

## ‘华南8号’木薯光合特性对土壤水分响应的研究

左应梅,杨重法,唐 建,邓权权,巫铁凯  
(海南大学农学院,海南儋州 571737)

**摘要:**为了探讨土壤水分对‘华南8号’木薯(SC8)光合作用-光响应特性的影响,此研究在土壤相对含水量(SRWC)20%~80%范围,采用盆栽方式种植SC8。在不同SRWC下栽培约4周后,使用LI-6400光合作用测定仪,测量净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )和胞间CO<sub>2</sub>浓度( $C_i$ )等参数。结果表明,当SRWC>50%时, $P_{max}$ 、AQY、LCP、LSP随着SRWC的增加变化较小;而当SRWC<50%时, $P_{max}$ 、AQY、LSP随SRWC的减少呈明显的下降趋势;LCP随SRWC的减少呈明显的上升趋势。影响SC8光合作用的主要原因既有气孔因素又有非气孔因素,低光照时( $PAR < 600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ),影响光合作用的主要原因是气孔因素,而高光照时( $PAR > 600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ),影响光合作用的主要原因是非气孔因素,且气孔因素和非气孔因素对光合作用的限制作用均表现为低SRWC大于高SRWC。SC8进行光合作用适宜SRWC的低限临界值可能在50%附近。

**关键词:**木薯;干旱胁迫;土壤相对含水量;光合作用;光响应

中图分类号:S3

文献标志码:A

论文编号:2010-2120

### The Study of Photosynthesis Light Response to Soil Moisture of Cassava (*Manihot esculenta* Crantz. cv. M. South China 8)

Zuo Yingmei, Yang Zhongfa, Tang Jian, Deng Quanquan, Wu Tiekai  
(College of Agronomy, Hainan University, Danzhou Hainan 571737)

**Abstract:** In order to explore the photosynthesis light response to soil moisture of cassava 'South China 8' (SC8). We planted SC8 in pots with the range 20%–80% of soil relative water content (SRWC). And measured the net photosynthetic rate ( $P_n$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ), intercellular CO<sub>2</sub> concentration ( $C_i$ ) and several other parameters by employing LI-6400 portable photosynthesis system after planting about four weeks. The results showed that  $P_{max}$ , AQY, LCP and LSP were little variation with the SRWC increased when the SRWC was more than 50%. The  $P_{max}$ , AQY and LSP obviously decreased with the SRWC decreased when the SRWC was less than 50%, but the LCP obviously increased with the SRWC decreased. The main effect on photosynthesis of SC8 both stomatal factors and non-stomatal factors. The dominant factor was stomatal when the light was low ( $PAR < 600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ), but the non-stomatal factor was dominant factor when the light was high ( $PAR > 600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ). The limitation function of stomatal and non-stomatal factors to photosynthesis was low SRWC rather than high SRWC. And the lower limit threshold value of appropriate SRWC for SC8's photosynthesis probably was 50%.

**Key words:** cassava; drought stress; soil relative water content; photosynthesis; light response

### 0 引言

水分是抑制植物生长的重要环境因子之一<sup>[1-3]</sup>。大

量研究表明,干旱胁迫可使植物的最大净光合速率( $P_{max}$ )、表观量子效率(AQY)、光饱和点(LSP)下降,光

**基金项目:**海南省重点学科建设项目“木薯干物质生产与分配的生理生态研究”(Xkxm0811-09)。

**第一作者简介:**左应梅,女,1983年出生,海南大学在读博士研究生,研究方向:作物栽培生理,通信地址:571737 海南省海南大学儋州校区农学院6401实验室,E-mail:zym8343@126.com。

**通讯作者:**杨重法,男,1962年出生,海南大学农学院教授,主要研究方向:作物栽培生理,E-mail:y-hn@163.com。

**收稿日期:**2010-07-09,修回日期:2010-07-31。

补偿点(LCP)升高<sup>[4,11]</sup>。不同土壤水分条件下,影响植物光合作用的因素主要包括气孔因素和非气孔因素,前者主要指CO<sub>2</sub>进入叶片的扩散阻力,后者指代谢抑制<sup>[12-15]</sup>。一般认为植物在轻度干旱胁迫下气孔因素是影响光合作用的主要原因,而重度干旱胁迫下非气孔因素是影响光合作用的主要原因<sup>[4,9,11]</sup>。但有报道指出,杜仲在重度干旱胁迫下,影响光合作用的主要原因由气孔因素向非气孔因素转变<sup>[16]</sup>;紫藤在SRWC>80.3%或SRWC<55.8%后,影响光合作用的主要原因由气孔因素向非气孔因素转变<sup>[17]</sup>。严重干旱胁迫下,影响光合作用的主要原因由气孔因素和非气孔因素共同作用且以非气孔因素为主<sup>[18]</sup>。由此可见,由于光合作用在植物对干旱胁迫的响应中的反应十分复杂,不仅涉及植物本身的基因型差异、干旱胁迫程度的强弱等,而且还与其他环境因素有关,因此,干旱胁迫时,究竟哪种因素对植物的光合作用起主导作用,目前尚存争议<sup>[19-23]</sup>。

目前,关于干旱胁迫对木薯光合生理特性影响的研究主要集中在,干旱胁迫对木薯叶片的净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、胞间CO<sub>2</sub>浓度(Ci)、蒸腾速率(Tr)和水分利用率(WUE)等生理因子影响方面的研究<sup>[24-32]</sup>。而就干旱胁迫对木薯的最大净光合速率(P<sub>max</sub>)、表观量子效率(AQY)、光饱和点(LCP)、光补偿点(LSP)的影响以及干旱胁迫下影响木薯光合作用的主要因素等方面的研究尚未见到报道。该研究以‘华南8号’木薯(SC8)为研究材料,设置7种土壤水分梯度,旨在探讨土壤水分条件对SC8的P<sub>max</sub>、AQY、LCP、LSP的影响规律,以及不同土壤水分条件下,影响SC8光合作用的主要因素,从而了解其抗旱的机制。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验概况

试验于2009年9月11日—2009年12月14日在海南大学儋州校区进行。供试品种为‘华南8号’(Manihot esculenta Crantz. cv. M.South China 8, SC8),采用盆栽方式。

9月11日种植,将15 cm种茎段直插定植,每盆1株;9月26日间苗每株留1个主茎,淋施0.2%尿素溶液160 mL/盆;盆栽苗9月11日—10月10日置于露地,10月11日移入防雨棚。11月11日开始水分处理。

试验用盆的直径26 cm、高28 cm。将风干土通过1.3 cm筛后装盆,每盆填装11.0 kg。盆栽用土质地中壤、pH5.54、有机质2.62%、硝态氮22.77 mg/kg、铵态氮10.14 mg/kg、速效磷23.54 mg/kg、速效钾159.37 mg/kg。

### 1.2 试验设计

试验设7个处理、3次重复、随机区组排列、每个小区3盆。7个处理分别为土壤相对含水量(soil relative water content, SRWC)80%、70%、60%、50%、40%、30%、20%。

SRWC的测定与控制方法,在土壤装盆55天后用称重法测定装盆状态下的土壤相对含水量(SRWC),并在0~100%SRWC范围用土壤水分速测仪(TDR-3A型,锦州阳光科技发展有限公司)测定相应的土壤容积含水量,求算两种含水量的关系式;测定土壤容积含水量并将其换算为SRWC,然后计算每盆的实测SRWC与处理SRWC之间的水分重量差,按重量差将水分补充至设定的SRWC。

土壤水分的管理,11月11日开始控水,4天后各处理均达到预定SRWC,以后每天16:30~18:30,测定土壤含水量并补充水分。

### 1.3 光合-光响应曲线测定

利用LI-6400光合测定仪于2009年12月8日~10日,8:30~12:00进行测定,天气晴朗。在预试验的基础上,利用LI-6400(美国产),内部温度调节器控制叶室温度为室温30℃,参比室CO<sub>2</sub>浓度为400 μmol/mol,红蓝光源设置叶室有效光合辐射梯度为0、10、50、100、200、400、600、1000、1300、1800、2500 μmol/(m<sup>2</sup>·s),测定净光合速率(Pn, μmol CO<sub>2</sub>/(m<sup>2</sup>·s))、气孔导度(Gs, mol H<sub>2</sub>O/(m<sup>2</sup>·s))、胞间CO<sub>2</sub>浓度(Ci, μmol CO<sub>2</sub>/mol)等参数。测定叶位为由上至下第4片完全展开叶,重复测定3株。

### 1.4 数据分析

采用Excel和JMP7软件进行数据分析。Pn-PAR响应曲线模型按式1进行拟合<sup>[33]</sup>,式中: P<sub>max</sub>(maximum net photosynthetic rate)为最大净光合速率, PAR(photosynthesis active radiation)为光合有效辐射, C<sub>o</sub>为度量弱光条件下净光合速率趋近于零的指标, AQY(apparent quantum yield)为表观量子效率即模型的初始斜率。光补偿点(light compensation point, LCP)按式2计算。光饱和点(light saturation point, LSP)按式3计算。

$$P_n = P_{max} [1 - C_o \exp(-AQY \cdot PAR / P_{max})] \dots\dots\dots (1)$$

$$LCP = P_{max} \ln(C_o) / AQY \dots\dots\dots (2)$$

$$LSP = P_{max} \ln(100C_o) / AQY \dots\dots\dots (3)$$

## 2 结果与分析

### 2.1 不同土壤水分条件下净光合速率的光响应

图1为不同SRWC梯度下, Pn对PAR响应的测

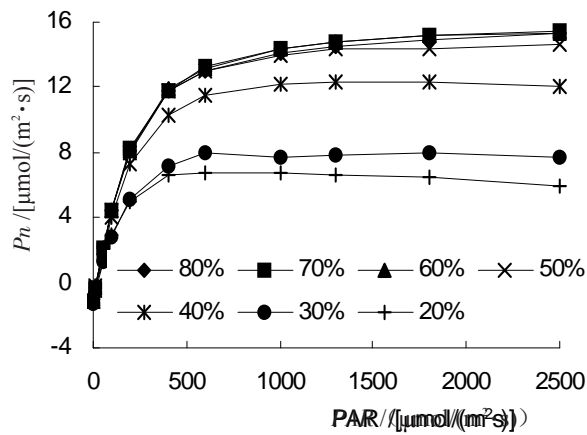


图1 Pn对PAR的响应

定结果。由图1可知,在低光强范围( $PAR < 600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ), SC8叶片在不同SRWC下的光响应过程基本相似,  $P_n$ 随着PAR的增加而快速增加;而在高光强范围( $PAR > 600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ),  $P_n$ 随PAR增加的速度变缓,并出现光饱和现象。当 $PAR \geq 100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 后,  $P_n$ 随PAR增加的幅度明显受SRWC影响,在同一PAR下,  $SRWC > 50\%$ 的 $P_n$ 随PAR增加幅度明显大于 $SRWC < 50\%$ 。

通过对图1的测定结果分别进行模型拟合,得到不同SRWC梯度下的相关光响应参数(表1)。由表1可知,当 $SRWC > 50\%$ 时,随着SRWC的增加 $P_{\text{max}}$ 、 $AQY$ 、 $LCP$ 、 $LSP$ 的数值变化不大;当 $SRWC < 50\%$ 时,  $P_{\text{max}}$ 、 $AQY$ 、 $LSP$ 随SRWC的减少呈明显的下降趋势;

表1 不同SRWC下的光响应参数

SRWC%	AQY	$P_{\text{max}}[\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$	$LCP[\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$	$LSP[\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$
80	0.0614	14.7	14.8	1125.2
70	0.0633	15.0	16.1	1131.3
60	0.0616	14.9	16.2	1133.8
50	0.0634	14.4	16.8	1063.7
40	0.0601	12.3	19.7	995.7
30	0.0464	8.1	23.9	739.5
20	0.0501	6.6	18.6	578.7

$LCP$ 随SRWC的减少呈明显的上升趋势。

### 2.2 不同土壤水分条件下气孔导度的光响应

图2为不同SRWC梯度下,  $G_s$ 对PAR响应的测定结果。由图2可知,在不同的SRWC下,  $G_s$ 随PAR变化的趋势基本一致,均随PAR的增加而增加,但 $G_s$ 随PAR增加的幅度受SRWC的变化影响。当 $SRWC > 50\%$ 时,  $G_s$ 随PAR增加而增加的速度较快,且各处理间的 $G_s$ 值相差不大;而当 $SRWC < 50\%$ 时,  $G_s$ 随PAR

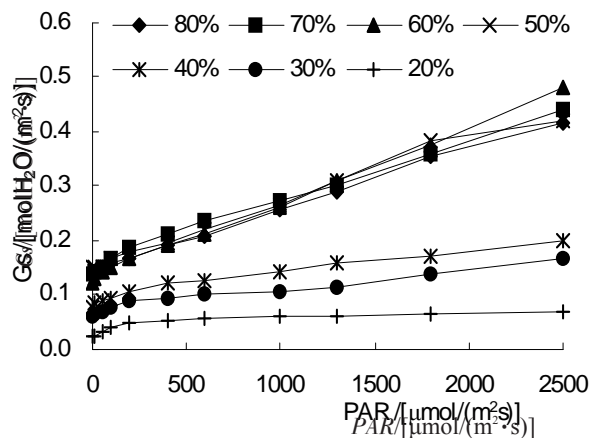


图2 Gs对PAR的响应

增加而增加的速度较慢,其增加幅度随SRWC的减少而变小。在相同PAR下,  $SRWC < 50\%$ 的 $G_s$ 值明显小于 $SRWC > 50\%$ 。

### 2.3 不同土壤水分条件下胞间CO₂浓度的光响应

图3为不同SRWC梯度下,  $C_i$ 对PAR响应的测定结果。由图3可知,在PAR为0~2500  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 范围,随着PAR的增加 $C_i$ 呈先降后升的规律变化。  $PAR < 600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,  $C_i$ 随PAR的增加而下降,并

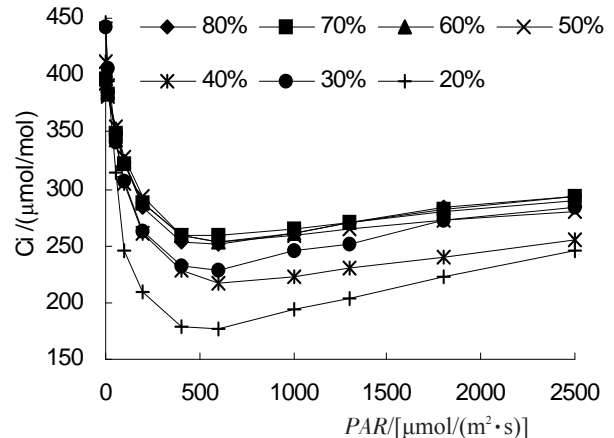


图3 Ci对PAR的响应

且  $SRWC < 50\%$  的下降速度明显大于  $SRWC > 50\%$ , 20%  $SRWC$  的下降速度最快;  $PAR > 600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时,  $C_i$  随  $PAR$  的增加而上升, 并且  $SRWC < 50\%$  的上升速度明显大于  $SRWC > 50\%$ , 20%  $SRWC$  的上升速度最快。

### 3 讨论与结论

#### 3.1 不同土壤水分对‘华南8号’木薯重要光响应参数的影响分析

$AQY$ 、 $LCP$  是光合作用过程中代表植物利用弱光能力的主要参数,  $AQY$  越大,  $LCP$  越小说明植物利用弱光的能力越强。  $LSP$  是光合作用过程中, 代表植物对强光利用能力的主要参数,  $LSP$  越大代表植物利用强光的能力越强。  $P_{\text{max}}$  是衡量植物光合能力的一个重要指标<sup>[34-35]</sup>。 众多研究表明, 干旱胁迫可使植物的  $LCP$  升高,  $P_{\text{max}}$ 、 $AQY$ 、 $LSP$  下降<sup>[4-11]</sup>。 该研究在木薯上得到的结果与前人类似, 随土壤含水量的降低特别是小于 50% 之后,  $P_{\text{max}}$ 、 $AQY$ 、 $LSP$  呈明显的下降趋势, 与之相反  $LCP$  则呈上升趋势。 这表明水分胁迫使 SC8 的叶片光合能力下降, 对光合有效辐射的利用范围变窄, 降低了对光环境的适应能力; 同时也表示了 SC8 进行光合作用适宜  $SRWC$  的低限临界值可能在 50% 附近。 另外, 在一定的环境条件下,  $P_{\text{max}}$  表示了叶片的最大光合能力, 而  $P_{\text{max}}$  决定于  $RuBP$  羧化酶活性和电子传递速率<sup>[36]</sup>。 在此试验条件下, 水分胁迫导致  $P_{\text{max}}$ 、 $AQY$  下降, 是由于水分胁迫同时降低了  $PSII$  电子传递速率和叶肉细胞  $RuBP$  羧化酶活性, 还是只对其中某一因素影响所致, 还有待于进一步研究。

#### 3.2 不同土壤水分下影响‘华南8号’木薯光合作用的主要原因分析

已有研究资料表明,  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $C_a$  和  $C_i$  间的关系表达式为  $C_i = C_a - P_n/G_s$ <sup>[37]</sup>, 由于  $C_a$  相对稳定, 因此  $C_i$  的大小与  $P_n/G_s$  的比值成反相关。 此研究表明, 在 20%~80%  $SRWC$  范围内, 低光照时 ( $PAR < 600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ),  $C_i$  随  $PAR$  的增加而下降, 此时虽  $G_s$ 、 $P_n$  均随  $PAR$  的增加而增加 (图 1、2), 但由于  $G_s$  的增加速度小于  $P_n$  的增加速度, 导致  $P_n/G_s$  的比值增大, 即光合作用对  $CO_2$  的需求大于通过气孔输入的  $CO_2$  量, 结果  $C_i$  下降,  $G_s$  是影响光合作用的主要因素。 高光照时 ( $PAR > 600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ),  $C_i$  随着  $PAR$  的增加而上升, 这时虽  $G_s$ 、 $P_n$  均随  $PAR$  的增加而持续增加, 但由于光照的增加促进了  $G_s$  较大开放, 使  $G_s$  的增加速度快于  $P_n$  的增加速度, 导致  $P_n/G_s$  的比值减小, 即光合作用对  $CO_2$  的需求小于通过气孔输入的  $CO_2$  量, 结果  $C_i$  升高, 说明高光照下  $G_s$  不是限制光合作用的主要因素, 而非

气孔因素如细胞内  $CO_2$  扩散、电子传递、光合作用酶活性等可能是限制光合作用的主要因素。

此外, 在 20%~80%  $SRWC$  范围内, 低光照时 ( $PAR < 600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ), 低  $SRWC$  的  $C_i$  下降速度大于高  $SRWC$  (图 3), 即  $G_s$  对光合作用的限制作用表现为低  $SRWC$  大于高  $SRWC$ 。 高光照时 ( $PAR > 600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ), 低  $SRWC$  的  $C_i$  上升速度大于高  $SRWC$  (图 3), 表明  $G_s$  的增加速度大于  $P_n$  的增加速度,  $P_n/G_s$  的比值较小, 即非气孔因素对光合作用的限制作用表现为低  $SRWC$  大于高  $SRWC$ 。

由此可见, 在不同土壤水分条件下, 影响 SC8 光合能力的主要原因与光照条件密切相关, 这在木薯的研究上还未见到类似报道。 在该研究条件下, 无论正常供水或干旱胁迫, 当光照强度超过一定范围值后, 影响 SC8 光合作用的主要原因由气孔因素向非气孔因素转变, 且其发生转变的  $PAR$  临界值约为  $600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。 而杨全等<sup>[6]</sup>的研究表明, 杜仲在无水胁迫到中度水分胁迫下, 影响光合作用的主要原因为气孔因素; 而重度水分胁迫下, 影响光合作用的主要原因由气孔因素向非气孔因素转变, 其发生转变的  $PAR$  临界值约为  $1200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。 夏宝江等<sup>[17]</sup>的研究表明, 紫藤在 55.8%~80.3%  $SRWC$  范围, 影响光合作用的主要原因是气孔因素; 而当  $SRWC > 80.3\%$  或  $SRWC < 55.8\%$  后, 影响光合作用的主要原因由气孔因素向非气孔因素转变, 出现转折点的  $PAR$  值因  $SRWC$  的不同而不同。 由此可见, 此试验的研究结论与前人的研究结论不尽一致, 造成这种差异主要原因可能与作物类型以及干旱胁迫的程度和时间等有关。

### 参考文献

- [1] Omarova E I, Bogdanova E D, Polimbetova F A. Regulation of Water Loss by the Leaves of Soft Winter Wheat with Different Organization of Leaf Structure[J]. *Russ. J. Plant Physiol.*, 1995,42: 383-385.
- [2] Price A H, Cairns J E, Horton P, et al. Linking Drought Resistance Mechanisms to Drought Avoidance in Upland Rice Using a QTL Approach: Progress and New Opportunities to Integrate Stomatal and Mesophyll Responses[J]. *J. Exp. Bot.*, 2002, 53:989-1004.
- [3] Nemani R R, Keeling C D, Hashimoto H, et al. Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999[J]. *Science*, 2003,300:1560-1563.
- [4] 侯小改,段春燕,刘改秀,等.土壤含水量对牡丹光合特性的影响[J]. *华北农学报*,2006,21(2):91-94.
- [5] 郭春芳,孙云,张木清.土壤水分胁迫对茶树光合作用-光响应特性的影响[J]. *中国生态农业学报*,2008,16(6):1413-1418.
- [6] 胡文海,胡雪华,曾建军,等.干旱胁迫对2个辣椒品种光合特性的

- 影响[J].华中农业大学学报,2008,27(6):776-781.
- [7] 李林芝,张德罡,辛晓平,等.呼伦贝尔草甸草原不同土壤水分梯度下羊草的光合特性[J].生态学报,2009,29(10):5271-5277.
- [8] 孙存华,李扬,杜伟,等.干旱胁迫下藜的光合特性研究[J].植物研究,2007,17(6):715-720.
- [9] 柯世省,杨敏文.水分胁迫对云锦杜鹃光合生理和光温响应的影响[J].园艺学报,2007,34(4):959-964.
- [10] 柯世省,金则新.水分胁迫和温度对夏蜡梅叶片气体交换和叶绿素荧光特性的影响[J].应用生态学报,2008,19(1):43-49.
- [11] 路丙社,白志英,孙浩元,等.土壤含水量对阿月浑子叶片净光合速率及叶绿素荧光参数的影响[J].园艺学报,2004,31(6):727-731.
- [12] Chaves M M, Oliveira M M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55:2365-2384.
- [13] Flexas J, Bota J, Loreto F, et al. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants[J]. *Plant Biology*, 2004,6:269-279.
- [14] Ennahli S, Earl H J. Physiological limitations to photosynthetic carbon assimilation in cotton under water stress[J]. *Crop Science*, 2005, 45:2374-2382.
- [15] Grassi G, Magnani F. Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2005,28:834-849.
- [16] 杨全,孟平,李俊清,等.土壤水分胁迫对杜仲叶片光合及水分利用特征的影响[J].中国农业气象,2010,31(1):48-52.
- [17] 夏江宝,张光灿,刘刚.不同土壤水分条件下紫藤叶片生理参数的光响应[J].应用生态学报,2007,18(1):30-34.
- [18] Smimoff N, Colombe S V. Drought influences the activity of enzymes of the chloroplast peroxide scavenging system [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1988,38:1097-1108.
- [19] Tezara W V J, Mitchell S P, Driscoll S P, et al. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP[J]. *Nature*, 1999, 401:914-917.
- [20] Cornic G. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture - not by affecting ATP synthesis[J]. *Trends in Plant Science*, 2000,5:187-188.
- [21] Lawlor D W, Cornic G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2002,25:275-294.
- [22] Flexas J, Medrano H. Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: Stomatal and non-stomatal limitations revisited [J]. *Annals of Botany*, 2002,89:183-189.
- [23] Giacomo G, Federico M. Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2005,28:834-849.
- [24] Tafur De S M, El-Sharkawy M A, Cadavid L F. Response of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) to water stress and fertilization [J]. *Photosynthetica*, 1997,34(2):233-239.
- [25] El-Sharkawy M A, Cock J H. Water Use Efficiency of Cassava. I. Effects of Air Humidity and Water Stress on Stomatal Conductance and Gas Exchange[J]. *Crop Sci*, 1984,24:497-502.
- [26] Cayón M G, El-Sharkawy M A, Cadavid L F. Leaf gas exchange of cassava as affected by quality of planting material and water stress [J]. *Photosynthetica*, 1997,34(3):409-418.
- [27] Palta J A. Influence of Water Deficits on Gas-Exchange and the Leaf Area Development of Cassava Cultivars I [J]. *J. Exp. Bot.*, 1984,35(10):1441-1449.
- [28] El-Sharkawy M A, Cock J H. Photosynthesis of Cassava (*Manihot esculenta*) [J]. *Experimental Agriculture*, 1990, 26:325-340.
- [29] Ike I F. Effect of water deficits on transpiration, photosynthesis and leaf conductance in cassava[J]. *Physiologia Plantarum*, 1982,55(4):411-414.
- [30] Calatayud P A, Llovera E, Bois J F, et al. Photosynthesis in Drought-Adapted Cassava[J]. *Photosynthetica*, 2000,38(1):97-104.
- [31] El-Sharkawy M A, Tafur De S M. Genotypic and within canopy variation in leaf carbon isotope discrimination and its relation to short-term leaf gas exchange characteristics in cassava grown under rain-fed conditions in the tropics[J]. *Photosynthetica*, 2007,45(4):515-526.
- [32] Aresta R B, Fukai S. Effects of solar radiation on growth of cassava (*Manihot esculenta* crantz.). II. Fibrous root length[J]. *Field Crops Research*, 1984,9:361-371.
- [33] Bassman J B, Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoids* clone[J]. *Tree Physiology*, 1991,8:145-149.
- [34] 赵溪竹,姜海凤,毛子军.长白落叶松、日本落叶松和兴安落叶松幼苗光合作用特性比较研究[J].植物研究,2007,27(3):361-366.
- [35] 吴家兵,关德新,张弥,等.长白上地区蒙古栎光合特性[J].中国科学院研究生院学报,2006,23(4):548-554.
- [36] Walting J R, Press M C, Quick W P. Elevated CO<sub>2</sub> induces biochemical and ultrastructural changes in leaves of the C4 cereal sorghum. *Plant Physiology*, 2000,123(3):1143-1152.
- [37] Wong S C, Cowan I R, Farquhar G D. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature*, 1979,282:424-426.