

光强和施氮量对催吐萝芙木叶片生长及光合作用的影响

黎蕾^{1,2}, 蔡传涛^{1*}, 刘贵周¹

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 通过不同光强 (15%、40% 和 70% 自然光强) 和施氮量 (15、30 和 60 g/株) 的盆栽试验, 研究了不同光照强度和施氮量对催吐萝芙木 (*Rauvolfia vomitoria* Afzel.) 叶片生长和光合特性的影响。结果表明: 光强和施氮量显著影响了催吐萝芙木叶片净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、水分利用效率 (WUE)、叶绿素含量 (Chl)、比叶面积 (SLA) 和叶生物量比 (IMR) ($p < 0.01$), P_n 和 G_s 均随光强、施氮量的增加而增大, 70% 自然光强下叶片 P_n 和 G_s 显著高于 15% 和 40% 自然光强处理。总体而言, 低光条件下, 更有利于其叶绿素的合成, 且施氮量对叶绿素含量的影响不大。低光处理和重度施氮量均有利于催吐萝芙木叶片 SLA 增大和叶生物量的分配, 但实验中光强和施氮量处理并未引起催吐萝芙木叶绿素荧光参数 F_v/F_m 发生显著变化。光强和施氮量对催吐萝芙木叶片净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、水分利用效率 (WUE) 等光合生理指标具有显著的交互作用 ($p < 0.05$)。

关键词: 催吐萝芙木; 光强; 施氮量; 叶片生长; 光合作用

中图分类号: Q945

文献标识码: A

文章编号: 1000-470X(2010)02-0206-07

Effects of Light and Nitrogen Level on Leaf Growth and Photosynthesis of *Rauvolfia vomitoria*

LI Lei^{1,2}, CAI Chuan-Tao^{1*}, LIU Guizhou¹

(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China;
2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract A pot culture experiment was conducted to study leaf growth and photosynthetic characteristics of *Rauvolfia vomitoria* plants under different light intensities (15%, 40%, and 70% of full sunlight) and nitrogen levels (15, 30 and 60 g/per plant). Results showed that the net photosynthesis rate (P_n), stomatal conductance (G_s), water utilization efficiency (WUE), chlorophyll contents (Chl), specific leaf area (SLA), and leaf mass ratio (IMR) were significantly influenced by light intensity and nitrogen level ($p < 0.01$). The P_n and G_s increased with the increase in light intensity and nitrogen level. In addition, the values of P_n and G_s under 70% light intensity were much higher than those under 15% and 40% light intensity. Conclusively, low light intensity is more beneficial to the synthesis of chlorophyll. The combination of low light and high nitrogen level favored SLA and leaf biomass allocation. As for the fluorescence parameter F_v/F_m , it did not differ significantly according to light intensity and nitrogen level. Light intensity and nitrogen levels also had significant interaction on the P_n , G_s , and WUE ($p < 0.05$).

Key words *Rauvolfia vomitoria*; Light intensity; Nitrogen level; Leaf growth; Photosynthesis

在影响植物生长发育的环境因素 (光、温、水分及养分等) 中, 光照和氮肥是重要的影响因子。光照和氮肥通过影响植物的光合作用等生理过程影响植物的生长发育^[1-3]、生物量^[4,5]以及活性成分生

物碱的含量^[6,7]。植物不仅能被动地接受环境条件的变化, 而且能够通过改变生长策略和生理过程来适应这种变化^[8], 如叶片光合色素和比叶面积的改变。通常在低光下, 植物有更高的比叶面积, 这有利

收稿日期: 2009-04-13 修回日期: 2009-07-06。

基金项目: 云南省重大产业关键技术研究项目; 中国科学院“西部之光”项目。

作者简介: 黎蕾 (1984-), 女, 硕士研究生, 从事药用植物种植技术研究 (E-mail: lilixpx@163.com)。

* 通讯作者 (Author for correspondence, E-mail: cait@xtbg.ac.cn)。

于植物对光的捕获;而在高光下,植物往往有更高的根生物量比,这有利于植物对水分和营养的吸收^[9,10],提高植物体内生物碱含量^[11,12];植物在供氮不足时通常导致叶绿素含量的降低^[2,13],还能引起叶片气孔导度的变化^[14-16],降低植物体内的生物碱含量^[17,18]。因此,研究不同光照和养分条件下,植物特别是药用植物如何调节光合作用,对明确植物适应不同环境及生物碱的合成是有重要意义的。

催吐萝芙木(*Rauvolfia vomitoria* Afzel.)是夹竹桃科萝芙木属常绿灌木^[19],由于其含有丰富的利血平,已作为原料广泛用于降压灵(*veratril*)和降压平(*reserpin*)等产品的生产^[20]。目前,野生萝芙木资源由于人们的无节制采挖,已出现资源严重枯竭,远不能满足市场的需求。加强萝芙木人工栽培是非常必要的^[21,22]。国内外关于催吐萝芙木的研究主要集中在药理和一般栽培管理方面^[21,23,24],光强对催吐萝芙木的生长和光合的影响近来才有报道^[25],而关于光强和氮肥对催吐萝芙木的生长、光合及生物碱共同影响的报道还没有。我们通过研究光强和施氮量对催吐萝芙木生长及光合特性的影响,旨在探讨催吐萝芙木对不同光强和氮环境的响应机制,以期对催吐萝芙木栽培提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 自然概况

试验于 2007 年 7 月~2008 年 10 月在中国科学院西双版纳热带植物园内(21°41'N, 101°25'E, 海拔 580 m)进行。该地区位于热带北缘,受西南季风影响,一年中有明显干季(11 月~次年 4 月)和雨季(5 月~10 月),年平均降雨量 1500~1600 mm,降雨多集中在雨季,占全年降水量的 83%~87%。年平均气温 21.7℃,相对湿度 85%。

1.2 试验材料

为一年生催吐萝芙木(*Rauvolfia vomitoria* Afzel.)实生苗,从中挑选长势均匀一致的健康苗木,其平均株高和地径分别为(44.5±1.5)cm和(4.94±0.24)mm,于 2007 年 7 月 31 日栽植到陶瓷盆(上口直径 31 cm、下底直径 17 cm、高 24 cm)中,每盆 1 株,按株行距 0.5 m×0.5 m 摆放。并对苗木进行正常管理,定期摘花。试验用土的营养测定结果为: pH 值 5.08、碳含量 11.5 g/kg、全氮含量 1.2 g/kg、全磷含量 0.408 g/kg、全钾含

量 8.39 g/kg 和有效氮含量 0.084 g/kg、有效磷含量 0.013 g/kg、有效钾含量 0.125 g/kg。采用黑色尼龙网搭设荫棚控制光强,以施尿素提供氮素。

1.3 研究方法

利用黑色尼龙网搭设荫棚,设置高、中和轻度 3 个光照强度,用手持光量子计测量,测得各相对光强相当于全光照下的 70%、40% 和 15% (分别记为 H、M 和 L)。每种光强下各设 3 个氮肥水平: 15、30 和 60 g/株 尿素(分别记为 N1、N2 和 N3),每个氮肥处理 10 个重复,尿素平均分 3 次覆土施入,时间分别是 2007 年 9 月 23~27 日、2008 年 1 月 2~3 日、2008 年 5 月 25~26 日。由于萝芙木属植物一般生长于灌丛、山坡阴湿林下,属于半阴性植物^[21],故本实验未设全光照。

1.3.1 气体交换的测定 于 2008 年 5 月初植株生长旺盛期[我们从催吐萝芙木的生长试验中了解到,催吐萝芙木在西双版纳地区全年的主要生长期在雨季(5 月到 10 月)],在晴天上午 9:00~11:00 选取每种处理下正常生长的植株 5 株,以顶端第 3 片完全展开的叶片为材料,用 LiCor 6400 光合仪(LiCOR, Nebraska, USA)对叶片进行气体交换的测定。每个处理均在饱和光强下测定。测定指标包括:净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)等。水分利用效率(WUE)按公式计算: $WUE = P_n / T_r$ 。

1.3.2 叶绿素荧光的测定 于 2008 年 5 月初,晴天,选取幼苗顶端第 3 片完全展开的叶片,用 FMS-2.02 脉冲调制荧光仪(Hansatech Inc, 英国)测定凌晨(5:00)和中午(14:00)的叶绿素荧光。叶片暗适应 30 min 后,用弱测量光测定初始荧光(F_0),随后给以强闪光($5000 \mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-2}$, 脉冲时间 0.7 s)测得最大荧光(F_m)。按公式 $F_v/F_m = F_m - F_0 / F_m$ ^[26] 计算光系统 II(PSII)最大光能转换效率,每个处理重复 5 株。

1.3.3 光合色素的测定 于 2008 年 9 月,用 95% 乙醇提取,测定提取液在 665、649、470 nm 处的吸光值,计算叶绿素 a(Chla)、叶绿素 b(Chlb)和类胡萝卜素(Car)的含量及 Chla/b、Car/Ch 的值^[27]。

1.3.4 比叶面积、叶生物量比的测定 于 2008 年 9 月植株收获期,取顶端第 3 片完全展开的叶片用一定面积的打孔器避开主叶脉在叶片上打下 20 个叶圆片,70℃烘干 48 h 后,用电子天平称重,计算比叶面积(SLA, cm^2/g)。SLA = 单位叶面积/叶干重;并将

单株叶片放入 70℃的烘箱中烘干至恒重后称重, 计算叶生物量比 (LMR), $LMR = \text{叶重} / \text{植株总重}$ [28]。

1.3.5 数据处理 采用 SPSS 16.0 统计软件对试验数据进行双因素方差分析 ($\alpha = 0.05$), 多重比较采用 Duncan 法 [28]。

2 结果与分析

2.1 光强和施氮量对催吐萝芙木光合生理指标的影响

光强和施氮量极显著影响催吐萝芙木的净光合

速率 (P_n)、气孔导度 (G_s) 和水分利用效率 (WUE) 等光合特性 (表 1)。 P_n 和 G_s 对光强和施氮量处理的响应是一致的, 高光强下的 P_n 和 G_s 显著大于中、低光强处理。在中度和低光强下, 氮肥处理间差异显著, 表现出 $N1 > N2 > N3$, 在高光强下 $N2$ 处理下的 P_n 和 G_s 最大, 显著大于 $N3$ 处理下的。在光强处理下, WUE 却表现出与 P_n 相反, 在低光强下最大; 在 3 个光照条件下, 均是 $N1 > N2 > N3$, $N1$ 与 $N3$ 间差异显著 (图 1)。在本研究中, 不同处理催吐萝芙木叶片的光化学效率 (F_v/F_m) 在中午都发

表 1 光照和施氮量处理对光合参数的二维方差分析
Table 1 Results of two-way ANOVA assessing the effects of light intensity and nitrogen level on photosynthetic parameters

处理 Treatments	P_n		G_s		WUE		F_v/F_m	
	F	p	F	p	F	p	F	p
光 Light	146.236	< 0.001	70.669	< 0.001	32.929	< 0.001	0.647	0.529
氮 N	64.429	< 0.001	14.166	< 0.001	42.923	< 0.001	2.848	0.071
光 × 氮 Light × N	5.586	0.001	6.162	0.001	3.547	0.015	1.519	0.217

注: P_n : 净光合速率; G_s : 气孔导度; WUE: 水分利用效率; F_v/F_m : 黎明的光化学效率。
Notes: P_n : Net photosynthesis rate; G_s : Stomatal conductance; WUE: Water utilization efficiency; F_v/F_m : Initial photochemical efficiency measured at dawn

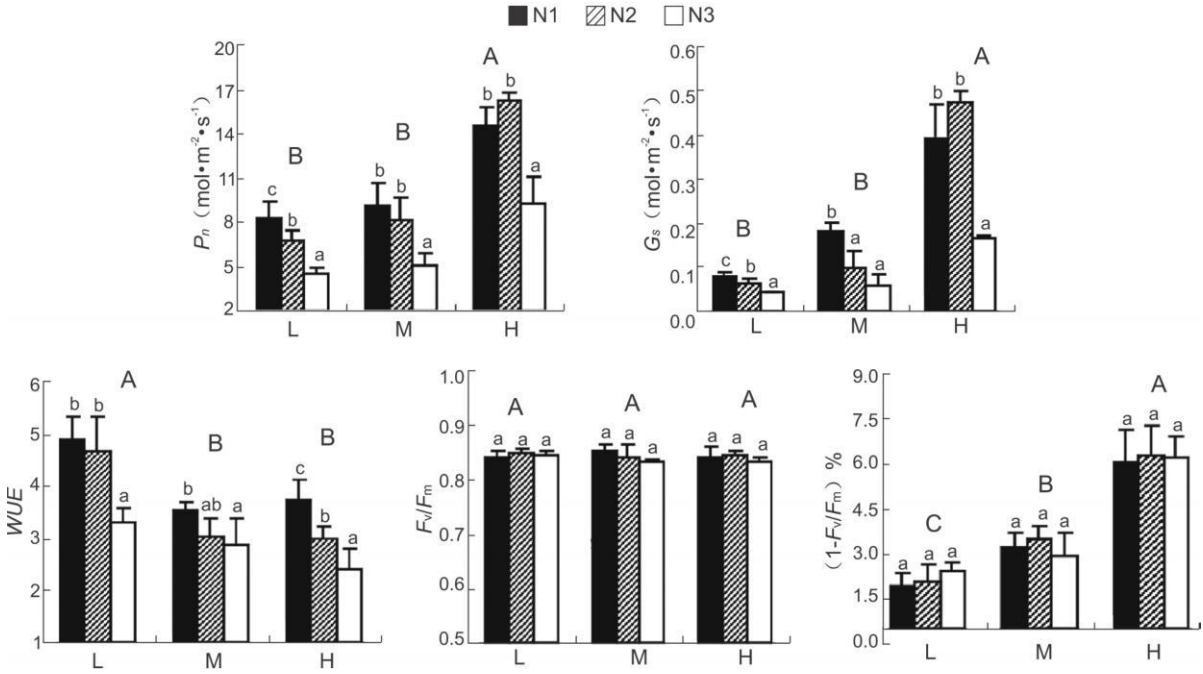


图 1 光强和施氮处理对光合特性的影响

Fig. 1 The effects of light intensity and nitrogen level to photosynthetic characteristics

生一定程度的下降, 为 1.9% ~ 6.3%, 但光强和施氮量对叶片黎明原初光化学效率 (F_v/F_m) 的值 (0.83~0.86) 影响不显著; 在高光强下, 中午光化学效率降低的幅度要极显著地大于中、低光强 ($p < 0.001$), 说明植物在中午发生了轻微的光抑制, 在高光强下光抑制程度要高于中、低光强处理 (图 1)。

2.2 光强和施氮量对光合色素的影响

光强极显著影响催吐罗芙木的叶绿素含量和叶绿素与类胡萝卜素之比 (Chl/Car), 施氮量对叶绿素含量有极显著影响, 不同光强下影响不同, 但对 $Chla/b$ 和 Chl/Car 的影响不显著 (表 2)。叶绿素含量和 Chl/Car 随光照强度的增强而减小 (图 2)。在 3 个光强处理下, 叶绿素含量均随施氮量增加而增加, 且在中度光强处理下, 叶绿素含量在 N_3 与 N_1 间差异显著。而在 3 个光强处理下, 施氮量并不对 Chl/Car 产生显著影响 ($p = 0.845$)。交互作用

分析表明, 光强与施氮量对催吐罗芙木 $Chl/Chla/b$ 、 Chl/Car 交互作用均不明显。

2.3 光强和施氮量对比叶面积和叶生物量比的影响

光强和施氮量极显著影响了催吐罗芙木比叶面积和叶生物量比 (表 3)。在相同的施氮量处理下, 催吐罗芙木比叶面积则随光强下降而增大, 其在低光强下达最大值 $472.7\text{ cm}^2/\text{g}$, 为高光强下 ($336.1\text{ cm}^2/\text{g}$) 的 1.4 倍, 这种低光下叶片薄而宽, 有利于叶片捕获有限的光资源。这可能是催吐罗芙木叶片在形态上的一种环境适应。在低光下, 比叶面积在 3 个氮肥处理间差异不显著, 但在中、高光强下, 施氮量显著影响比叶面积, 表现为随着施氮量的增加而增大 ($N_3 > N_2 > N_1$)。在相同的施氮量处理下, 叶生物量比随光强的下降而增大。在不同光强处理下, 叶生物量比对施氮量的响应表现为随施氮量的增加而增大 (图 3)。光强与施氮量对催吐罗芙木比叶面

表 2 光照和施氮量处理对光合色素的二维方差分析

Table 2 Results of two-way ANOVA assessing the effects of light intensity and nitrogen level on photosynthetic pigment

处理 Treatments	叶绿素含量 Chl content		叶绿素 a / 叶绿素 b Chl a / Chl b		叶绿素 / 类胡萝卜素 chl / car	
	Chl content		Chl a / Chl b		chl / car	
	F	p	F	p	F	p
光 Light	52.677	< 0.001	0.753	0.478	12.755	< 0.001
氮 N	5.586	0.008	0.030	0.970	0.170	0.845
光 × 氮 Light × N	0.372	0.827	0.403	0.806	0.473	0.755

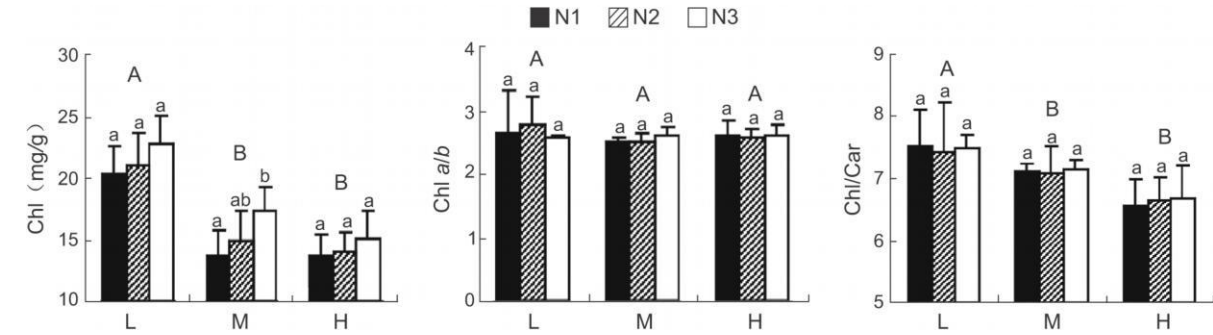


图 2 不同光强和施氮处理下的光合色素
Fig. 2 Photosynthetic pigment under different light intensity and nitrogen level

表 3 光强和施氮量处理对比叶面积和叶生物量比的二维方差分析

Table 3 Results of two-way ANOVA assessing the effects of light intensity and nitrogen level on SLA and LMR

处理 Treatments	比叶面积 Specific leaf area (SLA)		叶生物量比 Leaf mass ratio (LMR)	
	SLA		LMR	
	F	p	F	p
光 Light	93.459	< 0.001	52.656	< 0.001
氮 N	8.244	0.001	40.092	< 0.001
光 × 氮 Light × N	0.998	0.422	0.655	0.626

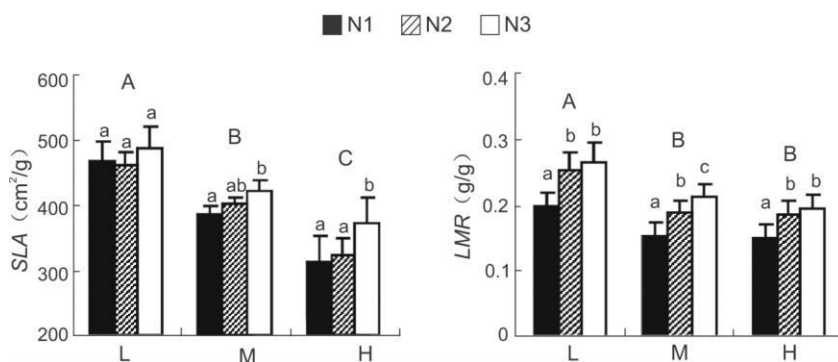


图 3 不同光强和施氮处理下的比叶面积和叶生物量比

Fig. 3 Specific leaf area and Leaf mass ratio under different light intensity and nitrogen level

积和叶生物量比的交互作用无显著影响。

3 讨论

一般而言, 较强光照条件下, 植物往往具有较多的分枝和叶片, 以增大对光能的利用^[1, 4, 29, 30]。而在遮荫的弱光条件下, 植物分枝和叶片数量都较少, 叶片较薄, 植株可通过加大地上部分的生物量分配比例和比叶面积 (SLA) 来增加对光能的捕获和利用^[4, 31, 32]。与弱光环境下植物叶片相比, 高光环境中的植物往往具有较高的光合能力^[33]。本实验中, 光强和施氮量极显著影响了催吐罗芙木比叶面积、叶生物量比 (LMR) (表 3)。在相同的施氮量处理下, 催吐罗芙木比叶面积随光强的下降反而增加。低光处理下催吐罗芙木通过增加叶生物量分配以及增加比叶面积有利于叶片捕获有限的光资源, 这可能是催吐罗芙木叶片在形态上的一种环境适应。另外, 从施氮量对催吐罗芙木比叶面积、叶生物量比的影响 (图 3) 可以看出, 在中、高光强下比叶面积随着施氮量的增加而增大, 而不同光强处理下, 叶生物量比表现为随施氮量的增加而增大, 低光强和高施氮量处理均增加催吐罗芙木叶生物量的相对含量, 对于以根为主要生产原料的催吐罗芙木来说, 应在适宜光强和条件下适当控制氮肥的施用量。

植物氮的供给可以影响叶片 G_s 的变化^[14-16], 本实验中, 光强和施氮量极显著影响了催吐罗芙木的光合能力, P_n 和 G_s 对施氮量的响应与对光强的响应是一致的。而施氮量对叶片光合能力的影响在不同的光强下表现不同, 高光强下的 P_n 和 G_s 显著高于中、低光强处理, 相反, 在相同的光强下, 增加施氮量反而降低了叶片的 P_n 和 G_s 。在低光强下, 催吐罗芙木水分利用效率 (WUE) 最高, 由于该光强下

叶片 G_s 最低, 叶片水分的耗损实际用于蒸腾的比例较低, 通过降低 G_s 从而控制了水分的损失。综上所述, 我们可知催吐罗芙木属于喜光的药用植物。同时, 光强和施氮量的交互作用也显著影响了催吐罗芙木的光合能力, 这与前人的研究结论相似^[5, 8], 但不同光强处理如何影响催吐罗芙木叶片对氮的吸收还有待进一步研究。

叶绿素是光合作用的光敏催化剂, 与光合作用密切相关, 其含量和比例是植物适应和利用环境因子的重要指标。研究表明, 对耐荫植物的适度遮荫可使植物单位叶面积的叶绿素含量增加, 是植物利用弱光能力强的判断指标^[34]。植物叶片中约 75% 的氮存在于叶绿体中, 而绝大多数都直接用于光合作用过程^[35, 36]。植物供氮不足通常导致叶绿素含量^[2, 13]和可溶性蛋白含量^[36, 37]的降低。本研究表明, 随着遮荫程度的提高, 催吐罗芙木叶片总 Chl/Car 含量随着遮荫程度的增加极显著上升 ($p < 0.001$)。总体而言, 低光强条件下, 更有利于其叶绿素的合成, 且施氮量对叶绿素含量的影响不大, 但催吐罗芙木在低光强下通过提高叶绿素含量来提高对弱光的利用可能是其对遮荫环境的一种适应能力。另外, 叶绿素荧光参数 F_v/F_m 是植物光合生理状态的重要参数^[38]。遮荫和氮肥量处理也没有引起催吐罗芙木叶绿素荧光参数 F_v/F_m 的显著变化, 说明催吐罗芙木对于遮荫环境也有良好的适应性。

参考文献:

- [1] Poorter H, Evans J R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area [J]. *Oecologia*, 1998, 116: 26-37.
- [2] Chen Y, Murchie E H, Hubbar S, Peng S. Effects of

- season-dependent irradiance levels and nitrogen-deficiency on photosynthesis and photoinhibition in field-grown rice (*Oryza sativa*) [J]. *Physiol Plant*, 2003, 117(3): 343–351.
- [3] Cai Z Q, Chen Y J, Bongers F. Seasonal changes in photosynthesis and growth of *Zizyphus atropensis* seedlings in three contrasting microhabitats in a tropical seasonal rain forest [J]. *Tree Physiol*, 2007, 27: 827–836.
- [4] Fownes J H, Harrington R A. Seedling response to gaps separating effects of light and nitrogen [J]. *For Ecol Manage*, 2004, 203: 297–310.
- [5] Portsmouth A, Ninemets U. Interacting controls by light availability and nutrient supply on biomass allocation and growth of *Betula pendula* and *B. pubescens* seedlings [J]. *For Ecol Manage*, 2006, 227: 122–134.
- [6] 王文杰, 张京都, 赵长琦. 环境条件对伊贝母生物碱含量的影响 [J]. *中药材*, 1989, 12(2): 3–5.
- [7] 王洋, 戴绍军, 阎秀峰, 马梅芳. 光强对喜树幼苗叶片次生代谢产物喜树碱的影响 [J]. *生态学报*, 2004, 24: 1118–1122.
- [8] De Pinheiro Henriques A R, Marcelis LFM. Regulation of growth at steady-state nitrogen nutrition in lettuce (*Lactuca sativa* L.): Interactive effects of nitrogen and irradiance [J]. *Ann Bot*, 2000, 86: 1073–1080.
- [9] Poorter H, Nagel O. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review [J]. *Aust J Plant Physiol*, 2000, 27: 595–607.
- [10] Poorter L. Resource capture and use by tropical forest tree seedlings and their consequences for competition [C] // Burslem D F R P, Pinard M A, Hartley S E. *Biotic Interactions in the Tropics: Their Role in the Maintenance of Species Diversity*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005: 35–64.
- [11] 刘珊, 邵东清, 贾云峰. 光照对麻黄生长发育及生物碱产量的影响 [J]. *中药材*, 1999, 22(5): 221–222.
- [12] 陶曙红, 吴凤镔. 生态环境对药用植物有效成分的影响 [J]. *天然产物研究与开发*, 2003, 15: 174–177.
- [13] Penuelas J, Bel C, Estiarte M. Change in biomass, chlorophyll content and gas exchange of beans and peppers under nitrogen and water stress [J]. *Photosynthetica*, 1993, 29: 535–542.
- [14] Grassi G, Meir P, Cramer R, Tompkins D, Jarvis P G. Photosynthetic parameters in seedlings of *Eucalyptus grandis* as affected by rate of nitrogen supply [J]. *Plant Cell Environ*, 2002, 25: 1677–1688.
- [15] Machtyre H L, Kama T M, Anning T, Geider R J. Photoacclimation of photosynthesis irradiance response curves and photosynthetic pigments in microalgae and cyanobacteria [J]. *J Phycol*, 2002, 38: 17–38.
- [16] Shapiro J B, Griffin K L, Lewis J D, Tissue D T. Response of *Xanthium strumarium* leaf respiration in the light to elevated CO₂ concentration, nitrogen availability and temperature [J]. *New Phytol*, 2004, 162: 377–386.
- [17] 韩建萍, 梁宗锁, 王敬民. 矿质元素与根类中草药根系生长发育及有效成分累积的关系 [J]. *植物生理学通讯*, 2003, 39(1): 78–82.
- [18] Sreevalli Y, Kukami R N, Baskaran K. Increasing the content of leaf and root alkaloids of high alkaloid content mutants of pepper through nitrogen fertilization [J]. *Ind Crop Prod*, 2004, 19: 191–195.
- [19] 张丽霞, 郭绍荣, 李学兰, 等. 催吐萝芙木的主要虫害及防治 [J]. *中药材*, 2006, 29(12): 1276–1278.
- [20] 赵永生, 周亚兴, 查云盛. 云南萝芙木引种驯化栽培及发展前景 [J]. *中国民族民间医药杂志*, 2006, 3: 179–180.
- [21] 管志斌. 南药萝芙木的栽培与开发 [J]. *中国野生植物资源*, 2004, 5: 54–56.
- [22] 张慧颖, 龚云麟, 蔡传涛, 饶高雄. 高效液相色谱法测定萝芙木中利血平的含量 [J]. *云南中医学院学报*, 2007, 30(2): 7–9.
- [23] 管艳红, 张丽霞, 马洁. 催吐萝芙木的栽培技术 [J]. *时珍国医国药*, 2004, 15(5): 280.
- [24] Amole O O, Onabanjo A O, Odojin A A. The analgesic effect of *Rauvolfia vomitoria* (A. Zedl) [J]. *Biomed Res*, 2006, 17(2): 125–127.
- [25] Cai Z Q, Wang W H, Yang J, Cai C T. Growth, photosynthesis and root respiration concentrations of two *Rauvolfia* species in response to a light gradient [J]. *Ind Crop Prod*, 2009, 30(2): 220–226.
- [26] 冯玉龙, 冯志立, 曹坤芳. 砂仁叶片光破坏的防御

- [J]. 植物生理学报, 2001, 27(6): 483–488.
- [27] 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.
- [28] 苏均和. Duncan 多重比较及数据补缺法及其应用 [J]. 上海统计, 2003, 3: 23–24.
- [29] Gubb P J, Lee W G, Kolmann J, Wilson J B. Interaction of irradiance and soil nutrient supply on growth of seedlings of ten European tall shrub species and *Fagus sylvatica* [J]. *J Ecol* 1996, 84: 827–840.
- [30] Givnish T J. Adaption to sun and shade: A whole-plant perspective [J]. *Aust J Plant Physiol* 1988, 15: 63–92.
- [31] Wang G G, Bauerle W L, Mudder B T. Effects of light acclimation on the photosynthesis, growth and biomass allocation in American chestnut (*Castanea dentata*) seedlings [J]. *For Ecol Manage*, 2006, 226: 173–180.
- [32] Gracchi Vivian P, Hibert G, Milin S, Robert T. Effect of light and nitrogen supply on internal C:N balance and control of root-to-shoot biomass allocation in grapevine [J]. *Environ Exp Bot*, 2007, 59: 139–149.
- [33] Bongers F, Popma J. Is exposure-related variation in leaf characteristics of tropical rain forest species adaptive? [C] //Wenger M J A, Van der Aart P J M, During H J, Verhoeven J T A. Eds. *Plant form and vegetation structure: adaptation, plasticity, and relation to herbivory*. Hague: SPG Academic Publishing, 1988: 191–200.
- [34] Abram M D. Leaf structural and photosynthetic pigments characteristics of tree gallery forest hardwood species in Northeast Kansas [J]. *For Ecol Manage*, 1987, 22: 261–266.
- [35] Chapin F S, Bloom A J, Field C B, Waring R H. Plant responses to multiple environmental factors [J]. *Bioscience*, 1987, 37: 49–57.
- [36] Evans J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C_3 plants [J]. *Oecologia*, 1990, 78: 9–19.
- [37] Schläpfer C, Hem R. Nitrogen deficiency exacerbates the effects of light stress in photoautotrophic suspension cultured cells of *Chenopodium rubrum* [J]. *Photosynthetica*, 1992, 27: 545–561.
- [38] 刘悦秋, 孙向阳, 王勇, 刘音. 遮荫对异株荨麻光合特性和荧光参数的影响 [J]. *生态学报*, 2007, 27(8): 3457–3464.

(责任编辑: 王豫鄂)