



论文

荒漠植物梭梭群体和叶片水平气体交换对不同土壤水分的响应

高松^{①②}, 苏培玺^②, 严巧娣^①

① 台州学院生态研究所, 临海 317000;

② 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所临泽内陆河流域研究站, 兰州 730000

E-mail: lygs2008@163.com

收稿日期: 2010-01-26; 接受日期: 2010-02-08

国家自然科学基金(批准号: 91025026 和 31070359)资助项目

摘要 为揭示 C_4 荒漠植物梭梭的抗旱性和适应环境的光合作用特征, 在人工控制土壤水分条件下, 选择代表性植株, 使用改进同化箱和 LI-8100 土壤碳通量自动测量系统组成的群体光合作用测量系统进行测量. 该系统能够自动、连续观测, 在测量时光、温环境因子稳定, 能够准确测定植物的群体水平光合作用. 使用 LI-6400 测定叶片水平光合作用. 在相同土壤水分条件下, 群体与叶片水平光合速率存在极显著差异($P < 0.001$), 当土壤水分为田间持水量的 50%(土壤含水量约 10%)左右时梭梭的光合能力最强, 群体光合速率(CAP)日均值为 $6.22 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 叶片光合速率(P_n)日均值为 $20.18 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 群体为叶片水平的 30.8%. 升高或降低土壤水分, 梭梭的光合能力都下降. CAP 与 P_n 的线性回归关系为 $\text{CAP} = 0.20P_n + 1.82 (r^2 = 0.89, P < 0.001)$. 结果表明, 适宜的土壤含水量可显著提高梭梭群体和叶片的光合能力, 过高的土壤含水量不利于梭梭生长发育. 梭梭群体及叶片水平的气体交换对同一水分条件有近似的响应趋势, 利用拟合公式, 可从叶片水平推算出群体水平的光合速率.

关键词荒漠植物
梭梭
同化箱
群体光合作用
叶片水平光合作用

水分短缺是限制干旱地区植物生产力的主要因素^[1,2]. 近年来, 在植物对旱生环境的响应与适应方面进行了较多研究^[3-9]. 梭梭(*Haloxylon ammodendron*)是一种典型的 C_4 植物, 其耐干旱贫瘠和盐分的能力很强, 在干旱环境下具有较高的固碳能力和生物量, 适应高温强光环境, 光饱和点、光合速率及水分利用效率(water use efficiency, WUE)等都较高^[10-12]. 对梭梭的研究主要集中在群落分布特征、生理特性、梭梭人工林地固沙等方面^[13]. 其中生理特征研究主要集中在梭梭的抗逆性^[14]及叶片水平的光合特性^[12,15]等方面, 而梭梭的群体光合作用特征尚未见报道, 也缺乏群体和叶片水平的比较研究.

在植物光合作用研究中, 以植物对 CO_2 的同化能力来描述时, 常用叶片和群体两个层次表示^[16-18], 其中群体可以理解为单一植物冠层中叶片组成的群体或多个植物冠层组成的群体. 群体的地上部分, 尤其是叶面积的大小反映了物质生产源的大小, 而群体光合能力又反映了生产源的物质合成强度, 因此,

英文版见: Gao S, Su P X, Yan Q D, et al. Canopy and leaf gas exchange of *Haloxylon ammodendron* under different soil moisture regimes. Sci China Life Sci, 2010, 53: 718-728, doi: 10.1007/s11427-010-4013-5

群体光合能力可以用来衡量植物群体生成干物质的能力^[19,20]. 许多研究表明, 群体光合作用是一个复杂的过程, 易受各种环境及植物本身因素的影响, 如光强、温度、植物的水分营养状况、叶面积指数、不同发育阶段及一天中的不同时间等^[21]. 准确测量植物的群体光合作用, 是理解植物群体适应环境的前提.

配合红外气体分析仪使用的同化箱能够测量植物冠层的 CO_2 和水蒸气的通量^[22~24], 对于在野外条件下研究群体光合作用对环境及调控因子的响应具有重要的作用^[25,26]. 但一般同化箱主要存在以下缺点: ① 同化箱的使用在一定程度上影响了冠层的微气候条件, 增加了温度和水蒸气压差(vapor pressure deficit, VPD), 易造成测定结果的偏差; ② 未考虑土壤呼吸对测定的影响, 亦影响了测定结果; ③ 使用的材料透光率不够高, 操作性和可靠性都较差; ④ 不能自动测量, 易造成大量时间和精力浪费. 本研究使用的同化箱, 针对以上缺点进行了显著改进, 首先在同化箱内加装了制冷风扇, 根据外界空气温度, 自动调节箱体内部的空气温度, 使箱体内部的微环境最大程度地保持在自然状态下; 其次, 同化箱箱体采用亚克力材料, 透光率高且坚固耐用; 最后, 本研究使用的群体光合作用测量系统, 可以自动、连续进行测量. 研究梭梭群体及叶片水平气体交换参数对不同土壤水分条件的响应, 旨在: ① 探索梭梭群体及叶片水平光合作用、蒸腾作用和水分利用效率对不同土壤水分的响应; ② 得出能够使梭梭具有较高光合速率和水分利用效率的土壤水分范围; ③ 探讨梭梭群体与叶片水平气体交换参数的关系; ④ 深入理解 C_4 木本植物适应环境的生理机制, 为荒漠生态系统保育提供科学依据.

1 材料与方法

1.1 实验区概况

实验区位于甘肃省河西走廊中段临泽县北部 ($39^\circ 19' \sim 39^\circ 21' \text{N}$, $100^\circ 02' \sim 100^\circ 21' \text{E}$), 属于干旱荒漠气候类型, 海拔 1370 m, 多年平均降水量 117 mm, 70% 的降水发生在 6~9 月间, 年潜在蒸发量 2390 mm, 为降水量的 20 多倍; 年均气温 7.6°C , 最高气温 39.1°C , 最低 -27°C , $\geq 10^\circ \text{C}$ 的年积温为 3088°C , 无霜期 165 天. 年日照时数为 3045 h. 干旱、高温和多风是其主要气

候特点.

1.2 实验设计

2007 年初, 在中国科学院寒区旱区环境与工程研究所临泽内陆河流域研究站荒漠植物研究区, 用壁厚 1.7 cm, 内径 60 cm 的硬 PVC 管, 以及厚 2 cm 的塑料板材, 焊接建成封底控水实验装置, 深度在 1~4 m 之间, 共 3×6 个, 埋于地下, 按照自然状况分层回填土壤, 土壤类型为风沙土, 土壤水分物理常数见表 1.

2007 年 6 月, 将 3 年生梭梭幼苗移植入控水装置内, 共设 4 种水分处理(表 2), 每种 3 个重复, 同时加装遮雨篷以排除降雨对实验的影响. 从 2008 年 5 月起进行控水实验, 每隔 2 天取控水装置内 10, 20, 30 cm 深度的土样使用烘干法测定土壤质量含水量, 根据实验设计土壤含水量与实际土壤含水量的差值计算装置内的需水量, 于第 2 日清晨向装置内缓缓注入所需水量, 使不同处理条件下梭梭主要根系分布层 (10~30 cm) 内的土壤含水量保持在设计水平. 保持 100 天后, 从 8 月中旬起选择晴朗天气测定梭梭的群体光合速率和蒸腾速率(transpiration rate, T_r) 日变化, 随后在同等天气条件下, 测定土壤呼吸速率和土壤蒸发速率日变化.

1.3 群体光合作用测量原理及计算

该群体光合作用测量系统由 LI-8100 闭路式土壤碳通量自动测定系统(LI-COR, 美国)和北京力高泰科技有限公司设计制作的同化箱组成, LI-8100 是美国 LI-COR 公司生产的用于土壤碳通量测量的仪器, 采用红外气体分析仪测量 CO_2 和 H_2O 的浓度. 同化

表 1 实验区土壤水分物理常数

土壤深度(cm)	土壤容重(g cm^{-3})	田间持水量(%)	饱和含水量(%)
0~10	1.46	20.6	27.4
10~20	1.48	20.8	27.5
20~30	1.45	20.4	27.1

表 2 不同处理下梭梭根系分布层(10~30 cm)土壤质量含水量

处理	与田间持水量比较(%)	土壤含水量(%)
I	90 ± 10	18.4 ± 2.0
II	50 ± 10	10.2 ± 2.0
III	20 ± 5	4.1 ± 1.0
IV	5 ± 2	1.0 ± 0.4

箱的长宽高均为 50 cm, 使用透光率大于 95% 的亚克力材料制成; 同化箱内加装两个混合风扇, 可以保证箱内的气体混合均匀; 箱体内外温度由两个温度传感器实时检测, 在箱体一侧壁上的电子制冷元件可使密封测量过程中的箱内温度与外界基本保持一致; 箱体上下边缘均由密封条密封以保证气密性; 上盖和箱体的侧壁用一个小气缸连接, 气缸由小型压缩机驱动运行, 以控制上盖的打开和关闭. 同化箱由 LI-8100 控制, 设置好测量参数后, 仪器可以自动运行.

群体光合作用测定系统的工作原理如图 1 描述, 在测量开始后, 同化箱内的气体经混合风扇混匀后, 通过出气口进入 LI-8100 内部的红外气体分析仪 (IRGA) 中, 测量 CO_2 和 H_2O 的浓度后再通过进气口返回到同化箱中, 构成闭路系统.

根据质量守恒, 可以得出以下方程^[27]:

$$-A \cdot \text{CAP} = V_A \cdot \rho \cdot \left(\frac{\partial C}{\partial t} - n \frac{\partial C_s}{\partial t} \right) + F_1 \cdot C_1 - F_2 \cdot C_2, \quad (1)$$

$$A \cdot \text{CAT} = V_A \cdot \rho \cdot \left(\frac{\partial W}{\partial t} - n \frac{\partial W_s}{\partial t} \right) + F_1 \cdot W_1 - F_2 \cdot W_2, \quad (2)$$

CAP (canopy apparent photosynthetic rate) 是群体光合速率 ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); A 为植物冠层的总叶面积 (m^2); V_A 是群体光合作用测定系统的总体积 (m^3), 为同化箱距地面高度 (放置好特制基座后测量其上沿与内部地面的距离) 与土壤面积 (0.25 m^2) 的乘积和同化箱的体积 (0.125 m^3) 之和; ρ 是空气密度 (mol m^{-3}); $\frac{\partial C}{\partial t}$ 是进行群体光合作用测定过程中使用同化箱测定的 CO_2 变化速率 ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ s}^{-1}$); $\frac{\partial C_s}{\partial t}$ 是进行土壤呼吸测定过程中使用 20 cm 测量室测定的 CO_2

变化速率 ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ s}^{-1}$); F_1 是空气从同化箱流向红外气体分析仪 (IRGA) 的流速 (mol s^{-1}); F_2 是空气从 IRGA 返回至同化箱的流速 (mol s^{-1}); C_1 和 C_2 分别是流出和进入同化箱的 CO_2 浓度 ($\mu\text{mol mol}^{-1}$).

CAT (canopy apparent transpiration rate) 是群体蒸腾速率 ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); $\frac{\partial W}{\partial t}$ 是进行测定过程中使用同化箱测定的 H_2O 变化速率 ($\text{mmol H}_2\text{O mol}^{-1} \text{ s}^{-1}$); $\frac{\partial W_s}{\partial t}$ 是进行土壤呼吸测定过程中使用 20 cm 测量室测定的 H_2O 变化速率 ($\text{mmol H}_2\text{O mol}^{-1} \text{ s}^{-1}$); W_1 和 W_2 分别是流出和进入同化箱的 H_2O 浓度 (mmol mol^{-1}), 其他参数相同.

n 为转化系数, 表示将 20 cm 测量室测得的 $\frac{\partial C_s}{\partial t}$

转换为在同化箱所覆盖的土壤面积 (S_A) 上及群体光合作用测定系统的总体积 (V_A) 内由土壤呼吸所引起的 CO_2 变化速率, 根据下式计算:

$$n = \frac{S_A \cdot V_C}{V_A \cdot S_C}, \quad (3)$$

S_A 是同化箱覆盖的土壤面积, 为 0.25 m^2 , V_A 是群体光合作用测定系统的总体积 (m^3), S_C 是 20 cm 测量室覆盖的土壤面积 (0.03 m^2), V_C 是植物根系和土壤呼吸作用测定系统的总体积 (m^3), 为 20 cm 测量室距地面高度 (放置好土壤环后测量其上沿与内部地面的距离) 与土壤面积 (S_C) 的乘积和 20 cm 测量室的体积 ($4.82 \times 10^{-3} \text{ m}^3$) 之和.

如图 1 所示, 因为 LI-8100 与同化箱构成一个闭路系统, 并保证了系统的气密性, 所以在系统稳定运行一定时间后可以认为 $F_1 \approx F_2$. 同时, IRGA 对 CO_2 没有吸附, 所以 $C_1 \approx C_2$. 空气密度根据下式计算:

$$\rho = \frac{P}{(T + 273.15) \cdot R}, \quad (4)$$

公式 (4) 中 P 是大气压 (Pa), T 为同化箱内的空气温度 ($^{\circ}\text{C}$), R 是气体常数 ($8.314 \text{ Pa m}^3 \text{ mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$), 故 (1) 和 (2) 式可简化为:

$$\text{CAP} = - \frac{V_A \cdot P \cdot \left(\frac{\partial C}{\partial t} - n \frac{\partial C_s}{\partial t} \right)}{A \cdot (T + 273.15) \cdot R}, \quad (5)$$

$$\text{CAT} = - \frac{V_A \cdot P \cdot \left(\frac{\partial W}{\partial t} - n \frac{\partial W_s}{\partial t} \right)}{A \cdot (T + 273.15) \cdot R}. \quad (6)$$

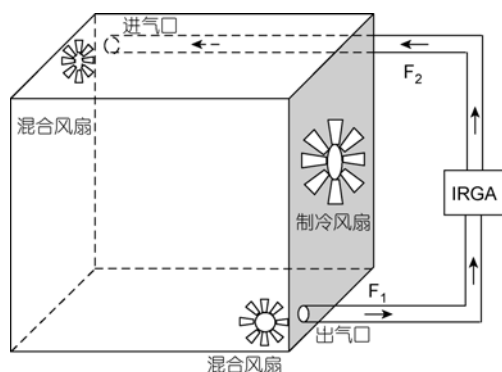


图 1 群体光合作用测定系统示意图

LI-8100 自动记录了大气压 $P(\text{kPa})$ 和同化箱内的空气温度 $T(^{\circ}\text{C})$. 全天测量结束后, 采集测定树冠同化枝(梭梭的叶片严重退化, 当年生嫩枝为光合器官, 也叫同化枝), 用 LI-3100 叶面积仪测量出精确的叶面积 A , $\frac{\partial C}{\partial t}$ 和 $\frac{\partial C_s}{\partial t}$ 由 LI-8100 附带的软件 FV8100 计算得出, $\frac{\partial W}{\partial t}$ 和 $\frac{\partial W_s}{\partial t}$ 通过与时间 t 对应的 H_2O 浓度线性回归求得.

CAW(canopy apparent water use efficiency)是群体水分利用效率($\text{mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$), 由下式计算得到:

$$\text{CAW} = \frac{\text{CAP}}{\text{CAT}}. \quad (7)$$

土壤呼吸速率 R_s (soil respiration rate, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)和土壤蒸发速率 E_s (soil evaporation rate, $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)通过下式计算得到:

$$R_s = \frac{V_c \cdot P \cdot \frac{\partial C_s}{\partial t}}{S_c \cdot (T + 273.15) \cdot R}, \quad (8)$$

$$E_s = \frac{V_c \cdot P \cdot \frac{\partial W_s}{\partial t}}{S_c \cdot (T + 273.15) \cdot R}. \quad (9)$$

1.4 群体光合作用的测量

进行群体光合作用测定时, 提前 1 天将特制的测量基座架在待测梭梭的控水装置上沿, 在基座外围与控水装置间的空隙处填入土壤并压实, 以保证测量系统的气密性. 测量基座为特制的正方形不锈钢框架, 内部边长 49 cm, 外部边长 51 cm, 高 3 cm. 测量时将同化箱放置于基座上, 与 LI-8100 构成闭路系统. 观测时间为当地时间的 8:00~18:00, 测定间隔 1 h, 测量时间为 5 min, 重复 3 次取平均值.

1.5 土壤呼吸作用的测量

土壤呼吸是指土壤中产生 CO_2 的所有代谢作用, 它包括 3 个生物学过程(即土壤微生物的呼吸、植物的根系呼吸及土壤无脊椎动物的呼吸)和一个非生物学过程, 即含碳矿物质的化学氧化作用等^[28].

土壤呼吸作用使用 LI-8100 与其配置的 20 cm 便携测量室(8100-103)进行测定. 在测定群体光合作用后, 接着在同等天气条件下, 在控水装置内靠近测量

植株, 选择土壤表面均匀一致的位置进行土壤呼吸测定. 在每次测定前 1 天将 8100-103 土壤环嵌入土壤中, 使其上沿高出地面 2~3 cm. 土壤环是直径 20 cm, 高 11.4 cm 的 PVC 管, 嵌入土壤的过程中尽量使土壤环保持竖直, 减小对土壤结皮的破坏和对土壤的扰动. 经过 24 h 平衡后, 土壤呼吸速率会恢复到放置土壤环之前的水平. 此时开始对土壤呼吸速率进行连续测定. 观测时间为当地时间的 8:00~18:00, 测定间隔 1 h, 测量时间为 2 min, 重复 3 次取平均值.

1.6 叶片水平光合作用测定

在进行群体光合作用测定的同时, 使用 LI-6400 便携式光合作用测定系统(LI-COR, 美国)测定叶片水平的光合作用. 在所测植株冠层上部的阳面选择成熟同化枝, 使用底部不透明的 2 cm×6 cm 的狭长叶室(6400-11)进行活体测定, 每次测定重复 3 次. 测定结束后, 采集测定同化枝, 用 LI-3100 叶面积仪测量出精确的叶面积后, 输入 LI-6400 主机重新计算数据.

1.7 统计分析

梭梭群体及叶片水平光合生理参数的对比分析采用单因素方差分析法(one-way ANOVA), 同一指标不同处理之间的多重比较采用最小显著差数法(LSD 法), 在 SPSS 11.5 软件下运行. 使用 Origin 7.0 软件作图.

2 结果与分析

2.1 气象因子的日变化

由图 2 可见, 在 8 月中旬, 研究区光合有效辐射在 12:00 达到最大值, 为 $1905 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ ns}^{-1}$; 空气温度在 14:00 达到最高, 为 37.4°C , 至 18:00 降至 31.1°C . 空气相对湿度从上午开始一直呈下降趋势, 至 15:00 达到全天最低值, 为 11.3%, 随后开始回升, 全天(8:00~18:00)平均值为 $(15.9 \pm 1.4)\%$; 环境 CO_2 浓度的全天最低值出现在 14:00, 为 $369.6 \mu\text{mol mol}^{-1}$, 全天平均为 $(372.6 \pm 1.0) \mu\text{mol mol}^{-1}$.

2.2 同化箱与 20 cm 测量室内空气温度的变化

对于闭合的同化箱, 其内空气温度受光照强度和测量时间的影响最大^[29]. 由图 2(A)可见, 当地时间 12:00 光合有效辐射最高. 此时群体光合作用测定

过程中同化箱内空气温度的变化见图 3(A). 可以看出, 当同化箱上盖关闭后, 箱内的气温直线上升, 当升高了 2.7°C 左右(90 s 左右)时, 制冷风扇使温度上升的速度显著降低, 开始控温后的 210 s 内箱内气温仅升高了 0.7°C 左右, 整个测定过程中, 箱内温度升高未超过 3.5°C , 这是在光照强度最大时的同化箱内外温差, 说明在测定过程中同化箱内外温差一般在 3.5°C 以内.

由于同化箱的体积较大(0.125 m^3), 为保证箱体内部的气体混合均匀, 将测定过程中的前 90 s 设为无效测量时间(dead band), 从测量的第 91 s 开始计算 CO_2 和 H_2O 的变化速率, 有效测量时间为 210 s, 因为有效测量时间越短, 测量的偶然性就越大, 在条件允许的情况下延长有效测量时间, 能够最大限度地保证测量数据的真实性.

当地时间 12:00 土壤呼吸作用测定过程中 20 cm

测量室内空气温度的变化见图 3(B), 可见, 由于测量室不透明, 失去光能产生的热量, 使测定初期测量室内的气温开始下降, 当与外界热量交换达到平衡后, 测量室内的气温基本保持稳定. 总体上看, 气温下降不明显($<0.8^{\circ}\text{C}$). 土壤呼吸的测定时间为 120 s, 其中无效测量时间为前 30 s, 有效测量时间为 90 s.

2.3 土壤呼吸速率、蒸发速率的日变化

图 4(A)是在不同土壤水分条件下的土壤呼吸速率日变化, 处理 I, II, III 和 IV 的土壤呼吸速率日平均值分别为 (1.12 ± 0.03) , (1.08 ± 0.05) , (1.21 ± 0.07) 和 $(0.62 \pm 0.02)\text{ }\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$. 分析表明, 处理 I, II, III 分别显著高于处理 IV ($P < 0.001$), 而三者之间差异不显著 ($P > 0.05$). 图 4(B)是不同土壤水分条件下的土壤蒸发速率的日变化, 处理 I, II, III 和 IV 的土壤蒸发速率日平均值分别为 (0.32 ± 0.04) , (0.26 ± 0.04) ,

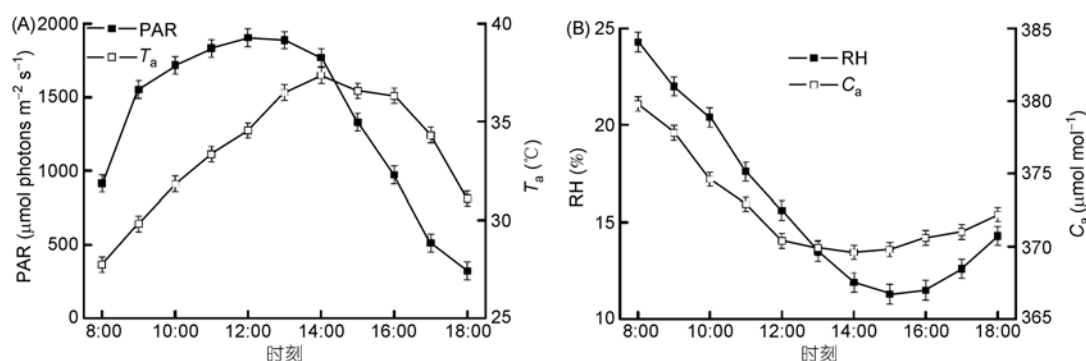


图 2 8 月中旬气象因子日变化曲线

PAR: 光合有效辐射(photosynthetically active radiation); T_a : 空气温度(air temperature); RH: 空气相对湿度(relative humidity of air); C_a : 环境 CO_2 浓度(ambient CO_2 concentration)

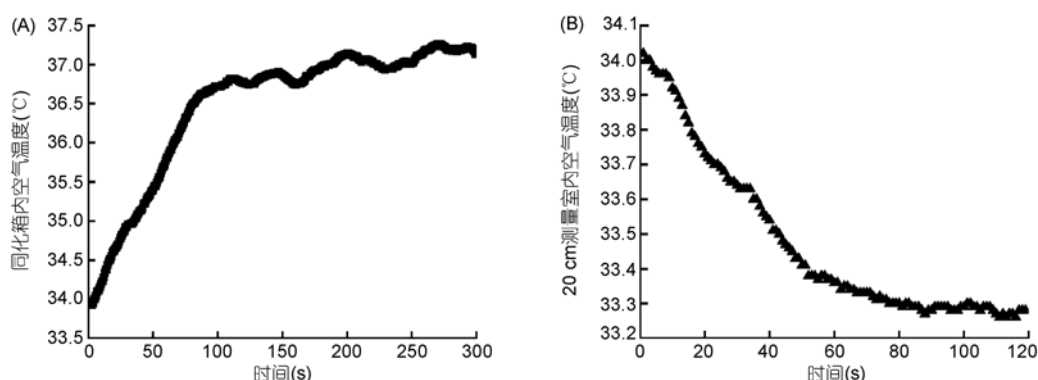


图 3 12:00 测定过程中同化箱和 20 cm 测量室内空气温度的变化

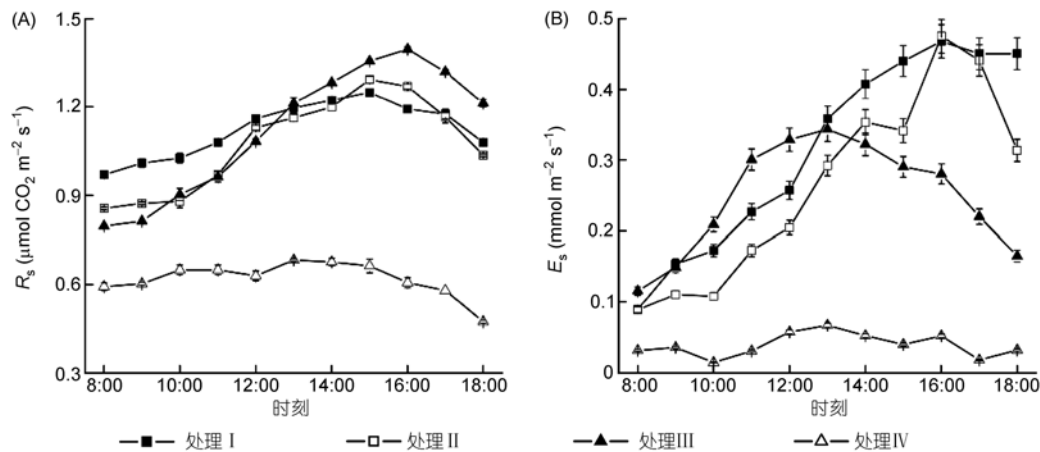


图 4 土壤呼吸速率、蒸发速率的日变化

(A) 土壤呼吸速率; (B) 土壤蒸发速率

(0.25 ± 0.02) 和 (0.04 ± 0.004) $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. 分析表明, 处理 I, II, III 分别显著高于处理 IV ($P < 0.001$), 而三者之间差异不显著 ($P > 0.05$).

2.4 梭梭群体光合速率、蒸腾速率及水分利用效率日变化

不同土壤水分条件下梭梭群体光合速率的日变化均为单峰曲线(图 5(A)), 都在 11:00 左右达到最大值, 随后逐渐降低. 各处理间比较, 处理 II 的群体光合速率最高, 最大值为 $8.65 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 日均值(8:00~18:00)为(6.22 ± 0.46) $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 处理 I 与处理 III 的日均值分别为(5.09 ± 0.34)和(4.58 ± 0.31) $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 处理 IV 为(3.59 ± 0.32) $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. 分析表明, 处理 II 显著高于其他各种处理, 处理 I 显著高于处理 IV, 而与处理 III 差异不显著. 在上午(8:00~11:00), 处理 II 的平均值显著高于处理 III 和 IV, 而与处理 I 差异不显著; 处理 I 显著高于处理 IV, 而与处理 III 差异不显著. 到中午(12:00~14:00), 处理 II 明显高于其他 3 种处理; 处理 I 明显高于处理 IV, 而与处理 III 差异不显著. 在下午(15:00~18:00), 依然是处理 II 最高, 明显高于处理 III 和 IV, 而与处理 I 差异不显著; 处理 I 和 III 显著高于处理 IV.

不同土壤水分条件下, 梭梭群体蒸腾速率的日变化趋势基本相同(图 5(B)), 在 14:00 左右达到最大值, 随后逐渐降低. 可见, 处理 I 的蒸腾速率最高, 最大值为 $10.61 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 日均值(8:00~18:00)为(7.65 ± 0.86) $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 而处理 II, III 和 IV 的

日均值分别为(6.70 ± 0.74), (5.57 ± 0.67) 和 (4.37 ± 0.46) $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. 表明梭梭 CAT 随着土壤水分含量的降低而降低. 处理 I 显著高于处理 III 和 IV, 而与处理 IV 差异不显著; 处理 II 和 III 显著高于处理 IV. 对不同时段比较表明, 上午(8:00~11:00)各处理间差异不显著; 中午(12:00~14:00)各处理间均具有显著性差异; 下午(15:00~18:00)处理 I 和 II 明显高于处理 III 和 IV.

不同土壤水分条件下, 梭梭群体水分利用效率的日变化均呈下降趋势(图 5(C)), 处理 II 的 CAW 最高, 在 8:00 为 $3.58 \text{ mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$, 日均值为(1.21 ± 0.29) $\text{mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$; 处理 III 和 IV 的日均值分别为(1.10 ± 0.26)和(1.05 ± 0.23) $\text{mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$; 处理 I 最低, 为(0.91 ± 0.24) $\text{mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$; 各处理间的日平均 CAW 均无显著性差异. 在全天各时段、各处理间的 CAW 也均无显著性差异.

2.5 梭梭叶片水平光合速率、蒸腾速率及水分利用效率的日变化

各种处理条件下梭梭叶片水平的净光合速率(net photosynthetic rate, P_n)的日变化均呈单峰曲线(图 6(A)), 从 8:00 开始逐渐升高, 最大值出现在 11:00, 然后逐渐降低. 处理 II 的 P_n 最高, 其最大值为 $29.79 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 日均值为(20.18 ± 2.51) $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; 处理 I 与 III 日均值分别为(15.76 ± 2.05)和(14.29 ± 1.67) $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 处理 IV 为(10.80 ± 1.34) $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. 分析显示, 处理 II 显著高于其他 3 种处理, 处理 I 和 III 显著高于处理 IV. 分不同时段比较

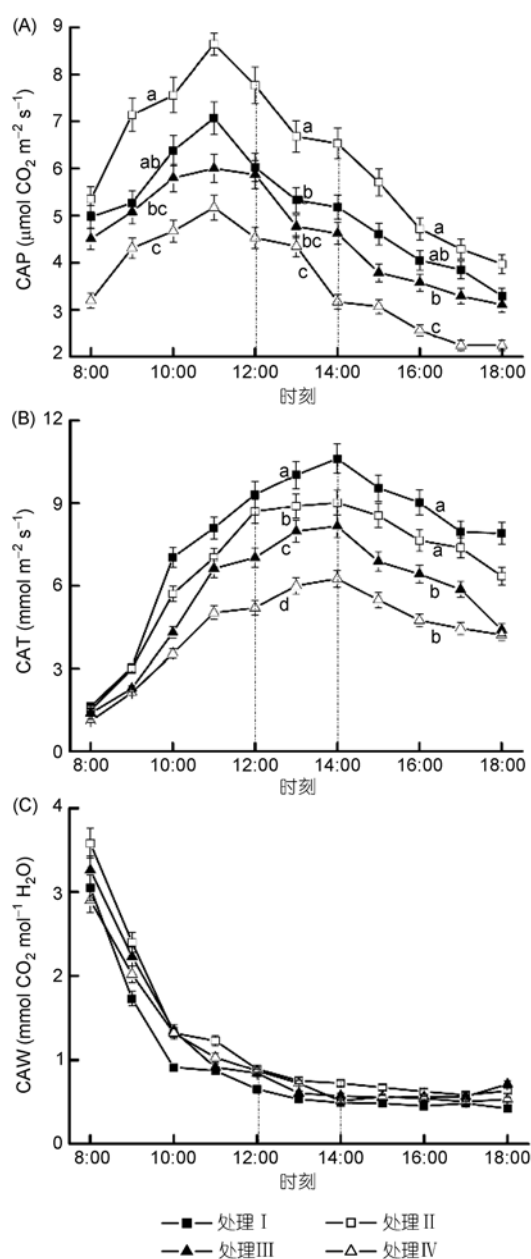


图5 梭梭群体光合速率、蒸腾速率及水分利用效率的日变化

同一时段中相同字母及未标字母表示数据间差异不显著($P > 0.05$).
(A) 群体光合速率; (B) 群体蒸腾速率; (C) 群体水分利用效率

表明, 上午处理 II 显著高于处理 III 和 IV, 而处理 I 与 II 和 III 差异不显著, 但显著高于处理 IV; 中午处理 II 明显高于其他 3 种处理, 处理 I 和 III 明显高于处理 IV; 下午各种处理间差异不显著。

各种处理条件下, 梭梭的蒸腾速率日变化均呈单峰曲线(图 6(B)), 最大值都出现在 13:00. 比较可见, 处理 I 的蒸腾速率最高, 最大值为 $15.69 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 日均值为 $(11.66 \pm 0.89) \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; 处理 II, III 和 IV 的日均值分别为 (10.34 ± 0.95) , (7.98 ± 0.76) 和 $(6.10 \pm 0.63) \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. 由分析显示, 处理 I 和 II 的日均值显著高于处理 III 和 IV. 上午各种处理间差异不显著; 中午处理 I 和 II 显著高于处理 III 和 IV, 处理 III 也明显高于处理 IV; 下午处理 I 和 II 明显高于处理 III 和 IV.

各种处理条件下, 梭梭的气孔导度(stomatal conductance, G_s)最大值出现于 11:00(图 6(C)). 处理 II 的最大值为 $405 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 日平均值为 $(292 \pm 26) \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; 处理 I 的最大值为 $327 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 日平均值为 $(229 \pm 20) \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; 处理 III 和 IV 的日均值分别为 (165 ± 17) 和 $(120 \pm 15) \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. 处理 II 明显高于其他 3 种处理, 处理 I 明显高于处理 III 和 IV. 上午, 处理 I 和 II 显著高于处理 III 和 IV; 中午则是处理 II 显著高于其他 3 种处理, 处理 I 显著高于处理 III 和 IV; 下午, 处理 II 明显高于处理 III 和 IV; 处理 I 与 II 和 III 差异不显著, 但显著高于处理 IV.

梭梭的水分利用效率日变化总体呈下降趋势(图 6(D)). 处理 II 从上午开始下降, 8:00 为 $3.60 \text{ mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$, 日均值为 $(2.02 \pm 0.29) \text{ mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$; 处理 III 和 IV 的日均值分别为 (1.81 ± 0.21) 和 $(1.78 \pm 0.19) \text{ mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$; 处理 I 的日均值最低, 为 $(1.40 \pm 0.22) \text{ mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$. 全天范围内, 各组处理间的差异不显著. 上午和中午, 处理 II 的平均值都明显高于处理 I, 与处理 III 和 IV 之间无显著性差异; 下午, 各组处理之间均无显著性差异.

图 7 是梭梭叶片水平光合气体交换参数测定中水蒸气压差的日变化, 可以看出, 各种处理条件下梭梭的水蒸气压差均呈单峰曲线, 最大值都出现在 15:00 左右, 然后逐渐降低. 统计分析显示, 各组处理之间均无显著性差异($P > 0.05$). 图 8 是测定时梭梭叶面积指数(leaf area index, LAI), 可以看出, LAI 在处理 II (田间持水量的 50%) 时达到最大, 当土壤水分达到田间持水量的 90%(处理 I) 时, 叶面积指数反而下降.

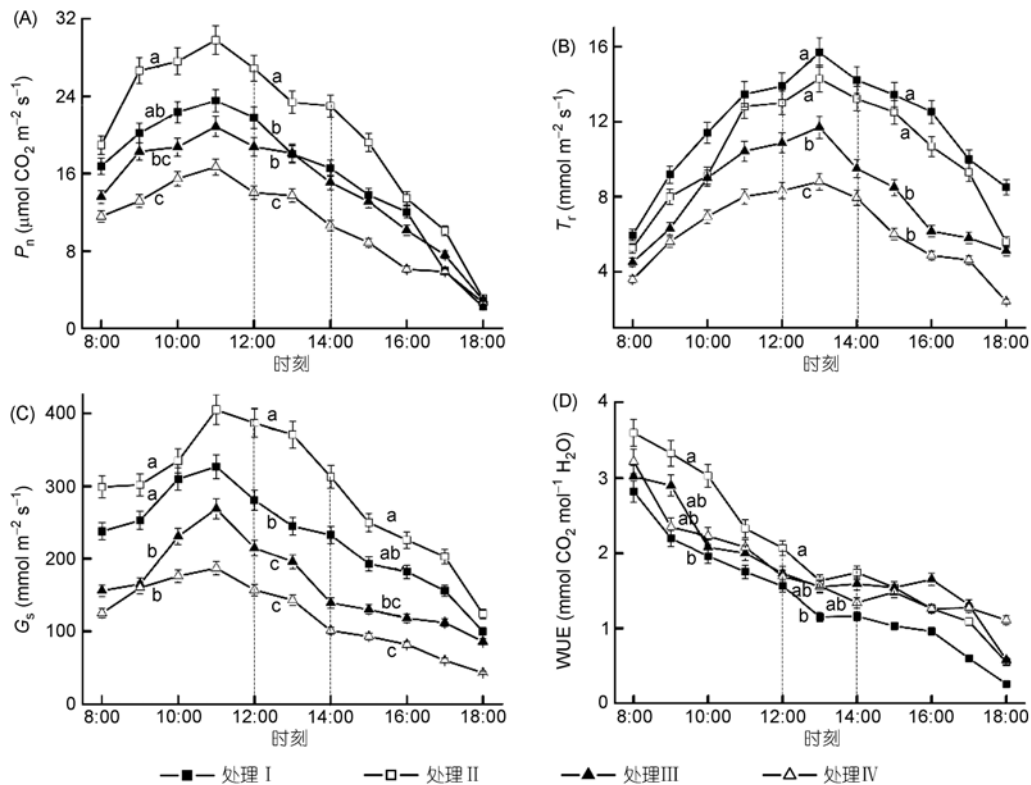


图 6 梭梭叶片水平净光合速率、蒸腾速率、气孔导度及水分利用效率的日变化
同一时段中相同字母及未标字母表示数据间差异不显著($P > 0.05$)

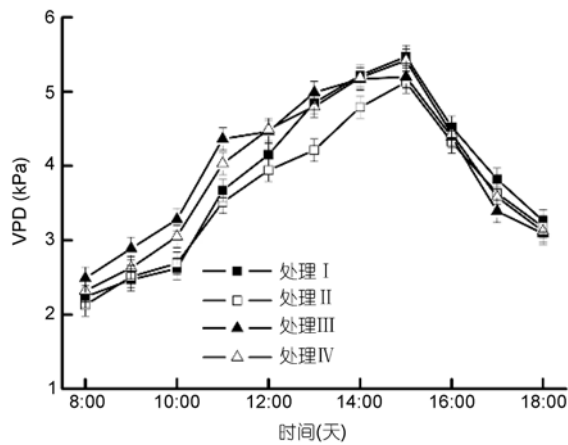


图 7 水蒸汽压差的日变化曲线

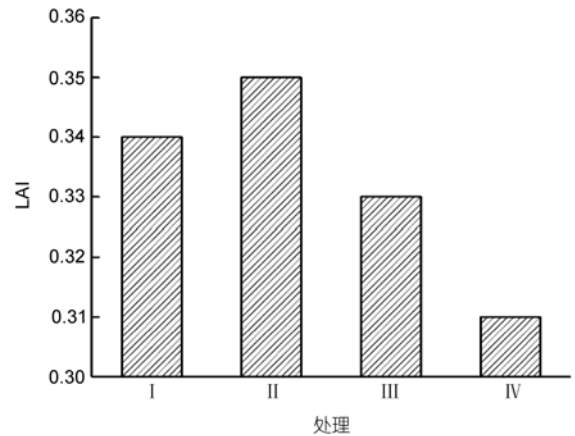


图 8 梭梭的叶面积指数

图 9 是各种处理条件下梭梭的群体与叶片水平光合速率的相关分析, 可见, 各组处理间的 CAP 与 P_n 均呈显著正相关关系, 对全部数据进行分析, 可以得到 $\text{CAP} = 0.2000P_n + 1.8199$ ($r^2 = 0.888$, $P < 0.001$).

3 讨论

3.1 群体光合作用测量系统

联合红外气体分析仪的同化箱法是测定植物群

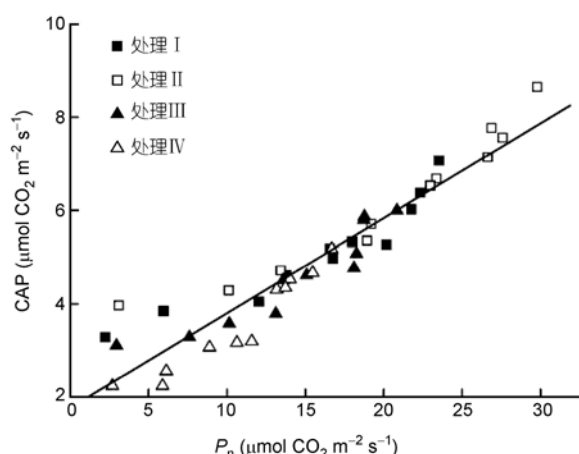


图9 不同土壤水分下梭梭的群体光合速率与叶片光合速率的线性拟合关系

处理 I: $CAP=0.1558P_n+2.6416$, $r^2=0.887$, $P<0.001$; 处理 II: $CAP=0.1753P_n+2.6766$, $r^2=0.915$, $P<0.001$; 处理 III: $CAP=0.1754P_n+2.0783$, $r^2=0.862$, $P<0.001$; 处理 IV: $CAP=0.2255P_n+1.1558$, $r^2=0.916$, $P<0.001$; 总: $CAP=0.2000P_n+1.8199$, $r^2=0.888$, $P<0.001$

体光合作用的重要方法之一^[22~26], 但同化箱的使用不可避免地限制了与大气的能量交换, 导致了温室效应, 伴随而来的就是箱体内气温的升高^[29~31], 而温度的升高显著影响了有效测量时间的长度及测量数据的质量^[32,33]. 无制冷措施的同化箱, 测量时间通常少于 3 min, 有效测量时间则更短, 特别是在干旱区, 受高温强光环境的影响, 测量时间更短, 否则会引起雾滴, 造成较大的误差^[29,34]. 本研究采用的同化箱, 能够有效地控制箱体内空气温度的升高, 因此有效测量时间可达到 210 s, 减小了实验的偶然性, 从而保证了数据的质量.

测量土壤呼吸和蒸发速率时使用同化箱有一定的局限性, 因为需除掉植物全部的地上部分, 亦可能对地下部分产生较大的影响, 不能准确地反映实际状况下的土壤呼吸, 而且与 20 cm 测量室相比, 同化箱的体积偏大, 增加了不必要的系统误差. 所以选择 20 cm 测量室测量土壤呼吸作用, 能够最大程度地保证数据的准确性.

3.2 群体光合作用

群体光合作用测定结果表明, 8 月中旬梭梭群体光合速率的日变化在不同土壤水分条件下(土壤质量含水量为田间持水量的 5%~90%)均为单峰曲线, 并在当地时间 11:00 达到最大值, 这是因为此时光合

有效辐射较高而空气温度、湿度有利于梭梭进行光合作用. 但随着空气温度的升高, 空气相对湿度不断下降, 导致气孔导度下降, 光合能力减弱. 土壤水分是影响群体光合的一个重要因素^[35]. 在本实验条件下, 梭梭的群体光合速率在田间持水量的 5%~50% 范围内随土壤水分的升高而升高, 且各种处理间具有显著差异, 但当土壤水分升高到田间持水量的 90%(土壤质量含水量约 18%)时, 梭梭的群体光合速率显著降低. 在一定范围内, 土壤含水量越高, 植物体内的水分状况也就越好, 气孔导度相对较高, CO_2 通过气孔进入叶片更加顺利, 因此光合速率也就越高. 但是当土壤含水量过高时, 影响了植物根系的正常代谢, 光合能力也随之下降. 结果同时表明, 过高的土壤含水量使叶面积指数明显减小, 显著影响了梭梭的生长(图 8).

蒸腾作用是与植物水分状况有关系的重要生理过程, 它的强弱虽然不能直接说明植物抗旱能力的强弱, 但它影响着植物的水分状况, 在一定程度上反映了植物调节水分损失的能力及适应干旱环境的方式^[36,37]. 在梭梭群体蒸腾作用的日变化中, 在 8:00~14:00 之间, 蒸腾速率与光合速率同样随光强和气温的升高而增大, 在 14:00 左右达到最大值, 然后随着光强和气温的下降而下降. 土壤水分状况是影响植物体内水分状况的因素, 同时也是影响植株蒸腾速率的因素^[37~39]. 本实验中, 梭梭的群体蒸腾速率随土壤水分的升高而升高, 土壤水分降低时蒸腾速率明显减小, 表现出了较强的环境适应能力.

植物在碳同化的同时, 也会导致水分的丧失. 在干旱地区, 植物通过调节气孔导度、叶片运动及其他途径使碳固定和水分丧失达到平衡^[40~44], 提高水分利用效率是植物在干旱地区生存和繁衍的关键策略^[45,46]. 梭梭的群体水分利用效率均从 8:00 开始逐渐下降, 这是因为虽然蒸腾速率与光合速率同样随光强和气温的升高而增大, 但程度各异, 使各种处理间的水分利用效率差异不显著. 现在普遍认为, 相对于水分充足的植物来说, 水分亏缺的植物会采取提高水分利用效率的策略来适应干旱环境^[47~49]. 梭梭生长在干旱少雨的荒漠地区, 长期适应严酷环境, 无论在极低的(田间持水量的 5%), 还是在过高的(田间持水量的 90%)土壤水分条件下, 都保持大致不变的群体水分利用效率.

3.3 群体与叶片水平光合作用的关系

群体光合作用是植物生产干物质能力的反映. 与单叶光合作用相比, 植物的生产力与群体光合作用的关系更加密切^[50,51]. 单叶光合通常测量冠层上部充分展开的叶片, 处于最佳生理条件和位置, 所以通常估计了植物的最大光合潜能^[51]. 而群体光合直接测定植物地上部分 CO_2 的变化, 可以更精确地描述植物单位叶面积的光合能力, 并与植物的叶片光合作用、叶片形态及冠层结构更好地结合起来衡量植物适应环境的能力^[52,53]. 本实验中, 群体与叶片水平光合速率均在 11:00 达到最大值, 然后逐渐降低, 且相同土壤水分条件下群体与叶片间差异极显著($P<0.001$). 当土壤水分极低(田间持水量的 5%)时, 群体光合速率最大值为 $5.17 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 而叶片光合速率最大值为 $16.68 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 群体光合速率为叶片水平的 31.0%; 群体光合速率日平均值为叶片水平的 33.2%. 群体光合速率和叶片光合速率都随着土壤水分的增加而增大, 当土壤水分达到田间持水量的 50%时达到最大, 群体光合速率最大值为叶片水平的 29.0%; 而群体光合速率日平均值为叶片水平的 30.8%. 当土壤水分继续增大至田间持水量的 90%时, 群体和叶片水平的光合速率均显著降低. 表明当土壤水分达到田间持水量的 50%时, 梭梭的光合能力最强, 光合潜力也最大, 此时升高或降低土壤水分, 梭梭的光合能力都将下降.

梭梭的群体和叶片蒸腾速率都随土壤水分的升高而升高, 且相同土壤水分条件下群体与叶片间差异极显著($P<0.01$), 其中当土壤水分为田间持水量的 50%时, 群体蒸腾速率最大值为叶片水平的 63.0%, 而群体蒸腾速率日平均值为叶片水平的 64.8%. 不同土壤水分条件下, 群体水分利用效率无显著性差异($P>0.05$), 叶片水平 WUE 也无显著性差异($P>0.05$), 其中日平均值均为 50%田间持水量的最高, 群体 WUE 日平均值为叶片水平的 59.9%. 当田间持水量低于 50% (20%和 5%)时, 梭梭的群体与叶片 WUE 日平均值均随土壤水分的降低而降低; 而与 5%相比, 90%则降低得更显著, 即升高土壤水分比降低土壤水分对梭梭 WUE 的影响更为显著.

本研究表明, 过高的土壤水分不利于梭梭的生长, 其适宜的土壤含水量为田间持水量的 50%, 这一点可以从梭梭的群体及叶片水平气体交换参数得到证明, 此时其光合速率最高, 水分利用效率也最高, 升高或降低土壤水分, 梭梭的光合能力都将下降, 而且升高土壤水分比降低土壤水分对梭梭 WUE 的影响更为显著. 通过群体与叶片水平光合速率间的关系进行拟合, 推出计算公式, 即可从叶片水平光合速率推算出群体水平光合速率, 得到一种简便快捷的测定植物群体光合作用的方法. 本研究使用的同化箱, 在箱体内部光照、温度环境与外界的一致性上有显著提高, 同时稳定性和可靠性显著加强, 能够最大程度地保证数据的准确性.

参考文献

- 1 Kramer P J, Boyer J S. Water Relations of Plants and Soils. Durham: Academic Press, 1995. 315–484
- 2 Fuhrer J. Agroecosystem responses to combinations of elevated CO_2 , ozone, and global climate change. Agric Eco Environ, 2003, 97: 1–20
- 3 Gimenez C, Mitchell V J, Lawlor D W. Regulation of photosynthetic rate of two sunflower hybrids under water stress. Plant Physiol, 1992, 98: 516–524
- 4 Tezara W, Mitchell V J, Driscoll S D, et al. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. Nature, 1999, 401: 914–917
- 5 Tezara W, Marín O, Rengifo E, et al. Photosynthesis and photoinhibition in two xerophytic shrubs during drought. Photosynthetica, 2005, 43: 37–45
- 6 Ruiz M C, Domingo R, Rorrecillas A, et al. Water stress preconditioning to improve drought resistance in young apricot plants. Plant Sci, 2000, 156: 245–251
- 7 Subbarao G V, Chauhan Y S, Johansen C. Patterns of osmotic adjustment in pigeon pea-its importance as a mechanism of drought resistance. Eur J Agron, 2000, 12: 239–249
- 8 Burke J J. Evaluation of source leaf responses to water-deficit stresses in cotton using a novel stress bioassay. Plant Physiol, 2007, 143: 108–121
- 9 Radwan U A. Photosynthetic and leaf anatomical characteristics of the drought-resistant *Balanites aegyptiaca* (L.) Del. seedlings. Amer-Eurasian J Agric Environ Sci, 2007, 6: 680–688

- 10 Percy R W, Ehleringer J. Comparative ecophysiology of C₃ and C₄ plants. *Plant Cell Environ*, 1984, 7: 1–13
- 11 Hatch M D. C₄ photosynthesis: discovery and resolution. *Photosynth Res*, 2002, 73: 251–256
- 12 Su P X, Liu X M, Zhang L X, et al. Comparison of $\delta^{13}\text{C}$ values and gas exchange of assimilating shoots of desert plants *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum* with other plants. *Isr J Plant Sci*, 2004, 52: 87–97
- 13 Jia Z Q, Lu Q, Guo G B, et al. Progress in the study of *psammophyte Haloxylon*. *For Res*, 2004, 17: 125–132
- 14 Li H S, Zhang X L, Zhou P Z. Effect of different stress pretreatment on drought and chilling resistance of *Haloxylon ammodendron* seedlings. *Arid Zone Res*, 1994, 11: 23–27
- 15 Su P X, Cheng G D, Yan Q D, et al. Photosynthetic regulation of C₄ desert plant *Haloxylon ammodendron* under drought stress. *Plant Growth Regul*, 2007, 51: 139–147
- 16 Nijs I, Impens I, Behaeghe T. Leaf and canopy responses of *Lolium perenne* to long-term elevated atmospheric carbon dioxide concentration. *Planta*, 1989, 177: 312–320
- 17 Smith W K, Vogelmann T C, DeLucia E H, et al. Leaf form and photosynthesis. *BioScience*, 1997, 47: 785–793
- 18 Bucci S J, Goldstein G, Meinzer F C, et al. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiol*, 2004, 24: 891–899
- 19 Tershima I, Hikosaka K. Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis. *Plant Cell Environ*, 1995, 18: 1111–1128
- 20 Kim S H, Richard C, Bae H H, et al. Canopy photosynthesis, evapotranspiration, leaf nitrogen, and transcription profiles of maize in response to CO₂ enrichment. *Glob Change Biol*, 2006, 12: 588–600
- 21 Evans J R. Nitrogen and photosynthesis in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Physiol*, 1983, 72: 297–302
- 22 Ham J M, Owensby C E, Coyne P I. Technique for measuring air flow and carbon dioxide flux in large, open-top chambers. *J Environ Qual*, 1993, 22: 759–766
- 23 Fang C, Moncrieff J B. An open-top chamber for measuring soil respiration and the influence of pressure difference on CO₂ efflux measurement. *Funct Ecol*, 1998, 12: 319–325
- 24 Burkart S, Manderscheid R, Weigel H. Design and performance of a portable gas exchange chamber system for CO₂- and H₂O-flux measurements in crop canopies. *Environ Exp Bot*, 2007, 61: 25–34
- 25 Grau A. A closed chamber technique for field measurement of gas exchange of forage canopies. *N Z J Agric Res*, 1995, 38: 71–77
- 26 Niinemets U. Photosynthesis and resource distribution through plant canopies. *Plant Cell Environ*, 2007, 30: 1052–1071
- 27 Leuning R, Sands P S. Theory and practice of a portable photosynthesis instrument. *Plant Cell Environ*, 1989, 12: 669–678
- 28 Singh J S, Gupta S R. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Bot Rev*, 1997, 43: 449–528
- 29 Steduto P, Çetinkökü Ö, Albrizio R, et al. Automated closed-system canopy-chamber for continuous field-crop monitoring of CO₂ and H₂O fluxes. *Agric For Meteorol*, 2002, 111: 171–186
- 30 Pickering N B, Jones J W, Boote K J. Evaluation of the portable chamber technique for measuring canopy gas exchange by crops. *Agric For Meteorol*, 1993, 63: 239–254
- 31 Leadley P W, Drake B G. Open-top chambers for exposing plant canopies to elevated CO₂ concentration and for measuring net gas-exchange. *Vegetation*, 1993, 104/105: 3–15
- 32 Medhurst J, Parsby J, Linder S, et al. A whole-tree chamber system for examining tree level physiological responses of field-grown trees to environmental variation and climate change. *Plant Cell Environ*, 2006, 29: 1853–1869
- 33 Müller J, Eschenröder A, Diepenbrock W. Through-flow chamber CO₂/H₂O canopy gas exchange system-construction, microclimate, errors, and measurements in a barley (*Hordeum vulgare* L.) field. *Agric For Meteorol*, 2009, 149: 214–229
- 34 Angell R, Svejcar T. A chamber design for measuring net CO₂ exchange on rangeland. *J Range Manage*, 1999, 52: 27–31
- 35 Lawlor D W, Cornic G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell Environ*, 2002, 25: 275–294
- 36 Hikosaka K. Effects of leaf age, nitrogen nutrition and photon flux density on the organization of the photosynthetic apparatus in leaves of a vine (*Ipomoea tricolor* Cav.) grown horizontally to avoid mutual shading of leaves. *Planta*, 1996, 198: 144–150
- 37 Carroll A B, Pallardy S G, Galen C. Drought stress, plant water status and floral trait expression in fireweed, *Epilobium angustifolium* (Onagraceae). *Am J Bot*, 2001, 88: 438–446
- 38 Sperry J S, Hacke U G, Oren R, et al. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant Cell Environ*, 2002, 25: 251–263
- 39 Moriana A, Villalobos F J, Fereres E. Stomatal and photosynthetic responses of olive (*Olea europaea* L.) leaves to water deficit. *Plant Cell Environ*, 2002, 25: 395–405
- 40 Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann Rev Plant Physiol*, 1982, 33: 317–345

- 41 Quick W P, Chaves M M, Wendler R, et al. The effect of water stress on photosynthetic carbon metabolism in four species grown under field conditions. *Plant Cell Environ*, 1992, 15: 25–35
- 42 Boyer J S, Wong C S, Farquhar G D. CO₂ and water vapor exchange across leaf cuticle (epidermis) at various water potentials. *Plant Physiol*, 1997, 114: 185–191
- 43 Jones H G. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *J Exp Bot*, 1998, 49: 387–398
- 44 Mitchell P J, Veneklaas E J, Lambers H, et al. Leaf water relations during summer water deficit: differential responses in turgor maintenance and variation in leaf structure among different plant communities in south-western Australia. *Plant Cell Environ*, 2008, 31: 1791–1802
- 45 Heschel M S, Riginos C. Mechanisms of selection for drought stress tolerance and avoidance in *Impatiens Capensis* (Balsaminaceae). *Am J Bot*, 2005, 92: 37–44
- 46 Boyer J S. Plant productivity and environment. *Science*, 1982, 218: 443–448
- 47 Knight J D, Livingston N J, van Kessel C. Carbon isotope discrimination and water-use efficiency of six crops under wet and dryland conditions. *Plant Cell Environ*, 1994, 17: 173–179
- 48 Ueda Y, Nishihara S, Tomita H, et al. Photosynthetic response of Japanese rose species *Rosa bracteata* and *Rosa rugosa* to temperature and light. *Sci Hort*, 2000, 84: 365–371
- 49 Zhao B Z, Kondo M, Maeda M, et al. Water-use efficiency and carbon isotope discrimination in two cultivars of upland rice during different developmental stages under three water regimes. *Plant Soil*, 2004, 261: 61–75
- 50 Zelitch I. The close relationship between net photosynthesis and crop yield: soybean, wheat, barley, sorghum, maize, tobacco. *BioScience*, 1982, 32: 796–802
- 51 Wells R, Meredith J W R, Williford J R. Canopy photosynthesis and its relationship to plant productivity in near-isogenic cotton lines differing in leaf morphology. *Plant Physiol*, 1986, 82: 635–640
- 52 Hileman D R, Huluka G, Kenjige P K, et al. Canopy photosynthesis and transpiration of field-grown cotton exposed to free-air CO₂ enrichment (FACE) and differential irrigation. *Agric For Meteorol*, 1994, 70: 189–207
- 53 Cabrera-Bosquet L, Albrizio R, Araus J L, et al. Photosynthetic capacity of field-grown durum wheat under different N availabilities: a comparative study from leaf to canopy. *Environ Exp Bot*, 2009, 67: 145–152