

乌药光合特性日进程与其环境因子的相关分析

王小伟^{1,2}, 金则新^{2*}, 柯世省², 李建辉², 熊 能²

(1. 杭州师范大学 生命与环境科学学院, 浙江 杭州 310018; 2. 台州学院 生态研究所, 浙江 临海 317000)

摘 要:用 LCA-4 型便携式光合测定仪,在自然条件下,于 8 月上旬的晴朗天气对乌药(*Lindera aggregata*)叶片光合作用日进程进行测定。结果表明:全光照环境下乌药叶片的净光合速率的日进程曲线呈双峰型,在午间出现明显的“午休”现象。胞间 CO₂ 浓度的日进程基本与净光合速率相反,中午胞间 CO₂ 浓度增高,表明净光合速率午间降低主要受非气孔限制因素的影响。暗呼吸速率日进程呈单峰曲线,中午最高。用逐步多元回归方法得到净光合速率日变化的最优化方程为: $Y=118.0984+0.0122X_1-0.7670X_3-3.2313X_4$ (复相关系数 $R=0.9873$, $F=38.4887$, 显著水平 $P=0.0068$, 剩余标准差 $S=0.6897$)。偏相关分析和通径分析表明,光合有效辐射、空气相对湿度和气温与净光合速率的日变化有着极显著或显著的相关关系,是影响乌药光合速率主要的环境因子,影响大小的顺序为:气温>光合有效辐射>空气相对湿度。

关键词:乌药;净光合速率;环境因子;逐步多元回归;通径分析

中图分类号:S718.45 **文献标志码:**A **文章编号:**1001-7461(2010)02-0005-06

Diurnal Photosynthetic Characteristics of *Lindera aggregata* and Its Correlation with Environmental Factors

WANG Xiao-wei¹, JIN Ze-xin^{2*}, KE Shi-sheng², LI Jian-hui², XIONG Neng²

(1. College of Life Science, Hangzhou Normal University, Hangzhou, Zhejiang 310018, China;

2. Ecology Institute of Taizhou College, Linhai, Zhejiang 317000, China)

Abstract: The diurnal variation of photosynthesis of *Lindera aggregata* was studied by the LCA-4 Portable Photosynthesis System under natural conditions on clear days of mid-August. The results were as follows. The curve of net photosynthetic rate (P_n) in the leaves of *L. aggregate* under full light was bi-peak type with an obvious midday depression phenomenon at noon. The diurnal variation of internal CO₂ concentration (C_i) was opposite to P_n . The increase of C_i at midday indicated that the midday depression of the photosynthetic efficiency was mainly influenced by the non-stomatal factors. The diurnal variation of the dark respiration rate (R) was single-peak type and was the highest at midday. The optimization equation for the diurnal variation of P_n was calculated by stepwise multiple-regression method ($Y=118.0984+0.0122X_1-0.7670X_3-3.2313X_4$, $R=0.9873$, $F=38.4887$, $P=0.0068$, $S=0.6897$). The partial correlation and path analysis showed that the diurnal variation of P_n had significant relationship with air temperature (T_a), photosynthetic effective radiation (PAR) and air relative humidity (RH), respectively. This indicated that PAR , RH and T_a might play important role in the P_n and ranked as $T_a>PAR>RH$.
Key words: *Lindera aggregata*; net photosynthetic rate; ecological factor; stepwise multiple-regression; path analysis multiple-regression; analysis of path

收稿日期:2009-04-24 修回日期:2009-09-24

基金项目:浙江省自然科学基金项目(Y507660)。

作者简介:王小伟,女,在读硕士,主要从事植物生态学研究。

* 通讯作者:金则新,男,教授,主要从事植物生态学研究。E-mail: jzx@tzc.edu.cn

乌药(*Lindera aggregata*)属于樟科(Lauraceae)山胡椒属(*Lindera*),为常绿灌木或小乔木,其膨大块根可入药,具有温中散寒、理气止痛的功效;叶在民间及临床上被广泛使用,具抗菌^[1]、消炎作用^[2]。乌药的药用价值很高,具有很大的开发前景。目前,对乌药的研究主要集中在对化合物的分离和鉴定以及临床药理研究等,对乌药光合作用规律的研究还未见报道。光合作用是植物生长发育的基础和生产力高低的决定性因素,同时又是一个对环境敏感的生理过程,受到诸多内外因素的限制。因此,研究植物的光合特性及其与环境因子的关系显得十分重要。对乌药的主要生长季节夏季的光合特性参数进行测定,旨在了解乌药光合作用日变化特征;了解乌药的光合特性与其环境因子之间的相关性;环境因子之间的关系。为了避免定性描述和简单相关分析的片面性,通过逐步多元回归和通径分析的方法来进一步探讨光合作用与环境因子之间的关系。这对于阐明乌药光合作用的一般规律,指导乌药的规范化栽培具有重要意义。

1 材料与方法

试验样地位于浙江省台州市天台县三州乡境内,海拔 447 m,坡向 SE20°。于 2008 年 8 月上旬在晴朗天气下用英国 ADC 公司生产的 LCA-4 型便携式全

自动光合测定系统,采用开放式气路,对全光照环境下乌药叶片进行不离体测试,测试时从 6:00~18:00 每隔 2 h 测定净光合速率(P_n)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、气孔阻力(r_s)、暗呼吸速率(R)、光合有效辐射(PAR)、大气温度(T_a)、大气相对湿度(RH)、大气 CO_2 浓度(C_a)等指标。所有指标测定 3 d,取平均值。

用 DPS(Data Processing System)数据处理系统对野外观测数据进行简单相关分析、逐步多元回归分析和通径分析^[3]。

2 结果与分析

2.1 环境因子日进程

由图 1 看出,从 6:00 开始,叶片表面的光合有效辐射逐渐增大,到 12:00 左右达到最大值,以后逐渐减小。经过夜间的富集,空气中 CO_2 浓度在清晨最高,日出后明显下降,在午间达到最小值,直到 16:00 CO_2 浓度变化都比较平稳。16:00 以后,大气中 CO_2 浓度开始回升,直到 18:00 左右又达到相对较高的水平。空气相对湿度日进程趋势与光合有效辐射和气温日进程呈负相关,在日出前后达到最大值,随着光合有效辐射的增强和气温的升高而下降,在 14:00 左右出现最小值,之后逐渐回升。气温的日进程受太阳辐射强度的影响,逐渐升高,10:00~14:00 时达到较高水平。

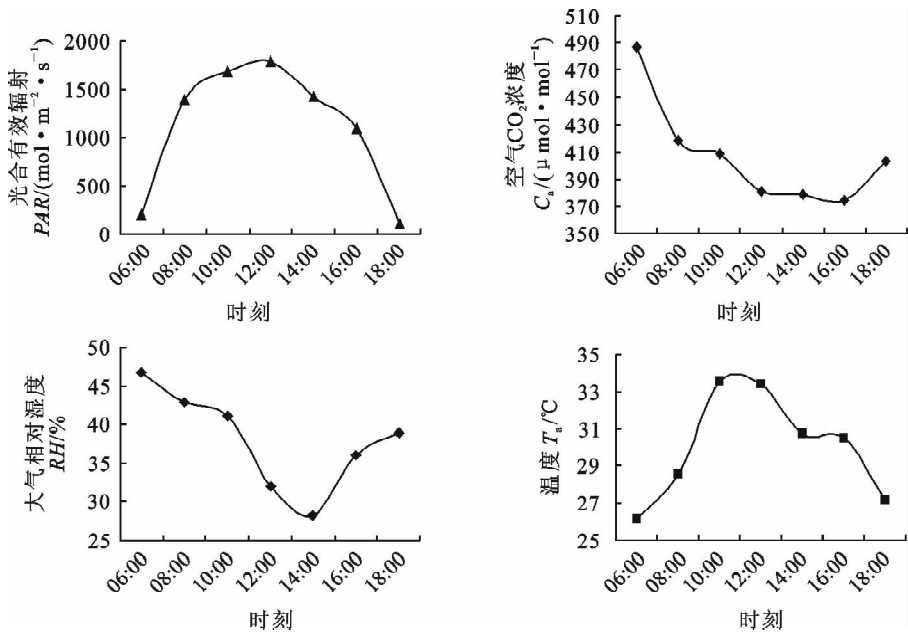


图 1 叶片光合有效辐射(PAR)、空气 CO_2 浓度(C_a)、空气相对湿度(RH)和气温(T_a)日变化
Fig. 1 The diurnal variations of environment factors of PAR , C_a , RH and T_a

2.2 光合特性日进程

从图 2 可以看出,乌药叶片净光合速率(P_n)日变化呈“双峰”型。6:00 由于光强较弱、气温较低,光合速率较低。随着光合辐射的增强,气温升高,叶

片可捕获的光能也逐渐增多,光可以为光合作用提供同化力形成所需的能量,活化光合作用关键的酶和促使气孔开放^[4],光合速率逐渐增大,直到 8:00 P_n 出现第 1 峰。而后随着光合有效辐射的进一步

增强,可能导致叶片吸收的光能出现过剩,同时伴随着其他环境因子的较大变化,如空气 CO₂ 浓度和空气湿度的下降,气孔阻力和暗呼吸速率的增加等, P_n 在 10:00~12:00 出现峰谷,即乌药存在光合“午

休”现象。之后光合有效辐射、叶温和气孔阻力下降,14:00 P_n 出现第 2 峰,光合能力较第 1 峰有小幅幅度上升。峰谷值为第 2 峰值的 56.4 %。

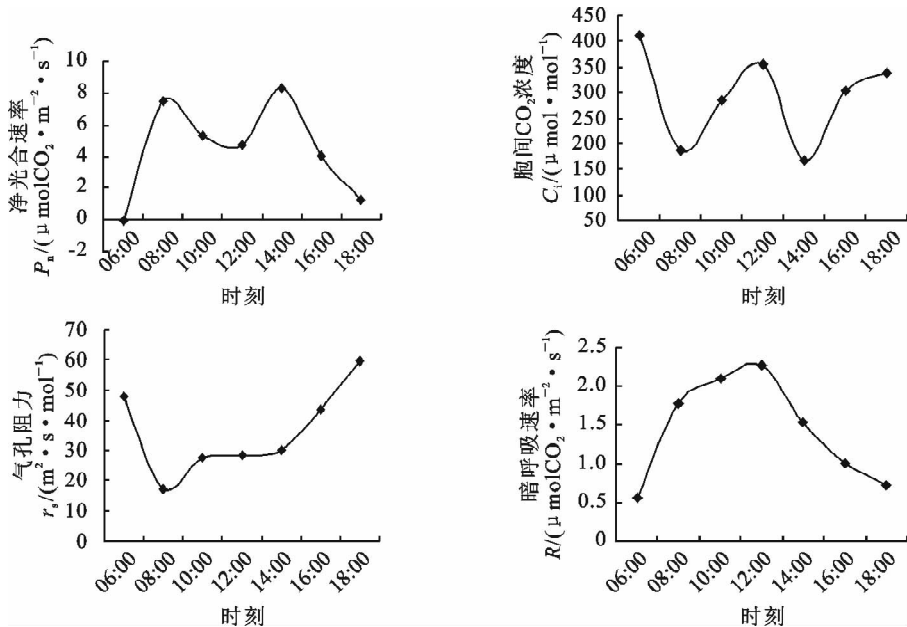


图 2 乌药净光合速率(P_n)、暗呼吸速率(R)、胞间 CO₂ 浓度(C_i)和气孔阻力(r_s)日进程

Fig. 2 The diurnal variations of P_n, R, C_i and r_s in the leaf of *L. aggregate*

表 1 净光合速率与环境因子的相关系数矩阵

Table 1 Correlation matrix of the net photosynthesis rate and the environment factors

相关系数	X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	C _i	r _s	R	P _n
X ₁	1.000	−0.806 *	−0.582	0.890 **	−0.503	−0.749 *	0.984 **	0.724 *
X ₂	—	1.000	0.658	−0.795 *	0.510	0.410	−0.818 *	−0.607
X ₃	—	—	1.000	−0.848 **	0.064	0.145	−0.586	−0.423
X ₄	—	—	—	1.000	−0.167	−0.426	0.863 **	0.505
C _i	—	—	—	—	1.000	0.785 *	−0.5687	−0.885 **
r _s	—	—	—	—	—	1.000	−0.792 *	−0.883 **
R	—	—	—	—	—	—	1.000	0.792 *
P _n	—	—	—	—	—	—	—	1.000

注: *, ** : 分别表示 0.05 和 0.01 水平显著

胞间 CO₂ 浓度(C_i)早上最高,傍晚次之,中午也较高,其日进程变化趋势与 P_n 基本上相反。Farquhar 和 Sharkey^[5]认为,当 P_n和 C_i变化的方向相同,且气孔限制值增大,可认为 P_n的下降主要是气孔限制引起;如果 P_n和 C_i的变化方向相反,气孔限制值减小,则 P_n下降归因于叶肉细胞同化能力的降低。当 2 种因素同时存在时,C_i变化的方向依赖于占优势的因素,标准应当是 C_i变化的方向,而不是变化的幅度^[6]。净光合速率较大时,固定的 CO₂ 就较多,从而引起 C_i的降低^[7],午间出现光合速率低谷时,气孔阻力大,但 C_i高,这表明此时乌药叶片净光合速率降低受到非气孔限制因素的影响。

气孔阻力(r_s)是一个重要的生理指标,它在乌药叶片 CO₂ 和水分交换过程中起着重要的控制作用。气孔是植物与外界进行气体交换的通道和控制蒸腾的结构,气孔的开闭,调控着植物的气体交换和

水分蒸散,对植物的生长起着举足轻重的作用^[8]。气孔关闭能减少水分的消耗,降低由于过分失水而导致植物出现极度水分亏缺的危险,气孔开放有利于叶片光合作用的碳固定,并由于蒸腾的降温作用使叶片在高温的情况下避免热损伤^[9]。气孔导度的增大导致净光合速率的增大,消耗 CO₂ 增多,叶片为了弥补 CO₂ 的消耗,通过调节气孔,增大气孔导度来加速外界 CO₂ 向叶细胞内的扩散^[10]。

乌药叶片的 r_s 的日进程与 C_i基本相似,而与 P_n 基本相反。早上 PAR 和 P_n 增加引起 C_i 的降低,都有利于气孔的张开,气孔阻力降低,同时叶温上升,使蒸腾速率加快。r_s 最低值出现在 8:00 左右。当 PAR 进一步增强,T_a 升高,RH 下降(图 1),使气孔下腔的饱和水蒸气压差增大,进而加速蒸腾速率。高蒸腾速率会引起叶片失水过多,细胞水势下降,从而促使部分气孔关闭,气孔阻力逐渐增大。在这种逆境条

件下,植物是通过气孔调节来保持较高光合速率,同时又防止水分的过度散失,这是植物对逆境的一种适应性反应^[11]。在 14:00 左右随着其他环境因子的变化, r_s 出现第 2 个最低值。在 16:00 以后,光合有效辐射快速下降,气孔阻力又逐渐增大。

乌药叶片的暗呼吸速率日进程呈“单峰”型,在早晨最低,午间达到最大值,暗呼吸速率的日进程趋势同光合有效辐射和气温日进程,且没有受午间高温的抑制。

2.3 光合作用与环境因子的关系分析

对乌药的 P_n 、 R 、 C_i 、 r_s 及其影响因子的观测数据分别进行简单相关性分析(表 1)。4 种环境因子的日进程中 X_1 和 X_4 与 R 达 0.01 显著性水平外, X_2 与 R 达 0.05 显著水平, X_1 与 r_s 和 P_n 达 0.05 显著水平,而与 C_i 无显著的相关关系。应用逐步多元回归分析方法,以 $PAR(X_1)$ 、 $C_a(X_2)$ 、 $RH(X_3)$ 、 $T_a(X_4)$ 分别与 P_n 、 R 、 C_i 、 r_s 作逐步多元回归分析,选取对 P_n 、 R 、 C_i 、 r_s 影响较大的因子,并分别建立最优回归方程。① P_n 的回归方程: $Y = 118.098\ 4 + 0.012\ 2X_1 - 0.767\ 0X_3 - 3.231\ 3X_4$ (复相关系数 $R = 0.987\ 3$, $F = 38.488\ 7$, 显著水平 $P = 0.006\ 8$, 剩余标准差 $S = 0.689\ 7$); ② C_i 的回归方程: $Y =$

$-3\ 533.513\ 5 - 0.407\ 8X_1 + 21.901\ 0X_3 + 113.104\ 0X_4$ (复相关系数 $R = 0.979\ 7$, 显著水平 $P = 0.013\ 5$, 剩余标准差 $S = 25.709\ 3$); ③ r_s 的回归方程 $Y = -241.118\ 2 - 0.061\ 2X_1 - 0.154\ 0X_2 + 2.028\ 8X_3 + 11.476\ 5X_4$ (复相关系数 $R = 0.985\ 9$, $F = 17.332\ 6$, 显著水平 $P = 0.055\ 3$, 剩余标准差 $S = 4.274\ 9$); ④ R 的回归方程: $Y = 4.087\ 4 + 0.001\ 2X_1 - 0.024\ 81X_3 - 0.096\ 3X_4$ (复相关系数 $R = 0.977\ 7$, $F = 44.320\ 1$, 显著水平 $P = 0.005\ 5$, 剩余标准差 $S = 0.139\ 2$)。

在经逐步多元回归得到的 4 个回归模型中, P_n 、 C_i 、 R 3 个的可信度都达到了 90% 以上,经 F 检验,变量和自变量的相关性达到了显著水平,对模型进行拟合后,拟合值与观测值接近(表 2); 而 r_s 的回归方程的可信度虽然也达到了 90% 以上,但是经 F 值检验后,变量和自变量的相关性没有达显著水平,拟合值与观测值的差距较大,说明该模型不能很好的反映 r_s 与环境因子之间的关系。从 4 个回归方程可以看出,影响乌药叶片 P_n 、 C_i 和 R 日进程的主要环境因子是 $PAR(X_1)$ 、 $RH(X_3)$ 和 $T_a(X_4)$, 而影响 r_s 日进程的环境因子除了上述 3 种因子外还有 $C_a(X_2)$ 。

表 2 观察值与拟合值

Table 2 The observed value and the fitted value

样本	P_n			C_i			r_s			R		
	观测值	拟合值	拟合误差	观测值	拟合值	拟合误差	观测值	拟合值	拟合误差	观测值	拟合值	拟合误差
1(06:00)	-0.11	0.11	-0.22	392	370	23	47.92	46.14	1.78	0.57	0.66	-0.09
2(08:00)	7.51	6.68	0.84	187	177	10	17.30	21.18	-3.87	1.79	1.64	0.14
3(10:00)	5.30	5.87	-0.57	203	227	-23	27.77	26.37	1.39	2.10	2.13	-0.03
4(12:00)	4.71	4.42	0.28	355	343	12	33.32	35.21	-1.89	2.27	2.21	0.06
5(14:00)	8.36	8.83	-0.48	168	160	8	25.20	22.93	2.27	1.83	1.93	-0.10
6(16:00)	4.08	3.89	0.19	3 028	306	-4	43.75	41.63	2.12	1.41	1.48	-0.07
7(18:00)	1.29	1.35	-0.06	3 388	363	-24	59.69	61.49	-1.80	0.72	0.63	0.09

进一步对逐步回归中选取的几个环境因子与 P_n 、 R 、 C_i 、 r_s 进行偏相关系数分析,可看出(表 3),乌药 P_n 和 C_i 与因子 X_1 、 X_3 和 X_4 的相关性达到了极显著水平, r_s 与因子 X_1 的相关性达到了极显著水平,与因子 X_4 达到了显著水平; R 只与因子 X_1 达到了极显著水平。偏相关系数分析的结论与逐步回归分析的相近而与简单相关分析的截然不同。

逐步多元回归分析能较好的反映光合特性和各环境因子之间的相关性,却不能反映出各环境因子之间的复杂关系。通过途径分析^[12],从直接作用绝对值大小看(表 4),环境因子对 P_n 和 C_i 影响的顺序为 $X_4 > X_1 > X_3$,表明 4 种环境因子中对 P_n 起直接主要作用的是 X_4 和 X_1 (与偏相关分析的结果基本相符),且 X_4 分别通过 X_1 和 X_3 对 P_n 和 C_i 产生较

表 3 光合作用参数与环境因子的偏相关分析

Table 3 Partial correlation analysis with photosynthesis parameters and environment factors

项目	偏相关	t 检验值	显著水平 P
$r(P_n, X_1)$	0.983	9.235	0.001
$r(P_n, X_3)$	-0.966	6.481	0.003
$r(P_n, X_4)$	-0.973	7.297	0.002
$r(C_i, X_1)$	-0.979	8.248	0.001
$r(C_i, X_3)$	0.944	4.965	0.008
$r(C_i, X_4)$	0.970	6.851	0.003
$r(r_s, X_1)$	-0.978	6.621	0.007
$r(r_s, X_2)$	-0.850	2.285	0.106
$r(r_s, X_3)$	0.880	2.629	0.078
$r(r_s, X_4)$	0.946	4.138	0.026
$r(R, X_1)$	0.937	4.636	0.010
$r(R, X_3)$	-0.514	1.038	0.358
$r(R, X_4)$	-0.528	1.077	0.342

大的间接作用;环境因子对 r_s 影响的顺序为 $X_1 > X_4 > X_3 > X_2$, 表明因子中对 r_s 起直接主要作用的是 X_1 和 X_4 (与偏相关分析相符), 且 X_1 通过 X_4 、 X_3 和 X_2 分别对 r_s 产生较大的间接作用;环境因子对 R 影响的顺序为 $X_1 > X_4 > X_3$, 且 X_1 通过 X_4 和 X_3 分别对 R 产生较大的间接作用。

通过偏相关和通径分析表明,净光合速率的日进程和光合有效辐射(X_1)、相对空气湿度(X_3)和气

温(X_4)与有着极显著和显著的相关关系,并对净光合速率起直接主要的作用。这些因子对净光合速率影响大小的顺序为气温(X_4)>光合有效辐射(X_1)>相对空气湿度(X_3)。虽然光合有效辐射是光合作用最终的动力源,同时也是影响其他环境因素和植物生理因素的最根本因素,但是它是通过叶片温度间接作用于光合速率。

表 4 光合作用参数与环境因子的通径系数分析

Table 4 Path coefficient analysis with photosynthesis parameters and environment factors

因子	P_n				C_i				r_s				R				
	直接 通径 系数	间接通径系数			直接 通径 系数	间接通径系数			直接 通径 系数	间接通径系数			直接 通径 系数	间接通径系数			
		X_1	X_3	X_4		X_1	X_3	X_4		X_1	X_2	X_3		X_4	X_1	X_3	X_4
X_1	2.641	—	0.928	-2.845	-2.970	—	-0.895	3.363	-2.744	—	0.404	-0.510	2.100	1.238	—	0.139	-0.392
X_2	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.501	2.211	—	0.576	-1.880	—	—	—	—
X_3	-1.592	-1.540	—	2.709	1.536	1.732	—	-3.203	0.876	1.599	-0.33	—	-2.00	-0.240	-0.721	—	0.373
X_4	-3.196	2.351	1.350	—	3.778	-2.644	-1.302	—	2.360	-2.44	0.398	-0.742	—	-0.440	1.102	0.202	—

3 结论与讨论

光合作用是植物十分复杂的生理过程,叶片的光合速率与内外因素密切相关。通过对乌药光合速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度、光合有效辐射、气温、相对湿度等环境因子的同期观测,较系统地研究了各因子在乌药生长旺盛期的日进程变化特征。在晴朗天气的午间,乌药叶片出现了明显的光合“午休”现象,是乌药对炎热条件有益的生态适应和自我调节机制,由生态因子、生理因子和生化因子等多方面控制,而且在不同的环境条件下,引起光合“午休”的原因也不同^[13]。光合速率虽然与辐射有直接的关系,但还受其他因子的影响,乌药光合速率出现低谷的原因可理解为高温、强辐射使叶片蒸腾失水加剧、叶温升高,造成叶肉细胞内有关酶活性的降低,降低了与 CO_2 的亲合力,同时也增加了其作为加氧酶的活性^[14],从而降低 P_n 。但此外午间暗呼吸的加强也导致 P_n 下降^[15]。有学者认为,可能是在晴天长时间高光强下,发生光抑制和光呼吸加强,从而导致净光合速率下降^[16-17]。而光对光合作用主要有 3 个方面的作用:提供同化力形成所需要的能量;活化光合作用的关键酶和促使气孔开放;调节光合机构的发育。当光照不足时,不仅会因为同化力的短缺而限制光合碳同化,而且还会由于光合作用关键酶没有充分活化而限制光合作用的运转;当光照过剩时,植物叶片接受的光能超过它所利用的量时,长时间的强光照射会引起叶片光合活性的降低,这就是光合作用的光抑制现象。

通过偏相关分析和通径分析表明,光合有效辐

射、空气相对湿度和气温与乌药叶片净光合速率的日变化有着极显著或显著的相关关系,是影响乌药光合速率主要的环境因子,影响大小的顺序为:气温>光合有效辐射>空气相对湿度。在乌药光合日进程变化中,午间温度升高, P_n 随之下降,正如也有学者认为温度是影响光合作用的主导因子^[18-19],作者也同意这一观点。温度是制约植物光合生产力的一个重要的环境因素。在植物生命活动正常进行的温度范围内,温度每升高 $10^{\circ}C$,许多酶促反应速率几乎增加 1 倍。温度变化不仅影响许多生物化学过程,而且也影响植物体内的物质扩散等过程。

参考文献:

[1] WANG N, MINATOYUCHI S, ARAI M, *et al.* *Lindera strychnifolia* is protective against chemic myocardial dysfunction through scavenging hydroxyl radicals and opening the mitochondrial KATP channels in isolated rat hearts [J]. American Journal of Chinese Medicine, 2004, 32(4): 587- 596.

[2] 张茂江. 乌药叶的临床应用[J]. 四川中医, 1994, 12(5): 18. ZHANG M J. Clinical application of the leaves of *Lindera aggregata* [J]. Sichuan Traditional Chinese Medicine, 1994, 12 (5): 18. (in Chinese)

[3] 唐启义, 冯明光. 实用统计分析及其 DPS 数据处理系统[M]. 北京: 科学出版社, 2002. TANG Q Y, FENG M G. Practical statistical analysis and DPS data processing system [M]. Beijing: Science Press, 2002. (in Chinese)

[4] 余叔文, 汤章城. 植物生理与分子生物学[M]. 北京: 科学出版社, 1998: 259-274. YU S W, TANG Z C. Plant physiology and molecular biology [M]. Beijing: Science Press, 1998: 259-274. (in Chinese)

[5] FARQUHAR J D, Sharkey T D. Stomatal conductance and

photosynthesis [J]. Annual Review of Plant Biology, 1982, 33: 317.

[6] 许大全, 沈允钢. 植物光合作用的效率的日变化[J]. 植物生理学报, 1997, 23(4): 410-416.

XU D Q, SHEN Y G. The efficiency of plant photosynthesis diurnal variation [J]. Plant Physiological, 1997, 23 (4): 410-416. (in Chinese)

[7] 马金娥, 金则新, 张文标, 等. 青钱柳光合日进程及其与环境因子的相关分析[J]. 安徽农业科学, 2007, 35(16): 4752-4754.

MA J E, JIN Z X, ZHANG W B, *et al.* Diurnal changes of photosynthesis of *Cyclocarya paliurus* and its correlation analysis with environmental factors [J]. Journal of Anhui Agriculture Science, 2007, 35(16): 4752-4754. (in Chinese)

[8] 赵玲珍, 朱首军. 三种树莓光合特性的研究[J]. 西北林学院学报, 2006, 21(4): 39-42.

ZHAO L Z, ZHU S J. Photosynthetic characteristics of three *Rubus idaeus* [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2006, 21(4): 39-42. (in Chinese)

[9] 柯世省, 金则新, 李钧敏. 七子花苗期光合日进程及光响应[J]. 广西植物, 2003, 23(2): 175-180.

KE S S, JIN Z X, LI J M. Photosynthetic diurnal variations and responses to light in leaves of *Heptacodium miconioide* seedlings [J]. Guihaia, 2003, 23(2): 175-180. (in Chinese)

[10] 任建武, 王 雁, 彭镇华. 3 种温室栽培石斛冬季光合特性研究[J]. 西北林学院学报, 2009, 24(1): 39-43.

REN J W, WANG Y, PENG Z H. Characteristics of photosynthesis in three *Dendrobium* species cultivated in green house during winter [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2009, 24(1): 39-43. (in Chinese)

[11] 孙广玉, 蔡淑燕, 胡彦波, 等. 盐碱地马蔺光合生理特性的研究[J]. 植物研究, 2006(1): 74-78.

SUN G Y, CAI S Y, HU Y B, *et al.* Study of *saline irisquinone* photosynthetic physiological characteristics [J]. Plant Research, 2006(1): 74-78. (in Chinese)

[12] 张文彤. SPSS 统计分析教程[M]. 北京: 希望电子出版社, 2002.

ZHANG W T. Statistical analysis SPSS tutorial [M]. Beijing: Hope Electronic Press, 2002. (in Chinese)

[13] 邵玲玲, 李 毅, 李禄军. 柠条叶片光合速率日变化特征的研究[J]. 西北林学院学报, 2007, 22(1): 12-14.

SHAO L L, LI Y, LI L J. The study of *Peashrub* on the leaf photosynthetic rate changes in the characteristics [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2007, 22 (1): 12-14. (in Chinese)

[14] SALVUCCI, MICHAEL E, CRAFTS B, *et al.* Minireview inhibition of photosynthesis by heat stress: the activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis [J]. Physiologia Plantarum, 2004, 120(2): 179-187.

[15] 王 森, 郝古庆, 姬兰柱, 等. 高 CO₂ 浓度对温带三种针叶树光合响应特性的影响[J]. 应用生态学报, 2002, 13(6): 646-650.

WANG M, HAO G Q, JI L Z, *et al.* High CO₂ concentration on the temperate conifer three characteristics of photosynthetic [J]. Journal of Applied Ecology, 2002, 13 (6): 646-650. (in Chinese)

[16] ZOZAKI A, TAKEBA G. Photorespiration protects C3 plant from photooxidation [J]. Nature, 1992, 384: 557-560.

[17] ZELITCH I. Control of plant production by regulation of photorespiration [J]. Bioscience, 1992, 42: 510-516.

[18] 李 菁, 刘应迪, 陈功锡, 等. 蜡梅光合与蒸腾速率日变化的初步研究[J]. 广西植物, 2000, 20(1): 52-58.

LI Q, LIU Y D, CHEN G X, *et al.* Study on *Chimonanthus* photosynthesis and transpiration rate changes in the initial [J]. Guangxi Plant, 2000, 20 (1): 52-58. (in Chinese)

[19] 宋于洋, 塔依尔, 王炳举. 沙棘叶片光合速率与其环境因子的日变化规律研究[J]. 西北林学院学报, 2007, 22(1): 8-11.

SONG Y Y, TA Y E, WANG B J. The study of *Seabuckthorn* leaf photosynthetic rate and its environmental factors diurnal variation[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2007, 22 (1): 8-11. (in Chinese)