干旱胁迫下常春藤净光合速率日变化及其影响因子分析

夏江宝[1], 张光灿[2], 许景伟[3], 李传荣[2]
(1. 山东省黄河三角洲生态环境重点实验室, 滨州学院 山东 滨州 256603;
2. 山东农业大学 林学院, 山东 泰安 271018; 3. 山东省林业科学研究院, 山东 济南 250014)

摘 要: 利用 CIRAS-2 型便携式光合仪对干旱胁迫下 3 a 生常春藤(*Hedera nepalensis* var. *sinensis*)叶片净光合速率(P_n)的日动态及其主要生态生理因子进行测定分析,以阐明干旱胁迫下 P_n 的日变化特征及其午休原因,并探讨了影响常春藤 P_n 的主要影响因子。结果表明,常春藤 P_n 日动态与土壤水分及微环境因子密切相关。随着干旱胁迫的加重,其 P_n 日均值及最大值下降显著,其中轻度、中度、重度干旱胁迫下,其 P_n 日均值分别比对照下降 15%, 47%, 70%;随着干旱胁迫的加重,常春藤 P_n 日动态由"单峰"向"双峰"型变化,光合作用午休原因由气孔限制为主逐渐过渡到以非气孔限制为主。多元回归及主成分分析表明,适宜水分条件下,影响常春藤 P_n 的日动态因素可归纳为两类,一类以气温、相对湿度和大气 CO_2 浓度为主,其次是以光照强度为主;随着干旱胁迫的增强,光照强度、大气 CO_2 浓度、相对湿度等生态因子对常春藤 P_n 的影响越大,其中相对湿度对 P_n 的影响最显著。

关键词: 常春藤; 干旱胁迫; 净光合速率; 日变化; 环境因子
文献标识码: A 文章编号: 1000-288X(2010)03-0078-05 中图分类号: S152.7, Q945.1

Diurnal Variation of Net Photosynthetic Rate and Influencing Environmental Factors of *Hedera Nepalensis* var. *Sinensis* Under Drought Stress

XIA Jiang-bao[1], ZHANG Guang-can[2], XU Jing-wei[3], LI Chuan-rong[2]
(1. *Shandong Key Laboratory for Eco-environment Science of Yellow River Delta; Binzhou University, Binzhou, Shandong* 256603, *China;* 2. *Forestry College, Shandong Agricultural University, Taian, Shandong* 271018, *China;* 3. *Research Institute of Forestry of Shandong Province, Jinan, Shandong* 250014, *China*)

Abstract: The relation between diurnal variation of leaf net photosynthetic rate (P_n) and eco-physiological factors for three years old leaf of *Hedera nepalensis* var. *sinensis* under drought stress was analyzed using CIRAS-2 portable photosynthesis system. The diurnal variation of *H. nepalensis* var. *sinensis* photosynthesis and its midday depression phenomenon was explained clearly and its predominant environmental factors under drought stress were ascertained. Results showed that diurnal variation of *H. nepalensis* var. *sinensis* photosynthesis and its micro-environmental factors were connected with soil moisture nearly at the same time. With the aggravation of drought stress, the daily average and maximum P_n was decreased significantly. Compared with check treatment, the means of P_n in the drought stress of mild treatment, moderate treatment, and severe treatment were reduced by 15%, 47%, and 70%, respectively. With the aggravation of drought stress, the diurnal variation of photosynthesis changed from a single peak curve to a double peak curve and the predominant cause of midday depression turned into non-stomatal limitation. By the methods of stepwise multi-regression and principal component analysis, there was an obvious difference in the environmental factors of impact P_n under different drought stresses. Under the condition of mild soil moisture, the causes of diurnal variation of P_n can be classified into two categories: one was air temperature, relative humidity and CO_2 concentration and another was photosynthetic active radiation. The effects of photosynthetic active radi-

收稿日期: 2009-09-17 修回日期: 2009-12-04
资助项目: 国家"十一五"林业科技支撑计划专题"黄河三角洲盐碱地防护林优化配置模式与综合效益评价"(2009BADB2B0502-03); 国家自然科学基金项目"黄土丘陵区主要树种光合效率的土壤水分临界效应及其机理"(30872003); 山东省自然科学基金项目"黄河三角洲地区耐盐植物生物水分高效利用研究"(Y2008D52); 山东省高校科研发展计划项目"黄河三角洲地区主要园林植物对水盐胁迫的生理响应机制研究"(J09LC64)
作者简介: 夏江宝(1978—), 男(汉族), 山东省安丘市人, 副教授, 博士, 研究方向为植被恢复与生态重建。E-mail: xiajb@163.com。
通信作者: 张光灿(1963—), 男(汉族), 山东省寿光市人, 教授, 博士, 主要从事水土保持方向的研究。E-mail: zhgc@sdau.edu.cn。

ation, CO_2 concentration, and relative humidity on P_n became more and more conspicuous with increase in drought stress and relative humidity was the dominant factor.

Keywords: ***Hedera nepalensis* var. *sinensis*; drought stress; net photosynthetic rate; diurnal variation; environmental factor**

光合作用与树木生长地的环境条件密切相关,因此光合速率常被作为评价树木适应性的重要指标之一[1-3]。植物光合作用是一个非常复杂的生理过程,其大小不仅与自身遗传特性有关,而且受众多环境因子的影响[2-3]。土壤水分是影响植物水分状况的重要因素,水分亏缺会影响气孔阻力和叶水势,从而抑制光合生理代谢[4-5]。干旱胁迫下不同植物气体交换的差异体现了植物对干旱环境的适应能力,许多植物在干旱胁迫下通过改变自身的生理生态特性来达到高效用水的目的[5-7]。藤本植物常春藤(*Hedera nepalensis* var. *sinensis*)为五加科常春藤属常绿攀援木质藤本,具气生根,匍生或附生,近年来在我国各地引种栽植,在公路护坡、林地植被恢复、城市园林绿化中具有很大的开发利用价值[8]。在干旱瘠薄的砂石山区灌木和藤本植物成活率高,成为造林绿化的先锋植物种,常春藤适应性强,耐阴湿和干旱贫瘠,且具有一定的观赏价值,因其耐阴性较好,多栽植于干旱山区灌木林下,能较好的提高干旱瘠薄山地的植被覆盖率[9]。目前有关常春藤的研究,多集中在城市绿化、光适应性、抗寒性及应用栽培等方面[8,10],有关光合生理生态学特性的研究较少。为此,通过研究干旱胁迫下常春藤光合作用日动态及其与环境因子之间关系,可分析出不同水分条件下常春藤光合作用日变化规律,确定出干旱胁迫下影响常春藤光合作用的主要限制因子,以此探讨对水分、光照、温度等环境因子的选择与调控,为其在荒山地区植被恢复及城市绿化应用中的栽培管理和林分配置提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　试验材料与水分处理设计

试验地位于山东省黄河三角洲生态环境重点实验室研究基地,选用 3 a 生中华常春藤苗木,2008 年 3 月上旬先在试验地内进行苗木盆栽,盆钵直径 30 cm,深 40 cm,每盆装土 12 kg,盆钵埋置于试验地内,上沿与地面平齐,周围用土填实,对盆栽苗木进行正常管理。6 月 10 日用环刀(100 cm^3)取 10 cm 处原状土,每一盆取 3 个重复样,用环刀法测得盆栽土壤的田间持水量为 25.6%,土壤容重为 1.23 g/cm^3。6 月 12 日在遮雨棚中采用定量人为给水和自然耗水相结合的方法进行控水处理,采用随机区组试验设计,设 3 个区组,每区组内每种处理布设 3 盆栽重复,每盆栽内栽植 3 株苗木,共有 3 种处理,1 种对照。各处理土壤水分的设定参照 Misra 和 Tyle 的方法[11],共分 3 个处理水平:对照(CK)为相对含水量 75%~80%(占田间持水量的百分数),轻度胁迫(T_1)55%~60%,中度胁迫(T_2)40%~45%,重度胁迫(T_3)30%~35%。塑料膜覆盖盆表面,减少自然蒸发失水,胁迫一月左右(7 月 15 日)开始光合生理参数的测定,重复测定 3 次。在此期间每天 18:00 进行称重,利用烘干法和美国产 MI2X 型土壤水分探头相结合的方法监测土壤含水量的变化,补给消耗的水量,使土壤含水量控制在设定范围内。

1.2　光合生理参数及环境因子的测定

从每处理 3 株试验苗木的中部选 3~4 个生长健壮的阳面成熟叶片,应用 CIRAS-2 型光合作用系统进行定时观测。为剔出个体之间的差异,在具体测定时采用不同处理、不同植株重复之间的交替测定法,并且不同处理尽量在同一时段测定,以保证观测数据的可比性。观测时间为 7:00~17:00,每 2 h 测定一次。仪器自动记录净光合速率〔P_n;μmol/(m^2·s)〕、大气 CO_2 浓度(C_a;μmol/mol)、空气相对湿度(R_H;%)、饱和水汽压差(VPD;hPa)、光合有效辐射(PAR;μmol/(m^2·s))、气温(T_C;℃)、叶温(T_L;℃)、胞间 CO_2 浓度(C_i;μmol/mol)等光合生理参数及环境因子。气孔限制值 $L_S = 1 - C_i/C_a$[12]。用 Excel 和 SPSS 统计分析软件进行数据处理。

2　结果与分析

2.1　干旱胁迫下常春藤净光合速率的日动态

由表 1 可知,不同干旱胁迫处理下环境因子差异不显著,而 P_n 差异显著,表明对常春藤叶片光合作用产生影响的除了水分条件之外,其它外界环境条件基本一致。

干旱胁迫条件下,叶片光合作用时间持续能力可通过叶片光合速率的日动态来反应。由图 1 可知,在水分充足和轻度干旱胁迫下,P_n 日动态曲线均呈现“单峰型”,在 11:00 左右分别达到峰值 4.43 μmol/(m^2·s),3.91 μmol/(m^2·s)。中度干旱胁迫下,日动态曲线呈现“双峰型”,在 9:00 左右达到第一峰值 2.48 μmol/(m^2·s),此后随着光照的增强、气温的升高及相对湿度的下降 P_n 表现出降低趋势,在

13:00左右达到谷值 1.56 μmol/(m²·s),表现出一定的"午休"现象,在 15:00 左右达到第二峰值 2.20 μmol/(m²·s)。重度干旱胁迫下,日动态曲线相对平缓,其日变幅仅为0.83 μmol/(m²·s),呈现"双峰型",9:00 左右达到第一峰值1.57 μmol/(m²·s),11:00 左右达到谷值0.74 μmol/(m²·s),有明显的光合"午休"现象,此后随着环境条件的改善,其 P_n 逐步上升,15:00 左右达到第二峰值 1.22 μmol/(m²·s)。

随着干旱胁迫的加重,常春藤 P_n 表现出下降趋势(图 1),轻度、中度、重度干旱胁迫下,其 P_n 日均值分别比对照〔3.63 μmol/(m²·s)〕下降 15%,47%,70%。P_n 最大值分别比对照〔4.43 μmol/(m²·s)〕下降 12%,44%,65%,可见在水分充足和轻度干旱胁迫下其最大光合同化能力相差不大,而在重度干旱胁迫下,常春藤光合能力明显下降。

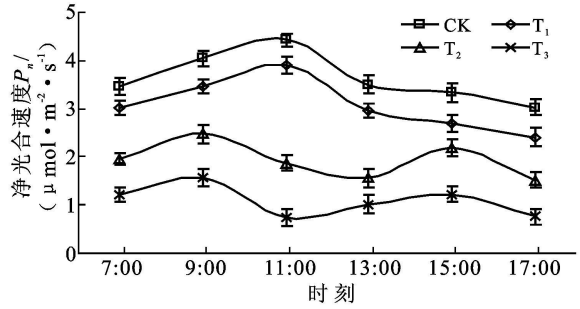


图 1 干旱胁迫下常春藤净光合速率日变化

CK:对照;T_1:轻度干旱胁迫;T_2:中度干旱胁迫;T_3:重度干旱胁迫。下同。

表 1 干旱胁迫下叶片净光合速率及环境因子日均值

干旱胁迫	P_n/(μmol·m⁻²·s⁻¹)	C_a/(μmol·mol⁻¹)	R_H/%	VPD/hPa	PAR/(μmol·m⁻²·s⁻¹)	T_C/℃	T_L/℃	C_i/(μmol·mol⁻¹)
CK	3.63+0.47a	378+30a	41+15a	30+10a	845+320a	29+3a	29+4a	147+69d
T_1	3.08+0.49b	375+25a	43+15a	29+9a	840+350a	28+4a	30+4a	205+62c
T_2	1.93+0.34c	373+30a	40+13a	31+10a	840+310a	29+3a	29+4a	267+51b
T_3	1.09+0.29d	378+25a	43+11a	31+9a	850+310a	29+3a	29+4a	334+41a

注:同一列的相同字母表示无显著性差异,不同字母表示差异性显著($P \leqslant 0.05$)。

2.2 干旱胁迫下常春藤光合作用午休原因分析

光合作用的主要限制部位是由气孔或者叶肉细胞变化引起,判断叶片净光合速率降低的主要原因是气孔因素还是非气孔因素,需要依据胞间 CO_2 浓度(C_i)和气孔限制值(L_s)的变化方向。干旱胁迫下常春藤叶片 C_i 和 L_s 的日动态过程具有明显差别,其变化趋势如图2—3所示。在不同水分条件下,随着外界环境因子的变化,常春藤 P_n 日动态呈现明显的"午休"现象(图 1),依据气孔限制理论,用 C_i 和 L_s 的变化作为判别依据和标准,其中 C_i 是关键指标,若 C_i 降低和 L_s 增大,则以气孔限制为主,若 C_i 增大和 L_s 减小,则以非气孔限制为主[4,13]。据此判断,从图 1—3 综合分析可知,水分充足和轻度干旱胁迫下,常春藤 P_n 的下降伴随着 C_i 开始降低,L_s 明显变大的趋势,表明该水分条件下气孔限制起主导作用;中度干旱胁迫下,在 11:00—13:00 左右常春藤叶片 P_n 下降较大,伴随 C_i 先减小后增大和 L_s 先增大后减小,可见 P_n 的下降是由气孔限制逐渐过渡到以非气孔限制为主。重度干旱胁迫下,随着 P_n 在 11:00 左右的明显下降,伴随着 C_i 增大和 L_s 减小,叶肉细胞光合活性限制光合作用明显,即非气孔限制是导致 P_n 下降的主要因素。综合来看,随着干旱胁迫的加重,光合午休的发生时间有提前的趋势,中度干旱胁迫在13:00点左右光合速率下降较明显,而重度干旱胁迫在11:00左右"午休"现象表现明显。

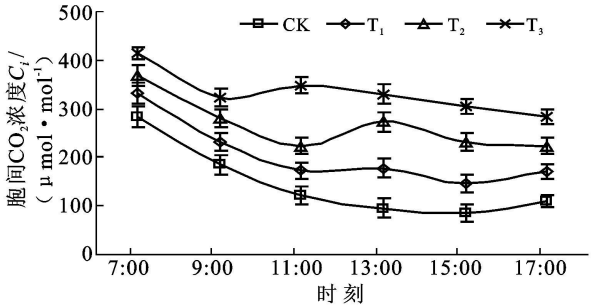


图 2 干旱胁迫下常春藤 C_i 日变化

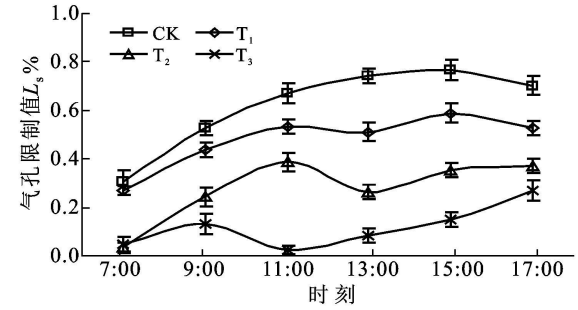


图 3 干旱胁迫下常春藤气孔限制值日变化

2.3 干旱胁迫下常春藤净光合速率与主要生态生理因子的关系

净光合速率与主要生态生理因子的回归分析表明(表 2),回归模型达极显著水平。水分充足条件下,影响常春藤 P_n 最大的有 C_i(极显著的负相关),VPD

(极显著的正相关), PAR、C_a(正相关)和 T_L(负相关), 偏回归系数均有显著性意义。说明水分充足条件下 C_i 对常春藤 P_n 影响最大, 其次为 VPD, 其它因子对 P_n 影响较小。轻度干旱胁迫下, 常春藤叶片 P_n 受 C_a(极显著正相关)与 C_i(极显著负相关)综合影响较大。中度干旱胁迫下, P_n 仅与 R_H 呈现极显著正相关, 与 C_i 呈现极显著负相关, 而与 T_c 呈现一般正相关, 表明此水分条件下, P_n 主要受 R_H, C_i 影响。重度干旱胁迫下, 影响常春藤 P_n 的因子较多, 其中呈极显著正相关的有 T_c, R_H, PAR, VPD, 呈极显著负相关的有 T_L, C_i, C_a, 且偏回归系数较大, 均有显著性意义。说明在重度干旱胁迫下, P_n 受生态生理因子的综合影响更为复杂, 其中 T_L, T_c 对常春藤 P_n 影响最大, 其次为 R_H, C_i, VPD, PAR 次之, C_a 对 P_n 的影响较小。

表 **2**　干旱胁迫下净光合速率的多元回归分析

干旱胁迫	多元回归方程	R^2	偏相关系数
CK	$Y = -9.01 + 0.05X_1 + 0.001X_2 + 0.001X_4 - 0.009X_5 - 0.25X_7$	0.961	$R_1 = 0.399$, $R_2 = 0.236$, $R_4 = 0.566$, $R_5 = -0.407$, $R_7 = -0.706$
T_1	$Y = -19.522 + 0.068X_1 - 0.019X_7$	0.926	$R_1 = 0.925$, $R_7 = -0.893$
T_2	$Y = -10.631 + 0.217X_3 + 0.289X_6 - 0.012X_7$	0.920	$R_3 = 0.326$, $R_6 = 0.675$, $R_7 = -0.797$
T_3	$Y = 30.142 - 0.062X_1 + 0.374X_2 + 5.177X_3 + 0.172X_4 - 5.940X_5 + 0.010X_6 - 0.010X_7$	0.996	$R_1 = -0.501$, $R_2 = 0.636$, $R_3 = 0.879$, $R_4 = 0.678$, $R_5 = -0.933$, $R_6 = 0.847$, $R_7 = -0.830$

注: 以 Y 表示 P_n, 对 P_n 与 $C_a(X_1)$, PAR(X_2), $T_c(X_3)$ 以及 VPD(X_4), $T_L(X_5)$, $R_H(X_6)$, $C_i(X_7)$ 进行逐步回归分析。

主成分分析表明, 水分充足的条件下, P_n 的影响因子可归纳为两类, 一类是大气温度、空气相对湿度和大气 CO_2 浓度, 另一类是光照强度, 两类因素可以 93.1%的概率解释水分充足条件下 P_n 的变化规律。轻度干旱胁迫下, P_n 的影响因子也归纳为两类, 一类是大气温度、空气相对湿度和大气 CO_2 浓度, 另一类是光照强度。中度干旱胁迫下, 影响常春藤 P_n 的两个主成分因子, 一类是大气温度、空气相对湿度和大气 CO_2 浓度, 另一类是 C_i。重度干旱胁迫下, P_n 的影响因子可归纳为两类, 一类是光照强度和大气 CO_2 浓度, 另一类是 R_H。轻度、中度、重度干旱胁迫下两类因素分别以 95.1%, 91.9%, 94.9% 的概率解释各水分条件下 P_n 的变化规律。

3　结论

叶片光合作用日动态能够反映出一天中植物进行物质积累与生理代谢的持续能力, 同时也是分析环境因素影响植物生长和代谢的重要手段[14-16]。随着干旱胁迫的加重, 常春藤光合作用日动态由"单峰型"向"双峰型"转化, 并且表现出明显的下降趋势。由 SPAC(土壤—植物—大气连续体)系统原理可知, 土壤水分的可利用性、叶片气孔阻力及空气的水汽压差等指标都是影响水分在此体系内运输能力的主要因素, 从而在一定程度上影响植物体的光合生理变化[5, 17]。随着土壤水分和外界环境因子的不同, 常春藤 P_n 表现出较大差异, 轻度、中度、重度干旱胁迫下, 其 P_n 日均值分别比对照〔3.63 μmol/(m^2 · s)〕下降 15%, 47%, 70%, P_n 最大值分别比对照〔4.43 μmol/(m^2 · s)〕下降 12%, 44%, 65%, 可见在外界环境条件相同的条件下, 随着干旱胁迫的加重, 常春藤光合作用持续能力表现为明显的下降趋势, 说明常春藤依据水分条件的不同能在积累光合产物、生理生态调节等方面做出相应的自我适应机制。

在不同水分条件下, 常春藤 P_n 表现出一定的"午休"现象, 从植物适应自然的机制来讲, 这是一种有益反应, 但从光合作用方面来看, 这是一种不利反应[4]。在水分条件较好时, 常春藤"午休"现象不明显, 在 13:00左右有下降趋势, 此时光强较大, 温度较高, 导致气孔关闭, CO_2 浓度下降, 即主要是由气孔限制引起, 这与常春藤耐荫性高、强光适应性弱有一定的关系[8], 可见在水分不成为限制常春藤光合作用的前提下, 其叶片吸收的光能超过其利用能力时, 容易引起叶片光合作用的光抑制甚至光破坏[17]。中度干旱胁迫下, P_n 的下降是由气孔限制逐渐过渡到非气孔限制, 表明常春藤叶肉细胞光合能力的降低是短暂的可恢复性的, 对植物生理伤害较小, 非气孔限制的出现与此水分条件下温度高、湿度小有一定的关系; 而重度干旱胁迫下, 气孔对常春藤叶片气体交换过程没有起到显著的调节作用, 叶肉细胞光合活性下降成为净光合速率下降的主要原因, 这可能与根系水分严重亏缺、中午强光和高温条件下出现光合作用的光抑制有关[7, 15-16]。可见随着干旱胁迫的加重, 常春藤 P_n 的下降逐渐由气孔限制为主过渡到非气孔限制为主, 且"午休"具有提前趋势。

影响常春藤光合作用日动态的主要生态生理因子与土壤水分密切相关。在自然条件下, 植物的光合

作用常常受到外界环境和植物本身生理因素的影响[2, 16]。逐步回归分析表明, 随着干旱胁迫的加重, 进入回归方程的综合影响因子差异较大, 且偏相关系数及相关的正负性、显著性均有一定差异; 适宜水分条件下, P_n 与 C_a, C_i 及 VPD 相关性极显著, 中度干旱胁迫下与 R_H, C_i 相关性极显著, 而重度胁迫下温度与其相关性极显著。主成分分析表明, 影响常春藤 P_n 日动态的因素均可归纳为两类, 但随着水分条件的不同, 这两类因素表现出一定的差异; 适宜水分条件下, 气温、相对湿度和大气 CO_2 浓度是一类主导因子, 另一类是光照强度; 重度干旱胁迫下, 一类是光照强度和大气 CO_2 浓度, 另一类主导因子是相对湿度。

综上所述, 随着干旱胁迫的加重, 常春藤净光合速率日均值及最大值下降显著, 在土壤相对含水量高于 40% 时, 能维持正常的生理活动, 随着水分条件的改善光合生产力有增大趋势, 但在长时间低于 35% 的相对含水量时, 其内在的光合生理过程可能容易受到不可逆转的损伤。光合作用日动态由单峰型向双峰型变化, 光合"午休"具有提前趋势, 并且净光合速率的下降由气孔限制为主逐渐过渡到非气孔限制为主。影响常春藤净光合速率日动态因素可归纳为两类, 适宜水分条件下, 一类是以气温、相对湿度和大气 CO_2 浓度为主, 其次是光照强度影响较大; 重度干旱胁迫下, 一类是以光照强度和大气 CO_2 浓度为主, 其次是相对湿度影响较大。结合常春藤光合作用的影响因素和生长习性, 建议在土壤水分条件相对缺乏的地区栽植常春藤时, 要注意幼苗遮阴, 尽量栽植于乔、灌木之下或相对湿度较高的沟渠坡道内。本研究仅对 3 种干旱胁迫下常春藤光合作用日变化进行了初步分析, 对其维持较高光合生产力和生理水分高效利用的土壤水分及光照阈值范围未能定量确定, 因此在以后的光合生理过程研究中可设置系列多梯度土壤水分, 以精确判定常春藤维持正常生长和较高光合生产力的水分、光照等环境条件。

[参 考 文 献]

[1] 杜社妮, 白岗栓, 李代琼. 中国沙棘、俄罗斯沙棘和俄罗斯沙棘× 中国沙棘光合特性及影响因子[J]. 水土保持通报, 2008, 28(4): 26-32.

[2] 步秀芹, 徐学选, 杜峰, 等. 黄土丘陵区翻白草光合特性的研究[J]. 水土保持通报, 2007, 27(6): 85-89.

[3] 高峻, 孟平, 吴斌, 等. 杏- 丹参林药复合系统中丹参光合和蒸腾特性的研究[J]. 北京林业大学学报, 2006, 28(2): 64-67.

[4] 张正斌. 作物抗旱节水的生理遗传育种基础[M]. 北京: 科学出版社, 2003: 134-143.

[5] 李洁, 朱清科, 郭小平. 不同土壤水分对幼龄梨树生理特性及生物量的影响[J]. 水土保持通报, 2007, 27(2): 79-82.

[6] 胡相明, 王希英, 程积民, 等. 云雾山草地优势种的光合生理特性对光强的响应[J]. 水土保持通报, 2008, 28(4): 33-37.

[7] Ge Y, Lu Y J, Liao J X, et al. Photosynthetic parameters of Mosla hangchowensis and Mosla dianthera as affected by soil moisture[J]. Photosynthetica, 2004, 42(3): 387-391.

[8] 李秀芬, 张德顺, 王小青, 等. 常春藤应用概述[J]. 山东林业科技, 2002(3): 39-40.

[9] 房用, 孟振农, 朱宪珍. 山东森林植物资源及应用[M]. 北京: 中国国际广播出版社, 2006: 346-377.

[10] 赵建华. 常春藤在城市绿化中的应用: 以贵阳市绿化为例[J]. 林业实用技术, 2007(2): 37-38.

[11] Misra A, Tyler G. Influence of soil moisture on soil solution chemistry and concentrations of minerals in the calcicoles *Phleum phleoides* and *Veronica spicata* grown on a limestone soil[J]. Annals of Botany, 1999, 84(3): 401-410.

[12] Berry J A, Dowton W J S. Environmental regulation of photosynthesis [C]//Govindjee. Photosynthesis, Vol II. New York: Academia Press, 1982: 263-343.

[13] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33: 317-345.

[14] Mandal K J, Sinha A C. Nutrient management effects on light interception, photosynthesis, growth, dry-matter production and yield of Indian mustard (*Brassica juncea*)[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2004, 190(2): 119-129.

[15] Palmqvist K, Sundberg B. Light use efficiency of dry matter gain in five macrolichens: relative impact if microclimate conditions and species-specific traits[J]. Plant, Cell and Environment, 2000, 23(1): 1-14.

[16] 张淑勇, 周泽福, 张光灿, 等. 半干旱黄土丘陵区天然次生灌木山桃与山杏叶片气体交换参数日动态差异[J]. 生态学报, 2009, 29(1): 499-507.

[17] 蒋高明. 植物生理生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2004: 98-100, 161-169.