

# 胡杨雌雄株冠层光合速率日变化差异及主要影响因素

张晋龙<sup>1,2,3</sup>, 李小东<sup>2</sup>, 翟军团<sup>1,2,3</sup>, 李秀<sup>1,2,3</sup>, 李志军<sup>1,2,3\*</sup>

<sup>1</sup>塔里木盆地生物资源保护利用兵团重点实验室, 新疆 阿拉尔

<sup>2</sup>塔里木大学生命科学与技术学院, 新疆 阿拉尔

<sup>3</sup>塔里木大学胡杨研究中心, 新疆 阿拉尔

收稿日期: 2022年2月1日; 录用日期: 2022年2月28日; 发布日期: 2022年3月7日

## 摘要

以胡杨为试材, 使用Li-6400便携式光合作用仪, 测定了不同冠层高度下胡杨雌雄株光合参数的日变化, 应用相关分析、回归分析, 研究净光合速率与生理、环境因子间的关系, 为植物生长调控提供理论依据。结果表明: ① 胡杨雌雄株、蒸腾速率 $T_r$ 与气孔限制值 $L_s$ 的变化趋势均为单峰曲线, 胞间二氧化碳浓度 $C_i$ 日变化呈现“V”字型, 水分利用效率WUE呈现上下波动趋势, 胡杨雌雄株气孔导度 $G_s$ 因不同冠层而表现出“单峰”型和“双峰”型两种趋势, 净光合速率 $P_n$ 日变化与 $G_s$ 同步, 峰值均出现在11:30, 而 $T_r$ 峰值滞后 $P_n$ 、 $G_s$ 2h。② 胡杨雌雄株的 $P_n$ 、 $G_s$ 、 $C_i$ 、 $T_r$ 均随着冠层的升高而增加, WUE、 $L_s$ 均随着冠层的升高而减少, 在11:30和15:30, 胡杨雌雄冠层2 m与10 m的 $G_s$ 、WUE、 $T_r$ 、 $L_s$ 有显著差异。③ 胡杨雌雄株对各生理因子和环境因子的响应有所不同, 胡杨雌雄叶片的光合作用受生理因子和生态因子的影响比雄株更显著。④ 对胡杨雌雄株 $P_n$ 的促进作用最大的是光合有效辐射PAR, 对胡杨雄株 $P_n$ 的促进作用最大的是空气温度 $T_{air}$ ; 对胡杨雌雄株 $T_r$ 促进作用最大的均是 $T_{air}$ ; 对胡杨雌雄株 $C_i$ 的抑制作用最大的是PAR, 对胡杨雄株 $C_i$ 的抑制作用最大的是 $T_{air}$ ; 对胡杨雌雄株 $G_s$ 的促进作用最大的是 $T_{air}$ , 3个环境因子均对胡杨雄株 $G_s$ 无显著影响。PAR是影响胡杨雌雄叶片净光合速率最主要的环境因子;  $T_{air}$ 是影响胡杨雄株叶片净光合速率最主要的环境因子。

## 关键词

胡杨, 光合日变化, 冠层, 雌雄

## The Diurnal Variation of Photosynthetic Rate in Male and Female Canopy of *Populus euphratica* Oliv. and Its Main Influencing Factors

\*通讯作者。

文章引用: 张晋龙, 李小东, 翟军团, 李秀, 李志军. 胡杨雌雄株冠层光合速率日变化差异及主要影响因素[J]. 植物学研究, 2022, 11(2): 115-128. DOI: 10.12677/br.2022.112016

Jinlong Zhang<sup>1,2,3</sup>, Xiaodong Li<sup>2</sup>, Juntuan Zhai<sup>1,2,3</sup>, Xiu Li<sup>1,2,3</sup>, Zhijun Li<sup>1,2,3\*</sup>

<sup>1</sup>Key Laboratory of Biological Resource Protection and Utilization of Tarim Basin, Xinjiang Production and Construction Group, Alar Xinjiang

<sup>2</sup>College of Life Science and Technology, Tarim University, Alar Xinjiang

<sup>3</sup>Desert Poplar Research Center of Tarim University, Alar Xinjiang

Received: Feb. 1<sup>st</sup>, 2022; accepted: Feb. 28<sup>th</sup>, 2022; published: Mar. 7<sup>th</sup>, 2022

## Abstract

Taking *Populus euphratica* Oliv. as the test material, the Li-6400 portable photosynthesis instrument was used to measure the diurnal changes of photosynthetic parameters of male and female *Populus euphratica* plants under different canopy heights. Correlation analysis and regression analysis were used to study the relationship between net photosynthetic rate and physiological and environmental factors. In order to provide theoretical basis for plant growth regulation, the results showed that: ① The change trends of  $P_n$ ,  $T_r$  and  $L_s$  of male and female plants of *Populus euphratica* were all unimodal curves, the daily variation of  $C_i$  showed a “V” shape, and WUE showed a trend of up and down fluctuations.  $G_s$  showed two trends of “single-peak” and “double-peak” due to different canopy heights. The diurnal variation of  $P_n$  was synchronized with  $G_s$ , and both peaks appear at 11:30, while the peak of  $T_r$  lags behind  $P_n$  and  $G_s$  for 2 h. ②  $P_n$ ,  $G_s$ ,  $C_i$ , and  $T_r$  of male and female *Populus euphratica* all increased with the increase of the canopy heights, while WUE and  $L_s$  decreased with the increase of the canopy heights. At 11:30 and 15:30, there were significant differences in  $G_s$ , WUE,  $T_r$  and  $L_s$  between male and female canopies of 2 m and 10 m in *Populus euphratica*. ③ The responses of male and female plants of *Populus euphratica* to various physiological and environmental factors were different. The photosynthesis of leaves of female *Populus euphratica* plants was more significantly affected by physiological and environmental factors than that of male plants. ④ PAR was the most promoting effect on  $P_n$  in female *Populus euphratica*, and  $T_{air}$  was the most promoting effect on  $P_n$  in male *Populus euphratica*;  $T_{air}$  was the most promoting effect on  $T_r$  in both male and female plants; PAR was the most inhibitory effect on  $C_i$  of female *Populus euphratica*, and  $T_{air}$  was the most inhibitory effect on  $C_i$  of male *Populus euphratica*;  $T_{air}$  has the greatest promoting effect on  $G_s$  in female *Populus euphratica*. All three environmental factors have no significant effect on  $G_s$  in male *Populus euphratica*. PAR was the most important environmental factor affecting the net photosynthetic rate of female leaves of *Populus euphratica*;  $T_{air}$  was the most important environmental factor affecting the net photosynthetic rate of male leaves of *Populus euphratica*.

## Keywords

*Populus euphratica* Oliv., Diurnal Variation of Photosynthesis, Canopy, Male and Female

Copyright © 2022 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

光合作用是生态系统碳氧循环与植物制造养分的重要途径，而由于林木冠层对光的截获能力不同，导致光合特性呈现一定的空间分布[1]。国外学者对林木冠层光合作用的研究较早，Sakowska 等(2018)和

O'Rourke 等(1981)研究发现,冠层光合作用呈现出一定的空间异质性[2] [3]。Suwa 等(2007)研究发现,全年冠层上部叶片光合速率为冠层下部的 3~16 倍[4],冠层光合作用与光照、叶龄等因素有关[5]。由于冠层内不同位置叶片的光合能力不同且叶量的垂直分布并非均匀分布,因此冠层内不同位置枝叶的光合产量及其对树干生长的贡献也存在差异。研究光合特性在冠层的变化规律,对于在冠层水平上揭示植物固碳能力和估算植物生产力具有重要意义[6] [7]。

光合速率不仅是植物生长发育的基础,也是植物有机物质积累的过程,是反映植物生长变化的一项重要生理指标,它受叶片内部气孔活动状态、蒸腾速率、外界空气温度和空气相对湿度等因子的影响[8],如针对单株树木,其冠层内不同位置叶片的光合特性往往存在一定差异[9] [10],引起该差异的主要因素包括:光照强度、温度和湿度等环境因子[11]以及叶片含氮量和比叶重等特征因子[12]。通过测定植物光合特性,研究净光合速率与生理生态因子间的关系,为植物生长调控提供理论依据。

胡杨(*Populus euphratica* Oliv.)为高大落叶乔木,雌雄异株,具有耐高温、耐盐碱、耐湿、抗干旱、抗风沙的特性,是新疆干旱荒漠区的主要建群种和抗逆种质资源。胡杨林不仅在荒漠景观中占有特殊地位,也起着维护生态安全的屏障作用,在塔里木河下游沙漠化防治和绿洲生态安全保护中有不可替代的作用。胡杨生理生态适应性研究主要集中在不同生态条件下光合生理特性的比较。研究表明,胡杨光合速率日的变化规律或为“单峰”曲线[13] [14] [15] [16]或为“双峰”曲线[17] [18],各生理、生态因素对胡杨光合过程的影响是相互且复杂的[14] [17] [19]。但目前,关于胡杨不同冠层光合作用的研究较少[20],特别是关于胡杨雌雄株不同冠层光合生理差异的研究尚未见报道,而胡杨雌雄株在生长、物候等方面均表现出明显的差异[21]。本研究以胡杨雌雄为研究对象,旨在揭示雌雄株光合生理特性在冠层上变化的差异及其内外影响因素,为进一步揭示胡杨雌雄株的生态适应性机制以及林木定向培育奠定理论基础。

## 2. 研究地点与研究方法

### 2.1. 研究区概况

本实验样地位于塔里木盆地西北缘(81°17'56.52"E, 40°32'36.90"N)新疆阿拉尔市人工胡杨、灰胡杨混交林,受塔克拉玛干沙漠的影响,属暖温带极端大陆性干旱荒漠气候,地表蒸发强烈,全年降雨稀少,年均蒸发量 1876.6~2558.9 mm,年均降水量 40.1~82.5 mm,海拔 997~1340 m,年平均气温 10.7℃,≥5℃积温 4325℃,全年太阳总辐射量 141 Kcal/cm<sup>2</sup>,无霜期平均 210 d,年均风速 2.1 m/s。

### 2.2. 研究方法

于 2021 年 10 月 2 日,在研究区选择长势良好且健康的 20 径阶胡杨雌雄株各 3 棵为样株,胡杨雌雄样株基本信息见表 1。在样株树高 2 m、4 m、6 m、8 m、10 m 处,选取东南西北四个方向各三个当年生枝,从枝条基部开始的第 3、4 节位叶进行光合参数的测定,每片叶测定重复 3 次。同时用 ImageJ 软件进行测试叶片叶面积的测量。

**Table 1.** Basic information of female and male samples of *Populus euphratica*

**表 1.** 胡杨雌雄样株的基本信息

性别	径阶	平均胸径(cm)	平均树高(cm)	平均树龄(年)
雌株	20	23.23 <sup>ab</sup>	12.87 <sup>a</sup>	11.17 <sup>a</sup>
雄株	20	24.83 <sup>a</sup>	12.70 <sup>a</sup>	11.10 <sup>a</sup>

注:同一列不同字母表示显著性差异( $P < 0.05$ )。

使用 Li-6400 便携式光合仪透明叶室分不同冠层测定胡杨雌雄株的光合日动态及环境因子。实验测定步长 2 h, 时间为 9:30~19:30。测定参数主要包括: 净光合速率( $P_n/\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )、蒸腾速率( $T_s/\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )、气孔导度( $G_s/\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i/\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}$ )、光合有效辐射(PAR/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )、空气温度( $T_{\text{air}}/^\circ\text{C}$ )、大气  $\text{CO}_2$  浓度( $C_a/\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}$ )。水分利用效率(WUE/ $\mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\mu\text{mol}^{-1}\cdot\text{H}_2\text{O}$ )计算公式为  $\text{WUE} = P_n/T_s$ , 气孔限制值( $L_s$ )计算公式为  $L_s = 1 - C_i/C_a$ 。

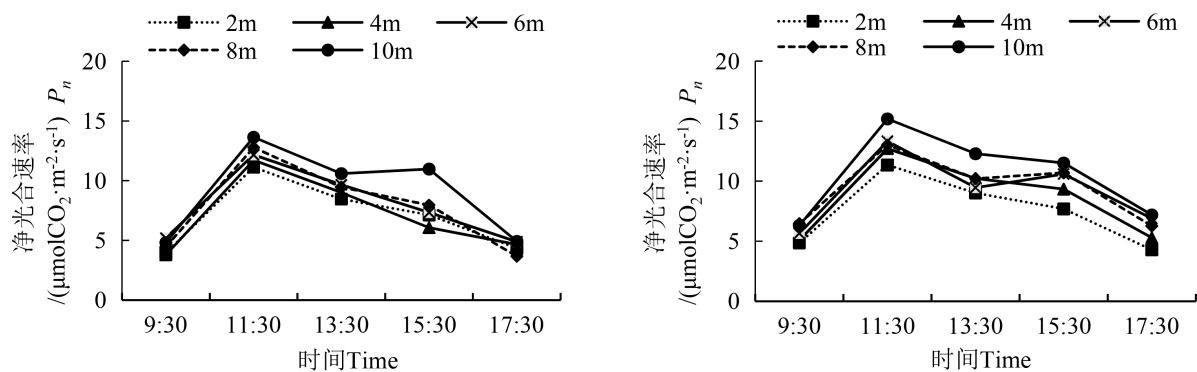
所有数据取平均值, 用 Microsoft Excel 2016 软件进行计算和各因子日变化曲线图绘制, 并通过 SPSS26.0 软件对胡杨叶片各光合参数和环境因子的平均值进行方差、相关性、多元逐步回归分析。

### 3. 结果与分析

#### 3.1. 胡杨雌雄光合参数在各冠层的日变化

净光合速率是表征植物光合作用强弱的一个指标。胡杨雄株净光合速率( $P_n$ )日变化在冠层 10 m 处呈现“双峰”型, 其余冠层均呈现“单峰”型(图 1)。胡杨雌雄株的  $P_n$  均随冠层高度的增加而升高; 在 9:30~11:30, 随着光照增强, 气温增高, 胡杨  $P_n$  快速升高, 在 11:30 达到最大值为  $13.64 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ; 在 11:30~17:30, 随着辐射减弱, 气温逐渐降低,  $P_n$  逐渐下降。在 15:30, 胡杨雄株 10 m 处的  $P_n$  显著高于其他冠层(表 2)。胡杨雌株  $P_n$  日变化除了冠层 6 m 呈现出“双峰”型, 其余冠层均呈现“单峰”型, 且在 11:30  $P_n$  达到峰值, 冠层 10 m 处达到最大值, 为  $15.19 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 显著高于其他冠层(表 2)。

雌雄株间的  $P_n$  比较发现, 从 9:30~17:30, 雌雄株  $P_n$  的峰值均出现在 11:30, 从冠层 2 m 到 10 m 雄株比雌株分别高了 1.9%、7.9%、8.7%和 10.2%; 从 9:30~11:30, 雌雄株各冠层的净光合能力增幅最大, 且雄株各冠层的增幅大于雌株; 同时还发现雄主雌株 10 m 冠层处在 11:30 和 15:30 出现了双峰现象, 分别为  $13.64 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  和  $10.98 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

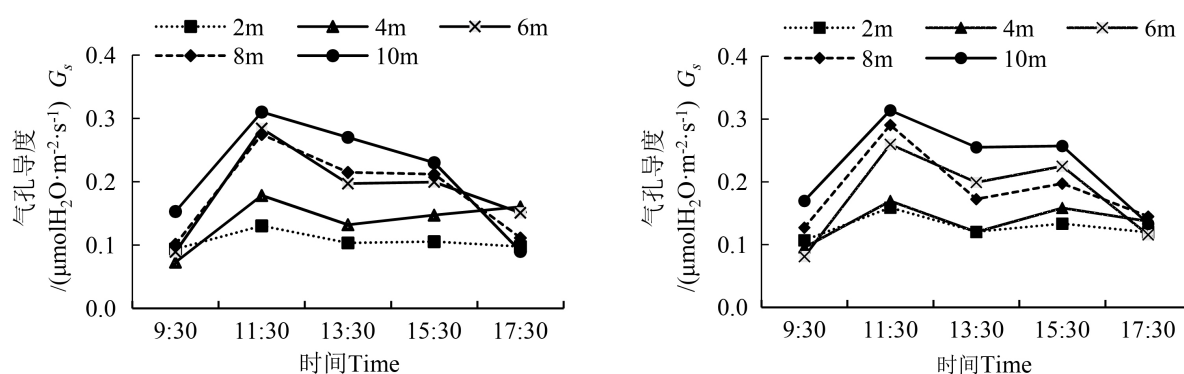


**Figure 1.** Diurnal variation of net photosynthetic rate of male and female *Populus euphratica* (left is male, right is female)  
**图 1.** 胡杨雌雄净光合速率的日变化 (图左为雄, 图右为雌)

气孔导度反映植物叶片气孔与外界进行气体交换的通畅程度。从图 2 可以看出, 胡杨雄株气孔导度( $G_s$ )日变化在冠层 6 m、8 m、10 m 呈单峰曲线, 在冠层 4 m 则表现出“先上升, 下降, 再上升”的趋势。胡杨雌株  $G_s$  日变化各冠层均呈双峰曲线, 于 11:30 出现最高峰, 15:30 出现次高峰。在不同时段, 胡杨雌雄株  $G_s$  日变化于 11:30 出现最大值, 在 11:30~15:30 呈现上下波动, 但变化幅度不大, 在 15:30~17:30 快速下降。在 11:30、13:30、15:30 处, 雌雄株冠层 2 m 与 10 m 处  $G_s$  均有显著差异; 在同一时间, 胡杨雌雄株冠层 10 m 处的  $G_s$  日变化幅度较冠层 2 m 处大(表 2)。

雌雄株间的  $G_s$  比较发现, 从 9:30~11:30, 冠层 4 m、8 m、10 m 处雄株的增幅为 144.7%、171.7%和

102.6%，均大于雌株的增幅，且从11:30~17:30，8 m、10 m冠层处雄株的降幅大于雌株，分别降低了59.5%、71.0%。



**Figure 2.** Diurnal variation of male and female stomatal conductance of *Populus euphratica* (left is male, right is female)  
**图 2.** 胡杨雌雄气孔导度的日变化(图左为雄，图右为雌)

**Table 2.** Comparison of net photosynthetic rate and stomatal conductance of leaves between male and female plants of *Populus euphratica* in different canopies

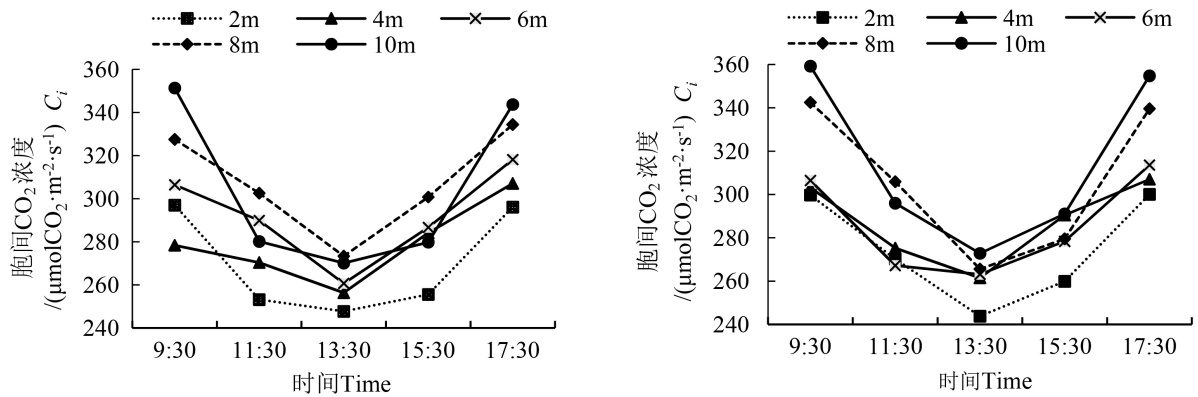
**表 2.** 胡杨雌雄株不同冠层间叶片净光合速率、气孔导度比较

光合参数雌雄时间		冠层					
		2 m	4 m	6 m	8 m	10 m	
$P_n$	雌	9:30	4.85 ± 1.8 a	5.08 ± 1.42 a	5.61 ± 2.93 a	6.48 ± 2.93 a	6.31 ± 3.6 a
		11:30	11.36 ± 1.45 b	12.72 ± 1.68 ab	6.29 ± 0.9 c	13.07 ± 1.58 ab	15.19 ± 2.44 a
		13:30	9.02 ± 1.29 a	10.23 ± 2.4 a	9.45 ± 2.5 a	10.28 ± 2.43 a	10.24 ± 3.05 a
		15:30	7.69 ± 0.59 a	9.35 ± 2.02 a	10.55 ± 3.22 a	10.69 ± 1.04 a	11.69 ± 2.31 a
		17:30	4.28 ± 0.71 a	5.28 ± 2.02 a	6.89 ± 2.04 a	6.28 ± 1.27 a	7.14 ± 2.1 a
	雄	9:30	3.92 ± 1.78 a	3.77 ± 1.32 a	5.14 ± 1.63 a	4.48 ± 1.08 a	4.83 ± 1.74 a
		11:30	11.2 ± 2.07 a	11.77 ± 2.98 a	12.2 ± 2.79 a	12.77 ± 3.67 a	13.67 ± 0.67 a
		13:30	8.41 ± 1.35 a	9.05 ± 0.99 a	9.66 ± 1.23 a	9.44 ± 2.22 a	10.62 ± 0.72 a
		15:30	7.14 ± 1.7 b	6.07 ± 1.52 b	7.35 ± 0.11 b	7.97 ± 0.88 b	10.98 ± 1.21 a
		17:30	4.36 ± 1.4 a	4.66 ± 1.96 a	4.89 ± 2.41 a	3.66 ± 1.58 a	4.97 ± 0.94 a
$G_s$	雌	9:30	0.11 ± 0.01 a	0.1 ± 0.05 a	0.08 ± 0.05 a	0.13 ± 0.02 a	0.17 ± 0.02 a
		11:30	0.16 ± 0.01 b	0.17 ± 0.01 b	0.26 ± 0.01 a	0.29 ± 0.04 a	0.32 ± 0.06 a
		13:30	0.12 ± 0.03 c	0.12 ± 0.01 c	0.2 ± 0 b	0.17 ± 0.03 b	0.26 ± 0.02 a
		15:30	0.14 ± 0.01 c	0.16 ± 0.02 c	0.23 ± 0.02 a	0.2 ± 0.01 b	0.25 ± 0.01 a
		17:30	0.12 ± 0.02 a	0.14 ± 0.03 a	0.12 ± 0 a	0.15 ± 0.01 a	0.13 ± 0.05 a
	雄	9:30	0.13 ± 0.05 a	0.07 ± 0.04 b	0.09 ± 0.01 b	0.1 ± 0.02 ab	0.15 ± 0.03 a
		11:30	0.13 ± 0.03 c	0.17 ± 0.02 bc	0.29 ± 0.03 ab	0.27 ± 0.12 a	0.31 ± 0.02 a
		13:30	0.1 ± 0.03 c	0.15 ± 0.03 bc	0.19 ± 0.02 b	0.21 ± 0.07 ab	0.27 ± 0.03 abc
		15:30	0.11 ± 0.02 c	0.15 ± 0.01 bc	0.19 ± 0.02 ab	0.21 ± 0.06 ab	0.23 ± 0.05 a
		17:30	0.1 ± 0.04 a	0.16 ± 0.01 a	0.15 ± 0.06 a	0.11 ± 0.05 a	0.09 ± 0.03 a

注：同一行不同字母表示显著性差异( $P < 0.05$ )。

胡杨雌雄株的胞间 CO<sub>2</sub> 浓度(C<sub>i</sub>)日变化均呈现“V”字型, 在 13:30 出现最低值(图 3)。C<sub>i</sub>日变化规律基本与 P<sub>n</sub>相反, 因为当净光合速率较大时, 固定的 CO<sub>2</sub> 较多, 引起了胞间 CO<sub>2</sub> 浓度降低。在各冠层高度上, 胡杨雌雄株的 C<sub>i</sub>均随着冠层的升高而减少。同一时间不同冠层之间的 C<sub>i</sub>值均不显著(表 3)。

雌雄株间的 C<sub>i</sub>比较发现, 雌株冠层 2 m 到 10 m 处在 9:30~13:30, 分别降低了 18.7%、13.7%、14.1%、22.5%和 24.0%, 均大于雄株的降幅, 而在 13:30~17:30, 分别增加了 23.1%、17.4%、19.2%、27.9%和 30.0%, 均大于雄株的增幅。



**Figure 3.** Diurnal variation of CO<sub>2</sub> concentration between male and female cells of *Populus euphratica* (left is male, right is female)

**图 3.** 胡杨雌雄株胞间 CO<sub>2</sub> 浓度的日变化(图左为雄, 图右为雌)

**Table 3.** Comparison of intercellular CO<sub>2</sub> concentration and water use efficiency in male and female leaves of *Populus euphratica* in different canopies

**表 3.** 不同冠层胡杨雌雄叶片胞间 CO<sub>2</sub> 浓度、水分利用效率比较

光合参数雌雄时间		冠层					
		2 m	4 m	6 m	8 m	10 m	
C <sub>i</sub>	雌	9:30	299.38 ± 61.05 a	303.08 ± 40.37 a	306.44 ± 52.46 a	342.42 ± 41.48 a	359.19 ± 33.05 a
		11:30	270.18 ± 17.31 a	275.27 ± 43.42 a	267.20 ± 14.50 a	305.88 ± 28.96 a	295.92 ± 16.81 a
		13:30	243.47 ± 31.87 a	261.47 ± 41.3 a	263.12 ± 49.3 a	265.53 ± 38.95 a	272.81 ± 55.24 a
		15:30	259.89 ± 25.83 a	290.46 ± 19.06 a	278.38 ± 37.76 a	279.49 ± 16.28 a	291.01 ± 37.63 a
		17:30	300.03 ± 3.58 a	307.01 ± 12.41 a	313.25 ± 41.97 a	339.53 ± 18.09 a	354.72 ± 39.53 a
	雄	9:30	297 ± 69.01 a	278.41 ± 61.34 a	306.46 ± 59.95 a	327.51 ± 7.88 a	351.15 ± 45.55 a
		11:30	253.19 ± 8.89 a	270.75 ± 53.98 a	289.91 ± 49.34 a	302.24 ± 32.39 a	280.36 ± 45.5 a
		13:30	247.73 ± 46.88 a	256.35 ± 47.16 a	260.73 ± 52.26 a	273.34 ± 71.46 a	270.11 ± 18.05 a
		15:30	255.68 ± 57.93 a	284.15 ± 55.31 a	286.72 ± 47.32 a	300.81 ± 31.37 a	279.82 ± 14.33 a
		17:30	296.13 ± 11.62 a	307.07 ± 37.35 a	318.16 ± 69.55 a	334.4 ± 18.55a	343.71 ± 15.29 a



Continued

WUE	雌	9:30	$3.12 \pm 1.59$ a	$3.49 \pm 0.78$ a	$2.35 \pm 0.47$ a	$3.44 \pm 0.81$ a	$3.21 \pm 0.64$ a
		11:30	$3.92 \pm 0.57$ a	$3.86 \pm 0.91$ a	$2.87 \pm 0.27$ ab	$3.49 \pm 0.51$ ab	$2.65 \pm 0.32$ b
		13:30	$2.68 \pm 0.68$ a	$2.24 \pm 0.81$ a	$1.63 \pm 1.01$ a	$1.68 \pm 0.68$ a	$1.59 \pm 0.86$ a
		15:30	$3.31 \pm 0.45$ a	$3.24 \pm 0.33$ a	$3.43 \pm 0.65$ a	$2.04 \pm 0.32$ b	$2.23 \pm 0.69$ b
		17:30	$2.82 \pm 0.09$ ab	$3.03 \pm 0.38$ a	$3.16 \pm 0.5$ a	$1.92 \pm 0.4$ a	$2.7 \pm 0.87$ ab
	雄	9:30	$2.85 \pm 1.32$ a	$2.37 \pm 1.32$ a	$3.59 \pm 1.22$ a	$1.56 \pm 0.14$ a	$2.82 \pm 0.68$ a
		11:30	$4.9 \pm 0.61$ a	$4.22 \pm 0.63$ ab	$3.85 \pm 0.68$ ab	$3.3 \pm 0.56$ bc	$2.43 \pm 0.26$ c
		13:30	$2.68 \pm 0.86$ a	$1.68 \pm 0.61$ ab	$1.61 \pm 0.92$ ab	$1.35 \pm 0.38$ ab	$1.26 \pm 0.47$ b
		15:30	$3.55 \pm 0.41$ a	$1.57 \pm 0.6$ b	$1.26 \pm 0.29$ b	$1.38 \pm 0.63$ b	$1.66 \pm 0.26$ b
		17:30	$3.91 \pm 0.25$ a	$3.21 \pm 0.39$ ab	$3 \pm 1.56$ ab	$1.81 \pm 0.39$ b	$3.35 \pm 0.27$ a

注：同一行不同字母表示显著性差异( $P < 0.05$ )。

WUE 是表征植物光合与蒸腾的竞争能力。胡杨雌雄株各冠层高度的水分利用效率(WUE)均呈上下波动趋势(图 4)，均在 11:30 达到最大值，在 13:30 达最低值，其原因是这一时段温度升高使得胡杨叶片有更大的蒸腾量，气孔导度增大，加大了水分散失，导致水分利用效率降低。不同冠层间比较，冠层 2 m 的 WUE 高于冠层 8 m、10 m。在 11:30、15:30，胡杨雌株冠层 2 m 与 10 m 的 WUE 值差异显著；在 11:30、13:30、15:30、17:30，胡杨雄株冠层 2 m 与 10 m 的 WUE 值差异显著(表 3)。

雌雄株间的 WUE 比较发现，在 13:30、15:30，雌株冠层 10 m 处的 WUE 显著高于雄株(表 4)。除 9:30，各时间点雄株 2 m 处冠层的 WUE 均大于其余各冠层。雌雄株 WUE 的最小值均出现在 13:30，且 2 m 到 10 m 处，雄株比雌株分别低 0.1%、33.0%、1.9%、23.7%和 26.3%；从 11:30~13:30，雄株各冠层分别降低了 45.4%、60.0%、58.2%、58.9%和 48.1%，大于雌株降低的 31.8%、41.9%、43.2%、52.1%和 39.7%。

图 5 显示，胡杨雌雄株各冠层的蒸腾速率( $T_r$ )呈现单峰曲线，均在 13:30 出现最大值，之后呈现下降趋势(图 5)。冠层 8 m、10 m 的蒸腾速率要高于冠层 2 m、4 m。冠层 10 m 的  $T_r$  日变化幅度较 2 m 大，在 9:30、13:30、15:30，雌株冠层 2 m 与 8 m、10 m 的  $T_r$  值差异显著；在 17:30，雄株冠层 2 m 与 8 m、10 m 的  $T_r$  值差异显著(表 5)。

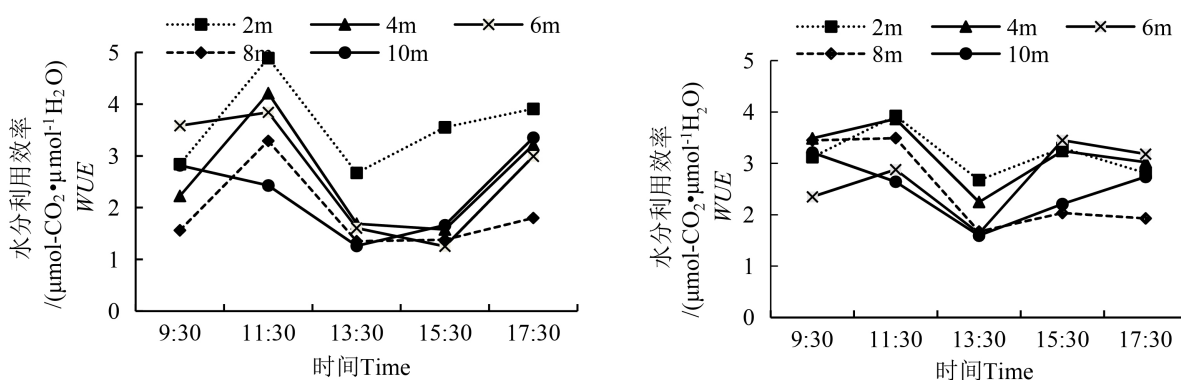


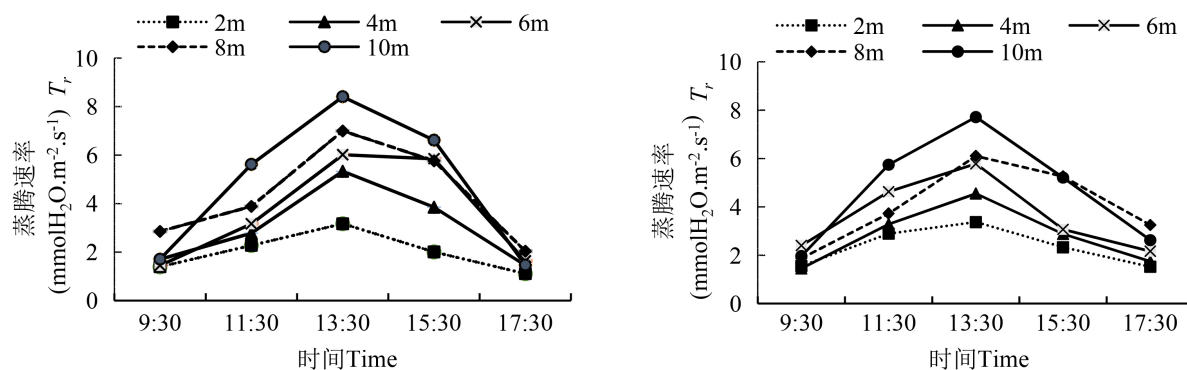
Figure 4. Diurnal variation of water use efficiency between males and females of *Populus euphratica* (left is male, right is female)

图 4. 胡杨雌雄水分利用效率的日变化(图左为雄，图右为雌)

**Table 4.** Comparison of water use efficiency and transpiration rate of male and female *Populus euphratica* in the same canopy**表 4.** 同一冠层胡杨雌雄水分利用效率、蒸腾速率比较

光合参数时间雌雄			冠层				
			2 m	4 m	6 m	8 m	10 m
9:30	雌	3.12 ± 1.59 a	3.49 ± 0.78 a	2.35 ± 0.47 a	3.44 ± 0.81 a	3.21 ± 0.64 a	
	雄	2.85 ± 1.32 a	2.37 ± 1.72 a	3.59 ± 1.22 a	1.56 ± 0.14 b	2.82 ± 0.68 a	
11:30	雌	3.92 ± 0.57 a	3.86 ± 0.91 a	2.87 ± 0.27 a	3.49 ± 0.51 a	2.65 ± 0.3 a	
	雄	4.9 ± 0.61 a	4.22 ± 0.93 a	3.85 ± 0.68 a	3.3 ± 0.56 a	2.43 ± 0.26 a	
13:30	雌	2.68 ± 0.68 a	2.24 ± 0.81 a	1.63 ± 1.01 a	1.68 ± 0.68 a	1.59 ± 0.8 a	
	雄	2.68 ± 0.86 a	1.68 ± 0.61 a	1.61 ± 0.92 a	1.35 ± 0.38 a	1.26 ± 0.47 b	
15:30	雌	3.31 ± 0.45 a	3.24 ± 0.33 a	3.43 ± 0.65 a	2.04 ± 0.32 a	2.23 ± 0.69 a	
	雄	3.55 ± 0.41 a	1.57 ± 0.61 b	1.26 ± 0.29 b	1.38 ± 0.63 a	1.66 ± 0.26 b	
17:30	雌	2.82 ± 0.99 a	3.03 ± 0.38 a	3.16 ± 0.5 a	1.92 ± 0.4 a	2.7 ± 0.87 a	
	雄	3.91 ± 0.25 a	3.21 ± 0.39 a	3 ± 1.56 a	1.81 ± 0.39 a	3.35 ± 0.27 a	
9:30	雌	1.55 ± 0.45 a	1.46 ± 0.62 a	2.4 ± 1.2 a	2.37 ± 1.12 a	1.96 ± 1.65 a	
	雄	1.39 ± 1.12 a	1.7 ± 0.79 a	1.45 ± 0.38 a	2.85 ± 0.08 a	1.71 ± 0.78 a	
11:30	雌	2.89 ± 0.42 a	1.29 ± 0.16 a	4.63 ± 0.43 a	3.73 ± 0.66 a	5.75 ± 0.92 a	
	雄	2.38 ± 0.94 a	2.75 ± 0.86 b	3.17 ± 0.28 b	3.89 ± 0.63 a	5.62 ± 0.57 a	
13:30	雌	3.38 ± 0.46 a	4.55 ± 0.03 a	5.78 ± 0.05 a	6.1 ± 0.29 a	7.72 ± 0.56 a	
	雄	3.17 ± 0.57 a	5.37 ± 0.51 a	6.02 ± 0.55 a	7 ± 1.57 a	8.41 ± 0.91 a	
15:30	雌	2.33 ± 0.27 a	2.88 ± 0.43 a	3.07 ± 0.47 a	6.26 ± 0.33 a	5.21 ± 0.16 a	
	雄	2.01 ± 0.87 a	3.85 ± 0.68 b	5.85 ± 0.33 b	5.77 ± 1.58 a	6.61 ± 1.31 a	
17:30	雌	1.55 ± 0.77 a	1.75 ± 0.65 a	2.17 ± 0.1 a	3.25 ± 0.26 a	2.63 ± 1.38 a	
	雄	1.14 ± 0.25 a	1.45 ± 0.22 a	1.64 ± 0.88 a	1.04 ± 1.31 a	1.47 ± 0.65 a	

注：雌雄之间不同字母表示显著性差异( $P < 0.05$ )。

**Figure 5.** Diurnal variation of male and female transpiration rate of *Populus euphratica* (left is male, right is female)**图 5.** 胡杨雌雄蒸腾速率的日变化(图左为雄, 图右为雌)



**Table 5.** Comparison of transpiration rate and stomatal limitation of leaves of *Populus euphratica* in different canopies  
**表 5.** 不同冠层胡杨叶片蒸腾速率、气孔限制值比较

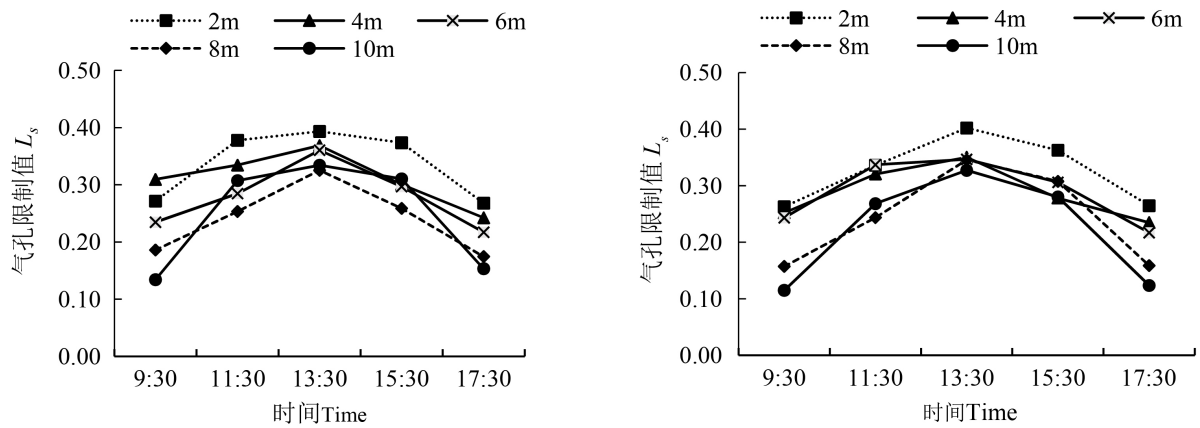
光合参数雌雄时间		冠层					
		2 m	4 m	6 m	8 m	10 m	
$T_r$	雌	9:30	1.39 ± 1.12 b	1.79 ± 0.79 ab	1.45 ± 0.38 ab	2.85 ± 0.08 a	1.71 ± 0.78 ab
		11:30	2.38 ± 0.94 b	2.75 ± 0.86 ab	3.17 ± 0.28 b	3.89 ± 1.63 ab	5.62 ± 0.57 b
		13:30	3.17 ± 0.57 c	5.37 ± 0.51 b	6.02 ± 0.55 b	7 ± 0.57 ab	8.41 ± 0.91 a
		15:30	2.01 ± 0.87 b	3.85 ± 0.68 b	5.85 ± 0.33 a	5.77 ± 1.58 a	6.61 ± 1.31 a
		17:30	1.14 ± 0.25 a	1.45 ± 0.22 a	1.64 ± 0.88 a	2.04 ± 1.31 a	1.47 ± 0.65 a
	雄	9:30	0.26 ± 0.15 a	0.25 ± 0.1 a	0.24 ± 0.13 a	0.16 ± 0.05 a	0.12 ± 0.06 a
		11:30	0.34 ± 0.04 a	0.32 ± 0.04 a	0.34 ± 0.04 a	0.25 ± 0.07 a	0.27 ± 0.05 a
		13:30	0.41 ± 0.08 a	0.36 ± 0.1 a	0.34 ± 0.12 a	0.35 ± 0.09 a	0.33 ± 0.13 a
		15:30	0.36 ± 0.05 a	0.28 ± 0.04 a	0.3 ± 0.0 a	0.31 ± 0.04 a	0.29 ± 0.09 a
		17:30	0.26 ± 0.01 a	0.23 ± 0.05 a	0.21 ± 0.06 ab	0.16 ± 0.04 bc	0.2 ± 0.06 c
$L_s$	雌	9:30	0.27 ± 0.16 a	0.31 ± 0.14 a	0.24 ± 0.15 a	0.19 ± 0.03 a	0.13 ± 0.06 a
		11:30	0.38 ± 0.03 a	0.33 ± 0.13 a	0.29 ± 0.1 a	0.26 ± 0.08 a	0.3 ± 0.03 a
		13:30	0.4 ± 0.11 a	0.37 ± 0.11 a	0.36 ± 0.12 a	0.18 ± 0.03 b	0.33 ± 0.05 ab
		15:30	0.38 ± 0.13 a	0.3 ± 0.13 a	0.3 ± 0.11 a	0.26 ± 0.07 a	0.31 ± 0.03 a
		17:30	0.27 ± 0.02 a	0.24 ± 0.09 a	0.22 ± 0.17 a	0.18 ± 0.05 a	0.15 ± 0.03 a
	雄	9:30	1.39 ± 1.12 b	1.79 ± 0.79 ab	1.45 ± 0.38 ab	2.85 ± 0.08 a	1.71 ± 0.78 ab
		11:30	2.38 ± 0.94 b	2.75 ± 0.86 ab	3.17 ± 0.28 b	3.89 ± 1.63 ab	5.62 ± 0.57 b
		13:30	3.17 ± 0.57 c	5.37 ± 0.51 b	6.02 ± 0.55 b	7 ± 0.57 ab	8.41 ± 0.91 a
		15:30	2.01 ± 0.87 b	3.85 ± 0.68 b	5.85 ± 0.33 a	5.77 ± 1.58 a	6.61 ± 1.31 a
		17:30	1.14 ± 0.25 a	1.45 ± 0.22 a	1.64 ± 0.88 a	2.04 ± 1.31 a	1.47 ± 0.65 a

注：同一行不同字母表示显著性差异( $P < 0.05$ )。

雌雄株间的  $T_r$  比较发现，在 11:30、13:30，冠层 4 m、6 m 的胡杨雌雄株  $T_r$  值差异显著(表 4)。雌雄株各冠层的  $T_r$  最大值均出现在 13:30。从 9:30~13:30，雄株在冠层 2 m、4 m、6 m、10 m 处，分别增加了 127.8%、212.7%、315.3% 和 391.4%，均大于雌株的增幅，而从 13:30~17:30，在 2 m 到 10 m 处，各冠层分别降低了 64.9%、72.8%、72.8%、70.9% 和 82.5%，降幅均大于雌株。

由图 6 可知，胡杨雌雄株的气孔限制值( $L_s$ )日变化均呈“单峰”型，于 13:30 出现峰值，胡杨雄株的  $L_s$  最大值为 8.41 mmol H<sub>2</sub>O·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>，雌株的  $L_s$  最大值为 7.72 mmol H<sub>2</sub>O·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>，之后呈下降趋势。冠层间相比，冠层 2 m 的  $L_s$  高于冠层 8 m、10 m，与 WUE 相一致，雌株的 WUE 与  $L_s$  显著相关，雄株极显著相关(表 6)，说明气孔限制值影响水分利用效率的大小。

雌雄株间的  $L_s$  比较发现，在 13:30，雌雄株冠层 2 m 与 10 m 的  $L_s$  值差异显著(表 5)。9:30~13:30，雌株冠层 2 m、4 m、8 m、10 m 处  $L_s$  值增加了 53.0%、39.0%、120.1%、185.1%，均大于雄株的增幅，而在 13:30~17:30，雌株 2 m、8 m、10 m 冠层处降低了 34.2%、54.2% 和 62.3%，均大于雄株的降幅。



**Figure 6.** Diurnal variation of male and female stomatal limit of *Populus euphratica* (left is male, right is female)  
**图 6.** 胡杨雌雄气孔限制值的日变化(图左为雄, 图右为雌)

### 3.2. 影响胡杨雌雄株光合特性的内外因素

相关分析可以反映出两个变量之间线性关系强度及方向。对各环境因子、冠层、叶面积和各光合参数的平均值用 SPSS26.0 进行相关性分析(表 6)。结果可知, 在各生理因子中, 胡杨雌株的  $L_s$  与  $T_r$  呈极显著正相关( $P = 0.309^{**}$ ), 而雄株无明显相关性( $P = 0.208$ ); 胡杨雌株的  $L_s$  与 WUE 呈显著正相关( $P = 0.281^*$ ), 而雄株呈极显著正相关( $P = 0.388^{**}$ ); 而对于各环境因子, 胡杨雌雄株的  $T_{air}$  均与 WUE 呈极显著负相关; 胡杨雌株 PAR 与 WUE 无明显相关性( $P = -0.166$ ), 雄株呈显著负相关( $P = -0.262^*$ ); 胡杨雌株  $C_a$  与  $P_n$ 、 $L_s$  均呈显著负相关, 与  $C_i$  呈显著正相关(相关系数依次为 $-0.232^*$ 、 $0.315^{**}$ 和 $-0.318^{**}$ ); 而雄株均无明显相关性(相关系数依次为 $-0.074$ 、 $0.165$ 、 $-0.176$ ); 胡杨雌株的  $P_n$  与冠层之间呈显著正相关( $P = 0.289^*$ ), 而雄株无明显相关性( $P = 0.188$ ); 胡杨雌株的叶面积  $L_a$  与  $T_r$  呈显著正相关( $P = 0.273^*$ ), 而雄株无明显相关性( $P = 0.145$ )。综合来看, 胡杨雌株叶片的光合作用受生理因子和环境因子的影响比雄株更显著。

**Table 6.** Correlation coefficients between photosynthetic parameters of male and female leaves of *Populus euphratica* and environmental factors, canopy height and leaf area

**表 6.** 胡杨雌雄叶片光合参数与环境因子、冠层高度及叶面积的相关系数

	$P_n$	$G_s$	$C_i$	$T_r$	WUE	$L_s$	$T_{air}$	PAR	$C_a$	冠层
$G_s$	0.684**									
$C_i$	-0.532**	-0.147								
$T_r$	0.592**	0.674**	-0.321**							
WUE	0.176	-0.094	-0.338**	-0.511**						
雌	$L_s$	0.508**	0.130	-0.972**	0.309**	0.281*				
	$T_{air}$	0.591**	0.477**	-0.482**	0.679**	-0.341**	0.506**			
	PAR	0.688**	0.567**	-0.514**	0.661**	-0.166	0.556**	0.734**		
	$C_a$	-0.232*	-0.120	0.315**	-0.247*	0.188	-0.318**	-0.760**	-0.218	
	冠层	0.289*	0.519**	0.336**	0.504**	-0.328**	-0.360**	0.116	0.118	0.166
$L_a$	0.029	0.210	0.329**	0.273*	-0.311**	-0.362**	-0.017	-0.080	0.151	0.672**

Continued

	$G_s$	0.744**								
	$C_i$	-0.528**	-0.134							
	$T_r$	0.607**	0.724**	-0.318**						
	WUE	0.159	-0.169	-0.344**	-0.542**					
雄	$L_s$	0.484**	0.056	-0.936**	0.208	0.388**				
	$T_{air}$	0.601**	0.499**	-0.361**	0.700**	-0.259*	0.327**			
	PAR	0.746**	0.560**	-0.420**	0.745**	-0.262*	0.387**	0.739**		
	$C_a$	-0.074	-0.088	0.165	-0.251*	0.144	-0.176	-0.711**	-0.136	
	冠层	0.188	0.467**	0.303**	0.431**	-0.386**	-0.367**	0.105	0.120	0.142
	$L_a$	0.001	0.121	0.248*	0.145	-0.236*	-0.307**	-0.050	-0.016	0.211 0.680**

注：\*、\*\*分别表示在 0.1、0.05 水平上的显著。

### 3.3. 光合参数与环境因子的线性回归分析

回归分析是研究一个变量随另一个变量变化的方法。为深入了解胡杨雌雄株之间净光合速率、蒸腾速率、胞间  $CO_2$  浓度、气孔导度与环境因子的数量关系，分别将胡杨雌雄的  $P_n$ 、 $T_r$ 、 $C_i$ 、 $G_s$  与 PAR、大气二氧化碳浓度  $C_a$ 、 $T_{air}$  3 个环境因子进行逐步回归分析，依次得到最优回归方程(表 7)，决策系数( $R_{reg}^2$ )均达到显著水平( $P = 0.000$ )。从回归方程可以看出，对胡杨雌株  $P_n$  的促进作用最大的是 PAR，而对胡杨雄株  $P_n$  的促进作用最大的是  $T_{air}$ ；对胡杨雌雄株  $T_r$  促进作用最大的均是  $T_{air}$ ；对胡杨雌株  $C_i$  的抑制作用最大的是 PAR，而对胡杨雄株  $C_i$  的抑制作用最大的是  $T_{air}$ ；对胡杨雌株  $G_s$  的促进作用最大的是  $T_{air}$ ，3 个环境因子均对胡杨雄株  $G_s$  无显著影响。PAR 是影响胡杨雌株叶片净光合速率最主要的环境因子； $T_{air}$  是影响胡杨雄株叶片净光合速率最主要的环境因子。

**Table 7.** Optimal regression equations of photosynthetic parameters and environmental factors in leaves of male and female *Populus euphratica*

**表 7.** 胡杨雌雄株叶片光合参数与环境因子的最优回归方程

		最优回归方程	显著性	决策系数 $R_{reg}^2$
	净光合速率 $P_n$	$P_n = -20.069 + 0.005PAR$	0.000	0.494
雌	蒸腾速率 $T_r$	$T_r = -55.608 + 0.94T_{air} + 0.103 C_a$	0.000	0.618
	胞间 $CO_2$ 浓度 $C_i$	$C_i = -124.381 - 0.085PAR$	0.000	0.314
	气孔导度 $G_s$	$G_s = -1.03 + 0.017T_{air} + 0.002 C_a$	0.000	0.370
	净光合速率 $P_n$	$P_n = -66.524 + 1.015T_{air} + 0.13 C_a$	0.000	0.617
雄	蒸腾速率 $T_r$	$T_r = -27.617 + 0.551T_{air}$	0.000	0.620
	胞间 $CO_2$ 浓度 $C_i$	$C_i = -1.592 - 0.026T_{air} - 0.003 C_a$	0.000	0.395

## 4. 讨论与结论

光合作用是植物有机物质积累、生长发育的源头，受植物本身生理过程和环境因素(太阳辐射、大气  $CO_2$  浓度、土壤水分等)的共同影响。不同植物光合作用变化特性受自身生理因子和环境因子的影响而表现出不同的趋势。黄芩(*Scutellaria baicalensis* Georgi)的光合日变化呈不明显双峰曲线，有轻微光合“午

休”现象[22]；靳甜甜等(2011)对沙棘的研究中，中、上坡位出现了明显的光合“午休”现象，而下坡位未出现明显午休现象[23]。中、上坡位出现光合“午休”现象时， $C_i$ 降低而 $L_s$ 升高，说明 $G_s$ 降低引起的光合原料短缺和光合产物的积累是引起 $P_n$ 降低的主要原因；金则新等(2004)曾对自然分布在高山生长的云锦杜鹃进行日变化分析，结果发现阳叶呈现“双峰”型，其阴叶却呈现“单峰”型，说明叶片光合“午休”由叶片所处的环境因素决定，并非其固有的生理现象[24]；常宗强等(2006)测定了额济纳洲胡杨光合速率日变化，并通过控制光照强度和 $CO_2$ 浓度研究 $P_n$ 对其的响应特征，结果表明 $P_n$ 随着PAR和 $C_a$ 增大而增大[18]；庞发虎等(2010)模拟了不同干旱程度，对杨树生理生态因子与环境因子关系进行研究，杨树生长受到PAR、 $C_a$ 、 $T_{air}$ 等的显著影响，且生理变化宜综合多个指标共同分析[25]。代雅琦等(2021)研究发现胡杨光合速率日变化呈“单峰”型，这与本研究结果一致[16]。本研究结果发现，胡杨雌雄株 $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$ 、 $L_s$ 的日变化均是先增加后减小的趋势，而 $C_i$ 呈现先减小后增加的趋势，且 $P_n$ 均与叶面积、环境因子(PAR、 $T_{air}$ 、 $C_a$ )呈显著正相关，这与前人研究结果一致[26]。中午 $P_n$ 降低的原因可能是因为温度升高引起气孔导度降低，或是PAR迅速升高超过光饱和点而致使 $P_n$ 下降。

树冠作为树木的主要组成部分，它与树木的光合作用、呼吸作用、蒸腾作用等一系列生理活动都有密切的联系，不仅体现了树木进行光合作用的面积和有机物传输的方向及距离，还反映了光合作用的效率，其大小对树木的生长活力和生产力状况起着决定性的作用，同时不同冠层位置叶片的光合能力存在差异[27]。本研究结果表明，胡杨位于冠层10 m叶片的光合能力显著高于冠层2 m。Schulze等(1977)在对挪威云杉(*Picea abies*)冠层光合作用的研究中得到类似的结论[28]。Kull(2002)表明下层光合产量偏低的主要原因是光照条件不足[29]。本研究结果发现，从9:30~11:30， $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$ 的增幅雄株大于雌株，但在13:30，胡杨雌株的净光合速率、气孔导度高于雄株，雌株冠层10 m的WUE显著高于雄株。9:30~13:30，雌株冠层2 m、4 m、8 m、10 m处 $L_s$ 值的增幅大于雄株，而在13:30~17:30，雌株的降幅同样大于雄株。说明在正午温度升高，干旱胁迫加重的情况下，雄株气体交换能力变化较平缓，说明雄株本身被干旱环境影响较小，在干旱环境下更稳定。胡杨雌雄株叶片的光合作用受生理因子和环境因子的影响比雄株更显著。

对 $P_n$ 、 $T_r$ 、 $C_i$ 、 $G_s$ 与PAR、 $C_a$ 、 $T_{air}$  3个环境因子进行逐步回归分析，结果表明PAR是影响胡杨雌雄株叶片净光合速率最主要的环境因子，这与众多学者的结果相同[26] [30] [31]；而 $T_{air}$ 是影响胡杨雌雄株叶片净光合速率最主要的环境因子， $T_{air}$ 对胡杨 $P_n$ 表现出了促进作用，与吴桂林等(2016)的研究结果相同[32]，而对雌雄株 $T_r$ 影响最大的均是 $T_{air}$ 。综上所述，胡杨雌雄株光合日变化受生理因子和环境因子共同作用，但对净光合速率影响的环境因子在性别间不同，这可能是性别间光合生理内部机理的不同。

## 基金项目

感谢国家自然科学基金项目(U1803231, 31860198)的资助。

## 参考文献

- [1] 马雅莉, 郭素娟. 板栗冠层光合特性的空间异质性研究[J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(10): 71-83.
- [2] Sakowska, K., Alberti, G., Genesio, L., et al. (2018) Leaf and Canopy Photosynthesis of a Chlorophyll Deficient Soybean Mutant. *Plant Cell and Environment*, **41**, 1427-1437. <https://doi.org/10.1111/pce.13180>
- [3] O'Rourke, P.A. and Terjung, W.H. (1981) Relative Influence of City Structure on Canopy Photosynthesis. *International Journal of Biometeorology*, **25**, 1-19. <https://doi.org/10.1007/BF02184432>
- [4] Suwa, R. and Hagihara, A. (2007) Seasonal Changes in Canopy Photosynthesis and Foliage Respiration in a *Rhizophora stylosa* Stand at the Northern Limit of Its Natural Distribution. *Wetlands Ecology and Management*, **16**, 313-321. <https://doi.org/10.1007/s11273-007-9066-2>
- [5] Kurachi, N., Hagihara, A. and Hozumi, K. (1993) Canopy Photosynthetic Production in a Japanese Larch Forest (II):

Estimation of the Canopy Photo Synthetic Production. *Ecological Research*, **8**, 349-361.

<https://doi.org/10.1007/BF02347194>

- [6] 夏国威, 陈东升, 孙晓梅, 张守攻. 日本落叶松冠层光合生理参数的空间异质性研究[J]. 林业科学研究, 2018, 31(6): 130-137. <https://doi.org/10.13275/j.cnki.lykxyj.2018.06.018>
- [7] 夏国威, 孙晓梅, 陈东升, 张守攻. 日本落叶松冠层光合特性的空间变化[J]. 林业科学, 2019, 55(6): 13-21.
- [8] 殷工, 徐立, 买买提依明, 夏庆友, 吴丽莉, 米日古丽, 印玉萍, 闫海龙, 曾凡江. 新疆沙漠桑树光合特性日变化的研究[J]. 中国农学通报, 2008(8): 257-261.
- [9] 刘强, 董利虎, 李凤日, 李想. 长白落叶松冠层光合作用的空间异质性[J]. 应用生态学报, 2016, 27(9): 2789-2796. <https://doi.org/10.13287/j.1001-9332.201609.008>
- [10] 黄良帅, 韩海荣, 牛树奎, 程小琴, 周文嵩. 华北落叶松冠层光合生理特性的空间异质性[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2017, 41(2): 193-197.
- [11] Jarvis, P.G., James, G.B. and Landsberg, J.J. (1976) Coniferous Forest. *Vegetation and the Atmosphere*, **2**, 171-240.
- [12] Han, Q.M. (2011) Height-Related Decreases in Mesophyll Conductance, Leaf Photosynthesis and Compensating Adjustments Associated with Leaf Nitrogen Concentrations in *Pinus densiflora*. *Tree Physiology*, **31**, 976-984. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr016>
- [13] 罗青红, 李志军, 伍维模, 韩路. 胡杨、灰叶胡杨光合及叶绿素荧光特性的比较研究[J]. 西北植物学报, 2006, 26(5): 983-988.
- [14] 马文涛, 武胜利. 不同林龄胡杨净光合速率对生态因子和生理因子的响应[J]. 云南大学学报(自然科学版), 2020, 42(5): 1004-1013.
- [15] 于军, 王海珍, 周正立, 李志军, 韩路. 塔里木荒漠优势树种气体交换特性与环境因子的关系研究[J]. 西北植物学报, 2008, 28(10): 2110-2117.
- [16] 代雅琦, 刘艳萍, 韩路, 王海珍. 地下水埋深对胡杨叶片光合作用及抗氧化物质积累的影响[J/OL]. 植物研究, 2022(2): 299-308. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/23.1480.S.20210922.0803.002.html>, 2022-02-09.
- [17] 周洪华, 陈亚宁, 李卫红, 陈亚鹏. 塔里木河下游胡杨气体交换特性及其环境解释[J]. 中国沙漠, 2008, 28(4): 665-672.
- [18] 常宗强, 冯起, 苏永红, 吴雨霞, 司建华, 席海洋. 额济纳绿洲胡杨的光合特征及其对光强和 CO<sub>2</sub> 浓度的响应[J]. 干旱区地理, 2006, 29(4): 496-502. <https://doi.org/10.13826/j.cnki.cn65-1103/x.2006.04.007>
- [19] 李雪娇, 李伟, 高冠龙. 极端干旱区胡杨净光合速率日变化及主要影响因子[J/OL]. 山西大学学报(自然科学版), 2021, 44(6): 1241-1249. <https://doi.org/10.13451/j.sxu.ns.2020091>, 2022-01-17.
- [20] Zhai, J.T., Li, Y.L., Han, Z.J., *et al.* (2020) Morphological, Structural and Physiological Differences in Heteromorphic Leaves of Euphrates Poplar during Development Stages and at Crown Scales. *Plant Biology*, **22**, 366-375. <https://doi.org/10.1111/plb.13078>
- [21] 李志军, 焦培培, 郑亚琼, 等. 胡杨和灰杨繁殖生物学[M]. 北京: 科学出版社, 2019.
- [22] 邵玺文, 韩梅, 韩忠明, 孔伟伟, 杨利民. 不同生境条件下黄芩光合日变化与环境因子的关系[J]. 生态学报, 2009, 29(3): 1470-1477.
- [23] 靳甜甜, 傅伯杰, 刘国华, 胡婵娟, 苏常红, 刘宇. 不同坡位沙棘光合日变化及其主要环境因子[J]. 生态学报, 2011, 31(7): 1783-1793.
- [24] 金则新, 柯世省. 云锦杜鹃叶片光合作用日变化特征[J]. 植物研究, 2004, 24(4): 447-452.
- [25] 庞发虎, 杨建伟, 庞振凌, 杜瑞卿. 杨树生理生态指标与环境因子之间相关性分析[J]. 生态学报, 2010, 30(12): 3188-3197.
- [26] 刘玉华, 史纪安, 贾志宽, 韩清芳. 旱作条件下紫花苜蓿光合蒸腾日变化与环境因子的关系[J]. 应用生态学报, 2006, 17(10): 1811-1814.
- [27] 潘瑞炽, 董愚得. 植物生理学(第三版) [M]. 北京: 高等教育出版社, 2001.
- [28] Schulze, E.D., Fuchs, M. and Fuchs, M.I. (1977) Spatial Distribution of Photosynthetic Capacity and Performance in a Mountain Spruce Forest of Northern Germany. *Oecologia*, **30**, 239-248. <https://doi.org/10.1007/BF01833630>
- [29] Kull, O. (2002) Acclimation of Photosynthesis in Canopies: Models and Limitations. *Oecologia*, **133**, 267-279. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1042-1>
- [30] 赵宏瑾, 朱仲元, 王喜喜, 宋小园, 王辉, 焦玮. 不同生育期榆树净光合速率对生态因子和生理因子的响应[J]. 生态学报, 2016, 36(6): 1645-1651.

- [31] 刘遵春, 包东娥. “金光杏梅”叶片净光合速率与生理生态因子的关系[J]. 西北植物学报, 2008, 28(3): 564-568.
- [32] 吴桂林, 蒋少伟, 周天河, 王丹丹, 李君. 不同地下水埋深胡杨与怪柳幼苗的水分利用策略比较[J]. 干旱区研究, 2016, 33(6): 1209-1216. <https://doi.org/10.13866/j.azr.2016.06.10>