

不同光环境下小粒咖啡的生理生态特征

王睿芳^{1,2,3}, 马 剑¹, 黄艳丽⁴, 潘耕耘¹, 陶 忠¹, 李 蒙¹, 陈国松¹, 赵万里³

(¹普洱学院 农林学院, 云南 普洱 665000; ²普洱学院 农村发展研究中心, 云南 普洱 665000; ³中国科学院 西双版纳热带植物园, 云南 勐腊 666303; ⁴云南农业大学 热带作物学院, 云南 普洱 665000)

摘要:【目的】探究小粒咖啡对不同光照环境的生理生态适应机制, 为小粒咖啡的高产和规范化栽培提供科学依据。【方法】对比100%、36%和4%光环境下小粒咖啡叶片的最大净光合速率($P_{\max}$)、荧光参数、单位干重氮含量(N)、构建消耗(CC)、单位重量叶绿素(Chl)和类胡萝卜素(Car)含量及形态解剖结构特征, 分析小粒咖啡对不同光环境的适应性。【结果】随着光照增强, 小粒咖啡叶片的 $P_{\max}$ 和非光化学猝灭系数(NPQ)增加, 正午光化学效率(F_v/F_m)显著降低($P<0.05$); 100%光环境下小粒咖啡叶片的N和CC投入较多, $P_{\max}$ 较高, 光合氮利用效率(PNUE)和能量利用效率(PEUE)较高; 随着光照增强, Chl/Car、叶片厚度(LT)、组织结构紧密度(MTR)、气孔面积指数(SPI)和小脉密度(VD)增加, 但比叶面积(SLA)和叶片组织结构疏松度(MLR)减小。【结论】小粒咖啡是需遮荫栽培的经济作物, 对强光较敏感, 可通过调整叶片生理生态特征以适应光照环境变化, 减少强光对其光合器官的损伤。

关键词: 小粒咖啡; 生理生态学特征; 最大净光合速率($P_{\max}$); 叶片解剖结构; 构建消耗

中图分类号: S571.2

文献标志码: A

文章编号: 2095-1191(2017)09-1629-06

Physiological and ecological characteristics of *Coffea arabica* under different light environments

WANG Rui-fang^{1,2,3}, MA Jian¹, HUANG Yan-li⁴, PAN Geng-yun¹, TAO Zhong¹, LI Meng¹, CHEN Guo-song¹, ZHAO Wan-li³

(¹College of Agriculture and Forestry, Puer University, Puer, Yunnan 665000, China; ²Rural Development Research Center, Puer University, Puer, Yunnan 665000, China; ³Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China; ⁴Faculty of Tropical Crops, Yunnan Agricultural University, Puer, Yunnan 665000, China)

Abstract: 【Objective】Physiological and ecological adaptation mechanism of *Coffea arabica* to different light environments was studied to provide reference for high yield and standardized cultivation of it. 【Method】Maximum net photosynthetic rate($P_{\max}$), fluorescence parameters, nitrogen content of unit dry weight(N), construction cost(CC), chlorophyll of unit weight (Chl), carotenoid content and anatomical structure characteristics of *C. arabica* leaf under 100%, 36% and 4% light environment were compared, and adaptability of *C. arabica* to different light environments was analyzed. 【Result】As light intensity enhanced, $P_{\max}$ and non photochemical quenching coefficient(NPQ) increased, photochemical efficiency at midday(F_v/F_m) significantly decreased($P<0.05$). The results showed, N and CC input were high in *C. arabica* leaf under 100% light environment, $P_{\max}$, photosynthetic nitrogen use efficiency(PNUE) and photosynthetic energy use efficiency(PEUE) was high. As light intensity increased, chlorophyll/carotenoid(Chl/Car), leaf thickness(LT), mesophyll structure tense ratio(MTR), stomatal pore area index(SPI) and vein density(VD) were on the rise, but specific leaf area(SLA) and mesophyll structure loosened ratio(MLR) decreased. 【Conclusion】As a cash crop which requires shading cultivation, *C. arabica* is sensitive to strong light. It can adapt to the change of light environment by adjusting physiological and ecological characteristics to reduce the damage to its photosynthetic organs.

Key words: *Coffea arabica*; physiological and ecological characteristics; maximum net photosynthetic rate($P_{\max}$); leaf anatomical structure; construction cost

0 引言

【研究意义】小粒种咖啡原产埃塞俄比亚热带

雨林, 在长期进化过程中形成了庇荫或半庇荫生长的生态习性(DaMatta, 2004)。大量实践表明, 降低

收稿日期: 2017-01-03

基金项目: 国家自然科学基金项目(31660170); 云南省教育厅科学研究基金项目(2015Y491)

作者简介: 王睿芳(1982-), 博士, 主要从事植物生理生态研究工作, E-mail: peurdr_wang@foxmail.com

小粒咖啡生长环境的光照强度可避免其过度结果早衰,有利于建立生态友好型栽培模式,提高长远的生态和经济收益(Vaast et al., 2006; Hagggar et al., 2011)。但农户在实际生产中通常采用无遮荫栽培方式追求更高的单位面积产量,对小粒咖啡的生存和正常光合碳固定带来挑战(Borkhataria et al., 2012; Hundera et al., 2015)。因此,探究小粒咖啡在不同光照环境下的生理生态适应机制,对小粒咖啡的复合栽培具有重要意义。【前人研究进展】光是影响植物形态和生理功能的重要环境因子之一,光照不足时,植物会通过增加叶片面积和叶绿素含量以提高对光能的捕获能力(陈亚军等, 2008; Osnas et al., 2013),强光环境下的植物叶片较厚、致密度高、气孔小而多、叶脉密度和单位重量氮含量高(Brodribb et al., 2013; 张亚等, 2014)。叶片可通过生理特征的可塑性变化来适应光环境,如强光下过剩的光能打破了叶片能量平衡,进而发生光抑制以影响碳固定(王俊峰等, 2004);植物可通过提高光合速率来增加对光能的利用率,或增加日间热耗散而减少对光能的吸收,进而保护光合机构免受损伤,维持光合活性(Tikkanen et al., 2014)。目前,有关小粒种咖啡光适应的研究较少且结论不一致。有研究表明,小粒咖啡叶片形态特征适应光环境变化的潜力较大(Chaves et al., 2008),但也有研究认为,强光导致小粒种咖啡光合速率下降主要是因为强光引起叶面温度上升和水分胁迫促使气孔关闭(Franck and Vaast, 2009),与叶黄素循环有关的热耗散增大而导致光化学效率降低(Cai et al., 2007; Pompelli et al., 2010)。Matos等(2009)研究发现,小粒咖啡叶片的形态和解剖结构在不同光环境下差异不显著,但生理特征变化明显。Araujo等(2011)研究认为,庇荫不能显著降低小粒咖啡叶片的最大光合速率,甚至适度庇荫的小粒咖啡光合速率较全光下提高了43.27%(Bote and Struik, 2011)。【本研究切入点】目前,国内外虽有学者开展了小粒咖啡叶片光合生理特征方面的研究,但关于叶片光合生理、元素含量、资源和能量利用及将解剖结构特征结合起来综合探讨小粒咖啡光适应能力的研究鲜见报道。【拟解决的关键问题】比较3种光环境下小粒咖啡叶片的生理生态特征,探究小粒咖啡对不同光环境的适应机制,以期小粒咖啡高产和规范化种植提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 样地概况

取样地云南省普洱市云南省小粒咖啡良种苗

木繁育基地位于东经100°88'、北纬22°67',海拔1000~1100 m,坡向为东南,坡度20°,土质为赤红壤,0~20 cm土层有机质3.07 g/kg、全氮1.35 g/kg、全磷0.38 g/kg、全钾2.30 g/kg、全碳13.69 g/kg。土壤容重1.49 g/cm³,田间持水量23.98%。进行4次常规施肥:第1次在3月,施过磷酸钙150 g/株;第2次在6月,施尿素100 g/株、复合肥150 g/株;第3次在8月,施复合肥150 g/株;第4次在12月,施钙镁磷肥200 g/株、有机肥6000 g/株。旱季11月~翌年4月采用滴灌方式灌溉。

1.2 试验材料

小粒咖啡种植密度为4950株/ha,分别种植于基地的旷地、落叶阔叶树(油桐*Vernicia fordii*)和常绿阔叶树(黄葛榕*Ficus lacor*)3种光环境下,测定生理生态特征期间正午相对光照强度分别为100%、36%和4%。选择生长在同一水平线上长势一致的6年生树为试验材料。

1.3 试验方法

1.3.1 叶片气体交换参数测定 于2016年4月13~16日,选择晴天10:00~11:00进行测定。每个光环境下选择长势一致的4株小粒咖啡树作为待测植株,每株选取上部当年生的成熟健康叶4片,用便携式光合仪(LI-6400, LI-COR, Nebraska, USA)测定光强为0~2000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 下的净光合速率(P_n),测定温度25 $^{\circ}\text{C}$, CO_2 浓度380 $\mu\text{mol}/\text{mol}$,相对湿度(60 $\pm$ 5)%,确定光强为1300 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 时小粒咖啡叶片的光合速率已饱和。因此测定前,叶片在1000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 人工光源下诱导20 min后,再统一在光强1300 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 下测定最大光合速率(P_{max})。

1.3.2 比叶重、叶片碳氮含量和叶片构建消耗(CC)测定 采集光合叶片用扫描仪(Epson Expression 10000XL, Japan)进行扫描,并用ImageJ v1.48 (USA)测量其面积。将叶样放入烘箱,105 $^{\circ}\text{C}$ 下杀青30 min,温度调至70 $^{\circ}\text{C}$ 烘干至恒重,用电子天平称量。计算比叶面积(SLA)。取烘干叶片研磨,用元素分析仪(Carlo Erba, Italy)测定碳氮含量。参照McDowell(2002)的方法计算叶片CC,并计算光合氮利用效率($\text{PNUE} = P_{\text{max}}/N$)和能量利用效率($\text{PEUE} = P_{\text{max}}/\text{CC}$)。

1.3.3 叶绿素荧光参数和色素含量测定 参照陈亚军等(2008)、Pompelli等(2010)的方法,用FMS2.01型便携式荧光仪(Hansatech, UK)测定凌晨和正午(13:00~15:00)光系统II(PSII)的最大光能转换效率 $[F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m]$ 和正午非光化学猝灭 $[\text{NPQ} = (F_m - F'_m)/F'_m]$ 。参照蔡志全等(2003)的方法测定叶绿

素(Chl)和类胡萝卜素(Car)含量,并计算Car/Chl,每处理4次重复。

1.3.4 叶片解剖结构测定 从选定植株的顶端采集5~10片成熟阳生叶片,放入FAA固定后加入5 mL甘油防止水分蒸发及材料收缩。解剖样品均于晴天9:00~11:00取样。

1.3.4.1 叶片横切结构观察与测定 叶片横切需避开主脉,采用徒手切片方法制作叶片横切临时装片,在20和40倍双筒光学显微镜(Leica DM2500, Leica-Microsystems, Wetzlar, Germany)下观察并拍照,每个切片拍摄5~7个视野,25个重复。用ImageJ v1.48测定叶片厚度(LT)、角质层厚度(CT)、栅栏组织厚度(PT)和海绵组织厚度(ST),计算叶片组织结构紧密度($MTR=PT/LT$)、叶片组织结构疏松度($MLR=ST/LT$)和栅海比($PSR=PT/ST$)。

1.3.4.2 气孔特征、小叶脉长度和叶脉密度观察与测定 剪取叶片中部2~3 cm叶段,刮去叶肉组织,在40倍光学显微镜下观察下表皮气孔特征,并拍摄5~7个视野,25个重复。用ImageJ v1.48测取保卫细胞长度,计数单位面积气孔数量,计算气孔面积指数($SPI=单位面积内气孔数\times保卫细胞长度^2$)。剪取叶片中部1 cm²区域测量小叶脉密度,25个重复。将剪下的样本放入盛有5% NaOH的试管中恒温水浴,水浴槽温度70 ℃,转速60 r/min。在叶肉组织被清除、叶脉显现前每天更换试管中的NaOH。将处理过的样本在蒸馏水中浸泡30 min,制片装片后在光学显微镜下观察并拍照。用ImageJ v1.48测取每个图片中的叶脉长度[叶脉密度(VD)是单位面积内叶脉的总长度]。

1.4 统计分析

试验数据采用SPSS 18.0进行统计分析,采用Duncan's检验各指标在不同光环境下的差异显著性。

2 结果与分析

2.1 不同光环境对小粒咖啡叶片光合特征、氮含量和CC的影响

从图1可看出,在36%和4%光环境下小粒咖啡的 P_{max} 、氮含量、PNUE、CC和PEUE均显著低于100%光环境($P<0.05$,下同),而36%光环境下的叶片重量 P_{max} 、PNUE和PEUE与4%光环境下无显著差异($P>0.05$,下同);36%光环境的单位叶片面积 P_{max} 比100%光环境降低42.9%,4%光环境的单位叶片面积 P_{max} 比36%光环境降低44.2%。说明小粒咖啡对荫蔽环境具有一定的适应能力。

2.2 不同光环境对小粒咖啡叶片叶绿素荧光参数和色素含量的影响

从图2-A可看出,3种光环境下小粒咖啡凌晨的

F_v/F_m 均在0.8以上,但三者间差异不显著;随着环境光强的增加,正午的 F_v/F_m 显著降低;与之相对应的是,小粒咖啡的NPQ随着环境光强增加而上升(图2-B),热耗散增加,说明小粒咖啡的环境光强与光合能力和热耗散相关。从图3可看出,4%光环境下的Chl含量显著高于其他两个光环境,Car含量在3种光环境下差异不显著,但Car/Chl随光强的增加显著升高。

2.3 不同光环境对小粒咖啡叶片形态和解剖结构的影响

由表1可知,随着光强增加,LT增加的同时栅栏组织在叶片中的分配比例提高,PSR和MTR增大。在低光环境中,较高的海绵组织分配比例使MLR较高,同样的叶生物量可形成更薄的叶片和更大的叶面积,具有较高的SLA,有利于小粒咖啡捕获有限光能,提高其在弱光条件下的生长能力;VD和SPI在4%光环境下最低,分别为5.89 $\mu\text{m}/\mu\text{m}^2$ 和7.64,显著低于100%光环境。说明随着环境光强降低,单位叶片面积的叶脉变短,气孔变少。

3 讨论

陈亚军等(2008)研究发现, F_v/F_m 是反映PSII反应中心内禀光能转换效率的重要参数,在非胁迫条件下极少发生变化,叶片暗适应后的 F_v/F_m 是植物发生光抑制的一个重要指标。本研究中,3个光环境条件下小粒咖啡叶片凌晨 F_v/F_m 差异不显著,且均在0.8以上,表明叶片处于正常状态;随着光强的增加,小粒咖啡正午 F_v/F_m 显著降低,表明小粒咖啡发生了光抑制,与Cai等(2007)、Matos等(2009)、Pompelli等(2010)的研究结果一致。PSII光能转换效率降低,其原因可能与正午光强增加、叶片PSII反应中心逐渐关闭或激发能以其他途径耗散有关。

王俊峰等(2004)研究认为,提高光合速率可增加光能利用效率,从而保护光合机构。本研究中,100%光环境下小粒咖啡的 P_{max} 较高,但仅达4.13 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$,对通过提高光合碳同化以保护光合机构的效果甚微。Takahashi和Badger(2011)研究认为,过剩光能必须耗散掉,否则光合器官会受到损伤。本研究中,100%光环境下的NPQ显著高于36%和4%光环境,表明小粒咖啡在正午时通过热耗散消耗掉的光能比例增加。Bungard等(1999)研究发现,植物可通过改变叶片色素含量和比例以调整对光能的吸收和利用,Car既是光合色素,又能在光能过剩时耗散部分过剩光能,Car/Chl可反映光保护与光能吸收的关系。在本研究中,虽然Car含量在3个光环境中差异不显著,但随光强的升高,Car/Chl显著提高。这是小粒咖啡适应强光、避免叶绿素光氧化的一种保护策略。

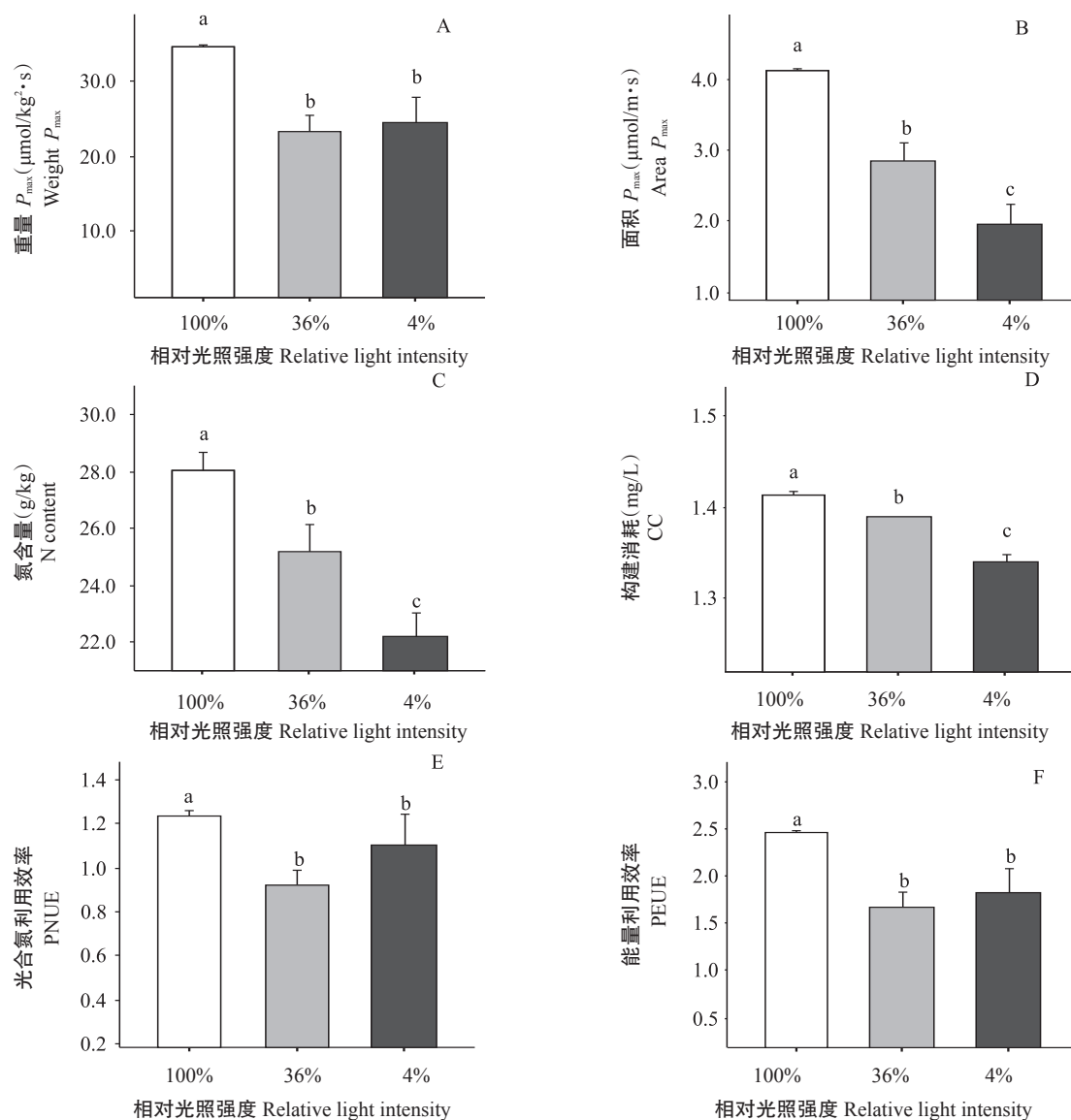


图 1 不同光环境对小粒咖啡单位叶片重量 P_{max} (A)、单位叶片面积 P_{max} (B)、氮含量(C)、CC(D)、PNUE(E)和 PEUE(F)的影响
Fig.1 Effects of different light environments on P_{max} per unit weight of leaf(A), P_{max} per unit area of leaf(B), nitrogen content(C), construction cost(D), photosynthetic nitrogen use efficiency(E) and photosynthetic energy use efficiency(F) of *Coffea arabica*
图柱上不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。图2和图3同

Different lowercase letters on the same bar represented significant difference($P<0.05$). The same was applied in Fig.2 and Fig.3

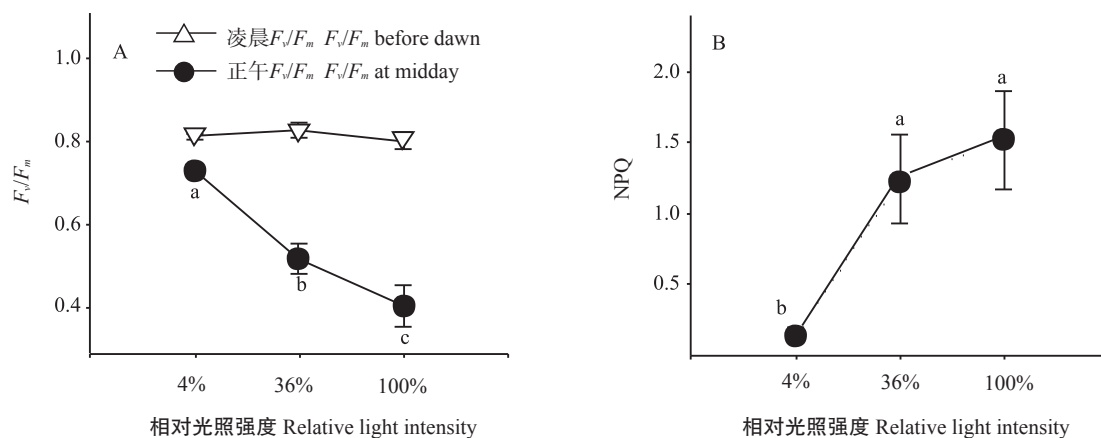


图 2 不同光环境对小粒咖啡光系统 II 凌晨和正午 F_v/F_m (A)及正午NPQ(B)的影响

Fig.2 Effects of different light environments on F_v/F_m before dawn and at midday(A) and non-photochemical quenching(B) at midday for *C. arabica* photosystem II

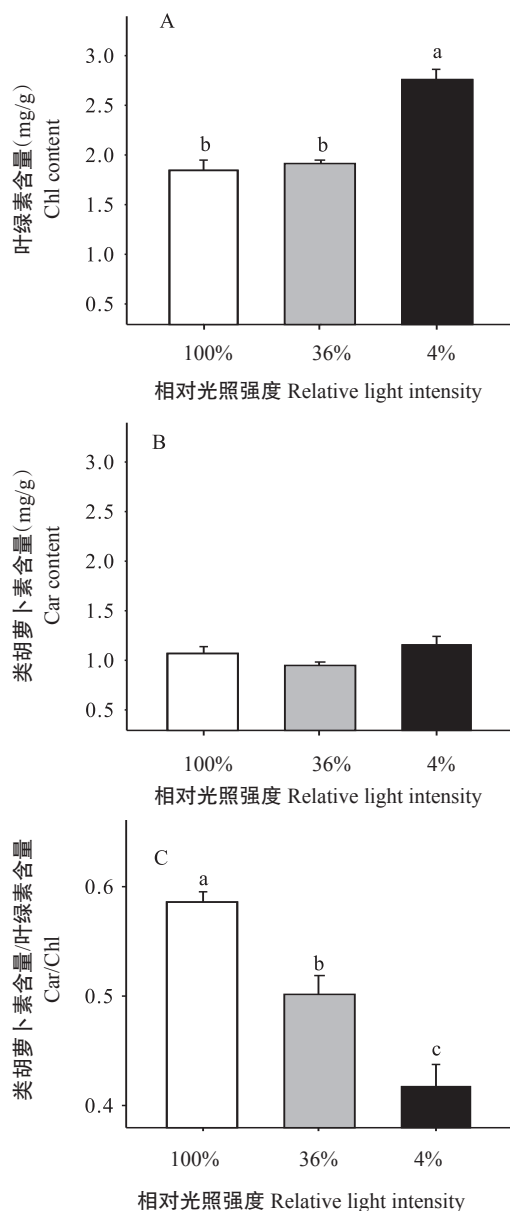


图 3 不同光环境对小粒咖啡的Chl(A)和Car含量(B)及Car/Chl(C)的影响

Fig.3 Effects of different light environments on contents of chlorophylls(A), carotenoid(B), and Car/Chl(C) for *C. arabica*

表 1 不同光环境下小粒咖啡的叶片形态解剖结构特征
Table 1 Leaf morphological and anatomical structure characteristics of *C. arabica* under different light environments

参数 Variable	相对光照强度 Relative light intensity		
	100%	36%	4%
SLA (cm ² /g)	83.96±5.59b	81.10±2.89b	123.36±7.89a
LT (μm)	334.43±6.49a	288.51±2.03b	245.49±1.42c
SPI	13.81±0.60a	12.28±0.41b	7.64±0.41c
MTR (%)	32.25±0.45a	29.43±0.29b	21.02±0.18c
MLR (%)	55.68±0.47b	55.97±0.38b	61.46±0.17a
VD [μm/(μm) ²]	6.53±0.09a	6.81±0.12a	5.89±0.12b
PSR (%)	58.24±1.36a	52.76±0.88b	34.23±0.37c

同行数据后不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

Different lowercase letters in the same line represented significant difference ($P < 0.05$)

Silva等(2004)、Batista等(2012)研究发现,小粒咖啡可通过调整叶片的形态和结构特征以适应所处的光环境变化。本研究中,100%光环境下小粒咖啡叶片较厚、栅栏组织发达、叶片致密度较高、单位生物量构建的叶片面积较小,这些特征可避免强光对叶肉细胞中光合器官的损伤,提高小粒咖啡利用光能的效率。

Drake等(2013)研究认为,较高的光合效率须有足够的CO₂和水分来保障,高光照条件下的叶片倾向于具有较高的气孔密度和VD。张亚等(2014)研究认为,VD和气孔密度应对光照变化的表现相同。本研究结果与其相似,较高的气孔密度使小粒咖啡单位叶片表面的保卫细胞/表皮细胞增加,单位面积的气孔更小,使气孔可较快速地应对环境因子的变化(Galmes and Medrano, 2013)。较高的VD有利于维持叶片全光条件下的水分平衡,获得最大光合收益(张亚等, 2014),但较高的机械组织含量也会带来叶片CC的增加(Niinemets, 1999)。

植物的生长由能量收入和支出两方面同时决定。Poorter和Villar(1997)研究发现,全光环境下小粒咖啡的CC较高,可能是因为小粒咖啡全光环境下叶片的氮化合物如蛋白质和氨基酸具有较高热值,会使CC增加;强光会使植物叶片多酚化合物含量提高。王睿芳和冯玉龙(2009)研究认为,可将光合作用比喻为植物生长所必须的能量收入,CC比喻为能量投资,光环境对CC的影响,体现了叶片在能量投资上的策略差异。也有研究表明,小粒咖啡叶片本身富含多酚类化合物(Salgado, 2008),酚类化合物的小量变化就能引起CC产生明显的差异(Poorter and Villar, 1997)。本研究中,虽然小粒咖啡在100%光环境下N和CC投入较多,但较高的瞬时 P_{max} 使PEUE和PNUE较高,进而降低过剩光能对光合器官损伤,提高光合碳收入,与Feng(2008)对草本植物紫茎泽兰的研究结果一致。

4 结论

小粒咖啡对强光较敏感,不能及时有效地利用和耗散正午的过剩光能,生产上可通过遮荫栽培调整其叶片形态、结构、色素含量和比例以提高对光能的利用率和热耗散,减少强光对光合器官的损伤。

参考文献:

- 蔡志全,曹坤芳,冯玉龙,冯志立. 2003. 热带雨林三种树苗叶片光合机构对光强的适应[J]. 应用生态学报, 14(4): 493-496. [Cai Z Q, Cao K F, Feng Y L, Feng Z L. 2003. Acclimation of foliar photosynthetic apparatus of three tropical woody species to growth irradiance[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 14(4): 493-496.]
- 陈亚军,朱师丹,曹坤芳. 2008. 两种光照下木质藤本和树木幼苗的生理生态学特征[J]. 生态学报, 28(12): 6034-6042. [Chen Y J, Zhu S D, Cao K F. 2008. Comparison

- of the eco-physiological characteristics between seedlings of lianas and trees under two light irradiances[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 28(12):6034-6042.]
- 王俊峰,冯玉龙,梁红柱. 2004. 紫茎泽兰光合特性对生长环境光强的适应[J]. *应用生态学报*, 15(8):1373-1377. [Wang J F, Feng Y L, Liang H Z. 2004. A daptation of *Eupatorium adenophorum* photosynthetic characteristics to light intensity[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 15(8):1373-1377.]
- 王睿芳,冯玉龙. 2009. 叶物候、构建消耗和偿还时间对入侵植物碳积累的影响[J]. *生态学报*, 29(5):2568-2577. [Wang R F, Feng Y L. 2009. The effects of leaf phenology, construction cost and payback time on carbon accumulation in invasive plants[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 29(5):2568-2577.]
- 张亚,杨石建,孙梅,曹坤芳. 2014. 基部被子植物气孔性状与叶脉密度的关联进化[J]. *植物科学学报*, 32(4):320-328. [Zhang Y, Yang S J, Sun M, Cao K F. 2014. Stomatal traits are evolutionarily associated with vein density in basal angiosperms[J]. *Plant Science Journal*, 32(4):320-328.]
- Araujo W L, Dias P C, Moraes G A B K, Celin E F, Cunha R L, Barros R S, DaMatta F M. 2011. Limitations to photosynthesis in coffee leaves from different canopy positions[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 46(10):884-890.
- Batista K D, Araújo W L, Antunes W C, Cavatte P C, Moraes G A B K, Martins S C V, Damatta F M. 2012. Photosynthetic limitations in coffee plants are chiefly governed by diffusive factors[J]. *Trees*, 26(2):459-468.
- Borkhataria R, Collazo J A, Groom M J, Jordan-Garcia A. 2012. Shade-grown coffee in Puerto Rico: Opportunities to preserve biodiversity while reinvigorating a struggling agricultural commodity[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 149(1):164-170.
- Bote A D, Struik P C. 2011. Effects of shade on growth, production and quality of coffee(*Coffea arabica*) in Ethiopia[J]. *Journal of Horticulture and Forestry*, (3):336-341.
- Brodribb T J, Jordan G J, Carpenter R J. 2013. Unified changes in cell size permit coordinated leaf evolution[J]. *New Phytologist*, 199(2):559-570.
- Bungard R A, Ruban A V, Hibberd J M, Press M C, Horton P, Scholes J D. 1999. Unusual carotenoid composition and a new type of xanthophyll cycle in plants[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(3):1135-1139.
- Cai C T, Cai Z Q, Yao T Q, Qi X. 2007. Vegetative growth and photosynthesis in coffee plants under different watering and fertilization managements in Yunnan, SW China[J]. *Photosynthetica*, 45(3):455-461.
- Chaves A M, Ten-Caten A, Pinheiro H, Ribeiro A, DaMatta F. 2008. Seasonal changes in photoprotective mechanisms of leaves from shaded and unshaded field-grown coffee (*Coffea arabica* L.) trees[J]. *Trees*, 22(3):351-361.
- DaMatta F M. 2004. Ecophysiological constraints on the production of shaded and unshaded coffee: A review[J]. *Field Crops Research*, 86(2):99-114.
- Drake P L, Froend R H, Franks P J. 2013. Smaller, faster stomata: Scaling of stomatal size, rate of response, and stomatal conductance[J]. *Journal of Experimental Botany*, 64(2):495-505.
- Feng Y L. 2008. Photosynthesis, nitrogen allocation and specific leaf area in invasive *Eupatorium adenophorum* and native *Eupatorium japonicum* grown at different irradiances[J]. *Physiologia Plantarum*, 133(2):318-326.
- Franck N, Vaast P. 2009. Limitation of coffee leaf photosynthesis by stomatal conductance and light availability under different shade levels[J]. *Trees*, 23(4):761-769.
- Galmes J, Medrano H J. 2013. Photosynthetic limitations in response to water stress and recovery in mediterranean plants with different growth forms[J]. *New Phytologist*, 175(1):81-93.
- Haggar J, Barrios M, Bolaños M, Merlo M, Moraga P, Munguia R, Ponce A, Romero S, Soto G, Staver C, Virginio E de M F. 2011. Coffee agroecosystem performance under full sun, shade, conventional and organic management regimes in Central America[J]. *Agroforestry Systems*, 82(3):285-301.
- Hundera K, Honnay O, Aerts R, Muys B. 2015. The potential of small exclosures in assisting regeneration of coffee shade trees in South-Western Ethiopian coffee forests[J]. *African Journal of Ecology*, 53(4):389-397.
- Matos F S, Wolfgramm R, Gonçalves F V, Cavatte P C, Ventrella M C, DaMatta F M. 2009. Phenotypic plasticity in response to light in the coffee tree[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 67(2):421-427.
- McDowell S C L. 2002. Photosynthetic characteristics of invasive and noninvasive species of *Rubus* (Rosaceae) [J]. *American Journal of Botany*, 89(9):1431-1438.
- Niinemets Ü. 1999. Energy requirement for foliage formation is not constant along canopy light gradients in temperate deciduous trees[J]. *New Phytologist*, 141(3):459-470.
- Osnas J L D, Lichstein J W, Reich P B, Pacala S W. 2013. Global leaf trait relationships: mass, area, and the leaf economics spectrum[J]. *Science*, 340(6133):741-744.
- Pompelli M F, Martins S C, Antunes W C, Chaves A R, Damatta F M. 2010. Photosynthesis and photoprotection in coffee leaves is affected by nitrogen and light availabilities in winter conditions[J]. *Journal of Plant Physiology*, 167(13):1052-1060.
- Poorter H, Villar R. 1997. *Plant Resource Allocation*[M]. New York: Academic Press.
- Salgado P R. 2008. Total phenol concentrations in coffee tree leaves during fruit development[J]. *Scientia Agricola*, 65(4):354-359.
- Silva E A, Damatta F M, Ducatti C, Regazzi A J, Barros R S. 2004. Seasonal changes in vegetative growth and photosynthesis of *Arabica coffee* trees[J]. *Field Crops Research*, 89(2):349-357.
- Takahashi S, Badger M R. 2011. Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage[J]. *Trends in Plant Science*, 16(1):53-60.
- Tikkanen M, Mekala N R, Aro E M. 2014. Photosystem II photoinhibition-repair cycle protects photosystem I from irreversible damage[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1837(1):210-215.
- Vaast P, Bertrand B, Perriot J J, Guyot B, Génard M. 2006. Fruit thinning and shade improve bean characteristics and beverage quality of coffee(*Coffea arabica* L.) under optimal conditions[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 86(2):197-204.

(责任编辑 思利华)