

## I-69 杨不同冠层叶片光合能力与营养元素的时空特征

余诚棋<sup>1</sup>, 马永春<sup>1\*</sup>, 邵树立<sup>2</sup>

(1. 安徽省林业科技推广总站, 合肥 230001; 2. 江西庐山国家级自然保护区管理局, 九江 332900)

**摘要:** 以 I-69 杨 (*Populus deltoides* Bartr. cv. 'Lux') 为研究对象, 观测了不同冠层的小气候特征、叶片光合特性、光合叶面积和营养元素, 并对不同冠层叶片生长状况作综合评价。结果表明, I-69 杨光合特性在 7、8 月要好于 5、9 月, 叶片净光合速率、平均单叶面积和单层叶面积都是冠层 III>冠层 II>冠层 I; 不同冠层叶片营养元素含量随月份不同而发生变化, 氮含量和磷含量从 6 月至 10 月整体上呈下降趋势, 钾含量在 8 月前呈上升趋势, 到 8 月后逐渐下降, 钙含量则从 6 月至 10 月呈上升趋势; 距离综合评价法算得冠层 I、II、III 的相对接近度依次为 0.163、0.625 和 0.785, 表明不同冠层叶片生长状况差异显著, 即冠层 II、III 叶片生长状况明显优于冠层 I。

**关键词:** I-69 杨; 冠层; 光合能力; 营养元素

中图分类号: S792.11

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2016)02-0196-06

## Spatial and temporal characteristics of photosynthetic capacity and nutrient concentrations in different canopy layers of poplar I-69

SHE Chengqi<sup>1</sup>, MA Yongchun<sup>1</sup>, SHAO Shuli<sup>2</sup>

(1. Extension Station-general of Forestry Science and Technology, Hefei 230001;

2. Lushan Nature Reserve Management Bureau of Jiangxi, Jiujiang 332900)

**Abstract:** Microclimate, photosynthetic characteristics, photosynthetic area and nutrient concentrations in different canopy layers were measured to make a comprehensive evaluation of leaves growth for poplar I-69 (*Populus deltoides* Bartr. cv. 'Lux'). The results showed that the photosynthetic characteristics were better in July and August than in May and September. The net photosynthetic rate, average area of single leaf and leaf area of single layer were in the order of canopy layer III> canopy layer II >canopy layer I. Foliar nutrient concentrations in the different canopy layers varied with the month. Nitrogen and phosphorus concentrations appeared an overall downward trend from June to October. Potassium concentration increased before August and after then decreased gradually. Calcium concentration showed the upward trend from June to October. The relative approach degree calculated by TOPSIS for canopy layer I, II, III were 0.163, 0.625 and 0.785, respectively, indicating that the leaves growth condition of the different canopy layers were significantly different. The growth condition of leaves in canopy layer II and III were obviously better than that in canopy layer I.

**Key words:** *Populus deltoides* Bartr. cv. 'Lux'; canopy layer; photosynthetic capacity; nutrient concentrations

光合作用是植物生长发育的基础和生产力高低的决定性因素, 同时又是一个对环境变化敏感的生理过程<sup>[1]</sup>。树冠是树木进行光合作用、制造干物质的载体, 增加产量的基础就是增强树冠截获有效太阳辐射的能力和提提高光能转化效率。由于树冠结构和几何特征对太阳辐射和水分的影响, 使能量传输和分配呈现冠层的空间异质性, 导致光合作用在冠

层空间上存在差异。近年来国内外学者对冠层光合作用进行了大量研究: Leuning 等<sup>[2]</sup>和 Wang 等<sup>[3]</sup>采用“二叶模型”对多种树种不同冠层光合作用进行模拟研究; 黄志宏等<sup>[4]</sup>通过定位观测城市樟树 (*Cinnamomum camphora*) 人工林光合作用过程, 探讨其光合作用的时空变化规律; 李勇等<sup>[5]</sup>研究了油松 (*Pinus tabulaeformis*) 人工林冠层光合生理特

收稿日期: 2015-04-09

基金项目: 安徽省学术和技术带头人及后备人选科研活动经费资助。

作者简介: 余诚棋, 工程师。E-mail: scq-328@163.com

\* 通信作者: 马永春, 正高级工程师。E-mail: mayongchun1963@sina.com

性的空间异质性。这些研究为冠层光合生产力模拟和估算提供重要的基础数据。叶片是植物进行物质积累与能量交换的主要器官, 研究其营养元素变化不仅对揭示植物的营养需求、制定科学栽培经营技术和推动植物的生态遗传研究均有重要作用, 而且对判断评估植物与诸生态因子间的系统关联及群落水平的生理结构和形态功能都有重要的意义<sup>[6-7]</sup>。为此, 本研究对 I-69 杨不同冠层的小气候特征、叶片光合特性、光合面积和营养元素的时空特征进行了探讨, 并对不同冠层叶片生长状况作综合评价, 以估算不同冠层叶片的光合能力, 为以冠层为对象来科学地确定杨树修枝起始年龄和强度提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地概况

试验地设在安徽省铜陵县, 地处安徽省中南部、长江下游, 属亚热带湿润季风气候, 年日照时数为 2123 h, 年平均气温为 16.2℃, 年降水量为 1217 mm, 无霜期为 241 d; 土壤为砂壤土, 全氮含量为 0.934 g·kg<sup>-1</sup>, 全磷含量为 0.421 g·kg<sup>-1</sup>, 全钾含量为 0.559 g·kg<sup>-1</sup>。

### 1.2 供试材料

选择 2007 年春营造的 I-69 杨 (未曾修枝) 为研究对象, 株行距为 6 m × 6 m, 平均胸径为 16.3 cm, 平均树高为 11.4 m, 平均枝下高为 2.5 m。选出 1 株冠形完好的标准木, 根据杨树每年生长的枝条基本呈轮生状的特性, 对不同年度生长的枝条进行分冠层 (图 1), 即造林第 1 年所生的轮生枝为冠层 I、造林第 2 年所生轮生枝为冠层 II、造林第 3 年所生轮生枝为冠层 III。

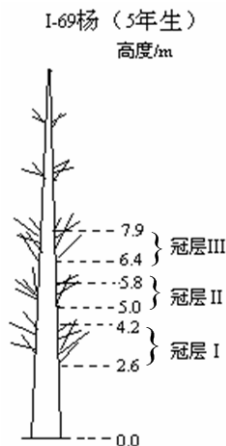


图 1 I-69 杨不同冠层枝条的分布情况

Figure 1 Distribution of branches in different canopy layers of Poplar I-69

### 1.3 指标测定

**1.3.1 小气候因子和光合指标** 通过人工搭竹架来观测不同冠层小气候因子和叶片光合指标, 具体如下: 在 3 个冠层的 4 个方位各选取最大枝条上外围的 2 片功能叶并标记, 用 Li-6400XT 光合仪 (美国 Li-cor 公司) 观测各已标记功能叶的净光合速率 ( $P_n$ ,  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )、气孔导度 ( $G_s$ ,  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )、蒸腾速率 ( $E$ ,  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ ,  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ )、光合有效辐射 ( $PAR$ ,  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )、空气温度 ( $T$ ,  $^{\circ}\text{C}$ )、空气相对湿度 ( $RH$ , %), 测量日期是 2011 年 5 月 16—17 日、7 月 22—23 日、8 月 19—20 日和 9 月 16—17 日。

**1.3.2 叶面积** 按图 1 冠层划分结果, 将冠层 I、II、III 内各枝条上叶片摘掉, 同一冠层的叶片混合, 称其鲜重; 再从中随机选 30 片树叶, 称其鲜重, 并用 AT-HH2 叶面积仪测量每片树叶的面积, 设 3 个重复。同一冠层的 90 片树叶面积的均值为该冠层平均单叶面积; 此冠层树叶鲜重与 30 片树叶鲜重的比值, 再乘以这 30 片树叶总叶面积即为单层叶面积; 叶片数为单层叶面积与平均单叶面积的比值。

**1.3.3 营养元素** 2011 年 6 月 8 日、8 月 19 日、10 月 11 日分别采用高枝剪分冠层 (冠层 I、冠层 II、冠层 III)、方位 (北、东、南、西) 随机剪取枝条顶端的叶片, 分开处理保存, 作为营养元素的待测样品。采用硫酸-高氯酸消煮法<sup>[8]</sup>, 测定氮 (N)、磷 (P)、钾 (K)、钙 (Ca) 及镁 (Mg) 营养元素含量。

### 1.4 数据分析

采用距离综合评价法 (TOPSIS)<sup>[9]</sup> 对不同冠层小气候特征、叶片生理指标、光合面积进行综合评价, 即样本点到最优样本点的相对接近度为:

$$D_i = \frac{\sqrt{\sum_{j=1}^p (y_{ij} - y_j^-)^2}}{\sqrt{\sum_{j=1}^p (y_{ij} - y_j^+)^2} + \sqrt{\sum_{j=1}^p (y_{ij} - y_j^-)^2}}$$

式中:  $D_i$  越大, 表明样本点与最优样本点的相对距离越近;  $y_{ij} = \frac{x_{ij}}{\sqrt{\sum_{i=1}^n x_{ij}^2}}$ ,  $x_{ij}$  为第  $i$  样本第  $j$  指标的观

测值;  $y_j^+ = \max_{1 \leq i \leq n} \{y_{ij}\}$ ;  $y_j^- = \min_{1 \leq i \leq n} \{y_{ij}\}$ ;  $i=1, 2, \dots, n$ ;  
 $j=1, 2, \dots, p$ 。

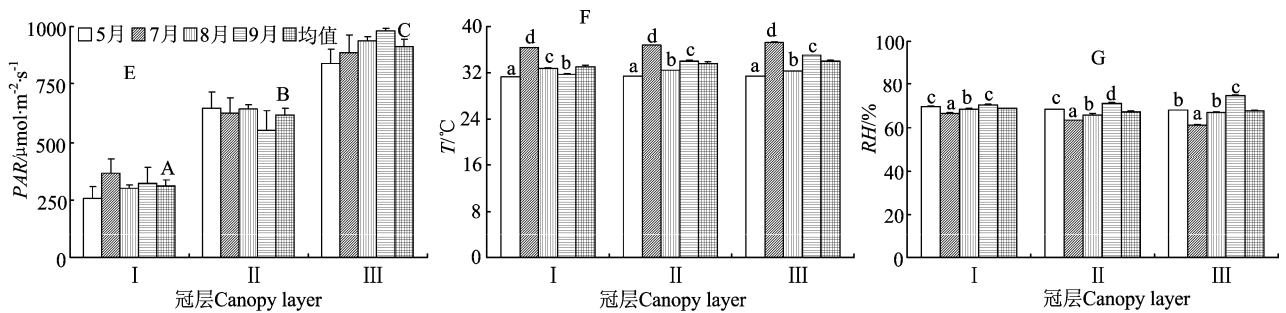
某一时间的指标值以同一冠层不同方位的均值表示, 各个冠层的指标值以不同月份的均值表示。用 SPSS 13.0 和 Excel 软件对各指标进行方差分析、Duncan 多重比较和综合评价。

## 2 结果与分析

### 2.1 I-69 杨不同冠层小气候特征

I-69 杨不同冠层光合有效辐射在月份间差异未达显著水平(图 2-E),冠层 I、冠层 II 和冠层 III 光合有效辐射分别为 257.555~363.472、550.735~646.055 和 839.583~980.373  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ;不同月份光合有效辐射均值在冠层间达到显著差异,冠层 I、冠层 II 和冠层 III 光合有效辐射均值依次为 310.622、615.717 和 911.763  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。不同冠层空气温度

和相对湿度在月份间也达到显著差异(图 2F 和 2G),但不同冠层空气温度在月份间变化趋势表现不一,冠层 I、冠层 II 和冠层 III 空气温度分别为 31.3~36.4、31.5~36.8 和 31.5~37.3 $^{\circ}\text{C}$ ;不同月份空气温度均值在冠层间未达到显著差异,冠层 I、冠层 II 及冠层 III 空气温度均值分别为 33.1、33.7 和 34.0 $^{\circ}\text{C}$ 。不同冠层空气相对湿度都是 9 月>5 月>8 月>7 月;不同月份空气相对湿度均值在冠层间未达到显著差异,冠层 I、冠层 II 和冠层 III 空气相对湿度均值分别为 68.8%、67.3%和 67.8%。



小写字母表示同一冠层不同月份间差异达到 0.05 水平;大写字母表示各月均值在冠层间差异达到 0.05 水平。下同  
Small letters mean significant difference at the 0.05 level between the same canopy of different months; capital letters mean significant difference at the 0.05 level between the average values of different months within the canopy. The same below

图 2 I-69 杨不同冠层小气候因子的月变化

Figure 2 Monthly change of microclimate factors in different canopy layers of poplar I-69

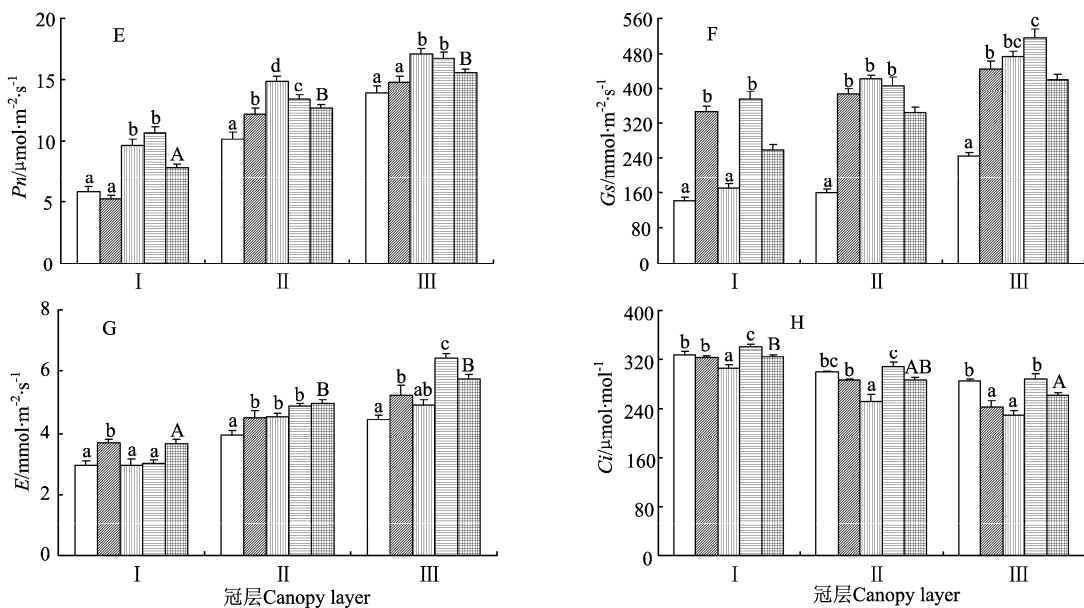


图 3 I-69 杨不同冠层叶片光合特性的月变化

Figure 3 Monthly change of leaf photosynthesis characteristics in different canopy layers of Poplar I-69

### 2.2 I-69 杨不同冠层叶片光合特性

由图 3-E 可知, I-69 杨同一冠层叶片净光合速率在月份间都达到显著差异,其中冠层 II、冠层 III 叶片净光合速率从 5 月到 9 月先上升后下降, 8 月

出现峰值;但冠层 I 叶片净光合速率变化趋势与冠层 II、冠层 III 不同, 8 月和 9 月叶片净光合速率显著高于 5 月和 7 月;叶片净光合速率均值在冠层间也达到显著差异,且随冠层升高而增强,其中冠层

II 和冠层 III 叶片净光合速率显著高于冠层 I。3 个冠层叶片气孔导度在月份间差异也都达到显著水平 (图 3F), 但其变化趋势无规律性, 冠层 I、冠层 II、冠层 III 叶片气孔导度分别为  $142.271 \sim 374.285$ 、 $160.023 \sim 422.699$  和  $244.417 \sim 514.637 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ; 而不同冠层叶片气孔导度均值未达到显著差异, 其值为冠层 III > 冠层 II > 冠层 I。

由图 3G 可知, I-69 杨 3 个冠层叶片蒸腾速率随月份变化无统一的规律性, 冠层 I、冠层 II、冠层 III 叶片蒸腾速率依次为  $2.939 \sim 3.655$ 、 $3.947 \sim 4.868$  和  $4.441 \sim 6.424 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 其变幅均较小但同一冠层叶片蒸腾速率在月份达到显著差异; 叶片蒸腾速率均值在冠层间也达到显著差异, 冠层 I、冠层 II 和冠层 III 叶片蒸腾速率均值依次为  $3.643$ 、 $4.966$  和  $5.746 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。I-69 杨同一冠层叶片胞间  $\text{CO}_2$

浓度随月份变化趋势正好与净光合速率相反 (图 3H), 呈“U”型, 即先下降再上升。3 个冠层叶片胞间  $\text{CO}_2$  浓度均是 9 月最大, 其次是 5 月、7 月, 8 月最小, 且其值在月份间均达到显著差异, 冠层 I、冠层 II、冠层 III 叶片胞间  $\text{CO}_2$  浓度分别为  $304.612 \sim 340.509$ 、 $251.460 \sim 307.225$  和  $230.335 \sim 287.915 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ; 不同冠层叶片胞间  $\text{CO}_2$  浓度均值也存在显著差异, 其值为冠层 I > 冠层 II > 冠层 III。

### 2.3 I-69 杨不同冠层光合面积

由表 1 可知, I-69 杨不同冠层光合面积存在较大差异, 反映了不同冠层对光能利用效率的差别。I-69 杨不同冠层平均单叶面积、叶片数、单层叶面积均存在差别, 都表现为冠层 III 最大、冠层 II 次之、冠层 I 最小, 这说明光合面积随冠层增高而逐渐增加, 其光合产量也相应地增加。

表 1 I-69 杨不同冠层光合面积

Table 1 Photosynthetic areas in different canopy layers of Poplar clone I-69

冠层 Canopy layer	平均单叶面积/ $\text{cm}^2$ Average area of single leaf	叶片数/片 Leaf number	单层叶面积/ $\text{m}^2$ Leaf area of single layer
III	109.10	2503	27.31
II	94.98	2201	20.91
I	76.78	1094	8.40

表 2 I-69 杨不同冠层叶片营养元素含量的月变化

Table 2 Monthly change of leaf nutrient contents in different canopy layers of Poplar I-69

冠层 Canopy layer	月份 Month	氮 N	磷 P	钾 K	钙 Ca	镁 Mg
III	6	$14.570 \pm 0.786^b$	$3.705 \pm 0.046^b$	$14.774 \pm 0.267^a$	$2.156 \pm 0.064$	$4.756 \pm 0.103$
	8	$12.620 \pm 0.516^{ab}$	$1.834 \pm 0.090^a$	$21.672 \pm 0.384^b$	$2.308 \pm 0.246$	$5.058 \pm 0.262$
	10	$12.099 \pm 0.417^a$	$1.827 \pm 0.041^a$	$13.856 \pm 0.272^a$	$2.517 \pm 0.045$	$4.527 \pm 0.078$
	均值 Average	$13.096 \pm 0.752$	$2.455 \pm 0.625$	$16.767 \pm 2.467$	$2.327 \pm 0.105$	$4.780 \pm 0.154$
	II	6	$13.017 \pm 0.703$	$3.824 \pm 0.126^b$	$18.047 \pm 0.948^b$	$2.015 \pm 0.047$
8		$11.281 \pm 1.041$	$6.202 \pm 0.116^c$	$19.370 \pm 1.082^b$	$2.159 \pm 0.123$	$3.650 \pm 0.124^a$
10		$12.417 \pm 1.543$	$1.618 \pm 0.143^a$	$10.270 \pm 0.263^a$	$2.418 \pm 0.280$	$4.860 \pm 0.386^b$
均值 Average		$12.238 \pm 0.509$	$3.881 \pm 1.324$	$15.896 \pm 2.839$	$2.197 \pm 0.118$	$4.526 \pm 0.442$
I		6	$12.104 \pm 0.749$	$4.243 \pm 0.268^b$	$20.973 \pm 0.801^b$	$1.954 \pm 0.077^a$
	8	$11.859 \pm 0.835$	$3.703 \pm 0.033^b$	$12.796 \pm 0.222^a$	$2.402 \pm 0.129^b$	$3.760 \pm 0.304^a$
	10	$11.047 \pm 0.245$	$2.052 \pm 0.031^a$	$12.641 \pm 1.239^a$	$2.532 \pm 0.058^b$	$4.449 \pm 0.102^{ab}$
	均值 Average	$11.670 \pm 0.319$	$3.333 \pm 0.659$	$15.470 \pm 2.752$	$2.296 \pm 0.175$	$4.459 \pm 0.406$

### 2.4 I-69 杨不同冠层叶片营养元素含量

由表 2 可知, 同一冠层叶片氮含量在月份间变化表现不一。冠层 III 叶片 6 月叶片氮含量显著高于 8 月、10 月, 最大差值为  $2.471 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ; 冠层 II、I 叶片氮含量在月份间差异未达显著水, 其中 6 月叶片氮含量较高; 可见, 不同冠层叶片氮含量从 6 月至 10 月整体上呈下降的趋势。不同冠层叶片氮含量均值未达到显著差异, 其表现为冠层 III > 冠层 II >

冠层 I。不同冠层叶片磷含量在不同月份的表现不一, 冠层 II 叶片磷含量是 8 月 > 6 月 > 10 月, 且 3 个月份间差异均达显著水平; 冠层 I、III 叶片磷含量则是 6 月最高, 其次是 8 月, 10 月最低, 且也达到显著差异。不同冠层叶片磷含量均值则表现为冠层 II > 冠层 III > 冠层 I, 但未达到显著差异。

由表 2 可知, 钾元素在不同冠层月份间的差异均达到显著水平; 冠层 III 和 II 大体上表现相似, 其

值为8月>6月>10月,而冠层I则为6月>8月>10月,冠层III、II和I叶片钾含量分别为13.856~21.672、10.270~19.370和12.641~20.973 g·kg<sup>-1</sup>。不同冠层叶片钾含量变化与氮相似,也表现为冠层III>冠层II>冠层I。各冠层叶片钙含量从6月至10月呈上升的趋势,其变幅较小,最大差值仅0.578 g·kg<sup>-1</sup>;而钙含量在冠层间表现为冠层III>冠层I>冠层II,其差异未达到显著水平。镁在叶绿素合成和光合作用中起重要作用,并作为核糖体亚单位联结的桥接元素,能保证核糖体稳定的结构,为蛋白质的合成提供场所<sup>[10]</sup>。不同冠层镁元素随月份变化趋势表现不一,冠层III叶片镁含量8月最高、6月次之、10月最低,而冠层II和I表现出相似的变化趋势,呈“U”型,即先下降后上升,且变幅较大。不同冠层叶片镁含量变化也氮、钾相似。由此可以看出,不同营养元素在冠层间变化大体上表现为从上而下下降的趋势。

### 2.5 I-69 杨不同冠层小气候特征及叶片生理指标的综合评价

为了解不同冠层叶片生长状况,以光合有效辐射、空气温度、空气相对湿度、净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、胞间CO<sub>2</sub>浓度、平均单叶面积、叶片数、单层叶面积、氮含量、磷含量、钾含量、钙含量和镁含量为评价指标,采用距离综合评价法对不同冠层叶片生长状况进行综合评价。利用公式计算得到冠层I、II、III的相对接近度(Di)依次为0.163、0.625和0.785,各个冠层相对接近度差值较大,表明不同冠层叶片生长状况差异显著,即冠层I叶片生长状况随着枝龄增长和光强等生境的减弱而明显降低,而冠层II、III叶片生长状况则明显优于冠层I。

## 3 讨论与结论

树冠光合产量与树冠的结构与功能特性、小气候环境密切相关<sup>[11]</sup>,周围的空气温湿度也随之变化,使得不同冠层形成不同的微气候环境,加上不同冠层光合面积、叶片结构、叶绿素含量、叶氮含量等垂直分布不同,导致不同冠层叶片的光合能力呈现显著差异<sup>[12]</sup>。郑元等<sup>[11]</sup>对比分析了刺槐(*Robinia pseudoacacia* L.)光合速率、蒸腾速率、水分利用效率、气孔导度、羧化效率、光合有效辐射及空气温度在树冠不同层次之间的差异性,结果表明刺槐树冠不同层次的光合作用差异性显著,大多数光合生理生态指标表现为:上层>中层>下层。吕士行等<sup>[13]</sup>的研究表明,I-63杨(*Populus deltoides*

‘Harvard’)、I-69杨、I-72杨(*Populus euramericana* ‘San Martino’)和I-214杨(*Populus euramericana* cv. ‘i-214’)不同树冠部位的平均单叶面积存在差异,树冠上部最大,中部次之,树冠下部最小。本文分析了I-69杨不同冠层小气候特征、叶片光合特性的月变化,表明I-69杨光合特性在7月、8月要好于5月、9月;比较了I-69杨光合面积在冠层间的差异,表明I-69杨平均单叶面积和单层叶面积都是冠层III>冠层II>冠层I,这说明冠层I、冠层II、冠层III的光合面积依次增加,其光合产量相应增多,对主干的贡献率也相应增大。

营养元素是植物营养和生长的物质基础,有作为植物体组成成分的,有调节植物生理功能的,也有兼备这两种功能的,其供应状况、体内贮藏分布等既受周围环境和自身生长发育阶段的影响,也对植物的各种生理生化过程起一定的促进和干扰作用。在本试验中,I-69杨不同冠层叶片营养元素含量随月份不同而发生变化,氮含量和磷含量从6月至10月整体上呈下降趋势,即氮、磷在生长季前浓度较高,迅速生长时浓度下降,说明迅速生长使体内贮藏的养分消耗,同时由于体内干物质增多,单位干重的浓度下降,这显然是一种“稀释”作用;钾含量在8月前呈上升趋势,到8月后逐渐下降,这可能是由于钾元素属于可移动元素,可被循环利用,当植物处于迅速生长时期,钾元素聚集到叶片等代谢较旺盛的部分;钙含量的变化趋势与氮、磷元素相反,钙含量从6月至10月呈上升趋势,其原因是钙元素为典型的不能参与循环的元素,其被植物地上部分吸收后,即被固定住而不能移动,所以叶内钙含量随着时间的推移而增加;镁含量在不同月份中的变化无明显的规律性。I-69杨叶片营养元素中氮、磷及钙含量在月份间变化趋势与毛白杨(*Populus tomentosa*)叶片营养元素季节变化<sup>[14]</sup>相似。

综合小气候特征、叶片光合特性与营养元素来看,I-69杨不同冠层叶片生长状况及周围水热状况都是冠层III较好,其次是冠层II,冠层I较差。这说明下部冠层枝条达到一定年龄后,该冠层叶片的整体光合生产能力明显下降。所以对杨树进行修枝,应该以冠层为对象,逐年从下往上修除达到一定年龄、叶片光合生产能力明显下降的冠层的枝条。

### 参考文献:

- [1] 彭晓邦,仲崇高,沈平等.玉米大豆对农林复合系统小气候的光合响应[J].生态学报,2010,30(3):710-716.

- [2] LEUNING R, DUNIN F X, WANG Y P. A two-leaf model for canopy conductance, photosynthesis and partitioning of available energy II. Comparison with measurements [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1998, 91(1/2): 113-125.
- [3] WANG Y P, LEUNING R. A two-leaf model for canopy conductance, photosynthesis and partitioning of available energy I. Model description and comparison with amulti-layered model [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1998, 91(1/2): 89-111.
- [4] 黄志宏, 田大伦, 闫文德, 等. 城市樟树人工林冠层光合作用的时空特征[J]. *中南林业科技大学学报*, 2011, 31(1): 38-46.
- [5] 李勇, 韩海荣, 康峰峰, 等. 油松人工林冠层光合生理特性的空间异质性[J]. *东北林业大学学报*, 2013, 41(4): 32-35.
- [6] CRAMER W, KICKLIGHTER D W, BONDEAU A. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): overview and key results [J]. *Global Change Biology*, 1999, 5(S1): 1-15.
- [7] 潘瑞炽. 植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2004.
- [8] 中华人民共和国林业部科技司. 林业标准汇编[S]. 北京: 中国林业出版社, 1991.
- [9] 胡永宏, 贺思辉. 综合评价方法[M]. 北京: 科学出版社, 2000.
- [10] 蒋高明. 植物生理生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2004.
- [11] 郑元, 赵忠, 周慧, 等. 刺槐树冠光合作用的空间异质性[J]. *生态学报*, 2010, 30(23): 6399-6408.
- [12] HAN Q M, CHIBA Y. Leaf photosynthetic responses and related nitrogen changes associated with crown reclosure after thinning in a young *Chamaecyparis obtusa* stand [J]. *Journal of Forest Research*, 2009, 14: 349-357.
- [13] 吕士行, 徐锡增, 黄敏仁, 等. 南方型无性系树冠结构与生长关系的研究[C]//南京林业大学杨树课题组. 黑杨派南方型无性系速生丰产技术论文集. 北京: 学术书刊出版社, 1989.
- [14] 陈甜, 孙向阳, 刘克林, 等. 毛白杨叶片营养元素含量季节变化及年变化研究[J]. *西北林学院学报*, 2009, 24(2): 42-45.