

刺槐光合气体交换与环境因子的关系

郑 元,赵 忠,周靖靖,周 慧

(西北农林科技大学 西部环境与生态教育部重点实验室,陕西 杨凌 712100)

[摘 要] **【目的】**研究刺槐的光合生理参数在日进程中与各环境因子的关系,筛选出影响刺槐光合气体交换的主要环境因子。**【方法】**采用 Li-6400 便携式光合作用系统,以陕西省永寿县马莲滩流域的 18 年生刺槐为研究对象,原位测量其冠层叶片的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)等光合生理参数,与光合有效辐射(PAR)、水汽压亏缺(VPD)、空气温度(T_a)、空气 CO_2 浓度(C_a)和空气相对湿度(RH)等环境因子的日进程,并计算刺槐叶片的瞬时水分利用效率(WUE)、瞬时羧化效率(CE)和气孔限制值(L_s);同时利用通径分析方法,探讨各环境因子对刺槐 P_n 、 T_r 和 G_s 3 种重要光合生理参数的直接影响和间接影响。**【结果】**刺槐 P_n 的日变化为单峰曲线,在 10:00—14:00,刺槐 P_n 的降低主要由气孔限制引起;而 14:00—18:00, P_n 的降低由非气孔限制引起; T_r 、 G_s 和 PAR 的日动态趋势与 P_n 相似;WUE 于 08:00 出现全日最高峰,CE 在 10:00—16:00 保持在较高水平; C_i 于 06:00 达到全天最大值后逐渐下降,其日变化趋势与 C_a 相似,而与 VPD 相反; T_a 早、晚低,白天高,与 RH 呈现相反的日变化动态。对于 P_n ,PAR 的直接影响最大,VPD 和 RH 的间接影响较大;对于 T_r , T_a 和 RH 的直接影响较大,RH 的间接影响最大;对于 G_s ,RH 和 T_a 的直接影响较大,RH 的间接影响最大。**【结论】**在刺槐叶片进行气体交换的日进程中,环境因子对刺槐不同光合生理参数的影响程度不尽相同。总体而言,光合有效辐射、空气温度和空气相对湿度是影响刺槐光合气体交换的主要环境因子。

[关键词] 刺槐;光合作用;环境因子;通径分析

[中图分类号] S792.270.1

[文献标识码] A

[文章编号] 1671-9387(2011)04-0081-08

Relationship between photosynthetic gas exchange of black locust and environmental factors

ZHENG Yuan, ZHAO Zhong, ZHOU Jing-jing, ZHOU Hui

(Key Laboratory of Environment and Ecology in Western China of Ministry of Education,
Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: **【Objective】** The study was done to analyze the relationship between photosynthetic physiological parameters of black locust and environmental factors in the diurnal dynamics, and to choose main environmental influencing factors to photosynthetic gas exchange of black locust. **【Method】** Diurnal dynamics of net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), stomatal conductance (G_s) and intercellular CO_2 concentration (C_i) of canopy leaves of black locust (18-year-old) as well as the environmental factors photosynthetic active radiation (PAR), vapor pressure deficit (VPD), air temperature (T_a), ambient CO_2 concentration (C_a) and relative humidity (RH) were measured in situ using a LI-6400 portable photosynthesis system at the Maliantan valley of Yongshou county, Shaanxi Province. Water use efficiency (WUE), carboxylation efficiency (CE) and stomatal limitation (L_s) were calculated. Both direct and indirect effects of environmental factors on important photosynthetic physiological parameters (including P_n ,

* [收稿日期] 2010-09-26

[基金项目] 国家“十一五”科技支撑计划项目(2006BAD03A1207)

[作者简介] 郑 元(1982—),男,天津人,在读博士,主要从事林木光合生理生态研究。E-mail:zhengyuan001@yahoo.com.cn

[通信作者] 赵 忠(1958—),男,甘肃宁县人,教授,博士生导师,主要从事森林培育理论与技术研究。

E-mail:zhaozh@nwsuaf.edu.cn

Tr and Gs) of black locust were analyzed using path analysis. 【Result】 Diurnal dynamic of Pn presents a single peak curve, the decline of Pn at 10:00—14:00 is associated with stomatal limitation, while the decline of Pn at 14:00—18:00 is associated with non-stomatal limitation; diurnal dynamics of Tr, Gs and PAR are similar to that of Pn; the biggest peak of WUE occurs at 08:00, CE keeps a higher level during 10:00—16:00; Ci exhibits the maximum value at 06:00 and a decline subsequently, the diurnal variation curve of Ci is similar to that of Ca but opposite to VPD; the trend of Ta presents lower level at morning and sunset but higher level during daytime, which shows an opposite diurnal dynamics to RH. For Pn, PAR has the biggest direct effect, VPD and RH have higher indirect effects; While Tr, Ta and RH show greater direct effects, RH demonstrates the biggest indirect effect, and Gs, RH and Ta present higher direct effects, RH has the biggest indirect effect. 【Conclusion】 In the diurnal dynamics of gas exchange, effects of environmental factors on photosynthetic physiological parameters of black locust are different. In conclusion, PAR, Ta and RH are main environmental factors to influence photosynthetic gas exchange of black locust.

Key words: *Robinia pseudoacacia*; photosynthesis; environmental factor; path analysis

光合作用是植物生长过程中物质积累与生理代谢的基本过程,也是分析环境因素影响植物生长和代谢的重要途径。在植物光合作用的进程中,外界的环境条件和内在的生理状况都直接或间接影响光合反应,并且植物的生理特征在很大程度上也受制于外界的环境变化^[1-3]。当前,全球气候变化正在成为一个世界性的重要议题,在可以预见的未来,地球环境可能发生较大的变化,这会产生一系列的后果,植物的光合作用也必然受到影响^[4-5]。因此,有关光合作用与环境因子关系的研究受到越来越多学者的关注^[6-11]。

刺槐(*Robinia pseudoacacia*)是黄土高原的造林先锋树种之一,因其既喜湿润肥沃的土壤又耐干旱瘠薄,具有较强的适应性和抗逆性,因而在陕西省有大面积栽植。现今,刺槐林在黄土高原的植被恢复和生态建设中扮演着重要角色,其不仅是阻止土壤侵蚀与退化的有力屏障,而且通过光合作用逐渐成为黄土高原的一个碳库^[12-13]。近年来,国内外学者对刺槐光合特性与环境因子关系的研究已有许多报道,但大多集中于盆栽幼苗试验^[14-17],且主要是针对人为控制条件对其光合行为的影响研究^[18-20],而就自然生境中成熟刺槐光合气体交换对环境响应的

报道并不多见。为此,本研究分析了渭北地区自然条件下刺槐的光合气体交换和环境因子的日变化进程,探讨了主要光合生理参数与各环境因子的关系,并筛选出影响刺槐光合气体交换的主要环境因子,以期为在黄土高原脆弱生境下植被的生理生态行为对环境条件的响应研究提供一定的参考。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

研究地点位于陕西省永寿县马莲滩流域(34°48'N, 108°07'E; 海拔 1 196 m),地处黄土高原南部的残塬沟壑区。年平均气温 10.8℃,降水量 601.6 mm,且 53%的降水集中在 7—9 月,年均潜在蒸发量 807.4 mm。地带性土壤为淋溶性褐土和黑垆土等,土壤有机质含量 10 g/kg,速效氮 44.2 μg/g,速效磷 164.5 μg/g,速效钾 189.1 μg/g^[21]。

在研究地阳向缓坡立地上的 18 年生刺槐人工林中,选择林相整齐的 3 个林分,每个林分随机选择 3 块样地(20 m×20 m)进行每木检尺,确定平均木并从中筛选 1 株作为测定样木。刺槐林样地概况见表 1。

表 1 刺槐林样地的概况

Table 1 Characteristics of the *R. pseudoacacia* plantation plots

林分 Plantation	坡向 Slope aspect	林龄/年 Stand age	坡度/(°) Slope	树高/m Height	胸径/cm Diameter	土壤水分/% Soil moisture	林分密度/ (株·hm ⁻²) Stand density
1	阳坡 Sunny slope	18	6.6	10.2±0.6	8.6±0.4	11.8±1.1	1 695
2	阳坡 Sunny slope	18	7.3	11.1±0.6	9.3±0.4	11.7±1.2	1 650
3	阳坡 Sunny slope	18	8.9	9.6±0.5	7.8±0.4	11.9±1.4	1 740

1.2 刺槐叶片光合生理参数与环境因子的测算

于 2008-08-10-12 进行刺槐叶片的气体交换

测量,此时刺槐到达了年最高生长速率期^[22-23]。每个测定日从 06:00—18:00,利用脚手架工作平台到

达冠层高度,选择树冠上层阳向生长正常的枝条前端第 5~7 片健康成熟叶片,每 2 h 利用便携式光合作用系统 (Li-6400; Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA),原位测定刺槐叶片的净光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(Gs)和胞间 CO₂ 浓度(Ci);系统同步自动记录光合有效辐射(PAR)、水汽压亏缺(VPD)、空气温度(Ta)、空气 CO₂ 浓度(Ca)和空气相对湿度(RH)等环境因子的日变化。瞬时水分利用效率 WUE=Pn/Tr,瞬时羧化效率 CE=Pn/Ci,气孔限制值 Ls=1-Ci/Ca。

1.3 统计分析

分别利用 SPSS 13.0 和 Origin 7.5 进行试验数据的统计分析和曲线图绘制。图中各项参数用“平

均值±标准误”表示。通径分析可以将各环境因子对刺槐光合作用的相关系数细分为直接和间接影响,然后确定每个因子对总体相关性的相对贡献大小^[24-25]。在本研究中,分别设定 Pn、Tr、Gs 为因变量,PAR、VPD、Ta、Ca、RH 为自变量,各因子的直接通径系数和间接通径系数的计算参照文献[26]的方法进行。

2 结果与分析

2.1 刺槐光合生理参数与环境因子的日变化进程

对各指标进行测算和分析,得到刺槐光合生理参数与环境因子的日变化进程,见图 1。

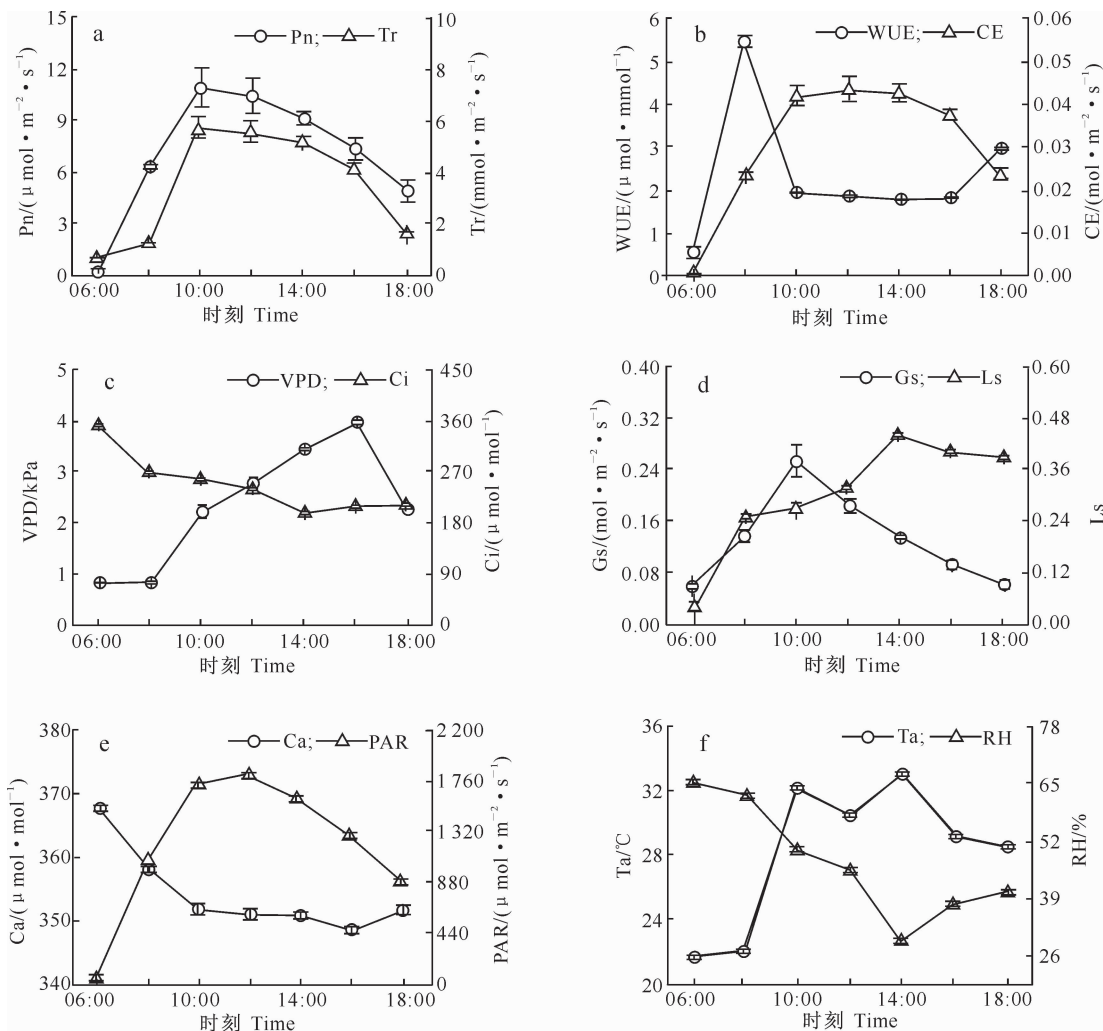


图 1 刺槐光合生理参数与环境因子的日变化动态

Fig. 1 Diurnal dynamics of photosynthetic and physiological parameters in the black locust and environmental factors

2.1.1 光合生理参数 1)Pn 的日变化进程。刺槐叶片的 Pn 日变化呈现单峰曲线的形式(图 1a)。清晨自太阳升起,Pn 急剧上升,10:00 达到全天最大

值,此时 PAR 也几乎达到当天的最大值,并且由于此时大气温、湿度适宜,气孔开启充分,Ci 也比较高,刺槐体内的水分经过一夜的补充也比较充足,影

响 P_n 的环境因子和刺槐本身生理因子可能达到了全天的最佳组合状态,所以此时 P_n 达到最大值。10:00 以后,虽然 PAR、 T_a 等环境因子缓慢升高,但 P_n 开始迅速降低,到 18:00 降至较低水平。

2) T_r 的日变化进程。树木的蒸腾耗水量是评价树种生理特性的一个重要指标,尤其在渭北旱塬地区,水是限制树木生长的主导因子。图 1a 显示,刺槐叶片的 T_r 从 08:00 开始急剧上升,10:00 达到最大值 $5.62 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,之后持续下降。将 T_r 与 P_n 间的关系进行对比可以看出, T_r 在很大程度上由 P_n 的活动状态决定。

3) WUE 和 CE 的日变化进程。气孔除允许水分进入外,还是叶从内部释放水汽到周围环境的通道。当吸收 CO_2 时,植物必然蒸腾失水;水量损失减少时, CO_2 的流入也减少。因此,常利用 WUE 来分析植物固定 CO_2 的能力与水分消耗量的关系。图 1b 显示,WUE 的最大值出现在上午 08:00,达到 $5.48 \text{ } \mu\text{mol}/\text{mmol}$,而 08:00 以后骤降,一直到 16:00 之前维持在低水平,16:00 之后又有上升的趋势。CE 全天的日变化进程与 WUE 几乎呈现相反的动态规律。CE 在 10:00—16:00 保持在较高水平,其余时间段则有不同程度的下降。CE 与 P_n 的日变化趋势有一定的相似性,这可能是因为与 CE 相关的 Rubisco 酶活性及其含量对 P_n 产生了直接效应^[27-28]。

4) C_i 的日变化进程。由图 1c 可以看出, C_i 于 06:00 就达到了全天最大值,之后逐渐下降,从 14:00 开始又略有回升。这是由于早晨 P_n 低,胞间 CO_2 通过气孔进行扩散,导致早上 C_i 较高;08:00 以后,虽然 PAR 和 T_a 的升高促进了呼吸速率加快,可能使 C_i 增加,但是快速增加的 P_n 消耗了较多的 CO_2 ,使 CO_2 同化加快,反而导致 C_i 降低;16:00 以后 P_n 减弱,细胞呼吸作用释放的 CO_2 积聚在细胞间隙中,使得 C_i 增加。

5) G_s 和 L_s 的日变化进程。图 1d 显示,刺槐叶片的 G_s 与 P_n 的日变化有很强的正相关关系,整体呈平行变化趋势。 G_s 也是从 06:00 急剧升高,10:00 到达峰顶,之后便迅速降低。这与许大全等^[29]关于 P_n 对 G_s 具有反馈调节作用,在有利于叶肉细胞光合时 G_s 增大、不利于光合时 G_s 减小的研究结果一致。 L_s 从早上起一直呈现不同程度的上升趋势,于 14:00 达到全天最大值,而后缓慢下降。

2.1.2 环境因子 1) PAR、VPD、 C_a 的日变化进

程。PAR 从 06:00 急剧升高,在 12:00 达到最大值 $1\,823 \text{ } \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,之后逐渐下降,PAR 与 P_n 日变化曲线的走势基本保持一致(图 1a,e)。VPD 从早上起一直缓慢上升,直到 16:00 才达到全天最大值,而后快速下降(图 1c)。从图 1c,e 可以看出, C_a 与 C_i 的日变化趋势相同,而与 PAR 和 VPD 则呈现出相反的日进程动态, C_a 于 06:00 出现全天最大值,以后缓慢下降并维持在较低水平。

2) T_a 和 RH 的日变化进程。图 1f 显示, T_a 与 RH 的日变化进程规律相反。 T_a 在清晨和傍晚较低,午后 T_a 较高,于 14:00 达到 $33 \text{ } ^\circ\text{C}$ 以上,引起叶温的快速升高。而光合作用关键酶 Rubisco 的最适活化温度在 $25 \sim 30 \text{ } ^\circ\text{C}$,叶温过高会影响叶片内一些相关酶的活性,不利于光合作用进行^[30]。因此,高温可能是导致刺槐叶片 P_n 于午后降低的一个重要因素;另外,高温强光还可能引起光呼吸的加强,也会使 P_n 降低。而 RH 早、晚相对较高,白天相对较低,过高的 RH 不利于光合作用的进行。

2.2 刺槐光合生理参数与环境因子的关系

P_n 的大小可以最直观地体现光合作用的强弱; T_r 则在一定程度上反映了植物调节水分损失及适应逆境的能力^[31];气孔是植物进行 CO_2 和水汽交换的重要通道,而 G_s 是反映这种交换能力的一个极其重要的参数^[32-33]。 T_r 和 G_s 是影响 P_n 的最重要的生理指标^[34]。因此,本研究选择 P_n 及与其变化趋势最为密切的 T_r 和 G_s 作为重要的光合生理参数,进而探讨其与环境因子的关系。

为了深入了解环境因子对刺槐光合生理参数的直接影响和间接影响,利用通径分析方法分别探讨了各环境因子对 P_n 、 T_r 、 G_s 的影响,结果见表 2。由表 2 可以看出,对于 P_n 而言,PAR 的直接影响最大,VPD 和 RH 的间接影响较大;对于 T_r 而言, T_a 和 RH 的直接影响较大,RH 的间接影响最大;对于 G_s 而言,RH 和 T_a 的直接影响较大,RH 的间接影响最大。

从表 2 还可以看出, T_a 和 RH 对 T_r 和 G_s 的直接影响呈极显著正相关,同时 RH 与 T_a 互为负相关关系,从而表现出 RH 对 T_r 和 G_s 的间接影响呈负相关。该结果表明,一方面, T_a 或 RH 的逐渐升高可以直接引起 T_r 和 G_s 的提高;另一方面,过高的 RH 或 T_a 反而对 T_r 和 G_s 产生间接的限制作用。总体来看,PAR、 T_a 、RH 是影响刺槐光合气体交换的主要环境因子。

表 2 环境因子对刺槐 Pn、Tr 和 Gs 影响的通径分析结果

Table 2 Path analysis in Pn,Tr,Gs in the black locust against environmental factors								
光合生理参数 Photosynthetic physiological parameters	环境因子 Environmental factors	直接通径系数 Direct path coefficients	间接通径系数 Indirect path coefficients					
			PAR	VPD	Ta	Ca	RH	Σ
Pn	PAR	0.564***		−0.115	0.197	0.385	−0.126	0.341
	VPD	−0.225*	0.289		0.219	0.324	−0.247	0.586
	Ta	0.275***	0.405	−0.179		0.348	−0.222	0.352
	Ca	−0.481***	−0.451	0.152	−0.199		0.171	−0.327
	RH	0.274**	−0.259	0.203	−0.223	−0.301		−0.580
Tr	PAR	0.365***		0.138	0.481	0.153	−0.295	0.477
	VPD	0.268*	0.187		0.534	0.129	−0.579	0.272
	Ta	0.670***	0.262	0.214		0.139	−0.520	0.095
	Ca	−0.192*	−0.292	−0.181	−0.485		0.401	−0.557
	RH	0.641***	−0.168	−0.242	−0.543	−0.120		−1.073
Gs	PAR	0.441***		−0.199	0.444	0.320	−0.334	0.231
	VPD	−0.387**	0.226		0.493	0.270	−0.657	0.332
	Ta	0.618***	0.317	−0.309		0.290	−0.590	−0.292
	Ca	−0.400***	−0.353	0.261	−0.448		0.455	−0.084
	RH	0.727***	−0.203	0.350	−0.501	−0.251		−0.605

注:数据后肩标星号表示显著相关水平:*. $P \leq 0.05$; **. $P \leq 0.01$; ***. $P \leq 0.001$ 。
Note:Asterisks indicate significant correlations:*. $P \leq 0.05$; **. $P \leq 0.01$; ***. $P \leq 0.001$.

3 讨 论

受外界和内源因子的影响,植物的光合作用对生理因子,尤其是生态环境的变化十分敏感^[11,35-36]。本研究区刺槐 Pn 的日变化呈单峰曲线,没有出现光合午休现象,与前人对黄土沟壑丘陵区刺槐的研究结果一致^[17]。气孔是植物叶片与大气之间进行水汽和气体交换的通道,大多数植物都能通过开闭气孔来对环境变化作出响应^[37]。在叶片进行气体交换的过程中,Gs 和 Pn 是有关联的,在许多植物中都发现了 Gs 与 Pn 有显著相关性^[38-40]。本研究中,Gs 通过刺槐叶片的气孔调节对 Pn 产生很大影响,这与前人的研究结论相同^[41-42]。

根据 Farquhar 等^[43]的观点,Pn 下降可由气孔限制和非气孔限制 2 种因素引起。气孔限制是由于 Gs 下降阻止了 CO₂ 的供应,从而引起 Pn 下降;而非气孔限制是由于叶肉细胞光合能力下降,叶肉细胞利用 CO₂ 的能力降低,从而导致 Pn 下降,并引起 Ci 的升高。一般用 Ls 和 Ci 的变化作为判别依据和标准,当 Pn 和 Gs 下降时,若 Ls 增大且 Ci 降低,则为气孔限制;若 Ls 减小且 Ci 增大或不变,则为非气孔限制。由此判断,在本研究中,10:00—14:00,刺槐 Pn 的降低主要由气孔限制引起;而 14:00—18:00,Pn 的降低则由非气孔限制引起。

在本研究中,PAR、Ta 和 RH 是影响刺槐光合

气体交换的主要环境因子,它们通过直接和间接的交互作用,对刺槐的光合生理进程产生综合影响。其中,PAR 为光合作用同化力的形成提供了所需能量,并显著地调节了光合酶活性、气孔行为和光合机构发育^[44]。本研究结果表明,PAR 是影响刺槐光合作用的主要环境因子,这与一些学者在其他树种上的研究结论相同^[6,31,34,45]。

Ta 与光强一样,对植物光合作用有极其复杂和重要的影响。一般认为,Ta 往往与 PAR 耦合在一起,共同决定叶片表面的温度和水汽压亏缺^[44]。Ta 由于决定了光合作用的生化反应速度和叶片与空气之间的水汽压亏缺,不仅能够直接影响植物光合产物的合成、CO₂ 的羧化以及光合酶的活性,还可以通过影响暗呼吸、Gs 而间接影响植物的光合气体交换^[46]。

RH 显著影响植物的蒸腾、叶片失水和气孔胀缩,从而对 CO₂ 和水汽的进出产生很大影响^[44]。气孔是蒸腾过程中水汽的主要出口,也是光合作用吸收 CO₂ 的主要进口,调节着植物碳同化和水分散失的平衡^[47]。已有研究表明,植物的气孔能够直接对空气湿度作出响应,而蒸腾作用和气孔导度则与空气湿度、土壤水分状况、水汽压亏缺和 CO₂ 浓度等环境因子有关,尤其是大气水分含量^[48-50]。在本研究中,RH 对 Tr 和 Gs 都有很大的直接影响和间接影响,该结果与上述论点基本一致。

[参考文献]

- [1] 白坤栋,蒋得斌,曹坤芳,等. 哀牢山和猫儿山中山常绿和落叶阔叶树光合特性对季节温度变化的响应 [J]. 生态学报, 2010, 30(4): 905-913.
Bai K D, Jiang D B, Cao K F, et al. Photosynthetic response to seasonal temperature changes in evergreen and deciduous broad-leaved trees in montane forests of Ailao Mountain and Mao'er Mountain [J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(4): 905-913. (in Chinese)
- [2] 韩忠明,王云贺,韩 梅,等. 药用植物防风(*Saposhnikovia divaricata*)不同时期光合作用特性比较 [J]. 生态学报, 2009, 29(3): 1382-1390.
Han Z M, Wang Y H, Han M, et al. Comparative study on photosynthesis of medicinal plant *Saposhnikovia divaricata* in different periods [J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(3): 1382-1390. (in Chinese)
- [3] 张新慧,张恩和. 当归叶片光合参数日变化及其与环境因子的关系 [J]. 西北植物学报, 2008, 28(11): 2314-2319.
Zhang X H, Zhang E H. Diurnal dynamics of photosynthetic parameters in leaves of *Angelica sinensis* and its relation to environmental factors [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2008, 28(11): 2314-2319. (in Chinese)
- [4] 张兆斌,史作安,朱东方,等. 气候变化对不同水分条件下柿幼树光合作用的影响 [J]. 应用生态学报, 2009, 20(9): 2129-2134.
Zhang Z B, Shi Z A, Zhu D F, et al. Effects of climate change on photosynthesis of *Diospyros kaki* under different soil moisture conditions [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2009, 20(9): 2129-2134. (in Chinese)
- [5] 周广胜,王玉辉,白莉萍,等. 陆地生态系统与全球变化相互作用的研究进展 [J]. 气象学报, 2004, 6(2): 692-707.
Zhou G S, Wang Y H, Bai L P, et al. Study on the interaction between terrestrial ecosystems and global change [J]. Acta Meteorologica Sinica, 2004, 6(2): 692-707. (in Chinese)
- [6] 刘玉华,史纪安,贾志宽,等. 旱作条件下紫花苜蓿光合蒸腾日变化与环境因子的关系 [J]. 应用生态学报, 2006, 17(10): 1811-1814.
Liu Y H, Shi J A, Jia Z K, et al. Diurnal dynamics of photosynthetic and transpiration rates of alfalfa under dry farming and their relationships with environmental factors [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2006, 17(10): 1811-1814. (in Chinese)
- [7] 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.
Shao X W, Han M, Han Z M, et al. Relationship between diurnal changes of photosynthesis of *Scutellaria baicalensis* and environmental factors in different habitats [J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(3): 1470-1477. (in Chinese)
- [8] 唐凤德,武耀祥,韩士杰,等. 长白山阔叶红松林叶片气孔导度与环境因子的关系 [J]. 生态学报, 2008, 28(11): 5649-5655.
Tang F D, Wu Y X, Han S J, et al. Relationship of stomatal conductance of leaf with environmental factors in broad-leaved Korean pine forest at Changbai Mountain [J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(11): 5649-5655. (in Chinese)
- [9] Baligar V C, Bunce J A, Machado R C R, et al. Photosynthetic photon flux density, carbon dioxide concentration, and vapor pressure deficit effects on photosynthesis in cacao seedlings [J]. Photosynthetica, 2008, 46(2): 216-221.
- [10] Shen H H, Tang Y H, Muraoka H, et al. Characteristics of leaf photosynthesis and simulated individual carbon budget in *Primula nutans* under contrasting light and temperature conditions [J]. Journal of Plant Research, 2008, 121(2): 191-200.
- [11] Yang H B, An S Q, Sun O J, et al. Seasonal variation and correlation with environmental factors of photosynthesis and water use efficiency of *Juglans regia* and *Ziziphus jujuba* [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2008, 50(2): 210-220.
- [12] 彭 鸿, Mosandl R. 立地 and 人为干扰对渭北黄土高原刺槐人工林个体生长过程的影响 [J]. 山东农业大学学报: 自然科学版, 2003, 34(1): 44-49.
Peng H, Mosandl R. Site influence and artificial interference on the growth process of individuals of black locust plantations on the Weibei-Loess Plateau [J]. Journal of Shandong Agricultural University: Nat Sci Ed, 2003, 34(1): 44-49. (in Chinese)
- [13] Cao S X, Chen L, Yu X X. Impact of China's grain for green project on the landscape of vulnerable arid and semi-arid agricultural regions: A case study in northern Shaanxi Province [J]. Journal of Applied Ecology, 2009, 46(3): 536-543.
- [14] Mebrahtu T, Layne D R, Hanover J W, et al. Net photosynthesis of black locust seedlings in response to irradiance, temperature and CO₂ [J]. Photosynthetica, 1993, 28(1): 45-54.
- [15] 谭晓红,王 爽,马履一,等. 豫西刺槐能源林培育的光合生理生态理论基础 [J]. 生态学报, 2010, 30(11): 2940-2948.
Tan X H, Wang S, Ma L Y, et al. A preliminary study on the photosynthetic characteristics of varied cultivars of *Robinia pseudoacacia* L. energy forest in the west of Henan Province [J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(11): 2940-2948. (in Chinese)
- [16] 赵丽英,杨建伟,张二芹,等. 环境因子对盆栽刺槐苗木生理生长变化影响的通径分析 [J]. 林业科学, 2010, 46(4): 140-145.
Zhao L Y, Yang J W, Zhang E Q, et al. Path analysis of the impact of environmental factors on growth variation of potted *Robinia pseudoacacia* [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2010, 46(4): 140-145. (in Chinese)
- [17] 曹军胜,刘广全. 刺槐光合特性的研究 [J]. 西北农业学报, 2005, 14(3): 118-122.
Cao J S, Liu G Q. Photosynthetic characteristics of *Robinia pseudoacacia* [J]. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica, 2005, 14(3): 118-122. (in Chinese)
- [18] Xu F, Guo W H, Wang R Q, et al. Leaf movement and photosynthetic plasticity of black locust (*Robinia pseudoacacia*) alleviate stress under different light and water conditions [J].

- Acta Physiologiae Plantarum, 2009, 31(3): 553-563.
- [19] 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.
- Xu F, Guo W H, Xu W H, et al. Effects of light intensity on growth and photosynthesis of seedlings of *Quercus acutissima* and *Robinia pseudoacacia* [J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(12): 3098-3107. (in Chinese)
- [20] 谭晓红, 彭祚登, 贾忠奎, 等. 不同刺槐品种光合光响应曲线的温度效应研究 [J]. 北京林业大学学报, 2010, 32(2): 64-68.
- Tan X H, Peng Z D, Jia Z K, et al. Influence of air temperatures on photosynthetic light-response curves of *Robinia pseudoacacia* L. [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2010, 32(2): 64-68. (in Chinese)
- [21] 罗伟祥. 黄土高原渭北生态经济型防护林体系建设模式研究 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1995: 152.
- Luo W X. Study on the construction of ecological economy protection forest system on Weibei Loess Plateau [M]. Beijing: Chinese Forestry Publishing House, 1995: 152. (in Chinese)
- [22] 邹年根. 刺槐人工林 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1986: 210.
- Zou N G. Black locust plantations [M]. Beijing: Chinese Forestry Publishing House, 1986: 210. (in Chinese)
- [23] Feldhake C M. Microclimate of a natural pasture under planted *Robinia pseudoacacia* in central Appalachia, West Virginia [J]. Agroforestry Systems, 2001, 53(3): 297-303.
- [24] Condon A G, Richards R A, Rebetzke G J, et al. Breeding for high water-use efficiency [J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 55(407): 2447-2460.
- [25] Rebetzke G J, Condon A G, Richards R A. Selection for reduced carbon isotope discrimination increases aerial biomass and grain yield of rain fed bread wheat [J]. Crop Science, 2002, 42(3): 739-745.
- [26] Zhao H, Zhang Z B, Shao H B, et al. Genetic correlation and path analysis of transpiration efficiency for wheat flag leaves [J]. Environmental and Experimental Botany, 2008, 64(2): 128-134.
- [27] Bota J, Medrano H, Flexas J. Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress [J]. New Phytologist, 2004, 162(3): 671-681.
- [28] von Caemmerer S. Biochemical models of leaf photosynthesis [M]. Collingwood: CSIRO Publishing, 2000.
- [29] 许大全, 沈允钢. 光合作用的限制因素: 植物生理与分子生物学 [M]. 北京: 科学出版社, 1998: 262-276.
- Xu D Q, Shen Y G. The limiting factors of photosynthesis: Plant physiology and molecular biology [M]. Beijing: Science Press, 1998: 262-276. (in Chinese)
- [30] Salvucci M E, Portis A R J, Ogren W L. Purification of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase with high specific activity by fast protein liquid chromatography [J]. Analytical Biochemistry, 1986, 153(1): 97-101.
- [31] 林平, 李吉跃, 陈崇. 银杏光合生理生态特性研究 [J]. 北京林业大学学报, 2008, 30(6): 22-29.
- Lin P, Li J Y, Chen C. Photosynthetic physioecology characteristics of *Ginkgo biloba* [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2008, 30(6): 22-29. (in Chinese)
- [32] 陈德祥, 李意德, 骆土寿, 等. 短期 CO₂ 浓度升高对雨林树种盘壳栎光合特性的影响 [J]. 生态学报, 2004, 24(8): 1622-1628.
- Chen D X, Li Y D, Luo T S, et al. Short-term responses of photosynthesis to elevated CO₂ in leaves of canopy species *Castanopsis patelliformis* in tropical mountain rain forest in Jianfengling, Hainan Island [J]. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(8): 1622-1628. (in Chinese)
- [33] 张小全, 徐德应, 赵茂盛, 等. CO₂ 增长对杉木中龄林针叶光合生理生态的影响 [J]. 生态学报, 2000, 20(3): 390-396.
- Zhang X Q, Xu D Y, Zhao M S, et al. The responses of 17-years old Chinese fir shoots to elevated CO₂ [J]. Acta Ecologica Sinica, 2000, 20(3): 390-396. (in Chinese)
- [34] 刘遵春, 包东娥. “金光杏梅”叶片净光合速率与生理生态因子的关系 [J]. 西北植物学报, 2008, 28(3): 564-568.
- Liu Z C, Bao D E. Relationship between net photosynthetic rate and its physio-ecological factors in “Jingguang” Plum [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2008, 28(3): 564-568. (in Chinese)
- [35] Kurets V K, Drosdov S N, Popov E G, et al. The temperature gradient air-soil as a factor in the optimization of net photosynthesis in whole plants [J]. Russian Journal of Plant Physiology, 2003, 50(1): 72-78.
- [36] Wang C R, Han S J, Luo X B. Photosynthetic response of *Pinus sylvestri formis* to elevated carbon dioxide and its influential factor analysis [J]. Journal of Forestry Research, 2000, 11(3): 167-172.
- [37] Wang S S, Yang Y, Trishchenko A P. Assessment of canopy stomatal conductance models using flux measurements [J]. Ecological Modelling, 2009, 220(17): 2115-2118.
- [38] Bethenod O, Tardieu F, Katerji N. Relationship between net photosynthetic rate and stomatal conductance in leaves of field-grown maize subjected to soil compaction or soil drying [J]. Photosynthetica, 1996, 32(3): 367-379.
- [39] Cai Z Q, Slot M, Fan Z X. Leaf development and photosynthetic properties of three tropical tree species with delayed greening [J]. Photosynthetica, 2005, 43(1): 91-98.
- [40] Ye Z P, Yu Q. A coupled model of stomatal conductance and photosynthesis for winter wheat [J]. Photosynthetica, 2008, 46(4): 637-640.
- [41] Prado C H B A, Zhang W H, Rojas M H C, et al. Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community [J]. Brazilian Journal of Plant Physiology, 2004, 16(1): 7-16.
- [42] Prior L D, Eamus D, Duff G A. Seasonal and diurnal patterns of carbon assimilation, stomatal conductance and leaf water potential in *Eucalyptus tetrodonta* saplings in a wet-dry savanna in northern Australia [J]. Australian Journal of Bota-

ny,1997,45(2):241-258.

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

[44] Yu Q,Wang T D. Simulation of the physiological responses of C₃ plant leaves to environmental factors by a model which combines stomatal conductance,photosynthesis and transpiration [J]. Acta Botanica Sinica,1998,40(8):740-754.

[45] 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.

Zhang J L,Zhang Z Q,Zha T G, et al. Physiological regulations of photosynthesis in a poplar plantation on a sandy soil [J]. Acta Ecologica Sinica,2006,26(5):1523-1532. (in Chinese)

[46] 潘瑞炽. 植物生理学 [M]. 5 版. 北京:高等教育出版社,2004:18-20.

Pan R C. Plant physiology [M]. 5th ed. Beijing: Higher Education Press,2004:18-20. (in Chinese)

[47] 蒋高明,常 杰,高玉葆. 植物生理生态学 [M]. 北京:高等教育出版社,2004:93-95.

Jiang G M,Chang J,Gao Y B. Plant physioecology [M]. Beijing: Higher Education Press,2004:93-95. (in Chinese)

[48] 齐 华,于贵瑞,刘允芬,等. 柑橘叶片气孔导度的环境响应模型研究 [J]. 中国生态农业学报,2004(4):43-48.

Qi H,Yu G R,Liu Y F,et al. Study of Jarvis model on stomatal conductance of mandarin leaf [J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture,2004(4):43-48. (in Chinese)

[49] Franks P J,Cowan I R,Farquhar G D. The apparent feed forward response of stomata to air vapor deficit:Information revealed by different experimental procedures with two rainforest trees [J]. Plant Cell and Environment,1997,20(4):142-145.

[50] Juan F,Garcia Q,Barros A P. Incorporating canopy physiology into a hydrological model:photosynthesis,dynamic respiration, and stomatal sensitivity [J]. Ecological Modelling,2005,185(1):29-49.

(上接第 80 页)

[6] 王明枝,王洁英,李 黎. 木材表面粗糙度的分析 [J]. 北京林业大学学报,2005,27(1):15-18.

Wang M Z,Wang J Y,Li L. Roughness and roughness sense of wood surface from different machining processes [J]. Journal of Beijing Forestry University,2005,27(1):15-18. (in Chinese)

[7] 江泽慧,于文吉,叶克林. 探针法测量与分析竹材表面粗糙度 [J]. 木材工业,2001,15(5):14-16.

Jiang Z H,Yu W J,Ye K L. Analysis of bamboo surface roughness by stylus method [J]. China Wood Industry,2001,15(5):14-16. (in Chinese)

[8] 江泽慧,于文吉,余养伦. 竹材表面润湿性研究 [J]. 竹子研究汇刊,2005,24(4):32-38.

Jiang Z H,Yu W J,Yu Y L. A study on the wetability of bamboo wood surface [J]. Journal of Bamboo Research,2005,24(4):32-38. (in Chinese)

[9] 于文吉,余养伦,江泽慧. 不同处理竹材的表面性能分析 [J]. 北京林业大学学报,2007,29(1):136-140.

Yu W J,Yu Y L,Jiang Z H. Surface chemical performance of bamboo wood treated by different methods [J]. Journal of Beijing Forestry University,2007,29(1):136-140. (in Chinese)

[10] 于文吉,余养伦,江泽慧. 竹材表面胶合性能 [J]. 竹子研究汇刊,2006,25(1):30-36.

Yu W J,Yu Y L,Jiang Z H. Bonding properties of bamboo surface [J]. Journal of Bamboo Research,2006,25(1):30-36. (in Chinese)

[11] 费厚霖,张宏健. 竹材的键槽胶合效应 [J]. 竹子研究汇刊,2008,27(4):50-52.

Fei H L,Zhang H J. Effects of keyseat joint in adhesion of bamboo [J]. Journal of Bamboo Research,2008,27(4):50-52. (in Chinese)

[12] 任一萍,王 正,王志玲. 竹材表面处理对胶合性能的影响 [J]. 粘接,2009,30(2):34-37.

Ren Y P,Wang Z,Wang Z L. Influence of treatment of bamboo surface on adhesion performance [J]. Adhesion in China,2009,30(2):34-37. (in Chinese)