

## 不同光环境下濒危植物崖柏的光合日动态

杨文娟<sup>1</sup>, 江泽平<sup>1</sup>, 刘建锋<sup>1\*</sup>, 郭泉水<sup>2</sup>

(1. 中国林业科学研究院林业研究所, 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091;

2. 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091)

关键词: 崖柏; 光环境; 光合作用; 日变化

中图分类号: S791.37

文献标识码: A

### Diurnal Photosynthetic Dynamic of *Thuja sutchuenensis* under Different Light Environments

YANG Wen-juan<sup>1</sup>, JIANG Ze-ping<sup>1</sup>, LIU Jian-feng<sup>1</sup>, GUO Quan-shui<sup>2</sup>

(1. Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry; Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Beijing 100091, China; 2. Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

**Abstract:** This study focused on the photosynthetic characteristics of *Thuja sutchuenensis* seedlings and its relationship with environmental factors under three light levels (full light, 50% full light, and 25% full light). The results showed that under different light environments, the maximum value of net photosynthetic rate  $P_n$  appeared at the 8:00 with the sizes were 6.48, 4.59, and 2.67  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . There existed "midday-depression" in the diurnal photosynthesis of *T. sutchuenensis*, which mostly contributed by non-stomatal factors. The results of path analysis demonstrated that among the environmental factors affecting the photosynthesis of *T. sutchuenensis* under different light environments, the photosynthetically active radiation and air  $\text{CO}_2$  concentration were the main decision factors, while the main limiting factor was the air temperature.

**Key words:** *Thuja sutchuenensis*; light environment; photosynthetic; diurnal changes

崖柏(*Thuja sutchuenensis* Franch.)为柏科(Cupressaceae)崖柏属常绿乔木,是我国特有的珍稀濒危植物<sup>[1]</sup>。该植物目前多见于重庆城口县和开县交界的石灰岩山地,喜光,生长缓慢,耐瘠薄。目前有关崖柏的研究有遗传多样性<sup>[2-3]</sup>、群落生态学<sup>[4]</sup>、无性繁殖<sup>[5]</sup>和低温适应机制<sup>[6]</sup>等,但是崖柏光合特征参数与环境因子的相关性及其对光环境响应方面的研究尚未见报道。光是影响植物生存和生长发育最重要的环境因子之一,植物与光环境的关系一直是植物生理生态学研究热点问题。随着生长光强的变化,植物能够在形态及生理方面产生可塑性响应,

以适应变化的光环境<sup>[7]</sup>。近年来较重视珍稀濒危植物与其环境光强关系的研究,这为濒危植物的人工迁地保护等提供了科学依据<sup>[8]</sup>。本研究拟通过对崖柏实生苗采用人工遮荫的方法,探讨不同光环境下崖柏光合作用与各环境因子的关系,旨在为这一珍稀濒危物种的有效保护提供科学依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 研究材料

于2011年3月在中国林业科学研究院科研温室中选择生长整齐一致、无病虫害的3年生崖柏实

收稿日期: 2012-05-31

基金项目: 中央公益性科研院所专项基金(RIF2010-15); 国家林业局野生植物保护管理项目(1691000401)

作者简介: 杨文娟(1986—),女,硕士研究生,主要从事植物生理生态学研究。E-mail: yangwenjuan31@126.com

\* 通讯作者: E-mail: liujf@caf.ac.cn

生苗移植于中国林业科学研究院绿化苗圃内空旷地中。每盆1株,盆的内径均为26 cm,高30 cm,3/4埋入土壤。基质为草炭土、蛭石和珍珠岩,按照6:3:1的比例混合。全光环境下适应生长30 d后,利用遮荫网进行人工遮荫处理,设置3个光环境梯度:(1)自然光强(100%,L0);(2)用一层黑色尼龙网搭建遮荫棚,在晴天的中午测定光强为自然光强的50%(L1);(3)用2层黑色尼龙网搭建遮荫棚,在晴天的中午测定光强为自然光强的25%(L2)。每个光梯度设3个重复,每个重复8株。

## 1.2 研究方法

在生长盛期(2011年8月16—18日),自然光照崖柏幼苗平均基径10.12 mm,平均株高37.24 cm;1层遮荫平均崖柏幼苗基径9.02 mm,平均株高39.06 cm;2层遮荫崖柏幼苗平均基径9.76 mm,平均株高47.35 cm。选择不同光处理中长势较好的崖柏幼苗各3株,每株均选择中部向阳新生叶片作为测定叶,利用Li-6400便携式光合作用测定系统(Li-6400, Lincoln, USA)测定叶片净光合速率( $P_n$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、蒸腾速率( $T_r$ ,  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、气孔导度( $G_s$ ,  $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、胞间 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_i$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )等生理因子以及仪器辅助记录的光合有效辐射( $PAR$ )、空气温度( $T_a$ )、相对湿度( $RH$ )、空气 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_a$ )等环境指标,并计算气孔限制值( $L_s = 1 - C_i/C_a$ )、瞬时水分利用效率( $WUE = P_n/T_r$ )、瞬时光能利用率( $LUE = P_n/PAR$ )<sup>[9]</sup>。8:00—18:00进行测定,每隔2 h测定1次,开放气

路,根据各时段L0、L1、L2的实际光强采用人工光源进行测定,以保证每时段测定各个处理的重复间光强不变。完成全部测定内容后,利用叶面积仪(Yax-in1041)统计测定叶片面积,换算相应光合参数。

## 1.3 数据处理

利用SPSS16.0对不同光环境下崖柏光合特征参数进行One-way ANOVA分析;同时,利用R语言对各环境因子和 $P_n$ 的平均值进行通径分析<sup>[10]</sup>,统计不同光环境下各环境因子对 $P_n$ 的直接和间接影响。

## 2 结果与分析

### 2.1 环境因子的日变化

图1所示:光合有效辐射( $PAR$ )与空气温度( $T_a$ )的日变化均为“单峰”曲线,但是 $T_a$ 峰值略滞后,如 $PAR$ 峰值( $1283.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )出现在12:00, $T_a$ 则在14:00达到最高( $37.0^\circ\text{C}$ );而空气相对湿度( $RH$ )变化趋势则相反,呈早晚高、午间低的规律。8:00时 $RH$ 出现最大值为56.4%,此后随着 $T_a$ 的不断升高而缓慢下降,14:00降至35.2%,达到最低值。空气 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_a$ )与 $RH$ 的变化规律基本一致,从早晨8:00开始逐渐降低,16:00达到最低值,之后略有回升。

相关分析结果(表1)表明:在各环境因子中, $PAR$ 与 $T_a$ 呈极显著正相关( $P < 0.01$ ); $RH$ 与 $PAR$ 、 $T_a$ 均呈极显著负相关( $P < 0.01$ );而 $C_a$ 与 $T_a$ 则呈显著负相关( $P < 0.05$ )。

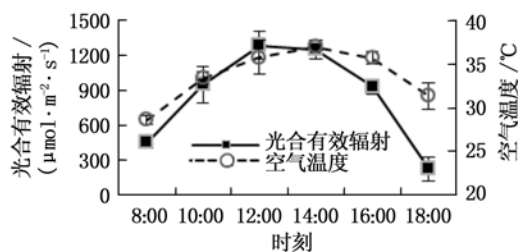


图1 光合有效辐射、空气温度、空气相对湿度和空气 $\text{CO}_2$ 浓度日变化

### 2.2 崖柏光合参数日变化

表2所示:崖柏在不同光环境下的净光合速率( $P_n$ )差异显著( $P < 0.05$ ),但一天中 $P_n$ 的最大值均出现在8:00,分别为6.48、4.59、2.67  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (图2)。L0在12:00时, $P_n$ 明显降低,出现一低谷值;L1表现出“三峰”曲线,峰值分别出现在8:00、12:00和16:00;L2的 $P_n$ 全天均较小且一天内变化

表1 各环境因子之间相关分析

	光合有效辐射	空气温度	空气相对湿度
空气温度	0.92**		
空气相对湿度	-0.91**	-0.95**	
空气 $\text{CO}_2$ 浓度	-0.30	-0.50*	0.50*

注: \*表示 $P < 0.05$ ; \*\*表示 $P < 0.01$ 。

较为平缓。

通常来说,植物上午的净光合速率( $P_n$ )比下午的大<sup>[11-13]</sup>,本研究中崖柏也表现出这个规律,而且不同光环境下崖柏 $P_n$ 的最高值均出现在8:00,此时光合有效辐射( $PAR$ )远没有达到一天中的最大值,但由于此时大气温湿度适宜,光照充足,气孔充分开启,植物经过一夜的呼吸使环境中早上 $CO_2$ 浓度也达到最大值,体内水分经过一夜的补充也比较充足,即影响 $P_n$ 的环境因子和崖柏本身的生理因子都达到全天的最佳或较佳组合状态<sup>[14]</sup>,所以此时 $P_n$ 达到全天最大值,王臣等<sup>[15]</sup>对楸树无性系光合特征的研究也得出相同的结论;此后随着 $PAR$ 和空气温度( $T_a$ )进一步增强,导致叶片中 $CO_2$ 的溶解度、RuBisCo酶对 $CO_2$ 的亲合力以及光合机构关键成分稳定性的下降<sup>[16]</sup>,同时伴随着气孔阻力和暗呼吸速率的增加<sup>[17]</sup>, $P_n$ 出现明显下降。

气孔对内部和外部环境因子的敏感性极高。8:00时, $PAR$ 与 $T_a$ 均较低,气孔导度( $Cond$ )出现了全天中的最大值,之后随着光合有效辐射( $PAR$ )、空气温度( $T_a$ )、空气相对湿度( $RH$ )等的变化, $Cond$ 表现出波动性变化。蒸腾速率( $T_r$ )的较大值则出现在14:00,并随 $PAR$ 与 $T_a$ 的降低而降低。全光下(L0)的 $T_r$ 值显著高于遮荫处理下的对应值(L1与L2)( $P < 0.05$ )(图2,表2)。不同光环境下,胞间 $CO_2$ 浓度( $C_i$ )均呈现近似“W”形,峰值分别出现在8:00、14:00和18:00;气孔限制值( $L_s$ )与 $C_i$ 的变化趋势相反, $L_s$ 均呈现近似“M”形,但L0与L1、L2的第1个峰值出现时间略有不同。

不同光环境下,瞬时光能利用效率( $WUE$ )日变化趋势较为一致,8:00  $RH$ 较高而 $T_a$ 较小, $WUE$ 较高,随着 $PAR$ 的增加, $T_a$ 上升, $T_r$ 增加, $WUE$ 降低,14:00出现较低值;瞬时光能利用率( $LUE$ )均呈现早晚高、中间低的变化趋势,但变化幅度不大, $LUE$ 大小依次为:L2 > L1 > L0。

### 2.3 通径分析

2.3.1 相关分析 3种光环境下,光合有效辐射( $PAR$ )、空气温度( $T_a$ )、空气 $CO_2$ 浓度( $C_a$ )和空气相对湿度( $RH$ )之间相关性显著。表3为不同光环境下净光合速率( $P_n$ )与环境因子间的相关性检验结果。由表3可见:在L0与L1中, $P_n$ 与 $C_a$ 呈极显著正相关( $P < 0.01$ );但在L2中,二者的相关性不显著( $P > 0.05$ ), $P_n$ 仅与 $PAR$ 呈极显著正相关关系( $P < 0.01$ )。

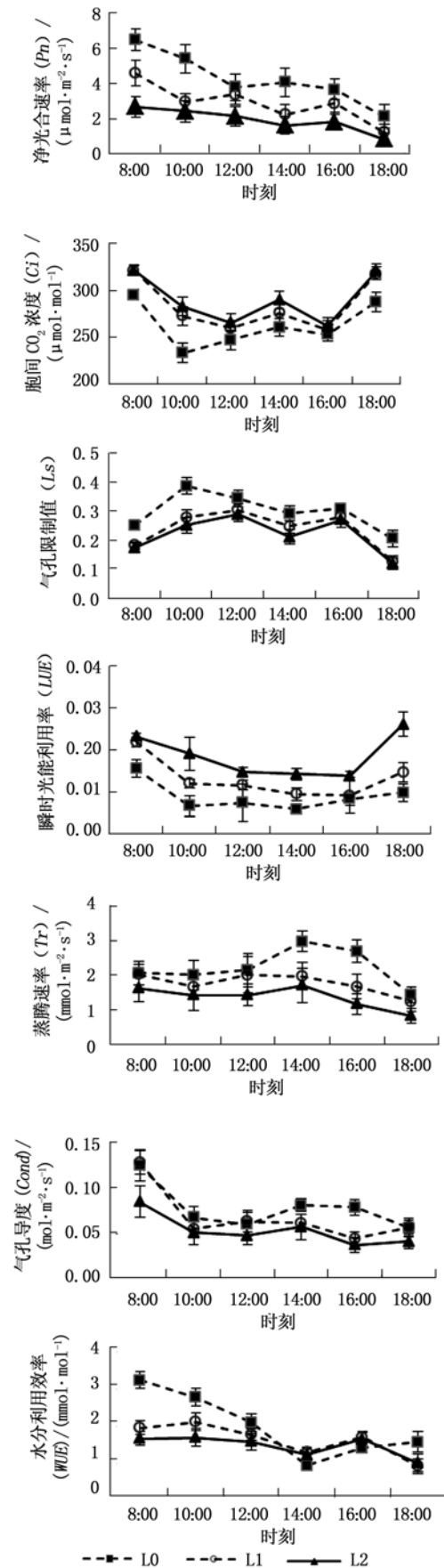


图2 不同光环境下崖柏光合参数的日变化

表2 不同光环境崖柏光合参数的比较

光合指标	全光(100%, L0)	遮荫(50%全光, L1)	遮荫(25%全光, L2)
净光合速率( $P_n$ )/( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	4.26 ± 0.35 a	2.88 ± 0.28 b	1.93 ± 0.25 c
气孔导度( $Cond$ )/( $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	0.08 ± 0.003 a	0.07 ± 0.003 a	0.05 ± 0.003 a
胞间 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_i$ )/( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )	263.10 ± 8.75 a	279.92 ± 8.24 a	290.46 ± 8.43 a
蒸腾速率( $Tr$ )/( $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	2.25 ± 0.07 a	1.80 ± 0.07 ab	1.39 ± 0.07 b
叶片饱和蒸汽压亏缺( $VpdL$ )/MPa	3.20 ± 0.009 a	2.97 ± 0.006 a	2.74 ± 0.007 a
叶片温度( $T_{leaf}$ )/ $^{\circ}\text{C}$	33.62 ± 0.02 a	33.55 ± 0.01 a	32.62 ± 0.01 a
水分利用效率( $WUE$ )/( $\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )	2.10 ± 0.21 a	1.61 ± 0.18 a	1.42 ± 0.20 a
气孔限制值( $L_s$ )	0.30 ± 0.02 a	0.25 ± 0.02 a	0.22 ± 0.02 a

注:表中数据为全天的平均值;同一行数据后不同小写字母代表不同光环境之间光合参数差异显著( $P < 0.05$ ),“±”后的值为1倍标准差。

表3 环境因子与净光合速率的相关分析

光环境	变量	净光合速率( $P_n$ )	空气温度( $T_a$ )	空气 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_a$ )	空气相对湿度( $RH$ )
全光(100%, L0)	空气温度( $T_a$ )	-0.37			
	空气 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_a$ )	0.62 **	-0.50 *		
	空气相对湿度( $RH$ )	0.37	-0.95 **	0.50 *	
	光合有效辐射( $PAR$ )	-0.13	0.92 **	-0.30	-0.91 **
遮荫(50%全光, L1)	空气温度( $T_a$ )	-0.25			
	空气 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_a$ )	0.79 **	-0.53 *		
	空气相对湿度( $RH$ )	0.17	-0.92 **	0.46	
	光合有效辐射( $PAR$ )	0.06	0.87 **	-0.27	-0.82 **
遮荫(25%全光, L2)	空气温度( $T_a$ )	0.49			
	空气 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_a$ )	0.25	-0.42		
	空气相对湿度( $RH$ )	-0.45	-0.93 **	0.52 *	
	光合有效辐射( $PAR$ )	0.70 **	0.90 **	-0.23	-0.81 **

注: \* 表示  $P < 0.05$ ; \*\* 表示  $P < 0.01$ 。

2.3.2 多元线性回归分析 表4所示: $P_n$ 与 $PAR$ 、 $C_a$ 、 $T_a$ 和 $RH$ 构建的多元线性回归方程均通过显著性检验。不同光环境下, $PAR$ 与 $C_a$ 对 $P_n$ 的

回归系数均为正值,而 $T_a$ 对 $P_n$ 的回归系数均为负;但全光下 $RH$ 对 $P_n$ 的回归系数为正,而遮荫条件下为负。

表4 不同光环境净光合速率多元线性回归方程

光环境	回归方程	$R^2$	$F$	Sig.
全光(100%, L0)	$P_n = -7.307 - 0.283T_a + 0.043C_a + 0.057RH + 0.003PAR$	0.521	3.265	0.050
遮荫(50%全光, L1)	$P_n = -16.452 - 0.177T_a + 0.067C_a - 0.020RH + 0.004PAR$	0.738	8.431	0.002
遮荫(25%全光, L2)	$P_n = -1.603 - 0.236T_a + 0.032C_a - 0.044RH + 0.009PAR$	0.743	8.684	0.002

2.3.3 通径分析 相关分析中,L1中空气相对湿度( $RH$ )与净光合速率( $P_n$ )呈正相关,而在回归分析中 $RH$ 的偏回归系数为负;L2中空气温度 $T_a$ 与 $P_n$ 正相关,而回归分析中 $T_a$ 对 $P_n$ 的回归系数为负。这表明各环境因子对 $P_n$ 作用的复杂性,为定量分析各环境因子对 $P_n$ 的影响采用了通径分析,通径系数可以揭示环境因子对 $P_n$ 的直接作用和间接影响。

表5所示:不同光环境下,光合有效辐射( $PAR$ )对 $P_n$ 的直接通径系数均为较大正值,特别是在L0和L2, $PAR$ 对 $P_n$ 的直接通径系数分别达到1.17和

1.10,远大于其它环境因子。 $PAR$ 对 $P_n$ 的间接作用主要通过 $T_a$ 、 $RH$ 实现,L0中 $PAR$ 通过 $T_a$ 和 $RH$ 对 $P_n$ 均产生负作用(通径系数分别为-0.71、-0.49);而遮荫条件下, $PAR$ 通过 $T_a$ 和 $RH$ 对 $P_n$ 的间接作用方向不一致,如L1中,二者的间接通径系数分别为-0.41和0.15。

不同光环境下空气 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_a$ )对 $P_n$ 的直接通径系数均为正值,分别为0.31、0.77和0.45,且L0和L1中, $C_a$ 与 $P_n$ 均呈极显著正相关( $P < 0.01$ ),而L2中, $C_a$ 与 $P_n$ 的相关系数较低,可能由于其直接作用被 $PAR$ 和 $RH$ 的负作用所掩盖。

表5 环境因子对崖柏光合速率作用的通径分析

光环境	变量	直接作用	间接作用				
			$\Sigma$	空气温度	空气 CO <sub>2</sub> 浓度	空气相对湿度	光合有效辐射
全光(100% ,L0)	空气温度	-0.78	0.40	-	-0.16	-0.52	1.08
	空气 CO <sub>2</sub> 浓度	0.31	0.31	0.39	-	0.27	-0.35
	空气相对湿度	0.54	-0.17	0.74	0.16	-	-1.07
	光合有效辐射	1.17	-1.29	-0.71	-0.09	-0.49	-
遮荫(50%全光,L1)	空气温度	-0.46	0.21	-	-0.41	0.17	0.45
	空气 CO <sub>2</sub> 浓度	0.77	0.02	0.25	-	-0.09	-0.14
	空气相对湿度	-0.18	0.35	0.43	0.35	-	-0.43
	光合有效辐射	0.52	-0.47	-0.41	-0.21	0.15	-
遮荫(25%全光,L2)	空气温度	-0.88	1.37	-	-0.19	0.57	0.99
	空气 CO <sub>2</sub> 浓度	0.45	-0.20	0.37	-	-0.32	-0.25
	空气相对湿度	-0.61	0.16	0.81	0.24	-	-0.89
	光合有效辐射	1.10	-0.40	-0.79	-0.10	0.49	-

### 3 结论与讨论

#### 3.1 崖柏光合作用日变化特征

光合“午休”是植物对炎热气候条件做出的一种生态适应和自我调节<sup>[18]</sup>。叶片净光合速率( $P_n$ )降低的自身因素可以分为两类,即气孔因素和非气孔因素<sup>[19]</sup>。判断叶片  $P_n$  降低的主要原因是气孔因素还是非气孔因素的主要判据是:当  $P_n$  下降的同时胞间 CO<sub>2</sub> 浓度( $C_i$ )降低,气孔限制值( $L_s$ )升高时,则  $P_n$  降低主要是由气孔因素引起的;而如果  $P_n$  下降的同时  $C_i$  上升, $L_s$  下降,则  $P_n$  降低主要是由非气孔因素引起的<sup>[20]</sup>。

崖柏存在明显的光合午休现象,只是午休出现的时间略有不同,全光 L0 在 12:00 出现午休,遮荫 L1 和 L2 在 14:00 出现午休,甚至在 L1 中出现了三峰曲线。全光下, $L_s$  在 10:00 达到最大值,12:00 降低, $C_i$  随之升高;同样在遮荫条件下, $L_s$  在 12:00 达到峰值,14:00 降低, $C_i$  随之升高,故崖柏的光合午休是由非气孔因素引起的叶片光合能力的下降造成的。此时光强和温度都达到一天中的最大值,表明崖柏对日间强光、高温的耐受能力弱,使叶肉细胞活性降低,进而引起光合能力的下降。

#### 3.2 影响崖柏光合速率的环境因子

光合有效辐射是植物光合作用能量的最终来源,光能不足会成为光合作用的限制因素,光能过剩也会对光合作用产生不利的影响<sup>[21]</sup>。由于两层遮荫(L2)下的光强低于崖柏的饱和光强( $281.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )<sup>[22]</sup>,使得 L2 下崖柏的  $P_n$  明显低于其

他2种光环境,且相关分析也显示,仅在 L2 下  $P_n$  与 PAR 呈极显著正相关关系( $P < 0.01$ ),PAR 成为该光环境下影响  $P_n$  的主要环境因子。这与不同光环境下麻栎和刺槐幼苗光合特征的变化规律相似<sup>[23]</sup>。

CO<sub>2</sub> 为光合作用的主要原料,空气中 CO<sub>2</sub> 浓度的升高能够提高植物的光合速率,减少蒸腾作用,抑制植物的呼吸作用,显著提高植物的水分利用效率等<sup>[24]</sup>。刘建锋等<sup>[22]</sup>通过对遮荫处理后崖柏光响应曲线的测定发现,全光、一层遮荫(50%)和两层遮荫(25%)下崖柏的饱和光强分别为 377.2、313.1、281.1  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。本研究中,自然光照(L0)和一层遮荫(L1)下,全天大部分时间 PAR 均大于饱和光强,相关分析结果显示:L0 和 L1 中, $C_a$  与  $P_n$  均呈极显著正相关关系( $P < 0.01$ ),表明在满足 PAR 条件下, $C_a$  成为影响  $P_n$  的主要环境因子;但两层遮荫(L2)中, $C_a$  与  $P_n$  相关性不显著( $P > 0.05$ ),可能是由于二层遮荫导致光资源不足而降低了植物对 CO<sub>2</sub> 的需求量。

温度与酶活性紧密相关,光合作用的关键酶 Rubisco 的最适温度为 25 ~ 30 °C,其活性高低直接影响植物光合速率的大小<sup>[25]</sup>。本研究中,不同光环境下日最高气温和日均气温均较高,高于 Rubisco 的最适温度,Robison 对 CO<sub>2</sub> 的亲合性比 Rubisco 对 O<sub>2</sub> 的亲合性降低更快,CO<sub>2</sub> 成为 Rubisco 的限制因子,使 Rubisco 的功能更多地被用于加氧反应,导致光呼吸速率增高,由光呼吸引起的同化碳损失增大,最终导致光合速率降低<sup>[26]</sup>,通径分析也显示, $T_a$  对  $P_n$  的直接通径系数与回归系数均为负值,表明崖柏

适宜生长于凉爽的环境中,高温抑制了崖柏的光合速率。

综上所述,在不同光环境中,光合有效辐射( $PAR$ )和空气  $CO_2$  浓度( $C_a$ )是影响崖柏光合作用的主要环境因子,主要限制因子是空气温度( $T_a$ )。这对崖柏培育或迁地保护具有一定的指导意义,然而,温度是否构成崖柏光合物质积累限制因子尚需进一步开展温控试验加以证实,这也有助于阐释崖柏在气候暖化背景下种群规模的潜在变化趋势。

#### 参考文献:

- [1] 刘正宇,杨明宏,易思荣,等. 崖柏没有绝灭[J]. 植物杂志, 2000(3): 8-9
- [2] 张仁波,窦全丽,何平,等. 濒危植物崖柏遗传多样性研究[J]. 广西植物, 2007, 27(5): 687-691
- [3] 刘建锋,肖文发. 濒危植物崖柏遗传多样性的 RAPD 分析[J]. 江西农业大学学报, 2008, 30(1): 68-72
- [4] 刘建锋,肖文发,郭志华,等. 珍稀濒危植物-崖柏种群结构与动态初步研究[J]. 江西农业大学学报, 2004, 26(3): 377-380
- [5] 金江群,郭泉水,朱莉,等. 中国特有濒危植物崖柏扦插繁殖研究[J]. 林业科学研究, 2013, 26(1): 94-100
- [6] 朱莉,郭泉水,金江群,等. 崖柏和侧柏幼苗在自然降温过程中的生理生化反应[J]. 林业科学研究, 2013, 26(2): 149-153
- [7] 宋晓蕾,杨红玉,曾黎琼,等. 植物遮荫效应的研究进展[J]. 北方园艺, 2009(5): 129-133
- [8] 张旺锋,樊大勇,谢宗强,等. 濒危植物银杉幼树对生长光强的季节性光合响应[J]. 生物多样性, 2005, 13(5): 387-397
- [9] Berry J A, Downton W J S. Environmental regulation of photosynthesis[M]//Govindjee. Photosynthesis: Development, Carbon Metabolism and Plant Productivity (Vol II). New York: Academic Press, 1982: 263-345
- [10] 李生,陈存及. 混交林中乳源木莲冠层特性与生长的通径分析[J]. 林业科学研究, 2005, 18(3): 310-314
- [11] McMinn A, Ryan K, Gademann R. Diurnal changes in photosynthesis of Antarctic fast ice algal communities determined by pulse amplitude modulation fluorometry[J]. Marine Biology, 2003, 143(2): 359-367
- [12] 蔚荣海,赵颖君,徐克章,等. 不同生境条件下人参、西洋参光合作用的日变化[J]. 华南农业大学学报, 2009, 30(4): 7-11
- [13] 王瑞,陈永忠,王湘南,等. 油茶无性系新梢生长期光合特性的研究[J]. 林业科学研究, 2010, 23(3): 405-410
- [14] 张津林,张志强,查同刚,等. 沙地杨树人工林生理生态特性[J]. 生态学报, 2006, 26(5): 1523-1532
- [15] 王臣,虞木奎,张翠,等. 盐胁迫下3个楸树无性系光合特征研究[J]. 林业科学研究, 2010, 23(4): 537-543
- [16] Drake B G, González-Meler M A, Long S P. More efficient plants: a consequence of rising atmospheric  $CO_2$  [J]. Annual Review of Plant Biology, 1997, 48(1): 609-639
- [17] 吴统贵,周和锋,吴明,等. 旱柳光合作用动态及其与环境因子的关系[J]. 生态学杂志, 2008, 27(12): 2056-2061
- [18] 高超,闫文德,田大伦,等. 杜仲光合速率日变化及其与环境因子的关系[J]. 中南林业科技大学学报:自然科学版, 2011, 31(5): 100-104
- [19] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. 植物生理学通讯, 1997, 33(4): 241-244
- [20] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33(1): 317-345
- [21] 金鑫,胡万良,丁磊,等. 遮阴对红松幼苗生长及光合特性的影响[J]. 东北林业大学学报, 2009, 37(9): 12-13
- [22] 刘建锋,杨文娟,江泽平,等. 遮阴对濒危植物崖柏光合作用和叶绿素荧光参数的影响[J]. 生态学报, 2011, 31(20): 5999-6004
- [23] 徐飞,郭卫华,徐伟红,等. 不同光环境对麻栎和刺槐幼苗生长和光合特征的影响[J]. 生态学报, 2010, 30(12): 3098-3107
- [24] 邵玺文,韩梅,韩忠明,等. 不同生境条件下黄芩光合日变化与环境因子的关系[J]. 生态学报, 2009, 29(3): 1470-1477
- [25] Kim S H, Gitz D C, Sicher R C, et al. Temperature dependence of growth, development, and photosynthesis in maize under elevated  $CO_2$  [J]. Environmental and Experimental Botany, 2007, 61(3): 224-236
- [26] 云建英,杨甲定,赵哈林. 干旱和高温对植物光合作用的影响机制研究进展[J]. 西北植物学报, 2006, 26(3): 641-648