杨树无性系幼苗光合作用和 PV 水分参数对水分胁迫的响应

冯玉龙
(中国科学院西双版纳热带植物园昆明分部 昆明 650223)

巨关升 朱春全
(中国林业科学研究院林业研究所 北京 100091)

摘 要: 比较研究了不同水分条件下杨树 2 个无性系幼苗的生长、光合特性和多种水分参数等,探讨其对水分胁迫的适应机制。结果表明,水分胁迫下 2 个无性系幼苗的生长减慢,净光合速率降低,昭林杨 6 号受水分胁迫影响较小,欧美杨 64 号受水分胁迫影响较大。胁迫初期,2 个无性系光合作用受气孔限制,胁迫后期及复水后的恢复期,光合作用受非气孔限制。胁迫时杨树呼吸速率降低,尤其是昭林杨 6 号,以保持碳平衡。胁迫时 2 个无性系的 ψ_s^{100}、ψ_s^0、$ROWC^0$ 均降低,ψ_s^{100} 与 ψ_s^0 差值增大,表明杨树可以通过渗透调节维持压力势,对水分胁迫作出适应性反应,与欧美杨 64 号相比昭林杨 6 号这种能力更强,表明其抗旱性强。

关键词: 杨树无性系, 水分胁迫, 生长, 净光合速率, PV 技术, 水分参数

RESPONSES OF PHOTOSYNTHESIS AND PV-PARAMETERS TO WATER STRESS IN POPLAR CLONE SEEDLINGS

Feng Yulong
(*Kunming Division, Xishuangbanna Tropical Botanic Garden, Chinese Academy of Science Kunming* 650223)

Ju Guansheng Zhu Chunquan
(*The Research Institute of Forestry, The Chinese Academy of Forestry Beijing* 100091)

Abstract: Growth, photosynthetic characteristics and water parameters of two Poplar clone seedlings were studied comparatively under different water conditions in order to explore their adaptation mechanism to water stress. The results indicated that water stress affected growth and photosynthetic rate of the 2 Poplar clones, and its effect on *Populus* × *xiaozhuanica* 'Zhaolin-6' was less than on *Populus* × *euramericana* cv.'N3016'. Photosynthesis of the 2 clones was limited by stomatal factor within 16 days after water stress; and it was limited by non-stomatal factor 16 days after stopping watering and in the recovering period. Respiration rates decreased under water stress conditions, especially that of 'Zhaolin-6', which was advantageous to carbon balance. When water stress was imposed, ψ_s^{100}, ψ_s^0 and $ROWC^0$ of the two clones decreased, and the difference between ψ_s^{100} and ψ_s^0 increased, which showed that Poplar could have adaptation reaction to water stress through osmotic adjustment and maintain turgor. And the ability of *Populus* × *xiaozhuanica* 'Zhaolin-6' was stronger than that of *P.* × *euramericana* cv.'N3016', which indicated that drought tolerance of *Populus* × *xiaozhuanica* 'Zhaolin-6' was greater.

Key words: Poplar clones, Water stress, Growth, Net photosynthetic rate, Pressure-Volume technique, Water parameters

杨树在中国分布广泛,是主要的造林树种之一,现有林面积已逾亿亩,是工业、民用材的重要原料,也是水土保持林、防护林等的重要树种。在广大的分布区内,由于立地条件的不同,尤其是水文条件的变化,导致杨树林生产力、生态经济效益的巨大差异。水是树木生长和形成木材的先决条件,水对树种分布、生长、生态生理过程等有重要的影响(Feng *et al.*, 1996; 冯玉龙等, 1998)。了解树木对水分的适应,对干旱、半干旱地区造林树种、品种、无性系的选择具有重要的意义。有关水分条件对杨树生长(王沙生等, 1991; 王世绩, 1991)、水分代谢和光合作用(王文章等, 1989; Gebre *et al.*, 1991; 刘建伟等, 1993;

收稿日期: 2001-06-05。
基金项目: 国家"九五"科技攻关项目"杨树纸浆用材林树种良种选育及培育技术研究"部分研究内容。

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

1994; 侯凤莲等, 1996; 杨敏生等, 1997; 李洪建等, 2000) 等影响的研究较多, 发现干旱条件下树木生长减慢, 蒸腾、光合速率降低等, 并提出用净光合速率为 0 时的土壤含水量、水势等评价树木的抗旱能力(刘建伟等, 1994; 郭连生等, 1994)。研究表明, 根据某些生理指标, 筛选杨树优良无性系是一种行之有效的方法(Ceulemans *et al*., 1987; Ceulemans, 1989; Bassman *et al*., 1991), 其它树种也有类似的报道(冯玉龙等, 1999; 2000)。但已有的研究只阐明了干旱与光合作用的关系, 并没有解释干旱条件下光合作用降低的内在原因; 比较杨树无性系对水分胁迫反应的试验研究也较少(刘建伟等, 1993)。为此, "九五" 期间作者系统研究了杨树无性系生理生态特性, 比较研究了杨树不同无性系幼苗对光抑制、水分胁迫的抗性差异及与活性氧的关系等, 旨在阐明杨树抗旱性的生理生态机制。本文报道水分胁迫处理期间及解除胁迫后杨树不同无性系生长、净光合速率和各种水分参数等的变化。

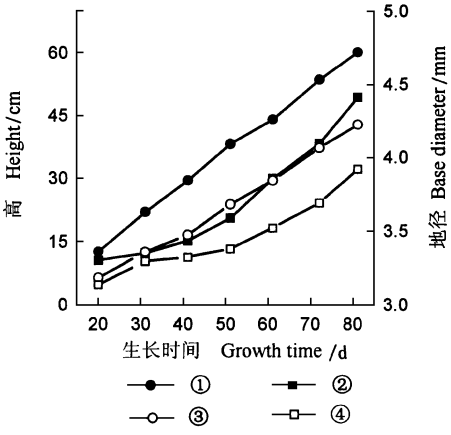

图 1　昭林杨 6 号和欧美杨 64 号幼苗苗高和地径生长曲线

Fig. 1　Growth curve of height and base diameter of seedlings in *Populus* × *xiaozhuanica*' Zhaolin-6' and *Populus* × *euramericana* cv.' N3016'

① 昭林杨 6 号苗高 Height of' Zhaolin-6';
② 昭林杨 6 号地径 Base diameter of' Zhaolin-6';
③欧美杨 64 号苗高 Height of' N3016';
④欧美杨 64 号地径 Base diameter of' N3016'.

1　材料与方法

1.1　试验材料

试验材料为昭林杨 6 号(*Populus* × *xiaozhuanica*' Zhaolin-6') 和欧美杨 64 号(*Populus* × *euramericana* cv.' N3016')。1998 年春, 在辽宁省建平县黑水林场选大小一致的插穗各 100 个, 插于中国林业科学研究院林业研究所温室(透光率约为 60%) 内的塑料桶(8 L) 中, 土壤为沙壤土, 定期护理, 培养成单杆幼苗。5 月 15 日到 7 月 15 日定期测量每株幼苗的苗高(H) 和地径(D), 其生长过程见图 1。7 月 19 日17: 00浇饱水后选大小一致的幼苗随机分成 2 组, 一组为对照, 每天 17: 00 浇水, 一组为干旱处理, 停止供水, 使土壤含水量逐渐降低(图 2)。8 月 15 日对干旱组恢复供水。

1.2　试验方法

7 月 19 日起每 10 d 测定一次苗高和地径, 至 9 月 7 日止, 分组记录数据, 计算出每次测量时幼苗的平均苗高与地径。

7 月 21 日至 9 月 3 日, 定期用 LI-6200 便携式光合系统(Li-Cor, Inc, USA) 测定不同处理组内幼苗的完全展开叶片(顶端第 5 或 6 片叶) 的净光合速率(P_n)、呼吸速率(R)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i), 水分利用率(WUE) = P_n/Tr, 气孔限制值(L_s) 按 Berry 和 Dowton(1982) 方法计算。每次测定均在8: 30 ~ 10: 00 进行, 每一参数取 6 ~ 10 次测定结果的平均值。

干旱处理后, 每 7 d 的 17: 00 取各处理的杨树幼苗第 7 叶, 称重后将其放入装有蒸馏水的烧杯中, 密闭吸水 15 h, 再次称饱和重并立即装入压力室中, 用 Hammel 逐步升压法测定并绘制 PV 曲线(王万里, 1984)。以幂函数拟合 PV 曲线曲线部分的曲线方程, 用此回归线性部分的直线方程, 计算出充分膨胀时的渗透势(ψ_s^{100})、压力势为 0 时的渗透势(ψ_s^0)、压力势为 0 时的相对渗透水含量($ROWC^0$) (冯玉龙等, 2001a)。

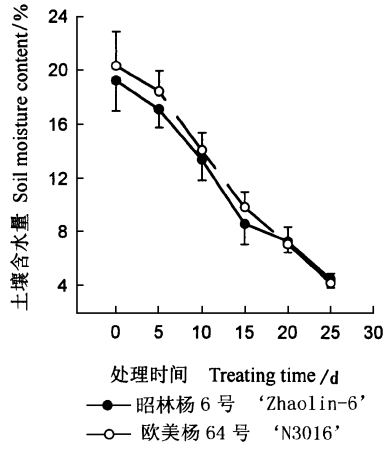

图 2　停水后昭林杨 6 号和欧美杨 64 号土壤含水量的变化

Fig. 2　Variation of soil moisture content after stopping watering in *Populus* × *xiaozhuanica* haolin-6' and *Populus* × *euramericana* cv.' N3016'

2　结果

2.1　水分胁迫对杨树幼苗生长的影响

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

干旱处理后,昭林杨 6 号和欧美杨 64 号土壤含水量的变化相似,随处理时间的延长土壤含水量逐渐降低,处理后第 25 天降至约 4.5%(图 2)。干旱处理早期,昭林杨 6 号苗高和地径与对照无显著差异(图 3),处理后第 27 天苗高和地径与对照差异达显著和极显著水平,第 50 天(9 月 7 日)苗高与地径明显低于对照,差异均达极显著水平。欧美杨 64 号的生长对水分胁迫较敏感,干旱处理后第 27 天(8 月 15 日)苗高与地径明显低于对照,差异均达极显著水平。与高生长相比,直径生长对水分胁迫更敏感。

从外部形态上看,昭林杨 6 号和欧美杨 64 号对水分胁迫的反应也不同。停止供水后第 17 天,欧美杨 64 号幼叶开始萎蔫;停水后第 20 天,9:00 幼叶开始萎蔫,老叶也部分萎蔫,10:00 全部叶片萎蔫,17:00 光强只有 240 μmol·m^{-2}·s^{-1}时尚未恢复,而对照组只中午有 2 ~ 3 片幼叶萎蔫;停水后第 23 天,6:00 大部分叶就处于轻度萎蔫状态;停水后第 25 天下部叶变黄、干枯。停止供水后第 20 天中午,昭林杨 6 号叶片才轻度萎蔫;停水后第 23 天叶片萎蔫仍不明显。可见昭林杨 6 号幼苗受水分胁迫的影响较小,对干旱条件的适应能力强。

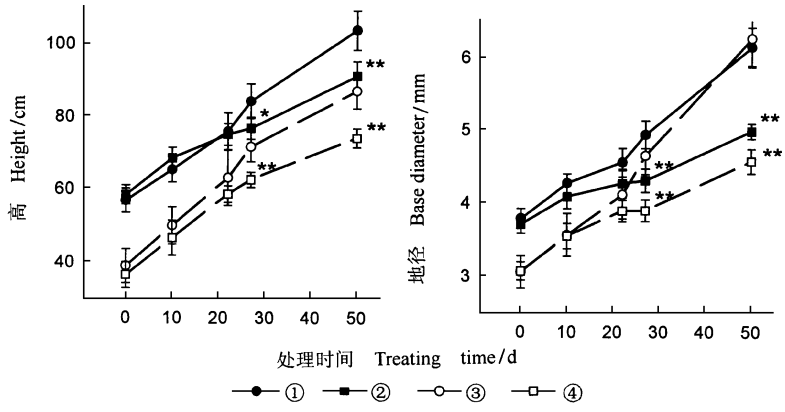

图 3 水分胁迫对昭林杨 6 号和欧美杨 64 号苗高和地径生长的影响

Fig. 3 Effect of water stress on growth of height and base diameter in *Populus* × *xiaozhuanica* 'Zhaolin-6' and *Populus* × *euramericana* cv.'N3016' seedlings

①昭林杨 6 号对照'Zhaolin-6' CK; ②昭林杨 6 号处理'Zhaolin-6' Treatment; ③欧美杨 64 号对照'N3016' CK; ④欧美杨 64 号处理'N3016' Treatment. 处理与对照的差异显著性 Significant levels between CK and treatment: * $P < 0.05$; * * $P < 0.01$. 下同。The same below.

2.2 水分胁迫对杨树幼苗气体交换特性的影响

测定了干旱处理不同时间 2 个杨树无性系幼苗气体交换参数,由于测定时天气的变化,每日测定值均不相同,如晴天净光合速率等较高,阴天则较低,胁迫处理和对照均表现出类似的规律,但从处理组和对照组各参数的差异上可以看出胁迫对杨树无性系幼苗的影响。

2.2.1 *水分胁迫对杨树幼苗叶片光合作用和呼吸作用的影响* 干旱处理早期,昭林杨 6 号叶片净光合速率(P_n)与对照相似(图 4),干旱处理 2 周后,P_n 明显低于对照,差异达显著水平(第 16 天)。随胁迫时间的延长,P_n 进一步降低,与对照组差异达极显著水平(第 21 天、第 26 天)。恢复供水 3 d 后,P_n 仍明显低于对照(差异极显著),表现出水分胁迫的后效应;恢复供水一周后,P_n 与对照的差异消失,表明昭林杨 6 号的生理过程基本恢复。水分胁迫对欧美杨 64 号光合作用的影响较大,解除胁迫后恢复较慢(图 4),停止供水后第 16 天 P_n 与对照的差异就达极显著水平,恢复供水第 7 天 P_n 与对照仍具显著差异。与欧美杨 64 号相比,昭林杨 6 号 P_n 受水分胁迫影响小,解除胁迫后恢复快,说明其适应干旱的能力强。解除干旱后不同树种、不同无性系 P_n 恢复正常所需时间不同,这与胁迫强度、胁迫时间和实验材料的抗性有关(刘建伟等,1993;Tan *et al*., 1992)。

随胁迫时间的延长,杨树幼苗呼吸速率逐渐降低,昭林杨 6 号呼吸作用对水分胁迫更敏感(图 4)。这与其它树种的研究结果相同(Mulkey *et al*., 1993; Ibrahim *et al*., 1997; Holmgren, 2000)。干旱时呼吸速率降低有利于植物在低 P_n 条件下保持碳平衡,维持生长(Holmgren, 2000)。恢复供水后干旱组幼苗呼吸速率高于对照组,强的呼吸速率可能与其恢复生理过程等有关。

2.2.2 *水分胁迫对杨树幼苗蒸腾和水分利用率的影响* 干旱处理对 2 个无性系蒸腾作用和水分利用率的影响相似,干旱处理前 8 d 2 个无性系幼苗蒸腾作用和水分利用率与其对照无差异,随处理时间的延长,蒸腾速率降低,水分利用率升高。干旱处理第 26 天 2 个无性系蒸腾速率降到最低点,复水后处理

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

组蒸腾速率仍低于对照, 表现出后效应; 而干旱处理第 15 天 2 个无性系水分利用率升至最高点, 之后逐渐降低, 复水后与对照相似。

2.2.3　水分胁迫对杨树幼苗气孔导度、胞间 CO_2 浓度和气孔限制值的影响　与蒸腾作用相似, 随干旱处理的延长, 2 个无性系气孔导度降低, 且也表现出胁迫的后效应。胁迫处理的前 16 d, 随处理时间的延长, 2 个无性系胞间 CO_2 浓度渐低, 第 16 天降至最低点, 之后渐增, 欧美杨 64 号在第 21 天升至最高, 复水后第 3 天仍明显高于对照, 昭林杨 6 号在第 21 天升至最高, 复水后第 3 天已与对照相似。与胞间 CO_2 浓度相反, 水分胁迫的前 16 d 气孔限制值渐增至最大值, 之后就逐渐降低, 第 26 天降至最低, 复水后渐增, 7 d 后恢复至正常。相比之下, 昭林杨 6 号的气孔限制值要高于欧美杨 64 号。

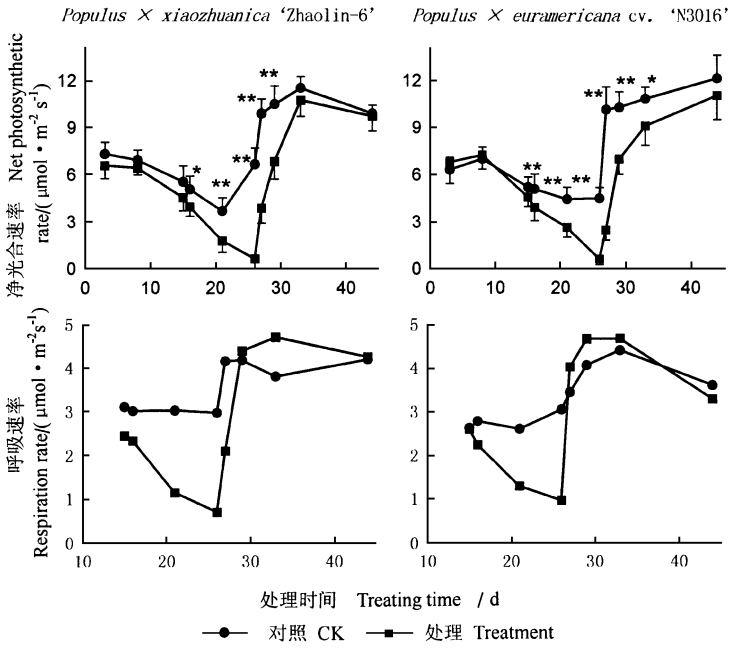

图 4　水分胁迫对杨树净光合速率(P_n)和呼吸速率(R)的影响

Fig. 4　Effect of water stress on net photosynthetic rate and respiration rate in Poplar seedlings

2.3　水分胁迫对杨树幼苗叶片水分参数的影响

2.3.1　水分胁迫对叶片 ψ_s^{100} 的影响　充分膨胀时叶片的渗透势(ψ_s^{100})取决于细胞中可溶性溶质的数量和种类, 以及细胞体积的变化, 主要指细胞中自由水和束缚水的变化, 其大小表明了植物保持最大压力势的能力。水分胁迫 1 周时, 欧美杨 64 号 ψ_s^{100} 与对照相似, 尚无渗透调节, 但昭林杨 6 号的 ψ_s^{100} 明显低于对照(图 7A), 表明已发生了渗透调节; 水分胁迫 1 周后, 2 个无性系的 ψ_s^{100} 均低于对照, 表明二者都已发生了渗透调节。

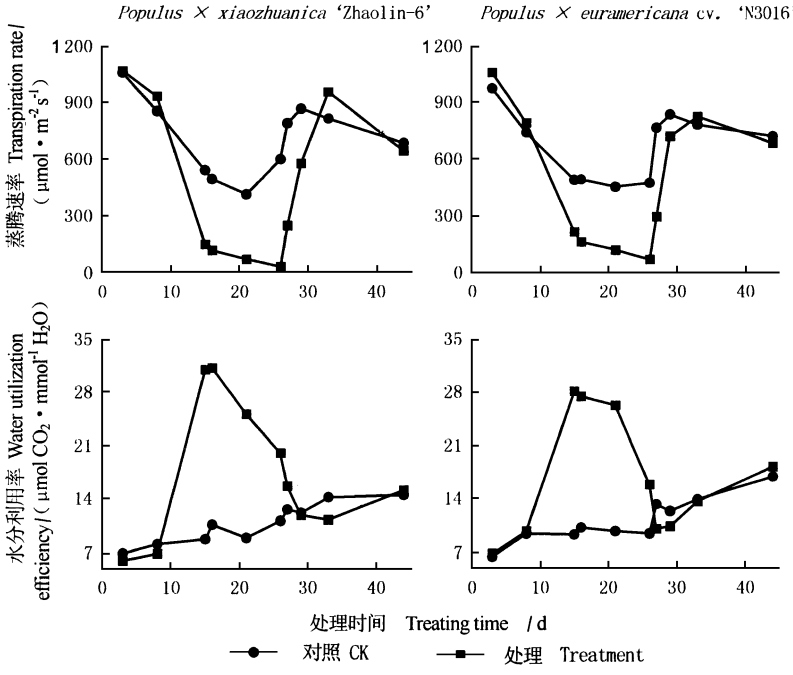

图 5　水分胁迫对杨树蒸腾速率和水分利用率的影响

Fig. 5　Effect of water stress on transpiration rate and water utilization efficiency in Poplar seedlings

2.3.2　水分胁迫对杨树叶片 ψ_s^0 的影响　压力势为 0 时的渗透势(ψ_s^0)的大小表明了植物维持最低压力势的极限渗透势, ψ_s^0 越低植物维持压力势的能力越强。干旱处理 1 周时, 欧美杨 64 号 ψ_s^0 与对照相似, 昭林杨 6 号幼苗 ψ_s^0 明显低于对照(图 7B); 干旱处理 1 周后, 2 个无性系的 ψ_s^0 均低于对照, 但昭林杨 6 号 ψ_s^0 降低的幅度大于欧美杨 64 号, 表明 2 个无性系都增强了

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

维持压力势的能力, 发生了渗透调节, 昭林杨 6 号的渗透调节能力强于欧美杨 64 号。昭林杨 6 号 ψ_s^0 降低出现的早, 降低的幅度大表明其适应干旱的能力强。

2.3.3 水分胁迫对杨树 ψ_s^{100} 与 ψ_s^0 差值的影响 干旱处理后, 昭林杨 6 号 ψ_s^{100} 和 ψ_s^0 的差值(渗透势只有在 ψ_s^{100} ~ ψ_s^0 范围内, 植物才具有渗透调节能力) 均大于对照, 随胁迫时间延长, 两组间 ψ_s^{100} 和 ψ_s^0 差值的差异也越来越大(图 7C)。说明昭林杨 6 号叶片渗透调节和维持压力势的能力逐渐增强。水分胁迫第 1 周, 欧美杨 64 号 ψ_s^{100} 和 ψ_s^0 的差值与对照相似, 渗透调节作用不明显; 第 2 周后二者的差值高于对照, 表现出渗透调节作用。

2.3.4 水分胁迫对杨树 $ROWC^0$ 的影响 $ROWC^0$ 是初始质壁分离时相对渗透水含量, 一般认为 $ROWC^0$ 越低, 植物的耐旱性越强。水分胁迫前 2 周, 欧美杨 64 号 $ROWC^0$ 略低于对照, 差异不显著, 水分胁迫后 2 周 $ROWC^0$ 明显低于对照; 实验过程中昭林杨 6 号 $ROWC^0$ 均低于对照, 胁迫时间越长其值越低, 表明其耐旱性越强(图 7D)。水分胁迫 2 周后, 欧美杨 64 号 $ROWC^0$ 才低于对照, 说明其耐旱性增强较慢, 适应干旱条件的能力弱。植物可以通过减少细胞内水分和细胞体积、增加细胞内溶质等 3 条途径进行渗透调节(汤章城, 1983)。本文表明水分胁迫时杨树叶片 $ROWC^0$ 减少参与了渗透调节作用。

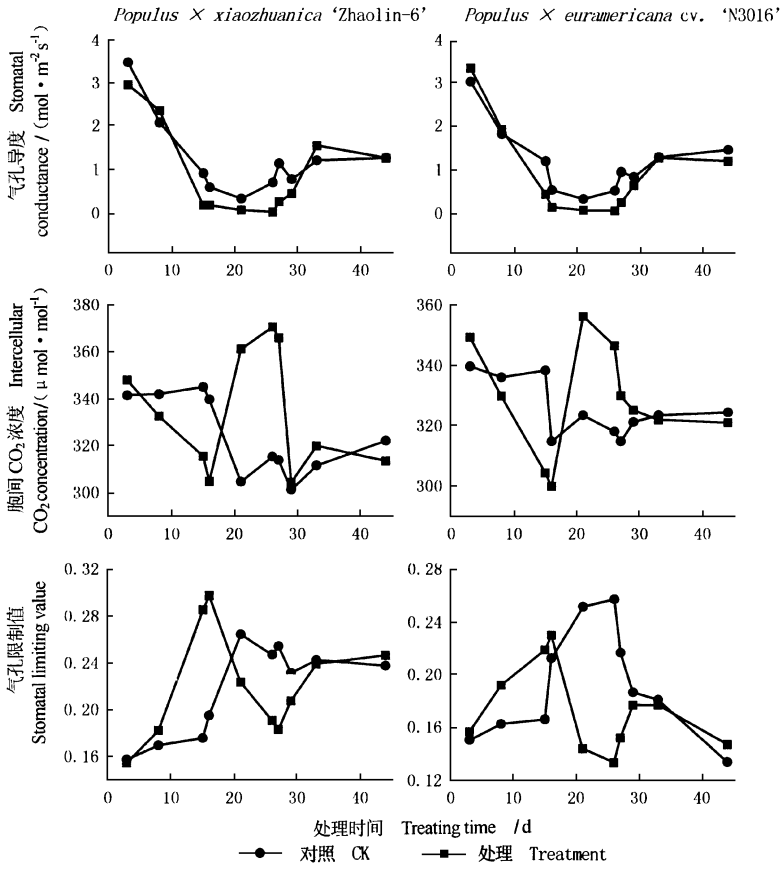

图 6 水分胁迫对杨树气孔导度、胞间 CO_2 浓度和气孔限制值的影响

Fig. 6 Effect of water stress on stomatal conductance, intercellular CO_2 concentration and stomatal limiting value in Poplar seedlings

3 讨论

干旱胁迫时昭林杨 6 号和欧美杨 64 号净光合速率降低, 胁迫时间越长净光合速率越低, 但净光合速率降低的原因却不同。干旱胁迫初期(停止供水的前 16 d), 净光合速率降低, 气孔导度和胞间 CO_2 浓度也同时降低, 表明净光合速率主要受气孔限制。干旱胁迫后期, 净光合速率、气孔导度降得更低, 但胞间 CO_2 浓度却高于对照, 表明叶肉细胞的 CO_2 固定能力降低, 非气孔因素是净光合速率降低的主要原因。复水后的恢复期内净光合速率仍受非气孔限制。薛崧等(1992)研究表明轻度胁迫时植物光合作用受气孔限制, 随胁迫强度的增大, 光合作用也由气孔限制转变为非气孔限制。高辉远等(1994)亦报道午前大豆 P_n 降低主要由气孔因素引起, 午后非气孔因素逐渐起主导作用。随干旱时间的延长, 杨树气孔导度降低, P_n 降低使碳同化利用的光能减少, 过剩光能增加。这些过剩光能若不能及时耗散掉, 就会发生光抑制, 甚至光氧化, 破坏光合器官(Demmig-Adams *et al*., 1992)。停止供水后渐增的过剩光能逐渐超出了杨树的过剩光能耗散能力, 导致活性氧积累, 膜脂过氧化, P_n 进一步降低, 此时 P_n 降低可能与活性氧代谢失调有关(冯玉龙等, 2001b)。长时间、高强度的水分胁迫对树木光合机构等造成了深刻的影响,

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

恢复供水后仍不能马上恢复其光合能力, P_n 仍受非气孔限制。恢复供水后干旱处理幼苗呼吸速率高于对照组, 强的呼吸速率可能与其生理过程的恢复有关。

随着水分胁迫时间的延长, 杨树不同无性系的净光合速率(P_n) 的降低有着明显的差异, 因而是评价抗旱能力的重要依据(刘建伟等, 1994) 。与欧美杨 64 号相比, 昭林杨 6 号 P_n 受水分胁迫影响小, 解除胁迫后恢复快, 说明其适应干旱的能力强。干旱时杨树幼苗呼吸速率逐渐降低。这与其它树种的研究结果相同(Mulkey *et al*., 1993; Ibrahim *et al*., 1997; Holmgren, 2000) 。干旱时呼吸速率降低有利于植物在低 P_n 条件下保持碳平衡, 维持生长(Holmgren, 2000) 。干旱时昭林杨 6 号呼吸速率降低的更多, 这利于其在干旱条件下的碳积累, 表明其在干旱条件下的生长能力较强。

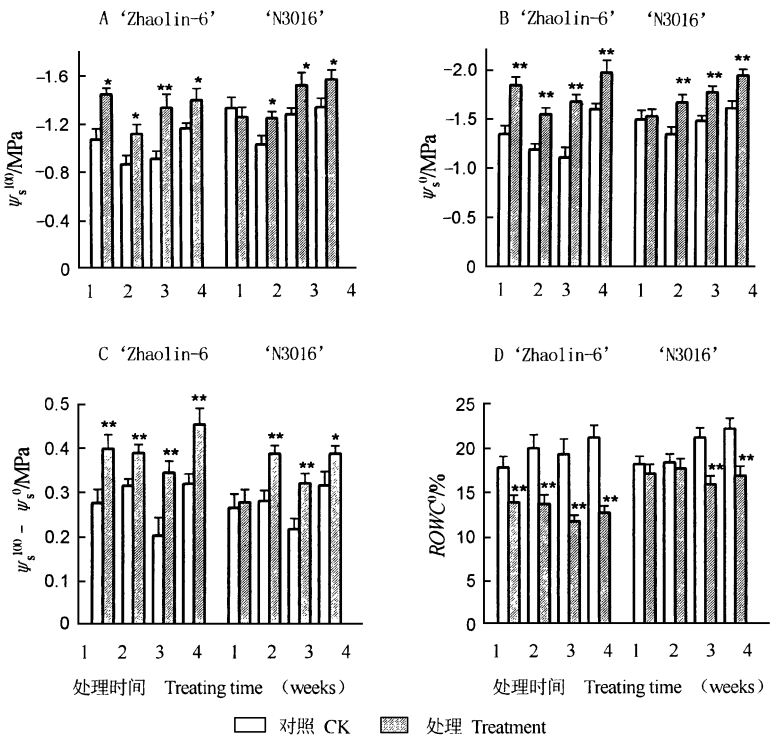

图 7　水分胁迫对杨树 ϕ_s^{100}, ϕ_s^0, $\phi_s^{100} - \phi_s^0$, $ROWC^0$ 的影响

Fig. 7　Effect of water stress on ϕ_s^{100}, ϕ_s^0, $\phi_s^{100} - \phi_s^0$, $ROWC^0$ in Poplar seedlings

干旱胁迫时昭林杨 6 号和欧美杨 64 号 ϕ_s^{100}、ϕ_s^0 都降低, 二者的差值增大, 增加了叶片所能达到的最大压力势和保持膨压的能力。水分胁迫使溶质积累或自由水和束缚水之比变化而引起的渗透势降低称为渗透调节。渗透势只有在 ϕ_s^{100} ~ ϕ_s^0 范围内, 植物才具有渗透调节功能, 超出这一范围植物便失去渗透调节能力。渗透调节能够维持压力势, 当植物水势降低时, 维持压力势对细胞伸长、植物生长以及许多有关生理、生化和形态过程等都是至关重要的 。因此, 植物水势降低时, 渗透调节维持压力势是一种主要的抗旱机理(冯玉龙等, 2001a) 。本研究结果表明, 昭林杨 6 号的渗透调节能力强于欧美杨 64 号。干旱时沙兰杨能增加可溶性氨基酸、蛋白质及其它小分子物质含量, 降低水势, 而含水量变化不大(谢永红等, 1991) , 即沙兰杨通过增加溶质进行渗透调节。昭林杨 6 号和欧美杨 64 号是否通过增加溶质进行渗透调节, 还有待进一步研究, 但可以肯定 2 个无性系通过减少渗透水含量作出了渗透调节。

4　结论

水分胁迫时昭林杨 6 号和欧美杨 64 号苗高与地径均低于对照, 昭林杨 6 号生长受干旱影响较小。随胁迫时间的延长, 杨树 P_n 降低, 且都表现出水分胁迫的后效应。昭林杨 6 号 P_n 受干旱影响较小, 且解除胁迫后, 恢复较快。胁迫前 16 d 净光合速率的降低属于气孔限制; 随胁迫时间的延长, 净光合速率的降低属于非气孔限制。随干旱处理时间的延长, 2 个无性系的呼吸速率逐渐降低, 尤其是昭林杨 6 号, 恢复供水后逐渐升高, 在恢复期内高于对照。充分膨胀时叶片渗透势(ϕ_s^{100}) 的大小可表示植物保持最大压力势的能力, 与欧美杨 64 号相比, 昭林杨 6 号受水分胁迫影响小, 叶片所能达到最大压力势($-\phi_s^{100}$) 高。水分胁迫时, 压力势为 0 时的渗透势(ϕ_s^0) 降低, 增强植物维持压力势的能力。昭林杨 6 号幼苗叶片的 ϕ_s^0 均低于对照; 欧美杨 64 号幼苗叶片的 ϕ_s^0, 前 2 周与对照相似, 后 2 周低于对照。昭林杨 6 号作出适应性反应比欧美杨 64 号快且强。水分胁迫时初始质壁分离时相对渗透水含量($ROWC^0$) 减少,

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

进行渗透调节维持压力势,增强植物的耐旱性。水分胁迫时昭林杨 6 号 $ROWC^0$ 明显低于对照,胁迫 2 周后欧美杨 64 号 $ROWC^0$ 才低于对照,昭林杨 6 号对水分胁迫作出适应性反应比欧美杨 64 号快,且幅度大。

综上所述,与欧美杨 64 号相比,昭林杨 6 号生长、光合等受水分胁迫影响小,渗透调节能力强,对干旱适应能力强,是较耐旱的无性系。

参 考 文 献

冯玉龙,王文章,敖 红. 长白落叶松和樟子松等五种树种抗旱性的比较研究. 东北林业大学学报, 1998, 26(6): 16- 20

冯玉龙,姜淑梅,敖 红等. 长白落叶松氮素营养及与生长的关系. 植物研究, 1999, 19(4): 428- 434

冯玉龙,王文章,敖 红. 长白落叶松无性系选择生理指标的研究. 林业科学, 2000, 36(sp1): 80- 85

冯玉龙,姜淑梅. 番茄对高根温引起的叶片水分胁迫的适应. 生态学报, 2001a, 20(5): 747- 751

冯玉龙,张亚杰,朱春全. 调控活性氧代谢对渗透胁迫时杨树光合作用光抑制的影响. 植物生态学报, 2001b, 25(4): 451- 459

高辉远,邹 琦,陈敬峰等. 大豆光合午休原因的分析. 作物学报, 1994, 20(4): 357- 362

刘建伟,刘雅荣,王世绩. 水分胁迫下杨树无性系苗期的光合作用. 林业科学研究, 1993, 6(1): 65- 69

刘建伟,刘雅荣,王世绩. 杨树无性系光合作用与其抗旱能力的初步研究. 林业科学, 1994, 30(1): 83- 87

郭连生,田有亮. 土壤含水量对 4 种针叶幼树光合速率和蒸腾速率的影响及与抗旱性的关系. 应用生态学报, 1994, 5(1): 32- 36

侯凤莲,王文章,冯玉龙等. 小青杨生理生态特性的研究 植物研究, 1996, 16(2): 208- 213

李洪建,柴宝峰,王孟本. 北京杨水分生理生态特性研究. 生态学报, 2000, 20(3): 417- 422

汤章城. 植物干旱生态生理的研究 生态学报, 1983, 3(3): 196- 204

王沙生,王世绩,裴保华主编. 杨树栽培生理研究. 北京:北京农业大学出版社, 1991

王世绩主编. 杨树研究进展. 北京: 中国林业出版社, 1991

王万里. 压力室在植物水分状况研究中的应用. 植物生理学通讯, 1984, (3): 52- 57

王文章,陈 杰,张宝有等. 不同立地条件下防护林树种水分状况的研究. 见: 向开馥主编. 防护林研究. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1989: 116- 121

谢永红,王沙生. 杨树叶片对水分胁迫的反应. 见: 王沙生,王世绩,裴保华主编. 杨树栽培生理研究. 北京: 北京农业大学出版社, 1991: 28- 37

薛 菘,汪沛洪,许大全等. 水分胁迫对冬小麦 CO_2 同化作用的影响. 植物生理学报, 1992, 18(1): 1- 7

杨敏生, 裴保华, 于冬梅. 水分胁迫对毛白杨杂种无性系苗木维持膨压和渗透调节能力的影响. 生态学报, 1997, 17(4): 364- 370

Bassman J B, Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoides* clone. Tree Physiology, 1991, 8: 145- 149

Berry J A, Dowton W J S. Environmental regulation of photosynthesis. In: Govindjee N Y(ed). Photosynthesis vol. II. New York: Academic Press, 1982: 263- 343

Ceulemans R, Impens I, Steonackers V. Variation in photosynthetic, anatomic, and enzymatic leaf traits and correlations with growth in recently selected *Populus* hybrids. Can J For Res, 1987, 17(4): 273- 283

Ceulemans R J. Prospects of using physiology components of productivity as selection poplar breeding. Holzzucht, 1989, 43: 17- 25

Demmig-Adams B, Adams III W W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1992, 43: 599- 626

Feng Y L, Wang W Z, Zhu H. Comparative study on drought resistance of *Larix olgensis* Henry and *Pinus sylvestris* var. *mongolica*(I). J Northeast For Univ, 1996, 7(2): 1- 5

Gebre G M, Kuhns M R. Seasonal and clonal variations in drought tolerance of *Populus deltoides*. Can J For Res, 1991, 21(6): 910- 916

Holmgren M. Combined effects of shade and drought on tulip poplar seedlings: trade-off in tolerance or facilitation? Oikose, 2000, 90: 67- 78

Ibrahim L, Proe M F, Cameron A D. Main effects of nitrogen supply and drought stress upon whole-plant carbon allocation in poplar. Can J For Res, 1997, 27: 1413- 1419

Mulkey S S, Wright S J, Smith A P. Comparative physiology and demography of three Neotropical forest shrubs: alternative shade-adaptive character syndromes. Oecologia, 1993, 96: 526- 536

Tan W, Blake T J, Boyle T J B. Drought tolerance in faster- and slower-growing black spruce(*Picea mariana*) progenies: I. Stomatal and gas exchange responses to osmotic stress. Physiologia Plantarum, 1992, 85: 639- 644

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net