

數種草皮草種在控制環境下之 光合成氣體交換反應¹

林信輝 胡錦祥²

Abstract

LIN, S. H. and J. S. HWU. 1995. Photosynthetic Gas Exchange Response of Turf Grasses in Controlled Environments. Weed Science Bulletin 16:75-87.

Five turf grasses, Bermuda grass(Tifgreen-328)、Manila grass、Centipede grass、Chinese crabgrass and Bahia grass(A44), were studied on their photosynthetic activities and water use efficiency. The relative photosynthetic rate and water use efficiency of Bahia grass(A44) and Chinese crabgrass at low light intensity were higher than that of other tested grasses, while Bermuda grass(Tifgreen-328) was the lowest. Under high light intensity, the net photosynthesis and water use efficiency of Bahia grass was the highest, while Chinese crabgrass and Centipede grass were lower than other grasses. Under high temperature of 40 °C, the relative net photosynthetic rate of Bahia and Manila was higher than that of other tested grasses, and Bermuda grass(Tifgreen-328) and Chinese crabgrass were the lowest. At 20 °C, Bermuda grass was the highest and the Centipede grass was the lowest. The water use efficiency of all tested grasses decreased with the increasing temperature. In the water withholding process, Manila grass grew more normally and maintained higher water use efficiency, this suggested it might adapt drier environment.

Key words: Turf grasses, photosynthetic rate, stomatal conductance, environmental factors, water use efficiency.

摘要:本試驗選取台灣地區常用之草皮草類,包括改良種百慕達草(Tifgreen-328)、馬尼拉芝、假儉草、小馬唐、百喜草(A44品系)等,在控制環境下測其葉片之淨光合成率、氣孔導度及用水效率等。在正常控制條件下,各供試草類在低光時($100 \sim 150 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$),百喜草及小馬唐之相對淨光合成率較高,百慕達最低。低光下之用水效率以改良種之百慕達草最低,百喜草最高。高光下之淨光合成率以百喜草及百慕達草較高,小馬唐最低;

-
1. 本研究承行政院農業委員會84科-2.10-林-05(13)計劃經費補助,特此致謝。
 2. 依序為國立中興大學水土保持學系副教授、研究生。

用水效率則百喜草、馬尼拉芝較高，而小馬唐及假儉草較低。高溫(40℃)時之相對光合成率以百喜草、馬尼拉芝較高，百慕達草、小馬唐草較低。低溫(20℃)時之相對光合成率、氣孔導度則以百慕達草最高，假儉草較低。各供試草種之用水效率皆隨溫度之升高而降低，各種間之變化趨勢相同。斷水過程中馬尼拉芝在缺水情形下較假儉草能維持較正常的光合作用及較高之用水效率。因此，馬尼拉芝可能較適應於乾旱的環境。

關鍵詞：草皮草種、光合成率、氣孔導度、環境因子、用水效率。

緒 言

近年來有關草類在水土保持上之應用技術及草類對不同環境之適應性等有多篇文獻研究，相關之栽植管理及維護方法亦有可資遵循之規範供為參考⁽¹⁾。然草坪草類之植生管理方式各異，草皮要求的品質較高，如葉片需維持濃綠、抗病蟲害強、耐踐踏、耐強剪等特性。因此其引進植生資材之應用較具多樣化，草皮草類之選取亦與水土保持草類強調簡易處理、迅速覆蓋、耐陰性、耐旱性、固土能力等略有不同。目前有關草皮植生、草皮管理相關資訊仍缺乏，部分商業產品之引進栽植，如高爾夫球場之草皮草類，雖有相關之草類特性報導^(2,6,8)，但其與本地草種之比較及用水效率對環境適應之差異等相關試驗及研究，尚待建立。

本試驗以網室內盆栽之植物為試驗材料，就光度、溫度與土壤水分等不同條件之控制試驗，測定各草類葉片在同化箱內之光合成率、氣孔導度等，並計算及比較其用水效率之差異，以提供草種推廣及應用之參考。

材料與方法

植物與土壤材料 本試驗所用之草皮草種包括下列五種：改良種百慕達草(Tifgreen-328品系, *Cynodon dactylon* × *C. transvaalensis*)、馬尼拉芝(Manila grass, *Zoysia matrella* (L.) Merr.)、假儉草(Centipede grass, *Eremochloa ophiuroides* (Munro) Hack.)、小馬唐(Chinese crabgrass, *Digitaria radicata* (Presl) Miq.)及百喜草(Bahia grass, A44, *Paspalum notatum* Flüge)。試驗所用之土壤係以壤土、砂土、泥炭苔(4:4:2)混合而成。盆栽植物材料培育時，先將供試草類之草莖(或含細根)加以清洗、修剪，種植於內徑16公分、高19公分之塑膠盆中。再經四個月之培育後，選取生長狀況較佳且近似之盆栽供為各處理試驗之用。

光度與葉溫試驗 於同化箱上以不同密度之尼龍網遮蓋，藉以調節光度。光度以光合成有效光照量(photosynthetic photon flux density, PPFD)表示，其光度等級分別為1400, 750, 350, 150, 0 $\mu\text{mole m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 等。葉片溫度控制在20, 25, 30, 35, 40℃等範圍。各光度與葉溫

控制時，葉片在同化箱內放置 30 分鐘左右，待同化箱處於平衡之穩定狀態，始測定及記錄之。各種處理之植物測試三株，每株重複三次測定。光合成率與蒸散率等相關指標之測定，採用美國 DDG 公司之 PAC9900 光合成控制及測定系統⁽³⁾。該儀器為配合 LI-6200 型光合成測定儀 (LI-6200 portable photosynthesis system) 而設計，屬開放式差值測定裝置。以高濃度與低濃度二氧化碳氣體混合系統，經流量、溫度、濕度及 CO₂ 濃度之控制感應，測定經同化箱 (cuvette) 流出之氣體與對照氣體之 CO₂ 差值計算葉片淨光合成率 (以下均簡稱光合成率)，及以維持測定箱內濕度穩定所需之氣體流量計算氣孔導度。測定時，除控制變因外，同化箱內相對濕度為 60 %、葉溫 30 °C、CO₂ 濃度 360 ppm 及光度為 750 μmole m⁻²s⁻¹。

斷水處理試驗 為了瞭解草皮草種在短期缺水情況下，其主要之生理反應及用水效率，選取馬尼拉芝及假儉草供作試驗，將生長狀況相近、並且充分供水之二種盆栽植物材料各兩盆進行斷水試驗。每日測定淨光合成率、氣孔導度、葉片水分潛勢、土壤含水量及用水效率，測定時間由早上九時至下午四時，直到葉片之淨光合成率趨近零為止，試驗中之土壤含水量乃以重量法測之。

用水效率 (water use efficiency, WUE, μmole CO₂/mmol H₂O) 之計算 用水效率常被應用在不同之領域，且有不同之名稱及表達方式。一般有以單位乾物產量所損耗之水分，亦有以單位毫克水分之損失所造成之二氧化碳吸收量來表示。

本試驗定義之用水效率係指在同化箱內控制溫度及相對濕度下，葉片淨光合成率對蒸散率之摩爾比率，其計算式如下^(9,16)：

$$WUE = \frac{P_n}{E}$$

WUE: 用水效率 (μmol CO₂/mmol H₂O)

P_n: 葉片淨光合成率 (μmol CO₂ m⁻² s⁻¹)

E: 葉片蒸散率 (mmol H₂O m⁻² s⁻¹)

結果與討論

光強度試驗 草類葉片之淨光合成率受環境因子、季節性及植株個體之影響，其測值變化甚大。各盆栽草類在無控制變因下葉片之淨光合成率、葉片導度及用水效率之平均測值如表一。由表一可知，五種供試草類中，百慕達草、百喜草及馬尼拉芝之葉片光合成率與葉片導度較高，假儉草與小馬唐較低。用水效率則百喜草、馬尼拉芝較高，百慕達草次之，而假儉草、小馬唐之用水效率最低。

由於同種植物各葉片測值間有所差異，為了減少誤差及便於比較，茲以同化箱光度

表一、各供試草種葉片之淨光合成率、葉片導度及用水效率測值

Table 1. The physiological responses of each tested grasses

Grasses	Pn	Gs	WUE
Burmuda grass(Tifgreen-328)	19.8±0.9	0.33±0.02	3.43±0.07
Manila grass	14.8±1.2	0.26±0.02	3.54±0.26
Centipede grass	11.2±1.6	0.21±0.02	3.11±0.11
Chinese crabgrass	10.6±1.8	0.19±0.03	3.25±0.36
Bahia grass(A44)	16.2±0.8	0.27±0.02	3.67±0.28

Pn：淨光合成率 net photosynthetic rate($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)

Gs：氣孔導度 stomatal conductance($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)

WUE：用水效率 water use efficiency($\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$)

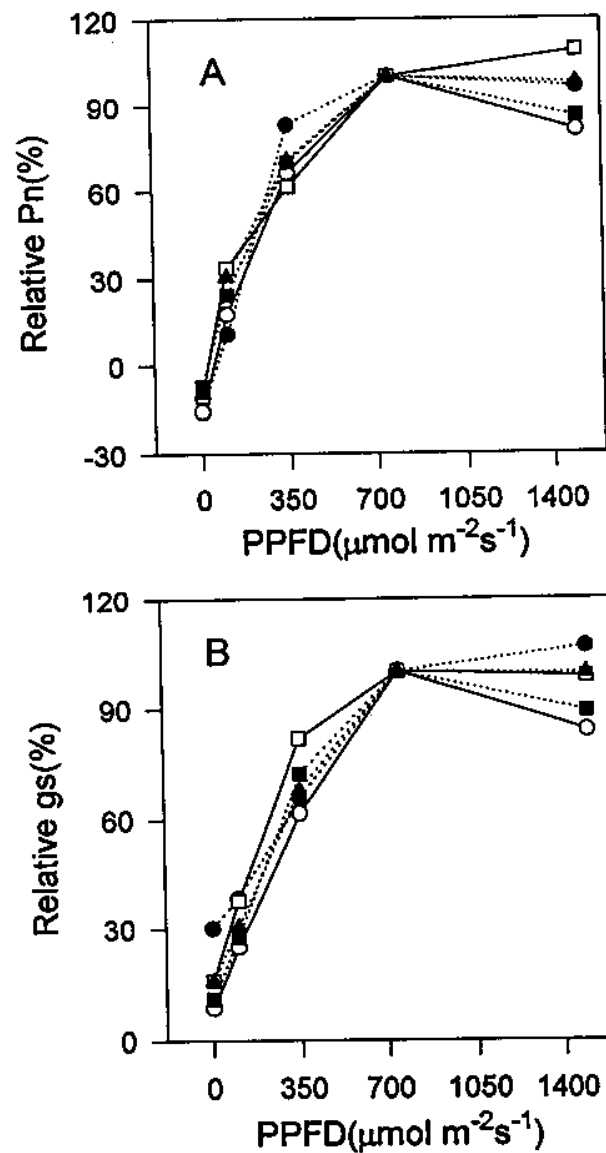
同化箱內設定條件：光度 $750 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，葉溫 30°C ，相對濕度 60%，
 CO_2 濃度 360ppm

為 $750 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，及葉溫 30°C 時所測得之淨光合成率 (Pn) 及氣孔導度 (Gs) 為 100，其他光度情況下之測值則換算為其百分率，藉以瞭解在不同光度下草種反應之差異。各供試植物對光度之試驗結果經整繪如圖一、二。由圖一可知，當光度較小時各草類之淨光合成率及氣孔導度均較低。以同化箱內之光度 $150 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 時之淨光合成率而言，百喜草較高，改良種百慕達草及馬尼拉芝最低。但是在光度漸增時，各供試草類淨光合成率、氣孔導度漸趨穩定，而未明顯增加。馬尼拉芝及假儉草在高光度下其 Pn 及 Gs 有些微下降之現象，多位學者亦指出，在高光下有較高之 $G_s^{(10)}$ 。一般言之，淨光合成率之遞減速率比氣孔導度減少的速度明顯且快速。Knapp 等⁽¹⁰⁾曾指出，光合成率對光度的反應較氣孔導度之反應快速。

一般較耐陰性之草類，通常具有較高之低光使用效率，或較敏感的捕捉弱光光源能力，由草種對低光利用的效率可推估，改良種百慕達草係所有供試草類中最不適於低光 ($150 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 下生長，百喜草較適宜在低光下生長。

在用水效率方面(圖二)，五種供試植物對光度具相似之反應，光度略小於 $400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 時，用水效率隨光度減小而明顯下降。光度大於 $750 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 後，用水效率 (WUE) 僅有些微的增減，其測值約略在 $3\sim 4(\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O})$ 之間。不同草類間低光下之用水效率以改良種百慕達草 (Tifgreen-328) 為最低，百喜草最高。Mahall 等⁽¹⁴⁾曾指出，當光度小於 $400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 時，WUE 隨光度的遞減而快速的減少，本試驗結果亦印證其說法。植物在中至高光照射之情形下維持一定的用水效率，顯然其蒸散率與光合成率之變化趨勢應近似相同。唯其中馬尼拉芝及假儉草在 $1500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 之高光下，光合成率略為減低，部分學者亦指出當光度大於 $400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，WUE 亦有略為遞減的趨勢⁽¹⁴⁾，此現象尚待進一步探討。

葉溫試驗 高溫對植物造成的傷害可分為直接傷害、間接傷害及次級的缺水傷害。



圖一、光度對光合成率及氣孔導度之影響。

Relative Pn、Gs：以光度 $750 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，葉溫 30°C 之測值為 100 之相對值

●-●：百慕達草，○-○：馬尼拉芝，■-■：假儉草，

□-□：小馬唐，▲-▲：百喜草 各點為 5 個測值之平均值

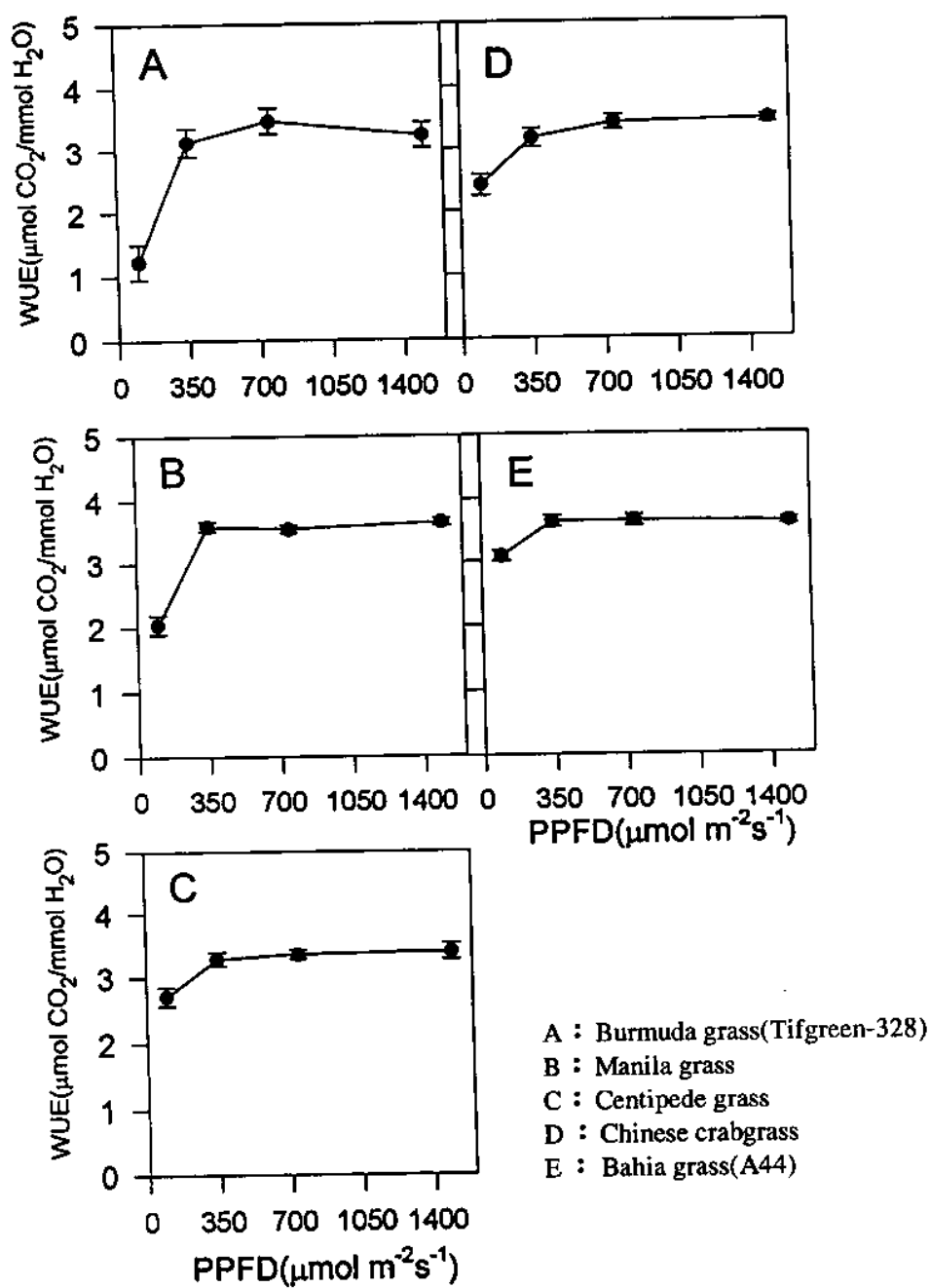
Fig. 1. Effect of irradiance on net photosynthetic rate and stomatal conductance.

Relative Pn、Gs：The value is relative to that in the irradiance of $750 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ and leaf temperature of 30°C

●-●：Burmuda grass，○-○：Manila grass，■-■：Centipede grass，

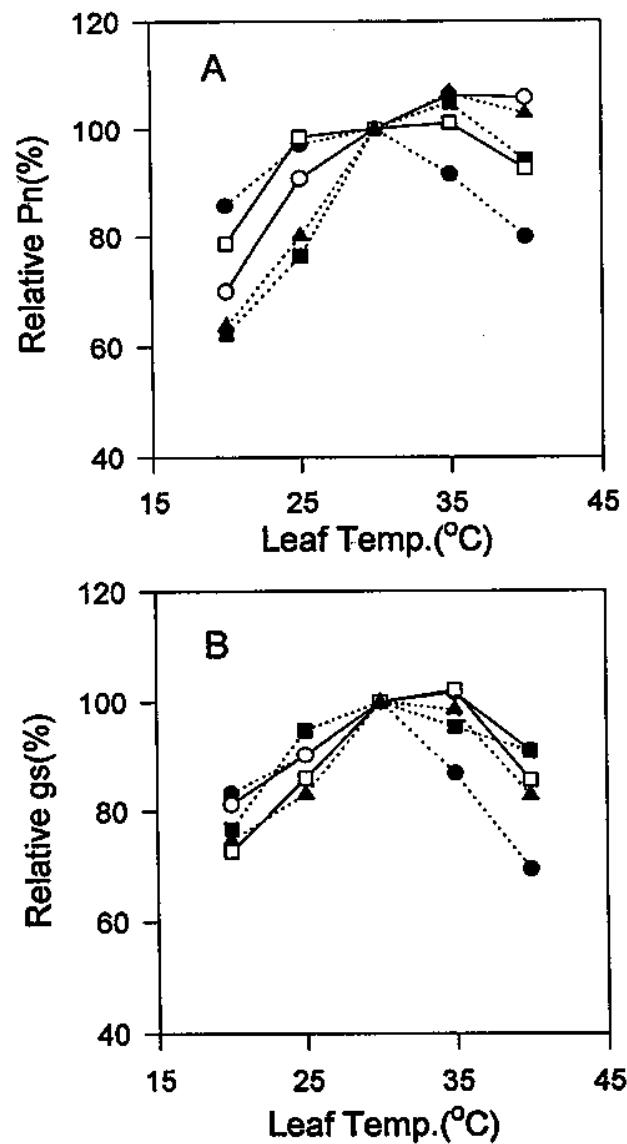
□-□：Chinese crabgrass，▲-▲：Bahia grass

Each measured data represents the mean of five ones



圖二、光度對用水效率之影響。

Fig. 2. Effect of irradiance on water use efficiency.



圖三、溫度對光合成率及氣孔導度之影響。

Relative Pn、Gs：以光度 $750 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 葉溫 30°C 之測值為100之相對值。

●-●：百慕達草，○-○：馬尼拉，■-■：假儉草，

□-□：小馬唐，▲-▲：百喜草 各點為5個測值之平均值

Fig. 3. Effect of temperature on net photosynthetic rate and stomatal conductance.

Relative Pn、Gs：The value is relative to that in the irradiance of $750 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and leaf temperature of 30°C

●-●：Burmuda grass，○-○：Manila grass，■-■：Centipede grass，

□-□：Chinese crabgrass，▲-▲：Bahia grass

Each measured data represents the mean of five ones

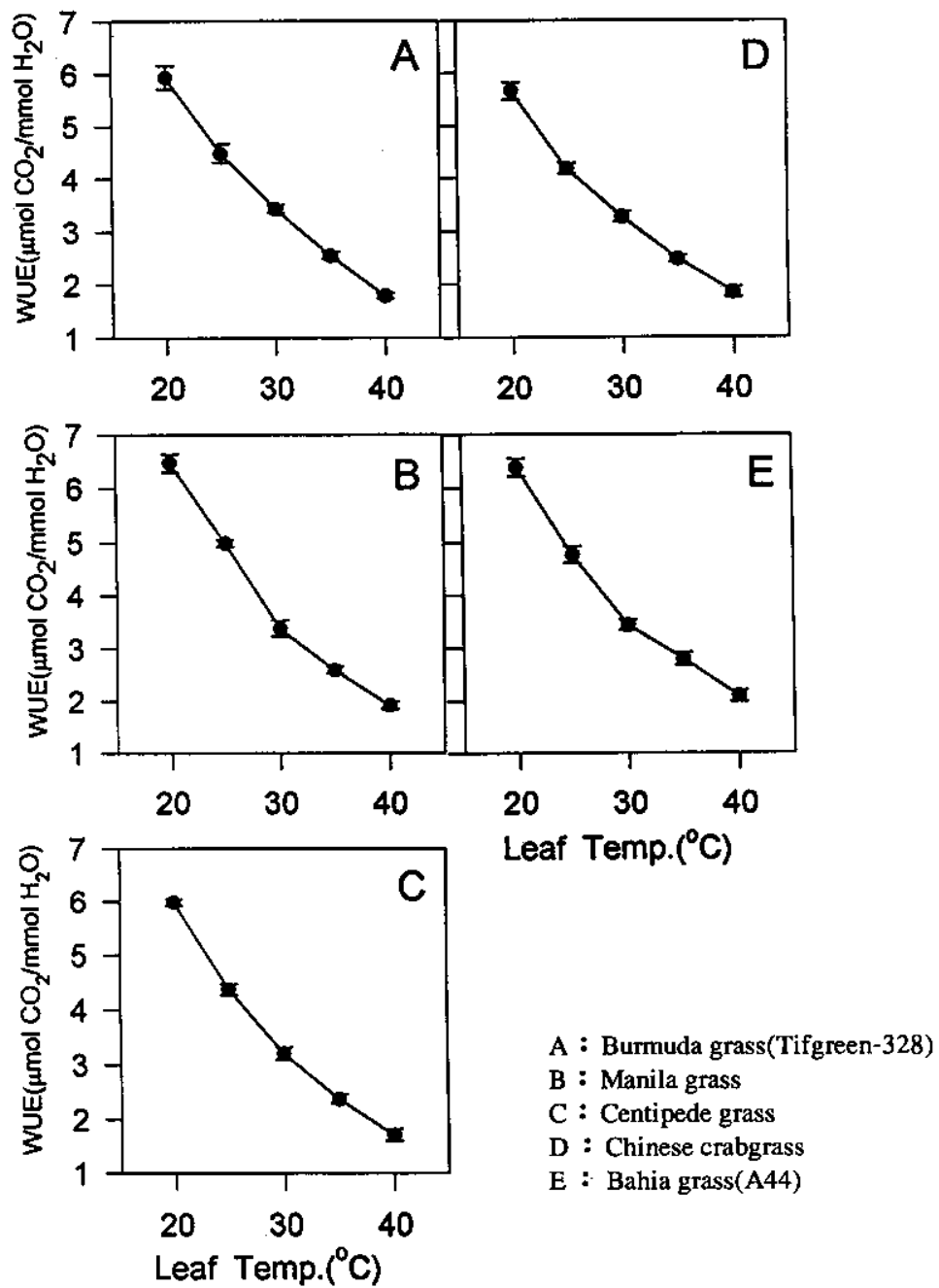
引發直接傷害所需的溫度較高約 45°C 以上，短時間內即可造成。間接傷害是因植體內的代謝過程受到高溫干擾，通常需較長時間才會產生傷害。此外，高溫亦會引起蒸散作用增加，導致植株缺水而造成次級傷害。一般而言，溫度過高，會降低二氧化碳同化率、植體呼吸作用增加，使得光合作用產物減少。

各草類葉片在不同溫度下之相對淨光合成率、氣孔導度如圖三。由圖三可知，各草類對溫度之反應性不盡相同。馬尼拉芝、假儉草及百喜草(A44品系)之相對光合成率，皆隨溫度的增加而升高，至 35°C 後略有下降的趨勢。改良種百慕達草(Tifgreen-328)、小馬唐之相對光合成率亦隨溫度之增加而增加，但葉溫為 25°C 時其相對光合成率最高。如比較各種間光合成率對葉溫之反應趨勢，則由圖三可知，馬尼拉芝較適於高溫下生長，而改良種百慕達草(Tifgreen-328)則較不適於高溫下生長。就植物對溫度之反應性而言，在低溫時植物之光合作用因葉溫增加而增加，但溫度高至某一特定溫度時，淨光合成率反而減少，此一特定溫度一般稱為最適溫度(optimum temperature)。本試驗因同化箱溫度控制之極限為 40°C ，無法提高溫度以測定其對最高溫之反應性，故暫無法獲得瞭解。同種植物因栽培期間之溫度條件不同，其光合作用之最適溫度亦異，一般認為植物於野外生長之最適溫度往往較光合作用之最適溫度為高⁽¹³⁾。本試驗雖無測定野外生長之最適溫度，但對短期生長而言，在土壤條件與光度適宜時，其最適溫度當略大於此。

在氣孔導度(g_s)方面，改良種百慕達草、假儉草及百喜草，在葉溫高於 30°C 時，便開始下降。馬尼拉芝與小馬唐氣孔導度在葉溫大於 35°C 時始有下降的趨勢。關於氣孔導度對溫度反應之研究經常有不同的結果，一些學者指出 g_s 隨溫度增加而增加。此外，亦有學者認為 g_s 隨溫度的增加而漸減。葉溫在 $13\sim 29^{\circ}\text{C}$ 之間時， g_s 並未明顯受到影響，僅與飽和水汽壓有較大之相關性⁽¹⁷⁾。造成此現象原因，可能是供試材料、試驗設計、環境條件之不同所造成。但無論是相對淨光合成率或氣孔導度，小馬唐和馬尼拉芝草對溫度的反應都有一個共通之趨勢，就是皆隨葉溫的溫度增加而先增而後遞減。

草種之用水效率對溫度的試驗結果經整繪如圖四。由於本試驗之同化箱內設定之相對濕度恆為60%，故設定同化箱內溫度愈高，則其絕對濕度飽和差愈大，計算所得高溫下之蒸散率較高及用水效率較低之情形。因此各供試草種具一致性之反應，皆隨溫度之增加而遞減，溫度愈低則用水效率愈高。當然氣溫的升高並不直接影響氣孔之開度，而是由於呼吸作用與光呼吸因溫度增加而增加，使細胞間隙 CO_2 濃度增加，促使氣孔關閉所致⁽¹⁵⁾。

試驗之結果常因儀器及環境參數設定之不同而有所差異，筆者曾進行水土保持草類對溫度之反應性試驗⁽¹⁾，百喜草、假儉草在低溫下之試驗結果與本試驗相同，但在葉溫高於 35°C 時之反應性則有所差異。即在葉溫較高時本試驗之百喜草、假儉草葉片淨光合成率與氣孔導度有略降低之情形，而先前之試驗則否。據筆者推測其原因，可能係與同化箱內設定之相對濕度不同所致，即因本試驗設定濕度為60%；而林⁽¹⁾之試驗設定濕度為78%。本試驗在高溫時，因飽和水汽壓差之增加，促使氣孔關閉減小，而導致光合成率降低。



圖四、葉溫對用水效率之影響。

Fig. 4. Effect of leaf temperature on water use efficiency.

斷水處理 由表一所示，五種供試材料中，馬尼拉芝具有較高之用水效率，而假儉草之用水效率最低。因此，選取此二種草種進行斷水處理試驗，分析比較於缺水逆境下，二草種之生理現象及光合成氣體交換反應等之變化情形。

供試草類在斷水處理期間，生理反應現象如圖五。在斷水期間，馬尼拉芝和假儉草之淨光合成率及氣孔導度皆隨土壤水分逐漸減少而呈現漸次下降情形。但二種植物葉片水分潛勢(LWP)在斷水初期並未有減少的情形。其中馬尼拉芝之測值為-1~-1.5MPa左右，假儉草在-1.5~-2MPa之間。至斷水第8~9天才具有明顯下降的趨勢。至斷水第12天假儉草之LWP降至-3MPa左右，馬尼拉芝為-5.5MPa左右。土壤中水分含量的逐漸減少，葉片的水分潛勢以及淨光合成率將逐漸下降^(4,7,12)。部分學者指出，當LWP降至-0.8MPa時為輕度缺水，介於-1.2~-1.5時為中度缺水，低於-1.5MPa時為嚴重缺水。唯不同植物對缺水之反應程度有甚大之不同^(11,12)。植物遇缺水逆境，最顯著的影響為光合作用的減少，許多研究發現缺水引起葉片氣孔的關閉為光合作用降低的主要原因。表二為斷水處理過程中，初期、中期及後期之淨光合成率、氣孔導度、用水效率等各生理現象測值如下表二。

另將斷水處理過程中，生理現象之相關性列表三。由表可知，各生理現象測值均呈顯著之相關。其中假儉草之相關性略高於馬尼拉芝。

在相同斷水處理過程中，假儉草用水效率之變化較不明顯，其測值約在3~4 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$ 之間，馬尼拉芝在斷水初期雖變化亦小，但在斷水後期，其用水效率卻有上昇的趨勢。由圖五可明顯看出，假儉草在土壤含水量低於8%，葉片水分潛勢小於-3MPa時，便無法維持正常之光合成作用。而馬尼拉芝，在更低的葉片水分潛勢下，仍能維持較正常之葉片淨光合成率。馬尼拉芝在缺水逆境下，以減少水分之散失來維持較高之用水效率，其蒸散量亦明顯小於假儉草(表二)。一般而言，植物之用水效率愈高，表示植物適應乾旱的能力愈強。此外，用水效率會隨環境因子的改變而有所調整，而漸進式的適度水分逆境可提高植物之用水效率⁽⁵⁾。唯水分逆境若過於嚴重，會

表二、斷水處理過程中供試植物諸生理現象之變化

Table 2. Physiological phenomena of tested grasses during water withholding process

草 種	斷水日數	土壤含水量(%)	LWP	Pn	Tr	Gs	WUE
Centipede grass	1	37.76	-1.40	9.848	2.788	0.156	3.535
	6	21.94	-1.36	7.553	2.315	0.135	3.554
	11	8.06	-2.45	4.184	1.453	0.070	3.414
Manila grass	1	35.07	-1.91	11.735	3.246	0.273	3.498
	6	19.74	-2.00	6.875	1.695	0.164	3.893
	11	4.94	-4.14	3.816	0.651	0.030	5.281

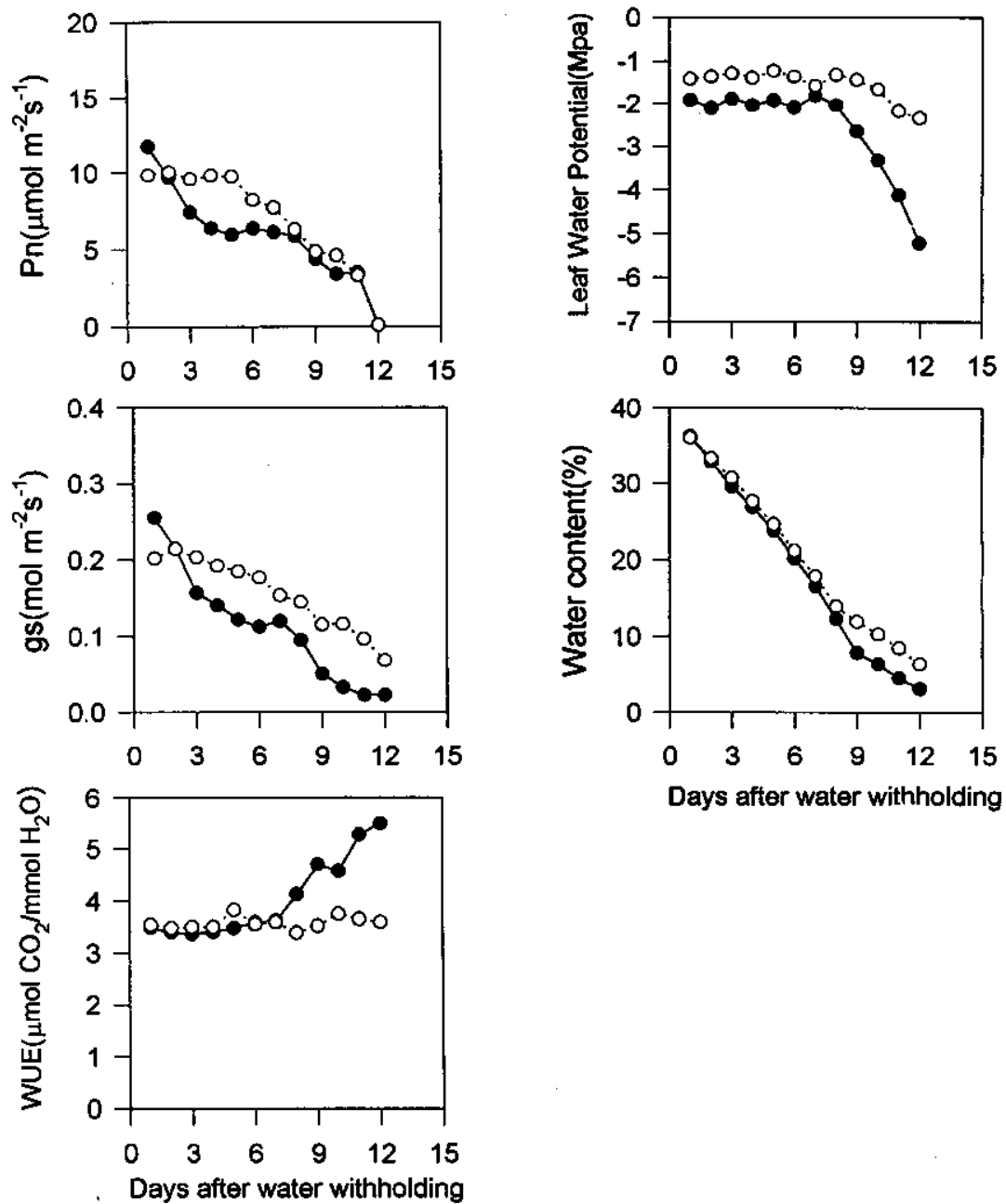
LWP：葉片水分潛勢 leaf water potential(MPa)

Pn：淨光合成率 net photosynthetic rate($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)

Gs：氣孔導度 stomatal conductance($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)

WUE：用水效率 water use efficiency($\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$)

Tr：蒸散量 transpiration($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)



圖五、馬尼拉芝和假儉草在斷水處理期間之生理反應。

●-●：尼拉芝，○-○：假儉草

Fig. 5. The response of Centipede and Manila grasses during water withholding process.

●-●：Manila grass，○-○：Centipede grass

表三、斷水處理過程中植物諸生理現象之相關性

Table 3. Correlation between each physiological phenomena during water withholding process

X軸	Y軸	假儉草			馬尼拉芝		
		迴歸方程式	r	df	迴歸方程式	r	df
LWP	Pn	$Y=23.07+8.36X$	0.843***	10	$Y=11.367+2.257X$	0.671*	10
LWP	gs	$Y=0.427+0.139X$	0.825***	10	$Y=0.273+0.067X$	0.616*	10
Pn	gs	$Y=0.046+0.016X$	0.959***	10	$Y=-0.015+0.622X$	0.975***	10

LWP : leaf water potential(MPa)

Pn : net photosynthetic rate($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)WUE : water use efficiency($\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$)gs : stomatal conductance($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)

使氣孔開度減小，蒸散作用減少，同時也可能造成植體之生化反應受到限制而降低光合成率，因此會使植物造成很低之用水效率。然而減少水分的散失另一有效的方式即是葉片的老化枯死，以減少葉片蒸散，此尚待進一步探討。

斷水過程中，盆栽中不同深度之土壤含水量差異頗大，以總重量之變化做為計算含水量之依據，在解釋植物水分生理現象上，實有不足。因為其生理現象受到土層根系的分布及不同部位根系吸收能力等交互影響。由本試驗推知，在斷水期間或處於乾旱情形上，能夠維持較高用水效率之草種，往往較具有適應乾旱、缺水的環境。此外，本文僅探討短期之生理反應，實際田間長期乾旱、遮陰或高、低溫情況對光合成產物分配、用水效率之影響及對病害之誘發等尚待瞭解。若能配合野外之觀測，並提供合理之解釋，則將更具價值。

參考文獻

1. 林信輝 1988 水土保持草類對土壤含水量、光度及溫度之反應。中華水土保持學報 19(2): 1-13.
2. 林信輝、陳意昌 1993 台灣地區高爾夫球場草皮特性與管理之研究。中華民國雜草學會會刊 14:103-124.
3. 林信輝 1995 山鹽菁、山水柳在石灰石礦區及控制環境下之光合成氣體交換反應。中華水土保持學報 26(2):103-120.
4. 陳意昌、林信輝 1994 高爾夫球場常用草種光合成作用對土壤水分逆境之反應。中華民國雜草學會會刊 15:115-136.
5. 郭耀綸 1994 從生理和型態上比較共存之相思樹與蒲姜對乾旱環境的適應。中華林學季刊 27(2):37-54.
6. 湯秋忠、林信輝 1995 高爾夫球場草皮保水保肥及管理手冊。國立中興大學土

- 壤系及水保系編印。24P.
7. 蔡青園, 陳清義 1991 缺水對樟樹及楓香光合成作用及生理特性之影響。中華林學季刊 24(2):47-57.
 8. 蘇秋華、楊秋忠 1994 高爾夫球場地草皮保肥及省水管理之研究。中華水土保持學報 25(2):121-125.
 9. Hall, D. O., J. M. O.Scurlock, H. R. Bolhar-Nordenkampf, R. C. Leegood and S. P. Long (Ed.). 1993. Photosynthesis and Production in a Changing Environment: a Field and Laboratory Manual. Chapman and Hall, PP.185.
 10. Knapp, A.K. and W.K. Smith.1987. Stomatal and photosynthetic responses during sun/shade transitions in subalpine plants: influence on water use efficiency. Oecologia 74:62-67.
 11. Kramer, P. J. 1983. Water relation of plants. Academic Press, New York, PP.489.
 12. Krampitz, M. J., K. Klug and H. P. Fock.1984. Rate of photosynthetic CO₂ uptake, photorespiratory CO₂ evolution and dark respiration in water stressed sunflower and bean leaves. Photosynthetical 8(3): 322-328.
 13. Larcher, W. 1980. Physiological Plant Ecology(2nd Ed.). Springer-Verlag, PP.73-157.
 14. Mahall, B. E. and W. H. Schlesinger. 1982. Effects of irradiance on growth, photosynthesis and water use efficiency of seedlings of the Chaparral shrub, *Ceanothus megacarpus*. Oecologia 54:291-299.
 15. Martin, C. E., F. S. Harriis and F. J. Normaaan. 1991. Ecophysiological responses of C₃ forbs and C₄ grasses to drought and rain on a tallgrass prairie in northeastern Kansas. Bot. Gaz. 152:257-262.
 16. Percy, R. W., J. Ehleringer, H. A. Mooney and P. W. Rundel. 1980. Plant Physiological Ecology. Chapman and Hall, PP. 262-293.
 17. Warrit, B., J. J. Landeberg and M. R. Thorpe.1980. Responses of leaf stomata to environmental factors. Plant, Cell and Environ. 3:13-22.