



李树萍,董琼,李世民,等.树番茄幼苗生长及氮积累与分配对光照和氮素添加的响应[J].江西农业大学学报,2023,45(1):156-168.

LI S P,DONG Q,LI S M,et al.Responses of *Cyphomandra betacea* Sendt. seedling growth and nitrogen accumulation and allocation to light and nitrogen addition[J].Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis,2023,45(1):156-168.

树番茄幼苗生长及氮积累与分配 对光照和氮素添加的响应

李树萍,董琼*,李世民,金友帆,张梅

(西南林业大学 林学院/西南地区生物多样性保育国家林业局重点实验室,云南 昆明 650224)

摘要:【目的】树番茄是一种集观赏、绿化和食用价值为一体的经济和园林树种。研究树番茄幼苗生长、生物量和氮分配对光氮的响应特征及在不同光照环境下的生存策略,为其在园林应用及林下种植提供理论依据。【方法】试验以一年生实生苗为研究对象,设置4种不同光照强度(100%、75%、52.8%、30%NR, NR为自然光照)和3种氮素添加水平(0、3、6 g/株)的双因素交叉试验设计,观测树番茄幼苗生长发育形态参数,分析生物量及氮积累与分配格局。【结果】(1)光照和氮素添加对树番茄幼苗形态、生物量和氮积累等指标存在显著影响($P < 0.05$);(2)树番茄幼苗苗高总生长量、叶、茎生物量和叶片N积累量基本上随光照强度的减小先增后降,52.8%NR下最大,地径总生长量逐渐减小,茎N积累量以及粗根在重度遮阴下显著下降,细根N积累量逐渐减小;(3)树番茄幼苗形态指标、生物量、茎和叶氮积累随氮素添加量的增加先增后降,在3 g/株下达到最大值;(4)不同光照和氮素添加下,树番茄苗木地上与地下构件氮分配存在权衡现象,添加氮肥,有利于氮向树番茄苗木的茎和粗根分配,遮阴则有利于氮向叶分配;(5)隶属函数综合分析结果显示, T_3N_3 (52.8%NR, 3 g/株)处理隶属值最大,该处理下树番茄幼苗生长较好。【结论】树番茄苗期呈现有一定耐阴性,遮阴环境下,树番茄幼苗加强纵向生长,减弱横向生长,呈现“细高”形态。此外,通过增加对地上部分(叶、茎)生物量的投资及减少对地下部分(根系)生物量的投资对策,并提高叶片固氮和氮同化能力来适应低光环境。综上,室外栽培、林下推广种植以及园林应用中可选择适当的半阴环境和氮素添加量,遮阴强度50%,氮素添加3 g/株左右较为适宜。

关键词:树番茄;光照;氮素添加;生物量

中图分类号:S686

文献标志码:A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

文章编号:1000-2286(2023)01-0156-13



Responses of *Cyphomandra betacea* Sendt. Seedling Growth and Nitrogen Accumulation and Allocation to Light and Nitrogen Addition

LI Shuping, DONG Qiong*, LI Shimin, JIN Youfan, ZHANG Mei

(College of Forestry, Southwest Forestry University, Key Laboratory of State Forestry Administration on Biodiversity Conservation in Southwest China, Kunming 650224, China)

收稿日期:2022-03-23 修回日期:2022-05-07

基金项目:国家重点研发项目子课题(2017YFD0601202)

Project supported Subproject of National Key Research and Development Project(2017YFD0601202)

作者简介:李树萍,硕士生, orcid.org/0000-0003-3137-063X, lishuping@swfu.edu.cn; *通信作者:董琼,副教授,博士,主要从事植被恢复与保持和生物多样性研究, orcid.org/0000-0002-0390-9469, dqyeam@swfu.edu.cn。

Abstract: [Objective] *Cyphomandra betacea* Sendt. is an economic and landscape tree species with ornamental, green and edible values. This study aims to study the growth, biomass and nitrogen allocation of *Cyphomandra betacea* Sendt. seedlings in response to light and nitrogen and their survival strategies under different light conditions, thus providing a theoretical basis for its application in garden and understory planting. [Methods] A two-factor crossover experimental design with four different light intensities (100%, 75%, 52.8%, 30% NR, NR as natural light) and three nitrogen addition levels (0, 3, 6 g/plant) was used to observe the growth and developmental morphological parameters of *Cyphomandra betacea* Sendt. seedlings and to analyze the biomass and nitrogen accumulation and distribution patterns. [Results] (1) Light and nitrogen addition had significant effects ($P < 0.05$) on the morphology, biomass and nitrogen storage of *Cyphomandra betacea* Sendt. seedlings; (2) The total growth of tree tomato seedlings, leaf and stem biomass and leaf N accumulation basically increased and then decreased with decreasing light intensity, with the maximum at 52.8% NR, the total growth of ground diameter gradually decreased, the N accumulation of stems and coarse roots significantly decreased under heavy shade, and the N accumulation of fine roots gradually decreased; (3) the morphological indexes, biomass, stem, and leaf nitrogen storage of *Cyphomandra betacea* Sendt. seedlings increased and then decreased with increasing nitrogen addition, reaching the maximum at 3 g/plant; (4) Under different light and nitrogen additions, there was a trade-off between above-ground and below-ground components of nitrogen allocation in *Cyphomandra betacea* Sendt. seedlings, with the addition of nitrogen fertilizer favoring nitrogen allocation to stems and thick roots of *Cyphomandra betacea* Sendt. seedlings, and shade favoring nitrogen allocation to leaves. (5) The results of the integrated analysis of the affiliation function showed that the T3N3 (52.8% NR, 3 g/plant) treatment had the largest affiliation value, and the *Cyphomandra betacea* Sendt. seedlings grew better under this treatment. [Conclusion] *Cyphomandra betacea* Sendt. seedlings showed some shade tolerance, and under shade, *Cyphomandra betacea* Sendt. seedlings enhanced longitudinal growth, reduced lateral growth, and showed a “thin and tall” morphology. In addition, they were adapted to low light conditions by increasing investment in above-ground biomass (leaves, stems) and reducing investment in below-ground (root) biomass, and by improving nitrogen fixation and nitrogen assimilation in the leaves. In conclusion, appropriate semi-shade environment and nitrogen addition can be selected for outdoor cultivation, forest extension planting and garden application, with 50% shade intensity and 3 g/plant of nitrogen addition being more appropriate.

Keywords: *Cyphomandra betacea* Sendt.; Light; nitrogen application; biomass

【研究意义】树番茄(*Cyphomandra betacea* Sendt.)为茄科(Solanaceae)树番茄属(*Cyphomandra*)小乔木或有时灌木,原产于南美洲^[1],世界热带和亚热带地区有引种,我国云南和西藏南部有栽培^[2]。早在1969年荷兰科学家认为其是一种具有商业潜力的果树,经济和食用价值高,果实维生素C含量高于普通番茄^[3],所含花青素、酚类物质等生物活性成分已被证明具有抗氧化^[4]、抗炎和抗癌作用^[5-6]。树番茄幼苗期稚嫩,不耐强光曝晒,易受病虫害,强光下叶片容易损伤^[7]。研究树番茄幼苗在不同光照和施氮环境下的生存策略,对树番茄的扩大栽培和林下推广种植具有重要意义。【前人研究进展】光是植物生长过程中重要的环境资源及环境限制因子,对植物的生长和生理具有重要影响^[8]。植物通过在形态结构、生理等方面调节以适应变化的光环境,如通过增加苗高^[9]、减少地下生物量^[10]、增大地上生物量^[11]等策略,将更多的能量用于高生长,以期能最大程度地获得光照^[12]。这些形态的调节对于植物在低光环境下保持碳的平衡起到了至关重要的作用^[13]。氮素的添加能够促进植物的生长发育^[14]。适量增施氮肥可以使植物生长旺盛,当缺乏氮营养或过量时,植株会出现叶面积变小、叶片数量减少等现象。研究发现,施氮量为10 g/株有利于连香树(*Cercidiphyllum japonicum*)幼苗的苗高、地径的生长,施氮量为14 g/株时,连香树木生长、生物量都相应降低^[15]。光照和氮素作为植物最为重要的两种生长因素,它们往往通过协同互作来调节植物的光合作用、从而影响植物的生长发育^[16]。因此,研究不同光照和施氮条件下植物的形态结构、生物量积累以及氮积累与分配特征,对深入了解植物对不同光照环境适应性及需氮量具有重要意义。

【本研究切入点】目前,树番茄的研究多集中在种子萌发^[17],幼苗耐镉性^[18]等方面。有关不同光照强度和氮添加及其交互作用对树番茄幼苗生长、生物量和氮积累与分配影响的报道较少。调查发现,云南德宏已开始尝试树番茄林下种植模式,一定程度上减少了强光暴晒以及病虫害的发生,但其幼苗能否在林冠下较好地生长及对低光环境的适应策略尚不清楚。【拟解决的关键问题】为此,本研究以树番茄幼苗为研究对象,探讨了光照和氮素添加对树番茄幼苗生长、生物量及氮积累分配的影响,探寻其幼苗的光适应性特征及其生长的适宜光照环境和需氮量,以期为树番茄幼苗在室外栽培和林下种植及园林应用中提供基础支撑和参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地位于云南省昆明市西南林业大学树木园(25°03'N, 102°45'E),海拔1 954 m,年平均气温16.5℃,年均降雨量700~1 100 mm,降雨集中在6—9月,无霜期278 d,属于北亚热带低纬度半湿润高原山地季风性气候。

1.2 试验材料

2020年9月从云南省普洱市思茅区健康植株果实制种,10月穴盘育苗,12月初选取288株健康幼苗移入盆中,每盆1株,盆栽土壤pH值为5.45,其中容重为1.14 g/cm³,总氮0.71 g/kg,总磷0.57 g/kg,总钾2.06 g/kg,总钙0.48 g/kg,镁0.12 g/kg,铁60.99 g/kg。2021年4月选取长势一致的幼苗开始试验。

遮阴网:市场上常售的2针、3针、6针黑色遮阴网,遮光率由广州速为手持亮度检测仪SW-6023测定。

1.3 试验设计

试验采用双因素交叉试验设计,通过遮阴网模拟不同光照强度,根据一年生林木幼苗全年施氮量一般为4.5~9 g/m²(按纯氮计算)^[19]及参照当地常规施氮量,设置无遮阴(100%NR, NR为自然光照,无遮阴网)、轻度遮阴(75%NR, 2针遮阴网)、中度遮阴(52.8%NR, 3针遮阴网)及重度遮阴(30%NR, 6针遮阴网)4个光照水平,记为T1、T2、T3、T4, 0、3 g、6 g/株3个氮素(氮源为尿素,氮含量为46%)添加水平,记为N0、N3、N6,共12个处理,每个处理8株幼苗,重复3次,共288株幼苗,株行距50 cm。氮素添加前施入K₂O(50%)5 g/株, P₂O₅(14%)10 g/株做底肥。氮素分两次施入,第1次为2021年4月5日,添加量为总量的1/2,第2次为2021年5月下旬添加剩余量。苗期管理正常浇水除草。

1.4 测定指标及方法

1.4.1 形态指标测定 于2021年4月开始试验,试验期5个月,在试验开始前和开始后每月测定所有苗木的苗高、地径,9月份试验结束。用钢卷尺测量苗高(精确度0.1 cm),用游标卡尺测量地径(精确度0.01 mm)。

1.4.2 生物量的测量 试验结束后将苗木整株挖出并冲洗干净,每个处理选取4株具有代表性苗木,用清水冲洗后用吸水纸擦净表面水分后(过程中避免破坏根系),带回实验室进行处理,将叶、茎、粗根(直径≥2 mm)和细根(直径<2 mm)分离并标记,放入相对应的已编号标记的信封袋中,放入烘箱并进行105℃杀青30 min后置于80℃进行72 h烘干至恒重,再测定各部分干重,记录数据并计算得出每个处理组总生物量。

1.4.3 根茎叶氮含量测定 参照方法^[20],样品经H₂SO₄-H₂O₂充分消煮后,过滤,保存。全氮用奈氏比色法,在分光光度计420 nm波长下测定;根据含量和相应构件(叶片、茎、粗根、细根)的生物量算出其养分投资(积累)与分配(占总量的百分比)格局。

1.4.4 相关指标的计算方法 表型可塑性指数计算公式=(最大值-最小值)/最大值,最大值和最小值指的是某个变量的平均值的最大值和最小值。隶属函数值计算公式: $R(X_i) = (X_i - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$, X_i 为指标测定值, X_{\min} , X_{\max} 为某一指标的最小值和最大值。

1.5 数据采集与处理

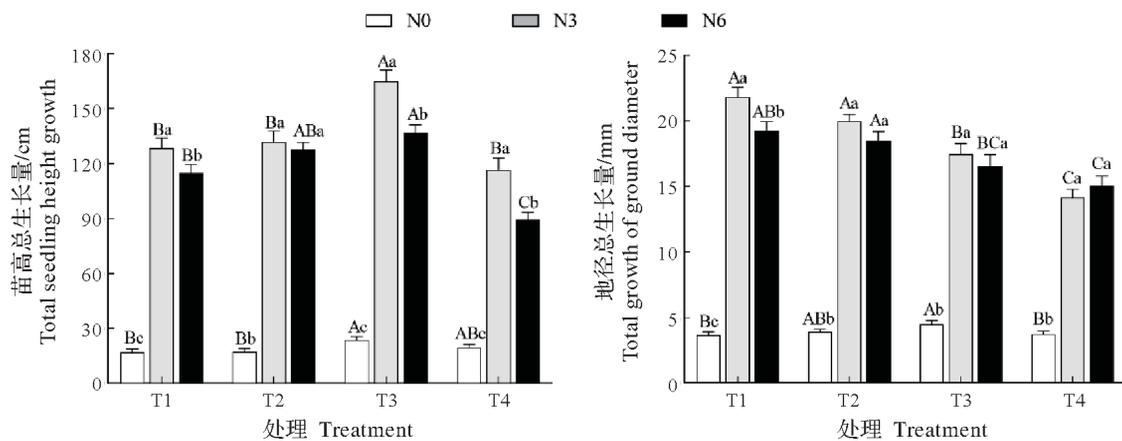
采用Excel 2019整理数据, Graphpad Prism 绘图;利用SPSS26.0统计分析软件各指标进行双因素方差分析检验光照和氮素对苗高、地径总生长量、各器官生物量和氮积累分配的影响。

2 结果与分析

2.1 光照和氮素添加对树番茄幼苗形态变化的影响

如图 1 所示,不同光照强度对树番茄幼苗苗高、地径总生长量存在显著影响($F=21.481, P<0.01$; $F=24.602, P<0.01$)。树番茄幼苗苗高总生长量随光照强度的减弱呈现明显先增加后降低的趋势,表现为: $T3>T2>T1>T4$ 。T3 光照条件下, N3 处理苗高总生长量达到最大值为 164.90 cm,较 T1 增加了 89.79%;地径总生长量则随光照强度的减弱呈现明显下降的趋势,全光照下树番茄幼苗地径总生长量均高于遮光处理,在全光照 N3 处理下,树番茄幼苗地径增长量最大,为 21.84 mm, T2、T3 和 T4 较 T1 分别减小 8.39%、20.01% 和 35.23%。

氮添加对树番茄幼苗苗高、地径总生长量存在显著影响($F=581.498, P<0.01$; $F=734.85, P<0.01$)。同一光照水平下,树番茄幼苗苗高总生长量随施氮量的改变呈现明显的先升后降趋势,表现为: $N3>N6>N0$ 。在施氮量为 3g/株 T3 处理下,苗高总生长量最大为 164.90 cm,比无氮素添加和 6 g/株处理增加了 141.33、27.80 cm;地径总生长量随施氮量增加先升后降,在 N3 处理下到达最大值,在无氮源 T1 处理下,树番茄幼苗地径增长量最小,为 3.68 mm。



相同遮阴情况下不同小写字母表示 3 个施氮量处理之间的差异显著 ($P<0.05$); 相同施氮情况下, 不同大写字母表示 4 个光照处理之间显著差异 ($P<0.05$), 下同。

Under the same shading condition, different lowercase letters indicated significant difference among the three nitrogen application rates ($P<0.05$). Under the same nitrogen application, different capital letters indicated significant differences among the four light treatments ($P<0.05$), the same as below.

图 1 光照和施氮对树番茄幼苗高和地径总长度的影响

Fig.1 Effects of light and nitrogen application on seedling height and total diameter of *C. betacea* seedling

2.2 光照和氮素添加对树番茄幼苗生物量积累与分配的影响

如图 2 所示,光照和氮素添加对树番茄幼苗各器官生物量、总生物量有显著影响 ($P<0.05$)。同一施氮不同光照水平下,树番茄幼苗各器官生物量积累不同。光照强度为 T3 时,树番茄幼苗叶、茎生物量、总生物量最大,光照强度为 T4 时,各器官生物量最小;且各器官生物量和总生物量变化存在显著差异 ($P<0.05$)。施氮量对树番茄幼苗各器官生物量、总生物量具有显著的影响 ($P<0.05$)。在光照强度一致的情况下,随着施氮量的增加,树番茄幼苗各器官生物量均呈现先增加后减小的趋势,表现为 $N3>N6>N0$ 。

由图 3 可知,同一氮素添加水平下,树番茄幼苗各器官生物量比差异显著 ($P<0.05$)。N0 水平下,随着光照强度的降低,叶生物量比差异不显著 ($P>0.05$),茎生物量比增大,粗根生物量比先增后减,细根生物量比减小。N3、N6 水平下,树番茄幼苗叶生物量比呈先减后增的趋势,茎生物量比上升,粗根、细根生物量比呈下降趋势。氮添加对树番茄幼苗各器官生物量比存在显著影响 ($P<0.05$)。随着施氮量增加,树番茄幼苗叶、茎、细根生物量比与不同光照强度变化趋势一致,叶、细根生物量比减小,茎生物量比增加。

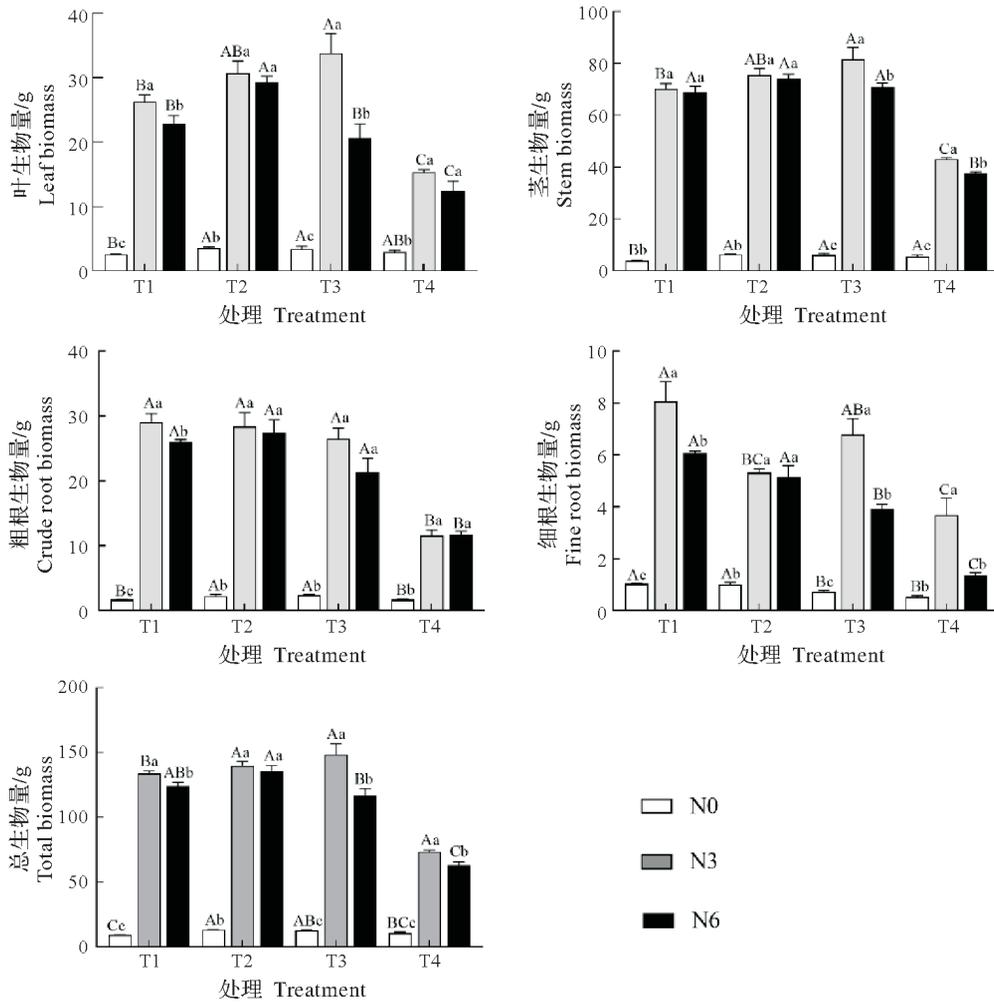


图 2 光照和施氮对树番茄幼苗各器官生物量的影响

Fig.2 Effects of light and nitrogen application on organ biomass of *C. betacea* seedling

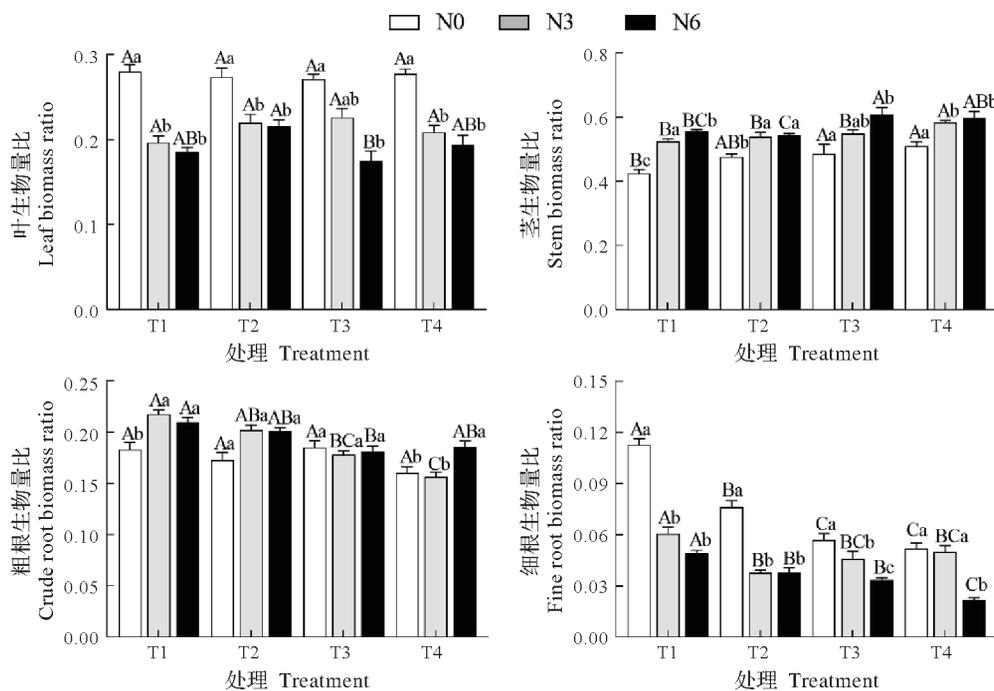


图 3 光照和施氮对树番茄各生物量比的影响

Fig.3 Effects of light and nitrogen application on biomass ratio of *C. betacea*

2.3 光照和氮素添加对树番茄幼苗可塑性的影响

由图4可知,从形态特征(苗高、地径)和生长特征(生物量、生物量比)来看,苗高、地径总增长量的可塑性指数都大于0.8,证明其可塑性大,生长特征可塑性指数大于0.8的指标较多,其可塑性大,除了叶、茎、粗根生物量比的可塑性指数小于0.8,其余均大于0.8。树番茄幼苗通过改变形态特征、生物量及细根生物量比来适应外界环境的变化。

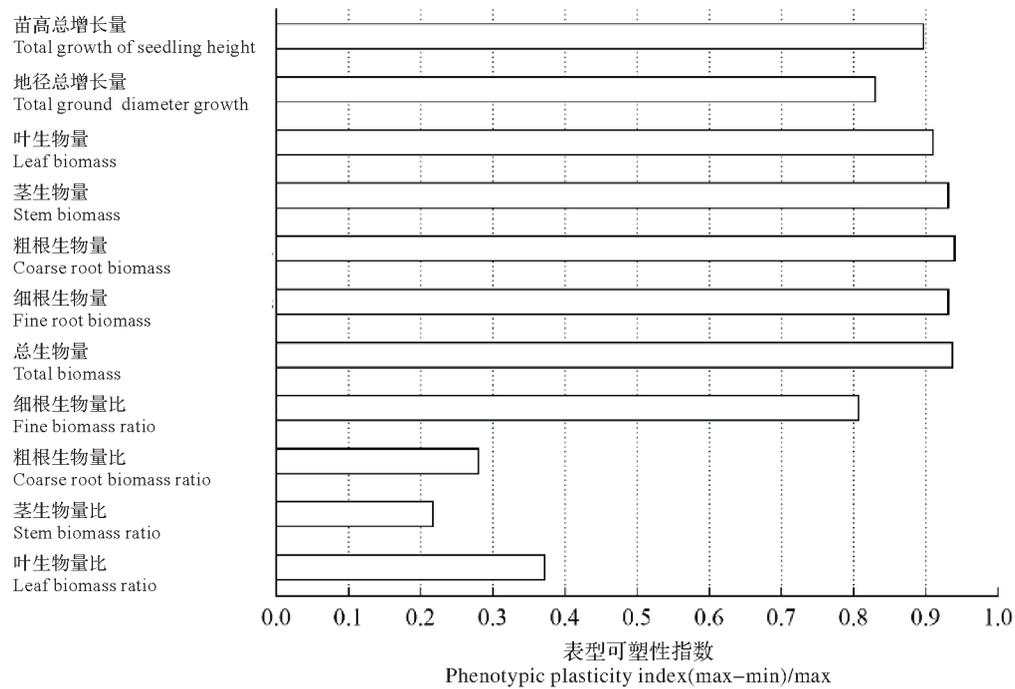


图4 树番茄各参数的表型可塑性指数

Fig.4 Phenotypic plasticity index of *C. betacea*

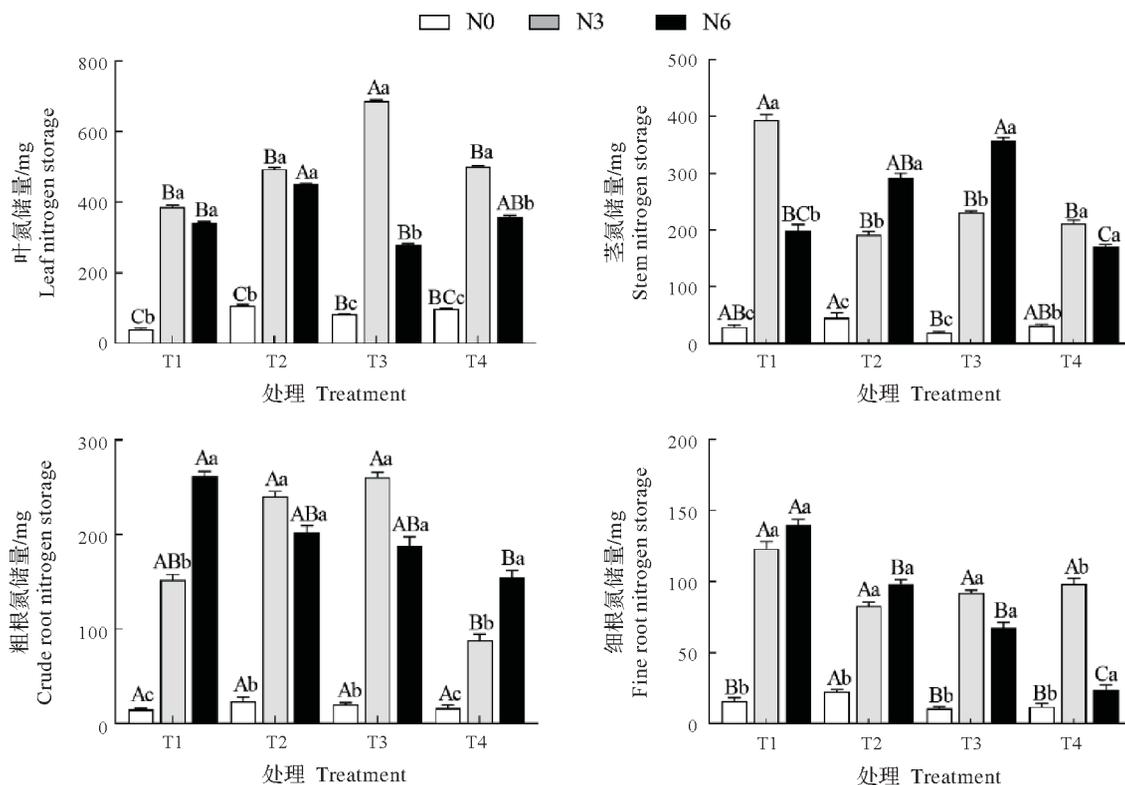


图5 光照和外源氮添加对树番茄苗木氮积累的影响

Fig.5 Effects of light and exogenous nitrogen addition on nitrogen storage of *C. betacea* seedling

2.4 光照和氮素添加对树番茄幼苗各构件氮积累与分配的影响

2.4.1 光照和氮素添加对树番茄幼苗氮积累的影响 由图5可知,T1、T2、T3、T4组内各个构件N积累存在显著差异($P<0.05$),T1组内叶、茎N积累在N3处理达到最大值,粗根、细根N积累在N6处理达到最大值,T2、T3组内叶、粗根和N积累在N3处理达到最大值,茎和细根在N6处有最大值,T4组内叶、茎、细根N积累在N3处理达到最大值,粗根在N6处理有最大值。无肥添加情况下,树番茄苗木各个构件N积累随光照水平的降低先增后降,各个构件组内N积累差异显著($P<0.05$);N3、N6处理下,不同光照水平下树番茄苗木各个构件N积累差异显著($P<0.05$),各构件N积累基本上随光照水平的降低先增后降,N3处理下,基本以T3N3处值最大,N6处理下基本上以T2N3处值最大。

2.4.2 光照和氮素添加对树番茄幼苗氮分配格局的影响 从表1可知,T1光照水平下,在地上构件N分配中,N0处理以叶占明显优势,N3处理茎占优势,且茎在N3处理下分配比例最大;在地下构件N分配中,N3处理粗根、细根分配比例明显降低,N6处理粗根分配比例最大,细根分配比例降低。T2、T3、T4光照水平下各构件N分配规律与T1光照水平基本相同。无氮素添加情况下,地上构件N分配中,T2、T3、T4与T1相比,叶分配比例明显升高,茎分配比例降低;地下构件N分配中,T2、T3、T4分配比例与T1相比,T3处理粗根明显提高,其余处理粗根和细根明显降低。N3处理下,地上构件N分配在T4处理下最大,T2处理下最小;地下构件N分配比例先升后降,T2处理下最大,T4处理最小。N6处理下,随着光照水平的降低,地上构件的N分配比例逐渐增大,以T4处理最高,T1处理最小;地下构件的N分配比例逐渐减小。

表1 光照和外源氮添加对树番茄苗木氮分配格局

Tab.1 Nitrogen distribution pattern of *C. betacea* seedling under light and exogenous nitrogen addition

处理 Treatment	地上构件分配/% Above-ground component allocation			地下构件分配/% Underground component allocation		
	叶 Leaf	茎 Stems	地上 On the ground	粗根 Thick root	细根 Fine root	地下 Underground
	T1N0	39.40	29.43	68.83	15.21	15.95
T1N3	36.85	37.12	73.96	14.26	11.78	26.04
T1N6	36.21	21.06	57.27	27.95	14.79	42.73
T2N0	54.41	22.30	76.71	11.75	11.54	23.29
T2N3	49.07	18.99	68.07	23.70	8.23	31.93
T2N6	43.42	27.95	71.37	19.21	9.42	28.63
T3N0	61.84	15.11	76.95	15.01	8.03	23.05
T3N3	54.51	18.31	72.82	19.84	7.34	27.18
T3N6	31.71	39.69	71.41	20.92	7.68	28.59
T4N0	62.05	19.45	81.50	10.74	7.76	18.50
T4N3	55.80	23.40	79.21	9.97	10.83	20.79
T4N6	50.50	24.21	74.71	21.85	3.44	25.29

2.5 光照和外源氮添加对树番茄幼苗指标的隶属分析

选用隶属函数对苗高、地径总生长量、各器官生物量比、氮积累相关指标进行分析,综合评判不同光照和外源氮添加条件下幼苗苗木质量。根据隶属值大小可以将植物对环境的适应程度分为4个等级^[21]:高抗型($1 \geq \text{隶属值} \geq 0.6$)、中抗型($0.6 > \text{隶属值} \geq 0.4$)、弱抗型($0.4 > \text{隶属值} \geq 0.2$)、不抗型(隶属值 < 0.2)。由表2可知,树番茄幼苗平均隶属函数值为0.4737,属于中抗型,树番茄幼苗对环境有较好的适应能力、抗性。在隶属函数模糊综合评价分析下,树番茄幼苗的最大值是T3N3组,该光氮条件下树番茄苗木的综合情况最好,隶属值最小的是T1N0组。

表 2 光照和外源氮添加对树番茄苗木生长各指标的隶属函数评价
 Tab.2 Membership function evaluation of light and exogenous nitrogen addition on growth indexes of *C. betacea* seedling

生长指标 Growth indexes	处理 Treatment											
	T1N0	T1N3	T1N6	T2N0	T2N3	T2N6	T3N0	T3N3	T3N6	T4N0	T4N3	T4N6
地径总生长量 Total ground diameter growth	0.000 0	1.000 0	0.816 8	0.011 9	0.899 1	0.859 9	0.045 1	0.759 4	0.709 6	0.002 5	0.576 3	0.627 2
苗高总生长量 Total plant height growth	0.000 0	0.755 5	0.663 2	0.004 2	0.777 3	0.750 9	0.045 6	1.000 0	0.812 3	0.018 3	0.674 3	0.489 2
叶生物量比 Leaf biomass ratio	0.021 3	0.870 7	0.710 2	0.048 1	0.687 8	0.659 3	0.011 7	1.000 0	0.576 2	0.000 0	0.558 6	0.147 5
茎生物量比 Stem biomass ratio	0.000 0	0.612 7	0.645 2	0.037 3	0.839 6	0.817 1	0.038 7	1.000 0	0.834 2	0.044 4	0.546 1	0.455 6
粗根生物量比 Coarse root biomass ratio	0.000 0	0.827 2	0.783 8	0.031 7	0.916 2	0.888 4	0.029 6	1.000 0	0.781 6	0.018 9	0.476 6	0.400 4
细根生物量比 Fine root biomass ratio	0.000 0	0.659 9	0.675 7	0.036 1	0.856 5	0.832 8	0.036 7	1.000 0	0.822 6	0.038 8	0.530 8	0.443 4
叶氮积累 Leaf nitrogen reserves	0.000 0	0.536 3	0.467 3	0.102 3	0.702 6	0.635 3	0.064 4	1.000 0	0.368 1	0.088 6	0.713 4	0.493 6
茎氮积累 Stem nitrogen reserves	0.026 9	1.000 0	0.478 0	0.067 8	0.458 6	0.727 4	0.000 0	0.564 9	0.902 9	0.031 7	0.510 8	0.402 8
粗根氮积累 Crude root nitrogen storage	0.000 0	0.553 5	1.000 0	0.032 5	0.911 1	0.757 3	0.019 1	0.994 1	0.700 0	0.005 1	0.297 1	0.564 0
细根氮积累 Fine root nitrogen storage	0.042 1	0.873 5	1.000 0	0.092 8	0.560 3	0.679 8	0.000 0	0.632 7	0.441 5	0.011 1	0.681 1	0.103 5
平均隶属函数值 Averag emembership function value	0.009 0	0.768 9	0.724 0	0.046 5	0.760 9	0.760 8	0.029 1	0.895 1	0.694 9	0.025 9	0.556 5	0.412 7
排名 Rank	12	2	5	9	3	4	10	1	6	11	7	8

3 讨 论

3.1 光照与氮素添加对树番茄幼苗生长的影响

光照是植物生长的基础条件,光照过高或过低都会影响植物的生长发育。苗高、地径是植物生长最基本的形态特征,能够直观反映出植物在不同光环境下的适应策略^[22]。研究发现,一些耐阴植物在弱光环境下,往往通过增加苗高、减小地径生长等对策来维持自身的代谢平衡从而保持正常的生命活动^[23]。本研究中,随光照强度减弱,树番茄幼苗苗高呈现明显的先增加后减小的趋势,地径则随光照强度的减弱而逐渐减小,幼苗形态表现出“细长”的特征,这与马天光等^[24]对骆驼刺(*Alhagi sparsifolia* Shap)研究结果相同,而邓波等^[25]研究发现,中等强度遮阴处理后,桢楠(*Phoebe zhennan*)植株苗高、地径显著高于全光照处理,与本研究结果略有不同,原因可能是桢楠是一种慢生树种,而树番茄是速生树种,遮阴后树番茄幼苗为了获取更多的光能,通过增加苗高强化垂直生长从而实现对更多光能的捕获和利用,同时减少地径生长所需要的能量来适应弱光环境。此外,重度遮阴(30%NR)下树番茄幼苗苗高生长显著受到抑制,说明光照过弱致使树番茄幼苗无法通过增加株高这一途径来适应弱光环境,这与殷东生等^[10]研究结果相同,风箱果(*Physocarpus amurensis*)幼苗在 60% 全光下促进了苗高的生长,20% 全光下抑制了苗高的生长。

氮是植物最重要的生命元素之一,参与植物重要的生理代谢过程,完成生命活动^[26]。本研究中,3 g/株、6 g/株施氮处理下树番茄幼苗苗高、地径均显著高于无氮源添加处理,表明氮素的添加可以促进树番茄

幼苗的生长发育。此外,随着施氮量的增加,树番茄幼苗苗高、地径生长呈现先增加后减小的趋势,在3 g/株施氮处理下有最大值,说明树番茄幼苗对氮素的需求符合耐性定律,即植物对氮素需求有一定阈值,超过阈值的氮输入不利于其生长,这与王树起等^[27]对大豆的研究结果相似,适度的氮肥施用量对生长的促进作用最大,过高的氮肥用量反而抑制大豆的生长。

3.2 光照与氮素添加对树番茄幼苗生物量积累与分配的影响

生物量及其分配格局变化是植物适应环境变化的重要表征^[28]。本研究中,随光照强度减弱,树番茄幼苗叶、茎生物量先增后降,中度遮阴下达到最大值,而细根生物量则逐渐减小,粗根生物量在重度遮阴下显著降低,其他处理下则无显著变化。说明适度遮阴促进了树番茄幼苗地上部分(叶和茎)生物量的累积,减弱了粗根和细根生物量的累积。这与张玲等^[29]对黄檗(*Phellodendron amurense*)的研究结果相同,适度遮阴促进了其茎和叶生物量的累积,而重度遮阴则会产生明显的抑制作用,致使其各构件生物量减小,而智西民等^[30]在青桐(*Firmiana simplex*)幼苗的研究中则发现,75%遮阴能有效促进其生物量的积累,与本研究结果不同,原因可能是两种植物的耐阴性不同。林木生物量比例的变化表示其光合产物分配在不同环境下所作的调整,具有重要的生态学意义^[31]。研究表明,在光照条件较好的情况下,限制幼苗生长的主要因素主要来自于地下,因此幼苗生物量更多地分配于地下部分,以利于水分和养分的吸收^[32],在光照条件较差的情况下,为了捕获更多的太阳辐射能,光合产物则更多地用于地上部分的生长,尤其是叶片生物量的相对增加^[33]。本研究发现,遮阴明显减小了树番茄幼苗对细根的分配比例,增大了对茎的分配比例,而对叶片和粗根的分配比例规律不明显。说明遮阴后树番茄幼苗将更多的生物量投资到茎上,增强纵向生长用于竞争光照资源,弱光环境下树番茄幼苗生长的主要资源限制器官是茎,细根作用较小,因此以牺牲细根换取茎的生长,这与徐飞等^[34]对麻栎的研究结果相同。

氮素是植物生长发育所需要的重要元素和必需元素,在植物生命活动中占有重要的地位,养分添加对苗木的影响可以通过生物量来体现^[35]。本试验中,随着施氮量的增加树番茄幼苗各器官生物量累积先增后降,叶、细根生物量比减小,茎生物量比增加。王益明等^[36]研究发现,美国山核桃(*Carya illinoensis*)幼苗的生物量随着施氮量的增加呈先增后减,王东光等^[37]对闽楠(*Phoebe bournei*)幼苗的研究表明,过高或过低的供氮量都不利于苗木生长,最适的供氮量能有效促进闽楠生物量的积累,这表明适量增加氮素供应,能够促进树番茄各器官的生长,从而增加生物量的积累,氮素过量则会抑制生物量的累积。

3.3 光照与氮素添加对树番茄幼苗氮积累与分配的影响

植物对养分的吸收、分配和利用是植物在不同光环境下的适应能力的体现,也反映了植物与环境间相互作用的关系^[38]。通常,植物向其主要的生长部位投入较多的氮,而向次要部位投入尽可能少的只用于维持正常代谢的氮,以提高其在外界环境中的适应和竞争能力^[39-40]。本研究中,随着光照强度的减弱,树番茄幼苗叶片N积累量先升后降,茎N积累量以及粗根在轻度、中度遮阴下变化不明显,重度遮阴下则显著下降,细根N积累量逐渐减小。这表明遮阴促进了树番茄幼叶片氮的积累,抑制了细根N积累,这与苗汪成忠等^[41]研究结果相似,遮阴增加了凤丹(*Paeonia ostii*)茎、叶中的N积累。此外,本研究还发现,随着光照强度的改变,树番茄苗木地上构件与地下构件的氮分配存在权衡现象,全光照有利于N向茎和细根中分配,遮阴后则有利于N向叶分配。说明在光源充足的情况下,树番茄幼苗将N更多地分配到茎和细根中,而光照强度减弱后则主要增强光合器官叶片N的分配比例,以此来弥补叶片的光合作用因光照减弱带来的负面影响。马志良等^[42]认为遮阴处理使N更多地分配给紫花苜蓿(*Medicago sativa*)的地上部分,与本研究结果相似。

苗木施肥能显著提高幼苗各器官的养分积累,极大地促进苗木的生长和抗逆性^[43]。有研究表明,适宜的施氮量有利于棉花对养分的吸收^[44],合理的施氮可提高冬小麦的吸氮能力,但过量施氮并不利于植株对氮素的吸收^[45]。本实验中,随着施氮量的增加,树番茄幼苗各器官氮积累量基本上先升后降,说明适量的氮素添加,有利于提高了树番茄幼苗养分的累积,过多则可能对植物产生毒害作用,抑制植物对

养分的吸收。此外,本研究还发现,氮素添加后,树番茄幼苗叶片、茎氮分配比例增大。说明施氮可以促进苗木将更多的N向叶分配,有利于植株叶片光合能力的提升,从而积累更多的光合产物,促进幼苗的生长发育,这与姜宗庆等^[35]对紫楠(*Phoebe sheareri*)的研究结果一致。

3.4 表型可塑性及隶属函数分析

表型可塑性是植物对不同环境应答而产生的不同表型特征^[46]。可塑性指数可以直观反映植物对环境变化适应能力的大小^[47]。张常隆等^[48]研究表明,紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)苗高、茎、叶生物量等指标可塑性指数较大,说明其主要通过调节植株形态特征以及生物量积累与分配来响应不同的环境。本研究中,树番茄幼苗苗高、地径、生物量的积累可塑性指数较高,表明树番茄生长、生物量对光氮的变化十分敏感,主要依赖形态及生物量积累的改变来响应光氮环境的变化。

模糊隶属函数综合评价前3位分别是T3N3(52.8%NR, 3 g/株)>T1N3(100%NR, 3 g/株)>T2N3(75%NR, 3 g/株),说明树番茄在52.8%NR也能良好的生长,具有较强的耐阴性,隶属值最低的是不施肥不遮阴(T1N0),说明过度遮阴和过量施肥均对树番茄生长不利。树番茄幼苗为耐阴植物,树番茄在室外栽培和林下推广种植以及园林应用中选择适当的光照环境(52.8%NR)和施加氮肥(3 g/株),能有效促进树番茄幼苗生长发育。

4 结 论

树番茄苗期具有一定耐阴性,遮阴环境下,树番茄幼苗加强纵向生长,减弱横向生长,呈现“细高”形态。此外,通过增加对地上部分(叶、茎)生物量的投资及减少对地下部分(根系)生物量的投资对策,以及提高叶片固氮和氮同化能力来适应低光环境。正常情况下,植物生长不仅受光照条件的制约,还受到多种环境因素的影响,且在常绿树冠下,光线不可预测地被树叶和树枝改变,生长在森林树冠下的树木发展取决于它们利用资源的能力。因此,后期仍需开展长期和多次试验探索光照、氮素等环境因子对树番茄的耦合效应。

参考文献 References:

- [1] 董琼,李世民,高尚杰,等.不同种源树番茄果实品质比较及综合分析[J].食品与发酵工业,2022,48(4):266-273.
DONG Q, LI S M, GAO S J, et al. Comparison and comprehensive analysis the quality of *Cyphomandra betacea* from different provenance[J]. Food and fermentation industries, 2022, 48(4): 266-273.
- [2] 中国科学院中国植物志编辑委员会.中国植物志[M].北京:科学出版社,1978:141.
The editorial committee of chinese planting first history of the Chinese academy of materials, flora of China[M]. Beijing: Science Press, 1978: 141.
- [3] 张庆良,张凤霞,丰宗新,等.树番茄引种栽培试验初报[J].山东林业科技,2005,35(3):25-26.
ZHANG Q L, ZHANG F X, FENG Z X, et al. Preliminary report on the introduction of *Cyphomandra betacea* Sendt. cultivation trials.[J]. Journal of Shandong forestry science and technology, 2005, 35(3): 25-26.
- [4] CYPHOMANDRA B S. Phenolics protect LDL from oxidation and PC12 cells from oxidative stress[J]. LWT food science and technology, 2009, 42(2): 458-463.
- [5] JOSHI U J, GADGE A S, D' MELLO P, et al. Anti-inflammatory, antioxidant and anticancer activity of quercetin and its analogues[J]. Int J res in pharma and biomed sci, 2011, 2: 1756-1766.
- [6] MUTALIB M A, RAHMAT A B, ALI F, et al. Nutritional compositions and antiproliferative activities of different solvent fractions from ethanol extract of *Cyphomandra betacea* (Tamarillo) fruit[J]. The malaysian journal of medical sciences: MJMS, 2017, 24(5): 19-32.
- [7] 郭碧瑜,周伟华,叶青莲,等.树番茄的生物学特性及栽培技术[J].广东农业科学,2007(12):102-103.
GUO B Y, ZHOU W H, YE Q L, et al. Biological characteristics and cultivation techniques of *Cyphomandra betacea* Sendt. [J]. Guangdong agricultural sciences, 2007(12): 102-103.
- [8] 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.

- WEI W, HOU Y P, PENG S L, et al. Effects of light intensity on growth and biomass allocation of invasive plants *Mikania micrantha* and *Chromolaena odorata* [J]. *Acta ecologica Sinica* 2017, 37(18): 6021-6028.
- [9] 张轶, 饶光晨, 刘光立. 光照强度对黄金香柳扦插苗生长特性的影响 [J]. *广东农业科学*, 2013, 40(5): 42-44.
ZHANG Y, RAO G C, LIU G L. Effects of light intensity on the growth characteristics of *Melaleuca bracteata* cv. revolution gold [J]. *Guangdong agricultural sciences*, 2013, 40(5): 42-44.
- [10] 殷东生, 沈海龙, 魏晓慧. 凤箱果幼苗对遮阴的形态适应性 [J]. *东北林业大学学报*, 2017, 45(11): 45-48.
YIN D S, SHEN H L, WEI X H. Morphological adaptation of *Physocarpus amurensis* seedlings to shade [J]. *Journal of north-east forestry university*, 2017, 45(11): 45-48.
- [11] 闫兴富, 曹敏. 不同光照梯度的遮荫处理对绒毛番龙眼幼苗生长的影响 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2007(6): 465-472.
YAN X F, CAO M. Effects of shading treatments on the growth of *Pometia tomentosa* seedlings [J]. *Journal of tropical and subtropical botany*, 2007(6): 465-472.
- [12] 胡喜生, 洪伟, 吴承祯, 等. 不同光环境下木荷幼苗树冠结构的可塑性响应 [J]. *植物资源与环境学报*, 2006, 15(2): 55-59.
HU X S, HONG W, WU C Z, et al. Response of structural plasticity of *Schima superba* sapling crown to different light conditions [J]. *Journal of plant resources and environment*, 2006, 15(2): 55-59.
- [13] 王雁, 苏雪痕, 彭镇华. 植物耐荫性研究进展 [J]. *林业科学研究*, 2002(3): 349-355.
WANG Y, SU X H, PENG Z H. Review of studies on plant shade-tolerance [J]. *Forest research*, 2002(3): 349-355.
- [14] 方运霆, 莫江明, 周国逸, 等. 鼎湖山主要森林类型植物胸径生长对氮沉降增加的初期响应 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2005, 13(3): 198-204.
FANG Y T, MO J M, ZHOU G Y, et al. Response of diameter at breast height increment to N additions in forests of Dinghushan biosphere reserve [J]. *Journal of tropical and subtropical botany*, 2005, 13(3): 198-204.
- [15] 马卫平, 李银梅, 陈静. 氮素指数施肥对连香树幼苗生长和生物量分配的影响 [J]. *甘肃农业科技*, 2014(11): 34-37.
MA W P, LI Y M, CHEN J. Effects of exponential fertilization on the seedling growth and biomass allocation of katsura tree [J]. *Gansu agricultural science and technology*, 2014(11): 34-37.
- [16] 霍常富. 光氮对水曲柳苗木生长、光合作用及碳氮代谢的影响 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2007.
HUO C F. Effects of light and nitrogen on growth, photosynthesis and C-N metabolism of *Fraxinus mandshurica* seedlings [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2007.
- [17] 马倩倩, 鲍荣粉, 廖明安. 不同水温浸种对树番茄种子发芽的影响 [J]. *北方园艺*, 2018(15): 92-96.
MA Q Q, BAO R F, LIAO M A. Effects of different water temperature on seeds germination of *Cyphomandra betacea* sendt. [J]. *Northern horticulture*, 2018(15): 92-96.
- [18] 胡容平, 范中菡, 陈庆华, 等. 不同倍性龙葵砧木嫁接对树番茄幼苗硒积累的影响 [J]. *中国农学通报*, 2021, 37(2): 43-47.
HU R P, FAN Z H, CHEN Q H, et al. Effects of *Solanum nigrum* rootstock with different ploidies grafting on selenium accumulation of *Cyphomandra betacea* seedlings [J]. *Chinese agricultural science bulletin*, 2021, 37(2): 43-47.
- [19] 刘盈盈, 张珍明, 任春光, 等. 施肥对青钱柳幼苗生长及叶片快速光响应与糖含量的影响 [J]. *西南农业学报*, 2016, 29(10): 2361-2365.
LIU Y Y, ZHANG Z M, REN C G, et al. Effects of fertilization on seedling growth and rapid light - response and sugar content of *Cyclocarya paliurus* [J]. *Southwest China journal of agricultural sciences*, 2016, 29(10): 2361-2365.
- [20] 鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. 3版. 北京: 中国农业出版社, 1999: 263-268.
BAO S D. Soil Agrochemical Analysis [M]. 3rd ed. Beijing: China Agricultural Press, 1999: 263-268.
- [21] 刘彤, 王琛, 徐璐, 等. 叶面施氮对东北红豆杉幼苗生长及光合特性的影响 [J]. *北京林业大学学报*, 2016, 38(8): 64-70.
LIU T, WANG C, XU L, et al. Effects of foliar nitrogen application on growth and photosynthetic characteristics of *Taxus cuspidate* seedlings [J]. *Journal of Beijing forestry university*, 2016, 38(8): 64-70.
- [22] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展 [J]. *中国科学: 生命科学*, 2015, 45(4): 325-339.
LIU X J, MA K P. Plant functional traits-concepts, applications and future directions [J]. *Scientia Sinica (Vitae)*, 2015, 45(4): 325-339.
- [23] DAI Y J, SHEN Z G, 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(2/3): 177-182.
- [24] 马天光,李向义,林丽莎,等.遮阴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.
MA T G, LI X Y, LIN L S, et al.The effects of shade on leaf traits and water physiological characteristics in *Alhagi sparsifolia* [J].Acta ecologica Sinica, 2018, 38(23): 8466-8474.
- [25] 邓波,燕李鹏,刘桂华,等.遮光和施肥对桢楠苗期生长和氮素积累的影响[J].浙江农林大学学报,2020,37(3): 489-495.
DENG B, YAN L P, LIU G H, et al, Effects of shading and fertilization on growth and nitrogen accumulation of *Phoebe Zhen-nan* seedlings[J].Journal of Zhejiang A & F university, 2020, 37(3): 489-495.
- [26] GARDINER, EMILE S, JIMMIE L.Underplanting cherrybark Oak (*Quercus pagoda* Raf.) seedlings on a bottomland site in the Southern United States.[J].New forests, 2006, 32(1): 105-119.
- [27] 王树起,韩晓增,乔云发,等.施氮对大豆根系形态和氮素吸收积累的影响[J].中国生态农业学报,2009,17(6): 1069-1073.
WANG S Q, HAN X Z, QIAO Y F, et al.Root morphology and nitrogen accumulation in soybean (*Glycine max* L.) under different nitrogen application levels[J].Chinese journal of eco-agriculture, 2009, 17(6): 1069-1073.
- [28] SWIFF C C, JACOBS S M, ESLER K J.Drought induced xylem embolism in four riparian trees from the western cape province: insights and implications for planning and evaluation of restoration[J].South African journal of botany, 2008, 74(3): 508-516.
- [29] 张玲,张东来.遮荫条件下黄檗生长和生理响应的性别差异研究[J].植物研究,2020,40(5): 735-742.
ZHANG L, ZHANG D L.Gender differences in growth and physiological respond of *Phellodendron amurense* Rupr. in condition of overshadow[J].Bulletin of botanical research, 2020, 40(5): 735-742.
- [30] 智西民,王梦颖,牛畔青,等.遮荫对青桐幼苗生长性状与化学计量特征的影响[J].生态学杂志,2021,40(3): 664-671.
ZHI X M, WANG M Y, NIU P Q, et al.Effects of shading on the growth indices and stoichiometric characteristics of *Firmiana platanifolia* seedlings[J].Chinese journal of ecology, 2021, 40(3): 664-671.
- [31] TITLYANOVA A A, ROMANOVA I P, KOSYKH N P, et al.Pattern and process in above-ground and below-ground components of grassland ecosystems[J].Journal of vegetation science, 1999, 10(3): 307-320.
- [32] KING D A.Allocation of above-ground growth is related to light in temperate deciduous saplings [J].Functional ecology, 2003, 17(4): 482-488.
- [33] 许中旗,黄选瑞,徐成立,等.光照条件对蒙古栎幼苗生长及形态特征的影响[J].生态学报,2009,29(3): 1121-1128.
XU Z Q, HUANG X R, XU C L, et al.The impacts of light conditions on the growth and morphology of *Quercus mongolica* seedlings[J].Acta ecologica Sinica, 2009, 29(3): 1121-1128.
- [34] 徐飞,郭卫华,徐伟红,等.不同光环境对麻栎和刺槐幼苗生长和光合特征的影响[J].生态学报,2010,30(12): 3098-3107.
XU F, GUO W H, XU W H, et al.Effects of light intensity on growth and photosynthesis of seedlings of *Quercus acutissima* and *Robinia pseudoacacia* [J].Acta ecologica Sinica, 2010, 30(12): 3098-3107.
- [35] 姜宗庆,李豪,曾理.氮素指数施肥对紫楠幼苗生长及氮积累的影响[J].江苏农业科学,2022,50(1): 116-120.
JIANG Z Q, LI H, ZENG L.Impacts of N exponential fertilization on growth and nitrogen accumulation of *Phoebe sheareri* seedlings[J].Jiangsu agricultural sciences, 2022, 50(1): 116-120.
- [36] 王益明,万福绪,李瑞瑞,等.指数施肥对美国山核桃幼苗生长及养分积累的影响[J].东北林业大学学报,2018,46(9): 21-25.
WANG Y M, WAN F X, LI R R, et al.Effects of exponential fertilization on growth and nutrient accumulation of *Carya illinoensis* seedlings[J].Journal of northeast forestry university, 2018, 46(9): 21-25.
- [37] 王东光,尹光天,邹文涛,等.氮素营养对闽楠幼苗生长及光合特性的影响[J].林业科学研究,2013,26(1): 7 0-75.
WANG D G, YIN G T, ZOU W T, et al.Effects of nitrogen loading on growth and photosynthetic characteristics of *Phoebe bournei* seedlings[J].Forest research, 2013, 26(1): 7 0-75.
- [38] LIN J H, ZHANG R, HU Y Y, et al.Interactive effects of drought and shading on *Torreya grandis* seedlings: physiological

- and growth responses[J]. *Trees*, 2019, 33(3): 951-961.
- [39] GRECHI I, VIVIN P, HILBERT G, et al. Effect of light and nitrogen supply on internal C: N balance and control of root-to-shoot biomass allocation in grapevine. [J]. *Environmental and experimental botany*, 2007, 59(2): 139-149.
- [40] 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]. *Forest ecology and management*, 2005, 226(1): 173-180.
- [41] 汪成忠, 于晶, 尹原森, 等. 遮阴对凤丹生物量分配和化学计量特征的影响 [J]. *东北林业大学学报*, 2020, 48(9): 71-75.
- WANG C Z, YU J, YIN Y S, et al. Effects of shading on biomass and stoichiometry of fengdan [J]. *Journal of northeast forestry university*, 2020, 48(9): 71-75.
- [42] 马志良, 杨万勤, 吴福忠, 等. 遮阴对紫花苜蓿地上生物量和化学计量特征的影响 [J]. *应用生态学报*, 2014, 25(11): 3139-3144.
- MA Z L, YANG W Q, WU F Z, et al. Effects of shading on the aboveground biomass and stoichiometry characteristics of *Medicago sativa* [J]. *Chinese journal of applied ecology*, 2014, 25(11): 3139-3144.
- [43] 祝燕, 刘勇, 李国雷, 等. 氮素营养对长白落叶松移植苗生长及养分状况的影响 [J]. *林业科学*, 2011, 47(9): 168-172.
- ZHU Y, LIU Y, LI G L, et al. Effects of nitrogen fertilization on the growth and nutrient status in *Larix olgensis* seedlings [J]. *Scientia silvae sinicae*, 2011, 47(9): 168-172.
- [44] 李飞, 郭利双, 李景龙, 等. 施氮水平对油棉连作棉花氮磷钾吸收、分配与利用的影响 [J]. *华北农学报*, 2018, 33(3): 196-202.
- LI F, GUO L S, LI J L, et al. Effects of nitrogen application rate on NPK uptake, distribution and utilization of direct seeding cotton after rape harvest [J]. *Acta agriculturae boreali-Sinica*, 2018, 33(3): 196-202.
- [45] 金修宽, 马茂亭, 赵同科, 等. 测墒补灌和施氮对冬小麦产量及水分、氮素利用效率的影响 [J]. *中国农业科学*, 2018, 51(7): 1334-1344.
- JIN X K, MA M T, ZHAO T K, et al. Effects of nitrogen application on yield, water and nitrogen use efficiency of winter wheat under supplemental irrigation based on measured soil moisture content [J]. *Scientia agricultura Sinica*, 2018, 51(7): 1334-1344.
- [46] HUEY R B, GILCHRIST G W, CALSON M L, et al. Rapid evolution of a geographic cline in size in an introduced fly [J]. *Science*, 2000, 287(5451): 308-309.
- [47] HALLIK L, NIINEMETS U, KULL O. Photosynthetic acclimation to light in woody and herbaceous species: a comparison of leaf structure, pigment content and chlorophyll fluorescence characteristics measured in the field [J]. *Plant biology (Stuttgart, Germany)*, 2012, 14(1): 88-99.
- [48] 张常隆, 李扬苹, 冯玉龙, 等. 表型可塑性和局域适应在紫茎泽兰入侵不同海拔生境中的作用 [J]. *生态学报*, 2009, 29(4): 1940-1946.
- ZHANG C L, LI Y P, FENG Y L, et al. Roles of phenotypic plasticity and local adaptation in *Eupatorium adenophorum* invasions in different altitude habitats [J]. *Acta ecologica Sinica*, 2009, 29(4): 1940-1946.