

遮阴对台湾栾木(*Alnus formosana*) 幼苗生长和生理特性的影响

姚平¹, 石新生², 陶建军^{3,*}

(1. 四川省阿坝藏族羌族自治州黑水县林业局, 四川 黑水 623500;

2. 四川省阿坝藏族羌族自治州川西林业局, 四川 理县 623102;

3. 四川农业大学城乡建设学院, 四川 都江堰 611800)

摘要: 通过设置3个光照强度, 模拟森林幼苗生长的旷地、林窗和林下光环境, 研究了不同透光率(100%、50%和15%)对外来种台湾栾木幼苗的生长和生理特性的影响。研究表明, 随着遮阴强度的增加, 台湾栾木幼苗的株高和基径呈先升高后降低的趋势; 净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)和气孔导度(G_s)逐渐降低, 而胞间 CO_2 浓度(C_i)增大。在不同的遮阴条件下, 叶绿素a(Chla)、叶绿素b(Chlb)和总叶绿素含量随着透光率的降低而升高; 类胡萝卜素(Car)含量、叶绿素a/b(Chla/b)和比叶重(LMA)则反之。随着光照强度的降低, 台湾栾木幼苗叶片的可溶性糖先降低后升高, 脯氨酸(pro)含量逐渐增加。由此表明, 台湾栾木幼苗不能适应林外强光, 适度遮阴的林窗有利于生长, 这为造林育苗和植被恢复提供了科学参考。

关键词: 台湾栾木; 遮阴; 生长; 生理; 光合作用; 渗透调节

中图分类号: S718.4

文献标识码: A

文章编号: 1003-5508(2013)03-0069-06

Effects of Shading on Growth and Physiological Characteristics of *Alnus formosana* Seedlings

YAO Ping¹, SHI Xin-sheng², TAO Jian-jun^{3,*}

(1. Heishui County Forestry Bureau of Aba Tibetan and Qiang Autonomous Prefecture, Heishui 623500, Sichuan, China;

2. Chuanxi Forestry Bureau of Aba Tibetan and Qiang Autonomous Prefecture, Lixian 623102, Sichuan, China;

3. Urban and Rural Development College of Sichuan Agricultural University, Dujiangyan 611800, Sichuan, China)

Abstract: In order to understand the effects of shading on the growth of *Alnus formosana*, 100%, 50% and 15% of transmittance were simulated according to the light regimes in the forest opening, forest gap and forest canopy. Studies were made of the growth and physiological characteristics of *A. formosana* seedlings planted in different shading treatments. The results showed that with shading intensity increasing, plant height and base diameter showed the trend of first increasing and then decreasing, while net photosynthetic rate(P_n), transpiration rate(T_r) and stomatal conductance(G_s) gradually reduced except for intercellular CO_2 concentration(C_i). Under different shading conditions, chlorophyll a(Chla), chlorophyll b(Chlb) and total chlorophyll content increased with transmittance decreasing, however, carotenoids(Car) content, chlorophyll a/b(Chla/b) and lamina mass per unit area(LMA) were opposite. In addition, with the reduction of light intensity, soluble sugar exhibited first decreasing and then increasing, while proline(pro) content gradually increased in leaves of *A. formosana* seedlings. Therefore, it was suggested that *A. formosana* seedlings could not adapt to the high-light environments outside forest, but moderate shading, that is to say, canopy gaps would benefit the seedling growth. At the same time, it also provided a scientific reference for forestation, breeding and vegetation recovery.

收稿日期: 2013-01-28

作者简介: 姚平(1967-) 本科, 主要从事营造林、森林管护与管理工作。

Key words: *A. formosana* , Shading , Growth , Physiological , Photosynthesis , Osmoregulation

光是影响植物生长、存活、分布以及森林群落演替的重要生态因子^[1]。林窗的特性、季节以及天气等的变化常使林下光照处在不断的变化中。近年来,森林经受着诸多人工干扰活动和自然灾害的影响^[2],形成了森林环境和资源的异质性。研究表明,不同植物对森林光照的反应受当前光环境及其历史光环境的复合影响^[3]。幼苗作为森林群落演替更新的重要阶段,与林内光照有较大关联性^[4]。遮阴下,植物幼苗叶片的适阴性表现为叶绿素含量增加^[5],叶绿素 a/b 降低^[6],类胡萝卜素(Car)含量降低^[7],净光合速率也下降(P_n)^[8]等。同时,叶片渗透调节物质(如脯氨酸、可溶性糖等)含量的变化也是对光照胁迫适应性的响应^[6]。

台湾桫木(*Alnus formosana*)属桦木科桫木属,原产台湾,为优良的纸浆材林和植被恢复树种^[9]及重要的药用植物^[10]。南非于1982年成功引种^[11],我国福建南平和四川等地也相继引种成功。同时,在引种地均能正常生长发育、开花结实,并能更新^[12]。台湾桫木作为外来物种必须得到深入地研究。先前的学者已经对台湾桫木做了部分研究^[9-13],而关于遮阴对幼苗的生长生理的研究还尚未报道。本试验以外来种台湾桫木(*A. formosana*)幼苗为研究对象,模拟旷地、林窗和林下设置3个遮阴处理,研究其对幼苗的生长和生理特性的影响,为台湾桫木驯化提供科学的依据,也为山地林木造林育种以及植被恢复等提供理论依据。

1 材料与方法

本研究在都江堰市灵岩山林场进行(31°01'N, 103°35'E),属四川盆地西缘山地。海拔400 m~1 600 m,年平均气温15.2℃,10℃的年积温4 677.1℃,年降水量1 300 mm~1 800 mm。

1.1 试验材料与试验设计

2009年12月至2010年1月从基地附近采摘健壮无病虫害母树的成熟种子,阴凉地晾晒脱粒,筛去腊粉,然后用双层塑料薄膜袋密封包装在0~5℃的冰箱中贮藏^[14]。2010年3月10日将种子置于人工气候箱中进行催芽,10 d~20 d种子发芽,待具两片真叶时移植到内径30 cm、高23 cm、容积约为15 L的塑料盆中,盆上面装10 cm森林土,下面10 cm装大田土,森林土取自试验基地附近林中10 cm

以上表土,5月8日移栽完成。

试验分别模拟旷地(砍伐迹地)、林窗及林下光照强度,采用钢管搭建的5 m×5 m×2 m大小,不同层数黑色尼龙网控制光照强度的荫棚和全自然光照(100% LT₁)下进行。为了保持地表空气流通,棚架四周封闭至地面25 cm处。在研究区内,踏查选取林窗和林下2块相距约200 m,海拔约700 m的自然样地,于2010年6月上旬晴天的08:00~18:00进行光强的测定。将Li-190光量子探头分别置于林窗、林下及设置的2个荫棚内,连接Li-6400光照测定系统测定光合光量子通量密度,每隔3 min记录1次,重复3次。测定结果为林窗、林下光合光量子通量密度占全光照的52%和13%;2个荫棚的光合光量子通量密度占全光照的50%(LT₂),15%(LT₃)。因此,遮荫控制光照达到了模拟林内不同光环境。2010年7月15日选取生长良好、高矮一致的150株幼苗,随机分组置于不同的光照强度下,并进行精细管理。

1.2 试验研究方法

随机选取3个不同光照强度下的台湾桫木幼苗9株,用游标卡尺测量株高和基径。

选择好无风晴天的9:00~11:30,测定不同遮阴条件下随机选取充分受光、叶位一致的连体中上部成熟健康叶片,每处理3株,每株3片叶,每叶片测3次。利用Li-6400便携式光合测定仪的开放气路,CO₂注入系统将参比室的CO₂浓度稳定在400 μmol·mol⁻¹,空气流速为0.5 L·min⁻¹,叶室温度控制在25℃左右,相对湿度60%左右。测定前将待测叶片在饱和光强下诱导30 min,使叶片充分光适应。测定净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)和胞间CO₂浓度(C_i)等光合参数进行测定。

从进行光合测定的植株上采集15片~20片完全展开的健康叶片测定色素含量。采用乙醇丙酮混合液浸提法提取,分光光度法测定叶绿素(Chlorophyll, Chl)和类胡萝卜素(Carotenoids, Car)含量^[15]。用一定面积的打孔器打下50个叶圆片,120℃处理30 min,80℃烘干24 h后,用电子天平称干重,计算比叶重(Lamina mass per unit area, LMA)。

在每株植物上采集10片~15片完全展开的健康叶片,采用酸性水合茚三酮比色法^[16],当色素全部转移至甲苯中时,在520 nm波长下比色测定吸光度,计算出游离脯氨酸(Proline, pro)含量;同时,采

用蒽酮比色法测定可溶性糖含量^[16]。以上测定每个处理重复 3 次。

1.3 数据分析

数据采用 SPSS 17.0 软件进行统计分析, 单因素方差检验 (One-way ANOVA) 和最小显著性差异法 (LSD) 检验, Microsoft Excel 2003 制表作图。显著性水平设定为 $\alpha = 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 遮阴对台湾栾木幼苗生长的影响

图 1 显示, 不同遮阴条件对台湾栾木幼苗的株

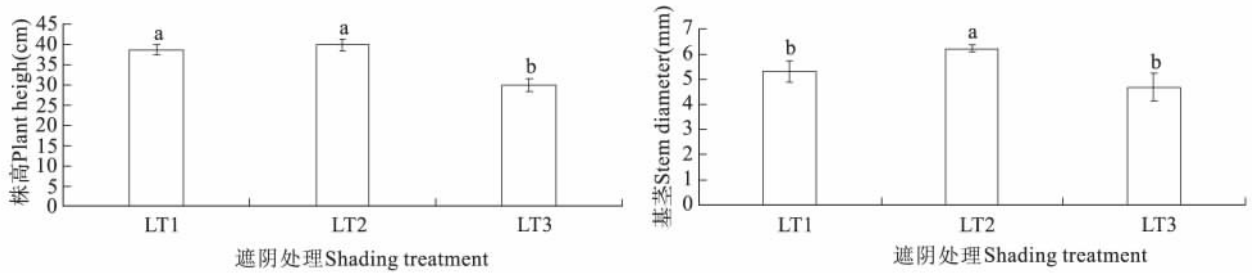


图 1 遮阴对台湾栾木幼苗株高和茎径的影响

Fig. 1 Effects of shading on the plant height and stem diameter of *A. formosana* seedlings

注: 不同小写字母表示在不同遮阴处理间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Notes: Different small letters indicate significant differences among three light levels ($P < 0.05$). The same below.

2.2 遮阴对台湾栾木幼苗叶片光合特性的影响

不同遮阴条件对台湾栾木幼苗叶片的气体交换参数影响显著 ($P < 0.05$; 图 2)。随着遮阴强度的增大, 台湾栾木幼苗的净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r) 和气孔导度 (G_s) 均呈现逐渐降低的趋势。与

旷地 (LT1) 相比, P_n 在林窗环境下降低仅为 1.78% ($P > 0.05$), 而在林下环境显著降低 59.56% ($P < 0.05$); T_r 在林窗和林下环境较旷地分别降低 26.56%、47.77%; 同时, G_s 分别降低 18.78% 和 32.00%。胞间 CO_2 浓度 (C_i) 在遮阴条件下, 呈现着

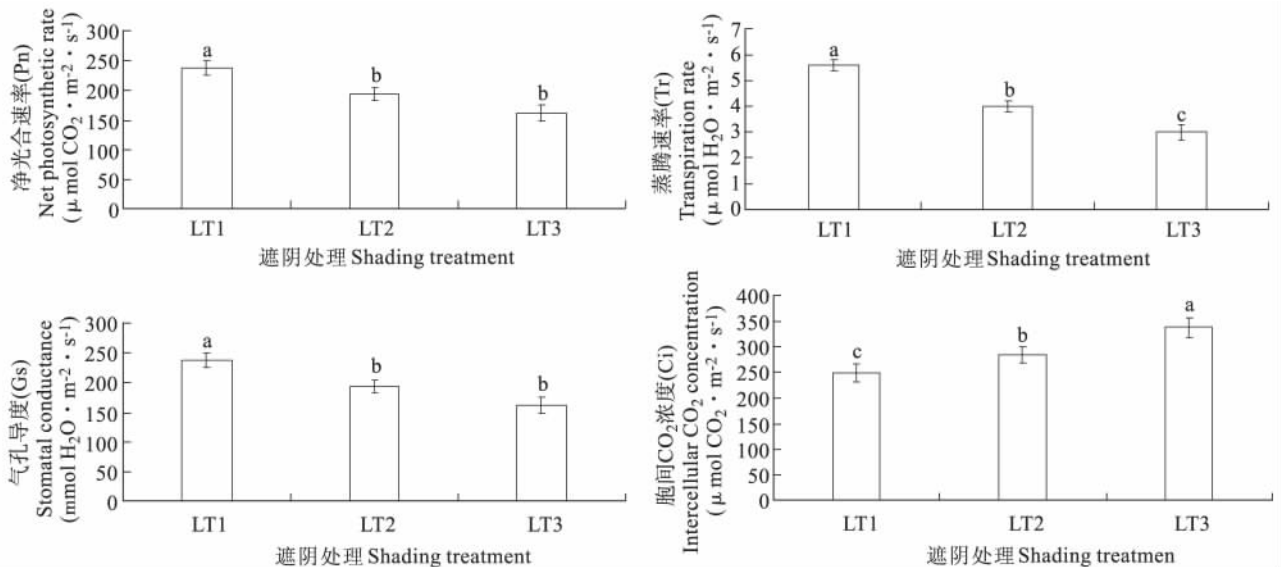


图 2 遮阴对台湾栾木幼苗叶片的气体交换参数的影响

Fig. 2 Effects of shading on gas exchange parameters in seedling leaves of *A. formosana*

与 P_n 、 T_r 和 G_s 相反的变化趋势,且三者间差异显著 ($P < 0.05$)。与旷地相比, C_i 在林窗环境下相对升高 13.12%, 林下环境下显著升高 35.26% ($P < 0.05$)。相关性分析表明, C_i 与 P_n 、 T_r 、 G_s 呈显著负相关 ($P < 0.05$), G_s 与 P_n 无显著相关性 ($P > 0.05$), G_s 与 T_r 呈极显著正相关 ($P < 0.01$; 表 2)。

2.3 遮阴对台湾桫木幼苗叶片比叶重和色素含量的影响

由表 1 可看出,在不同的遮阴条件下,台湾桫木幼苗的叶绿素 a (Chla)、叶绿素 b (Chlb) 和总叶绿素含量均随着遮阴强度的增加而升高,且差异显著 ($P < 0.05$)。而类胡萝卜素 (Car) 含量、叶绿素 a/b (Chla/b) 和比叶重 (LMA) 随着遮阴强度的增加而

显著的降低 ($P < 0.05$)。具体而言,与旷地相比, Chla、Chlb、总叶绿素含量均未有显著的提高 ($P > 0.05$),而在林下环境三者较 LT1 显著提高 25.91%、56.90%、33.73%。Car 和 Chla/b 在林窗下较旷地无明显变化,在林下环境也呈现显著差异。而 LMA 在林窗环境下较旷地显著降低 9.78%,林下环境也显著降低 30.11% ($P < 0.05$)。就相关性分析而言,Chla、Chlb、总叶绿素之间呈极显著正相关 ($P < 0.01$); Car 与 Chla 含量呈无显著相关性 ($P > 0.05$),与 Chlb 和总叶绿素含量呈显著负相关 ($P < 0.05$); 而 LMA 与 Chla、Chlb、总叶绿素之间呈显著负相关 ($P < 0.05$),与 Car 呈显著正相关 ($P < 0.05$)。

表 1 遮阴对台湾桫木幼苗叶片比叶重和色素含量的影响

Table 1 Effects of shading on lamina mass per unit area and pigment content in seedling leaves of *A. formosana*

处理 Treatment	叶绿素 a Chla ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{FW}$)	叶绿素 b Chlb ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{FW}$)	总叶绿素 Total chl ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{FW}$)	类胡萝卜素 Car ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{FW}$)	叶绿素 a/b Chla/b	比叶重 LMA ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{FW}$)
LT1	6.87 b	2.32 b	9.19 b	0.87 a	2.96 a	43.54 a
LT2	7.12 b	2.45 b	9.57 b	0.84 a	2.91 a	39.28 b
LT3	8.65 a	3.64 a	12.29 a	0.56 b	2.38 b	30.43 c

注:不同小写字母表示在不同遮阴处理间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Notes: Different small letters indicate significant differences among three light regimes ($P < 0.05$). The same below.

2.4 遮阴对台湾桫木幼苗叶片可溶性糖和脯氨酸含量的影响

遮阴处理对台湾桫木幼苗叶片的可溶性糖和脯氨酸 (pro) 含量有显著影响 ($P < 0.05$; 图 3)。随着遮阴程度的增加,台湾桫木幼苗叶片的可溶性糖先降低后升高。与旷地相比,林窗环境下可溶性糖含

量降低 36.76%,林下环境降低 24.40%;林下环境叶片可溶性糖较林窗环境显著升高 19.55% ($P < 0.05$)。随着光照强度的降低,台湾桫木幼苗叶片的 pro 含量逐渐增加,林窗和林下环境较旷地分别升高 56.52%、113.04%。

表 2 台湾桫木幼苗叶片气体交换参数、色素含量、可溶性糖含量及脯氨酸含量之间的相关性 ($n = 9$)

Table 2 Correlation coefficients among gas exchange parameters, pigment content, soluble sugar content and proline content in seedling leaves of *A. formosana* ($n = 9$)

	P_n	T_r	G_s	C_i	Chl a	Chl b	Chl	Car	LMA
P_n	1.00								
T_r	0.79*	1.00							
G_s	0.62	0.80**	1.00						
C_i	-0.73*	-0.83**	-0.75*	1.00					
Chl a	-0.87**	-0.63	-0.53	0.48	1.00				
Chl b	-0.84**	-0.67*	-0.48	0.50	0.81**	1.00			
Chl	-0.92**	-0.74*	-0.47	0.55	0.89**	0.81**	1.00		
Car	0.84**	0.84**	0.52	-0.87**	-0.63	-0.75*	-0.78*	1.00	
LMA	0.80*	0.87**	0.80**	-0.61	-0.79*	-0.89**	-0.80*	0.70*	1.00

注: * : 在 0.05 水平 (双侧) 上显著相关; ** : 在 0.01 水平 (双侧) 上显著相关。表中结果根据台湾桫木在 3 个遮阴条件下的数据计算。

Notes: * , ** : Significant at the 0.05 and 0.01 level (bilateral). Results in the table are calculated based on the data of the three shading treatment of *A. formosana*.

3 结论与讨论

目前,已有许多研究关于遮阴对植物生长发育的影响^[3,5~8]。研究表明,不同光照强度对植物的株

高、比叶面积、生物量等都有显著影响^[17,18],本研究也支持该观点。台湾桫木幼苗的株高和基径均在适度遮阴下 (林窗) 表现良好,而在重度遮阴下 (林下)

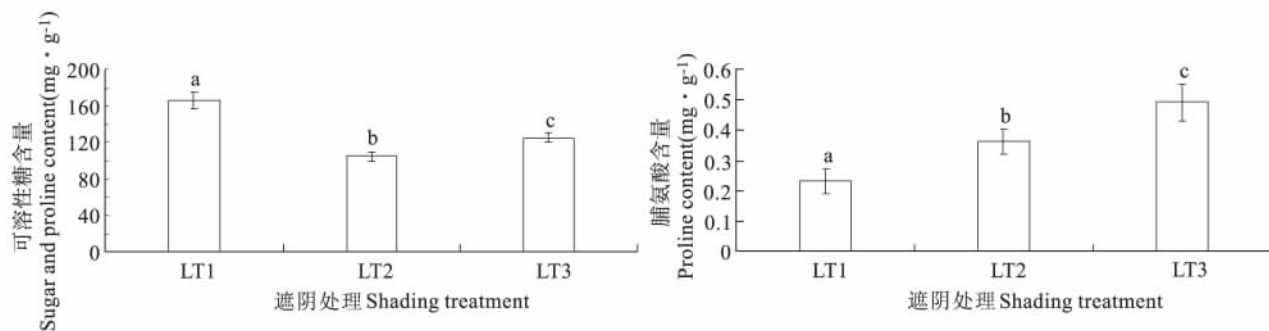


图3 遮阴对台湾栾木幼苗叶片可溶性糖和脯氨酸含量的影响

Fig. 3 Effects of shading on soluble sugar and proline content in seedling leaves of *A. formosana*

较差。这主要是由于自然生境中的植被幼苗是在森林遮阴环境中生存更新,幼苗时期光能的利用和保护机制形成未完善,过强的光辐射超出了光能利用的范围,导致光抑制和叶片过热^[19]。然而,台湾栾木幼苗的株高随着遮阴强度的增加而降低,这与陈圣贤宾等^[20]认为的光照强度增强促进植物株高增加的结论相一致。

研究发现,随着遮阴强度的增加(透光率的降低),台湾栾木幼苗的 G_s 显著降低。这可能是因为在夏季进行,较高的强光往往伴随着高温,气温较高会引起叶温上升以及叶片周围空气之间的水汽饱和和亏缺上升,从而导致叶片失水、 G_s 下降,最终抑制光合作用的正常进行。研究中,随着 P_n 的降低, G_s 呈降低的趋势,与Johnson等^[21]的研究结果是一致的。植物 P_n 下降的原因可分为气孔限制和非气孔限制。Farquhar和Sharkey^[22]提出,可以用 C_i 和 L_s 判断 G_s 变化是否是光合速率相应变化的主要原因。如果 P_n 下降, C_i 上升, L_s 减小,认为光合速率变化的决定因素是叶肉细胞的光合活性,而不是气孔导度^[23]。研究中, P_n 与 C_i 负相关,通过Berry和Downton^[24]的判别方法计算其气孔限制值($L_s = 1 - C_i/C_a$)可知与 L_s 极显著正相关(另文发表),表明 P_n 降低的主要原因是由于光能总量的捕获不足引起的非气孔限制因素。随着遮阴强度的增大,台湾栾木幼苗LMA逐渐降低,表明光照的降低使叶片更薄,面积更大,有利于生长季节捕获更多的光能。通常情况下,阳生植物的叶绿素a/b值在2~3左右。台湾栾木作为典型的阳性树种,与翟玫瑰等^[18]的研究结果相悖,却与众多的研究结果相一致^[5-8,17]。叶黄素(Car)参与的叶黄素循环通过促进非光化学

猝灭对叶绿素吸收的过量光子的耗散而保护光合机构。台湾栾木幼苗的Car随透光率的降低而降低,与Sarijeva等^[25]的研究结果不一致,其原因还有待进一步研究。

遮阴后,台湾栾木幼苗叶片可溶性糖含量虽比旷地降低,但随着遮阴强度的增加,可溶性糖含量反而升高,这与在对茶花(*Camellia japonica*)^[18]的研究结果一致。脯氨酸(pro)作为重要的渗透调节物质之一,具有维持气孔开放与光合作用等作用^[26]。试验表明,遮阴可以造成台湾幼苗叶片pro大量积累,表明pro在幼苗适应遮阴环境中起着重要作用,pro含量的增加是幼苗适应弱光环境的表现。薛伟等^[17]研究表明,遮阴也可使疏叶骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)叶片pro大量积累,说明pro含量变化在植物应对外界环境胁迫时具有重要的生理调节作用。

参考文献:

- [1] Rozendaal D M A, Hurtado V H, Poorter L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light relationships with light demand and adult stature [J]. *Functional Ecology* 2006 20: 207 ~ 216.
- [2] 李强, 马明东, 刘跃建, 等. 川西北几种常绿阔叶林土壤碳库和养分库的比较 [J]. *水土保持学报* 2007 21(6): 114 ~ 125.
- [3] 汤景明, 翟明普, 崔鸿侠. 壳斗科三树种幼苗对不同光环境的形态响应与适应 [J]. *林业科学* 2008 44(9): 41 ~ 47.
- [4] 陈圣宾, 宋爱琴, 李振基. 森林幼苗更新对光环境异质性的响应研究进展 [J]. *应用生态学报* 2005 16(2): 365 ~ 370.
- [5] Dai YJ, Shen ZG, Liu Y, et al. Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg [J]. *Environmental and Experimental Botany* 2009 65: 177 ~ 182.

- [6] Lichtenthaler H K ,Alexander A C ,Marek M V ,et al. Differences in pigment composition ,photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species [J]. *Plant Physiology and Biochemistry* 2007 ,45: 577 ~ 588.
- [7] Munné-Bosch S ,Aleger L. The xanthophyll cycle is induced by light irrespective of water status in field-grown lavender (*Lavandula stoechas*) plants [J]. *Physiologia Plantarum* ,2000 ,108: 147 ~ 151.
- [8] Johnson D M ,Woodruff D R ,McCulloh K A ,et al. Leaf hydraulic conductance ,measured in situ ,declines and recovers daily: leaf hydraulics ,water potential and stomatal conductance in four temperate and three tropical tree species [J]. *Tree Physiology* 2009 ,29: 879 ~ 887.
- [9] 朱万泽 ,薛建辉 ,王金锡. 台湾栲木种源对水分胁迫的光合响应及其抗旱性 [J]. *水土保持学报* 2004 ,18(4) : 170 ~ 181.
- [10] Lai Y C ,Chen C K ,Lin W W ,et al. A comprehensive investigation of anti-inflammatory diarylheptanoids from the leaves of *Alnus formosana* [J]. *Phytochemistry* 2012 ,73: 84 ~ 94.
- [11] Zwolinski J B. Characteristics and wood properties of *Alnus formosana* successfully introduced into South Africa [J]. *South Africa Forestry* ,1992 ,163: 31 ~ 35.
- [12] 陈益泰 ,卓仁英 ,吴天林. 桉木属植物的引种和早期适应性 [J]. *林业科学研究* 2004 ,17(2) : 139 ~ 146.
- [13] Weng J H ,Chen Y N ,Liao T S. Relationship between chlorophyll fluorescence parameters and photochemical reflectance index of tree species adapted to different temperature regimes [J]. *Functional Plant Biology* 2006 ,33: 241 ~ 246.
- [14] 杨志成 ,罗国茂. 四川桉木种子贮藏研究 [J]. *林业科学研究* ,1991 ,4(2) : 111 ~ 114.
- [15] Lichtenthaler H K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes [J]. *Methods in Enzymology* ,1987 ,148 ,350 ~ 382.
- [16] 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.
- [17] 薛伟 ,李向义 ,朱军涛 ,等. 遮阴对疏叶骆驼刺叶形态和光合参数的影响 [J]. *植物生态学报* 2011 ,35(1) : 82 ~ 90.
- [18] 翟玫瑰 ,李纪元 ,徐迎春 ,等. 遮阴对茶花幼苗生长及生理特性的影响 [J]. *林业科学研究* 2009 ,22(4) : 533 ~ 537.
- [19] Kitao M ,Lei T T ,Koike T ,et al. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes [J]. *Plant ,Cell & Environment* 2000 ,23: 81 ~ 89.
- [20] 陈圣宾 ,宋爱琴 ,李振基. 森林幼苗更新对光环境异质性的响应研究进展 [J]. *应用生态学报* 2005 ,16(2) : 365 ~ 370.
- [21] Johnson D M ,Woodruff D R ,McCulloh K A ,et al. Leaf hydraulic conductance ,measured in situ ,declines and recovers daily: leaf hydraulics ,water potential and stomatal conductance in four temperate and three tropical tree species [J]. *Tree Physiology* 2009 ,29 ,879 ~ 887.
- [22] Farquhar G D ,Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Annual Review of Plant Physiology* ,1982 ,33: 317 ~ 345.
- [23] Gutiérrez D ,Gutiérrez E ,Pérez P ,et al. Acclimation to future atmospheric CO₂ levels increases photochemical efficiency and mitigates photochemistry inhibition by warm temperatures in wheat under field chambers [J]. *Physiologia Plantarum* 2009 ,137: 86 ~ 100.
- [24] Berry J A ,Downton W J. Environmental regulation of photosynthesis [M]. In: Govindjee ed. *Photosynthesis ,Vol. II. Development ,Carbon Metabolism and Plant Productivity*. Academic Press ,New York. 1982: 263 ~ 343.
- [25] Sarijeva G ,Knapp M ,Lichtenthaler H K. Differences in photosynthetic activity ,chlorophyll and carotenoids levels and in chlorophyll fluorescence parameters in green sun and shade leaves of *Ginkgo* and *Fagus* [J]. *Journal of Plant Physiology* ,2007 ,164: 950 ~ 955.
- [26] Morgan J M. Osmoregulation and water stress in higherplants [J]. *Annual Review of Plant Physiology* ,1984 ,35: 299 ~ 319.