

不同生长阶段遮荫对番茄光合作用、干物质分配与叶 N、P、K 的影响

刘贤赵^{1,2}, 康绍忠²

(1. 烟台师范学院地理与旅游系,烟台 271000;2. 西北农林科技大学,杨凌 712100)

摘要:对番茄植株做了两种不同程度的遮荫处理,观测了夏季午间遮荫对光合速率、干物质积累量及其在根、茎、叶之间的分配,和叶 N、P、K 的含量以及经济产量的影响,发现不同时期遮荫影响不同。(1)遮荫增加三个阶段(开花早期、盛花期和开花后期)的气孔导度和胞间 CO₂ 浓度,显著降低开花早期中午的净光合速率,但盛花期中度遮荫(40%遮荫)使净光合速率随着时间的增加逐渐上升,在开花后期表现更加明显,平均净光合速率比对照高 20%以上,蒸腾速率也增加较多。(2)开花早期和盛花期重度遮荫(如本实验中的 75%遮荫)显著降低根、茎的干重,而开花后期中度遮荫的根、茎干重高于对照,但遮荫对叶干重的影响不明显。(3)开花早期和盛花期遮荫不明显影响叶片中 N、P、K 的含量,但开花后期中度遮荫使 N、P、K 含量增加。(4)开花早期两种遮荫对果实产量影响较小,但盛花期重度遮荫使产量降低,全部产量中无效部分所占的比例上升,开花后期中度遮荫的总产量和有效产量增加,单果重也增加。这些结果表明,在某些时期中度遮荫可以克服夏天辐射过强、气温过高对番茄的不良影响,对番茄生长、干物质积累和提高产量等有利,在生产上有意义。

关键词:遮荫;番茄;生长阶段;净光合速率;干物质分配;矿质营养状况

Effects of Shading on Photosynthesis, Dry Matter Partitioning and N、P、K Concentrations in Leaves of Tomato Plants at Different Growth Stages

LIU Xian-Zhao^{1,2}, KANG Shao-Zhong² (1. Department of Geography and Tourism, Yantai Normal University, Yantai, 271000, China; 2. Northwest Science and Technology University of Agriculture and Forestry, Yangling, 712100, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(12): 2264~2271.

Abstract: PAR (photosynthetic active radiation) is an important factor affecting tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) plant growth, development and yield. But high irradiation may not always be beneficial to the plant at all growth stages. The effects of two strengths of shading (40% and 75% increases in shaded area) for 8 days at three growth stages (i. e. early flowering (EF), peak flowering (PF) and late flowering (LF)) on photosynthesis, dry matter accumulation and allocation of dry matter to roots, stems and leaves, mineral nutrient (N, P, and K) in leaves and yield were measured. Different effects caused by shading at different growth stages were found: (1) Shading caused large increases in leaf conductance and intercellular CO₂ concentrations at all three growth stages, significantly reduced the leaf photosynthetic rates of EF stage, but the photosynthetic rates in 40%-shaded leaves at PF stage were increased gradually depending on the length of shade time. This trend becomes more obvious and the average photosynthetic rates of 40%-shaded leaves in an 8-day shading period at the LF stage was increased by 22%, (2) The 75% shading treatment at the EF and PF stages reduced the dry weights of root and stem tissues while the 40% shading at the LF stage caused a 22% to 43% increase, but shading did not affect leaf dry weight at

基金项目:国家自然科学基金青年基金资助项目(40101005);山东省教育厅资助项目(J0ZL01);烟台师范学院博士基金资助项目;西北农林科技大学青年专项基金资助项目(B200108)

收稿日期:2001-05-06;修订日期:2002-04-10

作者简介:刘贤赵,男,湖南省隆回县人,博士,教授。主要从事作物水分环境调控与高效设施型生态农业方面的研究。E-mail: xianzhaoliu@sina.com

most growth stages, (3) Shading at the EF and PF stages had no significant effects on total leaf N, P, and K concentrations, but 40% shading at the LF stage significantly increased the leaf N, P, and K concentrations by approximate 20%, 60% and 35% compared to unshaded controls. (4) Only shading at the LF stage significantly enhanced the marketable fruit yield of the 40%-shaded tomato plants, but did not affect the fruit yield of shaded plants at the EF stage. These results suggested that the adverse influences caused by high irradiation and high temperatures could be overcome and a good growth, better dry-matter accumulation and yield also could be obtained if some moderate shading was applied at the LF stage at the summer midday time, which might be useful in agriculture.

Key words: Shading; tomato; growth stage; net photosynthetic rate; dry matter partitioning; mineral nutrient status

文章编号:1000-0933(2002)12-2264-08 中图分类号:S363 文献标识码:A

在作物的生长阶段,干物质的积累往往取决于碳的净同化。由于遮荫造成的光照强度的降低经常引起干物质积累的减少和产量的下降。然而,遮荫并不总是导致作物光合作用的降低。在夏季晴天中午,由于强光胁迫,大部分作物经常表现出明显的“午休”现象,叶片气孔导度变小,CO₂ 同化能力降低^[1]。遮荫对作物光合作用、干物质质量以及营养元素含量等方面影响的研究国外已有较多的文献报告^[2~5]。如短期遮荫迅速降低棉花叶片的净光合速率^[6],减少每串葡萄的浆果个数和总的干物质质量^[7~9]。这些结果表明,当作物的光合不能满足其生长需要时,作物的潜在产量就不可能最终实现。其它研究也表明作物的实际产量受环境条件变化的影响,如光照与施肥^[10,11]。作物的矿质营养状况对光照条件的变化敏感,当作物 N、P、K 的吸收量不变时,较低的光照强度造成碳同化的减弱而引起叶片 N、P、K 含量显著地增加^[12]。很显然,对于作物所需的某些营养元素,适当的遮荫可以增加它们的含量。

番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill.)是一种重要的夏季蔬菜,属中光性植物,光饱和点为 500~900 μmol m⁻² s⁻¹,最适生长温度为 20~25℃。而夏季晴天中午最大光强可达 1600 μmol m⁻² s⁻¹,并伴随 30℃以上的高温。特别是午后高温造成叶片过度蒸腾失水引起气孔收缩,蒸腾速率下降而蒸腾耗热减少,导致叶温高于气温,而遮荫可以减少这部分增温效应,降低叶温,促进番茄的生长并提高产量。然而,遮荫对番茄产量的影响还缺乏系统的文献资料,至于在不同生长阶段,对不同遮荫水平和遮荫时间对番茄光合作用、干物质分配,营养状况以及产量构成等影响的研究则更少。本文试图探讨不同生育期遮荫对番茄上述诸方面的影响,为遮荫措施在设施栽培中的应用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料 with 处理

试验于 2000 年在西北农林科技大学试验站进行。番茄种子(品种为“毛粉 802”)播种于温室塑料盆内,盆内装有 1:1(v/v)的沙土和蛭石,室内温度控制在 15~25℃,光照时间 10h/d,相对湿度 70%。当番茄苗长到 4 叶时,移入到内径 10cm、深 50cm 的 PVC 管中,每管 2 株。在管的一侧由上至下 10cm、20cm、30cm 和 40cm 处各开直径 1.2cm 的小孔,用于取土测定土壤含水量,不测时用橡皮塞塞住。PVC 管底部开有一小孔,用直径 10cm 的镀锌片封底。管内所装土壤容重为 1.25g/ml、田间持水量为 24.3%(质量含水量)的中壤土,总计约 6kg。为保证试验的正常运转,装土前将土样按每千克土中分别加入硝酸铵 0.5g 和磷酸二氢钾 0.2g,整管混匀施入;并在移栽前用 Hoagland 全营养液灌至田间持水量以保证土壤水分和肥力足够。

根据试验要求,分别在番茄的开花早期(early flowering,简称 EF)、盛花期(peak flowering,简称 PF)和开花后期(late flowering,简称 LF)进行遮荫处理。各生长阶段遮荫时间均为 8d,以自然光为参比光照,设 40%和 75%遮荫两个处理,通过不同透光能力的遮阳网(面积均为 4×3m²)达到处理光强。试验时将遮阳网覆盖在室外 2m 高的钢筋架上。当植株长到 70cm 左右时,用支架支撑植株以免倒伏。试验采用完全设计,每种光照处理数据采用随机排列,试验共分 9 个处理,每处理设 5 个重复,其中 2 个重复供取样分析用。为确保每次测定和取样时各处理之间土壤含水量基本一致,在测定和取样前 1d 用烘干法测量土壤含水

量,视其需要进行灌水。

1.2 观测项目与方法

1.2.1 光合指标与叶 N、P、K 含量的测定 分别在遮荫处理后的第 2、4、6 和 8 天,用便携式 CO₂ 光合分析仪(Li-6400, Li-Cor Inc., USA)于晴天 11:40~14:30 测定植株上部展开叶片的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度和水汽压差,每株选 2 片叶。在光合测定时,同步跟踪叶全 N、P、K 含量的测定。即将叶片剪下,放入 105℃烘箱中杀青 15min,再将温度调至 60℃烘干至恒重,记录各处理叶的干重,供分析植株叶 N、P、K 用。

1.2.2 微气候观测 用净辐射表测定不同光照下 11:40~14:30 的净辐射通量,计算出遮光率,证实是否与设计的遮荫水平相一致。用安装在光合分析仪上的光量子传感器测定各处理下的光合有效辐射(PAR);用 AG 型红外测温仪观测各处理的叶温和气温,测点选阳光直射下的叶片,其它所需的气象数据由 40m 远处的县级气象站提供。试验期间,3 个阶段的平均气象数据如图 1。

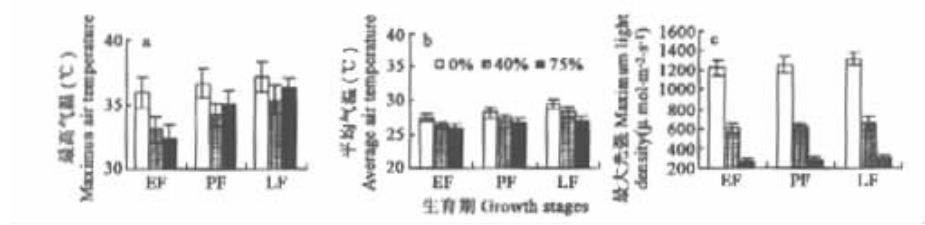


图 1 试验期间番茄 3 个生育阶段的平均气象因素

Fig. 1 Average values of climatic factors during the experiments at three growth stages of tomato plants EF, PF, LF 分别为开花早期、盛花期和开花后期,每一阶段遮荫水平均为 0%,40%和 75%,图中数据为平均值±标准差($n=24$)。The EF, PF and LF are early flowering, peak flowering and late flowering stages, respectively. Shading levels at each growth stage are 0%, 40% and 75%. Values in figures are means±s.e. ($n=24$).

1.2.3 干物质和产量的测定 从 7 月 10 日到 8 月底,各处理的单果重和病果率每周测 1 次,产量每周测 1~2 次,按各处理的植株数统计。果实产量用有效产量来表示,即总产量与无效产量之差。无效产量包括病果、畸形果、裂果和花蒂腐烂果等。地上、地下干物质在收获期最后采样测定,分别记录各处理植株根、茎、叶的干重。

1.3 数据分析

对所有数据采用 SAS 软件(6.11,USA,1995)上机处理,用其中的 ANOVA 进行方差分析和显著性检验。

2 试验结果

2.1 遮荫对番茄光合作用的影响

在不同的生长阶段,遮荫对番茄上部功能叶净光合速率的影响不同(图 2)。开花早期,在遮荫后的第 2、4、6 和 8 天,番茄功能叶午间净光合速率比对照明显降低,75%遮荫的降低幅度随遮荫时间的增加大于 40%遮荫的处理。表明遮荫条件下,开花早期叶片净光合速率下降的幅度与遮荫程度有关。在盛花期,遮荫对净光合速率也具有相似的影响,不同的是在为期 8d 的遮荫时间里,40%遮荫提高了净光合速率,从遮荫后的第 6 天至第 8 天,净光合速率(与对照相比)随遮荫时间均有不同程度的上升。这种变化趋势在开花后期变得更加明显,在遮荫的第 4 天、6 天和第 8 天,40%遮荫的净光合速率均比对照高 30%以上,而且其增加幅度也大于 75%遮荫的处理。

遮荫对气孔导度、胞间 CO₂ 浓度和蒸腾速率的影响也因生长阶段而异。图 3 表明,在开花早期、盛花期和开花后期,两种遮荫处理的番茄叶片均表现出较高的气孔开度和胞间 CO₂ 浓度,40%遮荫的气孔导度增加较多,75%遮荫的胞间 CO₂ 浓度最高。在开花后期,对于净光合速率较低的对照处理来说,胞间 CO₂ 浓度的降低主要是由于午间强光引起气孔收缩,导致外界 CO₂ 无法进入。遮荫对蒸腾速率的影响在开花早期和

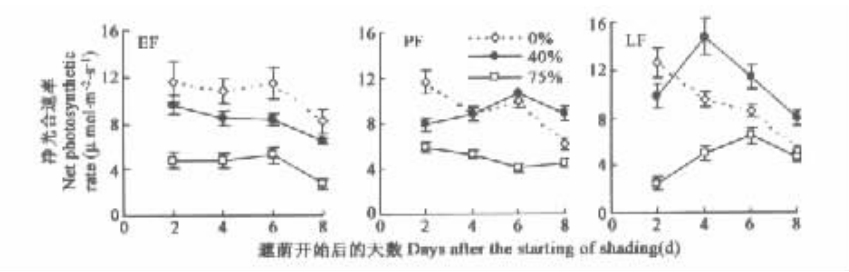


图 2 不同生育阶段遮荫对番茄叶片净光合速率的影响

Fig. 2 Effect of shading on net photosynthetic rates of leaves of tomato plants at different growth stages EF、PF、LF 的含意和遮荫水平与图 1 相同. 图中数据为平均值±标准差 ($n=6$). The meanings of EF, PF and LF and the shading levels are the same as in fig. 1. Data in figures are means±s. e. ($n=6$)

盛花期以 75% 遮荫的最低, 40% 遮荫与对照之间差异不明显; 而在开花后期, 40% 遮荫的蒸腾速率高于对照。

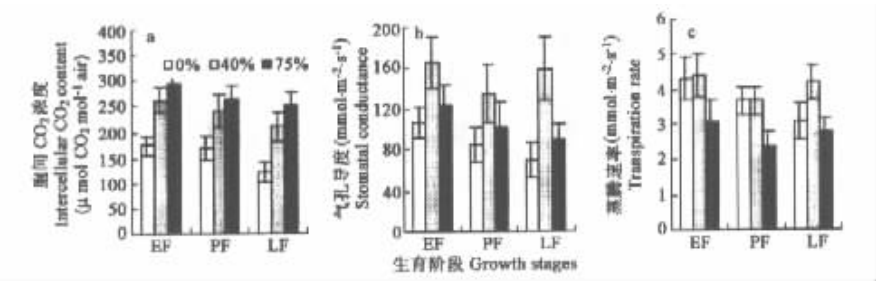


图 3 不同生长阶段 8d 遮荫对番茄叶片胞间 CO_2 浓度、气孔导度和蒸腾速率的影响

Fig. 3 Effects of an 8-day shade period at different growth stages on intercellular CO_2 concentration, stomatal conductance and transpiration rate of tomato leaves EF、PF、LF 的含意和遮荫水平与图 1 相同. 图中数据为平均值±标准差 ($n=24$). The meanings of EF, PF and LF and the shading levels are the same as in fig. 1. Data in figures are means±s. e. ($n=24$)

2. 2 遮荫对番茄干物质分配的影响

遮荫条件下番茄的根、茎、叶的干重及其总和如图 4。图 4 表明在不同生长阶段, 遮荫对番茄干物质的分配影响不同。在开花早期和盛花期, 40% 遮荫的茎的干重与对照没有明显差别, 而在开花后期 40% 遮荫的茎的干重比对照高 21% 以上; 75% 遮荫处理的茎的干重在开花早期和盛花期明显低于对照, 但在开花后期 75% 遮荫对茎的干重影响较小。遮荫对叶干重的影响也很小, 除在开花早期 40% 遮荫的叶干重较 75% 遮荫处理的叶干重有所增加外, 在其它两个生长期, 各处理之间不存在明显差异。根干重对遮荫的响应也因生长阶段不同而表现出差异, 与对照相比遮荫显著降低开花早期和盛花期的根干重, 但 40% 与 75% 遮荫之间差异微小; 在开花后期经受 75% 遮荫的根干重与对照一致, 但 40% 遮荫的根干重比对照增加 40% 多。在开花早期和盛花期, 遮荫对总干重的影响与对叶干重的影响相似, 而在开花后期, 总干重的变化与根、茎干重的变化一致(图 4)。

2. 3 遮荫对番茄叶 N、P、K 含量的影响

图 5 显示, 在不同生长阶段之间, 遮荫对叶片 N、P、K 的影响有较大的差异。遮光率为 40% 和 75% 的两种处理不同, 影响在开花早期和盛花期叶片 N、P、K 的含量。但在开花后期, 夏季晴天中午 40% 遮荫对叶片中 N、P、K 三种元素的含量都有明显的提高作用, 与对照相比, 其中 N 含量增加幅度达 20% 以上。

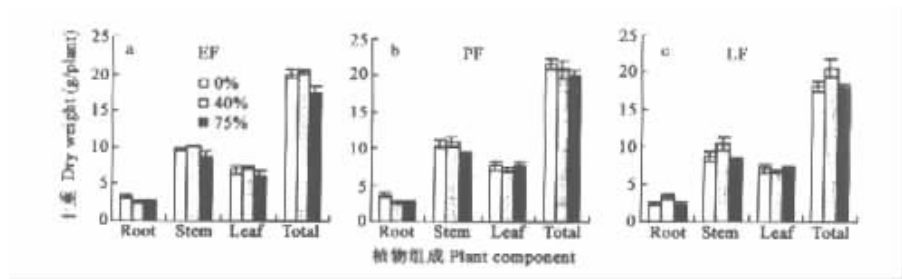


图 4 不同生长阶段遮荫对番茄干物质分配的影响

Fig. 4 Effect of shading on dry matter partitioning of tomato plants at different growth stages EF, PF, LF 的含意和遮荫水平与图 1 相同。图中数据为平均值±标准差 ($n=5$)。The meanings of EF, PF and LF and the shading levels are the same as in fig. 1. Values in figures are means \pm s. e. ($n=5$).

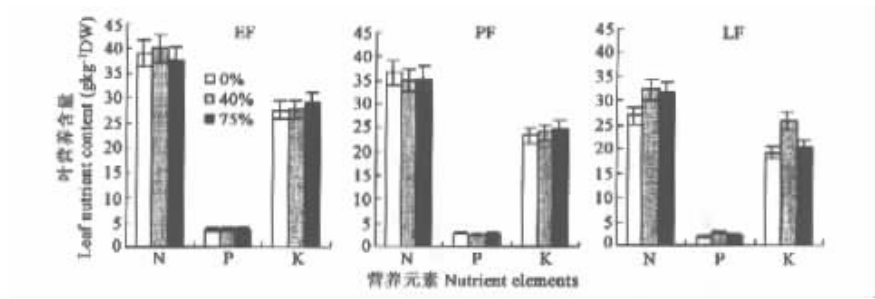


图 5 不同生长阶段遮荫对番茄叶片全 N、P、K 含量的影响

Fig. 5 Effect of shading on leaf total N, P, and K contents of tomato plants at different growth stages EF, PF, LF 的含意和遮荫水平与图 1 相同。图中数据为平均值±标准差。The meanings of EF, PF and LF and the shading levels are the same as in fig. 1. Data in figures are means \pm s. e. ($n=24$).

图 6 是不同生长阶段遮荫 8d 对番茄叶片 N、P、K 含量影响的动态变化。该图表明,在开花早期和盛花期,遮荫对叶片 N、P、K 含量的影响随时间的增加似乎无明显规律,遮荫与对照之间差异较小。但在开花后期,N、P、K 含量在遮荫与对照之间差异较大,随着遮荫时间的延续,40%和 75%遮荫下的叶 N 含量从遮荫后的第 4 天快速上升,分别在第 6 天和第 8 天与对照达到显著水平,而对照处理的叶 N 含量随时间的延长成线性降低;P 含量的变化表现为从第 2 天开始,40%遮荫的 P 含量急剧上升,在第 6 天达到最大值,而 75%遮荫的 P 含量随时间的增加变化较小;K 含量的变化在开花后期随时间呈减少趋势,40%遮荫的 K 含量在第 2、4、6 天明显高于对照,而 75%遮荫的 K 含量增加不多。其原因是 40%遮荫的叶干重下降(图 4c)而叶片总的 K 含量不变,从而使得植株叶片养分相对含量上升。

2.4 遮荫对番茄产量的影响

不同生长阶段,遮荫对番茄产量的影响如图 7。从图 7 可以看出,在开花早期遮荫对番茄果实产量影响不大,遮荫与对照之间未表现出明显差异。但在盛花期,75%遮荫的总产量和有效产量均有较大的下降,无效产量与有效产量之比值上升。在花后期,40%遮荫的总产量和有效产量最高,无效产量及其与有效产量之比值最低,单果重也增加,单果重均为对照和 75%遮荫的 1.3 倍以上。而在开花早期和盛花期,40%遮荫的单果重与对照相当或增加不明显。上述表明,在夏季番茄生长的开花后期,合理的遮荫可增加产量。

3 讨论

本试验结果表明在开花早期、盛花期和开花后期,由于遮荫增大的气孔开度使胞间 CO_2 浓度增加。气孔开度的增加,很可能与遮荫条件下降低的叶温和饱和差(表 1)有关,降低的叶温与减少的饱和差有利于

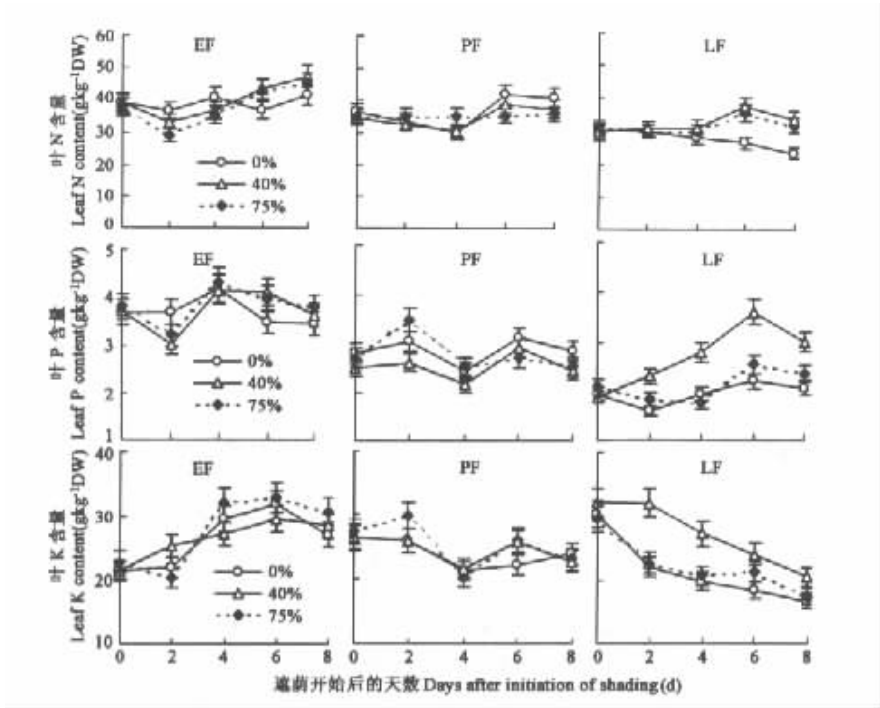


图 6 不同生长阶段 8d 遮荫对番茄叶片 N、P、K 含量影响的动态变化

Fig. 6 Changes in total N, P and K contents in tomato leaves during an 8-day period of shading at three growth stages

EF、PF、LF 的含意和遮荫水平与图 1 相同. 图中数据为平均值±标准差($n=6$). The meanings of EF, PF and LF and the levels of shading are the same as in fig. 1. Values in figures are means±s. e. ($n=6$).

提高叶片的相对含水量,减少气孔阻力^[13],提高光合速率^[14,15]。但重度遮荫下,气孔开度的较大增加并未补

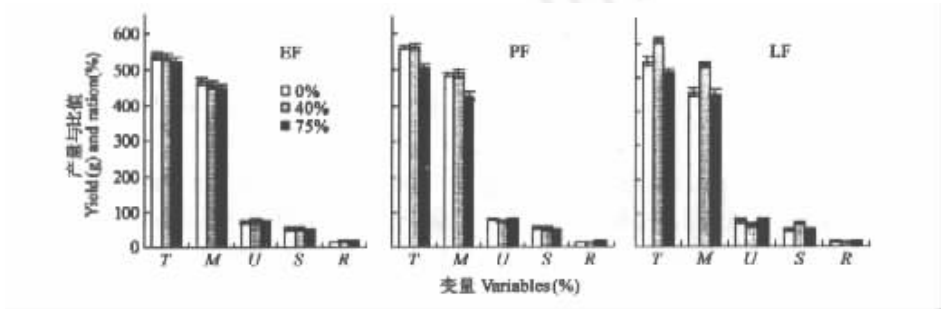


图 7 不同生长阶段遮荫对番茄产量的影响

Fig. 7 Effect of shading at different growth stages on tomato fruit yield

EF、PF、LF 的含意和遮荫水平与图 1 相同,图中数据为平均值±标准差($n=5$).单果重指有效产量的单果重,图中 T、M、U、S、R 分别是总产量、有效产量、无效产量、单果重以及无效产量与有效产量之比。The meanings of EF, PF, and LF and the shading levels are the same as in fig. 1. Data in figures are means±s. e. ($n=5$). The single fruit weight is the single marketable fruit weight. The letters T, M, U, S and R in figures denote total, marketable, unmarketable yield, single fruit weight and the ratio of unmarketable to marketable yield, respectively

偿减少光能对光合速率的限制。原因是光照是限制光合速率的主要因子,重度遮荫条件下光合作用的能量来源大大减少。至于开花后期,40%遮荫的净光合速率明显比对照高,较高的净光合速率很可能与适度遮荫减轻蒸腾失水对叶片水分平衡有利有关。尽管前人报告过棉花在所有生长阶段遮荫显著降低净光合速率的结论^[5],但本文的结果显示炎热夏季晴天中午在番茄生长的开花后期,适度遮荫对叶片水分平衡的有利影响,补偿了对减少光能供应的不利影响。而对照处理的番茄,光合作用的降低显然与午间强光高温(图 1)形成的高蒸发势使叶片水势降低导致气孔收缩减少胞间 CO₂ 供应有关。

遮荫试验结果表明,75%遮荫通过降低开花早期根、茎、叶的干重使总干重减少,这与 Priestley^[16]报告的结果相似,其原因可能是因过分遮荫导致了较低的净光合速率,限制了光合产物向根、茎、叶组织的供应。但在开花后期,40%遮荫使干物质量增加,其原因在于 40%遮荫显著增加了番茄的叶 N 含量和气孔开度,有利于光合作用的进行^[17]。

遮荫对番茄叶片矿质营养元素含量也有一定的影响。从植物生理的角度看,当矿质营养元素的可用量没有发生改变时,作物体中 N、P、K 的相对含量一般受光合产物增多冲淡作用的影响。光合作用减弱时,其百分含量会相对地提高;反之,会降低。在开花早期的第 6 天、第 8 天以及盛花期的第 6 天、第 8 天,40%遮荫的叶 N 相对含量与光合速率的变化基本符合这一规律(图 2,图 6)。至于在开花后期,40%遮荫的叶 N 含量的增加主要是发育阶段与遮荫交互作用的结果。其一,生长在开花后期的番茄,同其它 C3 植物一样,中度遮荫有可能增加 N 向叶组织的分配^[18],使 N 的供应量超过植株新陈代谢的需要量^[19];其二,开花后期番茄的叶龄较开花早期和盛花期的老,老叶遮荫后,叶中 N 的再吸收效率相对于碳的同化速率要慢得多,造成 C 同化与 N 供应的不平衡^[20,21],使 N 在叶中累积,从而提高叶中 N 含量^[17]。

表 1 不同阶段遮荫对番茄叶温和饱和差的影响

生长阶段 Growth stage	叶温 Leaf temperature (C)			饱和差 Saturation deficit (KPa)		
	0%	40%	75%	0%	40%	75%
EF	37.0±1.3a	32.0±0.7b	32.6±0.6b	3.9±0.6a	2.6±0.5b	2.8±0.3b
PF	38.6±1.4a	34.5±1.0b	33.1±1.2b	3.9±0.7a	2.6±0.5b	2.4±0.2b
LF	38.2±1.5a	35.2±1.2b	34.5±1.7b	4.1±0.7a	3.1±0.5b	3.0±0.3b
F 显著性检验 ^①	NS	*	NS	NS	NS	*

EF、PF 和 LF 的含意和遮荫水平与图 1 相同。表中数据为平均值±标准差(n=24),同一阶段相同变量下相同字母表示不同遮荫水平之间无显著差异。NS 表示同一栏内数值无显著差异,* 表示同一栏内数值差异显著。The meanings of EF, PF and LF are the same as in fig. 1. Values in Table 1 represent the means±s. e. (n=24). The same variables at a growth stage followed by the same letters are not different among three shading levels at the significant level P=0.05. The NS is not significant within the same column, and the * is significant within the same column at level P=0.05. ① F test significances

从产量的角度看,在开花早期和盛花期遮荫对番茄产量均无明显效果,但在开花后期,40%遮荫提高了番茄的有效产量和单果重。原因是开花后期的气温与辐射强度比前两期高(图 1),老叶的光合作用与气孔启闭能力随生育时期减弱,最容易受到强光、高温的直接伤害。开花后期遮荫避免了强光高温对老叶光合能力的抑制,结果遮荫使光合作用加强,气孔开度增大,干物质积累和叶 N 含量增加。由于遮荫对番茄开花后期有如此重要的作用,因此在设施栽培中,应根据番茄生育时期的实际太阳辐射强度和气温指标,确定合理的遮荫比例和种植密度,以避免辐射过强,温度过高产生的不利影响,从而达到增加经济产量的目的。

参考文献

[1] Meng 万方数据, Robert W, Zou Q. Photoinhibition and photoprotection in *Ginkgo biloba* leaves: Influence of temperature, CO₂ and O₂. *Acta Bot. Sin.*, 1999, **41**: 398~404.

- [2] Fay P, Knapp A. Responses to short-term reductions in light in soybean leaves; effects of leaf position and drought stress. *Intern. J. Plant Sci.*, 1998, **159**: 805~811.
- [3] Kobata T, Makoto S. Shading during the early grain filling period does not affect potential grain dry matter increase in rice. *Agron. J.*, 2000, **92**: 411~417.
- [4] Marschner H. *Mineral Nutrition of Higher Plants*. 2nd ed. Cambridge: Academic Press. 1997.
- [5] Zhao D, Oosterhuis DM. Influence of shade on mineral nutrient status of field-grown cotton. *J. Plant Nutrition*. 1998, **21**: 1681~1695.
- [6] Sassenrath-Cole GF, Mckinion JM. Photon flux density versus leaf senescence in determining photosynthetic efficiency and capacity of *Gossypium hirsutum* L. leaves. *Environ. Exp. Bot.*, 1996, **36**: 439~446.
- [7] Ebadi A, Coombe BG. Effect of short-term temperature and shading on fruit set, seed and berry development in model vines of *V. vinefera* cv. Chardonnay and Shiraz. *Aust. J. Grape Wine Res.*, 1996, **2**: 2~9.
- [8] Ferree DC, Mctrtney SJ, Scurlock DM. Influence of light on fruit set of French hybrid grapes. *Hort Sci.*, 1998, **33**: 510.
- [9] Cartechini A, Palliotti A. Effects of shading on vine morphology and productivity and leaf gas exchange characteristics in grapevines in the field. *Amer. J. Enol. Viticult.*, 1995, **46**: 227~234.
- [10] Tanaka T, Matsushima S. Analysis of yield-determining process and its application to yield predication and culture improvement. *Crop. Sci. Soc. Jpn.*, 1963, **32**: 35~38.
- [11] Yoshida S. Fundamentals of rice crop science. IRRI, Los Baños, Philippines. 1981.
- [12] Kazuo Y, Nobutoshi S. Effect of temperature and light intensity on the growth and flowering of *Odontoglossum* intergeneric hybrids. *J. Jap. Soc. Hort Sci.*, 1998, **67**: 619~625.
- [13] Mott KA, Woodrow IE. Modelling the role of Rubisco activase in limiting non-steady-state photosynthesis. *J. Exp. Bot.*, 2000, **51**: 343~352.
- [14] Logendra S, Putnam JD, Janes HW. The influence of light period on carbon partitioning, translocation and growth in tomato. *Scientia Hort.*, 1992, **42**: 75~83.
- [15] Xu HL, Wang R, Gauthier L, et al. Tomato leaf photosynthetic responses to humidity and temperature under salinity and water deficit. *Pedosphere*, 1999, **9**: 105~112.
- [16] Priestley CA. Some aspects of the physiology of apple rootstock varieties under reduced illumination. *Ann. Bot.*, 1969, **33**: 967~980.
- [17] Hikosaka K, Terashima I. A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C_3 plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Plant, Cell, Environ.*, 1995, **18**: 605~618.
- [18] Evans JR. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C_3 plants. *Oecologia*, 1989, **78**: 9~19.
- [19] Wild DM, Wilson JR, Shelton HM. Shading increase yield of nitrogen-limited tropic species. *Proceeding XVII I. G. C.*, New Zealand-Australia, 1993, **20**: 60~61.
- [20] May JD, Killingbeck KT. Effects of preventing nutrient resorption on plant fitness and foliar nutrient dynamics. *Ecology*, 1992, **73**: 1868~1878.
- [21] Cruz P. Effect of shade on the carbon and nitrogen allocation in a perennial tropical grass *Dichanthium aristatum*. *J. Exp. Bot.*, 1997, **48**: 15~24.