

不同光环境对紫背天葵和白背三七 生长及光合荧光特性的影响

成向荣¹, 舒 骏¹, 刘 佳^{1,2}, 王 婉¹, 虞木奎^{1*}

(1 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江富阳 311400; 2 西北农林科技大学 林学院, 陕西杨陵 712100)

摘 要:以紫背天葵(*Begonia fimbristipula*)和白背三七(*Gynura divaricata*)两种优良野生蔬菜为研究对象,研究了自然全光照(L_0)、郁闭度约 50% 林下(L_1)、郁闭度约 70% 林下(L_2) 3 种光环境下植株的生长及光合和荧光参数变化,以明确其耐荫性以及林下套种的可行性。结果显示:(1)紫背天葵和白背三七地径和株高在 L_0 和 L_1 处理之间无显著差异,而在 L_2 处理下显著低于 L_0 。(2)两种野菜最大净光合速率($P_{\max}$)、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)均随光照强度减弱逐渐降低,表观量子效率(AQY)在 3 种光环境下无显著差异;PS II 潜在最大量子产量(F_v/F_m)、光化学荧光猝灭系数(q_p)和电子传递速率(ETR)也随光照强度减弱而减小,非光化学荧光猝灭系数(NPQ)却随光照强度减弱而增加。(3)两种野菜光合和荧光参数在 L_0 和 L_1 处理之间无显著差异,而在 L_2 处理下显著低于 L_0 。研究表明,在较大郁闭度林分下,紫背天葵和白背三七叶片叶绿素分子捕获激发能的效率降低,其 PS II 吸收光能用于光化学电子传递的份额减少,而用于热耗散的份额增加,电子传递活性和通过电子传递链传递的能量降低,净光合速率下降,植株生长受到抑制;两种野菜均具有一定的耐荫性,可以在林分郁闭度 50% 左右的林下正常生长。

关键词:紫背天葵;白背三七;光合作用;叶绿素荧光;光环境

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Growth, Photosynthesis and Fluorescence Characteristics of *Begonia fimbristipula* and *Gynura divaricata* under Different Light Conditions

CHENG Xiangrong¹, SHU Jun¹, LIU Jia^{1,2}, WANG Wan¹, YU Mukui^{1*}

(1 Institute of Subtropical Forestry, CAF Fuyang, Zhejiang 311400, China; 2 College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: *Begonia fimbristipula* and *Gynura divaricata* are natural vegetables. Growth, photosynthesis and fluorescence characteristics of these two vegetables were studied under three light conditions [Full light (L_0), 50% canopy cover (L_1), and 70% canopy cover (L_2)]. The results showed that: (1) The height and ground diameter of *B. fimbristipula* and *G. divaricata* were no significant differences between L_0 and L_1 treatments ($P > 0.05$), the two variables were markedly lower in L_2 treatment than those of L_0 treatment ($P < 0.05$). (2) The maximal net photosynthetic rate ($P_{\max}$), light compensation point (LCP), and light saturation point (LSP) reduced with decreasing light intensity, no significant difference was found in apparent quantum yield (AQY) among the three light conditions. With the decrease of light intensity, the maximal photochemical efficiency of photosystem II (F_v/F_m), photochemical quenching index (q_p), photosynthetic electron transport rate (ETR) also reduced, while non-photochemical quenching index (NPQ) increased. (3)

收稿日期: 2014-02-12; 修改稿收到日期: 2014-06-10

基金项目: 浙江省省院合作林业科技项目 (2011SY10); 杭州市青蓝计划项目 (20121432K08)

作者简介: 成向荣 (1979—), 男, 博士, 主要从事林业生态工程研究。E-mail: chxrd@sohu.com

* 通信作者: 虞木奎, 研究员, 博士生导师, 主要从事林业生态工程研究。E-mail: ylsymk@gmail.com

The values of these photosynthesis and fluorescence variables of the two vegetables were no significant difference between L_0 and L_1 treatments, whereas these variables were significantly lower in L_2 treatment than those of L_0 treatment. In L_2 treatment, the efficiency of capture excitation energy reduced for chlorophyll molecules of these two vegetables leaves, the amount of light energy was absorbed by photosystem II decreased for photochemical electron transfer and increased for heat loss, electron transport activity and energy which was used to electron transport chain also declined, which led to the decrease of net photosynthetic rate, so plant growth was inhibited. These two vegetables have moderate shade tolerance, they can normally grow under the plantation with 50% canopy cover.

Key words: *Begonia fimbripetala*; *Gynura divaricata*; photosynthesis; fluorescence; light conditions

光是影响植物生存和生长最重要的环境因子之一,不同生态习性的植物具有不同的光环境适应策略^[1-2]。研究表明,阳性植物通常具有较强的光合碳同化能力、较高的光补偿点和光饱和点等特征^[3],而阴性植物具有较低的光补偿点和较高的表观量子效率^[4]。植物对光环境变化的适应能力决定了其生长和分布特征^[5-7]。近年来,随着集体林权制度的改革,林下经济在一些地区得到较快发展。大力发展林下种植,充分利用丰富的林下资源是提高林地产出和增加林农收入的有效途径之一。如中国东北地区林下种植人参取得了非常好的效益,但林菜复合经营研究较少,仍处于探索阶段^[8]。相对于传统蔬菜,林下山野菜生态适应能力强,受污染较轻,富含多种微量元素,营养丰富,风味独特,具多种保健功能,并随着人们生活水平提高和保健意识的不断加强,山野菜日益成为人们的消费取向^[9]。

紫背天葵(*Begonia fimbripetala*)和白背三七(*Gynura divaricata*)是近年来从野生植物中筛选的优良蔬菜,不但营养丰富,而且具有极强的降血压、降血脂、抑制糖尿病的功效。目前,这两种野菜主要通过田间和设施栽培生产,对不同光环境的适应性尚缺乏深入研究。中国南方地区人工林面积大,发展林下经济具有独特优势。根据野菜的光照需求,构建适宜的林菜复合经营模式是强化人工林培育的有益探索。为此,本试验以紫背天葵和白背三七为研究对象,探讨两种野菜在3种光环境下的生长及光合和荧光参数变化,明确这两种野菜对变化光环境的生理适应性,为林菜复合经营模式构建提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于浙江省富阳市永安高山农庄(119°55'E, 29°52'N),平均海拔 438 m。试验区年平均气温 16.2 °C,年平均降雨量 1 464 mm,无霜期 237 d,气

候属亚热带季风气候。土壤为石英、长石砂岩上发育的微酸性红壤。

1.2 研究材料

本试验包括3种光照环境处理,即全光照(L_0)、郁闭度 0.5 的日本甜柿(*Diospyros kaki*)和香榧(*Torreya grandis*)混交林下(L_1)和郁闭度 0.7 的日本甜柿林下(L_2)。供试林分为 2007 年栽植的日本甜柿,造林密度 2.5 m×3 m,其中部分地块隔行株间混交栽植香榧。甜柿平均树高 2.4 m,香榧树高 1.3 m。在两种林分行间起垄,垄高 0.2 m,宽 1 m;每条垄上栽植 1 年生紫背天葵(或白背三七)扦插苗 2 行,株间距 0.4 m,行间距 0.6 m。另外,在邻近农地也采用相同栽植方式种植 2 种野菜。3 种光照环境下 2 种野菜的栽植方式和管理措施一致。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 地径和株高 2013 年 8 月下旬在 3 种光环境下分别连续测定 50 株野菜的地径和株高。

1.3.2 光响应曲线及光合特征参数 光合作用光响应曲线测定采用美国 LI-COR 公司生产 LI-6400 便携式光合测定仪。测定时选择 LI-6400 红蓝光源,设置空气流速为 0.5 L/min,控制相对湿度(RH)、气温(T_a)和 CO_2 浓度(C_a)与外界环境一致。测定时光照强度从 2 000 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 开始,依次降为 1 500、1 000、800、500、200、100、80、50、20、0 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 。各处理选择 5~6 片成熟、健康叶片进行测定。试验在晴天上午 9:00~11:30 进行。

光响应曲线拟合模型用 Bassman 等^[10]的方法,通过模型拟合方程(1)得出最大净光合速率、表观量子效率、光饱和点和光补偿点等光合特征参数。

$$P_n = P_{max} [1 - C_0 e^{(-aPAR/P_{max})}] \quad (1)$$

式中: P_n 为净光合速率, P_{max} 为最大净光合速率, C_0 为度量弱光下净光合速率趋于 0 的指标, a 为表观量子效率, PAR 为光合有效辐射, e 为自然常数。

在上述模型拟合效果较好的情况下,可用以下模型(2)计算光补偿点(LCP):

$$LCP = P_{\max} \ln(C_0) / a \quad (2)$$

假设 P_n 达到 $P_{\max}$ 的 99% 时的 PAR 为光饱和点 (LSP), 计算模型为:

$$LSP = P_{\max} \ln(100C_0) / a \quad (3)$$

1.3.3 叶绿素荧光参数 采用便携式脉冲调制叶绿素荧光仪 (PAM-2500, Walz) 测定叶绿素荧光诱导动力学参数。测定时间为 9:00~11:30。先将待测叶片所在的小枝用黑色布袋罩住, 暗适应 20 min, 使得待测叶片所处光环境一致。全部使用仪器提供的测量光、光化光及饱和脉冲光测定不同处理叶片的初始荧光 (F_0)、最大荧光 (F_m)、光化学荧光猝灭系数 (q_p)、非光化学荧光猝灭系数 (NPQ)、PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m) 和相对电子传递速率 (ETR)。试验测定过程中, 每种野菜选择 6 个样株, 每株选择 1~2 个完全展开的健康叶片。

1.4 数据处理

数据分析用 Excel 2003 和 SPSS 17.0, 3 种光环境下的差异采用单因素方差分析检验, 并进行 Duncan 多重比较。

2 结果与分析

2.1 不同光环境对野菜生长的影响

紫背天葵和白背三七平均地径均随各处理光照强度的减弱逐渐减小, 并在 L_2 处理下达到显著水平 (图 1, A)。其中, 紫背天葵地径在遮荫处理 L_1 和 L_2 下分别比正常光照处理 (L_0) 降低了 9.1% 和 16.2%; 白背三七地径则分别比 L_0 降低了 8.9% 和 13.9%。尽管如此, 这两种野菜地径在 L_1 处理与 L_0 处理之间并没有显著差异, 仅 L_2 处理显著低于

L_0 处理。同时, 与地径表现相似, 紫背天葵和白背三七平均株高也在 L_1 处理与 L_0 处理之间没有显著差异, L_2 处理则显著低于 L_0 和 L_1 处理。其中, 紫背天葵和白背三七平均株高在 L_2 处理分别比 L_0 显著减少 15.6% 和 16.4% (图 1, B)。可见, 不同程度遮荫处理均一定程度上抑制了紫背天葵和白背三七的正常生长, 但仅郁闭度 0.7 遮荫的影响达到显著水平。

2.2 不同光环境对野菜光响应曲线及其光合特征参数的影响

从图 2 可以看出, 在设定梯度光照条件下, 不同光环境下紫背天葵和白背三七净光合速率对光合有效辐射的响应过程基本类似, 即随着光照强度逐渐增加, 净光合速率逐渐增大; 当光合有效辐射超过 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 2 种野菜的净光合速率在不同光环境下呈现一定差异, 总体上表现为随林分郁闭度增加而减小的趋势。

依据光合-光响应曲线拟合方程所得光合特征参数如表 1 所示。其中, 紫背天葵叶片最大净光合速率 ($P_{\max}$) 随光照强度逐渐减弱 (郁闭度增加) 而逐渐降低, 且中等郁闭度林分 (L_1) 与全光照处理 (L_0) 没有显著差异, 郁闭度较高的林分 (L_2) 比 L_0 显著降低, 但与 L_1 无显著差异; 紫背天葵叶片表观量子效率 (AQY) 在 3 种光环境下差异不显著; 紫背天葵叶片光补偿点 (LCP) 在 L_0 和 L_1 之间差异不显著, 而 L_2 处理 LCP 显著低于 L_0 和 L_1 ; 3 种光环境下, 紫背天葵叶片光饱和点 (LSP) 变化趋势与 $P_{\max}$ 类似, 即随林分郁闭度增加而逐渐降低。同时, 白背三七叶片的 $P_{\max}$ 、AQY 和 LSP 随林分郁闭度的变化趋势与紫背天葵类似, 光补偿点 (LCP) 随林分郁闭

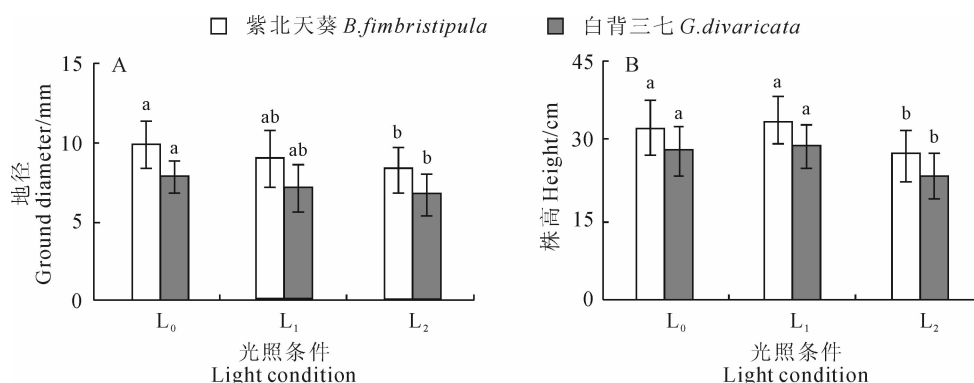


图 1 不同光环境下紫背天葵和白背三七地径(A)和株高(B)的比较

不同字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异

Fig. 1 Compare of ground diameter(A) and plant height(B) for *B. fimbristipula* and *G. divaricata* under different light conditions

The different normal letters represent significant differences among treatments at 0.05 level

度增加均显著降低。以上结果说明紫背天葵和白背三七叶片光合能力随林分郁闭度增加而减小,仅郁闭度 0.7 的处理两种野菜叶片 $P_{\max}$ 、 LSP 和 LCP 显著低于全光照。

2.3 不同光环境对野菜叶绿素荧光特性的影响

最大荧光产量(F_m)是 PS II 反应中心处于完全关闭时的荧光产量,其大小反映了通过 PS II 电子传递的最大潜力;最大可变荧光(F_v)反映了 QA 的还原情况; F_v/F_m 值反映了 PS II 反应中心处于开放状态时的内禀光能转换效率或最大光化学量子产量^[11]。在非胁迫条件下 F_v/F_m 变化较小,不受物种和生长环境的影响,而在胁迫条件下该参数减小^[12]。表 2 显示,随光照强度减弱(林分郁闭度增加),紫背天葵和白背三七叶片 F_v/F_m 值均逐渐降低,并在 L_2 处理下显著低于 L_0 ,而在 L_1 处理下与其他 2 种光环境之间均没有显著差异(表 2)。这说明在林分郁闭度较大时,林下光照强度显著减小,导致叶片叶绿素分子捕获激发能的效率降低。

同时,光化学猝灭系数 q_p 反映了 PS II 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额,也在一定程度上反映了 PS II 反应中心的开放程度^[13],光化学猝灭系数 q_p 越大,表明 PS II 的电子传递活性越大^[14]。非光化学猝灭系数 NPQ 反映了 PS II 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分,因而,非光化学猝灭是一种自我保护机制,有利于保护光合机构结构和功能^[15]。随光照强度减小,紫背天葵和白背三七叶片 q_p 逐渐降低。其中,紫背天葵 q_p 在 L_1 与 L_0 处理之间没有显著差异,而 L_2 处理 q_p 显著低于 L_0 ;白背三七叶片 q_p 在 L_0 和 L_1 之间无显著性差异,而在 L_0 和 L_1 处理下均显著高于 L_2 。同时,随光照强度减弱,紫背天葵和白背三七叶片 NPQ 增大。其中,紫背天葵的 NPQ 在 L_1 和 L_2 处理下显著高于 L_0 ,而在 L_1 和 L_2 之间没有显著差异;白背三七的 NPQ 在 L_2 处理下显著高于 L_0 和 L_1 ,而 L_0 和 L_1 之间也没有显著差异(表 2)。以上结果说明随着林分郁闭

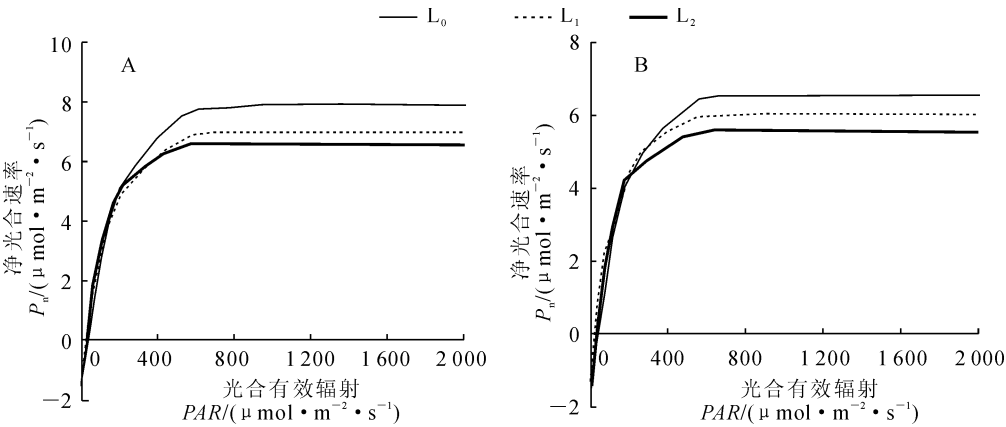


图 2 不同光环境下紫背天葵(A)和白背三七(B)光合-光响应曲线
Fig. 2 Light response curve of photosynthesis in *B. fimbripila*(A) and *G. divaricata*(B) leaves under different light conditions

表 1 不同光环境下紫背天葵和白背三七光合参数特征

Table 1 Photosynthetic parameters of *B. fimbripila* and *G. divaricata* under different light conditions

参数 Parameter	紫背天葵 <i>B. fimbripila</i>			白背三七 <i>G. divaricata</i>		
	L_0	L_1	L_2	L_0	L_1	L_2
最大净光合速率 $P_{\max}$ $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$7.90\pm0.51\text{a}$	$7.04\pm0.44\text{ab}$	$6.54\pm0.16\text{b}$	$6.56\pm0.46\text{a}$	$6.03\pm0.55\text{ab}$	$5.52\pm0.38\text{b}$
表观量子效率 AQY $/(\mu\text{mol}\cdot\mu\text{mol}^{-1})$	$0.047\pm0.002\text{a}$	$0.046\pm0.007\text{a}$	$0.051\pm0.003\text{a}$	$0.043\pm0.003\text{a}$	$0.048\pm0.004\text{a}$	$0.044\pm0.006\text{a}$
光补偿点 LCP $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$29.01\pm0.78\text{a}$	$26.53\pm4.52\text{a}$	$14.26\pm3.40\text{b}$	$34.33\pm3.64\text{a}$	$22.45\pm0.85\text{b}$	$9.08\pm2.57\text{c}$
光饱和点 LSP $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$806.65\pm60.73\text{a}$	$718.83\pm71.41\text{ab}$	$611.64\pm45.12\text{b}$	$743.92\pm51.84\text{a}$	$626.08\pm62.39\text{ab}$	$582.60\pm26.46\text{b}$

注:同行不同字母表示同一野菜不同光照处理间在 0.05 水平存在显著性差异;下同。
Note: The different normal letters in the same row indicate significant difference among different light intensity treatments for same species at 0.05 level; The same as below.

表 2 不同光环境下紫背天葵和白背三七荧光参数特征

Table 2 Fluorescence parameters of *B. fimbristipula* and *G. divaricata* under different light conditions

参数 Parameter	紫背天葵 <i>B. fimbristipula</i>			白背三七 <i>G. divaricata</i>		
	L ₀	L ₁	L ₂	L ₀	L ₁	L ₂
F_v/F_m	0.793±0.008a	0.784±0.003ab	0.769±0.002b	0.786±0.007a	0.778±0.004ab	0.772±0.002b
q_p	0.825±0.007a	0.821±0.006ab	0.800±0.012b	0.840±0.016a	0.829±0.015a	0.723±0.024b
NPQ	0.663±0.020b	0.779±0.056a	0.794±0.023a	0.426±0.037b	0.456±0.108b	1.014±0.057a
ETR	55.667±1.924a	53.167±1.065ab	50.250±0.833b	55.250±2.250a	55.000±1.369a	42.833±2.036b

度的增大 2 种野菜吸收光能用于光化学电子传递的份额减少,而用于热耗散的份额增加,电子传递活性降低,并在林分郁闭度较大时达到显著水平。

另外,表观光合电子传递速率 ETR 反映了用于光合反应的电子总量。从表 2 可以看出,随林分郁闭度增加,紫背天葵 ETR 逐渐降低,但 L_1 与 L_0 处理之间没有显著差异,而 L_2 处理比 L_0 显著减少了 9.7%;白背三七叶片 ETR 也有随林分郁闭度增加而降低的趋势,但其在 L_0 和 L_1 处理之间无显著差异,而 L_2 分别比 L_0 和 L_1 显著降低 22.5% 和 22.1%。这表明紫背天葵和白背三七通过电子传递链传递的能量在中等郁闭度林下并没有显著下降,而郁闭度较高时显著降低。

3 结论与讨论

植物在遮光环境下具有不同的生长响应和适应。已有的研究表明,耐荫植物幼苗在中等光照强度下(25%~50%相对光照)生长速率最高^[16-17]。此外,植物幼苗高生长随光照有效性的增加而增大^[18-19]。本研究发现,紫背天葵和白背三七在中等郁闭度林下的株高和地径生长与全光照条件下没有显著差异,而它们在较高郁闭度林下均显著低于全光照环境。由此可见,紫背天葵和白背三七在中等光照环境下可以正常生长,而其生长在弱光(或林分郁闭度较高)环境下受到一定程度抑制,表明这两种野菜具有一定耐荫性。

光是影响植物生长发育和形态建成的最重要生态因子^[20]。植物光合效率的大小直接影响植物生长^[21]。本实验中紫背天葵和白背三七叶片最大净光合速率(P_{max})、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)均随光照强度减弱逐渐降低,这可能是植物对弱光环境的一种适应。这些光合参数在中等光照强度下(L_1)与全光照(L_0)没有显著差异,而在弱光下(L_2)显著低于全光照水平,即两种野菜在弱光下生长受到一定影响。通常在适宜生长条件下,植物实测光合量子效率在 $0.03 \sim 0.05 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之

间^[22]。而在本试验 3 种光环境下紫背天葵和白背三七表观量子效率基本处于上述范围,表明这 2 种野菜利用弱光的能力较强,在本试验条件下未受外界环境因子的胁迫或者胁迫较轻。此外,光补偿点代表了植物的需光特性和需光量^[23]。有研究指出,阴生植物的 LCP 在 $20 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以下,阳生植物的 LCP 一般在 $50 \sim 100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间^[24]。本研究的 2 种野菜具有较低的光补偿点,它们在弱光环境下具有较高的光利用效率;而不同光环境下 LCP 具有较大的变异,又说明紫背天葵和白背三七具有某种内在调节机制,能增加光合器官对不同光环境的适应能力。

PSⅡ潜在最大量子产量 F_v/F_m 反映了 PSⅡ的最大光能转化效率,植物在遭受环境胁迫时该值会有明显下降,其比值变化可以反映光抑制的程度,比值越高证明其发生光抑制的程度越低^[25]。本实验中紫背天葵和白背三七叶片 F_v/F_m 值随林分郁闭度增加(林下光照强度减弱)而降低,说明这 2 种野菜叶片叶绿素分子捕获激发能的效率及光系统Ⅱ(PSⅡ)潜在活性随林分郁闭度增加而降低,其 PSⅡ光合电子传递活性也随之降低,这与电子传递速率(ETR)随生长光强减弱而降低相吻合。此外,2 种野菜 q_p 值也随林分郁闭度增加而降低,非光化学猝灭系数 NPQ 呈增加趋势,表明随林分郁闭度增加 2 种野菜用于光化学反应的比例降低,而转化为热耗散的比例升高,减少了碳同化积累的能量。这种变化趋势可能是在 PSⅡ蛋白复合体的电子传递过程中,由于 PSⅡ反应中心可逆失活(即 PSⅡ的异质性)阻止被天线色素吸收的能量向下游传递^[26],致使增加了单位“有活性反应中心”复合体吸收的能量必须以热能形式耗散掉。因此,可以认为这是两种野菜对弱光环境的一种生理适应调节。

本研究通过对 3 种光环境下紫背天葵和白背三七生长、光合和荧光参数的分析,发现随林分郁闭度增加 2 种野菜具有类似的生长和光合生理变化特征。在中等郁闭度下(约 50%),2 种野菜生长和光

合特征与全光照没有显著差异;高郁闭度下 2 种野菜地径和株高均显著下降,光合参数值也显著低于全光照,其中白背三七下降的幅度大于紫背天葵,表明前者受弱光的影响程度高于后者。在高郁闭度林分下,2 种野菜生长显著降低,主要是因为光照强度显著减弱导致叶片叶绿素分子捕获激发效率降

低,PSⅡ吸收光能用于光化学电子传递的份额减少,进而使得电子传递活性和通过电子传递链传递的能量降低,植物叶片净光合速率显著下降,最终导致植物体碳同化产物积累减少。由此可见,紫背天葵和白背三七均具有一定的耐荫性,可以在林分郁闭度 50%左右的林下正常生长。

参考文献:

- [1] VALLADARES F, NIINEMETS Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences[J]. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 2008, 39: 237—257.
- [2] LIU J F(刘建锋), YANG W J(杨文娟), JIANG Z P(江泽平), et al. Effects of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of the endangered plant *Thuja sutchuenensis*[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2011, 31(20): 5 999—6 004(in Chinese).
- [3] SCHOLLES J D, PRESS M C, ZIPPERLEN S W. Differences in light energy utilization and dissipation between dipterocarp rain forest tree seedlings[J]. *Oecologia*, 1997, 109(1): 41—48.
- [4] SENEVIRATHNA A M W K, STIRLING C M, RODRIGO V H L. Growth, photosynthetic performance and shade adaptation of rubber (*Hevea brasiliensis*) grown in natural shade[J]. *Tree Physiology*, 2003, 23(10): 705—712.
- [5] ISLAM M R, HAMID A, KARIM M A, et al. Gas exchanges and yield responses of mungbean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek] genotypes differing in flooding tolerance[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2008, 30(5): 697—707.
- [6] SOFO A, DICHIO B, MONTANARO G, et al. Photosynthetic performance and light response of two olive cultivars under different water and light regimes[J]. *Photosynthetica*, 2009, 47(4): 602—608.
- [7] FENG Y L(冯玉龙), CAO K F(曹坤芳), FENG ZH L(冯志立), et al. Acclimation of lamina mass per unit area, photosynthetic characteristics and dark respiration to growth light regimes in four tropical rainforest species[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2002, 22(6): 901—910(in Chinese).
- [8] GU X J(顾晓君), CAO L M(曹黎明), YE ZH W(叶正文), et al. Studies on the mode of under-forest economy and the development countermeasure of under-forest industry[J]. *Acta Agriculturae Shanghai* (上海农业学报), 2008, 24(3): 21—24(in Chinese).
- [9] YANG X(杨 暹), GUO J X(郭巨先). Assessment study on nutritive compositions and value of main wild vegetables in South China[J]. *Food Science* (食品科学), 2002, 23(11): 121—125(in Chinese).
- [10] BASSMAN J H, ZWIER J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoides* clones[J]. *Tree Physiology*, 1991, 8(2): 145—159.
- [11] ZHANG SH R(张守仁). A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance[J]. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 1999, 16(4): 444—448(in Chinese).
- [12] XU D Q(许大全), ZHANG Y ZH(张玉忠), ZHANG R X(张荣铤). Photoinhibition of photosynthesis in plants[J]. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 1992, 28(4): 237—243(in Chinese).
- [13] VAN KOOTEN O, SNEL J F H. The use of chlorophyll nomenclature in plant stress physiology[J]. *Photosynthesis Research*, 1990, 25: 147—150.
- [14] CHEN J M(陈建明), YU X P(俞晓平), CHENG J A(程家安). The application of chlorophyll fluorescence kinetics in the study of physiological responses of plants to environmental stresses[J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis* (浙江农业学报), 2006, 18(1): 51—55(in Chinese).
- [15] DAI X L(戴锡玲), ZHANG Y(张 莹), et al. Chlorophyll fluorescence characteristics of gametophyte in *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn. under different illuminations[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2010, 30(3): 552—556(in Chinese).
- [16] POORTER L. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient; the relative importance of morphological and physiological traits[J]. *Functional Ecology*, 1999, 13: 396—410.
- [17] CHENG X, YU M, WANG, G G, et al. Growth, morphology and biomass allocation in response to light gradient in five subtropical evergreen broadleaved tree seedlings[J]. *Journal of Tropical Forest Science*, 2013, 25(4): 537—546.
- [18] KUNSTLER G, CURT T, BOUCHAUD M, et al. Growth, mortality, and morphological response of European beech and downy oak along a light gradient in sub-Mediterranean forest[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2005, 35: 1 657—1 668.
- [19] STANCIOIU P T, O'HARA K L. Regeneration growth in different light environments of mixed species, multiaged, mountainous forests of Romania[J]. *Journal of Forest Research*, 2006, 125: 151—162.
- [20] WANG ZH N(王振南), LU J Y(陆姣云), ZHAO Y X(赵玉信), et al. Temporal variation in the characteristics of gas exchange and chlorophyll fluorescence in Lucerne[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2013, 33(12): 2 492—2 498(in Chinese).
- [21] CAO Y H(曹永慧), ZHOU B ZH(周本智), CHEN SH L(陈双林), et al. Photosynthetic response of different ecotype of *Illicium lanceolatum* seedlings to drought stress and rewatering[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2012, 32(23): 7 421—7 429(in Chinese).
- [22] LARCHER W. *Physiological Plant Ecology*[M]. Berlin: Springer, 1980.
- [23] ZHANG W F(张旺锋), FAN D Y(樊大勇), et al. The seasonal photosynthetic responses of seedlings of the endangered plant *Cathaya argyrophylla* to different growth light environments[J]. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2005, 13(5): 387—397(in Chinese).
- [24] XIA J B(夏江宝), ZHANG G C(张光灿), et al. Responses of photosynthetic and physiological parameters in *Campsis radicans* to soil moisture and light intensities[J]. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 2008, 30(5): 13—18(in Chinese).
- [25] CAO Y H(曹永慧), ZHOU B ZH(周本智), ZHANG R M(张汝民), et al. Response of chlorophyll fluorescence parameters of *Illicium lanceolatum* on different light conditions[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2012, 32(3): 525—531(in Chinese).
- [26] HAN ZH X(韩张雄), LI L(李 利), XU X W(徐新文). Response of dry matter accumulation and chlorophyll fluorescence parameters of *Haloxylon ammodendron* seedlings to NaCl stress[J]. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), 2011, 31(1): 90—95(in Chinese).