网络出版时间:2026-02-04 DOI:10.13207/j.jnwafu.2026.08.008

卡麦里山不同坡位花花柴光合日变化特征及其与环境因子关系

罗玲吕[1,2],孙刚[3],王旭[3],谢立杰[4],彭黄叶[1,2],严彩玉[1,2],韩炜[1,2]

(1 新疆师范大学 地理科学与旅游学院,新疆 乌鲁木齐 830054;2 新疆干旱区湖泊环境与资源重点实验室,新疆 乌鲁木齐 830054;3 新疆林业科学院 园林绿化研究所,新疆 乌鲁木齐 830000;4 新疆生产建设兵团 第五师畜牧水产发展服务中心,新疆 双河 833408)

[摘 要] 【目的】研究荒漠植物花花柴(*Karelinia caspia*)光合特性在不同坡位的分异,探究驱动花花柴光合特性分异的要素和机制,为干旱区植被恢复提供参考。【方法】以新疆卡拉麦里山丘陵地带典型沟谷区坡底与坡顶的花花柴个体为研究对象,利用Ll-6400XT便携式光合分析仪,于晴朗天气下连续3 d监测同一沟谷两个坡位6株成龄花花柴9个时段的光合指标(净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、胞间CO_2浓度(C_i)、气孔导度(G_s)、叶面温度(T_l)、叶面蒸汽压亏缺(VPD))和环境因子(光合有效辐射(PAR)、气温(T_a)、相对湿度(RH)、大气CO_2浓度(C_a)),用铝盒和环刀法同步测定土壤含水量(SMC)、土壤体积质量(P_b),计算气孔限制值(L_s)、水分利用效率(WUE)和光能利用效率(LUE),并对相关指标进行方差分析、相关分析、回归分析与通径分析,探究以PAR、T_a、C_a、RH、SMC等环境因子和G_s代表的植物内稳性对不同坡位花花柴光合特性的影响机制。【结果】①花花柴的生长状况和环境参数、土壤水分和体积质量状况在不同坡位间存在显著差异($P<0.05$),表现出明显的分异特征。②花花柴P_n、T_r、G_s日动态呈双峰曲线,P_n主、次峰分别出现在10:00、18:00,存在“光合午休”现象,虽坡顶植株的WUE日均值(2.44 μmol/mmol)显著高于坡底(2.05 μmol/mmol),但LUE日均值在坡位间并无显著差异。③不同坡位花花柴的光合参数与环境因子显著相关,其中坡底P_n与PAR、T_a呈显著正相关,与C_a显著呈负相关,而坡顶P_n仅与PAR和C_a显著相关;④不同坡位花花柴各环境因子对P_n的决策系数在坡底表现为C_a>PAR>T_a>SMC>RH,在坡顶表现为PAR>C_a>T_a>RH>SMC。【结论】新疆卡拉麦里山丘陵地带典型沟谷区不同坡位花花柴的光合特性受环境因子限制,主要表现为坡位间的PAR、C_a、T_a差异和水分限制下的G_s差异,形成了花花柴光强-土壤水分-气孔导度协同驱动的光合特性坡位分异。

[关键词] 卡拉麦里山;花花柴;光合特性;坡位;环境因子

[中图分类号] S718.51;Q945.11 [文献标志码] A [文章编号] 1671-9387(2026)08-0070-11

Photosynthetic diurnal variation characteristics of *Karelinia caspia* on different slopes of Karamaili Mountain and its relationship with environmental factors

LUO Linglü[1,2], SUN Gang[3], WANG Xu[3], XIE Lijie[4], PENG Huangye[1,2], YAN Caiyu[1,2], HAN Wei[1,2]

(1 *College of Geographic Science and Tourism, Xinjiang Normal University, Urumqi, Xinjiang* 830054, *China*; 2 *Xinjiang Key Laboratory of Lake Environment and Resources in Arid Zone, Urumqi, Xinjiang* 830054, *China*; 3 *Institute of Landscape Gardening, Xinjiang Academy of Forestry Sciences, Urumqi, Xinjiang* 830000, *China*; 4 *Animal Husbandry and Aquatic Development Service Center, Fifth Division of Xinjiang Production and Construction Corps, Shuanghe, Xinjiang* 833408, *China*)

[收稿日期] 2025-06-27 [修回日期] 2025-12-12

[基金项目] 新疆维吾尔自治区林业发展专项(XJLYKJ-2023-06,XJLYKJ-2024-01);湖北省重点研发计划援疆项目(2023EGA123)

[作者简介] 罗玲吕(1998—),男,云南昆明人,硕士,主要从事绿洲生态恢复与建设、光合生理过程和机制研究。E-mail:18313973641@163.com

[通信作者] 韩炜(1975—),男,山东潍坊人,副教授,主要从事干旱区环境演变、光合生理过程和机制研究。E-mail:hanweiaaa@163.com

Abstract：【Objective】The study aims to investigate the variation in photosynthetic characteristics of the desert plant *Karelinia caspia* across different slope positions, and to explore the factors and underlying mechanisms driving such variation, thereby providing insights for vegetation restoration in arid regions.【Method】With mature *K. caspia* individuals from both the valley floor and the summit of a typical gully in the Karamay Hills, Xinjiang, as the research subjects, using an LI-6400XT portable photosynthesis system, photosynthetic parameters-including net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), intercellular CO_2 concentration (C_i), stomatal conductance (G_s), leaf temperature (T_l), and leaf vapour pressure deficit (VPD) along with environmental factors such as photosynthetically active radiation (PAR), air temperature (T_a), relative humidity (RH), and atmospheric CO_2 concentration (C_a), were monitored over nine time periods across three consecutive clear days for six adult plants at each slope position. Simultaneously, soil moisture content (SMC) and soil bulk density (P_b) were measured using aluminium boxes and ring knife methods. Stomatal limitation (L_s), water use efficiency (WUE), and light use efficiency (LUE) were subsequently calculated. Variance analysis, correlation analysis, regression analysis, and path analysis were performed on the relevant indicators to investigate the mechanisms through which environmental factors (PAR, T_a, C_a, RH, SMC) and plant internal stability, represented by stomatal conductance, influenced the photosynthetic characteristics of *K. caspia* across different slope positions.【Result】① The growth status of *K. caspia*, along with environmental parameters, soil moisture, and bulk density, showed significant differences ($P<0.05$) between slope positions, exhibiting clear divergent characteristics. ② The diurnal variations in P_n, T_r, and G_s displayed a bimodal curve, with the primary and secondary peaks of P_n occurring at 10:00 and 18:00, respectively, indicating a photosynthetic 'midday depression'. Although the mean daily WUE at the slope top (2.44 μmol/mmol) was significantly higher than that at the slope bottom (2.05 μmol/mmol), the mean daily LUE did not differ significantly between slope positions. ③ Photosynthetic parameters of *K. caspia* were significantly correlated with environmental factors at different slope positions. At the slope bottom, P_n showed significant positive correlations with PAR and T_a, and a significant negative correlation with C_a. At the slope top, P_n was only significantly correlated with PAR and C_a. ④ The decision coefficients of environmental factors affecting P_n varied with slope position: at the slope bottom, the order was C_a > PAR > T_a > SMC > RH, while at the slope top, it was PAR > C_a > T_a > RH > SMC.【Conclusion】The photosynthetic characteristics of *K. caspia* at different slope positions within a typical gully area of the Karamay Hills in Xinjiang are influenced by environmental factors. This influence is mainly reflected in differences in PAR, C_a, and T_a between slope positions, as well as variations in G_s under soil moisture constraints. These factors collectively drive slope-specific differentiation in photosynthetic traits through the synergistic effects of light intensity, soil moisture, and stomatal conductance.

Key words：Kalamaili mountain；*Karelinia caspia*；photosynthetic characteristics；slope positions；environmental factors

光合作用是植物能量转换和物质生产的核心生理过程，其日变化动态直接反映植物对环境因子的响应及调节能力。花花柴（*Karelinia caspi*）作为菊科盐生植物的典型代表[1]，广泛分布于盐渍化荒漠与沼泽过渡带，深入探究花花柴的光合日变化规律，不仅有助于解析植物对极端环境的生理适应机制，还可为退化生态系统恢复、植被稳定性维持等提供理论依据。花花柴是耐盐碱、抗旱的先锋物种[2]，具有多重生态功能，包括盐碱地改良、防风固沙及阻止荒漠绿洲沙化等，其光合特性研究对揭示植物资源利用效率及环境适应具有突出的生态学意义。

近年来，在植物光合日变化环境响应机制研究方面取得了系列重要进展。不同生活型植物表现出显著的光合日变化差异，典型荒漠灌木如四合木（*Tetraena mongolica*）、霸王（*Sarcozygium xanthoxylon*）、沙冬青（*Ammopiptanthus mongolicus*）和白刺（*Nitraria tangutorum*）的光合日变化多呈“双峰”型，水分因子是限制4种荒漠植物生长的重要因素之一[3]；草本植物云南无忧花（*Saraca griffithiana*）净光合速率（P_n）的日变化为“双峰”型，有明显“午

休”现象,该现象由非气孔限制因素所决定,多因子共同影响云南无忧花的光合作用,而非仅受单一因子的主导[4]。其次,环境胁迫对植物光合生理的影响并不相同,高温和干旱胁迫对花花柴光合系统存在显著叠加抑制效应[5],喜旱莲子草(*Alternanthera sessilis*)在水分充足时表现出光强驱动的光合速率提升,但在水淹胁迫下光合活性显著受到抑制[6];木棉(*Bombax ceiba*)幼苗能通过调整叶片性状来适应环境[7],而黑老虎(*Kadsura coccinea*)在不同土壤含水率处理下对光合有效辐射(PAR)的变化响应趋势显著不同[8];干旱胁迫下,喷施腐植酸能有效调控燕麦(*Avena sativa*)的光合参数和内源激素水平,一定程度上促进其生长发育[9]。可见,环境因子对植物光合生理状况具有明显影响。

但值得关注的是,当前的研究存在明显的类群偏向性,菊科耐旱植物的光合生理研究严重不足,尤其是涉及花花柴光合生理的研究较少。此外,目前关于花花柴的相关研究多聚焦于环境等对其生理器官的影响[10],比较缺乏多因子协同作用下光合生理的研究,更鲜见坡面尺度水分-光温梯度协同作用的系统性解析。特别是在荒漠区典型坡面系统中,坡顶与坡底间水分再分配导致的土壤含水量(SMC)变化,如何与PAR、大气CO_2浓度(C_a)、气温(T_a)形成时空耦合效应,进而驱动花花柴P_n、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)等光合特性指标的日动态分异,以及午间光温胁迫高峰期SMC对“光合午休”的缓解或加剧作用是否存在坡位特异性,不同坡位花花柴的光合特性是否存在对生境水分条件的可塑性响应等。基于此,本研究以新疆卡拉麦里山自然保护区丘陵地带典型沟谷区坡底与坡顶的花花柴个体为对象,测定不同坡位花花柴的光合参数及其立地环境参数,分析花花柴光合日动态的坡位分异特征以及环境因子对其光合参数的调控作用,为花花柴在生态修复、引种生态适应性及盐碱地改良中的推广应用提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于新疆准噶尔盆地卡拉麦里山自然保护区丘陵地带典型沟谷区(2 719 km^2)S11高速公路邻近区域(89°48′ E,45°73′ N)占卡拉麦里山自然保护区总面积1/4,整体平均海拔为1 021~1 063 m,该地属典型温带大陆性干旱气候区。长期气象观测数据显示,该区域年均温为2.38 ℃,年降水量仅159.1 mm,而年蒸发量高达2 090.4 mm,干旱指数达13.14,土壤为砂质土。试验选择的丘陵地带典型沟谷区坡底和坡顶平均海拔高差为12.2 m,坡向为阳坡,坡度为15°,植被覆盖度分别为35%和18%;花花柴是该区域的优势灌木树种,坡底主要伴生植物有盐爪爪(*Kalidium foliatum*)、芨芨草(*Achnatherum splendens*),坡顶的伴生种则主要为梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、驼绒藜(*Krascheninnikovia ceratoides*)和沙蒿(*Artemisia desertorum*)。试验对象花花柴在坡位、生长状况等方面存在显著差异(图1)。

1.2 试验设计

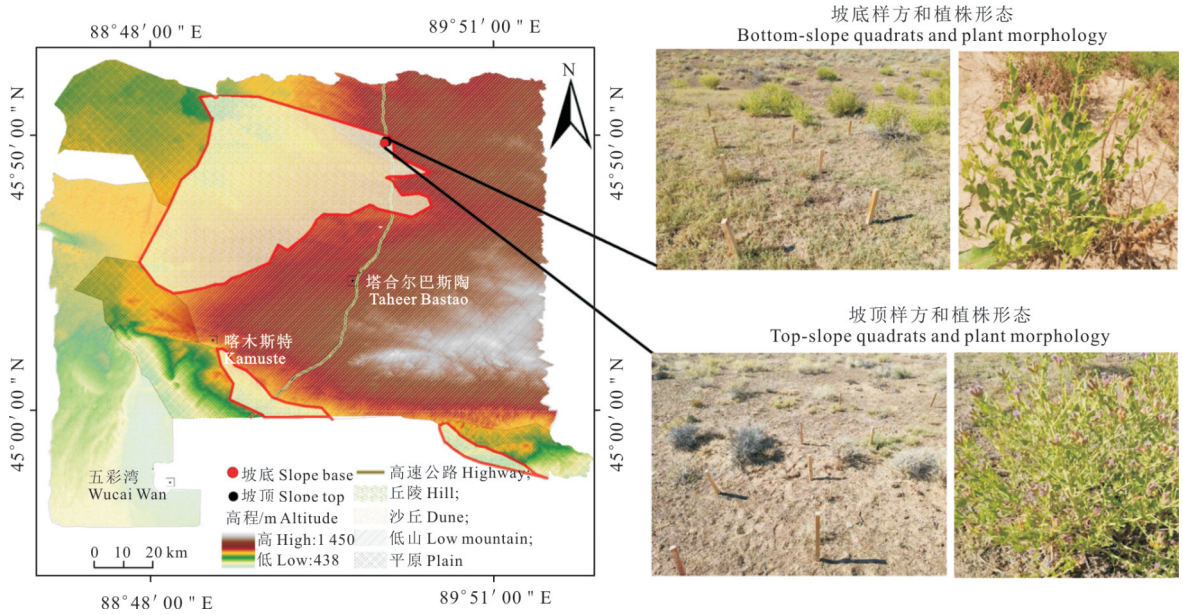
在坡底和坡顶两类生境样地中,采用系统随机布点法在每个坡位各设3个10 m×10 m主样方,在每个主样方内各设3个2 m×2 m标准化独立观测样方。其中,每个主样方间水平间隔不小于10 m,分别位于坡底汇水区和坡顶径流源区。

1.2.1 花花柴生长参数测定 在主样方中调查植被盖度、物种组成,在每个独立样方中测定花花柴生长参数、光合参数及其立地环境参数。采用全株测量法获取花花柴株高(地面至冠顶垂直高度)、冠幅(东西×南北向最大伸展距离)和生物量指标。

1.2.2 立地土壤采集及指标测定 在每个独立样方内,先用环刀法采集3个重复原状土样,再随机采集3个重复扰动土样,分别用于测定土壤的体积质量和含水量,每个坡位各18个土样。采样时按20 cm间隔分4层依次从相邻的、具有高度一致性的位置分别采集原状土和扰动土样品,将同一样方内同一土层的3个重复扰动土样混合为一个样品,以及3个重复原状土混合为一个样品,分别使用塑料自封袋保存并带回实验室,采用烘干称重法(105 ℃,8 h)测定土壤含水量(SMC)[11]。采用公式(1)和(2)分别计算土壤含水量[12]和体积质量[13],比较各坡位0~80 cm土层的平均含水量与体积质量,分析不同坡位间花花柴立地土壤特性的差异。

土壤质量含水量(%)=(土壤鲜质量−土壤干质量)/土壤干质量×100%; (1)

土壤体积质量(g/cm^3)=[(环刀质量+干土质量)−(环刀质量)]/100。 (2)



审图号为 GS（2024）0650，底图边界无修改。

The drawing review number is GS（2024）0650，and the boundary of the map is not modified.

图 1　不同坡位花花柴样方位置和生长状况示意图

Fig. 1　Schematic diagram of quadrat locations and growth status of *Karelinia caspia* at different slope positions

1.2.3　花花柴光合指标及环境参数测定　在 2024 年 8 月 15－17 日，连续 3 d 晴朗无云的天气，采用 Ll-6400XT（美国，Ll-COR 公司）便携式光合仪（标准 2 cm×3 cm 叶室，流速 500 μmol/s）进行光合参数日变化测定。叶面温度通过内置热电偶测定，同时记录环境温度等。测量时每一个时刻选取 3 株生长一致无病虫害和机械损伤、生长环境相近且叶片成熟的花花柴植株，将中下部枝条上位置合适且受光方向相同的叶片静置在光照下 0.5 h 后，待光合仪系统内各参数稳定后测量光合作用指标，时间为 6:00－22:00，每隔 2 h 测定 1 次；测定并记录的指标有：净光合速率（P_n，μmol/（m^2·s））、蒸腾速率（T_r，mmol/（m^2·s））、气孔导度（G_s，mmol/（m^2·s））、胞间 CO_2 浓度（C_i，μmol/mol）、叶面温度（T_l，℃）、叶面蒸汽压亏缺（VPD，kPa）以及光合有效辐射（PAR，μmol/（m^2·s））、气温（T_a，℃）、空气相对湿度（RH，/%）、大气 CO_2 浓度（C_a，μmol/mol），每个指标均重复测定 3 次，取平均值。气孔限制值（L_s，%）、水分利用效率（WUE，μmol/mmol）、光能利用效率（LUE，mmol/mol）依据测定的相关光合参数进行计算，其公式分别为：

$$L_s=1-C_i/C_a; \quad (3)$$

$$WUE=P_n/T_r; \quad (4)$$

$$LUE=P_n/PAR。 \quad (5)$$

1.3　数据分析

利用 Microsoft Excel 2019 对试验数据进行初步统计，结果以“平均值±标准误差”表示。采用 SPSS 17.0 软件（美国，IBM 公司）进行数据统计与分析，其中不同坡位同一参数通过单因素方差分析（One-way ANOVA）检测差异显著性，采用 Duncan's 法进行多重比较，差异显著性水平设定为 0.05。此外，利用 Pearson 相关分析、逐步回归分析及通径分析探讨 P_n 与各环境因子之间的关系。所有插图使用 Origin 2022 软件（美国，OriginLab 公司）绘制。

2　结果与分析

2.1　不同坡位花花柴生长状况及环境参数比较

表 1 显示，坡位对花花柴的植株形态、生物量积累及生境条件均产生显著影响。在植株形态方面，坡底植株的株高和冠幅均显著高于坡顶（$P<0.05$）；生物量相关指标，如鲜质量、干质量及植株含水量均以坡底植株显著高于坡顶植株（$P<0.05$）。在环境参数方面，除 PAR 外，其他环境因子在坡顶与坡底间均存在显著差异，具体表现为坡顶 T_a 显著高于坡底，而其 RH 和 C_a 则显著低于坡底；在立地土壤条件方面，坡顶土壤体积质量（P_b）显著高于坡底，而其土壤含水量（SMC）显著低于坡底。可见，两个坡位花花柴在植株形态、生物量积累及生

长环境条件等方面均存在显著差异。

表1 不同坡位花花柴生长状况及环境参数

Table 1 *Karelinia caspia* growth status and environmental parameters at different slope positions

指标 Index	参数 Parameters	坡底 Slope base	坡顶 Slope top
植株形态 Plant morphology	株高/cm Plant height	102.00±11.90 a	77.5±10.90 b
	冠幅(长×宽)/cm Crown width	27.01×20 a	18.23×13 b
植物生物量 Plant biomass	鲜质量/(g·kg^{-1})Fresh mass	23.0±2.70 a	10.8±0.90 b
	干质量/(g·kg^{-1})Dry mass	10.1±0.80 a	6.95±0.24 b
	含水量/(g·kg^{-1})Water content	12.9±1.90 a	3.84±0.70 b
环境参数 Environmental parameter	光合有效辐射(PAR)/(μmol·m^{-2}·s^{-1})Photosynthetically active radiation	1 189.22±308.45 a	1 223.00±318.61 a
	气温(T_a)/℃ Air temperature	38.47±3.01 a	43.51±3.18 b
	空气相对湿度(RH)/% Air relative humidity	8.50±2.88 a	3.50±2.48 b
	大气CO_2浓度(C_a)/(μmol·mol^{-1}) Atmospheric CO_2 concentration	401.10±3.97 a	389.75±4.82 b
	土壤体积质量(P_b)/(g·cm^{-3}) (0−80 cm) Soil bulk density	1.42±0.18 a	1.58±0.12 b
	土壤含水量(SMC)/% (0−80 cm) Soil moisture content	17.46±0.68 a	11.10±0.48 b

注:同行数据后标不同小写字母表示不同坡位间差异显著($P<0.05$,Duncan's检验);数据以"均值±标准误"表示,其中植株形态、生物量为6株的均值。

Note: Different lowercase letters following the data in the same row indicate significant differences between different slope positions ($P<0.05$, Duncan's test); The data are presented as "mean±standard error", where the plant morphology and biomass data represent the mean values of 6 plants.

2.2 不同坡位花花柴光合参数的日变化特征

不同坡位花花柴光合参数日的变化动态如图2所示。

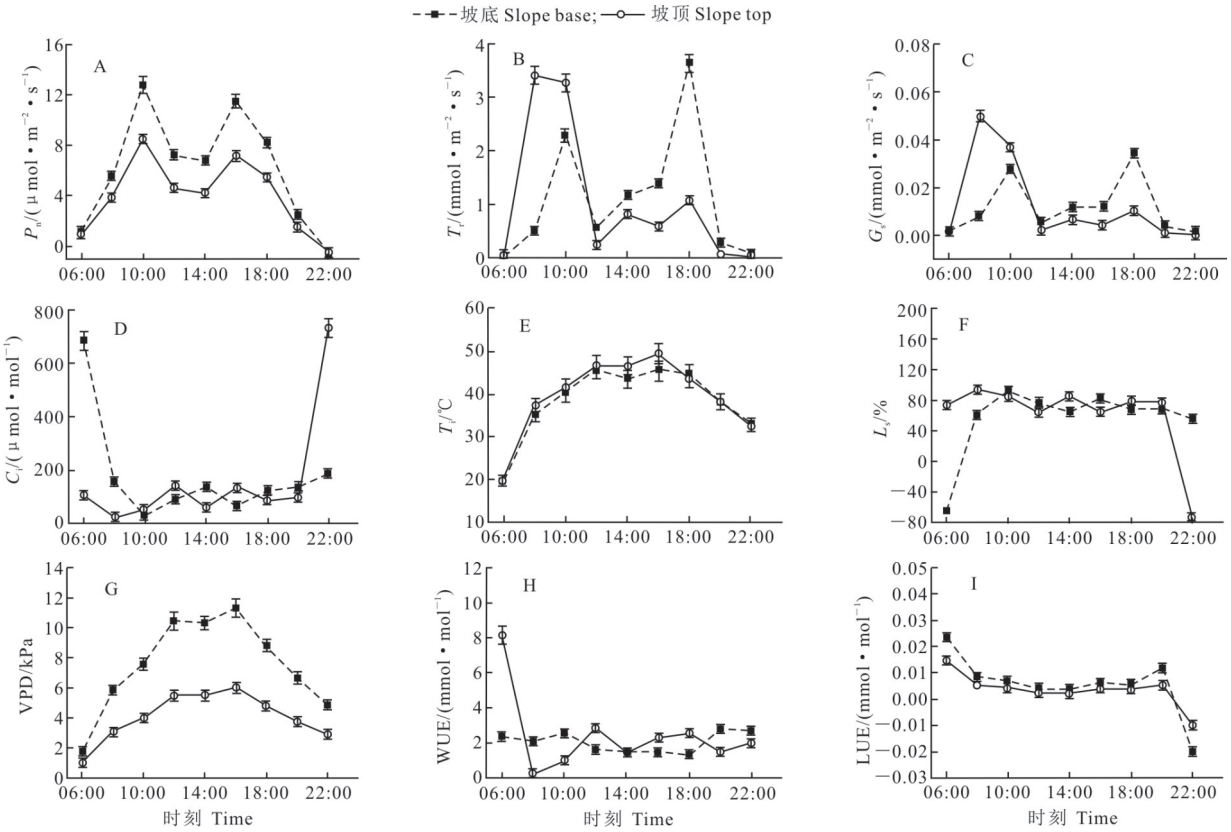


图2 不同坡位花花柴光合参数的日变化动态

Fig. 2 Diurnal variation of photosynthetic parameter in *Karelinia caspica* across different slope positions

由图2可知,卡拉麦里山荒漠区不同坡位花花柴P_n、T_r、G_s的日变化均呈双峰曲线,但峰值出现时间、峰值高低存在差异。其中,坡底和坡顶P_n的首峰和次峰值均分别出现在10:00和16:00,表现出明显的"光合午休"现象,但坡底P_n始终高于坡底;坡底T_r、G_s的首峰均出现在8:00,而坡顶均出现在

10:00，且坡底首峰值均明显高于坡顶，坡底和坡顶 T_r、G_s的次峰均出现在 18:00，并表现为坡顶明显高于坡底。坡底和坡顶花花柴 T_l和 VPD 日变化均呈单峰曲线，随大气温度的升高，T_l升高，环境 VPD 增大，两者均在 16:00 达到峰值，之后随气温下降而降低；坡底 VPD 始终明显高于坡顶，而坡底 T_l基本上稍低于坡顶。花花柴 C_i与 L_s的日变化趋势相反，坡底 C_i在 6:00 达最高值后逐渐下降并趋于稳定，其 L_s在 6:00 为最低值而后上升并保持平稳；坡顶 C_i自 6:00 起逐渐上升，L_s则逐渐下降，分别在 22:00 达到最高值和最低值，这一现象反映出植物通过主动调节 L_s以响应环境变化，从而直接调控 C_i水平。坡顶 WUE 在早晨 6:00 出现峰值，之后迅速降低，8:00 达到最低之后又缓慢升高，上午的 WUE 总体高于下午，而坡底 WUE 变化平缓，波动较小；不同坡位 LUE 日变化均呈单峰曲线，自 6:00 起逐渐下降后缓慢回升，20:00 后再次下降。另外，表 2 显示，坡底花花柴 P_n、VPD 日均值显著高于坡顶（$P<0.05$），而其 L_s、WUE 日均值显著低于坡顶，其余参数日均值在坡位间无显著差异（$P>0.05$）。

表 2　不同坡位花花柴光合参数日均值的比较

Table 2　Comparison of daily mean values of photosynthetic parameter of *Karelinia caspica* at different slope positions

坡位 Slope position	净光合速率（P_n）/（μmol·m^{-2}·s^{-1}） Net photosynthetic rate	蒸腾速率（T_r）/（mmol·m^{-2}·s^{-1}） Transpiration rate	气孔导度（G_s）/（mmol·m^{-2}·s^{-1}） Stomatal conductance
坡底 Slope base	6.14±4.24 a	1.10±1.19 a	0.01±0.01 a
坡顶 Slope top	3.98±2.85 b	1.06±1.35 a	0.01±0.02 a
坡位 Slope position	**叶片温度（T_l）/℃ Leaf temperature**	**胞间 CO_2浓度（C_i）/（μmol·mol^{-1}） Intercellular CO_2 concentration**	**气孔限制值（L_s）/% Stomatal limitation value**
坡底 Slope base	38.47±8.45 a	179.34±195.228 a	56.04±15.53 b
坡顶 Slope top	39.49±9.07 a	159.61±218.14 a	61.14±17.05 a
坡位 Slope position	**叶面蒸汽压亏缺（VPD）/kPa Leaf vapor pressure deficit**	**水分利用效率（WUE）/（mmol·mol^{-1}） Water use efficiency**	**光能利用效率（LUE）/（mmol·mol^{-1}） Light use efficiency**
坡底 Slope base	7.51±3.08 a	2.05±0.58 b	0.005±0.009 a
坡顶 Slope top	4.05±1.57 b	2.44±2.30 a	0.003±0.005 a

注：同列数据后标不同小写字母表示同一光合参数不同坡位间存在显著差异（$P<0.05$）。

Note: Different lowercase letters after the data in the same column indicate significant differences in the same photosynthetic parameter among different slope positions ($P<0.05$).

2.3　不同坡位花花柴立地环境因子的日变化特征

图 3 表明，卡拉麦里山荒漠区不同坡位花花柴立地环境因子 PAR、T_a、RH、C_a的日变化整体均呈单峰曲线，但坡底与坡顶的峰值出现时间存在差异。其中，坡底和坡顶的 PAR 峰值分别出现在 14:00 和 12:00，分别为 2 007 和 1 965 μmol/（m^2·s），坡底稍高于坡顶，且坡底峰值出现时间较坡顶滞后 2 h，但 PAR 日均值在坡位间无显著差异（表 1）；坡底和坡顶的 T_a均在 16:00 达到峰值，坡顶高于坡底，日均值也表现为坡顶（43 ℃）显著高于坡底（38 ℃）；坡底和坡顶的 RH 在 6:00－22:00 整体呈下降趋势，于 6:00 达到峰值，且坡底 RH 日均值（8.5%）显著高于坡顶（3.5%）；坡底和坡顶 C_a的日变化呈波动状态，在 22:00 出现峰值，且坡底日均值（401.10 μmol/mol）显著高于坡顶（389.75 μmol/mol）。

同时，在坡底和坡顶环境下，环境因子之间的相关性趋势基本相同，但在相关强度（相关系数大小）和显著性方面存在差异（表 3）。其中，PAR 与 C_a在坡底呈极显著负相关（$P<0.01$），在坡顶呈显著负相关（$P<0.05$）；T_a与 C_a在坡底呈显著负相关（$P<0.05$），在坡顶为不显著负相关；RH 与 SMC 在坡底呈不显著正相关，在坡顶呈显著正相关（$P<0.05$）；C_a与 SMC 在坡底和坡顶均不显著正相关。

2.4　不同坡位花花柴光合参数与环境因子的关系

花花柴光合参数与其立地环境因子息息相关，但相关强度不同。由表 4 可见，P_n在坡底和坡顶均与 PAR 呈极显著正相关（$P<0.01$），与 T_a呈显著正相关（$P<0.05$），但与 C_a呈极显著负相关；T_r在两个坡位均与 C_a呈显著负相关，与其他环境因子则无显著相关性；G_s仅在坡底与 C_a呈显著负相关；在坡底环境下，C_i不仅与 T_a呈极显著负相关，也与 RH 呈极显著正相关，而在坡顶仅与 C_a呈显著正相关；L_s在坡底与 T_a呈极显著正相关，但与 RH 呈极显著负相关，而在坡顶则无显著相关性；WUE 在坡底与 PAR 呈显著负相关，与 C_a呈显著正相关，在坡顶与 RH 呈显著正相关；LUE 在坡底与 PAR 和 T_a均呈显著负相关，与 C_a呈极显著正相关，在坡顶仅与 C_a呈显著正相关。

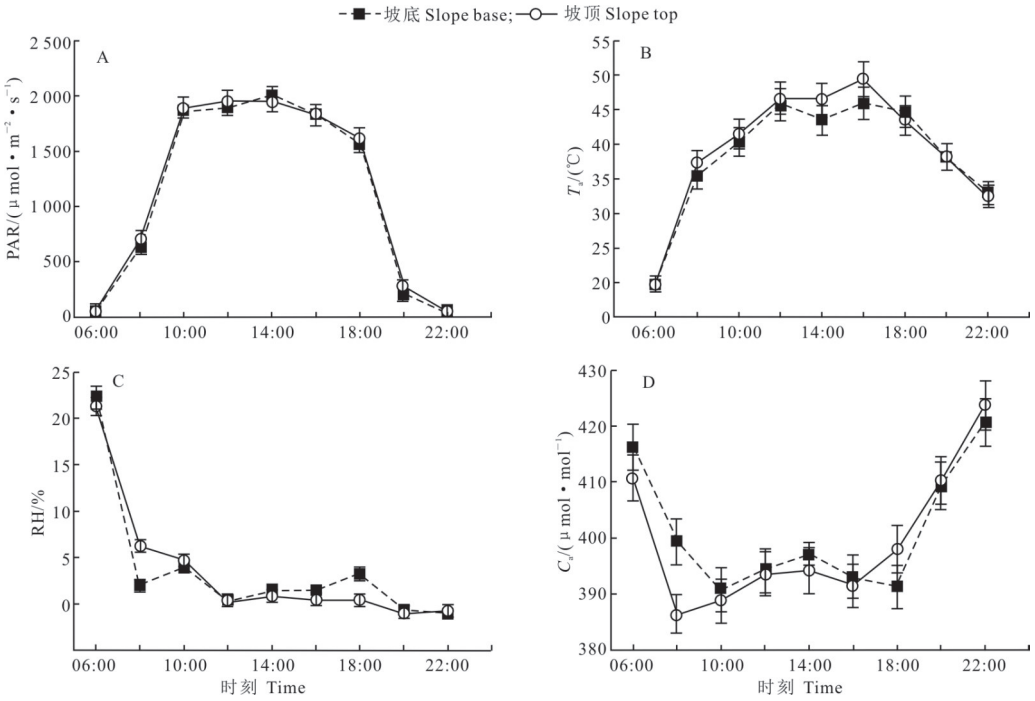


图 3 坡底与坡顶花花柴环境因子的日变化

Fig. 3 Diurnal variations of environmental factors in *Karelinia caspica* at slope base and slope top

表 3 不同坡位花花柴环境因子之间的相关系数

Table 3 Correlation coefficients among environmental factors of *Karelinia caspia* across different slope positions

生境 Habitat	环境因子 Environmental factor	PAR	T_a	RH	C_a	SMC
坡底 Slope base	PAR	1				
	T_a	0.811**	1			
	RH	−0.321	−0.765*	1		
	C_a	−0.906**	−0.791*	0.320	1	
	SMC	−0.597	−0.827**	0.588	0.502	1
坡顶 Slope top	PAR	1				
	T_a	0.849**	1			
	RH	−0.40	−0.779*	1		
	C_a	−0.763*	−0.62	0.09	1	
	SMC	−0.59	−0.810**	0.749*	0.18	1

注:*. $P<0.05$,显著相关;**. $P<0.01$,极显著相关;表4同。

Note:*. $P<0.05$, significantly correlated;**. $P<0.01$, highly significantly correlated; The same as in Table 4.

表 4 不同坡位花花柴光合参数与其环境因子的相关系数

Table 4 Correlation coefficients between the photosynthetic parameters of *Karelinia caspia* and its environmental factors across different slope positions

生境 Habitat	指标 Parameter	P_n	T_r	G_s	C_i	L_s	WUE	LUE
坡底 Slope base	PAR	0.873**	0.626	0.594	−0.602	0.434	−0.718*	−0.689*
	T_a	0.689*	0.553	0.481	−0.891**	0.801**	−0.611	−0.725*
	RH	−0.229	−0.150	−0.114	0.911**	−0.962**	0.131	0.387
	C_a	−0.931**	−0.729*	−0.720*	0.638	−0.448	0.673*	0.858**
	SMC	0.452	−0.494	−0.357	0.624	−0.576	0.610	0.469
坡顶 Slope top	PAR	0.865**	0.280	0.145	−0.457	0.314	−0.349	−0.486
	T_a	0.700*	0.170	0.069	−0.267	0.128	−0.663	−0.295
	RH	−0.222	0.057	0.112	−0.236	0.315	0.780*	−0.226
	C_a	−0.842**	−0.690*	−0.633	0.759*	−0.613	0.400	0.727*
	SMC	−0.410	0.295	0.399	0.049	0.006	0.369	0.118

多元线性回归分析是在控制或排除了其他自变量的影响后，评估单个自变量对因变量的净效应。表5拟合了影响不同坡位花花柴净光合速率的环境因素，结果表明坡底和坡顶的环境因素分别可以解释97.2%，96.1%对其P_n的影响效应。

表 5　不同坡位净光合速率(P_n)与其生境因子的多元线性回归方程

Table 5　Multiple linear regression equations of net photosynthetic rate (P_n) and its habitat factors across different slope positions

生境 Habitat	回归方程 Regression equation	R^2	F	P
坡底 Slope base	P_n=0.009PAR+0.698 T_a+0.382 RH−0.074 C_a+2.175 SMC−69.45	0.972	20.68	0.006
坡顶 Slope top	P_n=0.004PAR+0.735 T_a+0.189 RH−0.059 C_a+2.458 SMC−45.22	0.961	14.78	0.012

通径分析是利用通径系数分析变量间相关关系的方法。本研究在相关分析与多元回归分析的基础上，利用通径分析对环境因子与P_n之间的相关性进行分割，以量化各环境因子对P_n的直接效应与间接效应。直接效应表示某个环境因子对P_n的直接影响，间接效应表示环境因子通过其他中介变量对P_n产生的间接影响之和。通径分析结果（表6）显示，坡底PAR、T_a、RH、SMC对P_n的直接效应均为正值，而C_a对P_n的直接效应在坡底和坡顶均为负值。决策系数（$R^2_{(i)}=2P_ir_iy-P_i^2$，其中P_i为自变量i对因变量的直接通径系数，r_iy为自变量i与因变量的Pearson相关系数）是通径分析中的决策指标，是自变量对因变量综合作用的排序，决策系数最大的为主要决策变量，而决策系数小且为负值的为主要限制变量。花花柴立地各环境因子对其P_n的决策系数在坡底表现为C_a>PAR>T_a>SMC>RH，在坡顶表现为PAR>C_a>T_a>RH>SMC。说明在坡底环境下，C_a对P_n的综合影响最大，但由于其直接效应为负，C_a是主要限制变量；PAR、T_a、SMC和RH的决策系数相对较小，但均为正值，说明其对P_n有正向贡献，但贡献程度依次降低。而在坡顶环境下，PAR对P_n的综合影响最大，且直接效应为正，因此PAR是主要决策变量（促进因子）；C_a的决策系数次之，但直接作用为负，C_a是次要限制变量；SMC的决策系数最小，且为负值，因此SMC是主要限制变量。

表 6　环境因子对不同坡位花花柴净光合速率调控作用的通径分析

Table 6　Path analysis of the regulatory effects of environmental factors on the net photosynthetic rate of *Karelinia caspia* across different slope positions

生境 Habitat	变量 Variable	直接效应 Direct effect	间接效应 Indirect effect						
			∑	PAR	T_a	RH	C_a	SMC	R^2
坡底 Slope base	PAR	0.421	0.452		0.149	0.024	−0.398	0.541	0.549
	T_a	0.222	0.467	0.281		0.069	−0.462	0.33	0.252
	RH	0.105	−0.334	0.246	0.241		−0.823	−0.196	−0.059
	C_a	−0.385	−0.546	−0.384	−0.389	−0.384		0.926	0.569
	SMC	0.284	−0.736	−0.186	−0.214	−0.036	0.24		−0.338
坡顶 Slope top	PAR	0.484	0.381		0.081	−0.032	−0.397	0.821	0.491
	T_a	0.205	0.495	0.309		−0.074	−0.21	−0.009	0.245
	RH	0.062	−0.284	−0.085	−0.077		0.239	0.011	−0.032
	C_a	−0.314	−0.528	−0.301	−0.123	−0.015		0.017	0.430
	SMC	0.231	−0.641	0.147	−0.085	0.007	0.066		−0.242

注：∑表示间接作用总和。

Note: ∑ indicates total indirect effects.

3　讨　论

3.1　荒漠区典型坡面系统中花花柴“光合午休”的坡位分异

植物通过多维策略应对环境胁迫。“光合午休”作为平衡光能捕获与碳代谢保护的关键机制，其表现受植物种类、生长阶段及环境条件的动态调控，并深刻影响物质积累与生理代谢过程[12]。本研究观察到，卡拉麦里山不同坡位花花柴P_n的日变化均呈双峰型，表明其通过主动调节光合生理活动以适应午间高温强光环境，避免光系统受损。“光合午休”期间P_n的下降通常归因于气孔限制与非气孔限制两类机制[13]。气孔限制表现为P_n与C_a同步下降且L_s升高，多由环境因子直接抑制G_s所致；非气孔

限制则表现为P_n下降但C_i稳定或升高,L_s降低,主要反映叶肉细胞光合活性的下降[14]。本研究进一步发现,花花柴P_n呈现出显著的坡位分异特征。坡顶午间P_n低谷值较坡底显著降低($P<0.05$),表明双峰出现时间(10:00主峰、18:00次峰)是植物对干旱区光温节律协同适应的结果。10:00主峰的形成源于光能捕获与水分条件的时空耦合:此时PAR达到光饱和(坡底PAR为1 863 μmol/(m²·s),坡顶为1 895 μmol/(m²·s)),驱动光反应速率快速上升,而坡底高土壤含水量维持气孔开放,保障CO_2扩散效率占主导地位[15],同时内源生理节律调控的光合酶活性与光强升高同步,共同推动P_n达到峰值[16]。18:00次峰产生则与PAR(坡底1 565 μmol/(m²·s),坡顶1 626 μmol/(m²·s))及代谢抑制解除密切相关,午后气温下降、蒸腾驱动VPD降低,坡顶晨间气孔开放积累的CO_2可在午后部分开放气孔时维持羧化效率,形成"午后光合回弹"现象[17];同时,午间强光导致的光抑制在18:00逐渐解除,PSⅡ活性提升,非气孔限制减弱[17]。花花柴光合坡位分异的驱动机制在于土壤水分主导的"气孔-代谢"权衡,坡底高SMC通过维持气孔开放(G_s日均值0.015 μmol/(m²·s)),使午间光合抑制以非气孔限制为主(C_i降幅有限),而坡顶低SMC(11.10%)触发了ABA信号介导的气孔收缩,导致"气孔-代谢"双重抑制[18]。这种分异模式与沙棘[19]、旱柳[20]等荒漠植物的水分响应策略一致,反映了"光系统-水分-气孔"级联效应对"光合午休"时空分异的调控作用。

3.2 荒漠区典型坡面系统中花花柴水分利用效率和光能利用效率特征

WUE的优化本质是光合碳同化与蒸腾耗水的动态博弈,其提升依赖于光合系统对光、温、水条件的适应性调节及植物生理对资源权衡的重构[21]。本研究发现,随着PAR逐渐增强,荒漠区典型坡面系统中T_a升高,花花柴T_r持续增大。在10:00前,坡底花花柴T_r的增长幅度大于P_n,导致WUE持续下降,这与干旱条件下棉花叶片的光合响应特征类似[22];午后PAR减弱,P_n和T_r均呈下降趋势,但T_r降幅更为显著,使得WUE回升缓慢,表明花花柴可能通过调节午后气孔减少水分流失,以优化水分利用策略[4]。全天来看,坡顶WUE最高值出现在6:00,上午总体高于下午;不同坡位对比显示,坡底WUE日均值显著低于坡顶。进一步分析发现,坡底蒸腾作用明显强于坡顶,这是导致其水分利用效率较低的直接原因。干旱环境下的植物通常通过降低G_s来提高WUE[23],这与FARQUHAR等[18]的观点一致,即水分胁迫下植物倾向于减少气孔开放以维持碳固定,进而提升水分利用效率。

LUE反映植物对光能的转化能力,其变化受PAR和P_n的共同影响。本研究中,花花柴的LUE在上午较高,下午随PAR增强而降低,这是由于下午时段P_n的降低速度快于PAR的减弱,光抑制或高温导致光合效率下降[24]。类似地,甜樱桃树形调整试验表明,合理的光照分布可提高LUE[25],乔木的冠层结构有助于增强其光能捕获效率[26]。因此,冠层结构的优化是提高光能利用的重要途径。尽管不同植物在相同光环境下LUE的差异可能较小,其光合机制具有相似的适应性,但水分条件的差异仍可能通过影响气孔行为间接调控LUE[27]。本研究中,坡底和坡顶的花花柴在区域分布上表现出显著的水分差异,坡底土壤水分和空气相对湿度高于坡顶,使得不同坡位间呈现不同的LUE。以上结果表明,花花柴的WUE和LUE的变化受环境因子(光照、水分)及自身生理的综合调控。

3.3 荒漠区典型坡面系统中花花柴净光合速率与环境因子的关系

植物的光合特性受PAR、T_a、C_a、RH、SMC等因子的协同影响,其影响作用因生境异质性而表现出显著的分异特征。植物P_n能整体反映叶片尺度上的碳获取与呼吸消耗的动态平衡,是评估植物生理状态、环境适应能力及初级生产力的关键生理参数。本研究中,坡底和坡顶环境下P_n与PAR均呈显著正相关,坡底和坡顶PAR对P_n的直接效应为正值,表明PAR是影响花花柴P_n的重要因子。温度通过影响光合生理过程中的酶活性进而影响光合速率,这与王娟等[28]和魏可新等[29]的研究结果一致;在坡底,T_a对P_n的直接效应为正值,决策系数大小仅次于该环境下的PAR,成为该生境下P_n的主要影响因子之一。C_a通过影响G_s和C_i来影响P_n[30],在坡底和坡顶的直接效应均为负值,C_a对P_n有负向抑制作用,说明花花柴在环境胁迫下维持G_s和羧化速率,以稳定碳同化能力,从而缓冲了C_a变化对P_n的直接影响。RH与P_n的相关性虽不显著,但通径分析表明其仍对P_n有一定的直接效应,属于次要影响因子。坡底的SMC高于坡顶,其对P_n具有正向直接效应,这与潘新宇等[30]的研究相符;SMC的提升可能通过促进蒸腾与水分供应来增强光合作用。

此外，土壤体积质量的差异也可能导致土壤持水性降低，从而导致 WUE 降低而产生对 P_n 的限制作用[31]。植物光合和生长发育的综合调控，其主导因子常因生境而异[32]。本研究中，坡底花花柴的 P_n 主要受 C_a 限制，并受 PAR、T_a 以及 SMC 的协同促进；而坡顶 P_n 则以 PAR 为主要促进因子，C_a 和 SMC 则表现为限制作用。这表明影响花花柴光合特性的关键环境因子在不同坡位间存在明显分异。

4　结　论

新疆卡拉麦里山丘陵地带典型沟谷区内，不同坡位花花柴的 PAR、T_r 与 G_s 日变化均表现为双峰曲线型，反映出其光合作用存在明显的时空限制。由于不同坡位在光强、土壤水分等关键环境因子差异，导致不同坡位花花柴形成光合特性的坡位分异现象。在水分条件相对较好的坡底，花花柴的光合调节机制较为复杂，其 G_s 受 PAR、SMC、C_a 及 T_a 等多因素共同调节，表现出较强的生理可塑性；而在土壤干旱较为严重的坡顶，花花柴受到持续水分胁迫，其光合特性主要以 PAR、C_a 和 T_a 驱动的气孔限制为主导，反映出植株在缺水环境下形成减少蒸腾、维持生存为主的适应性响应，因此荒漠干旱区不同坡位花花柴的光合特性和环境限制表现出坡位分异特征。

[参考文献]

[1] 徐靖辰，王彦芹. 荒漠植物花花柴耐高温相关基因 *HTR* 的克隆及表达模式分析[J]. 塔里木大学学报，2023，35(1)：31-38.
XU J C，WANG Y Q. Cloning and expression pattern analysis of the gene *HTR* related to high temperature tolerance in the desert plant *Karelinia capsica*[J]. Journal of Tarim University，2023，35(1)：31-38.

[2] 黄婉夷，李文龙，王彦芹. 花花柴热形态发生基因 *KcPIF4* 克隆及耐热性分析[J]. 西北植物学报，2024，44(10)：1606-1615.
HUANG W Y，LI W L，WANG Y Q. Cloning and heat tolerance analysis of the thermomorphogenesis gene *KcPIF4* in *Karelinia capsica*[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica，2024，44(10)：1606-1615.

[3] 孙安安，智颖飙，姜平平，等. 西鄂尔多斯 4 种荒漠植物光合作用特征与差异性[J]. 生态学报，2019，39(13)：4944-4952.
SUN A A，ZHI Y B，JIANG P P，et al. Characteristics of and differences in photosynthesis in four desert plants in western Ordos[J]. Acta Ecologica Sinica，2019，39(13)：4944-4952.

[4] 许建新，徐桂红，袁玲，等. 云南无忧花光合速率日变化及其与环境因子的关系研究[J]. 亚热带植物科学，2025，54(3)：292-296.
XU J X，XU G H，YUAN L，et al. Relationship between diurnal changes of photosynthetic rate and environmental factors of *Saraca griffithia*[J]. Subtropical Plant Science，2025，54(3)：292-296.

[5] 许疆维，孙万豪，吴文博，等. 干旱高温对沙漠植物花花柴光合作用的影响[J]. 分子植物育种，2019，17(12)：4089-4095.
XU J W，SUN W H，WU W B，et al. Effect of high temperature and drought on the photosynthesis of desert plant *Karelinia caspia*（Pall.）Less[J]. Molecular Plant Breeding，2019，17(12)：4089-4095.

[6] 贺畅，张运春. 不同生境下喜旱莲子草光合特征及其生长策略[J]. 绿色科技，2024，26(18)：1-6.
HE C，ZHANG Y C. Photosynthetic characteristics and growth strategies of *Alternanthera philoxeroides* in different habitats[J]. Green Technology，2024，26(18)：1-6.

[7] 张月萍，张梦婷，李敏瑄，等. 不同生境下木棉幼苗叶性状和光合特性研究[J]. 西部林业科学，2024，53(2)：64-71.
ZHANG Y P，ZHANG M T，LI M X，et al. Leaf characters and photosynthetic characteristics of *Bombax ceiba* L. seedlings in different habitats[J]. Journal of West China Forestry Science，2024，53(2)：64-71.

[8] 高渐飞，周玮，陈绍华，等. 黑老虎光合日变化及土壤水分对其光合特性的影响[J]. 中国南方果树，2021，50(3)：80-86.
GAO J F，ZHOU W，CHEN S H，et al. Diurnal variation of photosynthesis and effects of soil moisture on photosynthetic characteristics in *Kadsura coccinea*[J]. South China Fruits，2021，50(3)：80-86.

[9] 朱珊珊，米俊珍，赵宝平，等. 干旱胁迫下腐植酸对燕麦光合特性和内源激素的影响[J]. 西北农林科技大学学报（自然科学版），2023，51(1)：24-30，39.
ZHU S S，MI J Z，ZHAO B P，et al. Effects of humic acid on photosynthesis and endogenous hormones of oat under drought stress[J]. Journal of Northwest A&F University（Natural Science Edition），2023，51(1)：24-30，39.

[10] 毕愿坤，李丽，朱传应，等. 生境、温度及外源激素对花花柴花器官发育的影响[J]. 生物技术通报，2021，37(4)：28-34.
BI Y K，LI L，ZHU C Y，et al. Effects of habitat，temperature and exogenous hormones on the organ development of *Karelinia caspia*[J]. Biotechnology Bulletin，2021，37(4)：28-34.

[11] 李良安，黎萱，王平，等. 高寒湿地退化对土壤有机碳组分的影响[J]. 国土与自然资源研究，2025(5)：51-54.
LI L A，LI X，WANG P，et al. Effects of alpine wetland degradation on soil organic carbon components[J]. Territory & Natural Resources Study，2025(5)：51-54.

[12] 呼亚捷，孙英华，吴正保，等. 南疆地区 4 个鲜食枣品种（系）光合特性研究[J]. 贵州农业科学，2024，52(4)：73-80.
HU Y J，SUN Y H，WU Z B，et al. Study on photosynthetic characteristics of four fresh jujube varieties（lines）in southern Xinjiang[J]. Guizhou Agricultural Sciences，2024，52(4)：73-80.

[13] 许殊. 重庆市常见园林植物光合和生理生态特性[J]. 江苏农业科学，2016，44(8)：281-285.
XU S. Photosynthetic and physio-ecological characteristics of

common landscape plants in Chongqing[J]. Jiangsu Agricultural Sciences,2016,44(8):281-285.

[14] 常乐乐,范子晗,梁昊枫,等. 干旱胁迫对甘草幼苗光合特性及根系吸水的影响[J]. 草业科学,2024,41(2):382-393.
CHANG L L,FAN Z H,LIANG H F,et al. Effects of drought stress on photosynthetic characteristics and root water absorption of *Glycyrrhiza uralensis*[J]. Pratacultural Science,2024,41(2):382-393.

[15] 黄雅茹,刘芳,马迎宾,等. 乌兰布和沙漠霸王与白刺秋季光合日变化特征比较[J]. 甘肃农业大学学报,2016,51(4):78-83.
HUANG Y R,LIU F,MA Y B,et al. A comparison diurnal variations of photosynthetic characteristics of *Nitraria tangutorum* and *Sarcozrgium xanthoxylon* in autumn in Ulanbuh desert[J]. Journal of Gansu Agricultural University,2016,51(4):78-83.

[16] 刘芳,黄雅茹,陈海玲,等. 内蒙古乌兰布和沙漠主要灌木光合日变化特征比较研究[J]. 水土保持研究,2015,22(3):155-162.
LIU F,HUANG Y R,CHEN H L,et al. Comparative study on diurnal variation characteristics of photosynthesis of main shrubs in Ulanbuh desert in Inner Mongolia[J]. Research of Soil and Water Conservation,2015,22(3):155-162.

[17] 郭金丽,李连国,李爽,等. 西北干旱地区不同栽植方式葡萄叶幕微气候及光合日变化规律研究[C]//"现代果业标准化示范区创建暨果树优质高效生产技术"交流会论文汇编. 呼和浩特:内蒙古农业大学农学院,2014:20-25.
GUO J L,LI L G,LI S,et al. A study on canopy microclimate and diurnal variation of photosynthesis of grapes at different cultivation patterns in northwest arid areas [C]//Proceedings of Symposium on Standardized Demonstration Zone Construction of Modern Fruit Industry and High-Quality & Efficient Production Technology. Hohhot:College of Agronomy,Inner Mongolia Agricultural University,2014:20-25.

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

[19] 夏宣宣,吴芹,张光灿,等. 土壤水分对沙棘光合日变化的影响[J]. 山东建筑大学学报,2015,30(5):441-444.
XIA X X,WU Q,ZHANG G C,et al. Effects of soil moisture on diurnal variation of photosynthesis in *Hippophae rhamnoides* L. [J]. Journal of Shandong Jianzhu University,2015,30(5):441-444.

[20] 胡耀芳,李奥,殷佳慧,等. 基于转录组的ABA介导的旱柳枝条失水响应[J]. 北京林业大学学报,2025,47(3):19-27.
HU Y F,LI A,YIN J H,et al. Transcriptome based ABA mediated dehydration response of *Salix matsudana* branches[J]. Journal of Beijing Forestry University,2025,47(3):19-27.

[21] 李雪娇. 黑河下游极端干旱区胡杨净光合速率日变化及主要影响因子[D]. 太原:山西大学,2021.
LI X J. Diurnal variation in net photosynthetic rate and main influencing factors of *Populus euphratica* in extremely arid region of the lower Heihe River[D]. Taiyuan:Shanxi University,2021.

[22] 简金金,崔宁,刘天阳,等. 干旱与下部遮阴对棉花上部叶片光能利用能力的影响[J]. 棉花学报,2025,37(2):141-152.
IAN J J,CUI N,LIU T Y,et al. Effects of drought and lower canopy shading on the light energy utilization capacity of upper leaves in cotton[J]. Cotton Science,2025,37(2):141-152.

[23] 郭志鹏,李盼,胡发龙,等. 绿洲灌区玉米光能利用与水分生产效益对地膜秸秆带状覆盖的响应[J]. 玉米科学,2024,32(9):59-69.
GUO Z P,LI P,HU F L,et al. Response of light use efficiency and water production efficiency of maize in oasis irrigation areas to strip mulching with plastic film and straw[J]. Journal of Maize Sciences,2024,32(9):59-69.

[24] 杨怡帆,杨梦宇,徐赁赟,等. 不同光质对设施高架基质栽培草莓生长及光能利用的影响[J/OL]. 西北农业学报,2025,34(11):1-10.(2025-06-06)[2025-06-17]. https://link.cnki.net/urlid/61.1220.S.20250605.1617.002.
YANG Y F,YANG M Y,XU L Y,et al. Effects of different light qualities on growth and light energy utilization of strawberry cultivated in elevated substrate under facility conditions [J/OL]. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica,2025,34(11):1-10.(2025-06-06)[2025-06-17]. https://link.cnki.net/urlid/61.1220.S.20250605.1617.002.

[25] 闫卓洋,尹欣,安峰,等. 幼园甜樱桃不同树形光能截获率果实产量和生产效率的研究[J]. 农业与技术,2025,45(4):13-21.
YAN Z Y,YIN X,AN F,et al. Light interception,fruit yield,and production efficiency of young *Prunus avium* orchards under different training systems[J]. Agriculture and Technology,2025,45(4):13-21.

[26] 杨丽,毛梦圆,郭嘉龙,等. 杉木不同冠层高度的水力结构和光合特性[J]. 森林与环境学报,2024,44(5):468-475.
YANG L,MAO M Y,GUO J L,et al. Hydraulic architecture and photosynthetic characteristics of Chinese fir at different canopies heights[J]. Journal of Forest and Environment,2024,44(5):468-475.

[27] 张帅. 环境因子对琼枝生长与光合生理的影响[D]. 海南三亚:海南热带海洋学院,2023.
ZHANG S. Effects of environmental factors on growth and photosynthetic physiology of *Betaphycus gelatinae*[D]. Sanya Hainan:Hainan Tropical Ocean University,2023.

[28] 王娟,张登山,肖元明,等. 长期围封后高寒草原赖草光合特征及其与环境因子的关系[J]. 应用与环境生物学报,2025,31(4):571-581.
WANG J,ZHANG D S,XIAO Y M,et al. Photosynthetic characteristics of *Leymus secalinus* and its relationship with environmental factors after long-term grazing exclusion in an alpine steppe[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology,2025,31(4):571-581.

(下转第92页)