epidermis and leaf thickness of the four plant leaves, as well as the thickness of the palisade tissue of *Commelina purpurea*, *Tradescantia zebrina* and *Tradescantia flurnuensis* 'Vairidia', the thickness of the sponge tissue of *Tradescantia zebrina* and *Tradescantia flurnuensis* 'Vairidia', but the ratio of palisade and sponge tissue of the four plants did not change

基金项目:国家重点研发计划项目(2018YFD1000406);中央高校基本科研业务费专项资助基金(2572017EA04);中央高校基本科研业务费专项资金项目(2572017BA08)

收稿日期:2020-09-20; 网络出版日期:2021-11-04

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hm2017148@126.com

significantly. The contents of Chl a, Chl b and Chl (a+b) in *Commelina purpurea* and *Tradescantia zebrina* increased first and then decreased with the decrease of light intensity. The contents of Chl a, Chl b and Chl (a+b) in *Tradescantia flurnuensis* 'Variegata' and *Tradescantia flurnuensis* 'Vairidia' increased significantly. Compared with 100% natural light intensity and 5% natural light intensity, the four plants can maintain high stomata opening, net photosynthetic rate, stomatal conductance, intercellular CO₂ concentration and transpiration rate under 25%—75% natural light intensity. In summary, to ensure the normal growth without restriction in low-light environment, the considerable light adaptability of the four Commelinaceae plants can be generated in diverse ways by adjusting the plant morphology, leaf anatomical structure, photosynthetic pigment content, stomata opening and conduction to capture and use light efficiently, maintain a relatively high net photosynthetic rate in low light environments (25%—75% natural light intensity).

Key Words: Commelinaceae plants; light intensities; growth index; anatomical structure; photosynthetic characteristics

光是自然界中一切植物进行各项生命活动的物质基础^[1],主要通过光强、光质、光周期等因素影响植物的地理分布和生长发育,光强作为其中一个重要因素,对植物的生长发育、形态结构、生理代谢、信号转导以及光合生理等方面均产生重要影响^[2-6]。当外界光强发生变化时,植株体的生长状态必然会发生一定程度的改变,这主要是由于植物对光的主动捕获能力以及光合产物的合成能力受到了影响造成的^[7],研究发现,植物在弱光环境会通过增加叶面积、总生物量、比叶面积、叶面积比、叶绿素含量的策略,使叶片变大变薄,增大对光的截获面积,提高对有限光资源的利用效率,增加气孔导度,维持较高的光合速率,以此来确保植株体在弱光环境中进行正常的生命活动^[8-9],而在强光环境中,植物则通过增加叶片厚度,缩小叶片面积,降低叶绿素含量的方式减少对过剩光源的捕获,又可通过关闭气孔的方式减少叶片水分的蒸腾,达到减轻强光对植物体伤害的目的^[10-11]。

随着强调生态平衡又兼具注重人类健康和文化发展的“绿色城市”理念的提出以及党的十八大“美丽中国”战略的实施,城市生态环境的保护和改善受到了前所未有的关注,城市居民对生活环境提升改善的需求也日益增加,这在很大程度上促进了城市园林建设事业的发展。但当前城市建设缺乏科学合理的统筹规划,使得许多建筑物布局不合理,间距狭小,导致大量建筑物间的园林绿化用地光照不足。此外,日益发达的立体交通也导致了大量极端阴蔽空间的出现,有研究表明,当前城市中有一半以上的园林绿地常年接受不到充足的光照^[12],这使得城市中发挥“绿肺”功能的园林植物生长受阻,无法发挥最佳的生态环境效益,同时这也给广大园林建设者带来了巨大的挑战。因此,选育观赏价值高且对光环境要求低的园林植物对阴蔽空间进行科学有效的绿化,对发挥城市绿地最佳的生态环境效益具有深远意义。鸭跖草科(Commelinaceae)植物有 40 属 500 余种,其中有许多种为彩叶植物,颜色丰富观赏效果极佳。该科植物不仅对生长环境要求不高,具有一定的耐阴能力,且繁殖简单,生长迅速,能在短时间内呈现良好的景观效果,目前在我国广东、福建等地已有部分种类作为观叶地被植物应用于滨水驳岸、林下绿地等多种形式的城市园林中,在东北地区也作为地被植物被用于观光温室中的林下或苗床下空间,起到美化裸露地表的作用。其中,紫鸭跖草(*Commelina purpurea*)、花叶水竹草(*Tradescantia flurnuensis* 'Variegata')、吊竹梅(*Tradescantia zebrina*)、绿叶水竹草(*Tradescantia flurnuensis* 'Vairidia')是目前最常用于城市园林绿化中的 4 种鸭跖草科植物,虽然在实际应用中发现它们具有较好的耐阴性,但每种植物生长所需的最适光强以及适光策略目前尚不明晰,因此,本试验欲通过不同密度的遮光网模拟 5 种不同光强的立地环境,对紫鸭跖草、花叶水竹草、吊竹梅和绿叶水竹草进行光处理,测定不同光强下 4 种植物的形态特征、叶片解剖结构以及光合生理等指标,探究 4 种植物生长的适宜光强以及适光策略,为在园林中更加科学地栽培应用提供理论依据。

1 试验材料与方法

1.1 试验材料

试验于 2019 年 3—7 月在黑龙江省哈尔滨市东北林业大学花卉研究所苗圃进行。以紫鸭跖草

(*Commelina purpurea*, CP)、花叶水竹草(*Tradescantia flurnuensis* ‘Variegata’, TF)、吊竹梅(*Tradescantia zebrina*, TZ)、绿叶水竹草(*Tradescantia flurnuensis* ‘Vairidia’, TV)为试验材料,于3月初剪取当年生健壮枝条顶部约5 cm的茎段,用湿润的报纸包裹好后放置在阴凉处备用。将腐殖土和蛭石(体积比为3:1)充分混匀,120℃高温高压灭菌后装入直径12 cm,高18 cm的花盆中,将盆中的栽培基质充分浸湿,待多余水分控出后进行扦插。每盆扦插2个茎段,每种植物材料扦插60盆。将扦插苗放置在温度为24—26℃,相对湿度为60%—70%,光强为 $480\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$,光照时长12 h的育苗室内缓苗。扦插苗生长1个月后,选取生长良好,无病虫害的植株进行后续的试验^[13–14]。

1.2 试验方法

于2019年4月30日用木方搭设遮光架,每个遮光架间隔50 cm,顶部距离植株体顶端大于30 cm,然后使用不同密度的黑色遮光网罩在遮光架上,设置5种光强环境(分别为自然光强的100%、75%、50%、25%、5%,记作L0、L1、L2、L3、L4),每个光强环境每种植物材料处理12盆,3个重复。每5 d浇一次水,处理45 d后,进行各项指标的测定^[13–14]。

1.3 形态指标的测定

株高的测定:用直尺测量植株根茎部至茎尖的高度,将此高度定义为株高。

叶片夹角测定:用量角器测定植株第5片完全展开叶片的主脉与茎之间所形成的夹角,将此夹角定义为叶片夹角。

叶面积的测定:取植株茎顶部第3—5片成熟的叶片,每盆取10片,每个处理3个重复,用Li-3000A叶面积仪测定叶面积。叶面积测定后,将叶片用报纸包好后放入60℃的烘箱中烘干至恒重,计算比叶面积(比叶面积=单叶面积/单叶干重)。

1.4 叶片显微结构的观察

叶片解剖结构的测定:摘取植株顶端第3片完好无病虫害的叶片,在叶片上切取0.3 cm×0.1 cm的组织块迅速放入用福尔马林-乙酸-乙醇(Formalin-acetic acid-alcohol, FAA)固定液中固定,每盆取3片,每组处理3个重复。采用常规石蜡法制片^[15],用Leica DM2500显微镜拍照,并用显微镜自带的标尺测量叶片厚度、上表皮厚度、下表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度,并计算栅栏组织和海绵组织比。所得数据为9个视野的平均值。

叶片气孔开度的测定:于晴天10:00选取植株茎顶部第3—5片成熟完整的叶片用去离子水擦除叶面灰尘,并用吸水纸吸附叶表残余的水分,摘取预处理好的叶片,迅速将无色指甲油均匀涂抹在叶片正面远轴面中部,采用指甲油印迹法对植物材料进行取样^[16–18],待指甲油自然晾干后,用尖嘴镊子从一侧轻轻撕下叶表透明的指甲油膜,放到载玻片上制作临时装片,用Leica DM2500显微镜观察并拍照,随机选取每个视野上3个完整清晰的气孔,测量气孔开度(保卫细胞之间形成的孔隙的最大值),所得数据为9个视野的平均值。

1.5 叶绿素含量的测定

叶绿素含量的测定:摘取茎顶部第3—5片成熟叶片,参照刘萍等^[19]的丙酮和乙醇混合液浸提法提取并测定叶绿素a(Chlorophyll a, Chl a)、叶绿素b(Chlorophyll b, Chl b)和总叶绿素(Chl (a+b))的含量并计算叶绿素a/b(Chl a/b)的值;

1.6 光合生理指标的测定

选择晴朗无风的9:00—11:30进行光合生理指标的测定,选取植株顶部第4片完全展开且完整无病害的叶片为测定叶片,将Li-6400光合仪设置为开放气路,叶室空气流量为500 mL/min,然后利用仪器自带的红蓝光源叶室(PAR=800)测定净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间二氧化碳浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r),每个处理重复3次。

1.7 数据处理

用Excel 2016对数据进行整理和作图,利用SPSS 22.0对数据进行方差分析,用Duncan法进行多重比较

($P<0.05$), 并对结果进行双因素 (ANOVA) 分析。

2 结果与分析

2.1 不同光强对形态指标的影响

不同光强对 4 种植物的株形产生了显著的影响 ($P<0.05$) (图 1 和图 2)。CP、TF、TZ、TV 的株高随光强的降低而显著降低 ($P<0.05$), 与 L0 相比, 在 L4 条件下分别升高了 1.07 倍、0.81 倍、0.87 倍、1.35 倍。相同的是, 叶片夹角也随光强的降低而显著增加 ($P<0.05$), 与 L0 相比, 在 L4 条件下分别增加了 0.81 倍、0.98 倍、1.43 倍、1.08 倍。

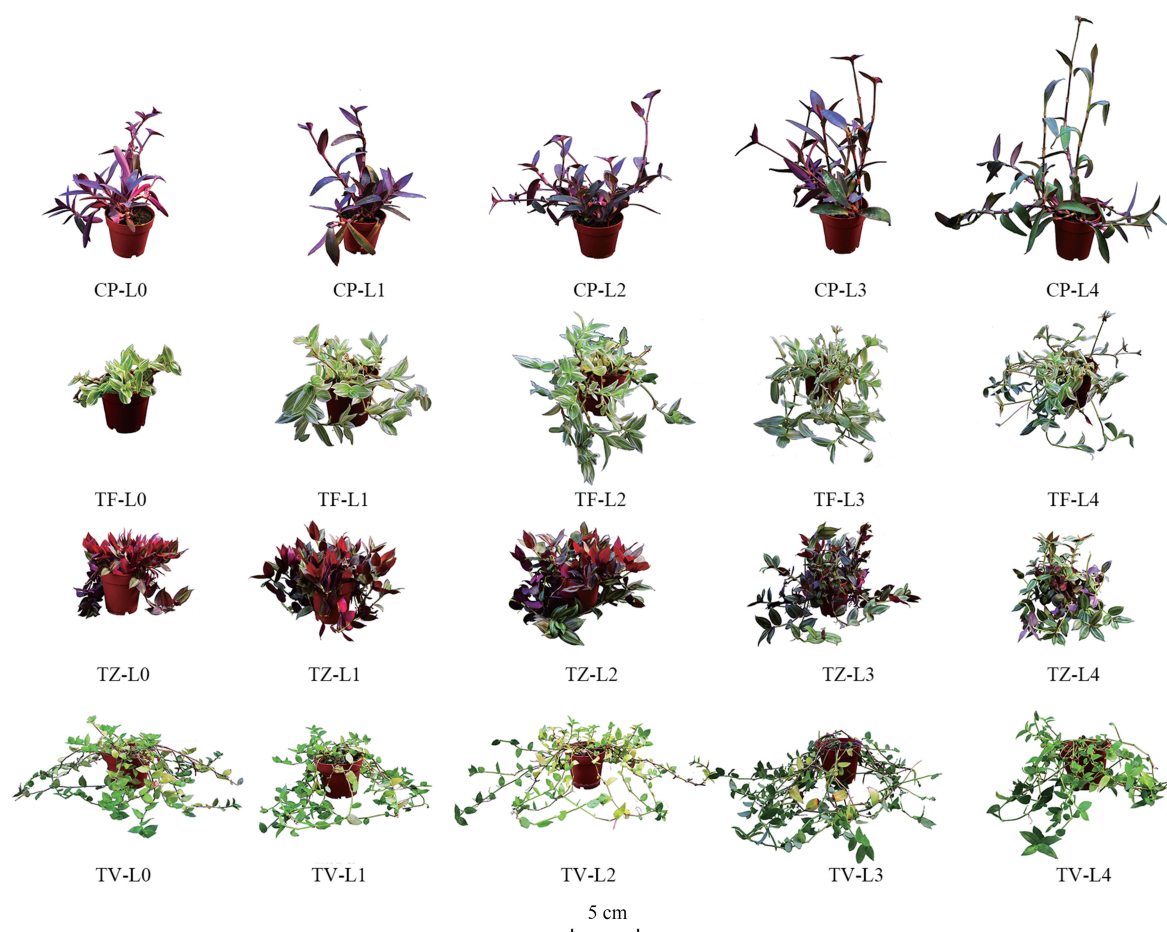


图 1 不同光强对株形的影响

Fig.1 Effects of different light intensities on plant morphology

CP: 紫鸭跖草 *Commelina purpurea*; TF: 花叶水竹草 *Tradescantia flumensis* 'Variegata'; TZ: 吊竹梅 *Tradescantia zebrina*; TV: 绿叶水竹草 *Tradescantia flumensis* 'Vairidia'; L0: 100% 自然光强 100% natural light intensity; L1: 75% 自然光强 75% natural light intensity; L2: 50% 自然光强 50% natural light intensity; L3: 25% 自然光强 25% natural light intensity; L4: 5% 自然光强 5% natural light intensity

4 种植物的叶面积在不同光强下呈现不同的变化规律, CP 的叶面积在 L0—L3 条件下显著增加 ($P<0.05$), 并在 L3 条件下达到峰值 32.88, 而在 L4 条件下显著降低 ($P<0.05$), 这表明 CP 的叶面积指标在适应光强变化时存在一定的局限性; TF 叶面积在 L1—L4 光强下无显著差异, 但在 L3 条件下达到峰值, 与 L0 条件下的最低值相比显著 ($P<0.05$) 增加了 24.26%; 而随光强的降低, TZ 和 TV 的叶面积显著升高 ($P<0.05$), 均在 L4 条件下达到最大值, 与 L0 相比分别显著增加了 0.46 倍和 0.64 倍 ($P<0.05$)。

比叶面积是评价植物耐阴能力的重要指标之一^[20], CP、TF、TZ、TV 的比叶面积均随光强的降低而显著升

高($P<0.05$),在 L4 下达到峰值,与 L0 下的最小值相比,分别增加了 0.75 倍、0.53 倍、1.75 倍、1.08 倍。

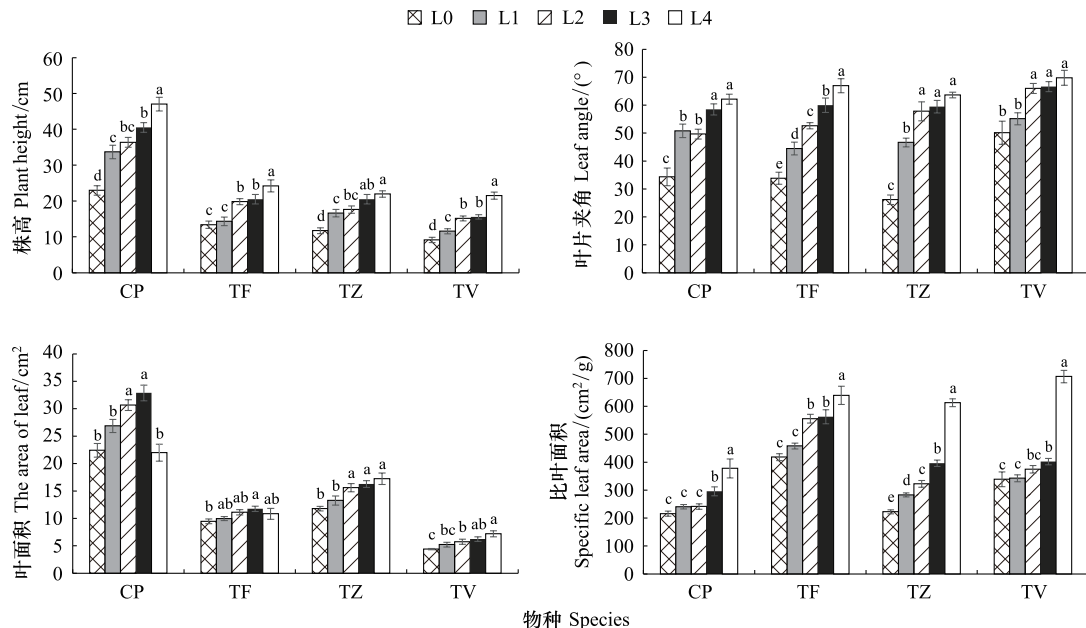


图2 不同光强对形态指标的影响

Fig.2 Effect of different light intensities on morphological indicators

CP:紫鸭跖草 *Commelina purpurea*; TF:花叶水竹草 *Tradescantia flurnuensis* 'Variegata'; TZ:吊竹梅 *Tradescantia zebrina*; TV:绿叶水竹草 *Tradescantia flurnuensis* 'Vairidia'; L0:100%自然光强 100% natural light intensity; L1:75%自然光强 75% natural light intensity; L2:50%自然光强 50% natural light intensity; L3:25%自然光强 25% natural light intensity; L4:5%自然光强 5% natural light intensity;不同小写字母表示同一物种不同处理间差异显著($P<0.05$)

2.2 不同光强对叶片解剖结构的影响

由图3可知,4种植物的叶片解剖结构从上至下依次为上表皮、栅栏组织、海绵组织和下表皮,上表皮由1—2层长椭圆形的细胞组成,切面面积较大;下表皮由一层形状不规则的细胞构成,细胞排列紧密,横截面面积相对较小。CP、TF、TZ、TV的叶片厚度、上表皮厚度、下表皮厚度均与光强正相关(图4),且均在L0下达到最大值,在L4条件下下降到最低值。

4种植物的叶肉解剖结构指标在不同光强下产生了明显的变化(图3和图4):即随光强降低,CP的栅栏组织厚度显著下降了0.29倍($P<0.05$),且3层栅栏组织也变为2层,构成栅栏组织的细胞纵横轴比减小,由长椭圆形变为短椭圆形。不同的光强虽然没有导致海绵组织厚度产生显著变化,但海绵组织细胞排列逐渐松散,组织细胞间隙变大;TF的栅栏组织和海绵组织厚度均与光强正相关,与L0下的最大值相比,L4条件下的栅栏组织和海绵组织厚度分别显著降低了0.46倍、0.37倍($P<0.05$),2层栅栏组织细胞减少为1层,且组织细胞松散,纵横轴比减小,但海绵组织细胞形态与分布没有明显的变化;TZ的栅栏组织和海绵组织厚度没有随光强的降低而发生显著的变化,但栅栏组织形态发生了明显的变化,组织细胞排列逐渐松散;TV的栅栏组织和海绵组织厚度与光强正相关,与L0相比,L4下栅栏组织和海绵组织厚度分别显著降低了0.35倍、0.37倍($P<0.05$),栅栏组织也由2层变为1层,但组织细胞在不同光强下始终排列紧密,与其余3种植物相同的是,TV的海绵组织也随光强的降低而变得松散。值得注意的是,在不同的光强下,4种植物的栅栏组织和海绵组织的比值均没有发生显著变化,这表明4种植物的叶肉解剖结构具有较强的稳定性。

2.3 不同光强对叶片气孔开度的影响

随光强的降低,4种植物气孔开度的变化趋势较为一致(图5和图6),呈先增后减的变化趋势且均在L0下最小,但达到峰值时的光强不同,CP、TF、TZ和TV分别在L3、L2、L3和L1下达到峰值,与各自在L0下的最

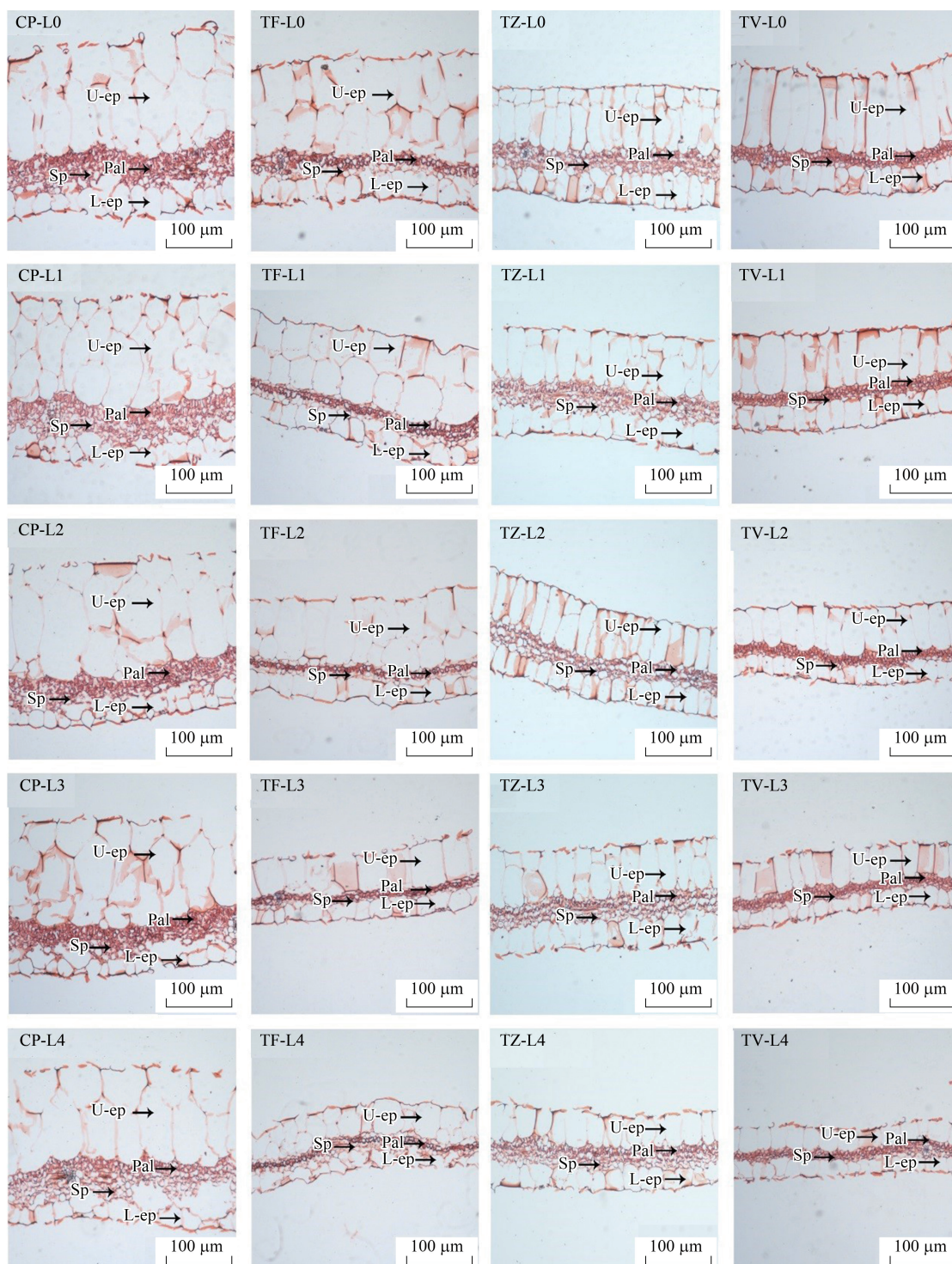


图 3 不同光强对叶片解剖结构特征的影响

Fig.3 Effects of different light intensities on leaf anatomical structure characteristics ($\times 50$)

CP:紫鸭跖草 *Commelina purpurea*; TF:花叶水竹草 *Tradescantia flurnuensis* 'Variegata'; TZ:吊竹梅 *Tradescantia zebrina*; TV:绿叶水竹草 *Tradescantia flurnuensis* 'Vairidia'; L0:100%自然光强 100% natural light intensity; L1:75%自然光强 75% natural light intensity; L2:50%自然光强 50% natural light intensity; L3:25%自然光强 25% natural light intensity; L4:5%自然光强 5% natural light intensity; U-ep:上表皮 Upper epidermis; L-ep:下表皮 Low epidermis; Pal:栅栏组织 Palisade tissue; Sp:海绵组织 Spongy tissue

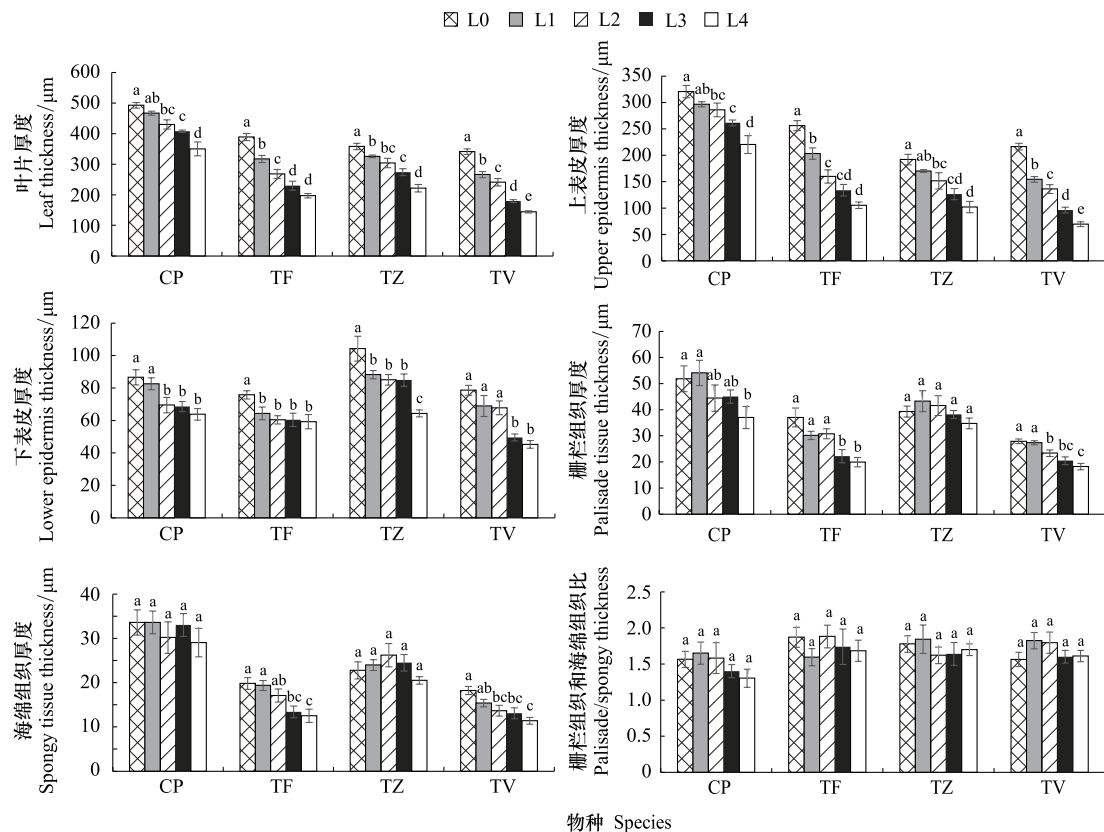


图4 不同光强对叶肉结构指标的影响

Fig.4 Effect of different light intensities on mesophyll structure indexes

低值相比,分别显著增加了1.25倍、0.83倍、0.34倍、0.34倍($P<0.05$),可见CP的气孔开度对光强的变化最为敏感。

2.4 不同光强对叶绿素含量的影响

4种植物在不同光强下的叶绿素含量均有显著的变化(图7)($P<0.05$)。CP和TF的Chl a、Chl b和Chl (a+b)含量随光强的降低呈先增后减趋势,但2种植物的Chl a、Chl b和Chl (a+b)在L4下的含量均大于L0。不同的是CP的Chl a、Chl b和Chl (a+b)的含量在L3下达到最大值,分别比L0下的最小值显著增加了0.68倍、0.26倍、0.56倍($P<0.05$),而TF的Chl a、Chl b和Chl (a+b)的含量在L2下最大,分别比L0下的最小值显著增加了1.19倍、0.70倍、1.08倍($P<0.05$);而TZ和TV的Chl a、Chl b和Chl (a+b)含量与光强负相关,TZ在L4下的Chl a、Chl b和Chl (a+b)含量与L0下的最低值相比分别显著增加了1.95倍、1.60倍、1.72倍($P<0.05$),TV在L4下的Chl a、Chl b和Chl (a+b)含量与L0下的最低值相比分别显著增加了3.20倍、2.67倍、3.03倍($P<0.05$);CP、TF、TZ和TV的Chl a/b与光强正相关,虽然在随光强的降低过程中有小范围的降低趋势,但未达到显著水平。

2.5 不同光强对光合生理的影响

不同光强下,CP、TF、TZ和TV的 P_n 和 T_r 的变化规律基本一致,均先升高后降低(图8),且4种植物的 P_n 和 T_r 均在L4下降到最低。不同的是4种植物的 P_n 分别在L1、L1、L2和L2下达到峰值,与L4的最低值相比,CP、TF、TZ和TV的 P_n 分别显著升高了0.65倍、1.40倍、0.73倍、1.25倍($P<0.05$),而4种植物的 T_r 分别在L2、L1、L2、L3下达到峰值,与L4下的最低值相比,分别显著降低了0.27倍、0.31倍、0.36倍、0.27倍($P<0.05$)。

随着光强的降低,CP、TF、TZ和TV的 G_s 均先升高后降低,分别在L1、L1、L2和L2下达到峰值,其中CP、

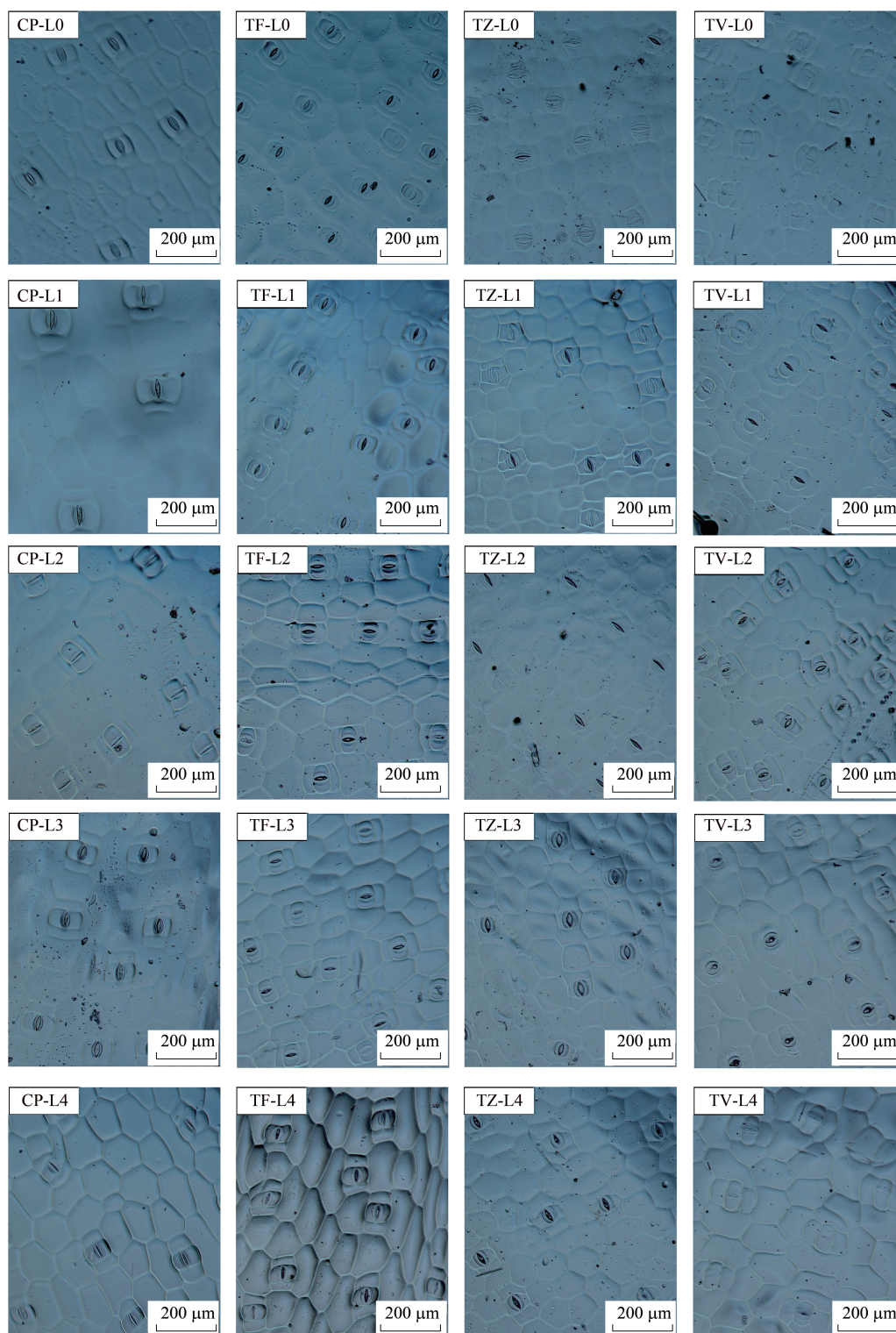


图 5 不同光强下气孔的变化

Fig.5 Changes of stomatal under different light intensities

TF 和 TZ 的 G_s 在 L4 下降到最小值,与峰值相比分别显著降低了 0.42 倍、0.57 倍、0.54 倍 ($P < 0.05$),而 TV 在 L2—L4 下有降低的趋势,但差异不显著,且在 L0 下降到最低值。

随光强的降低,TZ 和 TV 的 C_i 无显著变化,而 CP 和 TF 的 C_i 则呈先升高后降低的趋势,且分别在 L2、L1

下达到峰值,与 L4 下的最小值相比分别显著降低了 0.27 倍、0.15 倍 ($P < 0.05$)。

2.6 物种和光强对不同指标的双因素方差分析

方差分析表明(表 1),物种因素对株高、叶片夹角、叶面积、叶片厚度、比叶面积、上表皮厚度、下表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、气孔开度、Chl a、Chl b、Chl (a+b)、Chl a/b、 P_n 、 G_s 、 C_i 和 Tr 具有极显著影响 ($P < 0.01$),对栅栏组织和海绵组织比具有显著影响 ($0.01 < P < 0.05$),影响顺序为:叶面积>株高>叶片厚度>上表皮厚度>比叶面积>Chl a>Chl a/b>海绵组织厚度> P_n >Chl b>栅栏组织厚度> G_s >下表皮厚度>叶片夹角>Chl (a+b)>气孔开度> C_i > Tr >栅栏组织和海绵组织比;

光强对株高、叶片夹角、叶面积、叶片厚度、比叶面积、上表皮厚度、下表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、栅栏组织和海绵组织比、气孔开度、Chl a、Chl b、Chl (a+b)、Chl a/b、 P_n 、 G_s 和 Tr 具有极显著影响 ($P < 0.01$),对 C_i 具有显著影响 ($0.01 < P < 0.05$),对栅栏组织和海绵组织比影响不显著,影响顺序为:比叶面积>Chl a>Chl a/b>叶片厚度>叶面积>叶片夹角>上表皮厚度>株高>Chl b> P_n >Chl (a+b)> Tr >下表皮厚度> G_s >气孔开度>栅栏组织厚度>海绵组织厚度> C_i >栅栏组织和海绵组织比;物种和光强的交互作用因素对株高、叶片夹角、叶面积、叶片厚度、比叶面积、上表皮厚度、气孔开度、Chl a、Chl b、Chl (a+b)、Chl a/b、 G_s 和 Tr 具有极显著影响 ($P < 0.01$),对下表皮厚度和 P_n 具有显著影响 ($0.01 < P < 0.05$),对栅栏组织厚度、海绵组织厚度、栅栏组织和海绵组织比和 C_i 影响不显著,影响顺序为:Chl a>Chl a/b>Chl b>比叶面积> G_s > Tr >气孔开度>株高>Chl (a+b)>叶片夹角> P_n >上表皮厚度>叶片厚度>下表皮厚度> C_i >栅栏组织厚度>海绵组织厚度>栅栏组织和海绵组织比。

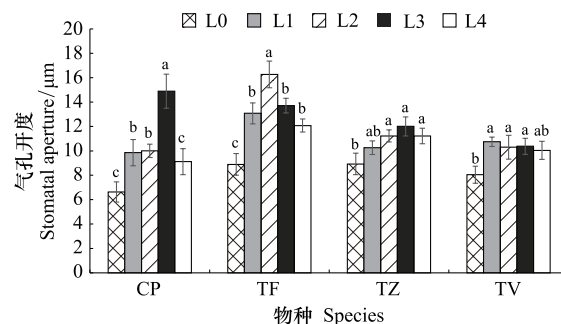


图 6 不同光强对气孔开度的影响

Fig.6 Effect of different light intensities on stomatal aperture

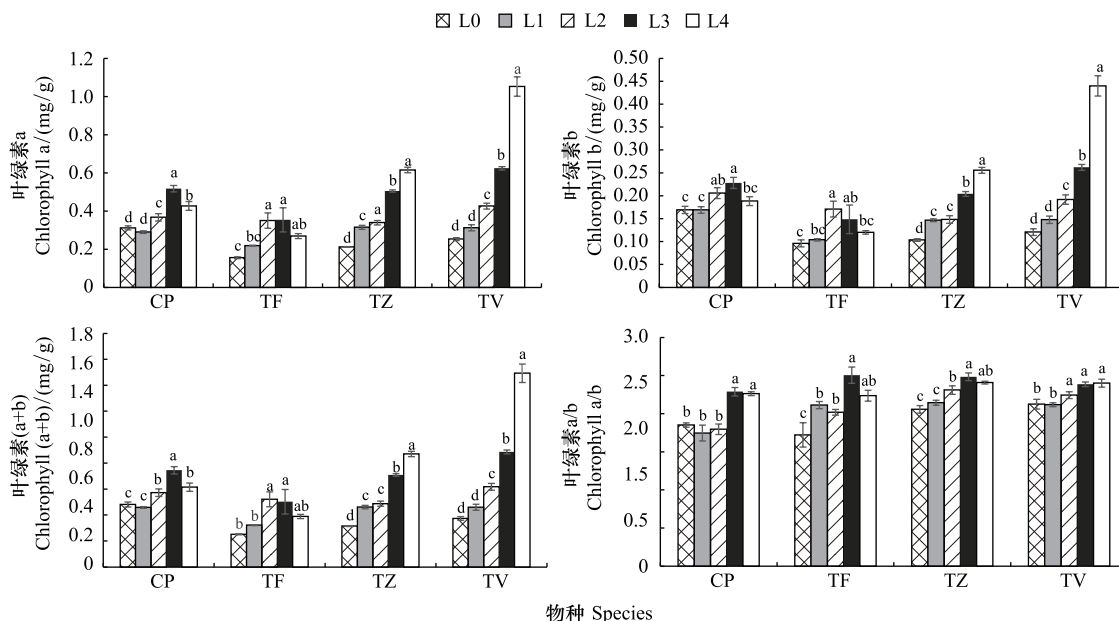


图 7 不同光强对叶绿素含量的影响

Fig.7 Effect of different light intensities on chlorophyll content

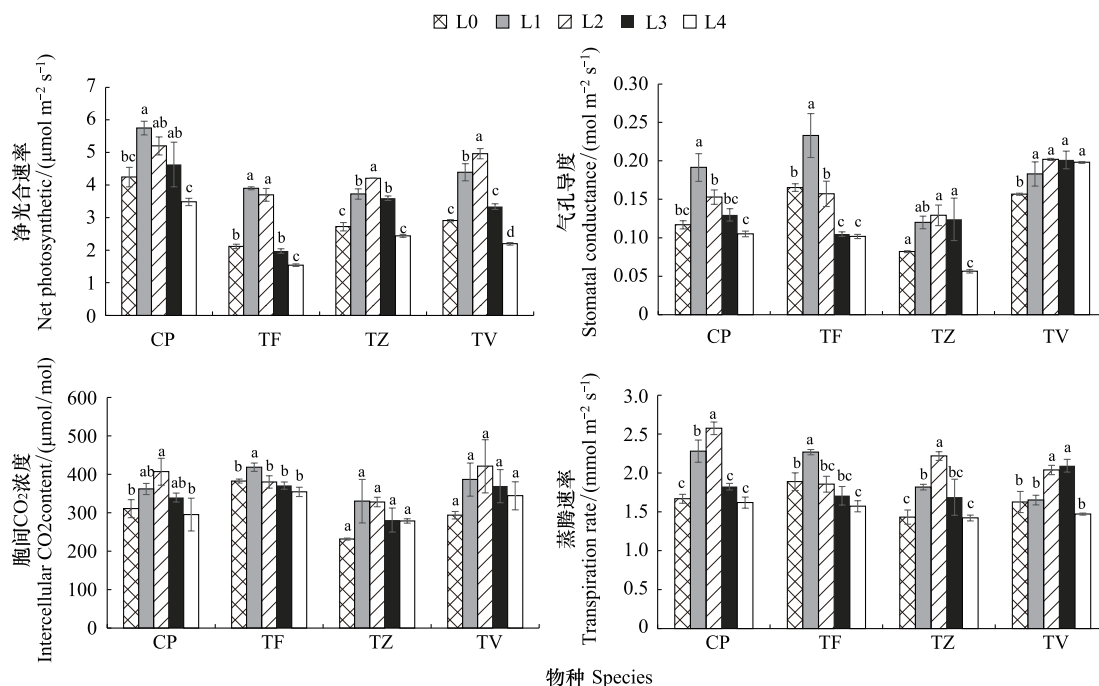


图 8 不同光强对光合指标的影响

Fig.8 Effect of different light intensities on photosynthetic indexes

表 1 物种和光强对不同指标的双因素方差分析

Table 1 Double factor variance analysis of species and light intensities on different indexes

指标 Indexes	物种 Species		光强 Light intensity		物种×光强 Species×Light intensity	
	P	F	P	F	P	F
株高 Plant height	0.000 **	332.945	0.000 **	82.081	0.000 **	4.726
叶片夹角 Leaf angle	0.000 **	25.082	0.000 **	98.672	0.001 **	2.974
叶面积 Leaf area	0.000 **	589.938	0.000 **	121.423	0.000 **	8.149
叶片厚度 Leaf thickness	0.000 **	266.37	0.000 **	124.889	0.016 **	2.162
比叶面积 Specific leaf area	0.000 **	186.195	0.000 **	163.300	0.000 **	9.963
上表皮厚度 Upper epidermis thickness	0.000 **	216.841	0.000 **	91.559	0.014 **	2.205
下表皮厚度 Lower epidermis thickness	0.000 **	35.953	0.000 **	28.147	0.033 *	1.938
栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness	0.000 **	63.229	0.000 **	11.096	0.480 ^{NS}	0.969
海绵组织厚度 Spongy tissue thickness	0.000 **	83.930	0.002 **	4.534	0.567 ^{NS}	0.882
栅栏组织和海绵组织比 Palisade/spongy thickness	0.026 *	3.169	0.381 ^{NS}	1.055	0.809 ^{NS}	0.636
气孔开度 Stomatal aperture	0.000 **	13.060	0.000 **	12.692	0.000 **	5.008
叶绿素 a Chlorophyll a	0.000 **	105.023	0.000 **	159.273	0.000 **	34.505
叶绿素 b Chlorophyll b	0.000 **	69.528	0.000 **	75.567	0.000 **	25.672
总叶绿素 Chlorophyll (a+b)	0.000 **	21.331	0.000 **	38.344	0.001 **	3.100
叶绿素 a/b Chlorophyll a/b	0.000 **	97.276	0.000 **	136.699	0.000 **	33.032
净光合速率 Net photosynthetic rate	0.000 **	78.000	0.000 **	74.890	0.011 *	2.630
气孔导度 Stomatal conductance	0.000 **	43.420	0.000 **	18.750	0.000 **	6.350
胞间 CO_2 浓度 Intercellular CO_2 concentration	0.000 **	8.250	0.013 *	3.600	0.402 ^{NS}	1.080
蒸腾速率 Transpiration rate	0.000 **	7.940	0.000 **	29.940	0.000 **	5.550

* *: 差异极显著 $P < 0.01$; *: 差异显著 $0.01 < P < 0.05$; NS: 差异不显著 $P > 0.05$

3 讨论

光强是重要的环境因子,与植物的生长发育息息相关。叶片作为植物的六大器官之一,是进行光合作用的主要场所。由于叶片是植物体感受外界环境的最大的器官,其形态结构对于生态环境的改变非常敏感,因此形态结构特征和生理特性的变化最能反应光环境对植物的影响以及植物对光环境的适应能力。相关研究表明:大多数植物在弱光环境中能够改变叶片形态,如通过增加叶长、叶宽、叶面积、叶片数量和株高的方式适应光强不足的环境^[21-24],而在强光下则会通过增加叶片厚度、分泌蜡质层和减小叶面积的方式应对强光抑制^[10-11, 25]。本研究发现 4 种植物的株高、叶片夹角、叶面积、比叶面积,花叶水竹草、吊竹梅和绿叶水竹草的叶面积随光强的降低而显著增加,紫鸭跖草的叶面积在 L0—L3 下显著升高,而 L4 下叶面积则显著降低。这表明当外界自然光强减弱时,为了捕获更多有限的光能,4 种植物增加了植株高度、扩大了叶片面积、增大了叶片夹角,与此同时为了降低植株体营养物质的消耗,4 种植物通过增加比叶面积,在有限的范围内牺牲叶片厚度扩大叶面积以增强自身对光能的捕获效率,补偿较低光量子通量密度造成的光合速率下降的现象,从而达到在弱光环境中生存的目的,这与 Moreira^[26]的观点一致。而紫鸭跖草的叶面积在 L4 条件下显著降低,这表明其叶片形态可塑性在弱光环境存在明显的阈值。

叶肉是进行光合作用的主要场所,叶肉解剖结构的变化必然会影响植物的光合效率^[27]。研究发现,较薄的上下表皮和栅栏组织厚度、具有较低纵横轴比的栅栏组织细胞以及排列松散的海绵组织细胞能提高光的透射率,增加叶绿体对光的捕获能力^[28-29]。在对 4 种鸭跖草科植物的研究中,进一步印证了这一结论,即随着光强的降低,4 种植物的叶片厚度,上下表皮厚度,紫鸭跖草、花叶水竹草和绿叶水竹草的栅栏组织厚度、花叶水竹草和绿叶水竹草的海绵组织厚度均显著降低,且上下表皮细胞以及栅栏组织细胞的纵横轴比降低,海绵组织细胞间的排列逐渐松散,间隙逐渐变大。与这 3 种植物不同的是,不同光强下吊竹梅的栅栏组织和海绵组织厚度未发生显著的变化,这表明不同的植物在适应不同的光环境时叶肉结构的适应策略存在明显的差异。值得注意的是,在不同的光强下 4 种植物的栅栏组织和海绵组织比没有发生显著的变化,这表明减弱的光强虽然使得 4 种植物的叶片厚度显著降低,但栅栏组织和海绵组织结构能保持较高的稳定性,从而维持叶片正常的生理机能。

Chl a、Chl b 是主要的光合色素,其含量的高低和比例是植物应对环境胁迫的重要指标^[30]。在本研究中,紫鸭跖草和花叶水竹草在 L0—L3 下 Chl a、Chl b 和 Chl (a+b) 含量显著增加,虽然在 L4 下有降低的趋势,但其含量仍大于 L0 条件,吊竹梅和绿叶水竹草的 Chl a、Chl b 和 Chl (a+b) 含量则随着光强的降低而显著升高,这表明这 4 种植物在各种弱光环境下均能够通过增加叶绿素含量的方式提高捕获光辐射的效率,以适应不同的弱光环境。CP、TF、TZ 和 TV 的 Chl a/b 则与光强正相关,虽然 Chl a/b 在随光强的降低过程中有小幅度的降低趋势,但未达到显著水平,且 4 种植物的 Chl a/b 均一直小于 3.2,这表明它们都属于典型的阴生植物^[31],对生长环境中光强的要求不高。

通常植物在逆境胁迫下,光合速率的下降主要是由于气孔限制和非气孔限制导致的^[32]。气孔限制是由于气孔导度下降,外界环境中的 CO₂ 被限制通过叶片气孔进入植株体内,从而导致光合速率降低。而非气孔限制导致光合速率降低的情况主要是由于胁迫导致光合相关酶活性降低,光合器官受损造成的,此时气孔导度和胞间二氧化碳可能仍保持较高水平。在本研究中,随着光强的降低,4 种植物 P_n 的变化趋势与气孔开度、 G_s 和 G_i 的变化趋势基本保持一致,即呈先升高后降低趋势,且在 100% 自然光强或 5% 自然光强下降到最低值,这表明 4 种植物的光合速率的变化主要是由于气孔限制所导致,在 100% 自然光强下,植株体产生了光抑制现象,为了减少水分的散失,叶片气孔关闭,降低了蒸腾速率,与此同时也限制了植物对 CO₂ 的吸收,从而减少了对植物光合作用时底物的供应,最终导致光合速率的下降^[7],而随着光强的减弱,气孔逐渐开放,外界的 CO₂ 通过气孔进入植株体内,不断供给光合作用所需的原料,从而促进光合速率的提高,当光强只有 5% 自然光强时,由于过度阴蔽,植株体产生了光亏缺,无法获得生命活动的所必须的光能源,导致光合速率降到了最低。

4 结论

研究表明,4 种鸭跖草科植物的光合速率主要受“气孔因素”影响,能在 25%—75% 自然光强下保持较高的净光合速率,并且还通过能增加叶面积、植株高度、叶片夹角度数、比叶面积、叶绿素含量,降低上表皮厚度、下表皮厚度、栅栏组织厚度以及整个叶片的厚度的方式来获取和利用有限的光资源,提高光的利用率,降低养分消耗,以维持自身良好的生长状态,而在 100% 自然光强和 5% 自然光强时分别产生了光抑制和光亏缺现象,不利于植株体的正常生长。

参考文献 (References):

- [1] 李冬林,王火,江浩,祝亚云,金雅琴,崔梦凡. 遮光对香果树幼苗光合特性及叶片解剖结构的影响. 生态学报, 2019, 39(24): 9089-9100.
- [2] Lu D L, Wang G G, Yan Q L, Gao T, Zhu J J. Effects of gap size and within-gap position on seedling growth and biomass allocation: is the gap partitioning hypothesis applicable to the temperate secondary forest ecosystems in Northeast China? Forest Ecology and Management, 2018, 429: 351-362.
- [3] 牛军强,孙文泰,董铁,尹晓宁,刘兴禄,马明. 间伐改形对陇东高原密闭富士苹果园冠层微域环境及叶片生理特性的影响. 应用生态学报, 2020, 31(11): 3681-3690.
- [4] 刘青青,马祥庆,黄智军,郭思,王大洋,王昌辉,刘博. 光强对杉木幼苗形态特征和叶片非结构性碳含量的影响. 生态学报, 2019, 39(12): 4455-4462.
- [5] 李冬林,金雅琴,崔梦凡,黄琳曦,裴文慧. 遮荫对香果树叶片生理特性及叶肉细胞超微结构的影响. 植物研究, 2020, 40(1): 29-40.
- [6] 马朝峰,戴思兰. 光受体介导信号转导调控植物开花研究进展. 植物学报, 2019, 54(1): 9-22.
- [7] 邓秀秀,施征,肖文发,曾立雄,雷蕾. 干旱和遮荫对马尾松幼苗生长和光合特性的影响. 生态学报, 2020, 40(8): 2735-2742.
- [8] Pan T H, Wang Y L, Wang L H, Ding J J, Cao Y F, Qin G G, Yan L L, Xi L J, Zhang J, Zou Z R. Increased CO₂ and light intensity regulate growth and leaf gas exchange in tomato. Physiologia Plantarum, 2020, 168(3): 694-708.
- [9] Guo Q Q, Li H E, Gao C, Yang R. Leaf traits and photosynthetic characteristics of endangered *Sinopodophyllum hexandrum* (Royle) Ying under different light regimes in Southeastern Tibet Plateau. Photosynthetica, 2019, 57(2): 548-555.
- [10] Mokany K, Raison R J, Prokushkin A S. Critical analysis of root: shoot ratios in terrestrial biomes. Global Change Biology, 2006, 12(1): 84-96.
- [11] 程晶,刘济明,王灯,王妹,李丽霞,陈敬忠. 喀斯特特有植物罗甸小米核桃幼苗对光照强度的可塑性响应. 应用与环境生物学报, 2021, 27(1): 23-30.
- [12] 徐召丹,林夏珍,蒋挺. 遮光对 3 种地被植物生长和生理生化的影响. 浙江林学院学报, 2010, 27(1): 69-75.
- [13] 陈斌. 4 种鸭跖草科植物对不同光强的适应能力及响应策略的分析[D]. 哈尔滨:东北林业大学, 2020.
- [14] 陈斌,薛晴,李子葳,杨宇佳,杨小梅,薄杉,李强,何森. 光强对 4 种鸭跖草科植物叶片生理特性和超微结构的影响. 草地学报, 2021, 29(2): 281-292.
- [15] 陈斌,李洪瑶,刘筱玮,夏斌,孙绍文,孙颖,何森. 不同光照强度对新娘草叶片形态建成及超微结构的影响. 草业学报, 2019, 28(7): 175-185.
- [16] 李品,冯兆忠,尚博,袁相洋,代碌碌,徐彦森. 6 种绿化树种的气孔特性与臭氧剂量的响应关系. 生态学报, 2018, 38(8): 2710-2721.
- [17] Tricker P J, Trewin H, Kull O, Clarkson G J J, Eensalu E, Tallis M J, Colella A, Doncaster C P, Sabatti M, Taylor G. Stomatal conductance and not stomatal density determines the long-term reduction in leaf transpiration of poplar in elevated CO₂. Oecologia, 2005, 143(4): 652-660.
- [18] 刘明智,努尔巴衣·阿布都沙力克,潘晓玲. 指甲油涂抹撕取法制取植物叶气孔装片. 生物学通报, 2005, 40(10): 44-44.
- [19] 刘萍,李明军. 植物生理学实验. 北京:科学出版社, 2016.
- [20] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, Falster D S, Garnier E, Hikosaka K, Lamont B B, Lee W, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Villar R, Warton D I, Westoby M. Assessing the generality of global leaf trait relationships. New Phytologist, 2005, 166(2): 485-496.
- [21] 尚三娟,王义娟,王楠,杨吉兰,徐胜,何兴元,陈玮. 光照强度对紫斑牡丹生理及生长特性的影响. 生态学杂志, 2020, 39(9): 2963-2973.
- [22] 梁永富,易家宁,王康才,薛启,隋利. 遮荫对多花黄精生长及光合特性的影响. 中国中药杂志, 2019, 44(1): 59-67.
- [23] 李先民,李春牛,刘新亮,卜朝阳,黄展文. 遮荫对杜鹃红山茶幼苗叶片生长特性及初生代谢的影响. 西北植物学报, 2019, 39(2): 294-301.
- [24] 魏巍,侯玉平,彭少麟,陈鹏东,梁希平,张静. 不同光照强度对入侵植物薇甘菊 (*Mikania micrantha*) 和飞机草 (*Chromolaena odorata*) 生长及生物量分配的影响. 生态学报, 2017, 37(18): 6021-6028.
- [25] Klavins L, Klavins M. Cuticular wax composition of wild and cultivated northern berries. Foods, 2020, 9(5): 587.
- [26] Moreira A S F P, de Lemos Filho J P, Zotz G, dos Santos Isaias R M. Anatomy and photosynthetic parameters of roots and leaves of two shade-adapted orchids, *Dichaea cogniauxiana* Shltr. and *Epidendrum secundum* Jacq. Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 2009, 204: 604-611.
- [27] Knauer J, Zaehle S, De Kauwe M G, Haverd V, Reichstein M, Sun Y. Mesophyll conductance in land surface models: effects on photosynthesis and transpiration. The Plant Journal, 2020, 101(4): 858-873.
- [28] 赵祥,董宽虎,张奎,杨武德,梁丕富. 不同居群达乌里胡枝子叶片解剖结构研究. 草地学报, 2009, 17(4): 445-451.
- [29] 杨文权,褚继鹏,寇建村,赵娇,韩明玉. 遮荫对白三叶叶片解剖结构和光合特性的影响. 草地学报, 2015, 23(3): 653-656.
- [30] Agathokleous E, Feng Z Z, Peñuelas J. Chlorophyll hormones: are chlorophylls major components of stress biology in higher plants? Science of the Total Environment, 2020, 726: 138637.
- [31] 张建新,颜赞,方炎明. 遮光对臭牡丹生长和光合特性的影响. 植物资源与环境学报, 2013, 22(1): 88-93.
- [32] 刘翠菊,郭霄,王奎玲,刘庆超,孙迎坤,姜新强,刘庆华. 耐南山茶对不同光照和水分的生理生态学响应. 应用生态学报, 2018, 29(4): 1125-1132.