

文章编号: 1001-1498(2002)03-0349-07

# 植物耐荫性研究进展

王雁<sup>1</sup>, 苏雪痕<sup>2</sup>, 彭镇华<sup>1</sup>

(1. 中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091; 2. 北京林业大学园林学院, 北京 100083)

**摘要:** 植物为适应荫蔽的环境, 导致在叶片形态、解剖构造、叶绿体结构与运动、光合色素含量及光量子产额、光合作用单位、电子传递等方面产生变化或特化, 以保证在弱光量子照射条件下仍能充分利用光能, 维持生长所需的能量平衡, 进行正常的生命活动。

**关键词:** 植物耐荫性; 光能利用; 叶片解剖构造; 叶绿体运动; 光合作用单位; 量子效率; 色素含量; 电子传递

**中图分类号:** Q945      **文献标识码:** A

遮荫是使植物产生光量子密度限制的环境或人为因子。一般而言, 遮荫是指植物在足够长的时间内生活在非饱和光量子密度(光限)条件下。遮荫可以是永久性的, 如在热带雨林中; 可以是季节性的, 如在落叶林或建筑的周围; 也可以是不规则的, 如林内光斑期对植物的影响等。植物耐荫性(shaded-tolerance 或 shade-adapted)是指植物在弱光照(低光量子密度)条件下的生活能力。这种能力是一种复合性状。植物为适应变化了的光量子密度而产生了一系列的变化, 从而保持自身系统的平衡状态, 并能进行正常的生命活动。耐荫植物的筛选和应用是合理建立复层种植结构、提高单位面积绿地绿化生态效益的关键措施, 因而植物耐荫性的研究, 在模拟自然、进行城市森林建设中具有十分重要的意义, 日益受到人们的普遍关注。

## 1 叶片吸收光能特性

叶片是植物吸收光量子进行光合作用的场所, 其光能吸收特性直接决定着植物光能利用效率的大小。大部分陆生植物一般反射和透射掉 20% 的入射光量子密度, 即从近轴面到远轴面的有效光量子水平基本上是 80%。光量子在叶内的传导是一个能量转移过程, 因而叶内不同部位的光量子密度不同, 即叶内存在着光梯度的变化。

叶内光梯度受叶片解剖构造及入射光的方向特性的共同影响<sup>[1]</sup>。在具有柱状栅栏组织的叶片中, 弱入射光平行则光梯度相对较浅; 若是漫射光则光梯度较大。相反, 在只具海绵组织的叶片中, 光梯度不受入射光的平行程度的影响。叶内光梯度量值的变化与(1)细胞大小及叶背散射/叶面散射的比; (2)叶片光学深度和组织厚度的变化<sup>[2]</sup>; (3)组织发育的程度<sup>[3]</sup>, 入射光量子通量密度的日变化、季节变化等相一致。

叶表附属物, 如表皮毛、短柔毛等, 可以降低光量子吸收<sup>[4,5]</sup>。除此之外, 叶表对叶片吸收光特性的影响有: (1)改变反射方式<sup>[6]</sup>; (2)通过凸起的细胞表面弯曲降低散射光的反射, 并且

收稿日期: 2001-09-21

基金项目: “九五”国家重点科技攻关“中国森林生态网络体系建设研究”项目内容

作者简介: 王雁(1969), 女, 黑龙江哈尔滨人, 副研究员, 园林博士。

可以增加叶内光强度<sup>[7]</sup>; (3) 通过薄膜光干涉选择性地削弱光强<sup>[8]</sup>。在具有上下表皮的叶片中, 栅栏组织层提供了一个叶绿体暴露于强光辐射的中心, 长的中心液泡和细胞间隙使得光线能够照射到分布于海绵组织细胞的叶绿体<sup>[9,10]</sup>。具有很小的重量/直径比的栅栏组织叶绿体聚集于远轴面, 形成比较密集的叶绿体层<sup>[9]</sup>。树木结构使其能够分别以单层或复层叶绿体的方式于林冠下有效地捕获光量子<sup>[11]</sup>。单层叶绿体有较高的光量子捕获率, 而复层叶绿体则通过暴露更多的叶绿体来利用光流动率以进行光合作用。

## 2 植物对低光量子密度的反应

### 2.1 光环境

植物生长光环境, 一方面指宏观上整个植株生长所处的光照环境条件, 如全光条件或遮荫条件; 另一方面, 指植物叶片所处的环境, 这对植物光合作用更具实际意义, 同一株植物很多时候上部叶片处于光合作用饱和或光抑制水平上, 而下部叶片却是在非饱和光环境中吸收光量子<sup>[3]</sup>。叶片所处光环境决定了叶内光强与 CO<sub>2</sub> 浓度的平衡, 而该平衡又部分地取决于由于栅栏组织发育不同而产生的叶内光梯度的强弱<sup>[1]</sup>。

### 2.2 植物对低光量子密度的反应

植物对低光量子密度的反应, 一般表现为两种类型, 即避免遮荫和忍耐遮荫<sup>[12]</sup>。

具有避免遮荫能力的植物, 先锋树种表现明显。当轻度遮荫时, 其叶片作出很小的适应调节, 同时降低径生长并加快高生长, 以早日冲出遮蔽的光环境; 但当遮荫增大时, 则很难对新的光环境作出反应, 或表现出黄化现象或最终被耐荫植物取代。黄化现象可以看成是植物与不利的光环境做斗争的一个极端情况。

忍耐遮荫, 在顶极群落的中下层植物以及部分阳性植物的叶幕内部或下层叶片上表现比较突出。具有忍耐遮荫能力的植物, 其叶片形态特征与低光量子密度的光环境极为协调, 从而保证植物在较低的光合有效辐射范围内, 有机物质的平衡为正值<sup>[13]</sup>。这种对低光量子密度的适应, 包括了生理生化及解剖上的变化, 如色素含量、RuBP 羧化酶活性以及叶片栅栏组织与海绵组织的比例关系、叶片大小、厚度等的改变。

## 3 植物耐荫性及其机理

在隐蔽的条件下, 植物一方面通过增强充分吸收低光量子密度的能量, 提高光能利用效率, 使之高效率地转化为化学能; 另一方面降低用于呼吸及维持其生长的能量消耗, 使光合作用同化的能量以最大比例贮存于光合作用组织中等途径来适应低光量子密度环境, 维持其正常的生存生长。

### 3.1 保持吸收光量子的最大能力

3.1.1 形态调节 植物对低光量子密度环境的适应, 首先表现在其形态上: 侧枝、叶片向水平方向分布, 扩大与光量子的有效接触面积, 以提高对散射光、漫射光的吸收<sup>[13,14]</sup>。另外, 多数荫蔽条件下的植物叶片没有蜡质和革质, 表面光滑无毛, 这样就减少了对光的反射损失。

3.1.2 栅栏组织退化和叶绿体的运动 很多研究指出, 耐荫植物叶片较阳性植物叶片薄, 比叶重小<sup>[15~19]</sup>, 这不仅是叶内单细胞尺寸变小, 同样是细胞层数减少<sup>[18]</sup>的结果。

耐荫植物与喜光植物相比, 其叶片具有发达的海绵组织, 而栅栏组织细胞极少或根本没有

典型的栅栏薄壁细胞<sup>[1,18,20,21]</sup>,这是植物耐荫的解剖学机理之一。柱状的栅栏组织细胞使光量子能够透过中心液泡<sup>[22]</sup>或细胞间隙<sup>[1]</sup>造成光能的投射损失。因而,相对发达的海绵组织不规则的细胞分布对于减少光量子投射损失,提高弱光照条件下的光量子利用效率具有十分重要的意义。

叶绿体层的形成是通过栅栏组织细胞的形状调节完成的。耐荫植物的叶绿体呈狭长的串状或连续的层状分布<sup>[23]</sup>,这种结构可以通过减少光量子穿透叶片的量而降低“筛效应”。叶绿体通过方向与叶内光量子分布(光梯度)相一致的运动,使其能更充分地利用透入叶片的光量子,从而使光合作用尽可能地完善起来<sup>[24,25]</sup>。

3.1.3 色素含量变化 叶绿素是植物的光合色素,具有吸收和传递光量子的功能。叶绿素含量随光量子密度的降低而增加,但叶绿素 a/b 值却随光量子密度的降低而减小<sup>[26-28]</sup>。低的叶绿素 a/b 值能提高植物对远红光的吸收<sup>[26,29]</sup>。因而在弱光下,具有较低的叶绿素 a/b 值及较高的叶绿素含量的植物,也具有较高的光合活性<sup>[30,31]</sup>。

高等植物除含有叶绿素外,还含有类胡萝卜素等辅助色素<sup>[19]</sup>,这些色素在光合作用中具有较大的贡献,如增加胡萝卜素可以避免叶绿素的光氧化及紫外线辐射伤害<sup>[26,29]</sup>。在一些单细胞生物中发现叶绿素 C<sub>1</sub>、C<sub>2</sub> 的存在<sup>[32]</sup>,尽管这些辅助色素与水深及光质的改变相关联<sup>[33]</sup>,但现有的证据表明这是提高在低光量子密度条件下总光量子吸收的一个有效途径<sup>[33,34]</sup>。

### 3.2 提高光能利用效率

在遮荫(光限)条件下,保持较高的光能利用效率对植物生长以及许多有关的生物化学、生理和形态过程都是至关重要的。因而,在遮荫而导致的光照不足情况下,植物光合作用曲线变化就是一种重要的植物光能利用效率的反应。同时,吸收量子效率和光合作用单位(PSU)直接影响着植物光合效率的高低。

3.2.1 光合作用曲线 很多学者指出<sup>[13,35,36]</sup>,耐荫植物的光—光响应曲线与喜光植物的相应曲线不同:(1)光补偿点向较低的光量子密度区域转移;(2)曲线的初始部分(表观量子效率)迅速增大;(3)饱和光量子密度低;(4)光合作用高峰较低。正如 Bjorkman 等<sup>[37]</sup>的研究所指出的,光响应曲线变化的不同程度不仅是不同种类的植物所具有的特性,而且也是同一种植物的不同生态型所具有的特性。

植物光补偿点低,意味着植物在较低的光强下就开始了有机物质的正向增长,光饱和点低则表明植物光合作用速率随光量子密度的增大而迅速增加,很快即达到最大效率。因而,较低的光补偿点和饱和点使植物在光限条件下以最大能力利用低光量子密度,进行最大可能的光合作用,从而提高有机物质的积累,满足其生存生长的能量需要。

3.2.2 量子效率 光合作用曲线的初始部分,即表观量子效率,是替代量子效率的一个指标<sup>[38]</sup>。量子效率是指光合作用机构每吸收一摩尔光量子后光合释放的 O<sub>2</sub> 摩尔数或同化 CO<sub>2</sub> 的摩尔数<sup>[38,39]</sup>。Ehleringer 和 Pearcy<sup>[40]</sup>等通过对 C<sub>3</sub> 和 C<sub>4</sub> 的部分单子叶和双子叶植物 CO<sub>2</sub> 吸收量子效率的测定,指出:生长期间的光量子密度变化一般不影响量子效率,虽然阳生叶(喜光植物)的最大光合速率比阴生叶(耐荫植物)高得多,但二者的量子效率却是相似的。这与许多研究的结果相一致<sup>[26,40-43]</sup>,说明耐荫植物具有更强的捕获光量子用于光合作用的能力<sup>[44]</sup>。

3.2.3 光合作用单位(PSU) PSU 是一个含有 600 个叶绿素分子(每个光系统 300 个)和一个电子传递链,能够独立地完成光的捕获及释放 O<sub>2</sub> 和还原 NADP 的复合物<sup>[39,45]</sup>。

植物 PSU 大小因植物种和生长环境条件的不同而异。Malkin 和 Fork<sup>[46]</sup>对 8 种阳性植物和 6 种阴性植物的测定结果表明,阳性植物 PSU 的大小变化范围为 220—540(叶绿素/作用中心),而阴性植物 PSU 的大小通常为 630—940(叶绿素/作用中心)。因此,所有可能的 PSU 被划分为两个分离的区域:阳性植物低等级、阴性植物高等级。PSU 大小可能是指示植物基本特征和对光量子密度水平变化、演化适应的参数。是否可以用 PSU 概念来定义“阳性”、“阴性”和“耐荫性”程度还有待于进一步的研究。

3.2.4 不同部位叶绿体的特化 大多数植物叶片上表皮吸收光量子,导致栅栏组织和海绵组织内的光状况的不同,最终导致了分布于栅栏组织和海绵组织的叶绿体的光合作用特性的不同<sup>[47]</sup>,从而与其各自的光环境相协调<sup>[42]</sup>。到达海绵组织光量子密度被降低,而且绿光和远红光成分相对较多,海绵组织对光量子的表观吸收较有效;相反,在具有高量子密度的栅栏组织,尽管其表观吸收效率较低,叶绿体仍可以吸收到大量的光量子<sup>[48]</sup>。因而,两种叶肉组织——栅栏组织、海绵组织细胞形状及叶绿素含量的不同是光分配中的重要因子。比较研究揭示出,栅栏组织和海绵组织中的光状况分别与喜光植物和耐荫植物的光状况相类似<sup>[42]</sup>。

近年来,通过对栅栏组织叶绿体(P-Chlts)和海绵组织叶绿体(S-Chlts)的分离以及叶绿体荧光动力学的研究<sup>[48—51]</sup>,证明了两种叶绿体的光合特性与喜光植物及耐荫植物的光合特性是相似的,因而有人将 P-Chlts 称为“阳性叶绿体”,而将 S-Chlts 称为“阴性叶绿体”。尽管二者存在于同一叶片中,其分别与光量子密度的高低状况相适应。研究表明,P-Chlts 的光合作用系统 I(PS I)电子传递能力及量子效率均较 S-Chlts 高,而 S-Chlts 的光合作用系统(PS II)的量子效率相对较高。电子显微镜测定叶绿体超微结构表明,S-Chlts 具有较多的堆叠的基粒层及较高的堆叠类囊体(相对于非堆叠类囊体),而 P-Chlts 具有极少的堆叠基粒。类囊体与间质的容积比在 S-Chlts 中较 P-Chlts 中高。

### 3.3 减少能量消耗

植物消耗能量的过程包括光呼吸和暗呼吸。比较研究<sup>[13,42]</sup>表明,耐荫植物叶片及根的呼吸强度均较喜光植物低。一方面,耐荫植物叶片的暗呼吸较弱,因而整个光—光响应曲线向左移动,光补偿点出现在更低的光量子密度下;在超过补偿点的光量子密度下,降低 RubisCO 水平,使其加氧酶活性降低,少产生或不产生光呼吸的底物——磷酸乙醇酸<sup>[52]</sup>。另一方面,遮荫条件下植物根呼吸降低,可能是由于遮荫小区的土壤温度降低时所致根量相对减少的结果。

## 4 国内植物耐荫性研究现状

我国对植物耐荫性深入系统的研究,大部分都是近十几年进行的。在此之前,前辈们一般均凭经验,以“耐荫、耐半荫、喜侧方遮荫、喜荫”等感性词汇描述植物的耐荫性,在进行园林绿化设计、种植设计时,往往除适应景观命题或立意的需要外,主要依靠对植物栽培经验的积累和观赏特性的掌握<sup>[53,54]</sup>。再加之传统园林建设中对植物片面追求其人格化、艺术性等观念的影响,导致对植物深入的生理生化的研究长期被人们忽视。随着城市森林建设、植物造景<sup>[55—57]</sup>的热潮,对植物生态习性及其生物学特性的研究已提上日程,特别是对植物耐荫性的研究日益引起人们的兴趣。

早在 1976 年苏雪痕教授<sup>[58]</sup>就开始对杭州植物群落中生长的毛白杜鹃(*Rhododendron mucronatum* (Blume) G. Don)、山茶(*Camellia japonica* L.)、碧桃(*Prunus percia* L.)、垂丝海棠(*Malus*

*halliana* Kochne)、含笑(*Michelia figo* (Lour.) Spreng) 5 种植物在不同光照条件下的生长发育情况及光合作用特性等做了初步的研究,提出了园林植物耐荫性及配置的理论<sup>[58]</sup>。陈有民先生对华北地区常见的乔木耐荫能力做了经验性的排序,并指出判断树木耐荫性的方法包括生理指标法和形态指标法<sup>[59]</sup>。北京市园林科学研究所调查北京市区 55 种树木适应性的基础上,对其应用进行了评述<sup>[60]</sup>,划分为强耐荫植物、强阳性植物和耐半荫植物 3 类。

广州园林科学研究所<sup>[36]</sup>、中科院植物研究所<sup>[61]</sup>分别对广州常见的 32 种室内观叶植物进行了不同光照条件的研究,认为单位面积鲜质量、干质量、单叶面积、叶片解剖构造、生长量及光合作用特性与耐荫程度相关,并对一些植物的耐荫性做了等级划分。

陈绍云<sup>[62]</sup>认为叶绿素总量及叶绿素 a/b 值与植物耐荫性具有一定的相关性。罗宁<sup>[35]</sup>通过对 8 种室内观叶植物叶片的解剖构造观测,分析了阴生结构与耐荫性的关系。白伟岚<sup>[63]</sup>通过对 50 种植物的光合特性曲线的分析,认为光补偿点、光饱和点是评价植物耐荫能力大小的可靠指标,而叶绿素含量及叶绿素 a/b 值的高低与耐荫能力相关规律有待于进一步的研究;同时对 8 种较耐荫的植物进行了盆栽人工控制光强的光合作用研究。

以上研究是以宏观观察和形态解剖研究为主,涉及光合作用特性及植物耐荫的生理机理,虽取得了一定的进展,但与国外同类研究相比,存在以下问题:(1)相当部分的研究对象是室内观叶植物;(2)绝大部分研究是在野外植物生长的自然群落中或已生长稳定的人工栽培群落中,或测定或调查,进行定性的概括,缺乏对植物个体的定量研究;(3)对植物耐荫性这一复合性的特点缺乏全面的测试,一些结论是建立在对彼此独立的几个指标的研究结果上,因而很难客观、真实地反映出植物的真正耐荫能力;(4)在分子水平上进行植物耐荫性机理的研究,如光合活力、叶绿体运动及其光合特性,以及电子传递链、光合作用单元等基本上还是空白。

## 参考文献:

- [1] Vogelmann T C, Martin G. The function significance of palisade tissues: Penetration of directional versus diffuse light[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1993, 16(1): 65-72
- [2] Parsons A, Macleod K, Firm R D. Light gradients in shoots subjected to unilateral illumination-implications for phototropism[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1984, 9(7): 325-332
- [3] Seyfried M, Fuksansky L. Light gradients in plant tissue[J]. *Appl Opt*, 1983, 22(9): 1402-1408
- [4] Ehlreinger J, Bjorman O, Mooney H A. Leaf pubescence: effects on absorptance and photosynthesis in a desert shrub[J]. *Science*, 1976, 192: 376-377
- [5] Eller B M, Willi P. The significance of leaf pubescence for the absorption of global radiation by *Tussilago farfara*[J]. *Oecologia*, 1981, 49: 366-370
- [6] Taylor S E, Terry N. Limiting factors in photosynthesis. V. Photochemical energy supply colimits photosynthesis at low values of intercellular CO<sub>2</sub> concentration[J]. *Plant Physiol*, 1984, 75: 82-86
- [7] Bone A, Lee D W, Norman J M. Epidermis cell functioning as lenses in leaves of tropic rain-forest shade plants[J]. *Appl Opt*, 1985, 24: 1408-1412
- [8] Lee D W, Lowry J B, Stone B C. Abaxial anthocyanin layer in leaves of tropic rainforest plants: enhancer of light capture in deep shade[J]. *Biotropica*, 1979, 11: 70-77
- [9] Roth I. Stratification of tropical forests as seen in leaf structure[M]. The Hague: Dr. W Junk. 1984
- [10] Sharkey T D. Photosynthesis in intact leaves of C<sub>3</sub> plants: physics, physiology and rate limitation[J]. *Bot Rev*, 1985, 51: 53-105
- [11] Horn H. The Adaptive Geometry of Trees[M]. Princeton: Princeton University Press, Princeton, 1971
- [12] Smith H. Light quality, photoperception, and plant strategy[J]. *Annul Rev Plant Physiol*, 1982, 33: 481-518

- [13] IO. 采列尼克尔. 木本植物耐荫性的生理生态原理[M]. 王世绩译. 北京:科学出版社,1986
- [14] 卢翊义次. 作物的光合作用与物质生产[M]. 薛德容译. 北京:科学出版社,1979
- [15] Anderson Y.O. Seasonal development in sun and shade leaves[J]. *Ecology*, 1955, 36: 430-438
- [16] Carpenter S.B., Smith N.D. A comparative study of leaf thickness among southern Appalachian hardwoods[J]. *Can J Bot*, 1981, 59(8): 1393-1396
- [17] Duba S.E., Carpenter S.B. Effect of shade on the growth, leaf morphology and photosynthetic capacity of an American sycamore clone[J]. *Castanea*, 1980, 45: 291-227
- [18] Goulet F., Belleflouur P. Leaf morphology plasticity in response to light environment in deciduous tree species and its implication on forest succession[J]. *Can J For Res*, 1986, 16(4): 1192-1195
- [19] Nygren M., Kellomaki S. Effect on shading on leaf structure and photosynthesis in young birch, *Betula pendula* Roth. and *pubescens* Ehrh[J]. *For Ecol Manag*, 1983, 7: 119-132
- [20] Abram M.D. Leaf structural and photosynthetic pigments characteristics of tree gallery-forest hardwood species in Northeast Kansas[J]. *For Ecol Manage*, 1987, 22: 261-266
- [21] Abram M.D., Kubiske M.E. Leaf structural characteristics of 31 hardwood and conifer tree species in Central Wisconsin: Influence of light regime and shade tolerance rank[J]. *For Ecol Manage*, 1990, 31: 145-153
- [22] Lee D.W. The selective advantage of palisade parenchyma in bifacial leaves[J]. *Amer J Bot*, 1987, 74: 618-619
- [23] Bornman J.F., Vogelmann T.C., Martin G. Measurement of chlorophyll within leaves with a fiber optic microprobe[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1991, 14: 719-725
- [24] Terashima I., Saeki T. A New model for leaf photosynthesis in incorporating the gradients of light environment and of photosynthetic properties within a leaf[J]. *Ann Bot*, 1985, 56: 489-499
- [25] Terashima I., Saeki T. Productive structure of a leaf. I: Photosynthesis[A]. in: W Briggs. Proceedings of the C S French Symposim [M]. French: Alan R Liss Inc, 1989. 207-212
- [26] Boardman N.K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants[J]. *Ann Rew Plant Physiol*, 1977, 28: 355-377
- [27] Martin C.E., Warner D.A. The effects of desiccation on concentrations and a/b ratios of chlorophyll in *Leucobryum glaucum* and *Thuidium delicatulum*[J]. *New Phytol*, 1984, 96: 545-550
- [28] Wolf F.T. Changes in chlorophyll A and B in autumn leaves[J]. *Amer J Bot*, 1956, 43: 714-718
- [29] Godwin T.W. The biochemistry of Carotenoids[J]. *Plant, Chapman and Hall*, 1980, V(1):529
- [30] 周佩珍,叶钰坤,汤佩松,等. 叶绿素中不同 a/b 比例对还原 2,6-二氯酚靛能力的影响[J]. *植物生理学报*, 1964, 1(2): 154-158
- [31] Bencke Y. Environmental control of CO<sub>2</sub> assimilation and leaf conductance in *Larix decidua* Mill. I. A comparison of contrasting natural environments[J]. *Oecologia*, 1981, 50: 54-61
- [32] Jeffrey S.W. Responses to light in aquatic plants[A]. In: Lange O.L., Nobel P.S., Osman C.B., et al. Encyclopedia of plant physiology [M]. Berlin: Springer-Verlag, 1981. New series. V. 12A. 249-276
- [33] Ramus J. The capture and transduction of light energy[A]. In: Lobban C.S., Wynne M.J. The Biology of Seaweeds [M]. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1981, 458-492
- [34] Dring M.J. Chromatic adaptation of photosynthesis in benthic marine algae: an examination of its ecological significance using a theoretical model[J]. *Limnology and Oceanography*, 1981, 47: 1640-1641
- [35] 罗宁. 室内观叶植物景观设计——基础、原理与方法[D]. 北京:北京林业大学园林学院,1992
- [36] 唐秋子. 阴生观叶植物的室内试验初探[J]. *中国科学院华南植物研究所集刊*, 1986, (3): 56-60
- [37] Bjorkman O., Holmgren P. Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitat. *Physiol Plantarum*. 1963, V. 16. Fasc. 4: 889-914
- [38] 许大全. 光合作用效率[J]. *植物生理学通讯*, 1988, (5): 1-7
- [39] 余叔文. 植物生理与分子生物学[M]. 北京:科学出版社,1992
- [40] Ehleringer J., Pearch R.W. Variation in quantum yield for CO<sub>2</sub> uptake among C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants[J]. *Plant Physiol*, 1983, 73: 555-559

- [41] Bjorkman O. Comparative studies on photosynthesis in higher plants[A]. In: Gese A C. Photophysiology[M]. New York: Academic Press, 1973. V. : 1-63
- [42] Bjorkman O. Response to different quantum flux densities[A]. In: Lange O L, Nobel P S, Osman C B. et al. Physiological plant ecology I of Encyclopedia of plant physiology[M]. Berlin: Springer-Verlag, 1981, 12A: 57-101
- [43] Lee D W. Correlates of leaf optical properties in tropical forest sun and extreme-shade plants[J]. Amer J Bot, 1990, 77(3): 370-380
- [44] Osborne B A, Raven J A. Light absorption by plants and its implications for photosynthesis[J]. Bio Rev, 1986, 61: 1-61
- [45] 邱国雄,李德耀. 光合单位与叶片光合的理论速率[J]. 植物生理学通讯, 1988, (4): 1-5
- [46] Malkin S, Fork D C. Photosynthetic unit of sun and shade plants[J]. Plant Physiol, 1981, 67: 580-583
- [47] Schreiber U R Fink, Vidaver W. Fluorescence induction in whole leaves: Differentiation between the two leaf sides and adaptation to different light regime[J]. Plant, 1977, 133: 121-129
- [48] Terashima I, Seaki T. Light environment within a leaf: I. Optical properties of paraxial sections of Camellia leaves with species reference to differences in the optical properties of palisade and spongy tissues[J]. Plant and cell Physiol, 1983, 24(8): 1493-1501
- [49] Terashima I, Inoue Y. Comparative photosynthetic properties of palisade issue chloroplasts and spongy tissue chloroplasts of Camellia japonica L: Function adjustment of the photosynthetic[J]. Plant and cell Physiol, 1984, 25(4): 555-563
- [50] Terashima I, Inoue Y. Palisade issue chloroplasts and spongy tissue chloroplasts in Spinach: Biochemical and ultrastructural differences [J]. Plant and cell Physiol, 1985a, 26(1): 63-75
- [51] Terashima I, Inoue Y. Vertical gradient in photosynthetic properties of Spinach: Chloroplasts dependent on intra-leaf light environment [J]. Plant and cell Physiol, 1985b, 26(4): 781-785
- [52] Neyra C A. Biochemical Basis of Breeding [M]. Florida: CRC Press. 1985, 89
- [53] 陈自新,周国梁. 北京市区园林树木生态适应性的调查研究[J]. 园林科研, 1989, (2): 5-25
- [54] 陈自新. 城市园林植物生态学研究动向及发展趋势[J]. 北京园林, 1995, (2): 1-6
- [55] 苏雪痕. 建筑内外植物的造景作用[J]. 中国园林, 1989, 5(1): 36-38
- [56] 苏雪痕. 植物造景[M]. 北京:中国林业出版社, 1994
- [57] 徐大陆. 植物造景与城市生态系统[J]. 中国园林, 1991, 7(2): 35-39, 45
- [58] 苏雪痕. 园林植物耐荫性及其配置[J]. 北京林业大学学报, 1981, (6): 63-71
- [59] 陈有民. 园林树木学[M]. 北京:林业出版社, 1990
- [60] 陈自新. 城市园林植物生态学研究动向及发展趋势[J]. 中国园林, 1991, 7(2): 42-45
- [61] 敖慧修. 广州室内观叶植物的光合作用特征[J]. 中国科学院华南植物研究所集刊, 1986, (3): 50-55
- [62] 陈绍云,周国宁. 光照强度对山茶花形态、解剖特征及生长发育的影响[J]. 浙江农业科学, 1992, (3): 144-146
- [63] 白伟岚. 园林植物及生态效益的研究[D]. 北京:北京林业大学园林学院, 1993

## Review of Studies on Plant Shade-Tolerance

WANG Yan<sup>1</sup>, SU Xue-hen<sup>2</sup>, PENG Zhen-hua<sup>1</sup>

(1. Research Institute of Forestry, CAF, Beijing 100091, China; 2. Department of Landscape Architecture, BFU, Beijing 100083, China)

**Abstract:** As results of adapting shaded environment, there are large variations or specialization in morphological characteristics, structure of the photosynthetic organ, chloroplast movements, pigment content, photon yield, photosynthetic unit (PSU) size, electron transmission to pledge to fully utilize photons at low light conditions, and to maintain its energy equilibrium.

**Key Words:** plant shaded-tolerance; light utilization; leaf photosynthetic organ structure; chloroplast movement; PSU; photon yield; pigment content; electron transmission