

DOI: 10.3969/j.issn.1000-3142.2014.06.013

杨冠松, 张爱丽, 申仕康, 等. 遮荫对濒危植物甜菜树光合生理和叶绿素荧光特性的影响[J]. 广西植物, 2014, 34(6):806—811

Yang GS, Zhang AL, Shen SK, et al. Effects of shading on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence of the endangered plant *Yunnanopilia longistaminata*[J]. *Guihaia*, 2014, 34(6):806—811

遮荫对濒危植物甜菜树光合生理和叶绿素荧光特性的影响

杨冠松, 张爱丽, 申仕康*, 吴春妍, 王跃华, 申 意

(云南大学 生命科学学院 植物科学研究所, 昆明 650091)

摘 要: 以西南特有濒危植物甜菜树为材料, 研究了不同遮荫处理(全光照、50%遮荫、65%遮荫和 80%遮荫)对甜菜树叶片光合特性、叶绿素荧光和气孔特征的影响, 为甜菜树种质资源保育和开发利用提供科学依据。结果表明: 50%遮荫处理显著提高了甜菜树叶片净光合速率, 80%遮荫处理则起抑制作用; 50%遮荫和 65%遮荫处理提高甜菜树叶蒸腾速率, 有利于光合作用的进行; 80%遮荫处理下胞间 CO₂浓度提高, 抑制了甜菜树叶蒸腾作用和光合作用; 50%遮荫和 65%遮荫处理下净光合速率提高, 说明甜菜树对遮荫有一定的适应性; 叶绿素荧光方面, 80%遮荫处理导致叶片 PSII 最大光化学效率(F_v/F_m)和实际光化学效率(Φ_{PSII})下降。甜菜树叶片光合特性与气孔结构关系密切, 遮荫降低甜菜树叶片气孔密度。

关键词: 甜菜树; 遮荫; 光合生理; 气孔结构; 叶绿素荧光参数

中图分类号: Q945.79 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2014)06-0806-06

Effects of shading on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence of the endangered plant *Yunnanopilia longistaminata*

YANG Guan-Song, ZHANG Ai-Li, SHEN Shi-Kang*,
WU Chun-Yan, WANG Yue-Hua, SHEN Yi

(School of Life Sciences, Plant Science Institute, Yunnan University, Kunming 650091, China)

Abstract: In order to provide the scientific basis for the species conservation and sustainable exploitation and utilization, the effect of different shading (0, 50%, 65% and 80% shading) on the photosynthetic characteristics, chlorophyll fluorescence and stomata structure of an endangered species *Yunnanopilia longistaminata* were studied. The results indicated that net photosynthesis increased at 50% shading but decreased at 80% shading. The transpiration rate and stomatal conductance increased at both 50% and 65% shading, which was helpful to photosynthetic process. Meanwhile, both of net photosynthesis and transpiration rates of the plant were suppressed as a result of the stomata limitation and the increase of the intercellular CO₂ at 80% shading. For the chlorophyll fluorescence parameters, the maximal photochemical efficiency (F_v/F_m) and the actual quantum yield of photosystem II (Φ_{PSII}) decreased significantly under 80% shading. Shading treatments also decreased the stomatal density and stomatal index.

Key words: *Yunnanopilia longistaminata*; shading; photosynthetic characteristic; stomata structure; chlorophyll fluorescence parameters

收稿日期: 2013-10-05 修回日期: 2013-11-11

基金项目: 国家自然科学基金(31360074); 云南大学生命科学学院科学研究与人才培养开放基金(2012S202)。

作者简介: 杨冠松(1987-), 男(白族), 云南大理人, 硕士研究生, 主要从事植物种质资源保护与开发利用研究, (E-mail) ygsyang@sohu.com。

*通讯作者: 申仕康, 博士, 从事生物多样性保护与恢复生态学研究, (E-mail) yunda123456@126.com。

甜菜树 (*Yunnanopilia longistaminea*) 隶属山柚子科 (Opiliaceae) 甜菜树属 (*Yunnanopilia*) 单型种, 主要分布在云南省红河州海拔 1 000~1 400 m 的河谷落叶季雨林中, 云南东南部、广西西南部也有分布 (吴征镒等, 2000), 为我国西南特有植物。该物种为云南红河流域特色、名贵的野生木本蔬菜植物, 利用历史悠久, 当地百姓称其为“甜菜”, 主要采摘幼嫩枝叶进行煮、炒鲜食或腌制, 目前已经成为当地“山珍级”的美食 (柳建军等, 2008)。由于市场需求大而且主要依赖于野生资源, 资源被过度利用, 生境破坏严重, 导致甜菜树野生种群大量减少并处于濒危状况, 已被国际自然保护与联盟 (IUCN) 列为“濒危种”。

目前, 关于甜菜树的研究仅有嫩茎营养成分分析、植物化学及离体快繁等方面的报道 (柳建军等, 2008; 师楠, 2011), 而对其引种栽培、人工繁育以及种质资源保护等方面的研究则未见报道。植物光合生理特性是植物在生长、发育与进化过程中对立地环境条件适应性的结果, 其往往能反映物种在生长发育过程中对不同生态因子的需求, 从而为物种的人工繁育、引种栽培以及进一步的开发利用提供依据 (Schnettger *et al.*, 1994)。对甜菜树原产地生境特性调查发现, 甜菜树在阴凉、湿润环境生长较好, 而在空旷的生境中分布较少, 故推测光照条件可能是其引种栽培与人工繁育过程中的主要限制因子。鉴于此, 本文通过室内不同遮荫处理, 从光合生理特性、叶绿素荧光特性及气孔结构变化研究甜菜树对光照条件的响应机制, 从而为甜菜树的种质资源保护与可持续开发利用提供科学依据。

1 材料与方 法

1.1 实验设计

选择长势基本一致且生长健壮的 1 年生甜菜树实生苗置于云南大学生物学温室进行培育备用。不同遮荫处理采用黑色遮阳网进行, 共四个处理: 其中三层黑色遮阳网遮阳为 80% 遮荫 (光照强度为全光照 20%, T1); 二层黑色遮阳网遮阳为 65% 遮荫 (光照强度为全光照 35%, T2); 一层黑色遮阳网遮阳为 50% 遮荫 (光照强度为全光照 50%, T3); 不加遮阳网, 即全光照处理 (CK 对照组)。各处理下设置 3 盆甜菜树幼苗, 并进行相同的温室管护。

1.2 测定指标与方法

不同遮荫处理下甜菜树幼苗生长 40 d 后, 选择从顶芽开始计数第 3 片叶为功能叶, 在晴天从 8:00~18:00, 用 Yaxin-1102 便携式光合蒸腾仪和 MIN-I-PAM 叶绿素荧光仪 (Walz, Effeltrich, Germany), 测定甜菜树叶片的生理特性指标和叶绿素荧光参数, 各 2 h 测定 1 次。每次测定进行 3 次重复。

1.2.1 不同遮荫处理下光合有效辐射值测定 采用 Yaxin-1102 便携式光合蒸腾仪测定不同遮荫处理下光合有效辐射值, 各时间段测定 3 次重复。

1.2.2 甜菜树光合参数日变化测定 主要测定甜菜树的叶片净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (Tr)、气孔导度 (G_s)、空气中 CO_2 浓度 (Ca)、胞间 CO_2 浓度 (C_i), 根据公式 $L_s = 1 - C_i/C_a$ 计算气孔限制值 (L_s)。各指标测定前对叶片进行 15 min 光诱导, 各时间段测定 3 次重复。

1.2.3 甜菜树叶绿素荧光指标与测定 参考刘建锋 (2011) 的方法, 测定甜菜树叶片暗适应下初始荧光强度 (F_0)、光适应下光系统 II (PS II) 实际光化学效率 ($\Phi_{PS II}$) 和 PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m) 等叶绿素荧光参数, 各处理下测 3 次重复并取平均值。其中, 测定暗适应下荧光参数时, 叶片先经过 30 min 的暗适应, 而测定光适应下荧光参数时, 调整叶片使其所受光量尽量一致。

1.2.4 甜菜树叶片气孔特征观测 参考吕晋慧 (2012) 的方法, 采用指甲油印膜法制作不同遮荫处理下甜菜树叶片的临时装片, 装片置于 OLYMPUS 显微镜下观测, 对典型气孔特征结构进行照相, 并测量气孔大小, 统计不同遮荫处理下叶片单位视野内的气孔数量, 计算气孔密度和甜菜树单片叶气孔数 (气孔密度 \times 叶面积)。

1.3 数据处理

甜菜树幼苗叶片在不同遮荫处理下的光合特性指标、叶绿素荧光参数和气孔特征值均采用不同重复的平均值 \pm 标准差表示, 试验数据采用 SPSS13.0 软件进行单因素方差分析, 对差异达到显著的变量在 0.05 的显著性水平下采用最少显著差异法 (LSD) 进行了均数的多重比较。

2 结果与分析

2.1 遮荫处理对有效辐射值的影响

不同遮荫处理下, 甜菜树生长环境中的有效辐

射值的变化趋势基本相同,从8:00开始随时间的增加逐步增加,于14:00达到最大值,16:00迅速下降(图1)。全光照条件下(CK),甜菜树的有效辐射值在8:00~16:00之间均显著高于遮荫处理。

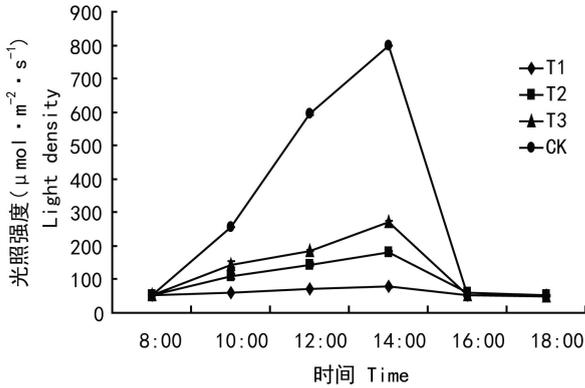


图1 不同遮荫处理下光合有效辐射日变化
Fig. 1 Diurnal variation of photosynthetically active radiation density of *Yunnanopilia longistaminea* in different shades treatments

2.2 遮荫处理对甜菜树光合特性的影响

2.2.1 遮荫处理对甜菜树净光合速率的影响 甜菜树在8:00时全光照对照组(CK)甜菜树净光合速率低于各遮荫处理,不同遮荫处理(T1、T2、T3)和对照组(CK)的净光合速率均在10:00最高(图2)。从光合日变化中可以看出,日平均净光合速率依次为50%遮荫(T3) > 65%遮荫(T2) > 全光照(CK) > 80%遮荫(T1)。方差分析表明,遮荫显著影响甜菜树的净光合速率($P < 0.05$)。50%遮荫(T3)处理显著促进了甜菜树叶片净光合速率,而80%遮荫(T1)则起抑制作用(表1)。

2.2.2 遮荫处理对甜菜树蒸腾速率的影响 甜菜树不同遮荫及对照处理下,叶片蒸腾速率均表现出先上升再下降的变化趋势,并在10:00达到最大值(图3);50%遮荫处理(T3)和65%遮荫处理(T2)显著提高了叶片的蒸腾速率(表1),不同处理下甜菜树的日平均蒸腾速率由高到低依次为50%遮荫(T3) > 65%遮荫(T2) > 80%遮荫(T1) > 全光照(CK),各处理间差异显著($P < 0.05$)(表1)。甜菜树幼苗的蒸腾速率和净光合速率强度成正相关,且均在10:00达最大值。

2.2.3 遮荫对甜菜树气孔导度的影响 由图4可知,8:00~10:00叶片气孔导度值逐步升高,10:00达最大值,14:00后维持在较低水平,并于16:00出现小

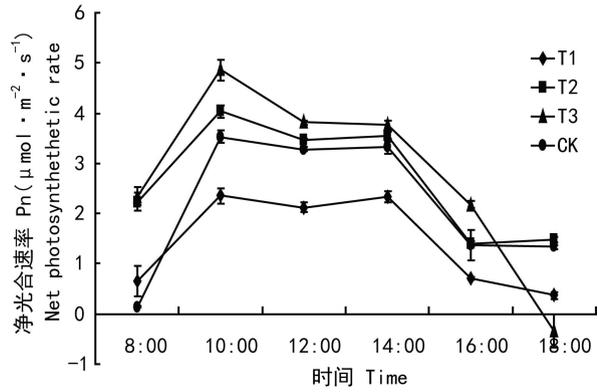


图2 遮荫对甜菜树叶片净光合速率日变化的影响
Fig. 2 Effects of shades on diurnal variations of photosynthetic rate of *Y. longistaminea*

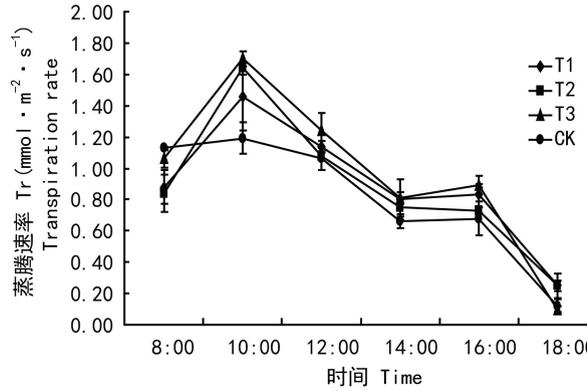


图3 遮荫对甜菜树叶片蒸腾速率日变化的影响
Fig. 3 Effects of shades on diurnal variations of transpiration rate of *Y. longistaminea* leaves

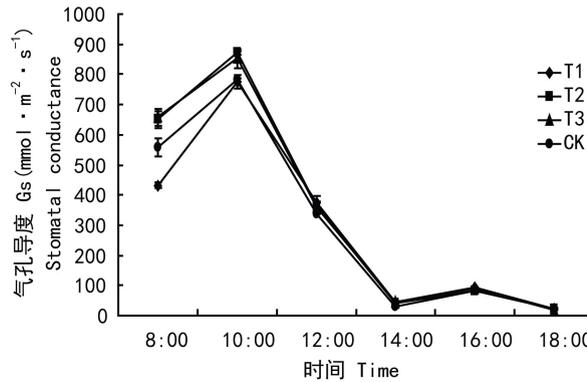


图4 遮荫对甜菜树气孔导度日变化的影响
Fig. 4 Effects of shades on diurnal variations of stomatal conductance of *Y. longistaminea* leaves

幅上升。日平均气孔导度由高到低分别为50%遮荫(T3) > 65%遮荫(T2) > 全光照(CK) > 80%遮荫(T1),各处理间差异显著($P < 0.05$)(表1),各处理

组气孔导度变化趋势基本与蒸腾速率相似。

2.2.4 遮荫对胞间 CO_2 浓度的影响 各处理组胞间 CO_2 浓度变化趋势基本相同(图 5), 8:00~10:00 叶片胞间 CO_2 浓度值逐步降低, 到达第一个谷值。10:00~12:00 又逐步上升, 于 14:00 到达第二个谷

值。各处理下胞间 CO_2 浓度高低依次为 50% 遮荫 (T3) > 80% 遮荫 (T1) > 65% 遮荫 (T2) > 全光照 (CK)。胞间 CO_2 浓度是制约净光合速率的因素之一。净光合速率提高时, 胞间 CO_2 浓度降低。80% 遮荫 (T1) 气孔限制值最高(表 1)。

表 1 不同遮荫处理对甜菜树叶光合特性的影响

Table 1 Effects of different shading treatments on photosynthetic characteristics of *Y. longistaminata*

处理 Treatment	净光合速率 Net photosynthetic rate ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	蒸腾速率 Transpiration rate ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	气孔导度 Stomatal conductance ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	胞间 CO_2 浓度 Internal carbon dioxide concentration ($\mu\text{mol} \text{CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$ 空气)	气孔限制值 Stomata limitation (%)
全光照 (CK) Full illumination	2.16 ± 0.08b	0.81 ± 0.16b	290.05 ± 23.10a	320.59 ± 11.14c	0.071 ± 0.002c
80% 遮荫 (T1) 80% shading (T1)	1.42 ± 0.12c	0.89 ± 0.08a	339.17 ± 40.60a	337.93 ± 5.29b	0.090 ± 0.004a
65% 遮荫 (T2) 65% shading (T2)	2.69 ± 0.11a	0.88 ± 0.15a	337.01 ± 38.27a	336.29 ± 8.66b	0.064 ± 0.009c
50% 遮荫 (T3) 50% shading (T3)	2.77 ± 0.26a	0.97 ± 0.11a	302.48 ± 75.50a	352.79 ± 10.39a	0.085 ± 0.003b

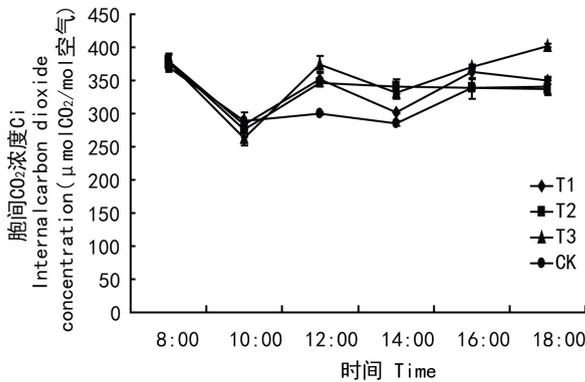


图 5 遮荫对甜菜树叶胞间 CO_2 浓度的影响

Fig. 5 Effects of shades on intercellular carbon dioxide concentration of *Y. longistaminata*

2.3 遮荫处理对甜菜树叶叶绿素荧光参数的影响

2.3.1 不同遮荫处理对甜菜树 PS II 实际光化学效率的影响 不同遮荫处理组甜菜树叶 PS II 实际光化学效率 ($\Phi_{\text{PS II}}$) 在早上和晚上较高、中午或午后降低, 但不同遮光处理的甜菜树 $\Phi_{\text{PS II}}$ 出现低谷的时间不同, 遮荫处理组低谷出现的时间均延后: 对照组在 10:00, T1 为 12:00, T3 则为 14:00 (图 6)。50% 遮荫 (T3) 的 PS II 实际光化学效率 ($\Phi_{\text{PS II}}$) 明显高于其它处理组, 而 80% 遮荫 (T1) 的 PS II 实际光化学效率 ($\Phi_{\text{PS II}}$) 明显低于其它处理组。

2.3.2 不同遮荫处理对甜菜树 F_v/F_m 的影响 从图 7 可以看出, 对照组和遮荫处理组的 F_v/F_m 日变化曲线呈现相似的变化趋势。8:00~10:00 各处理组均有所上升, 10:00 后迅速下降, 于 12:00 出现谷

值, 在光强较高时段 (10:00~14:00) F_v/F_m 值维持较低水平, 表现 PS II 活性下降, 出现了光抑制, 随着光强的减弱, F_v/F_m 值又缓慢上升, 直至恢复状态。 F_v/F_m 日变化反映出甜菜树叶中午 PS II 活性的可逆失活变化过程。

2.3.3 不同的遮荫处理对甜菜树初始荧光强度的影响 图 8 为不同遮荫处理下甜菜树叶片的初始荧光强度日变化曲线, 对照组和实验组的 F_0 变化趋势相似, 其值均较为稳定, 变化不大。80% 遮荫处理组 (T1) F_0 值比其它各处理组均高。

2.4 遮荫处理对甜菜树叶气孔特征的影响

气孔是植物进行气体交换和水分蒸腾的重要通道。对不同的遮荫条件下甜菜树的气孔特征研究表明, 与对照组相比, 遮荫显著降低了甜菜树叶片的气孔密度和单片叶气孔数, 而且叶片的气孔密度和单片叶气孔数随遮荫强度的增加而降低, 但在遮荫处理下气孔纵轴长和横轴长与对照组差异不明显 ($P > 0.05$) (表 2)。

3 讨论与结论

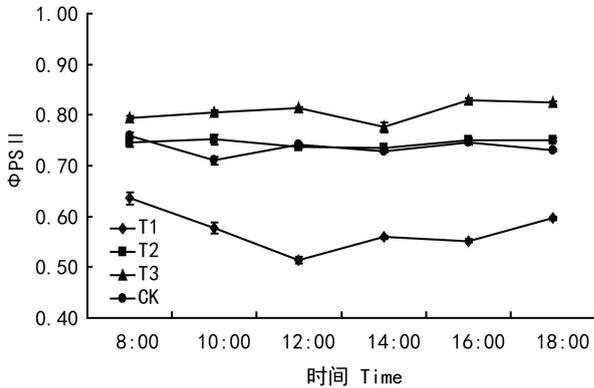
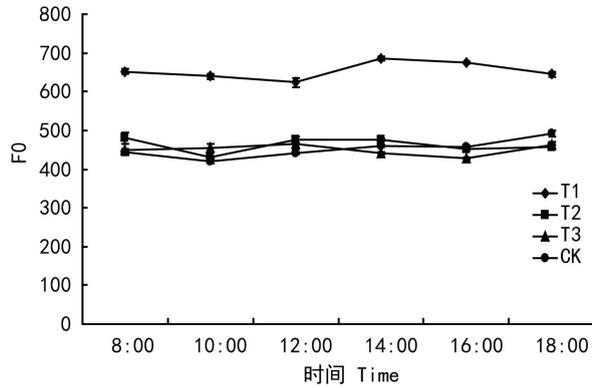
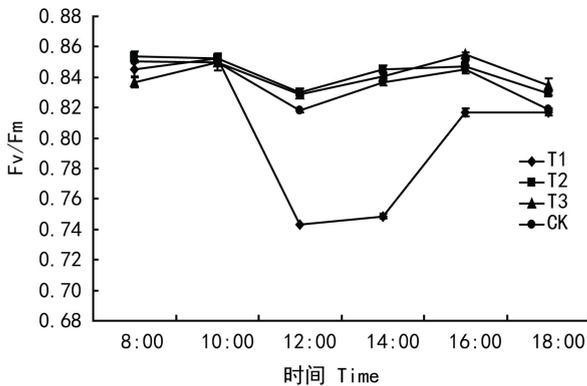
不同的植物对生态环境条件的需求不同。遮荫可以降低光照强度、环境温度、叶面温度, 提高土壤水分含量、空气湿度等, 进一步影响植物光合特性及叶绿素荧光特性, 如提高茶树 (*Camellia sinensis*)、金莲花 (*Trollius chinensis*) 等植物的净光合速率 (肖润林等, 2007; 吕晋慧等, 2012), 降低崖柏

(Thuja

表 2 遮荫处理对甜菜树叶片气孔特征的影响

Table 2 Effects of shades on the stomata characteristics of *Y. longistaminata* leaves

处理 Treatment	气孔密度 (个·mm ⁻²) Stomatal density	纵轴长 (μm) Vertical axes of stomata	横轴长 (μm) Horizontal axes of stomata	单片叶气孔数 (个) No. of stomata per leaf
全光照 (CK) Full illumination	5.91±0.39a	18.81±1.41a	15.52±2.08a	1294.29±94.09a
80% 遮荫 (T1) 80% shading (T1)	4.79±0.25c	20.79±0.45a	15.99±0.89a	1049.01±95.21ab
65% 遮荫 (T2) 65% shading (T2)	5.28±0.19b	19.92±2.32a	14.40±1.50a	1156.32±102.74ab
50% 遮荫 (T3) 50% shading (T3)	5.16±0.14b	19.93±1.76a	16.42±1.27a	1130.04±102.67b

图 6 不同遮荫对甜菜树叶片 PSII 实际光化学效率的影响
Fig. 6 Effects of shades on diurnal variations of Φ_{PSII} 图 8 不同遮荫对甜菜树叶片 F_0 日变化的影响
Fig. 8 Effects of shades on diurnal variations of F_0 图 7 不同遮荫对甜菜树叶片 F_v/F_m 日变化的影响
Fig. 7 Effects of shades on diurnal variations of F_v/F_m

sutchuenensis 等植物的光饱和点和光补偿点 (刘建锋等, 2011)。本研究中, 遮荫处理对甜菜树光合特性影响明显, 适度的遮荫处理可提高平均净光合速率和蒸腾效率。与对照组 (CK) 相比, 50% 遮荫网遮荫 (T3) 和 65% 遮荫网遮荫 (T2) 处理下甜菜树的平均净光合速率分别提高了 28.24% 和 24.53%, 而在 80% 遮荫 (T1) 处理下, 甜菜树平均净光合速率明显

低于对照组 (CK), 这可能是 80% 遮荫处理显著减少了甜菜树叶片的合有效辐射, 超过了该物种对弱光的耐受性, 从而抑制了甜菜树的平均净光合速率和蒸腾速率。不同处理下, 甜菜树的净光合速率表现为不典型的双峰型, 其在 10:00 达到第一峰值, 但第二峰值并不明显, 表明甜菜树没有明显的光合午休现象。

植物在生长发育过程中, 往往会通过改变气孔开度等方式来调控其本身与外界 CO_2 和水汽的交换, 从而调节其光合速率与蒸腾速率 (谢田玲等, 2004)。高强度的太阳辐射可引起气温、叶温升高, 相对湿度降低, 气孔导度降低, 从而改变植物的蒸腾速率 (刘悦秋等, 2007), 但植物的光合有效辐射值与气孔导度并不一定表现出明显的相关性。本研究中, 甜菜树的光合有效辐射值与气孔导度未表现出明显的相关性, 但气孔导度和蒸腾速率变化趋势基本是同步的, 气孔导度一定程度上影响着蒸腾速率的变化, 蒸腾速率变化使得蒸腾拉力也发生变化, 气孔开闭程度发生变化, 最终导致气孔导度变化。

叶绿素荧光是光合作用的探针, 采用叶绿素荧

光参数分析的方法可以了解植物光合作用内部的调节过程(Schnettger *et al.*, 1994; 孙晓方等, 2008)。PS II 原初光能转换效率(F_v/F_m)则反映了 PS II 反应中心的光能转换效率(Krause *et al.*, 1991; Heraud *et al.*, 2000)。甜菜树 F_v/F_m 值在 10:00~14:00 光照强度较高阶段出现先后达到低谷后再逐渐恢复, 且 F_v/F_m 值在不同处理下达到谷值的时间不同, 这可能是由于甜菜树感应温度、光照变化的时间不同(Francisco *et al.*, 2001; Masojidek *et al.*, 1999), 并在适应光照变化过程中将光能分配到热耗散(刘建锋等, 2011)。在非胁迫条件下, 植物的 F_v/F_m 值一般介于 0.80~0.85 之间, 且不受物种和生长条件的影响(何炎红等, 2005)。本研究中, 对照组(CK)、50%遮荫(T2)和 65%遮荫(T3)处理下甜菜树的 F_v/F_m 值均在此范围内, 表明甜菜树在这三个光照条件下具有较好的生长特性, 而在 80%遮荫(T3)处理下甜菜树的 F_v/F_m 值显著下降且波动较大, 一般认为, F_v/F_m 值显著下降是植物叶片发生光抑制的重要特征(Dodd *et al.*, 1998), 表明 80%遮荫(T1)下甜菜树叶片出现了明显的光抑制。不同遮荫处理下甜菜树叶片 PS II 光化学效率($\Phi_{PS II}$)的日变化曲线呈现相同的变化规律, 早晚都比较高, 可能是由于甜菜树在弱光条件下, PS II 把吸收的光更多地分配给光合电子传递, 从而用于叶片的光合作用, 并表现出较高的电子传递速率和光化学效率(吕洪飞等, 2009)。在本实验中, 50%遮荫处理(T3)的 PS II 光化学效率明显高于其它组, 而 80%遮荫处理(T1)的 PS II 光化学效率明显低于其它组, 可能由于其接受光能较少, 抑制了光合作用进行, 净光合速率值亦证明了这一点。

气孔是叶片蒸腾及 CO₂ 进入细胞内的通道, 其行为与植物叶片的光合作用和蒸腾作用密切相关(蔡志全等, 2004)。植物气孔分布、气孔密度、气孔大小、气孔导度常因所处环境的生态因子变化而变化, 使植物在损失水分较少的条件下获取最多的 CO₂(陈模舜等, 2009; 刘金祥等, 2005)。本研究发现, 全光照下气温高、土壤水分含量低, 甜菜树气孔密度大, 以抵抗高温和水分的减少, 但不利于光合作用的进行。遮荫显著降低了甜菜树叶片的气孔密度和单片叶气孔数, 甜菜树在遮荫处理下, 通过降低气孔密度, 以提高植物光合利用率是甜菜树对遮荫环境的一种适应性表现。

参考文献:

- Cai ZQ(蔡志全), Qi X(齐欣), Cao KF(曹坤芳). 2004. Response of stomatal characteristics and its plasticity to different light intensities in leaves of seven tropical woody seedlings(七种热带雨林树苗叶片气孔特征及其可塑性对不同光照强度的响应)[J]. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), **15**(2):201-204
- Chen MS(陈模舜), He SS(柯世省). 2009. Effect of environmental light intensity on the morphological microstructure and photosynthetic parameters in the cotyledons of *Calycanthus chinensis*(生长环境光强对夏蜡梅子叶显微形态结构和光合参数的影响)[J]. *Guihaia*(广西植物), **29**(3):366-371
- Dodd IC, Critchley C, Woodall GS, *et al.* 1998. Photoinhibition in differently colored juvenile leaves of *Syzygium* species[J]. *J Exp Bot*, **49**(325):1 437-1 445
- Francisco JL, Gordillo CJ, Judith CF, *et al.* 2001. Photosynthetic acclimation to photon irradiance and its relation to chlorophyll fluorescence and carbon assimilation in the halotolerant green alga *Dunaliella viridis*[J]. *Photosynth Res*, **68**:225-235
- Heraud P, Beardall J. 2000. Changes in chlorophyll fluorescence during exposure of *Dunaliella tertiolecta* to UV radiation indicate a dynamic interaction between damage and repair processes[J]. *Photosynth Res*, **63**(2):123-134
- He YH(何炎红), Guo LS(郭连生), Tian YL(田有亮). 2005. Photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence of *Nitraria tangutorum* at different leaf water potentials(白刺叶不同水分状况下光合速率及其叶绿素荧光特性的研究)[J]. *Acta Bot Bor-Occ Sin*(西北植物学报), **25**(11):2 226-2 233
- Krause GH, Weis E. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics[J]. *Ann Rev Plant Physiol & Plant Mol Biol*, **42**:313-349
- Liu JF(刘建锋), Yang WJ(杨文娟), Jiang ZP(江泽平), *et al.* 2011. Effects of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of the endangered plant *Thuja sutchuenensis*(遮荫对濒危植物崖柏光合作用和叶绿素荧光参数的影响)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **31**(20):5 999-6 004
- Liu JJ(柳建军), Xu LS(许立松), Liu XK(刘锡葵). 2008. Antioxidant activity of wild edible vegetable *Yunnanopilia longistaminata*(野生食用蔬菜甜菜树的抗氧化活性研究)[J]. *Food Sci*(食品科学), **29**(8):125-127
- Liu YQ(刘悦秋), Sun XY(孙向阳), Wang Y(王勇), *et al.* 2007. Effects of shades on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Urtica dioica*(遮荫对异株荨麻光合特性和荧光参数的影响)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **27**(8):3 457-3 464
- Liu JX(刘金祥), Li ZF(李志芳). 2005. Effects of CO₂ concentrations increasing on photosynthetic physiological characteristics of *Wedelia trilobata*(CO₂ 浓度增高对三裂叶蟛蜞菊光合生理特性的影响)[J]. *Guihaia*(广西植物), **25**(5):477-480
- Lü HF(吕洪飞), Pi EX(皮二旭), Wang LL(王岚岚), Shen H(沈虹). 2009. Photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Solanum lyratum* Thunb. after shade treatments(遮荫处理的白英光合作用和叶绿素荧光特性研究)[J]. *J Zhejiang Norm Univ: Nat Sci Edit*(浙江师范大学学报·自然科学版), **32**(1):1-6

(下转第 820 页 Continue on page 820)