

引用格式: 赵昌高, 陈子航, 章程钊, 等. 遮光对单叶铁线莲生长和光合特性的影响[J]. 浙江农林大学学报, 2025, 42(6): 1174–1183. ZHAO Changgao, CHEN Zihang, ZHANG Chengchai, et al. Effect of shading on the growth and photosynthetic characteristics of *Clematis henryi*[J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2025, 42(6): 1174–1183.

遮光对单叶铁线莲生长和光合特性的影响

赵昌高¹, 陈子航², 章程钊¹, 陶丽², 王宇彤², 张衢华¹, 许元科¹, 何炜琛¹, 刘志高²

(1. 景宁畲族自治县生态林业发展中心, 浙江 景宁, 323500; 2. 浙江农林大学 风景园林与建筑学院, 浙江 杭州 311300)

摘要: 【目的】探讨单叶铁线莲 *Clematis henryi* 对不同光照强度的光合响应机制, 为单叶铁线莲的引种栽培和园林应用提供依据。【方法】2022 年 3—10 月, 以 3 年生单叶铁线莲扦插苗为试验材料, 设置 82% (T1)、61% (T2)、53% (T3)、43% (T4) 和 0% (全光照, 对照) 5 种遮光处理, 研究不同遮光度对单叶铁线莲植株生长和光合特性的影响。【结果】T1 和 T2 处理在夏季有助于保持单叶铁线莲植株叶色浓绿, 促进叶面积、节间距、叶片干质量、含水量的增加(两者均值分别是对照的 2.17、1.43、6.60 和 1.51 倍); 在促进叶片海绵组织扩展(两者均值是对照的 1.28 倍)的同时抑制了栅栏组织生长(两者均值是对照的 0.76 倍)。遮光度低于 61% (T2) 处理的植株叶片发黄、皱缩。6—8 月, 伴随着光强和温度的不断提升, T1、T2 和 T3 处理的植株净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)日变化由“单峰”曲线转变为“双峰”曲线, 叶片通过“光合午休”保护光合系统, 同时采取降低光补偿点(P_{LC} , 三者均值是对照的 81.72%)和暗呼吸速率(R_D , 三者均值是对照的 67.70%), 提高光能利用率, 适应低光环境。通过稳定初始荧光(F_0)、电子传递速率(R_{ET})和非光化学淬灭系数(Q_{NP})的变化, 保持 PS II 的光化学效率。与此同时, T4 和对照植株的光合系统受到强光、高温的过度胁迫, 光合与叶绿素荧光参数呈现无规律的变化。进入 10 月后, T1、T2 和 T3 处理的植株生长、光合与叶绿素荧光参数均较 T4 恢复得更快。【结论】单叶铁线莲具有较强的耐荫性, 遮光处理可促进枝叶的生长, 夏季栽培应设置 61%~82% 的遮光环境, 避免高温、强光对光合系统造成不可逆损伤, 保障植株健康生长。单叶铁线莲的耐荫性将有效扩展铁线莲属 *Clematis* 植物的园林应用范围, 为林下、北侧阳台和室内空间植物景观营造提供更多选择。图 2 表 4 参 32

关键词: 铁线莲属; 单叶铁线莲; 遮光; 光合特性; 叶绿素荧光

中图分类号: S718.43 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2025)06-1174-10

Effect of shading on the growth and photosynthetic characteristics of *Clematis henryi*

ZHAO Changgao¹, CHEN Zihang², ZHANG Chengchai¹, TAO Li², WANG Yutong²,
ZHANG Quhua¹, XU Yuanke¹, HE Weichen¹, LIU Zhigao²

(1. Ecological Forestry Development Center of Jingning She Autonomous County, Jingning 323500, Zhejiang, China;

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

Abstract: [Objective] The objective is to explore the photosynthetic response mechanism of *Clematis henryi* to different light intensities, and to provide support for the introduction, cultivation and garden application of *C. henryi*. [Method] From March to October 2022, 3-year-old *C. henryi* cuttings were used as experimental materials, and 5 light treatments, including 82% (T1), 61% (T2), 53% (T3), 43% (T4), and 0% (full light, the

收稿日期: 2024-11-05; 修回日期: 2025-03-02

基金项目: 浙江省农业新品种重大专项花卉育种专项 (2021C02071-6-4); 浙江省农业 (林木) 新品种选育重大科技专项 (2016C02056-13-4); 浙江省景宁县科技计划项目 (2023A34); 浙江农林大学学生科研训练项目 (2024kx0046)

作者简介: 赵昌高 (ORCID: 0009-0009-8026-6856), 高级工程师, 从事自然资源保护和修复工作。E-mail: 455897816@qq.com。通信作者: 刘志高 (ORCID: 0000-0002-2720-9619), 副教授, 博士, 从事园林植物资源开发与应用研究。E-mail: vzhigao@sina.com

control) shading, were set up to study the effects of different shading degrees on the growth and photosynthetic characteristics of *C. henryi*. [Result] T1 and T2 treatments helped maintain dark green leaf color of *C. henryi* in summer and promoted the increase in leaf area, internode spacing, leaf dry mass, and water content (mean values of the two treatments being 2.17, 1.43, 6.60, and 1.51 times those of the control, respectively). These treatments facilitated the expansion of leaf spongy tissue (with an average of 1.28 times that of the control) while inhibiting palisade tissue growth (with an average of 0.76 times that of the control). The leaves of plants treated with shading below 61% (T2) turned yellow and wrinkled. The shading treatments stimulated increases in leaf area, internode distance, leaf dry weight, and water content, which were 1.49, 1.31, 3.47, and 1.20 times those of the control, respectively. They also promoted spongy tissue expansion (1.12 times the control) while suppressing palisade tissue growth (0.86 times the control). From June to August, with the continuous increase of light intensity and temperature, the diurnal variations in net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), and transpiration rate (T_r) of plants treated by T1, T2, and T3- changed from a single-peak to a double-peak curve. The leaves protected their photosynthetic systems through photosynthetic midday depression. Concurrently, by lowering the light compensation point (P_{LC}) (81.72% of the control) and dark respiration rate (R_D) (67.70% of the control), the plants adapted to low-light environments and enhanced light energy utilization. By stabilizing the initial fluorescence (F_0), electron transport rate (R_{ET}), and non-photochemical quenching coefficient (Q_{NP}), the photochemical efficiency of PS II was maintained. Meanwhile, the photosynthetic systems of T4 and plants of the control group were subjected to excessive stress from strong light and high temperature, resulting in irregular variations in photosynthetic and chlorophyll fluorescence parameters. In October, growth, photosynthetic and chlorophyll fluorescence parameters of plants treated by T1, T2 and T3 recovered faster than those by T4. [Conclusion] *C. henryi* has strong shade tolerance, and shading treatment can promote the growth of branches and leaves. In summer cultivation, a shading environment of 61% to 82% should be set up to avoid irreversible damage to the photosynthetic system caused by high temperature and strong light, and ensure the healthy growth of plants. The shade tolerance of *C. henryi* will effectively expand its scope of garden applications, providing more choices for plant landscape construction in understory, north balcony, and indoor space. [Ch, 2 fig. 4 tab. 32 ref.]

Key words: *Clematis*; *Clematis henryi*; shading; photosynthetic characteristics; chlorophyll fluorescence

铁线莲属 *Clematis* 植物为毛茛科 Ranunculaceae 多年生草本或木本植物，花色艳丽、花型多样，被广泛用于阳台、庭院等家庭园艺场景，被誉为“藤本皇后”^[1]。全世界铁线莲属植物约 300 种，中国有 100 多种，各地均有分布^[2]。单叶铁线莲 *Clematis henryi* 为该属木质藤本植物，广泛分布在中国安徽、江苏、浙江等地，适生于林下荫蔽的环境，花白色或淡黄绿色，花量大且具芳香，花期 12 月至翌年 2 月，是铁线莲属中为数不多的冬季开花种类，具有极大的开发利用潜力^[3]。

光是植物生长过程中重要的环境因素之一，光强不足或过剩都会对植物的光合作用产生不利的影响^[4]。现有研究表明：植物的生长对遮光响应十分敏感。遮光处理改变了植物生长的微环境，从而对植物叶片光合生理和解剖结构产生影响^[5]。当植物所处的光照条件发生改变时，叶绿素荧光参数能够直观反映植物光合系统的运转状态^[6]，因此在植物光合能力和栽培适应性评价中被广泛应用^[7-8]。近年来，在园艺市场常见的铁线莲品种多为春(秋)季开花的喜阳类型，单叶铁线莲作为冬季开花且具有良好耐荫性的种类，可以满足林缘、北侧墙体或阳台、室内窗台等多种园林与家庭园艺场景的栽培需求，引种栽培后将有效扩展观赏铁线莲的园林应用范围。目前，有关铁线莲属植物光合特性的研究主要集中在光强对植株生长发育^[9-10]以及水分等其他环境因子对光合系统的影响^[11]等方面，尚未涉及铁线莲属植物引种栽培和园林应用中对光照环境的选择与调控。本课题组前期对单叶铁线莲耐荫生理变化已有报道^[12]。本研究在春末(6月)、盛夏(8月)和仲秋(10月)对单叶铁线莲在遮光环境下的枝叶表型、光合特性与叶绿素荧光

参数变化进行了系统分析,更直观和全面地解析了单叶铁线莲光合系统对低光环境的适应机制,可为单叶铁线莲在园林中的栽培应用提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于2022年3—10月在铁线莲种质资源圃(30°13'19.2"N, 119°22'33.6"E)进行。该地属亚热带湿润季风气候,雨量充足且四季分明,年平均气温为13.0~21.0℃,年降水量为1427.0 mm,年平均日照时数为1939.0 h,无霜期为234.0 d。2022年3月2日,选取60株长势良好、均一的3年生单叶铁线莲盆栽扦插苗(栽植盘上口径为16.0 cm、下口径为12.0 cm、高为13.5 cm)。栽培基质采用珍珠岩:泥炭土为1:1(体积比),pH 6.5,有机质质量分数为605.0 g·kg⁻¹,置于日光温室内(遮光度为63%),常规水肥管理备用。

1.2 试验方法

2022年5月20日,从上述移栽的植株中选取生长健康、长势一致的40株用于遮光试验。共设定5个遮光度:82% (T1)、61% (T2)、53% (T3)、43% (T4)和0% (对照),每个处理8株,植株间距为25 cm,防止相互遮挡。试验期间常规水肥管理。分别于试验初期(6月16—17日)、中期(8月15—16日)和末期(10月16—17日)进行叶片、植株形态及光合与荧光参数测定。

1.2.1 植株和叶片形态指标测定 以基部叶片着生位置为起点,测定不同处理下各植株的节间距;取植株中上部,高度相近的健康叶片,利用网格法^[13]测定叶面积、叶宽、叶长和叶周长。徒手切片参照邱彦芬等^[14]的方法,用双面刀片在叶片主脉中段横切若干0.5 mm左右薄片,于显微镜(Olympus Microscope BX43)下观察拍照,测定叶片厚度(T_L)、上表皮细胞厚度(T_U)、下表皮细胞厚度(T_L)、栅栏组织厚度(T_P)、海绵组织厚度(T_S),计算栅海比(T_P/T_S)、组织结构紧密度($C_{TR}=T_P/T_L$)及组织结构疏松度($S_R=T_S/T_L$)。将新鲜叶片置于烘箱中105℃杀青30 min,65℃烘干至恒量,称取叶干质量,计算叶片含水量[叶片含水量=(叶片鲜质量-叶片干质量)/叶片鲜质量]和比叶面积(比叶面积=叶面积/叶片干质量)。3次重复。

1.2.2 光合与荧光参数测定 光合参数测定。采用Li-6400XT便携式光合仪进行光响应曲线和光合日变化测定。在测定日7:00—18:00,各处理随机选3株长势健康、一致的植株中上部叶片,在自然光下,隔2 h测定叶片的净光合速率(P_n)、胞间二氧化碳摩尔分数(C_i)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s),3次重复。设置光强梯度为2000、1800、1500、1200、800、600、400、200、150、100、100、50、20、0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,测定各光强下的净光合速率,重复3次,用双曲线修正模型拟合并计算表观量子效率(A_{QY})、最大净光合速率($A_{\max}$)、光饱和点(P_{LS})、光补偿点(P_{LC})以及暗呼吸速率(R_d)。叶绿素荧光参数的测定。测定日8:00—11:00,选取与光合参数测定相同的3株植株,在暗反应状态下测定叶片的初始荧光(F_0)和最大荧光(F_m)。测定前用锡纸完全包裹1 h。光下活化30 min后于1000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光强下测定最大荧光(F'_m)、最小荧光(F'_0)、光化学猝灭系数(q_p)、电子传递效率(R_{ET})。计算出最大光化学效率(F_v/F_m)、PS II 实际光量子产量(F'_v/F'_m)、PS II 潜在活性(F_v/F_0)、非光化学猝灭系数(Q_{NP}),其中 F_v 和 F'_v 分别指可变荧光和光适应可变荧光。

1.3 数据处理分析

采用Excel 2021和Origin 2022进行数据整理并作图,利用SPSS 26.0进行方差分析和相关性分析等。

2 结果与分析

2.1 遮光试验期间的光照强度与气温变化

试验期间,外界最高气温和最大光照强度均呈“先升后降”的变化趋势(图1)。8月最高气温达35.0℃,最大光照强度达1750 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,较6月分别提高23.0%和29.6%;10月的最高气温回落至26.0℃,最大光照强度降至1400 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。这期间气温和光照强度的变化,为试验材料提供了“适宜—胁迫—恢复”的外界环境条件。

2.2 遮光对单叶铁线莲植株形态和叶片解剖结构的影响

试验初期(6月),各处理植株长势差异不明显,处理组较对照组叶色更浓绿。试验中期(8月),对照组叶片变黄、枯萎,T4处理叶片发黄,部分枯萎;T3处理叶片绿色减淡,少数叶片边缘枯黄;T1和T2处理植株长势和叶色没有明显变化。试验末期(10月),对照组植株全部枯萎死亡,T4处理植株有1/2的叶片枯黄,T3处理植株叶片转绿,T1和T2处理叶色仍保持浓绿,新叶大量萌生。可见,在夏季遮光度递增对植株的保护作用也更好。

表1显示:遮光促进了单叶铁线莲叶片生长。在试验的3个阶段,T1和T2处理的植株叶长度分别达到11.49、12.58、12.65和11.35、12.83、12.33 cm,显著高于其他处理($P<0.05$),T1、T2和T3处理植株的叶宽也均大于T4和对照($P<0.05$)。在试验的3个阶段,T1处理植株的叶面积、比叶面积、节间距和叶干质量大都显著高于其他处理($P<0.05$),随遮光度降低,上述指标也不断减少。方差分析结果显示:遮光度对叶片形态产生了显著影响,叶长、叶面积和叶干质量在T1处理中的均值最高,分别是对照组的1.90、2.41和1.53倍,可见遮光度增加促进了叶片生长和干物质积累。此外,各处理的叶片含水量仅在8月呈显著差异($P<0.05$),表明遮光处理在高温强光条件下对叶片保护更有效。

表 1 遮光对单叶铁线莲植株和叶片形态的影响

Table 1 Effect of shade on plant and leaf morphology of *C. henryi*

月份	处理	形态特征参数						
		叶长/cm	叶宽/cm	叶面积/cm ²	节间距/cm	干质量/g	含水量/%	比叶面积/(cm ² ·g ⁻¹)
6月	T1	11.49±0.15 a	5.10±0.72 a	37.13±0.13 a	18.27±0.87 a	0.37±0.32 a	79.13±2.11 a	370.14±11.12 a
	T2	11.35±0.10 a	4.90±0.10 a	30.33±0.38 c	15.83±1.04 ab	0.30±0.16 a	73.31±4.21 a	133.46±12.34 b
	T3	11.58±0.05 a	5.14±0.25 a	29.85±0.13 c	16.50±1.14 a	0.10±0.02 b	72.23±9.15 a	119.62±10.21 b
	T4	10.85±0.10 b	4.53±0.05 c	33.96±0.31 b	13.30±1.21 bc	0.26±0.03 ab	72.32±1.15 a	131.75±10.04 b
	对照	10.75±0.70 b	4.16±0.07 b	29.25±0.35 d	12.57±2.35 c	0.14±0.01 b	71.33±4.41 a	209.87±24.70 b
8月	T1	12.58±0.45 a	4.50±0.20 a	42.88±3.41 a	18.50±0.44 a	0.35±0.05 a	84.36±0.49 a	417.73±27.92 a
	T2	12.83±0.06 a	4.40±0.20 ab	33.92±3.76 b	17.57±0.40 a	0.31±0.03 a	80.17±4.41 a	130.20±5.64 b
	T3	10.10±0.10 b	4.70±0.46 a	32.43±3.79 b	18.90±0.20 a	0.26±0.02 b	65.33±2.21 b	92.92±3.25 c
	T4	9.90±0.17 b	3.53±0.81 bc	22.25±2.41 c	13.70±0.42 b	0.10±0.02 c	64.36±2.17 b	85.74±6.14 c
	对照	8.83±0.21 c	3.10±0.26 c	17.72±0.26 c	12.65±2.35 b	0.05±0.01 c	54.43±2.26 c	54.72±5.48 d
10月	T1	12.65±0.07 a	4.53±0.46 ab	34.52±5.99 a	17.00±1.41 a	0.23±0.07 a	74.27±4.33 a	210.64±7.83 a
	T2	12.33±0.46 a	4.87±0.31 a	34.25±2.17 ab	13.73±1.17 ab	0.22±0.10 a	71.42±2.17 a	187.32±9.53 b
	T3	9.77±0.55 b	5.03±0.67 a	33.67±3.54 ab	11.17±2.84 bc	0.19±0.01 ab	74.31±2.33 a	183.27±7.07 b
	T4	8.77±0.67 c	4.30±0.14 b	25.17±4.91 b	8.13±1.18 c	0.12±0.03 b	70.43±7.15 a	160.87±6.66 c

说明:数据为平均值±标准差。不同小写字母表示同一月份不同处理间差异显著($P<0.05$)。10月对照植株死亡。

由表2可以看出:叶片上表皮厚度、下表皮厚度在试验中期和末期都表现出随遮光度增加而减少的趋势,叶片厚度在试验中期也呈现同样的变化趋势,表明遮光阻碍了叶片表皮和总厚度的增长。叶片栅栏组织厚度在试验的3个时期均表现出随遮光度增加而减少的趋势,以8和10月数据为例,T1处理较T4处理显著降低($P<0.05$),海绵组织厚度变化趋势则截然相反,表明遮光在促进叶片海绵组织扩展的同时,抑制了栅栏组织的生长。这在叶片海栅比数据中也得到了证实。

2.3 遮光对单叶铁线莲光合与荧光参数的影响

2.3.1 遮光对单叶铁线莲光合日进程的影响 从时间变化来看,不同遮光处理植株的净光合速率、气孔

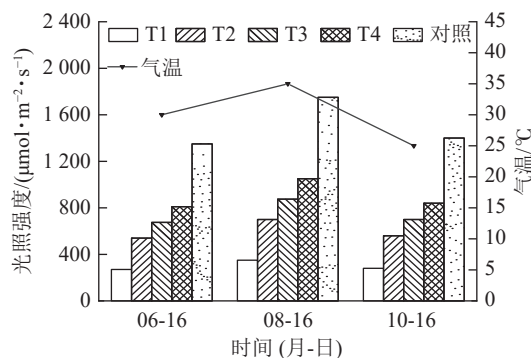


图 1 试验期间光照强度和气温变化

Figure 1 Changes of light intensity and temperature during the test

表 2 遮光对单叶铁线莲叶片解剖结构的影响

Table 2 Effects of shade on leaf anatomy of *C. henryi*

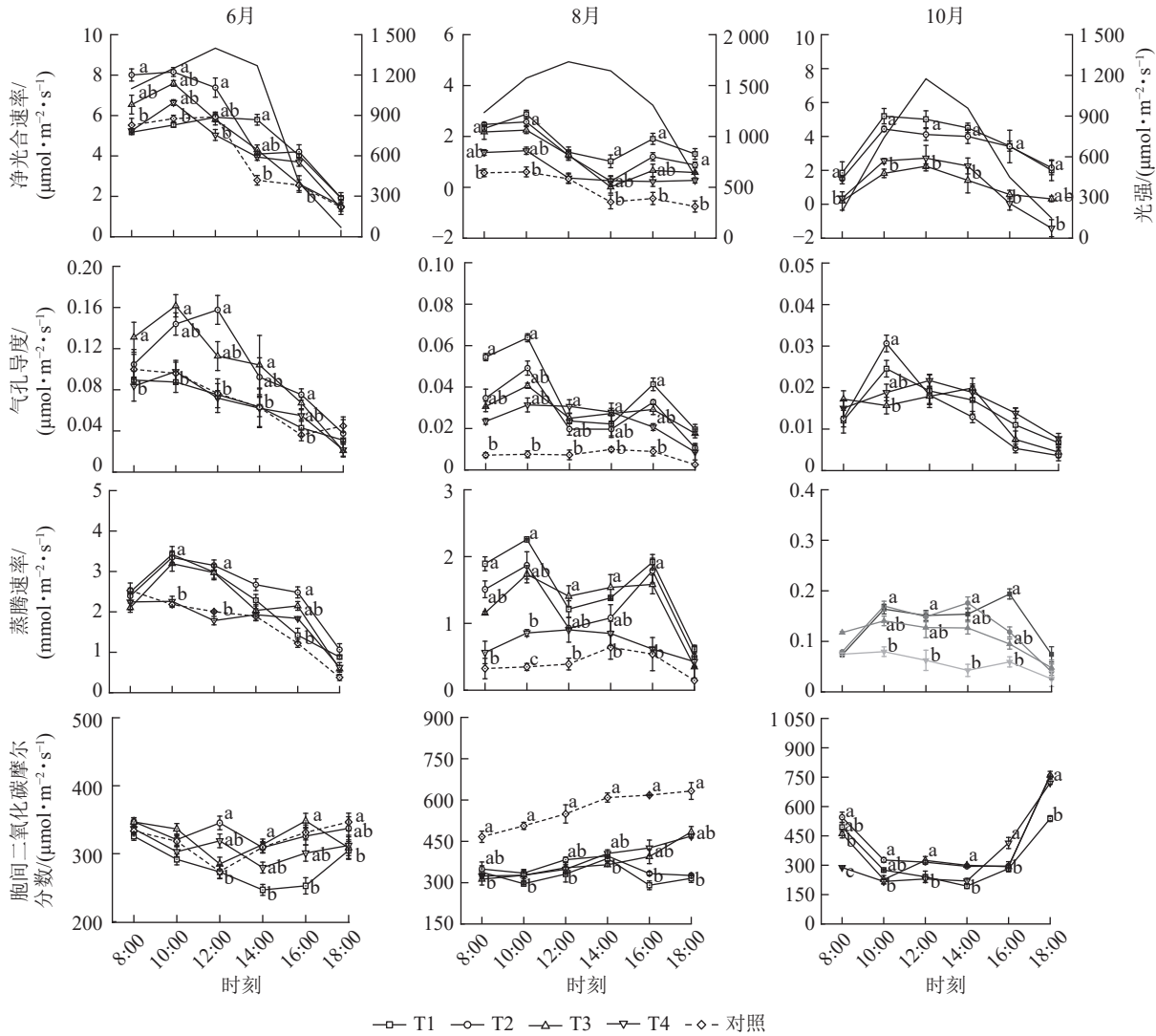
月份	处理	叶片解剖结构参数					
		叶片厚度/ μm	上表皮厚度/ μm	下表皮厚度/ μm	栅栏组织厚度/ μm	海绵组织厚度/ μm	栅海比
6月	T1	440.37 $\pm$ 5.03 a	33.14 $\pm$ 4.26 a	20.79 $\pm$ 5.54 b	90.38 $\pm$ 8.52 b	292.21 $\pm$ 4.26 a	0.31 $\pm$ 0.03 a
	T2	420.24 $\pm$ 0.43 a	40.07 $\pm$ 8.95 a	24.70 $\pm$ 0.85 ab	87.36 $\pm$ 4.26 b	284.68 $\pm$ 14.91 a	0.31 $\pm$ 0.09 a
	T3	434.10 $\pm$ 0.43 a	36.45 $\pm$ 0.43 a	21.33 $\pm$ 0.34 ab	103.03 $\pm$ 0.85 a	264.50 $\pm$ 0.85 b	0.39 $\pm$ 0.07 a
	T4	435.01 $\pm$ 7.67 a	42.18 $\pm$ 0.00 a	24.40 $\pm$ 0.43 ab	96.40 $\pm$ 8.52 ab	268.11 $\pm$ 12.78 b	0.36 $\pm$ 0.08 a
	对照	443.44 $\pm$ 24.71 a	41.57 $\pm$ 0.85 a	28.02 $\pm$ 1.28 a	105.74 $\pm$ 3.83 a	268.31 $\pm$ 21.30 b	0.39 $\pm$ 0.03 a
8月	T1	399.04 $\pm$ 8.51 c	24.13 $\pm$ 9.78 c	22.27 $\pm$ 5.57 b	77.02 $\pm$ 5.80 b	309.23 $\pm$ 11.59 a	0.25 $\pm$ 0.06 c
	T2	374.91 $\pm$ 17.01 c	26.19 $\pm$ 10.04 c	23.20 $\pm$ 1.61 b	79.63 $\pm$ 11.59 b	263.55 $\pm$ 11.59 b	0.30 $\pm$ 0.06 b
	T3	439.50 $\pm$ 5.02 b	24.33 $\pm$ 3.21 c	27.84 $\pm$ 0.00 ab	92.80 $\pm$ 3.21 ab	262.25 $\pm$ 8.03 b	0.35 $\pm$ 0.04 b
	T4	458.43 $\pm$ 11.59 b	30.83 $\pm$ 3.21 b	27.84 $\pm$ 5.57 ab	98.37 $\pm$ 7.01 a	252.64 $\pm$ 6.43 b	0.39 $\pm$ 0.06 ab
	对照	515.97 $\pm$ 12.86 a	51.04 $\pm$ 4.25 a	35.26 $\pm$ 6.43 a	103.01 $\pm$ 7.37 a	224.58 $\pm$ 17.90 c	0.46 $\pm$ 0.06 a
10月	T1	399.04 $\pm$ 13.73 a	29.70 $\pm$ 3.21 b	24.13 $\pm$ 11.59 b	79.81 $\pm$ 11.59b	263.55 $\pm$ 21.08 a	0.30 $\pm$ 0.03 b
	T2	402.75 $\pm$ 14.01 a	28.98 $\pm$ 9.64 b	29.70 $\pm$ 4.25 b	85.38 $\pm$ 3.21 a	236.64 $\pm$ 22.10 ab	0.36 $\pm$ 0.06 b
	T3	396.05 $\pm$ 6.43 a	39.18 $\pm$ 5.80 a	40.83 $\pm$ 12.55 ab	82.59 $\pm$ 16.31ab	211.58 $\pm$ 5.57 b	0.39 $\pm$ 0.02 ab
	T4	409.25 $\pm$ 15.50 a	41.97 $\pm$ 3.21 a	50.11 $\pm$ 5.57 a	93.94 $\pm$ 11.59a	217.15 $\pm$ 5.57 b	0.43 $\pm$ 0.03 a

说明：数据为平均值 $\pm$ 标准差。不同小写字母表示同一月份不同处理间差异显著($P<0.05$)。10月对照植株死亡。

导度和蒸腾速率的最大值均出现在 6 月，且三者的日变化与外界光强变化趋势相似，呈先升后降的“单峰”曲线(图 2)，胞间二氧化碳摩尔分数的日变化趋势则相反，细胞间的二氧化碳被充分利用，表明各处理植株的光合系统运转正常。T1、T2 和 T3 处理的净光合速率、气孔导度和蒸腾速率在 8 月的日变化呈“双峰”曲线(图 2)，在 14:00 最低，进入“光合午休”状态，T4 和 T5 处理植株的 3 个光合参数变化未表现出明显的规律，但对照植株的净光合速率、气孔导度和蒸腾速率远低于遮光处理组($P<0.05$)，同时胞间二氧化碳摩尔分数显著增高($P<0.05$)，表明此时的高温和强光胁迫抑制了各处理植株的光合效能，对照植株光合系统受损更严重，这与形态观测结果相符。进入 10 月后，各遮光处理的植株光合能力逐步恢复，从净光合速率变化来看，T1 和 T2 处理的植株平均光合速率高于 T3 和 T4($P<0.05$)，表明遮光度较高($\geq 61\%$)的处理对单叶铁线莲植株光合系统的保护更有效。

2.3.2 遮光对单叶铁线莲光响应参数的影响 方差分析和多重比较结果显示：遮光度和时间对表观量子效率、光补偿点、光饱和点、暗呼吸速率、最大净光合速率均产生显著影响($P<0.05$)。在同一试验阶段，表观量子效率和最大净光合速率随遮光度增加均呈升高趋势(表 3)，以 6 月为例，两者在 T1、T2、T3、T4 处理中分别是对照组的 1.30 和 1.35，1.37 和 1.23，1.12 和 1.12，1.03 和 1.16 倍，其中 T1、T2 与 T4 和对照组的差异显著($P<0.05$)，表明单叶铁线莲有较强的耐荫能力。8 月这 2 个指标分别降至各处理的最低值，相较 6 月数据，T1、T2、T3、T4 处理分别降至原有的 0.28 和 0.45，0.30 和 0.51，0.15 和 0.48，0.18 和 0.42 倍，意味着夏季的高温、强光抑制了单叶铁线莲光合系统的运行。对比试验初期和末期的数据，T1、T2 和 T3 植株光补偿点和暗呼吸速率均值光照度增加呈下降趋势，但降幅随遮光度增加而减小，表明在这 3 种遮光处理下，单叶铁线莲可以通过主动降低光补偿点提高光能利用率，同时减少呼吸作用的营养消耗来适应低光环境，但光饱和点并未表现出规律性的变化。

2.3.3 遮光对单叶铁线莲叶绿素荧光参数的影响 方差分析和多重比较结果显示：遮光度和时间对 7 个叶绿素荧光参数均产生显著($P<0.05$)影响(表 4)。试验初期至中期，对照和 T4 处理植株叶绿素荧光参数相较于另外 3 个处理初始荧光显著升高($P<0.05$)，电子传递速率显著下降($P<0.05$)。试验末期对照植株死亡，T4 处理初始荧光和电子传递速率均降至较低水平。T1、T2、T3 处理植株初始荧光和电子传递速率在试验的 3 个时期均保持平稳，表明强光限制了 T4 和对照叶片内天线色素对光能的捕获能力，对 PS II 反应中心造成了损伤，而 $\geq 53\%$ 的遮光度有效保护了叶片光合系统，维持着 PS II 的光化学效率。在试验中期，各处理植株的最大光化学效率、PS II 最大潜在活性、PS II 实际光量子产量和光化学猝



不同小写字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$)；10月对照植株死亡。

图 2 不同处理单叶铁线莲光合速率、气孔导度、蒸腾速率、胞间二氧化碳摩尔分数日进程月变化

Figure 2 Monthly variations in the daily courses of P_n , G_s , T_p , and C_i of *C. henryi* under different treatments

表 3 不同时间遮光处理下单叶铁线莲光合特征参数

Table 3 Photophotoreponse characteristics of *C. henryi* under different shading treatments in different months

月份	处理	表观量子效率 / ($\mu\text{mol}\cdot\mu\text{mol}^{-1}$)	光补偿点 / ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光饱和点 / ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	暗呼吸速率 / ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	最大净光合速率 / ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
6月	T1	0.117±0.01 a	29.35±1.00 b	680.32±9.17 b	0.59±0.03 d	7.83±0.03 a
	T2	0.123±0.02 a	30.21±2.00 ab	428.25±7.55 c	1.33±0.08 b	7.14±0.16 ab
	T3	0.101±0.01 ab	32.33±1.73 a	448.36±8.19 c	1.75±0.02 a	6.51±0.01 b
	T4	0.093±0.02 b	28.65±2.65 b	720.77±13.23 a	0.65±0.04 d	6.74±0.10 b
	对照	0.090±0.03 b	34.65±2.65 a	356.52±13.45 d	1.77±0.03 a	5.80±0.26 c
8月	T1	0.033±0.00 a	26.34±2.65 ab	524.24±2.65 a	0.56±0.02 d	3.50±0.04 a
	T2	0.037±0.00 a	28.58±1.10 a	513.34±4.58 a	1.24±0.02 b	3.63±0.06 a
	T3	0.015±0.00 b	22.54±2.65 b	320.14±6.50 b	1.47±0.03 a	3.12±0.01 ab
	T4	0.017±0.00 b	27.55±2.09 ab	240.33±11.36 c	0.64±0.07 c	2.84±0.02 b
	对照	0.005±0.00 c	31.45±2.65 a	306.74±9.00 b	1.61±0.03 c	1.84±0.02 c
10月	T1	0.055±0.00 a	26.57±1.13 ab	596.25±8.72 a	0.27±0.02 a	3.82±0.04 a
	T2	0.051±0.00 a	28.55±2.65 a	504.24±16.37 b	0.11±0.02 b	3.68±0.02 a
	T3	0.029±0.00 b	22.58±1.73 b	324.11±14.93 c	0.03±0.03 c	3.26±0.07 ab
	T4	0.025±0.00 b	29.45±1.73 a	248.14±8.00 d	0.13±0.05 b	2.99±0.22 b

说明：数据为平均值±标准差。不同小写字母表示同一月份不同处理间差异显著($P<0.05$)。10月对照植株死亡。

灭系数均降至最低值(表 4), 在试验后期又有不同程度回升, 且 T1、T2 和 T3 处理均显著高于 T4 处理 ($P<0.05$), 表明强光造成 PS II 的潜在光化学活性下降, PS II 反应中心趋于关闭。随着试验后期胁迫缓解, $\geq 53\%$ 的遮光处理下植株叶片光合系统实际量子产能得以有效恢复。此外, T1、T2 和 T3 处理植株的非光化学猝灭系数在试验的 3 个时期均相对稳定, 表明反应中心非光化学猝灭损耗较少, 光合系统运转正常。

表 4 不同月份各处理单叶铁线莲叶片叶绿素荧光参数

Table 4 Chlorophyll fluorescence parameters of *C. henryi* in different months in different treatments

月份	处理	初始荧光	最大光化学效率	PS II 潜在活性	PSII 实际量子产量	光化学猝灭系数	电子传递速率	非光化学猝灭系数
6月	T1	230.56±14.81 c	0.79±0.00 a	3.71±0.07 a	0.41±0.01 a	0.25±0.04 a	38.58±3.15 a	0.98±0.15 b
	T2	212.68±20.67 c	0.76±0.04 ab	2.62±0.15 b	0.43±0.03 a	0.22±0.02 a	35.51±0.77 a	1.08±0.08 b
	T3	231.91±16.79 c	0.75±0.02 ab	2.95±0.34 a	0.40±0.02 a	0.21±0.01 a	33.99±0.62 a	1.28±0.64 b
	T4	281.90±5.93 b	0.77±0.03 a	2.42±0.07 b	0.37±0.01 b	0.21±0.01 a	26.39±0.75 ab	1.56±0.03 ab
	对照	436.67±2.36 a	0.72±0.01 b	2.22±0.16 b	0.33±0.02 b	0.13±0.01 b	16.15±6.40 b	2.93±0.13 a
8月	T1	228.10±5.86 bc	0.73±0.03 a	2.68±0.02 a	0.40±0.01 a	0.20±0.04 a	31.22±1.76 a	1.33±0.03 b
	T2	204.41±45.48 c	0.53±0.05 b	2.15±0.25 a	0.33±0.01 a	0.15±0.01 b	31.90±0.86 a	1.21±0.12 b
	T3	205.11±69.04 c	0.59±0.05 b	2.44±0.29 a	0.29±0.01 b	0.15±0.01 b	30.59±1.28 a	1.66±0.15 b
	T4	321.59±19.21 b	0.39±0.02 c	1.20±0.18 b	0.22±0.02 b	0.11±0.04 b	19.20±4.61 b	2.52±0.25 a
	对照	442.17±5.40 a	0.09±0.01 d	0.01±0.00 c	0.02±0.00 c	0.06±0.01 c	2.52±0.13 c	0.46±0.01 c
10月	T1	207.07±7.89 b	0.75±0.01 a	2.97±0.09 a	0.40±0.01 a	0.21±0.01 a	37.08±0.73 a	1.34±0.04 b
	T2	211.45±16.49 b	0.76±0.02 a	3.02±0.28 a	0.35±0.01 ab	0.20±0.01 a	36.24±1.75 a	1.13±0.19 b
	T3	236.24±21.45 a	0.74±0.01 a	2.92±0.22 a	0.29±0.02 b	0.16±0.01 ab	29.49±1.18 b	2.24±0.14 a
	T4	104.50±6.89 c	0.53±0.01 b	1.83±0.08 b	0.10±0.02 c	0.11±0.01 c	19.58±2.47 c	2.62±0.15 a

说明: 不同小写字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$)。10月对照植株死亡。

3 讨论

3.1 遮光促进了单叶铁线莲植株生长及对低光环境的适应性

叶片是植物对光照环境变化最敏感的器官, 其形态结构特征最能体现植物对光环境的适应能力^[15]。本研究的 3 个阶段中, 遮光处理下植株叶面积、节间长度、叶片干质量等 6 个指标的平均值都高于对照, 说明单叶铁线莲通过增加叶片长和宽获得更大的叶面积, 提高节间长度扩展生长空间, 以此获得更多的光照资源, 促进光合有机产物积累。在低光照条件下, 玉簪 *Hosta plantaginea* 通过调整自身形态来增加对光照的截获概率, 表现出叶面积增大、茎秆伸长等特点^[16]; 绿萝 *Epipremnum aureum* 在荫蔽环境中也会通过增加叶面积和节间长度来应对低光胁迫, 保障自身的有机物质积累^[17]。这些结果都与单叶铁线莲在遮光处理下的生长调节策略相似。

随着遮光度增加, 单叶铁线莲通过减少叶片总厚度, 抑制栅栏组织生长和扩展海绵组织空间, 增加细胞间隙, 提高光能利用率。这种主动适应荫蔽环境的叶片生长调节机制在金莲花 *Trollius chinensis*^[18] 和黑茶藨子 *Ribes nigrum*^[19] 中也有报道。有研究表明: 玉簪在遮光环境下叶片干质量和含水量有显著变化, 尤其是在夏季, 遮光能更好地维持叶片的水分状况和干物质积累速率^[16]。鸟巢蕨 *Asplenium nidus* 在遮光度增加时, 叶片干质量和含水量也随之增加, 在夏季这种变化更显著^[20]。与玉簪和鸟巢蕨 2 种植物类似, 单叶铁线莲叶片干质量和含水量随着遮光度提高而增加, 且远高于对照组。这种差异在 8 月更为明显。这一结果说明单叶铁线莲具有很强的耐荫性, 在荫蔽环境中能保持光合系统高效运转, 为植株生长提供保障。

3.2 夏季遮光对单叶铁线莲光合系统提供了有效保护并提升了光合效率

植物叶片的光合参数能反映生理代谢和物质积累的能力, 也被用于分析环境因子对植物代谢和生长的影响^[21]。有报道显示: “光合午休”现象主要是气孔和非气孔限制因素导致^[22-23]。当胞间二氧化碳摩

尔分数与气孔导度同时下降时, 净光合速率下降主要是由气孔限制引起, 反之则是非气孔因素^[24]。本研究中, 各处理植株 8 月的净光合速率日变化曲线均呈“双峰”, 是典型的“光合午休”表现。10:00 后外界光强和气温快速升高, 各处理组净光合速率持续下降, 气孔导度也均随之降低, 此时, T1、T2 处理的胞间二氧化碳摩尔分数下降, 但 T3、T4 和对照组则上升, 表明 T1、T2 处理植株的“光合午休”是气孔关闭所致。T3、T4 和对照组植株的净光合速率下降则是非气孔因素造成的, 可能是过剩的光能促进了活性氧积累, 导致脂质过氧化, 植物膜系统受损, 光合电子传递系统遭到破坏所致^[25]。现有研究也表明: 植物在光照轻度胁迫下, 光合速率的降低是由于气孔限制值降低引起的; 在中度或严重胁迫下, 主要是非气孔因素造成的。2 种因素对光合作用影响的大小取决于光照胁迫的程度^[26]。由此可见: T1 和 T2 处理有效缓解了夏季高温、强光对单叶铁线莲光合生理系统的伤害。有研究表明: 光补偿点和光饱和点的变化不仅与植物的种类、环境因素有关, 还与植物自身的生理调节机制密切相关^[27-28]。6 和 8 月的数据显示, 遮光处理的单叶铁线莲植株光补偿点均低于对照, T1 处理光补偿点平均值为 $24.50 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 表明单叶铁线莲可以通过主动降低光补偿点来适应弱光环境。这与白及 *Bletilla striata* 耐荫性研究结果^[29] 相似。

3.3 夏季遮光保护了单叶铁线莲 PS II 反应中心并提高了光能利用率

初始荧光表示叶片 PS II 反应中心处于完全开放时的荧光水平。本研究初期 (6 月) 对照的初始荧光较处理组显著上升, 说明全光照下单叶铁线莲 PS II 反应中心天线的热耗散程度较大; 随后 8 月高温强光使叶片 PS II 反应中心出现不可逆的失活, 开放程度不断降低, 初始荧光也大幅降低, 可能是叶片类囊体膜受到损伤所致^[30]。电子传递速率反映实际光强条件下的电子传递效率, 光化学猝灭参数代表了光合能量用于暗反应固定能量的部分^[31]。本研究初期和中期, 遮光提高了单叶铁线莲电子传递速率, 电子传递速与光化学猝灭参数随遮光度增加而增加, 说明单叶铁线莲通过增加 PS II 反应中心的开放比例, 促进电荷分离, 光合暗反应得以顺利进行。这与番茄 *Solanum lycopersicum* 幼苗应对高光胁迫的机制类似^[32]。

4 结论

单叶铁线莲具有很强耐荫性, 遮光处理促进了叶面积、节间距、叶片干质量、叶片含水量的增加, 植株通过增加叶片海栅比, 降低光饱和点和减少呼吸作用的营养消耗来适应低光环境。夏季高温、强光对单叶铁线莲生长产生显著负面影响, 61%~82% 遮光处理可保护单叶铁线莲叶片光合系统免受不可逆的损伤。单叶铁线莲可以通过提高光能转换效率适应弱光环境, 维持 PS II 反应中心正常运转, 有效保障植株的正常生长。上述研究结果为单叶铁线莲在园林中的引种、栽培提供了依据。此外, 单叶铁线莲的耐荫特性将有效扩展铁线莲属植物的园林应用范围, 为营造林下、北侧阳台和室内空间植物景观提供了更多选择。

5 参考文献

- [1] 邵伟丽, 廖娣华, 刘志高, 等. 铁线莲栽培品种观赏性综合评价体系的建立与应用[J]. *浙江农林大学学报*, 2022, **39**(6): 1229-1237.
SHAO Weili, LIAO Dihua, LIU Zhigao, *et al.* Establishment and application of a comprehensive evaluation system for *Clematis* cultivars[J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2022, **39**(6): 1229-1237.
- [2] 中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第 28 卷[M]. 北京: 科学出版社, 1980.
Editorial Committee of Flora of China. *Flora of China: Vol. 28*[M]. Beijing: Science Press, 1980.
- [3] 邵伟丽, 刘志高, 申亚梅, 等. 13 种浙江省野生铁线莲引种驯化与观赏性评价[J]. *中国园林*, 2012, **38**(11): 116-121.
SHAO Weili, LIU Zhigao, SHEN Yamei *et al.* Introduction, domestication and ornamental evaluation of 13 wild clematis species from Zhejiang Province[J]. *Chinese Landscape Architecture*, 2012, **38**(11): 116-121.
- [4] GJINDALI A, JOHNSON G N. Photosynthetic acclimation to changing environments[J]. *Biochemical Society Transactions*, 2023, **51**(2): 473-486.
- [5] WANG Zhaoguo, WANG Chuankuan. Individual and interactive responses of woody plants' biomass and leaf traits to drought and shade[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2023, **32**(1): 35-48.

- [6] LIU Ying, GONG Chuangang, PEI Weihao, *et al.* Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status in the leaves of *Artemisia ordosica* under root cutting conditions[J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, 2024, **14**: 1308209 [2024-10-05]. DOI:10.3389/fpls.2023.1308209.
- [7] CUN Zhu, XU Xiangzeng, ZHANG Jinyan, *et al.* Responses of photosystem to long-term light stress in a typically shade-tolerant species *Panax notoginseng*[J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, **13**: 1095726 [2024-10-05]. DOI:10.3389/fpls.2023.1095726.
- [8] XUE Yingying, BAI Xiaoyong, ZHAO Cuiwei, *et al.* Spring photosynthetic phenology of Chinese vegetation in response to climate change and its impact on net primary productivity[J/OL]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2023, **342**: 109734 [2024-10-05]. DOI: 10.1016/j.agrformet.2023.109734.
- [9] 王云贺, 韩忠明, 韩梅, 等. 遮荫处理对东北铁线莲生长发育和光合特性的影响[J]. 生态学报, 2010, **30**(24): 6762–6770. WANG Yunhe, HAN Zhongming, HAN Mei, *et al.* Effect of shading on the growth and photosynthetic characteristics of *Clematis manshurica* Rupr. [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, **30**(24): 6762–6770.
- [10] 刘志高, 邵伟丽, 王煜, 等. 铁线莲属植物光合特性研究[J]. 西北农业学报, 2016, **25**(11): 1704–1709. LIU Zhigao, SHAO Weili, WANG Yu, *et al.* Study on photosynthetic character of *Clematis* [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2016, **25**(11): 1704–1709.
- [11] 韩梅, 林春新, 杨利民, 等. 水因子对东北铁线莲光合特性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2012, **40**(10): 213–217. HAN Mei, LIN Chunxin, YANG Limin, *et al.* Effects of water factor on photosynthesis of *Clematis manshurica* Rupr. [J]. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 2012, **40**(10): 213–217.
- [12] 陈子航, 陶丽, 俞天泽, 等. 遮光对单叶铁线莲生长与生理特性的影响[J]. 浙江农林大学学报, 2024, **41**(3): 615–623. CHEN Zihang, TAO Li, CHOU Tianze, *et al.* Effects of shading treatment on growth and physiological characteristics of *Clematis henryi* [J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2024, **41**(3): 615–623.
- [13] 申文辉, 刘建, 唐庆兰. 桉树无性系叶片性状和光合参数差异比较[J]. 林业科技开发, 2010, **24**(6): 69–71. SHEN Wenhui, LIU Jian, TANG Qinglan. Analysis on leaf traits and photosynthetic parameters of *Eucalyptus* clones [J]. *Chinese Forestry Science and Technology*, 2010, **24**(6): 69–71.
- [14] 邱彦芬, 杨焱, 李小琴, 等. 橡胶树无性系叶片解剖结构及耐旱性研究[J]. 西部林业科学, 2020, **49**(1): 92–98. QIU Yanfen, YANG Tian, LI Xiaoqin, *et al.* Some features on leaf anatomy and drought tolerance in 9 rubber tree clones (*Hevea brasiliensis*) [J]. *Journal of West China Forestry Science*, 2020, **49**(1): 92–98.
- [15] 王豪杰, 侯月爽, 陈静, 等. 干旱胁迫对白花泡桐幼苗根、叶形态特征和生理变化的影响[J]. 河南农业大学学报, 2023, **57**(5): 784–793. WANG Haojie, HOU Yueshuang, CHEN Jing, *et al.* Effects of drought stress on root and leaf morphological characteristics and physiological changes in *Paulownia fortune* seedlings [J]. *Journal of Henan Agricultural University*, 2023, **57**(5): 784–793.
- [16] 郑奕彬, 熊宁旺, 曾德, 等. 干旱地区光照强度对玉簪叶色的影响[J]. 江西农业学报, 2022, **34**(10): 38–42. ZHENG Yibin, XIONG Ningwang, ZENG De, *et al.* Effect of light intensity on leaf color of *Hosta plantaginea* in arid areas [J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2022, **34**(10): 38–42.
- [17] WU Yanqing, CAI Xiang, TANG Yuhan. Outcomes of low-temperature stress on biological alterations within pothos (*Epipremnum aureum*) leaves[J/OL]. *Life*, 2022, **12**(9): 1432 [2024-10-05]. DOI: 10.3390/life12091432.
- [18] 吕晋慧, 王玄, 冯雁梦, 等. 遮荫对金莲花光合特性和叶片解剖特征的影响[J]. 生态学报, 2012, **32**(19): 6033–6043. LÜ Jinhui, WANG Xuan, FENG Yanmeng, *et al.* Effects of shading on the photosynthetic characteristics and anatomical structure of *Trollius chinensis* Bunge [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, **32**(19): 6033–6043.
- [19] 李芯妍, 滕志远, 徐启江, 等. 遮荫对黑茶藨子叶片形态结构和光合特性的影响[J]. 植物研究, 2017, **37**(4): 521–528. LI Xinyan, TENG Zhiyuan, XU Qijiang, *et al.* Effects of shading on anatomical structure and photosynthetic characteristics of *Ribes nigrum* L. leaves [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2017, **37**(4): 521–528.
- [20] 李雪琴, 卢艺苗, 黄爱梅, 等. 亚热带 10 种蕨类植物光响应模型拟合及光合特性研究[J]. 生态学报, 2022, **42**(8): 3333–3344. LI Xueqin, LU Yimiao, HUANG Aimei, *et al.* Light response model fitting and photosynthetic characteristics of ten different

- fern species in subtropics[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, **42**(8): 3333–3344.
- [21] 陈超, 金则新, 袁梦, 等. 不同光照强度下濒危植物景宁木兰幼苗光合特性的季节变化[J]. *浙江农林大学学报*, 2022, **39**(5): 950–959.
- CHEN Chao, JIN Zexin, YUAN Meng, *et al.* Seasonal changes of photosynthetic characteristics of seedlings of *Magnolia sinostellata* under different light intensities[J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2022, **39**(5): 950–959.
- [22] JIN Yuan, LAI Shuaibin, CHEN Zhifei, *et al.* Leaf photosynthetic and functional traits of grassland dominant species in response to nutrient addition on the Chinese Loess Plateau[J/OL]. *Plants*, 2022, **11**(21): 2921 [2024-10-05]. DOI: [10.3390/plants11212921](https://doi.org/10.3390/plants11212921).
- [23] GUO Haining, WANG Yiran, LI Guoqing, *et al.* Effects of rainfall exclusion treatment on photosynthetic characteristics of black locust in the sub-humid region of the Loess Plateau, China[J/OL]. *Plants*, 2024, **13**(5): 704 [2024-10-05]. DOI: [10.3390/plants13050704](https://doi.org/10.3390/plants13050704).
- [24] 许明海, 冯瑜, 童宇艳, 等. 低温胁迫对不同耐寒红树植物幼苗光合生理和抗氧化特性的影响[J]. *林业科学研究*, 2024, **37**(2): 124–133.
- XU Minghai, FENG Yu, TONG Yuyan, *et al.* Effects of low temperature stress on leaf photosynthetic physiology and antioxidant characteristics in mangrove plants seedlings with different cold tolerance[J]. *Forest Research*, 2024, **37**(2): 124–133.
- [25] 张亚琴, 郭其强, 罗丝琼, 等. 不同马尾松林下光环境中油茶叶片和光合特征比较及其与主要环境因子的相关性[J]. *植物资源与环境学报*, 2022, **31**(6): 25–33.
- ZHANG Yaqin, GUO Qiqiang, LUO Siqiong, *et al.* Comparisons on leaf and photosynthetic characteristics of *Camellia oleifera* in different understory light environments of *Pinus massoniana* and their correlations with major environmental factors[J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2022, **31**(6): 25–33.
- [26] 张江涛, 杨淑红, 晏增, 等. 水淹胁迫对美洲黑杨嫁接苗叶片色素及光合特性的影响[J]. *上海农业学报*, 2024, **40**(4): 44–50.
- ZHANG Jiangtao, YANG Shuhong, YAN Zeng, *et al.* Effects of pigment and photosynthetic characteristics of *Populus deltoides* grafted seedlings under waterlogging stress[J]. *Acta Agriculturae Shanghai*, 2024, **40**(4): 44–50.
- [27] ZHOU Jing, LI Pingping, WANG Jizhang. Effects of light intensity and temperature on the photosynthesis characteristics and yield of lettuce[J/OL]. *Horticulturae*, 2022, **8**(2): 178 [2024-10-05]. DOI: [10.3390/horticulturae8020178](https://doi.org/10.3390/horticulturae8020178).
- [28] LIU Chunni, HUANG Yang, WU Feng, *et al.* Plant adaptability in karst regions[J]. *Journal of Plant Research*, 2021, **134**(5): 889–906.
- [29] 尹若勇, 陈蕾如, 邓鹏飞, 等. 遮阴干旱对白及幼苗光合特性的影响[J]. *草业科学*, 2023, **40**(12): 2991–2999.
- YIN Ruoyong, CHEN Leiru, DENG Pengfei, *et al.* Effects of shading and drought on photosynthetic characteristics of *Bletilla striata* seedlings[J]. *Pratacultural Science*, 2023, **40**(12): 2991–2999.
- [30] 黄伟, 谭顺玲, 孙虎. 高温和强光复合胁迫对铁皮石斛光系统 I 和 II 活性的影响[J]. *西部林业科学*, 2021, **50**(3): 1–7, 19.
- HUANG Wei, TAN Shunling, SUN Hu. Effects of high temperature associated with high light on photosystems I and II in *Dendrobium officinale*[J]. *Journal of West China Forestry Science*, 2021, **50**(3): 1–7, 19.
- [31] 王复标, 叶子飘. 植物电子传递速率光响应模型的研究进展[J]. *植物生态学报*, 2024, **48**(3): 287–305.
- WANG Fubiao, YE Zipiao. A review on light response models of electron transport rates of plant[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2024, **48**(3): 287–305.
- [32] 胡雪华, 刘宁宁, 陶慧敏, 等. 低温胁迫对番茄幼苗不同叶龄叶片叶绿素荧光成像特性的影响[J]. *中国农业科学*, 2022, **55**(24): 4969–4980.
- HU Xuehua, LIU Ningning, TAO Huimin, *et al.* Effects of chilling on chlorophyll fluorescence imaging characteristics of leaves with different leaf ages in tomato seedlings[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2022, **55**(24): 4969–4980.