

光强和氮素对紫茎幼苗光合特性的影响

张婷宇, 张明如, 李清香, 赵楠楠, 万琦, 蔡益杭

(浙江农林大学 风景园林与建筑学院, 浙江 杭州 311300)

摘要: 【目的】研究紫茎 *Stewartia sinensis* 幼苗对不同光强和土壤氮素质量分数的光合生理生态适应差异性, 筛选紫茎幼苗适宜的光强和氮素处理组合。【方法】选择 1 年生紫茎幼苗为试验材料, 设置 4 个透光率分别为全光 100.00%(L_0)、轻度遮光 (44.79 ± 0.51)%(L_1)、中度遮光 (19.60 ± 0.23)%(L_2)、高度遮光 (7.25 ± 0.10)%(L_3), 3 个施氮量分别为低氮 $0.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ (N_1)、高氮 $0.6 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ (N_2) 和不施氮 (N_0), 经 90 d 处理测定不同光、氮处理下紫茎幼苗的光响应过程、光合色素质量分数和叶绿素荧光参数。【结果】光强、氮素及其交互作用对紫茎幼苗的光合色素质量分数和叶绿素荧光参数的影响均达显著水平 ($P < 0.05$)。紫茎幼苗的叶绿素 a/b 为 2.0~2.5, 光补偿点 (L_{CP}) 为 $4.8 \sim 26.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 光饱和点 (L_{SP}) 为 $571.3 \sim 931.4 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。随着遮光程度的增加, 紫茎幼苗的叶绿素和类胡萝卜素质量分数、初始荧光 (F_0)、最大荧光 (F_m)、表观量子效率 (A_{QY}) 趋于增大, 叶绿素 a/b、类胡萝卜素/总叶绿素的比值下降, 最大净光合速率 (P_{max})、暗适应下光系统 II (PS II) 潜在活性 (F_v/F_0 、PS II) 最大光能转化效率 (F_v/F_m) 和以吸收光能为基础的性能指数 (P_{IABS}) 呈现先升高后降低的特点。随着施氮量的增加, 紫茎幼苗 P_{IABS} 趋于增大, 叶绿素 a/b、 F_0 和 F_m 趋于减小。叶绿素和类胡萝卜素质量分数、 P_{max} 、 A_{QY} 呈现先升高后降低的特点。在 L_1 和 L_2 光强下, 紫茎幼苗的净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s) 和蒸腾速率 (T_r) 较高, 且胞间二氧化碳摩尔分数 (C_i) 较低, 此时施用低氮对 P_n 、 G_s 和 T_r 有明显促进作用。 L_1N_1 的 P_{max} 相较 L_1N_0 增加了 45.21%, L_2N_1 的 P_n 和 P_{max} 均最高。【结论】紫茎幼苗在中度遮光和低氮处理下的光合能力最佳, 在全光或高氮处理下会出现光合抑制现象。图 1 表 6 参 34

关键词: 紫茎; 光强; 氮素; 双因素控制试验; 光响应; 光合色素; 叶绿素荧光

中图分类号: S718.5 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2022)06-1247-10

Effects of light intensity and nitrogen treatments on photosynthetic characteristics of *Stewartia sinensis* seedlings

ZHANG Tingyu, ZHANG Mingru, LI Qingxiang, ZHAO Nannan, WAN Qi, CAI Yihang

(College of Landscape and Architecture, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China)

Abstract: [Objective] This study, with an investigation of the differences in the photosynthetic physiological and ecological adaptation of *Stewartia sinensis* seedlings to different light intensity and soil nitrogen content, is aimed to select combinations of light intensity and nitrogen treatment that are conducive to the cultivation of *S. sinensis* seedlings. [Method] With *S. sinensis* seedlings used as test materials, efforts were made to set four light intensity gradients, namely full light (L_0), light light (44.79 ± 0.51)% (L_1), moderate light (19.60 ± 0.23)% (L_2), high light (7.25 ± 0.10)% (L_3), and three nitrogen application rates, i.e, low nitrogen $0.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ (N_1), high nitrogen $0.6 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ (N_2) and no nitrogen application (N_0) before the light response process, photosynthetic pigment mass fraction and chlorophyll fluorescence parameters were recorded and measured upon 90 d treatment. [Result] Light intensity, nitrogen and their interaction displayed significant effects on

收稿日期: 2021-11-26; 修回日期: 2022-03-29

基金项目: 浙江省自然科学基金资助项目 (LY18C160002); 国家自然科学基金面上资助项目 (31570611)

作者简介: 张婷宇 (ORCID: 0000-0002-8281-3894), 从事风景园林植物应用研究。E-mail: 997026727@qq.com。通信作者: 张明如 (ORCID: 0000-0002-7574-9038), 教授, 博士, 从事森林生态学和珍稀濒危植物扩繁研究。E-mail: 524028109@qq.com

photosynthetic pigment and chlorophyll fluorescence of *S. sinensis* seedlings ($P < 0.05$). Chl a/b values of *S. sinensis* seedlings varied from 2.0 to 2.5, the L_{SP} of *S. sinensis* seedlings varied from 571.3 to 931.4 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ whereas L_{CP} varied from 4.8 to 26.0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. With the increase of shading degree, the Chl, Car, F_o , F_m , A_{QY} of *S. sinensis* seedlings tended to increase, the Chl a/b and Car/Chl tended to decrease while the P_{max} , F_v/F_o , F_v/F_m and P_{IABS} increased first and then decreased. With the increase of nitrogen application rate, the P_{IABS} of *S. sinensis* seedlings tended to increase, the Chl a/b, F_o and F_m tended to decrease and the Chl, Car, P_{max} and A_{QY} increased first and then decreased; With L_1 and L_2 light intensity, P_n , G_s and T_r of *S. sinensis* seedlings were higher and C_i was lower and the application of low nitrogen significantly promoted P_n , G_s and T_r . The P_{max} of L_1N_1 increased by 45.21% compared with L_1N_0 with the P_n and P_{max} of L_2N_1 being the highest. [Conclusion] *S. sinensis* seedlings had the best photosynthetic capacity when grown with moderate shading and low nitrogen treatment whereas photosynthetic inhibition occurred with full light or high nitrogen treatment. [Ch, 1 fig. 6 tab. 34 ref.]

Key words: *Stewartia sinensis*; light intensity; nitrogen; gouble factor control experiment; light response; photosynthetic pigment; chlorophyll fluorescence

紫茎 *Stewartia sinensis* 属于山茶科 Theaceae 紫茎属 *Stewartia* 的落叶小乔木或乔木树种, 为第三纪孑遗植物, 分布广泛, 在浙江、安徽、福建等 12 个省均有生长, 垂直生长于海拔 550~2 200 m 的常绿或混交阔叶林^[1-2]。紫茎高可达 20 m, 枝叶繁茂, 树形优美, 树干片状剥落呈多种色彩, 白花黄蕊清秀淡雅, 极具观赏性, 宜栽植于庭院。紫茎属植物间断分布于东亚至北美大陆^[2], 对于研究东亚至北美植物区系及古植物地理具有重要的科学意义^[3]。由于自然更新能力差和生长缓慢, 加之生境破坏、人类活动等影响, 野生种群数量不断减少^[4], 紫茎在种间竞争中处于劣势, 已被列入国家三级珍稀濒危植物^[5]和浙江省重点保护野生植物^[3]。幼苗是植物生活史最为脆弱的环节之一, 木本植物的天然更新以及幼苗幼树的建成, 与森林群落内部至群落外缘光强的异质性以及土壤肥沃与否存在密切的生态关系^[6-7]。通过对野外紫茎分布地段调查发现: 群落内紫茎的幼苗和幼树数量极为稀少, 但在群落外缘的路旁生长定居一定数量的幼苗幼树。推测春夏期间, 常绿落叶阔叶森林群落高度郁闭状况必然影响紫茎幼苗的生长光强, 从而影响其定居过程。光合作用是植物幼苗其他生命活动的基础, 光合作用与氮素水平存在着直接或间接的关系^[8-9]。森林群落植被密度高, 濒危植物自身的生态适应性相较于其他植物弱, 有限的氮素成为限制濒危植物生长的因素之一^[10]。森林群落内的紫茎幼苗因光照和养分的竞争限制作用, 无法占据适宜的生态位而生长不良, 甚至出现幼苗枯死现象。已有紫茎的研究成果主要涉及地理区系分布^[1-2]、人工繁殖技术^[11-12]、群落特征^[13-14]、药用价值^[15]等方面, 有关幼苗生长适应性与环境的生态关系尚未展开研究, 因此迫切需要研究光照强度和氮素水平的耦合效应对紫茎幼苗光合特性的影响, 以期在濒危植物紫茎的保护和扩繁过程, 为紫茎幼苗阶段的光照和氮素调控提供理论依据。为此, 本研究选择紫茎幼苗为材料, 设置光强和氮素双因素控制试验, 模拟常绿落叶阔叶林中得到林缘光环境和土壤肥力的梯度变化, 测定不同处理组合紫茎幼苗的光响应、光合色素以及叶绿素荧光, 筛选适宜紫茎幼苗生长的光强氮素组合处理。

1 材料与方 法

1.1 材料与试验设计

2021 年 3 月从清凉峰国家级自然保护区苗圃 (30°09'28"N, 118°86'37"E) 选取长势基本一致的 1 年生紫茎实生幼苗 [平均苗高 (32.41±4.26) cm, 地径 (0.49±0.06) cm] 移至浙江农林大学东湖校区试验地。试验地海拔为 42 m, 全年降水量为 1 628.6 mm, 年平均气温为 16.4 °C, 全年无霜期约 237 d。幼苗栽植于口径 24 cm、高 20 cm、底径 14 cm 的花盆内, 每盆 1 株。盆栽基质为当地黄壤 [全氮 (1.53±0.01) g·kg⁻¹, 碱解氮 (185.0±10.5) mg·kg⁻¹, 有效磷 (8.7±0.1) mg·kg⁻¹, 速效钾 (278.0±14.9) mg·kg⁻¹, 有机质 (31.6±0.1)%, pH (土水质量比为 1.0:2.5) 5.07±0.01]。盆栽苗放置于 2 层遮光大棚内, 缓苗 1 个月后, 将 60 盆紫茎随机

分成 12 组, 每组 5 盆。依据紫茎所在常绿或混交阔叶林的郁闭度调查结果, 为量化空旷地、疏林、中等郁闭和密林的光照强度, 设置 3 个遮光处理和 1 个全光对照处理。遮光大棚采用黑色尼龙遮光网覆盖并适当开洞模拟林窗, 大棚长 30.0 m×宽 11.5 m×高 3.2 m, 通风状况良好, 透光率分别为轻度遮光 ($44.79\pm0.51\%$)(L_1)、中度遮光 ($19.60\pm0.23\%$)(L_2)、高度遮光 ($7.25\pm0.10\%$)(L_3) 和全光 100.00%(L_0), 透光率为在 3 个晴天正午所测的光量子通量密度 (PPFD), 取均值。参考尹丽等^[10]对麻疯树 *Jatropha curcas* 幼苗的施氮量, 在每个遮光处理下设置 3 个氮素处理, 分别为低氮 $0.2\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ (N_1)、高氮 $0.6\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ (N_2) 和不施氮对照 (N_0), 所用氮肥为硫酸铵 $[(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4]$, 施氮以盆中干土计, 即 1 kg 土分别施用约 1 g (N_1) 和 3 g (N_2) 硫酸铵, 采用土表施氮法用适量水溶解稀释后分 3 次施用, 每隔 10 d 施肥 1 次, 施氮后 3 d 内不浇水以防流失。处理 90 d 后测定各项指标。

1.2 测定指标与方法

1.2.1 光响应进程测定 使用 Li-6800 光合仪, 于 2021 年 5 月 25 日至 6 月 4 日 (测定期间为晴天) 8:00—11:30, 使用 Li-6800 光合仪测定紫茎的光合参数。对待测功能叶片用 $1200\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的光强进行 20 min 光诱导, 设置光合有效辐射 (P_{AR}) 梯度为 2 000、1 500、1 200、1 000、800、500、300、100、50、30、10 和 $0\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。叶室控制温度为 $(25.0\pm0.5)\text{ }^\circ\text{C}$, 相对湿度为 $(40\pm5)\%$, 叶室二氧化碳 (CO_2) 摩尔分数为 $400\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 气体流速为 $500\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$ 。每个处理随机取 3 株, 测定净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、蒸腾速率 (T_r) 和胞间 CO_2 摩尔分数 (C_i) 等参数; 用直角双曲线修正模型^[16]拟合光响应模型, 根据模型计算最大净光合速率 (P_{max})、光饱和点 (L_{SP})、光补偿点 (L_{CP})、表观量子效率 (A_{QY}) 和暗呼吸速率 (R_d)。

1.2.2 光合色素质量分数测定 采用乙醇浸提法测定光合色素质量分数^[17]。选取生长良好且成熟的紫茎叶片, 剪成 2 mm 宽的条状碎片, 称取 0.2 g 置于试管中, 加入体积分数为 95% 的乙醇 10 mL, 置于黑暗处浸提至叶组织完全变白, 将提取液倒入光径 1 cm 的比色杯内, 用 UV-2700 型紫外分光光度计在 665、649 和 470 nm 的波长下读取吸光度, 并计算总叶绿素 (Chl)、叶绿素 a (Chl a)、叶绿素 b (Chl b) 和类胡萝卜素 (Car) 的质量分数。

1.2.3 叶绿素荧光动力曲线及参数测定 于 2021 年 5 月 20—23 日, 每个处理选 3 株紫茎, 每株选 3 片叶片, 对待测叶片进行 40 min 的暗适应处理, 使用 YZQ-500 动态荧光仪 (翼鬃麒科技公司) 测定叶片荧光参数初始荧光 (F_0) 和最大荧光 (F_m), 并采用李鹏民等^[18]的方法计算暗适应下光系统 II (PS II) 潜在活性 (F_v/F_0)、PS II 最大光能转化效率 (F_v/F_m) 和以吸收光能为基础的性能指数 (P_{IABS})。

1.3 数据处理

用 WPS 2019 对原始数据进行整理, SPSS 26 进行单因素方差分析 (one-way ANOVA) 和最小显著差异分析 (LSD), Origin 2018 制作光响应进程变化图, 双因素方差分析法 (two-way ANOVA) 检验光强与氮素对紫茎幼苗光响应参数、光合色素质量分数和叶绿素荧光参数的交互影响效应。

2 结果与分析

2.1 光强与氮素对紫茎幼苗光响应曲线的影响

2.1.1 光强和氮素对紫茎幼苗光响应曲线的影响 随着 P_{AR} 增加, 紫茎幼苗 P_n 总体呈先升高后趋于平缓的变化特点, 当 $P_{\text{AR}} < 100\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 不同处理下紫茎幼苗的 P_n 较为接近 (图 1)。未施氮条件下, L_2 的紫茎幼苗 P_n 高于其他 3 种遮光处理; N_1 氮素水平下, 不同遮光处理的紫茎幼苗 P_n 从大到小依次为 L_2 、 L_1 、 L_3 、 L_0 , 适度施氮明显提高了 L_1 和 L_2 紫茎幼苗的 P_n ; N_2 氮素水平下, 各遮光处理的紫茎幼苗 P_n 均有所降低。在 L_0 光强下, 各氮素水平紫茎幼苗的 P_n 差异不明显, 施氮组的 P_n 略低于未施氮组; 在 L_1 和 L_2 光强下, 各氮素水平下紫茎幼苗 P_n 差异明显, 从大到小依次为 N_1 、 N_0 、 N_2 ; 在 L_3 光强下, 各氮素水平紫茎幼苗 P_n 差异不明显。

由图 1 可知: 随着 P_{AR} 增加, 紫茎幼苗 G_s 和 T_r 总体呈升高趋势。未施氮条件下, 不同遮光的紫茎幼苗 G_s 从大到小依次为 L_2 、 L_3 、 L_0 、 L_1 , T_r 从大到小依次为 L_3 、 L_2 、 L_0 、 L_1 ; N_1 氮素水平下, 紫茎幼苗 G_s 从大到小依次为 L_2 、 L_3 、 L_1 、 L_0 , T_r 从大到小依次为 L_2 、 L_3 、 L_0 、 L_1 ; N_2 氮素水平下, 紫茎幼苗 G_s 均比 N_1 低且差异较小, T_r 大小顺序与 N_1 相同。在 L_0 光强下, 各氮素水平紫茎幼苗 G_s 从大到小依次

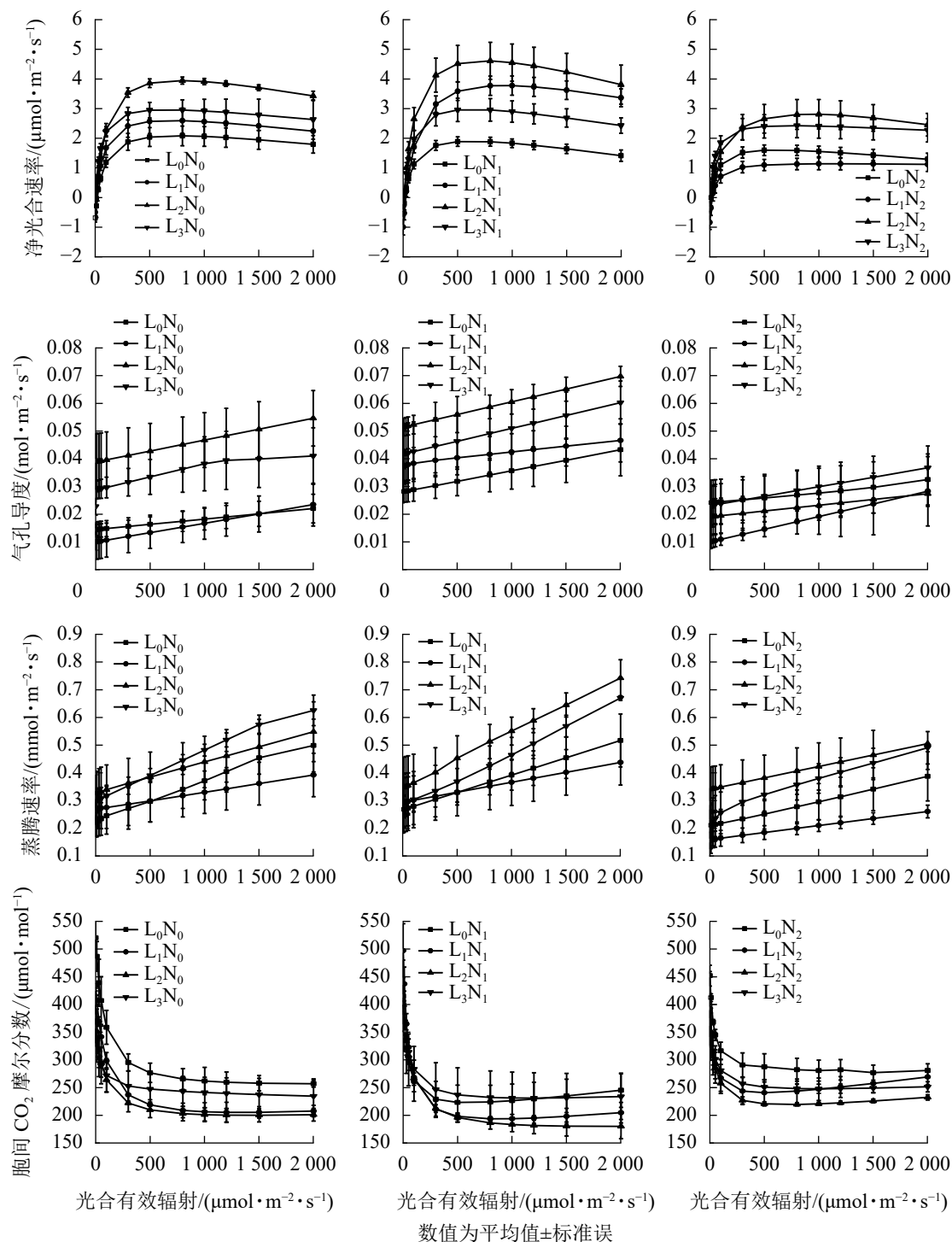


图1 不同光强和氮素处理下紫茎幼苗的光响应曲线

Figure 1 Photoresponse curve of *S. sinensis* seedlings under different light intensity and nitrogen treatments

为 N_1 、 N_0 、 N_2 , T_r 从大到小依次为 N_0 、 N_1 、 N_2 ; 在 L_1 和 L_2 光强下, 紫茎幼苗 G_s 和 T_r 从大到小均依次为 N_1 、 N_0 、 N_2 ; 在 L_3 光强下, G_s 从大到小依次为 N_1 、 N_0 、 N_2 , N_2 处理的紫茎幼苗 T_r 明显低于 N_0 和 N_1 。

随着 P_{AR} 增加, 紫茎幼苗 C_i 总体呈先下降后趋于平缓的变化特点。当 $P_{AR} < 100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 不同光氮处理下紫茎幼苗的 C_i 较为接近。未施氮条件下, 不同遮光的紫茎幼苗 C_i 从大到小依次为 L_2 、 L_1 、 L_3 、 L_0 ; N_1 氮素水平下, L_2 的紫茎幼苗 C_i 最低, L_0 和 L_3 的紫茎幼苗 C_i 较高; N_2 氮素水平下, 各遮光处理的紫茎幼苗 C_i 均有所升高。在 L_0 光强下, N_1 氮素水平的紫茎幼苗 C_i 最低; 在 L_1 和 L_2 光强下, 各氮素水平紫茎幼苗 C_i 从大到小依次为 N_1 、 N_0 、 N_2 ; L_3 光强下, 各氮素水平紫茎幼苗 C_i 差异较小。

2.1.2 光强和氮素对紫茎幼苗光合参数拟合值的影响 分析表 1 可知：紫茎幼苗的 L_{CP} 变化范围为 4.8~26.0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, L_{SP} 变化范围为 571.3~931.4 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, L_1N_1 处理的紫茎幼苗光强生态幅最大。在 L_0 光强下, 不同氮素同水平紫茎幼苗的 R_d 、 $P_{\max}$ 、 L_{SP} 和 L_{CP} 从大到小依次为 N_0 、 N_1 、 N_2 , 均无显著差异 ($P>0.05$), N_2 处理的 L_{CP} 相比 N_0 降低了 52.50%, L_0 处理的 A_{QY} 在各组处理中较小, 最小值出现在 N_0 。在 L_1 光强下, 紫茎幼苗的 R_d 和 L_{SP} 从大到小依次为 N_1 、 N_2 、 N_0 , N_1 处理的 R_d 和 L_{SP} 在所有处理中达最大, $P_{\max}$ 和 A_{QY} 从大到小依次为 N_1 、 N_0 、 N_2 , N_1 处理的 $P_{\max}$ 相比 N_0 增加了 45.21%, N_0 处理的 L_{CP} 最低且显著低于 N_2 ($P<0.05$)。在 L_2 光强下, N_0 处理的紫茎幼苗 R_d 最高, 不同氮素水平紫茎幼苗的 $P_{\max}$ 从大到小依次为 N_1 、 N_0 、 N_2 , N_1 处理的 $P_{\max}$ 在所有遮光处理中达最大, L_{SP} 和 A_{QY} 从大到小依次为 N_0 、 N_1 、 N_2 , N_2 处理的 L_{CP} 最小。在 L_3 光强下, 紫茎幼苗的 R_d 和 A_{QY} 从大到小均为 N_2 、 N_1 、 N_0 , N_1 处理的 $P_{\max}$ 最大, L_{SP} 从大到小依次为 N_0 、 N_2 、 N_1 , N_0 处理的 L_{CP} 各组处理中最小。

表 1 不同光强和氮素水平处理下紫茎幼苗光合参数的比较

处理	$R_d/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$P_{\max}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$L_{SP}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$L_{CP}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$A_{QY}/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$
L_0N_0	0.69±0.08 ab	2.09±0.03 def	791.4±79.6 ab	20.0±0.7 abc	0.027±0.003 b
L_0N_1	0.55±0.09 ab	1.92±0.15 def	717.7±103.1 ab	19.1±4.4 abc	0.031±0.006 b
L_0N_2	0.34±0.12 b	1.54±0.17 ef	638.2±63.0 ab	9.5±2.2 bc	0.032±0.007 b
L_1N_0	0.51±0.09 b	2.61±0.42 cde	741.2±78.9 ab	10.5±1.3 bc	0.036±0.007 ab
L_1N_1	1.00±0.27 a	3.79±0.32 abc	931.4±66.3 a	23.6±5.6 ab	0.047±0.017 ab
L_1N_2	0.72±0.35 ab	1.12±0.06 f	877.2±92.0 ab	26.0±17.3 a	0.034±0.014 ab
L_2N_0	0.62±0.21 ab	3.95±0.12 ab	797.1±70.8 ab	11.9±4.4 abc	0.043±0.007 ab
L_2N_1	0.52±0.13 ab	4.63±0.65 a	758.7±101.5 ab	8.3±2.0 bc	0.041±0.002 ab
L_2N_2	0.52±0.11 ab	2.81±0.43 bcd	571.3±49.6 b	11.3±2.7 abc	0.032±0.002 b
L_3N_0	0.30±0.08 b	2.93±0.26 bcd	778.0±185.8 ab	4.8±1.3 c	0.043±0.002 ab
L_3N_1	0.49±0.15 b	3.01±0.18 bcd	699.4±98.1 ab	9.6±4.2 bc	0.048±0.005 ab
L_3N_2	0.55±0.05 ab	2.56±0.48 cde	733.6±101.4 ab	8.3±1.3 bc	0.061±0.019 a

说明：数值为平均值±标准误，同一参数不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P<0.05$)

2.1.3 光强、氮素及其交互作用对紫茎幼苗光合参数的影响效应 由表 2 可知：光强对紫茎幼苗 $P_{\max}$ 的影响极显著 ($P<0.001$), 对 L_{CP} 和 A_{QY} 的影响显著 ($P<0.05$), 对 R_d 和 L_{SP} 的影响不显著 ($P>0.05$); 光强对紫茎幼苗光合参数的影响均高于氮素; 氮素对紫茎幼苗 $P_{\max}$ 的影响极显著 ($P<0.001$); 光强和氮素的交互作用对紫茎幼苗光合参数的影响均不显著 ($P>0.05$)。

2.2 光强与氮素对紫茎幼苗光合色素质量分数及比值的影响

2.2.1 光强和氮素对紫茎幼苗光合色素质量分数及比值的影响 由表 3 可知：未施氮条件下, 紫茎幼

苗 Chl a、Chl b、Chl 和 Car 的质量分数均随着光强减弱而增加。施氮明显引起紫茎幼苗的 Chl a/b 和 Car/Chl 下降。在 L_0 光强下, 紫茎幼苗 Chl a、Chl b 和 Chl 从大到小依次为 N_1 、 N_2 、 N_0 , Car 的质量分数随着施氮增加而增大, N_1 和 N_2 处理的 Car 的质量分数差异不显著 ($P>0.05$), N_1 处理的 Chl a/b 和 Car/Chl 最小。在 L_1 光强下, 紫茎幼苗 Chl a、Chl b 和 Chl 的质量分数随着氮素增加而增加, 且差异显著 ($P<0.05$); Car 的质量分数随着氮素增加先增多后减少, N_0 处理的 Car 的质量分数显著低于 N_1 ($P<0.05$), N_2 处理的 Chl a/b 和 Car/Chl 最小。在 L_2 光强下, 紫茎幼苗 Chl a、Chl b 和 Chl 的质量分数

表 2 光强、氮素及其交互作用对紫茎幼苗光合参数的影响

Table 2 Effect of light intensity, nitrogen and their interaction on photosynthetic parameters of *S. sinensis* seedlings

参数	光强	氮素	光强×氮素
R_d	2.028 ns	0.759 ns	1.783 ns
$P_{\max}$	13.462 ***	11.209 ***	1.948 ns
L_{SP}	1.362 ns	0.642 ns	0.985 ns
L_{CP}	4.105 *	0.559 ns	1.943 ns
A_{QY}	3.133 *	0.283 ns	0.596 ns

说明：*、**、***、ns 分别表示影响效应的显著性为 $P<0.05$ 、 $P<0.01$ 、 $P<0.001$ 、 $P>0.05$

表3 不同光强和氮素水平处理下紫茎幼苗光合色素质量分数及比值

Table 3 Content and proportion of photosynthetic pigment of *S. sinensis* seedlings under different light intensity and nitrogen treatments

处理	Chl a/(mg·g ⁻¹)	Chl b/(mg·g ⁻¹)	Chl/(mg·g ⁻¹)	Car/(mg·g ⁻¹)	Chl a/b	Car/Chl
L ₀ N ₀	0.59±0.04 f	0.26±0.02 g	0.85±0.05 i	0.17±0.01 f	2.28±0.13 b	0.20±0.00 a
L ₀ N ₁	1.88±0.04 b	1.15±0.13 c	3.03±0.15 d	0.46±0.05 a	1.72±0.10 d	0.16±0.02 b
L ₀ N ₂	1.74±0.03 c	0.93±0.04 d	2.66±0.06 e	0.47±0.01 a	1.89±0.06 c	0.18±0.00 b
L ₁ N ₀	1.07±0.04 e	0.43±0.02 f	1.50±0.06 h	0.26±0.01 e	2.50±0.04 a	0.17±0.00 b
L ₁ N ₁	1.32±0.06 d	0.70±0.05 e	2.03±0.11 g	0.36±0.03 bcd	1.90±0.04 c	0.18±0.00 b
L ₁ N ₂	2.09±0.01 a	1.95±0.03 b	4.03±0.02 b	0.32±0.04 cde	1.07±0.02 e	0.08±0.01 d
L ₂ N ₀	1.73±0.02 c	0.68±0.01 e	2.42±0.03 f	0.37±0.00 bcd	2.52±0.01 a	0.15±0.00 b
L ₂ N ₁	2.09±0.01 a	1.25±0.02 c	3.34±0.03 c	0.43±0.03 ab	1.68±0.02 d	0.13±0.01 c
L ₂ N ₂	2.12±0.02 a	1.92±0.05 b	4.03±0.04 b	0.29±0.02 de	1.22±0.03 e	0.07±0.01 d
L ₃ N ₀	2.17±0.02 a	1.11±0.06 c	3.28±0.08 c	0.40±0.01 abc	2.00±0.08 c	0.12±0.01 c
L ₃ N ₁	2.10±0.01 a	2.00±0.07 b	4.10±0.06 b	0.25±0.04 e	1.06±0.04 e	0.06±0.01 d
L ₃ N ₂	1.77±0.02 c	3.19±0.07 a	4.95±0.05 a	0.05±0.01 g	0.56±0.02 f	0.01±0.00 e

说明：数值为平均值±标准误，同一参数不同小写字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$)

随着氮素增加而增加，Car的质量分数从大到小依次为N₁、N₀、N₂，N₂的Chl a/b和Car/Chl最小。在L₃光强下，紫茎幼苗Chl a和Car的质量分数从大到小依次为N₀、N₁、N₂，Chl b和Chl的质量分数随着氮素增加而增加，N₂处理的Chl a/b和Car/Chl最小。

2.2.2 光强、氮素及其交互作用对紫茎幼苗光合色素的影响效应 由表4可知：光强、氮素及其交互作用对紫茎幼苗的Chl a、Chl b、Chl和Car的质量分数和Chl a/b、Car/Chl的影响均达到极显著水平($P<0.001$)，氮素对紫茎幼苗Chl b、Chl和Chl a/b的影响均大于光强。

2.3 光强与氮素对紫茎幼苗叶绿素荧光参数的影响

2.3.1 光强和氮素对紫茎幼苗叶绿素荧光参数的影响 由表5可知：无论施氮与否，紫茎幼苗的 F_0 和 F_m 均随着光强减弱而升高， F_v/F_0 、 F_v/F_m 和 P_{IABS} 随着光强减弱呈先升高后降低的变化特征，全光下紫茎幼苗 F_v/F_m 较低且变化范围为0.526~0.633， P_{IABS} 也较小且变化范围为0.436~0.735，由此表明全光下紫茎光抑制出现了现象较为严重。

施氮时紫茎幼苗 F_0 较低，说明施氮使PS II受体侧接受电子的能力增强。L₀光强下紫茎幼苗叶片的 F_0 、 F_m 、 F_v/F_0 和 F_v/F_m 从大到小依次为N₀、N₂、N₁， P_{IABS} 从大到小依次为N₂、N₀、N₁。L₁光强下，紫茎幼苗的 F_0 在N₂最低， F_m 在N₀最高， F_v/F_0 、 F_v/F_m 和 P_{IABS} 从大到小依次为N₂、N₀、N₁，N₂处理的 P_{IABS} 为所有处理中最大。L₂光强下，紫茎幼苗的 F_0 在N₁最小， F_m 在N₀最大， F_v/F_0 和 F_v/F_m 从大到小依次为N₀、N₂、N₁，且均无显著差异($P>0.05$)，N₀处理的 F_v/F_0 和 F_v/F_m 均为所有处理中最大， F_v/F_m 为0.720，说明紫茎幼苗受到的胁迫最弱， P_{IABS} 在N₁处理中出现最大值。L₃光强下，紫茎幼苗的 F_0 在N₂处理达最小值， F_m 在N₁处理达最大值， F_v/F_0 、 F_v/F_m 和 P_{IABS} 从大到小依次为N₂、N₁、N₀。

2.3.2 光强、氮素及其交互作用对紫茎幼苗叶绿素荧光参数的影响效应 由表6可知：光强、氮素对紫茎幼苗叶绿素荧光诱导参数的影响均达极显著水平($P<0.001$)；光强对紫茎幼苗叶绿素荧光参数的影响均大于氮素。光强和氮素的交互作用对紫茎幼苗 F_m 的影响显著($P<0.05$)，对 F_0 、 F_v/F_0 、 F_v/F_m 和 P_{IABS} 的影响极显著($P<0.001$)。

表4 光强、氮素及其交互作用对紫茎幼苗光合色素影响

Table 4 Effect of light intensity, nitrogen and their interaction on photosynthetic pigment of *S. sinensis* seedlings

参数	光强	氮素	光强×氮素
Chl a	316.423***	346.477***	184.931***
Chl b	314.398***	605.842***	48.029***
Chl	434.234***	726.104***	54.300***
Car	15.993***	12.818***	26.129***
Chl a/b	89.690***	373.330***	21.619***
Car/Chl	113.570***	104.247***	12.472***

说明：***表示影响效应的显著性为 $P<0.001$

表 5 不同光强和氮素水平处理下紫茎幼苗的叶绿素荧光参数

Table 5 Chlorophyll fluorescence induction parameters of *S. sinensis* seedlings under different light intensity and nitrogen treatments

处理	F_o	F_m	F_v/F_o	F_v/F_m	P_{IABS}
L_0N_0	396.0±14.1 d	1 081.7±29.7 fg	1.75±0.10 d	0.633±0.014 cd	0.544±0.103 f
L_0N_1	378.0±5.9 d	816.9±50.2 h	1.15±0.11 e	0.526±0.024 e	0.436±0.077 f
L_0N_2	389.3±9.4 d	1 013.9±92.0 g	1.58±0.20 d	0.595±0.031 d	0.735±0.182 f
L_1N_0	458.1±8.8 c	1 396.7±22.8 d	2.06±0.08 c	0.671±0.009 bc	0.783±0.110 ef
L_1N_1	458.8±9.8 c	1 193.9±66.0 ef	1.61±0.14 d	0.606±0.025 d	0.644±0.105 f
L_1N_2	381.9±8.7 d	1 298.3±33.0 de	2.40±0.05 ab	0.706±0.004 ab	2.014±0.225 a
L_2N_0	503.7±7.4 b	1 798.9±22.0 ab	2.58±0.06 a	0.720±0.005 a	1.381±0.121 cd
L_2N_1	461.2±6.0 c	1 627.2±24.6 c	2.53±0.04 a	0.716±0.003 ab	1.800±0.103 ab
L_2N_2	469.2±13.0 c	1 673.2±41.7 bc	2.57±0.06 a	0.719±0.004 a	1.686±0.152 abc
L_3N_0	565.3±8.5 a	1 786.1±47.9 ab	2.16±0.05 bc	0.682±0.006 ab	1.102±0.052 de
L_3N_1	543.0±12.6 a	1 822.4±43.5 a	2.36±0.01 ab	0.702±0.001 ab	1.437±0.063 bcd
L_3N_2	503.2±8.0 b	1 711.2±32.4 abc	2.40±0.03 ab	0.706±0.002 ab	1.525±0.069 bc

说明：数值为平均值±标准误，同一参数不同小写字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$)

3 讨论

3.1 光强与氮素对紫茎幼苗光响应的影响

大部分研究认为光照过强对植物叶片光系统造成损伤，光合能力降低^[19-20]；氮素供应过量反而会导致叶片碳同化能力降低，最终植株生长不良^[21-22]。本研究中， L_2N_1 的紫茎幼苗 P_n 、 G_s 和 T_r 较高，说明中度遮光和低氮处理后，紫茎幼苗的光合机构运转良好，光合能力较强，研究结果与闽楠 *Phoebe bournei*^[7]、高山杜鹃 *Rhododendron lapponicum* 等相似^[23]。

光饱和点 (L_{SP}) 和光补偿点 (L_{CP}) 可以反映植物的需光性和需光量^[24]，进而表征植物光强生态幅的变化范围。本研究中，紫茎幼苗的 L_{SP} 变化范围为 571.3~931.4 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ， L_{CP} 变化范围为 4.8~26.0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，表明紫茎幼苗具有一定耐荫性。已有研究证实，耐荫性较强的植物 $P_{\max}$ 随着遮光程度增加仅出现轻微降低^[25-27]，本研究紫茎幼苗经遮光处理紫茎幼苗的 $P_{\max}$ 高于全光对照，而且通过降低 L_{CP} 提高了净光合速率，同时 A_{QY} 的升高也说明紫茎幼苗具有较强的利用弱光能力，有助于紫茎幼苗适应森林群落下层遮蔽的生境。

3.2 光强与氮素对紫茎幼苗光合色素的影响

在弱光环境下，植物叶片的光合色素质量分数趋于增加，在强光环境下光合色素质量分数出现下降^[28]；施氮能够促进光合色素的合成并提高植物的光合能力，但高水平的氮素起到相反作用^[29]。本研究中，紫茎幼苗的光合色素质量分数和比值受光强和氮素的影响均为极显著 ($P<0.001$)。与闽楠^[7]、石灰花楸 *Sorbus folneri*^[30]、风吹楠 *Horsfieldia glabra*^[31] 等植物一样，紫茎幼苗叶片 Chl 质量分数和 Car 质量分数经过一段时间的遮光生长后显著增加，Car/Chl 下降，说明紫茎幼苗通过提高叶绿素的相对含量来适应弱光生境，而 Car 质量分数提高增加有助于对蓝紫光的吸收，Chl a/b 下降，推测在弱光下需要更多 Chl b 维持光能的捕获传递。通常，阳性植物叶片的 Chl a/b 约 3.0，阴性植物叶片的 Chl a/b 约 2.3^[32]，本研究中未施氮紫茎幼苗叶片的 Chl a/b 为 2.0~2.5，表明紫茎在幼苗阶段的需光性更偏向于阴性树种，具有较强的弱光适应性。

施氮提高紫茎幼苗叶片 Chl 质量分数，尤其是 Chl b 质量分数增加最为显著。因此，施氮增强了叶片对光能的捕获率。本研究结果与黄槿 *Phellodendron amurense* 幼苗^[33] 相同，紫茎幼苗 Car 质量分数随着施氮的增加先升高后降低，类胡萝卜素可以通过吸收过剩光能保护紫茎幼苗的光合器官。

表 6 光强、氮素及其交互作用对紫茎幼苗叶绿素荧光参数影响的 F 值和显著性Table 6 F -value and significance analysis of effect of light intensity, nitrogen and their interaction on chlorophyll fluorescence induction parameters of *S. sinensis* seedlings

参数	光强	氮素	光强×氮素
F_o	130.311***	21.499***	5.391***
F_m	194.315***	10.694***	2.664*
F_v/F_o	73.114***	13.156***	6.197***
F_v/F_m	49.274***	10.960***	5.284***
P_{IABS}	39.101***	20.694***	8.134***

说明：*和***分别表示影响效应的显著性为 $P<0.05$ 和 $P<0.001$

3.3 光强与氮素对紫茎幼苗叶绿素荧光的影响

研究表明:强光会破坏植物光合机构,出现光抑制现象,甚至会诱导产生有害物质单线态氧破坏光合反应, F_v/F_m 因强光胁迫明显下降被视为植物产生光抑制的敏感指标^[34],PS II 性能指数 P_{IABS} 相比 F_v/F_m 更能准确地反映植物光合机构对环境胁迫的响应^[18]。

本研究中,全光下紫茎幼苗的叶绿素荧光强度最弱, F_v/F_m 明显下降且 P_{IABS} 也较小,紫茎幼苗的荧光强度随着光强的减弱而上升, F_v/F_m 和 P_{IABS} 随着光强减弱先升高后降低,均说明紫茎幼苗在全光下出现光抑制,相反经遮光处理具有更大的光合潜能,适度遮光可以提高 PS II 反应中心开放度,轻度和中度遮光改善了紫茎幼苗的光能吸收状态,结果 PS II 性能指数较高。还需要指出的是,中度遮光下紫茎幼苗的 F_v/F_m 相较其他光强下高,但仍低于 0.75~0.85,推测幼苗光合机构性能还可能受到高温、湿度等因素的制约。

施氮提高紫茎幼苗的 P_{IABS} ,对 F_o 有一定降低作用,说明施氮提高了紫茎光合机构的光合能力,因而 PS II 受体侧接受电子的能力增加。全光下经施氮处理后,紫茎幼苗 F_v/F_m 明显降低,推测施氮加剧了全光下紫茎幼苗的胁迫程度。

3.4 就地保护建议

野外调查中观察到紫茎多散生于常绿落叶阔叶林和沟谷地带,在紫茎群落下层几乎未见实生幼苗;当垂直带谱更替为常绿阔叶林或落叶阔叶林,群落内的紫茎植株更为稀少。紫茎群落外缘的土壤裸露地段可以看到绝大部分的紫茎实生幼苗,此地段侧方受光且土壤贫瘠,此时幼苗存活率成为决定紫茎天然更新能力的关键问题。可见,野外幼苗幼树的就地保护工作亟待加强。阔叶落叶林在春夏期间郁闭度较高,可在群落竞争评估基础上对密林进行适当修枝或疏伐,形成林窗以促进紫茎幼树生长。对生长林缘的幼苗进行适当遮光和施氮,实现光强和氮素的供需平衡。

4 结论

光强、氮素及其交互作用对紫茎幼苗的光合色素质量分数和叶绿素荧光参数的影响达到显著水平($P < 0.05$)。紫茎在幼苗阶段对弱光有较强适应性,随着遮光程度的增加,光合色素质量分数和叶绿素荧光强度均提高,光合能力先增强后减弱,在全光下出现典型的光抑制;施氮显著提高了紫茎幼苗光合色素质量分数,低氮对紫茎幼苗光合能力的提升作用较显著,高氮的促进效应降低甚至产生胁迫抑制。本研究中,经中度遮光和低氮处理后,紫茎幼苗的光合参数处于最适宜范围。

5 参考文献

- [1] 李捷. 山茶科紫茎属和舟柄茶属的系统学研究[J]. 植物分类学报, 1996, 34(1): 48 - 67.
LI Jie. A systematic study on the genus *Stewartia* and *Hartia* [J]. *J Syst Evol*, 1996, 34(1): 48 - 67.
- [2] 李密密. 山茶科及紫茎属的系统发育和生物地理研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2011.
LI Mimi. *Phylogeny and Biogeography Studies of Theaceae with a Special Reference to Stewartia* [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2011.
- [3] 张若蕙. 浙江珍稀濒危植物[M]. 杭州: 浙江科学技术出版社, 1994: 1 - 17.
ZHANG Ruohui. *Rare and Endangered Plants in Zhejiang* [M]. Hangzhou: Zhejiang Science and Technology Press, 1994: 1 - 17.
- [4] 蔡晟, 刘学全, 张家来, 等. 鄂西三峡库区大老岭珍稀树木群落特征研究[J]. 应用生态学报, 2000, 11(2): 165 - 168.
CAI Sheng, LIU Xuequan, ZHANG Jialai, et al. Community characteristics of rare trees at Dalaoiling of Three-Gorge Reservoir area in western Hubei Province [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2000, 11(2): 165 - 168.
- [5] 傅立国. 中国植物红皮书: 第1册[M]. 北京: 科学出版社, 1992.
FU Ligu. *Chinese Red Book of Plants: Volume I* [M]. Beijing: Science Press, 1992.
- [6] 王振兴, 朱锦懋, 王健, 等. 闽楠幼树光合特性及生物量分配对光环境的响应[J]. 生态学报, 2012, 32(12): 384 - 3848.
WANG Zhenxing, ZHU Jinmao, WANG Jian, et al. The response of photosynthetic characters and biomass allocation of *P. bournei* young trees to different light regimes [J]. *Acta Ecol Sin*, 2012, 32(12): 384 - 3848.
- [7] 唐星林, 姜姜, 金洪平, 等. 遮阴对闽楠叶绿素含量和光合特性的影响[J]. 应用生态学报, 2019, 30(9): 2941 - 2948.

- TANG Xinglin, JIANG Jiang, JIN Hongping, *et al.* Effects of shading on chlorophyll content and photosynthetic characteristics in leaves of *Phoebe bournei* [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2019, **30**(9): 2941 – 2948.
- [8] 吴巍, 赵军. 植物对氮素吸收利用的研究进展[J]. 中国农学通报, 2010, **26**(13): 75 – 78.
- WU Wei, ZHAO Jun. Advances on plants' nitrogen assimilation and utilization [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2010, **26**(13): 75 – 78.
- [9] 陈雅君, 闫庆伟, 张璐, 等. 氮素与植物生长相关研究进展[J]. 东北农业大学学报, 2013, **44**(4): 144 – 148.
- CHEN Yajun, YAN Qingwei, ZHANG Lu, *et al.* Research progress on nitrogen and plant growth [J]. *J Northeast Agric Univ*, 2013, **44**(4): 144 – 148.
- [10] 尹丽, 胡庭兴, 刘永安, 等. 施氮量对麻疯树幼苗生长及叶片光合特性的影响[J]. 生态学报, 2011, **31**(17): 4977 – 4984.
- YIN Li, HU Tingxing, LIU Yongan, *et al.* Effect of nitrogen application rate on growth and leaf photosynthetic characteristics of *Jatropha curcas* L. seedlings [J]. *Acta Ecol Sin*, 2011, **31**(17): 4977 – 4984.
- [11] 左艺芳. 紫茎繁殖技术体系的研究[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2007.
- ZUO Yifang. *Studied the Propagated System of Stewartia sinensis* [D]. Hefei: Anhui Agricultural University, 2007.
- [12] 左艺芳, 黄成林. 观赏树种紫茎扦插繁殖的研究[J]. 安徽农学通报, 2007, **13**(7): 94 – 95.
- ZUO Yifang, HUANG Chenglin. Study on cuttage reproducing for *Stewartia rostrata* of ornamental tree [J]. *Anhui Agric Sci Bull*, 2007, **13**(7): 94 – 95.
- [13] 胡正华, 于明坚, 余建平, 等. 浙江古田山自然保护区紫茎林特征研究[J]. 中国计量学院学报, 2002, **13**(3): 1 – 6.
- HU Zhenghua, YU Mingjian, YU Jianping, *et al.* A study on *Stewartia sinensis* forest feature in Gutian Mountain Natural Reserve in Zhejiang Province [J]. *J China Univ Metrol*, 2002, **13**(3): 1 – 6.
- [14] 钱海源, 唐战胜, 余建平, 等. 浙江古田山珍稀植物紫茎群落的组成与结构特征[J]. 贵州农业科学, 2019, **47**(1): 152 – 157.
- QIAN Haiyuan, TANG Zhansheng, YU Jianping, *et al.* Community composition and structural feature of *Stewartia sinensis*, a rare and endangered plant species, in Gutian Mountain, Zhejiang [J]. *Guizhou Agric Sci*, 2019, **47**(1): 152 – 157.
- [15] WAN Jiang, ZANG Yi, XIAO Daoan, *et al.* Stewartiacids A-N, C-23 carboxylated triterpenoids from Chinese *Stewartia* and their inhibitory effects against ATP-citrate lyase and NF- κ B [J]. *RSC Adv*, 2020, **10**(6): 3343 – 3356.
- [16] 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 Zipiao. A review on modeling of responses of photosynthesis to light and CO₂ [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, **34**(6): 727 – 740.
- [17] LICHTENTHALER H K. Chlorophylls and carotenoids: pigment photosynthetic biomembranes [J]. *Methods Enzymol*, 1987, **148C**(1): 350 – 382.
- [18] 李鹏民, 高辉远, STRASSER R J. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2005, **31**(6): 559 – 566.
- LI Pengmin, GAO Huiyuan, STRASSER R J. Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study [J]. *J Plant Physiol Molec Biol*, 2005, **31**(6): 559 – 566.
- [19] MURAT N, TAKAHASHI S, NISHIYAMA Y, *et al.* Photoinhibition of photosystem II under environmental stress [J]. *Biochim Et Biophys Acta*, 2007, **1767**(6): 414 – 421.
- [20] 许大全. 光合作用学[M]. 北京: 科学出版社, 2013.
- XU Daquan. *Photosynthesis* [M]. Beijing: Science Press, 2013.
- [21] 曹翠玲, 李生秀, 苗芳. 氮素对植物某些生理生化过程影响的研究进展[J]. 西北农业大学学报, 1999, **27**(4): 96 – 101.
- CAO Cuiling, LI Shengxiu, MIAO Fang. The research situation about effects of nitrogen on certain physiological and biochemical process in plants [J]. *Acta Univ Agric Boreali-Occident*, 1999, **27**(4): 96 – 101.
- [22] BAUER G A, BAZZAZ F A, MINOCHA R, *et al.* Effects of chronic N additions on tissue chemistry, photosynthetic capacity, and carbon sequestration potential of a red pine (*Pinus resinosa* Ait.) stand in the NE United States [J]. *For Ecol Manage*, 2004, **196**(1): 173 – 186.
- [23] 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 Jie, LI Shufa, LI Shifeng, *et al.* Effects of shading on photosynthesis and anatomical structure in leaves of

- Rhododendron* [J]. *Guihaia*, 2019, **39**(6): 802 – 811.
- [24] 孙一荣, 朱教君, 于立忠, 等. 不同光强下核桃楸、水曲柳和黄菠萝的光合生理特征[J]. *林业科学*, 2009, **45**(9): 29 – 35.
- SUN Yirong, ZHU Jiaojun, YU Lizhong, *et al.* Photosynthetic characteristics of *Juglans mandshurica*, *Fraxinus mandshurica* and *Phellodendron amurense* under different light regimes [J]. *Sci Silv Sin*, 2009, **45**(9): 29 – 35.
- [25] 王强, 金则新, 郭水良, 等. 濒危植物长叶榧的光合生理生态特性[J]. *生态学报*, 2014, **34**(22): 6460 – 6470.
- WANG Qiang, JIN Zexin, GUO Shuilang, *et al.* Photosynthetic traits of the endangered plant species *Torreya jackii* [J]. *Acta Ecol Sin*, 2014, **34**(22): 6460 – 6470.
- [26] 梁文斌, 聂东伶, 吴思政, 等. 遮荫对短梗大参苗木光合作用及生长的影响[J]. *生态学杂志*, 2015, **34**(2): 413 – 419.
- LIANG Wenbin, NIE Dongling, WU Sizheng, *et al.* Effects of shading on the growth and photosynthesis of *Macropanax rosthornii* seedlings [J]. *Chin J Ecol*, 2015, **34**(2): 413 – 419.
- [27] REICH P B, WALTERS M B, TJOELKER M G, *et al.* Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate [J]. *Funct Ecol*, 1998, **12**(3): 395 – 405.
- [28] 徐琳煜, 刘守赞, 白岩, 等. 不同光强处理对三叶青光合特性的影响[J]. *浙江农林大学学报*, 2018, **35**(3): 467 – 475.
- XU Linyu, LIU Shouzan, BAI Yan, *et al.* Effects of light intensity treatments on photosynthetic characteristics in *Tetrastigma hemsleyanum* [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2018, **35**(3): 467 – 475.
- [29] 蒋思思, 魏丽萍, 杨松, 等. 不同种源油松幼苗的光合色素和非结构性碳水化合物对模拟氮沉降的短期响应[J]. *生态学报*, 2015, **35**(21): 7061 – 7070.
- JIANG Sisi, WEI Liping, YANG Song, *et al.* Short term responses of photosynthetic pigments and nonstructural carbohydrates to simulated nitrogen deposition in three provenances of *Pinus tabulaeformis* Carr. seedlings [J]. *Acta Ecol Sin*, 2015, **35**(21): 7061 – 7070.
- [30] 张振英, 段朋娜, 陈昕. 遮阴对石灰花楸幼苗生长和光合特性的影响[J]. *甘肃农业大学学报*, 2014, **49**(6): 138 – 143.
- ZHANG Zhenying, DUAN Pengna, CHEN Xin. Effects of shade on growth and photosynthetic characteristics of *Sorbus folgneri* seedlings [J]. *J Gansu Agric Univ*, 2014, **49**(6): 138 – 143.
- [31] 李小琴, 张凤良, 杨湑, 等. 遮阴对濒危植物风吹楠幼苗叶形态和光合参数的影响[J]. *植物生理学报*, 2019, **55**(1): 80 – 90.
- LI Xiaoqin, ZHANG Fengliang, YANG Tian, *et al.* Effect of shading on leaf morphology and photosynthetic parameters in endangered *Horsfieldia glabra* seedlings [J]. *Plant Physiol J*, 2019, **55**(1): 80 – 90.
- [32] 孙小玲, 许岳飞, 马鲁沂, 等. 植株叶片的光合色素构成对遮阴的响应[J]. *植物生态学报*, 2010, **34**(8): 989 – 999.
- SUN Xiaoling, XU Yuefei, MA Luyi, *et al.* A review of acclimation of photosynthetic pigment composition in plant leaves to shade environment [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, **34**(8): 989 – 999.
- [33] 周志强, 彭英丽, 孙铭隆, 等. 不同氮素水平对濒危植物黄檗幼苗光合荧光特性的影响[J]. *北京林业大学学报*, 2015, **37**(12): 17 – 23.
- ZHOU Zhiqiang, PENG Yingli, SUN Minglong, *et al.* Effects of nitrogen levels on photosynthetic and fluorescence characteristics in seedlings of endangered plant *Phellodendron amurense* [J]. *J Beijing For Univ*, 2015, **37**(12): 17 – 23.
- [34] 温国胜, 田海涛, 张明如, 等. 叶绿素荧光分析技术在林木培育中的应用[J]. *应用生态学报*, 2006, **17**(10): 1973 – 1977.
- WEN Guosheng, TIAN Haitao, ZHANG Mingru, *et al.* Application of chlorophyll fluorescence analysis in forest tree cultivation [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2006, **17**(10): 1973 – 1977.