

羊草 (*Leymus chinensis*) 叶片光合参数对干旱 与复水的响应机理与模拟

林祥磊^{1,2}, 许振柱¹, 王玉辉¹, 周广胜^{1,*}

(1. 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; 2 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 利用典型草原优势植物羊草 (*Leymus chinensis*) 对不同水分胁迫与复水响应的植物光合生理生态模拟实验与野外观测资料, 分析研究了羊草叶片光合参数 V_{cmax} (Rubisco 的最大羧化速率)、 J_{max} (最大光合电子传递速率) 和 TPU (磷酸丙糖利用率) 对干旱与复水的响应机理。结果表明, 无论是模拟实验还是野外观测均显示羊草叶片的光合参数随着土壤水分的增加呈抛物线曲线变化, 但各光合参数最大值对土壤水分的响应不同。温室模拟下的羊草光合参数 V_{cmax} , J_{max} 和 TPU 在土壤含水量分别在 15.56%, 15.89% 和 16.23% 时达到最大, 而野外观测羊草的光合参数 V_{cmax} , J_{max} 和 TPU 在土壤含水量分别为 16.89%, 17% 和 16.79% 时达到最大。复水后羊草植株叶片光合参数的变化取决于前期干旱的影响, 土壤含水量 18% ~ 19% 和 15% ~ 16% 处理的羊草复水后光合参数能够恢复正常, 前者甚至超过正常水平, 说明适宜的水分胁迫在复水后能够提高羊草叶片的光合能力, 促进光合作用; 土壤含水量 10% ~ 12% 和 7% ~ 9% 处理下的羊草复水后光合参数则不能恢复到正常水平。土壤含水量 15% ~ 16% 可能是羊草光合能力在水分胁迫后能否恢复的阈值。

关键词: 羊草; 光合参数; 最大羧化速率; 最大光合电子传递速率; 磷酸丙糖利用率; 土壤含水量; 干旱胁迫; 复水

文章编号: 1000-0933(2008)10-4718-07 中图分类号: Q142, Q945, Q948, S812 文献标识码: A

Modeling the responses of leaf photosynthetic parameters of *Leymus chinensis* to drought and rewatering

LIN Xiang-Lei^{1,2}, XU Zhen-Zhu¹, WNAG Yu-Hui¹, ZHOU Guang-Sheng^{1,*}

1 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences (CAS), Beijing 100093, China

2 Graduate School of CAS, Beijing 100039, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(10): 4718 ~ 4724.

Abstract: The global environmental change caused by the greenhouse gas emissions led to the increasing changes of temperature and precipitation patterns, and drought and other extreme weather events have occurred frequently. In order to understand and predict the effects of global change on terrestrial ecosystems, it is necessary to obtain the responses of leaf photosynthetic parameters to global change required by process-based model. The responses of photosynthetic parameters of

基金项目: 国家高技术研究发展计划 (863 计划) 资助项目 (2006AA10Z225); 国家重点基础研究发展计划资助项目 (2006CB400502); 中国科学院知识创新工程重要方向资助项目 (KZCX2-YW-432-04)

收稿日期: 2007-05-15; **修订日期:** 2008-03-14

作者简介: 林祥磊 (1982 ~), 男, 山东莒县人, 硕士生, 主要从事全球变化与陆地生态系统研究。E-mail: xiangleilin@ibcas.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gszhou@ibcas.ac.cn

致谢: 本文在实验数据采集与数据处理方面得到了蒋延玲老师、宋健老师、袁文平博士、贾丙瑞博士、王云龙博士、耿浩林硕士、韩广轩博士、张玉进博士、左万庆硕士、师广旭硕士和曾伟博士的大力帮助, 在此一并致谢!

Foundation item: The project was financially supported by the National High Technology Research and Development Programme (No. 2006AA10Z225), National Key Project for Basic Research (No. 2006CB400502) and the Knowledge Innovation Programs of Chinese Academy of Sciences (No. KZCX2-YW-432-04)

Received date: 2007-05-15; **Accepted date:** 2008-03-14

Biography: LIN Xiang-Lei, Master candidate, mainly engaged in global change and terrestrial ecosystems. E-mail: xiangleilin@ibcas.ac.cn

Leymus chinensis to drought and rewatering would be studied in this paper, in order to reveal the mechanisms of the photosynthetic parameters of *Leymus chinensis* responding to water stress and rewatering, and to develop the model of photosynthesis parameters responding to water and temperature for accurately simulating photosynthesis. The photosynthetic parameters of typical steppe grass *Leymus chinensis* was studied based on the data from the greenhouse simulating experiment in Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences and the field observation in Inner Mongolia typical steppe ecosystem research station, Institute of Atmospheric Environment, China Meteorological Administration, Shenyang. The photosynthetic parameters V_{cmax} (the maximum rate of carboxylation), J_{max} (the maximum potential rate of electron transport) and TPU (the triose phosphate utilization) were obtained from the ACI curve (the relationship curve of net photosynthetic rate and intercellular CO_2 concentration) of *Leymus chinensis* measured by the portable photosynthesis system (Li-cor, Lincoln, NE, USA). The relationship between the photosynthetic parameters of *Leymus chinensis* and soil moisture content could be expressed as a parabola curve. The maximum values of V_{cmax} , J_{max} and TPU would appear when the soil moisture contents were 15.56%, 15.89% and 16.23% in greenhouse conditions and 16.89%, 17% and 16.79% in the field, respectively. The influence of rewatering on the photosynthetic parameters of *Leymus chinensis* depended on the level of water stress prior to it. The photosynthetic parameters of *Leymus chinensis* under the soil moistures of 18%–19% and 15%–16% could recover from the water stress quickly, even some of them would increase. It implied that slight water stress could improve photosynthesis and photosynthetic parameters. However, the photosynthetic parameters under the soil moistures of 10%–12% and 7%–9% could not recover from the water stress previous. This study also indicated that when the soil moisture is less than 10%–12%, the photosynthetic parameters of *Leymus chinensis* would not recover to the normal level even if the rewatering happens.

Key Words: *Leymus chinensis*; the maximum rate of carboxylation; the maximum potential rate of electron transport; the triose phosphate utilization; soil moisture content; drought stress; rewatering

全球气候变暖和局部地区的干旱已经发生^[1,2],而温度升高导致的蒸发散增加则进一步加剧了水分胁迫事件的频繁发生^[3]。由温室气体的大量排放引起的全球环境变化不仅导致了温度的升高和降水格局的变化,亦引起了干旱等极端气候事件的频繁发生。特别是,与植物光合作用密切相关的降水不仅在空间上不均匀分配程度增大,而且在时间上的不均匀分配程度也加剧,从而使得植物生长较以往要经历更为强烈的水分胁迫、复水、再胁迫的反复性水分影响过程。正因为如此,研究植物与水分的关系,特别是植物与水分变化的关系成为陆地生态系统与全球变化相互关系研究的热点问题^[4,5]。

Farquhar 等^[6]于 1980 年提出了 C_3 植物光合作用的生物化学模型,指出 C_3 植物叶片光合碳同化(A)受 3 个过程的制约:(1) RuBp 最大羧化速率(V_{cmax});(2) 控制 RuBp 再生的最大电子传递速率(J_{max});(3) 控制 RuBp 再生的磷酸丙糖利用率(TPU)。该模型被广泛地证明,并取得了很好的效果,但是模型在计算植物光合参数时只考虑了温度的胁迫效应,并指出植物最适光合作用叶温为 25°C ,没有考虑水分对光合作用参数的影响^[7,10,11]。该模型经 Harley and Sharkey^[8]和 Harley 等^[9]修正,完善了 CO_2 倍增对植物光合作用的影响模拟,使之能够很好地预测植物光合作用对 CO_2 倍增的响应,但仍然没有考虑水分变化对植物光合参数的影响。为完善模型对环境因子的响应,国内外科学家已经开展了一系列光合参数对环境胁迫响应的观测研究,如 CO_2 和 N_2 ^[12,13]、叶位和氮素含量^[14,20,21]、供氮、温度和 UV-B 辐射^[15,16,19]、盐胁迫^[17,18],但关于水分,特别是复水,对光合参数的影响研究仍较少。尽管一些学者探讨了植物水分变化对植物生物化学特性的影响^[23],以及瞬时和持续干旱对植物光合参数的影响^[24],但是关于植物光合参数与水分关系的定量研究仍少见。为此,迫切需要开展植物光合参数对水分,特别是复水的响应机理与模拟研究,以增进水分变化对植物光合作用影响的理解,并为准确地模拟植物光合作用、增进对全球变化对陆地生态系统影响的理解提供参数与依据。

羊草(*Leymus chinensis*)是羊草草原优势植物种,为广旱生根茎禾草,广泛分布于我国内蒙古东部以及东

北地区、蒙古东部及中部和俄罗斯外贝加尔地区。羊草草原不仅是我国北方防御风沙的天然绿色屏障,而且因为草质好、生产力高、适于放牧,是放牧场的主要草种,所以在我国北方畜牧业生产中占有重要地位。正因为如此,羊草与环境的关系一直是我国草原生态学家关注的重点。

本文拟选取典型草原的优势植物种羊草为研究对象,基于温室模拟实验和野外观测实验研究不同水分及复水条件下羊草植物光合参数的变化特征,揭示羊草光合参数对水分胁迫及复水的响应机理,发展植物光合参数对水热的响应模型,以增进水分变化对植物光合作用影响的理解,并为准确地模拟植物光合作用提供参数与依据。

1 研究方法

1.1 温室实验

温室实验在中国科学院植物研究所温室($39^{\circ}9'N, 116^{\circ}4'$)进行。温室的年均温度为 $13^{\circ}C$, 7 月平均气温最大为 $17.3^{\circ}C$, 1 月平均气温最低为 $3.7^{\circ}C$ 。2004 年秋季在内蒙古锡林浩特自然草原上收集羊草种子,收集到的种子于 2005 年 5 月 18 日开始精选,在 7‰ 的高锰酸钾溶液中消毒 8min, 在零下低温中贮存 7d, 用水洗净置于室内晾干。然后,6 月 12 日在中国科学院植物研究所实验温室进行播种,所用盆均为聚乙烯塑料盆(5.1L),内衬塑料薄膜以防水。盆内装取自自然草地的风干土(折合烘干土 4.079 kg),土壤为栗钙土,有机质含量 1.060%,全氮 0.132%,全磷 0.091%,田间持水量 29.247%,萎蔫系数 7.3%。每盆留苗 8 株。6 月 20 日出苗,直到 7 月 26 日幼苗的第 3 片叶片展开,高 25cm 左右,长势均匀时进行控水处理,以防造成速苗不均,影响实验结果的准确性。土壤水分(按田间持水量)控制分为 5 组:土壤含水量 22%~23%(对照)、18%~19%、15%~16%、10%~12% 和 7%~9%。共 125 盆,每个处理 25 个重复。9 月 13 日,每个水分处理留下一组不毁灭性的取样,每组 5 盆,均将其复水至对照水平(土壤质量含水量 22%~23%),以研究在复水后羊草叶片的光合作用恢复能力及其机制。

采用 Li-6400R 便携式光合作用系统(Li-cor, Lincoln, NE, USA)测定羊草叶片 ACI 曲线(净光合速率 A 和胞间 CO_2 浓度 C_i 的关系曲线),获取羊草叶片的光合参数 V_{\max} (Rubisco 的最大羧化速率), J_{\max} (最大光合电子传递速率)和 TPU (磷酸丙糖利用率)。测定共进行了 6 次,分别为 2005 年 8 月 7 日~8 日、8 月 22 日~24 日、9 月 11 日~17 日(开始复水)、9 月 30 日~10 月 7 日、10 月 28 日~11 月 3 日和 11 月 15 日~19 日。测定时控制叶温为 $25^{\circ}C$,叶室内光合作用有效辐射为 $900\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。每间隔 2~3d,在 17:00 称每盆样品的重量,计算土壤含水量,即土壤质量含水量。

1.2 野外实验

野外实验地点位于内蒙古自治区锡林郭勒盟毛登牧场境内的中国气象局沈阳大气环境研究所内蒙古典型草原生态系统野外观测站($N 44^{\circ}08'03''$, $E 116^{\circ}19'43''$, 海拔 1100m)。该地气候属大陆性温带半干旱草原气候,年平均气温为 $2^{\circ}C$,年降雨在 290mm 左右,90% 的降水集中于 5~9 月份,主风向为西南风。植被类型为温带半干旱典型草原,以克氏针茅(*Stipa krylovii*)、羊草(*Leymus chinensis*)为建群种。土壤类型为栗钙土,土壤腐殖质层较薄。

同样采用 Li-6400R 便携式光合作用系统(Li-cor, Lincoln, NE, USA)测定羊草叶片 ACI 曲线。在 2005 年羊草生长季 5 月 17 日~25 日、6 月 18 日~19 日、7 月 20 日~29 日、8 月 7 日~14 日和 9 月 18 日~23 日对自然状态下的羊草进行观测,共 5 次,测定时设定叶温为 $25^{\circ}C$,叶室内光合作用有效辐射为 $2000\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。该年年降水量 135.1mm,集中于 5~9 月份,占全年降水量的 95%。土壤水分资料来源于野外观测站的小气候梯度观测系统,观测频率为每 0.5h 一次。

1.3 数据处理

温室实验和野外实验所得的羊草叶片光合参数及土壤水分数据采用 Microsoft office excel 2003 软件进行统计分析和绘图,并利用 SPSS 13.0 进行回归分析和显著性分析。

2 结果分析

2.1 羊草光合参数对不同土壤水分的响应

温室实验的羊草叶片光合参数 V_{cmax} , J_{max} 和 TPU 均随着土壤水分的增加呈先增加、后减少的抛物线关系, 其中 V_{cmax} 和 TPU 达到极显著性差异 ($P < 0.01$), J_{max} 达到显著性差异 ($P < 0.05$) (图 1)。 V_{cmax} , J_{max} 和 TPU 的最适土壤含水量分别为 15.56%、15.89% 和 16.23%。

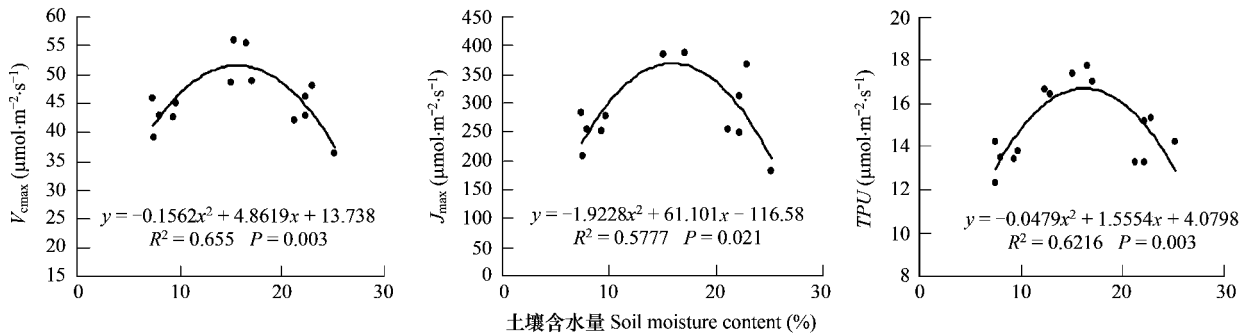


图 1 温室实验的羊草叶片光合参数 V_{cmax} , J_{max} 和 TPU 与土壤水分的关系

Fig. 1 Relationships between V_{cmax} , J_{max} and TPU of *Leymus chinensis* and soil moisture contents for greenhouse experiment

野外实验的羊草叶片光合参数 V_{cmax} , J_{max} 和 TPU 对水分的响应与温室实验的羊草叶片光合参数一样, 随着土壤水分的增加呈先增加、后减少的抛物线关系, 而且经检验均达到显著性差异 ($P < 0.05$) (图 2)。但是, 由于野外环境与温室不同, 易受不可知因素的干扰, 野外条件下羊草叶片光合参数与土壤水分的相关性较温室实验低。自然条件下羊草光合参数 V_{cmax} , J_{max} 和 TPU 的最适土壤含水量分别为 16.89%、17% 和 16.79%。羊草光合参数在自然条件下较大的原因可能在于光强的不同。自然条件下的光强 (叶室内光合作用有效辐射为 $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 较温室条件下的光强 (叶室内光合作用有效辐射为 $900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 高。

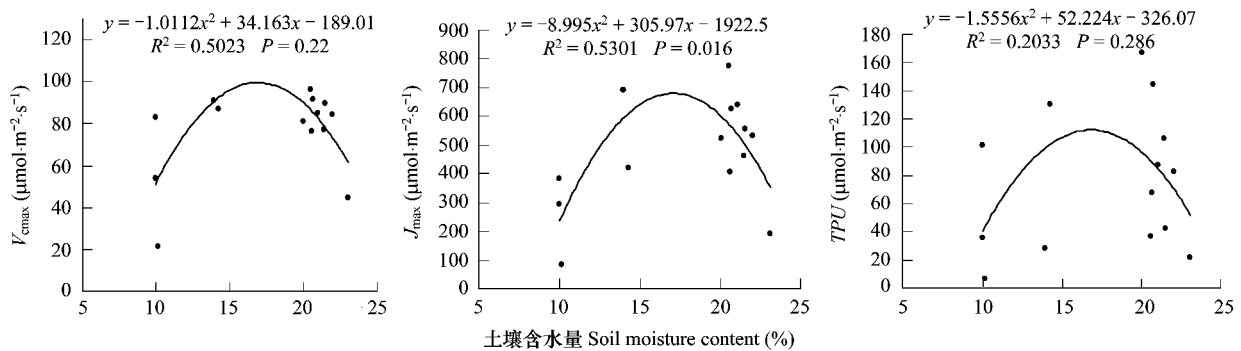


图 2 野外实验的羊草叶片光合参数 V_{cmax} , J_{max} 和 TPU 与土壤水分的关系

Fig. 2 Relationships between V_{cmax} , J_{max} and TPU of *Leymus chinensis* and soil moisture contents for field experiment

2.2 羊草光合参数对复水的响应

羊草光合参数对水分胁迫后复水的响应与前期水分胁迫程度有关。复水实验中不同水分处理的羊草均恢复到对照水平 (土壤质量含水量 22% ~ 23%) 后, 与正常控水 (对照水平) 的羊草光合参数平均值比较 (图 3) 可以看出: 栗钙土地土壤含水量 15% ~ 16% 的羊草在复水后, 其光合参数恢复到了正常水平; 但土壤质量含水量 10% ~ 12% 或 7% ~ 9% 的羊草在复水后, 其光合参数仍然低于正常水平。这表明, 羊草在受到较大的水分胁迫后即使复水, 叶片光合作用亦不能完全恢复。对于其土壤含水量 18% ~ 19% 的羊草在复水后, 其光合参数恢复到正常水平, 甚至大于正常水平, 这可能是由于轻度干旱后复水引起的“补偿效应”, 即植物在水分胁迫解除后会存在短暂的快速生长, 以补偿胁迫造成的损失^[26]。复水能在一定程度上使得由于水分胁迫

迫受到抑制的植物生长得到补偿,这就是复水一段时间后某些植株表现出“疯长”现象的原因。

受全球变化的影响,自然界的降雨量不均匀分布会加剧,野外自然生长的羊草必然会受到干旱和复水的影响,中国气象局沈阳大气环境研究所内蒙古典型草原生态系统野外观测站 2005 年各月降雨量显示,降雨主要集中在 7、8、9 月份,而羊草生长的前期则比较干旱,这样就形成了干旱与复水的状态,导致了羊草的复水反应。

3 讨论

水分亏缺会降低植物的光合作用能力。随着土壤水分的降低, V_{cmax} 的减少非常明显^[26]。水分亏缺时,影响叶片的叶绿体片层结构甚至使之变形,彻底破坏叶绿体片层结构,不仅使得光合速率下降,而且在复水后植物光合能力都难以恢复。水分亏缺时还将导致植物叶片的老化^[27,28],使得植物光合参数 V_{cmax} 呈降低趋势^[29]。水分亏缺时,植物叶片的蒸腾作用将降低,散热的功能被破坏,使参与光合作用的酶变性,最终对植物光合参数造成影响。水作为电子传递链中电子的提供者,水分的缺乏势必影响最大电子传递速率 J_{max} 。研究表明,轻度干旱对叶片光合电子传递速率影响较小,而严重干旱将明显抑制光合电子传递活性^[30]。水分亏缺亦将使叶片中淀粉水解增强,糖类积累增加,使得叶片光合产物输出变慢,间接降低光合产物(TP)从叶片的输出量^[31],导致磷酸丙糖利用率 TPU 随着土壤含水量的减少而降低。

过多的水分也将抑制植物的光合作用。土壤水分太多则会阻碍根系呼吸,削弱根系的正常功能,间接影响植物光合能力。温室实验结果表明,随着土壤水分的增加,羊草叶片的光合参数呈抛物线变化。羊草光合参数随着土壤水分的增加而增加,在土壤水分为 15% ~ 17% 时,羊草光合参数达到最大,而后随着土壤水分的增加呈现减小的趋势。这说明羊草光合参数存在最适水分环境,过少或过多的水分都将降低羊草的光合能力,抑制光合作用。

光合作用受水分胁迫抑制不仅表现在胁迫过程中,胁迫解除后恢复能力的高低也体现出胁迫的程度。从复水试验结果来看,水分胁迫解除后土壤含水量 10% ~ 12% 和 7% ~ 9% 处理的羊草光合参数值都较低,说明胁迫的程度已经超过其耐受能力,其光合能力已经受到不可逆转的伤害,此时即使复水也不能使老化的叶片恢复到正常水平。但是,土壤质量含水量 18% ~ 19% 和 15% ~ 16% 处理的羊草光合参数恢复至正常水平,前者少数植株光合参数甚至远远超出了正常水平,这说明水分亏缺并不完全是有害的,且在一定程度上能够提高植物光合能力,适当促进植物的生长,过度的干旱导致羊草光合作用不可逆的降低,这个阈值约是土壤含水量 15% ~ 16%。复水后的快速生长是一种补偿性生长,是因为水分胁迫的滞后作用,补偿生长是滞后事件的恢复^[32]。

4 结论

通过分析温室模拟实验和野外观测实验下不同水分及复水条件下羊草光合参数的变化特征,对于本实验的土壤类型,得到如下结论:

(1) 水分是影响羊草叶片光合参数(V_{cmax} , J_{max} 和 TPU)的重要因子。

(2) 羊草叶片光合参数与水分呈抛物线关系,即随着土壤水分的增加呈先增加、后减少的关系,为发展植物光合参数对水分的响应模型提供了参数与依据。

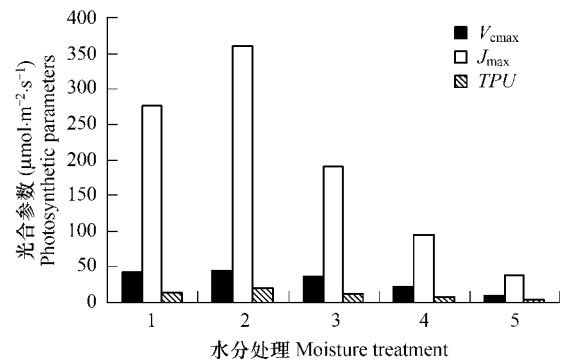


图3 复水实验的羊草叶片光合参数与正常控水的羊草叶片光合参数平均值在土壤质量含水量 22% ~ 23% 时的比较

Fig. 3 Comparison of leaf photosynthetic parameters of *Leymus chinensis* of rewatering experiment with the mean of normal water controlled ones at the soil moisture content 22% ~ 23%

1: 正常控水的羊草叶片光合参数平均值 The mean of normal water controlled ones; 2: 18% ~ 19%; 3: 15% ~ 16%; 4: 10% ~ 12%; 5: 7% ~ 9%

(3)在羊草生长过程中,不同水分变化趋势对羊草叶片光合参数的影响不同,亦即羊草光合参数对水分胁迫后复水的响应与前期水分胁迫程度有关。水分胁迫解除后土壤含水量 10% ~ 12% 和 7% ~ 9% 处理的羊草光合参数值均降低,但土壤含水量 18% ~ 19% 和 15% ~ 16% 处理的羊草光合参数则恢复至正常水平,甚至超出正常水平。

(4)栗钙土草地土壤含水量 15% ~ 16% 是羊草光合能力在水分胁迫后能否恢复的阈值。

References:

- [1] Morgan J A, Legain D R, Mosier A R, *et al.* Elevated CO₂ enhances water relations and productivity and affects gas exchange in C₃ and C₄ grasses of the Colorado shortgrass steppe. *Global Change Biology*, 2001, 7:451—466.
- [2] Wigley T M L, Raper S C B. Interpretation of high projections for global — mean warming. *Science*, 2001, 293:451—454.
- [3] Xu Z Z, Zhou G S, Wang Y H. Water threshold of plant and global change. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2003, 17(3):154—158.
- [4] Jiang G M. Review on some hot top ICS towards the researches in the field of plant physioecology. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25 (5):514—519.
- [5] Yuan Y H, Deng X P. Effect of deficit and rewatering on wheat photosynthesis and yield. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*, 2004, 24 (7):1250—1254.
- [6] Farquhar G D, Caemmerer S Von, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 1980, 149:78—90.
- [7] Harley P C, Baldocchi D D. Scaling carbon dioxide and water vapour exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. I. Leaf model parameterization. *Plant, Cell and Environment*, 1995, 18:1146—1156.
- [8] Harley P C, Sharkey T D. An improved model of C₃ photosynthesis at high CO₂: Reversed O₂ sensitivity explained by lack of glycerate re-entry into the chloroplast. *Photosyn. Res.*, 1991, 27:169—178.
- [9] Harley P C, Thomas R B, Reynolds J F, *et al.* Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. *Plant, Cell and Environment*, 1992, 15:271—282.
- [10] Leuning R. Temperature dependence of two parameters in a photosynthesis model. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25:1205—1210.
- [11] Wataru Yamori, KO Noguchi and Ichiro Terashima. Temperature acclimation of photosynthesis in spinachleaves: analyses of photosynthetic components and temperature dependencies of photosynthetic partial reactions. *Plant, Cell and Environment*, 2005, 28:536—547.
- [12] Maroco J P, Breia E, Faria T, *et al.* Effects of long-term exposure to elevated CO₂ and N fertilization on the development of photosynthetic capacity and biomass accumulation in *Quercus suber* L. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25:105—113.
- [13] Erik P, Hamerlynck, Huxman Travis E. Therese N. Charlet, Stanley D. Smith. Effects of elevated CO₂ (FACE) on the functional ecology of the drought-deciduous Mojave Desert shrub, *Lycium andersonii*. *Environmental and Experimental Botany*, 2002, 48:93—106.
- [14] Gonzalez-Real M M, Baille A. Changes in leaf photosynthetic parameters with leaf position and nitrogen content within a rose plant canopy (*Rosa hybrida*). *Plant, Cell and Environment*, 2000, 23:351—363.
- [15] Sun G H, Zhao P, Rao X Q, *et al.* Effects of nitrate application on alleviating photosynthesis restriction of *Cinnamomum burmannii* leaves under elevated CO₂ concentration and enhanced temperature. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16 (8):1399—1404.
- [16] Sun G H, Zhao P, Zeng X P, *et al.* Effect of supplementary UV-B radiation on photosynthetic parameters in leaves of woonyoungia septentrionalis. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2002, 8(4):335—340.
- [17] Centritto M, Loreto F, Chartzoulakis K. The use of low CO₂ to estimate diffusional and non-diffusional limitations of photosynthetic capacity of salt-stressed olive saplings. *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26:585—594.
- [18] James Richard A, Rana Munns, Susanne Von Caemmerer, *et al.* Photosynthetic capacity is related to the cellular and subcellular partitioning of Na⁺, K⁺ and Cl⁻ in salt-affected barley and durum wheat. *Plant, Cell and Environment*, 2006, 29:2185—2197.
- [19] Zhou Y H, Yu J Q, Huang L F, *et al.* The relationship between CO₂ assimilation, photosynthetic electron transport and water - water cycle in chill-exposed cucumber leaves under low light and subsequent recovery. *Plant, Cell and Environment*, 2004, 27:1503—1514.
- [20] Fengming Yuan, Altaf Arain M, Andrew Black T, *et al.* Energy and water exchanges modulated by soil-plant nitrogen cycling in a temperate Pacific Northwest conifer forest. *Ecological Modeling*, 2007, 201:331—347
- [21] Dickinson R E, Berry J A, Bonan G B, *et al.* Nitrogen controls on climate model evapotranspiration. *Climate*, 2002, 15 (3):278—295.
- [22] Gesch Russ W, Frank Forcella. Differential sensitivity to temperature of cuphea vegetative and reproductive growth. *Industrial Crops and Products*, 2007, 25:305—309.

- [23] Katul G, Leuning R, Oren R. Relationship between plant hydraulic and biochemical properties derived from a steady-state coupled water and carbon transport model. *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26:339—350.
- [24] Montil A, Brugnoli E, Scartazza A, Amaducci M T. The effect of transient and continuous drought on yield, photosynthesis and carbon isotope discrimination in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(6):1253—1262.
- [25] Edmundo Acevedo, Hsiao Theodore C, Henderson D W. Immediate and subsequent growth responses of Maize leaves to changes in water status. *Plant Physiology*, 1971, 48:631—636.
- [26] Wilson K B, Baldocchi D D, Hanson P J. Spatial and seasonal variability of photosynthetic parameters and their relationship to leaf nitrogen in a deciduous forest. *Tree Physiology*, 2000, 20:565—578.
- [27] Plaut Z, Butow B J, Blumenthal C S, *et al.* Transport of dry matter into developing wheat kernels and its contribution to grain yield under post-anthesis water deficit and elevated temperature. *Field Crops Research*, 2004, 86:185—198.
- [28] Shah N H, Paulsen G M. Interaction of drought and high temperature on photosynthesis and grain-filling of wheat. *Plant and Soil*, 2003, 257:219—226.
- [29] Wilson K B, Baldocchi D D, Hanson P J. Leaf age affects the seasonal pattern of photosynthetic capacity and net ecosystem exchange of carbon in a deciduous forest. *Plant, Cell and Environment*, 2001, 24:571—583.
- [30] Lou C H, Wang X C. *Physiological Basis of Crop Yield—Water Stress and Photosynthesis*. Beijing: China Agriculture Press. 2001. 39—51.
- [31] Zhu T C. *Yang-Cao Biological Ecology*. Changchun: Jilin Science and Technology Press. 2004. 539—542.
- [32] Boyer J S. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean and sunflower at various leaf water potentials. *Plant physiology*, 1970, 46:233—235.

参考文献:

- [3] 许振柱,周广胜,王玉辉. 植物的水分阈值与全球变化. *水土保持学报*, 2003, 17(3):154~158.
- [4] 蒋高明. 当前植物生理生态研究的几个热点问题. *植物生态学报*, 2001, 25(5):514~519.
- [5] 袁永慧,邓西平. 干旱与复水对小麦光合和产量的影响. *西北植物学报*, 2004, 24(7):1250~1254.
- [15] 孙谷畴,赵平,饶兴权,等. 供氮和增温对倍增二氧化碳浓度下荫香叶片光合作用的影响. *应用生态学报*, 2005, 16(8):1399~1404.
- [16] 孙谷畴,赵平,曾小平,等. 补增 UV-B 辐射对焕镭木叶片光合参数的影响. *应用与环境生物学报*, 2002, 8:335~340.
- [30] 娄成后,王学臣. *作物产量形成的生理学基础-干旱胁迫与光合作用*. 北京:农业出版社, 2001. 39~51.
- [31] 祝廷成. *羊草生物生态学*. 长春:吉林科学技术出版社, 2004. 539~542.