

苹果树冠不同部位叶片结构、内含物和模拟光合能力的比较*

高照全¹ 冯社章¹ 李天红² 张显川³

(1. 北京农业职业学院 北京 102442; 2. 中国农业大学农学与生物技术学院 北京市果树逆境生理与分子生物学实验室 北京 100193; 3. 北京日川河果树研究开发中心 北京 102200)

摘 要 以富士苹果(*Malus domestica* Borkh. cv. 'Fuji')树冠不同部位叶片为试材,对其解剖结构、内含物和光合能力进行了比较研究。苹果叶片光合速率对小气候因子的响应是根据 C₃ 植物光合机理模型模拟,其中气孔导度由气孔的半机理模型模拟。结果表明,树冠中、上部叶片比下部叶片分别厚 31.8%和 37.0%,栅栏组织分别厚 44.8%和 62.7%;中、上部叶片的叶绿素含量比下部叶分别高 18.0%和 20.6%,可溶性糖分别高 25.2%和 38.8%,脯氨酸分别高 11.7%和 29.0%。树冠不同部位叶片光合能力差异和叶片结构及叶绿素等内含物差异一致。苹果叶片净光合速率的变化主要由光合有效辐射的变化引起,同时对 CO₂ 浓度的变化也非常敏感。模拟显示,从树冠上部到下部,叶片净光合总量晴天从约 400 mmol·m⁻²·d⁻¹ 减少到 130 mmol·m⁻²·d⁻¹,减少 67%,阴天从约 170 mmol·m⁻²·d⁻¹ 减少到 22 mmol·m⁻²·d⁻¹,减少 87%,叶片的最大光合速率相应减少 67%。

关键词 苹果 树冠部位 叶片解剖结构 光合能力 叶片内含物

中图分类号: S661.1 文献标识码: A 文章编号: 1671-3990(2010)06-1245-06

Comparisons of anatomical structure, component and photosynthetic capacity of leaves at different apple canopy positions

GAO Zhao-Quan¹, FENG She-Zhang¹, LI Tian-Hong², ZHANG Xian-Chuan³

(1. Beijing Vocational College of Agriculture, Beijing 102442, China; 2. College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University; Laboratory of Stress Physiology and Molecular Biology for Fruit Tree of Beijing City, Beijing 100193, China; 3. Richuanhe Pomological Research & Development Center, Beijing 102200, China)

Abstract The work studied the differences in anatomical structure, component and photosynthetic capacity of leaves at different canopy positions of apple (*Malus domestica* Borkh. cv. 'Fuji') trees. Response of photosynthetic rate (P_n) of apple leaves to micro-climatic factors was simulated by C₃ photosynthetic mechanism models. And the stomatal conductance was developed by using semi-mechanistic stomatal models. The results indicate that leaf thickness in the middle and upper canopy increases by 31.8% and 37.0% respectively compared to that in the lower canopy. Palisade thickness also increases by 44.8% and 62.7% respectively. Chlorophyll content in the middle and upper canopy increases by 18.0% and 20.6%, soluble sugar increases by 25.2% and 38.8% and proline increases by 11.7% and 29.0% respectively. Difference in photosynthetic capacity of leaves in different canopy position is similar to that in anatomical structure, component of leaves. Fluctuation in P_n of apple leaves is mainly caused by changes of photosynthetically active radiation, and highly sensitive to variations in carbon dioxide (CO₂) concentration at the leaf surface. From upper to lower canopy, daily P_n decreases by 67% (from 400 mmol·m⁻²·d⁻¹ to 130 mmol·m⁻²·d⁻¹) on clear-sky days and by 87% (from 170 mmol·m⁻²·d⁻¹ to 22 mmol·m⁻²·d⁻¹) on cloudy days. Maximal photosynthetic rate also decreases by an average of 67%.

Key words Apple, Canopy position, Leaf anatomical structure, Photosynthesis, Leaf components

(Received Dec. 23, 2009; accepted May 26, 2010)

* 国家自然科学基金项目(30871696)、“十一五”国家科技支撑计划项目(2007BAD36B02)、北京市科委项目(Z080005032508015)和甘肃省发改委项目(ZT06-01)资助

高照全(1976-),男,博士,主要从事生物数学模型和果树栽培技术方面的研究。E-mail: gaozhaoquan@sina.com

收稿日期: 2009-12-23 接受日期: 2010-05-26

光合作用是影响果树生长发育的最重要因素,其产量和品质主要取决于冠层光合分布^[1-2],同时还受“库-源”关系的强烈影响^[3],作为“源”的叶片向果实提供碳水化合物的多少能够影响果实的大小、颜色、可溶性固形物、硬度和其他品质^[4-5]。树冠不同部位叶片的光合能力存在很大差异,树冠上部叶片最大光合速率可达下部叶片的 2~4 倍^[6-7];其原因主要在于叶片为适应不同的环境条件,结构上表现出较大的变异性和可塑性,内含物组分和含量上也存在较大差异^[8]。大量研究表明,植物叶片的光合能力和抗逆性随着叶片接受的光照、厚度、栅栏组织和叶绿体等内含物的增多而增强^[9]。果树一般成行种植,有特定的树形结构,冠层具有很大的异质性,不同部位叶片的光合能力差异很大^[1]。研究果树冠层不同部位叶片结构、内含物和光合能力的差异对于确定合理的种植密度和树形,控制修剪量和负载量等都具有十分重要的意义。前人对果树不同部位光合能力的研究主要是静态比较,无法了解不同小气候条件下不同部位叶片的光合能力。为此,本试验主要观测、分析了苹果树冠不同部位叶片的解剖结构和内含物,模拟研究了不同部位叶片在不同小气候条件下的光合能力和光合日变化,系统比较了小气候因子改变时苹果树冠不同部位叶片的光合能力及其日光合总量的差异,以期苹果合理栽培与管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于 2006~2008 年在北京市昌平区十三陵农场(40°13'N, 116°13'E, 海拔 79 m)富士苹果园(*Malus domestica* Borkh. cv. 'Fuji')中进行,果树定植于 1985 年,株行距 3 m×5 m,南北行向,每棵树都按开心形整形^[5]。土壤为沙壤土,水分养分适宜。树冠内的叶片根据所获得的相对光照多少分为 3 类:下部叶,位于树冠最底层和内膛,所得光照约为全日照的 5%~25%,占叶片总面积的 23%;上部叶,位于树冠最顶层和部分中部外围叶,所得光照约为全日照的 46%~90%,占叶片总面积的 31%;中部叶,位于树冠中部,所得光照约为全日照的 26%~45%,占叶片总面积的 46%。

1.2 测定方法

选择 5 株有代表性的试验树,连续测定 3 年。每年 6~8 月每类叶片在每株试验树上随机选取 100 片叶用于叶片解剖结构、叶绿素、脯氨酸和可溶性糖测定。采用石蜡制片的方法研究叶片解剖结构,并用 Olympus 显微镜观察,选择典型结构照相^[8]。采

用丙酮溶液提取和 UV-751 型分光光度计测定叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量^[10],脯氨酸含量测定采用酸性茚三酮比色法^[10],可溶性糖含量测定采用蒽酮法^[10]。每类叶片的各项指标都重复测定 5 次(单株小区),取其平均值进行方差分析。采用张显川等^[5]的方法测定树冠不同部位的相对光照,采样时严格按照相对光照强度分树冠部位取样。叶片气孔导度由 AP4 气孔计(AP4, Delta-T, Cambridge, UK)测定,净光合速率用便携式光合系统 LI 6400(LI 6400, LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA)测得。测气孔导度和光合速率时分别在苹果冠层相应光照区域内随机选取叶片测定,所有叶片光合和气孔参数都选用晴天上半的数据拟合,同时制作一系列三维图片描述光合速率对气象因子的响应。所有参数都根据最小二乘法估计,或来源于前人数据^[11-13]。

1.3 光合和气孔模型

Farquhar 等^[11]根据 C₃ 植物光合机理提出了用于模拟单叶光合作用的一组生化模型,其他学者^[12-13]对此进行了不断改进。描述叶片净光合速率(P_n)的公式为:

$$P_n = \min\{A_c, A_q\} - R_d \quad (1)$$

式中, A_c 为受 Rubisco 活性限制的光合速率, A_q 为由 RuBP 再生速率限制的光合速率, R_d 为叶片的暗呼吸。

$$A_c = V_{cmax} \frac{c_i - \Gamma_*}{c_i + k_c(1 + o_i/k_o)} \quad (2)$$

式中, V_{cmax} 为在 RuBP 和 CO₂ 饱和条件下 Rubisco 的最大催化能力, Γ_* 为没有线粒体呼吸时的 CO₂ 补偿点, c_i 为间隙 CO₂ 浓度, K_c 和 K_o 为与 CO₂、O₂ 有关的米氏常数。当光合电子传递受 RuBP 再生限制时,同化速率由下式描述:

$$A_q = \frac{J(c_i - \Gamma_*)}{4(c_i + 2\Gamma_*)} \quad (3)$$

式中, J 为在一定有效光合辐射(PAR)下的电子传递速率, J 和 I 的关系可用双曲线方程来描述^[13]:

$$\theta J^2 - (\alpha I + J_{max})J + \alpha I J_{max} = 0 \quad (4)$$

式中, θ 为决定双曲线方程的参数, α 为整个电子传递链中的量子效率, J_{max} 为整个电子传递链中的潜在速率。在该生化模型中驱动变量 c_i 可由下式计算:

$$c_i = c_a - P_n / g_{sc} \quad (5)$$

式中, c_a 为大气中的 CO₂ 浓度, g_{sc} 为 CO₂ 通过气孔的导度。

气孔导度根据 Leuning^[12]改进的气孔模型模拟:

$$g_{sc} = g_0 + \frac{a_1 P_n}{(c_i - \Gamma_*)(1 - D/D_0)} \quad (6)$$

式中, g_0 为剩余气孔导度, a_1 、 D_0 为常数, D 为水汽压差, Γ 为 CO_2 补偿点。假设 $g_{sc}=G_s/1.56$, 其中 G_s 为水汽通过气孔的导度。

2 结果与分析

2.1 树冠不同部位叶片解剖结构差异

苹果叶片越厚, 内含物越多, 光合能力也越强。由表 1 可知, 树冠上部叶片厚度比下部显著增加, 中部和上部叶片厚度比下部分别增加 31.8% 和 37.0%, 角质层增加 24.9%和 35.5%。上部叶片的栅栏组织明显厚于下部, 中部和上部叶片栅栏组织厚度分别比下部增加 44.8%和 62.7%, 栅栏组织和海绵组织比例分别增加 14.3%和 34.3%。叶片厚度、角质层和栅栏组织的加厚可能是由冠层光照条件的改善所引起。上部叶片主脉显著厚于下部, 中部和上部叶片的主脉厚度比下部叶片增加 16.5%和 22.4%。中、上部叶片气孔密度比下部显著增多, 虽然气孔长度略有缩小, 根据小孔定律, 气体的进出与小孔的周长成正比, 因此中上部叶片的蒸腾能力更强。叶片发达的维管系统可起到迅速补偿叶片失水的作用, 还可加快光合产物的运出。

2.2 树冠不同部位叶片内含物差异

表 2 表明, 中、上部叶片总叶绿素含量比下部分别增加 18.0%和 20.6%, 差异达显著水平。叶片厚度、栅栏组织厚度和叶绿素含量的增加能够提高叶片单位面积最大光合速率。由于树冠上部光照充足, 上部叶片光合能力的增强有利于充分利用光能, 提高树冠总体的光能利用率。中、上部叶片的可溶性

糖含量分别比下部增加 25.2%和 38.8%。对于果树而言只有叶片制造出足够的可溶性糖, 才能保证树体正常生长发育, 提高果实产量和品质。脯氨酸是重要的抗逆指标, 脯氨酸增加说明叶片抗逆性增强, 中、上部叶片的脯氨酸含量分别比下部增加 11.7%和 29.0%。

2.3 叶片在不同小气候条件下的光合能力比较

树冠不同部位叶片光合速率(P_n)对小气候因子的响应如图 1 所示。可看出不同部位叶片对小气候因子的响应趋势相似, 当 PAR 低于光饱和点时, P_n 随 PAR 的增加而增加, 超过光饱和点后 P_n 基本维持常数。空气中的 CO_2 浓度越高 P_n 越大, 一般条件下 CO_2 浓度达到 $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 后 P_n 开始逐渐饱和; 当温度升高时, CO_2 饱和点也随之升高。 P_n 随温度的升高而呈现出一系列“钟”形曲线, 一般条件下 P_n 的最适温度为 $25\ ^\circ\text{C}$ 。相对湿度大小对光合速率影响不大, P_n 只随湿度的增加而略有增加, 原因是湿度通过改变气孔大小间接影响光合, 在充分灌水条件下气孔有足够的开张度来保证 CO_2 进出。

不同部位叶片的最大光合速率存在显著差异, 一般情况下上部叶片的最大光合速率是下部叶片的 3 倍, 比中部叶片大 30%(图 1)。而下部叶片的光量子效率却比上部叶片略高, 说明下部叶片对光照强度更加敏感。当 CO_2 浓度升高时上部叶片的 P_n 也随之升高, 下部叶片对 CO_2 浓度的响应相对迟钝, 并且没有明显的 CO_2 浓度饱和点。上部叶片光合能力强与叶片厚度大、叶绿素含量高相一致, 不同层次叶片的光合能力差异可能主要是由所受光照强度不同引起的。

表 1 苹果树冠不同部位叶片的解剖特征

Tab. 1 Anatomical characteristics of leaves in different positions of apple tree canopy

叶片部位 Leaf position	叶总厚 Leaf thickness (μm)	角质层厚 Cuticle thickness (μm)	海绵组织厚度 Spongy tissue thickness (μm)	栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness (μm)	气孔长 Stomatal length (μm)	气孔宽 Stomatal width (μm)	气孔密度 Stomatal density (mm^{-2})	主叶脉厚度 Main vein thickness (μm)
下部 Lower canopy	141.06b	1.69b	57.84c	61.44c	26.43a	15.35b	372.88c	765c
中部 Middle canopy	185.95b	2.11a	73.28a	88.96b	24.94b	16.92a	491.78b	891b
上部 Upper canopy	193.27a	2.29a	70.08b	99.96a	23.45b	14.42b	547.61a	936a

同列数据后不同字母表示差异达 0.05 显著水平, 下同。Different letters following the data within a column represent significant difference at $P=0.05$ level. The same below.

表 2 苹果树冠不同部位叶片内含物含量

Tab. 2 Components contents of leaves in different positions of apple tree canopy

叶片部位 Leaf position	叶绿素 a Chlorophyll a ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)	叶绿素 b Chlorophyll b ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)	叶绿素 a+b Chlorophyll a+b ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)	叶绿素 a/b Chlorophyll a/b	脯氨酸 Proline ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	可溶性糖 Soluble sugar ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)
下部 Lower canopy	10.98b	10.05b	21.03b	1.16a	65.15c	60.89c
中部 Middle canopy	12.83a	11.99a	24.82a	1.07a	72.74b	76.20b
上部 Upper canopy	12.98a	12.39a	25.37a	1.05a	84.04a	84.51a

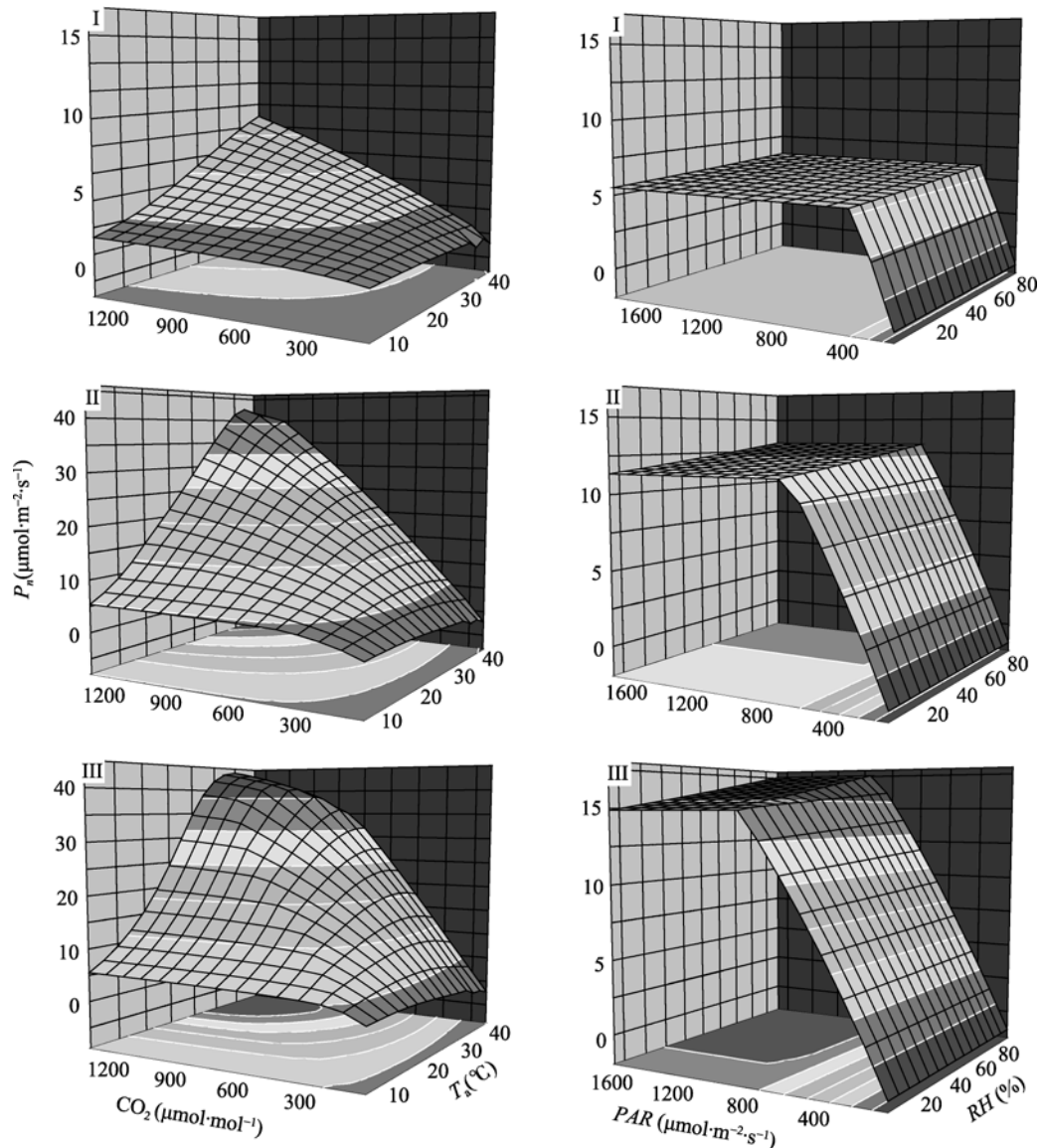


图 1 叶片净光合速率(P_n)对不同有效光合辐射(PAR)、空气相对湿度(RH)、空气温度(T_a)和 CO_2 浓度(CO_2)的响应
Fig. 1 Responses of leaf net photosynthetic rate (P_n) to photosynthetically active radiation (PAR), air relative humidity (RH), air temperature (T_a) and CO_2 concentration (CO_2)

PAR 的变动范围为 $0 \sim 1\,800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, RH 为 $0 \sim 100\%$, T_a 为 $5 \sim 40$, $[CO_2]$ 为 $50 \sim 1\,500 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。各指标的标准值分别为 PAR $1\,500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, RH 50% , T_a 25 , $[CO_2]$ $360 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。 : 下部叶; : 中部叶; : 上部叶。下同。The range of PAR was from 0 to $1\,800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, RH from 0 to 100% , T_a from 5 to 40 , CO_2 concentration from $50 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ to $1\,500 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$. The standard value is $1\,500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ for PAR , 50% for RH , 25 for T_a , $360 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ for CO_2 concentration. : Lower canopy; : Middle canopy; : Upper canopy. The same below.

2.4 树冠不同部位叶片光合日变化

果树冠层叶片 P_n 的大小不但受光合能力限制, 也受所能接受光照强度影响, 处在树冠不同部位的叶片所能接受的光照强度差异很大。利用果园内小型气象站和北京市气象局的气象数据(图 2), 假定上、中和下部叶片接受的光照强度大小分别为最大光照的 67.5% 、 35% 和 15% , 计算相应叶片光合日变化(图 3A)。从图 3A 可看出, 上部叶片 P_n 明显大于下部叶片。晴天(6 月 14~17 日)上部叶片 P_n 最大值出现较早, 这是因为上部叶片光照充足, 短时间内就可达到光饱和点。而下部叶片虽然光饱和点低于上部叶片, 但由于所处位置光照恶化, 即使到中午

P_n 也难达到饱和, 阴天 P_n 主要随辐射的波动而变化。从图 3B 可知, G_s 的变化与 P_n 基本一致, 这由公式(6)决定。晴天上部叶片因光照过于强烈产生较为严重的水分和温度胁迫, 造成气孔在中午部分关闭(图 3B), 进而造成光合“午休”现象。

晴天上部叶片全天的光合总量约 $400 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, 中部叶约为 $280 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, 下部叶约为 $130 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$; 阴天上部叶片全天的光合总量约为 $170 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, 中部叶约为 $80 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, 下部叶约为 $22 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 。就全天而言下部叶片的平均 P_n 约为上部叶片的 28% , 中部叶片约为上部叶片的 65% (6 月 14~19 日)。可见

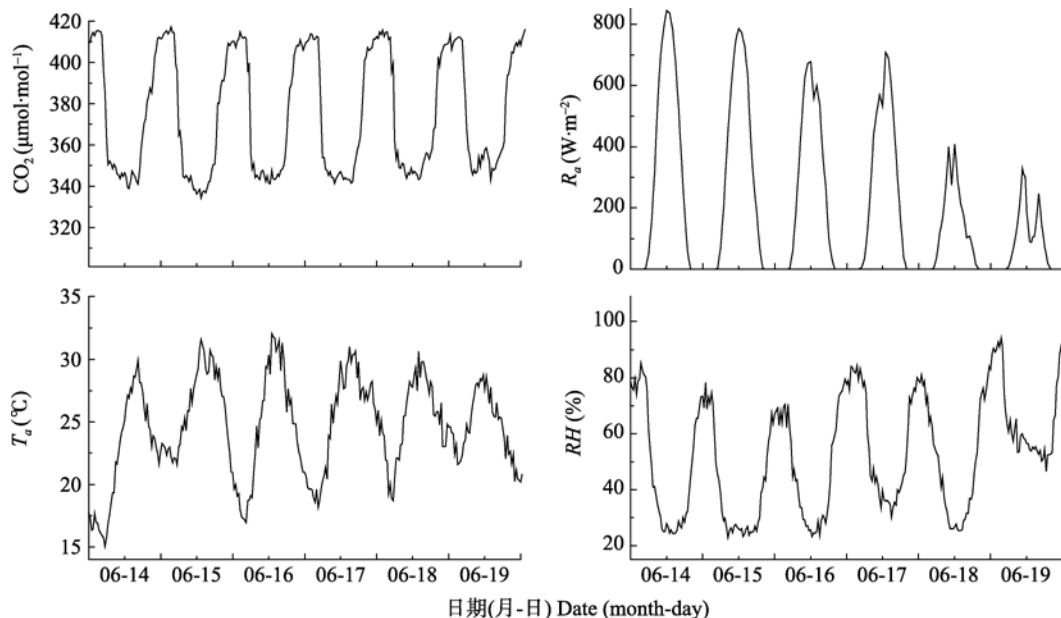


图 2 2007 年 6 月 14~19 日苹果园中 CO_2 浓度(CO_2)、太阳辐射(R_a)、空气温度(T_a)、湿度(RH)日变化
Fig. 2 Diurnal variation of CO_2 concentration (CO_2), radiation (R_a), air temperature (T_a), air relative humidity (RH) in apple orchard from June 14 to 19 in 2007

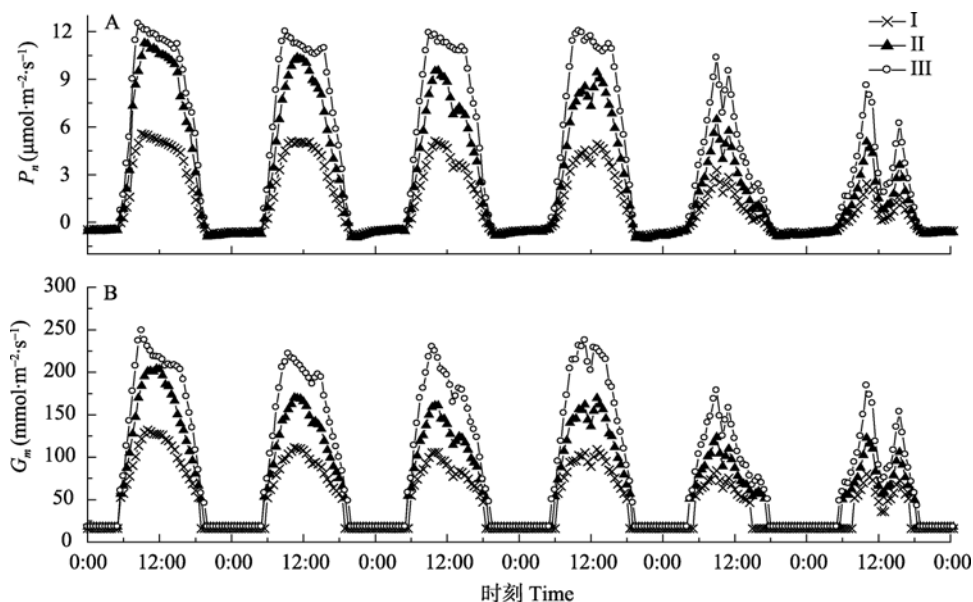


图 3 苹果冠层不同部位叶片净光合速率(P_n)和气孔导度(G_s)日变化($LAI=2.53$, 2007 年 6 月 14~19 日)
Fig. 3 Diurnal variation of leaf photosynthetic rates (P_n), stomatal conductance (G_s) of leaves in different positions of apple tree canopy ($LAI=2.53$) from June 14 to 19 in 2007

当光照不足时下部叶片的光合值减少更多,这主要与光照不足、光合能力差和夜间呼吸所占比例大有关。全天下部叶的平均气孔导度约为上部叶的 52%,中部叶约为上部叶的 71%。

3 讨论

通过对苹果冠层不同部位叶片的结构、内含物和光合能力研究表明,上部叶片厚度大,栅栏组织比例高,叶片的气孔数量、叶绿素和糖分等内含物也多,这与其较强的光合能力相一致。不同部位叶片的这种差异主要与所处光环境有关,强光条件下,

叶片通过改变自身结构(如厚度、栅栏组织和海绵组织比例等)和内含物来增强对强光的利用^[14],表现为光能截获能力降低,而最大光合速率提高^[15-16]。叶片内高度发达的栅栏组织既可避免强烈光照对叶肉细胞的灼伤,又可有效利用衍射光进行光合作用,同时栅栏组织中含有大量叶绿体,也就是说栅栏组织越厚,且排列越紧密,则叶片的光合能力越高^[17]。研究表明海绵组织的光合速率在较低光强下就能达到饱和,而栅栏组织只有在高光强下才会出现光饱和现象^[18]。在弱光条件下叶片则通过改变自身的形态(如叶倾角、叶片大小、叶片厚度等)和内含物来提

高对光能的截获能力,同时对弱光的光能利用率也较高^[16,19]。树冠不同部位光合器官的差异主要是由叶片在生长发育过程中接受的光照不同引起,进而造成光合能力不同^[6,20]。一般树冠顶部最大光合速率是底部的 2~4 倍^[6-7],这与本文的研究结果相一致。本研究还表明下部叶片全天的净光合总量很低,在光照不足的阴天尤其如此,因此在树形管理时需尽量减少树冠低光区和无效光区的体积,提高果树的有效光合^[5]。

通过对不同类型菠菜(*Spinacia oleracea* L.)叶片的研究表明^[18],在光饱和条件下阳生叶片的电子传递速率比阴生叶快,该差异一定程度上与叶绿素 a/b 的比例差异相一致,这与本研究结果相似,阴、阳叶片电子传递能力的不同可能与叶绿体内基粒的形态结构有关。由于上部叶片得到的光照强,承受的胁迫重,故其叶片角质层厚,这样可防止过强日照引起的伤害^[21]。同时上部叶片可通过积累一定量的溶质来降低水势,提高叶片的抗逆性,维持叶片内的水分平衡,保证光合和其他正常生理活动进行^[22],这类物质主要包括脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白等,因此越是上部叶片脯氨酸和可溶性糖含量越多。Iio 等^[15]研究表明,树冠不同部位单位叶面积上的氮素含量、叶片干重和光合最大羧化能力与所接受的光照呈显著正相关,而单位叶面积上的叶绿素含量、单位干重内的氮素含量和光合能力几乎不变。树冠不同部位叶片光合对氮素的利用率不同,树冠阴面的氮素利用率低^[15]。此外,叶片在光合的不同阶段(光能捕获、电子传递和羧化阶段)对氮素分配也随所接受光照的不同而改变^[19],以实现光能的最大利用。

参考文献

- [1] 高照全,魏钦平,王小伟,等. 果树光合作用数学模拟的研究进展[J]. 果树学报, 2003, 20(5): 338-344
- [2] Massonnet C, Regnard J L, Lauri P É, et al. Contributions of foliage distribution and leaf functions to light interception, transpiration and photosynthetic capacities in two apple cultivars at branch and tree scales[J]. Tree Physiology, 2008, 28: 665-678
- [3] Walcroft A S, Lescourret F, Génard M, et al. Does variability in shoot carbon assimilation within the tree crown explain variability in peach fruit growth[J]. Tree Physiology, 2004, 24: 313-322
- [4] Green S R, Greer D H, Wünsche J N, et al. Measurements of light interception and utilization in an apple orchard[J]. Acta Horticulturae, 2001, 557: 369-376
- [5] 张显川,高照全,付占方,等. 苹果树形改造对树冠结构和冠层光合能力的影响[J]. 园艺学报, 2007, 34(3): 537-542
- [6] Meir P, Kruijt B, Broadmeadow M, et al. Acclimation of photosynthetic capacity to irradiance in tree canopies in relation to leaf nitrogen concentration and leaf mass per unit area[J]. Plant, Cell and Environment, 2002, 25: 343-357
- [7] Niinemets Ü, Cescatti A, Rodeghiero M, et al. Complex adjustments of photosynthetic capacity and internal mesophyll conductance to current and previous light availabilities and leaf age in Mediterranean evergreen species *Quercus ilex*[J]. Plant, Cell and Environment, 2006, 29: 1159-1178
- [8] 睦晓蕾,毛胜利,王立浩,等. 辣椒幼苗叶片解剖特征及光合特性对弱光的响应[J]. 园艺学报, 2009, 36(2): 195-208
- [9] Niinemets Ü. Photosynthesis and resource distribution through plant canopies[J]. Plant, Cell and Environment, 2007, 30: 1052-1071
- [10] 汤章城. 现代植物生理学试验指南[M]. 北京: 科学出版社, 1999: 95-303
- [11] Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species[J]. Planta, 1980, 149: 78-90
- [12] Leuning R. Modeling stomatal behavior and photosynthesis of *Eucalyptus grandis*[J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1990, 17: 159-175
- [13] Collatz G J, Ball J T, Griver C, et al. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: A model that includes a laminar boundary layer[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 1991, 54: 107-136
- [14] Valladares F, Chico G M, Aranda I, et al. The greater seedling high-light tolerance of *quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity[J]. Trees, 2002, 16(6): 395-403
- [15] Iio A, Fukasawa H, Nose Y, et al. Vertical, horizontal and azimuthal variations in leaf photosynthetic characteristics within a *Fagus crenata* crown in relation to light acclimation[J]. Tree Physiology, 2005, 25(5): 533-544
- [16] Fleck S, Niinemets Ü, Cescatti A, et al. Three-dimensional lamina architecture alters light-harvesting efficiency in *Fagus*: A leaf-scale analysis[J]. Tree Physiology, 2003, 23(9): 577-589
- [17] Blanke M M. Comparative SEM study of stomatal and surface morphology in apple[J]. Angewandte Botanik, 1987, 61: 433-438
- [18] Terashima I. Productive structure of a leaf[M]//Briggs W R. Photosynthesis. New York, USA: Alan R Liss, 1989: 207-226
- [19] Niinemets Ü, Kull O, Tenhunen J D. An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance[J]. Tree Physiology, 1998, 18(10): 681-696
- [20] Rodriguen-Calcerrada J, Reich P B, Rosenqvist E, et al. Leaf physiological versus morphological acclimation to high-light exposure at different stages of foliar development in oak[J]. Tree Physiology, 2008, 28: 761-771
- [21] Lee D W, Bone R A, Tersis S, et al. Correlates of leaf optical properties in tropical forest sun and extreme-shade plants[J]. American Journal of Botany, 1990, 77: 370-380
- [22] Lobato A K S, Costa R C L, Neto M A M, et al. Responses of the photosynthetic pigments and carbon metabolism in *Vigna unguiculata* cultivars submitted to water deficit[J]. Research Journal of Biological Sciences, 2009, 4(1): 593-598