

DOI: 10.13718/j.cnki.xdsk.2024.02.013

魏静, 谭星, 闫瑞, 等. 引种鸡爪槭光合特性及叶片呈色对异质生境的响应 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2024, 46(2): 125-138.

引种鸡爪槭光合特性及 叶片呈色对异质生境的响应

魏静¹, 谭星¹, 闫瑞², 李林珂¹,
王婧如¹, 廖星宇¹, 张躅元¹, 刘芸¹

1. 西南大学 资源环境学院, 重庆 400715; 2. 荣昌区岚峰林场, 重庆 荣昌 402460

摘要: 探讨不同生境下引种鸡爪槭叶片呈色及光合特性, 为其引种驯化、高效种植提供理论依据. 以引种鸡爪槭 4 年生嫁接苗为研究对象, 分析不同环境因子(海拔及坡向等)对各品种鸡爪槭(分别为红舞姬 HWJ、橙之梦 CZM、三季黄枫 SJHF)叶片呈色、叶绿素荧光参数及光合特性的影响. 低海拔阴坡生境下各品种鸡爪槭的叶绿素 a(Chla)、叶绿素 b(Chlb)、类胡萝卜素(Car)、叶绿素(Chls)、最大荧光(F_m)、初始羧化速率(α)、最大光化学效率(F_v/F_m)、表现量子效率(AQY)和最大净光合速率(P_{nmax})显著低于其他生境($p < 0.05$). 在同一生境下, 三季黄枫的 P_{nmax} , A_{nmax} , α , AQY, F_v/F_m , 光呼吸速率(R_p)均高于红舞姬、橙之梦, 且三季黄枫在不同生境下 AQY、 R_p 、光补偿点(LCP)、 CO_2 补偿点(CCP)、暗呼吸速率(R_d)和饱和胞间 CO_2 摩尔分数(CSP)差异无统计学意义($p > 0.05$). 品种间叶色参数 L^* , a^* , b^* 值差异极有统计学意义($p < 0.01$), 生境及生境与品种的交互作用对 Chla, Chlb, Chls, Car, LSP, AQY, CSP, P_{nmax} , A_{nmax} , F_v/F_m 和 ETR 产生极显著影响($p < 0.01$), 其中 pH 值、土壤含水率、海拔和坡向是影响鸡爪槭光合特性的关键因子. 生境间差异对引种鸡爪槭的光合特性均有显著影响, 但在同一生境中, 三季黄枫捕获、传递光能以及进行能量转化的光合色素质量分数均大于其他 2 个品种, 表现出更强的环境适应性.

关键词: 鸡爪槭; 异质生境; 光合特性; 叶绿素荧光参数;
叶片呈色

中图分类号: X17; S792.35

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



文章编号: 1673-9868(2024)02-0125-14

Responses of Leaf Color and Photosynthetic Characteristics to Heterogeneous Habitats in Introduced *Acer palmatum*

WEI Jing¹, TAN Xing¹, YAN Rui², LI Linke¹,
WANG Jingru¹, LIAO Xingyu¹, ZHANG Zhuyuan¹, LIU Yun¹

收稿日期: 2023-03-01

基金项目: 重庆市林业局科技兴林项目(渝林科研 2020-3); 重庆市林业局科技兴林重大专项(ZD2022-3).

作者简介: 魏静, 硕士, 主要从事植物生理学研究.

通信作者: 刘芸, 教授, 博士研究生导师.

1. College of Resources and Environment, Southwest University, Chongqing 400715, China;
2. Lanfeng Forest Farm of Rongchang, Rongchang Chongqing 402460, China

Abstract: To investigate the leaf color and photosynthetic characteristics of introduced *Acer palmatum* Thunb. in different habitats, and to provide theoretical basis for its introduction and domestication, this study analyzed the effects of different habitats on leaf color, chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic characteristics of 4-year-old grafted young plants of *A. palmatum* Thunb. varieties (HWJ, SJHF, CZM). Chlorophyll a (Chla), chlorophyll b (Chlb), carotenoid (Car), chlorophyll (Chls), maximum fluorescence (F_m), initial carboxylation rate (α), maximum photochemical efficiency (F_v/F_m), apparent quantum efficiency (AQY) and maximum net photosynthetic rate (P_{nmax}) of *A. palmatum* Thunb. Plants growing in the low altitude and shady slope habitat were significantly lower than those of in others habitats ($p < 0.05$). In the same habitat, the P_{nmax} , A_{nmax} , α , AQY, F_v/F_m and photorespiration respiration rate (R_p) of ‘Sanji Huangfeng’ were higher than those of ‘Hong Wuji’ and ‘Chengzhimeng’. There were no significant differences in AQY, R_p , light compensation point (LCP), CO_2 compensation point (CCP), dark respiration rate (R_d) and saturated intercellular CO_2 concentration (CSP) ($p > 0.05$) of ‘Sanji Huangfeng’ in different habitats. The L^* , a^* and b^* values of leaf color parameters among varieties were significantly different ($p < 0.01$). Habitat and the interaction between habitat and variety had significant effects on Chla, Chlb, Chls, Car, LSP, AQY, CSP, P_{nmax} , A_{nmax} , F_v/F_m and ETR ($p < 0.01$), and pH, soil moisture content, altitude and direction of slope were the main controlling factors. The photosynthetic activity of *A. palmatum* Thunb. was significantly affected by the differences between habitats. Light capturing, light transferring and the photosynthetic pigments content for energy transforming of ‘Sanji Huangfeng’ were higher than those of the other two varieties in the same habitat, showing strong environmental adaptability of ‘Sanji Huangfeng’.

Key words: *Acer palmatum* Thunb.; heterogenous habitats; photosynthetic characteristics; chlorophyll fluorescence parameters; leaf color

自然界中生境复杂多变,生长在其中的植物通过多种性状的组合来适应其变化,植物对生境的适应也是一个复杂、综合的过程^[1].由于不同生境内环境因子(光、热、水分、土壤等)存在差异,故导致不同生境内局部特殊的小气候形成,因此影响了植株对环境的适应程度^[2].光照强度、水分、温度、 CO_2 摩尔分数和土壤养分等环境因子均是影响光合作用的重要因素^[3],而光合作用是影响植物生长发育的重要生理过程,光合生理特性在一定程度上能够体现植物对光照、 CO_2 的利用特点及植物对生境的响应,表征植物对环境的适应性^[4].研究表明,叶绿素质量分数、叶绿素荧光参数、光响应以及 CO_2 响应参数均是评价植物生长的主要生理指标,对揭示植物在不同生境下的适应性具有重要作用^[3, 5].

鸡爪槭(*Acer palmatum* Thunb.)是槭树科槭树属植物,树姿优美、叶形奇特,以其鲜艳丰富的叶色、稳定持久的观赏期,成为我国重要的园林观赏树种,深受人们喜爱,同时也弥补了传统绿化色彩单一、形式单调的缺点^[6-7].我国虽然是槭树种质资源大国,但在观赏树木开发利用方面,与日本和欧美各国相比差距还很大^[8-9].因此,加强对槭属优良品种资源的引种培育及生态适应性研究具有重要的经济价值和生态意义^[6].目前,对槭属植物的研究主要集中在槭属叶色变化的种质资源、园林应用以及引种栽培等方面^[6, 8],而关于不同生境之间的差异是否会对引种鸡爪槭的光合特性及叶色观赏质量产生影响,以及它们是如何响应环境的变化尚不清楚.因此,本研究以4个典型生境内的不同品种鸡爪槭为试材,通过对不同生境下引种鸡爪槭光合特性和叶色的测定,比较不同生境下各品种响应异同,以期从生理生态学角度揭示引起这种差异的原因,为鸡爪槭的栽培管理、引种驯化、不同环境下的响应方式和适生区选择提供理论参考.

1 试验材料与方法

1.1 研究区概况

结合前期对鸡爪槭实地考察及相关资料查阅,本试验选址于重庆市北碚区澄江镇造林地,该地属于典型的亚热带湿润季风性气候,气候温和,降雨充沛,全年日照总时数平均为1 285 h,最热月(8月)平均气温为28.2℃,极端最高温40℃;最冷月(1月)平均气温为3.1℃,极端最低温-4.6℃;年均降雨1 611 mm,无霜期317 d. 根据引种鸡爪槭在该区域种植分布情况,选取了4个具有代表性的生境,依次为低海拔阳坡(生境1,简称H1)、中海拔阳坡(生境2,简称H2)、高海拔阳坡(生境3,简称H3)及低海拔阴坡(生境4,简称H4),生境详细情况如表1所示.

表1 不同生境环境因子概况

生境	H1	H2	H3	H4
Temp/℃	16.6	16.2	15.6	16.5
TWI	12.57	7.54	6.54	5.32
ELE/m	390	501	601	371
Aspect/°	3.15	2.86	2.52	5.89
Slope/°	15	11	20	32
RSP	0.15	0.27	0.10	0.47
VD/m	257.09	137.20	203.66	108.69
pH值	7.40±0.02b	4.52±0.03d	4.97±0.05c	8.20±0.02a
SBD/(g·cm ⁻³)	1.59±0.01ab	1.60±0.10ab	1.40±0.06b	1.81±0.15a
SMI/%	0.36±0.01c	0.40±0.02b	0.47±0.01a	0.32±0.03d
SOM/(g·kg ⁻¹)	17.70±0.20b	23.00±1.00a	21.27±0.45a	9.03±3.19c
AN/(mg·kg ⁻¹)	80.26±3.33c	149.39±0.57b	216.22±1.53a	61.32±27.94c
AP/(mg·kg ⁻¹)	6.03±1.83c	18.94±0.18b	38.87±0.49a	4.51±1.19c
AK/(mg·kg ⁻¹)	86.97±15.93a	84.00±0.06a	80.00±2.24a	65.22±7.35a
TN/(g·kg ⁻¹)	1.01±0.07a	1.08±0.05a	1.11±0.05a	0.89±0.22a
TP/(g·kg ⁻¹)	0.49±0.10b	0.43±0.01b	0.73±0.02a	0.55±0.09b
TK/(g·kg ⁻¹)	14.38±0.07c	16.07±0.29b	20.03±0.33a	15.56±0.41b

注:Temp,TWI,ELE,Aspect,Slope,RSP,VD,SBD,SMI,SOM,AN,AP,AK,TN,TP,TK分别表示年平均温度、地形湿度指数、海拔、坡向、坡度、相对坡位指数、沟谷深度、土壤容质量、土壤含水率、有机质、碱解氮、有效磷、速效钾、全氮、全磷、全钾;表中的数据为“平均值±标准差”,同行数据后标有不同小写字母表示差异有统计学意义($p<0.05$).

1.2 试验设计

试验材料为引种于江西省宜黄县三农公司的3个品种鸡爪槭,分别为红舞姬HWJ、橙之梦CZM、三季黄枫SJHF.3个品种嫁接苗(采用芽接法,砧木为1年生地径0.8mm左右的青枫)最初引种到本试验区的平均株高均为60.25±2.01cm,平均地径均为12.45±1.16mm,按照3m×4m的株行距进行定植,且采用统一的施肥、防虫和除草等管理措施.试验开始于2021年3月上旬,依据随机性和独立性的样地选取原则,在每个生境内设置3个20m×20m的样方,每个样方之间至少相隔30m,共计12个样方.在每个样方内,不同品种鸡爪槭分别选取5株长势一致的样树进行挂牌标记,同时对4个生境中土壤养分、鸡爪槭叶色和光合指标进行测定.

1.3 试验指标测定方法

1.3.1 土壤样品的采集与相关指标的测定

每个样方按照梅花形布点方式选取5个采样点,用直径10cm的土钻取0~20cm表层土,混合均匀后带回实验室.将采回的土样除去石块和动植物残体等杂物,经风干过筛后,根据《土壤农化分析与环境监

测》中的方法测定土壤理化性质^[10]。其中,土壤 pH 值采用酸度计法测定;有机质(SOM)采用重铬酸钾容量法测定;全氮(TN)采用半微量凯氏法测定;碱解氮(AN)采用碱解扩散法测定;全磷(TP)采用氢氧化钠熔融-钼锑抗比色法测定;速效磷(AP)采用氟化铵盐酸浸提钼锑比色法测定;全钾(TK)采用氢氟酸高氯酸消煮火焰光度计测定;速效钾(AK)采用乙酸铵浸提火焰光度计法测定。

1.3.2 地形数据测定方法

本试验使用的 DEM 数据为 30 m 的 ASTER GDEM 数据,该数据来源于中国科学院计算机网络信息中心国际科学数据镜像网站^[11]。以 30 m 的 DEM 为数据源,用 SAGA GIS 软件分别计算出每个生境的相对坡位指数(Relative Slope Position, RSP)、海拔(Elevation, EL)、坡向、坡度、沟谷深度(Valley Depth, VD)、地形湿度指数(Topographic Wetness Index, TWI)等地形因子。

1.3.3 光合色素、叶绿素荧光及叶色参数的测定

采用 Li-6800 便携式光合测定仪调至叶绿素荧光模式,选取样树上最新完全展开的健康功能叶于 2021 年 7 月中旬 9:00—11:30 进行测定。测定前用铝箔纸包裹叶片充分暗适应 30 min,测得初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、最大可变荧光(F_v)、最大光化学效率(F_v/F_m),之后将待测叶片在目标光强下充分适应,测得稳态荧光(F_s)、电子传递效率(ETR)、实际光能捕获效率 $Y(II)$,最后对叶片进行强饱和和脉冲光激发,测得光化学猝灭系数(q_p)和非光化学猝灭系数(NPQ)。

叶绿素荧光测定完成后,立刻采摘叶片,用 $-80\text{ }^\circ\text{C}$ 液氮低温保存,带回实验室参照《植物生理学实验教程》中的方法^[12]测定光合色素:叶绿素 a(Chla)、叶绿素 b(Chlb)、类胡萝卜素(Car)、叶绿素(Chls)。

于 2021 年 3 月 10 日(变色初期, I)、3 月 25 日(变色中期, II)、4 月 10 日(变色末期, III)、7 月 25 日(生长旺盛期, IV)、11 月 25 日(生长末期, V)采集叶片,对鸡爪槭叶色进行动态测定。将清洗干净的每片叶子置于白色 A4 纸上,用 EOS7D Mark II 数码相机进行拍照,在 Adobe Photoshop CS6 软件中进行分割,去除叶柄、托叶和白色背景,将保留的叶片以 PNG 文件格式存储,用 Matlab 7.12.0 软件编写代码提取颜色指数^[13]:色彩亮度 L^* 、红绿色度 a^* 、黄蓝色度 b^* 。

1.3.4 光响应曲线及光合参数测定

采用 Li-6800 便携式光合测定仪测定光响应曲线,于 7 月中旬 9:00—11:30 连续晴朗天气选择样树第 4~5 片功能叶进行测定。设定参比室 CO_2 摩尔分数为 $400\text{ }\mu\text{mol/mol}$,温度为 $25\text{ }^\circ\text{C}$,RH 为 65%,气体流速为 $500\text{ }\mu\text{mol/s}$,光合有效辐射(PAR)强度梯度为:1 800, 1 500, 1 000, 600, 300, 200, 100, 80, 50, 20, $0\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,测定前在 $1\text{ }200\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 的光强下诱导 15 min,每 2 min 自动记录一个点。每个样方重复 3 株,结果取平均值。利用直角双曲线修正模型^[14]进行拟合并计算出最大净光合速率($P_{n\text{max}}$)、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、暗呼吸速率(R_d)、表观量子效率(AQY)和拟合决定系数(R^2)。

1.3.5 CO_2 响应曲线测定

采用 Li-6800 便携式光合测定仪红蓝光源,于 7 月中旬选择连续晴朗天气,在 9:00—11:30 选取与测定光响应相同部位的叶片。设置光强为 $1\text{ }800\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,温度为 $25\text{ }^\circ\text{C}$,RH 为 65%,气体流速为 $500\text{ }\mu\text{mol/s}$,设定 CO_2 摩尔分数梯度为:400, 300, 200, 100, 50, 400, 600, 800, 1 000, 1 200, 1 500, $1\text{ }800\text{ }\mu\text{mol/mol}$,每个样方重复 3 株,结果取平均值。用直角双曲线修正模型^[14]进行拟合并计算出初始羧化速率(α)、饱和胞间 CO_2 摩尔分数(CSP)、 CO_2 补偿点(CCP)、光呼吸速率(R_p)。

1.4 数据处理与统计

使用 Microsoft Excel 2010 软件进行数据整理,采用 SPSS 23.0 单因素(one-way ANOVA)方差法分析了不同生境间环境因子以及不同生境下 3 种鸡爪槭叶色参数和光合特性的差异,采用双因素方差法分析了生境、品种及其交互作用对叶色参数、叶绿素荧光参数、光合特性参数的影响;环境因子与植物光合参数之间的关系采用冗余分析法分析;使用 Origin 2018 软件进行图表制作。

2 结果与分析

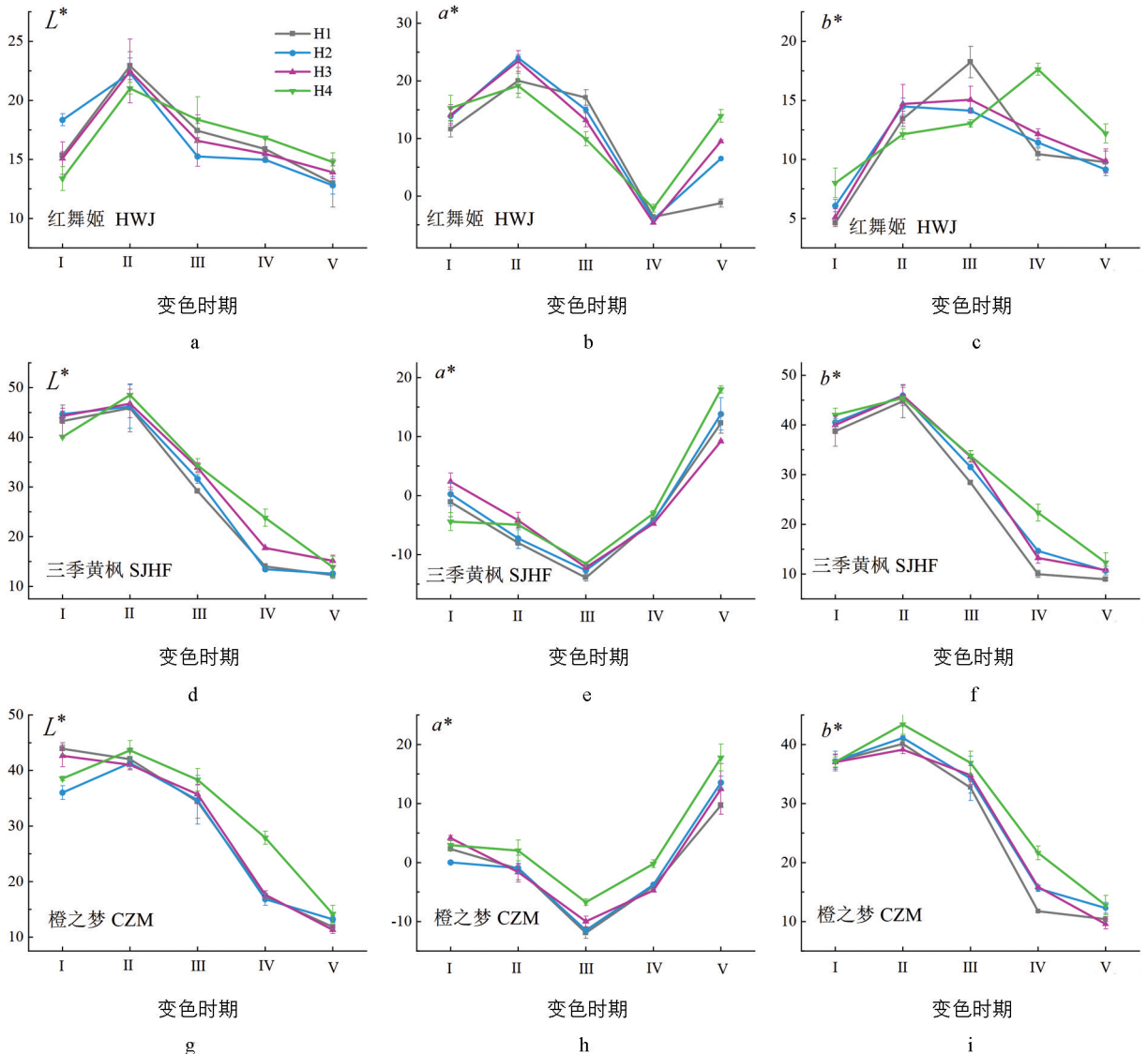
2.1 4 个生境环境因子分析

不同生境中土壤养分质量分数、地形因子、温度、相对湿度等均是影响植物光合生长的主要因子。由

表 1 可知, 生境中年平均温度 H1 最高、H3 最低, 坡度 H4 最高、H2 最低, 相对坡位指数从高到底依次为: H4, H2, H1, H3, 土壤 pH 值从高到底依次为: H4, H1, H3, H2, 且不同生境间差异有统计学意义; 土壤中 AN, AP 从高到底依次为: H3, H2, H1, H4. H3, H2 与 H1, H4 差异有统计学意义, 但 H1 和 H4 之间差异无统计学意义; 土壤含水率在不同生境之间从高到底依次为: H3, H2, H1, H4, 且差异有统计学意义($p < 0.05$); 不同生境间 AK 和 TN 差异无统计学意义($p > 0.05$).

2.2 不同生境对引种鸡爪槭叶色参数的影响

各处理叶色参数 L^* , a^* , b^* 值随时间的变化趋势如图 1 所示, 在各生境中, 3 种鸡爪槭的 L^* 值在变色中期最高, 之后逐渐下降, 其中变色中期至生长旺盛期下降趋势最大, 生长末期达到最低值; 三季黄枫、橙之梦的 a^* 值在变色末期最低, 之后逐渐上升, 在生长旺盛期至生长末期上升趋势最大, b^* 值在变色中期达到最大值, 之后逐渐下降, 其中变色末期至生长旺盛期下降趋势最大; 红舞姬的 a^* 值在变色中期达到最大值, 随后逐渐下降, 在生长旺盛期达到最小, 之后又趋于上升. 在变色中期, H2, H3 中红舞姬的 a^* 值显著高于其他生境 a^* 值的平均值, 其增量分别为 2.35, 1.77, 相似海拔不同坡向(H1, H4)红舞姬 a^* , b^* 差异无统计学意义; 三季黄枫在同一坡向不同海拔的 b^* 值差异无统计学意义, 分别为: 44.77, 45.90, 45.92; 橙之梦在相似海拔阴坡的 b^* 值显著高于阳坡, 且比平均值高 2.46.



I, II, III, IV, V 分别代表: 变色初期、变色中期、变色末期、生长旺盛期、生长末期.

图 1 不同生境下引种鸡爪槭叶色参数变化

2.3 不同生境对引种鸡爪槭光合特性的影响

2.3.1 不同生境对引种鸡爪槭叶片光合色素质量分数的影响

通过对不同生境下引种鸡爪槭光合色素进行分析发现(表 2), 4 个生境中, 红舞姬、橙之梦 Chla/Chlb 差异无统计学意义($p > 0.05$), 三季黄枫阴坡 Chla/Chlb 显著低于阳坡; 红舞姬、三季黄枫的 Chla, Chlb, Car 和 Chls 质量分数从高到底依次为: H1, H3, H2, H4, 其中 H2 与 H3 差异无统计学意义($p > 0.05$); 橙之梦 Chla, Chlb, Car 和 Chls 质量分数从高到底依次为: H3, H2, H1, H4, 且阴坡的 Chla, Chlb, Car 和 Chls 显著低于阳坡. 在 H1 中, 橙之梦的 Chla, Car 和 Chls 显著低于红舞姬和三季黄枫($p < 0.05$), 而 3 个品种的 Chlb, Chla/Chlb 差异无统计学意义; H2 中橙之梦的 Chla, Chlb, Car 和 Chls 显著高于红舞姬和三季黄枫($p < 0.05$).

表 2 不同生境下引种鸡爪槭叶片光合色素

品种	生境	Chla/(mg · g ⁻¹)	Chlb/(mg · g ⁻¹)	Chla/Chlb	Car/(mg · g ⁻¹)	Chls/(mg · g ⁻¹)
红舞姬	H1	10.47 ± 0.57Aa	3.81 ± 0.22Aa	2.75 ± 0.25Aa	6.16 ± 0.26Aa	6.87 ± 0.27Aa
	H2	7.27 ± 0.55Bb	2.13 ± 0.06Bb	3.41 ± 0.17Aa	4.50 ± 0.30Bb	4.40 ± 0.04Bb
	H3	8.39 ± 0.92Ab	2.07 ± 0.51Bb	4.18 ± 1.19Aa	4.90 ± 0.84Ab	5.07 ± 0.52Ab
	H4	2.00 ± 0.20Ac	0.60 ± 0.11Ac	2.95 ± 0.40Aa	1.68 ± 0.15Ac	1.17 ± 0.74Ac
三季黄枫	H1	13.45 ± 3.03Aa	4.47 ± 1.31Aa	2.86 ± 0.18A	7.33 ± 1.67Aa	8.14 ± 1.52Aa
	H2	6.60 ± 0.57Bb	2.10 ± 0.26Bb	3.15 ± 0.13Ba	3.92 ± 0.23Bb	4.10 ± 0.34Bb
	H3	10.03 ± 1.88Ab	3.33 ± 0.70Ab	3.02 ± 0.10Aa	5.59 ± 0.97Ab	6.43 ± 1.04Ab
	H4	1.30 ± 0.54Ac	0.40 ± 0.18Ac	2.33 ± 0.25Ab	1.06 ± 0.29Ac	0.81 ± 0.37Ac
橙之梦	H1	5.86 ± 0.32Bb	1.58 ± 0.33Ab	3.78 ± 0.52Aa	3.15 ± 0.57Bb	3.51 ± 0.34Bb
	H2	10.45 ± 0.79Aa	3.54 ± 0.34Aa	2.95 ± 0.06Ba	5.80 ± 0.43Aa	6.34 ± 0.54Aa
	H3	10.83 ± 0.90Aa	3.66 ± 0.31Aa	2.97 ± 0.10Aa	5.93 ± 0.48Aa	6.37 ± 0.32Aa
	H4	1.73 ± 0.23Ac	0.48 ± 0.11Ac	2.87 ± 0.36Aa	1.36 ± 0.19Ac	1.03 ± 0.16Ac

注: 表中数据为平均值 ± 标准差, 同一列大写字母表示同一生境下不同品种之间的差异有统计学意义($p < 0.05$), 同一列不同小写字母表示同一品种在不同生境下的差异有统计学意义($p < 0.05$), 下同.

2.3.2 不同生境对引种鸡爪槭叶绿素荧光参数的影响

不同品种鸡爪槭的叶绿素荧光参数随着环境因子的不同而不同(图 2). 在不同生境中, 红舞姬 F_m 从高到底依次为: H3, H1, H2, H4, 且不同生境间差异有统计学意义($p < 0.05$); H4 中 F_v/F_m 显著低于其他生境($p > 0.05$); $Y(II)$ 、ETR 和 q_p 从高到底依次为: H2, H3, H1, H4, 且 H2 显著高于其他生境($p < 0.05$), H3 次之, H4 最低. 三季黄枫在 H1 中 F_m 显著高于其他生境; 阴坡中 F_v/F_m 、ETR、 q_p 显著低于其他阳坡($p < 0.05$); H2 中的 $Y(II)$ 显著高于其他生境; NPQ 在 H2 中最大, H4 中最小, 分别为 2.15, 1.94; 同一坡向不同海拔间 F_v/F_m , ETR, q_p , NPQ 差异无统计学意义. 在不同生境中, 橙之梦 F_m , F_v/F_m , $Y(II)$ 、NPQ、 q_p 在 H3 中显著较高, 分别为 908.25, 0.81, 0.14, 72.23, 0.31; 相似海拔不同坡向橙之梦 F_m , F_v/F_m , $Y(II)$, ETR, NPQ 差异无统计学意义. 由于不同品种鸡爪槭存在中间差异以及不同物种适应环境能力不同的现象, 因此, 不同生境下, 3 种鸡爪槭叶绿素荧光参数值随环境因子的改变升高或降低.

2.3.3 不同生境对引种鸡爪槭光响应参数的影响

由图 3 可知, 引种鸡爪槭在不同生境内叶片 P_n 随 PAR 的变化趋势基本一致, 当 PAR 值 $< 300 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$

时, 3 种鸡爪槭叶片 P_n 近似呈直线上升; 当 $300 < \text{PAR 值} < 600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, P_n 均随 PAR 上升而缓慢上升; 当 PAR 值 $> 600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 后, P_n 逐渐趋于平稳; 当 PAR 值 $> 1\ 500 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 后, 三季黄枫 P_n 在 H1, H2, H3 略有上升, 三季黄枫在 4 个生境中的 P_n 随 PAR 值的变化差异较小。

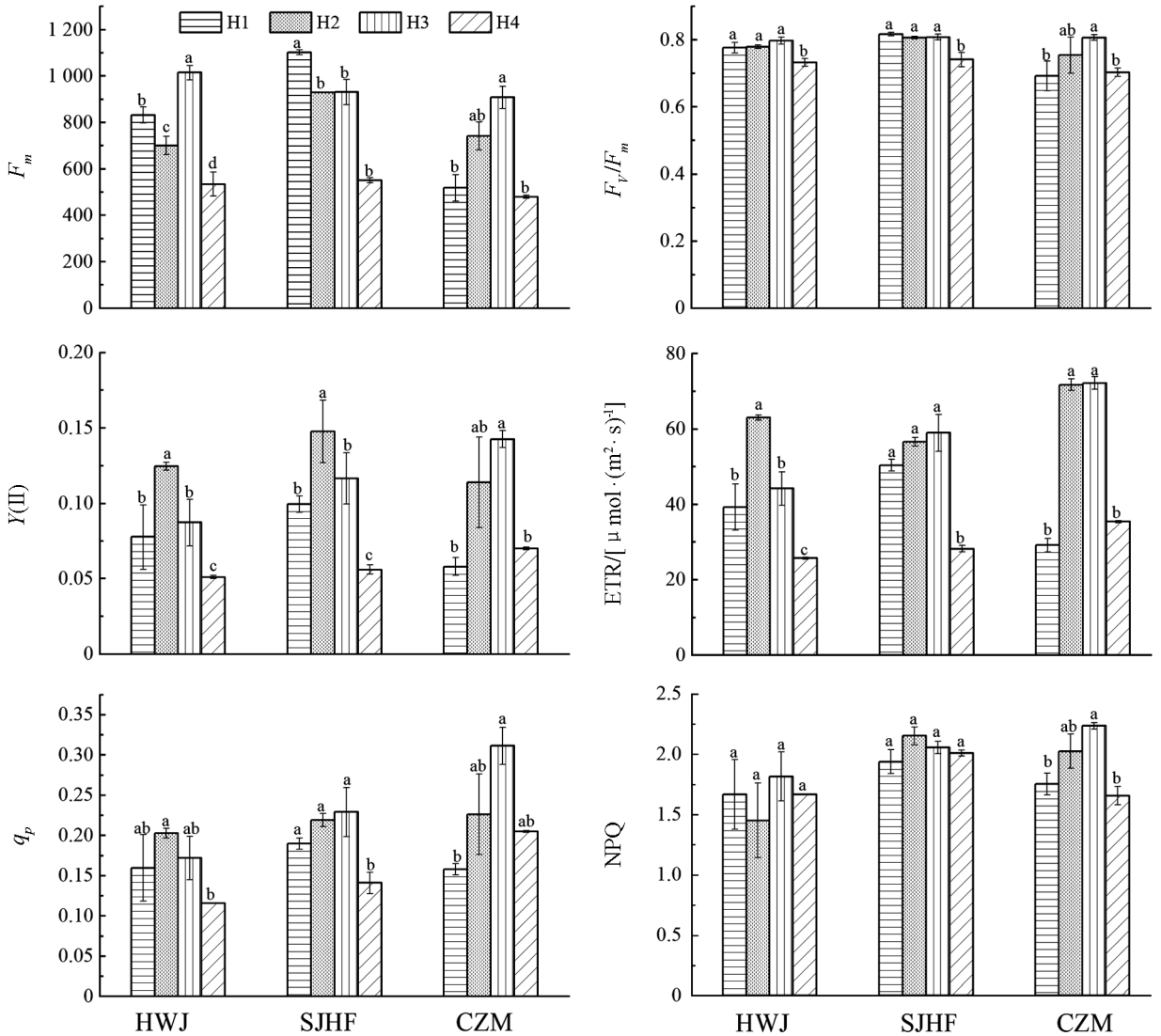
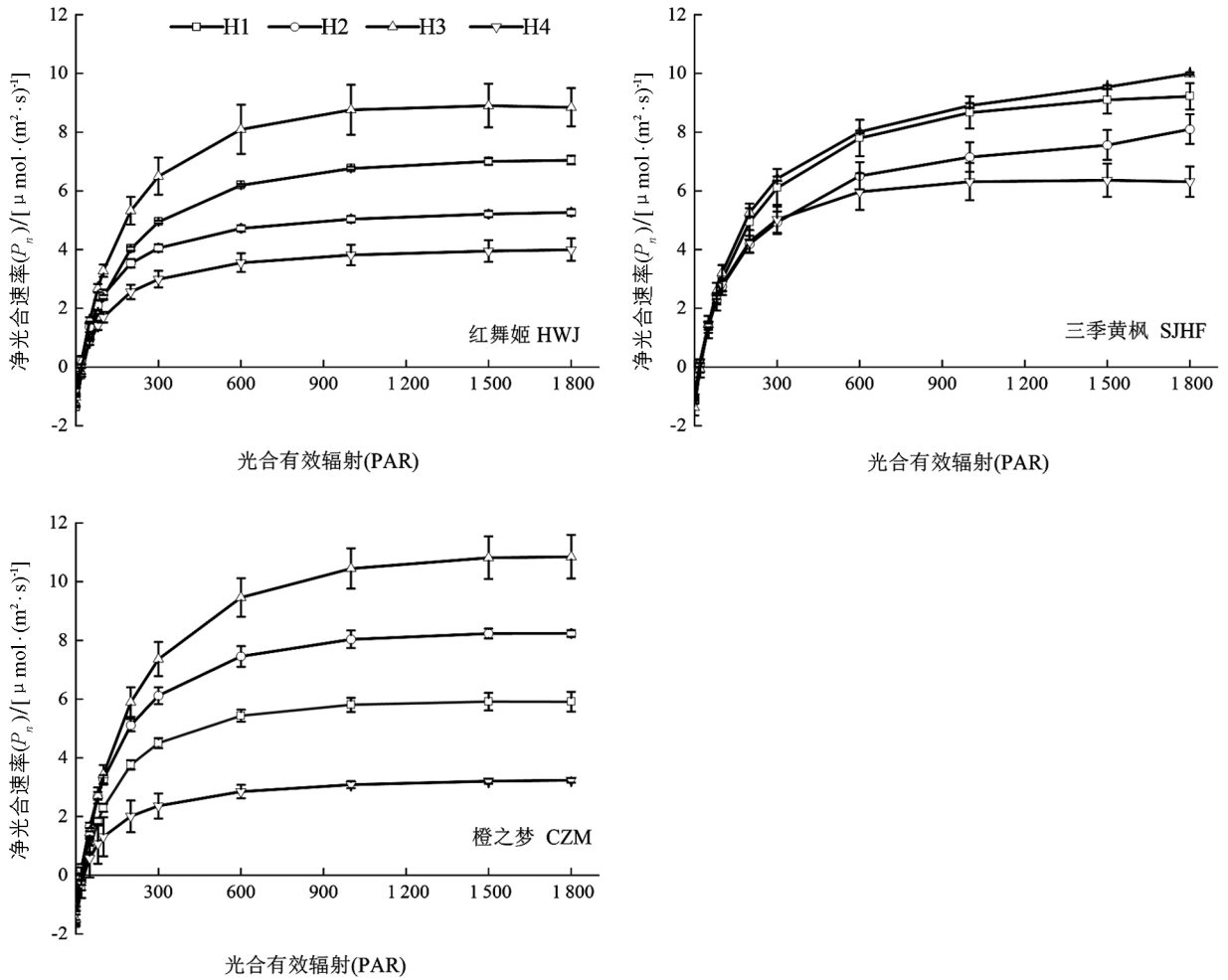


图 2 不同生境下引种鸡爪槭叶绿素荧光参数

如表 3 所示, 在 4 个生境中, 红舞姬 $P_{n\text{max}}$ 从高到底依次为 H3, H1, H2, H4, 且不同生境间差异有统计学意义; H1 中 LCP 显著高于其他 3 个生境 ($p < 0.05$); R_d 在 H1 中最大, H3 次之, 分别为: $1.37, 1.34 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$. 同一坡向不同海拔三季黄枫 LCP, AQY, R_d 差异无统计学意义, 相似海拔不同坡向三季黄枫 LCP, AQY, R_d 差异无统计学意义 ($p > 0.05$); $P_{n\text{max}}$ 表现为 H1 最高, H3 次之. 橙之梦 $P_{n\text{max}}$ 从大到小依次为: H3, H2, H1, H4, 且阴坡显著低于阳坡 ($p < 0.05$); H1 中 LCP 显著高于其他生境; AQY 表现为 H2, H3 显著高于 H1, H4 ($p < 0.05$), 且相似海拔不同坡向差异无统计学意义. 在 H1 中, 3 种鸡爪槭 AQY 差异无统计学意义; 三季黄枫 $P_{n\text{max}}$ 显著高于红舞姬、橙之梦; R_d 从高到底依次为: 橙之梦、三季黄枫、红舞姬. 在 H2 中, 3 种鸡爪槭的 LCP 和 AQY 差异无统计学意义, $P_{n\text{max}}$ 从高到底依次为: 三季黄枫、橙之梦、红舞姬, 且差异有统计学意义 ($p < 0.05$). H3 中各引种鸡爪槭 $P_{n\text{max}}$, LCP, AQY 和 R_d 差异均无统计学意义 ($p > 0.05$).



PAR 单位为: $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$

图 3 不同生境下引种鸡爪槭光响应曲线

表 3 不同生境下引种鸡爪槭 P_n -PAR 曲线特征

品种	生境	$P_{n\max}/$	LSP/ $$	LCP/ $$	$R_d/$	AQY	R^2
		$[\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}]$	$[\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}]$	$[\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}]$	$[\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}]$		
红舞姬	H1	$7.10\pm 0.32\text{Bb}$	$1\ 760.77\pm 123.67\text{Aa}$	$26.17\pm 1.79\text{Aa}$	$1.37\pm 0.01\text{Ba}$	$0.06\pm 0.00\text{Aa}$	0.996 5
	H2	$5.59\pm 0.21\text{Bc}$	$1\ 251.00\pm 135.40\text{Bb}$	$15.88\pm 4.30\text{Ab}$	$0.96\pm 0.11\text{Bb}$	$0.07\pm 0.01\text{Aa}$	0.992 5
	H3	$9.59\pm 0.26\text{Aa}$	$1\ 240.34\pm 58.57\text{Cb}$	$20.98\pm 2.97\text{Aab}$	$1.34\pm 0.15\text{Aa}$	$0.07\pm 0.00\text{Aa}$	0.998 3
	H4	$4.14\pm 0.78\text{Bd}$	$1\ 357.43\pm 137.59\text{Ab}$	$17.34\pm 1.56\text{Ab}$	$0.80\pm 0.27\text{Ab}$	$0.05\pm 0.01\text{Ca}$	0.995 6
第三季黄枫	H1	$10.07\pm 0.98\text{Aa}$	$1\ 441.66\pm 42.55\text{Ba}$	$15.20\pm 2.32\text{Ba}$	$1.09\pm 0.13\text{Ca}$	$0.07\pm 0.02\text{Aa}$	0.994 8
	H2	$7.15\pm 0.41\text{Ab}$	$1\ 692.60\pm 228.58\text{Aa}$	$17.60\pm 1.10\text{Aa}$	$1.12\pm 0.06\text{Aa}$	$0.07\pm 0.00\text{Aa}$	0.997 8
	H3	$9.66\pm 0.03\text{Aa}$	$1\ 440.57\pm 251.68\text{Ba}$	$21.38\pm 8.95\text{Aa}$	$1.38\pm 0.49\text{Aa}$	$0.07\pm 0.00\text{Aa}$	0.996 8
	H4	$6.46\pm 0.90\text{Ab}$	$1\ 191.76\pm 3.27\text{Bb}$	$16.01\pm 1.83\text{Aa}$	$0.99\pm 0.09\text{Aa}$	$0.07\pm 0.00\text{Ba}$	0.990 8
橙之梦	H1	$5.95\pm 0.55\text{Bb}$	$1\ 430.45\pm 95.31\text{Bb}$	$28.36\pm 3.50\text{Aa}$	$1.68\pm 0.10\text{Aa}$	$0.05\pm 0.00\text{Ab}$	0.993 5
	H2	$8.62\pm 0.03\text{Aa}$	$1\ 744.18\pm 153.35\text{Aa}$	$18.95\pm 0.85\text{Ab}$	$1.22\pm 0.01\text{Ab}$	$0.07\pm 0.00\text{Aa}$	0.996 8
	H3	$8.86\pm 1.28\text{Aa}$	$1\ 782.51\pm 104.39\text{Aa}$	$22.72\pm 0.58\text{Ab}$	$1.51\pm 0.31\text{Aab}$	$0.07\pm 0.02\text{Aa}$	0.996 3
	H4	$3.39\pm 0.11\text{Bc}$	$1\ 396.58\pm 137.44\text{Ab}$	$20.95\pm 3.43\text{Ab}$	$1.06\pm 0.03\text{Ab}$	$0.05\pm 0.01\text{Ab}$	0.974 0

2.3.4 不同生境对引种鸡爪槭 CO_2 响应参数的影响

由图 4 可知, 在不同生境中, 当 $C_i < 1\ 600\ \mu\text{mol}/\text{mol}$ 时, 3 种鸡爪槭 P_n 随 C_i 呈直线上升, 且橙之梦在不同生境间 P_n 随 C_i 变化差异较大; 当 $C_i > 1\ 600\ \mu\text{mol}/\text{mol}$ 时, 3 种鸡爪槭 P_n 上升趋于缓慢, 四季黄枫的 P_n 在 4 个生境间变化差异较小, 而橙之梦 3 种鸡爪槭 P_n 在 4 个生境间变化较大。

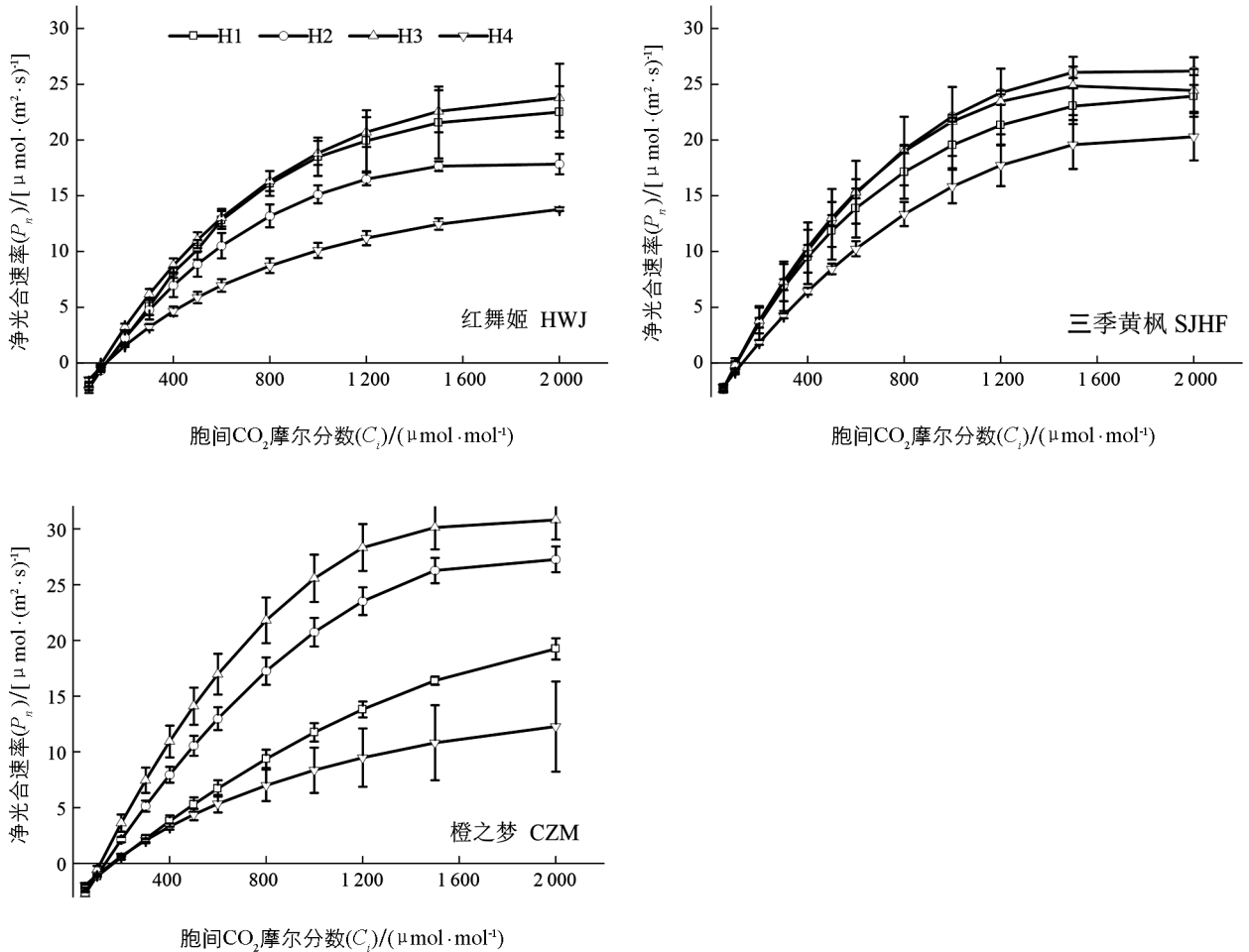


图 4 不同生境下引种鸡爪槭 CO_2 响应曲线

由表 4 可知, 在 4 个生境中, 红舞姬在 H3 中 $A_{n\max}$ 显著高于其他生境, 而相似海拔不同坡向 $A_{n\max}$ 差异无统计学意义; 阴坡 α 和 R_p 显著低于阳坡, 而同一坡向不同海拔间差异无统计学意义. CSP 差异无统计学意义 ($p > 0.05$). 四季黄枫在 4 个生境中的 CCP, CSP 和 R_p 差异无统计学意义; 阴坡 $A_{n\max}$ 显著低于阳坡 ($p < 0.05$). 橙之梦的 α , $A_{n\max}$ 在 H2 和 H3 中较高, 但差异无统计学意义; α , CSP 和 R_p 在相似海拔不同坡向间差异无统计学意义 ($p < 0.05$). 在 H1 中, 3 种鸡爪槭的 α , $A_{n\max}$ 差异无统计学意义, 橙之梦 CSP 和 CCP 显著高于其他 2 种鸡爪槭, 而 R_p 显著低于其他 2 种鸡爪槭 ($p < 0.05$). 在 H2 中, 3 种鸡爪槭的 α , CSP 和 R_p 差异无统计学意义 ($p > 0.05$). 在 H3 中, 3 种鸡爪槭的 R_p 差异无统计学意义 ($p > 0.05$), 橙之梦的 $A_{n\max}$ 显著高于红舞姬、四季黄枫 ($p < 0.05$). 在 H4 中, 3 种鸡爪槭的 α , $A_{n\max}$, CSP 差异无统计学意义 ($p > 0.05$).

2.4 生境、品种及其交互作用对引种鸡爪槭叶色、光合参数的影响

表 5 为生境、品种及其交互作用对引种鸡爪槭叶色、光合参数的双因素方差分析结果. 由表 5 可知, 品种的不同对叶色参数 L^* , a^* , b^* 值产生极显著影响, 同时, 生境与品种的交互作用对 a^* , b^* 值产生显著影响. 生境变化对 Chla, Chlb, Chls, Car, LSP, AQY, CSP, q_p , q_N 产生极显著影响 ($p < 0.01$), 对 α , LCP 和 CCP 无显著影响; 各品种间 $P_{n\max}$, $A_{n\max}$, F_v/F_m , ETR 差异有统计学意义 ($p < 0.05$); 同时, 生境与品种的交互作用对 Chla, Chlb, Chls, Car, LSP, AQY, CSP, $P_{n\max}$, $A_{n\max}$, F_v/F_m , ETR, q_p , q_N 分别

产生极显著影响($p < 0.01$), 对 LCP 产生显著影响, 而 α , CCP 不受生境变化及其与品种的交互影响($p > 0.05$). 总体来看, 叶色参数与不同生境间无显著影响, 而品种间叶色参数差异极有统计学意义; 生境及其与品种的交互作用对绝大多数光合参数都造成了显著或极显著影响.

表 4 不同生境下引种鸡爪槭 P_n-C_i 曲线特征

品种	生境	$A/$ [$\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$]	$A_{n\text{max}}/$ [$\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$]	CSP/ [$\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$]	CCP/ [$\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$]	$R_p/$ [$\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$]	R^2
红舞姬	H1	0.04±0.00Aa	22.49±2.74Aab	1 821.33±19.91Ba	65.33±4.15Ba	4.18±0.18Aa	0.985 0
	H2	0.04±0.01Aa	18.07±0.75Bb	1 783.02±56.08Aa	67.15±7.90Aa	3.99±0.55Aa	0.982 4
	H3	0.04±0.00Ba	25.10±0.46Ba	2 331.31±81.33Aa	58.56±1.38Bb	3.91±0.35Aa	0.990 3
	H4	0.03±0.00Ab	18.05±4.10Ab	2 153.25±90.40Aa	64.18±3.38Ba	2.74±0.35Bb	0.990 3
三季黄枫	H1	0.19±0.13Aa	24.01±1.84Aab	1 963.02±80.02Ba	61.11±5.70Ba	4.73±0.96Aa	0.990 5
	H2	0.05±0.00Aa	27.60±0.94Aa	1 765.78±73.43Aa	65.97±5.33Aa	4.50±0.33Aa	0.991 6
	H3	0.06±0.00Aa	25.88±2.33Ba	1 679.82±66.75Ba	64.71±6.02Aa	4.74±0.73Aa	0.986 6
	H4	0.03±0.00Ab	20.47±2.16Ab	1 925.31±50.30Aa	64.92±5.01Ba	3.64±0.32Aa	0.984 9
橙之梦	H1	0.02±0.00Ab	21.38±3.66Ab	2 391.47±61.51Aa	70.06±8.15Aa	2.97±0.26Bb	0.991 1
	H2	0.04±0.00Aa	27.51±1.08Aa	1 866.30±63.82Ab	61.98±1.09Bb	4.48±0.43Aa	0.992 7
	H3	0.05±0.00ABa	24.34±1.84Aa	1 745.65±21.20Bb	55.73±10.05Bc	4.68±0.39Aa	0.988 5
	H4	0.02±0.00Ab	14.66±2.49Ac	2 591.68±109.94Aa	67.29±2.81Aa	3.01±0.40ABb	0.978 4

表 5 生境、品种及其交互作用对引种鸡爪槭叶色、光合参数影响的双因素方差分析

类别	参数	生境	品种	生境×品种
叶色参数	L^*	0.38	356.61**	0.70
	a^*	3.39	105.84**	5.56*
	b^*	0.74	169.17**	3.09*
光合色素	Chla	89.83**	1.44	13.11**
	Chlb	61.79**	3.15	15.37**
	Chls	122.82**	2.67	17.59**
	Car	76.64**	1.11	12.52**
光响应参数	$P_{n\text{max}}$	104.05**	19.83**	18.99**
	LSP	37.09**	9.81	17.95**
	LCP	5.66	6.56	2.62*
	AQY	1.06**	11.76	6.11**
CO_2 响应参数	α	1.30	2.18	1.32
	$A_{n\text{max}}$	27.63**	5.82**	7.31**
	CSP	6.86**	7.05	5.46**
	CCP	29.70	62.52	8.13
叶绿素荧光参数	F_v/F_m	18.60**	16.54**	3.91**
	ETR	76.81**	8.47**	10.38**
	q_p	12.59**	11.34	3.39*
	q_N	4.46**	16.35	2.96*

注: *, ** 分别表示差异在 0.05 和 0.01 水平有统计学意义; 数据为 F 值(组方差值).

2.5 引种鸡爪槭光合特性与环境因子的冗余分析

本研究采用冗余分析方法, 描述了环境因子与引种鸡爪槭光合参数之间的相互关系, 由表 6 可知, 第 1 轴和第 2 轴的特征值分别为 0.759 9 和 0.227 5, 前两轴环境因子对光合特性参数的累计解释量达到 98.74%, 说明排序结果可信, 能较好地解释两组变量之间的关系. 由图 5 可知, 环境因子的贡献率排在前 7 位的依次为: pH 值、土壤含水率、海拔、坡向、有机质、碱解氮、平均温度, 其中土壤 pH 值、坡向和温度与 CSP 呈显著正相关; 有机质、碱解氮、土壤含水率、速效钾与 F_0 , F_m , F_s , ETR 呈显著正相关, 与 LSP, CSP 呈显著负相关. 综上, 环境因子与光合参数之间有很强的相关关系.

表 6 环境因子与引种鸡爪槭光合特征参数的 RDA 分析

统计	第 1 轴	第 2 轴	第 3 轴	第 4 轴
特征值	0.759 9	0.227 5	0.001 0	0.001 7
累计解释变量/%	75.99	98.74	98.87	99.01
解释拟合累计变量/%	76.54	98.81	100.00	—

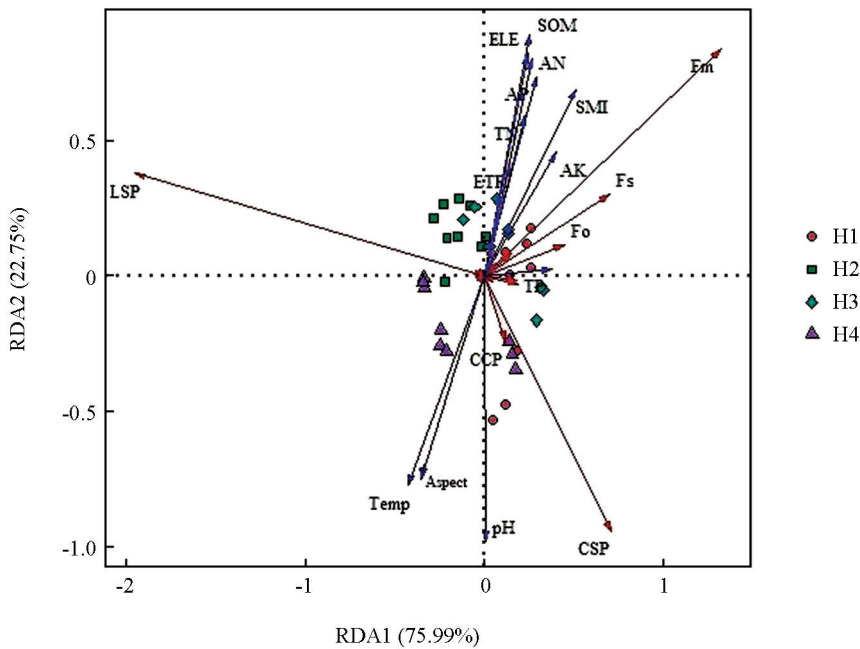


图 5 环境因子与引种鸡爪槭叶片光合参数的 RDA 排序图

3 讨论

叶色变化的内部原因主要是光合产物的变化, 引起植物体内各类色素及其比例发生变化, 从而使叶片呈现出不同的色彩^[15]. 而 CIE $L^* a^* b^*$ 是由国际照明委员会 (Commission Internationale de L'Éclairage, CIE) 于 1931 年建立的一种基于生理特性, 与设备无关的色彩系统. 其中 L^* 值为亮度参数, 当颜色由黑变白时, 对应的 L^* 值由 0 变为 100; 色相 a^* 表示颜色的红/绿程度, a^* 值越大, 叶片越红; 色相 b^* 表示颜色的黄/蓝程度, b^* 值越大, 叶片越黄^[16]. 本研究中, 在变色中期, 不同生境下红舞姬 a^* 值由 3 月变色中期的最大值到 7 月生长旺盛期的最小值, 之后又趋于上升, 叶片颜色变化为: 亮红色—深绿色—暗红色; 在变色中期, 不同生境下橙之梦、三季黄枫的 b^* 值达到最大值, 在生长末期, a^* 值达到最大值, 可见, 在一个生长季中, 橙之梦、三季黄枫叶片颜色变化为: 浅黄绿色—深绿色—暗红色.

光照能显著影响植物叶片中的色素合成和相对质量分数, 植物光合色素质量分数的差异又可以反映植物的生长状况和光合作用的强弱^[17-18]. 研究表明, 合成叶绿素的相关基因会通过质体信号表达影响植物光

合作用, Chls 质量分数越高, 越有利于植物在低光强下捕捉光能, 从而提高光合作用, 积累更多的有机物^[19-21], 并且叶片中较高的 Chls, Chla 和 Chlb 与其高光合能力相对应^[22], Chla 和 Chlb 的质量分数可以反映叶片光能利用效率和光能捕获能力^[23]. 本研究中, 3 种鸡爪槭在阴坡中 Chls, Chla, Chlb 显著低于阳坡, 表明阴坡上生长的鸡爪槭适应光照强度变化的能力弱, 从而光合能力差. 本研究发现, 不同生境下各品种鸡爪槭 AQY 在 0.05~0.10 之间, 与一般植物在适宜生长条件下的 AQY(0.03~0.05)相比, 略有偏高^[24-25]. F_v/F_m 反映 PSII 利用光能的能力, 一般维持在 0.75~0.85, 该值下降是植物受光抑制最明显的特征^[26-28]. 本研究中, H1, H4 橙之梦, H4 红舞姬的 F_v/F_m 均低于 0.75, 结合 AQY 值, 说明在该生境下红舞姬、橙之梦 PSII 反应中心受到抑制, 潜在活力降低, 生长受到影响. A_{nmax} 是植物在 CO₂ 饱和点处达到的最大净光合速率^[29-30]. R_p 是一种消耗过剩光能、保护光合机构免于强光破坏的指标^[31-32]. 研究发现^[33], 羧化速率与 RuBPCase 酶的活性呈正相关, A_{nmax} 和 α 较高的植物其叶片 1, 5-二磷酸核酮糖 (RuBP) 的再生能力强. 在同一生境下, 三季黄枫的 P_{nmax} , A_{nmax} , α , R_p , AQY 和 F_v/F_m 均高于红舞姬、橙之梦, 说明三季黄枫对 CO₂ 的同化能力和利用效率高, 其自身具有高光合潜能, 可以进行更多光合物质生产与积累, 可以认为三季黄枫在各生境下均可正常生长, 且适应环境能力强于红舞姬、橙之梦, 其原因可能是三季黄枫在适应环境过程中逐渐形成适于自身生长发育的生理生态特性.

叶绿素荧光参数是一组用于描述植物光合生理状况和光合作用机理的变量或常数值, 反映了植物 PSII 的电子传递活性越大, 光能利用率越大^[34-35]; NPQ 是 PSII 反应中心以热形式耗散的过剩光能^[36-38]. 本研究结果表明, 生长于阴坡(H4)中的 3 种鸡爪槭与低海拔(H1)橙之梦的 q_p 低于其他生境生长的苗木, 说明阴坡中各品种鸡爪槭与低海拔中橙之梦 PSII 的电子传递活性低, 即光合活性低, 这与本试验 AQY, F_v/F_m 的结果一致; 不同生境下红舞姬、三季黄枫的 NPQ 差异无统计学意义, 橙之梦在 H1, H4 中的 NPQ 显著低于 H2, H3, 说明在不同生境下红舞姬、三季黄枫的热耗散或光保护能力相当, 而橙之梦在 H1, H4 中的热耗散能力较弱.

环境因子间通常是相互影响的, 并给植物生长和生理带来不同程度的效应^[39]. 本研究中, Chla, Chlb, Chls, Car, LSP, AQY, CSP, P_{nmax} , A_{nmax} , F_v/F_m , ETR 受生境及生境与品种的交互影响极显著, 说明上述生理指标对环境依赖性高于其他生理参数, 且不同物种对环境的响应并不一致. 环境因子包括海拔、光照、土壤、气温、湿度等的变化影响植物与环境之间的水、气和养分的交换, 进而影响植株的光合作用, 最终对植物的生长发育产生影响^[1, 40]. 坡向和坡度是重要的地形因子, 其调控水、热组合, 并且坡度能影响土壤水分渗透和地表径流, 进而影响植株对环境水分的吸收^[41-42]. RDA 分析表明, 环境因子中 pH 值、土壤含水率、海拔、坡向对鸡爪槭光合特征参数的解释量达到 77.95%, 说明它们是影响鸡爪槭光合特性的关键因子. 本研究发现, H4(阴坡)土壤 pH 值为 8.20、坡度为 32°, 各引种鸡爪槭表现出较弱的光合作用, 说明碱性土壤对引种鸡爪槭光合活性具有抑制作用, 可能是土壤 pH 值影响了土壤养分的转化、释放、有效性及植物根系吸收养分的能力^[43], 同时, 坡向与坡度共同作用影响了地表径流, 进而影响了土壤含水率, 对植物光合作用产生影响; 而 H3 土壤 pH 值为弱酸性, 海拔高、坡度缓, 土壤中含有较高的氮素和磷素, 这可能是 3 种鸡爪槭光合能力(P_{nmax} , ETR)显著提升的主要生理原因, 使 H3 中各引种鸡爪槭均表现出较好的适应性.

4 结论

生境差异对引种鸡爪槭的光合特性有显著影响, 而环境因子中 pH 值、土壤含水率、海拔、坡向对鸡爪槭光合特性起主导作用. 阴坡中各鸡爪槭的光合能力均较弱, 由此可知, 引种鸡爪槭不宜生长于含水率低、坡度陡的碱性阴坡土壤中; 而 H2 和 H3 的土壤为弱酸性, 且坡度缓、土壤含水率高, 3 种鸡爪槭均表现出较好的适应性. 在同一生境下, 三季黄枫的 P_{nmax} , A_{nmax} , α , R_p , AQY 和 F_v/F_m 均高于红舞姬、橙之梦,

表明三季黄枫捕获、传递光能以及进行能量转化的光合色素质量分数均大于其他2个品种;橙之梦在H1中AQY和 F_v/F_m 低于其他2个品种,说明橙之梦在中性、弱碱性的土壤中光合特性会受到影响,在酸性土壤中表现出较好的适应性,因此,可以认为三季黄枫生态幅宽且适应环境能力强,红舞姬次之,橙之梦最弱,适应性强的植物的光合速率高,光合产物积累量随之增加,有利于三季黄枫光合能力的提升,从而在竞争中保持优势地位.不同生境下3种鸡爪槭均表现出较好的呈色.

参考文献:

- [1] 于文英,高燕,逢玉娟,等.山东银莲花叶片形态结构对异质生境和海拔变化的响应[J].生态学报,2019,39(12):4413-4420.
- [2] 廖洪凯,李娟,龙健,等.贵州喀斯特山区花椒林小生境类型与土壤环境因子的关系[J].农业环境科学学报,2013,32(12):2429-2435.
- [3] 张静,李素慧,宋海燕,等.模拟喀斯特不同土壤生境下黑麦草对水分胁迫的生长和光合生理响应[J].生态学报,2020,40(4):1240-1248.
- [4] FULLANA-PERICÀS M, SOLER S, et al. Variations of Leaf Morphology, Photosynthetic Traits and Water-Use Efficiency in Western-Mediterranean Tomato Landraces [J]. *Photosynthetica*, 2017, 55(1): 121-133.
- [5] 王建华,任士福,史宝胜,等.遮荫对连翘光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J].生态学报,2011,31(7):1811-1817.
- [6] 张吉和,董勇,黄政,等.6种槭树在武汉地区引种栽培试验初报[J].湖北林业科技,2014,43(1):29-31,51.
- [7] 李霞,安雪,潘会堂.北京市园林彩叶植物种类及园林应用[J].中国园林,2010,26(3):62-68.
- [8] 孔杨勇.我国槭树属植物种质资源及其园林应用研究[J].北方园艺,2011(14):83-85.
- [9] 孟庆法,高红莉,赵凤兰,等.河南省野生槭树种子育苗试验研究[J].安徽农业科学,2009,37(27):13309-13311,13373.
- [10] 杨剑虹,王成林,代亨林.土壤农化分析与环境监测[M].北京:中国大地出版社,2008.
- [11] 谭星.山地丘陵区耕地土壤养分数字化制图研究[D].重庆:西南大学,2017.
- [12] 苍晶,赵会杰.植物生理学实验教程[M].北京:高等教育出版社,2013.
- [13] TAN X, WU J J, LIU Y, et al. Estimation of Leaf Color Variances of *Cotinus Coggygia* Based on Geographic and Environmental Variables [J]. *Journal of Forestry Research*, 2021, 32(2): 609-622.
- [14] 叶子飘,于强.光合作用光响应模型的比较[J].植物生态学报,2008,32(6):1356-1361.
- [15] 胡永红,秦俊,蒋昌华,等.上海地区秋色叶成因的调查与分析[J].东北林业大学学报,2004,32(5):84-86.
- [16] 朱婷,章陆杨,郝亮,等.基于Lab模型的三种观赏草叶色研究[J].草地学报,2018,26(5):1267-1272.
- [17] JACKOWSKI G, KACPRZAK K, JANSSEN S. Identification of Lhcb1/Lhcb2/Lhcb3 Heterotrimers of the Main Light-Harvesting Chlorophyll a/B-Protein Complex of Photosystem II (LHC II) [J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, 2001, 1504(2/3): 340-345.
- [18] APEL K, GOLLMER I, BATSCHAUER A. The Light-Dependent Control of Chloroplast Development in Barley (*Hordeum Vulgare* L.) [J]. *Journal of Cellular Biochemistry*, 1983, 23(1/4): 181-189.
- [19] WU Z M, ZHANG X, HE B, et al. A Chlorophyll-Deficient Rice Mutant with Impaired Chlorophyllide Esterification in Chlorophyll Biosynthesis [J]. *Plant Physiology*, 2007, 145(1): 29-40.
- [20] ZHANG H T, LI J J, YOO J H, et al. Rice Chlorina-1 and Chlorina-9 Encode ChlD and ChlI Subunits of Mg-Chelatase, A Key Enzyme for Chlorophyll Synthesis and Chloroplast Development [J]. *Plant Molecular Biology*, 2006, 62(3): 325-337.
- [21] 吴志庄,高贵宾,欧建德,等.生物炭肥对毛竹林下三叶青叶绿素含量、光合与荧光特性的影响[J].西北林学院学报,2017,32(5):59-63,103.
- [22] 谢春,周长芳,龙水云,等.挺水植物与浮叶植物光合荧光特性的差异[J].生态学报,2018,38(7):2493-2502.
- [23] 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.

- [24] SHARP R E, MATTHEWS M A, BOYER J S. Kok Effect and the Quantum Yield of Photosynthesis [J]. *Plant Physiology*, 1984, 75(1): 95-101.
- [25] 陈建, 张光灿, 张淑勇, 等. 辽东柞木光合和蒸腾作用对光照和土壤水分的响应过程 [J]. *应用生态学报*, 2008, 19(6): 1185-1190.
- [26] DEMMIG B, BJÖRKMANN O. Comparison of the Effect of Excessive Light on Chlorophyll Fluorescence (77K) and Photon Yield of O₂ Evolution in Leaves of Higher Plants [J]. *Planta*, 1987, 171(2): 171-184.
- [27] BJÖRKMANN O, DEMMIG B. Photon Yield of O₂ Evolution and Chlorophyll Fluorescence Characteristics at 77 K among Vascular Plants of Diverse Origins [J]. *Planta*, 1987, 170(4): 489-504.
- [28] 李晖, 田昆, 刘国栋, 等. 海拔变化对高原湿地优势植物叶绿素荧光特性的影响 [J]. *生态学报*, 2018, 38(20): 7421-7434.
- [29] HIRATSUKA S, SUZUKI M, NISHIMURA H, et al. Fruit Photosynthesis in Satsuma Mandarin [J]. *Plant Science*, 2015, 241: 65-69.
- [30] SHARKEY T D, BERNACCHI C J, FARQUHAR G D, et al. Fitting Photosynthetic Carbon Dioxide Response Curves for C₃ Leaves [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2007, 30(9): 1035-1040.
- [31] 王小菲, 高文强, 刘建锋, 等. 不同生境对栓皮栎幼苗光合生理特性的影响 [J]. *生态学报*, 2016, 36(24): 8062-8070.
- [32] BUSCH F A. Photorespiration in the Context of Rubisco Biochemistry, CO₂ Diffusion and Metabolism [J]. *The Plant Journal*, 2020, 101(4): 919-939.
- [33] 李威, 杨德光, 牟尧, 等. 去遮荫后东北红豆杉幼苗和幼树光合特性对比 [J]. *林业科学*, 2018, 54(2): 179-185.
- [34] 宋旭丽, 胡春梅, 孟静静, 等. NaCl 胁迫加重强光胁迫下超大甜椒叶片的光系统 II 和光系统 I 的光抑制 [J]. *植物生态学报*, 2011, 35(6): 681-686.
- [35] 张永江, 侯名语, 李存东. 叶绿素荧光分析技术及在作物胁迫生理研究中的应用 [C] // 中国作物学会. 作物逆境生理研究进展——中国作物生理第十次学术研讨会文集. 北京: 科学出版社, 2007: 8.
- [36] GENTY B, HARBINSON J, BRIANTAIS J M, et al. The Relationship between Non-Photochemical Quenching of Chlorophyll Fluorescence and the Rate of Photosystem 2 Photochemistry in Leaves [J]. *Photosynthesis Research*, 1990, 25(3): 249-257.
- [37] BRESTIC M, ZIVCAK M, KUNDERLIKOVÁ K, et al. High Temperature Specifically Affects the Photoprotective Responses of Chlorophyll B-Deficient Wheat Mutant Lines [J]. *Photosynthesis Research*, 2016, 130(1): 251-266.
- [38] ÖGREN E. Prediction of Photoinhibition of Photosynthesis from Measurements of Fluorescence Quenching Components [J]. *Planta*, 1991, 184(4): 538-544.
- [39] 钱申, 王志侠, 陈慧妹, 等. 不同微生境中水光温变化对毛尖紫萼藓叶绿素荧光特性的影响 [J]. *生态学报*, 2021, 41(4): 1482-1491.
- [40] KÖRNER C. The Use of 'Altitude' in Ecological Research [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2007, 22(11): 569-574.
- [41] 田秋玲, 乐佳兴, 吴焦焦, 等. 西南丘陵地区紫色土酸性对无患子幼树生长和光合特性的影响 [J]. *生态学报*, 2020, 40(11): 3756-3763.
- [42] 安文明, 梁海斌, 王聪, 等. 黄土高原阴/阳坡向林草土壤水分随退耕年限的变化特征 [J]. *生态学报*, 2017, 37(18): 6120-6127.
- [43] 王雪艳, 曹建军, 张小芳, 等. 地形因子对黄土高原山杏叶片功能性状的影响 [J]. *应用生态学报*, 2019, 30(8): 2591-2599.