

不同遮荫条件下牡丹的补偿性生长特性研究

赵 威¹, 王征宏¹, 侯小改¹, 刘改秀², 马 松¹

(1. 河南科技大学 农学院 河南 洛阳 471003; 2. 中国洛阳国家牡丹基因库, 河南 洛阳 471006)

摘 要: 对牡丹品种洛阳红(*Paeonia suffruticosa* Andr. cv. Luoyanghong)进行不同强度的遮荫和枝叶去除处理, 研究牡丹在遮荫条件下的补偿性生长特性。结果表明: 在适度的遮光条件(如 50%)和轻中度的枝叶去除强度(20%~50%)下, 与对照及其它处理相比, 牡丹的累积生物量增加, 茎叶比减小, 更新芽增多, 剩余叶片叶绿素浓度提高, 表现出明显的补偿性效应, 趋向有利于牡丹生长的方向变化。在强度遮荫(80%)与强度枝叶去除(80%)条件下, 除茎叶比外, 牡丹其它各项指标均小于对照或与对照无显著差异, 不适宜作为牡丹的优先生长条件。

关键词: 遮荫; 枝叶去除; 累积生物量; 再生性; 补偿性生长

中图分类号: S 685.11 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2009)02-0190-04

在自然界, 植物生长的最适环境往往很少存在。除受到干旱、霜冻等产生的生理胁迫外, 植物在其生活史中经常会遇到各种类型的机械伤害, 例如昆虫啃食、家畜践踏、人为刈割以及冰雹袭击等, 使植物损失掉大部分的生长组织和光合器官, 限制了植物生长, 最终降低了生物产量。而补偿性生长则是植物受到伤害后, 为弥补伤害造成的损失所产生的一种积极的自我调节能力^[1]。

植物受伤害后的补偿生长作用具有可塑性且可随所在的环境而变化, 取决于植物与环境的相互作用^[2]。光是调控植物生长发育的重要环境因子。不同植物对光强具有不同的适应性, 这一方面与植物生长发育的环境有关, 另一方面也是植物长期适应环境的结果。一种植物长期生长在不同的光环境下, 光环境会对其表型及生理生态特性产生不同的影响。遮荫同样对植物的生长产生多方面的影响, 可以降低到达地表的太阳总辐射量, 改变地表层的地、气温度以及相对湿度等, 进而影响植物叶片叶绿素含量、光合蒸腾速率、物质分配与产量形成^[3]。

在自然条件下某种植物遮荫环境中对枝叶去除的生理生态效应, 尤其是补偿性生长的研究目前还未见报道。该试验试图通过改变光照条件研究牡丹对枝叶去除的补偿性生长响应。研究在一定程度上可以改进牡丹现有的遮荫与枝条修剪等栽培管理措施, 提高牡丹的

生态适应性, 以产生更好的经济效益和社会效益。

1 材料与方法

1.1 试验样地概况

试验于 2008 年 6~10 月进行, 试验地设在中国洛阳国家牡丹基因库牡丹种植基地。该基地位于河南省西部洛阳市邙山地区, 属暖温带大陆性季风气候, 春季干旱, 夏热多雨, 秋季温和, 冬季寒冷。年均气温 14.9℃, 年均降水量 578.2 mm, 年平均日照时间为 2 600 h, 主导风向为东北风和西北风^[4]。

1.2 供试材料

试验材料取于中国洛阳国家牡丹基因库牡丹种植基地的洛阳红(*Paeonia suffruticosa* Andr. cv. Luoyanghong)品种, 种植期 2 年, 植株健壮, 长势均匀一致, 无病虫害。试验期间, 所有牡丹植株不进行任何浇水和施肥处理。

1.3 试验设计

1.3.1 遮荫处理 随机选取 60 株牡丹植株, 6 月上旬选用透光率分别为 50% 和 20% 的黑色遮荫网, 为试验植株搭遮荫棚, 其透光率在下午 2 时光线最充足时用照度计测得。对照为不遮荫。

1.3.2 枝叶去除处理 经过 15 d 的遮荫适应后, 对其进行第 1 次枝叶去除处理。每一遮荫强度下(遮荫 0%、50% 和 80%)随机选取 20 株牡丹, 分别剪除其地上部分的 0%、20%、50%、80% 的枝叶, 每个枝叶去除强度 5 次重复(5 株)。之后每隔 20 d 每株牡丹固定进行 1 次相同强度的枝叶去除, 直到 10 月下旬用剪刀剪掉所有地上部分, 枝叶去除处理全部结束。

1.4 测定项目

1.4.1 累积地上生物量 每次取样时, 按不同遮荫条件下不同去叶强度单株去除相应强度的枝叶, 分别装入已

第一作者简介: 赵威(1975-), 男, 内蒙古临河市人, 博士, 副教授, 现从事植物生理生态研究工作。E-mail: zhwibcas@163.com。

基金项目: 河南科技大学人才科学研究基金资助项目(09001161); SRTP 资助项目(2007)。

收稿日期: 2008-09-28

标记好的牛皮纸信封中,带回实验室,65℃条件下24 h 烘干后称重,将每次称取的重量相加即为各单株去除枝叶的总生物量;10月下旬,将牡丹植株地上部分的茎叶全部剪取后,分别装入标记好的信封中,带回实验室,65℃条件下24 h 烘干后称重。将每次剪除的与最终收获的茎叶生物量相加即为单株的累积地上生物量。

1.4.2 茎叶比 为牡丹所有收获的茎生物量与叶生物量之比。

1.4.3 更新芽数 即牡丹在去除枝叶处理后新增加的芽数。在每次去除枝叶前,逐株数取芽的数目,然后减去上次测得的数目,即得更新芽数。最后求出每个处理的5个重复的平均值。

1.4.4 剩余叶片叶绿素含量的测定 分别在7月20日和8月10日各测定1次。取样时,随机取单株叶片称取0.20 g,保湿带回实验室。测定时,将称取好的叶片清洗干净,待叶片表面水分蒸发后,剪碎放入25 mL 试管中,注入95%乙醇25 mL,萃取24 h后用紫外可见分光光度计分别在665 nm 和 649 nm 下比色测定D值。每处理3次重复。

1.5 数据处理

试验数据使用 SPSS (SPSS Inc., Chicago, IL, USA) 软件进行统计分析。在同一遮荫条件下不同枝叶去除强度之间,或同一枝叶去除强度不同遮荫条件下的结果比较使用 one-way ANOVA (Duncan test)进行单变量单因素方差分析。对遮荫和枝叶去除的交互效应使用 General Linear Model 进行单变量二因素方差分析。

2 结果与分析

2.1 遮荫和枝叶去除对牡丹累积地上生物量的影响
遮荫和枝叶去除对牡丹累积地上生物量有明显的影响(图1)。在无遮荫条件下,20%与50%枝叶去除处理的累积地上生物量都较对照(0%)有显著增加($P<0.05$),表现为明显的超补偿生长;而80%枝叶去除处理则显著下降($P>0.05$),表现为欠补偿生长。在50%遮荫条件下,20%与50%枝叶去除强度处理与无遮荫条件相比,对牡丹累积地上生物量影响结果相似,但80%枝叶去除强度下牡丹的累积地上生物量同样大于对照($P<0.05$),表现为明显的超补偿生长,并与无遮荫和遮荫80%处理有极显著差异($P<0.01$)。在遮荫80%条件下,其枝叶去除结果与不遮荫处理相似,且无显著差异($P>0.05$)。

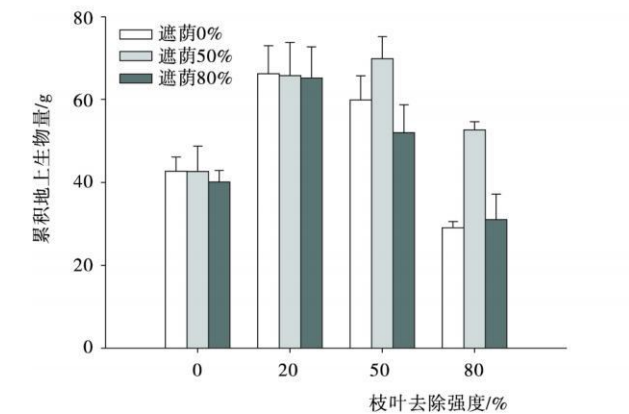


图1 牡丹在不同遮荫和枝叶去除条件下的累积地上生物量变化

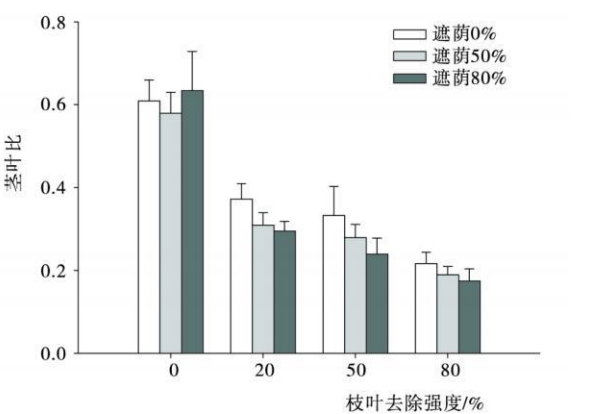


图2 牡丹在不同遮荫和枝叶去除条件下的茎叶比变化

2.2 遮荫和枝叶去除对牡丹茎叶生物量分配的影响
遮荫和枝叶去除对牡丹茎叶生物量分配影响显著,但具有相似的规律性,即不论为哪一种遮荫处理,牡丹茎叶比均随着枝叶去除强度的增加而依次下降(图2)。但在不同遮荫条件下,同一枝叶去除强度对牡丹茎叶比无显著影响($P>0.05$)。

2.3 遮荫和枝叶去除对牡丹更新芽影响

遮荫和枝叶去除对牡丹更新芽的数量变化有显著的影响(图3)。在无遮荫条件下,20%与50%枝叶去除强度下,牡丹植株的更新芽最多,且显著大于对照($P<0.05$)。而80%枝叶去除强度下牡丹植株的更新芽数最

少,且与对照相比无显著差异($P>0.05$)。从图3还可知,遮荫对牡丹更新芽数量变化影响较小,其变化原因主要是由于去除枝叶的影响。

2.4 遮荫和枝叶去除对牡丹剩余叶片叶绿素含量的影响
遮荫和枝叶去除对牡丹剩余叶片叶绿素浓度同样有显著的影响(图3)。在无遮荫条件下,枝叶去除20%和50%植株剩余叶绿素含量显著高于对照($P<0.05$),枝叶去除80%植株与对照无显著差异($P>0.05$)。在遮荫50%条件下,枝叶去除20%植株剩余叶片叶绿素含量最高并与其它三种处理相比差异显著($P<0.05$)。在遮荫80%条件下,其结果与50%遮荫条件相似。在同一去

叶强度下,随着遮荫强度的增大,牡丹剩余叶片叶绿素浓度有增加的趋势,并且个别处理与对照相比差异显

著。表明遮荫与枝叶去除处理对牡丹叶片叶绿素含量均有影响。

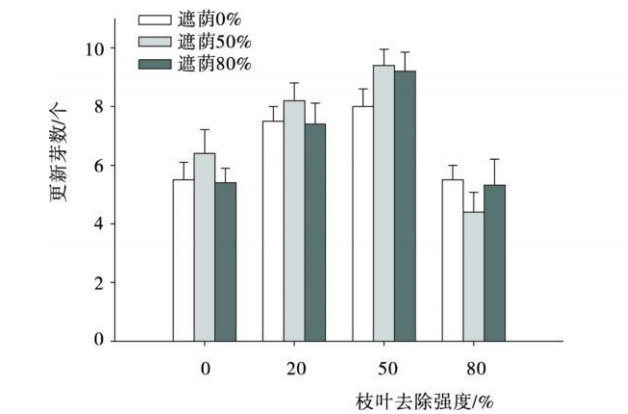


图3 牡丹在不同遮荫和枝叶去除条件下的更新芽数变化

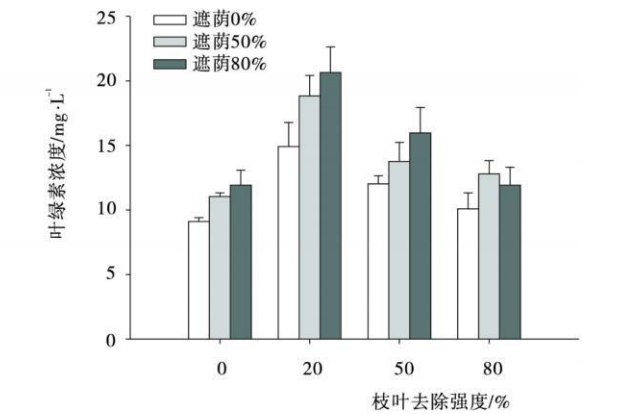


图4 牡丹剩余叶片在不同遮荫和枝叶去除条件下的叶绿素浓度变化

2.5 遮荫和枝叶去除对牡丹影响的二因素方差分析
为了找出遮荫和枝叶去除对牡丹生长影响的根本原因,通过进行遮荫和枝叶去除对各测定指标影响显著性的二因素方差分析,由表1可知,遮荫处理对牡丹累积地上生物量变化没有显著影响,其主要影响因素为枝叶去除处理及遮荫×枝叶去除的交互效应。对牡丹更新芽而言,其主要影响因素为枝叶去除处理,且达到了极显著;而遮荫处理及遮荫×枝叶去除交互效应对其无显著影响。牡丹茎叶比与更新芽数的影响因素相同,且同样达到极显著。遮荫处理、枝叶去除处理以及二者的交互作用均是牡丹剩余叶片叶绿素浓度变化的主导因素,其中遮荫处理与遮荫×枝叶去除交互效应对牡丹剩余叶片叶绿素浓度变化影响极为显著。

性生长趋势,例如草原灌木小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)在采食程度较轻时,可促进其枝条的生长,增加可食部分的生物量,表现为超补偿性生长;随着采食强度的增加,其补偿能力逐渐降低,表现为欠补偿生长^[9]。这与该试验结果相一致。茎叶比减小是植物体中其它组织(例如根和茎)的能量向叶片转移的结果。植株叶片在枝叶去除后,为了生存必须要拥有足够的源器官(主要是叶)来为满足其生长所需的营养物质。这样,植株体内的营养物质集中转运到新生组织内,新叶便得到迅速生长。茎叶比的减小相对扩大了牡丹的光合作用面积,同时那些不能进行有效的光合作用并呼吸消耗营养资源的衰老叶片也得到剔除,从而促进了植物的补偿性生长。对植物进行适度的枝叶去除可以促进芽的更新,这有利于植物将更多的能量用于无性繁殖能够更好的适应外界环境的伤害^[4]。

表1 遮荫和枝叶去除对牡丹数量和生理特征影响的二因素方差分析

	自由度	累积地上生物量	更新芽数	茎叶比	剩余叶片叶绿素含量
遮荫	2	0.068	0.369	0.369	0.000
枝叶去除	3	0.021	0.000	0.000	0.049
遮荫×枝叶去除	6	0.024	0.898	0.898	0.002

注:表中各参数测定数值为二因素方差分析的F值, E> 0.05, 无显著影响; F< 0.05, 有显著影响; F< 0.01, 有极显著影响。

适当的遮荫能够使植物的地上生物量增加^[7],其主要原因可能是:遮荫能使植物叶片变薄,显著提高比叶面积^[8]。而比叶面积增大,植物的有效光合面积增加,植株的整体光合能力提高,地上生物量增加;植物为了适应光照条件的改变,而会产生一系列的变化来补偿光照的不足,例如遮荫可以使植物叶片的叶绿素含量增加^[9]。这可能是因为遮荫后光照减弱,光合机构运转变缓,光合效率降低。植株为适应弱光只有通过增加叶绿素的含量来尽可能地吸收太阳光能。该试验也发现遮荫后牡丹剩余叶片的叶绿素浓度有增加的趋势,因此遮荫与枝叶去除的互作效应对牡丹地上生物量的增加同样有显著的贡献(表1)。虽然类似试验证明,枝叶去除同样可以增加剩余叶片的叶绿素含量^[10],但在实际的栽培管理措施中,我们认为如果适当的结合遮荫处理会更有利于牡丹的生长。

3 讨论
不同枝叶去除强度对牡丹的数量特征影响非常明显,是累积地上生物量、茎叶比和更新芽数变化的主导因素(表1),并且在20%和50%枝叶去除强度下表现出一定的超补偿效应。植物枝叶去除后的超补偿性生长取决于这种伤害对植物生长产生的促进与抑制作用之间的净效应,而这种净效应不但与枝叶去除强度有关,而且与间隔时间、植物种类等密切联系^[5]。
植物在不同的枝叶去除强度下表现出不同的补偿

总之, 该试验证明, 牡丹在遮荫条件下的补偿性生长主要体现在累积生物量增加、茎叶比减小、更新芽增多以及剩余叶片的叶绿素浓度提高等方面, 但仍未充分考虑补偿性生长产生的其它条件以及影响因素, 例如补偿性光合作用、顶端优势的打破以及资源可利用水平的差异等, 这需要在今后的研究中加入补充和完善。

参考文献

[1] 赵威, 王征宏. 植物的补偿性生长[J]. 生物学通报, 2008, 43(3): 11-12.
[2] Zhao W, Chen S P, Lin G H. Compensatory growth responses to clipping defoliation in *Leymus chinensis*(Poaceae) under nutrient addition and water deficiency conditions[J]. Plant Ecology, 2008, 196: 85-99.
[3] 文军, 刘金祥, 赵玉红. 草本植物遮荫效应的研究进展[J]. 草业科学, 2007, 24(9): 93-97.

[4] 王高潮, 张西方. 中国洛阳国家牡丹园[M]. 北京: 中国林业出版社, 2004.
[5] Ferraro D O, Oesterhehl M. Effect of defoliation on grass growth[J]. A quantitative review. Oikos 2002 98: 125-133.
[6] 曹成有, 朱丽辉, 蒋德明, 等. 小叶锦鸡儿对牲畜啃食补偿效应的模拟试验研究[J]. 草业学报, 2004, 13: 65-69.
[7] 范燕萍, 余让才, 郭志华. 遮荫对匙叶天南星生长及光合特性的影响[J]. 园艺学报, 1998 25(3): 270-274.
[8] 王雁, 苏雪痕, 彭镇华. 植物耐荫性研究进展[J]. 林业科学研究, 2002, 3(1): 349-355.
[9] 杨俊霞, 郭宝林, 鲁韧强, 等. 遮荫对美国黑莓生长及光合特性的影响[J]. 园艺学报, 2005, 32(2): 292-294.
[10] Martens B, Trumble J. Structural and photosynthetic compensation for leaf miner (Diptera: Agromyzidae) injury in limabeans[J]. Environmental Entomology, 1987 16: 380-387.

Compensatory Growth Characteristics of the Peony under Different Shading Conditions

ZHAO Wei¹, WANG Zheng-hong¹, HOU Xiao-gai¹, LIU Gai-xiu², MA Song¹

(1.College of Agriculture, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471003, China; 2. China National Peony Gene Bank, Luoyang, Henan 471006, China)

Abstract: The compensatory growth characteristics were studied in peony (*Paeonia suffruticosa* Andr. cv. Luoyang-hong) under different shading conditions. The results showed that under moderate shading (50%) and defoliation intensities (20% ~ 50%) conditions, the compensatory effects were found as a result of a significant increase in the accumulated biomass, regenerated bud amount and chlorophyll concentration of remnant leaves but a significant decrease in the stem/leave ratio of peony when compared with those of CK and other treatments. All these changes were advantageous to the growth of peony. Under intense shading (80%) and defoliation intensities (80%) conditions, however, it was less than or no significant difference in each measured index in comparison with that of CK except the stem/leave ratio. So, such treatment was not a priority selection for peony as a favorable growth condition.

Key words: Shading; Defoliation; Accumulated biomass; Regeneration; Compensatory growth

新装修房子养花有讲究

1 吊兰

吊兰叶片细长柔软, 从叶腋中抽生出小植株, 由盆沿向下垂, 舒展散垂, 似花朵, 四季常绿, 有“空中仙子”的美称。吊兰在众多吸收有毒物质的植物中, 功效位居第一。据测试, 在 8~10m² 的房间内只要放上一盆吊兰, 就可可在一天内吸收掉 86% 的甲醛; 能将室内电器、塑料制品、涂料以及煤气燃烧后散发出来的一氧化碳、过氧

化氮等有害气体吸收分解为无害物质, 并且还能够分解复印机、打印机所排放的苯, “吞噬”尼古丁等。

2 常春藤

常春藤属多年生常绿藤本植物, 叶互生, 其叶卵形或宽卵形, 枝蔓细弱而柔软, 能攀援在其他物体上。常春藤是吸收苯最有效的植物之一。据了解, 一盆常春藤能吞食 8~10 m² 的房间内 90% 的苯, 能对付从室外带回

来的细菌和其他有害物质, 甚至可以吸纳连吸尘器都难以吸到的灰尘。

3 铁树

铁树属常绿乔木, 茎粗圆柱状, 没有分枝, 有粗大的叶脉, 鱼鳞状。叶簇生于茎顶, 大型羽状复叶排列紧密, 小叶短而窄, 呈龙骨状。铁树是吸收室内苯污染的高手, 有人计算过, 铁树能去除香烟、人造纤维中释放的 80% 苯, 而且还能有效分解存在于地毯、绝缘材料、胶合板中的甲醛和隐匿于壁纸中对肾脏有害的二甲苯。