



引用格式: 王黎, 赵丹丹, 张鸽香. 遮阴对猫爪草光合特性及叶片解剖结构的影响[J]. 西北植物学报, 2024, 44(7): 1055-1063. [WANG L, ZHAO D D, ZHANG G X. Effects of shading on the photosynthetic characteristics and leaf structure of *Ranunculus ternatus* Thunb. [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2024, 44(7): 1055-1063.] DOI: 10.7606/j.issn.1000-4025.20230640

遮阴对猫爪草光合特性及叶片解剖结构的影响

王 黎, 赵丹丹, 张鸽香*

(南京林业大学 风景园林学院, 南京 210037)

摘 要 【目的】探究不同遮阴程度对野生植物猫爪草光合特性和叶片解剖结构的影响, 为深入了解其耐阴性以及开展规模化栽植提供理论基础。【方法】采用控制变量法, 以盆栽猫爪草为试验材料, 设置全光照(CK)、30%遮阴(T_1)、50%遮阴(T_2)、70%遮阴(T_3)和 90%遮阴(T_4) 5 个处理, 对各处理下叶片光合特性及解剖结构进行分析。【结果】(1)随着遮阴程度增加, 猫爪草叶面积在 T_3 环境下达到最大值, 而株高和茎粗逐渐降低。(2)随遮阴程度增加, 叶片表观量子效率(AQE)先升后降, 在 T_4 处理下显著低于其他处理, 而光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、暗呼吸速率(R_d)和最大净光合速率($P_{n,max}$)逐渐降低; 最大荧光(F_m)、可变荧光(F_v)、最大化学效率(F_v/F_m)和 PSII 潜在活性(F_v/F_0)先升后降, 初始荧光(F_0)和热耗散的电子比率(ϕ_{D_0})则先降后升。(3)随着遮阴程度的增加, 叶片气孔密度先减后增, 并在 T_3 处理达到最小值, 上下表皮厚度和海绵组织厚度逐渐降低, 组织结构紧密度(CTR)先降后升, 组织结构疏松度(SR)先升后降。(4)叶片栅栏组织、海绵组织、叶片厚度及上、下表皮厚度与 R_d 呈极显著或显著正相关关系; 海绵组织厚度、CTR 和 SR 与 $P_{n,max}$, 以及栅海比(P/S)、SR 与 AQE 均呈显著正相关关系; 海绵组织厚度和 SR 与 F_v 呈显著负相关关系。【结论】猫爪草可以通过降低光合速率和改变叶片结构提高耐阴性, 在全光照下生长良好, 也能较好地适应 30%~70%遮阴环境。

关键词 猫爪草; 遮阴; 光合特性; 叶片解剖结构

中图分类号 Q945; Q944.5 **文献标志码** A

Effects of shading on the photosynthetic characteristics and leaf structure of *Ranunculus ternatus* Thunb.

WANG Li, ZHAO Dandan, ZHANG Gexiang*

(College of Landscape Architecture, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China)

Abstract [Objective] The study aims to investigate the effects of different shading levels on the photosynthetic characteristics and leaf anatomical structure of wild plant *Ranunculus ternatus* Thunb. and provide a theoretical basis for the in-depth understanding of its shading tolerance and large-scale planting. [Methods] This experiment adopts the method of controlling variables with *R. ternatus* Thunb. as materials. Five shading treatments full light (CK), 30% shading (T_1), 50% shading (T_2), 70% shading (T_3), and 90% shading (T_4), were applied. [Results] (1) With the increase of shading, the leaf area reached the maximum under T_3 environment. Plant height and stem diameter were decreased with the decrease of light. (2) With the increase of shading, the leaf apparent quantum efficiency (AQE) of *R. ternatus* was first in-

收稿日期: 2023-10-13; 修改稿收到日期: 2024-02-17

基金项目: 南京市绿化园林局“南京地区野生花卉资源调查及引种栽培研究”项目(066018K60721); 江苏高校品牌专业建设工程项目 (PPZY2015. A063)

作者简介: 王 黎 (2000—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事园林植物生理与应用研究。E-mail: 825118134@qq.com

* 通信作者: 张鸽香, 女, 副教授, 硕士生导师, 主要从事园林植物栽培与应用研究。E-mail: nld_zhang@njfu.com.cn

creased and then decreased, and was lower than other treatments under T_4 treatment. Light saturation point (LSP), light compensation point (LCP), dark respiration rate (R_d), and maximum net photosynthetic rate ($P_{n,max}$) were decreased gradually. Maximum fluorescence (F_m), variable fluorescence (F_v), maximized chemical efficiency (F_v/F_m), and PS II potential activity (F_v/F_o) were increased first and then decreased, while the electron ratio of heat dissipation (φ_{D_0}) and the initial fluorescence (F_o) was decreased first and then increased. (3) With the increase of shading, the stomatal density of *R. ternatus* was first decreased and then increased, and reached the minimum value at T_3 treatment. The thickness of the upper and lower epidermis and the thickness of the sponge gradually were decreased, the tissue structure compactness (CTR) was decreased first and then increased, and the tissue structure porosity (SR) was first increased and then decreased. (4) Leaf palisade tissue, sponge tissue, leaf thickness, and upper, and lower epidermal thickness were positively correlated with R_d . Sponge tissue thickness (ST), CTR, and SR were positively correlated with $P_{n,max}$. P/S and SR were positively correlated with AQE. However, sponge tissue thickness (ST) and SR were negatively correlated with F_o . [Conclusion] *R. ternatus* can improve its shading tolerance by reducing photosynthetic rates and changing leaf structures; it grows well in full light and adapts to 30%—70% shading environment.

Key words *Ranunculus ternatus* Thunb.; shading; photosynthetic characteristics; leaf anatomical structure

猫爪草(*Ranunculus ternatus* Thunb.)为毛茛科(Ranunculaceae)毛茛属(*Ranunculus* L.)多年生草本植物,有明显的护肝作用^[1-3],并且能够治疗肺结核^[4],同时还能提高人体免疫力^[5],缓解早、中、晚期炎症的形成,是具有较大工业化前景的药物^[1]。随着猫爪草的药用价值和保健功能价值不断被挖掘,其需求量日益增加,对其研究也逐渐深入。猫爪草喜温湿、荫蔽,耐寒冷、荒瘠,地下块根生命力极强,耐人畜践踏,破断的小块根在泥土中半年不会霉烂。该种花姿小巧玲珑,花色为亮黄色,花叶兼美,常成片生于林下,形成优美的地被景观。目前,猫爪草仍处于野生状态,未被大量开发应用,如若将猫爪草进行就地引种,再加以人工驯化栽培,并应用到城市景观中,不仅能够丰富城市与园林的景观效果,增加本土特色,还可以带来可观的经济价值及社会效益。

光照对植物的生长发育至关重要,植物通过光合作用能获取自身生长所需的大部分干物质^[6]。随着经济生活发展,城市内高楼林立,城市中大部分的植被都处于荫蔽的生长环境中,光照强度弱和日照时间短会影响植物的形态特征以及光合生理特性,严重情况下还会导致植物的死亡^[7-8]。因此,了解植物自身的生理特性并且解决植被的遮阴问题,进而开发寻找耐阴性强的野生植物便成了城市园林绿化的重中之重,而迄今大部分猫爪草的相关研究集中在药用价值和化学成分方面,对其园林应用价值和耐阴性的研究少之又少。所以,该研究以猫爪草为试验材料,探讨遮阴对其光合特性和叶片解剖结构的影响,为深入了解猫爪草的耐阴性以及开展规模化栽植提供理论基础。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

试验地位于南京林业大学国家级园林实验教学示范中心(118°49'E,32°05'N),属于北亚热带季风气候,四季分明,夏季高温多雨,冬季低温少雨,年平均气温达 16℃,冬季极端最低气温-7.9℃,年平均降水量 1 034 mm。

1.2 试验材料 with 处理

试验材料选自于 2021 年 1 月初从南京紫金山移植的猫爪草野外植株,将植株移栽在塑料花盆内(高 11.5 cm、上口口径 13 cm、下口径 11.5 cm),每盆栽植 3 棵,种植土壤为园土(取自南京林业大学后山)与营养土(江苏兴农基质科技有限公司)2:1 混合,选择生长健壮、长势基本一致的植株移至温室缓苗,生长期间保证水肥一致。选用不同透光率的遮阴网搭设人工遮阴棚,对所有植株设置 5 个遮阴梯度,分别为:对照组(全光照,CK)、30%遮阴(T_1)、50%遮阴(T_2)、70%遮阴(T_3)和 90%遮阴(T_4)。每个处理 15 株植株,3 个重复,于 2021 年 3 月 1 日开始遮阴处理。

1.3 观测项目与方法

1.3.1 生长指标

遮阴 14 d 后,每个处理随机选取 6 枚完全展开的叶片,使用 AM-300 手持叶面积仪扫描叶片,测量叶面积值,之后每隔 7 d 测量 1 次,共测 4 次。遮阴 35 d 后,用直尺、卷尺、游标卡尺等工具测定植物的株高与茎粗,每处理 6 次重复,取平均值。

1.3.2 光合-光响应曲线及其特征参数

于第 35 天天气晴朗的上午 9:00—11:00,采用

美国 PP-system 的 CIRAS-3 型便携式光合仪测定。每处理选择 3 株长势一致的植株,每株选择中上部健康成熟、朝向一致的叶片 3 片。测定环境 CO₂ 的浓度为 400 μmol/mol,空气相对湿度为 75%,叶室温度控制在 25 ℃,通过控制红蓝光 LED 光源,设置 1 800,1 600,1 400,1 200,1 000,800,600,400,200,100,50,25,0 μmol/(m²·s)共 13 个光合有效辐射(PAR)梯度,测定不同 PAR 下植物的净光合速率(P_n),利用叶子飘^[9-10]的双曲线修正模型拟合各遮阴处理下 4 个处理植株的光响应曲线,并计算出最大净光合速率($P_{n,max}$)、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、表观量子效率(AQE)和暗呼吸速率(R_d)。

1.3.3 叶绿素荧光参数

于第 35 天天气晴朗的上午 9:00—11:00,每处理选择 3 株长势一致的植株,每株选择中上部健康成熟、朝向一致的叶片 3 片,利用 HandyPEA(HansatechInstrument Ltd. UK)进行叶片活体测定。测定前,避开主叶脉夹住叶片,暗适应 20min 后,移开叶夹,直接测定,并且对相关叶绿素荧光参数进行分析。测定指标包括初始荧光(F_o)、最大荧光(F_m)、可变荧光(F_v)、最大化学效率(F_v/F_m)、PSⅡ潜在活性(F_v/F_o)、热耗散电子比率(ϕ_{Do})。

1.3.4 叶片组织解剖结构

2021 年 4 月上旬,选择天气晴朗的上午 9:00—10:00 采集叶片样品,进行叶片解剖结构观测。在不同遮阴处理的猫爪草植株选择相同位置、生长状况一致及成熟健康的叶片,避开主叶脉,在主脉和叶缘中部用手术刀切取约 5 mm×5 mm 的小块,每个处理 3 个重复,接着用环境扫描电镜(FEI Quanta-200)对叶片表皮、切面进行观测、拍照。利用图形测量软件 Imagen J. 对相关指标进行测量。观测指标包

括形态解剖特征:表皮毛、气孔和视野面积,并统计视野内气孔数量,计算气孔密度。数量解剖特征包括:上表皮厚度(UET)、下表皮厚度(LET)、叶片厚度(LT)、栅栏组织厚度(PT)、海绵组织厚度(ST),并计算栅栏组织厚度/海绵组织厚度(P/S)、叶片组织结构紧密度(CTR)和叶片组织结构疏松度(SR)。

气孔密度(SD)=视野内气孔个数/视野内面积;叶片组织结构紧密度(CTR)=栅栏组织厚度/叶片厚度×100%;叶片组织结构疏松度(SR)=海绵组织厚度/叶片厚度×100%。

2 结果与分析

2.1 不同遮阴处理下猫爪草植物形态特征的变化

2.1.1 叶面积

由表 1 可知,随着遮光时间延长,猫爪草叶面积总体呈“升—降—升”的变化趋势,CK、T₃ 和 T₄ 处理均在遮阴第 21 天出现最大值,T₂ 和 T₃ 处理均于遮阴第 35 天达到最大值。同时,随着遮阴程度增加,猫爪草叶面积总体呈先升高后下降的变化趋势。在遮阴 14 d 时,猫爪草叶面积在 T₂ 和 T₃ 处理下均与 CK 无显著差异,在 T₁ 和 T₄ 处理下分别比 CK 显著低 12.47%和 33.66%,其中 T₂ 处理最大,并与 T₁、T₃ 和 T₄ 差异显著。在遮阴 21~35 d 时,叶面积在 T₁—T₃ 处理下均不同程度高于 CK,并均在 T₃ 处理下最大,且始终与 CK 差异显著,T₂ 处理也大多与 CK 差异显著,T₄ 处理始终低于 CK,降幅分别为 15.96%、52.68%和 63.00%,且在遮阴 28 d 和 35 d 时达到显著水平。以上说明遮阴处理中后期(21~35 d),适度遮阴能够促进猫爪草叶片生长,尤以 70%遮阴处理效果最佳,而过度遮阴(90%遮阴)则会显著抑制猫爪草叶片生长,且抑制效应随着遮阴时间延长而增强。

表 1 不同遮阴处理对猫爪草叶面积、株高和茎粗的影响

Table 1 Effects of different shading treatments on leaf area and plant height and width of *R. ternatus* Thunb.

处理 Treatment	叶面积 Leaf area/cm ²				株高 Plant height/cm	茎粗 Stem diameter /cm
	14 d	21 d	28 d	35 d		
CK	4.09±0.05ab	4.55±0.45bc	3.97±0.30b	4.22±0.15b	21.00±1.56a	0.22±0.02a
T ₁	3.58±0.13c	4.89±0.25b	4.21±0.17b	5.24±0.19a	17.67±0.93b	0.19±0.01b
T ₂	4.32±0.42a	5.24±0.44a	4.39±0.38b	5.49±0.31a	14.40±1.93c	0.18±0.02b
T ₃	3.82±0.13bc	5.98±0.12a	5.20±0.26a	5.57±0.36a	8.40±1.99d	0.14±0.00c
T ₄	2.71±0.07d	3.83±0.29c	1.88±0.09c	1.56±0.08c	6.90±1.68d	0.13±0.00c

注:CK 为全光照,T₁—T₄ 分别为遮阴 30%、50%、70%和 90%;同列不同小写字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异($P<0.05$)。下同。

Note: CK is full light, and T₁—T₄ indicate shading degrees of 30%, 50%, 70%, 90%, respectively. Different normal letters in the same column indicate significant differences among treatments at 0.05 level ($P<0.05$). The same as below.

2.1.2 株高和茎粗

根据表 1 可知,猫爪草的株高和茎粗均随遮阴程度增加而逐渐显著降低,在各遮阴程度处理下均与 CK 存在显著性差异,下降幅度分别为 30.14%~67.14%和 13.64%~40.91%;株高和茎粗在遮阴处理间又表现为 T_1 和 T_2 处理显著高于 T_3 和 T_4 处理。说明遮阴环境不仅对猫爪草直立生长具有抑制作用,而且使其主茎显著变细,呈匍匐状生长,以占据横向空间获取更多的光能。

2.2 不同遮阴处理下猫爪草光响应曲线及参数的变化

图 1 显示,在不同遮阴条件下,猫爪草的光响应曲线均呈“抛物线”形。当光合有效辐射(PAR)为 0~400 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,各处理叶片的 P_n 随 PAR 增加快速升高;当 PAR 为 400 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 至各自的光饱和点时,上升速度变缓慢;当 PAR 超过光饱和点后变化趋势平缓或呈下降趋势。进一步通过双曲线修正模型对猫爪草的光合响应曲线进行拟合,计算得到其不同光照环境下的光响应参数。结果(表 2)显示,随着遮阴程度增加,猫爪草的表观量子效率(AQE)先上升后下降,在 T_3 处理达到峰值,比 CK 显著增加 11.60%, T_1 和 T_2 处理比 CK 稍高, T_4 处理比 CK 显著降低 29.31%。

猫爪草的最大净光合速率($P_{n,\text{max}}$)随着遮阴程度上升而下降,各遮阴处理分别比 CK 显著下降 21.28%、

15.78%、15.53%和 77.44%,但 T_1 、 T_2 和 T_3 之间差异不显著,而均与 T_4 处理差异显著。同理,猫爪草的暗呼吸速率(R_d)、光饱和点(LSP)和光补偿点(LCP)也随着遮阴程度逐渐降低;LSP 在各遮阴处理及对照间均无显著差异;LCP 在各遮阴处理下均与对照差异显著,而遮阴处理间无显著差异; R_d 在 T_3 和 T_4 处理下与对照差异显著,且 T_4 处理显著低于对照和其他处理。以上结果说明猫爪草通过降低自身呼吸能量消耗增加对弱光环境的适应性,并且遮光环境下猫爪草能最大限度提高对弱光的利用效率。

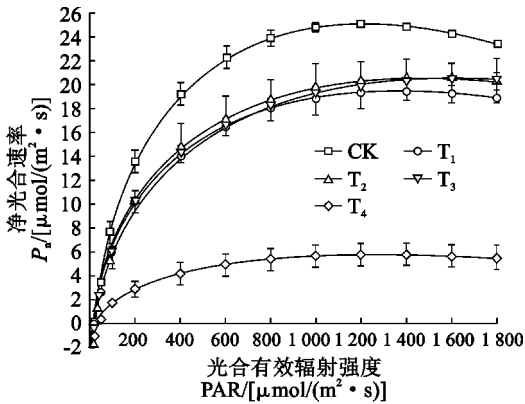


图 1 不同遮阴处理对猫爪草叶片光合-光响应曲线的影响

Fig.1 Effects of shading on photosynthesis-light response curves (P_n -PAR) in leaves of *R. ternatus* Thunb.

表 2 不同遮阴处理对猫爪草光合-光响应参数的影响

Table 2 Effects of shading on photosynthesis-light response parameters in leaves of *R. ternatus* Thunb.

处理 Treatment	AQE/ (mol/mol)	$P_{n,\text{max}}/$ [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	LSP/ [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	LCP/ [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	$R_d/$ [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]
CK	0.116±0.013b	24.34±0.22a	1 353.24±43.23a	28.24±0.86a	2.86±0.02a
T_1	0.128±0.007ab	19.16±0.27b	1 324.03±32.60a	23.87±1.81b	2.76±0.03a
T_2	0.141±0.001ab	20.50±0.51b	1 229.20±137.07a	22.30±1.73b	2.55±0.09ab
T_3	0.164±0.026a	20.56±1.68b	1 222.34±65.52a	21.71±1.02b	2.16±0.10b
T_4	0.082±0.014c	5.49±1.58c	1 128.72±97.66a	20.66±0.00b	1.91±0.40c

2.3 不同遮阴处理下猫爪草叶绿素荧光参数的变化

叶绿素荧光特性能够反映植物自身光合机制和外部环境影响的关系,荧光参数是植株叶片光化学反应能力和自身防护能力的一种体现^[11]。由表 3 可见,随着遮阴程度增加,猫爪草叶片的初始荧光(F_o)先降低后上升,在 T_2 处理下达到最低值,但 T_1 — T_3 处理均与 CK 无显著差异, T_4 处理比 CK 显著提高 20.45%。同时,最大荧光(F_m)和可变荧光

(F_v)均随着遮阴程度增加先增大后减小,且在各遮阴处理下均显著高于 CK,增幅分别为 40.44%~54.86%和 56.87%~71.71%,并均在 T_3 达到最大值。另外,猫爪草叶片最大化学效率(F_v/F_m)和 PSⅡ潜在活性(F_v/F_o)随遮阴程度的增加同样先增大后减小,在各遮阴处理下也均显著高于相应对照,并均在 T_3 达到最大值,与 CK 相比分别显著增加 6.31%和 61.37%。除此以外,猫爪草热耗散的电子比率(ϕ_{D_0})随着遮阴程度增加呈先下降后上升的

变化趋势,但在各遮阴处理下均显著低于对照,并在 T_3 条件下出现最低值,比 CK 显著下降 29.41%,表明适度遮阴环境下植物降低了热耗散的量子比率。以上结果说明,对于猫爪草而言,相比较全光照环境,遮阴能减缓强光带来的伤害,并且它能通过光系统间的平衡协调来维持较高的光能利用率从而保证生命活动的正常进行。

2.4 不同遮阴处理下猫爪草叶片解剖结构的变化

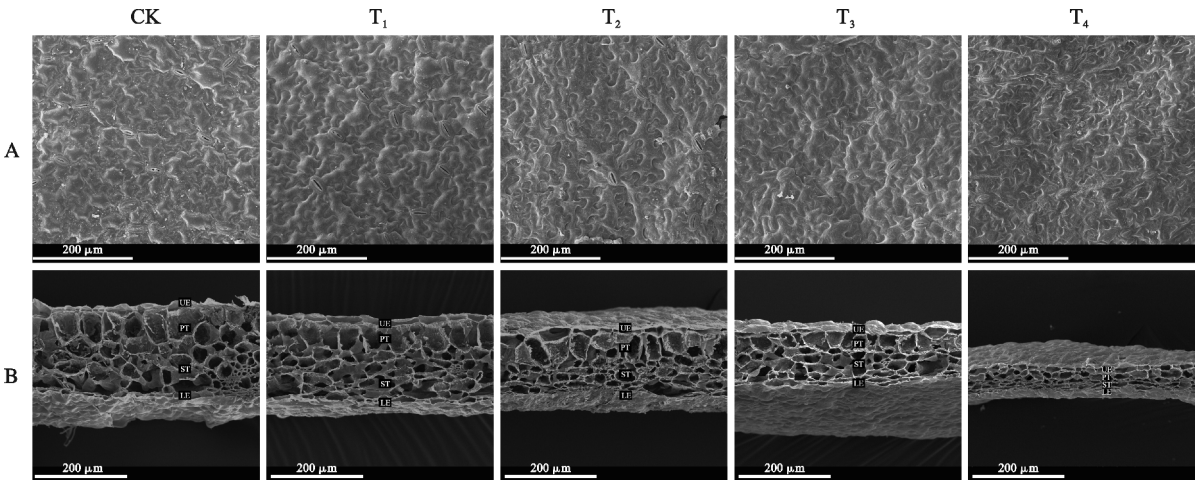
猫爪草叶片的上下表皮区分明显,是典型的异

面叶植物,它的气孔主要分布在下表皮。观察结果(图 2,A)显示:猫爪草的下表皮细胞为不规则的多边形,且界限分明,排列紧密,气孔也属于不规则型,由 2 个肾形细胞组成。由表 4 可知,随着遮阴程度增加,猫爪草的气孔密度先下降后上升,但均比 CK 不同程度降低,且在 T_2-T_4 处理下降幅均达到显著水平,下降幅度分别为 26.98%、47.75%和 31.25%,并在 T_3 环境达到最小值,而 T_2 、 T_3 和 T_4 处理间无显著差异。

表 3 不同遮阴处理对猫爪草叶绿素荧光参数的影响

Table 3 Effects of shading on chlorophyll fluorescence parameters of *R. ternatus* Thunb.

处理 Treatment	F_o	F_m	F_v	F_v/F_m	F_v/F_o	ϕ_{D0}
CK	561.00±25.90bc	2 000.94±79.04c	1 472.61±73.51c	0.731±0.038b	2.77±0.11c	0.255±0.015a
T_1	548.67±11.82bc	2 990.56±78.61ab	2 397.22±44.12b	0.816±0.005a	4.46±0.13a	0.184±0.005c
T_2	538.78±24.99c	2 933.28±96.61ab	2 419.83±63.70b	0.809±0.019a	4.44±0.08a	0.183±0.007c
T_3	590.50±23.42b	3 098.72±57.54a	2 528.55±45.52a	0.817±0.005a	4.47±0.14a	0.180±0.004c
T_4	675.73±24.19a	2 810.22±182.23b	2 310.07±90.50b	0.791±0.011a	3.74±0.10b	0.209±0.011b



UE. 上表皮; LE. 下表皮; PT. 栅栏组织; ST. 海绵组织。

图 2 不同遮阴处理下猫爪草叶片下表皮气孔($\times 300$,A)和叶肉(B)显微结构

UE, upper epidermis. LE, lower epidemis. PT, palisade tissue. ST, spongy tissue.

Fig. 2 Microstructure of stomata in the lower epidermis ($\times 300$,A) and mesophyll (B) of *R. ternatus* Thunb. under different shading treatments

图 2,B 显示:猫爪草具备明显的栅栏组织和海绵组织。栅栏组织紧密排列在上表皮下面,呈长柱型,内含大量叶绿体,排列方向几乎与光照方向平行,海绵组织位于栅栏组织下部。随遮阴程度增加,栅栏组织逐渐从长柱形变成椭圆形,边缘区域模糊,在 90%遮阴处理(T_4)下栅栏组织排列层次不齐,海绵组织排列疏松,难以分辨结构且受损严重。由表 4 可得,猫爪草叶片栅栏组织厚度、海绵组织厚度、

上表皮厚度、下表皮厚度及叶片厚度均随遮阴程度升高而逐渐减小;栅栏组织厚度和叶片厚度在各遮阴程度间及其与 CK 间差异均达到显著水平,两者在各遮阴处理下分别比 CK 显著下降 18.52%~72.04%和 11.11%~65.99%;海绵组织厚度和下表皮厚度均在 T_2-T_4 处理下与 CK 差异显著,且海绵组织厚度在各遮阴处理间均差异显著;上表皮厚度在 T_3 和 T_4 处理下均与 CK 差异显著,但在 T_1

— T_3 处理间无显著差异。另外,根据表 4 还可知,随遮阴程度增加,猫爪草叶片组织结构紧密度呈下降趋势,栅海比先下降后上升,组织结构疏松度先上升后下降,各处理间及其与 CK 之间均无显著差异。可见,猫爪草表现出阴生植物的典型特征,叶片随遮阴程度增加逐渐变薄,在弱光环境下会通过降低叶片上下表皮厚度提高对漫射、散射光的吸收能力,以增加叶片光能来源。

2.5 猫爪草光合特性与叶片解剖结构的相关性分析

由表 5 可知,猫爪草叶片的栅栏组织厚度、海绵

组织厚度和叶片厚度与 R_d 呈极显著正相关,上下表皮厚度与 R_d 呈显著正相关。海绵组织厚度、结构组织紧密度和结构组织疏松度与 $P_{n,max}$ 呈显著正相关;海绵组织厚度和结构组织疏松度与 F_v 呈显著负相关;栅海比和组织结构疏松度与 AQE 也呈显著正相关。以上结果说明,猫爪草叶片相关组织的特异性有利于幼苗更好地吸收和利用光能,其叶片整体(气孔、光合机构以及叶肉组织等)相互协调响应会在一定程度上影响水分与营养物质的吸收和光线的传递途径,从而对叶片光合特性产生影响。

表 4 不同遮阴处理下猫爪草叶片解剖结构

Table 4 The leaf anatomical structures of *R. ternatus* Thunb. under shading treatments

处理 Treatment	组织厚度 Tissue thickness/ μm					SD/ mm^{-2}	P/S	CTR/%	SR/%
	PT	ST	UET	LET	LT				
CK	76.17 $\pm$ 3.84a	120.60 $\pm$ 8.57a	29.08 $\pm$ 5.13a	14.87 $\pm$ 6.21a	224.45 $\pm$ 11.05a	76.19 $\pm$ 9.52a	0.63 $\pm$ 0.05a	0.34 $\pm$ 0.01a	0.54 $\pm$ 0.06ab
T_1	62.06 $\pm$ 7.36b	112.26 $\pm$ 3.80a	22.19 $\pm$ 2.56ab	14.74 $\pm$ 1.21a	199.52 $\pm$ 11.77b	69.84 $\pm$ 11.00a	0.55 $\pm$ 0.05a	0.31 $\pm$ 0.03a	0.57 $\pm$ 0.03a
T_2	49.77 $\pm$ 2.67c	90.00 $\pm$ 3.77b	21.22 $\pm$ 6.07ab	7.41 $\pm$ 5.72b	154.06 $\pm$ 3.86c	49.21 $\pm$ 2.75b	0.55 $\pm$ 0.05a	0.32 $\pm$ 0.02a	0.59 $\pm$ 0.03a
T_3	40.36 $\pm$ 6.48d	75.82 $\pm$ 3.73c	16.26 $\pm$ 3.71bc	6.29 $\pm$ 0.97b	130.83 $\pm$ 3.00d	42.86 $\pm$ 0.00b	0.53 $\pm$ 0.06a	0.31 $\pm$ 0.06a	0.58 $\pm$ 0.02a
T_4	21.30 $\pm$ 0.39e	30.82 $\pm$ 11.92d	10.89 $\pm$ 3.47c	5.39 $\pm$ 0.83b	76.33 $\pm$ 18.87e	52.38 $\pm$ 4.76b	0.69 $\pm$ 0.20a	0.29 $\pm$ 0.02a	0.41 $\pm$ 0.15b

注:PT, 栅栏组织厚度;ST, 海绵组织厚度;UET, 上表皮厚度;LET, 下表皮厚度;LT, 叶片厚度;SD, 气孔密度;P/S, 栅海比;CTR, 组织结构紧密度;SR, 组织结构疏松度。

Note: PT, palisade tissue thickness. ST, spongy tissue thickness. UET, upper epidermis thickness. LET, lower epidermis thickness. LT, leaf thickness. SD, stomatal density. P/S, palisade tissue/spongy tissue. CTR, tissue structure tightness. SR, tissue structure porosity.

表 5 不同遮阴处理下猫爪草光合指标和叶片解剖结构相关系数

Table 5 Correlation coefficient between photosynthetic indexes and leaf anatomical structures of *R. ternatus* Thunb. under shading treatments

指标 Index	初始 荧光 F_o	最大 荧光 F_m	可变 荧光 F_v	最大化 学效率 F_v/F_m	PSⅡ潜 在活性 F_v/F_o	热耗散电 子比率 φ_{Do}	表观量 子效率 AQE	最大净光 合速率 $P_{n,max}$	暗呼吸 速率 R_d
栅栏组织厚度 PT	-0.802	-0.593	-0.643	-0.505	-0.384	0.447	0.258	0.846	0.972 **
海绵组织厚度 ST	-0.893 *	-0.411	-0.469	-0.314	-0.182	0.249	0.418	0.895 *	0.968 **
上表皮厚度 UET	-0.796	-0.658	-0.697	-0.574	-0.446	0.506	0.230	0.847	0.958 *
下表皮厚度 LET	-0.589	-0.550	-0.608	-0.466	-0.398	0.457	-0.028	0.575	0.897 *
叶片厚度 LT	-0.813	-0.534	-0.590	-0.442	-0.324	0.389	0.271	0.835	0.977 **
气孔密度 SD	-0.334	-0.719	-0.757	-0.657	-0.626	0.671	-0.357	0.336	0.771
栅海比 P/S	0.738	-0.517	-0.469	-0.580	-0.692	0.653	0.939 *	-0.659	-0.335
组织结构紧密度 CTR	-0.734	-0.693	-0.718	-0.632	-0.497	0.545	0.328	0.882 *	0.824
组织结构疏松度 SR	-0.915 *	0.174	0.126	0.254	0.401	-0.349	0.894 *	0.879 *	0.611

注: * 和 ** 分别表示显著相关($P \leq 0.05$)和极显著相关($P < 0.01$)。

Note: * and ** indicate significant correlation ($P \leq 0.05$) and highly significant correlation ($P < 0.01$), respectively.

3 讨 论

3.1 猫爪草表现性状对遮阴处理的响应特征

植物的表观形态变化能够最直观地反映植物的生长状况,在一定的遮阴范围内,植物通常会通过扩大叶面积等措施来最大限度地适应弱光环境^[12]。

本研究结果表明,猫爪草的叶面积随着遮阴程度上升,并在 70%遮阴环境下达到最大值,说明适度的遮阴有利于猫爪草植株生长;但是在严重弱光的胁迫下(90%遮阴),植物能量生产低于其正常的需求水平,那么只能采取保守策略,通过减小叶面积来减少能量的消耗,从而完成正常的生理活动。这一点

在对红果榆(*Ulmus szechuanica*)幼苗的研究中也已得到证实^[13]。相关研究结果^[14-16]表明,弱光下生长的植物株高增长量较大,而在本研究中,猫爪草在全光照下株高达到最大值,但随遮阴程度的增加,株高逐渐降低,在 90% 遮阴环境下达到最低。究其原因,可能一方面是猫爪草光能利用系统尚不完善,无法在遮阴环境下通过提高株高来增强对光的捕获能力,另一方面,遮阴导致光照不足,引起植物吸收光能转为化学能的比率减少,最终影响有机物的合成,从而影响植株直立生长。除此以外,猫爪草的茎粗随遮阴程度的增加也逐渐降低,并且茎较软弱、呈铺散状,这与韩忠明^[17]等对东北铁线莲(*Clematis mandshurica*)的研究结果相似,说明在遮阴环境下猫爪草同东北铁线莲一样,将生物量优先分配给茎和叶,使其同化器官更发达,有利于捕获更多光能,但随遮阴程度增加,光合产物积累减少,导致茎秆变细,这是植物对荫蔽环境的适应性反应。

3.2 猫爪草光合特性对遮阴处理的响应特征

光合作用给植物生存提供能量来源,而光照是影响植物生长发育和进行光合作用最直接的环境因素之一^[18],光响应曲线则是了解植物光化学效率的重要手段^[19]。本研究中,遮阴对猫爪草的光合响应参数产生了显著影响。猫爪草幼苗的 LSP 在各遮阴处理下尽管与对照差异不显著,但均明显低于对照的指标值,而其 LCP 在各遮阴处理下则显著低于对照的指标值,这与王亚楠等^[20]的研究结果一致。同时,本研究中 $P_{n,max}$ 和 R_d 也出现类似变化,说明猫爪草可以通过减小 LSP、LCP 和 R_d 适应弱光环境,从而最大程度地利用低光量子密度,积累有机物质满足自身生长需求。但是,在遮阴度过大(90% 遮阴)的情况下,猫爪草的 $P_{n,max}$ 显著低于其他处理,说明过低的光强已经形成了弱光胁迫,植物由于捕获光能而消耗大量能量,无法进行正常的营养积累和光合作用,从而导致其光合效率显著降低。该结论与田琳琳等^[21]对玻璃苣(*Borago officinalis*)的研究结果基本一致,这很可能是城市绿化中猫爪草亏缺与生长不良的重要诱因。除此以外,AQE 能反映叶片在弱光情况下的光合能力^[22],猫爪草的 AQE 随着遮阴程度先上升后下降,在 30%~70% 遮阴环境下高于全光照,在 90% 遮阴环境下显著下降,低于其他光照处理,说明猫爪草对弱光环境具有一定适应性,能通过增加光量子效率抵抗外界光照减弱胁迫,同时也说明猫爪草有较强的耐阴性。

叶绿素荧光参数能体现环境条件对植物光合机

构的影响程度,可以作为植物光合作用的一个重要指标。 F_v/F_m 反映了 PS II 反应中心的光能转换效率,有研究表明,在健康生理环境下,绝大多数植物的 F_v/F_m 一般为 0.80~0.85,遭遇逆境胁迫或者伤害时会明显降低^[23]。本研究中猫爪草的 F_v/F_m 在全光照和 90% 遮阴环境下均小于 0.80,说明植物生长受到光胁迫,并且猫爪草的 F_m 、 F_v/F_m 和 F_v/F_o 均随遮阴程度增加先升高后下降,均在 70% 遮阴处理下达到最大值,又说明猫爪草在 70% 遮阴条件下电子传递效率处于最佳状态,该环境下光合色素把光能更高效地转化为化学能,为碳同化提供充足的能量,提高叶片的光合能力。另外,猫爪草的 φ_{D_o} 随遮阴程度增加先下降后上升,在 50% 遮阴环境下达到最小值,说明了此时植物用于热耗散的量子比率降低,并且即使在低光照的条件下,猫爪草也可以通过调节 PS II 反应中心的能量分配比例来实现对周围环境变化的适应性。

3.3 猫爪草叶片结构对遮阴处理的响应特征

叶片作为植物进行光合作用的主要器官,遮阴处理势必会影响叶片的解剖结构,表现为叶片厚度、栅栏组织厚度与海绵组织厚度等随外界光强的改变呈现一定的适应性调节^[24],在高光照环境下,较厚的叶肉组织不但可以折射强光,还有利于保持植物体内水分,从而防止植物被强光伤害,这些在卷瓣凤梨(*Alcantarea*)^[25]、红果榆^[13]和白三叶(*Trifolium repens*)^[26]等诸多植物的相关研究中都得到印证。本研究结果表明,在遮阴条件下,猫爪草的叶片厚度减小,组织结构紧密度降低,组织结构疏松度先增加后减小;同时,随遮阴程度增加,猫爪草的栅栏组织厚度逐渐减小,细胞从长条形变成椭圆形,胞间隙变大,海绵组织变薄,说明弱光环境下猫爪草叶片内部结构的适应性调节能力较强。另外,本试验中遮阴会导致猫爪草叶片栅海比减小,这是因为在低光强下,相对于栅栏组织来说,海绵组织更加发达,有利于减少光量子透射损失,提高叶片在弱光下的光能利用率^[27],而在 90% 遮阴处理时栅海比又开始上升,可能是高强度的遮阴处理超出了猫爪草幼苗的耐受范围,很难再通过调节叶片结构适应弱光胁迫。

气孔是植物进行蒸腾作用的主要器官,其密度高低直接影响植物光合能力和水分利用效率。有研究认为高光照环境下生长的植物气孔密度较高,低光照环境下生长的植物气孔密度较低^[28],本研究的结果与这些结论一致,遮阴降低了猫爪草叶片的气孔密度,并且在 70% 遮阴处理下达到最小值,过低

的气孔密度会降低单位面积叶片的气体交换能力,此时,猫爪草通过增大叶面积弥补因气孔密度下降带来的不利影响,说明叶片在弱光下有一定的应对策略,从而提高叶片对低光能量的利用率而保证生存^[29]。全光照下气孔密度较高,暗示植株与外界的气体、水分等物质交换的频率更高,能力更强,这就为猫爪草在全光照下有较高的 $P_{n,max}$ 创造了条件,同时也是全光照下猫爪草具有相对较高的 LSP 的原因之一。

3.4 遮阴处理下猫爪草光合特性与其叶片解剖结构的关系

植物对遮阴处理的响应过程十分复杂,植物的上表皮厚度、栅栏组织厚度、叶片厚度和 CTR 与植物抗逆性密切相关,通常来说,植物的栅栏组织最外层拥有较高的叶绿素含量,能够增加直射光的投射深度^[30],本试验的相关性分析结果指出,猫爪草叶片组织紧密度与最大净光合速率呈显著正相关,这与李艳丽等^[31]对锥栗(*Castanea henryi*)的研究结果一致,说明植物的叶肉细胞对弱光胁迫比较敏感。另外,本试验中猫爪草叶片的海绵组织厚度与最大净光合速率也呈显著正相关,并且在遮阴程度为 90% 时,栅海比显著增加,说明猫爪草的海绵结构受遮阴处理的影响较大,栅海比和 CTR 与 AQE 呈显

著正相关能表明猫爪草叶片在弱光下的光合能力与其叶片结构关系密切。除此以外,猫爪草叶片上下表皮厚度以及叶片的厚度也可以作为评判该植物耐阴性的标准。

4 结 论

遮阴环境对于猫爪草幼苗的光合特性有一定的影响,其幼苗最大净光合速率($P_{n,max}$)在遮阴条件下比全光照下明显下降,并且 LSP、LCP 和 R_d 也显著降低;叶绿素荧光参数 F_m 、 F_v 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 。随遮阴程度增加先升高后降低, F_o 与 ϕ_{D_o} 则先降低后升高。在遮阴条件下,猫爪草幼苗的株高和茎粗减小,叶片变薄,栅栏组织和海绵组织变薄;随遮阴程度的增加,猫爪草叶面积在 70% 遮阴度达到最大值,气孔密度在 70% 遮阴度达到最小值。适度遮阴不会对幼苗生长产生大的影响,但是重度遮阴将会引起猫爪草幼苗的生理限制与营养不良。猫爪草可以通过降低光合作用速率以及改变叶片结构提高自身的耐阴性,在全光照下生长良好,在 30%~70% 遮阴环境下仍能表现出较强的适应性,它对于荫蔽环境具有较强的耐受能力,是城市园林中有开发价值的耐阴野生植物。

参考文献:

[1] 刘金海,王鹤桦,王琰,等. 猫爪草研究概况与展望[J]. 中国野生植物资源, 2019, 38(6): 62-65.
LIU J H, WANG H H, WANG Y, et al. Current research status and prospects of *Ranunculus ternatus* in China[J]. *Chinese Wild Plant Resources*, 2019, 38(6): 62-65.

[2] 杨金伟,张莹. 猫爪草提取部位及有效成分抗肿瘤作用的研究进展[J]. 药物评价研究, 2021, 44(2): 446-451.
YANG J W, ZHANG Y. Research progress on anti-tumor effect of extracted parts and active components of *Ranunculus ternatus*[J]. *Drug Evaluation Research*, 2021, 44(2): 446-451.

[3] 姚蕙,骆芙瑶,麻洁,等. 猫爪草粗多糖及其部位和组分的理化性质及对药物诱导肝细胞损伤的保护作用[J]. 中国新药杂志, 2022, 31(6): 544-554.
YAO H, LUO F Y, MA H, et al. The physicochemical properties of crude polysaccharides and their fractions from roots of *Ranunculus ternatus* and their protection effects on drug-induced liver cell injury[J]. *Chinese Journal of New Drugs*, 2022, 31(6): 544-554.

[4] 张丽华,王元春,龚菁,等. 猫爪草对肺结核患者肝功能的调控作用[J]. 中国当代医药, 2022, 29(9): 11-14.
ZHANG L H, WANG Y C, GONG J, et al. Regulatory effect of *Ranunculus ternatus* on liver function of pulmonary tuberculosis patients[J]. *China Modern Medicine*, 2022, 29(9): 11-14.

[5] 杨牧之,王国萍,王斌. 猫爪草多糖对小鼠腹腔巨噬细胞活力的调节作用[J]. 基因组学与应用生物学, 2019, 38(5): 1997-2003.

YANG M Z, WANG G P, WANG B. Regulating effects of polysaccharide from *Ranunculus ternatus* on the cell vitality of murine peritoneal macrophages[J]. *Genomics and Applied Biology*, 2019, 38(5): 1997-2003.

[6] LUO H W, HE L X, DU B, et al. Epoxiconazole improved photosynthesis, yield formation, grain quality and 2-acetyl-1-pyrroline biosynthesis of fragrant rice[J]. *Rice Science*, 2022, 29(2): 189-196.

[7] 陈雪梅,林玮,涂智金,等. 遮阴对南山茶与红皮糙果茶幼苗生长及生理特性的影响[J]. 亚热带植物科学, 2023, 52(2): 101-107.
CHEN X M, LIN W, TU Z J, et al. Effects on growth and physiological characteristics of *Camellia semiserrata* and *C. crapnelliana* seedlings under different shadings[J]. *Subtropical Plant Science*, 2023, 52(2): 101-107.

[8] 顾雪丹,吕东,赵祜,等. 遮阴对红砂幼苗生长及光合特性的影响[J]. 干旱区资源与环境, 2023, 37(8): 145-152.
GU X D, LÜ D, ZHAO H, et al. Influence of shading on growth and photosynthetic characteristics of *Reaumuria soongorica* seedlings[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2023, 37(8): 145-152.

[9] 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.
YE Z P. Research progress on photosynthesis response models to light and CO₂ [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(6): 727-740.

[10] 叶子飘,于强. 光合作用光响应模型的比较[J]. 植物生态学

- 报, 2008, 32(6): 1356-1361.
- YE Z P, YU Q. Comparison of new and several classical models of photosynthesis in responses to irradiance[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2008, 32(6): 1356-1361.
- [11] 向芬, 李维, 刘红艳, 等. 氮素水平对不同品种茶树光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. 西北植物学报, 2018, 38(6): 1138-1145.
- XIANG F, LI W, LIU H Y, *et al.* Characteristics of photosynthetic and chlorophyll fluorescence of tea varieties under different nitrogen application levels[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, 38(6): 1138-1145.
- [12] 张胜嘉. 遮阴对 3 种地被植物幼苗生长及生理生化特性的影响[D]. 保定: 河北农业大学, 2015.
- [13] 金雅琴, 李冬林. 遮光对红果榆幼苗光合作用及叶片解剖结构的影响[J]. 西北植物学报, 2023, 43(6): 1006-1016.
- JIN Y Q, LI D L. Effects of shading on photosynthetic characteristics and leaf anatomical structure of *Ulmus szechuanica* seedlings[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2023, 43(6): 1006-1016.
- [14] 代大川, 胡红玲, 陈洪, 等. 遮阴对桢楠幼苗生长和光合生理特性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2020, 48(4): 56-64.
- DAI D C, HU H L, CHEN H, *et al.* Effects of shading on growth and photosynthetic characteristics of *Phoebe zhenan* seedlings[J]. *Journal of Northwest A&F University* (Natural Science Edition), 2020, 48(4): 56-64.
- [15] 王树凤, 施翔, 陈益泰, 等. 遮荫对弗吉尼亚栎苗木生长及光合-荧光参数的影响[J]. 林业科学研究, 2019, 32(5): 99-106.
- WANG S F, SHI X, CHEN Y T, *et al.* Effects of shading on growth, photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Quercus virginiana* seedlings[J]. *Forest Research*, 2019, 32(5): 99-106.
- [16] 吴静, 徐凯莉, 薛飞, 等. 遮阴对 3 种香草植物生长及叶片矿质养分含量的影响[J]. 贵州师范大学学报(自然科学版), 2022, 40(1): 58-64.
- WU J, XU K L, XUE F, *et al.* Effects of shading on the plant growth and leaf mineral nutrient contents of three aromatic plants[J]. *Journal of Guizhou Normal University* (Natural Sciences), 2022, 40(1): 58-64.
- [17] 韩忠明, 田新, 张福军, 等. 遮荫对东北铁线莲生长、生理特性及质量的影响[J]. 吉林农业大学学报, 2021, 43(3): 303-309.
- HAN Z M, TIAN X, ZHANG F J, *et al.* Effects of shading on growth, physiological characteristics and quality of *Clematis mandshurica*[J]. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2021, 43(3): 303-309.
- [18] 薛黎. 遮阴对 5 种珍贵树种幼苗光合及叶片解剖特性的影响[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2020.
- [19] XUE W, LI X Y, ZHU J T, *et al.* Effects of shading on leaf morphology and response characteristics of photosynthesis in *Alhagi sparsifolia*[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(1): 82-90.
- [20] 王亚楠, 董丽娜, 丁彦芬, 等. 遮阴对 4 种紫堇属植物光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 应用生态学报, 2020, 31(3): 769-777.
- WANG Y N, DONG L N, DING Y F, *et al.* Effects of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of four *Corydalis* species[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31(3): 769-777.
- [21] 田琳琳, 魏佳祺, 王中华, 等. 遮阴对玻璃苣光合特性的影响[J]. 河北农业大学学报, 2019, 42(3): 81-87.
- TIAN L L, WEI J Q, WANG Z H, *et al.* The effect of shading on photosynthesis and fluorescence parameters of *Borago officinalis*[J]. *Journal of Hebei Agricultural University*, 2019, 42(3): 81-87.
- [22] 冯灿灿. 遮阴对木芙蓉生长及开花品质的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2020.
- [23] 许大全, 高伟, 阮军. 光质对植物生长发育的影响[J]. 植物生理学报, 2015, 51(8): 1217-1234.
- XU D Q, GAO W, RUAN J. Effects of light quality on plant growth and development[J]. *Plant Physiology Journal*, 2015, 51(8): 1217-1234.
- [24] 朱大恒, 张闪闪, 莫骏坚, 等. 光强对湘南烟草生育后期光合及生理特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(8): 81-84.
- ZHU D H, ZHANG S S, MO J J, *et al.* Influence of light intensity on physiological characteristics of flue-cured tobacco at mature stage in Southern Hu'nan[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2018, 46(8): 81-84.
- [25] 李萍. 光照强度对 3 种大型卷瓣凤梨叶片解剖结构及光合色素含量的影响[J]. 西北植物学报, 2020, 40(12): 2065-2074.
- LI P. Effects of light intensity on the leaf anatomical structure and photosynthetic pigments of 3 giant *Alcantarea* species[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2020, 40(12): 2065-2074.
- [26] 杨文权, 褚继鹏, 寇建村, 等. 遮阴对白三叶叶片解剖结构和光合特性的影响[J]. 草地学报, 2015, 23(3): 653-656.
- YANG W Q, CHU J P, KOU J C, *et al.* Effects of shading on the leaves anatomical structure and photosynthetic characteristics of *Trifolium repens* [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2015, 23(3): 653-656.
- [27] 薛旭鹏, 尤海舟, 吴一晗, 等. 遮阴对栓皮栎幼苗的生长生理及叶片解剖结构的影响[J]. 东北林业大学学报, 2022, 50(8): 15-21.
- XUE X P, YOU H Z, WU Y H, *et al.* Effect of shading on the growth physiology and leaf anatomical structure of *Quercus variabilis* seedlings[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2022, 50(8): 15-21.
- [28] 贺安娜, 欧立军, 李胜华, 等. 虎耳草不同光温条件下光合特性及有效成分含量的相关性分析[J]. 植物研究, 2013, 33(5): 587-592.
- HE A N, OU L J, LI S H, *et al.* Correlation analysis between photosynthetic characteristics and contents of active ingredients in *Saxifraga stolonifera* Curt. under different light and temperature conditions[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2013, 33(5): 587-592.
- [29] 宋杰, 李树发, 李世峰, 等. 遮阴对高山杜鹃叶片解剖和光合特性的影响[J]. 广西植物, 2019, 39(6): 802-811.
- SONG J, LI S F, LI S F, *et al.* Effects of shading on photosynthesis and anatomical structure in leaves of *Rhododendron lapponicum*[J]. *Guihaia*, 2019, 39(6): 802-811.
- [30] 李娟霞. 城市微气候环境下 9 种园林植物叶功能性状的比较研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2021.
- [31] 李艳丽, 熊欢, 彭小博, 等. 锥栗嫁接苗与实生苗叶片解剖特征及光合特性比较[J]. 西南农业学报, 2019, 32(4): 792-797.
- LI Y L, XIONG H, PENG X B, *et al.* Comparison on leaf anatomical structure and photosynthetic characteristics of grafted seedlings and seedlings in *Castanea henryi*[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2019, 32(4): 792-797.