

doi:10.16779/j.cnki.1003-5508.2019.01.002

红雉凤仙花形态与光合特性对光强的响应 及其耐阴性评价

杨有芹^{1,2}, 李登飞^{1,2}, 王力², 王琼^{1,2*}

(1. 西华师范大学西南野生动植物资源保护教育部重点实验室, 四川南充 637000;

2. 西华师范大学生命科学学院, 四川南充 637000)

摘要:评价野生花卉植物的耐阴性并揭示其耐阴机制,有助于该类植物有效的引种栽培和合理的开发利用。采用遮阳网对峨眉山野生观赏花卉红雉凤仙花(*Impatiens oxyanthera*)进行遮荫处理,相对光强为(26.242 ± 1.029)%,以全光照作为对照,遮荫约4个月后,测定植株形态和气体交换特征,并计算光响应参数。结果表明:遮荫促进红雉凤仙花生长,所测定的形态指标(株高、基径、分枝数、冠幅、单叶面积、叶长和叶宽)均显著增加。与全光照条件下相比,遮荫使红雉凤仙花的蒸腾速率(T_s)和气孔导度(G_s)显著下降,进而导致净光合速率(P_n)显著降低,但对胞间CO₂浓度(C_i)、水分利用效率(WUE)和气孔限制值(L_s)影响不显著。同时,遮荫使红雉凤仙花的表观量子效率(AQY)显著增大69.841%。主成分分析以及隶属函数法综合评价表明,该植物耐阴综合平均值为0.407。红雉凤仙花通过增加单叶面积,以弥补遮荫引起的净光合速率降低,增大表观量子效率,提高对弱光的利用能力,以促进其生长,较强的耐阴性使得该植物在园林植物造景和建筑物遮荫区绿化中具有重要的应用价值。

关键词:红雉凤仙花;耐阴性;形态特征;光合特征;主成分分析;隶属函数

中图分类号:Q945.79;S681.1

文献标识码:A

文章编号:1003-5508(2019)01-0005-10

Responses of the Morphological and Photosynthetic Characteristics of *Impatiens oxyanthera* to Light Intensity and Evaluation of its Shade-tolerance

YANG You-qin^{1,2} LI Deng-fei^{1,2} WANG Li² WANG Qiong^{1,2*}

(1 Southwest Key Laboratory of Wildlife Conservation Ministry of Education, China West Normal University, Nanchong 637000, Sichuan, China;

2 College of Life Science, China West Normal University, Nanchong 637000, Sichuan, China)

Abstract: Evaluating shade-tolerance of wild flower plants contributed to effective introduction and cultivation as well as reasonable utilization of plant resources. In this study, the wild ornamental plant (*Impatiens oxyanthera*) was grown in two different light environments (unshading and shading at (26.242 ± 1.029)% with black shading net) in E'mei Mountain for about 4 months. The morphological, and gaseous exchange characteristics were measured and photosynthetic-light curve parameters were calculated. The results showed that shading significantly promoted the growth of *I. oxyanthera*, which increased plant height, base diameter, branch number, crown width, single leaf area, leaf length and width. Shading signifi-

收稿日期:2018-10-27

基金项目:国家自然科学基金青年科学基金项目(31600391);西华师范大学英才科研基金项目(17YC345)

作者简介:杨有芹(1992-),女,云南腾冲人,在读硕士研究生,主要从事植物的生理生态研究,e-mail:1327759937@qq.com。

* 通讯作者:王琼,女,博士,教授,主要从事植物生殖生态学,全球变化生态学研究,e-mail:wangqiong800@tom.com。

cantly reduced net photosynthetic rate due to the decrease of the transpiration rates and stomatal conductance, but had no obvious effect on the other gas exchange traits, such as intercellular CO_2 concentration, water use efficiency and stomatal limit. In addition, shading significantly increased apparent quantum yield by 69.841%. The comprehensive evaluation of shade-tolerance of *I. oxyanthera* showed that average comprehensive evaluation value was 0.407 by principal component analysis and subordinate function method. This suggested that *I. oxyanthera* had a good resistance to shade, and could adapt to low light environment through improving single leaf area to make up for the reduction of net photosynthetic rate per unit area and increasing apparent quantum yield. Higher shade-tolerance would have an important application value for garden-plant scenery and greening at the shading areas of buildings.

Key words: *Impatiens oxyanthera*, Shade-tolerance, Morphological characteristics, Photosynthetic characteristics, Principal component analysis, Subordinate function

光是植物生长发育的能量来源,光照强度是影响植物生长发育、形态结构和生殖等重要的生态因子之一^[1-4]。然而,近年来,由于城市化进程加快以及园林造景中植物的混合配置模式,使建筑物和冠层遮荫下光合有效辐射显著下降^[5],进而要求园林植物具备一定的耐阴性。因此,研究植物的耐阴性并筛选适宜荫蔽环境生长的植物,可提高园林植物的生态服务功能。

植物的形态和光合响应特征是评价其耐阴性的主要指标^[6]。遮荫条件下,植物增加株高,减小基径,增大叶长和叶宽^[7],增加比叶面积(SLA)和叶面积比(LAR),从而加大对光的捕获面积^[8-10],主动适应弱光环境。在生理上,通过增加叶绿素a和叶绿素b的含量并降低叶绿素a/b^[11],降低暗呼吸速率、光补偿点和光饱和点,同时增加表观量子效率和最大光化学效率,以提高对弱光的利用能力^[12-14]。植物的耐阴性决定了它在园林造景中的应用潜力和配置模式,因而备受关注。然而,目前研究对象多为现有且在园林中应用较广泛的乔木或灌木类的绿化植物^[15],如红叶樱花(*Prunus serrulata* Libdl. 'Royal Burgundy')^[16],四季桂(*Osmanthus fragrans*)^[17]等或花卉植物^[18],如芍药(*Paeonia lactiflora* Pall.)^[19],丰花月季(*Rosa hybrida*)^[20]等,通过研究不同遮荫条件下植物的生长、开花及光合生理特征等,揭示耐阴机制。但关于其耐阴性综合评价相对匮乏,而这是对植物进行有效引种栽培及合理配置的基础。同时,具有开发利用价值的野生观赏草本花卉往往被忽略,这无疑限制了野生花卉在建筑遮荫处和园林造景下层的应用。为了增加园林观赏花卉的多样性和景观的异质性,有必要挖掘更多的野生耐阴花卉补充到种质资源库中,并进行合理应用。

凤仙花科凤仙花属(*Impatiens*)是典型的晚期开

花草本植物,因花色各异,花型独特,花朵着生方式多样,故观赏价值较高。该属植物种类繁多,资源丰富,全世界约900余种,我国作为世界凤仙花属的分布中心之一,已知该属植物约220余种^[21],因而可为园林花卉提供优良的种质资源^[22]。但是该属植物喜阴湿,对生长环境要求严格,严重阻碍了其引种驯化。适度遮荫有利于凤仙花(*Impatiens balsamina*)^[23]和峨眉凤仙花(*Impatiens omeiana*)^[24]的生长和开花。由于物种的特异性会造成对遮荫敏感的差异性,因此同属其他植物的遮荫响应也值得研究。

我国西南地区是凤仙花属植物的集中分布区,峨眉山位于这一分布区上,有着13种野生凤仙花(其中12种为特有种)^[21],红雉凤仙花(*Impatiens oxyanthera*)便是其中之一,若能将其引种驯化,便能为园林提供新的植物资源。该植物通常生于林下阴湿处^[21],但是其耐阴程度和机制仍不清楚,耐阴性综合评价未见报道,这阻碍了对该野生花卉植物的开发和利用。因此,本文通过遮阳网遮荫,测定不同遮荫条件下红雉凤仙花的生长和光合生理特征,并采用主成分分析和隶属函数法对所测指标进行综合评价,评估红雉凤仙花的耐阴性,旨在确定其耐荫程度和适合生长的光照条件,并揭示其耐阴机制,为红雉凤仙花的引种驯化以及我国其他特产凤仙花的合理开发利用提供参考。

1 研究区域与研究方法

1.1 研究地点和材料

研究地点位于四川省峨眉山万年寺附近(29°36.16' N, 103°21.62' E, a. s. l. 905 m),行政区划上隶属于峨眉山市黄湾乡黑水村。该地为亚热带季风型湿润气候,四季分明,气候温和,降雨充沛。年均

气温 10℃ ~ 17℃, 年均降雨量 1 593 mm ~ 1 990 mm, 且多集中在夏秋季, 6 月 ~ 9 月降雨量 1 100 mm ~ 1 500 mm, 年均变率小, 土壤多为黄壤^[25~26]。峨眉山植物资源丰富, 不同海拔梯度有典型的植被类型, 试验地所在区域主要为常绿阔叶林带^[27], 优势植物为樟科 (Lauraceae) 和壳斗科 (Fagaceae) 植物^[28]。研究地所在的海拔区域主要有 3 种野生凤仙花: 红雉凤仙花、菱叶凤仙花 (*Impatiens rhombifolia*) 和峨眉凤仙花 (*I. omeiana*), 且前两种分布范围广, 数量多, 选择红雉凤仙花作为实验对象具有代表性。

1.2 研究方法

1.2.1 遮荫处理

在野生红雉凤仙花分布地附近, 租用农用地作为试验地。于 2017 年 3 月下旬, 将试验地附近高约 10 cm 健壮的野生红雉凤仙花实生苗移栽到试验地花盆, 每盆 1 株。为了排水透气, 花盆中先垫 1 层瓦砾, 再装入农用地土壤, 且每个花盆中施约 50 g 有机肥。试验地设置遮荫 (处理) 组和自然光照 (对照组), 处理组采用一层黑色遮阳网从植物栽植之日起进行遮荫, 且遮荫固定, 相对光强为 (26.242 ± 1.029)%, 与移栽红雉凤仙花实生苗野外生境光照强度 (23.720 ± 4.961)% 差异不显著 ($P > 0.05$), 以模拟红雉凤仙花原生生境的光强。216 盆植物种植在 6 个 2 m × 2 m 的小区中, 每个小区 6 × 6 盆。对照组置于处理组旁无遮阳网遮挡的空旷处, 共 68 盆。整个试验期间, 各试验组进行常规管理。

1.2.2 形态指标测量

2017 年 7 月中旬, 红雉凤仙花进入花期前, 在处理组每个小区中每间隔一株选择样株共 108 株; 对照组采用同样的方法选择样株 34 株, 测定所有样株的形态特征: 株高, 基径, 冠幅, 分枝数, 单叶面积, 叶长和叶宽。株高用卷尺测量植株基部到主干顶端的垂直距离, 基径用数显游标卡尺 (三丰 Mitutoyo 数显游标卡尺 500 ~ 153) 测量植株靠近土壤的主干直径, 精确度 0.01 mm。冠幅用卷尺测量, 以植株互相垂直的两个固定方向上的侧枝覆盖长度的平均值表示。由于红雉凤仙花侧枝发达, 仅对一级分枝数进行统计。同时在每一样株同一方位随机取 5 片成熟叶片, 用叶面积测定仪 (托普 YMJ-C 型, 浙江托普仪器有限公司) 测定单叶面积, 同时测定叶片长度和宽度。

1.2.3 气体交换特征测定和光合参数计算

2017 年 8 月 17 日—2017 年 8 月 26 日, 选择晴

朗天气于每天 9:00—11:30 和 14:30—17:30, 用 Li-6400 便携式光合测定仪 (LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA), 在每个小区选择一盆生长状况良好的红雉凤仙花, 选择中上部生长健康的一片叶子进行测定, 处理组和对对照组各 6 盆。测定时, CO₂ 由 CO₂ 钢瓶提供, 人工控制叶室内 CO₂ 浓度为 350 μmol · mol⁻¹, 用仪器自带的温度控制器设定叶片温度为 25℃ 左右, 空气相对湿度约 70% ~ 80%, 为避免光抑制发生, 采用从低光强到高光强的测定方式, 利用 LED 红蓝光源设定光强梯度为 0、20 μmol · m⁻² · s⁻¹、50 μmol · m⁻² · s⁻¹、80 μmol · m⁻² · s⁻¹、100 μmol · m⁻² · s⁻¹、150 μmol · m⁻² · s⁻¹、200 μmol · m⁻² · s⁻¹、300 μmol · m⁻² · s⁻¹、400 μmol · m⁻² · s⁻¹、600 μmol · m⁻² · s⁻¹、800 μmol · m⁻² · s⁻¹、1 000 μmol · m⁻² · s⁻¹、1 200 μmol · m⁻² · s⁻¹、1 400 μmol · m⁻² · s⁻¹、1 600 μmol · m⁻² · s⁻¹、1 800 μmol · m⁻² · s⁻¹、2 000 μmol · m⁻² · s⁻¹, 共 17 个水平。测定净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r)、气孔导度 (G_s) 和胞间 CO₂ 浓度 (C_i), 每个光强下数据稳定后, 测定 3 次重复。同时计算水分利用效率 (WUE) = P_n / T_r , 气孔限制值 (L_s) = $1 - C_i / C_a$, 其中, C_a 为环境 CO₂ 浓度。直角双曲线修正模型可用于直接估算植物的最大净光合速率和饱和光强, 且与实测值最为接近, 故采用该模型进行光响应曲线拟合^[29], 并根据模型计算光饱和点 (LSP), 光补偿点 (LCP), 最大净光合速率 (P_{max}), 暗呼吸速率 (R_d) 和表观量子效率 (AQY)。

为了比较单叶水平的光合能力, 本文计算了植物单叶面积 P_n , 单叶面积 P_n = 单位叶面积 P_n 平均值 × 单叶面积平均值。

1.3 耐阴性的综合评价

主成分分析及隶属函数值法能客观地综合分析植物抗性, 应用于植物抗性品种的选择具有科学性和可靠性^[30~31]。本文参照罗耀^[32], 孙艳^[33] 的方法, 对所测定的生长指标 (株高、基径、分枝数、冠幅、单叶面积、叶长和叶宽) 和光合指标 (P_n 、 T_r 、 G_s 、 C_i 、 WUE 、 L_s 、 LSP 、 LCP 、 P_{max} 、 R_d 、 AQY 、单叶面积 P_n), 共 19 个, 综合评价红雉凤仙花的耐阴性。由于所测样株及指标较多, 将处理组和对对照组分别按照试验地设置整理为 6 组。

1.3.1 耐阴系数的计算

耐阴系数 = 处理组的测定值 / 对照组的对应值 × 100% (1)

1.3.2 主成分分析

各综合指标值的计算参照如下公式:

$$Y_{(m)} = \sum_{i=1}^n [B_i \times P_{rin(m)i}] \quad (2)$$

($m = 1, 2, 3, 4, 5; n = 1, 2, 3, \dots, n$)

式中: $Y_{(m)}$ 为各综合指标值, B_i 为单项指标耐阴系数进行标准化的值, $P_{rin(m)i}$ 为综合指标的系数。

1.3.3 隶属函数值及权重的计算

$$u(Z_i) = (Y_i - Y_{\min}) / (Y_{\max} - Y_{\min}) \quad (3)$$

($i = 1, 2, 3, \dots, n$)

式中: Z_i 为第 i 个综合指标, Y_{\max} 和 Y_{\min} 分别为第 i 个综合指标中的最大值和最小值。

根据公式(4)计算权重:

$$W_i = P_i / \sum_{i=1}^n P_i \quad (i = 1, 2, 3, \dots, n) \quad (4)$$

式中: W_i 表示第 i 个综合指标在所有综合指标中所占比重, P_i 为第 i 个综合指标贡献率。

1.3.4 综合得分的计算

$$D = \sum_{i=1}^n [u(Z_i) \times W_i] \quad (i = 1, 2, 3, \dots, n) \quad (5)$$

1.4 数据分析

所得数据用 Excel 预处理,再用 SPSS19.0 统计软件进行统计分析。处理组和对照组植株各形态指

标间,光合参数之间平均值差异显著性,均采用 One sample Kolmogorov-Smirnov 进行正态分布检验,若数据满足正态分布,则用 Independent-sample t -test 检验,若数据不满足正态分布,使用非参数检验中 2 Independent samples 的 Mann-Whitney U 检验。不同处理之间气体交换特征差异的显著性采用配对样本的 t 检验,耐阴系数进行 Pearson 相关性分析。

2 结果与分析

2.1 光强对植株形态的影响

遮荫促进了红雉凤仙花的生长,各形态指标均发生显著变化(见图1)。遮荫使株高显著增加了 24.826% ($P < 0.01$), 基径显著增粗 22.492% ($P < 0.01$)。遮荫促进了侧枝生长,使一级分枝数增加了 13.944% ($P < 0.01$), 冠幅也显著增加 27.305% ($P < 0.01$), 同时促进了植物叶片的生长,使单叶面积、叶片长和叶片宽的增加均达到极显著水平,处理组中,这 3 个指标分别比对照组的提高了 38.881%、20.807% 和 17.331% ($P < 0.01$)。

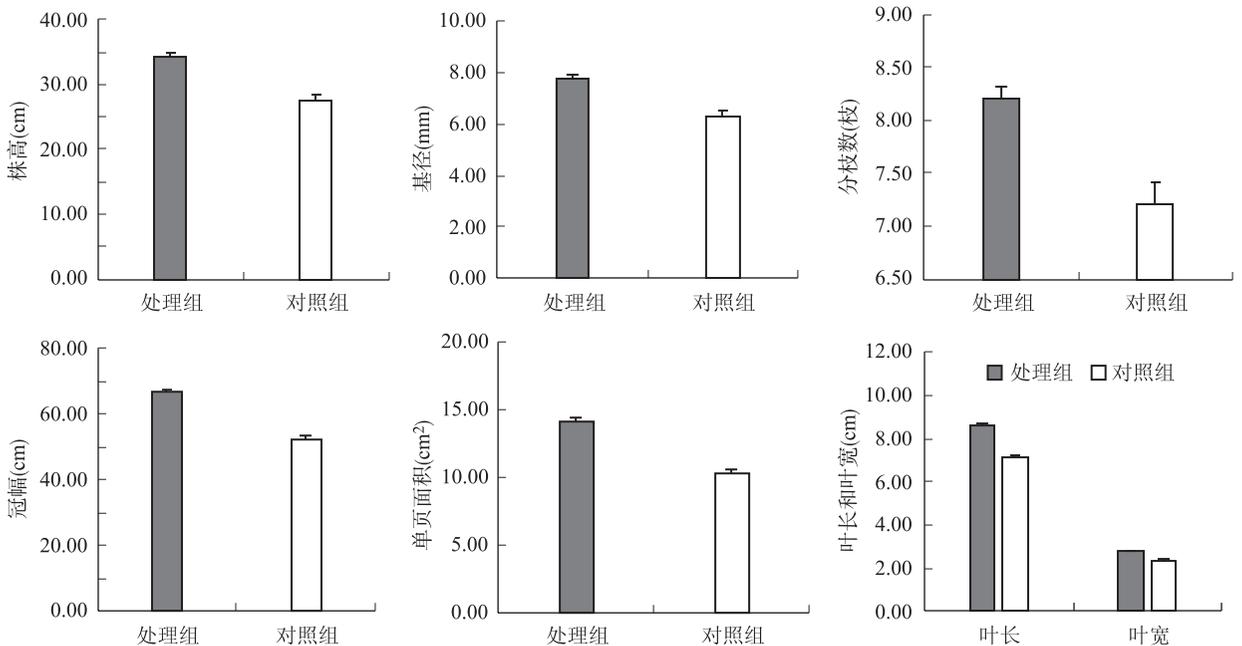


图1 遮荫对红雉凤仙花生长指标的影响

Fig. 1 Effects of shading on the morphology of *I. oxyanthera*

注:图中不同小写字母间表示处理间平均值差异显著($P < 0.01$)。

2.2 光强对光合特性的影响

2.2.1 气体交换特征

光照强度对红雉凤仙花的净光合速率(P_n)、蒸

腾速率(T_r)和气孔导度(G_s)影响显著,而对胞间 CO_2 浓度(C_i)、水分利用效率(WUE)和气孔限制值(L_s)影响不显著。与对照组相比,遮荫使红雉凤仙

花的 P_n 、 T_r 和 G_s 分别下降了 15.590%、12.555% 和 22.016% ($P < 0.01$)。无论遮荫与否,红雉凤仙花的气体交换特征 (P_n 、 T_r 、 G_s 、 C_i 、 WUE 、 L_s) 随 PAR 增加的变化趋势相似,除 T_r 、 G_s 外,其余参数在 $PAR < 400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时变化较快,之后逐渐趋于稳定,且对照组中 P_n 、 T_r 、 G_s 始终高于处理组(见图 2a, b, c)。植物的蒸腾作用受环境因子影响较大,对照

组植物蒸腾速率始终大于处理组, WUE 变化趋势受 P_n 和 T_r 共同影响,当 P_n 降低 T_r 增加时, WUE 下降(见图 2e)。 P_n 的变化趋势与气孔限制值 (L_s) 的变化趋势相似,而与胞间 CO_2 浓度的变化趋势相反(见图 2d),不同的是当对照组的 P_n 高于处理组时, L_s 恰好相反(见图 2f)。

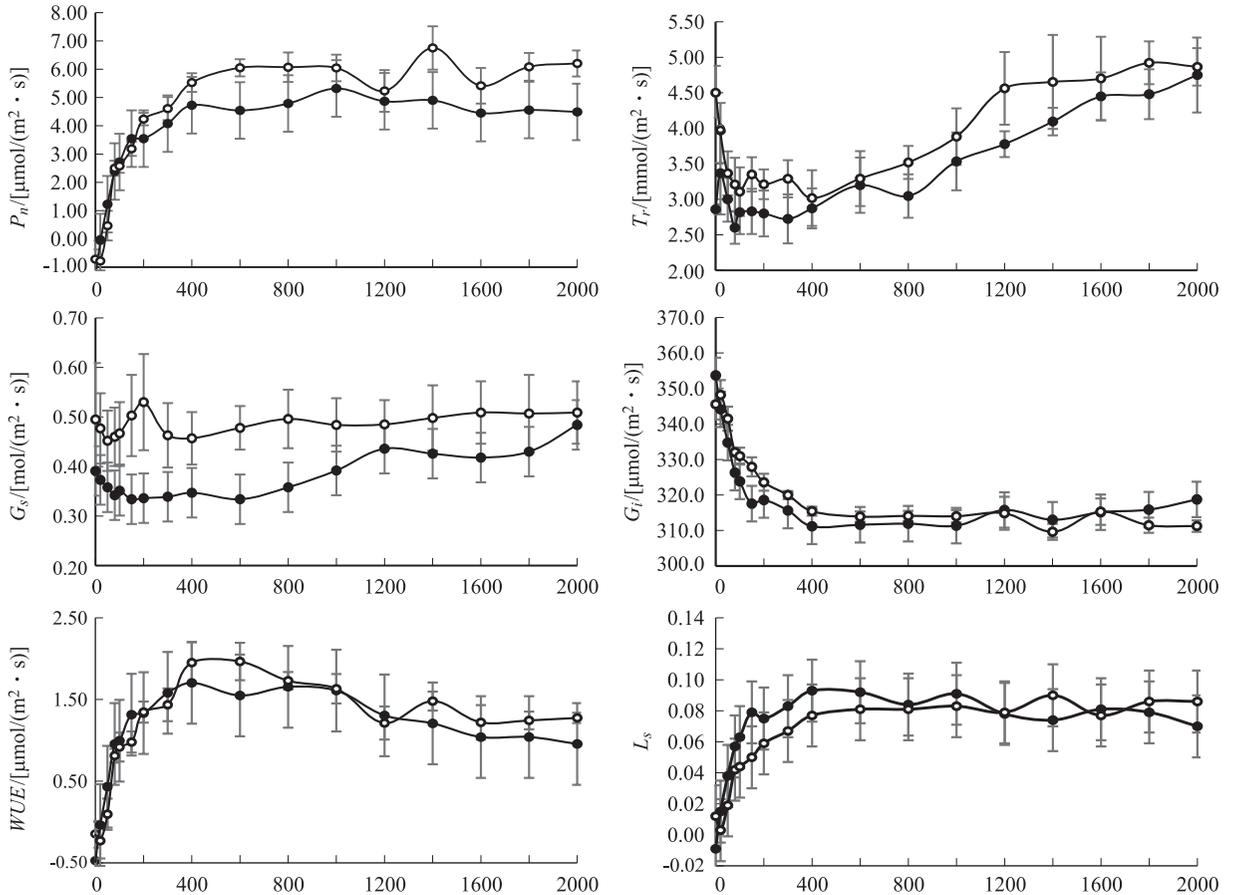


图 2 遮荫对红雉凤仙花气体交换特征的影响

Fig. 2 Effects of shading on gas exchange characteristics of *I. oxyanthera*

注: P_n , 净光合速率; T_r , 蒸腾速率; G_s , 气孔导度; C_i , 胞间 CO_2 浓度; WUE , 水分利用效率; L_s , 气孔限制值。

2.2.2 光响应参数

遮荫影响了红雉凤仙花的光响应参数,使光饱和点和光补偿点分别下降 28.115% 和 11.523%,暗呼吸速率则提高 29.653%,但与对照组相比,差异均不显著。处理组中,红雉凤仙花的最大净光合速率显著降低了 21.331% ($P < 0.01$),而表观量子效率显著提高 69.841% ($P < 0.05$) (见表 1)。

2.3 耐阴性评价

2.3.1 耐阴系数的计算

根据公式(1)计算红雉凤仙花的耐阴系数(见表 2),耐阴系数大于 1 表明遮荫对其有促进作用,由此可知,遮荫对红雉凤仙花的 7 个形态指标及部

分光合指标 (WUE 、 R_d 、 L_s 、 AQY 和单叶面积 P_n) 有促进作用。

表 1 红雉凤仙花处理组和对照组的光响应曲线参数

Tab. 1 Photosynthetic-light curve parameters of *I. oxyanthera* in treatment and control groups

曲线参数	处理组	对照组
$LSP/ [\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$	$856.474 \pm 64.755 \text{ a}$	$1191.450 \pm 175.242 \text{ a}$
$LCP/ [\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$	$20.508 \pm 1.858 \text{ a}$	$23.179 \pm 3.018 \text{ a}$
$P_{\text{max}}/[\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$	$4.813 \pm 0.257 \text{ b}$	$6.118 \pm 0.272 \text{ a}$
$R_d/[\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$	$1.679 \pm 0.206 \text{ a}$	$1.295 \pm 0.291 \text{ a}$
$AQY/(\text{mmol CO}_2/\text{mol photos})$	$0.107 \pm 0.013 \text{ a}$	$0.063 \pm 0.009 \text{ b}$

注:同行不同字母表示平均值差异显著 ($P < 0.05$)。 LSP , 光饱和点; LCP 光补偿点; P_{max} , 最大净光合速率; R_d , 暗呼吸速率; AQY , 表观量子效率。

表2 红雉凤仙花形态和光合生理特征的耐阴系数

Tab.2 Shade-tolerance coefficient of growth and photosynthetic characteristics of *I. oxyanthera*

指标	试验小区						平均值	
	1	2	3	4	5	6		
形态指标	Ph	1.446	1.337	1.174	1.043	1.277	1.216	1.249
	Bd	1.221	1.333	1.18	1.137	1.226	1.219	1.219
	Bn	1.169	1.092	1.146	1.092	1.131	1.185	1.136
	Cw	1.364	1.233	1.301	1.128	1.304	1.318	1.275
	S	1.285	1.566	1.457	1.269	1.285	1.442	1.384
	Ll	1.152	1.265	1.272	1.110	1.170	1.268	1.206
	Lw	1.141	1.244	1.219	1.153	1.107	1.162	1.171
光合指标	P_n	0.976	0.905	0.989	0.923	1.011	0.625	0.905
	T_r	1.087	1.075	0.865	0.812	0.717	0.612	0.861
	G_s	0.835	1.137	0.901	0.669	0.603	0.359	0.751
	C_i	0.990	1.012	0.994	0.979	0.972	0.973	0.987
	WUE	0.863	0.815	1.098	1.128	1.42	0.984	1.051
	L_s	1.131	0.816	1.037	1.287	1.432	1.508	1.202
	LSP	0.663	0.676	0.881	0.516	0.847	0.731	0.719
	LCP	1.200	0.739	0.725	0.916	0.714	1.014	0.885
	P_{max}	0.854	0.736	0.882	0.837	0.81	0.602	0.787
	R_d	1.558	1.397	0.717	1.442	0.931	1.733	1.296
	AQY	1.493	2.258	0.999	1.786	1.396	2.317	1.708
	$S \times P_n$	1.492	1.615	1.585	1.196	1.237	1.032	1.360

注:Ph,株高; Bd,基径; Bn,分枝数; Cw,冠幅; S,单叶面积; Ll,叶长; Lw,叶宽; $S \times P_n$,单叶面积 $\times P_n$ 。

2.3.2 耐阴系数相关性分析

每个指标对植物的耐阴性发挥的作用不同,用其中任一指标进行耐阴性评价具有片面性,通过对19个指标的耐阴系数进行相关性分析(见表3),各指标之间存在一定的相关性,有的甚至达到极显著水平,因此采用19个指标进行红雉凤仙花耐阴性的综合评价。

2.3.3 主成分分析

对所测定的19个指标的耐阴系数进行主成分分析,得到各综合指标系数(即特征向量)及贡献率(见表4),前4个综合指标已经包含了原来19项指标94.310%的信息,其贡献率分别为37.325%、24.886%、16.890%和15.209%,因此,可选用前4个综合指标进行耐阴性分析。第一综合指标中,主要携带叶片形态及部分光合特征(T_r 、 G_s 、 C_i 、 L_s)指标信息,同时单叶面积净光合速率位于第一综合指标内;第二综合指标主要携带 P_n 、 P_{max} 、WUE、AQY 等信息,第三综合指标主要携带叶片特征和 LSP 等信息,第四综合指标主要携带株高,冠幅,分枝数等信

表3

各指标耐阴系数的相关性

Tab.3 The correlation of shade-tolerance coefficient of each single index

指标	Ph	Bd	Bn	Cw	S	Ll	Lw	P_n	T_r	G_s
Ph	1.000									
Bd	0.673	1.000								
Bn	0.343	-0.141	1.000							
Cw	0.718	0.241	0.838 *	1.000						
S	0.119	0.663	-0.091	0.038	1.000					
Ll	0.127	0.502	0.271	0.342	0.904 *	1.000				
Lw	-0.023	0.448	-0.306	-0.192	0.887 *	0.696	1.000			
P_n	0.159	-0.085	-0.428	-0.053	-0.339	-0.422	-0.074	1.000		
T_r	0.581	0.446	-0.301	0.043	0.191	-0.074	0.439	0.514	1.000	
G_s	0.347	0.502	-0.528	-0.126	0.453	0.177	0.69	0.58	0.879 *	1.000
C_i	0.373	0.638	-0.409	-0.083	0.682	0.404	0.845 *	0.267	0.829 *	0.939 * *
WUE	-0.425	-0.462	-0.094	-0.099	-0.524	-0.331	-0.605	0.319	-0.636	-0.457
L_s	-0.314	-0.51	0.458	0.122	-0.57	-0.297	-0.802	-0.425	-0.862 *	-0.980 * *
LSP	0.194	0.138	0.407	0.632	0.257	0.563	0.049	0.171	-0.256	-0.022
LCP	0.335	-0.209	0.555	0.319	-0.406	-0.358	-0.37	-0.319	0.161	-0.309
P_{max}	-0.029	-0.394	-0.297	-0.093	-0.437	-0.479	-0.072	0.921 * *	0.458	0.472
R_d	0.182	0.161	0.202	-0.058	-0.023	-0.143	-0.114	-0.678	0.039	-0.297
AQY	0.042	0.486	-0.106	-0.258	0.402	0.216	0.197	-0.754	-0.091	-0.161
$S \times P_n$	0.438	0.426	-0.276	0.134	0.426	0.265	0.646	0.613	0.850 *	0.950 * *
	C_i	WUE	L_s	LSP	LCP	P_{max}	R_d	AQY	$S \times P_n$	
C_i	1.000									
WUE	-0.681	1.000								
L_s	-0.981 * *	0.593	1.000							
LSP	-0.068	0.404	0.057	1.000						
LCP	-0.22	-0.472	0.248	-0.488	1.000					
P_{max}	0.173	0.252	-0.359	0.066	-0.127	1.000				
R_d	-0.074	-0.592	0.198	-0.709	0.741	-0.619	1.000			
AQY	0.11	-0.483	0.061	-0.511	0.197	-0.848 *	0.799	1.000		
$S \times P_n$	0.879 *	-0.425	-0.934 * *	0.200	-0.248	0.546	-0.415	-0.363	1.000	

注:“*”表示显著相关($P < 0.05$),“* *”表示极显著相关($P < 0.01$)。

表 4 各综合指标系数及贡献率
Tab. 4 Coefficients of comprehensive indices and proportion

指标	综合指标			
	1	2	3	4
Ph	0.152	0.103	0.109	0.452
Bd	0.239	0.219	0.104	0.034
Bn	-0.147	0.151	0.305	0.343
Cw	-0.003	0.069	0.381	0.421
S	0.249	0.238	0.203	-0.230
Ll	0.158	0.221	0.387	-0.162
Lw	0.306	0.121	0.046	-0.227
P_n	0.140	-0.406	-0.053	0.118
T_r	0.308	-0.043	-0.202	0.256
G_s	0.361	-0.101	-0.087	0.018
C_i	0.370	0.053	-0.063	-0.011
WUE	-0.217	-0.294	0.159	-0.171
L_s	-0.369	0.032	0.082	0.001
LSP	0.027	-0.116	0.538	0.009
LCP	-0.116	0.175	-0.212	0.430
P_{max}	0.096	-0.414	-0.100	0.138
R_d	-0.083	0.363	-0.289	0.145
AQY	-0.008	0.403	-0.173	-0.148
$S \times P_n$	0.350	-0.130	0.036	0.116
特征值	7.092	4.728	3.209	2.890
贡献率(%)	37.325	24.886	16.890	15.209

息。根据公式(2)求得各组植物 4 个综合指标值(见表 5)。

2.3.4 隶属函数值及权重计算

分别根据公式(3)和(4)计算隶属函数值和权重(表 5),4 个综合指标的权重分别为 39.577%、26.387%、17.909% 和 16.127%。

2.3.5 综合得分

根据公式(5)计算综合得分, D 值越大,表明植物耐阴性越强,由结果可知,红雉凤仙花的耐阴综合平均值为 0.407。

2.4 遮荫对红雉凤仙花的影响机制

遮荫条件下,红雉凤仙花蒸腾速率和气孔导度显著下降,进而导致净光合速率显著降低,但其单叶面积增加,弥补了单位面积净光合速率下降的不足,增大表观量子效率,提高其对弱光的利用能力,以促进其生长(见图 3)。

3 讨论与结论

光照强度是影响植物生长发育、塑造其形态结

表 5 综合指标值、隶属函数值和综合评分值

Tab. 5 The value of comprehensive indices, subordinate function value and comprehensive evaluation value

试验小区	综合指标值				隶属函数值				综合评分值 D 值
	Y(1)	Y(2)	Y(3)	Y(4)	$u(1)u(2)$	$u(3)$	$u(4)$		
1	0.507	-0.043	-0.855	3.345	0.464	0.359	0.427	1.000	0.516
2	4.267	1.614	-0.538	-0.965	1.000	0.661	0.492	0.084	0.672
3	1.642	-1.906	1.909	-0.609	0.626	0.020	1.000	0.160	0.458
4	-1.748	-1.127	-2.914	-1.361	0.143	0.161	0.000	0.000	0.099
5	-1.915	-2.013	1.303	-0.082	0.119	0.000	0.874	0.272	0.248
6	-2.753	3.476	1.095	-0.328	0.000	1.000	0.831	0.219	0.448

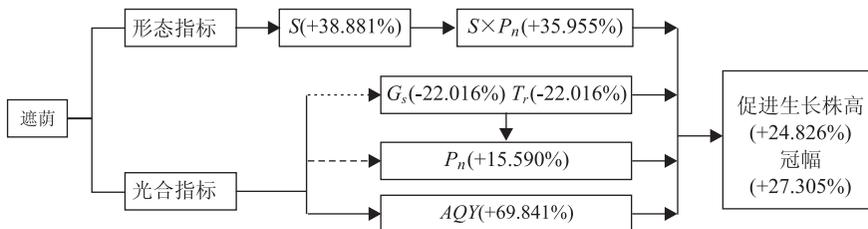


图 3 遮荫对红雉凤仙花的影响机制

Fig. 3 Effects of shading on growth of *I. oxyanthera*

注:实线箭头表示遮荫对指标的正效应,虚线箭头表示遮荫对指标的负效应。‘+’表示促进,‘-’表示抑制,箭头的粗细表示遮荫影响的程度。

构重要的生态因子之一^[34-35]。处理组中,植物株高增加,叶面积、叶长和叶宽变大,以增强对光能的吸收^[36,7]。本研究表明,遮荫使红雉凤仙花植株增高,基径变粗,分枝数增多,冠幅变大,单叶面积、叶片长

和叶片宽均显著增加,这与曾小华^[24]对峨眉凤仙花的研究结果一致,而与常用观赏植物芍药对遮荫的响应相反^[19],这可能与红雉凤仙花喜阴湿的生态习性有关。遮荫具有一定的降温增湿效果,避免了植

物受到高温强光和低水势的伤害,从而促进植物生长^[37]。遮荫引起红雉凤仙花生长的改变对该植物适应弱光具有重要的意义,分枝数增多,冠幅变大,可增加对光能的截获和利用。

植物形态与干物质积累和水分含量两因子相关,而峨眉山降雨充沛,同时人工浇水,补充植物水分,因此认为植物形态差异主要由干物质积累引起,即植物的形态与其光合能力密切相关。本研究中,处理组中的红雉凤仙花 P_n 、 P_{max} 均显著低于对照组中的对应值,但植物长势良好。虽然处理组中红雉凤仙花的 P_n 、 P_{max} 低,但处理组中植物单叶面积大,且 P_n 与单叶面积的乘积显著高于对照组 ($P < 0.05$),单叶面积增大加上冠幅增加,弥补了处理组植物 P_n 下降的不足,故植物生长旺盛。同时,植物光合速率与气孔开放程度密切相关^[38], G_s 受环境因子影响大,适宜的光强和温度有利于气孔的张开,气孔阻力降低,气孔导度则相反,从而提高植物的光合速率^[39]。本研究中,处理组中红雉凤仙花 G_s 显著降低 22.016%,而对照与处理组中 C_i 和暗呼吸速率 R_d 差异不显著,因此其净光合速率 P_n 显著下降,说明红雉凤仙花处理组中的 P_n 降低受气孔限制。此外,处理组中红雉凤仙花的 P_n 小于对照组(见图 2a),而 L_s 则相反(见图 2f),也证明了存在气孔限

制。气孔导度增大引起蒸腾速率的增加,植物 T_r 的增大有利于水分、矿质营养以及碳水化合物等的运输,削弱强光引起的叶温升高,进而促进 P_n 的提高^[40]。本研究发现,遮荫引起红雉凤仙花蒸腾速率 T_r 降低,这是导致 P_n 下降的又一原因。同时,作为植物光合作用中光能转化效率的一个衡量指标,表观量子效率(AQY)反映植物在弱光条件下的光合能力,其值越大,植物吸收与转换光能的色素蛋白复合体可能越多,对弱光的利用能力越强^[41],光能转化为净能量也越多^[29]。本研究中,处理组中红雉凤仙花的 AQY 较对照组显著提高 69.841%,以应对光强减弱,说明红雉凤仙花属于耐阴植物,这也是其在处理组中生长较好的另一个原因,也是该植物长期适应阴湿环境的结果,这与其喜阴的生态习性完全吻合,同时与园林中广泛应用的耐阴植物绣球(*Hydrangea macrophylla*)有相似的耐阴机制^[42]。

与其他凤仙花或园林常用耐阴植物对相似光强的响应相比,处理组的红雉凤仙花与其他植物在形态特性方面较为相似,遮荫促进植物生长。光合特性方面,净光合速率与凤仙花一致,均降低,而耐阴机制与同属植物峨眉凤仙花和耐阴植物绣球极为相似,均降低光饱和点和光补偿点,提高或保持表观量子效率,表明红雉凤仙花具有耐阴性(见表 6)。

表 6 红雉凤仙花与其他植物对遮荫响应的比较

Tab. 6 Comparison of shade responses of *I. oxyanthera* with other plants

特征	红雉凤仙花 <i>I. oxyanthera</i>	凤仙花 ^[23] <i>I. balsamin</i>	峨眉凤仙花 ^[24] <i>I. omeiana</i>	绣球 ^[42] <i>H. macrophylla</i>	细叶百合 ^[43] <i>Lilium pumilum</i>	松叶百合 ^[43] <i>Lilium. cernuum</i>
形态指标	Ph	+ 24.826%	+ 34.163%		+ 51.476%	+ 47.715%
	Bd	+ 22.492%			+ 8.235%	- 10.033%
	Bn	+ 13.944%				
	S	+ 38.881%			+ 52.804%	+ 59.414%
光合指标	Pn	- 15.590%	- 21.995%	+ 23.701%	+ 5.488%	
	Tr	- 12.555%		+ 37.710%	- 6.522%	
	Gs	- 22.016%	- 10.526%		- 50.000%	
	Ci		+ 15.893%		- 9.971%	
	LSP	- 28.115%		- 56.667%	- 8.409%	
	LCP	- 11.523%		- 76.471%	- 49.206%	
	AQY	+ 69.841%		+ 19.355%	相等	

表中的正、负号同图 3。

植物耐阴性受多种因素共同影响和控制,是植物的一种复合遗传性状,因此对植物耐阴性进行评价时,应选择多个指标进行综合分析^[44]。本文选用生长及光合指标,采用主成分分析及隶属函数法客观的评价红雉凤仙花的耐阴性,不仅使耐阴性的评价量化、直观,且弥补了仅靠单一指标评价的片面性和不确定性,同时选择相对值(耐阴系数)进行耐阴

性分析,消除了植物间固有的差异,真实反映植物的耐阴性^[45]。本文进行主成分分析时,植株生长指标除叶片形态特征和基径在第一综合指标内,其余大多数属于第四综合指标, T_r 、 G_s 、 C_i 和单叶面积 P_n 也属于第一综合指标,其余光合指标大多位于第二、第三综合指标内,说明大的叶面积有利于提高净光合速率,促进植物株高和冠幅的生长,使植物适应荫蔽

环境,同时说明形态及光合指标对于红雉凤仙花的耐阴性有很大的贡献,用于评价其耐阴性必不可少。本文结果与罗耀^[32]、韩霜^[46]等人对其他植物耐阴性评价结果相比,红雉凤仙花比沟叶结缕草(*Zoysia matrella*)和6个菊花品种(Grand white、Wimbledon、Fling white、阳光、宫粉、金鼎)的耐阴性高,说明红雉凤仙花具有良好的耐阴性,且综合评价结果与前面得出红雉凤仙花耐阴的结论一致。

综上所述,本文设置26.242%的相对光强适宜红雉凤仙花的生长。红雉凤仙花有开发栽种于荫蔽环境下的潜力,它可通过增大叶面积,提高表观量子效率,促进植物的营养生长,表明对弱光环境具有较强的适应性。若用于园林绿化中,可将其栽种于高架桥、立交桥或高大建筑物下,也可与其他灌木或乔木搭配种植。在养护中,注意水分的保持。同时,为了保护野生红雉凤仙花的种质资源,应减少生长地周围树木的采伐,避免强光照射。除了植物的生长和光合生理特征外,光照强度还会对生殖特征等造成影响,这有待进一步研究。另外,本文仅模拟了红雉凤仙花原生生境的平均光强,由于林下光资源的异质性,植物对其他光强梯度的响应与适应也需要更深入的探讨。

参考文献:

- [1] Fan X X, Xu Z G, Liu X Y, et al. Effects of light intensity on the growth and leaf development of young tomato plants grown under a combination of red and blue light [J]. *Scientia Horticulturae*, 2013, 153(153): 50 ~ 55.
- [2] Kang J H, Krishnakumar S, Atulba S L S, et al. Light intensity and photoperiod influence the growth and development of hydroponically grown leaf lettuce in a closed-type plant factory system [J]. *Horticulture Environment & Biotechnology*, 2013, 54(6): 501 ~ 509.
- [3] Meziani R, Jaiti F, Mazri M A, et al. Effects of plant growth regulators and light intensity on the micropropagation of date palm (*Phoenix dactylifera* L.) cv. Mejhoul [J]. *Journal of Crop Science & Biotechnology*, 2015, 18(5): 325 ~ 331.
- [4] Kong D X, Li Y Q, Wang M L, et al. Effects of light intensity on leaf photosynthetic characteristics, chloroplast structure, and alkaloid content of *Mahonia bodinieri* (Gagnep.) Laferr [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2016, 38(5): 120.
- [5] 于盈盈, 胡 聃, 王晓琳, 等. 城市不同遮阴环境下光强和光质特征[J]. *生态学报*, 2015, 35(23): 7748 ~ 7755.
- [6] 梁文斌, 聂东伶, 吴思政, 等. 遮阴对短梗大参苗木光合作用及生长的影响[J]. *生态学杂志*, 2015, 34(2): 413 ~ 419.
- [7] Du L S, Liu H Y, Yan M, et al. Individual plasticity of the shade response of the invasive *solidago canadensis* in China [J]. *Plos One*, 2017, 12: e0170049.
- [8] Legner N, Fleck S, Leuschner C. Low light acclimation in five temperate broad leaved tree species of different successional status: The significance of a shade canopy [J]. *Annals of Forest Science*, 2013, 70(6): 557 ~ 570.
- [9] Legner N, Fleck S, Leuschner C. Within - canopy variation in photosynthetic capacity *SLA* and foliar N in temperate broad - leaved trees with contrasting shade tolerance [J]. *Trees*, 2014, 28(1): 263 ~ 280.
- [10] 魏 巍, 侯玉平, 彭少麟, 等. 不同光照强度对入侵植物蕺甘菊 (*Mikania micrantha*) 和飞机草 (*Chromolaena odorata*) 生长及生物量分配的影响 [J]. *生态学报*, 2017, 37(18): 6021 ~ 6028.
- [11] Shao Q S, Wang H Z, Guo H P, et al. Effects of shade treatments on photosynthetic characteristics, chloroplast ultrastructure, and physiology of *Anoetochilus roxburghii* [J]. *Plos One*, 2014, 9(2): e85996.
- [12] Ma Z, Behling S, Ford E D. The contribution of dynamic changes in photosynthesis to shade tolerance of two conifer species [J]. *Tree Physiology*, 2014, 34(7): 730 ~ 743.
- [13] 张 云, 夏国华, 马 凯, 等. 遮阴对蔓叶紫金牛光合特性和叶绿素荧光参数的影响 [J]. *应用生态学报*, 2014, 25(7): 1940 ~ 1948.
- [14] 徐祥增, 张金燕, 张广辉, 等. 光强对三七光合能力及能量分配的影响 [J]. *应用生态学报*, 2018, 29(1): 193 ~ 204.
- [15] 刘泽彬, 程瑞梅, 肖文发, 等. 遮阴对中华蚊母树苗期生长及光合特性的影响 [J]. *林业科学*, 2015, 51(2): 129 ~ 136.
- [16] 武 冲, 张晓敏, 尹燕雷, 等. 遮阴对红叶樱花光合速率和叶绿素荧光参数的影响 [J]. *山东农业科学*, 2017, 49(2): 48 ~ 53.
- [17] 杨亚男, 潘远智, 齐豫川, 等. 遮阴对四季桂生理生态特性的影响 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2017, 25(1): 57 ~ 64.
- [18] Deng Y M, Li C C, Shao Q S, et al. Differential responses of double petal and multi petal jasmine to shading. Photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, 55(2): 93 ~ 102.
- [19] Zhao D Q, Hao Z J, Tao J. Effects of shade on plant growth and flower quality in the herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.) [J]. *Plant Physiology & Biochemistry*, 2012, 61(4): 187 ~ 196.
- [20] Hou W, Luo Y, Wang X, et al. Effects of shading on plant growth, flower quality and photosynthetic capacity of *Rosa hybrida* [J]. *International Conference on Biotechnology & Bioengineering*, 2018, DOI: 10.1063/1.5034257.
- [21] 陈艺林. 中国植物志 [M]. 第 47 卷(第二分册). 北京: 科学出版社, 2001, 243.
- [22] 金孝锋, 丁炳扬. 浙江凤仙花属野生花卉资源及开发 [J]. *中国野生植物资源*, 2000, 19(4): 27 ~ 29, 49.
- [23] 余 婷, 周兰英, 张 帆, 等. 遮阴对凤仙花生长和开花的影响 [J]. *东北林业大学学报*, 2015, 43(1): 57 ~ 60.
- [24] 曾小华. 遮阴对野生峨眉凤仙花的影响 [D]. 四川: 四川农业大学, 2016.

- [25] 刘开发. 峨眉山气候研究[J]. 绵阳农专学报, 1992, 9(3): 44~48.
- [26] 刘雷, 吴卫, 郑有良, 等. 峨眉山不同山峪和海拔高度鱼腥草 (*Houttuynia cordata* Thunb.) 居群挥发油成分的变化[J]. 生态学报, 2007, 27(6): 2239~2250.
- [27] 谷海燕, 李策宏. 峨眉山常绿落叶阔叶混交林的生物多样性及植物区系初探[J]. 植物研究, 2006, 26(5): 618~624.
- [28] 胡霞, 曾沙. 峨眉山不同植被类型下冬季大型土壤动物群落结构[J]. 重庆师范大学学报: 自然科学版, 2017, 34(2): 96~101.
- [29] 叶子飘. 光合作用对光和 CO₂ 响应模型的研究进展[J]. 植物生态学报, 2010, 34(6): 727~740.
- [30] 原慧芳, 田耀华, 岳海, 等. 不同遮荫度下土沉香幼苗的生理特性响应[J]. 热带作物学报, 2013, 34(2): 314~320.
- [31] 孙东雷, 卞能飞, 陈志德, 等. 花生萌发期耐盐性综合评价及耐盐种质筛选[J]. 植物遗传资源学报, 2017, 18(6): 1079~1087.
- [32] 罗耀, 席嘉宾, 谭筱弘, 等. 9种暖季型草坪草耐阴性综合评价及其指标的筛选[J]. 草业学报, 2013, 22(5): 239~247.
- [33] 孙艳, 高海顺, 管志勇, 等. 菊花近缘种属植物幼苗耐阴特性分析及其评价指标的确定[J]. 生态学报, 2012, 32(6): 1908~1916.
- [34] Droste T, Flory S L, Clay K. Variation for phenotypic plasticity among populations of an invasive exotic grass[J]. Plant Ecology, 2010, 207(2): 297~306.
- [35] 王蕊, 孙备, 李建东, 等. 不同光强对入侵种三裂叶豚草表型可塑性的影响[J]. 应用生态学报, 2012, 23(7): 1797~1802.
- [36] 王满莲, 韦霄, 唐辉, 等. 光强对三种喀斯特植物幼苗生长和光合特性的影响[J]. 生态学杂志, 2015, 34(3): 604~610.
- [37] 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.
- [38] Chen J, Zhang Q, Li X, et al. Steady and dynamic photosynthetic responses of seedlings from contrasting successional groups under low-light growth conditions[J]. Physiol Plant, 2011, 141(1): 84~95.
- [39] Favaretto V F, Martinez C A, Soriani H H, et al. Differential responses of antioxidant enzymes in pioneer and late-successional tropical tree species grown under sun and shade conditions[J]. Environmental & Experimental Botany, 2011, 70(1): 20~28.
- [40] Ding X T, Jiang Y P, Wang H, et al. Effects of cytokinin on photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence parameters, antioxidative system and carbohydrate accumulation in cucumber (*Cucumis sativus* L.) under low light[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2013, 35(5): 1427~1438.
- [41] 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[J]. American Journal of Botany, 2002, 89(1): 88~94.
- [42] 蔡建国, 韦孟琪, 章毅, 等. 遮阴对绣球光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 植物生态学报, 2017, 41(5): 570~576.
- [43] 郭太君, 胡昕, 葛新新, 等. 遮阴对细叶百合和松叶百合生长发育及光合色素含量的影响[J]. 东北农业大学学报, 2013, 44(7): 128~132.
- [44] 李丹丹, 司龙亭, 牛海臣, 等. 黄瓜耐弱光性的多元统计分析[J]. 园艺学报, 2009, 36(4): 501~506.
- [45] 冷寒冰, 叶康, 秦俊, 等. 遮阴对2种地被竹光合特性的影响[J]. 西北林学院学报, 2016, 31(1): 65~70.
- [46] 韩霜. 22个菊花品种耐阴指标筛选与综合评价分析[J]. 河北农业大学学报, 2016, 38(6): 46~51.