

遮荫对白枪杆苗期生长性状和光合色素的影响*

叶 澜¹ 段华超² 李燕燕³ 李世民³ 井卉竹³ 董 琼²

(西南林业大学/西南地区生物多样性保育国家林业和草原局重点实验室, 云南昆明 650233)

摘要 研究遮荫对白枪杆 *Fraxinus malacophylla* 幼苗生长、生物量及其分配等指标的影响, 为今后白枪杆苗木培育和石漠化植被恢复提供优质种苗。试验以1年生白枪杆实生苗为材料, 采用单因素随机试验方法, 设置不遮荫 (F_1)、 $25\% \pm 5\%$ 遮荫 (F_2)、 $50\% \pm 5\%$ 遮荫 (F_3)、 $75\% \pm 5\%$ 遮荫 (F_4) 4个处理, 试验开始后每隔30 d测定白枪杆幼苗的地径、苗高、株幅等生长指标, 生长期结束后称量白枪杆幼苗的生物量, 并对生长指标进行比较分析。结果表明: 不同遮荫处理会对白枪杆幼苗的生长、生物量及分配产生显著影响, 随着遮荫程度增加, 白枪杆幼苗的苗高生长量、地径生长量、冠幅生长量、总生物量和各器官生物量均先增加后降低, 且均在中度遮荫处理下达到最大值; 根生物量分配比和根冠比总体随着遮荫程度增加而下降, 茎生物量比随着遮荫程度增加而增加, 叶生物量分配比变化不显著; 随遮荫程度的增加, 白枪杆幼苗光合色素含量增大, 而叶绿素 a 与叶绿素 b 的比值 (Chla/Chlb) 下降。研究表明, 中度遮荫下一年生白枪杆幼苗生长最好, 具有较高的耐荫性; 因此, 白枪杆幼苗在育苗和石漠化生态恢复过程中的利用应充分考虑其耐荫蔽能力。

关键词 白枪杆; 遮荫; 生长量; 生物量分配; 光合色素

中图分类号: S792.99 文献标志码: A 文章编号: 2096-2053 (2022) 01-0126-06

Effect of Shading on the Growth Traits and Photosynthetic Pigment of *Fraxinus malacophylla* Seedlings

YE Lan¹ DUAN Huachao² LI Yanyan³ LI Shimin³
JING Huizhu³ DONG Qiong²

(Southwest Forestry University/ Key Laboratory of State Forestry and Grassland Administration for Biodiversity Conservation in Southwest China, Kunming, Yunnan 650233, China)

Abstract To study the effects of shading on growth, biomass and its distribution of *Fraxinus malacophylla* seedlings, so as to provide high quality seedlings for future cultivation of *Fraxinus malacophylla* seedlings and restoration of rocky desertification vegetation. 1-year-old *Fraxinus malacophylla* seedlings were used as materials, and the single-factor randomized experiment was adopted. 4 treatments were set, such as no shading (F_1), $25 \pm 5\%$ shading (F_2), $50\% \pm 5\%$ shading (F_3) and $75\% \pm 5\%$ shading (F_4). The growth indexes of *Fraxinus malacophylla* seedlings such as ground diameter, seedling height and plant width were determined every 30 days after the experiment. After the end of the growth period, the biomass of *Fraxinus malacophylla* seedlings was weighed, and the growth indexes were compared and analyzed. The results showed that: different shading treatments had significant effects on the growth, biomass and its distribution of *Fraxinus malacophylla* seedlings. With the increase of shading degree, the seedling height growth, ground diameter growth, crown width growth,

基金项目: 国家自然科学基金 (31260191), 云南省教育厅科学研究基金项目资助 (2021J0166)。

第一作者: 叶澜 (1996—), 女, 在读硕士, 研究方向为森林培育, E-mail: 1905158045@qq.com。

通信作者: 董琼 (1973—), 男, 副教授, 主要从事植被恢复与保持及经济林栽培等研究工作, E-mail: dqyeam@swfu.edu.cn。

total biomass and biomass of various organs of *Fraxinus malacophylla* seedlings all increased first and then decreased, and all reached the maximum under moderate shading treatment; root biomass distribution ratio and root-shoot ratio decreased with the increase of shading degree, while stem biomass distribution ratio increased with the increase of shading degree, leaf biomass distribution ratio did not change significantly. With the increase of shading degree, the photosynthetic pigment content of *Fraxinus malacophylla* seedlings increased, while the ratio of Chla to Chlb decreased. The results showed that the 1-year-old *Fraxinus malacophylla* seedlings the best growth and high shading-tolerance under moderate shading. Therefore, the shading-tolerance of *Fraxinus malacophylla* seedlings should be fully considered in the utilization of seedling raising and rocky desertification ecological restoration.

Key words *Fraxinus malacophylla*; shade; the amount of growth; biomass allocation; photosynthetic pigment

光是植物必不可少的生态因子，影响着植物的生长、生活和分布^[1-2]。不同的植物对光照的需求不尽相同，选择适宜的光照强度是提高植物生长质量的重要措施^[3]。农林生产中人们常采用遮荫等措施调节光照强度来满足植物的生长需求^[4]。遮荫能降低植物光合有效辐射，从而影响植物的光合作用和光形态建成^[5-6]。植物通过对光合色素的合成来强化对光环境的适应性，且通过合成大量光和色素能增强植物对光的利用能力，从而满足植物自身的生命活动^[7-8]。研究表明，遮荫能影响植物幼苗生长发育、干物质的积累和光合色素含量^[4,9]。

白枪杆 *Fraxinus malacophylla*，落叶小乔木，耐盐、耐干旱瘠薄，抗逆性和发芽力强^[10-12]。其主要分布于滇东南山原峡谷常绿阔叶林中，多为阔叶伴生树种，也是该地区生态恢复常用树种之一，具有很高的药用和生态价值^[13-14]。近年来，随着国家生态文明建设发展战略的提出，西南岩溶石漠化地区生态恢复取得了显著成果，白枪杆作为主要乡土树种之一，也被广泛用于生态恢复，但在造林过程中，夏季的强光常造成白枪杆幼苗叶面枯黄，抑制自身营养物质的积累^[15]。笔者在研究中也发现，强光下白枪杆幼苗叶片日灼现象较为严重，幼苗顶

端往下3~4片叶枯萎脱落。因此，适宜的光照条件是白枪杆育苗和造林成功的必要条件。目前，关于白枪杆的研究主要集中在抗旱等方面^[16]，对白枪杆耐荫性研究尚少见文献报道。本研究以白枪杆幼苗为研究对象，探讨遮荫对白枪杆幼苗生长、干物质积累和光合色素含量的影响，为白枪杆苗木培育和在石漠化地区生态恢复中推广造林提供一定的理论指导和技术参考。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于西南林业大学树木园（102°46'E、25°03'N）。试验地处于亚热带高原季风气候区，海拔1 954 m，霜期短，气候温和，年平均温度16.5℃，年平均降水量1 035 mm，年平均相对湿度67%，土壤为黄红壤，基本符合白枪杆野外生存环境。土壤理化性质如下（表1）。

1.2 试验材料

一年生白枪杆实生营养袋苗，为2019年11月采种（24°0'3"N，103°17'55"E），次年1月播种，平均苗高6.7 cm、平均地径1.22 mm；营养袋为直径11 cm×高15 cm无纺布袋；基质配比为红壤土：河沙=4：1；不同透光度遮荫网（分别采用

表1 试验地土壤理化指标

Table 1 Physical and chemical indexes of soil in plot

指标 Index	含量 Content	指标 Index	含量 Content
pH	5.45	总钾 / (g · kg ⁻¹) Total potassium	2.06
容重 / (g · cm ⁻³) Volume weight	1.14	总钙 / (g · kg ⁻¹) Total calcium	0.48
总氮 / (g · kg ⁻¹) Total nitrogen	0.71	镁 / (g · kg ⁻¹) Magnesium	0.12
总磷 / (g · kg ⁻¹) Total phosphorus	0.57	铁 / (g · kg ⁻¹) Iron	60.99

长、宽、高为 2.4 m × 1.0 m × 1.2 m 温棚架固定遮荫网)。苗木于试验地适应生长 3 个月。2020 年 6 月将无病虫害、大小一致、生长良好的白枪杆幼苗植于无纺布袋中, 每袋 1 株。于 7 月至 12 月生长结束(未落叶)前开展试验。

1.3 试验设计

采用单因素随机区组试验设计。参考黄文静^[3]、郑坚^[4]的试验方法, 设 4 个处理, 分别为不遮荫(CK)、20% ± 5% 遮荫(轻度)、50% ± 5% 遮荫(中度)、75% ± 5% 遮荫(重度), 分别标记为 F₁、F₂、F₃ 和 F₄, 每个重复 75 株, 3 个重复, 每个处理 75 株苗, 共 300 株苗参与试验。

1.4 测定指标

1.4.1 生长指标测定 于试验开始和结束时分别测定生长指标。利用钢尺(精确度 0.01 cm)测定苗木苗高和冠幅(长冠幅与短冠幅和的均值); 利用游标卡尺(精确度 0.02 mm)测定苗木地径, 记录并保存测定结果。

苗高生长量 = 生长周期结束苗高 - 初始苗高

冠幅生长量 = 生长周期结束冠幅 - 初始冠幅

地径生长量 = 生长周期结束地径 - 初始地径

1.4.2 生物量获取 2020 年 12 月, 于每个处理组选取 18 株(每个重复选取 6 株)长势良好, 大小基本一致的植株, 采用标准取样法将白枪杆幼苗从土壤中完整取出, 用清水小心将根系和叶片清洗干净, 放于阴凉处晾干其表面附着水分, 然后装入信封袋中, 带回实验室, 置于烘箱中, 以 120 °C 杀青 30 min, 然后以 80 °C 烘干至恒重, 用 Sartorius BT423S 电子天平(精确度 0.001 g)称取生物量。

质量指数(QI) = 总干质量 / (苗高 / 地径 + 茎干质量 / 根干质量)^[17]

1.4.3 叶绿素含量测定 采用分光光度法测定叶绿素含量, 与生物量获取同步进行, 随机选取不同遮荫处理白枪杆幼苗 3 株(与生物量选取植株不重叠), 摘取顶端往下第 4~6 片成熟新鲜叶片, 擦拭干净, 液氮保存, 带回实验室。实验室内去除主脉, 剪碎混匀, 准确称取 0.2 g, 每处理 3 次重复, 以 95% 乙醇浸提一夜(12 h), 过滤, 定容至 25 mL, 利用紫外分光光度计分别测定提取液在 665、649、470 nm 处的吸光值。根据公式计算每克叶片的叶绿素 a (Chla)、叶绿素 b 含量 (Chlb) 和类胡萝卜素 (Car) 含量^[18]。

1.5 数据处理

使用 Excel 2016 整理数据, 利用 SPSS 25.0 软件将所得数据进行统计分析, 并进行方差分析和 Duncan 多重比较, 再根据统计结果利用 Origin 8.0 绘制图表。

2 结果与分析

2.1 不同遮荫处理对白枪杆幼苗生长的影响

2.1.1 不同遮荫处理对苗高的影响 图 1 的生长数据表明, 在不同遮荫处理下, 白枪杆的苗高生长差异表现较大, 遮荫效果按苗高生长量大小顺序排列为 F₃ > F₂ > F₁ > F₄, F₃ 处理的苗高生长量最大, 生长周期结束时生长量达 12.88 cm, 比对照处理(F₁) 9.44 cm 高出 36.44%, 比 F₂ (轻度遮荫) 高出 32.78%, 差异均达到显著性水平。各遮荫处理中, 在中低遮荫水平下, 随着遮荫程度的增加, 苗高生长量对遮荫的响应迅速增加, 当遮荫增加到一定程度(F₄)时, 苗高生长量急速下降。

2.1.2 不同遮荫处理对地径的影响 遮荫处理对白枪杆幼苗地径生长具有较大的影响(图 1), F₃ 遮荫处理下, 地径生长量最大达 2.42 mm, 其次分别为 F₂ (2.34 mm)、F₁ (2.26 mm)、F₄ (0.72 mm)。轻中度遮荫处理 F₂ 和 F₃, 对地径生长的促进作用高于其他处理, 地径生长量分别比对照处理高出 3.54%、7.08%, 但 3 个处理之间差异不显著; 重度遮荫处理(F₄)对地径生长产生抑制作用, 生长量极显著低于 CK、F₂ 和 F₃ (P < 0.01)。

2.1.3 不同遮荫处理对冠幅的影响 图 1 表明, 遮荫处理对白枪杆幼苗冠幅生长量具有显著性影响, 冠幅生长量最大的是 F₃ 遮荫处理, 达 23.40 cm, 其次是 F₂ 和 F₁, 分别为 15.08、14.61 cm, F₄ 遮荫处理冠幅生长量最小, 仅为 11.03 cm。试验中, 中度遮荫处理株幅生长量分别是 F₁、F₂ 和 F₄ 处理的 1.60、1.55 和 2.12 倍, 差异均达到显著性水平。

2.2 不同遮荫处理对生物量和生物量分配的影响

由表 2 可知, 白枪杆幼苗总生物量随着遮荫强度的提高呈先升后降的趋势。与对照相比, 轻、中度遮荫显著提高了总生物量, 提高幅度分别为 24.91%、39.03%, 75% ± 5% 遮荫处理显著降低了总生物量, 降幅为 48.42%。不同遮荫处理下各器官生物量大小顺序均为 F₃ > F₂ > F₁ > F₄; 不同遮荫处理叶根生物量与对照均达到显著性差异水平, 茎生物量与对照在轻中度遮荫处理下差异

显著，在重度遮荫下无显著差异；此外，不同遮荫处理下，白枪杆幼苗质量指数差异显著，其中以处理 F_2 、 F_3 最佳，分别为 2.00、2.16，分别是 F_4 的 3.03 倍、3.27 倍，且比 CK 处理分别提高了 52.67%、64.89%。

遮荫处理不同程度提高了白枪杆茎生物量分配比，不同程度的降低了根生物量分配比， F_4 茎生物量分配比与 CK 差异显著（图 2）。根冠比随遮荫强度的提高呈持续下降的趋势。与 CK 相比，重度遮荫处理显著降低了根冠比，其他遮荫处理根冠比下降不显著。

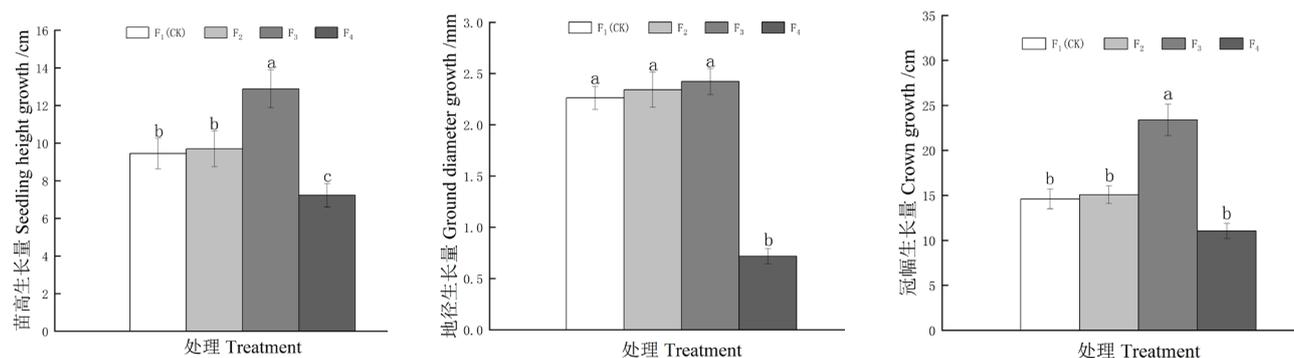
2.3 不同遮荫处理对光合色素的影响

由表 3 可知，遮荫处理对白枪杆幼苗叶片光合色素质量分数具有明显影响。白枪杆幼苗叶片叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素和叶绿素总含量均随着遮荫强度的增大而增加，大小顺

序均为 $F_1 < F_2 < F_3 < F_4$ ；Chla/Chlb 随着遮荫强度的增大而减小，表现为 $F_1 > F_2 > F_3 > F_4$ 。其中，白枪杆幼苗 3 个遮荫处理（ F_2 、 F_3 、 F_4 ）的 Chla、Chlb、Car 和 Chl(a+b) 含量与 F_1 相比均极显著增大，增幅分别为 16.02%~271.36%、26.23%~490.16%、25.00%~305.00%、18.35%~321.35%。未遮荫（ F_1 ）的 Chla/Chlb 显著高于 3 个遮荫处理，分别高出 6.33%、15.07%、57.75%。

3 结论与讨论

植物的生长发育和生理特性不仅受自身遗传物质的控制，而且还受外部环境因子的影响^[19-20]。亚热带常绿阔叶林中下层光照较上层弱，易受光胁迫的影响，导致植物光合和生长能力下降，具体表现在植物的外部形态上，主要影响其株高、地径、冠幅和生物量积累等^[21]。此外，研究表

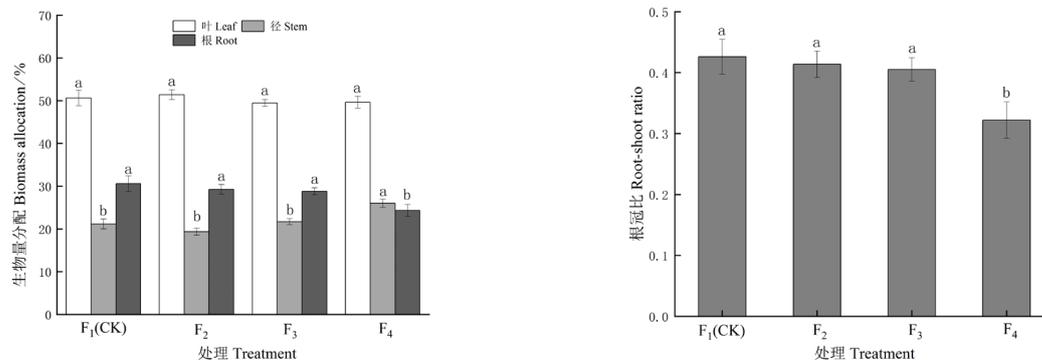


注：数据均为平均值 ± 标准差；不同小写字母表示差异显著（ $P < 0.05$ ）。

Note: the data in the figure are the average ± standard deviation. Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$).

图 1 不同遮荫处理下白枪杆冠幅生长量

Fig. 1 High growth rate, ground diameter growth and crown growth of *F. malacophylla* seedlings under different shading treatments



注：图中数据均为平均值 ± 标准差；不同小写字母表示差异显著（ $P < 0.05$ ）。

Note: the data in the figure are the average ± standard deviation. Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$).

图 2 不同遮荫处理对白枪杆幼苗生物量分配及根冠比

Fig. 2 Different shading treatments on the biomass allocation and root-shoot ratio of *F. malacophylla* seedlings

表2 不同遮荫处理对白枪杆幼苗生物量和质量指数的影响

Table 2 Effects of different shading treatments on the biomass and quality index of *F. malacophylla* seedlings

遮荫处理 Shading treatment	生物量/g Biomass				质量指数 Quality index
	总 Total	叶 Leaf	茎 Stem	根 Root	
F ₁	8.43 ± 1.05b	4.17 ± 0.72b	1.68 ± 0.21b	2.58 ± 0.27b	1.31 ± 0.21b
F ₂	10.53 ± 1.61a	5.41 ± 0.52a	2.04 ± 0.44a	3.08 ± 0.79a	2.00 ± 0.41a
F ₃	11.72 ± 2.19a	5.80 ± 1.29a	2.54 ± 0.36a	3.38 ± 0.74a	2.16 ± 0.47a
F ₄	5.68 ± 2.21c	2.82 ± 1.42c	1.48 ± 0.56b	1.38 ± 0.46c	0.66 ± 0.12c

注:表中数据均为平均值 ± 标准差;数据后不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

Note:the data in the table are the average ± standard deviation. Different lowercase letters after the data indicate significant differences ($P < 0.05$).

表3 不同遮荫处理对白枪杆幼苗叶片光合色素含量的影响

Table 3 Effects of different shading treatments on the photosynthetic pigment content in the leaves of *F. malacophylla* seedling

处理 Treatment	叶绿素 a/ (mg·g ⁻¹) Chlorophy II a	叶绿素 b/ (mg·g ⁻¹) Chlorophy II b	类胡萝卜素 / (mg·g ⁻¹) Carotenoids	叶绿素 (a+b) / (mg·g ⁻¹) Chl (a+b)	叶绿素 a/ 叶绿素 b Chla/Chlb
F ₁	2.06 ± 0.08D	0.61 ± 0.03D	0.40 ± 0.06D	2.67 ± 0.12D	3.36 ± 0.08a
F ₂	2.39 ± 0.04C	0.77 ± 0.10C	0.50 ± 0.02C	3.16 ± 0.14C	3.16 ± 0.38b
F ₃	3.34 ± 0.05B	1.15 ± 0.08B	0.75 ± 0.01B	4.49 ± 0.13B	2.92 ± 0.17c
F ₄	7.65 ± 0.41A	3.60 ± 0.15A	1.62 ± 0.02A	11.25 ± 0.56A	2.13 ± 0.03d

注:表中数据均为平均值 ± 标准差;不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$);不同大写字母表示差异极显著 ($P < 0.01$)。

Note: the data in the table are the average ± standard deviation. Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$). Different capital letters indicate extremely significant differences ($P < 0.01$).

明,在中度遮荫处理下,白枪杆幼苗的苗高、地径、株幅达到最大值;而在重度遮荫处理下,白枪杆幼苗的生长受到显著抑制,这与赧桐 *Clerodendrum japonicum*、蒙古栎 *Quercus mongolica* 和毛棉杜鹃 *Rhododendron moulmainense* 等的研究结果一致,表明重度遮荫所提供的低光照环境无法满足白枪杆幼苗生长发育的需求,从而使白枪杆幼苗的生长受到抑制^[22-24]。

光照对植物生长影响的最终表现在生物量积累和分配过程中^[25]。本研究发现,中度遮荫处理下总生物量、根生物量、叶生物量和质量指数最高,且随着遮荫程度的增强,白枪杆幼苗叶生物量分配比和根生物量分配比均减小,茎生物量分配比增大,表明遮荫处理下,白枪杆幼苗倾向于将更多资源用于支持结构和运输结构的构建,便于提高养分运输效率,维持正常生命活动,其生物量分配方式与树头菜 *Crateva unilocularis*、麻栎 *Quercus acutissima* 和化香 *Platycarya strobilacea* 的分配方式相似^[26-27]。

叶绿素是植物光合作用中的重要色素分子,Chla 主要偏向于吸收红光,Chlb 在蓝紫光部分吸

收峰相对较高^[7]。本研究发现,随着遮荫程度的增加,白枪杆幼苗的 Chla 和 Chlb 含量极显著增加,表明弱光条件下,植物通过加速对叶绿素的合成来强化对弱光环境适应性,这与郭欧英等^[28]对华南毛蕨 *Cyclosorus parasiticus* 的研究结果相似。此外,Chla/Chlb 的下降可以增强植物对蓝紫光的利用能力,从而增强植物的弱光利用能力^[8]。本研究中,随着遮荫强度增加,Chla/Chlb 与对照相比显著下降,说明 Chla 的相对增幅小于 Chlb,这是由于弱光条件下植物需合成大量 Chlb 增强植物对蓝紫光的利用能力以满足植物生命活动所需^[29]。遮荫下白枪杆通过调节光合色素含量及不同色素占比来增加对光能的利用,这与郑坚等^[4]对降香黄檀 *Dalbergia odorifera* 的研究结果一致,体现了白枪杆对弱光环境的一种适应机制。

本次试验经 50% ± 5% 遮荫处理的白枪杆幼苗的生长指标、生物量及光合色素相对于其他处理较高,由此可知 50% ± 5% 遮荫处理能有效促进白枪杆幼苗的生长发育。白枪杆目前的研究较少,为满足苗木培育需求,今后研究将会增加试验因素,扩大研究范围,筛选出最适宜白枪杆幼苗生长的条

件, 为白枪杆苗木培育和在石漠化地区生态恢复中推广造林提供一定的理论指导和技术参考。

参考文献

- [1] 马天光, 李向义, 林丽莎, 等. 遮荫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.
- [2] CAMILO R S, POSADA J M. Effect of temporally heterogeneous light on photosynthetic light use efficiency, plant acclimation and growth in *Abatia parviflora*[J]. Functional Plant Biology, 2019, 46(7): 684-693.
- [3] 黄文静, 孙晓春, 王楠, 等. 遮荫对珠子参生长发育及光合生理特性的影响[J]. 中国农学通报, 2018, 34(5): 49-53.
- [4] 郑坚, 吴朝辉, 陈秋夏, 等. 遮荫对降香黄檀幼苗生长和生理的影响[J]. 林业科学, 2016, 52(12): 50-57.
- [5] HUANG C J, WEI G, JIE YC, et al. Effect of shade on plant traits, gas exchange and chlorophyll content in four ramie cultivars[J]. Photosynthetica, 2016, 54: 390-395.
- [6] TING L, JIANLONG D, YANJUN Z, et al. Topical shading substantially inhibits vegetative branching by altering leaf photosynthesis and hormone contents of cotton plants[J]. Field Crops Research, 2019, 238: 18-26.
- [7] 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.
- [8] QUILES M J, López N I. Photoinhibition of photosystems I and II induced by exposure to high light intensity during oat plant growth[J]. Plant Science, 2003, 166(3): 815-823.
- [9] 魏巍, 侯玉平, 彭少麟, 等. 不同光照强度对入侵植物薇甘菊(*Mikania micrantha*)和飞机草(*Chromolaena odorata*)生长及生物量分配的影响[J]. 生态学报, 2017, 37(18): 6021-6028.
- [10] 张美珍, 缪柏茂, 陆瑞林, 等. 中国植物志: 第六十一卷[M]. 北京: 科学出版社, 1992: 12-13.
- [11] 高洁, 李兴彪, 李乡旺, 等. 滇东南半干旱石漠化治理8个主要树种抗旱性研究[J]. 西南林业大学学报, 2015, 35(2): 1-10.
- [12] 何祯, 徐云鹏, 张晓敏, 等. 不同浓度赤霉素对白枪杆种子萌发的影响[J]. 山东林业科技, 2012, 42(2): 20-23.
- [13] 吴征镒, 朱彦丞. 云南植被[M]. 北京: 科学出版社, 1987: 757-839.
- [14] 谭兴起, 郭良君, 郑巍, 等. 白枪杆的化学成分研究(I)[J]. 中国药房, 2013, 24(43): 4081-4083.
- [15] 黄春良, 陈强. 半干旱暖热石漠化地区白枪杆造林技术[J]. 林业实用技术, 2014(12): 20-22.
- [16] 黄俊威, 孙永磊, 周金星, 等. 白枪杆生长特性及光合特性对不同土壤水分的响应[J]. 浙江农林大学学报, 2019, 36(6): 1254-1260.
- [17] DUMROESE R K, PAGE-DUMROESE D S, SALIFU K F, et al. Exponential fertilization of *Pinus monticola* seedlings: nutrient uptake efficiency, leaching fractions, and early outplanting performance[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2005, 35(12): 2961-2967.
- [18] 王学奎, 黄见良. 植物生理生化实验原理与技术(第3版)[M]. 北京: 高等教育出版社, 2015: 131-133.
- [19] ZALUD Z, HLAVINKA P, PROKES K, et al. Impacts of water availability and drought on maize yield-A comparison of 16 indicators [J]. Agricultural Water Management, 2017, 188: 126-135.
- [20] 倪隆康, 顾大形, 何文, 等. 岩溶区植物生态适应性研究进展[J]. 生态学杂志, 2019, 38(7): 2210-2217.
- [21] 黄河腾, 黄剑坚, 陈杰, 等. 不同遮荫环境下木奶果幼苗生长与生理生化的响应[J]. 生态学杂志, 2020, 39(5): 1538-1547.
- [22] 黄伟燕, 冯志坚. 光照强度对赧桐生长及光合特性的影响[J]. 林业与环境科学, 2020, 36(4): 96-101.
- [23] 李东胜, 白庆红, 李永杰, 等. 光照条件对蒙古栎幼苗生长特性和光合特征的影响[J]. 生态学杂志, 2017, 36(10): 2744-2750.
- [24] 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.
- [25] 战丽杰, 张宏宝, 李宗泰, 等. 遮荫处理对芍药幼苗生长和矿质营养积累的影响[J]. 应用生态学报, 2020, 31(10): 3473-3479.
- [26] 郑鑫华, 高尚杰, 茶晓飞, 等. 不同处理对树头菜扦插苗生物量分配的影响[J]. 林业与环境科学, 2021, 37(3): 92-97.
- [27] 杨莹, 王传华, 刘艳红. 光照对鄂东南2种落叶阔叶树种幼苗生长、光合特性和生物量分配的影响[J]. 生态学报, 2010, 30(22): 6082-6090.
- [28] 郭欧英, 谢良生, 雷江丽, 等. 遮荫对华南毛蕨叶绿素含量及荧光参数的影响[J]. 广东林业科技, 2009, 25(2): 23-25.
- [29] LOIK M E, HOLL K D. Photosynthetic responses of tree seedlings in grass and under shrubs in early-successional tropical old fields, Costa Rica[J]. Oecologia, 2001, 127(1): 40-50.