

土壤逐步失水过程中蔷薇光合作用 CO_2 响应进程^{*}

陈 建 邢先双 董明明 张明泉

(山东省水文中心, 山东 济南 250002)

摘要 应用 CIRAS-2 型光合测定系统, 在人为浇水至土壤饱和后的自然耗水干旱过程中, 测定了 2 年生盆栽蔷薇 *Rosa multiflora* 光合作用的 CO_2 响应过程, 采用指数改进模型对其响应过程进行拟合。结果表明: 维持蔷薇光合作用较高水平的土壤相对含水量 (RWC) 范围在 43.8%~84.9% 之间, 最适宜的 RWC 在 64.4% 左右, 维持蔷薇光合作用最低 RWC 在 18.3% 左右。蔷薇平均净光合速率 ($\bar{P}_n$)、羧化效率 (CE)、光合能力 ($P_{n\max}$) 随 RWC 增加呈“升缓降陡”的抛物线形变化趋势, 几项参数受淹涝胁迫时的下降趋势要快于受干旱胁迫时的下降趋势, 表明蔷薇具有耐旱不耐涝的光合生理特征。

关键词 土壤水分; 蔷薇; 光合作用; CO_2 响应

中图分类号: S793 文献标志码: A 文章编号: 2096-2053 (2021) 05-0091-06

CO_2 Response Process of *Rosa multiflora* Photosynthesis in the Process of Gradual Soil Water Loss

CHEN Jian XING Xianshuang DONG Mingming ZHANG Mingquan

(Shandong Hydrology Center, Jinan, Shandong 250002, China)

Abstract Using CIRAS-2 photosynthetic system, the CO_2 response of 2-year-old *Rosa multiflora* photosynthesis was measured during natural water consumption drought from artificial watering to soil saturation. The CO_2 response process of *R. multiflora* were fitted by modified exponential model. The results showed that the RWC range of maintaining the higher level of photosynthesis of *R. multiflora* was between 43.8% and 84.9%, the most suitable RWC was about 64.4%, and the lowest RWC of maintaining photosynthesis of *R. multiflora* was about 18.3%. The average net photosynthetic rate ($\bar{P}_n$), carboxylation efficiency (CE) and photosynthetic capacity ($P_{n\max}$) of *R. multiflora* showed a parabolic trend of “Slow rise and steep fall” with the increase of RWC. The downward trend of physiological parameters under waterlogging stress was faster than that under drought stress, indicating that rose had the photosynthetic physiology characteristics of drought tolerance but not waterlogging tolerance.

Key words soil water content; *Rosa multiflora*; photosynthesis; CO_2 response

植物叶片光合作用对 CO_2 响应曲线是研究植物生理生态和植物生化的重要内容之一。通过测定 CO_2 响应曲线可以确定植物的光合能力 ($P_{n\max}$)、 CO_2 饱和点 (CSP)、 CO_2 补偿点 (Γ) 和光呼吸速率 (R_p) 等光合参数, 也可以估算出植

物的羧化速率 (CE) 和电子传递速率, 是了解植物光合效率及生长习性的重要途径^[1]。描述植物光合作用 CO_2 响应过程的模型可分为生化模型和经验模型, 其中生化模型应用较多的是 Farquhar 模型, 经验模型有 Michaelis-Menten 模型、直角双

^{*} 第一作者: 陈建 (1982—), 男, 工程师, 主要从事水土保持监测工作, E-mail: 85445389@qq.com。

曲线模型、非直角双曲线模型、指数模型和二次多项式模型等^[2-3]。根据研究,生化模型无法估算植物的 $P_{\max}$ 和 CSP,经验模型中除了二次多项式模型外,其他模型本质上属于单调递增函数,因此也无法估算 $P_{\max}$ 和 CSP^[4]。二次多项式模型虽能得出 CO_2 饱和和抑制现象和 CSP,但拟合出的 Γ 等参数误差较大^[5]。为解决这些问题,CHEN^[6]、陈卫英^[7]、陈兰英^[8]、罗辅燕^[9]等提出了指数改进模型,根据在部分植物上的应用,该模型具有拟合精度高、计算各项光合生理参数方便等优点。

蔷薇 *Rosa multiflora* 为蔷薇科,落叶灌木。植株丛生,茎具蔓性,多刺。喜阳光,亦耐半阴。较耐寒、耐干旱、不耐水湿,是优良的药用树种、观赏树种和水土保持树种。目前,对蔷薇的研究主要集中在生物学特性、栽培技术、药用价值、观赏价值等方面^[10-13],对其光合作用的 CO_2 响应过程的研究还未见报道。此外,尽管国内外学者就植物光合作用对 CO_2 浓度的响应特征进行了大量研究^[14-16]。但大多数研究仅考虑单一或少数几个水分胁迫,缺乏在系列土壤水分梯度下,植物光合生理生态特性对 CO_2 浓度响应规律的研究。因此,本文以两年生蔷薇幼苗为对象,研究土壤逐步失水过程中其光合作用的 CO_2 响应过程,并采用指数改进模型对响应过程进行拟合,从而明确蔷薇 CO_2 响应过程随土壤水分的连续变化规律,以期深入了解蔷薇的光合生理特性并为引种、栽培、繁育、管理等提供理论依据和科学指导。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于山东农业大学(116°02'~117°59'E, 35°38'~36°33'N),属暖温带半湿润大陆性季风气候,多年平均降水量为 697 mm,年最大降水量 1 498 mm,年最小降水量 199 mm,年平均气温 12.9 °C, ≥ 10 °C 积温为 2 350~4 777 °C,年均日照时数 2 582.3 h,多年平均水面蒸发量在 1 000~1 220 mm,平均无霜期 195 天,土壤以棕壤为主。

1.2 试验材料与水分控制

选用健康、无病虫害且长势基本一致的 2 年生蔷薇苗木为试验材料,3 月份进行盆栽,容器采用高 50 cm、口径 35 cm,下部有排水通气孔的瓦盆。共栽植苗木 6 盆,每盆 1 株,6 月份进行水分

处理和 CO_2 响应测定,用环刀、铝盒测得盆栽土壤的平均田间持水量为 26.4%,平均土壤容重为 1.34 g/cm³。

将盆埋于田间土壤中,使盆内土壤与田间土壤同温,在土壤表层覆盖一层小砾石,避免盆内土壤失水过快,采取人为灌溉和自然干旱的方法获取不同的土壤水分梯度。选取长势良好的蔷薇盆栽苗 3 株,试验观测前浇足水,使土壤水分充分饱和,经过 2 天自然耗水后获得初期土壤水分梯度,采用烘干法测定土壤的重量含水量(MWC),并根据 MWC 与田间持水量(FC)的比值求得土壤相对含水量(RWC)为 98.1%,进行第 1 次 CO_2 响应过程测定。以后通过自然蒸发失水,每隔 2 天获取一个水分梯度。在 RWC 分别为 86.9%、66.4%、55.1%、48.6%、39.5%、32.4%、22.6% 时分别进行测定光合作用的 CO_2 响应。测定期间为防止降雨的干扰,采用简易遮雨棚进行遮挡。

1.3 CO_2 响应过程的测定

用 CIRAS-2 型光合仪(英国 PPS 公司)测定土壤逐步失水过程中蔷薇光合作用的 CO_2 响应过程。测定时间选择晴朗天气上午 9:00—11:30 时左右。测定时,从试验植株中部选生长健壮的成熟叶片 3 片,每个叶片重复测定 3 次,取平均值。测定时的大气温度在 24~27 °C,相对湿度为 60%±5%。根据光饱和点测定结果,采用仪器自带光源将光照强度固定为 1 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,参比室 CO_2 浓度(C_r)通过仪器自带的 CO_2 钢瓶依次设置为 25、50、100、150、200、250、300、400、600、800、1 000、1 200、1 400、1 600 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 14 个水平,每个 CO_2 浓度水平的测定时间均为 2 min。仪器自动记录净光合速率(P_n ; $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、胞间 CO_2 浓度(C_i ; $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)等光合生理参数。

1.4 数据处理

应用 Excel2010、SPSS19 软件对数据进行作图、方差分析和回归分析。

土壤逐步失水过程中蔷薇光合作用的 CO_2 响应过程利用指数改进模型进行非线性拟合,其数学表达式为^[6-7]:

$$P_n(C_i) = ae^{(-bC_i)} - ce^{(-dC_i)} \dots\dots\dots (1)$$

式中: P_n 为净光合速率($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); C_i 为

胞间 CO₂ 浓度 ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$); a 、 b 、 c 、 d 为方程的系数。

植物的 CO₂ 补偿点 (Γ ; $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)、羧化效率 (CE; $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、CO₂ 饱和点 (CSP; $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)、光合能力 ($P_{n\text{max}}$; $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、光呼吸速率 (R_p ; $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 的数学表达式分别为:

$$\Gamma = \frac{\ln(a) - \ln(c)}{b - d} \dots\dots\dots(2)$$

$$\text{CE} = P'_n(C_i = \Gamma) = -abe^{(-b\Gamma)} + cde^{(-d\Gamma)} \dots\dots(3)$$

$$\text{CSP} = \frac{\ln(ab) - \ln(cd)}{b - d} \dots\dots\dots(4)$$

$$P_{n\text{max}} = ae^{(-b\text{CSP})} - ce^{(-d\text{CSP})} \dots\dots\dots(5)$$

$$R_p = a - c \dots\dots\dots(6)$$

测定 C_i 范围内 ($24\sim 1\,209\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) 蔷薇平均净光合速率 $\bar{P}_n$ 采用对模型函数积分的方法计算, 公式如下:

$$\bar{P}_n = \frac{1}{1209-24} \left(\int_{\Gamma}^{1209} (ae^{(-bC_i)} - ce^{(-dC_i)}) dC_i - \int_{24}^{\Gamma} (ae^{(-bC_i)} - ce^{(-dC_i)}) dC_i \right) \dots\dots\dots(7)$$

2 结果与分析

2.1 蔷薇光合作用 CO₂ 响应过程及拟合

由图 1 可看出, 当 C_i 小于 CSP 时, 在各个土壤水分下 P_n 随 C_i 的升高呈现出相似的规律, 即在低 CO₂ 浓度 ($C_i \leq 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) 下, P_n 随着 C_i

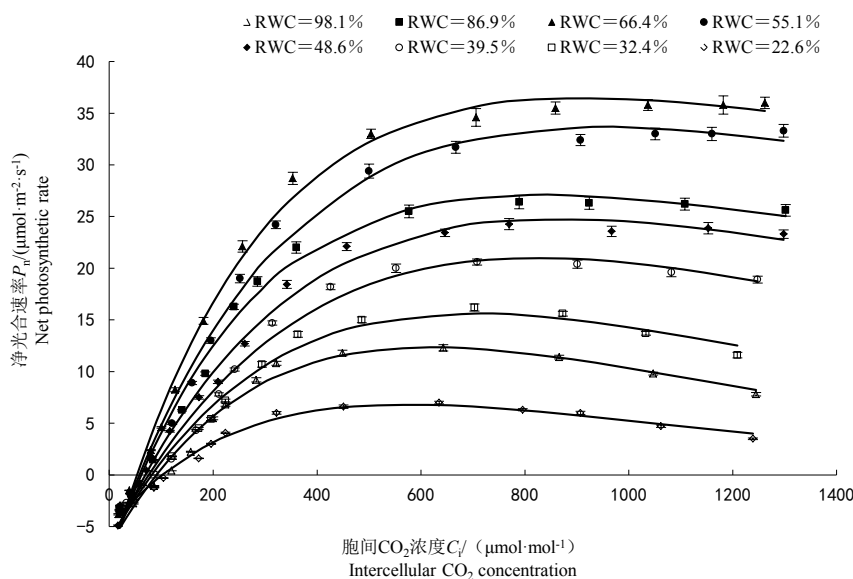
的升高而快速上升。当 C_i 超过 $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 后 P_n 随着 C_i 的升高继续上升, 但是上升速率逐渐减小, 曲线渐平, 到 CO₂ 饱和点时 P_n 达到最大值。在 C_i 超过 CSP 之后, P_n 随 C_i 的变化趋势因土壤水分的不同各有差异: 当 RWC 在 39.5%~86.9% 时, 同一 RWC 下不同 C_i 对应的 P_n 差异不显著 ($P > 0.05$), 表明在此土壤水分范围内 P_n 随 C_i 增加没有显著变化, 未发生明显 CO₂ 饱和和抑制现象; 当水分过高 (RWC > 86.9%) 或过低 (RWC < 39.5%) 时则会发生明显的 CO₂ 饱和和抑制现象, 表明干旱胁迫或淹涝胁迫会导致蔷薇光合作用的 CO₂ 饱和和抑制现象。

由图 1、表 1 可见, 指数改进模型能较好的拟合蔷薇 CO₂ 响应过程, 不同土壤水分下的决定系数 (R^2) 在 0.978~0.995 之间, 平均 R^2 高达 0.989。

2.2 净光合速率的土壤水分阈值

在光合作用 CO₂ 响应过程中, 虽然将 C_r 设置成相同的系列水平, 但受气孔开闭的影响, 同一水平 C_r 对应的 C_i 各不相同, 各个土壤水分下最小和最大 C_i 分别在 $16.9\sim 24\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 、 $1\,209\sim 1\,302\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。为保证在相同 C_i 条件下探讨土壤水分与光合速率的定量关系, 选取 C_i 在 $24\sim 1\,209\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 范围的平均净光合速率 ($\bar{P}_n$) 作为衡量整个响应过程光合速率的指标。

由图 2 可见, 蔷薇平均净光合速率对土壤含



注: 图中数值为平均值 $\pm$ 标准误。Note: the date are mean $\pm$ SE.

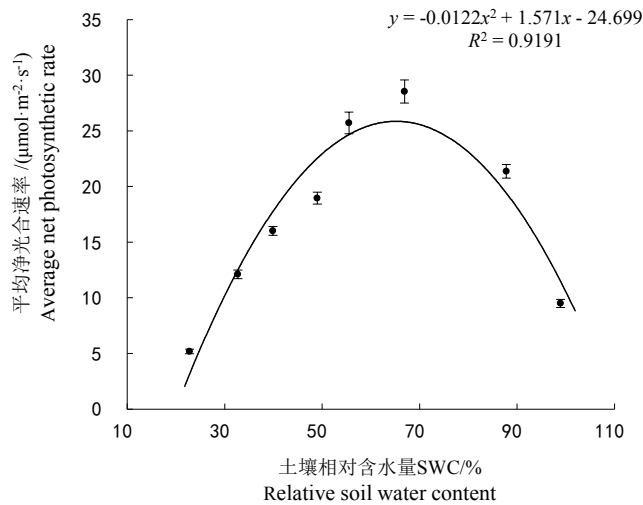
图 1 不同土壤水分下蔷薇光合作用 CO₂ 响应过程模拟

Fig. 1 Simulation of CO₂ response of *Rosa multiflora* photosynthesis under different soil moisture

表 1 土壤逐步失水过程中蔷薇光合作用 CO₂ 响应参数
Tab. 1 CO₂ response parameters of *Rosa multiflora* photosynthesis in the process of gradual soil water loss

RWC /%	CE /(mol·m ⁻² ·s ⁻¹)	P _{max} /(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	Γ /(μmol·mol ⁻¹)	CSP /(μmol·mol ⁻¹)	R _p /(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	R ²
98.1	0.063 9 ± 0.001 7 e	12.33 ± 0.29 g	91 ± 3 b	617 ± 16 c	6.92 ± 0.18 c	0.978
86.9	0.115 4 ± 0.003 8 b	27.06 ± 0.66 c	62 ± 1 d	831 ± 13 b	7.99 ± 0.27 b	0.993
66.4	0.145 5 ± 0.004 4 a	36.45 ± 0.99 a	53 ± 2 e	914 ± 23 a	8.48 ± 0.23 a	0.995
55.1	0.121 5 ± 0.003 8 b	33.63 ± 1.23 b	58 ± 1 e	948 ± 25 a	7.67 ± 0.21 b	0.992
48.6	0.091 9 ± 0.002 8 c	24.76 ± 0.80 d	69 ± 2 d	868 ± 21 b	7.07 ± 0.24 c	0.994
39.5	0.077 2 ± 0.002 7 d	21.01 ± 0.60 e	76 ± 2 c	823 ± 18 b	6.47 ± 0.16 c	0.987
32.4	0.069 2 ± 0.001 7 e	15.61 ± 0.59 f	82 ± 2 c	698 ± 18 c	6.46 ± 0.24 c	0.987
22.6	0.039 5 ± 0.001 0 f	6.81 ± 0.23 h	102 ± 3 a	572 ± 9 c	5.02 ± 0.16 d	0.983
平均 Average	0.090 5	22.21	74	784	7.01	0.989

注：表中数值为平均值 ± 标准误。不同小写字母表示数据系列在 0.05 水平上差异显著。
Note: the date are mean ± SE. Different lowercase letters indicate that the data series have significant differences at the level of 0.05.



注：图中数值为平均值 ± 标准误。Note: the date are mean ± SE.
图 2 测定 C_i 范围内 (24~1 209 μmol·mol⁻¹) 蔷薇平均净光合速率对土壤水分的响应

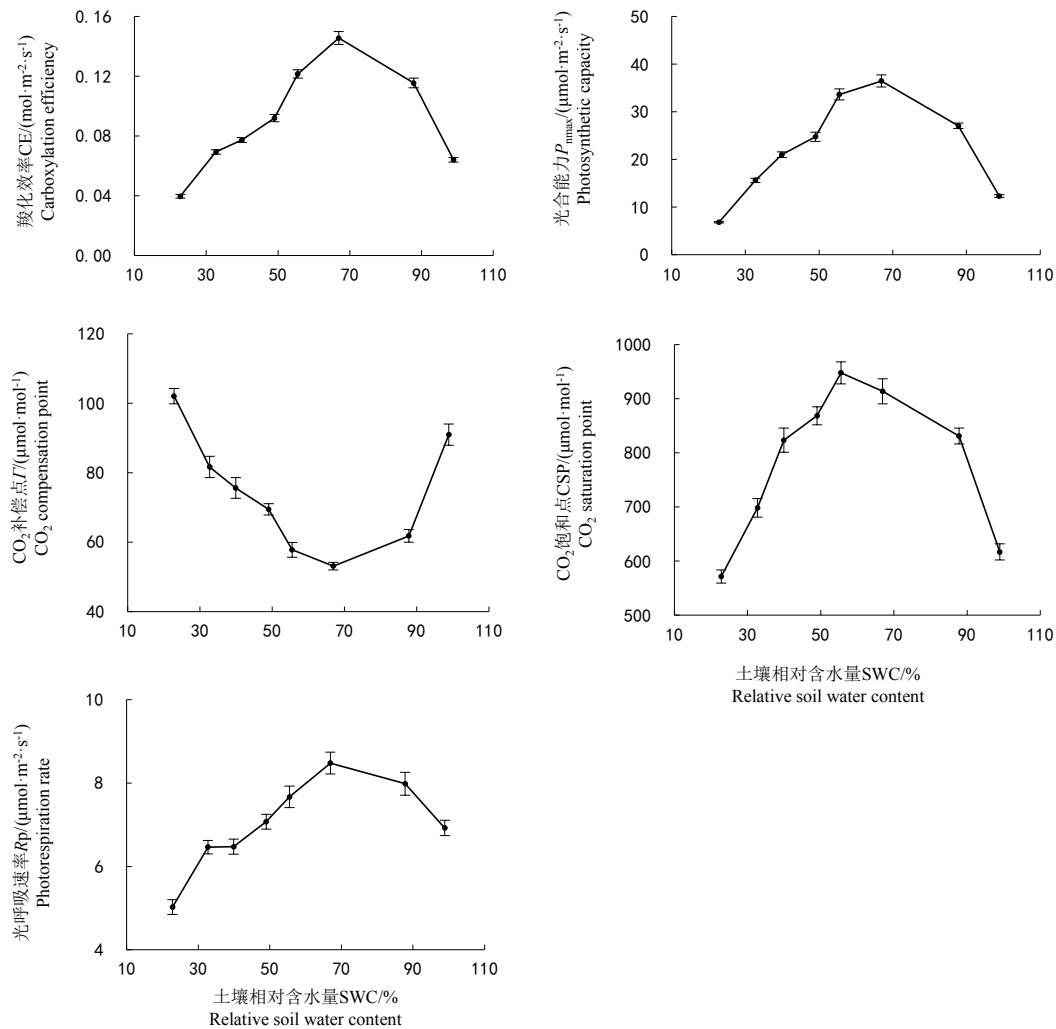
Fig. 2 The responses of average net photosynthetic rate of *Rosa multiflora* to soil moisture under C_i=24~1 209 μmol·mol⁻¹

水量具有明显的阈值响应，采用二次方程能较好拟合两者的定量关系 ($R^2=0.9191$)。由此可以求解最大 $\overline{P_n}$ 对应的 RWC 在 64.4% 左右； $\overline{P_n}$ 等于 0 时对应的 RWC 分别为 18.3% 和 110.4%；维持较高水平 $\overline{P_n}$ (最大 $\overline{P_n}$ 的 0.8 倍) 对应的 RWC 分别为 43.8% 和 84.9%。由此认为，蔷薇光合作用较高水平的 RWC 区间在 43.8%~84.9% 之间，最适宜的 RWC 在 64.4% 左右。维持蔷薇光合作用最低 RWC 在 18.3% 左右，土壤水分低于此值时，光合作用不明显。

2.3 土壤水分对 CO₂ 响应特征参数的影响

由表 1 和图 3 可见，不同土壤水分下蔷薇的

CE、P_{max}、CSP、R_p 分别在 0.039 5~0.145 5 mol·m⁻²·s⁻¹、6.81~36.45 μmol·m⁻²·s⁻¹、572~948 μmol·mol⁻¹、5.02~8.48 μmol·m⁻²·s⁻¹ 之间，4 项参数随着土壤水分的增加都表现出先升高后降低的抛物线形变化趋势，当 RWC 为 66.9 % 左右时，CE、P_{max}、R_p 达到最大值，当 RWC 为 55.5 % 左右时，CSP 达到最大值，维持蔷薇 CE、P_{max}、CSP、R_p 较高水平 (最大值的 0.8 倍) 的 RWC 范围分别在 54.4%~87.6%、52.2%~83.1%、37.1%~91.6%、44.6%~98.9% 之间；由表 1 和图 3 可见，不同土壤水分下蔷薇的 Γ 在 53~104 μmol·mol⁻¹，随着土壤水分的增加表现出先降低后升高的抛物线形变化趋势，



注：图中数值为平均值 $\pm$ 标准误。Note: the data are mean $\pm$ SE.

图3 蔷薇羧化效率 (CE)、光合能力 ($P_{\max}$)、 CO_2 补偿点 (Γ)、 CO_2 饱和点 (CSP)、光呼吸速率 (R_p) 对土壤水分的响应

Fig. 3 Response of carboxylation efficiency (CE), photosynthetic capacity ($P_{\max}$), CO_2 compensation point (Γ), CO_2 saturation point (CSP) and photorespiration rate (R_p) of *Rosa multiflora* to soil moisture

蔷薇最小 Γ 对应的 RWC 为 66.9%，维持蔷薇 Γ 较低水平（最小值的 1.2 倍）的 RWC 范围在 52.2%~88.5% 之间。

3 讨论与结论

研究表明，植物对土壤水分胁迫具有一定的适应性，植物比较活跃的生理活动往往是在适度的水分亏缺范围之内^[17]。这一范围因植物种类及其生理过程不同而各不相同。为此，一些学者通过测定多个土壤水分梯度下植物的光合作用光或 CO_2 响应过程，提出了不同植物光合作用适宜的土壤水分范围，为研究植物水分生理特性提供了支撑，也为植物旱涝管理提供了重要依据^[18-21]。

本研究将测定 C_i 范围内 ($24\sim1\,209\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) 的平均净光合速率 ($\bar{P}_n$) 作为反映 CO_2 响应过程的指标，通过建立 $\bar{P}_n$ 与土壤相对含水量 (RWC) 的函数关系，从而更加准确合理的确定了各个土壤水分点。通过研究分析认为，维持蔷薇光合作用较高水平的 RWC 范围在 43.8%~84.9% 之间，最适宜的 RWC 在 64.4% 左右。维持植物光合作用最低 RWC 是反映植物抗旱能力的重要指标，该数值越低表明植物光合作用对土壤极端干旱的适应能力越强。不同植物维持光合作用最低 RWC 差异较大，如辽东槲木 *Aralia elata* 在 21% 左右^[22]，叶底珠 *Securinega suffruticosa* 在 22.5% 左右^[18]，金银

花 *Lonicera japonica* 在 29.7% 左右^[23]。本研究得出, 维持蔷薇光合作用最低 RWC 在 18.3% 左右, 低于上述三种耐旱树种, 表明蔷薇的光合作用对土壤极端干旱有较强的适应能力。

蔷薇各项 CO₂ 响应参数对 RWC 具有一定的阈值响应, 当 RWC 在 55.4%~83.1% 之间时, 蔷薇具有较高的 CE、 P_{nmax} 、CSP、 R_p 和较低 Γ 。本研究还发现蔷薇 $\overline{P_n}$ 、CE、 P_{nmax} 随 RWC 增加呈“升缓降陡”的抛物线形变化趋势。以 P_{nmax} 为例, 当 RWC=66.4% 时, P_{nmax} 达到最大值为 36.45 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 当 RWC 下降到 22.6% 时, P_{nmax} 降为 6.81 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, RWC 平均每降低 10%, P_{nmax} 下降 6.7 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。而当 RWC 由 66.4% 继续上升时, RWC 平均每上升 10%, P_{nmax} 下降 7.5 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。显然蔷薇受淹涝胁迫时 P_{nmax} 下降趋势要快于受干旱胁迫时下降趋势, 表明蔷薇具有耐旱不耐涝的光合生理特征。因此, 在栽培时要注意选择土质疏松排水良好的土壤, 避开低洼积水处, 水分管理时要“宁干勿湿”, 浇水不可过多过频, 雨季要注意排水防涝。

参考文献

- [1] 康华靖, 陶月良, 权伟, 等. 植物光合CO₂响应模型对光下(暗)呼吸速率拟合的探讨[J]. 植物生态学报, 2014, 38(12): 1356-1363.
- [2] 林军, 张应中, 邓文剑, 等. 光皮树无性系光响应特性研究[J]. 林业与环境科学, 2016, 32(3): 19-23.
- [3] 曾昭佳, 周祥斌. 5个香椿种源的光合响应研究[J]. 林业与环境科学, 2016, 32(3): 24-29.
- [4] 叶子飘, 王建林. 植物光合-光响应模型的比较分析[J]. 井冈山学院学报(自然科学版), 2009, 30(2): 9-13.
- [5] 刘杨杨, 李俊, 于强, 等. 甘蔗叶片光合CO₂响应参数分析及其品种间差异[J]. 中国农业气象, 2019, 40(10): 637-646.
- [6] CHEN Z Y, PENG Z S, YANG J, et al. A mathematical model for describing light-response curves in *Nicotiana tabacum* L.[J]. Photosynthetica, 2011, 49: 467-471.
- [7] 陈卫英, 陈真勇, 罗辅燕, 等. 光响应曲线的指数改进模型与常用模型比较[J]. 植物生态学报, 2012, 36(12): 1277-1285.
- [8] 陈兰英, 黎云祥, 钱一凡, 等. 改进指数模型对紫茉莉光合-光响应及CO₂响应适用性研究[J]. 广西植物, 2013, 33(6): 839-845.
- [9] 罗辅燕, 陈卫英, 陈真勇. 指数改进模型在大麦光合-CO₂响应曲线中的适用性[J]. 植物生态学报, 2013, 37(7): 650-655.
- [10] 惠俊爱, 张霞, 王绍明. 新疆野生单叶蔷薇生物学特性分析[J]. 山东林业科技, 2013, 43(4): 61-63.
- [11] 李军. 野蔷薇无性繁殖栽培技术[J]. 中国林副特产, 2020(2): 55-56.
- [12] 杨丹, 王军, 李开言, 等. 野蔷薇根总黄酮对H₂O₂诱导损伤的人脐静脉内皮细胞的影响[J]. 中药新药与临床药理, 2019, 30(9): 1093-1097.
- [13] 董小斌. 黄蔷薇的栽培管理及园林应用[J]. 江西农业, 2018(16): 104.
- [14] SINHA P G, SARADHI P P, UPRETY D C, et al. Effect of elevated CO₂ concentration on photosynthesis and flowering in three wheat species belonging to different ploidy[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2011, 142(3-4): 432-436.
- [15] 李凤霞, 郭建平, 高素华. 不同土壤湿度下柠条光合速率对CO₂浓度和辐射强度响应的模拟研究[J]. 农业环境科学学报, 2006, 25(1): 81-85.
- [16] 李思嘉, 陈志德, 王晓婧, 等. 花生不同光合-CO₂响应曲线拟合模型的比较[J]. 中国农学通报, 2020, 36(12): 33-38.
- [17] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2002.
- [18] 张淑勇, 夏江宝, 张光灿, 等. 黄河三角洲贝壳堤岛叶底珠叶片光合作用对CO₂浓度及土壤水分的响应[J]. 生态学报, 2014, 34(8): 1937-1945.
- [19] 夏宣宣, 张淑勇, 张光灿, 等. 黄土丘陵区土壤水分对黄刺玫叶片光响应特征参数的影响[J]. 生态学报, 2016, 36(16): 5142-5149.
- [20] 李红, 徐欢, 陈金晨. 土壤湿度对黄荆光合作用光响应过程的影响[J]. 北方园艺, 2017(23): 122-127.
- [21] 赵芳玉, 徐元江, 彭诗原, 等. 濒危藏药桃儿七对逐步失水的光合生理响应[J]. 干旱区资源与环境, 2020, 34(3): 143-151.
- [22] 陈建, 张光灿, 张淑勇, 等. 辽东槲木光合和蒸腾作用对光照和土壤水分的响应过程[J]. 应用生态学报, 2008, 19(6): 1185-1190.
- [23] 赵洁, 郎莹, 吴畏, 等. 土壤极端干旱对金银花光合生理生化特性的影响[J]. 西北植物学报, 2017(12): 2444-2451.