银水牛果和沙棘幼苗在不同土壤水分条件下的光响应研究

董 梅，秦 景，贺康宁，张益源，李安超，孙晓涵，郭倩倩
（北京林业大学 水土保持学院 水土保持与荒漠化防治教育部重点实验室，北京 100083）

摘 要：在黄土高寒区，通过人工控制土壤水分的方法，利用 Li-6400 便携式光合测定系统对银水牛果和沙棘苗木叶片的气体交换参数因子的光响应进行研究。结果表明，2 种灌木的净光合速率、蒸腾速率、水分利用效率随着光强的增大而增强，而随着光强进一步增大，净光合速率、水分利用效率却出现下降的趋势，蒸腾速率仍继续增大。随着土壤含水量的增加，2 种灌木的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度逐渐增大，水分利用效率先上升，在轻度水分胁迫下达到最大值后下降。在相同土壤含水量下，银水牛果光补偿点明显小于沙棘，光饱和点大于沙棘，光能利用率高于沙棘；银水牛果的表观量子效率大于沙棘，在低光强下的光合能力较高。在水分胁迫下，2 种灌木相比，沙棘比银水牛果更易受强光胁迫；银水牛果对弱光的利用能力高于沙棘，水分利用效率高于沙棘，耐旱生产力较高。

关键词：净光合速率；蒸腾速率；水分利用效率；光响应
文献标识码：A **文章编号**：1000-288X(2011)01-0081-06 **中图分类号**：S793.9

Light Response of *Shepherdia Argentea* and *Hippophae Rhamnoides* Seedlings Under Different Soil Moisture Conditions

DONG Mei, QIN Jing, HE Kang-ning, ZHANG Yi-yuan, LI An-chao, SUN Xiao-han, GUO Qian-qian
(*Key Laboratory of Soil and Water Conservation and Desertification Combating of the Ministry of Education, and College of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing* 100083, *China*)

Abstract: In the alpine region of Loess Plateau, light responses of *S. argentea* and *H. rhamnoides* seedlings under different soil moisture conditions were analyzed in terms of gas exchange parameters using Li-6400 portable photosynthesis system. The results show that net photo-synthesis rate(P_n), transpiration rate(T_r) and water use efficiency(WUE) of the two species were both increased with PAR in the beginning. With continued increase of PAR, P_n and WUE of *S. argentea* and *H. rhamnoides* seedlings declined but T_r still increased. With increasing soil water contents(SWC), P_n, T_r, Stomatal conductance (G_s) and intercellular CO_2 concentration (C_i) of two species were both increased, while WUE increased first and then declined after reaching the maximum under the mild water-stress condition. Under similar soil moisture conditions, light compensation point(LCP) of *S. argentea* was clearly lower than that of *H. rhamnoides*, light saturation point(LSP) and efficiency of light energy utilization of *S. argentea* were higher than those of *H. rhamnoides*, and the apparent quantum yield(α) in the leaves of *S. argentea* was higher than that of *H. rhamnoides*. Compared with *H. rhamnoides*, *S. argentea* exhibited higher photosynthetic capacity at low PAR. Contrastive analysis indicates that *H. rhamnoides* showed stronger response to high PAR under the water-stress condition, while *S. argentea* had higher utilization capacity of low PAR and WUE. Overall, *S. argentea* seedlings displayed higher drought-stressed productivity than *H. rhamnoides* seedlings.

Keywords: **net photosynthesis rate; transpiration rate; water use efficiency; light response**

干旱和强光是影响植物生长的最主要的因子，对植物生长、存活和生产力的形成等具有极其重要的作用。水分的缺乏限制植物生长发育，而光是对植物光合机构影响最大的环境因素[1-3]。水分胁迫和光胁迫

收稿日期：2010-06-10 **修回日期**：2010-08-01
资助项目：国家“十一五”科技支撑项目“黄土高原西部高寒区水土保持型林草植被恢复技术试验示范”(2006BAD03A1203)；高等学校博士学科点专项科研基金项目“黄土高原干旱区水土保持林林地土壤干化空间格局及其发生机理研究”(20070022028)
作者简介：董梅(1983—)，女(汉族)，山东省泰安市人，硕士，主要研究方向为水土保持、林业生态工程建设。E-mail:dong2004mei@163.com。
通信作者：贺康宁(1962—)，男(汉族)，陕西省蓝田县人，教授，博士生导师，主要研究方向为水土保持、林业生态工程建设、抗旱造林技术。E-mail:hkn@bjfu.edu.cn。

显著影响植物的净光合速率、蒸腾速率和水分利用效率。目前,在黄土高原西部高寒地区对植物受水分胁迫各生理参数的变化规律研究较多[4-8],而在不同水分梯度下各参数对光辐射强度的响应研究较少[9-10]。

沙棘(*Hippophae rhamnoides*)为胡颓子科沙棘属植物,具有耐寒抗旱、耐土壤贫瘠、抗风沙、适应性广的特点。目前,有关沙棘光合作用生理过程及其环境影响因子之间的关系研究较多[11-13],但生理参数对光辐射强度响应的研究较少。银水牛果(*Shepherdia argentea*)为胡颓子科水牛果属植物,2002年由美国引进,耐旱耐寒,耐土壤贫瘠,生长速度快,根系发达,是水土保持和防风固沙的优良树种。但国内有关银水牛果的光合生理特性的研究较少[14]。为此,本试验以银水牛果和沙棘2年生苗木为实验材料,采用人工控制土壤水分的方法,对青海大通这2种主要灌木在不同土壤水分梯度下的光响应进行研究,为黄土高寒区造林树种的选择和水分的有效利用提供理论依据。

1 试验条件与方法

1.1 研究区概况

实验地点位于青海省西宁市大通县实验基地,地理坐标36°56′27.33″N,101°41′49.48″E,属湟水上游北川河流域,海拔2 475 m。该地区属温带高寒大陆性气候,年平均温度2.8 ℃,极端最高气温30.9 ℃,极端最低气温-33.1 ℃,≥5 ℃的积温平均为1 908 ℃/a,无霜期一般在70~120 d。多年平均降水量508 mm,年内分配不均,全年75%的雨量集中在6—9月。年平均蒸发总量为1 290 mm。土壤类型为黄土母质上发育的山地棕褐土和栗钙土,土壤容重为1.06 g/cm^3。

1.2 试验设计

本试验选取长势基本一致的2年生沙棘和银水牛果苗木作为试验材料。2009年5月将苗木移植至上口径29 cm,下口径26 cm,高26 cm的塑料盆栽容器中,每盆1株。栽植苗木后充足浇水,使之成活并正常生长。利用TDR土壤水分测定仪与BP-3400精密天平(精度0.1)设定试验苗木土壤含水量(质量含水量),试验苗木的水分处理分为4级:W_1为充分供水处理,使盆内土壤含水量达到21.5%以上;W_2为轻度水分胁迫处理,土壤含水量在14.35%~21.5%;W_3为中度水分胁迫处理,土壤含水量在7.2%~14.35%;W_4为重度水分胁迫处理,含水量在7.2%以下。每个处理水平设4个重复,每5 d用TDR土壤水分测定仪测量每盆的土壤含水量,适当补水使其保持在相应的水平内。设定苗木土壤水分等级后,用塑料薄膜覆盖,防止土壤水分的蒸发。

1.3 观测方法

2009年7月27日(晴转多云)9:00—11:00外界环境比较稳定时,利用Li-6400便携式光合测定系统对2种灌木不同土壤水分处理下苗木叶片的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、胞间CO_2浓度(C_i)、气孔导度(G_s)、水分利用效率(WUE)等气体交换参数因子进行测定。测定时,在每株苗木的中上部选取4片健康的功能叶片作为待测叶,测量时每个叶片读取6个稳定的数据,取其平均值。利用Li-6400-02B红蓝光源模拟光辐射强度(PAR),梯度设置为:0,50,100,150,200,400,600,800,1 000,1 200,1 500,1 800,2 000,2 200 μmol/(m^2·s)。

盆栽苗木土壤水分采用TDR水分测定仪进行测定,叶片水分利用效率采用净光合速率与蒸腾速率的比值进行计算即P_n/T_r来计算[15]。绘制光合作用的光响应曲线(P_n—PAR曲线),求得光饱和点〔LSP,μmol/(m^2·s)〕;并对P_n—PAR曲线的初始部分〔PAR<200 μmol/(m^2·s)〕进行线性回归,求得叶片光合作用的光补偿点〔LCP,μmol/(m^2·s)〕和表观量子效率(α)[16-18]。

2 数据分析

2.1 净光合速率(P_n)对光辐射强度(PAR)的响应

研究不同土壤水分条件下植物的光合生理特性对不同光强的动态响应,有助于比较不同土壤水分条件对植物的影响和差异,为植物的种植和推广提供科学依据[19]。植物的光合作用的光响应曲线是光合作用随着光照强度改变的系列反应曲线,这种曲线的测定用于判定植物光合能力的强弱[19-20]。

由图1可看出,不同土壤水分条件下,2种灌木的P_n—PAR曲线均成二次曲线的形式。PAR在0~400 μmol/(m^2·s)范围内,P_n随PAR的增加而增大,上升幅度较大。随着PAR的进一步增加,P_n增加的幅度逐渐减小,当PAR达到一定数值(即光饱和点)后,光响应曲线趋于平缓。随着土壤含水量的增大,银水牛果的P_n—PAR曲线逐渐上升,在轻度水分胁迫下达到最大20.187 μmol/(m^2·s)之后减小,而沙棘的P_n—PAR曲线随着SWC的增大持续上升。说明适度的水分胁迫有利于银水牛果光合速率的提高。在适度缺水条件下,银水牛果光合作用不但没有受到影响,而且高于供水充足的植株。在W_4处理下,银水牛果和沙棘的曲线总体变化较为平缓,没有太大的波动,但银水牛果的净光合速率P_n大于沙棘。

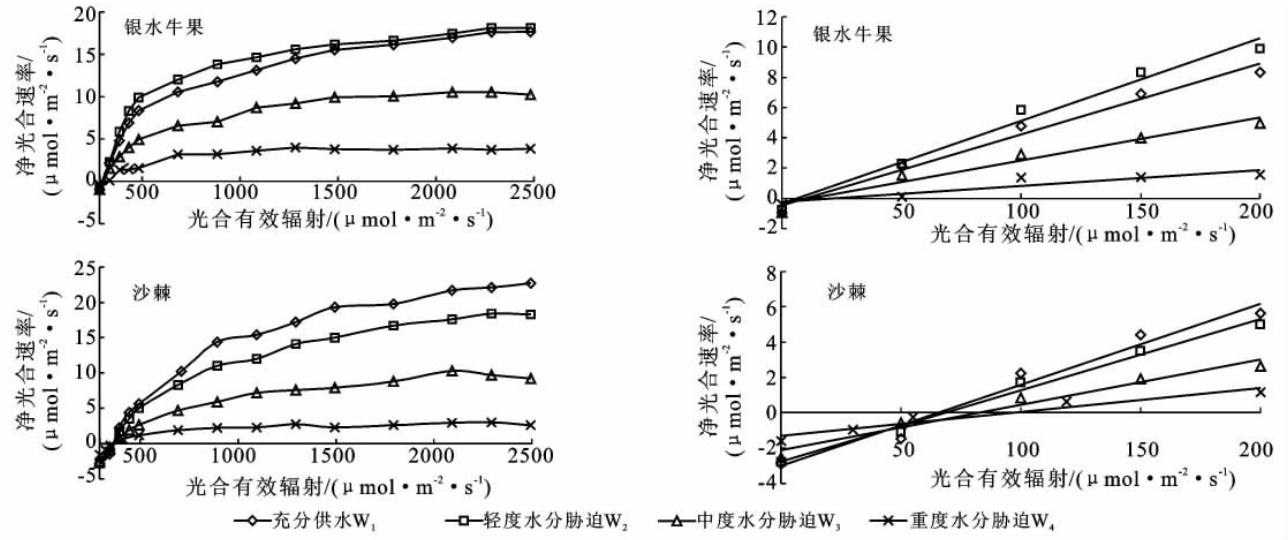


图 1　沙棘、银水牛果净光合速率和低光强下净光合速率的光响应

表 1　银水牛果不同水分处理下净光合速率的光响应

水分处理	模拟公式(全部光强)	$P_{n\max}$	光饱和点 LSP	光补偿点 LCP	表观量子效率 α
W_1	$y = -0.000\ 005x^2 + 0.017\ 2x + 2.686\ 1$	17.478	1 720.0	9.745 726 5	0.046 8
W_2	$y = -0.000\ 005x^2 + 0.018\ 3x + 3.442\ 5$	20.187	1 830.0	6.482 632 5	0.054 7
W_3	$y = -0.000\ 004x^2 + 0.011\ 9x + 1.369\ 3$	10.220	1 487.5	12.645 614 0	0.028 5
W_4	$y = -0.000\ 002x^2 + 0.005\ 3x + 0.420\ 8$	3.932	1 325.0	22.692 307 7	0.011 2

由表 1—2 可知,在供水充足时,沙棘最大净光合速率($P_{n\max}$)大于银水牛果,沙棘光合能力强;在受严重水分胁迫时,银水牛果最大净光合速率($P_{n\max}$)大于沙棘,银水牛果光合能力强。

表 2　沙棘不同水分处理下净光合速率的光响应

水分处理	模拟公式(全部光强)	$P_{n\max}$	光饱和点 LSP	光补偿点 LCP	表观量子效率 α
W_1	$y = -0.000\ 007x^2 + 0.025\ 7x - 0.631\ 7$	22.957 2	1 835.71	65.551 2	0.045 9
W_2	$y = -0.000\ 006x^2 + 0.020\ 5x - 0.542\ 0$	20.470 5	2 050.00	68.438 1	0.040 4
W_3	$y = -0.000\ 004x^2 + 0.012\ 2x - 0.637\ 6$	8.664 9	1 525.00	82.412 5	0.025 7
W_4	$y = -0.000\ 002x^2 + 0.005\ 0x - 0.604\ 0$	2.521 0	1 250.00	114.408 5	0.010 4

光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)和表观量子效率(α)是指示植物光响应特征的重要指标[21]。

LCP 是植物利用弱光能力的一项重要指标,LCP 越小表明对弱光的利用能力相对越强。由表 1—2 可看以出,随着土壤含水量增加,沙棘 LCP 基本上呈现下降趋势,说明其对弱光利用的能力越来越强;银水牛果 LCP 先下降后上升,在 W_2 处理下达到最小 6.483 μmol/(m^2 · s),说明此时对弱光利用能力最强。在相同土壤含水量下,银水牛果 LCP 小于沙棘 LCP,说明银水牛果对弱光的利用能力要强于沙棘。

土壤含水量对表观量子效率(α)也有影响。沙棘 α 随土壤含水量的增加呈现上升趋势,说明沙棘的光合能力越来越强;银水牛果的 α 随土壤含水量的增加而上升,光合能力也越来越强,在 W_2 处理下达到最大 0.054 7 之后下降。在相同土壤水分条件下,银水牛果 α 均大于沙棘 α,表明银水牛果在低光强下光合能力较高。

由图 1 和表 1,2 可以看出,沙棘和银水牛果光饱和点(LSP)随土壤含水量的增大先是逐渐增大,达到最大值〔银水牛果 1 830 μmol/(m^2 · s),沙棘 2 050 μmol/(m^2 · s)〕后开始减小,说明 2 种灌木对强光的利用能力先逐渐增大后减小。在 W_4 处理下,2 种灌木 LSP 小于其它水分处理下的 LSP,且沙棘 LSP 小于银水牛果,说明在受严重水分胁迫时 2 种灌木对强光的利用能力均降低,且沙棘对强光的利用能力小于银水牛果。

2.2　蒸腾速率(T_r)对光辐射强度(PAR)的响应

由图 2 可看出,不同的土壤含水量下 2 种灌木的蒸腾速率的光响应曲线规律几乎相同。随着土壤含水量的增大,蒸腾速率(T_r)逐渐增大。在 W_1,W_2,

W_3 处理下，2 种灌木的 T_r 均随着 PAR 的增大不断增大，且增大的幅度很均衡，说明单位光强的增加对 2 种灌木的蒸腾速率的增大所起的作用几乎是相同的，强光并没有引起 T_r 的明显增大。在 W_4 处理下，T_r 随着 PAR 的增大变化很小，这主要是由于严重水分胁迫使气孔关闭到最小程度，水汽散失的主要通道被阻塞，继续增加光强，蒸腾速率不再增大。

2.3 气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)对光辐射强度(PAR)的响应

气孔是植物与外界交换的门户，气孔的开启度直接影响植物的光合和蒸腾作用。由图 3 可以看出，在 W_1，W_2，W_3 处理下，2 种灌木的气孔导度(G_s)均随着 PAR 的增大逐渐增大，且银水牛果的 G_s 均大于同种水分处理下的沙棘的 G_s。在 W_4 处理下，2 种灌木的 G_s 随着 PAR 的增大变化较小，与蒸腾速率变化相似，表明气孔导度是限制植物的蒸腾作用的主要因子。

当 PAR 低于 400 μmol/(m² · s)时，随着 PAR 的增大，2 种灌木光和作用增强，大量消耗 CO_2，而此时气孔导度 G_s 较小，光合作用消耗 CO_2 量远大于外界补充量，因此胞间 CO_2 被大量消耗，胞间 CO_2 浓度(C_i)迅速减小，但 2 种灌木减小的程度不同，这与植物本身的生理生态结构有关。PAR 大于 400 μmol/(m² · s)时，随着 PAR 的增大，2 种灌木 G_s 增大，外界补充 CO_2 量增多，因此 C_i 下降速度变缓，最后趋于平衡。

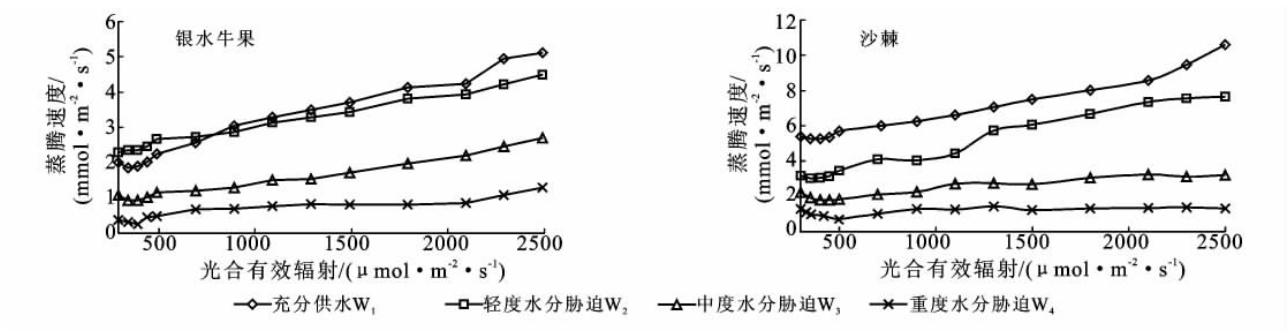


图 2 不同水分条件下银水牛果、沙棘蒸腾速率的光响应

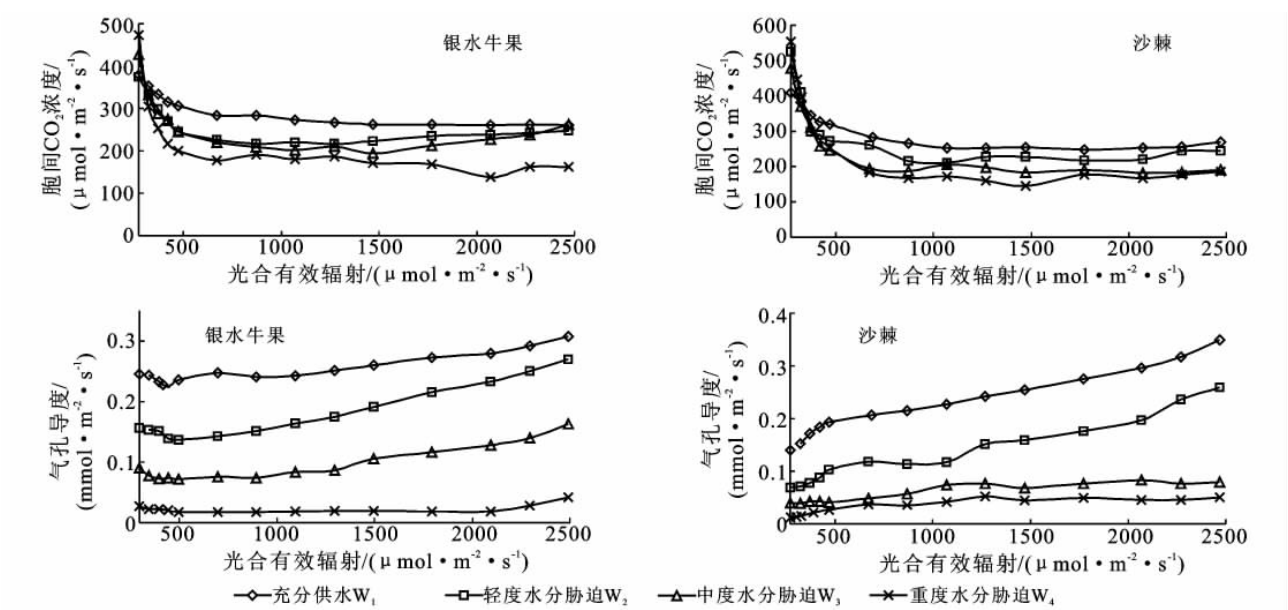


图 3 不同水分条件下沙棘、银水牛果气孔导度和胞间 CO_2 浓度的光响应

C_i 值小，则光合作用所需的源物质少，不利于光合作用，相反若 C_i 值大，光合作用所需的源物质多，光合速率提高的潜力大[22]。在不同 PAR 时，2 种灌木 C_i 随土壤水分的增加而增大。在 W_1，W_2 处理下，C_i 值较高，利于植物进行光合作用；在 W_4 处理下，C_i 值较小，不利于植物光合作用的进行。

2.4 水分利用效率(WUE)对光辐射强度(PAR)的响应

叶片的水分利用效率(WUE)是用来说明植物消耗单位重量的水分所固定的 CO_2 数量即植物的生产量，取决于 P_n 与 T_r 的比值，它的大小也决定了植物节水能力和水分生产力的水平[23]。

由图 4 可以看出,在不同的土壤水分条件下,2 种灌木的 WUE 在起始阶段都随 PAR 的增大逐渐增大,WUE 达到最大值后随 PAR 的继续增强而逐渐下降。2 种灌木 WUE 最大值时所对应的 PAR,从 W_4—W_1,银水牛果分别为 1 000,1 000,1 000,1 200 μmol/(m^2 · s),其 WUE 对应值为 4.86,5.97,5.37,5.23 μmol/mmol;沙棘分别是 1 800, 1 800,800,1 200 μmol/(m^2 · s),其 WUE 对应值为 2.18,3.18,2.72,2.57 μmol/mmol。由此可见,WUE 对光强的响应与 P_n,T_r 有很大关系。在相同土壤水分条件下,银水牛果 WUE 大于沙棘 WUE。

沙棘在 W_3 处理下的 WUE 最高,尤其在 1 000～2 200 μmol/(m^2 · s)的光照强度范围内,明显高于其它水分处理下的 WUE。其次 W_1,W_2 处理时,分别在 600～2 000,600～2 200 μmol/(m^2 · s)的光强范围之内具有较高的 WUE。在 W_4 处理下,随 PAR 的增加,WUE 先是增大,之后变化不大,最后又有下降的趋势,且明显低于其余三者。说明适度的水分胁迫有利于沙棘水分利用效率的提高,但随着水分胁迫的加强沙棘 WUE 下降较多。

银水牛果 WUE 的变化趋势与沙棘相似,在 W_3 处理时 WUE 最高,尤其在 400～1 500 μmol/(m^2 · s)时明显高于其它水分处理下的 WUE。在 W_1,W_2,W_4 处理下,分别在光强为 600～2 000,400～2 000,400～1 800 μmol/(m^2 · s),时 WUE 较大。在 W_4 处理下,随 PAR 的增大,WUE 先是增大,之后又减小,且明显低于其余三者。

在 W_3,W_2,W_1 处理下,随着土壤含水量的增加,2 种灌木 WUE 逐渐减小,在 W_3 处理时 WUE 最高。在 W_4 处理下,2 种灌木 WUE 明显低于其余 3 种处理下。

由此看出,适度水分胁迫有利于沙棘和银水牛果水分利用效率;但随着水分胁迫的加剧,水分利用效率急剧下降。

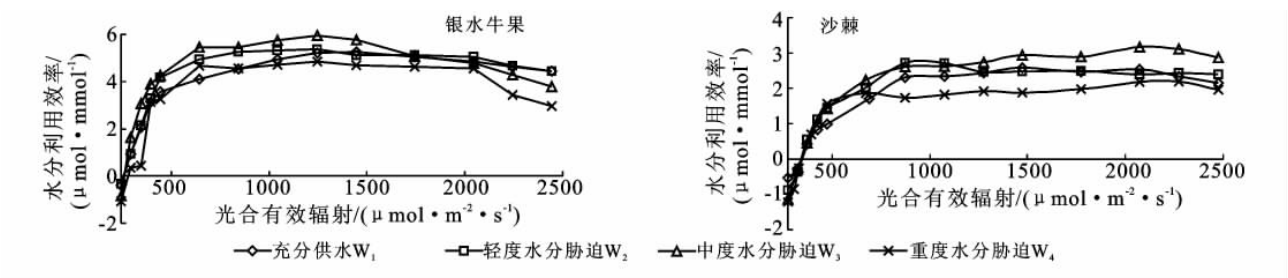


图 4　不同水分条件下沙棘、银水牛果水分利用效率的光响应

3　结 论

此次研究在黄土高寒区的青海省西宁市大通县试验基地进行。通过对不同水分梯度下 2 种灌木各生理参数对光辐射强度响应的研究,得出了 2 种灌木的 P_n,T_r 和 WUE 随 PAR 和土壤水分含量变化的趋势。

不同土壤水分条件下,2 种灌木的 P_n—PAR 曲线均成二次曲线的形式。随着 PAR 的增大,2 种灌木 P_n 均逐渐增大,当 PAR 达到光饱和点后,P_n 变化较小,光响应曲线也趋于平缓。随着土壤含水量的增大,银水牛果的 P_n 逐渐上升,在轻度水分胁迫下达到最大 20.187 μmol/(m^2 · s)。而沙棘的 P_n 随着土壤含水量的增大持续上升,适度的水分胁迫有利于银水牛果光合速率的提高。

随着土壤含水量的增大,T_r 逐渐增大。W_1,W_2,W_3 处理下,2 种灌木的 T_r 都随着 PAR 的增大不断增大,且增大的幅度很均衡。在 W_4 处理下,2 种灌木的 T_r 随着 PAR 的增大变化不大。

在相同土壤含水量下,银水牛果 LCP 明显小于沙棘的,且在 W_2 处理下达到最小 6.483 μmol/(m^2 · s),对弱光的利用能力大于沙棘。沙棘和银水牛果 LSP 随土壤含水量的增加先增大后减小,说明 2 种灌木对强光的利用能力先增大后减小。在 W_4 处理下,2 种灌木 LSP 小于其它水分处理下,并且沙棘 LSP 小于银水牛果,说明在受水分胁迫时 2 种灌木对强光的利用能力均降低,沙棘对强光的利用能力小于银水牛果。

2 种灌木的 α 值均随土壤含水量的增加而上升,光合能力也越来越强。在相同土壤水分条件下,银水牛果 α 值均大于沙棘,表明银水牛果在低光强下光合能力较高。

2 种灌木的气孔导度(G_s)随着 PAR 的增大均逐渐增大。在 PAR 的增强的初始阶段,即光强低于 400 μmol/(m^2 · s)时,2 种灌木光和作用增强,大量消耗 CO_2,C_i 迅速减小;随着 PAR 的继续增强,2 种灌木 G_s 增大,C_i 下降速度变缓且趋于平衡。在不同光照强度下,2 种灌木 C_i 随土壤水分的增加而升高。

2种灌木的WUE在起始阶段都随PAR的增大逐渐增大，达到最大值后逐渐下降。在W_3，W_2，W_1处理下，随着土壤含水量的增加，2种灌木WUE逐渐下降，在W_3处理时WUE最高，说明适度水分胁迫有利于WUE的提高。在W_4处理下，2种灌木WUE明显低于其余3种处理。在相同土壤水分条件下，银水牛果的WUE大于沙棘。

在水分胁迫下，沙棘比银水牛果更易受强光胁迫；银水牛果对弱光的利用能力高于沙棘，水分利用效率高于沙棘，耐旱生产力较高。

本研究通过对银水牛果和沙棘光合参数以及水分利用效率的测定分析，探讨了这2种灌木对不同土壤水分条件的反应和适应能力，为黄土高寒区造林树种的选择和种植提供了理论依据。但是本研究是在盆栽试验的基础上进行的，由于盆栽苗木的自然环境条件与林木生长所处的林分小气候条件有所差异，即使土壤水分条件相同，盆栽苗木的根系状况、接受的太阳辐射、温度和湿度等仍与林分小气候不一致，因此本项研究结果的应用还需与林分的实际情况相结合。

[参 考 文 献]

[1] 张建国，李吉跃，沈国舫. 树木耐旱特性及其机理研究[M]. 北京：中国林业出版社，2000.

[2] 孟平，张劲松，王鹤松，等. 苹果树蒸腾规律及其与冠层微气象要素的关系[J]. 生态学报，2005，25(5)：1075-1081.

[3] 周平，李吉跃，招礼军. 北方主要造林树种苗木蒸腾耗水特性研究[J]. 北京林业大学学报，2002，24(5)：50-55.

[4] 杨建伟. 不同土壤水分含量对4个树种WUE的影响[J]. 西北林学院学报，2004，19(1)：9-13.

[5] 童方平，方伟，马履一，等. 水分胁迫下湿地松优良半同胞家系的光合特性响应研究[J]. 南京林业大学学报：自然科学版，2007，31(2)：32-36.

[6] 贺康宁，张光灿，田阳，等. 黄土半干旱区集水造林条件下林木生长适宜的土壤水分环境[J]. 林业科学，2003，39(1)：10-16.

[7] 韩蕊莲，梁宗锁. 黄土高原适生树种苗木的耗水特性[J]. 应用生态学报，1994，5(2)：210-213.

[8] 肖文发，徐德应，刘世荣，等. 杉木人工林针叶光合与蒸腾作用的时空特征[J]. 林业科学，2002，38(5)：38-46.

[9] 孙伟，王德利，王立，等. 模拟光条件下禾本科植物和黎科植物蒸腾特性与水分利用效率比较[J]. 生态学报，2003，23(4)：814-819.

[10] 苏培玺，赵爱芬，张立新，等. 荒漠植物梭梭和沙拐枣光合作用、蒸腾作用及水分利用效率特征[J]. 西北植物学报，2003，23(1)：11-17.

[11] 唐道峰，贺康宁，朱艳艳. 白榆沙棘光合生理参数与土壤含水量关系研究[J]. 水土保持研究，2007，14(1)：230-233.

[12] 唐道峰，贺康宁，朱艳艳，等. 沙棘苗木蒸腾特性与影响因子研究[J]. 水土保持应用技术，2006(6)：14-16.

[13] 朱艳艳，贺康宁，唐道峰，等. 青海大通几种主要灌木适宜土壤水分条件研究[J]. 干旱地区农业研究，2007，25(4)：119-122.

[14] 秦景，贺康宁，谭国栋，等. NaCl胁迫对沙棘和银水牛果幼苗生长及光合特性的影响[J]. 应用生态学报，2009，20(4)：791-797.

[15] 高聚林，赵涛，王志刚，等. 高丹草水分利用效率与叶片生理特性的关系[J]. 作物学报，2007，33(3)：455-460.

[16] 李小磊，张光灿，周泽福，等. 黄土丘陵区不同土壤水分下核桃叶片水分利用效率的光响应[J]. 中国水土保持科学，2005，3(1)：43-47.

[17] 中国科学院上海植物生理研究所. 现代植物生理学实验指南[M]. 北京：科学出版社，1999：89-95.

[18] 郭志华，张宏达，李志安，等. 鹅掌楸苗期光合特性研究[J]. 生态学报，1999，19(2)：164-169.

[19] 张淑勇，周泽福，夏江宝，等. 不同土壤水分条件下小叶扶芳藤叶片光合作用对光的响应[J]. 西北植物学报，2007，27(12)：2514-2521.

[20] Johnson Z，Barber R. The low-light reduction in the quantum yield of photosynthesis：Potential errors and biases when calculating the maximum quantum yield [J]. Photosynthesis Research，2003，75(1)：85-95.

[21] 冯岑，陈建华，吴际友，等. 4个台湾桤木无性系光合特性研究[J]. 中国农学通报，2009，25(12)：75-78.

[22] 何小勇，练发良，李因刚，等. 3种紫金牛属植物光合光响应特性的研究[J]. 浙江林业科技，2008，28(1)：14-18.

[23] 巩玉霞，贺康宁，朱艳艳，等. 黄土半干旱区元宝枫叶片气体交换参数对土壤水分的响应[J]. 水土保持研究，2007，14(1)：242-245.