热带亚热带植物学报
JOURNAL OF TROPICAL AND SUBTROPICAL BOTANY

光强对8种红树植物幼苗叶片气体交换特性的影响

叶青, 朱一民, 谭淑娟, 李婷, 杨文静, 刘雅, 沈浩

引用本文:
叶青, 朱一民, 谭淑娟, 等. 光强对8种红树植物幼苗叶片气体交换特性的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 2025, 33(6): 671–681.

在线阅读 View online: https://doi.org/10.11926/jtsb.4992

热带亚热带植物学报 2025, 33(6): 671 ~ 681
Journal of Tropical and Subtropical Botany

光强对8种红树植物幼苗叶片气体交换特性的影响

叶青[1,2,3], 朱一民[4], 谭淑娟[5], 李婷[1,2,3], 杨文静[1,2,3], 刘雅[1,2,3], 沈浩[1,2,3*]

(1. 中国科学院华南植物园，中国科学院退化生态系统植被恢复与管理重点实验室，广东省应用植物学重点实验室，广州 510650；2. 华南国家植物园，广州 510650；3. 中国科学院大学，北京 100049；4. 洛阳市林业生态建设发展中心，河南 洛阳 471000；5. 武汉市园林科学研究院，武汉 430081)

摘要：为探究红树植物对光强的生理生态适应策略，并指导人工红树林群落不同层次的物种配置，选取常见种无瓣海桑(*Sonneratia apetala*)、秋茄(*Kandelia obovata*)、木榄(*Bruguiera gymnorhiza*)、蜡烛果(*Aegiceras corniculatum*)、老鼠簕(*Acanthus ilicifolius*)、卤蕨(*Acrostichum aureum*)、银叶树(*Heritiera littoralis*)、黄槿(*Talipariti tiliaceum*)等 8 种红树植物为研究对象，通过遮荫控制试验，比较 1 a 生幼苗在不同生长光强(100%、45%、30%和 10%自然光强)下的叶片气体交换参数及水分利用效率和光合氮利用效率。结果表明，木榄、蜡烛果和老鼠簕的净光合速率(P_n)在不同光照强度下没有表现出统计学差异，而秋茄、卤蕨、银叶树和黄槿在 45%或 30%的光照条件下表现出较高的 P_n，说明木榄、蜡烛果和老鼠簕在 P_n 上表现出对不同光强较好的适应性。秋茄、蜡烛果、银叶树和黄槿在 100%光照强度下的气孔导度(g_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)显著低于遮荫处理。蜡烛果和卤蕨在遮荫条件下的水分利用效率(WUE)显著高于全光照处理，说明蜡烛果和卤蕨的 WUE 表现出对弱光的适应性。除蜡烛果外的 7 种红树植物的光合氮利用效率(PNUE)均在遮荫条件下升高。8 种红树植物的叶绿素含量随着光照强度的增加而增加，而它们在叶绿素 a/b 的变化趋势上表现不一。因此，木榄、蜡烛果、老鼠簕和卤蕨较为耐阴，适合在林下种植，而秋茄、银叶树和黄槿则更适合作为中上层树种或在郁闭度较低的林下种植。

关键词：红树植物；光照强度；气体交换特性；水分利用效率；光合氮利用效率

doi: 10.11926/jtsb.4992 CSTR:32235.14.jtsb.4992

Effects of Light Intensity on Leaf Gas Exchange Characteristics of Seedlings of Eight Mangrove Species

YE Qing[1,2,3], ZHU Yimin[4], TAN Shujuan[5], LI Ting[1,2,3], YANG Wenjing[1,2,3], LIU Ya[1,2,3], SHEN Hao[1,2,3*]

(1. *Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems*, *Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany*, *South China Botanical Garden*, *Chinese Academy of Sciences*, Guangzhou 510650, China; 2. *South China National Botanical Garden*, Guangzhou 510650, China; 3. *University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China; 4. *Luoyang Forestry Ecological Construction and Development Center*, Luoyang 471000, Henan, China; 5. *Wuhan Institute of Landscape Architecture*, Wuhan 430081, China)

Abstract: To explore the eco-physiological adaptation strategies of mangrove plants to light intensity and guide the species configuration of different layers in artificial mangrove communities, eight common mangrove species, including *Sonneratia apetala*, *Kandelia obovata*, *Bruguiera gymnorhiza*, *Aegiceras corniculatum*, *Acanthus ilicifolius*, *Acrostichum aureum*, *Heritiera littoralis*, and *Talipariti tiliaceum*, were selected as research subjects. Through shading control experiments, the leaf gas exchange parameters, water use efficiency (WUE), and photosynthetic nitrogen use efficiency (PNUE) of one-year-old seedlings under different growth light intensities (100%, 45%, 30%, and 10% of natural light intensity) were compared. The results showed that the net photosynthetic rate (P_n) of *B. gymnorhiza*, *Aegiceras corniculatum*, and *Acanthus ilicifolius* did not show

收稿日期: 2024-12-06 **接受日期:** 2025-01-20
基金项目：国家重点研发计划(2023YFE0113100)；广东省林业科技创新项目(2017KJCX036, 2019KJCX015)资助
This work was supported by National Key R&D Program of China (Grant No. 2023YFE0113100), and the Project for Forestry Science and Technology Innovation in Guangdong (Grant No. 2017KJCX036, 2019KJCX015).
作者简介：叶青(1998 年生)，女，硕士，研究方向为植物生理生态学。E-mail: yeqinggg@scbg.ac.cn
* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shenhao@scbg.ac.cn

statistical differences under different light intensities, while *K. obovata*, *Acrostichum aureum*, *H. littoralis*, and *T. tiliaceum* exhibited higher P_n under 45% or 30% light conditions, indicating that *B. gymnorhiza*, *Aegiceras corniculatum*, and *Acanthus ilicifolius* showed better adaptability to different light intensities in terms of P_n. The stomatal conductance (g_s) and intercellular CO_2 concentration (C_i) of *K. obovata*, *Aegiceras corniculatum*, *H. littoralis*, and *T. tiliaceum* under 100% light intensity were significantly lower than those under shading treatments. The WUE of *Aegiceras corniculatum* and *Acrostichum aureum* under shading conditions was significantly higher than that under full light conditions, indicating that the WUE of *Aegiceras corniculatum* and *Acrostichum aureum* showed adaptability to low light. The PNUE of the seven mangrove species except *Aegiceras corniculatum* increased under shading conditions. The chlorophyll content of the eight mangrove species increased with the increase of light intensity, but their trends in chlorophyll a/b were different. Therefore, *Bruguiera gymnorhiza*, *Aegiceras corniculatum*, *Acanthus ilicifolius*, and *Acrostichum aureum* are more shade-tolerant and suitable for planting under the forest canopy, while *K. obovata*, *H. littoralis*, and *T. tiliaceum* are more suitable as middle and upper layer tree species or for planting under a less dense canopy.

Key words: Mangrove species; Light intensity; Gas exchange characteristics; Water use efficiency; Photosynthetic nitrogen use efficiency

红树林处于海陆交错的潮间带，是世界上最复杂最多样的生态系统之一[1–2]。一方面，红树林作为天然屏障能减少风暴、海啸等自然灾害的影响，保护沿海地区免受侵蚀，降解污染物，净化水源和为动物提供栖息地等。另一方面，红树林可以提供木材、食品、药物等工业原料，作为水产养殖基地，发展生态旅游增加居民收益等[3]。然而，由于全球气候变化和人类活动干扰，在过去 50 多年，红树林经历了严重退化和消失[4]，导致生物多样性丧失、海岸线保护能力减弱、蓝碳储量的减少和温室气体的排放增加等问题，进而加剧了气候变化[5–6]。全球 35%的红树林已经消失，我国红树林总面积从 20 世纪 50 年代到 21 世纪初减少近 60%[7–8]。因此红树林湿地已成为国际上湿地生态保护的重点对象。随着人们对红树林生态价值的认识进一步加深，全球开始重视红树林生态恢复的研究[9]。近年来我国华南沿海地区选用无瓣海桑(*Sonneratia apetala*)等速生树种进行红树林恢复，这种高大、生长迅速的树种降低了林下环境的光照水平，而光是影响植物生长发育和生存及群落结构的最重要环境因子之一[10]，因此，无瓣海桑的种植与扩散会不可避免的对本土红树植物的生存造成影响。为此，我们开展了外来种无瓣海桑与 7 种本土红树植物在不同光强下的生理生态特性研究，旨在为我国华南沿海地区红树林群落改造和优化提供理论指导。

光照不仅是植物光合作用的能量来源，还对植物的生长、发育以及群落结构的形成有着重要作用。植物往往会通过调整生物量分配和形态结构(即形态可塑性)来适应光照变化[11–12]。长期的弱光环境会导致植物光合器官的效率下降，影响其水分和营养物质的利用，从而影响生长发育，甚至导致植物生理功能受损[13–14]。叶片作为植物感知和响应光照变化的主要器官，光照变化对植物叶片的气孔导度(g_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)以及净光合速率(P_n)等气体交换参数产生影响，通过对这些参数的监测，可以深入了解红树林植物如何在复杂光照环境下调整光合作用效率，从而适应红树林生态系统中多变的光环境[15–18]。

水分利用效率(WUE)是植物的关键生理生态特征，反映了植物对当前环境水分状况的适应能力[19]。植物在遭遇胁迫时会采取保守的水分利用策略，以保证生命活动的稳定进行。在森林生态系统中，WUE 作为植被生产力与环境条件之间的纽带，能够有效揭示植物对环境水分变化的生理适应机制[20–21]。因此，了解植物的水分利用效率，有助于深入理解其应对环境胁迫的生态适应策略。光合氮利用效率(PNUE)则是指光合效率与叶片氮含量之比，表征植物光合作用时的氮素利用效率[14]。PNUE 是叶片的固有属性，也是表征植物养分利用效率和适应性的重要因素[22]。已有研究表明，PNUE 在弱光条件下的变化因植物物种不同而异[14,23–25]。叶绿素和类胡萝卜素在光能的吸收、传递和转化过程中起着至关重要的作用，植物能够通过调整叶片色素的含量和组成来适应不同的光照条件。因此，许多

研究通过监测植物色素含量的变化，来评估植物对光照变化的适应性[26–27]。

红树林是生长在陆海之间潮间带的重要植被类型，在自然条件下红树幼苗的生长发育过程同时受到光照、盐度和水淹时间等因子的影响。为了揭示红树植物适应光照条件变化的生理生态策略, 为人工红树林群落的优化配置和红树林林分改造提供理论指导，为红树林的保护和恢复实践提供科学参考，选择了珠三角地区常见的 8 种红树植物，包括无瓣海桑、秋茄(*Kandelia obovata*)、木榄(*Bruguiera gymnorrhiza*)、桐花树(*Aegiceras corniculatum*)、老鼠簕(*Acanthus ilicifolius*)和卤蕨(*Acrostichum aureum*)等 6 种真红树植物以及银叶树(*Heritiera littoralis*)和黄槿(*Talipariti tiliaceum*)等 2 种半红树植物为研究对象，比较了这 8 种红树植物幼苗对不同生长光强的生长与生理生态适应策略，包括生长和生物量分配[28]、叶片的光响应特征[29]、叶绿素荧光参数[30]及可溶性蛋白和抗氧化酶活性[31]。本文报道这 8 种红树植物在不同光强条件下的叶片气体交换参数、水分利用效率和光合氮利用效率。

1 材料和方法

1.1 试验区自然概况

遮荫控制试验于 2013 年 10 月至 2014 年 10 月在广东省广州市的中国科学院华南植物园实验生态学综合试验场进行。试验场地理位置为 23°10′42.79″ N，113°21′25.28″ E，海拔 40 m。该区域属南亚热带海洋季风气候类型，年均温 20 ℃~22 ℃，年均相对湿度 77%，年均降雨量 1 982.7 mm[29]。

红树野外引种种源来自广东省珠海市淇澳岛红树林自然保护区，地理位置为 22°23′40″~22°27′38″ N, 113°36′40″~113°39′15″ E，属南亚热带海洋性季风气候[32]。区内年均温为 22.2 ℃，7 月平均气温 27.9 ℃，极端最高温为 35 ℃；1 月平均气温 14.9 ℃，极端最低温 2.6 ℃，基本无霜期。年降水量为 1875.7 mm, 4 月—10 月为雨季，约占全年雨量的 84%, 11 月—翌年 3 月为旱季，约占全年雨量的 16%[33]。保护区受降雨、江河径流和潮汐的影响，海水盐度为 3.31‰~7.05‰，海域潮汐属不正规半日潮。

1.2 试验材料

试验所用的 8 种红树植物包括无瓣海桑、秋茄树、木榄、蜡烛果、老鼠簕、卤蕨等 6 种真红树植物和银叶树、黄槿等 2 种半红树植物。其中，无瓣海桑为外来红树植物，原产孟加拉国，于 1985 年引入我国，因其快速生长能力和很强的环境适应性而作为华南地区沿海红树人工林的主要造林树种,造林面积达我国红树林总面积的 11%。其他 7 种红树植物均为本土种，包括秋茄、木榄、蜡烛果、老鼠簕、卤蕨等 5 种真红树和银叶树、黄槿等 2 种半红树植物，是华南沿海红树林的主要组成物种。半红树植物银叶树和黄槿常见于陆缘中高潮带，而 5 种真红树植物则常见于海岸中低潮地带。秋茄为抗低温广布种，在目前已知最耐低温的红树种类，也是我国红树林造林分布区最北的树种。2013 年 8 月，在广东珠海淇澳红树林自然保护区附近的苗圃选择苗龄 1 a、长势均一的 8 种红树植物的幼苗用于遮荫试验，进行遮荫处理 1 a 后进行叶片气体交换参数及水分利用效率和光合氮利用效率的测定。

1.3 试验设计

遮荫试验共设置 4 个光强梯度，分别为 100%、45%、30%和 10%的自然光强[34]。不同光强处理通过不同透光度的黑色尼龙网实现。将栽植好的幼苗编号并分别置于 4 个光强处理区中，每处理每种 10~12 株。幼苗栽种于 13.4 L 花盆(上口内径 30 cm，盆底内径 21 cm，高 26 cm)中，每盆 1 株，花盆放置于含有人工配置海水的塑料盆(内径 27.5 cm，高 10.5 cm)中。栽培基质使用广东珠海淇澳岛的海泥，其盐度、含水量、全氮含量和有机碳含量分别为 8.3‰、42.9%、1.61%和 1.85%。人工海水以粗海盐和自来水调配而成，含盐量模拟淇澳岛近岸海水平均盐度，约为 6‰。试验期间监测盐度，适时补充人工海水。

1.4 气体交换参数测定

于 2014 年 8 月的晴天上午 10:00 左右，每个红树物种选取 5 棵幼苗，每棵幼苗选取 6~10 片向阳叶片，用 LI-6400 便携式光合作用测定系统(LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA)测定叶片净光合速率[net photosynthetic rate, P_n, μmol CO_2/(m^2·s)]、气孔导度[stomatal conductance, g_s, mol H_2O/(m^2·s)]、胞间 CO_2 浓度(intercellular CO_2 concentration, C_i, μmol/mol)、蒸腾速率[transpiration rate, E, mmol H_2O/(m^2·s)]等气体交换参数。测量时使用饱和光强 1 000 μmol photons/(m^2·s), CO_2 浓度保持在 360 μmol/mol，温度和湿度均与环境相近，分别为 30 ℃和 40%。

1.5 水分利用效率和光合氮利用效率的计算

水分利用效率(WUE, μmol CO_2/mmol H_2O)

以 P_n 与 E 的比值计算；光合氮利用效率[PNUE, μmol CO_2/(g N·s)]，以 P_n/N_{area} 计算[35]，N_{area} 为单位叶面积的叶片氮含量(g/m^2)，叶面积使用 LI-3000C 便携式叶面积仪(Li-cor, USA)测定，叶片氮含量用纳氏比色法测定[36]。

1.6 叶绿素含量的测定

用锋利的打孔器(直径 5 mm)在叶片上打圆片，浸泡于 80%的丙酮中黑暗处理 72 h，至叶圆片完全褪色。浸提液用紫外分光光度计(Unico, UV-3802，中国), 分别在 663 和 645 nm 波长下测定吸光值。参照 Arnon[37] 的方法计算叶绿素 a (Chl a)、叶绿素 b (Chl b)、叶绿素 a/b (Chl a/b)和总叶绿素(Chl a+b)含量等。

1.7 数据的统计分析

所有数据用 Microsoft Excel 2013 计算平均值和标准误，采用 SPSS 13.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA)进行统计分析，当 $P<0.05$ 时表示有统计学意义。各光强处理间气体交换参数、水分利用效率、光合氮利用效率以及叶绿素含量的差异使用单因素方差分析(One-Way ANOVA)法进行显著性检验, 当差异显著时以 Tukey *post hoc* comparisons 法进行多重比较。

2 结果和分析

2.1 气体交换参数

单因素方差分析结果表明，不同光强下无瓣海桑和老鼠簕叶片的 P_n、g_s、C_i 和 E 均无显著差异, 而秋茄和黄槿的叶片 P_n、g_s、C_i 和 E 在不同光强处理间均存在显著差异(表 1)。此外，光强对卤蕨和银叶树的 P_n 有显著影响，而木榄和蜡烛果幼苗无显著差异(图 1)。秋茄、卤蕨、银叶树和黄槿的 P_n 随光照强度的下降呈现先升高后下降的趋势。除木榄的 g_s 在不同光照处理间存在显著差异以外，光强处理对各红树幼苗叶片 g_s 的影响与其对 P_n 的影响趋势相似。秋茄、卤蕨和黄槿叶片在 45%和 30%光照处理下有较高的 P_n 和 g_s，均显著高于相应的 100%和 10%光照处理。银叶树叶片在 30%和 10%光照处理下有较高的 P_n 和 g_s。秋茄、卤蕨、银叶树和黄槿叶片 C_i 在遮荫处理下显著高于对照，但在 3 个遮荫处理(45%、30%和 10%)间则差异不显著。秋茄、蜡烛果、卤蕨叶片 E 在 100%、45%和 30%光照处理间保持稳定，在 10%光照处理下最低，显著低于其他各光强处理(图 1)。

2.2 水分利用效率和光合氮利用效率

单因素方差分析结果表明(表 1)，光照强度对蜡烛果和卤蕨叶片 WUE 有显著影响，对无瓣海桑、秋茄、木榄、老鼠簕、银叶树和黄槿叶片 WUE 影响不显著；光照强度对无瓣海桑、秋茄、木榄、老鼠簕、卤蕨、银叶树和黄槿叶片 PNUE 有显著影响，对蜡烛果叶片 PNUE 影响不显著。

在遮荫处理下，蜡烛果和卤蕨叶片的 WUE 显著升高，尤其在 10%相对光强处理中，叶片 WUE 显著高于其他处理，分别是对照处理的 1.78 和 1.80 倍(图 2)。老鼠簕和黄槿叶片的 PNUE 在 3 个遮荫处理下均显著高于对照处理，但在遮荫处理间变化不显著；无瓣海桑叶片 PNUE 在 10%光照处理下达

表 1 不同光强下 8 种红树幼苗叶片 P_n、g_s、C_i、E、WUE 和 PNUE 的单因素方差分析(F 值)

Table 1 One-Way ANOVA analysis (F value) of light intensity on leaf P_n, g_s, C_i, E, WUE and PNUE in seedlings of eight mangrove species

植物 Species	缩写 Abbreviation	P_n [μmol CO_2/(m^2·s)]	g_s [mol H_2O/(m^2·s)]	C_i (μmol/mol)	E [mmol H_2O/(m^2·s)]	WUE (μmol CO_2/mmol H_2O)	PNUE [μmol CO_2/g N·s)]
无瓣海桑 *Sonneratia apetala*	Sa	1.51^{ns}	0.30^{ns}	1.15^{ns}	0.37^{ns}	0.36^{ns}	10.10^{**}
秋茄树 *Kandelia obovata*	Ko	3.55^{*}	5.74^{**}	5.03^{**}	4.14^{*}	2.71^{ns}	17.97^{***}
木榄 *Bruguiera gymnorrhiza*	Bg	2.22^{ns}	3.32^{*}	1.64^{ns}	2.84^{ns}	2.99^{ns}	7.01^{**}
蜡烛果 *Aegiceras corniculatum*	Ac	0.31^{ns}	3.12^{ns}	3.82^{*}	13.61^{***}	4.63^{*}	2.28^{ns}
老鼠簕 *Acanthus ilicifolius*	Ai	0.27^{ns}	0.28^{ns}	0.44^{ns}	1.18^{ns}	2.31^{ns}	4.67^{**}
卤蕨 *Acrostichum aureum*	Aa	3.54^{*}	4.86^{*}	1.36^{ns}	7.16^{**}	6.26^{**}	10.60^{***}
银叶树 *Heritiera littoralis*	Hl	4.29^{*}	7.06^{**}	10.04^{**}	0.48ns	0.19^{ns}	8.78^{**}
黄槿 *Talipariti tiliaceum*	Tt	3.60^{*}	4.97^{*}	13.70^{***}	3.32^{*}	1.39^{ns}	16.78^{***}

*: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$; P_n: 净光合速率; g_s: 气孔导度; C_i: 胞间 CO_2 浓度; E: 蒸腾速率; WUE: 水分利用效率; PNUE: 光合氮利用效率。下同

*: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$. P_n: Net photosynthetic rate; g_s: Stomatal conductance; C_i: Intercellular CO_2 concentration; E: Transpiration rate; WUE: Water use efficiency; PNUE: Photosynthetic nitrogen use efficiency. The same below

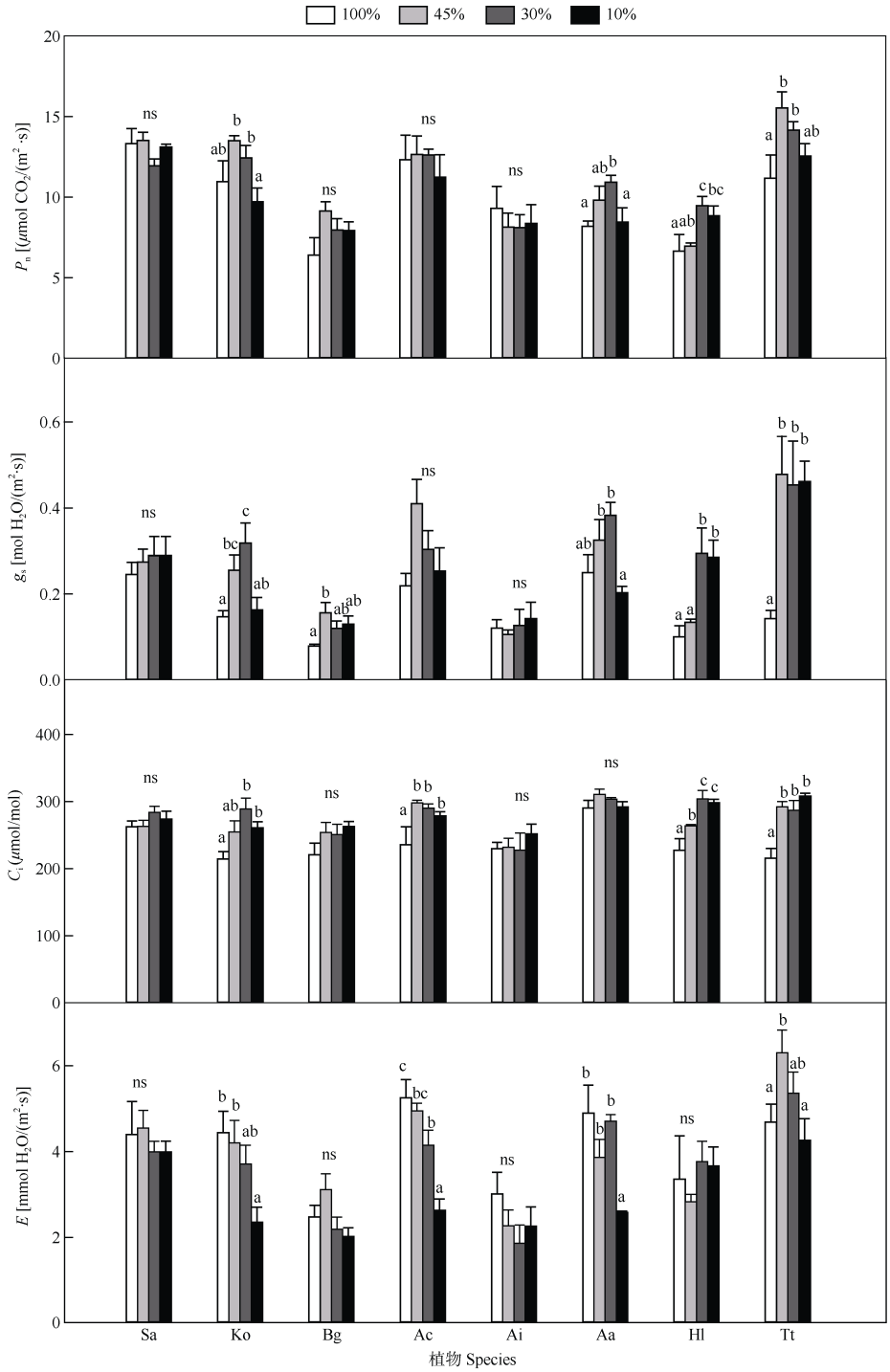

图 1　不同光强下 8 种红树幼苗叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(g_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(E)。同一物种柱上不同字母表示差异显著(P<0.05); 植物缩写见表 1。下同

Fig. 1 Leaf net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (g_s), leaf internal CO_2 concentration (C_i) and transpiration rate (E) of 8 mangrove seedlings under different light intensities. Different letters upon column for each species indicate significant difference at 0.05 level. Abbreviations of species see Table 1. The same below

到最大值，是对照处理的 1.91 倍，在 100%、45%和 30%处理间无显著差异；秋茄和木榄叶片在 45%光照处理下有最高 PNUE，卤蕨和银叶树在 30%光照处理下有最高 PNUE；在遮荫处理下，黄槿叶片 PNUE 显著高于其他红树植物。

2.3 叶绿素含量

单因素方差分析结果表明(表 2)，光照强度对 8 种红树幼苗叶片 Chl a+b、Chl a、Chl b 含量和 Chl a/b

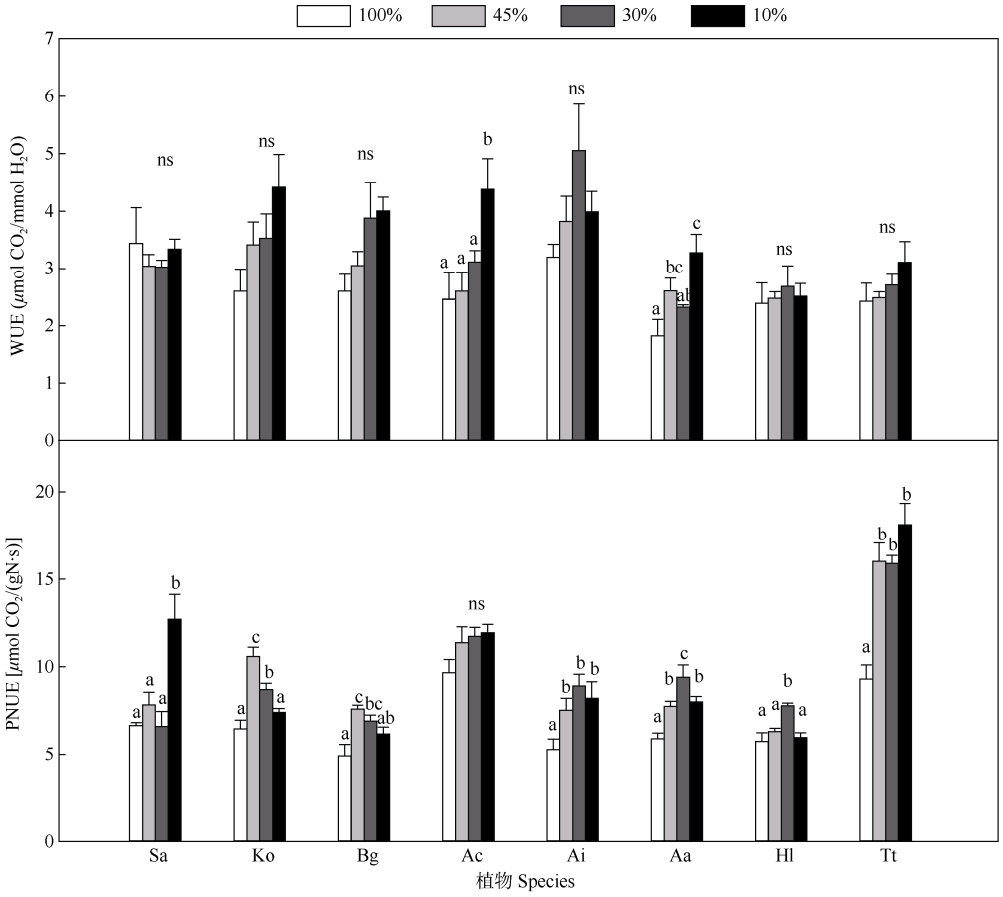

图 2 不同光强条件下 8 种红树幼苗叶片水分利用效率(WUE)和氮利用效率(PNUE)

Fig. 2 Water use efficiency (WUE) and photosynthetic nitrogen use efficiency (PNUE) of eight mangrove seedlings under four light intensity treatments

表 2 光强对 8 种红树幼苗叶绿素含量的单因素方差分析(*F* 值)

Table 2 One-Way ANOVA (*F* value) of light intensity on leaf chlorophyll content in seedlings of eight mangrove species

植物 Species	Chl a	Chl b	Chl a+b	Chl a/b
Sa	21.16***	27.04***	22.77***	44.72***
Ko	28.92***	23.34***	27.27***	6.69**
Bg	83.24***	94.61***	86.64***	29.59***
Ac	46.33***	30.32***	41.03***	14.82***
Ai	32.90***	27.29***	31.64***	12.09***
Aa	82.96***	58.98***	78.39***	3.25*
Hl	63.92***	68.98***	65.37***	9.69**
Ht	45.01***	59.84***	48.66***	10.33**

均存在显著影响。随着光照强度的下降，8 种红树幼苗叶片 Chl a、Chl b 和 Chl a+b 含量呈现显著的梯度上升，4 个光照处理间均有显著差异，10%光照下叶绿素含量最高，显著高于其他处理(图 3)。在遮荫处理下，无瓣海桑叶片的 Chl a、Chl b 和 Chl a+b 含量均显著高于其他本土红树植物，随着光照强度的下降无瓣海桑叶片 Chl a/b 显著下降。45%、30%和 10%光照下无瓣海桑的 Chl a+b 总量分别是全光照下的 2.3、3.0 和 4.2 倍。

3 讨论和结论

3.1 气体交换参数

P_n、g_s、C_i 和 E 等气体交换参数能够表征植物体光合代谢状态的指标，它们由植物体内 CO_2 的转运、固定过程以及植物光合利用效率共同决定[38]。逆境胁迫中气体交换参数的提升有助于改善植物对逆境的抗性[17]。有研究表明，植物 P_n 随着光照强度的增加而增加。本研究中，秋茄、卤蕨、银叶树和黄槿的 P_n 随着遮荫强度的增加表现出先升高后下降的变化趋势，其在轻度遮荫(45%和 30%光照强度)下具有更高的光合速率，与前人研究结果不同。这可能是由于本研究中所采用的光照强度变化范围较广，因此植物在强光条件下会表现出光抑制现象，净光合速率反而会下降。而过度遮光时(10%光照强度)植物也会因光合有效辐射不足而出现 P_n 低于轻度遮荫(45%和 30%光照强度)的现象。

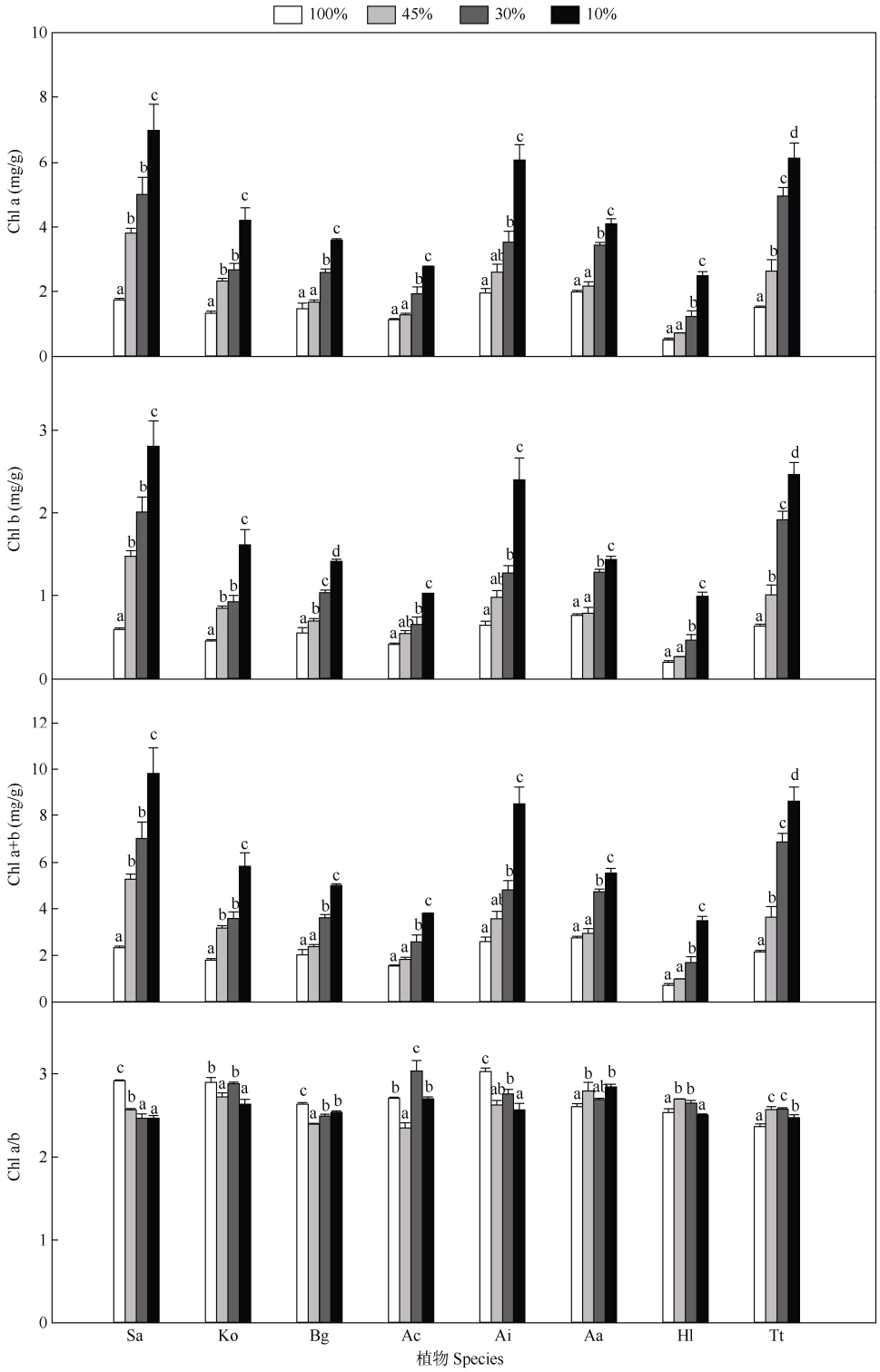

图 3 不同光强下 8 种红树幼苗叶片的叶绿素 a (Chl a)、叶绿素 b (Chl b)、总叶绿素(Chl a+b)含量和叶绿素 a/b (Chl a/b)

Fig. 3 Contents of chlorophyll a (Chl a), b (Chl b) and total chlorophyll (Chl a+b) and chlorophyll a/b (Chl a/b) in leaves of 8 mangrove seedlings under different light intensities

Farquhar 等[39]提出的光合控制理论认为植物净光合速率的降低有 2 种解释：当气孔导度和胞间 CO_2 浓度降低时，净光合速率的下降主要是因为“气孔限制”；而当气孔导度下降和胞间 CO_2 浓度升高时，净光合速率的下降主要是受“非气孔限制”的影响。在本研究中，秋茄、卤蕨、银叶树和黄槿在全

光照条件下的气孔导度显著低于遮荫处理，表明这4 种红树植物幼苗在强光下 P_n 主要受到“气孔限制”的影响，气孔闭合导致其叶片内 CO_2 浓度降低，光合作用所需的原料减少，从而导致 P_n 的下降。而不同红树植物在 10%光照强度下 P_n 下降的原因可能因物种而异：秋茄和卤蕨在 10%光照强度下的气孔导度显著低于 45%和 30%光照强度处理，说明在弱光条件下秋茄和卤蕨的 P_n 因“气孔限制”而下降，这与邓秀秀等[40]对马尾松(*Pinus massoniana*)和吕程瑜等[18]对梓叶槭(*Acer catalpifolium*)的研究结果一致; 2 种半红树植物银叶树和黄槿的气孔导度在 10%和30%光照强度处理下没有表现出统计学差异，表明其在 10%光照强度处理下 P_n 的下降主要受到“非气孔限制”的影响。在本研究中，无瓣海桑、木榄、蜡烛果和老鼠簕的 P_n 在不同光照处理下差异不显著, 表明这 4 种植物能较好的适应不同的光照条件[41]。谭淑娟等[28]的研究表明，木榄、蜡烛果和老鼠簕在不同光照处理下的存活率均在 77%以上，与本研究从 P_n 得出的结论相似；而无瓣海桑在 30%和 10%的光照条件下存活率分别为 55%和 36%，这可能说明植物在光合作用上的表现与最终存活率的表现并不完全一致，在光照强度改变时可能存在其他生理过程影响植物生长。

He 等[12]的研究表明，莴苣(*Lactuca sativa*)在弱光下表现出更低的 C_i，同时指出在强光下较低的 C_i 有助于提升 1,5-二磷酸核酮糖(RuBP)的氧化速率并刺激光呼吸途径，从而保护光合器官不被强光破坏。在本研究中，秋茄、蜡烛果、银叶树和黄槿在100%光照强度下的 C_i 显著低于遮荫处理，表明其能较好的适应强光环境。在另一方面，高光强下较低的 C_i 也能够促进 RuBP 的再生，从而维持 RuBP 氧化和再生之间的平衡[42]。秋茄、蜡烛果和卤蕨的蒸腾速率随着光照强度的减小而下降，表明红树植物在高光强伴随着高温的环境下通过水分散失为叶片表面降温，与前人[12,43]研究结果一致。谭淑娟等[28]的研究也表明生长在强光下的秋茄、蜡烛果和卤蕨发展出了更加发达的根系，结合本研究结果推测, 根系的发展可能是为了更好的供给蒸腾所需的水分。

3.2 水分利用效率和光合氮利用效率

WUE 是评估植物资源利用效率的一个重要指标。前人[18,20,44–45]研究表明植物在弱光条件下的WUE 变化趋势因物种、种源以及水分条件而异。在本研究中，蜡烛果和卤蕨在遮荫条件下的 WUE 显著高于全光照处理，这可能是因为在强光条件下植物主要依靠气孔调节和水分耗散维持其 P_n，进而呈现出较低的 WUE[46]，同时也表明蜡烛果和卤蕨在遮荫条件下能够更好的抵御外界的干旱胁迫[47]。本研究从WUE 得出的结论与谭淑娟等[28]的研究相似:蜡烛果和卤蕨的生物量在不同光照强度处理下没有表现出统计学差异，同时这 2 种红树植物在不同处理下存活率均在 90%以上, 表现出了较好的弱光适应性。

在最佳资源分配的假设中，植物叶片的氮分配情况能反映其光合能力[48]，而 PNUE 则是反映植物氮分配情况的重要指标[49]。Bachofen 等[25]的研究表明欧洲水青冈(*Fagus sylvatica*)的 PNUE 随着光照强度的增加而下降，氮分配并没有随着光强增加而更加优化。在本研究中，除了蜡烛果以外的 7 种红树植物幼苗叶片的 PNUE 在遮荫条件下都显著大于全光照条件，与前人[24–25]的研究结果相似。这可能是因为在低光条件下，植物维持光合效率主要依赖高效的光捕获系统，而这一系统需要较大的氮素投入[25]，所以红树植物在低光条件下表现出较高的PNUE。Tang 等[14]的研究也表明，降香(*Dalbergia odorifera*)和格木(*Erythrophleum fordii*)在弱光下表现出更高的 PNUE 是因为植物将更多的氮素分配到了光捕获系统。因此本研究结果可能说明这 7 种红树植物可以在变化的光照条件下调整其分配给光捕获系统与羧化系统的氮素比例，以达到光合的最佳状态。也有研究表明叶绿素分子将氮以非活性大分子的形式储存在其中[50]，而遮荫条件下叶绿素含量的上升可能是植物 PNUE 在弱光条件下升高的另一原因[24]。

3.3 叶绿素含量

叶绿素是叶片进行光合作用时捕获光能的重要物质，其含量的多少在某种程度上反映了植物的光合能力的大小。通常植物在遮荫处理后为了更好的获取光能，Chl a 和 Chl b 含量都会增加[51–53]。唐世梅等[27]的研究表明，不同观赏品种的虎耳草(*Saxifraga stolonifera*)在遮荫条件下体内的色素含量和比例变化趋势不一致, 这也反映了不同植物对光照变化的适应策略不同。Chl a 含量的增加可以提高植物对光能的利用效率, 而 Chl b 含量的增加可以增强捕获光量子的能力[54]。本实验中 8 种红树幼苗叶片的 Chl a 和 Chl b 含量在遮荫光强处理下显著高于全光照处理，且随光强的降低而增高。表明 8 种红树植物在遮荫条件下均可以通过提高叶绿素含量来提高光合能力。一般说来，叶绿素含量高、Chl a/b

小的植物具有较强的耐荫性[55]。本研究中 8 种红树植物在遮荫处理下 Chl a/b 的变化趋势各不相同。其中，无瓣海桑、木榄和老鼠簕在遮荫条件下 Chl a/b 表现出显著的下降趋势，表明其具有一定适应弱光的能力。

综上，要科学地选择适合在郁闭度极高的无瓣海桑群落进行林分改造的本土红树植物，需要充分考虑各种本土红树植物在不同光照条件下生长状态和生理生态特征的适应性差异对红树林群落进行林分改造。例如，木榄、蜡烛果和老鼠簕的净光合速率对不同的光照强度表现出了适应性，因此可以作为红树林更新的备选树种栽培在郁闭度较高的林下，卤蕨的 WUE 也表现出其对荫蔽环境的适应性，说明较为适合在林下种植。秋茄、银叶树和黄槿则在重度遮荫条件下表现出较低的净光合速率，故而不适合在郁闭度较高的林下种植。只有针对人工红树林群落进行不同层次的物种优化配置来进行合理的林分改造，才能丰富红树林群落的生物多样性，改善其生态系统服务功能。

参考文献

[1] TANSLEY A G, FRITSCH F E. Sketches of vegetation at home and abroad: I. The flora of the Ceylon littoral [J]. New Phytol, 1905, 4(1): 1–17. doi: 10.1111/j.1469-8137.1905.tb05873.x.

[2] LIN P. Distribution of mangrove species [J]. Sci Silv Sin, 1987, 23(4): 481–490. [林鹏. 红树林的种类及其分布 [J]. 林业科学, 1987, 23(4): 481–490.]

[3] WU M J, XU B F, GUO Y W. Unusual secondary metabolites from the mangrove ecosystems: Structures, bioactivities, chemical, and biosyntheses [J]. Mar Drugs, 2022, 20(8): 535. doi: 10.3390/md20080535.

[4] ALVARENGA D O, RIGONATO J, BRANCO L H Z, et al. Cyanobacteria in mangrove ecosystems [J]. Biodivers Conserv, 2015, 24(4): 799–817. doi: 10.1007/s10531-015-0871-2.

[5] ALONGI D M. Impact of global change on nutrient dynamics in mangrove forests [J]. Forests, 2018, 9(10): 596. doi: 10.3390/f9100596.

[6] AKRAM H, HUSSAIN S, MAZUMDAR P, et al. Mangrove health: A review of functions, threats, and challenges associated with mangrove management practices [J]. Forests, 2023, 14(9): 1698. doi: 10.3390/f14091698.

[7] LIAO B W, ZHANG Q M. Area, distribution and species composition of mangroves in China [J]. Wetl Sci, 2014, 12(4): 435–440. [廖宝文, 张乔民. 中国红树林的分布、面积和树种组成 [J]. 湿地科学, 2014, 12(4): 435–440. doi: 10.13248/j.cnki.wetlandsci.2014.04.005.]

[8] LU Y P, XU W H, ZHANG Z M, et al. Gap analysis of mangrove ecosystem conservation in China [J]. Acta Ecol Sin, 2019, 39(2): 684–691. [卢元平, 徐卫华, 张志明, 等. 中国红树林生态系统保护空缺分析 [J]. 生态学报, 2019, 39(2): 684–691. doi: 10.5846/stxb201804080794.]

[9] DUKE N C, MEYNECKE J O, DITTMANN S, et al. A world without mangroves? [J]. Science, 2007, 317(5834): 41–42. doi: 10.1126/science.317.5834.41b.

[10] MACARTHUR R H, CONNELL J H. The Biology of Populations [M]. New York: Wiley and Sons Press, 1996.

[11] CHELLI S, BRICCA A, CUTINI M, et al. Large standard trees and deadwood promote functional divergence in the understory of beech coppice forests [J]. For Ecol Manag, 2021, 494: 119324. doi: 10.1016/j.foreco.2021.119324.

[12] HE J, JAWAHIR N K B, QIN L. Quantity of supplementary LED lightings regulates photosynthetic apparatus, improves photosynthetic capacity and enhances productivity of Cos lettuce grown in a tropical greenhouse [J]. Photosynth Res, 2021, 149(1/2): 187–199. doi: 10.1007/s11120-020-00816-w.

[13] FU Y M, LI H Y, YU J, et al. Interaction effects of light intensity and nitrogen concentration on growth, photosynthetic characteristics and quality of lettuce (*Lactuca sativa* L. var. *youmaicai*) [J]. Sci Hort, 2017, 214: 51–57. doi: 10.1016/j.scienta.2016.11.020.

[14] TANG J C, SUN B D, CHENG R M, et al. The effect of low irradiance on leaf nitrogen allocation and mesophyll conductance to CO_2 in seedlings of four tree species in subtropical China [J]. Plants, 2021, 10 (10): 2213. doi: 10.3390/plants10102213.

[15] YAO X D, ZHOU H L, ZHU Q, et al. Photosynthetic response of soybean leaf to wide light-fluctuation in maize-soybean intercropping system [J]. Front Plant Sci, 2017, 8: 1695. doi: 10.3389/fpls.2017.01695.

[16] FENG L Y, RAZA M A, LI Z C, et al. The influence of light intensity and leaf movement on photosynthesis characteristics and carbon balance of soybean [J]. Front Plant Sci, 2019, 9: 1952. doi: 10.3389/fpls.2018.01952.

[17] LIU C J, FENG B L, ZHOU Y F, et al. Exogenous brassinosteroids increases tolerance to shading by altering stress responses in mung bean (*Vigna radiata* L.) [J]. Photosynth Res, 2022, 151(3): 279–294. doi: 10.1007/s11120-021-00887-3.

[18] LÜ C Y, LIU Y H. Provenance difference in growth traits and photosynthetic characteristics of *Acer catalpifolium* seedlings under different shading conditions [J]. Chin J Appl Ecol, 2018, 29(7): 2307–2314. [吕程瑜, 刘艳红. 不同遮荫条件下梓叶槭幼苗生长与光合特征的种源差异 [J]. 应用生态学报, 2018, 29(7): 2307–2314. doi: 10.13287/j.1001-9332.201807.022.]

[19] TSIALTAS J T, HANDLEY L L, KASSIOUMI M T, et al. Interspecific variation in potential water-use efficiency and its relation to plant species abundance in a water-limited grassland [J]. Funct Ecol, 2001, 15(5): 605–614. doi: 10.1046/j.0269-8463.2001.00555.x

[20] SUN Q L, LAI L M, ZHOU J H, et al. Ecophysiological leaf traits of forty-seven woody species under long-term acclimation in a botanical garden [J]. Plants, 2022, 11(6): 725. doi: 10.3390/plants11060725.

[21] REICHERT J M, PREVEDELLO J, GUBIANI P I, et al. Eucalyptus tree stockings effect on water balance and use efficiency in subtropical sandy soil [J]. For Ecol Manag, 2021, 497: 119473. doi: 10.1016/j.foreco.2021.119473.

[22] HIKOSAKA K. Interspecific difference in the photosynthesis-nitrogen relationship: Patterns, physiological causes, and ecological importance [J]. J Plant Res, 2004, 117(6): 481–494. doi: 10.1007/s10265-004-0174-2.

[23] ZHANG Y J, FENG Y L. The relationships between photosynthetic capacity and lamina mass per unit area, nitrogen content and partitioning in seedlings of two *Ficus* species grown under different irradiance [J]. J Plant Physiol Mol Biol, 2004, 30(3): 269–276. [张亚杰, 冯玉龙. 不同光强下生长的两种榕树叶片光合能力与比叶重、氮含量及分配的关系 [J]. 植物生理与分子生物学学报, 2004, 30(3): 269–276. doi: 10.3321/j.issn:1671-3877.2004.03.004.]

[24] GU J F, ZHOU Z X, LI Z K, et al. Rice (*Oryza sativa* L.) with reduced chlorophyll content exhibit higher photosynthetic rate and efficiency, improved canopy light distribution, and greater yields than normally pigmented plants [J]. Field Crop Res, 2017, 200: 58–70. doi: 10.1016/j.fcr.2016.10.008.

[25] BACHOFEN C, D'ODORICO P, BUCHMANN N. Light and VPD gradients drive foliar nitrogen partitioning and photosynthesis in the canopy of European beech and silver fir [J]. Oecologia, 2020, 192(2): 323–339. doi: 10.1007/s00442-019-04583-x.

[26] MA J P, JIANG S X, FU G Q, et al. The effect of shading on the photosynthetic characteristics and leaf character traits of *Paeonia rockii* [J]. Nonwood For Res, 2018, 36(2): 169–174. [马剑平, 姜生秀, 付贵全, 等. 遮阳对紫斑牡丹光合特性和叶片性状特征的影响 [J]. 经济林研究, 2018, 36(2): 169–174. doi: 10.14067/j.cnki.1003-8981.2018.02.025.]

[27] TANG S M, CAI W Q, ZHANG D M, et al. Effects of light intensities on morphological and physiological index of three ornamental cultivars of *Saxifraga stolonifera* [J]. Guihaia, 2023, 43(4): 699–711. [唐世梅, 蔡文淇, 张大毛, 等. 光照强度对三个虎耳草观赏品种的形态及生理指标的影响 [J]. 广西植物, 2023, 43(4): 699–711. doi: 10.11931/guihaia.gxzw202112018.]

[28] TAN S J, LI T, YU S R, et al. Effects of light intensity on growth and biomass allocation of seedlings of the eight mangrove species [J]. Ecol Sci, 2020, 39(3): 139–146. [谭淑娟, 李婷, 余素睿, 等. 光照强度对 8 种红树植物幼苗生长和生物量分配的影响 [J]. 生态科学, 2020, 39(3): 139–146. doi: 10.14108/j.cnki.1008-8873.2020.03.019.]

[29] ZHU Y M, LI T, SUN D G, et al. Light response characteristics of seedlings leaves of eight mangrove species under different light intensities [J]. J Trop Subtrop Bot, 2024, 32(1): 37–45. [朱一民, 李婷, 孙当歌, 等. 不同生长光强下 8 种红树植物幼苗叶片的光响应特征 [J]. 热带亚热带植物学报, 2024, 32(1): 37–45. doi: 10.11926/jtsb. 4677.]

[30] ZHU Y M, LI T, SUN D G, et al. Effect of shading on chlorophyll fluorescence parameters in leaves of seedlings of eight mangrove species [J]. J Trop Subtrop Bot, 2023, 31(6): 797–804. [朱一民, 李婷, 孙当歌, 等. 遮荫对 8 种红树植物幼苗叶片叶绿素荧光参数的影响 [J]. 热带亚热带植物学报, 2023, 31(6): 797–804. doi: 10.11926/jtsb.4676.]

[31] ZHU Y M, LI T, JING Y H, et al. Responses of soluble protein contents and antioxidant enzyme activities in leaves of eight mangrove species seedlings to light intensities [J]. Guihaia, 2023, 43(4): 606–615. [朱一民, 李婷, 景宇杭, 等. 八种红树植物幼苗的叶片可溶性蛋白和抗氧化酶活性对光强的响应 [J]. 广西植物, 2023, 43(4): 606–615. doi: 10.11931/guihaia.gxzw202203088.]

[32] LIAO B W, TIAN G H, YANG X B, et al. The analysis of natural regeneration and diffusion of the seedling of *Sonneratia apetala* in the Qi'ao Island, Zhuhai [J]. Ecol Sci, 2006, 25(6): 485–488. [廖宝文, 田广红, 杨雄邦, 等. 珠海淇澳岛无瓣海桑种苗天然更新与扩散分析 [J]. 生态科学, 2006, 25(6): 485–488. doi: 10.3969/j.issn.1008-8873.2006.06.002.]

[33] CAI S H, LI T, ZHOU G X, et al. Gas exchange characteristics in the mangrove associate *Hibiscus tiliaceus* [J]. Guihaia, 2016, 36(4): 397–404. [蔡水花, 李婷, 周光霞, 等. 半红树植物黄槿的气体交换特性 [J]. 广西植物, 2016, 36(4): 397–404. doi: 10.11931/guihaia.gxzw201403011.]

[34] HUANG L, ZHAN C A. Analysis on introduction and trial of mangrove *Sonneratia apetala* on the seashore of east Guangdong [J]. For Sci Technol, 2003(5): 7–8. [黄陵, 詹潮安. 粤东沿海引种无瓣海桑试验研究 [J]. 林业实用技术, 2003(5): 7–8. doi: 10.3969/j.issn.1671-4938.2003.05.002.]

[35] DURAND L Z, GOLDSTEIN G. Photosynthesis, photoinhibition, and nitrogen use efficiency in native and invasive tree ferns in Hawaii [J]. Oecologia, 2001, 126(3): 345–354. doi: 10.1007/s004420000535.

[36] LI Y K. Soil Agricultural Chemical Routine Analysis Method [M]. Beijing: Science Press, 1983: 96–102. [李酉开. 土壤农业化学常规分析方法 [M]. 北京: 科学出版社, 1983: 96–102.]

[37] ARNON D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts, polyphenoloxidase

in *Beta vulgaris* [J]. Plant Physiol, 1949, 24(1): 1–15. doi: 10.1104/pp.24.1.1.

[38] WANG Y B, HUANG R D, ZHOU Y F. Effects of shading stress during the reproductive stages on photosynthetic physiology and yield characteristics of peanut (*Arachis hypogaea* Linn.) [J]. J Integr Agric, 2021, 20(5): 1250–1265. doi: 10.1016/S2095-3119(20)63442-6.

[39] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. Annu Rev Plant Biol, 1982, 33(1): 317–345. doi: 10.1146/annurev.pp.33.060182.001533.

[40] DENG X X, SHI Z, XIAO W F, et al. Effects of drought and shading on growth and photosynthetic characteristics of *Pinus massoniana* seedlings [J]. Acta Ecol Sin, 2020, 40(8): 2735–2742. [邓秀秀, 施征, 肖文发, 等. 干旱和遮荫对马尾松幼苗生长和光合特性的影响 [J]. 生态学报, 2020, 40(8): 2735–2742. doi: 10.5846/stxb201901310223.]

[41] DONG X Y, HUANG L B, LÜ Y Z, et al. Effects of shading on photosynthetic physiology of four oak seedlings under high temperature stress [J]. J Jiangsu For Sci Technol, 2019, 46(5): 8–13. [董筱昀, 黄利斌, 吕运舟, 等. 遮荫处理对高温胁迫下 4 种栎树幼苗光合生理的影响 [J]. 江苏林业科技, 2019, 46(5): 8–13. doi: 10.3969/j.issn.1001-7380.2019.05.002.]

[42] HUANG W, ZHANG S B, HU H. Sun leaves up-regulate the photorespiratory pathway to maintain a high rate of CO_2 assimilation in tobacco [J]. Front Plant Sci, 2014, 5: 688. doi: 10.3389/fpls.2014.00688.

[43] LAWSON T. Guard cell photosynthesis and stomatal function [J]. New Phytol, 2009, 181(1): 13–34. doi: 10.1111/j.1469-.

[44] JIFON J L, SYVERTSEN J P. Moderate shade can increase net gas exchange and reduce photoinhibition in citrus leaves [J]. Tree Physiol, 2003, 23(2): 119–127. doi: 10.1093/treephys/23.2.119.

[45] ZHANG J, LIU J, YANG C, et al. Photosynthetic performance of soybean plants to water deficit under high and low light intensity [J]. S Afr J Bot, 2016, 105: 279–287. doi: 10.1016/j.sajb.2016.04.011.

[46] MA T G, LI X Y, LIN L S, et al. The effects of shade on leaf traits and water physiological characteristics in *Alhagi sparsifolia* [J]. Acta Ecol Sin, 2018, 38(23): 8466–8474. [马天光, 李向义, 林丽莎, 等. 遮阴对骆驼刺叶性状和水分生理的影响 [J]. 生态学报, 2018, 38(23): 8466–8474. doi: 10.5846/stxb201711252105.]

[47] TONG L, ZHANG L, CHEN L J, et al. Photosynthesis and transpiration characteristics of *Polygonatum cyrtonema* under different shading treatments [J]. Chin Agric Sci Bull, 2020, 36(28): 84–91. [童龙, 张磊, 陈丽洁, 等. 遮阴处理对多花黄精光合蒸腾特性的影响 [J]. 中国农学通报, 2020, 36(28): 84–91.]

[48] STUART CHAPIN F, BLOOM A J, FIELD C B, et al. Plant responses to multiple environmental factors: Physiological ecology provides tools for studying how interacting environmental resources control plant growth [J]. Bioscience, 1987, 37(1): 49–57. doi: 10.2307/1310177.

[49] MEIR P, KRUIJT B, BROADMEADOW M, et al. Acclimation of photosynthetic capacity to irradiance in tree canopies in relation to leaf nitrogen concentration and leaf mass per unit area [J]. Plant Cell Environ, 2002, 25(3): 343–357. doi: 10.1046/j.0016-8025.2001.00811.x.

[50] STEGLICH C, BEHRENFELD M, KOBLIZEK M, et al. Nitrogen deprivation strongly affects photosystem II but not phycoerythrin level in the divinyl-chlorophyll b-containing cyanobacterium *Prochlorococcus marinus* [J]. BBA-Bioenerg, 2001, 1503(3): 341–349. doi: 10.1016/S0005-2728(00)00211-5.

[51] GUO J P, LI H B, LIU N, et al. Comparison of responses of *Larix principis-rupprechtii* and *Picea meyeri* seedling growth to light availability and planting density under controlled environment [J]. Sci Silv Sin, 2009, 45(2): 53–59. [郭晋平, 李海波, 刘宁, 等. 华北落叶松和白杆幼苗对光照和竞争响应的差异比较 [J]. 林业科学, 2009, 45(2): 53–59.]

[52] WU F Y, YI L T, LI X P, et al. Effect of different light intensity on intensity chlorophyll content and chlorophyll fluorescence in *Lithocarpus glaber* [J]. J NE Agric Univ, 2012, 43(4): 88–92. [吴飞燕, 伊力塔, 李修鹏, 等. 不同光照强度对石栎幼苗叶绿素含量及叶绿素荧光参数的影响 [J]. 东北农业大学学报, 2012, 43(4): 88–92. doi: 10.3969/j.issn.1005-9369.2012.04.016.]

[53] GENG X D, WANG J Q, ZHOU Y, et al. Physiological characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of three *Hemerocallis* species under different light intensities [J]. Mol Plant Breed, 2023, 21(4): 1322–1329. [耿晓东, 王菊秋, 周英, 等. 不同光照强度下 3 种萱草属植物的光合特性与叶绿素荧光特性 [J]. 分子植物育种, 2023, 21(4): 1322–1329. doi: 10.13271/j.mpb.021.001322.]

[54] DIAO J M, CHEN G Z. Eco-physiological responses of pot-planted *Aegiceras corniculatum* to different shade levels [J]. Chin J Ecol, 2011, 30(4): 656–663. [刁俊明, 陈桂珠. 盆栽桐花树对不同遮光度的生理生态响应 [J]. 生态学杂志, 2011, 30(4): 656–663. doi: 10.13292/j.1000-4890.2011.0113.]

[55] ABRAMS M D. Leaf structural and photosynthetic pigment characteristics of three gallery-forest hardwood species in northeast Kansas [J]. For Ecol Manag, 1987, 22(3/4): 261–266. doi: 10.1016/0378-1127(87)90110-1.