

# 遮荫对高山羊齿光合生理特性的影响

何雪娇<sup>1</sup>, 余智城<sup>1</sup>, 郑少缘<sup>2</sup>, 林金水<sup>1</sup>, 林智明<sup>1</sup>

(1. 福建省热带作物科学研究所, 福建 漳州 363000; 2. 福建省莆田市住房和城乡建设局, 福建 莆田 351152)

**摘要:** 为揭示高山羊齿(*Davallia mariesii*)的光响应机制, 对5种不同遮荫处理的盆栽高山羊齿的生长状态、光合特性和叶绿素荧光参数进行测定。结果表明, 随着遮荫水平的增加, 高山羊齿叶形不断变大、叶色不断加深。在70%遮荫下, 高山羊齿生长势好, 叶片硬脆有光泽, 且产孢率低, 孢子成熟延迟。叶绿素a、叶绿素b和叶绿素a+b随遮荫水平的提高而增加, 但在90%遮荫时下降; 而叶绿素a/b、光饱和点、光补偿点和暗呼吸速率的变化则与之相反, 且遮荫程度较深与无遮荫间的光饱和点有极显著差异。在5种遮荫处理下, 70%时叶绿素荧光参数Fm、 $\Phi_{Po}$ 、 $\Psi_O$ 、 $\Phi_{Eo}$ 、 $TR_O/RC$ 、 $ABS/RC$ 、 $ET_O/RC$ 都达到最大。因此, 70%遮荫的光抑制最小, 光能利用率最大, 光合能力最强, 最有利于高山羊齿的生长。

**关键词:** 高山羊齿; 遮荫; 光合特性; 叶绿素荧光

doi: 10.11926/jtsb.3745

## Effect of Shading on Photosynthetic Physiological Characteristics of *Davallia mariesii*

HE Xue-jiao<sup>1</sup>, YU Zhi-cheng<sup>1</sup>, ZHENG Shao-yuan<sup>2</sup>, LIN Jin-shui<sup>1</sup>, LIN Zhi-ming<sup>1</sup>

(1. Fujian Institute of Tropical Crops, Zhangzhou 363000, Fujian, China; 2. Putian Housing and Urban-rural Construction Bureau in Fujian Province, Putian 351152, Fujian, China)

**Abstract:** In order to reveal the light response mechanism of *Davallia mariesii*, the growth, photosynthetic characters and chlorophyll fluorescence parameters were measured under five shading treatments, including 0, 25%, 50%, 70% and 90% shading. The results showed that the leaf type became large and leaf color deepened with the increment of shading. Under 70% shading, the growth vigor of *D. mariesii* was good with hard glossy leaves, low sporulation rate, and spore maturation delay. The contents of chlorophyll a, chlorophyll b and Chlorophyll a+b increased with increment of shading, but decreased under 90% shading, the chlorophyll a/b, the changes in light saturation point, light compensation point and dark respiration rate were opposite, there was significant difference in light saturation point between deep shading and nature light. Among five shading levels, the chlorophyll fluorescence parameters, such as Fm,  $\Phi_{Po}$ ,  $\Psi_O$ ,  $\Phi_{Eo}$ ,  $TR_O/RC$ ,  $ABS/RC$ , and  $ET_O/RC$ , reached up to the maximum under 70% shading. Therefore, *D. mariesii* had the smallest light inhibition, the largest light energy utilization, and the strongest photosynthetic capacity under 70% shading, so that it was helpful for the growth of *D. mariesii*.

**Key words:** *Davallia mariesii*; Shade; Photosynthetic characteristics; Chlorophyll fluorescence

高山羊齿 (*Davallia mariesii*) 为骨碎补科 (Davalliaceae) 骨碎补属蕨类植物, 其叶形高雅奇特、

叶色翠绿有光泽, 瓶插寿命长, 是一种极佳的叶材, 在插花上备受青睐。目前仅对其盆栽大棚栽培技术

收稿日期: 2017-03-30

接受日期: 2017-09-22

基金项目: 福建省属公益类科研院所基本科研专项(2012GY04)资助

This work was supported by Special Fund for Research Institutes of Public Service in Fujian (Grant No. 2012GY04).

作者简介: 何雪娇(1984-), 女, 硕士, 副研究员, 主要从事花卉生理生化及分子方面研究。E-mail: hexuej007@126.com

进行了研究<sup>[1]</sup>。我们的研究表明<sup>[2-4]</sup>，高山羊齿在强光照下，叶形小，切枝短，叶背孢子密集且成熟早，严重影响切枝品质，而适度遮荫后则有所改观，但何种遮荫水平最有利于高山羊齿的生长发育及不同遮荫水平下其内在生理变化还未见报道。光强对植物的表型特性，内部物质分配、运输及积累等都有很大影响，是影响植物生长发育、生物量分配及形态变化的重要因素之一。许大全等<sup>[5]</sup>的研究表明过强光照会影响植物生长，会出现光抑制而导致植物生长速率下降。Frearsonk 等<sup>[6]</sup>的研究表明适当遮荫可促进植物的生长。植物受到光抑制后碳代谢受到很大影响，进而影响到生长<sup>[7-9]</sup>。王沅等<sup>[10]</sup>的研究表明，光强大小可直接影响植物干物质的形成。而不同植物的需光特性不同，最适遮荫水平也不同。40%遮荫会使芍药(*Paeonia lactiflora*)的花色变淡，生物量减少<sup>[11]</sup>，而洒金桃叶珊瑚(*Aucuba japonica* var. *variegata*)和红叶石楠(*Photinia fraseri*)在 40%遮荫下光合速率提高<sup>[12]</sup>，百合(*Lilium brownii* var. *viridulum*)在 50%和 75%遮荫下光合速率则下降<sup>[13]</sup>。当光强变化时，叶绿素荧光的变化可在一定程度上反映光对植物的影响<sup>[14]</sup>，可作为遮荫下植物反应的指标之一。在不同光环境下，植物对光能的吸收、传递、耗散、分配等都可直接或间接的通过叶绿素荧光参数得以体现，可揭示植物的内在变化，利用叶绿素荧光动力学技术结合 Jin-test 数据分析方法，可得到不同光环境对叶片的原初光化学反应和对 PS II 的影响。本试验通过不同遮荫处理，观测高山羊齿的表型特征，结合其内在的生理变化，探讨不同遮荫水平对高山羊齿的生长状况、叶绿素含量、光合特性及快速叶绿素荧光参数的影响，为揭示高山羊齿在遮荫下对光强的响应机制提供理论依据，也为提高高山羊齿的品质和规范化栽培提供参考。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

待高山羊齿(*Davallia mariesii*)分株繁殖成活后，选择地径、苗高长势较一致的植株移植到花盆内，花盆直径为 25 cm，高度为 20 cm，基质为园土+腐熟的猪粪土(1:1)，在福建省热带作物科学研究所内苗圃试验基地(117°31' E, 24°38' N)缓苗后待用。

### 1.2 试验设计

将长势较好且生长基本一致的植株分别进行 25%、50%、70%、90%和 0%全光照遮荫处理，每个处理设 3 组重复，每个重复 10 盆植株，每处理 30 盆。遮荫处理采用市场上购买的黑色针织网进行，在试验过程中保持充足的水分和一致的田间管理。

### 1.3 方法

**生长指标测定** 每处理随机选定大小一致的 10 片标准复叶进行挂牌观察，用直尺测量带柄叶长和叶宽，每隔 7 d 测量 1 次，以增长量明显减缓且渐趋为零时作为终测点，同时测定叶长、叶宽及单位面积鲜重。并对叶片形态进行观察，包括叶片色泽、质地和长势，观察记录叶片有无产孢、产孢叶片数等。

**叶绿素含量的测定** 生长 2 个月后采用分光光度计法<sup>[15]</sup>进行叶绿素含量的测定，每处理随机选取部分叶片测定。

**光合特性参数测定** 高山羊齿生长 2 个月后，选择 1 个晴朗的天气，利用 Li-6400 便携式光合仪(Li-cor 公司，美国)于 8:30-10:30, 14:30-16:30 时段进行光合特性参数的测定。设置叶室温度为 28℃，相对湿度约为 60%，气流为 500  $\mu\text{mol s}^{-1}$ ，CO<sub>2</sub> 浓度为 400  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 。光响应曲线中光合有效辐射强度梯度设定为 0、50、100、200、300、400、500、600、800、1000、1500、2000  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。利用直角双曲线修正模型<sup>[16]</sup>  $P_n(I) = \alpha(1 - \beta I) / (1 + \gamma I) I - R_d$ ，其中  $I$  为光量子的通量密度， $\alpha$  为初始量子效率， $\beta$  为修正系数， $\gamma$  为  $\alpha$  与植株最大净光合速率之比， $R_d$  为暗呼吸速率，计算光饱和点、光补偿点、暗呼吸速率及表观量子效率等。

**快速叶绿素荧光参数测定** 采用 Hansatech Handy PEA (Hansatech 公司，英国)进行叶绿素荧光参数的测定。每处理选择长势良好且生长一致的 3 株盆栽苗，每盆随机选择 2 片上部叶片，测定前叶片暗处理 20 min，测定时间为 8:00-16:00，每隔 2 h 测定 1 次。利用叶绿素荧光快相获得的 O-J-I-P 荧光诱导曲线可用于植物电子传递、能量散失等分析<sup>[17]</sup>，获得的参数有： $F_0 \cong F_{50 \mu\text{s}}$  或  $\cong F_{20 \mu\text{s}}$ ； $F_m = F_p$ ； $F_v = F_t - F_0$ ； $V_t = (F_t - F_0) / (F_m - F_0)$ ； $V_j = (F_j - F_0) / (F_m - F_0)$ ； $M_0 = 4(F_{300 \mu\text{s}} - F_0) / (F_m - F_0)$ ； $S_m = (\text{Area}) / (F_m - F_0)$ 。量子产额或能量分配比率： $\phi_{p_0} = [1 - (F_0 / F_m)]$ ； $\psi_0 =$

$ET_O/TR_O=(1-V_J)$ ;  $\phi_{E_o}=ET_O/ABS=[1-(F_o/F_m)]\cdot\psi_o$ ;  
 $\phi_{D_o}=1-\phi_{P_o}=(F_o/F_m)$ 。比活性参数:  $ABS/RC=M_o\cdot$   
 $(1/V_J)\cdot(1/\phi_{P_o})$ ;  $TR_O/RC=M_o\cdot(1/V_J)$ ;  $ET_O/RC=M_o\cdot$   
 $(1/V_J)\cdot\psi_o$ ;  $DI_O/RC=(ABS/RC)-(TR_O/RC)$ 。

1.4 数据处理

应用 Excel 2003 软件进行数值运算; 采用 DPS 3.01 软件进行单因素的方差分析, 并应用 LSD 法对各单因素处理间的显著性差异在 5% 水平上进行检验; 模型参数的拟合采用 SPSS 17.0 软件的非线性回归模块。

2 结果和分析

2.1 遮荫对高山羊齿生长的影响

从表 1 可见, 当遮荫度为 70% 时, 叶长最长, 叶宽也最宽, 其次为 90% 遮荫处理的, 这两者间无显著差异, 但与其他遮荫处理的皆有显著差异, 遮荫度为 0% 和 25% 间的差异不大。随着遮荫度不断提高, 叶形不断增大, 单位面积鲜叶重呈下降趋势, 这或许是高山羊齿的一种阴生环境适应性表现, 单位面积鲜叶重的下降表明光照环境的改变对高山羊齿干物质的形成有一定的影响。在不同遮荫处理下, 高山羊齿叶片的色泽、质地和植株长势也有所不同, 随着遮荫度的不断提高, 叶色不断加深, 从全光照下的黄绿→25% 遮荫下的淡绿→50% 遮荫下的绿色→70% 遮荫下的浓绿, 色泽达到最深,

但当遮荫度为 90% 时, 叶色又变淡, 为绿色。在全光照和遮荫度为 25% 时, 高山羊齿的叶片为硬脆, 生长势较差, 在遮荫度为 50% 和 70% 时, 叶片较硬且有光泽, 遮荫度为 70% 的叶片较光亮, 且生长势好, 遮荫度为 50% 的生长势一般。在遮荫度为 90% 下, 叶片较薄且柔软, 生长势较差。在不同遮荫条件下, 高山羊齿的叶背都产孢, 且孢子出现的时间都为 6 月份, 成熟时间为 8 月份。但全光照、25%、50% 遮荫度的孢子出现时间为 6 月上旬, 成熟时间为 8 月上旬; 而 70% 和 90% 遮荫度的孢子出现时间为 6 月中旬, 孢子成熟时间分别为 8 月中旬和下旬, 孢子出现时间较迟, 成熟较晚。遮荫对叶片产孢率影响较大, 全光照下的叶片产孢率最高, 为 87.87%, 70% 遮荫度的叶片产孢率最低, 仅为 10.67%, 不同遮荫处理间的叶片产孢率存在极显著差异。

2.2 遮荫对叶绿素含量的影响

随着遮荫度不断提高, 高山羊齿叶片的叶绿素 a、叶绿素 b 和叶绿素 a+b 都呈现出增加的趋势, 但在遮荫度为 90% 时, 稍有下降, 而叶绿素 a/b 则呈现下降趋势, 在遮荫度为 90% 时有所回升(表 2)。且遮荫度 50%、70%、90% 的处理与对照(全光照)存在极显著差异, 表明高山羊齿在弱光环境下, 也能吸收其中的散射光, 特别是叶绿素 b 含量的增加, 使高山羊齿保持了较强的吸收散射光的能力。但极度弱光, 对其有一定的影响。

表 1 遮荫对高山羊齿叶片形态的影响

Table 1 Effect of shading on morphology of *Davallia mariesii* leaves

	遮荫 Shading				
	0%	25%	50%	70%	90%
叶长 Leaf length (cm)	28.61 ±2.07cC	35.00 ±1.52cC	46.46 ±3.35bB	59.97 ±1.97aA	55.87 ±2.69aA
叶宽 Leaf width (cm)	16.34 ±0.75cD	19.13 ±1.24cCD	24.39 ±2.07bBC	32.56 ±2.67aA	27.51 ±1.94bAB
单位面积鲜叶重 Fresh weight of unit leaf area (mg cm <sup>-2</sup> )	16.88 ±0.08aA	16.75 ±0.08aAB	16.49 ±0.06bBC	16.34 ±0.06bC	16.02 ±0.14cD
色泽 Tincture	黄绿 Yellow green	淡绿 Light green	绿 Green	浓绿 Deep green	绿色 Green
质地 Texture	硬脆 Hard brittle	硬脆 Hard brittle	较硬, 有光泽 Hard, shiny	较硬, 光亮 Hard, shiny	薄, 柔软 Thin, soft
长势 Growth vigor	差 Poor	差 Poor	一般 General	好 Good	较差 Worse
产孢 Spore	有 Have	有 Have	有 Have	有 Have	有 Have
产孢时间 Spore time	6 月上旬 Early June	6 月上旬 Early June	6 月上旬 Early June	6 月中旬 Middle June	6 月中旬 Middle June
孢子成熟时间 Spore mature time	8 月上旬 Early August	8 月上旬 Early August	8 月上旬 Early August	8 月中旬 Middle August	8 月下旬 Late August
叶片产孢率 Spore rate /%	87.87 ±2.79aA	70.90 ±1.69bB	42.10 ±3.08cC	10.67 ±1.63dD	20.11 ±2.16eE

同行数据后不同大写和小写字母分别表示极显著(P<0.01)和显著差异(P<0.05)。下同。

Data followed capital and small letters within line indicate significant difference at 0.01 and 0.05 levels, respectively. The same is following Tables.

表 2 遮荫对高山羊齿叶片叶绿素含量的影响

Table 2 Effect of shading on chlorophyll contents in *Davallia mariesii* leaves

遮荫 Shading	Chl a (mg g <sup>-1</sup> )	Chl b (mg g <sup>-1</sup> )	Chl a + b (mg g <sup>-1</sup> )	Chl a/b
0%	1.33 ± 0.04dC	0.33 ± 0.04bC	1.67 ± 0.08dC	4.01 ± 0.39aA
25%	1.52 ± 0.10cBC	0.46 ± 0.06bBC	1.98 ± 0.16cB	3.35 ± 0.23abAB
50%	1.78 ± 0.06abA	0.63 ± 0.06aAB	2.41 ± 0.01abA	2.86 ± 0.37bcB
70%	1.90 ± 0.06aA	0.73 ± 0.02aA	2.63 ± 0.07aA	2.60 ± 0.07cB
90%	1.70 ± 0.02bAB	0.64 ± 0.04aA	2.34 ± 0.06bA	2.65 ± 0.18bcB

### 2.3 遮荫对光合特性的影响

随着遮荫程度的不断加深,高山羊齿叶片的光饱和点、光补偿点和暗呼吸速率呈下降趋势,尤其遮荫程度较深和全光照间的光饱和点存在极显著差异(表 3)。最大净光合速率和表观量子效率都呈现先升高后下降的趋势,当遮荫度为 70%时,两者都

达到最高,其最大净光合速率与 50%遮荫处理的存在显著差异,但与其他遮荫度都存在极显著差异。在 90%遮荫时,最大净光合速率出现大幅下降,这可能是由于高山羊齿处于极荫环境时,将大量能量消耗在捕捉光能上,导致光合能量的不足,出现光合能力下降。

表 3 遮荫对高山羊齿叶片光合参数的影响

Table 3 Effect of shading on photosynthetic parameters of *Davallia mariesii* leaves

遮荫 Shading	LSP (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	LCP (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	Pmax (μmol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	Rd (μmol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	AQY (mmol mol <sup>-1</sup> )
0%	589.33 ± 19.50aA	38.00 ± 4.58aA	4.60 ± 0.25cC	0.78 ± 0.046aA	0.017 ± 0.002cC
25%	493.00 ± 26.23bB	31.00 ± 3.00abAB	5.33 ± 0.17bBC	0.68 ± 0.036abAB	0.025 ± 0.004bcBC
50%	413.00 ± 31.10cBC	25.00 ± 4.58bAB	5.80 ± 0.14bAB	0.61 ± 0.031bBC	0.034 ± 0.004abAB
70%	381.33 ± 24.99cdC	21.33 ± 4.50bAB	6.53 ± 0.32aA	0.49 ± 0.035cC	0.046 ± 0.006aA
90%	324.67 ± 25.70dC	18.67 ± 6.51bB	4.71 ± 0.18cC	0.35 ± 0.045dD	0.035 ± 0.005abAB

LSP: 光饱和点; LCP: 光补偿点; Pmax: 最大净光合速率; Rd: 暗呼吸速率; AQY: 表观量子效率。

LSP: Light saturation point; LCP: Light compensation point; Pmax: Maximum net photosynthetic rate; Rd: Dark respiration rate; AQY: Apparent quantum yield.

### 2.4 遮荫对快速叶绿素荧光参数的影响

**F<sub>0</sub> 和 F<sub>m</sub>** 由表 4 可见,不同遮荫处理的高山羊齿叶绿素初始荧光(F<sub>0</sub>)变化趋势一致,呈现先升高后下降,在 14:00 达到最高,到 16:00 下降,这表明随着外界温度和光照强度的升高,其热能及荧光散失的能量增多。而 16:00 时光强降低, F<sub>0</sub> 也下降,这表明高山羊齿更适于光线较弱的环境。在同一时刻, F<sub>0</sub> 随遮荫程度的加深呈现先下降后上升的变化趋势,以 70%遮荫度的最低,90%遮荫度时上升。F<sub>0</sub> 的提高,是光反应中心 PS II 或叶片类囊体

受损的警示信号之一,表明其耗能增加,用于后面电子传递和能量转化的能量就较少。F<sub>0</sub> 的日平均变化也呈现出先下降后上升的趋势,且 90%遮荫下的 F<sub>0</sub> 与其他遮荫处理的存在极显著差异,其他遮荫水平间差异不显著(表 5),这可能是在极度遮荫环境下,高山羊齿叶绿体为了捕捉更多的光能而耗费过多的能量。由表 6 可见,在 8:00、10:00、14:00 和 16:00,不同遮荫水平的高山羊齿叶绿素最大荧光(F<sub>m</sub>)都随遮荫程度的加深呈逐渐升高的趋势,70%遮荫的最高,90%遮荫的有所降低,50%遮荫处理

表 4 遮荫对高山羊齿叶绿素初始荧光(F<sub>0</sub>)的影响Table 4 Effect of shading on chlorophyll initial fluorescence (F<sub>0</sub>) of *Davallia mariesii*

遮荫 Shading	8:00	10:00	12:00	14:00	16:00
0%	4 586 ± 188.57aA	4 989 ± 233.56aA	5 289 ± 266.69aA	5 363 ± 258.75aA	4 893 ± 218.88aA
25%	4 220 ± 183.26abAB	4 403 ± 238.07abAB	4 638 ± 323.68abAB	4 794 ± 217.47abA	4 376 ± 243.02abA
50%	3 902 ± 200.19bAB	4 096 ± 196.77bAB	4 607 ± 170.44abAB	4 877 ± 226.83abA	4 274 ± 282.12abA
70%	3 679 ± 293.73bB	3 238 ± 299.00bB	3 822 ± 243.75cB	4 493 ± 294.00bA	4 048 ± 263.91bA
90%	3 962 ± 252.29bAB	4 140 ± 209.35cC	4 344 ± 257.82bcB	4 847 ± 326.97abB	4 804 ± 309.52aA

的在 12:00 出现下降,这可能与 PS II 光反应系统受损相关。Fm 的降低,是其受到光抑制的表现特征之一。不同遮荫水平在不同时刻的 Fm 值波动较

大。Fm 的日平均值也呈现先升后降的变化趋势(表 5),且 50%、70% 遮荫处理的 Fm 与全光照间存在极显著差异。

表 5 遮荫对高山羊齿叶绿素初始荧光(Fo)和最大荧光(Fm)的影响

Table 5 Effect of shading on chlorophyll initial fluorescence (Fo) and maximum fluorescence (Fm) of *Davallia mariesii*

遮荫 Shading	Fo	Fm
0%	5 024 ±314.4aA	15 275 ±206 9cB
25%	4 486 ±227.9abAB	17 737 ±240 5bcAB
50%	4 351 ±392.0abAB	19 463 ±157 3abA
70%	3 856 ±467.9bB	21 093 ±100 9aA
90%	4 419 ±394.9abAB	17 806 ±141 6abcAB

表 6 遮荫对高山羊齿叶绿素最大荧光(Fm)的影响

Table 6 Effect of shading on chlorophyll maximum fluorescence (Fm) of *Davallia mariesii*

遮荫 Shading	8:00	10:00	12:00	14:00	16:00
0%	12 233 ±616.3dD	17 658 ±700.9bB	14 538 ±583.5dD	15 391 ±636.5cB	16 559 ±802.4bB
25%	14 506 ±478.7cC	18 723 ±681.1bB	21 068 ±726.6aA	17 355 ±656.8bB	17 035 ±626.1bB
50%	19 362 ±602.0bB	21 566 ±800.2aA	18 520 ±700.6bcBC	20 353 ±690.2aA	17 515 ±501.1bB
70%	21 695 ±806.2aA	22 167 ±821.0aA	19 810 ±678.7abAB	21 545 ±662.0aA	20 250 ±949.8aA
90%	20 136 ±660.1abAB	18 072 ±829.2bB	17 254 ±689.8cC	16 527 ±678.5bcB	17 042 ±611.1bB

**量子产额或能量分配比率** 不同遮荫处理对高山羊齿叶片的光化学效率、电子传递、能量转化和热耗散等的影响不同(表 7)。 $\phi_{P_0}$  表示最大光化学效率,随着遮荫程度的提高, $\phi_{P_0}$  增加,70%遮荫度时达到最大,表明此时其光能转化成化学能的效率最高,在 90%遮荫度时下降,这可能是在极度弱光下,高山羊齿为了捕捉光能而耗散太多能量,这与表示用于热耗散的量子比率的  $\phi_{D_0}$  刚好相呼应, $\phi_{D_0}$  随着遮荫度的增加而减少,在 90%遮荫度时又增加,遮荫处理与全光照间的  $\phi_{P_0}$  呈显著差异。在全光照条件下,因高山羊齿吸收过量的光能而使光系统遭到破坏,受到光抑制,势必会影响电

子传递,阻碍其传递到 PS II 原初电子受体  $Q_A$  下游, $\psi_0$  值较低,随着遮荫水平的增加, $\psi_0$  值也增大,当 70%遮荫时,电子传递能力最高,遮荫 50%、70%、90%与遮荫 25%、0%间的  $\psi_0$  呈显著差异。 $\phi_{E_0}$  代表用于电子传递的量子产额,其变化规律与  $\phi_{P_0}$ 、 $\psi_0$  的变化趋势相同,都是随着遮荫水平的增加,呈现先升后降的变化趋势,且都在 70%遮荫时达最高,遮荫处理与全光照间的  $\phi_{E_0}$  呈极显著差异。这表明高山羊齿叶片的能量分配变化与其表型特征、生长状况是相呼应的,也表明高山羊齿具有较强的耐荫性,过度光照和过度遮荫都不适合其生长,70%遮荫是其较适宜的生长光环境。

表 7 遮荫对高山羊齿叶片量子产额和能量分配比率的影响

Table 7 Effect of shading on quantum yield and energy allocation ratio in *Davallia mariesii* leaves

遮荫 Shading	$\phi_{P_0}$	$\psi_0$	$\phi_{E_0}$	$\phi_{D_0}$
0%	0.667 ±0.042cB	0.399 ±0.013cB	0.282 ±0.019cB	0.333 ±0.042aA
25%	0.744 ±0.029bAB	0.441 ±0.012bcAB	0.370 ±0.018bA	0.256 ±0.029bAB
50%	0.775 ±0.027abA	0.476 ±0.032abA	0.397 ±0.015abA	0.225 ±0.027bcB
70%	0.817 ±0.025aA	0.497 ±0.018aA	0.424 ±0.022aA	0.183 ±0.025cB
90%	0.749 ±0.039bA	0.464 ±0.023abAB	0.402 ±0.018abA	0.251 ±0.039bB

**比活性参数** 随着遮荫水平的增加,比活性参数  $ABS/RC$ 、 $TR_0/RC$ 、 $ET_0/RC$  都呈先上升后下降的变化趋势(表 8),当遮荫水平为 70%时达到最

高,90%遮荫时下降,而代表单位反应中心耗散能量的  $DI_0/RC$  则呈现相反的变化规律。 $ABS/RC$  代表单位反应中心吸收的光能, $TR_0/RC$  代表单位反

应中心捕获的用于还原  $Q_A$  的能量,  $ET_0/RC$  代表单位反应中心捕获的用于电子传递的能量。当单位反应中心吸收的光能较多, 而单位反应中心耗散的能

量少, 其光能利用率高, 可用电子传递及化学能转化的能量就多。植物生长在适宜的环境中, 其光能利用率与转化率较高。

表 8 高山羊齿在不同遮荫处理的比活性参数变化

Table 8 Changes in specific activity parameters of *Davallia mariesii* under different shading treatments

遮荫 Shading	ABS/RC	TR <sub>0</sub> /RC	ET <sub>0</sub> /RC	DI <sub>0</sub> /RC
0%	12 337 ± 3 169.0eD	4 255 ± 266.9cC	3 123 ± 278.0cC	5 817 ± 260.8aA
25%	14 548 ± 229.3cC	5 640 ± 321.0bB	4 305 ± 227.2bB	4 331 ± 233.2bB
50%	16 331 ± 289.0bB	7 850 ± 164.6aA	5 830 ± 188.2aA	3 740 ± 217.2bBC
70%	18 474 ± 260.7aA	8 430 ± 245.3aA	6 374 ± 261.2aA	3 047 ± 245.0cC
90%	13 248 ± 261.8dD	5 084 ± 216.5bBC	3 523 ± 221.0cBC	6 043 ± 185.6aA

### 3 结论和讨论

光是影响植物生长发育、光合效率、品质等的重要因素<sup>[18]</sup>。本研究结果表明, 随着遮荫水平的增加, 高山羊齿叶形增大, 叶色加深。70%遮荫下, 植株生长势好, 叶色浓绿, 叶片硬质有光泽, 叶背孢子出现晚, 成熟时间迟, 叶片产孢率最低, 表明70%遮荫水平最有利于高山羊齿的生长。因为叶形大的高山羊齿更易受市场青睐, 叶色浓绿、硬质有光泽可提供更为优质的插花素材, 叶背密集的黑褐色孢子对其观赏价值有一定影响, 孢子成熟期晚, 可在孢子成熟之前颜色呈绿色时采摘, 对其美观度影响小, 而其产孢率低则更加提高其观赏价值和应用价值。梁娟等<sup>[19]</sup>的研究表明, 70%左右的遮荫有利于七叶一枝花(*Paris polyphylla*)的生长和有效成分积累, 是其栽培的适宜光照强度; 高辉等<sup>[20]</sup>的研究表明, 在光照为 79%~61%下有利于峨眉岩白菜(*Bergenia emeiensis*)生长发育; 宋洋等<sup>[21]</sup>报道 75%的遮荫有利于香榧(*Torreya grandis* ‘Merrilli’)苗的生长发育; 白宇清等<sup>[22]</sup>认为 50%遮荫最有利于毛锦杜鹃(*Rhododendron moulmainsense*)幼苗的生长。

植物在强光照下因吸收过量的光能而导致光合器官损伤<sup>[23]</sup>, 叶片是光能的直接受体, 光强的变化势必会引起叶片形态和结构的变化<sup>[24]</sup>。Shi 等<sup>[25]</sup>报道适度遮荫可以减小植物叶片厚度、改变叶片形状、降低叶面积指数、增加株高等。也有研究表明, 在 18%~50%光照下, 耐荫植物叶形会增大, 在强遮荫时变小<sup>[26-27]</sup>; Cooper 等<sup>[28]</sup>和于洋等<sup>[29]</sup>的研究也表明, 植物为了适应遮荫环境, 通常会将能量更多地分配给增加同化面积而减少同化器官, 叶面积通常会随着光强的减弱而增加, 且耐荫植物的增加

幅度较不耐荫植物的大。吴能表等<sup>[30]</sup>报道, 当植物处于稳定生长时给予遮荫, 植物为了弥补光能减少而对地上部分投入更多物质, 促使总的叶面积增加来增大光捕获面积。

叶片变化也会影响叶绿素含量的变化。本研究结果表明, 随着遮荫水平的增加, 高山羊齿叶片的叶绿素 a、b 和 a+b 含量都呈现增加的趋势, 90%遮荫时稍有下降; 叶绿素 a/b 的变化则与之相反, 这是适应弱光环境的一种内在表现。Wittmann 等<sup>[31]</sup>的研究表明, 植物在遮荫环境下, 通常会通过增加叶绿素含量来增加对光能的捕获和吸收。而叶绿素 a/b 的递减, 表明叶绿素 b 含量的增加幅度大于叶绿素 a 含量的增加幅度, 更有利于植物对蓝紫光的吸收<sup>[32]</sup>。赵顺等<sup>[33]</sup>的研究也表明, 臭柏(*Juniperus Sabina*)幼苗的叶绿素 a、b 和 a+b 含量随遮荫度的增加而上升, 叶绿素 a/b 则呈下降趋势。叶绿素含量的增加也是其叶绿体内的基粒变大, 基粒片层堆积程度变高的一种量化体现。

遮荫直接影响着植物对光能的利用和吸收, 光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、最大净光合速率(Pmax)、暗呼吸速率(Rd)、AQY 是反映光能利用率的重要参数。本研究结果表明, 随着遮荫程度的加深, 高山羊齿叶片的 LSP、LCP 和 Rd 减少, 而 Pmax 和 AQY 都呈现先升后降的变化趋势, 在 70%遮荫下, Pmax 和 AQY 都达到最高。刘泽彬等<sup>[34]</sup>的研究表明, 遮荫导致了苗期中华蚊母树(*Distylium chinense*)叶片的 Pmax、Rd、LSP 和 LCP 等降低, 且随着遮荫程度增加, 这些光合指标的下降程度也增加; 随遮荫水平的增加, 香榧苗期叶片的 LSP、LCP 也呈下降的趋势, Pmax 呈先升后降的趋势<sup>[21]</sup>; 而在最适宜毛锦杜鹃生长的 50%遮荫下, Pmax 和

AQY 最大, 而 LSP、LCP 则较低<sup>[22]</sup>。高山羊齿通过降低 LSP、LCP, 在弱光条件下最大限度地利用光量子密度进行光合作用, 提高有机物质的增长和积累, 用以满足高山羊齿生长的需要。AQY 是度量在光合作用中光能转化率的指标, 其数值越大, 代表其利用弱光转化能力越强。而 AQY 值的升高, 表明在弱光情况下, 高山羊齿保持了很高的光能转化率, 具有很强的耐荫性。

PS II 光化学反应中心对植物的光环境变化反应敏感, 叶绿素荧光参数可有效反映植物在光逆境胁迫下的光化学反应特性。从表观指标来看, 初始荧光  $F_0$  随遮荫水平的增加呈先减后升的趋势, 在 70% 遮荫下最低, 90% 遮荫下增加。在全光照和 90% 遮荫下, 随着时间的推移, 光强的不断增加,  $F_0$  值都呈现增大的状态。 $F_0$  的增加, 表明其耗能较大, 用于后面电子传递和能量转化的能量就较少。 $F_0$  增加的越多, 表明其光化学反应中心 PS II 或叶片类囊体受损越严重<sup>[35]</sup>。最大荧光  $F_m$  随遮荫水平的增加而逐渐升高, 以 70% 遮荫时达到最高, 90% 遮荫下降, 0%、25% 和 50% 遮荫下  $F_m$  值较小与电子传递受阻及反应中心 PS II 受损相关。 $\phi_{P_0}$  和  $\phi_{D_0}$  存在竞争关系, 当  $\phi_{P_0}$  值越大时,  $\phi_{D_0}$  值就越小, 即光能效率高, 热耗散的量子比例就少了。从另一方面也反映了受光抑制程度, 光抑制程度小,  $\phi_{P_0}$  值就越大。且与初始荧光与最大荧光有极强的相关性, 当  $F_0$  值增大,  $F_m$  值变小时, 其  $\phi_{D_0}$  值就大,  $\phi_{P_0}$  值小。当遮荫水平为 70% 时,  $\phi_{P_0}$  值最大,  $\phi_{D_0}$  值最小, 表明其光能利用率最高。而光能利用率越高, 相对应的  $\psi_0$  值和  $\phi_{E_0}$  值就越大。有研究表明,  $F_m$  值与电子  $Q_A$  的氧化还原状态相关, 即与  $TR_0/RC$  相关。本研究结果表明, 随着遮荫度的增加,  $F_m$  值先增后减, 而  $TR_0/RC$ 、 $ABS/RC$  和  $ET_0/RC$  都呈现与之相同的变化趋势, 都是全光照下最小, 表明其受到光抑制, 此时捕获光能效率低, 热耗散比例大, 且会影响向  $Q_A$  下游的电子传递, PS II 反应中心失活, 而植物本身的应激机制会促进其通过增加非辐射能量耗散、天线色素的热耗散等措施来保护其光合机构免受损害。90% 遮荫下,  $DI_0/RC$  最大, 表明其光照过弱, 光合作用受到影响, 植物耗费了很多能量用于捕获光能及保护光合机构免受损害。70% 遮荫水平下,  $F_m$ 、 $\phi_{P_0}$ 、 $\psi_0$ 、 $\phi_{E_0}$ 、 $TR_0/RC$ 、 $ABS/RC$ 、 $ET_0/RC$  都达到最大, 表明其受到光抑制最小, 光能利用率最大, 光合能力最强, 印证了 70% 遮荫水

平对高山羊齿生长较好的结论。高山羊齿具有较强的耐荫性, 不过在遮荫度为 90% 的弱光下, 会影响其正常的光合作用。所以在栽培生产中要适当遮荫, 遮荫度以 70% 为宜。本研究为解决高山羊齿大面积人工栽培时其叶背孢子降低观赏价值的问题提供一定的参考。在今后的研究中, 可将分子生物学、细胞学等进行有机结合, 探讨不同光照条件对高山羊齿的影响机理及光胁迫响应机制等, 对高山羊齿的抗性育种具有积极的意义。

## 参考文献

- [1] CHEN W R, GENG K Y, SONG Z C, et al. The cultivation techniques of *Davallia mariesii* in greenhouse [J]. *N Hort*, 2010(7): 102–103.  
陈武荣, 耿开友, 宋知春, 等. 盆栽高山羊齿蕨的大棚栽培技术 [J]. *北方园艺*, 2010(7): 102–103.
- [2] ZHENG S Y, HE X J, YU Z C, et al. The observation of ornamental characteristics and growth of *Davallia mariesii* [J]. *Fujian Sci Technol Trop Crops*, 2014, 39(3): 11–13. doi: 10.3969/j.issn.1006-2327.2014.03.004.  
郑少缘, 何雪娇, 余智城, 等. 高山羊齿观赏特性和生长发育的观察 [J]. *福建热作科技*, 2014, 39(3): 11–13. doi: 10.3969/j.issn.1006-2327.2014.03.004.
- [3] HE X J, YU Z C, ZHENG S Y, et al. Effect of water on spore growth of *Davallia mariesii* [J]. *Fujian Sci Technol Trop Crops*, 2016, 41(4): 24–25, 35. doi: 10.3969/j.issn.1006-2327.2016.04.007.  
何雪娇, 余智城, 郑少缘, 等. 不同水分处理对高山羊齿孢子生长的影响 [J]. *福建热作科技*, 2016, 41(4): 24–25, 35. doi: 10.3969/j.issn.1006-2327.2016.04.007.
- [4] HE X J, YU Z C, ZHENG S Y, et al. Effects of ethylene and gibberellin on spore growth of *Davallia mariesii* [J]. *Fujian Sci Technol Trop Crops*, 2015, 40(4): 32–34. doi: 10.3969/j.issn.1006-2327.2015.04.009.  
何雪娇, 余智城, 郑少缘, 等. 乙烯利和赤霉素对高山羊齿孢子生长的影响 [J]. *福建热作科技*, 2015, 40(4): 32–34. doi: 10.3969/j.issn.1006-2327.2015.04.009.
- [5] XU D Q. Photoinhibition of photosynthesis in plants [J]. *Plant Physiol Commun*, 1992, 28(4): 237–243.  
许大全. 植物光合作用的光抑制 [J]. *植物生理学通讯*, 1992, 28(4): 237–243.
- [6] FREARSON K, WEISS N D. Improved growth rates with tree shelters [J]. *Quart J For*, 1987, 81(3): 184–187.
- [7] LONG S P, HUMPHRIES S, FALLOWSKI P G. Photoinhibition of photosynthesis in nature [J]. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1994, 45: 633–662. doi: 10.1146/annurev.pp.45.060194.003221.

- [8] NUNES M A, RAMALHO J D C, DIAS M A. Effect of nitrogen supply on the photosynthetic performance of leaves from coffee plants exposed to bright light [J]. *J Exp Bot*, 1993, 44(5): 893–899. doi: 10.1093/jxb/44.5.893.
- [9] STITT M, SCHULZE D. Does Rubisco control the rate of photosynthesis and plant growth? An exercise in molecular eco-physiology [J]. *Plant Cell Environ*, 1994, 17(5): 465–487. doi: 10.1111/j.1365-3040.1994.tb00144.x.
- [10] WANG Y, TIAN Z G, QIU Z S, et al. The effect of shading on the number of grains per spike at different stages of floret development in wheat [J]. *Acta Agron Sin*, 1981, 7(3): 157–163.  
王沅, 田正国, 邱泽生, 等. 小麦小花发育不同时期遮光对穗粒数的影响 [J]. *作物学报*, 1981, 7(3): 157–163.
- [11] ZHAO D Q, HAO Z J, TAO J. Effects of shade on plant growth and flower quality in the herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.) [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2012, 61: 187–196. doi: 10.1016/j.plaphy.2012.10.005.
- [12] ZHANG C Y, FANG Y M, JI H L, et al. Effects of shading on photosynthesis characteristics of *Photinia × fraseri* and *Aucuba japonica* var. *variegata* [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2011, 22(7): 1743–1749.  
张聪颖, 方炎明, 姬红利, 等. 遮荫处理对红叶石楠和洒金桃叶珊瑚光合特性的影响 [J]. *应用生态学报*, 2011, 22(7): 1743–1749.
- [13] LA Y F, ZHANG Q X, PAN H T, et al. Growth, development and photosynthetic characteristics of *Lilium* oriental hybrids under low light conditions [J]. *J Beijing For Univ*, 2010, 32(4): 213–217.  
喇燕菲, 张启翔, 潘会堂, 等. 弱光条件下东方百合的生长发育及光合特性研究 [J]. *北京林业大学学报*, 2010, 32(4): 213–217.
- [14] MAXWELL K, JOHNSON G N. Chlorophyll fluorescence: A practical guide [J]. *J Exp Bot*, 2000, 51(345): 659–668. doi: 10.1093/jexbot/51.345.659.
- [15] LI H S. Principles and Techniques of Plant Physiological Biochemical Experiment [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000: 134–137.  
李合生. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 134–137.
- [16] YE Z P, WANG J L. Comparison and analysis of light-response models of plant photosynthesis [J]. *J Jinggangshan Univ (Nat Sci)*, 2009, 30(4): 9–13. doi: 10.3969/j.issn.1674-8085.2009.02.002.  
叶子飘, 王建林. 植物光合-光响应模型比较分析 [J]. *井冈山学院学报(自然科学版)*, 2009, 30(4): 9–13. doi: 10.3969/j.issn.1674-8085.2009.02.002.
- [17] SRIVASTAVA A, GUISSÉA B, GREPPIN H, et al. Regulation of antenna structure and electron transport in photosystem II of *Pisum sativum* under elevated temperature probed by the fast polyphasic chlorophyll a fluorescence transient: OKJIP [J]. *Biochim Biophys Acta*, 1997, 1320(1): 95–106. doi: 10.1016/S0005-2728(97)00017-0.
- [18] YI J H, ZHANG C F, HUANG Y L, et al. Effect of shading on crop yield and quality and its physiological response [J]. *Crop Res*, 2013, 27(1): 64–69. doi: 10.3969/j.issn.1001-5280.2013.01.17.  
易九红, 张超凡, 黄艳岚, 等. 遮荫对作物产量和品质的影响及其生理响应研究进展 [J]. *作物研究*, 2013, 27(1): 64–69. doi: 10.3969/j.issn.1001-5280.2013.01.17.
- [19] LIANG J, YI T, YE Y. Effect of shading on the photosynthetic characteristics and saponin content of *Paris polyphylla* [J]. *Jiangsu Agric Sci*, 2016, 44(4): 265–267. doi: 10.15889/j.issn.1002-1302.2016.04.074.  
梁娟, 易涛, 叶漪. 遮荫对七叶一枝花光合特性及皂苷含量的影响 [J]. *江苏农业科学*, 2016, 44(4): 265–267. doi: 10.15889/j.issn.1002-1302.2016.04.074.
- [20] GAO H, LI Y X. Research on photosynthetic characteristics of *Bergenia emeiensis* C. Y. Wu under different shade conditions [J]. *SW China J Agric Sci*, 2015, 28(5): 1992–1997. doi: 10.16213/j.cnki.scjas.2015.05.026.  
高辉, 黎云祥. 不同遮荫条件下峨眉岩白菜光合特性初探 [J]. *西南农业学报*, 2015, 28(5): 1992–1997. doi: 10.16213/j.cnki.scjas.2015.05.026.
- [21] SONG Y, LIAO L, LIU T, et al. Response of photosynthesis and nitrogen distribution of *Torreya grandis* ‘Merrilli’ seedlings in different light regimes [J]. *Sci Silv Sin*, 2016, 52(5): 55–63. doi: 10.11707/j.1001-7488.20160507.  
宋洋, 廖亮, 刘涛, 等. 不同遮荫水平下香榧苗期光合作用及氮分配的响应机制 [J]. *林业科学*, 2016, 52(5): 55–63. doi: 10.11707/j.1001-7488.20160507.
- [22] BAI Y Q, XIE L J, WANG D Y. Influences of different shading and soil water drainage on growth and photosynthetic characteristics of *Rhododendron moulmianense* [J]. *Sci Silv Sin*, 2017, 53(2): 44–53. doi: 10.11707/j.1001-7488.20170206.  
白宇清, 谢利娟, 王定跃. 不同遮荫、土壤排水处理对毛棉杜鹃幼苗生长及光合特性的影响 [J]. *林业科学*, 2017, 53(2): 44–53. doi: 10.11707/j.1001-7488.20170206.
- [23] BERTAMINI M, MUTHUCHELIAN K, RUBINIGG M, et al. Low-night temperature increased the photoinhibition of photosynthesis in grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Riesling) leaves [J]. *Environ Exp Bot*, 2006, 57(1/2): 25–31. doi: 10.1016/j.envexpbot.2005.04.002.
- [24] XIA M Z. The effect of shading on the formation and abscission of flowers and pods in the bean before, during and after the flowering period [J]. *Acta Phytoecol Geobot Sin*, 1989, 13(2): 171–179.

- 夏明忠. 遮光对蚕豆花荚形成和脱落的影响 [J]. 植物生态学与地植物学学报, 1989, 13(2): 171-179.
- [25] SHI X D, WEN Z Q, LIU Y F, et al. Effects of shading on growth and photosynthetic capabilities of tobacco leaves of cigar-wrapper use [J]. Acta Bot Boreali-Occid Sin, 2006, 26(8): 1718-1721. doi: 10.3321/j.issn:1000-4025.2006.08.036.
- 时向东, 文志强, 刘艳芳, 等. 遮荫对雪茄外包皮烟生长和光合特性的影响 [J]. 西北植物学报, 2006, 26(8): 1718-1721. doi: 10.3321/j.issn:1000-4025.2006.08.036.
- [26] LI J C, SU S M. Preliminary study on the shade tolerance of *Hemerocallis citrina* plant [J]. Acta Ecol Sin, 1994, 14(4): 444-446.
- 李军超, 苏陕民. 黄花菜耐阴特性的初步研究 [J]. 生态学报, 1994, 14(4): 444-446.
- [27] GOULET F, BELLEFLEUR P. Leaf morphology plasticity in response to light environment in deciduous tree species and its implication on forest succession [J]. Can J For Res, 1986, 16(6): 1192-1195. doi: 10.1139/x86-212.
- [28] COOPER C S, QUALLS M. Morphology and chlorophyll content of shade and sun leaves of two legumes [J]. Crop Sci, 1967, 7(6): 672-673. doi: 10.2135/cropsci1967.0011183X000700060036x.
- [29] YU Y, CAO M, ZHENG L, et al. Effects of light on seed germination and seedling establishment of a tropical rainforest canopy tree, *Pometia tomentosa* [J]. J Plant Ecol, 2007, 31(6): 1028-1036. doi: 10.17521/cjpe.2007.0130.
- 于洋, 曹敏, 郑丽, 等. 光对热带雨林冠层树种绒毛番龙眼种子萌发及其幼苗早期建立的影响 [J]. 植物生态学报, 2007, 31(6): 1028-1036. doi: 10.17521/cjpe.2007.0130.
- [30] WU N B, TAN F. The effect of light intensity enhance on the cinnamon-like seedlings [J]. J SW China Norm Univ (Nat Sci), 1999, 24(2): 214-217.
- 吴能表, 谈锋. 光照强度的增长对肉桂类苗木的影响 [J]. 西南师范大学学报(自然科学版), 1999, 24(2): 214-217.
- [31] WITTMANN C, ASCHAN G, PFANZ H. Leaf and twig photosynthesis of young beech (*Fagus sylvatica*) and aspen (*Populus tremula*) trees grown under different light regime [J]. Basic Appl Ecol, 2001, 2(2): 145-154. doi: 10.1078/1439-1791-00047.
- [32] BOARDMAN N K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants [J]. Ann Rev Plant Physiol, 1977, 28(1): 355-377. doi: 10.1146/annurev.pp.28.060177.002035.
- [33] ZHAO S, HUANG Q X, LI Y L, et al. Effects of shading treatments on photosynthetic characteristics of *Juniperus sabina* Ant. seedlings [J]. Acta Ecol Sin, 2014, 34(8): 1994-2002. doi: 10.5846/stxb201306101606.
- 赵顺, 黄秋娟, 李玉灵, 等. 遮荫处理对臭柏幼苗光合特性的影响 [J]. 生态学报, 2014, 34(8): 1994-2002. doi: 10.5846/stxb201306101606.
- [34] LIU Z B, CHENG R M, XIAO W F, et al. Effects of shading on growth and photosynthetic characteristics of *Distylium chinense* seedlings [J]. Sci Silv Sin, 2015, 51(2): 129-136. doi: 10.11707/j.1001-7488.20150216.
- 刘泽彬, 程瑞梅, 肖文发, 等. 遮荫对中华蚊母树苗期生长及光合特性的影响 [J]. 林业科学, 2015, 51(2): 129-136. doi: 10.11707/j.1001-7488.20150216.
- [35] HUANG Q X, ZHAO S, LIU C M, et al. Effects of shading treatments on chlorophyll fluorescence characteristics of *Sabina vulgaris* seedlings grown in iron tailings media [J]. Sci Silv Sin, 2015, 51(6): 17-26. doi: 10.11707/j.1001-7488.20150603.
- 黄秋娟, 赵顺, 刘春梅, 等. 遮荫处理对铁尾矿基质臭柏实生苗快速叶绿素荧光特性的影响 [J]. 林业科学, 2015, 51(6): 17-26. doi: 10.11707/j.1001-7488.20150603.