

土壤水分对单性木兰幼苗光合特性的影响

蔡锡安 孙谷畴 赵平* 曾小平

(中国科学院华南植物园, 广东广州 510650)

摘要: 2001年夏季(7月15-19日)和秋季(10月20-25日)分别测定了在3组土壤水分条件下(高WH、中WM和低WL 3种土壤水分处理)单性木兰(*Kmeria septentrionalis*)叶片净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、潜在水分利用效率(Intrinsic WUE)和叶绿素含量等特性。夏季和秋季土壤水分的减少均引起单性木兰叶片单位面积干重和叶绿素含量的降低。夏季, 单性木兰的Pn均在上午9:00达到峰值, 其日进程为鞍型格式, WH、WM和WL处理组的Pn分别为 4.41 ± 1.10 、 4.28 ± 1.23 和 $1.89 \pm 0.94 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 土壤水分的降低限制了单性木兰叶片的Pn, 它们的Gs和Intrinsic WUE的日进程与Pn相似。秋季, WH组的Pn在上午12:00达到峰值, WM和WL组在9:00达到峰值, 3组的Pn的日进程相似, 都为单峰曲线格式。3组的Pn、Gs和Intrinsic WUE的日平均值都是秋季比夏季高。不管夏季和秋季, 凡土壤水分低的, 其Pn、Gs和Intrinsic WUE都低。因此, 调节土壤水分将有助于促进单性木兰的生长和有效提高单性木兰的迁地保护。

关键词: 单性木兰; 光合作用; 气孔导度; 潜在水分利用效率; 土壤水含量

中图分类号: Q945.17

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2004)03-0207-06

The Effects of Soil Water Content on Photosynthesis in Leaves of *Kmeria septentrionalis* Seedlings

CAI Xi-an SUN Gu-chou ZHAO Ping* ZENG Xiao-ping

(South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: Net photosynthetic rate (Pn), stomatal conductance (Gs), intrinsic water use efficiency (WUE) and chlorophyll content were measured in the leaves of *Kmeria septentrionalis* seedlings grown in pots with various soil water contents during July 15-19 and October 20-25, 2001. Decrease of soil water content in summer and autumn reduced the leaf dry weight per unit area and chlorophyll content in the seedlings. In July, highest photosynthetic rate was found at 9:00 pm in sunny day. The Pn of seedlings in treatments with soil water content at high (WH), mediam (WM), and low (WL) levels were $4.41 \pm 1.10 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, $4.28 \pm 1.23 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ and $1.89 \pm 0.94 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, respectively. WH, WM and WL represent the soil water contents are 60%-65%, 45%-50% and 35%-40% of the field water holding capacity, respectively. Low Pn occurred in plants grown under soil water treatments of WL. A pattern with double peaks in daily photosynthetic course was observed in leaves of the seedlings under soil with all the three treatments. Gs and intrinsic WUE daily courses also showed similar pattern. In October, daily high Pn appeared at 12:00 in plants in WH group and those in WM and WL groups were found at 9:00. A pattern with single peak in daily photosynthetic course was observed in 3 groups. Average values of Pn, Gs and intrinsic WUE were higher in autumn than those in summer in all the three groups. However, the Pn, Gs and intrinsic WUE were all low in soils with low water content, whatever in summer or autumn. The results suggest that the control of soil water content may help to promote the growth of *K. septentrionalis* and increase the effectiveness of *ex situ* conservation.

收稿日期: 2003-03-21 接受日期: 2003-08-20

基金项目: 广东省自然科学基金团队项目(003031); 中国科学院鹤山丘陵综合试验站开放基金资助

* 通讯作者 Corresponding author

Key words: *Kmeria septentrionalis*; Photosynthesis; Stomatal conductance; Intrinsic water use efficiency; Soil water content

全球气候变化和 CO₂ 浓度增高所引起的“温室效应”使气候变暖和干燥^[1]。气温的升高将进一步导致土壤蒸散量和植物蒸腾量的增高,使土壤散失过多的水分而变得更加干旱。植物如何适应全球气候变化所引起的土壤干旱是人们关注的问题之一。热带亚热带地区虽然气候湿热,高温多雨,但其干湿季并不与热量变化同期,特别在冬季植物仍然会受到局部的干旱影响^[2]。土壤水分的变化将会影响植物的生长,研究不同土壤水分对植物光合作用的影响有助于阐明植物在环境变化中的生理响应和适应性。不同植物对光辐射、气温和水分状况变化的响应已有较多的研究工作^[3-5],但较少涉及到土壤水分状况对珍稀濒危植物光合作用的影响。

木兰科植物是现存被子植物中较原始的类群,随着自然环境的变迁和人类活动的干扰,木兰科植物的一些种类面临从现分布区消失和灭绝的危险^[6-8]。在研究这些植物种类的生态学和生物学特性的基础上,进行迁地保护或建立基因库是保护生物多样性当务之急的任务^[9]。单性木兰(*Kmeria septentrionalis* Dandy)属常绿乔木,零星分布于广西、贵州和云南等海拔 300–750 m 的石灰山地常绿阔叶林中,是国家一级重点保护植物^[10,11]。本文研究其幼树对土壤干旱的响应,试图阐明其对水分环境因子变化的适应,为提高单性木兰异地保护的有效性提供实验依据。

1 材料和方法

实验在华南植物园内的生态实验场进行,将高

1.5 m 左右的单性木兰幼树栽种在盛有田土与山黄泥混合的 12 L 盆中,每盆 1 株。实验栽培土容重为 0.97 g cm⁻²,田间持水量为 25.5%,每盆泥重约 10 kg。盆栽试验在室外自然条件下进行,土壤水分处理为田间持水量的 60%–65%(WH)、45%–50%(WM)、35%–40%(WL)3 个级别。每周 1 次用称重法监控土壤水分。干旱处理前对所有供试盆栽幼树连续多天的灌水,使土壤保持最大的田间持水量。干旱处理期间为防止外界雨水落入土壤中,以塑料薄膜覆盖泥盆,并用线绳扎紧,薄膜与茎接触处用透明胶粘紧以防止雨水从茎流入土壤,每月更换 1 次塑料薄膜^[12]。实验从 2001 年 7 月 8 日开始到 10 月 25 日结束。在 7 月 15 至 19 日(代表夏季,干旱处理 7–11 d)和 10 月 20 至 25 日(代表秋季,干旱处理 104–110 d),采用 Licor-6200 便携式光合测定系统测定植物成熟叶片净光合速率日变化,每次测定 3 个重复。该仪器同时可读取气孔导度(Gs)等光合参数。若干叶圆片用 80%丙酮溶液提取叶绿素,岛津分光光度计测定其吸收率,按 Arnon 方法计算^[13]。同时取混合叶片烘干至恒重,测定单位叶面积干重。

用 Microsoft Excel 2002 进行数据统计分析。

2 结果和分析

2.1 土壤水分对叶片特性的影响

从表 1 可见,在夏季 7 月,WH 处理的植株,平均单位叶面积干重比 WM 和 WL 处理的高 1%和 13.9%。WH 处理的植株叶片变厚,叶片重量增加,表明干物质积累增高,且有较高的叶绿素含量。方

表 1 土壤水分对单性木兰幼苗叶片单位叶面积干重和叶绿素含量的影响

Table 1 The effects of soil water content on leaf dry weight and chlorophyll content in *K. septentrionalis* seedlings

时间 Month	水分处理 Water treatment	单位叶面积干重 Leaf dry weight (g m ⁻²)	叶绿素含量(mg g ⁻¹ FW) Chlorophyll content
夏季 7 月 July (7–11 d)	WH	82.5±2.1	4.63±0.23
	WM	81.5±3.3	4.18±0.42
	WL	72.4±1.6*	3.58±0.63
秋季 10 月 October (104–110 d)	WH	86.4±3.0	4.56±0.15
	WM	84.6±1.4	4.22±0.46
	WL	83.0±4.1	3.14±0.39*

WH、WM、WL 分别表示土壤含水量为田间持水量的 60%–65%、45%–50%和 35%–40%。WH, WM, WL represent that the soil water content are 60%–65%, 45%–50% and 35%–40% of the field water holding capacity, respectively. * 为显著差异(P<0.05, n=3)。* Treatments from each other are significantly different at P<0.05, n=3.

差分析表明, 夏季 WL 处理组的叶面积干重与其它 2 组有明显差异($P < 0.05$, $n=3$), 说明 35%–40% 的田间持水量处理的第 1 周能明显影响单性木兰的叶片生长, 但处理 3 个月以上(104 d)其影响消失。在秋季 10 月(处理 104–110 d), WH 处理的植株, 平均单位叶面积干重也比 WM 和 WL 处理的要高, WL 组的叶绿素含量比其它 2 组明显低($P < 0.05$, $n=3$)。可见, 无论在夏季和秋季, 土壤水分的减少均引起单性木兰叶片单位面积干重和叶绿素含量的降低, 较低的土壤水分影响更加显著。

2.2 土壤水分对叶片净光合速率日变化的影响

从图 1 可见, 华南地区夏季 7 月异常酷热, 测定日(15–19 日)气温最高达 37.5℃(13:00 时), 空气相对湿度最低为 40%(14:00–15:00)。在上午, 随着太阳辐射强度的增大和气温持续升高, 单性木兰叶片净光合速率(Pn)逐渐增大(图 2A), 约在 9:00 Pn 达到最大值。WH 和 WM 组在上午 9:00 分别为 $4.41 \pm 1.10 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 和 $4.28 \pm 1.23 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 而 WL 组的 Pn 明显较低, 为 $1.89 \pm 0.94 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。可见, 低的土壤水分处理组的植物有低的 Pn。夏季中午太阳辐射较高, 达到 $1400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 而空气相对湿度很低, 这就引起叶片大部分气孔关闭和 Pn 降低(图 3)。3 种土壤水分处理的单性木兰, 其 Pn 在中午时达到最低值, 出现“午休”现象的时间相近, 且 Pn 值亦相近(图 2 A)。午后, Pn 回升, 在 17:00 后随着太阳辐射的下降, Pn 再次降低, 其 Pn 的日变化表现鞍形的变化格式。土壤水分高(WH 组)的单性木兰的 Pn 日平均值比土壤水分低(WM、WL 组)的高(表 2), 但不同土壤水分处理并不改变 Pn 的日变化进程的格式。

在秋季 10 月 20–25 日, 早上 7:00–8:00 的平均

气温为 23℃, 较 7 月份相同时间的低。上午, 平均气温逐渐上升, 约在 13:00 达到最高值(35.6℃), 而空气相对湿度逐渐降低, 在午后 15:00 达最低点, 仅为 38% (图 1 B、C)。上午, 单性木兰的 Pn 随着太阳辐射增强和气温上升而增高, 至 9:00, WH、WM、WL 组的 Pn 分别为 11.4、10.5 和 $10.0 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。不同的土壤水分处理对 Pn 的影响没有明显的差别

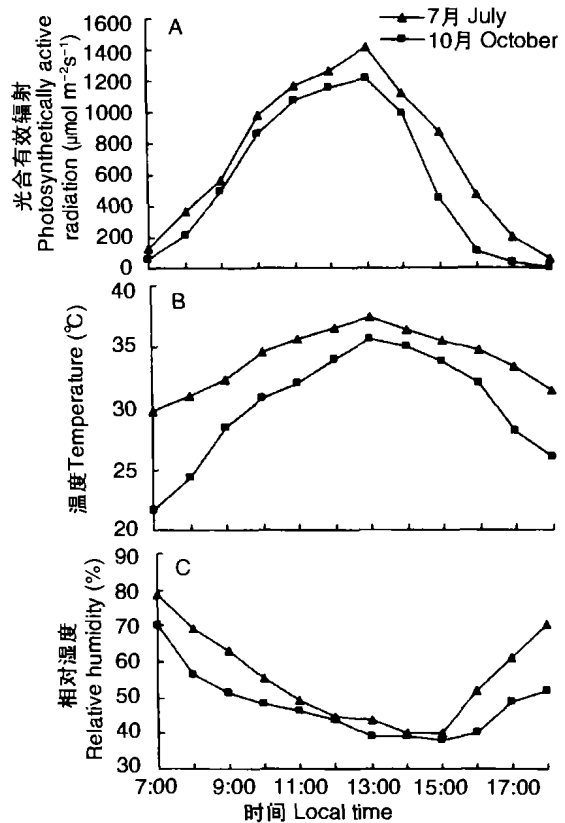


图 1 有效光合辐射(A)、气温(B)和相对湿度(C)的日变化 (数据分别是 7 月 15–19 日, 10 月 20–25 日的平均值)

Fig. 1 Diurnal courses of photosynthetically active radiation (A), air temperature (B) and relative humidity (C) on July 15–19 and October 20–25, 2001

表 2 单性木兰的净光合速率、气孔导度、潜在水分利用效率的日平均值
Table 2 Daily average values of net photosynthetic rate (Pn), stomatal conductance (Gs), and intrinsic water use efficiency (WUE) in *K. septentrionalis* seedlings

	水分处理 Treatment	净光合速率 Pn ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	气孔导度 Gs ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	潜在水分利用效率 Intrinsic WUE ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)
夏季 Summer (7–11 d)	WH	1.94 ± 0.09	0.039 ± 0.008	0.48 ± 0.03
	WM	1.87 ± 0.11	0.042 ± 0.004	0.39 ± 0.03
	WL	$0.67 \pm 0.10^*$	$0.009 \pm 0.001^*$	$0.22 \pm 0.01^*$
秋季 Autumn (104–110 d)	WH	$8.55 \pm 0.11^*$	0.082 ± 0.004	1.07 ± 0.08
	WM	6.67 ± 0.11	0.067 ± 0.005	0.98 ± 0.05
	WL	6.35 ± 0.10	0.080 ± 0.010	0.87 ± 0.05

WH、WM、WL 见表 1, 数据是夏季 7 月 15–19 日和秋季 10 月 20–25 日的平均值。* 为显著差异 ($P < 0.05$, $n=5$)。For WH, WM, WL see table 1. Data are average values of July 15–19 and October 20–25, 2001. * Treatments from each other are significantly different at $P < 0.05$, $n=5$.

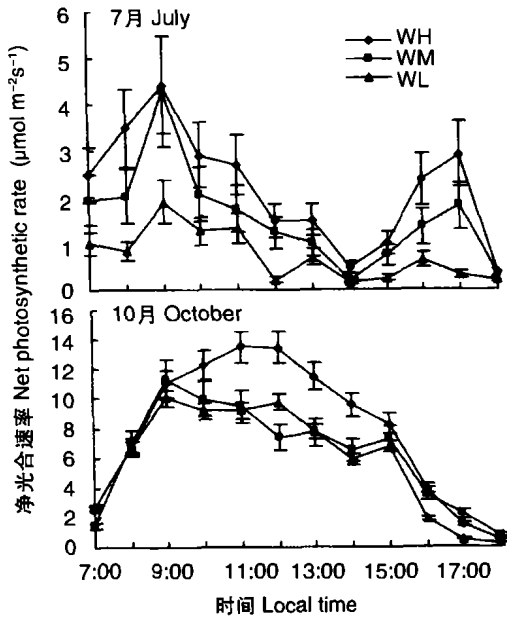


图 2 不同土壤水分条件下单性木兰叶片光合速率的日变化
Fig. 2 Diurnal courses of net photosynthetic rate (Pn) in leaves of *K. septentrionalis* seedlings grown under condition of various soil water contents
For WH, WM, WL see Table 1.

($P>0.05$)。之后, WH 组的 Pn 继续增高, 至 12:00 达到 $13.4 \pm 1.1 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 随后则回落, Pn 的日变化表现为单峰曲线型。而 WM、WL 组的 Pn 在 9:00 后则逐渐降低(图 2B)。

观测结果表明, 夏季太阳辐射较秋季的强, 气温和湿度亦较高, 但 3 组土壤水分处理的单性木兰叶片的 Pn 明显较 10 月份低。其原因可能是由于水分处理的初期单性木兰为了适应干旱环境的变化而降低了 Pn, 经过长时间的适应后, 秋季单性木兰逐步提高了 Pn。从夏季和秋季单性木兰 Pn 的日平均值来看, 无论在夏季或秋季, 在高土壤水分生长的单性木兰的 Pn 也较高, 其中夏季(水分处理的第 1 周)WL 组的 Pn 明显低于其它组, 而秋季(水分处理 3 个月以上)WH 组处理能明显提高其 Pn。可见, 土壤水分能明显影响单性木兰叶片光合作用。秋季单性木兰的 Pn 日平均值明显比夏季高(表 2), 这说明南亚热带地区秋季的气候因子可能较适合单性木兰的生长。

2.3 土壤水分对叶片气孔导度日变化的影响

从图 3 可见, 夏季 7 月 15-19 日, 上午 7:00-9:00, 3 种土壤水分处理的单性木兰叶片气孔导度(Gs)均增高, 并达到较大值, 且 WH 组高于 WM、WL 组。随时间的推移, Gs 逐渐降低, 在 15:00 均达

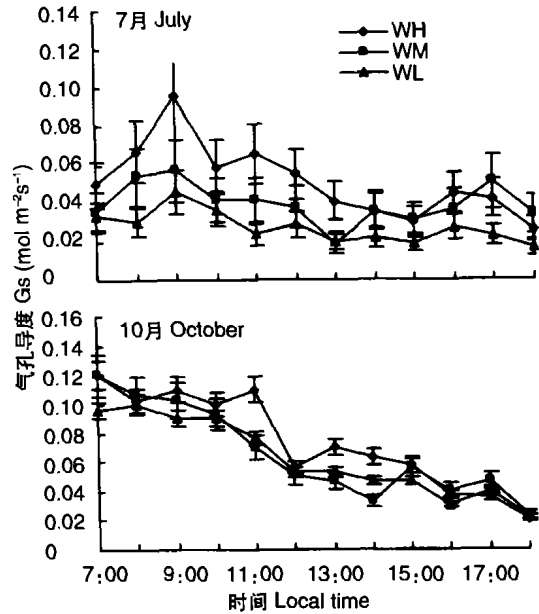


图 3 不同土壤水分条件下单性木兰叶片气孔导度变化
Fig. 3 Diurnal courses of stomatal conductance (Gs) in leaves of *K. septentrionalis* seedlings grown under condition of various soil water contents
For WH, WM, WL see Table 1.

到最低值。WL 组的植株 Gs 较低, 表明低的土壤水分明显影响单性木兰气孔导度。

秋季 10 月 20-25 日上午 7:00, WH、WM 和 WL 组的 Gs 分别为 0.12 、 0.12 和 $0.096 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 在 10:00 以前各组的 Gs 变化较小。此后呈现下降趋势。在 16:00 后出现低值。秋季单性木兰叶片 Gs 的日变化趋势不同于夏季, 其日平均值也高于夏季(表 2)。

从图 2、3 中可见, 夏秋季的 Gs 变化有较大的差异, 夏季 Gs 与 Pn 有相似的变化趋势, 而秋季与 Pn 的变化趋势不同, 这说明在夏秋季有不同的因素影响单性木兰的光合作用。通常影响植物光合作用的因素可分为气孔因素和非气孔因素^[4], 气孔因素是指因气孔导度(Gs)的改变影响了 CO_2 从大气向叶片扩散的能力及胞间 CO_2 浓度, 从而影响光合作用; 非气孔因素是指光合作用受光合器功能的限制。但哪个是主要限制因素, 取决于植物种类和所处的环境条件。本实验表明, 夏季单性木兰的光合作用可能主要受到 Gs 的影响, 其对 Pn 的影响是直接和显著的, 而秋季 Gs 则不是影响光合作用的主要因素。这还有待进一步的研究。

2.4 土壤水分对叶片潜在水分利用效率的影响

水分利用效率(WUE)指植物消耗单位水分所生

产的同化物质的量,它反映了植物生产中单位水分的能量转化效率,在本质上与蒸腾效率相同^[15]。植物叶片净光合速率(Pn)与气孔导度(Gs)的比值,称为潜在水分利用效率(Intrinsic WUE)^[15,16]。它反映叶片单位气孔导度变化对净光合速率的影响。从图4A可见,7月15-19日上午9:00,WH组的单性木兰的Intrinsic WUE最高,约为 $0.08 \mu\text{mol mol}^{-1}$ 。WM组在9:00,WL组在11:00有较高的Intrinsic WUE,分别为 0.045 和 $0.055 \mu\text{mol mol}^{-1}$ 。在12:00-14:00均出现最低。可见,夏季7月份中午单性木兰叶片低的Gs可能直接影响Pn,从而导致中午出现最低值。下午3组的Intrinsic WUE都出现先回升后下降的变化。从日平均值来看,土壤水分降低其Intrinsic WUE也降低。

在10月20-25日(图4B),3组的单性木兰的Intrinsic WUE变化相似,组间未见明显差异($P>0.05$)。上午Intrinsic WUE增高,至中午12:00或14:00达到最大值,随后回落。结果表明,秋季,土壤水分对植株Intrinsic WUE的影响较小。夏季和秋季这种不同的变化趋势与Pn、Gs的变化直接相关。7月份的Pn和Gs日变化较大,且变化趋势相似,其Intrinsic WUE也变化较大,而10月份Pn和Gs日变化进程格式与7月份不同,而且10月份的Pn和Gs的变化趋势也不同,导致夏季和秋季变化不同。这也反映出7月份的环境对单性木兰的变化影响

较大。

3 讨论

水分胁迫对植物生长和代谢的影响是多方面的,其中对光合作用的影响尤为突出和重要^[17]。单性木兰自然分布在土层较厚和含水量较高的生境中。在华南地区,10月份出现的季节性干旱引起较强烈的土壤水分蒸散,土壤变得干旱,含水量明显降低,植株面临干旱的胁迫。而7月份往往出现高温酷热天气,太阳辐射强度比10月份高,过高的气温、光照强度及叶温使叶片气孔导度降低,气孔开张度的减少限制了通过气孔进入叶片组织和羧化部位的 CO_2 ,从而影响叶片净光合速率^[14,15]。7月份,干旱处理初期单性木兰可能是为了适应土壤干旱的变化而调整了自身的生理生化过程,降低了净光合速率。到秋季单性木兰经过长期的干旱适应后,其生理过程逐步得到恢复,因而其净光合速率、气孔导度、潜在水分利用效率等都得到了提高。从本文结果可知,在7月份单性木兰叶片的净光合速率较10月份的低,土壤水分降低对光合作用的影响较10月份明显。除季节性高温和高光照强度限制了单性木兰光合作用外,土壤水分降低亦是夏天限制单性木兰叶片碳同化的重要因素,因而在对单性木兰异地保护过程中,夏季适当调节水分供给,增加土壤水分对于提高其生存率和生长甚为必要。

一些研究者把植物在一天中午时出现的净光合速率降低称为“午休现象”^[18,19]。夏季,由于气温高和光照强度大,且土壤水分低,单性木兰为了减少通过气孔的水分散失,调节气孔导度在较低的水平,从而导致较低的净光合速率,所以单性木兰的气孔导度降低可能是引起光合速率降低的主导因素。综合的环境因子影响可能是单性木兰在夏季出现午休现象的主要原因之一,土壤水分将限制着单性木兰夏季的生长。秋季,单性木兰叶片光合作用的日进程中没有出现午休现象,土壤水分没有明显降低单性木兰的净光合速率,其气孔导度也没有在午间降低,环境因子的影响没有夏季明显,这可能与经过较长时间的干旱处理,植物已对干旱产生适应,也与单性木兰的生长特性有关。

种的分布可能与最优化的气孔行为有关,植物为能获取生长所需的碳而有限地消耗水分^[19]。这种气孔最优化行为是物种长期的适应与进化的结果,

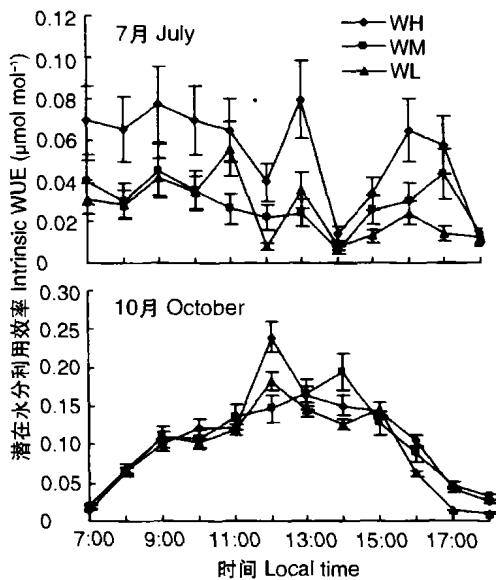


图4 不同土壤水分条件下单性木兰叶片潜在水分利用效率日变化
Fig. 4 Diurnal courses of intrinsic water use efficiency (WUE) in leaves of *K. septentrionalis* seedlings grown under condition of various soil water contents
For WH, WM, WL see Table 1.

在有利于 CO₂ 快速同化时,气孔导度增加,在蒸腾过快水分消耗过多时,气孔导度减小,使叶片在一天中以有限的水分散失来获得最大的 CO₂ 同化量。Cowan 和 Farquhar 都认为气孔要完成有限的水分利用的最优调节,就应以和光合能力大致相同的趋势变化^[21,22]。单性木兰在夏季 7 月份叶片气孔气体交换特点似乎体现了这一机制,然而它是以降低净光合速率为代价来适应夏季的环境变化。土壤水分可能参与气孔的调节,植物对不同土壤水分变化的响应反映在叶片光合作用的日进程上。然而其在秋季却没有这种行为机制,这是否启示着单性木兰为了初期的干旱适应和夏季的炎热环境而调节和优化了气孔行为,秋季因环境因素较适于其生长而弱化了这种气孔行为? 如果这种假设成立,是否可以推理出在未来的气候变化中单性木兰适应性将会得到提高,其分布区域也将扩大?

参考文献

- [1] Houghton J T, Merro-Filho L G, Calleader B A, et al. Climate Change 1995: The Science of Climate Change [M]. New York: Cambridge University Press, 1996. 1-584.
- [2] Yu Z Y (余作岳), Peng S L (彭少麟). Ecological Studies on Vegetation Rehabilitation of Tropical and Subtropical Degraded Ecosystems [M]. Guangzhou: Guangdong Sci Techn Press, 1996. 36-66.(in Chinese)
- [3] Barradas V L, Jones H G. Responses of CO₂ assimilation to changes in irradiance: Laboratory and field data and a model for beans (*Phaseolus vulgaris* L.) [J]. J Exp Biol, 1996, 47:635-645.
- [4] Chen H Y H, Klimka K. Light availability and photosynthesis of *Pseudotsuga mentiesii* seedlings grown in the open and in the forest understory [J]. Tree Physiol, 1997, 17:23-29.
- [5] Penuelas J M, Filella I, Llusia J, et al. Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the Mediterranean trees (*Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*) [J]. J Exp Bot, 1998, 282:439-442.
- [6] Chen L E (陈里娥), Yu S X (余世孝), Miao R H (缪汝槐). Rare and endangered plants and their distribution in Guangdong [J]. J Trop Subtrop Bot (热带亚热带植物学报), 1997, 5(4):1-7.(in Chinese)
- [7] Law Y W (刘玉壶). A preliminary study on the taxonomy of the family Magnoliaceae [J]. Acta Phytotax Sin (植物分类学报), 1984, 2:89-109.(in Chinese).
- [8] Fu L G (傅立国), Jin J M (金鉴明). China Plant Red Data Book [M]. Beijing: Science Press, 1992. 1-316.(in Chinese)
- [9] Law Y W (刘玉壶), Zhou R Z (周仁章), Zeng Q W (曾庆文). *Ex situ* conservation of Magnoliaceae including its rare and endangered species [J]. J Trop Subtrop Bot (热带亚热带植物学报), 1997, 5(2):1-12. (in Chinese)
- [10] Law Y H (刘玉壶). *Woonyoungia* Law — A new genus of Magnoliaceae from China [J]. Bull Bot Res (植物研究), 1997, 17(4):355. (in Chinese)
- [11] Law Y H (刘玉壶). Flora Reipublicae Popularis Sinicae Tomus 30 (1) [M]. Beijing: Science Press, 1996. 147-149.(in Chinese)
- [12] Liao G R (廖观荣), Zhong J H (钟继洪), Gou Q R (郭庆荣), et al. Effects of soil water on transpiration and growth of young eucalyptus [J]. Soil Envir Sci (土壤与环境), 2001, 10(4):285-288. (in Chinese)
- [13] Zhang Z L (张志良). The Experimental Instruction of Plant Physiology [M]. 2nd ed, Beijing: High Education Press, 1990. 84-91. (in Chinese)
- [14] Guan Y X (关义新), Dai J Y (戴俊英), Lin Y (林艳). The photosynthetic stomatal and nonstomatal limitation of plant leaves under water stress [J]. Plant Physiol Comm (植物生理学通讯), 1995, 31(4):293-297. (in Chinese)
- [15] Liu H (刘惠), Zhao P (赵平), Cai X A (蔡锡安), et al. Stomatal gas exchange in leaves of major trees on the oil shale residue in Maoming, Guangdong [J]. J Trop Subtrop Bot (热带亚热带植物学报), 2003, 11(1):41-46. (in Chinese)
- [16] Zhao P (赵平), Sun G C (孙谷畴), Zeng X P (曾小平), et al. A comparative study on chlorophyll content, chlorophyll fluorescence and diurnal course of leaf gas exchange of two ecotypes of banyan [J]. Chin J Appl Ecol (应用生态学报), 2000, 11(3):327-332. (in Chinese)
- [17] Chen X Y (陈献勇), Liao J S (廖镜思). Effects of water stress on photosynthetic pigment and photosynthesis in leaves of Japanese apricot [J]. J Fujian Agri Univ (福建农业大学学报), 2000, 29(1): 35-39.(in Chinese)
- [18] Xu D Q (许大全), Ding Y (丁勇), Wu H (武海). Relationship between diurnal variation of photosynthetic efficiency and midday depression of photosynthetic rate in wheat leaves and field conditions [J]. Acta Phytophysiol Sin (植物生理学报), 1992, 18: 279-284.(in Chinese)
- [19] Muraok H, Tang Y H, Terashima I, et al. Contributions of diffusional limitation, photoinhibition and photorespiration to midday depression of photosynthesis in *Arisaema heterophyllum* in the natural high light [J]. Plant Cell Envir, 2000, 23:235-250.
- [20] Tinoco-ojanguren C, Pearty R W. Stomatal dynamics and its importance to carbon gain in two rainforest piper species II. Stomatal versus biochemical limitation during photosynthetic induction [J]. Oecologia, 1993, 94:395-402.
- [21] Cowan I R, Farquhar G D. Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment [J]. Symp Soc Exp Biol, 1977, 31: 471-505.
- [22] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. Ann Rev Plant Physiol, 1982, 33:317-345.