

不同林冠环境下顶花板凳果生理适应性研究

杨淑红,王齐瑞,刘艳萍,赵辉

(河南省林业科学研究院,河南 郑州 450008)

摘要:以顶花板凳果(*Pachysandra terminalis* Sieb. et Zucc)为研究对象,在不同人工林冠环境下种植,对比分析叶片色素含量和光合能力的差异。结果表明:林缘与林下交界处的BD2和BD4叶片中总叶绿素、叶绿素a、b和类胡萝卜素含量均显著高于其他叶片,尤其BD4叶片各光合色素含量均极显著高于林外的BD8($P < 0.01$);林外BD8和林缘BD6叶片叶绿素a/b值接近3,但叶片中叶绿素和类胡萝卜素含量相对较低,其他顶花板凳果叶片叶绿素a/b值在 $(2.093 \pm 0.249) \sim (2.589 \pm 0.019)$;林缘与林下交界处BD2和BD4叶片的净光合速率高于林缘BD5、林外BD8和林下BD1;BD2叶片瞬间光能利用率极显著高于林外BD8和林缘BD5叶片($P < 0.01$),并显著高于林下的BD1和BD3($P < 0.05$),BD4叶片叶室内光合作用有效辐射占外界光合作用有效辐射的比例显著高于其他样叶($P < 0.05$)。顶花板凳果最适宜在半阴的环境中种植,BD2和BD4高含量的叶绿素及合适的叶绿素a/b值也使顶花板凳果的叶片呈现深绿色,叶片色彩和质地更健康,林外BD8叶片叶绿素含量的下降及蒸腾速率的升高使植株叶片呈现出黄绿色。

关键词:林冠环境;顶花板凳果;生理适应;色素含量;光合能力

中图分类号:S567.1⁺⁹ 文献标志码:A 文章编号:1004-3268(2017)12-0110-06

Physiological Adaptation of *Pachysandra terminalis* Sieb. et Zucc under Different Canopy Conditions

YANG Shuhong, WANG Qirui, LIU Yanping, ZHAO Hui

(Henan Academy of Forestry, Zhengzhou 450008, China)

Abstract: The differences of leaf pigment content and photosynthetic ability of *Pachysandra terminalis* Sieb. et Zucc under different artificial canopy conditions were studied. The results showed that the contents of total chlorophyll, chlorophyll a, chlorophyll b and carotenoid in the leaves of BD2 and BD4 at the junction of forest edge and forest were significantly higher than those of the other leaves, especially the photosynthetic pigment content in the leaves of BD4 was significantly higher than the leaves of BD8 which was out of the forest ($P < 0.01$). The chlorophyll a/b value in the leaves of BD8 and BD6 was close to 3, and the other *Pachysandra terminalis* Sieb. et Zucc leaves was $(2.093 \pm 0.249) \sim (2.589 \pm 0.019)$. The contents of chlorophyll and carotenoid in the leaves was relatively low. The leaf photosynthetic rate of BD2 and BD4 at the junction of forest edge and forest was higher than that of BD5, BD8 and BD1. The leaf light utilization rate of BD2 was significantly higher than that of BD8 and BD5 ($P < 0.01$) as well as BD1 and BD3 ($P < 0.05$). The rate of leaf indoor photosynthetically active radiation in the leaves of BD4 was significantly higher than that of the other samples. Because of the high content of chlorophyll and suitable chlorophyll a/b value in leaves of BD2 and BD4, the leaves had dark green leaf color and healthier texture. *Pachysandra terminalis* Sieb. et Zucc was most suitable for planting in semi shade environment. Due to decreased chlorophyll content and increased transpiration rate in the leaves of BD8, the leaf color

收稿日期:2017-06-20

基金项目:河南省科技攻关项目(152102110120)

作者简介:杨淑红(1975-),女,黑龙江同江人,高级工程师,本科,主要从事城市林业与环境研究。

E-mail:yangshh0315@163.com

of *Pachysandra terminalis* Sieb. et Zucc appeared yellow green.

Key words: canopy environment; *Pachysandra terminalis* Sieb. et Zucc; physiological adaptation; pigment content; photosynthetic ability

顶花板凳果 (*Pachysandra terminalis* Sieb. et Zucc) 隶属于黄杨科 (Buxaceae) 板凳果属 (*Pachysandra* Michx.) , 为常绿亚灌木植物, 多生于海拔 800 ~ 1 800 m 的山谷沟边或林中较阴湿处。我国主要分布在甘肃、陕西、四川、湖北、浙江等地, 日本、中东地区和美国东南部等地也有分布。据记载, 河南也有分布, 主要在商城县黄柏山、洛宁县熊耳山、嵩县白云山等地。顶花板凳果别名众多, 陕西称为粉蕊黄杨、捆仙绳, 湖北恩施称为转筋草、富贵草、雪山林, 浙江称为黄秧连, 甘肃又称为长青草和顶蕊三角咪等。顶花板凳果地上茎肉质, 下部匍匐斜生裸出, 仅有稀疏、脱落性小鳞片, 生有须状不定根; 上部直立, 部分有分枝, 长 20 ~ 30 cm; 叶簇生茎顶, 黄绿色, 倒卵形, 具柄, 革质光滑; 顶生穗状花序, 花白色或淡绿色, 长 1 ~ 4 cm, 花丝分离并伸出花瓣外, 雄花在上, 雌花在下, 花期 4—5 月; 浆果状核果卵形, 具三角, 稍带白色, 果期 7—10 月。顶花板凳果全草可入药, 除风湿、清热解毒、镇静止痛、活血止带, 又可治慢性气管炎^[1-3]。顶花板凳果资源丰富, 但目前仅日本有少量应用, 相关研究也相对滞后, 文献报道主要集中在其药理研究上^[1,4-7]。因此, 充分发挥顶花板凳果在河南省的资源分布优势, 探讨其在不同生境下的生理响应机制, 最终为其在园林应用中的稳定生长提供科学依据。

植物生理生态特性与叶片特征紧密联系, 尤其是叶片的光合作用。植物光合作用过程中起吸收作用的色素有叶绿素和类胡萝卜素, 并以叶绿素为主要的吸收光能物质^[8-10]。叶绿素 a 和叶绿素 b 是植物叶绿素的 2 种重要色素, 直接参与光能的吸收、传递、分配及转化等过程^[11], 叶片叶绿素含量与植物光合能力、发育阶段及氮元素的稳定有较好的相关性, 也是植物生长状况和生理变化的重要指标^[12-14]。类胡萝卜素则能将吸收到的光能传递给叶绿素 a, 具有光能捕获和光破坏防御功能, 对叶片光合作用也起着非常重要的作用。植物叶片可通过改变光合色素含量及其他生理生态特性以适应环境条件的变化^[15-16]。光合效率不仅是估计植物潜在生产力的重要指标, 也是探索光合作用调节机制中光合机构运行状态的必要参数^[9]。众多学者进行了植物光合色素组分、生境生态适应性及其与环境因子的关系等研究, 但基于光合色素等光合参数探

讨植物耐阴性等方面的研究报道较少^[17-22]。国外学者在林窗 (gap, 又译林隙或林冠空隙) 微环境对树种的响应, 人造林窗和人工模拟林窗环境对植物生长的影响等方面进行了大量的研究, 而国内研究尚主要集中在林下小气候对天然林及其混交林林窗干扰、森林更新、群落演替的影响等方面^[23-27]。鉴于此, 以引种的顶花板凳果为研究对象, 在人工不同林冠环境下进行种植对比试验, 分析叶片色素含量和光合能力的差异, 探讨适宜顶花板凳果种植的林冠环境, 旨在为顶花板凳果园林应用中的稳定生长及环境适应性研究提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 材料

试验地点位于郑州绿博园 (中牟), 属典型的暖温带大陆性季风气候区, 四季分明。区域内年均气温为 14.2 ℃, 极端最低气温为 -17.9 ℃ (1955 年 1 月 2 日和 1971 年 12 月 27 日), 极端最高气温为 43 ℃ (1966 年 6 月 19 日); 全年平均无霜期为 227 d, 初霜期在 11 月中旬, 终霜期在 3 月底; 多年平均地温为 16.1 ℃, 冻结日平均为 81 d, 最大冻土层厚度是 27 cm; 多年平均日照时数为 2 385.3 h, 日照率为 54%; 全年降水多集中在 6—9 月, 平均降水量为 649.9 mm, 7 月份降雨量最大; 多年平均蒸发量为 1 508 mm, 平均绝对湿度为 12.6%, 空气相对湿度为 66.0%。

材料为 2015 年 10 月引种的顶花板凳果裸根苗 (苗源浙江嘉善), 株高为 12 ~ 15 cm, 种植间距为 10 cm × 10 cm, 种植环境为人工种植的大叶女贞、黄山栾、紫叶李林下空地。根据试验要求, 为调查不同上层林冠环境对顶花板凳果生长的影响, 按照林外、林缘和林下进行区域设计, 以 3 种乔木种植边界线为起点, 分别向林外和林内扩展 4 m 作为林外、林缘和林下的分界线 (图 1)。设 9 个测试点分别为 BD1、BD2、BD3……BD9, 其中: BD1 和 BD3 位于大叶女贞林的林下, BD5 位于大叶女贞林的林缘; BD2、BD7 和 BD9 分别位于大叶女贞、黄山栾、紫叶李林的林下与林缘交界处; BD4 和 BD6 位于 2 种乔木混交林的林下与林缘交界处; BD8 位于林外。每个测试点构建 1 m² 的小样方。测定时间为 2016 年 6 月 17 日 (晴天), 10:00 开始按 BD1→BD9 的顺序

测定各样方内植株顶端向下第 3~5 片叶的光合特性,设 3 个重复。随后采集叶片,用袋封存置于冰桶,立即带回河南省林业科学研究院重点实验室进行光合色素含量的测定。

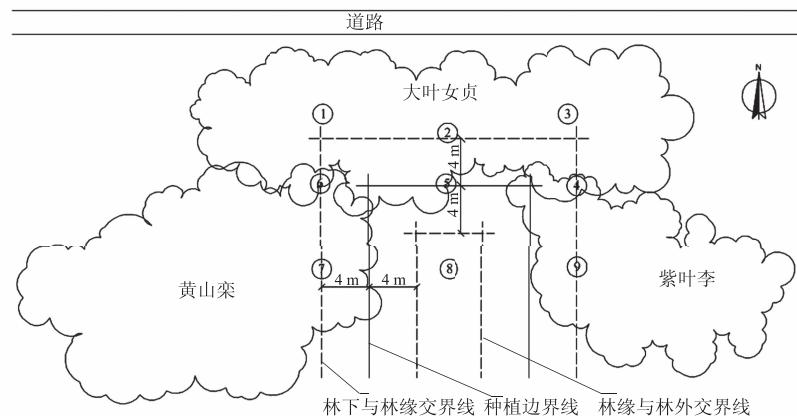


图 1 试验区域设计及测试点分布

1.2 测定项目与方法

光合特性采用美国 LI - COR 公司生产的 LI - 6400 便携式光合测定仪开放式气路测定。每株从顶端第 3 片叶向下依次选取良好功能叶 1~2 枚,总计 6 枚,每一参数取 3~6 次测定结果的平均值。主要测量净光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)、叶室内光合作用有效辐射(PAR_i)和外界光合作用有效辐射(PAR_o),并计算瞬间光能利用率(SUE), $SUE = Pn / PAR_i$ 。叶绿素(Tch)、类胡萝卜素(Tca)含量测定根据张宪政^[28]的方法。

1.3 数据处理

使用 Excel 2007 和 SPSS 17.0 软件进行数据处理和统计分析,图中均用平均值 \pm 标准误表示。

2 结果与分析

2.1 不同林冠环境下顶花板凳果叶片光合色素含量的差异

图 2-a 可知,BD1 至 BD4 样叶的 Tch 含量明显高于 BD5 至 BD9 样叶,BD2 和 BD4 样叶的 Tch 含量较高,分别为 (5.395 ± 0.653) mg/g 和 (5.764 ± 0.420) mg/g,BD8 样叶 Tch 含量较低,为 (2.652 ± 0.154) mg/g,其他样叶 Tch 含量在 (3.187 ± 0.219) ~

(4.205 ± 0.492) mg/g,BD2 和 BD4 样叶的 Tch 含量分别是 BD8 的 2.04 倍和 2.18 倍,差异极显著($P < 0.01$),BD2 和 BD4 样叶的 Tch 含量显著高于其他样叶。同 Tch 含量差异相似,BD1 至 BD4 样叶的 Tca 含量高于 BD5 至 BD9 样叶,BD2 和 BD4 样叶的 Tca 含量较高,分别为 (0.876 ± 0.087) mg/g 和 (0.955 ± 0.070) mg/g,BD8 样叶的 Tca 含量较低,为 (0.493 ± 0.025) mg/g,其他样叶 Tca 含量在 (0.775 ± 0.073) ~ (0.875 ± 0.097) mg/g,BD2 和 BD4 叶片的 Tca 含量是 BD8 的 1.78 倍和 1.94 倍,差异极显著($P < 0.01$),BD2 和 BD4 叶片的 Tca 含量显著高于其他样叶。

图 2-b 可知,各样叶 Tcha、Tchb 含量的差异与叶片总 Tch 含量差异基本相似,BD1 至 BD4 样叶中 Tcha 含量在 (3.276 ± 0.414) ~ (4.131 ± 0.307) mg/g,BD4 为最高,BD5 至 BD9 叶片 Tcha 含量在 (1.966 ± 0.098) ~ (2.986 ± 0.317) mg/g,BD8 为最低;同时,BD1 至 BD4 及 BD7 和 BD9 样叶中 Tchb 含量在 (1.104 ± 0.073) ~ (1.633 ± 0.114) mg/g,BD4 样叶中 Tchb 含量最高,BD5、BD6、BD8 叶片 Tchb 含量在 (0.686 ± 0.079) ~ (0.985 ± 0.044) mg/g,BD8 仍为最低。BD4 样叶中 Tcha 和 Tchb 含量分别为 BD8 样叶的 2.12

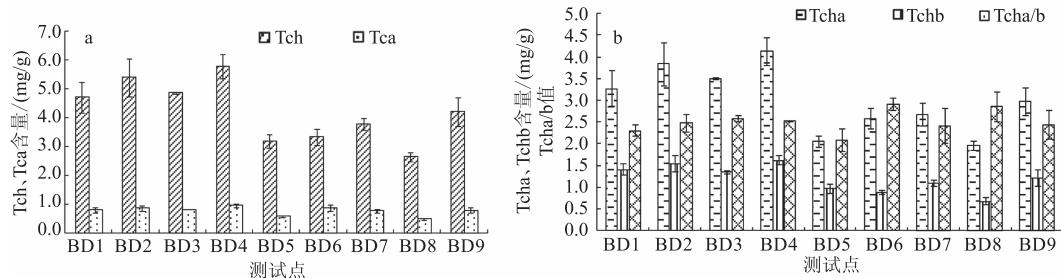


图 2 不同林冠环境下叶片光合色素含量的差异(平均值 \pm 标准误)

倍和 2.33 倍,差异均极显著($P < 0.01$),BD2 和 BD4 样叶中 Tcha 和 Tchb 含量显著高于其他样叶。各样叶 Tcha/b 值的差异明显变小,BD6 和 BD8 样叶 Tcha/b 值最高,分别为 (2.915 ± 0.145) 和 (2.865 ± 0.337) ,BD5 样叶 Tcha/b 值最低,为 (2.093 ± 0.249) ,与 BD6 和 BD8 均差异显著($P < 0.05$)。其他样叶 Tcha/b 值处在 (2.308 ± 0.129) ~ (2.589 ± 0.019) ,差异不显著($P > 0.05$)。

2.2 不同林冠环境下顶花板凳果叶片光合特性的差异

由图 3-a 可知,BD2 和 BD4 样叶 Pn 分别为 $(3.419 \pm 0.175) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和 $(3.487 \pm 0.176) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$

$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,明显高于其他样叶,BD1 样叶 Pn 最低,为 $(2.777 \pm 0.245) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,BD2 和 BD4 样叶 Pn 分别是 BD1 的 1.231 倍和 1.256 倍,差异显著($P < 0.05$)。其他样叶 Pn 在 (2.916 ± 0.394) ~ $(3.145 \pm 0.035) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,差异不显著($P > 0.05$)。各样叶 Tr 差异与 Pn 略有不同,BD8 样叶的 Tr 显著高于其他样叶($P < 0.05$),为 $(2.049 \pm 0.017) \text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,BD3 样叶的 Tr 最低,为 $(1.501 \pm 0.109) \text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,BD8 样叶 Tr 是 BD3 的 1.365 倍,差异极显著($P < 0.01$),其他样叶 Tr 在 (1.739 ± 0.205) ~ $(1.846 \pm 0.013) \text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,之间差异不显著($P > 0.05$)。

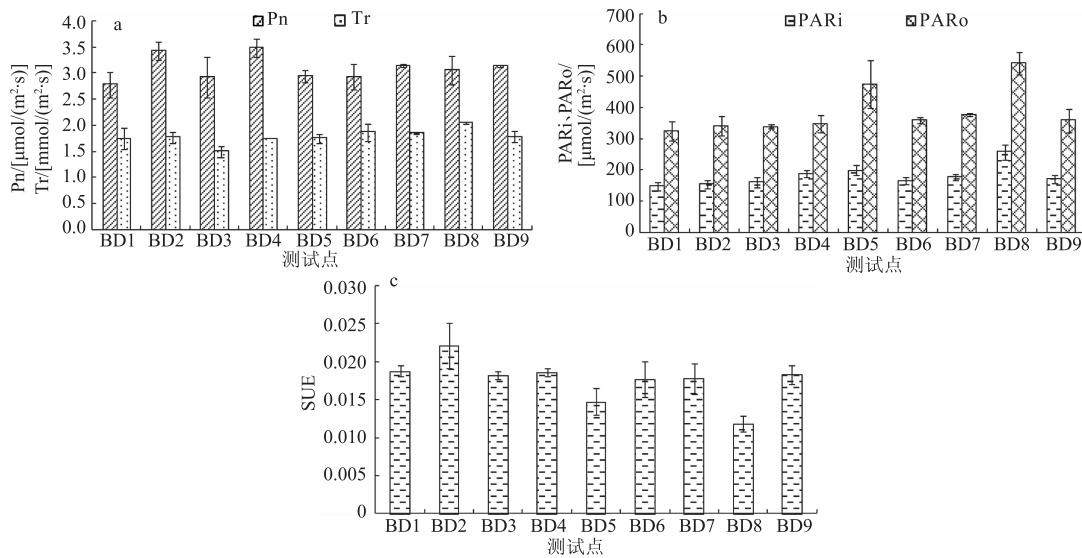


图 3 不同林冠环境下叶片光合特性的差异

由图 3-b 可知,测试中各样叶 PARo 和 PARi 均有明显差异。BD8 样叶 PARo 和 PARi 均为最高,分别为 $(541.297 \pm 27.591) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和 $(258.306 \pm 24.343) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$;其次是 BD5 样叶,PARo 和 PARi 分别为 $(474.085 \pm 76.045) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和 $(198.975 \pm 16.460) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$;BD1 样叶 PARo 和 PARi 则均为最低,分别为 $(324.304 \pm 30.620) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和 $(147.987 \pm 14.113) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。BD8 和 BD5 样叶 PARo、PARi 分别是 BD1 的 1.669 倍、1.745 倍和 1.462 倍、1.345 倍,差异均极显著($P < 0.01$)。同时,各样叶 PARi 占 PARo 的比例也有很大差异,BD4 样叶 PARi 占 PARo 的比例最高,为 53.94%,显著高于其他样叶,BD8 和 BD5 样叶 PARi 占 PARo 的比例较低,分别为 47.72% 和 41.97%。

由图 3-c 可知,各样叶 SUE 也存在明显差异。BD2 样叶 SUE 最高,为 (0.0221 ± 0.0031) ,BD8 和

BD5 较低,分别为 (0.0118 ± 0.0010) 和 (0.0147 ± 0.0017) ,BD2 样叶 SUE 分别是 BD8 和 BD5 的 1.87 倍和 1.50 倍,均差异极显著($P < 0.01$)。其他样叶 SUE 在 (0.0177 ± 0.0024) ~ (0.0188 ± 0.0007) ,之间差异不显著($P > 0.05$)。BD2 样叶 SUE 与其他样叶均差异显著($P < 0.05$)。

3 结论与讨论

由于阴生植物与阳生植物的生态环境和生活习性存在很大的差异,使植物叶绿素含量也有所不同。植物叶绿素含量及叶绿素 a/b 值变化是植物本身的遗传特性,同时在一定程度上受环境条件的影响,不同植物通过改变叶绿素含量和叶绿素 a/b 值来适应不同的环境^[29]。许多研究证明,阴生植物叶绿素含量相对较高,植物叶片中叶绿素 a/b 值则反映植物对光能利用的多少,大多阳生植物叶绿素 a/b 值大,阴生植物比值小^[9,22,30-31]。本研究中,林缘与林下交

界处的 BD2 和 BD4 样叶的叶绿素和类胡萝卜素含量均显著高于其他环境下的样叶, 林外 BD8 样叶中叶绿素和类胡萝卜素含量均为最低,BD2 和 BD4 样叶中叶绿素含量分别是 BD8 的 2.04 倍和 2.18 倍, 差异极显著($P < 0.01$), BD2 和 BD4 样叶中类胡萝卜素含量是 BD8 的 1.78 倍和 1.94 倍, 差异均极显著($P < 0.01$)。可见不同林冠环境对顶花板凳果叶片主要光合色素的合成和积累有着显著的影响^[31]。试验中各样叶间叶绿素 a、叶绿素 b 含量的差异基本遵循着总叶绿素含量的差异, 主要表现在林缘与林下交界处 BD4 样叶中叶绿素 a 和叶绿素 b 含量分别为林外 BD8 样叶的 2.12 倍和 2.33 倍, 差异极显著($P < 0.01$)。有研究表明, 阳生植物的叶绿素 a/b 值约为 3, 阴生植物叶绿素 a/b 值则约为 2.3^[9,16,21]。本研究中, 大叶女贞林和黄山栾林交界处的 BD6 和林外 BD8 样叶叶绿素 a/b 值最高, 分别为 (2.915 ± 0.145) 和 (2.865 ± 0.337) , BD5 样叶叶绿素 a/b 值最低, 为 (2.093 ± 0.249) , 差异显著($P < 0.05$), 其他样叶叶绿素 a/b 值处在 $(2.307 \pm 0.129) \sim (2.589 \pm 0.019)$, 差异不明显。虽然林外 BD8 和林缘 BD6 样叶叶绿素 a/b 值接近 3, 但叶绿素和类胡萝卜素含量相对较低, 并且林下 BD1 和 BD3 样叶中叶绿素含量也明显低于林下和林缘交界处的 BD2 和 BD4, 这与其他半阴生植物的研究结果基本类似^[9,21,31]。由于叶绿素 b 对蓝紫光的吸收力大于叶绿素 a, 故阴生植物能很好地利用荫蔽条件下的漫射光(蓝紫光)。本研究发现, 在适当荫蔽环境下的 BD2 和 BD4, 叶片中较高含量的叶绿素 a 及合适的叶绿素 a/b 值使顶花板凳果的叶片呈现深绿色, 叶片色彩和质地更健康, 而阳光充足条件下的 BD8, 叶绿素含量的下降使顶花板凳果叶片呈现出黄绿色^[30,32]。

通常阳生树种在强光照下达到最大光合速率, 而阴生树种在全光条件下的最大光合速率反而比中等光照条件下低^[27,33], 本研究中, BD2 和 BD4 样叶净光合速率明显高于其他样叶, 说明林缘与林下交界处的顶花板凳果, 在相对弱光下也具有较高光合活性^[31,34]。林外 BD8 样叶的蒸腾速率显著高于其他样叶($P < 0.05$), 这势必导致植株水分利用率的下降, 不利于顶花板凳果的生长。本测试中, 阳光相对充足条件下的 BD8 和 BD5 叶片外界光合作用有效辐射和叶室内光合作用有效辐射均显著高于其他样叶, 但叶室内光合作用有效辐射占外界光合作用有效辐射的比例分别为 47.72% 和 41.97%, 而林缘与林下交界处 BD4 样叶叶室内光合作用有效辐射

占外界光合作用有效辐射的比例则达 53.94%, 大大提高了对浮动光的利用效率。说明林下和林缘处的顶花板凳果苗较林外顶花板凳果苗能有效提高光能利用率, 这对植株生长以及许多生物化学、生物和形态过程都是非常重要的^[31]。研究中, 林缘与林下交界处的 BD2 样叶瞬间光能利用率极显著高于林外 BD8 和林缘 BD5 ($P < 0.01$), 并显著高于林下的 BD1 和 BD3 ($P < 0.05$)。加上林缘与林下交界处 BD2 和 BD4 样叶的净光合速率同时高于林缘 BD5、林外 BD8 及林下 BD1, 说明顶花板凳果更适宜在半阴的环境中种植。

本研究表明, 顶花板凳果喜半阴环境, 覆盖性能好, 繁殖能力强, 并且抗热、耐寒、抗病虫害, 非常适宜栽植在林缘、半林下、阴坡及建筑物北侧半阴处, 可与乔、灌木构成复层次绿化, 起到良好的水土保持作用。

参考文献:

- [1] 王世军. 顶花板凳果甾体生物碱的提取和次生代谢物的检测 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2014.
- [2] 杨庆华, 夏勃, 曹亮, 等. 秦岭黄杨科 1 新分布种——板凳果 [J]. 西北植物学报, 2008, 28(5): 1061-1062.
- [3] Chang L C, Fong H H S, Pezzuto J M, et al. Novel bioactive steroid alkaloids from *Pachysandra procumbens* [J]. Tetrahedron, 2000, 56(20): 3133-3138.
- [4] 邱明华, 聂瑞麟. 黄杨生物碱及其植物资源 [J]. 天然产物研究与开发, 1992, 4(4): 41-57.
- [5] 龚小见. 柳叶白前和多毛板凳果的化学成分研究 [D]. 贵阳: 贵州大学, 2006.
- [6] 王莹莹. 富贵草杀钉螺活性研究 [D]. 武汉: 华中师范大学, 2007.
- [7] 李晨阳, 翟慧媛, 段宏泉. 转筋草化学成分及其活性研究 [J]. 中药材, 2010, 33(5): 729-732.
- [8] Richardson A D, Duigan S P, Berlyn G P. An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content [J]. New Phytologist, 2002, 153(1): 185-194.
- [9] 马姜明, 黄婧, 杨栋林, 等. 桂林喀斯特石山 50 种常见植物叶片光合色素含量及耐荫性定量评价 [J]. 林业科学, 2015, 51(10): 67-74.
- [10] 程建峰, 刘根云, 沈允钢. 神农架林区不同类型植物的叶片特征与光合性能研究 [J]. 生态环境学报, 2010, 19(1): 165-171.
- [11] 邓白罗, 张丽娜, 王森. 华中五味子叶绿素含量分析 [J]. 中南林业科技大学学报, 2010, 30(11): 65-73.
- [12] Minolta C. Chlorophyll SPAD-502 instruction manual [C]. Osaka, Japan: Radiometric Instruments Operatio, 1989; 17-21.

- [13] 罗璐,申国珍,谢宗强,等.神农架海拔梯度上4种典型森林的乔木叶片功能性状特征[J].生态学报,2011,31(21):6420-6428.
- [14] 李文敏,魏虹,李昌晓,等.基于高光谱参数的枫杨叶绿素含量估算模型优化[J].林业科学,2014,50(4):55-59.
- [15] Rosevear M J, Young A J, Johnson G N. Growth conditions are more important than species origin in determining leaf pigment content of British plant species [J]. Functional Ecology, 2001, 15: 474-480.
- [16] 孙小玲,许岳飞,马鲁沂,等.植物叶片的光合色素构成对遮阴的影响[J].植物生态学报,2010,34(8):989-999.
- [17] 杨淑红.美洲黑杨新品种全红杨叶片色素含量与叶色的对比研究[J].河南农业科学,2012,41(12):131-137.
- [18] 邓河霞,夏品华,林陶,等.贵州高原红枫湖水库叶绿素a浓度的时空分布及其环境因子关系[J].农业环境科学学报,2011,30(8):1630-1637.
- [19] 祁建,马克明,张育新.辽东栎(*Quercus liaotungensis*)叶特性沿海拔梯度的变化及其环境解释[J].生态学报,2007,27(3):930-937.
- [20] 刘长成,刘玉国,郭柯.四种不同生活型植物幼苗对喀斯特生境干旱的生理生态适应性[J].植物生态学报,2011,35(10):1070-1082.
- [21] 曾小平,赵平,蔡锡安,等.25种南亚热带植物耐荫性的初步研究[J].北京林业大学学报,2006,28(4):88-95.
- [22] 张建新,方依秋,丁彦芬,等.蕨类植物的叶绿素、光合参数与耐荫性[J].浙江大学学报(农业与生命科学版),2011,37(4):413-420.
- [23] Scholes 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: 41-48.
- [24] 陈圣宾,宋爱琴,李振基.森林幼苗更新对光环境异质性的响应研究进展[J].应用生态学报,2005,16(2):365-370.
- [25] 闻兴富,曹敏.不同光照对望天树种子萌发和幼苗早期生长的影响[J].应用生态学报,2007,18(1):23-29.
- [26] 鲜骏仁,胡庭兴,张远彬,等.林窗对川西亚高山冷杉幼苗生物量及其分配格局的影响[J].应用生态学报,2007,18(4):721-727.
- [27] 王卓.长白山阔叶红松林林窗光强异质性对主要树种幼树光合作用的影响[D].北京:北京林业大学,2009.
- [28] 张宪政.作物生理研究法[M].北京:中国农业出版社,1986:148-149.
- [29] 李丹丹,司龙亭,李季,等.弱光下黄瓜幼苗叶片叶绿素含量的遗传分析[J].华北农学报,2009,24(1):133-137.
- [30] 黄秋婵,韦友欢.阳生植物和阴生植物叶绿素含量的比较分析[J].湖北农业科学,2009,48(8):1923-1924.
- [31] 施爱萍.玉簪属植物的耐阴性研究[D].北京:北京林业大学,2004.
- [32] 杨淑红,朱延林,马永涛,等.生长季全红杨叶色与色素组成的相关性[J].东北林业大学学报,2013,41(7):63-68.
- [33] Koroleva K G H, Dalling O Y, Winter J W. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps [J]. Plant Cell Environ, 2001, 24 (12): 1345-1350.
- [34] Bencke Y. Environmental control of CO₂ assimilation and leaf conductance in *Larix decidua* Mill. I . A comparison of contrasting natural environments[J]. Oecologia, 1981, 50:54-61.