

遮荫对月季光合特性及生长发育的影响

张 勇, 程 怡, 王清明, 张云婷, 汤浩茹*

(四川农业大学 园艺学院, 四川雅安 625014)

摘 要: 采用人工遮荫法研究不同程度遮荫(75%、50%和25%全光照, 以全光照为对照)处理对月季的生长发育、光合特性及叶绿素荧光参数的影响。结果表明: (1) 随着遮荫程度的增加, 月季的叶片厚度、花径、成花率均呈降低趋势, 叶绿素含量呈增加趋势; 净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)降低, 气孔限制值(L_s)升高, P_n 下降的主要原因可能为气孔限制。(2) 月季在遮荫条件下的光饱和点和光补偿点、暗呼吸速率下降, 表现出其对光照降低的生理适应机制; 其光饱和点在 $600 \sim 1\,200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 光补偿点在 $29.89 \sim 62.95 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, CO_2 补偿点在 $78.16 \sim 89.41 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, CO_2 饱和点在 $1\,100 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 左右, 潜在光合能力 $13.06 \sim 25.63 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 其对光的适应范围较宽, 光照和 CO_2 浓度对其光合能力的影响较大。(3) 各处理条件下叶绿素荧光参数显示, 月季在自然光和低光下(50%和25%全光照)叶片 PSII 受到了明显伤害, 光合作用原初反应过程受到抑制, 光合电子传递受到影响。研究发现, 月季虽是阳生植物, 但光照生态幅较宽, 轻度遮荫(75%全光照)能促进其光合作用效率, 减少光抑制, 植株长势好, 成花率高。

关键词: 月季; 遮荫; 光合特性; 叶绿素荧光

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Effects of Shading on Growth and Photosynthetic Characteristics of *Rosa hybrida*

ZHANG Yong, CHENG Yi, WANG Qingming, ZHANG Yunting, TANG Haoru*

(College of Horticulture, Sichuan Agricultural University, Ya'an, Sichuan 625014, China)

Abstract: The effects of different shading treatments (25%, 50%, 75% and 100% of full sunlight) on the growth, photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Rosa hybrida* were examined in order to know the growth and physiological responses of *R. hybrida* to light regimes. (1) It has been found that with the decreasing light intensity, the leaf thickness, and flower diameter and flower formation rate decreased, while the Chl content increased. The net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), stomatal conductance (G_s) and intercellular CO_2 concentration (C_i) all decreased with the decreasing of light intensity, while the stomatal limitation value (L_s) increased. (2) The light compensation point (LCP), light saturation point (LSP) and dark respiration rate (R_d) also decreased as a mechanism of physiological adaptability to light decreasing. The adaptability of *R. hybrida* to light was wide because the LSP was $600 \sim 1\,200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ and the LCP was $29.89 \sim 62.95 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. The CO_2 compensation point (CCP) was $78.16 \sim 89.41 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, the CO_2 saturation point (CSP) was about $1\,100 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ and the potential maximum photosynthetic capacity (P_m) was $13.06 \sim 25.63 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, which indicated that light intensity and CO_2 concentration have greater impact on photosynthesis rate. (3)

收稿日期: 2013-09-24; 修改稿收到日期: 2013-11-26

基金项目: 四川省教育厅重点项目(12ZZ011); 四川农业大学学科建设双支计划

作者简介: 张 勇(1981—), 男, 博士, 副教授, 主要从事园艺植物种质资源与遗传育种研究。E-mail: zhyong@sicau.edu.cn

* 通信作者: 汤浩茹, 博士, 教授, 主要从事园艺植物生物技术研究。E-mail: htang@sicau.edu.cn

The chlorophyll fluorescence parameters indicated that with the increasing of light stress, the reaction center of PS II was destroyed, photosynthetic electron transform capability was weakened and photosynthesis was restrained. It is indicated that *R. hybrida* is a sun plant with shade tolerance. Moderate shading (75% of full sunlight) can improve its photosynthetic capacity and the flower quality, and reduce the photoinhibition in *R. hybrida*.

Key words: *Rosa hybrida*; shading treatment; photosynthetic characteristics; chlorophyll fluorescence

月季(*Rosa hybrida*)为蔷薇科蔷薇属落叶灌木,花色丰富,观赏期长,是中国城市园林绿化中广泛应用的重要观赏植物。已有研究表明,月季为阳生植物,喜光^[1-2],但栽培中发现夏季高温条件下其叶片常有焦灼现象,而遮荫较严重时不开花,推测月季可能对光照环境变化非常敏感^[3]。随着园林绿化植物层次搭配逐渐丰富和城市化进程的加快,月季在园林应用中常被种植在全光下、树荫下、建筑周围等具有不同光照强度的环境中。此外,在生产实践中为了延长月季花期,常用不同密度的遮荫网对月季进行遮荫处理,但是对于什么样的光照条件有利于月季的生长发育却没有系统具体的研究报道。

植物的光合作用是决定植物生长和发育的重要因素^[4],对外界环境变化非常敏感。遮荫(60%光照)使芍药光合能力降低,花色变浅,植株生物量减少^[5];而遮荫(65%和45%光照)却能促进牡丹光合作用,提高其观赏品质^[6]。喇燕菲等^[7]认为百合在遮荫(50%和25%光照)条件下光合速率下降,张颖聪等^[8]则认为红叶石楠和洒金桃叶珊瑚在轻度遮荫(60%光照)处理下光合速率均有不同程度的提高。另外,张斌斌等^[9]对遮荫条件下红叶桃花色素苷含量测定表明,夏季遮荫使红叶桃叶片花色素苷含量增加,同时可减轻叶片光抑制。这些研究表明,不同园林植物在遮荫条件下的光合特性和生理表现差异较大,它们各有其特有的需光特性。关于不同强度遮荫对于月季光合特性及生长发育的影响,目前均无量化指标也未见系统研究报道。本研究拟以月季为试验材料,以全光照条件为对照,设定3个不同的遮荫梯度,测定分析不同遮荫条件下月季叶片光饱和点、光补偿点、净光合速率及成花率、花朵直径、株高、茎粗等基本数据资料,以定量确定月季最适宜生长的光照强度,为月季催花、种苗生产及园林应用提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 材料及处理

试验选用生长健壮、长势一致的3年生月季品种“冰山”扦插苗,种植于直径为30 cm、高25 cm的

花盆中,基质为田园土与营养土以1:3混合而成,每盆1株,常规管理。2012年3月待植株萌芽至30 cm高时,开始用市售黑色遮阳网进行不同梯度的遮光处理,11月份拆除遮荫网。遮荫网透光率分别约为全光照的75%、50%和25%(分别记为轻度遮荫、中度遮荫及重度遮荫),以全光照为对照(CK)。采用单因素随机区组设计,每处理选15盆健康植株,不同处理间距300 cm,以避免交叉遮光。

1.2 测定指标及方法

1.2.1 形态指标 待第一花苞完全显色时,每个处理随机抽取10株,测定株高、茎粗(茎基部)。在开花后的第1天,随机挑选5株,每株选取3片上部成熟功能叶,测定叶片厚度和相对叶绿素含量。叶片厚度用游标卡尺测定,相对叶绿素含量用便携式叶绿素测定仪SPAD-502(Konica, Japan)测定。在盛花期用游标卡尺测量各处理植株花朵的直径(20朵),取其平均值作为该处理的花朵直径。成花率由每株植株开花数量按照公式计算:

$$\text{成花率} = (\text{开花总数} / \text{总枝条数}) \times 100\%$$

1.2.2 气体交换参数 2012年8月选择晴朗天气采用便携式光合测定仪Li-6400(Li-Cor, USA)测定叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)等气体交换参数。叶片水分利用效率(WUE)和气孔限制值(L_s)用公式计算,即 $WUE = P_n / T_r$; $L_s = 1 - C_i / C_a$ (C_a 为大气 CO_2 浓度)。每个处理随机选择5株植物,每株植物选取中上部3片成熟叶片,测定时间为上午9:00~11:00。测定过程中光强约 $1\,000\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,大气温度约 $27\ ^\circ\text{C}$ 。

1.2.3 光响应曲线 2012年8月选择晴朗天气进行光合光响应曲线测定,每个处理随机选择5株,每株选取中上部3片成熟叶片,采用便携式光合测定仪Li-6400(Li-Cor, USA),测定不同光强处理下叶片净光合速率光响应曲线。测定时间为上午9:00~11:00,测定时设定叶室温度为 $25\ ^\circ\text{C}$, CO_2 浓度为 $400\ \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,相对湿度为70%。利用仪器自带的红蓝光源将光合有效辐射(PAR)控制在2 000、1 600、1 200、800、400、200、150、100、75、50、

25、0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 共 12 个梯度, 每个梯度下控制测定时间为 180 s, 测定 P_n 。根据 Farquhar 等^[10]的方法拟合 P_n -PAR 光响应曲线, 并根据光响应曲线估算各处理光饱和点(LSP), 求出光合作用光补偿点(LCP)、最大净光合速率(P_{\max})、暗呼吸速率(R_d)及表观量子效率(AQY)。

1.2.4 CO₂ 响应曲线 2012 年 8 月晴天条件下 9:00~11:00 选取与光响应曲线测定的相同叶片测定 CO₂ 响应曲线。测定时光强控制在 1 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 其他参数设置同光响应曲线设置, 参比室 CO₂ 浓度由系统内的自动程序控制, 参比室 CO₂ 浓度分别为 50、100、150、200、400、600、800、1 200、1 600、2 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 条件下测定 P_n 。绘制光合作用的 CO₂ 响应曲线(P_n -CO₂ 曲线), 根据实测的胞间 CO₂ 浓度(C_i)和 P_n 数据趋势曲线估算各处理的 CO₂ 饱和点(CSP); 对 P_n -CO₂ 曲线的初始部分($C_i < 200 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)进行线性回归^[11], 求得光合作用的 CO₂ 补偿点(CCP)、羧化效率(CE)及潜在最大光合能力(P_m)^[10]。

1.2.5 叶绿素荧光参数 2012 年 8 月选择晴朗天气采用便携式调制叶绿素荧光仪 PAM-2500(Walz, Germany)进行叶绿素荧光参数测定, 测定时间为 9:00~11:00。测定时选取与测定光响应曲线相同的叶片。叶片暗适应 30 min 后测定初始荧光(F_0), 随后加一个强闪光(3 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 脉冲时间 0.8 s), 测定最大荧光(F_m)。计算可变荧光(F_v)、PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)、PS II 潜在活性(F_v/F_0), 其中 $F_v = F_m - F_0$ 。

1.3 数据处理

采用 Excel 和 SPSS 软件对数据进行分析。采用单因素方差分析(ANOVA)和最小显著差异法

(LSD)比较不同数据组间的差异显著性, 显著性水平设定为 $\alpha=0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 遮荫对月季生长发育的影响

由表 1 可知, 轻度遮荫(75%全光照)处理下, 月季的生长势最好, 株高达到最大值并且与对照(全光照)差异显著($P < 0.05$); 茎粗在重度遮荫(25%全光照)处理下较对照显著降低了 20%; 从不同的遮荫处理下月季叶片厚度和叶绿素含量的变化来看, 随着光强的减小, 月季叶片厚度随之减小而叶绿素含量逐渐增加, 且 3 个遮荫处理(75%、50%和 25%全光照)与对照差异均显著($P < 0.05$)。另外, 花朵直径和成花率是月季的重要观赏指标之一, 随着光强的减弱花径和成花率逐渐减小, 重度遮荫(25%全光照)处理下, 月季花径和成花率最低, 分别比对照降低了 23.7%和 25.2%($P < 0.05$)。以上结果说明轻度遮荫有利于月季生长, 而重度遮荫则会严重降低月季的观赏品质。

2.2 遮荫对月季叶片气体交换参数的影响

光合速率是反映植物光合能力的重要指标。由表 2 可以看出, 月季叶片净光合速率(P_n)在轻度遮荫(72%全光照)处理下较对照(全光照)显著提高了 11.4%, 而在中度和重度遮荫(50%和 25%全光照)处理下却分别比对照显著降低了 13.1%和 20.1%。说明月季叶片的光合能力在轻度遮荫条件下得到显著促进, 而在中度和重度遮荫条件下受到显著地抑制。同时, 月季叶片的气孔导度(G_s)在轻度遮荫处理下较对照有所增加, 但差异并不显著, 而在中度和重度遮荫下较对照均显著降低; 随着光强逐渐降低, 月季叶片蒸腾速率(T_r)和胞间 CO₂ 浓度(C_i)随之

表 1 不同遮荫条件下月季的生长发育状况

Table 1 The growth and development of *R. hybrida* under different shading treatments

处理 Treatment	株高 Plant height /cm	茎粗 Stem diameter /mm	叶片厚度 Leaf thickness / μm	叶绿素含量 Chl content (SPAD value)	花径 Flower diameter /cm	成花率 Flower formation rate/%
全光照 Full sunlight	54.07 \pm 4.06b	11.71 \pm 2.62a	147.52 \pm 7.38a	38.33 \pm 0.58b	7.96 \pm 1.14a	62.78 \pm 1.57a
75%全光照 75% full sunlight	62.60 \pm 7.81a	12.01 \pm 1.38a	135.64 \pm 7.25b	41.70 \pm 1.21a	7.59 \pm 1.28ab	59.54 \pm 2.36ab
50%全光照 50% full sunlight	55.20 \pm 4.76b	9.76 \pm 1.65ab	112.56 \pm 6.35bc	42.10 \pm 0.62a	6.97 \pm 0.78b	56.64 \pm 1.58b
25%全光照 25% full sunlight	45.97 \pm 6.18c	9.37 \pm 0.40b	109.84 \pm 7.40c	43.70 \pm 0.15a	6.07 \pm 0.95c	50.16 \pm 2.06c

注: 表中数据为平均值 \pm 标准误($n \geq 15$); 同列不同小写字母表示光照处理之间在 0.05 水平存在显著性差异($P < 0.05$)。下同。

Note: Data in the table are mean \pm SE($n \geq 15$); The different letters in the same column indicate statistically significant difference at 0.05 level($P < 0.05$). The same as below.

降低,而气孔限制值(L_s)逐渐升高。说明在遮荫条件下,月季叶片光合速率的下降主要是由于气孔导度的降低(气孔因素)引起。此外,月季叶片水分利用效率(WUE)以重度遮荫(25%全光照)处理最高,轻度遮荫(75%全光照)处理最低,二者均与对照差异显著($P<0.05$),而中度遮荫(50%全光照)处理 WUE 与对照差异不显著(表 2)。

2.3 遮荫对月季光合作用光响应曲线的影响

从月季光合作用光响应曲线可以看出(图 1),4 个处理植株叶片的 P_n 随着 PAR 增加的变化趋势基本一致,即 PAR 大约在 $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以下, P_n 均随 PAR 的增加而迅速升高;PAR 从 500 增加到 $1500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 过程中, P_n 增加缓慢,且 PAR 强度越高, P_n 增加越少。PAR 超过一定范围($1\ 500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)后,4 个处理植株叶片的 P_n 增速变缓,最后不再升高,表现出光饱和和现象。同时,4 个处理植株叶片的光合饱和点(LSP)有明显变化。轻度遮荫(72%全光照)处理下,月季植株 LSP 与对照(全光照)基本一致,约为 $1\ 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右,说明月季对光照强度的适应性表现为喜阳,对光能的利用能力较强。随着光照强度的减弱,月季 LSP 较对照有不同程度的降低。其中,月季 LSP 在中度遮荫(50%全光照)处理下略有下降(约 $800\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),而在重度遮荫(25%全光照)处理下降至 $600\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右,说明遮荫条件下月季可以通过降低光饱和点来适应光照减弱的环境。

另外,从光补偿点(LCP)和暗呼吸速率(R_d)来看(表 3),遮荫(75%、50%和 25%全光照)条件下月季叶片 LCP 和 R_d 较对照均有不同程度降低,且与对照差异显著($P<0.05$)。最大净光合速率(P_{max})是反映植物光合能力的重要指标,月季叶片 P_{max} 在轻度遮荫(75%全光照)处理下较对照显著提高了 13.4%,而在中度和重度遮荫(50%和 25%全光照)处理下均较对照显著降低。表观量子效率(AQY)能反映植物对弱光的利用能力,遮荫条件下,月季叶片 AQY 较对照有不同程度的增加或减少,但与对照差异不显著(表 3)。以上结果进一步说明月季叶片的光合能力在轻度遮荫条件下得到促进,在中度和重度遮荫条件下受到显著的抑制。

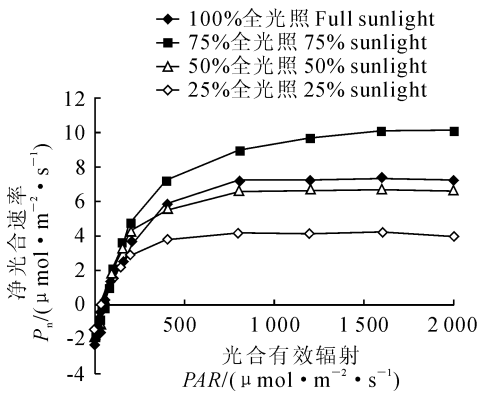


图 1 月季光合光响应曲线
Fig. 1 Net photosynthetic rate-light response curves in leaves of *R. hybrida*

表 2 不同遮荫条件下月季叶片的气体交换参数

Table 2 Gas exchange parameters in leaves of <i>R. hybrida</i> under different shading treatments						
处理 Treatment	净光合速率 P_n $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	气孔导度 G_s $/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	蒸腾速率 T_r $/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	胞间 CO_2 浓度 C_i $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	气孔限制值 $L_s/\%$	水分利用效率 WUE $/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$
全光照 Full sunlight	$7.65\pm0.17\text{b}$	$0.192\pm0.02\text{a}$	$4.16\pm0.21\text{a}$	$304.59\pm4.12\text{a}$	$21.74\pm1.08\text{b}$	$2.08\pm0.04\text{b}$
75%全光照 75% full sunlight	$8.52\pm0.37\text{a}$	$0.198\pm0.01\text{a}$	$4.08\pm0.16\text{a}$	$303.92\pm1.78\text{a}$	$22.24\pm0.29\text{b}$	$1.89\pm0.008\text{c}$
50%全光照 50% full sunlight	$6.65\pm0.15\text{c}$	$0.136\pm0.01\text{b}$	$2.83\pm0.09\text{b}$	$301.31\pm1.89\text{a}$	$22.31\pm0.18\text{b}$	$2.16\pm0.09\text{b}$
25%全光照 25% full sunlight	$6.11\pm0.18\text{c}$	$0.125\pm0.01\text{b}$	$2.80\pm0.13\text{b}$	$286.62\pm2.89\text{b}$	$26.59\pm0.78\text{a}$	$2.41\pm0.06\text{a}$

表 3 不同遮荫条件下月季的光合光响应参数

Table 3 Photosynthetic parameters of <i>R. hybrida</i> under different shading treatments					
处理 Treatment	光饱和点 LSP $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	光补偿点 LCP $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	最大净光合速率 P_{max} $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	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 $/(\mu\text{mol}\cdot\mu\text{mol}^{-1})$
全光照 Full sunlight	$1\ 205.7\pm102.6\text{a}$	$62.95\pm5.47\text{a}$	$11.25\pm0.24\text{b}$	$2.33\pm0.22\text{a}$	$0.049\pm0.007\text{a}$
75%全光照 75% full sunlight	$1\ 189.5\pm85.4\text{a}$	$49.49\pm3.56\text{b}$	$12.76\pm0.17\text{a}$	$1.96\pm0.14\text{b}$	$0.045\pm0.003\text{a}$
50%全光照 50% full sunlight	$789.6\pm53.4\text{b}$	$37.56\pm3.42\text{c}$	$8.84\pm0.11\text{c}$	$1.83\pm0.26\text{bc}$	$0.051\pm0.012\text{a}$
25%全光照 25% full sunlight	$649.4\pm34.2\text{c}$	$29.89\pm2.37\text{d}$	$6.63\pm0.15\text{d}$	$1.65\pm0.30\text{c}$	$0.042\pm0.012\text{a}$

2.4 遮荫对月季光合作用 CO₂ 响应曲线的影响

CO₂ 是光合作用的主要原料,月季 P_n -CO₂ 响应曲线(图 2)表明,遮荫条件下植株叶片 P_n 随 C_i 浓度增加的变化趋势与对照基本一致。在 CO₂ 浓度低于 600 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 以下, P_n 均随 CO₂ 浓度的增加而迅速升高;CO₂ 浓度在 600~1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 之间时,CO₂ 浓度越高, P_n 增幅越小;当 CO₂ 浓度高于 1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 以上,随 CO₂ 浓度的增加, P_n 曲线逐渐趋于平缓,几乎不再增加。各遮荫处理月季的 CO₂ 饱和点均在 1 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 左右。

由表 4 进一步可知,月季叶片 CO₂ 补偿点在轻度遮荫(75%全光照)处理下较对照(全光照)下降了 7.9%,而在中度和重度遮荫(50%和 25%全光照)处理下较对照分别显著增加了 4.2%和 5.4%($P<0.05$)。月季叶片羧化效率和潜在最大光合能力在轻度遮荫(75%全光照)条件下较对照明显增加,而在中度和重度遮荫(50%和 25%全光照)条件下较对照显著降低($P<0.05$)。说明轻度遮荫环境有利于月季叶片光合潜能的提高,而光照过弱则会严重抑制月季的光合作用。

2.5 遮荫对月季叶绿素荧光参数的影响

由表 5 可知,不同遮荫处理下月季叶片叶绿素荧光参数 F_0 、 F_m 和 F_v 变化较大。其中,月季叶片 F_0 在轻度遮荫(75%全光照)条件下与对照(全光照)无显著差异,而中度和重度遮荫(50%和 25%全光照)条件下较对照显著增加($P<0.05$);月季叶片 F_m 和 F_v 在 3 种遮荫条件下均显著高于对照($P<$

0.05),说明全光照条件下月季光合电子传递受到明显影响,PSII 光化学活性显著降低; F_v/F_m 和 F_v/F_0 是表明光化学反应状况的 2 个重要参数,月季叶片 F_v/F_m 和 F_v/F_0 在各遮荫条件下均高于全光照处理,且以 75%全光照处理最高,分别比对照提高了 9.9%和 54.2%(表 5),说明轻度遮荫有利于月季的 PSII 光合电子传递。

3 讨论

随着中国城市化进程的加快,园林植物生长的环境发生了巨大的变化,而这种复杂多变的环境,使植物必须在生理上发生与之相应的改变来适应环境。光合作用是植物生长所需能量的主要来源和物

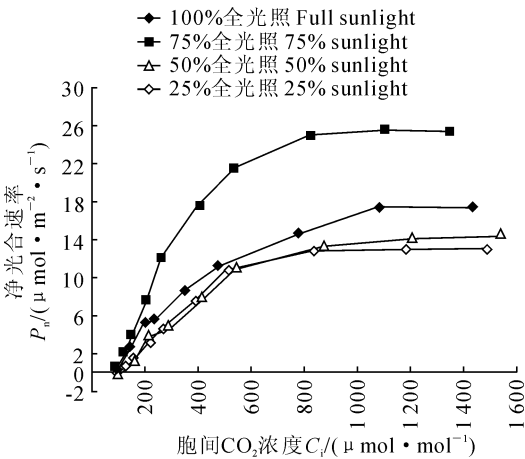


图 2 月季光合 CO₂ 响应曲线
Fig. 2 Net photosynthetic rate- CO₂ response curves in leaves of *R. hybrida*

表 4 不同遮荫条件下月季的 CO₂ 响应曲线参数

Table 4 The CO₂ response curves of *R. hybrida* under different shading treatments

处理 Treatment	CO ₂ 饱和点 CSP /($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	CO ₂ 补偿点 CCP /($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	羧化效率 CE /($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	潜在最大光合能力 P_m /($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
全光照 Full sunlight	1 135.9±102.4a	84.83±1.24b	0.0447±0.0003b	17.52±0.27b
75%全光照 75% full sunlight	1 050.8±98.5a	78.16±1.16c	0.0579±0.0004a	25.63±0.18a
50%全光照 50% full sunlight	1 143.2±104.7a	88.38±1.57a	0.0242±0.0002c	14.58±0.22c
25%全光照 25% full sunlight	1 094.4±99.6a	89.41±1.12a	0.0212±0.0002c	13.06±0.15c

表 5 不同遮荫条件下月季的叶绿素荧光参数

Table 5 Parameters of chlorophyll fluorescence of *R. hybrida* under different shading treatments

处理 Treatment	初始荧光 F_0	最大荧光 F_m	可变荧光 F_v	PSII 最大光化学效率 F_v/F_m	PSII 潜在活性 F_v/F_0
全光照 Full sunlight	0.477±0.27c	1.906±0.15c	1.429±0.14c	0.748±0.002c	3.000±0.081c
75%全光照 75% full sunlight	0.485±0.17c	2.729±0.08a	2.244±0.07a	0.822±0.003a	4.627±0.085a
50%全光照 50% full sunlight	0.574±0.29a	2.555±0.12b	1.980±0.09b	0.771±0.002b	3.374±0.056b
25%全光照 25% full sunlight	0.551±0.13b	2.405±0.06b	1.854±0.07b	0.770±0.008b	3.367±0.057b

质生产的基础,而光合能力的大小是衡量植物是否适应某一生境的重要指标^[11]。前人研究表明,弱光条件下,植物通过增加叶面积^[5,12]、调整叶片对光源的取向^[13]、减小叶片厚度^[14]、提高叶绿素含量^[15-16]、降低光补偿点和光饱和点^[16-18]、增加最大荧光与可变荧光等以利于 PS II 对光能的捕获^[18-19],使光能高效地转化为化学能;同时降低呼吸维持其生长发育^[20],以最大比例积累碳水化合物,保证植物的正向生长。本研究表明,随光照减弱,月季生长速率减缓,叶片厚度减小,叶绿素含量增加,光饱和点和光补偿点下调、暗呼吸速率减低,体现了其通过增加光的捕获能力,降低呼吸消耗,保证植株碳水化合物正向积累的弱光适应机制。

光是光合作用的原动力,光强的改变会引起植物生长的其他环境因子的变化,如温度、水分亏缺等^[14]。适度的遮荫处理可以在一定程度上缓解水分亏缺和强烈的太阳辐射等胁迫因子的副作用,从而提高净光合速率^[9]。本试验结果表明,适度的遮荫(75%全光照)会显著提高月季净光合速率和潜在光合能力,这与在茶花^[21]、牡丹^[6]中的研究结果一致。这主要是由于全光照下过强的光辐射超出了月季叶片光能利用的范围,其光合机构受损,导致光合功能降低^[19,22]。同时,若光强过弱(光照仅为自然光的 50%和 25%时),月季的净光合速率却显著降低,且弱光环境对月季成花率及花朵直径的影响与净光合速率的影响趋势比较一致。这可能是因为轻度遮荫(75%全光照)条件下,由于月季光合作用得到促进,光合产物积累较多,植株长势较好,从而使花朵直径增大,并有利于花的形成;中度和重度遮荫(50%和 25%全光照)条件下,由于光合作用受到抑制,光合产物的积累减少,从而使植株长势减弱,不利于花的形成,即使成花,花朵也明显变小,严重影响了其观赏品质。

光补偿点和光饱和点的高低直接反映了植物对弱光的利用能力,是植物耐荫性评价的重要指标^[16]。一般光补偿点低且光饱和点高的植物能适应多种光环境^[11]。本研究表明,自然光照下,月季的光饱和点及光补偿点较高(大约分别为 1 200 和 62.95 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),这说明月季对强光的利用能力较强,具有典型的阳生植物特征^[1]。同时,随着光照强度的减弱,月季光饱和点和光补偿点降低,这是其对弱光环境的生理响应和适应,与前人研究结果一致^[8,16-17]。但月季光饱和点和光补偿点降低有一定的限度,到一定程度便不再下降,光饱和点的

下限为 600 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右,光补偿点最低也为 29.89 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,这又说明月季虽然对弱光有一定的适应性,但耐荫性不是很强。25%全光照已经不能满足植株光饱和的需求,因而此时光照的严重不足可能是抑制月季光合作用的主要因子。另外,CO₂ 是光合作用的原料,对光合作用的影响较大,通常认为植物光合作用在达到光饱和点之后,限制光合速率的主要因子是 CO₂^[11]。本研究在 1 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光强下所得 P_n -CO₂ 曲线显示,月季 CO₂ 补偿点在 78.16~89.41 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,CO₂ 饱和点在 1 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 左右,羧化效率在 0.021 2~0.057 9 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,潜在光合能力 13.06~25.63 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,表明月季具有较高的 CO₂ 饱和点及光合潜能,光照和 CO₂ 浓度对其光合速率的影响均较大。

叶绿素荧光是指叶绿素分子(PS II 天线系统)吸收光量子由受激态通过再发射而产生的一种光信号^[23]。已有研究表明,叶绿素荧光参数可以反映不同光环境对植物光合作用的影响^[16,18-19]。本研究中,月季在 3 种遮荫条件下的 F_0 、 F_m 和 F_v 较对照均显著增加($P < 0.05$), F_0 的增加与叶绿素含量增加有关, F_m 和 F_v 增加说明弱光下 PS II 光化学活性提高,以利于 PS II 捕获光能;而全光照条件下月季 F_m 和 F_v 较低,说明其 PS II 明显受到了伤害,光合电子传递受到影响。 F_v/F_m 是指 PS II 反应中心内原初光能转化效率, F_v/F_0 则反映了 PS II 的潜在活性,它们是表明光化学反应状况的 2 个重要参数^[19]。非胁迫条件下 F_v/F_m 变化极小,不受物种和生长条件的影响,一般在 0.8~0.85 之间^[23],胁迫条件下该参数明显下降^[24]。本研究中,月季在轻度遮荫(75%全光照)处理下的 F_v/F_m 和 F_v/F_0 显著高于对照和其他 2 个遮荫处理,说明轻度遮荫条件比自然光下更有利于月季的光合电子传递。自然光以及中度和重度遮荫(50%和 25%全光照)环境下,PS II 原初光能转化效率显著降低,PS II 潜在活性中心受损,光合作用原初反应过程受抑制,光合电子传递过程受到影响。

综上所述,月季虽为阳生植物,但光照生态幅度较宽,在轻度遮荫(75%全光照)条件下,净光合速率和光合能力提高,植株长势良好;中度和重度遮荫(50%和 25%全光照)环境则会严重抑制月季光合作用,植株生长缓慢,花朵直径变小,成花率显著降低。在月季的生产栽培中,可以对其进行遮荫处理,但遮荫网密度不能过大,透光率不能低于自然光强

的 50%;在园林应用中,月季既可以种植在阳光充足处,也可以栽植在稀疏的乔木下方或高大建筑物向阳面等环境中。同时,应适当地降低温度和增加湿度,以提高其光能利用率。

参考文献:

- [1] LOU Y L(娄义龙),GAO J L(高嘉麟),TIAN Y SH(田应生),*et al.* The characteristics of photosynthesis and leaf surface of gladiolus, rose, chrysanthemum and carnation[J]. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), 1998, **25**(3): 280—286(in Chinese).
- [2] HOPPER D A, HAMMER P A. Regression models describing *Rosa hybrida* response to day/night temperature and photosynthetic photon flux[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1991, **116**(4): 609—617.
- [3] LI SH F(李树发),ZHANG H(张 颢),TANG K X(唐开学),*et al.* Photosynthetic characteristics of cut roses under greenhouse condition in the middle of Yunnan Province[J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 2008, **30**(1): 99—104(in Chinese).
- [4] LOBOS G A, RETAMALES J B, HANCOCK J F, *et al.* Productivity and fruit quality of *Vaccinium corymbosum* cv. Elliott under photo-selective shading nets[J]. *Scientia Horticulturae*, 2013, **153**: 143—149.
- [5] ZHAO D, HAO Z, TAO J. Effects of shade on plant growth and flower quality in the herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.) [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, **61**: 187—196.
- [6] ZHU Y(朱 璿),SONG H(宋 华),ZHAO SH W(赵世伟),*et al.* Effect of shading treatment on photosynthetic characteristics and flower quality of *Paeonia suffruticosa* [J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2012, **32**(4): 731—738(in Chinese).
- [7] LA Y F(喇燕菲),ZHANG Q X(张启翔),PAN H T(潘会堂),*et al.* Growth, development and photosynthetic characteristics of *Lilium* oriental hybrids under low light conditions[J]. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 2010, **32**(4): 213—217(in Chinese).
- [8] ZHANG C Y(张聪颖),FANG Y M(方炎明),JI H L(姬红利),*et al.* Effects of shading on photosynthesis characteristics of *Photinia* × *frasery* and *Aucuba japonica* var. *variegata* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2011, **22**(7): 1 743—1 749(in Chinese).
- [9] ZHANG B B(张斌斌),JIANG W B(姜卫兵),WENG M L(翁忙玲),*et al.* Effects of shading on photosynthetic characteristics of red-leaf peach [J]. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), 2010, **37**(8): 1 287—1 294(in Chinese).
- [10] FARQUHAR G D, von CAEMMERER S, BERRY J A. Models of photosynthesis [J]. *Plant Physiology*, 2001, **125**(1): 42—45.
- [11] CAI SH ZH(蔡仕珍),LI X(李 西),PAN Y ZH(潘远智),*et al.* A study on photosynthetic characteristics and growth and development of *Iris japonica* under different illumination [J]. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2013, **22**(2): 264—272(in Chinese).
- [12] LIU SH L(刘柿良),MA M D(马明东),PAN Y ZH(潘远智),*et al.* Effects of light regime on the growth and photosynthetic characteristics of *Alnus formosana* and *A. cremastogyne* seedlings [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2013, **24**(2): 351—358(in Chinese).
- [13] ZHANG J(张 健),ZHANG J ZH(张金政),JIANG CH D(姜闯道),*et al.* Effects of leaf orientation on photosynthetic characteristics and photoinhibition in *Iris L.* seedlings [J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2008, **28**(8): 3 637—3 643(in Chinese).
- [14] KIM S J, YU D J, KIM T C, *et al.* Growth and photosynthetic characteristics of blueberry (*Vaccinium corymbosum* cv. Bluecrop) under various shade levels [J]. *Scientia Horticulturae*, 2011, **129**(3): 486—492.
- [15] LIU SH L(刘柿良),MA M D(马明东),PAN Y ZH(潘远智),*et al.* Effects of light regimes on photosynthetic characteristics and antioxidant system in seedlings of two alder species [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2012, **36**(10): 1 062—1 074(in Chinese).
- [16] WANG J H(王建华),REN SH F(任士福),SHI B SH(史宝胜),*et al.* Effects of shades on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Forsythia suspense* [J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2011, **31**(7): 1 811—1 817(in Chinese).
- [17] HUANG D, WU L, CHEN J, *et al.* Morphological plasticity, photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Athyrium pachyphlebium* at different shade levels [J]. *Photosynthetica*, 2011, **49**(4): 611—618.
- [18] CHEN D Y(陈大印),LIU CH Y(刘春英),YUAN Y(袁 野),*et al.* Effects of temperature and light treatments on PSII photochemical activity in ‘Roufufeng’ tree peony leaves [J]. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), 2011, **38**(10): 1 939—1 946(in Chinese).
- [19] CHAI SH F(柴胜丰),WEI X(韦 霄),SHI Y C(史艳财),*et al.* Effect of strong light stress on the growth, biomass and chlorophyll fluorescence parameters in seedlings of endangered plant *Camellia nitidissima* [J]. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究), 2012, **32**(2): 159—164(in Chinese).
- [20] CAI Z Q. Shade delayed flowering and decreased photosynthesis, growth and yield of Sacha Inchi (*Plukenetia volubilis*) plants [J]. *Industrial Crops and Products*, 2011, **34**(1): 1 235—1 237.
- [21] ZHAI M G(翟玫瑰),LI J Y(李纪元),XU Y CH(徐迎春),*et al.* Effects of shading on growth and physiological characteristics of *Camellia japonica* seedlings [J]. *Forest Research*, 2009, **22**(4): 533—537(in Chinese).
- [22] WANG Q(王 强),WEN X G(温晓刚),ZHANG Q D(张其德). Progress in studies on photoinhibition [J]. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 2003, **20**(5): 539—548(in Chinese).
- [23] ZHOU Y W(周蕴薇),LIU Y P(刘艳萍),DAI S L(戴思兰). Identification of cold resistant plants by chlorophyll fluorescence analysis technique [J]. *Plant Physiology Journal*, 2006, **42**(5): 945—950(in Chinese).
- [24] SONG X L(宋旭丽),HU CH M(胡春梅),MENG J J(孟静静),*et al.* NaCl stress aggravates photoinhibition of photosystem II and photosystem I in *Capsicum annuum* leaves under high irradiance stress [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2011, **35**(6): 681—686(in Chinese).