

太白山 4 种药用植物光合生理特性研究

王晓冰^{1,2}, 刘建军^{2*}, 张士济³

(1. 西北农林科技大学 创新实验学院, 陕西 杨陵 712100; 2. 西北农林科技大学 林学院, 陕西 杨陵 712100;

3. 户县中心苗圃, 陕西 户县 710300)

摘要:以太白山北坡人工栽培的药用植物商陆(*Phytolacca acinosa*)、大黄(*Rheum officinale*)、铁筷子(*Helleborus thibetanus*)和大百合(*Cardiocrinum giganteum*)为试验对象,测定了其净光合速率(P_n)日变化和光合色素含量,并估算光补偿点、光饱和点和最大净光合速率,探究这 4 种药用植物的光合生理特性。结果表明:大黄属喜光植物,对强光的利用能力强,在强光下光合能力高;商陆既能高效利用强光,又有一定耐阴性。商陆和大黄的光合作用日变化为“双峰”型,有光合“午休”现象,造成光合“午休”的原因是气孔限制和相关酶活性降低。铁筷子和大百合为喜阴植物,光合色素含量高,叶绿素 a/b 值低,对弱光利用能力强,但不耐强光。在林外强光下铁筷子和大百合的净光合速率受抑制,造成铁筷子 8:00 之后净光合速率降低是因为光抑制和气孔限制,大百合净光合速率降低则是因为高温强光胁迫。

关键词:药用植物;光合特性;耐阴性

中图分类号:S718.43

文献标志码:A

文章编号:1001-7461(2013)04-0006-05

Photosynthetic Physiological Characteristics of Four Medicinal Plants in the Taibai Mountain

WANG Xiao-bing^{1,2}, LIU Jian-jun^{2*}, ZHANG Shi-ji³

(1. Innovation Experimental College, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3. Huxian Center Nursery, Huxian, Shaanxi 710300, China)

Abstract: In order to provide basic data for cultivation, photosynthetic physiological characteristics of four medicinal plants (*Phytolacca acinosa*, *Rheum officinale*, *Helleborus thibetanus* and *Cardiocrinum giganteum*) cultivated in the northern slope of Taibai Mountain were studied. The results showed that *R. officinale* was a heliophilous plant, which could effectively use high light, and had a higher net photosynthetic rate. *P. acinosa* demonstrated higher capability to use high light, however, it also exhibited shade tolerance. The diurnal changes of photosynthesis of *P. acinosa* and *R. officinale* showed a typical double-peak curve with a slight “midday depression of photosynthesis” due to the stomatal limitation and the decrease of relevant enzymatic activity. *H. thibetanus* and *C. giganteum* were sciophilous plants with high photosynthetic pigment content, low ratio of Chl a/b, they could utilize weak light effectively. Their photosyntheses were suppressed when they were fully exposed under the sunshine outside of the forest. The reasons for the decrease of net photosynthesis for *H. thibetanus* after 8 am were due to photoinhibition and stomatal limitation, for *C. giganteum* however, it was because of the high temperature and strong light stress.

Key words: medicinal plant; photosynthetic characteristic; shade tolerance

太白山有 800 余种中草药资源^[1],被人们称为天然药材的宝库。长期以来,周边群众和各地药农入山采药者甚多,药用植物资源遭到严重破坏。近年来

人们一直在为太白山药用植物资源开发和保护提出建议和对策,其中建立药用植物园,对药用植物引种驯化,培育种苗,推广栽培有重要参考价值^[2]。

收稿日期:2012-11-25 修回日期:2013-01-24

基金项目:国家林业公益性行业科研专项(200904004)。

作者简介:王晓冰,男,本硕博连读生,研究方向:森林生态。E-mail:308492258@qq.com

*通信作者:刘建军,男,教授,博士生导师,研究方向:生态学。E-mail:Ljj@nwsuaf.edu.cn

药用植物在长期适应过程中已经形成了对所在自然环境的适应性。光对药用植物的形态建成和生殖器官的发育影响很大,光合作用的产物是药用植物生长发育的物质基础,光合作用能力直接决定药用植物的产量^[3]。根据各种植物对光照强度的需求不同,通常分为阳生植物、阴生植物和中间型植物^[4]。阳生植物要求生长在直射阳光充足的地方,若缺乏阳光,植株生长不良,产量低^[5]。阴生植物不能忍受强烈的日光照射,喜欢生长在阴湿的环境或树林中^[6]。中间型植物在日光照射良好环境能生长。

以太白山地区的药用植物商陆(*Phytolacca acinosa*)、大黄(*Rheum officinale*)、铁筷子(*Helleborus thibetanus*)和大百合(*Cardiocrinum giganteum*)为试验对象,测定了它们的净光合速率日变化和光合色素含量,通过它们的光饱和点、光补偿点和光合色素含量判定其耐阴性和光合能力,并结合生理生态因子对净光合速率日变化的影响,研究这4种药用植物的光合生理特性,为推广栽培提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验样地

试验样地设在处于秦岭北坡的太白山自然保护区蒿坪管理站,海拔1 135 m,年均温12.7~8.7℃,≥10℃有效积温3 200~4 000℃,1月平均温度-7~2℃,7月平均温度20~23℃,霜期10月上旬至翌年3月下旬,生长期150~180 d,土壤冻结期1~2个月,年降水量650~800 mm,属典型的内陆季风气候区,在垂直气候带上处于暖温带。

1.2 植物材料

商陆、大黄、铁筷子、大百合植物材料于2009年由自然分布地移栽至位于蒿坪管理站的试验样地。

1.3 测定方法

实验选在2012年6月上旬的晴天进行,此时这些植物处于生长旺盛期。在样地里挑出长势较好的植株,选择无病虫害的叶片为试验对象,进行光合作用和光合色素含量的测定。

1.3.1 光合作用和生理生态因子的测定 使用美国LI-COR公司生产的Li-6400便携式光合测定系统,在自然状态下测定植物叶片的净光合速率(P_n),测定时间段为8:00-18:00,每2 h测定1次,每次测量记录5个值,取平均值。Li-6400便携式光合测定系统同时记录了温度(T_a)、相对湿度(RH)、光合有效辐射(PAR)、气孔导度(G_s)等生理生态因子。

1.3.2 净光合速率对光合有效辐射的响应(P_n -

PAR) 使用红蓝光源,设定Li-6400便携式光合测定系统中的光量子通量密度($PPFD$)为0、25、50、100、150、200、300、400、600、800、1 000、1 200、1 400、1 600、1 800、2 000、2 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。温度为27℃,利用 CO_2 注入系统设定 CO_2 浓度为390 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,实际为390±10 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。测定叶片净光合速率对光合有效辐射的响应,利用非直角双曲线模型:

$$P_n = \frac{aI + P_{\max} - \sqrt{(aI + P_{\max})^2 - 4akIP_{\max}}}{2k} - R_d \quad (1)$$

拟合光响应曲线,光补偿点和光饱和点根据光响应方程进行估算,即用 P_n 达到 P_{\max} 的一定程度时解得的 I 值来估计光饱和点,用 P_n 为0时的 I 值估计光补偿点^[7]。式中 P_n 为净光合速率($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), a 表观光量子利用效率, I 为光量子通量密度($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), P_{\max} 为最大总光合速率($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), R_d 为暗呼吸效率($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), k 反映光合曲线的弯曲程度。

1.3.3 光合色素含量的测定 剪下测定过光合作用的叶片,装进保鲜盒冷藏带回实验室。取待测样品0.1 g,加80%丙酮研磨,并将提取液定容至25 mL,用UV-1800型紫外-可见分光光度计测定提取液在波长663、645 nm和470 nm下的吸光度,计算叶绿素和类胡萝卜素的含量^[8]。

1.4 数据处理

数据分析和处理采用Microsoft Excel和DPS软件。净光合速率日变化与生理生态因子的关系采用回归分析,光合参数和光合色素含量利用Duncan新复极差法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 环境因子日变化

影响植物光合作用的环境因子包括温度、水分、光合有效辐射等。试验地一天内温度(T_a)、相对湿度(RH)、光合有效辐射(PAR)的变化见图1。

在一天中3个环境因子的变化均呈单峰型。 PAR 在8:00-14:00间由589 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 增至1 989 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,之后逐渐下降至18:00降到最低,仅为91 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。 T_a 主要受 PAR 影响($r=0.899^{**}$),在12:00时最大,为40.9℃,至18:00时降至22.3℃。 RH 与 PAR 和 T_a 呈极显著负相关($p<0.01$),相关系数 r_1 、 r_2 分别为-0.945^{**}、-0.941^{**},在12:00时最小,为18%,18:00时增至58%。

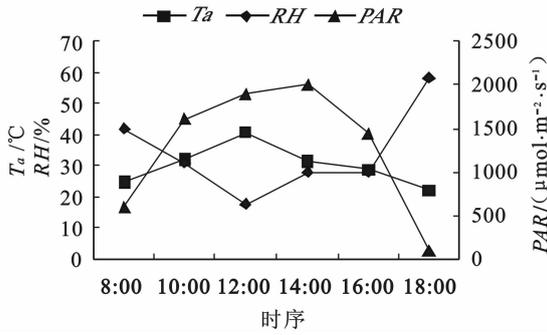


图1 环境因子日变化

Fig. 1 The diurnal variation of environmental factors

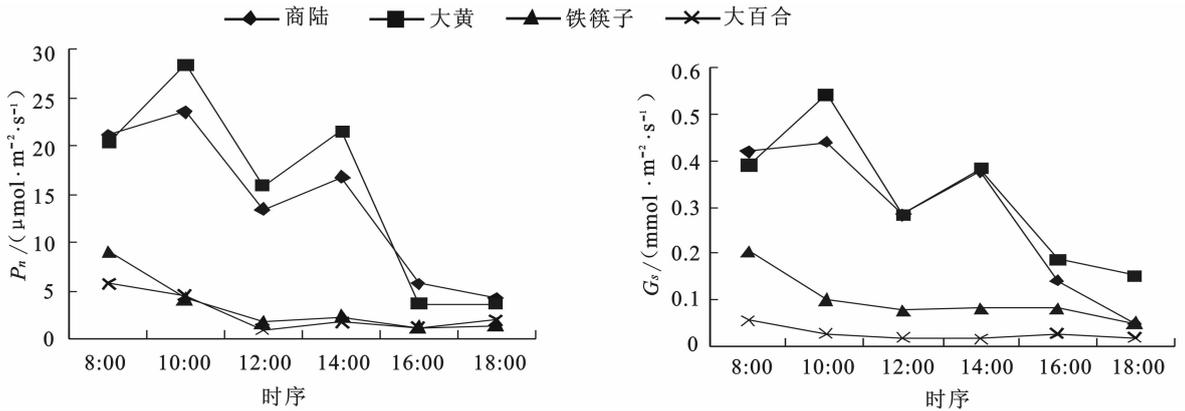
图2 气孔导度(G_s)和净光合速率(P_n)日变化

Fig. 2 The diurnal variation of stomatal conductance and net photosynthetic rate

2.3 净光合速率(P_n)日变化与生理生态因子的关系

P_n 与生理生态因子的通径分析结果表明,商陆和大黄的 P_n 与 PAR 和 G_s 呈极显著正相关,与 T_a 和 RH 不相关。铁筷子和大百合的 P_n 只与 G_s 呈极显著正相关,与 RH 和 PAR 不相关,而与 T_a 呈负相关。由生理生态因子对这 4 种药用植物一天内 P_n 的决策系数知,影响商陆和大黄 P_n 日变化的决定因子是 PAR 和 G_s , PAR 是主要决定因子;限制因子为 T_a 和 RH ,其中 T_a 是商陆 P_n 日变化的主要限制因子, T_a 和 RH 对大黄 P_n 的限制作用很小。 G_s 是铁筷子 P_n 日变化的主要决定因子, T_a 和 PAR 也对 P_n 有一定促进作用,但影响很小; RH 是铁筷子 P_n 日变化的限制因子。 T_a 、 RH 、 PAR 和 G_s 均是大百合 P_n 日变化的限制因子,其中 T_a 是最重要的限制因子(表 1)。

2.4 光合参数比较

由 P_n 的光响应(图 3)知,4 种药用植物的呼吸速率由小到大依次为:大百合 < 铁筷子 < 商陆 < 大黄。在 PAR 为 $0 \sim 100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 范围内,4 种药用植物的 P_n 与 PAR 接近于线性关系,大百合的 P_n 在这个范围内最大,而大黄的 P_n 最小。铁筷子和大百合的 P_n 在 PAR 为 $100 \sim 300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}$

2.2 气孔导度(G_s)和净光合速率(P_n)日变化

一天中商陆和大黄的 G_s 和 P_n 变化呈典型的双峰型,且第 1 个峰值 > 第 2 个峰值。这是由于早晨光强和温度低, G_s 和 P_n 也较低,随着光强增加、温度升高, G_s 增加, P_n 明显增强,在 10:00 左右达到第 1 个峰值,此时 PAR 为 $1\ 611 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, T_a 为 $32 \text{ }^\circ\text{C}$ 。12:00 左右,商陆和大黄处于光合“午休”状态, G_s 减小, P_n 也降低,14:00 左右 G_s 和 P_n 达到第 2 个峰值。而铁筷子、大百合的 G_s 和 P_n 在 8:00 时最大,此后一直处于较低水平,无明显的光合“午休”现象(图 2)。

$\cdot \text{s}^{-1}$ 内缓慢增长,并达到饱和,在 $300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以后趋于平稳。商陆和大黄的 P_n 在 PAR 为 $100 \sim 1\ 000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 内增长迅速,并分别在 $1\ 000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $1\ 600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右接近饱和。根据非直角双曲线模型拟合出的光响应曲线方程估算得这 4 种药用植物的光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)和最大净光合速率(表 2)。结果表明,大黄的 LCP 和 LSP 均显著高于另外 3 种药用植物,商陆和铁筷子的 LCP 无显著差异,高于大百合,铁筷子和大百合的 LSP 显著低于商陆。铁筷子和大百合的最大净光合速率显著低于商陆与 大黄,而商陆又低于 大黄。

2.5 光合色素含量比较

植物的光合色素主要包含叶绿素和类胡萝卜素。植物叶绿素含量既取决于立地条件,又取决于植物品种的特性,决定了植物吸收和转化光能的能力。实验测得(表 3),在这 4 种药用植物中,铁筷子的叶绿素含量最高,商陆和大百合次之,大黄的叶绿素含量最低,然而大黄的叶绿素 a/b 值最高,大百合的叶绿素 a/b 值最小,商陆和铁筷子居中。4 种药用植物中铁筷子和大百合具有最高的类胡萝卜素含量。

表 1 净光合速率的主要影响因子间的通径分析

Table 1 Path analysis on the net photosynthetic rate and its affecting factors

药用植物	影响因子	直接作用	间接作用				总作用	决策系数
			T_a	RH	PAR	G_s		
商陆	T_a	-0.247 2						
	RH	0.001 7	0.220 8	-0.001 6	0.225 2	0.202 1	0.178 5	-0.149 380
	PAR	0.368 7	-0.150 9	-0.001 1	-0.230 7	-0.271 1	-0.279 3	-0.000 950
	G_s	0.810 3	-0.061 6	-0.000 6	0.198 4	0.436 0	0.652 7**	0.345 357
大黄	T_a	-0.000 8						
	RH	0.121 1	0.000 8	-0.108 1	0.244 4	0.104 9	0.240 4	-0.000 390
	PAR	0.333 9	-0.000 6	-0.084 3	-0.232 5	-0.200 4	-0.311 0	-0.090 010
	G_s	0.793 8	-0.000 1	-0.030 6	0.211 4	0.502 5	0.751 5**	0.390 402
铁筷子	T_a	-0.064 2						
	RH	0.154 7	0.055 7	-0.134 4	0.092 8	-0.130 8	-0.236 6	0.026 247
	PAR	0.142 5	-0.041 8	-0.067 1	-0.061 9	-0.104 2	0.044 3	-0.010 180
	G_s	0.942 9	0.008 9	-0.017 1	0.038 7	0.255 8	0.289 4	0.062 163
大百合	T_a	-2.669 7						
	RH	-1.504 3	2.357 0	1.328 0	0.883 1	0.092 6	-0.366 0	-5.173 310
	PAR	1.371 3	-1.719 4	0.685 5	-0.624 9	-0.031 0	0.196 8	-2.854 550
	G_s	-0.235 1	1.052 0	-0.198 2	0.212 8	-0.036 5	0.300 9	-1.054 840

注: ** 表示极显著 ($p < 0.01$)。

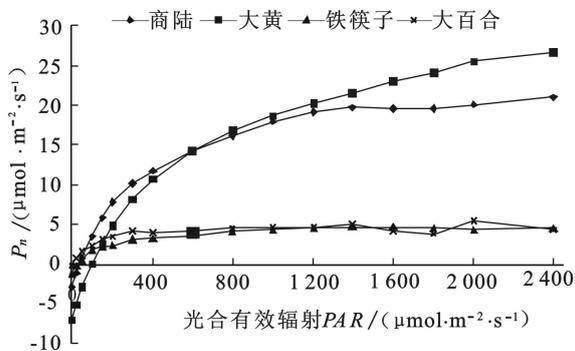


图 3 净光合速率对光合有效辐射的响应

Fig. 3 The response of net photosynthetic rate to photosynthetically active radiation

表 2 4 种药用植物光合参数 ($\bar{x}, n=3$)

Table 2 The photosynthetic index of the four medicinal plants ($\bar{x}, n=3$)

药用植物	LCP	LSP	P_{max}
	/ $(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$		
商陆	45 ± 6.03 b	1 052 ± 113.16 b	21.8 ± 2.02 b
大黄	106 ± 10.97 a	1 558 ± 162.97 a	29.7 ± 2.86 a
铁筷子	38 ± 6.56 b	307 ± 42.67 c	5.8 ± 0.76 c
大百合	7 ± 1.53 c	261 ± 12.17 c	5.0 ± 0.53 c

注: 同列中不同字母表示差异显著 ($p < 0.05$), 表 3 同。

表 3 4 种药用植物光合色素的含量 ($\bar{x}, n=3$)

Table 3 Photosynthetic pigment content of the four medicinal plants ($\bar{x}, n=3$)

药用植物	叶绿素/ ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	类胡萝卜素/ ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	叶绿素 a/b
商陆	1.769 ± 0.021 2 b	0.342 ± 0.016 4 b	2.880 ± 0.007 0 b
大黄	1.085 ± 0.032 1 c	0.204 ± 0.015 1 c	3.189 ± 0.402 0 a
铁筷子	1.919 ± 0.061 7 a	0.417 ± 0.020 4 a	2.861 ± 0.086 3 b
大百合	1.701 ± 0.102 1 b	0.396 ± 0.017 8 a	2.471 ± 0.073 2 c

3 结论与讨论

3.1 4 种药用植物的耐阴性和光合能力

植物的光补偿点 (LCP)、光饱和点 (LSP) 和最大净光合速率能直观反映植物的耐阴性和光合能力。植物的 LCP 低, 意味着植物较强的利用弱光的能力; LSP 低, 则表明植物光合作用速率随光量子密度的增大而迅速增加, 很快即达到最大效率。因而, 较低的 LCP 和 LSP 使植物在光限制条件下以最大能力利用低光量子密度, 进行最大可能的光合作用, 从而提高有机物质的积累, 满足其生存生长的能量需要^[9]。本试验中, 大黄的 LSP 和最大净光合速率远高于银杏^[10], 说明它对强光的利用能力强, 在强光下光合能力也高。高达 $106 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的 LCP 则表明它的耐阴性差。铁筷子和大百合的 LCP 低于薇甘菊 ($40 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)^[11], 表明它们对弱光的利用能力高, 耐阴性强。商陆的 LCP 与鸭茅 ($(45.54 \pm 2.18) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)^[12] 接近, 而 LSP 高于刺槐 ($875.2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)^[13], 并且有较高的最大净光合速率, 说明它光合作用的有效范围大, 对光照的适应能力最大。

叶绿素的含量也与植物的耐阴性有关^[14]。本研究发现, 商陆和大百合的叶绿素含量无显著差异, 但商陆的 LSP 和最大净光合速率显著高于大百合; 大黄的叶绿素含量显著低于商陆, 然而 LSP 却显著高于商陆, 最大净光合速率无显著差异。说明叶绿素含量与 LSP 和最大净光合速率并不直接相关。商陆、铁筷子和大百合的 LCP 均低于大黄, 同时叶绿素 a/b 值也比大黄低, 但叶绿素和类胡萝卜素含量高于大黄, 这可能是因为叶绿素的含量高的植物

吸收弱光能力强,因而具有较好的耐阴性。此外,有研究发现,低的叶绿素 a/b 值能提高植物对远红光的吸收,因而在弱光下,具有较低的叶绿素 a/b 值的植物,也具有较高的光合活性^[15]。

3.2 4 种药用植物的净光合速率日变化

商陆和大黄的净光合速率日变化为双峰型,出现了光合“午休”现象。这是植物对炎热夏季的一种有益的生态适应和自我调节机制的表现^[16]。引起植物叶片净光合速率中午降低的植物自身因素包括气孔因素和非气孔因素,气孔因素是中午田间的强光照,高温,低湿度等环境因子引起植物气孔的部分关闭,CO₂ 进入叶片受阻而使光合下降^[17],而非气孔因素是指由于温度过高,导致叶肉细胞自身羧化酶活性的下降而引起的净光合速率降低^[18]。另外,在晴天长时间高光强下,光抑制和光呼吸加强,也能导致中午净光合速率下降^[19]。商陆和大黄的 P_n 对 PAR 响应表明,商陆和大黄在强光(1 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上)下仍然具有很高的 P_n (分别达到 19.5、26.6 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上),因此光抑制和光呼吸不是限制这个时间 P_n 的因素。12:00 时, RH 降到了一天中的最低点, G_s 也较 10:00 和 14:00 时低,所以气孔因素是导致此时净光合速率低的原因之一。另外,此时 T_a 达到 40.9 °C,前人研究发现光合作用关键酶 Rubisco 的最适活化温度在 25 °C ~ 30 °C,其活性的高低直接影响光合速率的大小^[20],当叶片温度过高时会影响机体内的一些相关酶的活性,不利于其光合作用的进行,所以非气孔因素——叶肉细胞自身羧化酶活性的下降也是导致这 2 种植物中午 P_n 下降的原因。

铁筷子和大百合的净光合速率日变化较特殊,为“一降不起”型,这 2 种植物的最大净光合速率最大值分别为 9.1 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 5.8 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,并且出现在 8:00 左右,此后净光合速率迅速下降,与张景光等对虫实的光合作用日变化研究结果相似^[21]。这两种植物的 P_n 对 PAR 响应中, $PAR > 1\ 400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时 P_n 有下降趋势,说明在强光下可能发生了光抑制现象。光合作用日变化与生理生态因子的相关分析表明, G_s 是铁筷子 P_n 的主要影响因子,而一天内铁筷子的 G_s 一直较低,因此气孔限制是造成白天 P_n 低的一个原因; T_a 是大百合 P_n 的主要限制因子,6 月份 T_a 较高是限制其 P_n 的主要原因。有研究认为,高温强光造成活性中心的潜在活性和原初光能转换效率减弱,使光合电子传递受阻^[22],是限制光合作用的因素。

大黄对强光利用率高,但耐阴性差,属喜光植物,宜栽培在直射阳光充足的环境以提高产量。铁筷子和大百合耐阴性强,但不耐强光,林外栽培环境

易对其光合作用产生抑制作用,不利于生长,属喜阴植物,可采取林药间作的栽培方式。商陆对光强适应范围大,既能高效利用强光,又有一定耐阴性,若要增加其光合速率并提高产量,建议在光照较强的环境栽培。

参考文献:

- [1] 李家骏. 太白山自然保护区综合考察论文集[M]. 西安:陕西师范大学出版社,1989:202-233.
- [2] 王秋玲,牛琼华,杜永妮,等. 太白山药用植物资源及其保护利用[J]. 中国林副特产,2009(2):66-67.
WANG Q L, NIU Q H, DU Y N, *et al.*, Taibai Mountain yam plant resource and protection[J]. Forest By-Product and Speciality in China, 2009(2):66-67(in Chinese)
- [3] 林文雄,王庆亚. 药用植物生态学[M]. 北京:中国林业出版社,2007.
- [4] 郭巧生. 药用植物栽培学[M]. 北京:高等教育出版社,2004.
- [5] 李永宁,程旭,黄选瑞,等. 金莲花产量调查及其与环境因子的关系研究[J]. 西北林学院学报,2012,27(2):75-78.
LI Y N, CHENG X, HUANG X R, *et al.* Studies on surveying yield of *Trollius chinensis* and relationship between yield and environmental factors[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2012, 27(2):75-78(in Chinese)
- [6] 王继永,王文全,刘勇,等. 林药间作系统中药用植物光合生理适应性规律研究[J]. 林业科学研究,2003,16(2):129-134.
WANG J Y, WANG W Q, LIU Y, *et al.*, Studies on the photosynthesis and physiological adaptability of medicinal plants in tree-medicinal plant intercropping system[J]. Forest Research, 2003, 16(2):129-134(in Chinese)
- [7] 钱莲文,张新时,杨智杰,等. 几种光合作用光响应典型模型的比较研究[J]. 武汉植物学研究,2009,27(2):197-203.
QIAN L W, ZHANG X S, YANG Z J, *et al.* Comparison of different light response models for photosynthesis [J]. Journal of Wuhan Botanical Research, 2009, 27(2):197-203(in Chinese)
- [8] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京:高等教育出版社,2006
- [9] 王雁,苏雪痕,彭镇华,等. 植物耐荫性研究进展[J]. 林业科学研究,2002,15(3):349-355.
WANG Y, SU X H, PENG Z H, *et al.* Review of studies on plant shade-tolerance[J]. Forest Research, 2002, 15(3):349-355(in Chinese)
- [10] 陶俊,陈鹏,余旭东,等. 银杏光合特性的研究[J]. 园艺学报,1999,26(3):157-160.
TAO J, CHEN P, SHE X D, *et al.* Studies on the photosynthetic characteristics of *Ginkgo*[J]. Acta Horticulturae Sinica, 1999, 26(3):157-160(in Chinese)
- [11] 温达志,叶万辉,冯惠玲,等. 外来入侵杂草薇甘菊及其伴生种基本光合特性的比较[J]. 热带亚热带植物学报,2000,8(2):139-146.
WEN D Z, YE W H, FENG H L, *et al.* Comparison of basic photosynthetic characteristics between exotic invader weed *Mikania micrantha* and its companion species[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2000, 8(2):139-146(in Chinese)