DOI: 10.5846/stxb201901270203
赵瑜琦,高苗琴,李涛,王卫锋.干旱胁迫对群众杨光合特性与器官干物质分配的影响.生态学报,2020,40(5):1683-1689.
Zhao Y Q, Gao M Q, Li T, Wang W F.Effects of water stress on leaf gas exchange and biomass allocation of *Populus*×*popularis* '35-44' cuttings.Acta Ecologica Sinica,2020,40(5):1683-1689.

干旱胁迫对群众杨光合特性与器官干物质分配的影响

赵瑜琦,高苗琴,李 涛,王卫锋*
山西农业大学林学院, 太谷 030801

摘要:土壤干旱是北方地区杨树人工林生长和生态效益的重要限制因子。以群众杨(*Populus*×*popularis* '35-44')扦插苗为研究材料,采用盆栽称重法控制土壤水分,设置正常供水、中度干旱、重度干旱 3 种水分梯度。分别于 2016 年 9 月与 2017 年 9 月测定叶片气体交换参数、各器官干重、根冠比、叶经济性状等指标,研究了持续 2 年干旱胁迫下群众杨扦插苗光合特性与器官干物质分配的变化规律,分析了土壤干旱程度、树龄在"小老树"形成中的作用过程。2016 年与 2017 年中度、重度干旱胁迫下功能叶净光合速率(P_n)受到非气孔限制,与正常供水相比分别降低了 36.08%、56.42%;18.47%、5.13%。第一年干旱胁迫下群众杨气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)显著降低;第二年干旱胁迫下 G_s与正常供水无显著差异,而 T_r显著提高,有利于叶片 C、N 元素的运输分配进而维持较高的 P_n。第一年随干旱胁迫程度加剧,群众杨叶片 C/N 显著提高,光合产物分配趋向于叶器官。第二年中度干旱胁迫下叶片 C/N 与正常供水相比无显著差异,各器官干重下降幅度均低于 2016 年,而根冠比显著增加,表明其光合产物主要用于地下部构建以适应中度干旱环境;持续重度干旱则光合产物向茎中的分配比例提高。干旱胁迫导致群众杨功能叶水分利用效率(WUE,Water use efficiency)与光合氮利用效率(PNUE,Photosynthetic nitrogen use efficiency)显著降低,整株氮利用效率(NUE,Whole plant nitrogen use efficiency)显著提高。严重土壤干旱下叶片耗水增强、PNUE 下降以及茎木质部碳投资增加可能是群众杨小老树形成的重要原因。

关键词:群众杨;干旱胁迫;气体交换参数;C、N 含量;干物质分配

Effects of water stress on leaf gas exchange and biomass allocation of *Populus*×*popularis* '35-44' cuttings

ZHAO Yuqi, GAO Miaoqin, LI Tao, WANG Weifeng*
College of Forestry, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, *China*

Abstract: Soil water content is a key limiting factor to development and ecological function of artificial poplar plantations in semi-arid area of northern China. To examine the effects of soil drought on a poplar variety *Populus*×*popularis* '35-44', 3 soil water levels, i.e., normal (75% ±5% of field capacity), moderate drought (50% ±5%) and severe drought (25% ± 5%), were set up using 1 year old cutting seedlings grown in pots. We measured leaf gas exchange parameters, organ dry mass and leaf economic traits both in September 2016 and September 2017 to analyze interannual changes in leaf gas exchange and biomass allocation in an attempt to elucidate the effects of soil water stress and ageing in formation of the "old dwarf trees" phenomenon. Compared with seedlings grown at the normal soil water level, leaf net photosynthetic rates (P_n) of seedlings grown at moderate and severe soil drought levels were reduced by 36.08% and 56.42% in 2016 respectively and also 18.47% and 5.13% in 2017 respectively, mainly due to non-stoma limitation. In first year of soil water drought treatment, stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (T_r) of seedlings grown at both soil drought levels decreased

基金项目:国家自然科学基金项目(31400527,31700534);山西省应用基础研究项目(201701D221190);山西农业大学引进人才博士科研启动项目(2013YJ18)
收稿日期:2019-01-27; **网络出版日期**:2019-12-17
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: wangwf2020@163.com

significantly. However, no significant decrease of G_s at both soil drought levels were found in second year, while T_r increased at both drought levels significantly, which could be beneficial to transportation of C and N to leaves and therefore maintenance of P_n. In first year of treatment, with increasing severity of soil drought, leaf C/N ratio increased significantly and more biomass was allocated to foliage. However, no significant differences were found in leaf C/N ratio between normal soil water level and moderate soil drought level in second year of treatment, while the decreases of all component biomass at moderate soil drought level in 2017 were less than those in 2016 with a significantly higher root-shoot ratio, indicating that more dry matter were allocated to underground for root construction in acclimation to moderate soil drought. In comparison, more dry matter were allocated to stem at severe soil drought level. After two years of soil drought treatment, water use efficiency (WUE) and photosynthetic nitrogen use efficiency (PNUE) of functional leaves of seedlings decreased significantly, but nitrogen use efficiency at whole plant level (NUE) increased significantly. Increased leaf water consumption, decreased PNUE and increased stem xylem C input of *Populus*×*popularis* '35-44' seedlings at severe soil drought level may be the main drivers of "old dwarf trees" phenomenon.

Key Words: *Populus*×*popularis* '35-44'; soil water stress; leaf gas exchange; C and N content; biomass allocation

杨树(*Populus* spp.)是世界范围内重要的造林和碳汇树种,也是树木生物学研究的模式植物。目前我国杨树人工林总面积已达 850 多万 hm^2,其中一半为"三北"地区的杨树防护林[1]。在该区长期绿化造林活动中,大面积杨树人工林形成"小老树",甚至死亡;相当面积的人工林草植被由于耗水过度而导致严重的土壤干燥化甚至土壤干层现象[2-3]。随着全球气候变化,大气温度升高,干旱对杨树人工林生产力的限制作用可能会进一步增强[4]。

土壤干旱胁迫下杨树单株耗水量、蒸腾速率、光合速率显著下降,生长受到限制[5],比叶重、最大叶面积减小[6],叶片尺度水分利用能力降低[7]。随树木的树龄和树高增加,重力、木质部导水阻力逐渐增大,并制约叶片的水分与碳、氮平衡[8-9],且生产力随树龄增长而下降[10]。因此不同树龄的树木通常会采取不同的调节策略应对干旱胁迫,以权衡水分利用和器官间同化物分配[11-12]。杨树在幼苗阶段对水分胁迫敏感性高,为增强水分吸收,根部投入增加,根冠比增大[13]。而树龄较大的杨树茎木质部碳投资增加、维持较大的水分传输安全距离,对水分利用趋于保守以增强抗旱性[14]。但目前土壤水分不足条件下杨树人工林形成"小老树"的过程和机制仍不十分明确。

群众杨(*Populus*×*popularis* '35-44')抗逆性较弱,对逆境条件比较敏感,且在"三北"地区防护林建设过程中广泛应用。本实验以群众杨扦插苗为材料,通过盆栽控水实验,研究了持续 2 年干旱胁迫对群众杨幼苗气体交换与器官间干物质分配的影响,旨在进一步阐明土壤干旱胁迫程度、树龄增加在杨树形成"小老树"中的作用过程,以期为"三北"地区杨树低效低产林改造提供理论依据。

1 实验材料与方法

1.1 实验地概况

实验在山西省晋中市太谷县山西农业大学林学院实验苗圃高透光遮雨棚下进行。该苗圃位于 112.57°E, 37.43°N,海拔 796 m,年均日照时数 2500—2600 h,年均气温 10℃,年均降水量 458 mm,年平均蒸发量 1766 mm,无霜期 155—175 d,属暖温带大陆性气候。供试土壤取自苗圃表层土,质地为壤土,基本理化性质为:有机质 1.79 g/kg,全氮 2.4 g/kg,全磷 1.5 g/kg,pH 7.22,田间持水量 26.94%。

1.2 实验材料与处理

于 2016 年 4 月初选用高 35 cm、直径 30 cm 的塑料桶,桶底铺 2 层鹅卵石,鹅卵石上铺 2 层报纸与土壤隔离,每桶装风干土 18 kg,通过插到桶底的硬质塑料管浇水,有利于土壤吸水均匀及避免土壤板结。选用生长健壮、均匀一致的长 20 cm 的一年生群众杨(*Populus*×*popularis* '35-44')插条进行扦插,每桶 1 株,共 60 株,进

行正常盆栽管理。2016 年 6 月底开始用称重法进行持续两年的土壤干旱处理,设置 3 个梯度,每个处理 20 株:(1)正常供水(CK):土壤含水量为田间持水量的 75% ±5%;(2)中度干旱(MS):土壤含水量为田间持水量的 50% ±5%;(3)重度干旱(SS):土壤含水量为田间持水量的 25% ±5%。每天傍晚进行称重补水,使各处理维持在设定的土壤相对含水量范围内,并准确记录补水量。该试验为单因素(干旱处理)试验,采取随机区组设计。分别于 2016 年 9 月中旬与 2017 年 9 月中旬对以上连续两年干旱的同批苗木进行实验指标测定。

1.3　气体交换参数测定

每处理随机选取 6 株,于 10:00—11:30 am 用便携式光合速率测定仪(Li-6400XT,Li-COR,USA),测定每株功能叶中部的净光合速率(P_n,μmol m^{-2} s^{-1})等气体交换参数指标。红蓝光源光强设定为 1500 mol m^{-2} s^{-1},流速为 500 mol/s,叶温 25℃,相对湿度 60%—70%,外界 CO_2浓度(C_a)为 410—440 μmol/mol。并计算气孔限制值(L_s)= 1−C_i/C_a;瞬时水分利用效率(WUE,Water use efficiency)= P_n/T_r。

1.4　叶片碳、氮元素含量测定

选取与光合参数所测叶片相近的叶片,105℃杀青 1 h 后 75℃烘干至恒重,磨碎过 200 目筛待用。测定时称取 0.1 g 样品,用硫酸加速剂混合消煮,用凯氏定氮仪(FoodALYTD5000,OMNILab,Germany)测定叶氮含量。单位面积叶氮含量(N_{area},Leaf nitrogen content per area)= 叶氮含量×叶干重/叶面积;总叶氮=叶氮含量×总叶干重;并计算光合氮利用效率(PNUE,Photosynthetic nitrogen use efficiency)= P_{nmax}/N_{area}、整株氮利用效率(NUE,Whole plant nitrogen use efficiency)= 整株总干重/总叶氮。叶碳含量测定采用重铬酸钾-硫酸氧化法进行分析。

1.5　生长指标测定

分别于 2016 年 9 月初与 2017 年 9 月初,用游标卡尺和卷尺测定地径和株高。选取与光合参数所测叶片相近的叶片,使用扫描仪(DS-50000,EPSON,Japan)测得单叶面积(LA,Leaf area),将根系洗净,整株分成根、茎、叶 3 部分,分别置于牛皮纸袋中,放入烘箱中 75℃烘干至恒重,用分析天平称量各部分干重。计算比叶重(LMA,Leaf mass per area)= 叶干重/叶面积;植株总干重(DM,Dry mass);根冠比 = 根干重/(叶干重+茎干重)。

1.6　数据分析

采用 Excel 2003 对原始数据进行初步处理及绘图;在 SPSS 17.0 中用 one-way ANOVA 进行单因素方差分析,及 Duncan′s 新复极差法进行多重比较(显著水平为 0.05)。

2　结果与分析

2.1　干旱胁迫对群众杨气体交换参数的影响

干旱胁迫导致群众杨 P_n与 WUE 下降。干旱胁迫下除 2016 年群众杨 G_s显著降低外,G_s、C_i、L_s 与正常供水相比均无显著差异。随干旱胁迫程度加剧,2016 年测得 P_n、WUE、T_r显著下降,中度干旱胁迫、重度干旱胁迫下 P_n与正常供水相比分别下降了 36.08%、56.42%;WUE 分别下降了 20.45%、38.64%。2017 年中度干旱胁迫测得 P_n与 WUE 对比正常供水分别下降了 18.47%;30.00%,重度干旱处理与中度干旱处理无显著差异,T_r变化趋势与 2016 年相反。可见,第一年干旱胁迫对群众杨幼苗气体交换参数影响较大,第二年干旱胁迫对其气体交换参数影响程度下降,群众杨水分利用策略发生改变(图 1)。

2.2　干旱胁迫对群众杨叶片 C、N 含量与 N 利用的影响

第一年干旱胁迫与第二年干旱胁迫对群众杨 C、N 含量影响存在显著差异。随水分胁迫程度加剧,2016 年测得群众杨叶 N 含量显著下降,C/N 显著提高,重度干旱胁迫下 N_{area}与正常供水相比显著下降。2017 年重度干旱胁迫下群众杨叶 N 含量、N_{area}与对照相比显著提高,中度干旱胁迫下 C/N 与正常供水相比无显著差异。干旱胁迫下群众杨 NUE 显著上升,PNUE 显著下降,2016 年与 2017 年测得中度干旱胁迫、重度干旱胁迫下 PNUE 与正常供水相比,分别降低了 38.54% 、43.29% ;16.85% 、20.44%(表 1)。

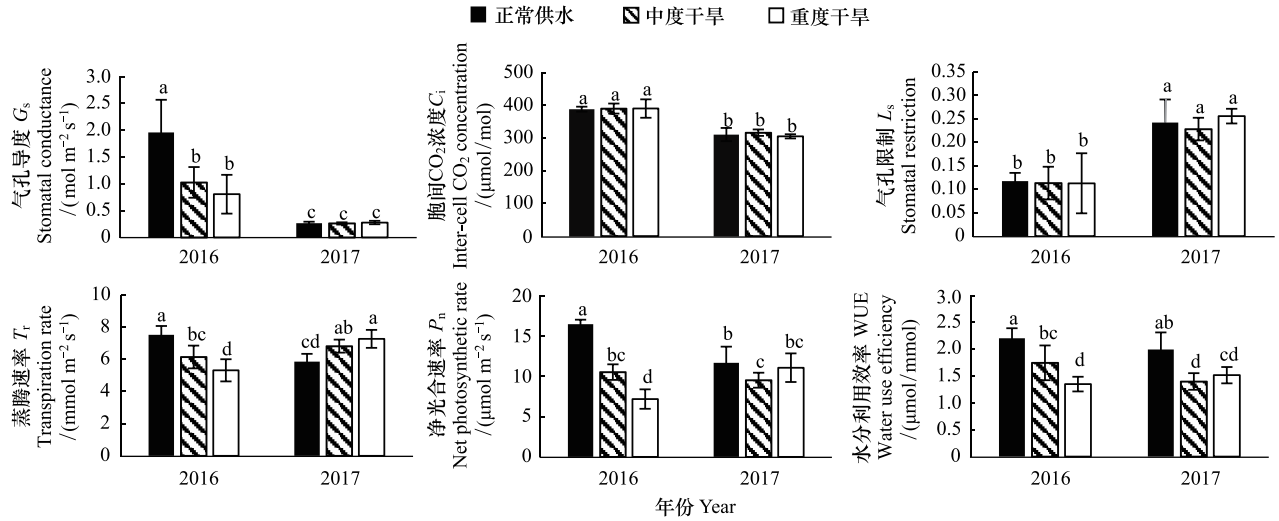

图 1 2016 年与 2017 年不同水分处理对群众杨气体交换参数的影响(数值=平均值+标准误)

Fig.1 Effects of different water treatments on leaf gas exchange parameters of poplar in 2016 and 2017 (values=mean±SE)

不同字母表示同一指标在处理之间存在显著差异(P<0.05);CK:正常供水 Normal water level,MS:中度干旱 Moderate water stress,SS:重度干旱 Severe water stress

表 1 不同水分处理对 2016 年与 2017 年群众杨 C、N 含量及 N 利用的影响

Table 1 Effects of different water treatments on distribution and utilization of C and N of poplar in 2016 and 2017

指标 Parameters	2016			2017		
	CK	MS	SS	CK	MS	SS
叶氮含量 leaf N/%	2.11±0.12a	1.74±0.14b	1.48±0.05c	1.16±0.02d	1.13±0.05d	1.81±0.14b
叶碳含量 leaf C/%	36.30±0.17b	34.96±0.04c	34.79±0.48c	43.31±0.97a	43.50±1.31a	43.29±0.68a
单位面积叶氮含量 N_{area}/(g/m^2)	1.65±0.11b	1.52±0.08bc	1.39±0.14c	1.61±0.05b	1.58±0.02b	2.02±0.21a
整株氮利用效率 NUE/(g/g)	248.55±29.00d	330.79±29.01c	401.56±27.73b	350.99±58.83bc	527.41±105.11a	561.95±47.90a
光合氮利用效率 PNUE/(μmol g^{-1} s^{-1})	11.78±0.78a	8.19±0.46b	6.68±0.66c	7.24±0.22c	6.02±0.08d	5.76±0.63d
叶碳氮比 leaf C/N ratio	17.30±1.22d	20.21±1.87c	23.48±0.80b	37.48±0.60a	38.45±1.64a	24.02±1.81b

N_{area}:单位面积叶氮含量 Leaf nitrogen content per area,NUE:整株氮利用效率 Whole plant nitrogen use efficiency,PNUE:光合氮利用效率 Photosynthetic nitrogen use efficiency; 表中数值为平均值±标准误(数值=平均值+标准误),同一行不同字母表示同一指标在处理之间存在显著差异(P<0.05),CK:正常供水 Normal water level,MS:中度干旱 Moderate water stress,SS:重度干旱 Severe water stress

2.3 干旱胁迫对群众杨生物量积累与形态结构的影响

干旱胁迫下群众杨 LA 显著减小影响群众杨生物量积累,群众杨叶干重、茎干重、根干重、DM、株高、地径均显著下降。随水分胁迫程度加剧,2016 年与 2017 年群众杨各器官生物量的积累受到不同程度的抑制。2017 年群众杨随水分胁迫程度加剧,叶干重、根干重、DM 显著下降,且中度干旱胁迫下降幅度均低于 2016 年,但茎干重在中度干旱与重度干旱胁迫下无显著差异,两年中度干旱胁迫叶干重与正常供水相比分别降低 53.81%;23.69%。第一年干旱胁迫下群众杨根冠比略有增加,但与对照相比无显著差异。第二年中度干旱胁迫下群众杨根冠比与对照相比显著增加,光合产物主要用于地下部的构建,重度干旱胁迫下根冠显著下降。2016 年干旱胁迫下群众杨 LMA 显著提高,2017 年重度干旱胁迫下显著降低(表 2)。

表 2 不同水分处理对 2016 年与 2017 年群众杨生长指标的影响

Table 2 Effects of different water treatments on growth indices of poplar in 2016 and 2017

指标 Parameters	2016			2017		
	CK	MS	SS	CK	MS	SS
叶干重 Leaf dry weight/g	15.09±1.31b	6.97±0.26c	6.14±0.42c	18.87±2.18a	14.4±2.89b	8.17±1.33c
茎干重 Stem dry weight/g	34.53±1.64c	18.09±1.80d	16.50±1.92d	52.38±5.88a	38.5±2.13b	37.04±3.41bc
根干重 Root dry weight/g	28.78±3.82d	14.97±1.70e	13.82±2.57e	83.47±9.01a	72.61±7.87b	43.75±4.06c
植株总干重 DM/g	78.40±4.52d	40.03±2.92e	36.46±2.29e	154.72±15.21a	125.50±9.13b	88.95±7.89c
株高 Plant height/cm	125.38±8.74b	88.18±8.48d	68.92±4.59e	136.67±4.97a	108.67±9.24c	93.67±7.45d
地径 Ramet diameter/mm	10.90±0.68b	7.90±0.57e	7.45±0.49e	11.81±1.28a	10.22±0.60c	9.20±0.53d
根冠比 Root shoot ratio/(g/g)	0.58±0.07d	0.60±0.06d	0.66±0.09d	1.17±0.07b	1.38±0.16a	0.97±0.07c
单叶面积 LA, Leaf area/cm^2	60.81±5.87a	28.71±3.07b	20.88±3.17c	16.38±0.95cd	10.37±0.54e	4.22±0.13f
比叶重 LMA, Leaf mass per area/(g/m^2)	78.39±5.14d	87.31±4.86c	93.89±9.37c	139.69±3.31a	139.80±3.81a	111.53±6.51b

3　讨论

3.1　干旱胁迫对群众杨光合及水分利用的影响

本实验中,2016 年与 2017 年群众杨 C_i、L_s与对照无显著差异,P_n显著下降,长期中度、重度干旱胁迫下导致群众杨 P_n下降的因素为光系统被破坏的非气孔限制(图 1),这与井大炜等对欧美 I-107 杨(*Populus*×*euramericana* cv.'Neva')的研究结果相似[15]。干旱胁迫下较高的 P_n表明植物具有明显的抗旱特征,对比正常供水 P_n波动的振幅是判断其抗旱速生性能的明显指标[16]。本实验中,2016 年干旱胁迫下群众杨 G_s显著下降,P_n、T_r下降幅度较大,2017 年干旱胁迫下群众杨保持较大的 P_n,T_r显著高于对照,表明 2016 年干旱胁迫下群众杨通过降低 G_s减少水分的散失,维持 P_n在一个较低的水平,关闭气孔以牺牲碳固定为代价抵抗干旱,为节水型抗旱策略,与幼龄柠条(*Caragana korshinskii*)的表现相似[17]。光系统破坏可导致光能用于热耗散的比例增加,加剧了光合速率的下降[16]。2017 年群众杨大幅减小单叶面积、提高 T_r有利于维持体内水分运输降低叶面温度,减轻干旱胁迫对光系统的伤害,增加单位叶面积的水分消耗以保持较高的 P_n,抗旱性略有提高。适度土壤干旱通常可增加小麦等作物的叶片 WUE[18],研究也发现中度干旱可增加杨树叶片 WUE[19],但本研究发现 2016 年和 2017 年中度和重度干旱胁迫均显著降低了群众杨功能叶的 WUE,且 2017 年中度干旱胁迫的 WUE 显著低于 2016 年,可能与群众杨第二年根系干物质投资逐渐增加、水分吸收系统完善有关,这与胡杨(*Populus euphratica*)成熟林的水分利用策略相似[20]。然而,土壤干旱下群众杨单叶 WUE 显著降低可导致干旱地区杨树人工林水分生产力下降。

3.2　干旱胁迫下群众杨叶片 C、N 元素关系

碳、氮在植物体的分配与植物器官部位、发育时期及其对环境胁迫的适应能力有关[21]。2016 年干旱胁迫下群众杨 C、N 含量显著下降,表明叶片蒸腾减弱与植物水分含量降低限制了物质的运输,叶片碳合成功能、根系吸收功能均降低[22-23]。2017 年测得干旱胁迫下 C 含量与对照相比无显著差异,中度干旱胁迫下 N 含量、N_{area}与对照相比无显著差异,重度干旱胁迫下显著提高(表 1),表明第二年干旱胁迫下群众杨 T_r提高有利于物质的运输和分配,叶片中 N 含量与富碳组分增加、叶面积减小以提高 N_{area}维持叶片 P_n。C/N 是光合产物分配方向的重要指标,维持稳定的 C/N 有利于植株正常生长[24]。第一年干旱胁迫下群众杨叶片 LMA 和 C/N 显著上升,光合产物分配趋向于光合器官,与 J-105 杨(*Populus nigra*× *P. Maximowiczii*)表现相似[25];干旱情况下树木叶片 PNUE 通常会显著下降[26],干旱胁迫下群众杨功能叶的 PNUE 显著下降,这可能促使其提高叶片中的氮投资、以及长期的整株 NUE 提高。

3.3　干旱下群众杨器官干物质分配与抗旱性的关系

干旱胁迫抑制了群众杨茎杆、根系的生长,加速了叶片的枯萎与叶面积减小,群众杨生物量积累显著下降,苗高与地径生长受到限制。2016 年群众杨为减少水分的散失,减小叶面积、增加叶片厚度、改变叶片形态

适应干旱(表 2)。第二年正常供水下群众杨高生长显著减缓,大量侧枝生长导致整株的叶片数量显著增加,单叶面积减小叶片增厚,叶氮含量降低,重度干旱处理下 LMA 显著下降,可能与光合产物向茎中的分配比例增加有关。2016 年群众杨干旱胁迫下根冠比略有增大,表明第一年干旱胁迫下群众杨幼苗能一定程度上通过增加根冠比调节生物量适应干旱环境。2017 年群众杨中度干旱处理根冠比显著增加,表明群众杨在长期中度土壤干旱下通过增加根系的生物量,表现出较强的干旱适应能力。2017 年重度干旱胁迫下,群众杨根系生长受到严重抑制,茎中干物质分配比例相对较高,与沙拐枣(*Calligonum caput-medusae*)表现相似[27],这可能是由于干旱胁迫下木组织光合占比提高[28]、木质部导管直径减小、细胞壁增厚的原因,并且有利于提高茎木质部的输水安全性[12]。

正常供水条件下,第二年群众杨叶面积减小叶片增厚,根系发育逐渐完善,有助于维持其水力导度减轻干旱对光系统的损伤,通过降低叶片尺度水分利用能力以促进根系对水分的吸收与利用,有利于群众杨在干旱环境中长期存活。

4 结论

第一年干旱胁迫下群众杨降低 G_s 减少水分散失,以牺牲碳固定为代价适应干旱胁迫,不利于其生物量积累,为节水型抗旱。第二年干旱处理下群众杨 G_s 无显著变化且 T_r 提高,以叶蒸腾量增加为代价维持较高的 P_n;中度干旱下群众杨光合产物主要用于地下部的构建,有利于增加其对水分的吸收,重度干旱显著抑制群众杨根系的生长,光合产物在茎中的分配比例有所增加。土壤重度干旱下,叶片光合特性降低、耗水增强、PNUE 下降以及茎中干物质投资增加可能在群众杨“小老树”的形成过程中有重要作用。

参考文献(References):

[1] 康向阳. 关于无性系林业若干问题的认识和建议——以杨树为例. 北京林业大学学报, 2017, 39(9): 1-7.

[2] 李玉山. 黄土高原森林植被对陆地水循环影响的研究. 自然资源学报, 2001, 16(5): 427-432.

[3] 杨文治, 田均良. 黄土高原土壤干燥化问题探源. 土壤学报, 2004, 41(1): 1-6.

[4] Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. United Kingdom and New York: Cambridge University Press, 2013.

[5] 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. 生态学报, 2010, 30(12): 3188-3197.

[6] 尹春英, 李春阳. 杨树抗旱性研究进展. 应用与环境生物学报, 2003, 9(6): 662-668.

[7] 杨建伟, 梁宗锁, 韩蕊莲, 孙群, 崔浪军. 不同干旱土壤条件下杨树的耗水规律及水分利用效率研究. 植物生态学报, 2004, 28(5): 630-636.

[8] Koch G W, Sillett S C, Jennings G M, Davis S D. The limits to tree height. Nature, 2004, 428(6985): 851-854.

[9] Delzon S, Sartore M, Burlett R, Dewar R, Loustau D. Hydraulic responses to height growth in maritime pine trees. Plant, Cell & Environment, 2004, 27(9): 1077-1087.

[10] Ambrose A R, Sillett S C, Dawson T E. Effects of tree height on branch hydraulics, leaf structure and gas exchange in California redwoods. Plant, Cell & Environment, 2009, 32(7): 743-757.

[11] 左力翔, 陈佳村, 李秧秧. 陕北沙地不同树龄小叶杨的水分利用策略. 中国水土保持科学, 2014, 12(6): 59-67.

[12] 左力翔, 李秧秧, 陈佳村. 陕北沙地高龄小叶杨光合速率下降的水力限制. 应用生态学报, 2014, 25(6): 1607-1614.

[13] 吕爽. 胡杨幼苗地上地下生长特性对水土条件的响应[D]. 北京: 北京林业大学, 2015: 15-32.

[14] 陈佳村, 李秧秧, 左力翔. 陕北沙地小叶杨“小老树”的水力适应性. 生态学报, 2014, 34(15): 4193-4200.

[15] 井大炜, 邢尚军, 杜振宇, 刘方春. 干旱胁迫对杨树幼苗生长、光合特性及活性氧代谢的影响. 应用生态学报, 2013, 24(7): 1809-1816.

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

[17] 鲍婧婷, 王进, 苏洁琼. 不同林龄柠条(*Caragana korshinskii*)的光合特性和水分利用特征. 中国沙漠, 2016, 36(1): 199-205.

[18] 梁宗锁, 康绍忠. 植物水分利用率及其提高途径. 西北植物学报, 1996, 16(6): 79-84.

[19] Monclus R, Dreyer E, Villar M, Delmotte F M, Delay D, Petit J M, Barbaroux C, Le Thiec D, Bréchet C, Brignolas F. Impact of drought on productivity and water use efficiency in 29 genotypes of *Populus deltoides* × *Populus nigra*. New Phytologist, 2006, 169(4): 765-777.

[20] 张江. 塔里木河下游不同林龄胡杨水分利用策略的探究[D]. 石河子: 石河子大学, 2018: 30-35.

[21] 马晓东, 钟小莉, 桑钰. 干旱胁迫下胡杨实生幼苗氮素吸收分配与利用. 生态学报, 2018, 38(20): 7508-7519.

[22] 龙俊霞. 干旱胁迫对三种木本植物不同器官中非结构性碳、氮化合物含量及长距离运输的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2013: 1-6.

[23] Drenovsky R E, Richards J H. Low leaf N and P resorption contributes to nutrient limitation in two desert shrubs. Plant Ecology, 2006, 183(2): 305-314.

[24] 马飞, 姬明飞, 陈立同, 徐婷婷, 赵长明. 油松幼苗对干旱胁迫的生理生态响应. 西北植物学报, 2009, 29(3): 548-554.

[25] Tripathi A M, Klem K, Fischer M, Orság M, Trnka M, Marek M V. Water availability influences accumulation and allocation of nutrients and metals in short-rotation poplar plantation. Biomass and Bioenergy, 2018, 116: 151-160.

[26] Wright I J, Reich P B, Westoby M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. Functional Ecology, 2001, 15(4): 423-434.

[27] 黄彩变, 曾凡江, 雷加强, 高欢欢, 徐立帅. 灌溉对沙拐枣幼苗生长及氮素利用的影响. 生态学报, 2014, 34(3): 572-580.

[28] Bloemen J, Vergeynst L L, Overlaet-Michiels L, Steppe K. How important is woody tissue photosynthesis in poplar during drought stress? Trees, 2016, 30(1): 63-72.