

DOI: 10.5846/stxb201407051382

王景燕, 龚伟, 包秀兰, 唐海龙, 胡文, 苟国军. 水肥耦合对汉源花椒幼苗叶片光合作用的影响. 生态学报, 2016, 36(5): - .

Wang J Y, Gong W, Bao X L, Tang H L, Hu W, Gou G J. Coupling effects of water and fertilizer on diurnal variation of photosynthesis of *Zanthoxylum bungeanum* Maxim 'hanyuan' seedling leaf. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(5): - .

水肥耦合对汉源花椒幼苗叶片光合作用的影响

王景燕¹, 龚伟^{1,*}, 包秀兰¹, 唐海龙¹, 胡文², 苟国军³

¹ 四川农业大学林学院, 林业生态工程四川省重点实验室, 成都 611130

² 汉源县林业局, 雅安 625300

³ 汉源县科技局, 雅安 625300

摘要: 本文以汉源花椒幼苗为试验材料, 通过盆栽试验研究了不同水肥耦合处理对汉源花椒叶片气孔导度 (G_s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i)、净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r)、水分利用效率 (WUE) 和叶面饱和水汽压亏缺 (V_{pdl}) 日变化的影响, 并探讨了汉源花椒光合特性与土壤田间持水量 (FWC)、施肥量 (包括施全量 NPK、1/2NPK 和不施肥, 其中全量 NPK 含尿素 150 kg N/hm^2 、过磷酸钙 $60 \text{ kg P}_2\text{O}_5/\text{hm}^2$ 和硫酸钾 $150 \text{ kg K}_2\text{O/hm}^2$) 和环境因子间的关系。结果表明: 各处理汉源花椒叶片 G_s 、 P_n 、 T_r 和 V_{pdl} 日变化均呈“单峰”型曲线, 其峰值分别出现在 10:00—12:00、10:00—12:00、14:00 和 14:00 左右, 没有出现光合“午休”现象; C_i 最低值出现在 10:00—12:00 左右; WUE 日变化呈“双峰”型曲线, 峰值分别出现在 10:00 和 16:00 左右, 但第二个峰值明显低于第一个峰值。NPK+50%FWC 和 1/2NPK+50%FWC 两处理叶片 P_n 日变化峰值出现在 12:00 左右, 而其他处理均出现在 10:00 左右。叶片 G_s 、 P_n 、 T_r 和 WUE 平均值均随施肥量的增加而增加, 而 C_i 和 V_{pdl} 平均值随施肥量的增加而降低。叶片 G_s 、 P_n 和 T_r 平均值随土壤水分含量的增加总体上呈先增加后降低的趋势变化; C_i 平均值总体上随土壤水分含量的增加而增加; WUE 平均值随土壤水分含量的增加而降低; V_{pdl} 平均值随土壤水分含量的增加呈先降低后增加的趋势变化。叶片 P_n 与地径 (D)、苗高 (H)、 D^2H 、叶绿素含量和 $\text{Chla}/\text{chl}b$ 比值呈显著正相关。为了促进植株生长和获得较高的叶片 P_n 和 WUE , 土壤水分应控制在 35.9%—46.7%FWC。叶片 G_s 、 P_n 和 T_r 与光合有效辐射强度 (PAR) 呈显著正相关, T_r 与气温的相关系数高于它与其他环境因子的相关系数, 提高叶片 P_n 的最佳 PAR 为 $1263.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。说明适宜的土壤水分含量和肥料施用量能延长汉源花椒叶片 P_n 达到峰值的时间, 对提高叶片 P_n 和 WUE 及促进植株生长具有重要作用; PAR 是影响叶片 G_s 和 P_n 的主要环境因子, 气温是影响叶片 T_r 的首要环境因子。

关键词: 汉源花椒; 水肥耦合; 光合作用; 蒸腾作用; 水分利用效率; 日变化

Coupling effects of water and fertilizer on diurnal variation of photosynthesis of *Zanthoxylum bungeanum* Maxim 'hanyuan' seedling leaf

WANG Jingyan¹, GONG Wei^{1,*}, BAO Xiulan, TANG Hailong¹, HU Wen², GOU Guojun³

¹ Sichuan Provincial Key Laboratory of Ecological Forestry Engineering, College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

² Hanyuan Forestry Bureau, Ya'an 625300, China

³ Hanyuan Science and Technology Bureau, Ya'an 625300, China

Abstract: A pot experiment was conducted to study the coupling effects of water and fertilizer on diurnal variation of stomatal conductance (G_s), intercellular CO_2 concentration (C_i), the net photosynthesis rate (P_n), the transpiration rate (T_r), water use efficiency (WUE), and the vapor deficit at the leaf surface (V_{pdl}) of the *Zanthoxylum bungeanum* Maxim

基金项目: 四川省“十二五”育种攻关项目 (2011NZ0098-10); 国家“十二五”科技支撑计划项目 (2011BAC09B05); 四川省科技富民强县项目、校地合作项目共同资助

收稿日期: 2014-07-05; **网络出版日期:** 2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gongwei@sicau.edu.cn

‘hanyuan’ seedling leaf. We also analyzed the relationships between photosynthesis properties and soil field water capacity (FWC), fertilization amount (including application of NPK, 1/2NPK and non-fertilizer, and the NPK contained 150 kg N/hm² of urea, 60 kg P₂O₅/hm² of calcium superphosphate, and 150 kg K₂O/hm² of potassium sulfate), and environmental factors. In all treatments, the diurnal variation of leaf G_s , P_n , T_r , and V_{pd} manifested itself as single-peak curves, with the peaks occurring approximately at 10:00—12:00, 10:00—12:00, 14:00, and 14:00, respectively, without a midday depression. Leaf C_i had a minimum value approximately at 10:00—12:00. The diurnal variation of leaf WUE looked like a double-peak curve, where the first and second peak occurred approximately at 10:00 and 16:00, respectively, but the second peak’s value was lower than the first one’s. The peak values of leaf P_n occurred approximately at 12:00 with the NPK+50% FWC and 1/2NPK+50% FWC treatments, but it occurred approximately at 10:00 with the other treatments. The mean value of leaf G_s , P_n , T_r , and WUE increased with the fertilization level, whereas the mean value of leaf C_i and V_{pd} decreased with the increase of the fertilization level. The variation patterns of the photosynthetic properties depended on the increase in soil water content. The mean value of leaf G_s , P_n , and T_r generally increased until reaching the maximum values and then declined; the mean value of leaf C_i and WUE generally increased; whereas the mean value of leaf V_{pd} decreased until reaching a minimum value and then increased. To improve plant growth and attain high leaf P_n and WUE , people should keep soil water content under 35.9—46.7 % FWC. Leaf P_n significantly and positively correlated with basal radium (D), seedling height (H), D²H, chlorophyll content, and the chlorophyll a/chlorophyll b ratio. Leaf G_s , P_n , and T_r significantly and positively correlated with photosynthetic active radiation (PAR), and leaf T_r correlated better with air temperature than with other environmental factors. The optimal PAR for leaf P_n was 1263.6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Our results suggest that appropriate soil water content and fertilizer application prolong the period when leaf P_n reaches the peak value, thereby increasing leaf P_n and WUE and promoting seedling growth. PAR seems to be the key environmental factor affecting leaf G_s and P_n , whereas air temperature is the most important environmental factor affecting leaf T_r .

Key Words: *Zanthoxylum bungeanum* Maxim ‘hanyuan’; coupling of water and fertilizer; photosynthesis; transpiration; water use efficiency; diurnal variation

光合作用是植物生长的重要生理过程之一,是构成植物生产力的最主要因素,是生态系统中物质循环与能量流动的基础和生物固碳的主要途径^[1]。因此,开展植物的光合特性研究有助于在栽培过程中采取适当的经营管理措施提高光合能力、增加经济产量和生物固碳量。植物光合效率的高低是植物本身光合特性的表现,也是光合有效辐射强度、大气 CO₂ 浓度、气温和空气相对湿度等环境因子及水肥调控等人为经营管理措施综合作用的结果。水分和养分是对植物生长最重要的两个限制因子,因而水肥管理是农林业生产中的核心问题^[2]。水肥耦合能较好地促进植物生长、提高水分和养分的利用效率,其效果比只进行水分管理或养分管理更好^[3]。花椒(*Zanthoxylum bungeanum*)为芸香科(Rutaceae)花椒属植物,在我国已有两千多年的栽培历史,是重要的香料树种和传统的药用植物,其产品具有浓郁的辛辣香味,有镇膈解腥、温中止痛和杀虫止痒之功效^[4]。花椒根系发达,固土能力强,能耐干旱贫瘠,但不耐涝,积水易死^[5],是一种结果早、收益好、用途广和价值高的生态经济树种,在绿山富民和促进山区经济发展中具有重要作用^[6]。目前,已对水分胁迫条件下花椒的抗旱性和光合特性^[7]及施肥条件下花椒的产量与品质^[4]等进行了研究。但有关水肥耦合对以上花椒相关指标影响的研究尚未见报道,这难以满足当前花椒产业发展的需要。因此,本研究以汉源花椒(*Zanthoxylum bungeanum* Maxim ‘hanyuan’)幼苗为研究对象,通过对水肥耦合处理叶片光合日变化的测定,探讨汉源花椒光合特性及其对水肥处理的响应,为汉源花椒的生产经营管理提供科学资料。

1 材料与方法

试验材料为汉源花椒(又名清椒、娃娃椒、子母椒和贡椒),主产于邛崃山脉大相岭泥巴山南麓,具有色泽

丹红、油重粒大、酥麻爽口、芳香浓郁等特点^[8],是四川农业大学、汉源县林业局和科技局相关工作人员共同努力选育出的四川省汉源县优良乡土花椒新品种,在 2013 年 4 月通过四川省林木品种审定委员会审定。供试土壤为汉源县泥巴山南麓的山地黄棕壤,在此土壤上长期进行花椒种植。采集 0—20 cm 土层土壤样品,土壤采回后风干去除植物残体,然后过 5 mm 筛。将过筛后的土壤充分混均后,多点采集有代表性的土壤样品共计约 1 kg 用于测定盆栽前土壤理化性质(有机质 16.0 g/kg、全氮 1.1 g/kg、全磷 0.6 g/kg、全钾 13.2 g/kg、碱解氮 110.5 mg/kg、速效磷 48.3 mg/kg 和速效钾 81.4 mg/kg、pH 6.7、田间持水量 36.2%);另外,取风干土 5.3 kg(相当于 5.1 kg 烘干土),其中 2/3 先装入花盆中(直径 20 cm,高 25 cm),另 1/3 与需加的肥料充分混匀后再装在上部,盆内土壤厚度约 20 cm。水肥试验采用土壤水分和施肥量二因素三水平,共计 9 个处理,每个处理重复 3 次,每个重复种植 3 盆;土壤水分设置为 30%、50% 和 70% 田间持水量(分别简称为 30%FWC、50%FWC 和 70%FWC);肥料采用 NPK 配施,施肥水平设置为全量 NPK(其中尿素 150 kg N/hm²,过磷酸钙 60 kg P₂O₅/hm²,硫酸钾 150 kg K₂O/hm²)、半量 NPK 和不施肥(分别简称为 NPK、1/2NPK 和 CK),盆内具体施肥量按单位面积进行折算,所有肥料均一次性施入。各处理分别为:处理 1 为 CK+30%FWC(简称为 T1),处理 2 为 1/2NPK+30%FWC(简称为 T2),处理 3 为 NPK+30%FWC(简称为 T3),处理 4 为 CK+50%FWC(简称为 T4),处理 5 为 1/2NPK+50%FWC(简称为 T5),处理 6 为 NPK+50%FWC(简称为 T6),处理 7 为 CK+70%FWC(简称为 T7),处理 8 为 1/2NPK+70%FWC(简称为 T8),处理 9 为 NPK+70%FWC(简称为 T9)。

在 3 月初将经催芽处理后的汉源花椒种子在每个装好土、施好肥并调好水分的盆中央附近均匀播种 10 粒,待出苗后适时间苗,最终保留 1 株能代表该盆平均生长状况的汉源花椒幼苗。实验在温室大棚内完成(本试验中温室大棚只避雨不控制温度和湿度),从实验开始到结束整个过程各处理土壤水分的调控采用称重法进行(每天傍晚通过称重计算水分损失量,并补充相应的水分量于盆内土壤中)。

在 8 月上旬选择 1 d 晴朗无云的天气,在每个水肥处理的每个重复内选取 1 株生长正常且能代表该重复中的平均生长水平的汉源花椒幼苗植株,并在被选植株相同叶位的叶片(从顶部向下第 3—5 片发育成熟的叶片)上进行光合指标测定。利用美国 LI-COR 生产的 LI-6400 便携式光合作用测定系统(使用自然光源透明叶室),测定汉源花椒叶片气孔导度(G_s)、胞间 CO₂ 浓度(C_i)、净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)和叶面饱和水汽压亏缺(V_{pd1}),同时测定气温、空气相对湿度、光合有效辐射强度(PAR)、大气 CO₂ 浓度,测定时间从 8:00—18:00 每隔 2 h 测定 1 次,测定过程中环境因子日变化如图 1。水分利用效率(WUE)采用叶片 P_n 与 T_r 的比值计算。在光合作用测定结束后,测定各处理植株地径和苗高及与光合作用测定中相同叶位叶片的叶绿素含量。地径和苗高分别采用游标卡尺和卷尺进行测定,叶绿素含量采用丙酮-乙醇混合液浸提比色法测定^[9]。

采用 SPSS 20.0 和 Excel 2007 软件对数据进行统计和分析,图中数据均为平均值±标准差,不同处理植株生长及叶片光合指标各变量之间的显著性检验采用单因变量多因素方差分析和最小显著极差法(SSR)。

2 结果与分析

2.1 不同水肥处理汉源花椒叶片气孔导度和胞间 CO₂ 浓度日变化

由图 2-A 和图 2-B 可知,汉源花椒叶片 G_s 和 C_i 在不同水肥条件下随时间的延长呈现出相同的变化规律,且不同水肥处理对两者的影响差异显著($P<0.05$)。叶片 G_s 从 8:00 左右开始随时间的延长而逐渐增加,在达到最大值后又随时间的延长而降低,但不同处理达到最大值的时间不同,NPK+50%FWC(T6)和 1/2NPK+50%FWC(T5)两处理在 12:00 左右达到最大值,而其他各处理在 10:00 左右达到最大值。叶片 C_i 的日变化规律与 G_s 恰好相反,呈现出从 8:00 左右开始随时间的延长而逐渐降低,达到最低值后又随时间的延长而逐渐增加,但不同处理达到最低值的时间不同,CK+50%FWC(T4)、1/2NPK+50%FWC(T5)和 NPK+50%FWC(T6)三处理在 12:00 左右达到最低值,而其他各处理在 10:00 左右达到最低值。在相同水分条件下,各时刻叶片 G_s 平均值施肥处理均高于不施肥处理,并随施肥量的增加而增加;相反,各时刻叶片 C_i 平均值施肥处理均低于不施肥处理,并随施肥量的增加而降低(表 1);不同施肥处理间的 G_s 和 C_i 均差异显著($P<0.05$);与

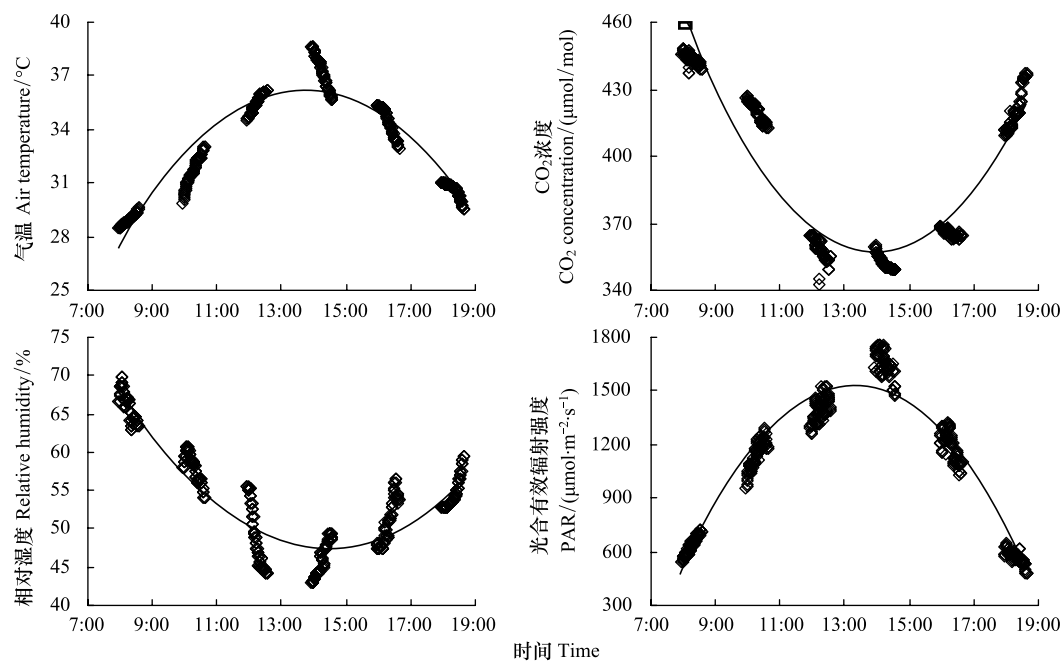


图1 气温、大气 CO₂ 浓度、空气相对湿度和光合有效辐射强度 (PAR) 日变化

Fig. 1 Diurnal variations of air temperature, ambient CO₂ concentration, ambient relative humidity and photosynthetic active radiation (PAR)

CK 处理相比,1/2NPK 和 NPK 处理的叶片 G_s 平均值分别增加 23.0%和 44.3%,叶片 C_i 平均值分别降低 6.1%和 10.3%。在相同施肥条件下,各时刻叶片 G_s 平均值为 50%FWC 最高,而 30%FWC 最低;各时刻叶片 C_i 平均值总体上为 70%FWC 最高,而 30%FWC 最低(表 1);不同水分处理间的 G_s 均差异显著($P<0.05$),50%和 70%FWC 处理间的 G_s 差异不显著($P>0.05$),但两处理均显著高于 30%FWC;与 70%FWC 处理相比,30%FWC 和 50%FWC 处理的叶片 G_s 平均值分别增加-63.6%和 18.2%,叶片 C_i 平均值分别降低 20.9%和 1.5%。

表 1 不同水肥处理叶片光合特性日平均值

Table 1 Mean values of leaf photosynthesis characteristic under different water and fertilizer treatments						
处理 Treatment	G_s ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	C_i ($\mu\text{mol/mol}$)	P_n ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	T_r ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	WUE ($\mu\text{mol CO}_2/\text{mmolH}_2\text{O}$)	V_{pdl} (MPa)
CK+30%FWC	0.0226±0.0009h	213.0±10.4e	4.086±0.241e	1.290±0.071f	3.270±0.232b	3.908±0.274a
1/2NPK+30%FWC	0.0327±0.0014g	199.3±6.1f	4.947±0.103d	1.485±0.077f	3.454±0.366b	3.757±0.270ab
NPK +30%FWC	0.0419±0.0012f	191.0±5.3f	6.656±0.115c	1.811±0.008e	3.867±0.182a	3.563±0.206abc
CK+50%FWC	0.0818±0.0033e	261.9±8.7ab	5.280±0.257d	2.851±0.042d	1.863±0.201c	3.010±0.158de
1/2NPK+50%FWC	0.1046±0.0014b	249.6±4.3cd	7.781±0.293b	3.738±0.144b	2.086±0.140c	2.909±0.193de
NPK+50%FWC	0.1260±0.0038a	239.9±4.7d	8.882±0.346a	4.087±0.172a	2.183±0.118c	2.773±0.153e
CK+70%FWC	0.0792±0.0028e	272.0±7.8a	2.842±0.111g	2.899±0.056d	1.002±0.074d	3.550±0.156abc
1/2NPK+70%FWC	0.0881±0.0022d	252.5±6.4bc	3.528±0.148f	3.140±0.178c	1.142±0.115d	3.421±0.176bc
NPK+70%FWC	0.0972±0.0071c	238.7±3.1d	3.946±0.021e	3.320±0.157c	1.220±0.044d	3.239±0.112cd

同列不同字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$)。

叶片气孔导度 (G_s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i)、净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r)、水分利用效率 (WUE)、叶面饱和水汽压亏缺 (V_{pdl});CK:不施肥(对照),NPK:全量氮磷钾,1/2NPK:半量氮磷钾,FWC:田间持水量。

2.2 不同水肥处理汉源花椒叶片净光合速率和蒸腾速率日变化

由图 2-C 和 2-D 可知,汉源花椒叶片 P_n 和 T_r 在不同水肥条件下随时间的延长均呈现出相同的变化规律,且不同水肥处理对两者的影响差异显著($P<0.05$)。叶片 P_n 和 T_r 从 8:00 左右开始随时间的延长而逐渐

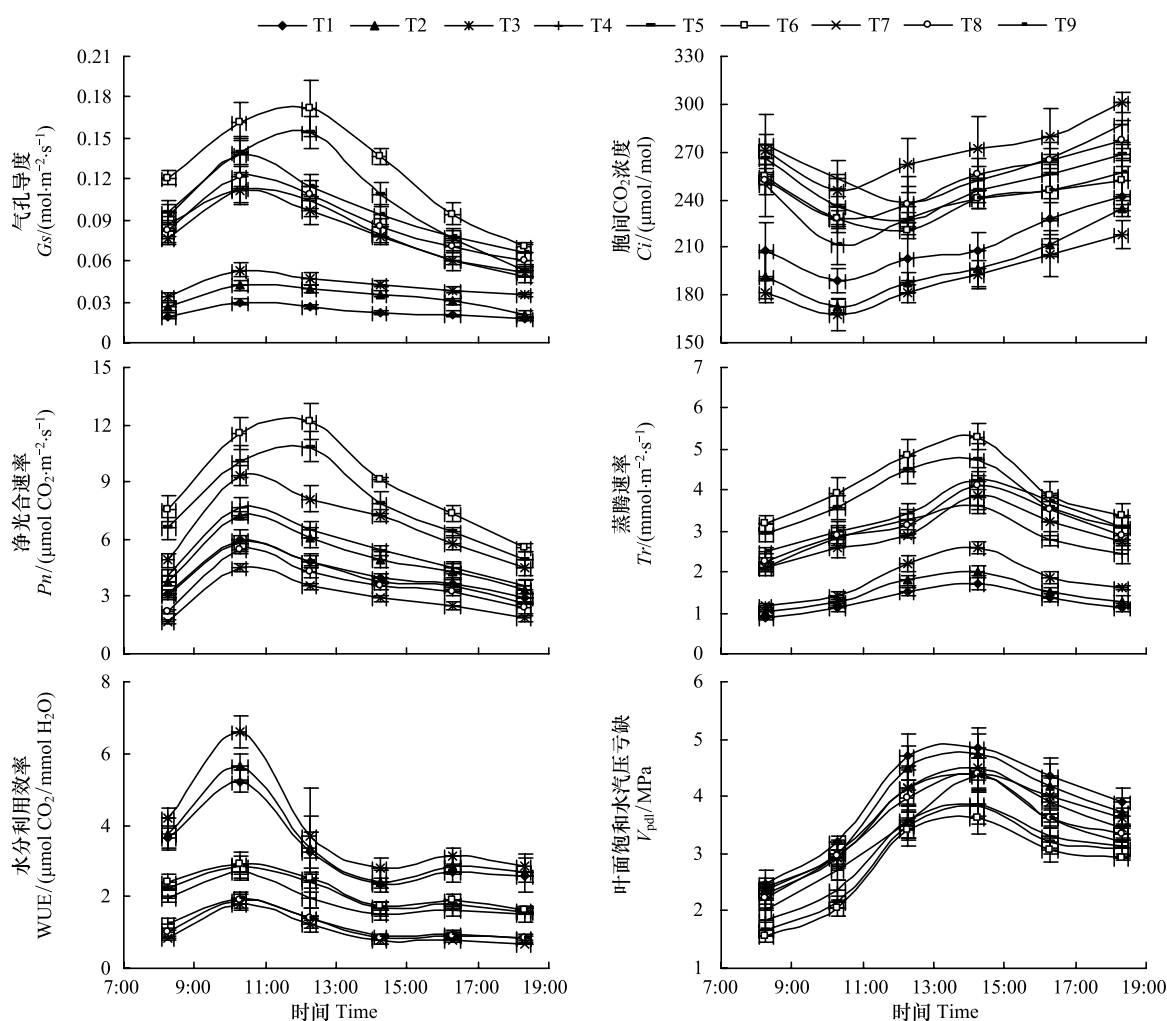


图2 不同水肥处理汉源花椒叶片气体交换参数日变化

Fig. 2 Diurnal variations of gas exchange parameters of *Zanthoxylum bungeanum* Maxim 'hanyuan' leaf under different water and fertilizer treatments

T1: CK+30%FWC, 不施肥+30%田间持水量; T2: 1/2NPK+30%FWC, 半量氮磷钾+30%田间持水量; T3: NPK+30%FWC, 全量氮磷钾+30%田间持水量; T4: CK+50%FWC, 不施肥+50%田间持水量; T5: 1/2NPK+50%FWC, 半量氮磷钾+50%田间持水量; T6: NPK+50%FWC, 全量氮磷钾+50%田间持水量; T7: CK+70%FWC, 不施肥+70%田间持水量; T8: 1/2NPK+70%FWC, 半量氮磷钾+70%田间持水量; T9: NPK+70%FWC, 全量氮磷钾+70%田间持水量。

升高,在达到最大值后又随时间的延长而降低,各处理叶片 Tr 均在 14:00 左右达到最大值,但不同处理叶片 Pn 达到最大值的时间不同,NPK+50%FWC (T6) 和 1/2NPK+50%FWC (T5) 两处理叶片 Pn 在 12:00 左右达到最大值,而其他各处理在 10:00 左右达到最大值。在相同水分条件下,各时刻叶片 Pn 和 Tr 平均值施肥处理均高于不施肥处理,并随施肥量的增加而增加(表1);不同施肥处理间的 Pn 和 Tr 均差异显著 ($P<0.05$);与 CK 处理相比,1/2NPK 和 NPK 处理的叶片 Pn 平均值分别增加 33.2% 和 59.6%,叶片 Tr 平均值分别增加 18.8% 和 30.9%。在相同施肥条件下,各时刻叶片 Pn 平均值为 50%FWC 最高,而 70%FWC 最低;各时刻叶片 Tr 平均值总体上为 50%FWC 最高,而 30%FWC 最低(表1);不同水分处理间的 Pn 和 Tr 均差异显著 ($P<0.05$);与 70%FWC 处理相比,30%FWC 和 50%FWC 处理的叶片 Pn 平均值分别增加 52.1% 和 112.7%,叶片 Tr 平均值分别增加 -51.0% 和 14.1%。

通过对叶片各时刻 Pn 平均值(y_1)与地径(x_1)、苗高(x_2)和 D^2H (x_3)(表2)的线型回归发现, Pn 与地径 ($y_1 = 11.626x_1 - 3.741$, $r = 0.945$, $P<0.01$)、苗高 ($y_1 = 0.082x_2 - 1.936$, $r = 0.952$, $P<0.01$) 和 D^2H ($y_1 =$

$0.048x_3 + 2.364$, $r = 0.958$, $P < 0.01$) 均呈显著正相关,说明叶片 P_n 的大小能较好地反映汉源花椒幼苗植株的生长状况。拟合叶片各时刻 P_n 平均值(y_1)与土壤水分(x_4)的一元二次方程式,发现两者关系显著($y_1 = -0.0075x_4^2 + 0.7003x_4 - 9.073$, $r = 0.819$, $P < 0.01$),由方程估算出适宜于叶片光净光合速率提高的最佳土壤含水量为 46.7%FWC。

表 2 不同水肥处理地径(D)和苗高(H)生长量及叶片叶绿素含量

Table 2 Base diameter (D) and height (H) growth, and leaf chlorophyll content under different water and fertilizer treatments

处理 Treatment	地径 Base diameter (cm)	苗高 Height (cm)	D ² H	叶绿素 Chlorophyll a/ (mg/g)	叶绿素 Chlorophyll b/ (mg/g)	总量 Total (mg/g)	叶绿素 a/b Chlorophyll a/b
CK+30%FWC	0.743±0.025e	79.4±5.0d	43.9±3.0e	0.765±0.021cd	0.365±0.012cd	1.129±0.033cd	2.093±0.013cd
1/2NPK+30%FWC	0.813±0.031cd	93.3±4.7c	61.7±3.7cd	0.831±0.047cd	0.391±0.022bc	1.221±0.059cd	2.131±0.144cd
NPK+30%FWC	0.847±0.015c	100.7±2.4b	72.2±3.4c	0.960±0.051b	0.429±0.036b	1.390±0.088b	2.240±0.071bc
CK+50%FWC	0.777±0.040de	95.0±4.5bc	57.2±3.7de	0.856±0.075c	0.398±0.031bc	1.253±0.102c	2.151±0.086cd
1/2NPK+50%FWC	0.980±0.046b	117.7±1.8a	113.1±8.8b	1.025±0.069b	0.436±0.037b	1.461±0.104b	2.358±0.088ab
NPK+50%FWC	1.043±0.070a	123.1±4.5a	134.0±20.7a	1.166±0.084a	0.486±0.029a	1.651±0.110a	2.399±0.084a
CK+70%FWC	0.540±0.026g	57.2±3.1f	16.8±2.6f	0.502±0.032f	0.283±0.016e	0.784±0.047f	1.773±0.038e
1/2NPK+70%FWC	0.627±0.025f	60.7±3.8f	23.9±2.7f	0.684±0.034e	0.338±0.025d	1.022±0.056e	2.028±0.089d
NPK+70%FWC	0.650±0.020f	69.7±3.0e	29.5±2.2f	0.743±0.043de	0.359±0.021cd	1.102±0.059de	2.071±0.088d

通过对汉源花椒叶片 $P_n(y_1)$ 与叶绿素 a(x_5)、叶绿素 b(x_6)、总叶绿素(x_7)和 Chla/ chlb 比值(x_8)的线型回归发现,叶片 P_n 与叶绿素 a($y_1 = 9.561x_5 - 2.675$, $r = 0.941$, $P < 0.05$)、叶绿素 b($y_1 = 28.553x_6 - 5.727$, $r = 0.891$, $P < 0.05$)、总叶绿素($y_1 = 7.238x_7 - 3.530$, $r = 0.934$, $P < 0.05$)和 Chla/ chlb 比值($y_1 = 8.883x_8 - 13.666$, $r = 0.869$, $P < 0.05$)均呈显著正相关。说明叶片叶绿素含量的高低及 Chla/ chlb 比值的大小能较好地反映汉源花椒幼苗植株的叶片 P_n 的大小。

2.3 不同水肥处理汉源花椒叶片水分利用效率和叶面饱和水汽压亏缺日变化

由图 2-E 和 2-F 可知,汉源花椒叶片 WUE 和 V_{pdl} 在不同水肥条件下随时间的延长均呈现出相同的变化规律,且不同水肥处理对两者的影响差异显著($P < 0.05$)。叶片 WUE 随时间的延长呈现出似“M”型波动变化,即从 8:00 左右开始随时间的延长呈先增加,在 10:00 左右达到第一个峰值,之后随时间延长而降低并在 14:00 左右降到较低值,在 16:00 左右升高到第二个峰值,然后又随时间延长而逐渐降低,但第二个峰没有第一个峰明显。叶片 V_{pdl} 从 8:00 左右开始随时间的延长而逐渐增加,在 14:00 左右达到最大值,之后又随时间的延长而降低。在相同水分条件下,各时刻叶片 WUE 平均值施肥处理高于不施肥处理,并随施肥量的增加而增加,相反, V_{pdl} 平均值施肥处理低于不施肥处理,并随施肥量的增加而降低(表 1);CK 与 1/2NPK 处理间的 WUE 差异不显著($P > 0.05$),但两处理均显著低于 NPK 处理($P < 0.05$),1/2NPK 与 CK 和 NPK 处理间的 V_{pdl} 差异均不显著($P > 0.05$),但 NPK 处理的 V_{pdl} 显著高于 CK 处理($P < 0.05$);与 CK 处理相比,1/2NPK 和 NPK 处理的叶片 WUE 平均值分别增加 8.9%和 18.5%,叶片 V_{pdl} 平均值分别降低 3.6%和 8.5%。在相同施肥条件下,各时刻叶片 WUE 平均值为 30%FWC 最高,而 70%FWC 最低;各时刻叶片 V_{pdl} 平均值均为 30%FWC 最高,而 50%FWC 最低(表 1);不同水分处理间的 WUE 和 V_{pdl} 均差异显著($P < 0.05$);与 70%FWC 处理相比,30%FWC 和 50%FWC 处理的叶片 WUE 平均值分别增加 214.9%和 82.3%,叶片 V_{pdl} 平均值分别增加 10.0%和-14.9%。

经分析发现,叶片各时刻 WUE 平均值(y_2)与土壤水分(x_4)呈显著线型负相关($y_2 = -0.0602x_4 + 5.2432$, $r = 0.965$, $P < 0.01$),而叶片各时刻 P_n 平均值与土壤水分呈显著抛物线型关系。通过调控土壤水分以获得较高的 P_n 和 WUE 应该是水资源匮乏区促进植物生长和水分高效利用的重要举措。因此,借助模糊数学的隶属函数法,对叶片各时刻 P_n 和 WUE 平均值数据进行转换(公式为: $X(u) = (X - X_{min}) / (X_{max} - X_{min})$),然后将各时刻 P_n 和 WUE 平均值的隶属度值累加后求其平均值(即,各时刻 P_n 和 WUE 平均值的综合值,简称为

Z_{Pn+WUE})。通过拟合 $Z_{Pn+WUE}(y_3)$ 与土壤水分 (x_4) 的一元二次方程发现,两者关系显著 ($y_3 = -0.00046 x_4^2 + 0.03304 x_4 + 0.02591$, $r = 0.897$, $P < 0.01$),由方程估算出能同时获得较高叶片 Pn 和 WUE 综合值的土壤含水量为 35.9% FWC。因此,综合土壤水分 (x_4) 与叶片各时刻 Pn 平均值 (y_1) 和 Z_{Pn+WUE} 的关系可以得出,土壤含水量在 35.9%—46.7% FWC 范围内既能保持较高的 Pn ,又能获得较高的 WUE 。

2.4 影响净光合速率的环境因子

由表 3 可知,气温、空气相对湿度和大气 CO_2 浓度与叶片 G_s 和 Pn 的相关性不显著,而与 Tr 相关性达到极显著水平;光合有效辐射强度与叶片 G_s 呈显著正相关,与 Pn 和 Tr 呈极显著正相关;叶片 Pn 与 G_s 呈极显著正相关,与 Tr 也呈正相关,但相关性不显著。叶片 G_s 和 Pn 与 PAR 的相关系数均高于其他环境因子,而 Tr 与气温的相关系数均高于其他环境因子。另外,通过拟合 $Pn(y_1)$ 与气温 (x_9)、相对湿度 (x_{10})、 CO_2 浓度 (x_{11}) 和 PAR (x_{12}) 的一元二次方程发现, Pn 与气温 ($y_1 = -0.05 x_9^2 + 3.45 x_9 - 54.28$, $r = 0.473$, $P > 0.05$)、相对湿度 ($y_1 = -0.004 x_{10}^2 + 0.379 x_{10} - 3.785$, $r = 0.257$, $P > 0.05$) 和 CO_2 浓度 ($y_1 = -0.0005 x_{11}^2 + 0.3487 x_{11} - 60.7903$, $r = 0.350$, $P > 0.05$) 相关性仍不显著,而与 PAR ($y_1 = -0.0000055 x_{12}^2 + 0.0142809 x_{12} - 2.8238286$, $r = 0.776$, $P < 0.01$) 相关性极显著(利用此方程可以估算最佳叶片净光合作用 PAR 为 $1263.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)。因此,光合有效辐射强度是影响汉源花椒叶片 G_s 和 Pn 的主要因子,而气温是影响叶片 Tr 的首要因子。

表 3 环境因子与净光合速率 (Pn)、蒸腾速率 (Tr) 和气孔导度 (G_s) 的相关性

Table 3 Correlation of environmental factors with net photosynthesis rate (Pn), transpiration rate (Tr) and stomatal conductance (G_s)

指标 Index	G_s	Pn	Tr	气温 Air temperature	相对湿度 Relative humidity	CO_2 浓度 CO_2 concentration	光合有效辐射 Photosynthetic active radiation
G_s	1.000	0.949 **	0.234	0.252	-0.152	-0.050	0.526 *
Pn	0.949 **	1.000	0.337	0.372	-0.286	-0.217	0.616 **
Tr	0.234	0.337	1.000	0.967 **	-0.914 **	-0.907 **	0.905 **

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

3 讨论

叶片上的气孔是外界 CO_2 输入和水蒸气输出的通道,气孔的开闭程度直接影响叶片 Pn 和 Tr ,叶片 G_s 能表征气体与水分的交换程度^[10]。有关花椒属植物叶片 G_s 日变化规律的报道有四种,包括“单峰”型、“双峰”型、“三峰”型和“N”型,如何立新等^[11]对椿叶花椒的研究发现,不同施肥条件下叶片 G_s 呈现出“单峰”型和“双峰”型两种变化规律,“单峰”型的峰值出现在 9:00,之后 G_s 均一直下降,而“双峰”型的峰值出现在 9:00 和 13:00;刘玲等^[1]的研究发现,10 个产地花椒叶片 G_s 日变化呈现出四种变化规律,其中循化花椒呈“三峰”型(峰值出现在 10:00、12:00 和 16:00),泰安花椒、武都花椒、汉源花椒、韩城花椒和豆椒呈“双峰”型(第 1 个峰值出现在 10:00;第二个峰值韩城花椒出现在 12:00,泰安花椒和武都花椒出现在 14:00,豆椒和汉源花椒出现 16:00),平顺花椒、涉县花椒和竹叶椒呈“单峰”型(峰值出现在 10:00),凤椒呈“N”型(峰值出现在 10:00,而谷值出现在 16:00)。本研究结果发现,汉源花椒幼苗叶片 G_s 日变化规律呈“单峰”型,不同处理峰值出现时间为 10:00 或 12:00 左右。叶片气孔是一个敏感性较高和具有自身调节作用的阀口,气孔的开放可促进气体交换、光合作用和蒸腾作用的进行,一定程度叶片可以通过蒸腾降温减免叶片在高温时的热损伤,而气孔的关闭可以防止植物过度水分消耗而出现水分极度亏缺的危险^[12]。因此,不同产地、不同品种或同一品种的花椒叶片 G_s 日变化出现不同的变化规律,应该与植株自身的特性、环境条件(如光照强度、空气湿度、气温、土壤水分供应状况等)和测定季节等因素及其综合影响有关。

光合作用是在光的照射下植物利用叶绿素将水和 CO_2 转化为碳水化合物,并释放出 O_2 的生物化学过程,它受内部因素和外界环境条件制约^[13]。有关花椒属植物叶片 Pn 日变化规律的报道有“单峰”型和“双峰”型两种,如何立新等^[11]对椿叶花椒的研究发现,不同施肥条件下叶片 Pn 均呈明显的“单峰”型变化规律,峰值

出现在 13:00;刘玲等^[1]的研究发现,10 个产地花椒叶片 P_n 日变化呈现出“单峰”型和“双峰”型两种变化规律,其中武都花椒、泰安花椒、涉县花椒、豆椒、凤椒、平顺花椒和韩城花椒均呈单峰型(凤椒和韩城花椒的峰值出现在 11:00,豆椒和武都花椒出现在 12:00,其他 3 种出现在 10:00),汉源花椒、循化花椒和竹叶椒呈“双峰”型(循化花椒第 1 和第 2 个峰值分别出现在 12:00 和 16:00 时,汉源花椒和竹叶椒第 1 和第 2 个峰值分别出现在 10:00 和 14:00)。本研究结果发现,汉源花椒幼苗叶片 P_n 日变化规律呈“单峰”型,不同处理峰值出现时间为 10:00 或 12:00 左右。导致叶片 P_n 日变化呈现出不同变化规律的原因与气孔因素和非气孔因素有关,前者是 G_s 下降阻止 CO_2 供应而使 P_n 降低,后者是叶肉细胞光合能力下降而导致 P_n 降低^[14]。本研究中,光合有效辐射强度随时间的延长而增大,最大值出现在 14:00 左右,之后随时间的延长而降低,然而汉源花椒叶片 P_n 随光合有效辐射强度的增大而增大,在 10:00 或 12:00 左右达到最大值后,随时间的延长而降低。出现这一现象的原因与中午的强光降低了叶片 PS II 光合反应中心活性及高温导致光合酶活性受到抑制有关^[15],使得温度和光照强度升高到一定强度后汉源花椒叶片 P_n 不再随光照强度的增加而增加。据报道,花椒的光饱和点为 $289.7\text{—}1105.8\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ ^[1,16-17]。本研究中估算得出 P_n 最大值出现在 PAR 为 $1263.6\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ 时,而 12:00—16:00 的光合有效辐射强度均远高于花椒的光饱和点,花椒光合作用在强光条件下的降低是它逃避高温干旱伤害的自我保护反应^[17]。

通过合理的经营管理措施提高 P_n 、延长光合作用时间和增加光合作用面积等是提高植物光能利用率的关键^[16]。王同朝等^[18]的研究发现,在不同水分条件下施磷可使小麦 P_n 和 WUE 分别增加 11.2%—15.6% 和 2.4%—19.1%;彭晚霞等^[19]的研究发现,施用有机肥和无机肥处理茶树 P_n 均显著高于不施肥处理;李小平等^[20]的研究发现,施肥能增加巨桉叶片 P_n 、 G_s 和 WUE ,并随施肥量的增加而增加;赵海波等^[21]的研究发现,小麦叶片 P_n 和 G_s 随施肥量增加而增加,而且合理的施肥量可以减弱甚至消除低施肥量和不施肥所导致的光合“午休”现象,进而延长光合作用时间;沈玉芳等^[22]研究发现,施肥可显著增加小麦根系生物量,扩大水分和养分的吸收空间和提高 WUE 。本研究也发现,施肥提高了汉源花椒叶片 P_n 、 G_s 和 WUE ,而且随施肥量的增加而增加;另外,还发现叶片 P_n 与地径、苗高和 D^2H 呈显著正相关。这与施肥能增加土壤有效养分含量和有利于植物吸收利用,进而促进植物生长有关。氮是叶绿素合成的必要成分,施氮可通过提高叶绿素含量而提高 P_n ,并抑制植物蒸腾;磷能促进叶绿素的合成,并在 ATP 反应中起关键作用,当磷素供应不足时植物叶片扩展受限会降低叶片同化面积而影响光合作用;钾能增加 G_s 和改善叶肉细胞的光合活性,进而提高叶片光合能力,并促进蛋白质合成、碳水化合物转移和细胞分裂^[21,23]。因此,通过合理施肥调节土壤有效养分的供应状况是促进汉源花椒生长、提高光合能力和增加 WUE 的关键。

水分是植物生长的重要条件和基础,土壤水分状况是影响植物光合作用和 WUE 的重要因素。Heitholt^[24]的研究发现,轻度的水分胁迫对小麦 WUE 没有影响,而严重的水分胁迫会使小麦 WUE 降低;刘杜玲等^[7]的研究发现,花椒三个品种叶片 P_n 平均值在轻度胁迫条件下比对照增加 3.2%—6.4%,而在中度和重度胁迫条件下比对照降低 28.4%—58.1%;李阳等^[25]对大果沙枣的研究及褚建民等^[26]对欧李幼苗的研究也发现,轻度胁迫可以提高叶片的光合作用;黄明丽等^[27]的研究发现,水分胁迫能显著增加小麦 WUE ,且在各水分胁迫条件下小麦 WUE 均随施肥量的增加而增加。本研究结果发现,汉源花椒叶片 P_n 和 G_s 随土壤水分含量的增加呈先增加后降低的变化趋势,而 WUE 随水分含量的降低呈持续增加的变化趋势,且在 30%FWC 和 70%FWC 条件下施肥和不施肥处理汉源花椒叶片 P_n 和 G_s 日变化峰值均出现在 10:00 左右时,而在 50%FWC 条件下施肥使 P_n 和 G_s 日变化峰值出现时间由不施肥时的 10:00 左右提升至 12:00 左右,这就延长了高光合作用时间和提高了光合效率。因此,适度的水分胁迫有利于 WUE 的提高,水分胁迫条件下合理的施肥可以缓解水分胁迫对植物生长的影响及促进植物光合能力和 WUE 的提高。水分胁迫条件下施肥除了能增加相应的土壤有效养分含量外,还能提高土壤的水势和水分有效性,使原来那部分对植物生长“无效”的水变成“有效”的水,进而让植物可以吸收更多的土壤水分以满足其生长^[28-29]。

叶绿素含量是反映植物光合能力的重要指标,水分胁迫条件下植物叶绿素含量的变化是植物对水分胁迫

程度的响应^[22,30]。刘杜玲等^[7]的研究发现,三个花椒品种叶绿素含量随着水分胁迫程度的增加均呈先增加后下降的变化趋势,轻度和中度胁迫条件下叶绿素含量增加,而重度胁迫条件下叶绿素含量降低;邹春静等^[30]的研究发现,沙地云杉叶绿素含量随水分胁迫程度的增强总体上呈先增加后下降的变化趋势;李少锋等^[31]的研究发现,水分胁迫条件下椿叶花椒叶绿素含量降低,且胁迫越严重叶绿素含量越低。本研究发现,汉源花椒叶片叶绿素含量随土壤水分含量的增加呈先增加后降低的变化趋势。轻度或中度水分胁迫下植物叶绿素含量的增加或降低可能与植物对环境因子的补偿和超补偿效应有关^[30],也可能与各种植物适宜的土壤水分含量范围不同有关。适宜的土壤水分含量有利于增加汉源花椒叶片叶绿素含量,而土壤水分含量过高或过低都不利于叶绿素含量的增加。水分胁迫条件下,叶绿素酶活性提高,叶绿素合成酶活性降低致使叶绿素合成受到抑制,叶绿素降解速率增加^[32],使叶肉细胞中叶绿体超微结构受到损伤和破坏,导致叶绿体希尔反应减弱、光系统Ⅱ活力降低以及电子传递和光合磷酸化受到抑制,最终引起 P_n 降低^[31],这是低水分含量条件下汉源花椒叶片叶绿素含量降低和 P_n 降低的原因。另外,土壤水分过多会导致植物叶片发黄失绿^[33],这是高水分含量条件下汉源花椒叶片叶绿素含量降低和 P_n 降低的原因。本研究还发现,施肥促进了各水分条件下汉源花椒叶绿素含量的增加,且叶绿素含量与 P_n 呈显著正相关。因此,在汉源花椒的栽培管理中适宜的水肥管理措施对增加叶绿素含量、提高光合和促进植株生长具有重要的作用。

4 结论

水肥藕合处理中,NPK+50%FWC 处理汉源花椒叶片 G_s 、 P_n 、 Tr 和 WUE 平均值及叶绿素含量和 $Chla/Chlb$ 比值最高,而 CK+70%FWC 处理最低;CK+70%FWC 处理叶片 C_i 最高,而 NPK+50%FWC 处理最低;CK+30%FWC 处理叶片 V_{pd} 最高,而 NPK+50%FWC 处理最低。叶片 P_n 、 WUE 和叶绿素含量随施肥量的增加而增加,在 30%—50%FWC 时随土壤水分含量的增加而增加,而在 50—70%FWC 时随土壤水分含量的增加而降低。叶片 P_n 的高低能反映汉源花椒植株的生长状况,叶绿素含量的多少对各水肥条件下叶片 P_n 具有较好的表征作用。土壤水分含量在 35.9%—46.7%FWC 范围内,可以同时获得较高叶片 P_n 和 WUE 。汉源花椒叶片 G_s 和 P_n 主要受环境因子中光合有效辐射强度的影响,而影响叶片 Tr 的首要环境因子是气温。因此,适宜的土壤水分含量及氮肥、磷肥和钾肥料施用量是提高汉源花椒叶片 P_n 和 WUE 的关键,对于提高水资源利用效率和促进汉源花椒光合产物的形成及植株生长具有重要的作用和意义。

参考文献 (References):

- [1] 刘玲,刘淑明,孙丙寅.不同产地花椒幼苗光合特性研究.西北农业学报,2009,18(3):160-165.
- [2] 李廷亮,谢英荷,任苗苗,邓树元,单杰,雷震宇,洪坚平,王朝辉.施肥和覆膜垄沟种植对旱地小麦产量及水氮利用的影响.生态学报,2011,31(1):212-220.
- [3] Bronson K F, Booker J D, Bordovsky J P, Keeling J W, Wheeler T A, Boman R K, Parajulee M N, Segarra E, Nichols R L. Site-specific irrigation and nitrogen management for cotton production in the southern high plains. *Agronomy Journal*, 2006, 98(1):212-219.
- [4] 孙丙寅,邓振义,康克功,张国桢.不同配方施肥对花椒产量和质量的影响.陕西农业科学,2006,(1):7-8,11.
- [5] 何腾兵,刘元生,李天智,钱晓刚.贵州喀斯特峡谷水保经济植物花椒土壤特性研究.水土保持学报,2000,14(2):55-59.
- [6] 王进闯,潘开文,吴宁,罗鹏,李富华.花椒农林复合生态系统的简化对某些相关因子的影响.应用与环境生物学报,2005,11(1):36-39.
- [7] 刘杜玲,刘淑明.不同花椒品种抗旱性比较研究.干旱地区农业研究,2010,28(6):183-189.
- [8] 肖岚,谷学权,孙俊秀,熊敏,唐英明,吕懋国,范文教.汉源花椒的产业发展现状与开发前景.中国调味品,2012,37(11):16-18.
- [9] 熊庆娥.植物生理学实验教程.成都:四川科学技术出版社,2003.
- [10] Gerber M A, Dawson T E. Genetic variation in stomatal and biochemical limitations to photosynthesis in the annual plant, *Polygonum arenastrum*. *Oecologia*, 1997, 109(4):535-546.
- [11] 何立新,何友军,李少锋.椿叶花椒幼苗施肥的生理特性响应.中南林业科技大学,2009,29(3):26-32.
- [12] 栾金花.干旱胁迫下三江平原湿地毛茛草光合作用日变化特性研究.湿地科学,2008,6(2):223-228.
- [13] 宋庆安,童方平,易霭琴,李贵,刘秀.几种乡土树种光合生理特性研究.湖南林业科技,2007,34(3):9-12.

- [14] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33(1): 317-345.
- [15] Epron D. Effects of drought on photosynthesis and on the thermotolerance of photosystem II in seedlings of cedar (*Cedrus atlantica* and *C. libani*). *Journal of Experimental Botany*, 1997, 48(10): 1835-1841.
- [16] 杨涛, 蔡艳江. 青花椒光合生理特性分析. *中国林副特产*, 2009, (3): 36-38.
- [17] 杨吉华, 王华田, 张光灿, 刘霞, 张军. 花椒光合特征及生物量分布规律的研究. *林业科技通讯*, 1996, (12): 26-27.
- [18] 王同朝, 李凤民, 王俊, 赵松岭, 卫丽. 分层供水施磷对春小麦光合性能、同化产物流向和水分利用效率的影响. *植物生态学报*, 1999, 23(2): 177-185.
- [19] 彭晚霞, 王克林, 宋同清, 曾馥平, 王久荣, 肖孔操. 施肥结构对茶树(*Camellia sinensis* (L.) Kuntze) 光合作用及其生态生理因子日变化的影响. *生态学报*, 2008, 28(1): 84-91.
- [20] 李小平, 王景燕, 王东, 胡庭兴, 陈宏志, 龚伟. 施肥水平对巨桉幼树叶片气体交换日变化的影响. *应用生态学报*, 2010, 21(11): 2734-2741.
- [21] 赵海波, 林琪, 刘义国, 姜雯, 刘建军, 翟延举. 氮磷肥施对超高产冬小麦灌浆期光合日变化及产量的影响. *应用生态学报*, 2010, 21(10): 2545-2550.
- [22] 沈玉芳, 李世清, 邵明安. 水肥空间组合对冬小麦光合特性及产量的影响. *应用生态学报*, 2007, 18(10): 2256-2262.
- [23] Mollier A, Pellerin S. Maize root system growth and development as influenced by phosphorus deficiency. *Journal of Experimental Botany*, 1999, 50(333): 487-497.
- [24] Heitholt J J. Water use efficiency and dry matter distribution in nitrogen- and water-stressed winter wheat. *Agronomy Journal*, 1989, 81(3): 464-469.
- [25] 李阳, 齐曼·尤努斯, 祝燕. 水分胁迫对大果沙枣光合特性及生物量分配的影响. *西北植物学报*, 2006, 26(12): 2493-2499.
- [26] 褚建民, 孟平, 张劲松, 高峻. 土壤水分胁迫对欧李幼苗光合及叶绿素荧光特性的影响. *林业科学研究*, 2008, 21(3): 295-300.
- [27] 黄明丽, 邓西平, 周生路, 赵玉宗. 二倍体、四倍体和六倍体小麦产量及水分利用效率. *生态学报*, 2007, 27(3): 1113-1121.
- [28] Aujla M S, Thind H S, Buttar G S. Fruit yield and water use efficiency of eggplant (*Solanum melongema* L.) as influenced by different quantities of nitrogen and water applied through drip and furrow irrigation. *Scientia Horticulturae*, 2007, 112(2): 142-148.
- [29] 董雯怡, 赵燕, 张志毅, 李吉跃, 聂立水. 水肥耦合效应对毛白杨苗木生物量的影响. *应用生态学报*, 2010, 21(9): 2194-2200.
- [30] 邹春静, 韩士杰, 徐文铎, 李道棠. 沙地云杉生态型对干旱胁迫的生理生态响应. *应用生态学报*, 2003, 14(9): 1446-1450.
- [31] 李少锋, 李志辉, 刘友全, 何友军. 水分胁迫对椿叶花椒抗氧化酶活性等指标的影响. *中南林业科技大学学报*, 2008, 28(2): 29-34.
- [32] Santos C V. Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves. *Scientia Horticulturae*, 2004, 103(1): 93-99.
- [33] Isiam M A, Macdonald S E. Ecophysiological adaptations of black spruce (*Picea mariana*) and tamarack (*Larix laricina*) seedlings to flooding. *Trees*, 2004, 18(1): 35-42.