

2025 杨及其 3 种芽变红叶杨光合生理和生态适应性研究

高苗琴¹,赵瑜琦¹,宗毓铮²,王卫锋^{1*}

(1. 山西农业大学 林学院,山西 太谷 030801;2. 山西农业大学 农学院,山西 太谷 030801)

摘 要:红叶杨系列品种是我国典型的彩叶乔木。为进一步明确红叶杨树在叶片光合生理及干物质分配的适应特征,以 2025 杨及其 3 个连续芽变品种中红杨、全红杨和金红杨的 1 年生扦插苗为试验材料,研究其在功能叶光合特性、器官间生物量分配等方面的种间差异。结果表明,随着对 2025 杨芽变的连续人工选择,其当年生长量显著降低,功能叶光合能力也呈降低趋势,但金红杨略高于全红杨;功能叶的瞬时水分利用效率(WUE)依次显著降低,中红杨和全红杨的光合氮利用效率(PNUE)显著低于 2025 杨,而金红杨的 PNUE 无显著差异。单叶面积、净光合速率、羧化速率(CE)及光合氮利用效率(PNUE)等指标显著降低可能是中红杨和全红杨生长量显著低于 2025 杨的原因,而非叶绿素含量。叶绿素 a 含量大幅度减少是金红杨功能叶光合能力低的重要原因。与 2025 杨相比,3 种红叶杨的地上部干物质积累显著降低,叶器官分配比例逐渐增加而茎中干物质投资逐渐降低,这可能是对叶片光合能力降低的一种适应,但秋季落叶造成碳资源损失过大而对个体生长不利。

关键词:红叶杨;光合特性;干物质分配;光合色素

中图分类号:S792.11 文献标志码:A 文章编号:1001-7461(2020)02-0102-06

Photosynthetic Traits and Ecological Adaptability of Poplar 2025 and Its 3 Bud
Sporting Color-leafed Cultivars

GAO Miao-qin¹, ZHAO Yu-qi¹, ZONG Yu-zheng², WANG Wei-feng^{1*}

(1. College of Forestry, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, Shanxi, China;
2. College of Agriculture, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, Shanxi, China)

Abstract: Red leaf poplars are representatives of colored-leaf trees in China. In order to further clarify the adaptation characteristics on leaf photosynthetic physiology and dry-mass distribution of red leaf poplars, cuttings of “poplar 2025” (*Populus deltoides* ‘Lux (I-69/55)’ × *P. deltoides* ‘Shanhaiguan’) and it’s bud varieties (*P. deltoides* ‘Zhonghong’, *P. deltoides* ‘Quanhong’ and *P. deltoides* ‘Jinhong’) were used as experiment materials, and the differences in the organ biomass distribution, functional leaf photosynthetic characteristics and photosynthetic pigments among these 4 varieties were investigated. The leaf photosynthetic capacity of 4 poplars was in the order of “2025” > “Zhonghong” > “Jinhong” > “Quanhong”, and the water use efficiency per leaf area unit decreased. Significant reductions appeared in single leaf area, net photosynthetic rate, carboxylation rate (CE), and photosynthetic nitrogen use efficiency (PNUE), which may account for the significant decline of photosynthesis in “Zhonghong” and “Quanhong” than “2025”, rather than the reduction of photosynthetic pigment content such as chlorophyll a. The significant decrease of chlorophyll a content in “Jinhong” may be an important reason for it’s lowest photosynthetic capacity. The dry-mass distributed to leaf organ of the 3 red leaf poplars increased gradually, which may be an adaptation

收稿日期:2019-05-30 修回日期:2019-12-02
基金项目:国家自然科学基金项目(31400527, 31501276);山西省应用基础研究项目(201701D221190);山西农业大学引进人才项目(2013YJ18);拔尖人才项目(BJRC201602)。
作者简介:高苗琴,女,硕士在读,研究方向:植物逆境生理生态。E-mail:gaomq1992@163.com
*通信作者:王卫锋,男,副教授,博士,研究方向:树木生理生态。E-mail:wangwf2020@163.com

to the decrease of photosynthesis ability of leaf, but a disadvantage of individual growth.

Key words: colored-leaf poplar; photosynthetic trait; dry-mass distribution; photosynthetic pigment

彩叶植物在城市园林绿化及生态旅游中有重要的应用价值。近年来关于彩叶植物叶片呈色机制、光合特性及栽培繁殖等方面研究较多。花色苷和类胡萝卜素含量及比例关系对彩叶植物叶片呈色起主要作用^[1-2]。叶绿素含量降低、PS II 光系统破坏通常是彩叶植物的净光合速率下降的主要原因^[3-4]。季节性叶色变化过程中,原因可能是植物通过调整色素的含量和构成来适应不同的光强条件^[5]。不同彩叶植物的光合生理生化适应机制存在差异,功能叶叶绿素含量、解剖结构以及光系统相关酶活性等均会影响其光合能力,彩叶植物常以降低其光合能力为代价来实现其拟态防御、传粉等特殊的生态功能^[6-7]。中红杨(*Populus deltoides* ‘Zhonghong’)是 2025 杨(*Populus deltoides* ‘Lux (I-69/55)’ × *P. deltoides* ‘Shanhaiguan’)的芽变红叶树种^[8];全红杨(*P. deltoides* ‘Quanhong’)是中红杨的芽变,花色苷是影响其叶色的变化的重要因素,相比中红杨更鲜红持久^[9];金红杨(*P. deltoides* ‘Jinhong’)是中红杨平茬苗上发现的芽变雄株,生长季叶片呈现鲜红、金红或橘红色变化,观赏价值高^[10]。由于速生和抗寒特性,红叶杨系列在北方地区园林绿化中有重要应用,但目前仅对中红杨研究报道较多,全红杨和金红杨的光合特性适应机制以及生态适应性还不很清楚。本文研究了 2025 杨及其 3 种芽变红叶杨品种在植株生长、功能叶光合生理特性、叶绿素含量、器官间干物质分配等方面的种间差异,探讨了不同红叶杨品种光合能力和生态适应性降低的原因,为进一步阐明彩叶植物的生理生态适应机制提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

研究地位于山西省太谷县山西农业大学林学院苗圃,37°25′N,112°34′E,属暖温带大陆性气候,年均降水量约 450 mm,年均潜在蒸发量约 1 800 mm,年平均温度 5~10℃,有效积温 3 250~3 500℃,年均日照时数 2 500 h,无霜期约 160 d,土壤类型为褐土。2016 年 3 月在苗圃中设置 4 个小区,分别扦插 2025 杨、中红杨、全红杨和金红杨的无性系插条,插条由河南商丘中兴苗木公司程相军惠赠,每个小区种植 30 株。进行常规浇水锄草等日常管理,于 2016 年 9 月初进行各项指标的测定。

1.2 方法

1.2.1 生长指标测定 随机选取长势相近的各品

种杨树 10 株,用卷尺测量株高,游标卡尺测量地径。每株摘取 6 片功能叶,用扫描仪(DS-50000,日本,EPSON)扫描叶片,然后用 Image-J 软件对扫描的图片进行叶面积测定;然后在 70℃下烘干至恒重,并计算比叶重(LMA)=叶干重/叶面积(g·m⁻²)。取整株地上部分,分为叶片、叶柄和茎,于 105℃杀青 0.5 h,75℃继续烘干 48 h 至恒重,分别称取总叶干重、总叶柄干重和茎干重;并计算叶茎比=总叶干重/茎干重。

1.2.2 光合特征参数测定 选择晴朗无云的天气,用便携式光合作用测定仪(Li-6400XT,USA,Li-cor)测定光合相关参数。选取自顶叶数第 3~5 片完全展开叶,在 9:00—11:00 夹取叶片中部测定,设定气体流速 500 mol·m⁻²·s⁻¹,叶片温度 27℃。在饱和光强下测定瞬时光合,每个处理重复 6 株,得到气体交换参数,净光合速率(P_n)、胞间 CO₂ (C_i)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r),并计算瞬时水分利用效率 $WUE = P_n/T_r$ 。光响应曲线测定:饱和光强适应 20 min 后,分别测定梯度光强(1 800、1 600、1 400、1 200、1 000、800、600、400、300、200、160、120、90、60、40、20、0 μmol·m⁻²·s⁻¹)下的净光合速率,并用非直角双曲线模型进行拟合。A-C_i 曲线测定:饱和光强和饱和 CO₂ 浓度下适应 20 min 后,分别测定梯度 CO₂ 浓度(2 000、1 800、1 600、1 400、1 200、1 000、800、600、400、200、100、50 μmol·mol⁻¹)下的净光合速率,然后用叶子飘双曲线修正模型拟合。

1.2.3 叶绿素含量和叶氮含量测定 选取健康功能叶,用打孔器获得叶片中部的 15 个小圆片,并用 30 mL 无水乙醇和丙酮 1:1 混合液遮光浸提至叶片无色,分别在 470、645 nm 和 663 nm 比色并计算光合色素含量^[11]。取烘干的叶片混合粉碎,过 0.15 mm 筛后用凯氏定氮法测定叶片全氮含量(N_{mass}),并计算光合氮利用效率 $PNUE(μmol·mol^{-1}·s^{-1}) = P_{max}/(1/14N_{mass} × LMA)^{[12]}$ 。

1.3 数据分析和绘图

用 Excel 2010 对所测得的原始数据进行录入与整理;通过 SPSS 19.0 的 Oneway ANOVA 进行单因素方差统计分析以及用 Duncan's 新复极差法进行多重比较分析;最后用 Excel 2010 绘图。

2 结果与分析

2.1 当年生长量与器官生物量分配差异

4 种杨树的生长量株高、地径差异显著,2025 杨

>中红杨>全红杨>金红杨。地上各部分生物量包括叶总干重、叶柄干重和茎干重,2025 杨最大,中红杨显著大于金红杨。通过比较叶茎比,发现红叶杨会将干物质更多分配于叶上,而 2025 杨的干物质则

主要分配到茎器官。2025 杨的叶面积显著大于红叶杨,金红杨最小;金红杨的叶 N 含量最高,LMA 最低,而 2025 杨则相反,比叶重与叶氮含量呈负相关,中红杨和全红杨居中(表 1)。

表 1 2025 杨及其 3 种芽变红叶杨在山西太谷生长差异

Table 1 Growth differences among 4 poplar cultivars in Taigu,Shanxi Province

处理	2025 杨	中红杨	全红杨	金红杨
株高/cm	291.00±20.66 ^a	152.43±2.66 ^b	67.00±4.36 ^c	23.43±0.81 ^d
地径/mm	21.99±2.30 ^a	13.2±1.09 ^b	8.84±0.38 ^c	4.05±0.28 ^d
叶柄干重/g	17.98±4.11 ^a	4.82±0.36 ^b	2.14±0.34 ^{bc}	0.39±0.03 ^c
叶总干重/g	143.00±29.87 ^a	34.71±2.55 ^b	14.87±1.92 ^{bc}	2.88±0.14 ^c
茎干重/g	161.92±34.96 ^a	34.46±2.56 ^b	7.77±0.83 ^{bc}	0.7±0.08 ^c
叶茎比/(g·g ⁻¹)	0.88±0.04 ^c	1.01±0.04 ^c	1.94±0.42 ^b	4.16±0.37 ^a
LMA/(g·m ⁻²)	120.55±5.75 ^a	86.02±5.73 ^b	87.84±3.02 ^b	55.1±2.09 ^c
单叶面积/cm ²	356.43±28.09 ^a	173.84±16.34 ^b	189.3±18.01 ^b	34.48±1.19 ^c
叶 N 含量/%	2.17±0.20 ^b	2.46±0.13 ^{ab}	2.35±0.22 ^b	2.83±0.28 ^a

注:不同小写字母表示存在显著差异(P<0.05)。

2.2 功能叶光合特征参数差异

3 种红叶杨功能叶单位叶面积的净光合速率(P_n)显著低于 2025 杨,而胞间 CO_2 浓度(C_i)却逐渐增加,变化趋势与 P_n 表现相反。气孔导度(G_s)与蒸腾速率(T_r)的变化趋势一致,相比于 2025 杨,中红杨和全红杨的逐渐降低,但金红杨的 G_s 和 T_r 显著大于全红杨,而与中红杨的无显著差异(图 1)。

中红杨和全红杨功能叶的叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量均显著高于 2025 杨的,而金红杨功能叶的叶绿素 a 和类胡萝卜素含量显著低于 2025 杨(图 2)。

由图 3 可知,3 种红叶杨的光响应曲线明显低于 2025 杨,全红杨和金红杨又明显低于中红杨的。金红杨与全红杨的响应曲线变化有交叉,在光强<

400 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的弱光条件下全红杨大于金红杨,而在光强>400 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的条件下金红杨大于全红杨。由表 2 可知,3 种红叶杨的光补偿点均显著高于 2025 杨,说明其耐阴性有所降低,而 3 种红叶杨的光饱和点均显著低于 2025 杨,说明其耐强光的能力也显著下降;同时,3 种红叶杨的最大净光合速率(P_{max})显著降低而暗呼吸速率(R_d)显著增强,表明 3 种芽变红叶杨的光合产物积累能力显著下降,也是生长量降低的直接原因。

进一步计算功能叶的瞬时水分利用效率和光合氮利用效率(图 4)。由图 4 可知,随着人为选择突变,叶片 WUE 逐渐降低,金红杨最小仅为 2025 杨的 1/2,表明叶片观赏性提高的同时耗水性也逐渐增加。中红杨和全红杨的 PNUE 显著低于 2025

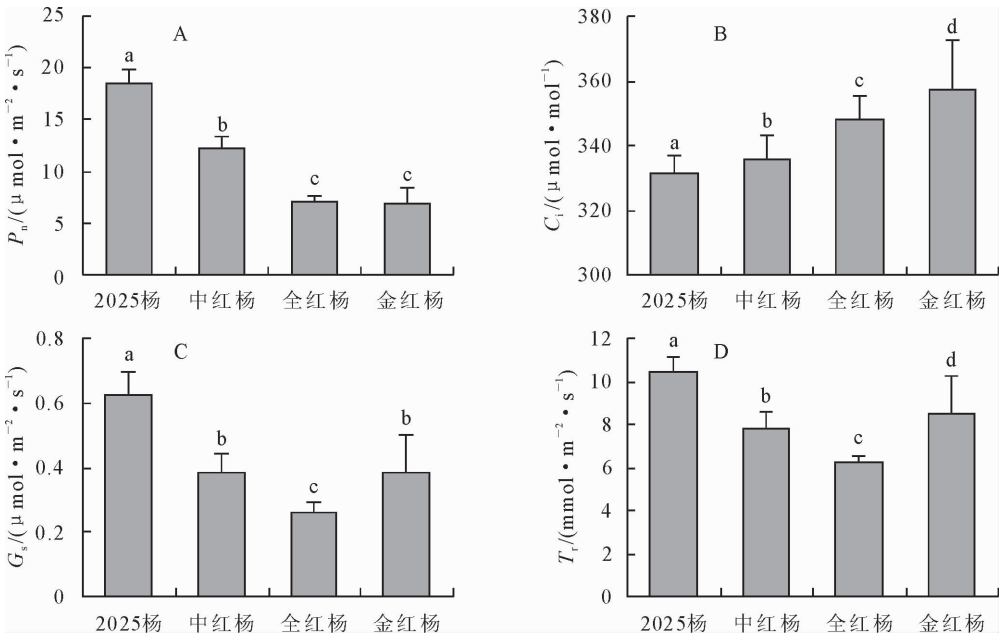


图 1 2025 杨及其芽变红叶杨功能叶瞬时气体交换参数变化

Fig. 1 Differences among 4 poplar cultivars in gas exchange parameters

表 2 2025 杨及其芽变红叶杨功能叶光响应曲线特征参数差异
Table 2 Differences among 4 poplar cultivars in P_n -PRA response curve parameters

参数	2025 杨	中红杨	全红杨	金红杨
光补偿点/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	37.8 ± 7.64^b	72 ± 5.09^{ab}	79.2 ± 5.09^{ab}	117 ± 33.09^a
光饱和点 $t/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$1\,512\pm40.73^a$	$1\,083.6\pm142.55^{ab}$	806.4 ± 45.82^b	$1\,288.8\pm300.38^a$
表观量子效率(AQY)	0.045 ± 0.0028^a	0.044 ± 0.0014^a	0.038 ± 0.0014^{ab}	0.031 ± 0.0085^b
暗呼吸速率 $R_d/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	-1.695 ± 0.39^a	-3.17 ± 0.31^b	-2.98 ± 0.35^b	-3.47 ± 0.06^b
$P_{\text{max}}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	23.28 ± 0.39^a	16.40 ± 1.80^b	11.06 ± 0.91^c	14.98 ± 0.71^b

注:不同小写字母表示种间存在显著差异($P<0.05$)。

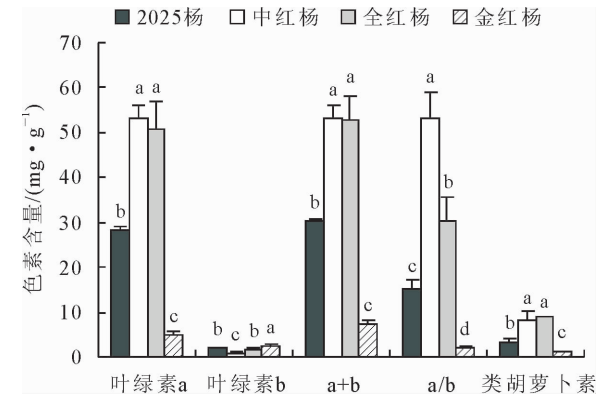


图 2 2025 杨及其芽变红叶杨功能叶光合色素含量差异
Fig. 2 Differences among 4 poplar cultivars in photosynthetic pigments content

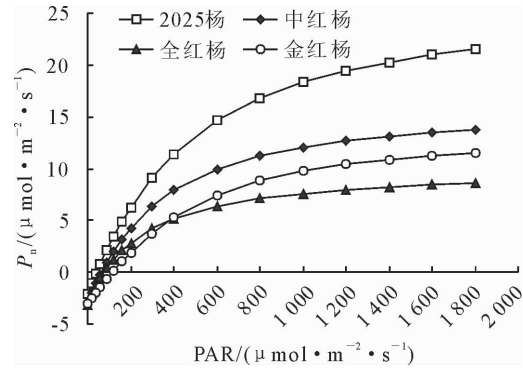


图 3 2025 杨及红叶杨功能叶光响应曲线差异
Fig. 3 Differences among 4 poplar cultivars in P_n -PRA response curves

杨,而金红杨的 PNUE 与 2025 杨相比无显著差异。
通过 $A-C_i$ 曲线测定和拟合分析可知(表 3 和图 5),3 种芽变红叶杨的 A_{max} 和羧化速率(CE)明显低于 2025 杨,且全红杨的 A_{max} 和 CE 最小;全红杨和金红杨的 CO_2 饱和点和 CO_2 补偿点增加;在达到 CO_2 饱和点之前,全红杨的 CO_2 同化速率均低于其他 3 种杨树。

3 结论与讨论

3.1 2025 杨与 3 种芽变红叶杨光合特性差异机制
朱彦林等^[13]研究报道中红杨的叶面积、净光合速率和蒸腾速率均小于 2025 杨,本研究的结果也验证了这一点(表 1、图 1),且本研究结果进一步发现

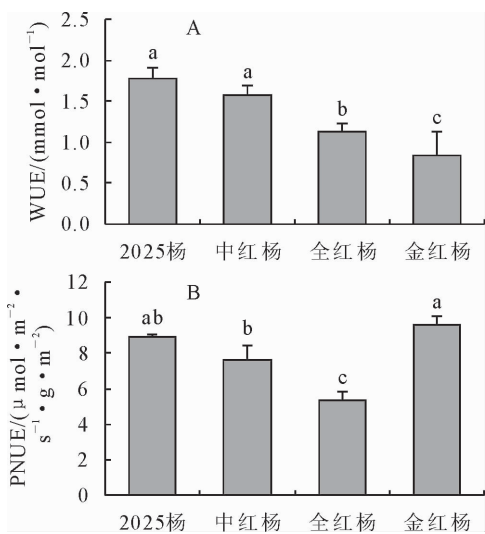


图 4 2025 杨及其 3 种芽变红叶杨功能叶 WUE 和 PNUE 差异
Fig. 4 Differences of leaf photosynthetic nitrogen use efficiency among 4 poplar cultivars

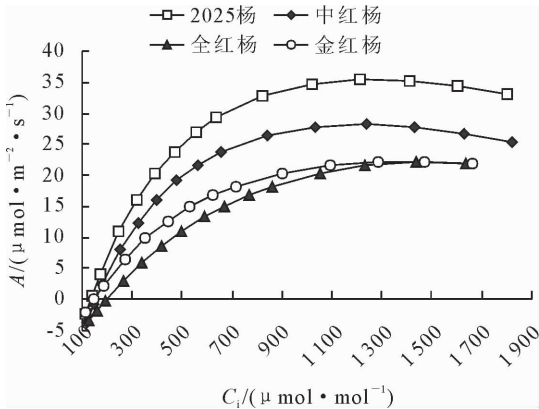


图 5 2025 杨及 3 种红叶杨功能叶 $A-C_i$ 响应曲线差异
Fig. 5 Differences of functional leaf $A-C_i$ response curves among 4 poplar cultivars

随着人为选择芽变红叶品种的过程,功能叶净光合速率的非气孔限制逐渐增强(图 1)。通过光合响应曲线和 $A-C_i$ 曲线分析表明 2025 杨的光饱和点、最大净光合速率及羧化速率均显著大于 3 种红叶杨,且全红杨和金红杨又显著低于中红杨(表 2、表 3)。但 3 种红叶杨光合特性降低的原因可能不尽相同。本研究中发现中红杨和全红杨叶片叶绿素 a 含量大

表 3 2025 杨及 3 种红叶杨功能叶 A-C_i 曲线特征参数差异
Table 3 Differences of functional leaf A-C_i curve parameters among 4 poplar cultivars

参数	2025 杨	中红杨	全红杨	金红杨
CO ₂ 补偿点 /(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	133.83	154.17	197.46	153.94
CO ₂ 饱和点 /(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	1 265.3	1 195.49	1 490.89	1 460.79
羧化速率(CE)	0.19	0.17	0.06	0.12
A _{max} /(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	35.46	28.17	22.13	22.18

幅高于 2025 杨,说明中红杨和全红杨光合特性降低的原因并非由于叶绿素缺失,这与李小康^[14]、候鸣^[15]和杨淑红^[16]的研究结果一致。而黄金亮等^[17]却发现中红杨和全红杨叶片叶绿素 a 含量显著低于 2025 杨,且认为是叶绿素合成受阻、叶绿素前体物质积累所导致,与本研究结果不同。然而,根据本研究和前人大部分研究结果分析,中红杨和全红杨应属于色素型彩叶植物,即由于叶绿体等光合机构尚未发育完全^[15],光能利用能力低,但叶绿素过多引发光能过剩,因此叶片大量合成花色苷和类胡萝卜素,从而在过滤光能、消除光氧化胁迫以及降低光抑制等方面起到保护作用^[7,18]。金红杨则应属于叶绿素型彩叶植物,叶氮含量虽高(表 1),但叶绿素 a 含量显著降低(图 2),引发叶片失绿而总体呈现黄色,与金叶榆(*Ulmus pumila* ‘Jinye’)的呈色机制以及光合特征参数的表现基本类似^[19]。张元康等^[20]通过 HSB 色彩技术,用 R 语言提取彩叶植物的色彩信息,该技术为后续研究红叶杨系列叶片呈色的时间和色相变化提供了新的思路,可进一步分析叶片色彩变化与叶片色素含量的相关性。

3.2 3 种芽变红叶杨的生态适应性分析

中红杨、全红杨和金红杨功能叶的光补偿点均显著高于 2025 杨,而光饱和点均显著低于 2025 杨(表 2),表明其耐阴性和耐强光的能力均显著下降;并且,3 种红叶杨 P_{max}、CE 显著降低而 R_d 显著增强(表 2、表 3),结合其叶面积逐渐减小、LMA 也显著降低的结果(表 1),表明红叶杨叶片的光合产物积累能力显著下降,进而导致单株生长量显著降低(表 1)。水分和氮素利用方面,3 种红叶杨瞬时水分利用效率 WUE 逐渐降低,耗水能力增大;中红杨和全红杨的 PNUE 也显著降低,表明其叶氮利用效率也明显下降(图 3)。这些结果表明,随着观赏性的选择方向,红叶杨品种的光能、水分以及氮素的利用能力逐渐减弱,加之其干物质向叶器官中的投资明显增加(表 1),落叶时造成的碳资源损失增加。因此,红叶杨对不良环境因子的适应能力将明显减弱,如

有研究表明土壤干旱对全红杨的胁迫作用明显增加^[21],这对红叶杨在园林应用过程中的栽培管理要求有明显提高。

总之,中红杨、全红杨和金红杨功能叶的光合能力显著低于 2025 杨,但降低机制并不相同;光合能力降低、叶面积减小、暗呼吸速率增加导致 3 种红叶杨叶氮利用能力下降、生长量显著较小。同时,3 种红叶杨将光合同化产物更多分配到叶器官,进一步降低了红叶杨品种的生态适应性。研究结果可为红叶杨的栽培管理提供理论依据。

参考文献:

[1] 朱书香,杨建民,王中华,等. 4 种李属彩叶植物色素含量与叶色参数的关系[J]. 西北植物学报,2009,29(8):1663-1669.
ZHU S X, YANG J M, WANG Z H, *et al.* Relationship between pigment contents and leaf color parameters of four leaf-colored species of *Prunus*[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2009, 29(8): 1663-1669. (in Chinese)

[2] 郝峰鸽,杨立峰,周秀梅. 4 种彩叶植物生长期色素含量研究[J]. 西北林学院学报,2006,21(6):63-65.
HAO F G, YANG L F, ZHOU X M. Studies on contents of pigments in the leaves of four color-leaved plants in their growth period[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2006, 21(6): 63-65. (in Chinese)

[3] 刘桂林,杜鸿云,王艳,等. 美国红栎叶片呈色差异的研究[J]. 西北林学院学报,2008,23(4):42-44.
LIU G L, DU H Y, WANG Y, *et al.* Comparison of physiological characteristic between the leaves with different colors of *Cotinus coggygia* ‘Royal Purple’[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2008, 23(4): 42-44. (in Chinese)

[4] 余旋. 4 种彩叶植物光合生理特性研究[D]. 雅安:四川农业大学,2007.

[5] 孙小玲,许岳飞,马鲁津,等. 植株叶片的光合色素构成对遮阴的响应[J]. 植物生态学报,2010,34(8):989-999.
SUN X L, XU Y F, MA L Y, *et al.* A review of acclimation of photosynthetic pigment composition in plant leaves to shade environment[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(8): 989-999. (in Chinese)

[6] ZHANG K M, WANG X M, CUI J X, *et al.* Characteristics of gas exchange and chlorophyll fluorescence in red and green leaves of *Begonia semperflorens*[J]. Biologia Plantarum, 2011, 55(2): 361-364.

[7] 王振兴,于云飞,陈丽,等. 彩叶植物叶片色素组成、结构以及光合特性的研究进展[J]. 植物生理学报,2016,52(1):1-7.
WANG Z X, YU Y F, CHEN L, *et al.* Advances in leaf pigment composition, structure and photosynthetic characteristics of colored-leaf plants[J]. Plant Physiology Journal, 2016, 52(1): 1-7. (in Chinese)

[8] 朱延林,程相军. 杨树新品种‘中红杨’[J]. 林业科学,2008,44(10):173-174.
ZHU Y L, CHENG X J. A new poplar red foliar variety ‘Zhonghong’[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2008, 44(10): 173-

174. (in Chinese)

[9] 朱延林,王念,程相军,等. 杨树新品种‘全红杨’[J]. 林业科学, 2012,48(2):188-191.

ZHU Y L,WANG N,CHENG X J,*et al.* A new poplar red foliar variety ‘Quanhong’[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2012, 48 (2):188-191. (in Chinese)

[10] 王爱科,程相军,符真珠,等. 无絮彩叶杨树“金红杨”品种特性及栽培技术[J]. 河南农业,2018,483(31):48-51.

[11] 郝建军,康宗利,于洋. 植物生理学实验技术[M]. 北京:化学工业出版社,2007.

[12] POORTER H, EVANS J R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area[J]. Oecologia,1998,116(1/2):26-37.

[13] 朱延林,王新建,程相军,等. 中华红叶杨生物学及光合特性的研究[J]. 上海农业学报,2005,21(4):9-12.

ZHU Y L,WANG X J,CHENG X J,*et al.* Study on the biological and photosynthetic characteristics of *Populus × euramericana* cv. Zhonghuahongye [J]. Acta Agriculturae Shanghai,2005,21(4):9-12. (in Chinese)

[14] 李小康. 中红杨叶色变化的生理生化研究[D]. 郑州:河南农业大学,2008.

[15] 侯鸣. 中红杨叶色变化的相关生理生化及结构初步研究[D]. 武汉:华中农业大学,2008.

[16] 杨淑红. 美洲黑杨新品种全红杨叶片色素含量与叶色的对比研究[J]. 河南农业科学,2012,41(12):131-137.

YANG S H. Comparison analysis of chromtism value and anthocyanin contents of *Populus × euramericana* ‘Quanhong’ leaves in different periods[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences,2012,41(12):131-137. (in Chinese)

[17] 黄金亮,张帆,万雪琴,等. 芽变突变体彩叶杨光合特性及叶绿体超微结构的研究[J]. 核农学报,2019,33(5):855-862.

HUANG J L,ZHANG F,WAN X Q,*et al.* Study on photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure of bud mutant of color-leaved poplar[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences,2019. 33(5):855-862. (in Chinese)

[18] 谢智华,姜卫兵,韩键,等. 叶片花色素苷对植物光合作用影响的研究进展[J]. 植物生理学报,2011,47(6):545-550.

XIE Z H,JIANG W B,HAN J,*et al.* Progress of effects of leaf anthocyanins on plant photosynthesis[J]. Plant Physiology Journal,2011,47(6):545-550. (in Chinese)

[19] 代波. 金叶榆、家榆光合特性及抗寒性的比较研究[D]. 保定:河北农业大学,2009.

[20] 张元康,王秀荣,杨婷,等. 贵阳市常见园林植物春季新叶色彩属性变化特征研究[J]. 西北林学院学报,2019,34(6):208-213.

ZHANG Y K,WNAG X R,YANG T,*et al.* Change characteristics of new leaf color attributes of common garden plants in Guiyang city in spring[J]. Journal of Northwest Forestry University. 2019,34(6):208-213. (in Chinese)

[21] 张江涛,晏增,杨淑红,等. 干旱胁迫对杨树品种 2025 及其 2 个芽变品种叶片光合生理特征的影响[J]. 中南林业科技大学学报,2017,37(3):17-238.

ZHANG J T,YAN Z,YANG S H,*et al.* Effects of leaf photosynthetic characteristics of poplar 2025 and its two bud mutation varieties under drought stress [J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2017,37(3):17-23. (in Chinese)

(上接第 46 页)

[20] 王欣,刘云国,艾比布·努扎艾提,等. 苕麻对镉毒害的生理耐性机制及外源精胺的缓解效应[J]. 农业环境科学学报,2007,26(2):487-493.

WANG X,LIU Y G,AIBIBU · N,*et al.* Endurance mechanism of ramie to Cd and the alleviating effect of exogenous spermine[J]. Journal of Agro-Environment Science,2007,26 (2):487-493. (in Chinese)

[21] FARQUHAR G D,SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982,33:317-345.

[22] 付士磊,周永斌,何兴元,等. 干旱胁迫对杨树光合生理指标的影响[J]. 应用生态学报,2006,17(11):2016-2019.

FU S L,ZHOU Y B,HE X Y,*et al.* Effects of drought stress on photosynthesis physiology of *Populus pseudo-simonii*[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2006, 17 (11): 2016-2019. (in Chinese)

[23] 简敏菲,杨叶萍,余厚平,等. 不同浓度 Cd²⁺ 胁迫对苕麻叶绿素及其光合荧光特性的影响[J]. 植物生理学报,2015,51(8):1331-1338.

JIAN M F,YANG Y P,YU H P,*et al.* Influences of different cadmium concentration stress on chlorophyll and its photosynthetic fluorescence characteristics of ramie (*Boehmeria nivea*) [J]. Plant Physiology Journal, 2015, 51 (8): 1331-1338. (in Chinese)

[24] ROM C,ROMEO S,FRANCINI A,*et al.* Leaves position in *Populus alba* Villafranca clone reveals a strategy towards cadmium uptake response [J]. Plant Growth Regulation, 2016,79(3):355-366.

[25] 张阿芳,张庆,代惠萍等. 镉胁迫对银灰杨根和叶片渗透调节物质的影响[J]. 西北林学院学报,2018,33(2):83-87.

ZHANG A F,ZHANG Q,DAI H P,*et al.* Effects of cadmium stress on the osmotic adjustment substance of *Populus canescens* in leaves and roots[J]. Journal of Northwest Forestry University,2018,33(2):83-87. (in Chinese)

[26] 郭晖,王妞,张家洋. 土壤重金属胁迫下 3 种观赏植物生理抗性[J]. 西北林学院学报,2017,32(3):62-66.

GUO H,WANG N,ZHANG J Y. Physiological resistance of three ornamental plants to soil heavy metal stress[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2017, 32 (3): 62-66. (in Chinese)