



3种毛茛科地被植物对遮阴的生理响应及耐阴性评价

赵雪瑶 赵丹丹 张鸽香

Physiological response and shade tolerance of three Ranunculaceae ground cover plants under different shading treatments

ZHAO Xueyao, ZHAO Dandan, ZHANG Gexiang

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2023-0522>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

榆林野生地被植物资源的园林绿化应用评价

Landscaping application evaluation of wild ground cover resources in Yulin

草业科学. 2024, 41(10): 2284 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2023-0280>

41份木豆萌发期耐盐性综合评价

Evaluation of salt tolerance in 41 pigeon pea varieties during germination

草业科学. 2022, 39(8): 1607 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2022-0040>

喜旱莲子草在遮光环境下的生理生态参数响应模式和遮光防治阈值

Response patterns of physiological and ecological parameters of *Alternanthera philoxeroides* to shading rate and its shading control threshold

草业科学. 2022, 39(9): 1842 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2021-0753>

3种牧草种子萌发期耐盐性综合评价

Comprehensive evaluation of salt tolerance of three forage seed varieties during germination

草业科学. 2023, 40(12): 3104 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2022-0877>

黄花草木樨苗期耐盐性综合评价

Comprehensive evaluation of the salt tolerance of *Melilotus officinalis* at the seedling stage

草业科学. 2022, 39(1): 123 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2021-0022>

4种常见水生鸢尾属植物幼苗的耐铅性评价

Evaluation of Pb resistance in seedlings of four common aquatic *Iris* species

草业科学. 2022, 39(8): 1571 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2021-0561>



关注微信公众号，获得更多资讯信息

DOI: 10.11829/j.issn.1001-0629.2023-0522

赵雪瑶, 赵丹丹, 张鸽香. 3 种毛茛科地被植物对遮阴的生理响应及耐阴性评价. 草业科学, 2024, 41(12): 2880-2890.

ZHAO X Y, ZHAO D D, ZHANG G X. Physiological response and shade tolerance of three Ranunculaceae ground cover plants under different shading treatments. Pratacultural Science, 2024, 41(12): 2880-2890.

3 种毛茛科地被植物对遮阴的 生理响应及耐阴性评价

赵雪瑶, 赵丹丹, 张鸽香

(南京林业大学风景园林学院, 江苏 南京 210037)

摘要: 为探究 3 种毛茛科野生地被植物在不同遮阴条件下的耐阴状况, 以毛茛 (*Ranunculus japonicus*)、华东唐松草 (*Thalictrum fortunei*) 和卵瓣还亮草 (*Delphinium anthriscifolium* var. *savatieri*) 为试验材料, 以全光照为对照 (CK), 人工搭棚设置 30%、50%、70% 和 90% 遮阴处理, 测定上述 3 种毛茛科植物的形态和生理指标并进行耐阴性综合分析, 确定 3 种植物的耐阴性强弱。结果表明, 随着遮阴程度增加, 3 种毛茛科植物的叶面积、叶长、叶宽、株高、株幅、茎粗总体呈先升后降的趋势; 过氧化物酶 (POD) 活性、丙二醛 (MDA) 含量总体呈先降后升的趋势; 比叶重呈下降趋势。随着遮阴程度的增加, 毛茛和卵瓣还亮草的超氧化物歧化酶 (SOD) 活性总体呈下降趋势, 华东唐松草的 SOD 活性呈先降后升的趋势; 毛茛的过氧化氢酶 (CAT) 活性呈下降趋势, 华东唐松草和卵瓣还亮草的 CAT 活性呈先降后升的趋势; 毛茛和华东唐松草脯氨酸 (Pro) 含量呈先降后升的趋势, 卵瓣还亮草的 Pro 含量呈下降趋势。不同植物各指标的变化存在差异, 通过隶属函数法进行耐阴性综合评价, 结果显示, 3 种植物的耐阴性存在差异, 3 种毛茛科植物耐阴性强弱表现为华东唐松草 > 卵瓣还亮草 > 毛茛。本研究结果可为其在不同遮阴程度的环境下栽培提供理论参考。

关键词: 毛茛科; 野生地被; 生长指标; 生理指标; 耐阴性; 隶属函数分析; 综合评价

文献标识码: A 文章编号: 1001-0629(2024)12-2880-11

Physiological response and shade tolerance of three Ranunculaceae ground cover plants under different shading treatments

ZHAO Xueyao, ZHAO Dandan, ZHANG Gexiang

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

Abstract: This study investigated the shade tolerance of three wild ground cover plants in the family Ranunculaceae under different shade conditions. *Ranunculus japonicus*, *Thalictrum fortunei*, and *Delphinium anthriscifolium* var. *savatieri* were used as test materials. The plants were grown in an artificial shed and subjected to four shading treatments: 30%, 50%, 70%, and 90% shade, with full light as the control. The morphological and physiological indexes of the test materials were determined, and their shade tolerance was analyzed comprehensively. As the shading rate increased, several effects were observed. For all three species tested, the leaf area, leaf length, leaf width, plant height, plant width, and stem diameter first increased then decreased; peroxidase activity and malondialdehyde content first decreased then increased; and the specific leaf weight decreased. The superoxide dismutase activity of *R. japonicus* and *D. anthriscifolium* var. *savatieri* decreased gradually, while that of *T. fortunei* first decreased then increased. The catalase activity of *R. japonicus* decreased, while those

收稿日期: 2023-09-25 接受日期: 2023-11-14

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)

第一作者: 赵雪瑶 (1999-), 女, 河北灵寿人, 在读硕士生, 研究方向为园林植物的生理和栽培应用。E-mail: zhaoxueyao1999@126.com

通信作者: 张鸽香 (1967-), 女, 江苏高邮人, 副教授, 博士, 研究方向为园林植物的生理和栽培应用。E-mail: nld_zhang@njfu.com.cn

<http://cykx.lzu.edu.cn>

of *T. fortunei* and *D. anthriscifolium* var. *savatieri* first decreased then increased. The proline content of *R. japonicus* and *T. fortunei* first decreased then increased, while that of *D. anthriscifolium* var. *savatieri* decreased gradually. Changes in the morphological and physiological indexes varied between the three plant species. A comprehensive evaluation of shade tolerance using the membership function method showed that shade tolerance followed the order *T. fortunei* > *D. anthriscifolium* var. *savatieri* > *R. japonicus*. The different degrees of negative tolerance shown by the three plant species can provide a theoretical reference for cultivating them under different shade conditions.

Keywords: Ranunculaceae; wild ground cover; growth indicators; physiological indicators; shade tolerance; membership function analysis; comprehensive evaluation

Corresponding author: ZHANG Gexiang E-mail: nld_zhang@njfu.com.cn

光是影响植物生长发育的重要环境因子, 为植物生长提供所需能量, 对植物的形态建成和生理过程具有重要的调控作用^[1-2]。城市建筑和林下荫蔽环境对园林植物的生长产生影响, 日照时间短和光照强度弱成为城市绿化面临的重要问题^[3]。同时, 由于城市中进行绿地建设的面积有限, 而立体栽培是提高土地利用率和城市绿化率的有效途径^[4], 因此选用耐阴植物对充分利用荫蔽空间、提升绿化生态效益等具有重要意义。

地被植物是城市绿化的重要元素, 具有生长速度快、体积小、抗性强、养护成本低等优点^[5], 我国草本地被植物资源丰富, 但仍有大量种类未被开发利用。开展野生地被植物的耐阴性研究、选择耐阴能力强的地被植物, 对丰富园林植物类型、建立稳定的园林复层植物群落、提升城市园林景观具有重要的现实意义^[6]。植物常通过调节形态结构和生理特性等对不同的光照强度做出响应^[7-9], 如改变叶面积、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量等^[10]。因此, 研究不同光照强度下植物的表观性状及生理指标变化是了解植物耐阴性的的重要途径。

毛茛科 (Ranunculaceae) 植物观赏价值高, 除耬斗菜 (*Aquilegia viridiflora*)、铁线莲 (*Clematis florida*) 等植物的部分种已完成引种驯化外, 大多数仍处于野生状态。毛茛 (*Ranunculus japonicus*)、华东唐松草 (*Thalictrum fortunei*) 和卵瓣还亮草 (*Delphinium anthriscifolium* var. *savatieri*) 都属于春季开花的地被植物, 株型优美、叶形独特、花色艳丽、分布广泛, 常成片生于林下, 形成优美的自然景观, 可弥补我国春季露地花卉品种匮乏的不足, 具有很大的园林应用潜力。目前对这 3 种植物的研究多集中在种质资源调查和药用价值方面^[11-12], 而其在不同光照强

度下的适应性研究鲜有报道。为此, 以上述 3 种植物为试验材料, 测定其在不同遮阴环境下的植株生长指标及叶片生理特性, 采用隶属函数分析法比较耐阴性的强弱, 探讨其对遮阴环境的耐受能力, 以期为毛茛科野生地被植物在园林中的开发应用提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

毛茛、华东唐松草和卵瓣还亮草均为南京紫金山的一年生植株, 2021 年 1 月初移植于塑料花盆内 (上口径 × 下口径 × 高 = 13 cm × 11.5 cm × 11.5 cm, 盆内混合基质体积比为田园土 : 泥炭土 = 2 : 1), 每盆栽植 2 棵, 置于南京林业大学园林实验教学示范中心温室内缓苗 45 d, 生长期间保证水肥条件一致。最后每种植物选取长势统一、无病虫害的 225 盆进行试验, 3 种植物共计 675 盆。

1.2 试验设计

选用不同透光率的遮阴网搭设人工遮阴棚 (长 × 宽 × 高 = 3 m × 1.5 m × 1.5 m), 棚间距 5 m。参考前人研究方法^[13]及预试验结果, 在晴天 09:00—17:00 用 JD-3 数字型照度计每 2 h 测定一次, 计算光合有效辐射平均值, 将试验设为 5 个处理水平: 对照组 (CK), 全光照, 光照强度 $1\ 500 \sim 1\ 600\ \mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$; 30% 遮阴度 (T_1), 光照强度 $1\ 000 \sim 1\ 100\ \mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$; 50% 遮阴度 (T_2), 光照强度 $700 \sim 750\ \mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$; 70% 遮阴度 (T_3), 光照强度 $400 \sim 450\ \mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$; 90% 遮阴度 (T_4), 光照强度 $100 \sim 120\ \mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$ 。每种植物每光照处理重复 3 次, 每次重复 15 盆。

于 2021 年 3 月 1 日开始试验, 共持续 35 d; 以

植物萌芽期至开花期前的营养器官生长期为营养生长期, 3 种植物在试验期间均处于营养生长期。

1.3 植株生长指标测定

试验第 35 天时测定植株生长指标。每处理随机取 6 枚完全展开的叶片, 使用 AM-300 手持叶面积仪扫描叶面积值, 使用直尺 (精度 0.1 cm) 测量叶长和叶宽; 每处理随机取 6 盆植株, 使用卷尺 (精度 0.1 cm) 测量株高和株幅, 使用游标卡尺 (精度 0.1 mm) 测量茎粗最大值。

1.4 叶片生理指标测定

试验第 35 天时 08:00 采样, 随机取植株朝向部位基本一致的新鲜成熟叶片, 及时在实验室测定鲜叶生理指标。超氧化物歧化酶 (SOD) 活性采用氮蓝四唑 (NBT) 光还原法^[14], 过氧化物酶 (POD) 活性采用愈创木酚法^[14], 过氧化氢酶 (CAT) 活性采用紫外吸光法^[14]; 丙二醛 (MDA) 含量采用硫代巴比妥酸法 (TBA 法)^[14], 游离脯氨酸 (Pro) 含量采用酸性茚三酮染色法^[14]; 用叶面积仪 AM-300 测量总面积 (S), 置于 105 °C 烘箱杀青 30 min 后, 85 °C 烘干至恒重, 使用万分之一天平称出总干物质质量 (m), 比叶重 = m/S。每项指标重复测定 3 次。

1.5 数据处理与统计

用 Excel 2016 整理数据并绘制图表。采用 SPSS 26.0 软件进行单因素方差分析, 并以 Duncan's 新复极差法检验各植物不同处理间指标数据的差异显著性以及对各植物的生长和生理指标值进行相关性分析、主成分分析和隶属函数分析。

为确保综合评价值的可靠性, 将 12 个指标的原始数据进行无量纲化处理, 参考前人^[15]方法依次计算 12 个指标的耐阴系数 (α)、综合指标系数、综合指标值 (CI)、隶属函数值 (μ) 及权重、综合评价值 (D)。其中, 耐阴系数 (α) = 某一遮阴处理下某指标的测定值/全光照处理下该指标的测定值; 综合指标系数 = 单项指标的某成分载荷/相应成分根号下的特征值。

2 结果与分析

2.1 不同遮阴处理对植物生长指标的影响

2.1.1 叶面积、叶长和叶宽

如表 1 所列, 随着遮阴程度的增加, 3 种植物的

叶面积均呈先升后降的趋势。毛茛叶面积在 T_1 、 T_2 和 T_3 处理下分别显著高于 CK 41.60%、46.08% 和 25.48%, T_4 则较 CK 显著降低了 21.95% ($P < 0.05$); 各遮阴处理 ($T_1 \sim T_4$) 下的华东唐松草叶面积均大于 CK, 在 T_3 处理下有最大值, T_2 、 T_3 和 T_4 处理分别较 CK 显著增加了 32.09%、55.61% 和 17.11% ($P < 0.05$); 卵瓣还亮草叶面积在 T_1 、 T_2 和 T_3 处理下分别较 CK 显著增加了 64.46%、70.80% 和 23.97%, T_4 处理则较 CK 显著降低了 53.17%。

随着遮阴程度的增加, 3 种植物的叶长均呈先升后降的趋势 (表 1)。毛茛叶长在 T_1 、 T_2 和 T_3 处理下分别较 CK 显著增加了 17.10%、24.42% 和 19.00% ($P < 0.05$); 华东唐松草叶长在 T_2 和 T_3 处理较 CK 分别显著增加了 35.14% 和 45.95% ($P < 0.05$); 卵瓣还亮草叶长在 T_1 处理下有最大值, T_1 、 T_2 和 T_3 处理分别较 CK 显著增加了 54.30%、34.42% 和 28.49%; 3 种植物 T_4 处理的叶长与 CK 均无显著差异 ($P > 0.05$)。

随着遮阴程度的增加, 3 种植物的叶宽均呈先升后降的趋势 (表 1)。毛茛叶宽在各遮阴处理 ($T_1 \sim T_4$) 下均高于 CK, T_2 处理较 CK 显著增加 15.59% ($P < 0.05$); 华东唐松草叶宽在 $T_1 \sim T_4$ 处理下均高于 CK, T_2 、 T_3 和 T_4 处理分别较 CK 显著增加 65.31%、68.03% 和 58.50%; 卵瓣还亮草的叶宽各处理均与 CK 无显著差异 ($P > 0.05$)。

2.1.2 株高、株幅和茎粗

如表 1 所列, 随着遮阴程度的增加, 3 种植物的株高均呈先升后降的趋势。毛茛和华东唐松草的株高在 $T_1 \sim T_3$ 处理下大于 CK, T_3 处理下分别较 CK 显著增加了 20.46% 和 18.21% ($P < 0.05$); 卵瓣还亮草株高在 T_1 处有最大值, 在 $T_1 \sim T_3$ 处理下分别较 CK 显著增加 42.52%、20.68% 和 16.12%; 3 种植物 T_4 处理的株高均低于 CK, 其中卵瓣还亮草株高较 CK 显著降低了 27.72%。

随着遮阴程度的增加, 3 种植物的株幅均呈先升后降的趋势。毛茛的株幅在 T_3 处理下有最大值, 在 $T_1 \sim T_3$ 处理下分别较 CK 显著增加 33.86%、29.99% 和 48.78% ($P < 0.05$); 华东唐松草株幅在 $T_1 \sim T_4$ 处理下均大于 CK, T_2 处理较 CK 显著增加 3.47%; 卵瓣还亮草株幅在 $T_1 \sim T_3$ 处理下分别较 CK 显著增加 34.23%、41.20% 和 15.93%; T_4 处理下, 毛茛和卵瓣还亮草的株幅均小于 CK, 卵瓣还亮草株幅较

表 1 3 种毛茛科植物在不同遮阴处理下的形态指标
Table 1 Morphological indexes of three Ranunculaceae species under different shade treatments

植物 Plant	处理 Treatment	叶面积 Leaf area/cm ²	叶长 Leaf length/cm	叶宽 Leaf width/cm	株高 Plant height/cm	株幅 Plant width/cm	茎粗 Stem diameter/cm
M	CK	36.18 ± 1.46c	7.37 ± 0.15b	9.11 ± 0.74b	37.30 ± 2.21bc	34.85 ± 1.24c	0.52 ± 0.01ab
	T ₁	51.23 ± 1.94a	8.63 ± 0.23a	9.73 ± 0.12ab	42.03 ± 4.61ab	46.65 ± 1.92b	0.58 ± 0.02a
	T ₂	52.85 ± 2.75a	9.17 ± 0.90a	10.53 ± 1.31a	41.43 ± 2.20ab	45.30 ± 1.34b	0.47 ± 0.05bc
	T ₃	45.40 ± 0.88b	8.77 ± 0.06a	10.33 ± 0.31ab	44.93 ± 1.03a	51.85 ± 2.57a	0.46 ± 0.05bc
	T ₄	28.24 ± 1.40d	7.57 ± 0.65b	9.17 ± 0.45ab	35.90 ± 1.65c	33.87 ± 0.84c	0.43 ± 0.06c
H	CK	1.87 ± 0.17d	1.85 ± 0.15c	1.47 ± 0.06b	28.00 ± 0.46bc	28.07 ± 1.56b	0.19 ± 0.01bc
	T ₁	2.02 ± 0.26cd	2.25 ± 0.13bc	1.60 ± 0.10b	29.23 ± 0.49bc	29.73 ± 0.48ab	0.24 ± 0.01a
	T ₂	2.47 ± 0.14b	2.50 ± 0.35ab	2.43 ± 0.29a	29.53 ± 1.38b	30.08 ± 1.26a	0.23 ± 0.01a
	T ₃	2.91 ± 0.11a	2.70 ± 0.20a	2.47 ± 0.21a	33.10 ± 0.96a	29.30 ± 0.18ab	0.22 ± 0.03ab
	T ₄	2.19 ± 0.07bc	2.22 ± 0.24bc	2.33 ± 0.23a	26.43 ± 2.90c	29.30 ± 0.58ab	0.17 ± 0.02c
L	CK	3.63 ± 0.23c	3.37 ± 0.25c	4.23 ± 0.12ab	25.00 ± 0.40c	19.78 ± 1.13c	0.25 ± 0.00b
	T ₁	5.97 ± 0.47a	5.20 ± 0.30a	4.43 ± 0.21a	35.63 ± 2.35a	26.55 ± 0.69a	0.31 ± 0.03a
	T ₂	6.20 ± 0.53a	4.53 ± 0.35b	4.67 ± 0.50a	30.17 ± 0.96b	27.93 ± 1.13a	0.25 ± 0.03b
	T ₃	4.50 ± 0.22b	4.33 ± 0.31b	4.40 ± 0.26a	29.03 ± 0.25b	22.93 ± 0.63b	0.24 ± 0.00b
	T ₄	1.70 ± 0.17d	3.37 ± 0.07c	3.73 ± 0.15b	18.07 ± 1.10d	9.67 ± 0.15d	0.18 ± 0.01c

M: 毛茛; H: 华东唐松草; L: 卵瓣还亮草。CK: 对照(全光照); T₁: 30%遮阴度; T₂: 50%遮阴度; T₃: 70%遮阴度; T₄: 90%遮阴度。同列不同小写字母表示同种植物不同处理间差异显著($P < 0.05$)。下同。
M: *R. japonicus*; H: *T. fortunei*; L: *D. anthriscifolium* var. *savatieri*. CK: control (full light); T₁: 30% shade; T₂: 50% shade; T₃: 70% shade; T₄: 90% shade. Different lowercase letters within the same column indicate significant differences between the different treatments within the same species at the 0.05 level. This is applicable for the following tables and figures as well.

CK 显著下降 51.11%。

随着遮阴程度增加, 3 种植物的茎粗均呈先升后降的趋势。毛茛茎粗在 T₁ 处理下大于 CK, 在 T₂~T₄ 处理下逐渐减小, T₄ 处理较 CK 显著下降了 17.31% ($P < 0.05$); 华东唐松草茎粗在 T₁~T₃ 处理下大于 CK, T₁ 和 T₂ 处理分别较 CK 显著增加 26.32% 和 21.05%; 卵瓣还亮草茎粗在 T₁ 处理较 CK 下显著增加 24.00%, 在 T₂~T₄ 处理下逐渐减小, T₄ 处理下较 CK 显著下降 28%。

2.2 不同遮阴处理对植物生理指标的影响

2.2.1 超氧化物歧化酶活性

如图 1 所示, 随遮阴程度的增加, 毛茛 SOD 活性呈下降趋势, 各遮阴处理 (T₁~T₄) 分别较 CK 显著下降了 54.94%、61.16%、66.84% 和 73.84% ($P < 0.05$); 华东唐松草 SOD 活性呈先降后升的趋势, T₁ 和 T₂ 处理的 SOD 活性较 CK 显著降低 12.25%

和 14.35%, T₄ 处理下 SOD 活性则较 CK 显著增加了 32.28%; 卵瓣还亮草叶片 SOD 活性呈下降趋势, 在 T₄ 处理有最小值, T₂~T₄ 处理的叶片 SOD 活性分别较 CK 显著下降了 20.43%、27.71% 和 50.39%。

2.2.2 过氧化物酶活性

如图 1 所示, 随着遮阴程度的增加, 毛茛叶片 POD 活性呈先降后升的趋势, T₁ 和 T₂ 处理的 POD 活性分别比 CK 显著降低了 27.22% 和 43.64% ($P < 0.05$), T₃ 和 T₄ 处理下 POD 的活性高于 T₁ 和 T₂, 但与 CK 无显著差异 ($P > 0.05$); 华东唐松草叶片 POD 活性呈先降后升的趋势, 在 T₁ 处理下有最小值, T₁ 处理的 POD 活性较 CK 显著降低 33.91%, T₄ 处理则较 CK 显著上升 22.75%; 卵瓣还亮草 POD 活性呈先降后升的趋势, T₁ 和 T₂ 处理的 POD 活性分别较 CK 显著降低了 74.28% 和 71.40%, T₃ 处理的 POD 活性较 T₁ 和 T₂ 升高, 但仍较 CK 显著降低了 28.55%

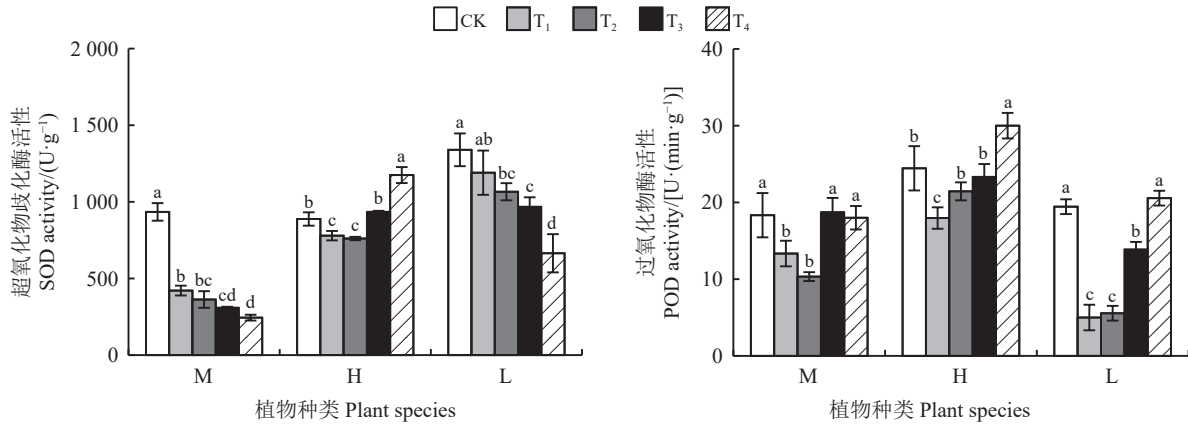


图 1 不同遮阴处理下 3 种毛茛科植物 SOD 和 POD 活性的变化

Figure 1 Changes in superoxide dismutase (SOD) and peroxidase (POD) activities of three Ranunculaceae species under different shade treatments

不同小写字母表示同种植物内不同处理间差异显著 ($P < 0.05$), 下图同。

Different lowercase letters indicate significant differences between the different treatments within the same species at the 0.05 level. This is applicable for the following figures as well.

($P < 0.05$), T₄ 处理则与 CK 无显著差异。

2.2.3 过氧化氢酶活性

如图 2 所示, 随着遮阴程度的增加, 毛茛叶片的 CAT 活性逐渐下降, 在 T₄ 处理有最小值, 各遮阴处理 (T₁~T₄) 分别显著下降了 43.31%、49.89%、53.36% 和 66.44% ($P < 0.05$); 华东唐松草 CAT 活性呈先降后升的趋势, T₁ 和 T₂ 处理的 CAT 活性降低但较 CK 无显著差异 ($P > 0.05$), T₃ 和 T₄ 处理的 CAT 活性分别显著上升 28.98% 和 56.82%; 卵瓣还亮草叶片的 CAT 活性呈先降后升的趋势, T₁ 和 T₂ 处理的 CAT 活性分别较 CK 显著降低 70.21% 和 71.99%, T₃ 和 T₄ 处理的 CAT 活性较 T₂ 逐渐上升, 但较 CK 仍分别显著降低 67.96% 和 56.86%。

2.2.4 丙二醛含量

如图 2 所示, 随遮阴程度的增加, 毛茛叶片的 MDA 含量呈先降后升的趋势, 各遮阴处理 (T₁~T₄) 间的 MDA 含量较 CK 均无显著差异 ($P > 0.05$); 华东唐松草叶片的 MDA 含量呈先降后升的趋势, T₁ 和 T₂ 处理的 MDA 含量低于 CK, T₃ 处理的 MDA 含量略高于 CK, 但与 CK 无显著差异, T₄ 处理显著上升 22.88% ($P < 0.05$); 卵瓣还亮草叶片 MDA 含量呈先降后升的趋势, T₂ 处理显著降低了 21.78%, T₄ 处理则显著上升了 154.46%; CK、T₁ 和 T₃ 处理的 MDA 含量间均无显著差异。

2.2.5 脯氨酸含量

如图 3 所示, 随着遮阴程度的增加, 毛茛叶片

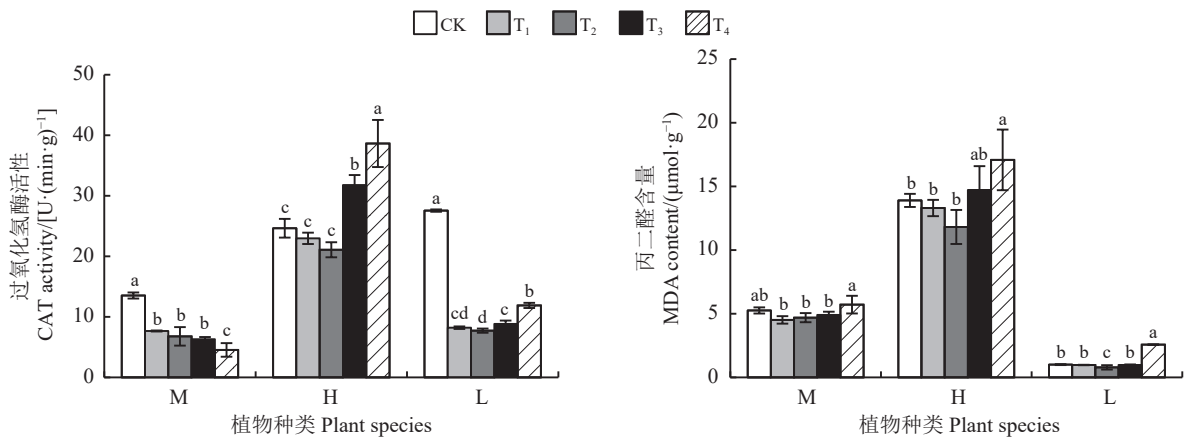


图 2 不同遮阴处理下 3 种毛茛科植物 CAT 活性和 MDA 含量的变化

Figure 2 Changes in catalase (CAT) activity and malondialdehyde (MDA) content of three Ranunculaceae species under different shade treatments

的 Pro 含量总体呈先降后升再降趋势, CK 处理的 Pro 含量最高, T₁ 和 T₂ 处理的 Pro 含量分别显著降低 33.11% 和 47.62% ($P < 0.05$), T₃ 处理的 Pro 含量较 T₂ 上升, 但较 CK 显著降低 20.80%, T₄ 处理显著下降了 47.84%; 华东唐松草的 Pro 含量呈总体下降的趋势, T₃ 和 T₄ 处理分别显著下降了 20.82% 和 19.28%; 卵瓣还亮草的 Pro 含量呈下降趋势, 其中 T₂~T₄ 处理分别较 CK 显著降低 19.28%、22.47% 和 36.47%。

2.2.6 比叶重

如图 3 所示, 随遮阴程度的增加, 3 种植物的比叶重均逐渐降低, 各遮阴处理 (T₁~T₄) 的比叶重均低于 CK。毛茛比叶重在 T₁~T₄ 处理下分别显著降低了 17.96%、18.78%、30.11% 和 36.74% ($P < 0.05$); 华东唐松草比叶重在 T₃ 和 T₄ 处理下较 CK 分别显著降低了 21.35% 和 53.02%; 卵瓣还亮草叶重在 T₁~T₄ 处理下分别显著降低了 8.04%、26.30%、36.70% 和 49.85%。

2.3 耐阴性综合评价

T₂ 处理下 3 种毛茛科植物生长和生理指标与 CK 差异较明显, 故选择 T₂ 处理下的 12 个指标值进行耐阴性综合评价。根据 3 种毛茛科植物在 T₂ 处理下的指标值和 CK 下的指标值, 计算得出的各单项指标的耐阴系数 α 值 (表 2)。对各单项指标的耐阴系数 α 值进行主成分分析, 得出 2 个综合指标及相应贡献率; 计算各综合指标的系数 (表 3)。

根据公式依次求得每种毛茛科植物的综合指标值 (CI)、各综合指标的隶属函数值 (μ) 及权重、耐阴性综合评价值 (D)。D 值越大, 表明该品种的耐阴能力越强, 最终得出 3 种毛茛科地被植物的耐阴性大小顺序为华东唐松草 > 卵瓣还亮草 > 毛茛 (表 4)。

3 讨论与结论

光是植物生长发育的必需能量, 当周围光环境发生改变时, 植物会调整自身的形态可塑性来改善

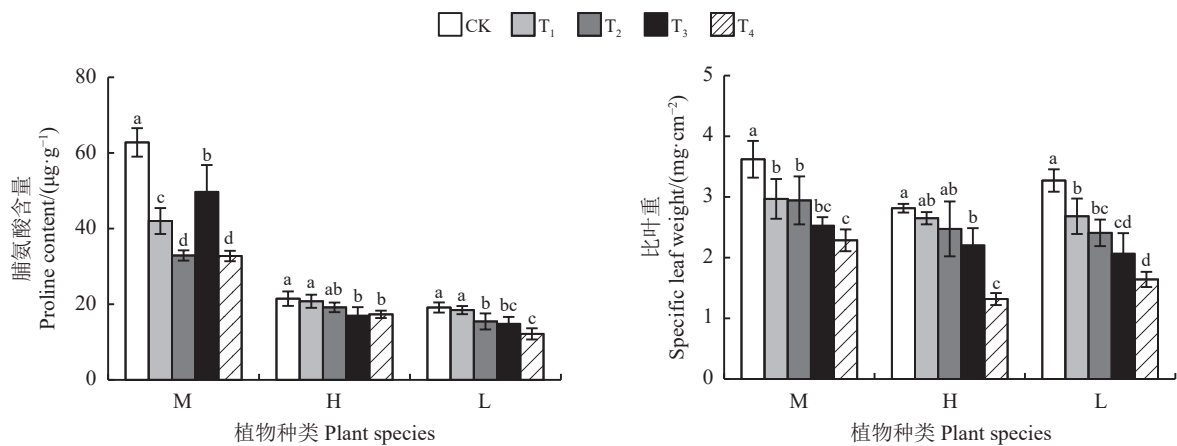


图 3 不同遮阴处理下 3 种毛茛科植物脯氨酸含量和比叶重的变化

Figure 3 Changes in proline content and specific leaf weight of three Ranunculaceae species under different shade treatments

表 2 3 种毛茛科植物各指标的耐阴系数 α 值

Table 2 Shade tolerance coefficients (α) of three Ranunculaceae species

植物 Plant	LA	LL	LW	PH	PW	SD	SLW	SOD	POD	CAT	MDA	Pro
M	1.463	1.246	1.167	1.113	1.301	0.823	0.813	0.388	0.572	0.501	0.895	0.526
H	1.329	1.349	1.656	1.055	1.074	1.242	0.880	0.858	0.886	0.858	0.848	0.897
L	1.708	1.353	1.105	1.206	1.413	1.007	0.740	0.801	0.288	0.280	0.782	0.809

LA: 叶面积; LL: 叶长; LW: 叶宽; PH: 株高; PW: 株幅; SD: 茎粗; SLW: 比叶重; SOD: 超氧化物歧化酶活性; POD: 过氧化物酶活性; CAT: 过氧化氢酶活性; MDA: 丙二醛含量; Pro: 脯氨酸含量。

LA: leaf area; LL: leaf length; LW: leaf width; PH: plant height; PW: plant width; SD: stem diameter; SLW: specific leaf weight; SOD: superoxide dismutase activity; POD: peroxidase activity; CAT: catalase activity; MDA: malondialdehyde content; Pro: proline content.

表 3 综合指标系数及贡献率
Table 3 Comprehensive index coefficients and proportions

指标 Index	综合指标系数 Comprehensive index coefficient	
	1	2
叶面积 Leaf area	-0.335	0.182
叶长 Leaf length	0.069	0.468
叶宽 Leaf width	0.356	0.093
株高 Plant height	-0.340	0.166
株幅 Plant width	-0.363	0.014
茎粗 Stem diameter	0.264	0.327
比叶重 Specific leaf weight	0.351	-0.117
SOD活性 Superoxide dismutase activity	0.119	0.451
POD活性 Peroxidase activity	0.356	-0.092
CAT活性 Catalase activity	0.361	-0.042
MDA含量 Malondialdehyde content	0.140	-0.440
脯氨酸含量 Proline content	0.158	0.429
特征值 Eigenvalue	7.604	4.396
贡献率 Proportion/%	63.369	36.631
累积贡献率 Cumulative proportion/%	63.369	100.000

生理功能,从而适应环境^[16-17]。本研究中,随着遮阴程度增加,3种毛茛科植物的叶长、叶宽、叶面积、株高、株幅和茎粗均呈先升后降趋势,说明适度遮阴处理下,植物将能量优先分配给茎和叶,使其地上部增加来提高光能捕获能力^[18-19];而过高的遮阴程度下,植物对环境的主动适应能力达到极限并受到抑制,光合产物积累减少,能量生产量低于生长

需求量,植物地上部生长受到抑制^[20]。

当植物遭受逆境胁迫时,细胞内氧自由基产生和消除的平衡被打破,活性氧物质大量积累,从而诱导植物内抗氧化酶活性增强^[21]。SOD、POD和CAT是植物体内重要的抗氧化酶,能有效去除细胞内过剩的活性氧,使其在正常范围内维持动态平衡,减少对植物造成的伤害^[22]。SOD能使超氧阴离子转化为H₂O₂,POD和CAT均能将H₂O₂分解为H₂O和O₂,三者协同作用,维持植物正常的生理代谢^[23]。本研究中,毛茛在全光照环境下细胞内活性氧物质大量积累,SOD和CAT活性被诱导增强,之后随遮阴程度增加,两种抗氧化酶的活性逐渐下降,这说明不同遮阴处理均能在一定程度上降低毛茛叶片SOD和CAT的活性,而SOD活性远高于CAT,说明SOD是毛茛抵御活性氧伤害的第一道防线,在过程中起主导作用^[24];毛茛的POD活性在全光照、T₃和T₄处理下显著升高,说明其受较重胁迫时植株内过氧化物含量积累,POD活性被诱导增强,发挥清除作用。华东唐松草SOD、POD和CAT活性均随着遮阴程度增加呈先降后升趋势,与多花黄精(*Polygonatum cyrtonema*)^[25]和福建柏(*Fokienia hodginsii*)^[26]幼苗的研究结果一致,这表明适度遮阴环境有利于华东唐松草的生长,此时叶片抗氧化酶活性处于较低水平,而长时间全光照、T₃和T₄处理下,植株受到强光和过度遮阴胁迫,需要提高抗氧化酶活性来减轻氧化伤害。卵瓣还亮草SOD活性随遮阴程度增加逐渐降低,说明遮阴均使植株内O²⁻含量减少;而POD和CAT活性随着遮阴程度的增加呈先降后升趋势,这表明卵瓣还亮草在适度遮阴下细胞内过氧化物积累

表 4 3种毛茛科植物综合指标值(CI)、隶属函数值(μ)及权重、综合评价值(D)及耐阴性排序
Table 4 The comprehensive index value, subordinate function value and weight, comprehensive evaluation value, and order of shade tolerance of three Ranunculaceae species

植物 Plant	CI (1)	CI (2)	μ ₁	μ ₂	D	排序 Order
毛茛 <i>R. japonicus</i>	-0.705	-2.361	0.304	0.000	0.192	3
华东唐松草 <i>T. fortunei</i>	3.042	0.717	1.000	0.768	0.915	1
卵瓣还亮草 <i>D. anthriscifolium</i> var. <i>savatieri</i>	-2.337	1.645	0.000	1.000	0.366	2
权重 Weight			0.634	0.366		

CI (1): 综合指标值1; CI (2): 综合指标值2; μ₁: 隶属函数值1; μ₂: 隶属函数值2; D: 耐阴性综合评价值。
CI (1): comprehensive index value 1; CI (2): comprehensive index value 2; μ₁: subordinate function value 1; μ₂: subordinate function value 2; D: comprehensive evaluation value of shade tolerance.

量较少,而在强光和重度遮阴环境下两种酶活性增强,以清除植株内积累的大量过氧化物,前人对‘绿叶’水竹草 (*Tradescantia flurnuensis* ‘Vairidia’) [27] 的研究中也出现类似结果; CAT 活性在 CK 处理下处于高水平,说明其易在全光照下受到诱导并发挥作用。本研究中,毛茛和卵瓣还亮草的 SOD、POD 和 CAT 活性未表现出一致变化,与对小麦 (*Triticum aestivum*) [28] 的研究结果类似,这表明遮阴环境下不同植物的抗氧化酶反应机制存在差异性,但 3 种酶均参与了活性氧的清除,共同减弱逆境伤害 [29]。综上所述,面对不同程度的光照环境,3 种毛茛科植物通过自身抗氧化机制维持细胞内自由基的动态平衡,表现出一定的逆境生理适应性。

MDA 是植物膜系统发生过氧化反应时的主要产物 [30]。外部逆境胁迫下,植物细胞内发生膜脂过氧化反应,反应产物 MDA 含量随着胁迫程度的增加逐步积累 [31] 并破坏膜结构和功能,因此研究中常把 MDA 含量作为衡量植物受逆境胁迫程度的指标。本研究中,随着遮阴程度的增加,3 种毛茛科植物的 MDA 含量呈先降后升的趋势,说明适度遮阴能够减轻叶片所受的伤害,而全光照和过度遮阴超出植株的耐受范围,造成较重的胁迫。在前人对金莲花 (*Trollius chinensis* Bunge) [32] 的试验中,出现重度遮阴下 MDA 含量高于其余处理的现象,本研究中 3 种植物 T₄ 处理的 MDA 含量同样高于其余处理,说明重度遮阴下植物细胞膜脂过氧化程度加剧,细胞膜系统结构与功能被严重破坏,重度遮阴比全光照更不利于 3 种植物生长。

Pro 是植物蛋白的构成成分之一,属于可溶性较强的氨基酸,主要以游离态广布在植物体内,是重要的渗透调节物质 [33]。逆境胁迫下,植物会通过调节 Pro 含量来维持细胞渗透压稳定,保护膜结构 [34]。本研究中,随遮阴程度增加,毛茛和华东唐松草的 Pro 含量总体呈先降后升趋势,说明全光照和重度遮阴处理下 Pro 是重要的渗透调节物质,植物可以通过增加 Pro 含量来维持细胞渗透压 [27]。在 T₁ 和 T₂ 处理下,卵瓣还亮草 Pro 含量逐渐下降,说

明其在适宜的遮阴环境下受伤害较小;在 T₃、T₄ 处理下,卵瓣还亮草 MDA 含量升高而 Pro 含量下降,说明重度遮阴对其造成了较严重胁迫,Pro 值降低可能是因为弱光环境下植株光合能力受限、Pro 合成受阻 [35],也可能是因为 Pro 作为氮源和呼吸底物直接参与代谢 [36],或遮阴条件下水分供应充足,植株为了防止吸收过多水分而自主降低了渗透调节物质含量 [37]。

比叶重能够反映出叶片同化产物量的积累状况 [18]。本研究中,随着遮阴程度增加,3 种毛茛科植物的比叶重均逐渐下降,这与前人对紫茎泽兰 (*Ageratina adenophora*) [38] 的研究结果一致,说明遮阴处理均使植物叶片结构与生理发生变化,植物适应遮阴环境的表现变薄、叶片内同化物产量下降、营养积累减少等 [39]。

植物的耐阴性是多系统综合生理反应,不同植物同一指标的耐阴系数不同,说明不同植物间的耐阴性存在差异;同一植物不同指标的耐阴系数不同,说明各指标对遮阴处理的反应不同。因此,仅通过单一指标研究具有局限性 [40]。通过隶属函数分析法计算综合评价值 *D*,在植物抗逆性综合评价方面有广泛应用 [41],在植物耐阴性研究方面也有诸多研究 [42-43]。本研究基于 *D* 值对 3 种毛茛科地被植物的耐阴能力进行综合分析,发现适度遮阴有利于其生长;通过隶属函数分析法最终得出,3 种毛茛科植物的耐阴性大小顺序为华东唐松草 > 卵瓣还亮草 > 毛茛。

综上所述,3 种毛茛科地被植物均能耐受一定程度内的遮阴,但不同植物间的生长和生理指标对遮阴的响应不完全相同,随着遮阴程度增加,3 种植物的叶面积、叶长、叶宽、株高、株幅、茎粗、比叶重、POD 活性和 MDA 含量的变化趋势一致,而 SOD 活性、CAT 活性和脯氨酸含量的变化趋势存在差异。对 3 种植物的耐阴能力进行综合排序,可为其不同遮阴程度的环境栽培提供理论参考。此外,除生长和生理指标外,筛选耐阴指标还需从光合指标、叶片结构等方面研究;遮阴是否对植物生命周期有影响,也需进一步试验考证。

参考文献 References:

- [1] 顾雪丹,吕东,赵祜,陈刚,张涛,王立,褚敏. 遮阴对红砂幼苗生长及光合特性的影响. 干旱区资源与环境, 2023, 37(8): 145-152.
GU X D, LYU D, ZHAO H, CHEN G, ZHANG T, WANG L, CHU M. Influence of shading on growth and photosynthetic

- characteristics of *Reaumuria soongorica* seedlings. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2023, 37(8): 145-152.
- [2] 邓波, 曹燕妮, 方升佐, 尚旭岚. 光照强度对青钱柳叶形态结构、光合特性和生长的影响. *东北林业大学学报*, 2015, 43(8): 1-6.
DENG B, CAO Y N, FANG S Z, SHANG X L. Influence of light intensity on leaf morphological structure, photosynthesis characteristics and growth of *Cyclocarya paliurus*. *Journal of Northeast Forestry University*, 2015, 43(8): 1-6.
- [3] 熊淼. 遮荫对两种白及生理特性的影响. 雅安: 四川农业大学博士学位论文, 2019.
XIONG M. Shading effects on physiological characteristics of two species of *Bletilla*. PhD Thesis. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2019.
- [4] 虞金龙. 城市立体绿化的创新探索. *中国园林*, 2021, 37(12): 6-13.
YU J L. Innovation and exploration of urban three-dimensional greening. *Chinese Landscape Architecture*, 2021, 37(12): 6-13.
- [5] 王业社, 陈立军, 杨贤均, 段林东. 湖南云山野生地被植物资源及其综合评价分析. *草业学报*, 2015, 24(7): 30-40.
WANG Y S, CHEN L J, YANG X J, DUAN L D. A comprehensive evaluation of the wild ground cover plants resources in Yunshan, Hu'nan. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, 24(7): 30-40.
- [6] 唐小清, 崔煜文, 叶自慧, 陈红锋. 华南野生观赏地被植物引种适应性评价与应用. *中国园林*, 2016, 32(6): 89-93.
TANG X Q, CUI Y W, YE Z H, CHEN H F. Introduction adaptability evaluation and application of wild ornamental groundcover species in South China. *Chinese Landscape Architecture*, 2016, 32(6): 89-93.
- [7] MCINTYRE S, LAVOREL S. Livestock grazing in subtropical pastures: Steps in the analysis of attribute response and plant functional types. *Journal of Ecology*, 2001, 89(2): 209-226.
- [8] SCOFFONI C, KUNKLE J, PASQUET-KOK J, VUONG C, PATEL A J, MONTGOMERY R A, GIVNISH T J, SACK L. Light-induced plasticity in leaf hydraulics, venation, anatomy, and gas exchange in ecologically diverse Hawaiian lobeliads. *The New Phytologist*, 2015, 207(1): 43-58.
- [9] JALEEL C A, RIADH K, GOPI R, MANIVANNAN P, INES J, AL-JUBURI H J, ZHAO C X, SHAO H B, PANNEERSELVAM R. Antioxidant defense responses: Physiological plasticity in higher plants under abiotic constraints. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2009, 31(3): 427-436.
- [10] 李世民, 董琼, 金友帆, 李树萍, 李猛, 刘廷彪, 赵兴杰, 陈静, 叶平, 吕梦. 树番茄幼苗叶片性状和生理参数对遮阴的响应及评价. *中国农业科技导报*, 2023, 25(1): 72-82.
LI S M, DONG Q, JIN Y F, LI S P, LI M, LIU T B, ZHAO X J, CHEN J, YE P, LYU M. Response and evaluation of leaf traits and physiological parameters of *Cyphoma betacea* seedlings under shading environment. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2023, 25(1): 72-82.
- [11] 董丽娜, 万志洲, 刘曙雯, 徐海兵, 居峰, 宋伙林, 陈希. 南京紫金山野生地被种子植物资源调查及园林应用分析. *安徽农业科学*, 2009, 37(25): 12274-12280.
DONG L N, WAN Z Z, LIU S W, XU H B, JU F, SONG H L, CHEN X. Investigation and landscape application analysis of wild resources of ground-covering plants on Zijin Mountain in Nanjing. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2009, 37(25): 12274-12280.
- [12] 肖敏, 焦豪妍, 张玉波, 王国才, 张现涛. 华东唐松草的化学成分研究. *中药材*, 2016, 39(4): 778-781.
XIAO M, JIAO H Y, ZHANG Y B, WANG G C, ZHANG X T. Chemical constituents from *Thalictrum fortunei*. *Journal of Chinese Medicinal Materials*, 2016, 39(4): 778-781.
- [13] 王亚楠, 董丽娜, 丁彦芬, 李涵, 宋鹏, 蔡慧, 徐子涵. 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. *应用生态学报*, 2020, 31(3): 769-777.
WANG Y N, DONG L N, DING Y F, LI H, SONG P, CAI H, XU Z H. Effects of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of four *Corydalis* species. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31(3): 769-777.
- [14] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 2000.
LI H S. Principle and Technology of Plant Physiological and Biochemical Experiments. Beijing: Higher Education Press, 2000.
- [15] 刘光杨, 周炜, 陈磊, 王华, 金奇江, 王彦杰, 李娜, 徐迎春. 11 个睡莲品种的耐阴性综合评价. *植物资源与环境学报*, 2020, 29(1): 44-51.
LIU G Y, ZHOU W, CHEN L, WANG H, JIN Q J, WANG Y J, LI N, XU Y C. Comprehensive evaluation of shade tolerance of 11 *Nymphaea tetragona* cultivars. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2020, 29(1): 44-51.
- [16] SULTAN S E. Phenotypic plasticity in plants: A case study in ecological development. *Evolution and Development*, 2003, 5(1): 25-33.
- [17] 双升普, 张金燕, 寸竹, 武洪敏, 孟珍贵, 李龙根, 陈军文. 光照强度驱动典型阴生植物三七的生理生态响应特征. *生态学报*, 2022, 42(9): 3596-3612.

- SHUANG S P, ZHANG J Y, CUN Z, WU H M, MENG Z G, LI L G, CHEN J W. Ecophysiological characteristics of a typically shade-tolerant species *Panax notoginseng* in response to different light intensities. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(9): 3596-3612.
- [18] 张艳. 7 种委陵菜属植物光适应性研究. 北京: 北京林业大学硕士学位论文, 2021.
- ZHANG Y. Research on the light adaptability of seven *Potentilla* species. Master Thesis. Beijing: Beijing Forestry University, 2021.
- [19] RUBERTI I, SESSA G, CIOLFI A, POSSENTI M, CARABELLI M, MORELLI G. Plant adaptation to dynamically changing environment: The shade avoidance response. *Biotechnology Advances*, 2012, 30(5): 1047-1058.
- [20] 熊静, 王臣, 邢文黎, 虞木奎, 成向荣, 张翠. 朱砂根幼苗在不同光照强度下的形态和生理响应. *植物科学学报*, 2018, 36(5): 736-744.
- XIONG J, WANG C, XING W L, YU M K, CHENG X R, ZHANG C. Morphological and physiological responses of *Ardisia crenata* seedlings under different light intensities. *Plant Science Journal*, 2018, 36(5): 736-744.
- [21] 孙帅, 张小晶, 刘金平, 游明鸿, 郭碧花. 遮阴和干旱对苘草生理代谢及抗性系统影响的协同作用. *生态学报*, 2018, 38(5): 1770-1779.
- SUN S, ZHANG X J, LIU J P, YOU M H, GUO B H. Synergistic effects of shade and drought on the physiological metabolism and resistance system of *Arthraxon hispidus*. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(5): 1770-1779.
- [22] DE AZEVEDO NETO A D, PRISCO J T, ENEAS-FILHO J, DE ABREU C E B, GOMES-FILHO E. Effect of salt stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of salt-tolerant and salt-sensitive maize genotypes. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, 56(1): 87-94.
- [23] GILL S S, TUTEJA N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2010, 48(12): 909-930.
- [24] 魏婧, 徐畅, 李可欣, 贺洪军, 徐启江. 超氧化物歧化酶的研究进展与植物抗逆性. *植物生理学报*, 2020, 56(12): 2571-2584.
- WEI J, XU C, LI K X, HE H J, XU Q J. Progress on superoxide dismutase and plant stress resistance. *Plant Physiology Journal*, 2020, 56(12): 2571-2584.
- [25] 童龙, 张磊, 高勇军, 陈丽洁, 耿养会, 李彬. 不同遮阴处理对多花黄精生理生长的影响. *西南林业大学学报 (自然科学)*, 2020, 40(3): 68-75.
- TONG L, ZHANG L, GAO Y J, CHEN L J, GENG Y H, LI B. Growth and physiological characteristics of *Polygonatum cyrtonema* under different shading treatments. *Journal of Southwest Forestry University (Natural Sciences)*, 2020, 40(3): 68-75.
- [26] 陈乾, 邓智文, 黄丽婷, 刘凯, 荣俊冬, 陈礼光, 郑郁善. 遮荫对福建柏幼苗生理特性和叶绿素荧光特性的影响. *福建农林大学学报 (自然科学版)*, 2021, 50(2): 223-229.
- CHEN Q, DENG Z W, HUANG L T, LIU K, RONG J D, CHEN L G, ZHENG Y S. Effects of shading on physiological characteristics and chlorophyll fluorescence characteristics of *Fokienia hodginsii* seedlings. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition)*, 2021, 50(2): 223-229.
- [27] 陈斌, 薛晴, 李子葳, 杨宇佳, 杨小梅, 薄杉, 李强, 何淼. 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.
- CHEN B, XUE Q, LI Z W, YANG Y J, YANG X M, BO S, LI Q, HE M. Effects of light intensities on physiological characteristics and ultrastructure of four Commelinaceae Plants. *Acta Agrestia Sinica*, 2021, 29(2): 281-292.
- [28] 张永强, 雷钧杰, 陈传信, 徐其江, 聂石辉, 段留生. 遮阴程度对小麦旗叶内源激素含量、抗氧化酶活性及光合特性的影响. *麦类作物学报*, 2024, 44(10): 1334-1341.
- ZHANG Y Q, LEI J J, CHEN C X, XU Q J, NIE S H, DUAN L S. Effects of shading degree on endogenous hormone content, antioxidant enzyme activity and photosynthetic characteristics of wheat flag leaves. *Journal of Triticeae Crops*, 2024, 44(10): 1334-1341.
- [29] 薛旭鹏, 尤海舟, 吴一晗, 陈炳成, 陈驹昌, 于玮玮. 遮阴对栓皮栎幼苗的生长生理及叶片解剖结构的影响. *东北林业大学学报*, 2022, 50(8): 15-21.
- XUE X P, YOU H Z, WU Y H, CHEN B C, CHEN F C, YU W W. Effect of shading on the growth physiology and leaf anatomical structure of *Quercus variabilis* seedlings. *Journal of Northeast Forestry University*, 2022, 50(8): 15-21.
- [30] 张梦如, 杨玉梅, 成蕴秀, 周滔, 段晓艳, 龚明, 邹竹荣. 植物活性氧的产生及其作用和危害. *西北植物学报*, 2014, 34(9): 1916-1926.
- ZHANG M R, YANG Y M, CHENG W X, ZHOU T, DUAN X Y, GONG M, ZOU Z R. Generation of reactive oxygen species and their functions and deleterious effects in plants. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2014, 34(9): 1916-1926.
- [31] YUAN X K, YANG Z Q, LI Y X, LIU Q, HAN W. Effects of different levels of water stress on leaf photosynthetic characteristics

- and antioxidant enzyme activities of greenhouse tomato. *Photosynthetica: International Journal for Photosynthesis Research*, 2016, 54(1): 28-39.
- [32] 吕晋慧, 李艳锋, 王玄, 任磊, 冯雁梦, 赵夏陆, 张春来. 遮阴处理对金莲花生生长发育和生理响应的影响. *中国农业科学*, 2013, 46(9): 1772-1780.
- LYU J H, LI Y F, WANG X, REN L, FENG Y M, ZHAO X L, ZHANG C L. Impact of shading on growth development and physiological characteristics of *Trollius chinensis* Bunge. *Scientia Agricultura Sinica*, 2013, 46(9): 1772-1780.
- [33] SUBBARAO G V, CHAUHAN Y S, JOHANSEN C. Patterns of osmotic adjustment in pigeonpea-its importance as a mechanism of drought resistance. *European Journal of Agronomy*, 2000, 12: 239-249.
- [34] ARORA S, SARADHI P P. Light induced enhancement in proline levels under stress is regulated by non-photosynthetic events. *Biologia Plantarum*, 2002, 45(4): 629-632.
- [35] 黄永韬, 杨好珍, 黄永芳, 李荣喜, 郝磊. 不同遮阴处理对 3 种茶花生理特性的影响. *广东林业科技*, 2012, 28(5): 16-21.
- HUANG Y T, YANG H Z, HUANG Y F, LI R X, HAO L. Effects of the physiological indices in three varieties of *Camellia* by different shade treatments. *Guangdong Forestry Science and Technology*, 2012, 28(5): 16-21.
- [36] DINGKUHN M, CRUZ R T, O'TOOLE J C, TURNER N C, DOERFFLING K. Responses of seven diverse rice cultivars to water deficits. III. Accumulation of abscisic acid and proline in relation to leaf water-potential and osmotic adjustment. *Field Crops Research*, 1991, 27(1): 103-107.
- [37] 唐钢梁, 李向义, 林丽莎, 李磊, 鲁建荣. 骆驼刺在不同遮阴下的水分状况变化及其生理响应. *植物生态学报*, 2013, 37(4): 354-364.
- TANG G L, LI X Y, LIN L S, LI L, LU J R. Change of different shading on moisture conditions and the physiological response in *Alhagi sparsifolia*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2013, 37(4): 354-364.
- [38] 王俊峰, 冯玉龙, 梁红柱. 紫茎泽兰光合特性对生长环境光强的适应. *应用生态学报*, 2004(8): 1373-1377.
- WANG J F, FENG Y L, LIANG H Z. Adaptation of *Eupatorium adenophorum* photosynthetic characteristics to light intensity. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004(8): 1373-1377.
- [39] 胡肖肖, 段玉侠, 金荷仙, 唐宇力, 庄晓林. 4 个杜鹃花品种的耐荫性. *浙江农林大学学报*, 2018, 35(1): 88-95.
- HU X X, DUAN Y X, JIN H X, TANG Y L, ZHUANG X L. Shade tolerance of four *Rhododendron* cultivars. *Journal of Zhejiang Agriculture and Forestry University*, 2018, 35(1): 88-95.
- [40] 宋丽君, 聂晓玉, 何磊磊, 蒯婕, 杨华, 郭安国, 黄俊生, 傅廷栋, 汪波, 周广生. 饲用大豆品种耐荫性鉴定指标筛选及综合评价. *作物学报*, 2021, 47(9): 1741-1752.
- SONG L J, NIE X Y, HE L L, KUAI J, YANG H, GUO A G, HUANG J S, FU T D, WANG B, ZHOU G S. Screening and comprehensive evaluation of shade tolerance of forage soybean varieties. *Acta Agronomica Sinica*, 2021, 47(9): 1741-1752.
- [41] 张衡锋, 杨绮, 韦庆翠, 张焕朝. 盐胁迫对 10 个品种紫薇的影响及其耐盐性综合评价. *东北林业大学学报*, 2023, 51(9): 34-40.
- ZHANG H F, YANG Q, WEI Q C, ZHANG H C. Effects of salt stress and salt tolerance on ten *Lagerstroemia indica* varieties. *Journal of Northeast Forestry University*, 2023, 51(9): 34-40.
- [42] 陈菊艳, 邓伦秀, 李鹤, 龙海燕, 徐超然. 遮光对贵州原产两种金花茶生长发育和生理特性的影响. *南京林业大学学报 (自然科学版)*, 2022, 46(3): 83-90.
- CHEN J Y, DENG L X, LI H, LONG H Y, XU C R. Effects of shading on growth, development and physiology of two golden camellia species originated in Guizhou Province. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition)*, 2022, 46(3): 83-90.
- [43] 朱萱, 高康, 滕文军, 蓝嘉华, 张辉, 范希峰, 岳跃森, 滕珂, 温海峰, 武菊英, 丁国昌. 遮阴 5 种观赏草表型的影响及耐荫性评价. *草地学报*, 2023, 31(7): 2096-2106.
- ZHU X, GAO K, TENG W J, LAN J H, ZHANG H, FAN X F, YUE Y S, TENG K, WEN H F, WU J Y, DING G C. Effects of shade on phenotypes and shade tolerance evaluation of five ornamental grasses. *Acta Agrestia Sinica*, 2023, 31(7): 2096-2106.

(责任编辑 张瑾)