

# 黄土丘陵区铁杆蒿光合特性\*

步秀芹<sup>1,2</sup> 徐学选<sup>1</sup> 康博文<sup>1</sup> 郭劲松<sup>1</sup>

(1. 中国科学院水土保持研究所 杨凌 712100; 2. 广西环境保护科学研究所 南宁 530022)

关键词: 铁杆蒿; 黄土丘陵区; 净光合速率; 水分利用效率; 光合-光响应

中图分类号: S718.43 文献标识码: A 文章编号: 1001-7488(2007)09-0123-05

## Photosynthetic Characteristics of *Artemisia sacrorum* in the Loess Hilly Region

Bu Xiuqin<sup>1,2</sup> Xu Xuexuan<sup>1</sup> Kang Bowen<sup>1</sup> Guo Jinsong<sup>1</sup>

(1. Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences Yangling 712100; 2. Guangxi Research Institute of Environmental Protection Nanning 530022)

**Abstract:** Photosynthesis and transpiration of *Artemisia sacrorum* were studied using the Li6400 portable photosynthesis system in Loess Plateau region. The results showed that the diurnal variation of net photosynthetic rate ( $P_n$ ) in *A. sacrorum* was single-peak curves from June to September. The diurnal variation of  $P_n$  was a bimodal curve and photosynthesis got into midday depression at 14:00 in May. The light compensation point ( $LCP$ ) and the light saturation point ( $LSP$ ) of *A. sacrorum* were  $44.1 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  and  $351 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , respectively. The  $LCP$  was higher than that of typical sun plants and the  $LSP$  veiged on that of typical sun plants. This indicated that *A. sacrorum* was a sunny and typical sun plant. With  $PAR$  increasing,  $Tr$  was increasing along and had no saturation peak. When  $PAR$  was less than  $160 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , the water use efficiency ( $WUE$ ) of *A. sacrorum* increased greatly. When  $PAR$  varied from 160 to 2 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $WUE$  changed from 2.5 to 3.39  $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$ . It was proved again that *A. sacrorum* was a sunny plant.

**Key words:** *Artemisia sacrorum*; Loess hilly region; net photosynthetic rate; water use efficiency; photosynthesis-light response

铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)是菊科(Compositae)蒿属(*Artemisia*)半灌木状草本,主根木质,生长于我国西北部陕西、甘肃、宁夏、青海、新疆和西南部的西藏等省区海拔 1 500~ 4 900 m 的山坡、半荒漠草原、滩地,而且在局部地区为植物群落优势种的主要伴生种(林有润, 1991)。铁杆蒿群落是半干旱黄土丘陵沟壑区一种较稳定的地带性植被,也是黄土高原生态脆弱带植被恢复中需要重点研究的天然植物群落之一(王国梁等, 2002)。至今对铁杆蒿的研究还不多,主要集中于精油的化学成分(顾静文等, 1999)、群落种间联结性(王国梁等, 2002)、群落生物量及地上部数量特征(张娜等, 1999a; 1999b)上,而对铁杆蒿的光合蒸腾特性研究尚未见报道。本文利用 Li-6400 便携式光合测定系统在野外测定了自然条件下铁杆蒿的光合作用及其对光的响应曲线,旨在了解铁杆蒿的光合与蒸腾特性,为黄土高原植被建设提供理论依据。

### 1 试验区自然概况

试验地设于陕西延安燕沟流域的康家屹崂沟小流域内。位于  $109^{\circ}16'10''\text{E}$ ,  $36^{\circ}26'36''\text{N}$ , 海拔 1 000~ 1 200 m, 属暖温带半湿润偏干旱季风气候区,位于黄土丘陵区森林草原地带,多年平均气温  $9.8\text{ }^{\circ}\text{C}$ , 多年平均降水量 549.9 mm,  $\geq 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 积温  $3\ 207.4\text{ }^{\circ}\text{C}$ , 年均日照 2 445.2 h(薛智德等, 2006)。

天然的植物主要有山杨(*Populus davidiana*)、虎榛子(*Ostryopsis davidiana*)、白刺花(*Sophora vicifolia*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、杠柳(*Periploca sepium*)、酸枣(*Zizyphus jujuba* var. *spinosa*)、胡枝子(*Lespedeza dawurica*)、甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)、铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)、白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)、长芒草(*Stipa bungeana*)等,人工的植物主要有刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、柠条锦鸡儿(*Caragana intermedia*)、紫穗槐(*Amorpha fruticosa*)、野杏(*Armeniaca vulgaris* var. *ansu*)等。

收稿日期: 2006-09-08。

基金项目: 中国科学院西部行动计划项目(KZCX2-XB-2-05), 中国科学院西部之光人才培养计划(2004)资助。

\* 徐学选为通讯作者。

## 2 材料与方法

2.1 试验地及试验材料 试验研究对象是生长于半阳坡的多年生铁杆蒿群落,该群落内主要为铁杆蒿,长势良好,其他植物很少,植被盖度为 50%~60%。地处海拔 1 100~1 180 m,黄土覆盖厚度 50~80 m,土壤为黄绵土,样地平均 2 m 土层内土壤水分状况如表 1。

2.2 叶片气体交换参数日变化的测定 试验于 2006 年 5—9 月生长季节进行。选择具有代表性的地块(10 m × 10 m)为标准地,在标准地内选取长势一致的健康植株 3 株作为标准株。

在每月选择晴朗天气,选择标准株的第 4~5 片(自上而下)功能叶,采用 Li 6400 便携式光合系统仪(美国产)进行连体测定,每株测 1 片,每片读取 3 个瞬时值。试验从 8:00—18:00,每 2 h 测定 1 次。同时测定参数有:光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、光合有效辐射( $PAR$ )、气孔导度( $G_s$ )、气温( $t_a$ )、大气相对湿度( $RH$ )、大气  $CO_2$  浓度( $C_a$ )、胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )等。气孔限制值( $L_s$ )按公式  $L_s = 1 - C_i/C_a$  计算(Farquhar *et al.*, 1982)。

2.3 光合-光响应曲线的测定 2006 年 6 月 24、25 日测定光合-光响应曲线,铁杆蒿正处于生长旺盛的未开花期。测定时,采用 Li 6400 02B 红蓝光源提供不同的光合有效辐射强度:2 000、1 600、1 200、1 000、800、600、400、300、200、160、120、80、40、0  $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ,此时空气  $CO_2$  浓度 380  $\mu mol \cdot mol^{-1}$ ,温度为 30  $^{\circ}C$ ,空气相对湿度为 50%。利用 Li 6400 自动“light cure”曲线测定功能,测定不同光强所对应的净光合速率。

用光合助手软件(Photosyn Assist)对光响应曲线进行模拟计算。Photosyn Assist 原理是利用 Prioul 和 Chartier(1977)建立的非直线双曲线模型,对叶片净光合速率( $P_n$ )与光合有效辐射( $PAR$ )之间的关系进行拟合,并能直接求出最大净光合速率( $P_{max}$ )、表观光量子效率( $\Phi$ )、暗呼吸速率( $R_d$ )、光补偿点( $LCP$ )、光饱和点( $LSP$ )、光响应曲线曲角( $k$ )等参数值。非直角双曲线模型理论公式:

$$P_n = \frac{\Phi PAR + P_{max} - \sqrt{(\Phi PAR + P_{max})^2 - 4k\Phi PAR P_{max}}}{2k} - R_d$$

## 3 结果与分析

3.1 铁杆蒿叶片净光合速率日变化 光合作用日变化是植物生产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手段。一般条件下植物的光合作用日变化均有规律可循,变化曲线呈双峰型或单峰型,单峰型中午光合速率最高,双峰型上、下午各有一高峰(邹琦, 1994; Farquhar *et al.*, 1982)。图 1B-E 是光合有效辐射( $PAR$ )和铁杆蒿生理因子的测定结果。由图 1A 可见,6—9 月铁杆蒿叶片净光合速率( $P_n$ )日变化呈单峰曲线,日进程较为平稳,无光合“午休”现象发生,其规律为:从清晨开始,随光合有效辐射( $PAR$ )增强,气温( $t_a$ )升高,大气相对湿度( $RH$ )降低,气孔对气体的阻力减小,光合速率( $P_n$ )逐渐增大至最大值(14.24~21.19  $\mu mol CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ),此后,随着  $PAR$ 、 $t_a$  的降低和  $RH$  的增加, $P_n$  开始持续下降,在傍晚下降至清晨的水平。光合作用的月变化较明显,各月份峰值出现的时间略有不同,一般在 10:00—14:00 达到高峰值。5 月份  $P_n$  日变化为“双峰”型曲线,其与气孔导度( $G_s$ )日变化趋势(图 1C)基本相同。从早晨开始,随  $PAR$  增强, $t_a$  升高, $RH$  降低, $G_s$  增大, $P_n$  逐渐增加,中午 12:00 达到全天最高峰,随后胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )升高(图 1D),气孔限制值( $L_s$ )减小(图 1E), $P_n$  开始下降,在下午 14:00, $P_n$  达全天最低,表现出明显的光合“午休”现象,此时  $PAR$  最强, $RH$  最低, $G_s$  最小;然后, $PAR$  开始减弱, $RH$  和  $G_s$  增大,而  $P_n$  却逐渐回升,18:00 达全天第 2 高峰。

3.2 铁杆蒿蒸腾速率日变化 从图 1F 看出,铁杆蒿蒸腾速率( $T_r$ )的日变化曲线为单峰型和双峰型。在 5 月,铁杆蒿  $T_r$  日变化为双峰曲线,在 7 月为微双峰曲线,第 1 峰值均出现在测定日的 10:00,第 2 峰值分别在 18:00 和 16:00,在 12:00 和 14:00 表现出蒸腾“午休”现象;在 6、8 和 9 月, $T_r$  日变化呈单峰曲线,最高峰值出现在 12:00 和 14:00。整个生长季节,6 月的  $T_r$  极大值最大,为 10.29  $mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 。观察图 1A、F 发现,铁杆蒿叶片的  $P_n$  和  $T_r$  日变化过程基本一致,说明二者之间密切相关。

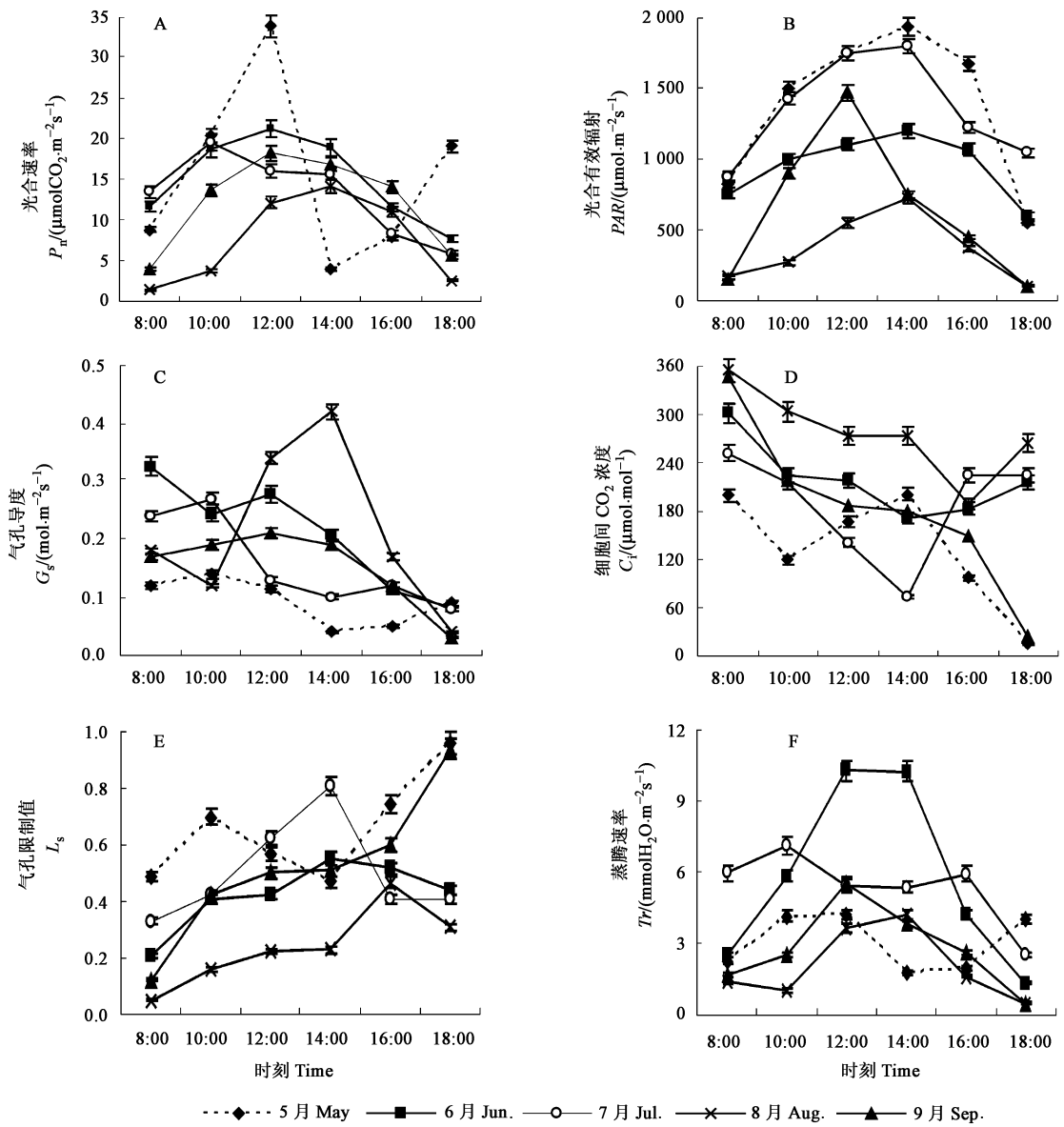


图1 铁杆蒿叶片净光合速率、蒸腾速率及其影响因子的日变化

Fig. 1 The diurnal variations of net photosynthetic rate, transpiration rate of leaves in *A. sarorum* and their affecting factors

3.3 光合-光响应曲线 图2为生长旺季铁杆蒿光合-光响应曲线6月25日测定结果和拟合曲线。从图2看出,非直线双曲线很好地反映了叶片光合对光的响应过程。当PAR在0~200  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,随PAR增大,铁杆蒿的 $P_n$ 几乎呈直线上升,以后随着PAR的增加, $P_n$ 上升趋势逐渐变缓,当PAR达到一定值后, $P_n$ 基本上稳定在一定水平。当PAR在300~2000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 范围时, $P_n$ 变化较小且维持在较高水平,说明铁杆蒿比较适合在此光强范围内生长,具有一定的喜光性。

根据净光合速率-光响应曲线,求出铁杆蒿的光饱和点和点为351  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,光补偿点为44.1  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,最大净光合速率达到20.0  $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,暗呼吸速率为-2.88  $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,表观光量子效率为0.0652

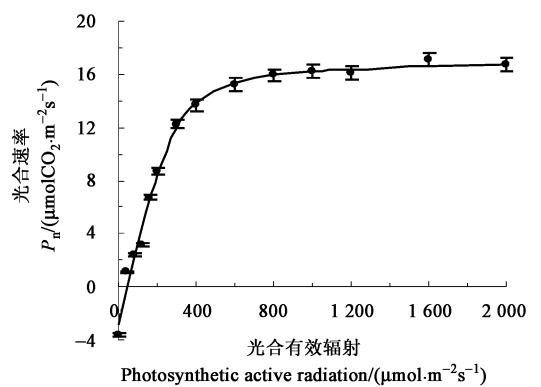


图2 铁杆蒿的光合速率-光响应曲线

Fig. 2 The response curve of photosynthesis to light intensities in *A. sarorum*

$\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。铁杆蒿叶片的净光合速率-光响应曲线方程为:

$$P_n = \frac{0.0652 PAR + 20 - \sqrt{(0.0652 PAR + 20)^2 - 4 \times 0.887 \times 0.0652 \times 20 \times PAR}}{2 \times 0.887} - 2.88.$$

3.4 蒸腾作用的光响应过程 黄土丘陵区的气候特点是干旱、高温、光照强,而光照、温度和大气湿度又是影响蒸腾作用的主要外界条件。图 3a 是空气  $\text{CO}_2$  浓度  $380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 、温度  $30^\circ\text{C}$ 、相对湿度 50% 条件下的铁杆蒿叶片  $T_r$  的光响应测定值。由图可见,随着  $PAR$  的增强,铁杆蒿  $T_r$  一直处于上升趋势; $PAR$  在  $0 \sim 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  内, $T_r$  迅速增大, $PAR$  超过  $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  之后, $T_r$  上升缓和,但是没有出现蒸腾速率饱和现象。利用 SPSS 统计软件对  $T_r$  与  $PAR$  进行回归方程拟合,发现二者之间呈三次抛物线函数(Cubic)关系,曲线方程为:

$$T_r = 0.709 + 0.012 PAR - 1.1E - 5 PAR^2 + 3.11E - 9 PAR^3 \quad (R^2 = 0.960).$$

3.5 光合有效辐射与水分利用效率 由于自然界光强是随着时间变化的,通过测定水分利用效率的光响应特征,可以了解植物不同时段需水状态(黄玉清等,2006),这对于指导黄土高原的植被恢复与重建有重要意义。图 3b 是水分利用效率( $WUE$ )的光响应曲线,可以看出,在初始阶段( $PAR < 160 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ),铁杆蒿叶片  $WUE$  增加较快, $160 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  以后, $WUE$  变化缓慢, $PAR$  为  $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时, $WUE$  达到最大值  $3.39 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ 。当  $PAR$  在  $160 \sim 2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  内变化时, $WUE$  基本维持在  $2.5 \sim 3.39 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$  之间。

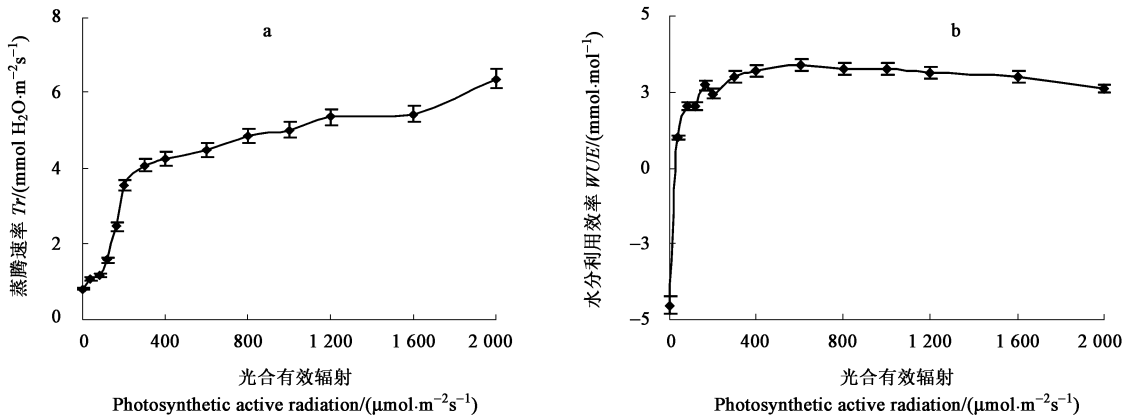


图 3 铁杆蒿蒸腾速率、水分利用效率对光合有效辐射的响应

Fig. 3 The response of transpiration rate and water use efficiency of leaves in *A. sacrorum* to PAR

#### 4 结论与讨论

自然条件下铁杆蒿叶片  $P_n$  与  $T_r$  日变化过程基本一致,二者之间关系密切。在 6—9 月  $P_n$  日变化呈单峰曲线,无光合“午休”现象,有利于增加高原植物的光合作用,提高生物学产量(卢存福等,1995)。5 月份  $P_n$  日变化为双峰曲线,在 14:00,出现光合“午休”现象。根据 Farquhar 等(1982)和 Xu 等(1997)的传统观点分析,限制光合速率的因素主要归纳为气孔因素和非气孔因素,如果  $P_n$  和  $C_i$  变化方向相同,都在减小,且  $L_s$  增大,则光合午休是由气孔导度降低引起,否则  $P_n$  的减小要归因于非气孔因素。研究表明,铁杆蒿的光合午休现象是由非气孔因素引起。关于光合午休的成因,至今还有不同的看法。光抑制和光呼吸的增强可能引起植物叶片光合量子效率在中午降低(Correia *et al.*, 1990; 郭连旺等,1994),强光、高温、低空气相对湿度、土壤干旱、气孔部分关闭等也都可能是光合午休出现的原因(Raschke *et al.*, 1986; Beyschlag *et al.*, 1990; 姜长安等,1996; Quick *et al.*, 1992; Kicheva *et al.*, 1994; Ishida *et al.*, 1999; Ni *et al.*, 1992),至于哪种因素起主导作用与植物种类、生长状态及其所处的环境有关(陈贤田等,2002)。

光饱和点和光补偿点分别代表光照强度与光合作用关系的上限和下限临界指标(黄成林等,2005),是判断植物耐荫性的一个重要指标(韦记青等,2006)。铁杆蒿的光补偿点为  $44.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,远高于典型的阳生植物( $9 \sim 27 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )(Larcher, 1997),说明铁杆蒿耐荫性较差;光饱和点为  $351 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,接近于

典型的阳生植物( $360\sim 900\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) (Larcher, 1997), 并且表观光量子效率( $0.065\ 2\ \text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ) 位于阳生植物的表观光量子效率范围( $0.03\sim 0.07\ \text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ) 之内(丘国维, 1998), 由此可见, 铁杆蒿具有一定的喜光性, 是一种阳生植物。一般认为, 光补偿点较高而光饱和点较低的植物, 应栽植于侧方遮荫或部分时段荫蔽的环境(黄成林等, 2005)。铁杆蒿属于光补偿点较高、光饱和点低的植物, 说明铁杆蒿更适合在半阴半阳坡生长, 或者作为伴生种与其他乔木或灌木共同生长于阳坡和半阳坡。这一结果与铁杆蒿在黄土高原丘陵区的自然分布格局正好吻合。

随着光合有效辐射( $PAR$ ) 增强, 铁杆蒿的蒸腾速率( $Tr$ ) 一直处于上升趋势,  $PAR$  在  $0\sim 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  内,  $Tr$  迅速增大,  $PAR$  超过  $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  之后,  $Tr$  上升缓和, 但没有出现  $Tr$  饱和现象, 说明铁杆蒿是喜光植物。

$PAR < 160\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  时, 铁杆蒿叶片水分利用效率( $WUE$ ) 增加较快,  $PAR$  为  $600\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  时,  $WUE$  达到最大值  $3.39\ \mu\text{molCO}_2\cdot\text{mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$ 。当  $PAR$  在  $160\sim 2000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  内变化时,  $WUE$  基本维持在  $2.5\sim 3.39\ \mu\text{molCO}_2\cdot\text{mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$ , 变化幅度很小, 表明铁杆蒿叶片的  $WUE$  受强光的限制性较小, 更进一步证明它是一种喜光植物。在此地区, 太阳有效辐射一般是  $600\sim 2000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 因此, 在黄土丘陵区, 铁杆蒿一天中各个时段的水分利用能力变化不大。

## 参 考 文 献

- 陈贤田, 柯世省. 2002 茶树光合“午休”的原因分析. 浙江林业科技, 22(3): 80- 83
- 顾静文, 刘立鼎, 陈京达, 等. 1999 铁杆蒿精油的化学成分. 江西科学, 17(3): 187- 189
- 郭连旺, 许大全, 沈允钢. 1994 田间棉花叶片光合效率中午降低的原因. 植物生理学报, 20(3): 360- 366
- 黄成林, 赵昌恒, 傅松玲, 等. 2005 安徽休宁倭竹光合生理特性的研究. 安徽农业大学学报, 32(2): 187- 191
- 黄玉清, 王晓英, 陆树华, 等. 2006 岩溶石漠化治理优良先锋植物种类光合蒸腾及水分利用效率的初步研究. 广西植物, 26(2): 171- 177
- Larcher W. 1997. 植物生态生理学. 李 博, 译. 5 版. 北京: 中国农业大学出版社, 78
- 林有润. 1991. 中国植物志: 第 76 卷第 2 分册. 北京: 科学出版社, 47- 51
- 娄长安, 莫 庸, 王荣栋, 等. 1996 新疆大陆性气候春小麦“午睡”现象的研究. 石河子农学院学报, 34(2): 1- 5
- 卢存福, 贵桂英. 1995 高海拔地区植物的光合特性. 植物学通报, 12(2): 38- 42
- 丘国维. 1998. 植物光合作用的效率// 余叔文, 汤章城. 植物生理和分子生物学. 2 版. 北京: 科学出版社, 236- 243
- 王国梁, 刘国彬. 2002 黄土丘陵沟壑区铁杆蒿群落种间联结性研究. 中国草地, 24(3): 1- 6
- 韦记青, 蒋水元, 唐 辉, 等. 2006 岩黄连光合与蒸腾特性及其对光照强度和  $\text{CO}_2$  浓度的响应. 广西植物, 26(3): 317- 320
- 薛智德, 杨 光, 梁一民, 等. 2006 燕儿沟人工植被营造模式与快速建设研究. 水土保持研究, 7(2): 128- 132
- 张 娜, 梁一民. 1999a. 黄土丘陵区两类天然草地群落地上部数量特征及其与土壤水分关系的比较研究. 西北植物学报, 19(3): 494- 501
- 张 娜, 梁一民. 1999b. 黄土丘陵区两类天然草地群落地下部生长及其与土壤水分关系的比较研究. 西北植物学报, 19(4): 699- 706
- 邹 琦. 1994. 作物抗旱生理生态研究. 济南: 山东科学技术出版社, 155- 163
- Beyschlag W, Pfarz H. 1990. Stomatal patchiness in sclerophyllous leaves. Plant Physiol, 93( suppl ): 16
- Correia M J, Chaves M Mc, Pereira J S. 1990. Afternoon depression in photosynthesis in grapevine leaves—evidence for high light stress effect. J Exp Bot, 41: 417- 426
- Farquhar G D, Sharkey T D. 1982 Stomatal conductance and photosynthesis. Ann Rev of plant Physiol, 33: 317- 345
- Ishida A, Toma T, Marjehah T. 1999 Limitation of leaf carbon gain by stomatal and photochemical processes in the top canopy of *Macaranga confusa*, a tropical pioneer tree. Tree Physiol, 19: 467- 473
- Kicheva M I, Tsonev T D, Popova L P. 1994. Stomatal and nonstomatal limitations to photosynthesis in two wheat cultivars subjected to water stress. Photosynthetica, 30: 107- 116
- Ni B R, Pallardy S G. 1992. Stomatal and non stomatal limitations to net photosynthesis in seedlings of woody angiosperms. Plant Physiol, 99: 1502- 1508
- Prioul J L, Chartier P. 1977. Partitioning of transfer and carboxylation components of intracellular resistance to photosynthetic  $\text{CO}_2$  fixation: a critical analysis of the methods used. Annals of Botany, 41: 789- 800
- Quick W P, Chaves M M, Wendler R, et al. 1992. The effect of water stress on photosynthetic carbon metabolism in four species grown under field conditions. Plant Cell Environ, 15: 25- 35
- Raschke K, Resimann A. 1986 The midday depression of  $\text{CO}_2$  assimilation in leaves of *Arbutus unedo* L: diurnal changes in photosynthetic capacity related to changes in temperature and humidity. Planta, 168: 546- 558
- Xu D Q, Shen Y G. 1997. Diurnal variations in the photosynthetic efficiency in plants. Acta Phytophysiologica Sinica, 23(4): 410- 416

(责任编辑 徐 红)