

淹水胁迫对杨树幼苗叶绿素荧光及碳氮磷化学计量特征的影响

刘俊龙¹ 孙 慧¹ 吴中能¹ 苗婷婷¹ 宋楠楠¹ 苏晓华^{2,3} 丁昌俊^{1,2,3,4*}

(1. 安徽省林业科学研究院, 合肥 230088; 2. 林木遗传育种全国重点实验室, 中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091; 3. 国家林业和草原局滨海林业研究中心, 中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091; 4. 南京林业大学南方现代林业协同创新中心, 南京 210037)

摘 要 为探究杨树对淹水胁迫的生理响应, 本研究选取湘林 90 (*Populus deltoides* ‘Xianglin 90’, 编号 XL90)、江淮 1 号杨 (*P. deltoides* ‘Jianghuai No.1’, 编号江 1)、皖林 1 号杨 (*P. deltoides* ‘Wanlin No.1’, 编号皖 1)、2025 杨 (*P. deltoides* ‘Zhonghe 1’, 编号 2025) 及巨霸杨 (*P. deltoides* ‘Nanyang 1’, 编号巨霸) 5 个主栽杨树品种 1 年生苗木为材料, 采用双因素 (品种×淹水) 完全随机设计, 设置正常灌溉 (CK)、浅度淹水 (DSY) 和深度淹水 (GSY) 3 种处理, 测定生长指标、叶绿素荧光参数及叶、茎、根器官的碳 (C)、氮 (N)、磷 (P) 含量及计算其化学计量比。结果表明: 淹水胁迫显著降低各杨树品种的成活率, 并抑制树高与地径增长。品种间耐淹性差异显著: XL90 在 GSY 下成活率 (67%) 及生长表现相对较好; 巨霸在 DSY 下成活率最高 (83%), 但对 GSY 敏感; 江 1、皖 1 和 2025 在 2 种淹水处理下生长均严重受抑, 且 DSY 下因存活率较低, 其生长指标均值可能存在个体偏差。叶绿素荧光分析显示, GSY 处理显著降低各品种的实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 和光化学淬灭系数 (q_p), 而 DSY 处理的 q_p 虽较 CK 有所降低, 但差异不显著。淹水胁迫显著改变各器官 C、N、P 含量, 表现为叶片 C 含量上升、N 含量下降 (除皖 1 外), 茎与根的 N 含量上升; 除江 1 外, 根 P 含量均呈升高趋势。化学计量分析显示, 多数品种叶片的 C:N (质量比) 和 N:P (质量比) 随淹水加剧显著变化, 而 C:P (质量比) 响应则表现出明显的品种特异性。综合各项指标, 5 个杨树品种的耐淹性排序为 XL90>巨霸>2025>江 1>皖 1。本研究从光合生理与生态化学计量学角度揭示了杨树响应淹水胁迫的品种差异机制。

关键词 淹水胁迫; 杨树; 叶绿素荧光; 碳氮磷含量; 化学计量比

中图分类号: Q945.11 文献标志码: A doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2026.04.011

Effects of Waterlogging Stress on Chlorophyll Fluorescence and Stoichiometric Characteristics of Carbon, Nitrogen, and Phosphorus in Poplar Seedlings

LIU Junlong¹ SUN Hui¹ WU Zhongneng¹ MIAO Tingting¹Song Nannan¹ SU Xiaohua^{2,3} DING Changjun^{1,2,3,4*}

(1. Anhui Academy of Forestry, Hefei 230088; 2. State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091; 3. Coastal Forestry Research Center, National Forestry and Grassland Administration, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091; 4. Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037)

Abstract This study adopted a two-factor (cultivar and waterlogging) completely randomized design to elucidate the responses of poplar trees to waterlogging stress. One-year-old seedlings of five main poplar cultivars—*Populus deltoides* ‘Xianglin 90’ (XL90), *P. deltoides* ‘Jianghuai No.1’ (JH1), *P. deltoides* ‘Wanlin No.1’ (WL1), *P. deltoides* ‘Zhonghe 1’ (2025), and *P. deltoides* ‘Nanyang 1’ (Juba)—were subjected to three treatments: normal irrigation (CK), shallow waterlogging (DSY), and deep waterlogging (GSY). Growth indices and chlorophyll fluorescence parameters were systematically measured, and the carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) contents as well as their stoichiometric ratios in leaves, stems, and roots were analyzed. The

基金项目: “十四五”国家重点研发计划项目 (2021YFD2201200)。

第一作者简介: 刘俊龙 (1981—), 副研究员, 主要从事森林培育研究。

* 通信作者: E-mail: changjund@126.com。

收稿日期: 2026 年 2 月 5 日。

results showed that waterlogging stress significantly reduced the survival rate of all cultivars and inhibited the growth of tree height and basal diameter. Significant differences in waterlogging tolerance were observed among the cultivars: XL90 exhibited a relatively higher survival rate (67%) and better growth performance under GSY; Juba showed the highest survival rate (83%) under DSY but was sensitive to GSY; JH1, WL1, and 2025 experienced severe growth inhibition under both waterlogging treatments, and their mean growth parameters under DSY might be biased by individual variation due to low survival rates. Chlorophyll fluorescence analysis showed that the GSY treatment significantly decreased the actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}) and photochemical quenching coefficient (q_p) in all cultivars, whereas q_p under DSY did not decrease significantly compared with CK. Waterlogging stress significantly altered the C, N, and P contents in various organs, manifested by increased leaf C content, decreased leaf N content (except for WL1), and increased N content in stems and roots. Except for JH1, the P content in roots showed an increasing trend. Stoichiometric analysis indicated that for most cultivars, leaf C:N and N:P ratios were changed significantly with increasing waterlogging intensity, while the response of C:P exhibited clearly cultivar-specific difference. Comprehensive evaluation indicated that the waterlogging tolerance of the five poplar cultivars was ranked as XL90>Juba>2025>JH1>WL1. This study elucidated the mechanisms underlying cultivar differences in responding to waterlogging stress from the perspectives of photosynthetic physiology and ecological stoichiometry.

Key words waterlogging stress; poplar; chlorophyll fluorescence; carbon, nitrogen and phosphorus contents; ecological stoichiometry

杨树(*Populus*)是全球分布广泛、适应性强的树种,具有较强的耐水湿能力,是长江中下游平原水网区及季节性淹水滩地工业原料林与生态防护林建设的优选树种,在安徽省沿江地区已广泛栽培^[1-2]。然而,在全球变暖背景下,洪涝灾害频发,淹水胁迫已成为制约滩地杨树生长的主要逆境因子。淹水导致土壤水饱和、氧气输送受阻,根系缺氧,进而引发地上部分光合能力下降,表现为净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、叶绿素含量下降及光合酶活性受抑制,致使能量代谢异常、水分与养分失衡,最终抑制植株正常生长^[3-4]。长期淹水条件下,根系吸水吸肥能力减弱,矿质元素吸收受阻,诱导形态结构与生理代谢的适应性调整,严重时威胁杨树生存^[5-8]。此外,淹水亦削弱杨树在防风固沙、抑螺防病及水土保持等方面的生态屏障功能^[2,9]。

叶绿素荧光测定技术作为研究植物光合作用的非损伤性探针,可灵敏反映光系统 II (PS II) 的光能转化效率,已广泛应用于干旱、盐胁迫、低温及淹水等逆境生理研究^[10-13]。在逆境条件下,最大光化学效率(F_v/F_m)、实际光化学效率(Φ_{PSII})、表观光合电子传递速率(R_{ET})及光化学淬灭系数(q_p)均呈现不同程度的下降^[14-25]。淹水胁迫下,植物叶绿体功能受损,叶绿素荧光参数的变化可揭示光合机构的损伤部位及程度^[26-28]。不同耐涝性树种的 PS II 反应中心损伤可逆性存在差异:不耐淹树种如枫杨(*Pterocarya stenoptera*)和栓皮栎(*Quercus variabilis*)在淹水 5 d 后, F_v/F_m 分别降至 0.694 和

0.757,且恢复困难,最终导致死亡^[29]。随着淹水时间延长,根系功能衰退,水分与养分吸收受阻,叶片光合机构呈现渐进性损伤^[30-32]。然而,目前关于淹水胁迫下杨树叶绿素荧光参数的系统研究仍较缺乏,并且不同品种对淹水时间与强度的响应差异尚不明确。

碳(C)、氮(N)、磷(P)是植物生长发育的核心元素,其化学计量比表征生态系统养分获取、运输与储存能力;在环境变化下,各器官元素分配呈现适应性调节与耦合-解耦的动态平衡^[33-38]。淹水胁迫下,根系缺氧抑制呼吸作用及 N、P 的主动吸收,改变器官 C、N、P 的化学计量比,导致叶片 N、P 含量降低,核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶(Rubisco)活性和光合电子传递效率下降,碳同化减少;同时诱导叶绿素荧光参数 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 下降、非光化学淬灭系数(N_{pq})升高,PS II 反应中心受损,光化学效率降低^[29,35,39-40]。C、N、P 代谢失衡与叶绿素荧光变化呈显著相关,反映植物对淹水胁迫的生理响应。然而,目前淹水环境下杨树不同器官 C、N、P 的分配格局及其与叶绿素荧光参数的关系尚待深入阐明。安徽省沿江地区属亚热带湿润季风气候,河网密布、滩涂广布,是该省杨树主产区,栽培面积约占全省林地的 1/5。季节性江水上涨和夏季集中降雨是该区域杨树栽培面临的核心问题。本研究以安徽沿江地区主栽杨树品种为对象,通过设置不同淹水处理,探讨淹水胁迫下杨树叶绿素荧光参数与 C、N、P 化学计量特征的响应规律,以丰

富木本植物淹水生理生态理论,并为气候变化背景下沿江湿地杨树人工林的品种选育与栽培管理提供科学依据。

1 材料与方 法

1.1 试验地概况

试验于2025年2~8月在安徽省林业科学研究院苗圃基地($30^{\circ}57' \sim 32^{\circ}32'N$, $116^{\circ}41' \sim 117^{\circ}58'E$)进行。该地属亚热带湿润季风气候,年均气温达 $15.7^{\circ}C$,年均降水量约1 000 mm,年日照时间约2 000 h,年均无霜期228 d,平均相对湿度为77%。

1.2 试验材料与设计

供试材料为5个主栽杨树品种:湘林90(*P. deltoides* 'Xianglin 90',编号XL90)、江淮1号杨(*P. deltoides* 'Jianghuai No.1',编号江1)、皖林1号杨(*P. deltoides* 'Wanlin No.1',编号皖1)、2025杨(*P. deltoides* 'Zhonghe 1',编号2025)及巨霸杨(*P. deltoides* 'Nanyang 1',编号巨霸)。设置3种水分处理^[41]:正常灌溉(CK),保持土壤含水量为田间持

水量的70%~80%;将淹水的花盆置于特定的处理水槽中,浅度淹水(DSY),盆内积水,水面与盆沿齐平;深度淹水(GSY),水面高出土表约20 cm(图1)。试验采用完全随机设计,每个处理每个品种12株,共计180株。2025年2月底,选取长势一致、健康无病虫害的1年生杨树幼苗,统一截干保留30 cm高度,带根移栽至口径30 cm、高45 cm的塑料盆中。栽培基质按V(园土):V(草炭土):V(沙)=1:1:1混合,并添加适量基肥。混合后基质的pH为5.32,有机质、全氮、全钾、全磷、水解性氮、速效钾及速效磷含量分别为 $49.20\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、 $2.18\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、 $14.60\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、 $2.74\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、 $166\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、 $207\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、 $430\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。移栽后至淹水处理前,所有苗木置于露天环境下正常灌溉养护。6月起按试验设计进行淹水处理,淹水前苗木平均株高为 $(160.0 \pm 15)\text{ cm}$,平均地径为 $(14.12 \pm 1.18)\text{ mm}$,分别于处理后第5、15、30、45天记录各处理成活率、株高、地径,并采样测定各项指标。试验期间每日定时补水以维持处理水位,至8月底试验结束。

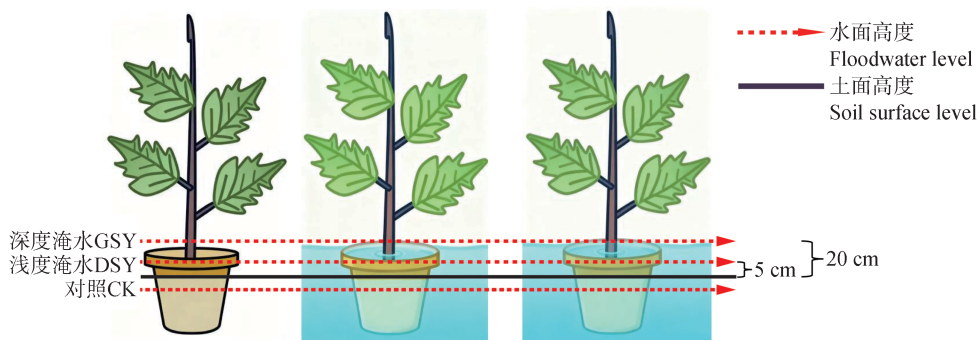


图1 淹水处理

Fig.1 Waterlogging treatments

1.3 测定内容及方法

1.3.1 叶绿素荧光参数测定

使用便携式叶绿素荧光仪(MINI-PAM-II, Heinz Walz GmbH, 德国),于处理后第5、15、30、45天天气晴朗时进行测定。仅选取具有明显绿色活性组织的植株进行测定;处理前期每处理选取成活且生长状态相对一致的植株6株;处理后期已死亡或濒死植株(叶片严重萎蔫、失绿或脱落)及无法诱导出稳定荧光信号的植株不纳入测定与统计范围,每处理选取成活植株3株。每株自顶端向下选取第5~7片成熟功能叶片进行测定。测量光为蓝色LED,波长470 nm,强度 $0.4\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,频

率20 Hz;光化光设定为 $0.05\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;最大连续光强为 $3\text{ }000\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,饱和脉冲最大光强为 $6\text{ }000\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,暗恢复延迟时间设为40 s,饱和脉冲宽度(持续时间)为20 s。暗适应时间为20 min,使用暗适应夹完全遮光。在暗适应状态下测定相对初始荧光和相对最大荧光;随后开启光化光,待荧光信号稳定后测定稳态荧光等参数,由仪器自动计算实际光化学效率(Φ_{PSII})、光化学淬灭系数(q_p)和非光化学淬灭系数(q_n)等参数。每个叶片重复测定3次,取平均值。

1.3.2 碳氮磷含量测定

淹水结束后进行破坏性取样。植株洗净后按

根、茎、叶分离,于 105 ℃杀青 30 min,随后在 75 ℃烘干至恒质量,粉碎后过 0.25 mm 筛,用于测定各部位的碳、氮、磷含量。其中,采用外加热重铬酸钾氧化-容量法测定全碳,采用硫酸消煮-凯氏定氮仪法测定全氮,采用钼锑抗比色法测定全磷^[33]。

1.3.3 生长指标调查

分别于 6 月淹水处理前和 8 月底淹水处理后测定株高与地径,并计算相对增长率。

株高相对增长率=(处理后株高-处理前株高)/处理前株高×100% (1)

地径相对增长率=(处理后地径-处理前地径)/处理前地径×100% (2)

在 8 月底淹水试验结束时记录各处理的成活植株数量,并统计成活率。

1.4 数据处理

采用 Excel 2021 整理数据,SPSS 26.0 进行方差分析:采用完全随机设计的单因素模型进行单因素方差分析,比较不同处理间的均值差异;采用

固定效应双因素模型进行双因素方差分析,检验 2 个因素的主效应及交互作用。采用 Duncan 新复极差法进行多重比较,显著性水平设定为 $P<0.05$ 。利用 Origin 2022 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 淹水胁迫对杨树生长的影响

淹水胁迫显著抑制杨树的树高和地径生长,并降低其成活率(表 1)。各杨树品种在淹水处理下的树高与地径相对增长率均显著低于 CK ($P<0.05$),降幅分别为 8.9%~83.8% 和 17.0%~75.3%。CK 下所有品种的生长指标及成活率均最优,其中江 1 与皖 1 生长表现较为突出。淹水胁迫下品种间成活率差异显著:GSY 处理下 XL90 成活率最高,较其他品种高出 34%~50%;DSY 处理下巨霸成活率达 83%,显著高于其他品种。多重比较表明,XL90 耐深度淹水能力较强,巨霸耐浅度淹水能力较好,而江 1 对 2 种淹水处理均表现敏感。

表 1 不同淹水处理对杨树生长的影响
Table 1 Effects of different waterlogging treatments on poplar growth

杨树品种 Poplar variety	处理 Treatment	树高相对增长率 Relative growth rate of tree height/%	地径相对增长率 Relative growth rate of ground diameter/%	成活率 Survival rate/%
XL90	GSY	32.02±5.06 ^{de}	24.19±3.88 ^{de}	67
	DSY	19.88±7.05 ^{def}	13.21±6.66 ^{ef}	17
	CK	40.87±9.37 ^{cd}	41.21±18.12 ^{cd}	100
江 1	GSY	10.73±5.58 ^{ef}	3.17±5.72 ^{ef}	33
	DSY	7.51±6.78 ^f	0.09±4.26 ^f	17
	CK	90.82±10.13 ^a	70.55±8.98 ^{ab}	100
皖 1	GSY	18.55±5.86 ^{def}	14.58±4.28 ^{ef}	17
	DSY	10.46±4.05 ^{ef}	12.95±5.67 ^{ef}	33
	CK	81.50±14.81 ^{ab}	88.28±11.35 ^a	100
2025	GSY	26.72±7.43 ^{def}	22.49±7.31 ^{def}	17
	DSY	17.05±4.83 ^{def}	15.69±5.10 ^{ef}	33
	CK	75.40±14.05 ^{ab}	55.39±7.16 ^{bc}	100
巨霸	GSY	18.85±5.54 ^{def}	14.40±6.55 ^{ef}	17
	DSY	26.76±8.72 ^{def}	15.34±5.26 ^{ef}	83
	CK	60.99±11.00 ^{bc}	53.05±11.17 ^{bc}	100

注:同列不同小写字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$)。GSY.深度淹水;DSY.浅度淹水;CK.正常灌溉。
Note: Different lowercase letters in the same column indicated significant differences among treatments($P<0.05$). GSY. Deep waterlogging; DSY. Shallow waterlogging; CK. Normal irrigation.

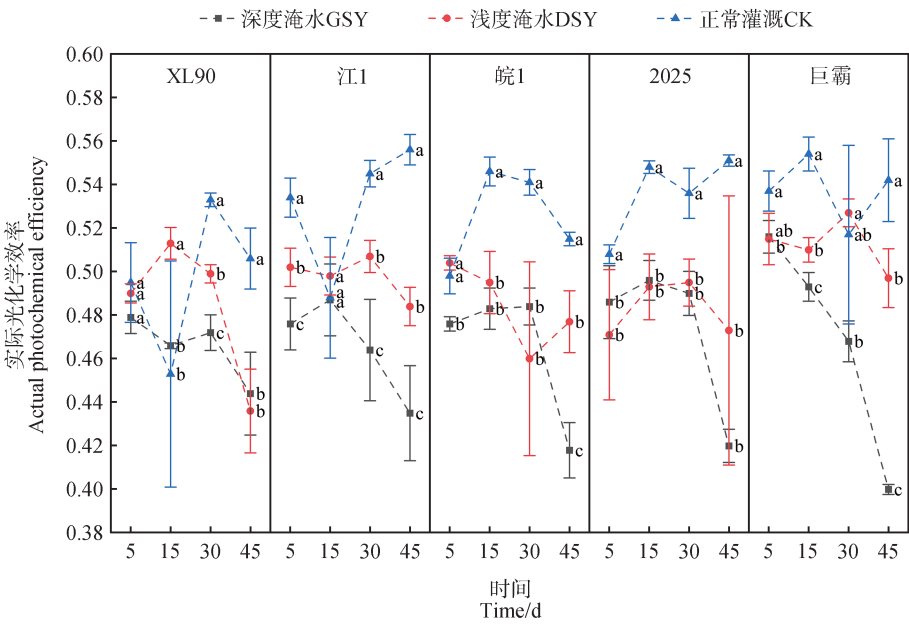
2.2 淹水胁迫对杨树叶绿素荧光参数的影响

2.2.1 淹水处理对杨树叶片实际光化学效率和光化学淬灭系数的影响

随着淹水胁迫时间延长,各品种叶片 Φ_{psII} 和

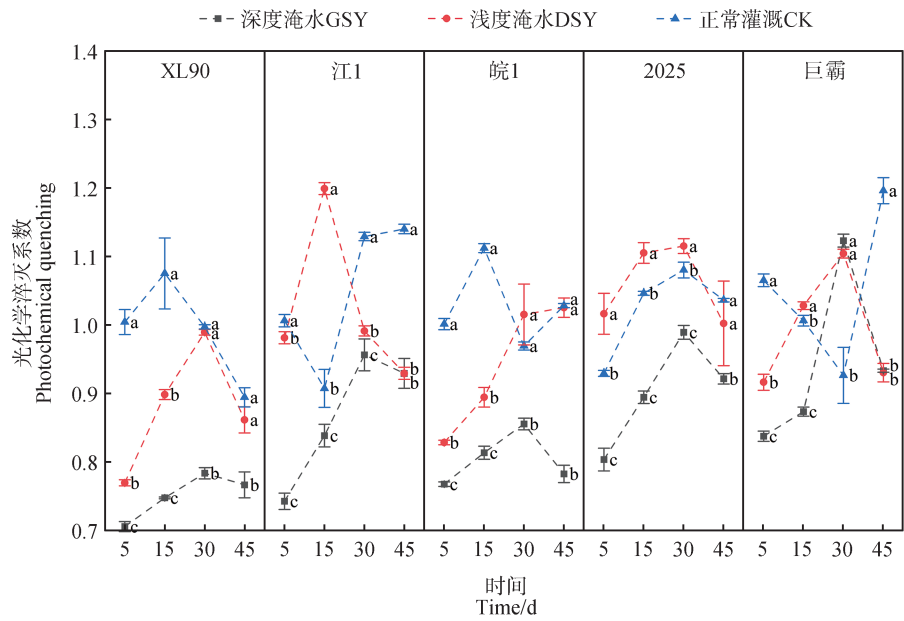
q_p 均表现为CK>DSY>GSY(图 2~3)。GSY 处理 45 d 时, Φ_{psII} 降幅为 12.3%~26.2%;DSY 处理的抑制作用相对较轻。 q_p 在 GSY 处理下持续受到抑制,降幅为 14.3%~29.8%;而在 DSY 处理下,多数品种的

q_p 在后期恢复至与CK无显著差异的水平,尤以巨霸和2025表现突出,表明其PS II 反应中心具备较强的活性维持与修复能力。



同一时间点不同小写字母表示同一品种不同淹水处理间差异显著($P<0.05$)。GSY.深度淹水;DSY.浅度淹水;CK.正常灌溉。
Different lowercase letters at the same time indicated significant differences between different waterlogging treatments for the same variety ($P<0.05$). GSY. Deep waterlogging; DSY. Shallow waterlogging; CK. Normal irrigation.

图2 淹水处理对杨树品种叶片实际光化学效率的影响
Fig.2 Effects of waterlogging treatments on leaf Φ_{PSII} of poplar varieties



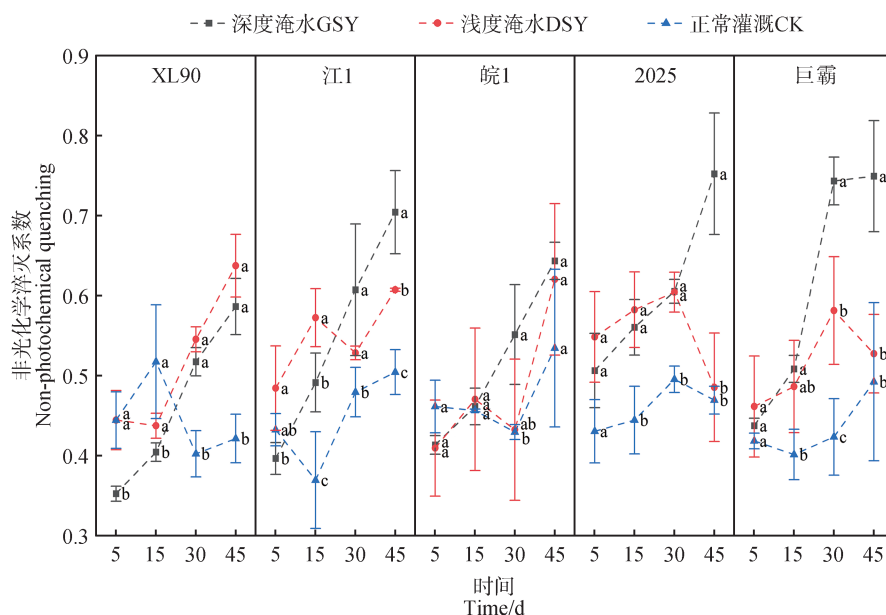
同一时间点不同小写字母表示同一品种不同淹水处理间差异显著($P<0.05$)。
Different lowercase letters at the same time indicated significant differences among different waterlogging treatments for the same variety ($P<0.05$).

图3 淹水处理对杨树品种叶片光化学淬灭系数的影响
Fig.3 Effects of waterlogging treatments on leaf q_p of poplar varieties

2.2.2 淹水处理对杨树叶片非光化学淬灭系数的影响

淹水处理下,各杨树品种非光化学淬灭系数随着胁迫时间延长总体呈上升趋势(图4)。GSY处理5 d时,仅XL90叶片 q_N 显著低于CK($P<0.05$),其余品种均无显著差异;胁迫15 d时江1和2025叶片 q_N 值显著升高,增幅分别为33.1%和26.1%,

而XL90叶片 q_N 值显著低于对照($P<0.05$);胁迫30 d起,各品种叶片 q_N 值均显著高于CK,增幅为22.2%~75.7%,其中巨霸的增幅最为显著。DSY处理下,XL90、江1、2025和巨霸在45 d时叶片 q_N 值仍显著高于CK。耐淹品种(如巨霸、XL90)在胁迫中后期维持较高的 q_N 水平,表现出更强的光保护能力。



同一时间点不同小写字母表示同一品种不同淹水处理间差异显著($P<0.05$)。

Different lowercase letters at the same time indicated significant differences among different waterlogging treatments for the same variety ($P<0.05$).

图4 淹水处理对杨树品种叶片非光化学淬灭系数的影响

Fig.4 Effects of waterlogging treatments on leaf q_N of poplar varieties

2.3 淹水胁迫下杨树各器官碳氮磷含量变化

淹水胁迫显著改变各器官C、N、P含量,呈现出器官特异性、品种依赖性与胁迫强度效应(表2)。整体而言,淹水处理下各品种叶片C含量上升,增幅为6.2%~14.8%,其中江1在GSY处理下叶片C含量增幅最大,达14.8%($P<0.05$);叶片N含量除皖1显著升高(38.4%~40.9%)外,其余品种均显著下降,降幅为8.6%~39.8%($P<0.05$);各品种(除了皖1)叶片P含量在DSY处理下均值较高。

茎部C含量仅2025在淹水后显著降低(降幅为4.0%~5.6%),其余品种无显著变化($P<0.05$);茎N含量在DSY处理下,XL90、皖1和2025比对照分别显著上升21.8%、49.9%和77.5%,而GSY处理下仅皖1显著增加79.2%($P<0.05$);茎P含量变化呈品种分化,皖1和2025在淹水处理下升高(8.6%~33.0%),而江1和巨霸则显著降低(10.8%~26.6%)

($P<0.05$)。

根系C含量仅2025在2种淹水处理下均显著上升(2.0%~3.9%),江1在GSY处理下显著降低(降幅为2.3%),在DSY处理下显著升高(2.6%)($P<0.05$);根N含量在耐淹品种中显著升高,其中皖1在GSY处理下增幅最大(71.9%),XL90和巨霸分别上升11.4%~26.6%($P<0.05$);根P含量同样表现为耐淹品种(XL90、2025)显著升高(11.5%~41.0%),而敏感品种江1则显著下降5.4%~15.2%($P<0.05$)。

2.4 淹水胁迫下杨树各器官化学计量比变化

淹水显著提高多数品种叶片C:N但降低其N:P,表明氮素限制加剧(图5)。C:N增幅为16.7%~43.5%,其中2025增幅最显著;N:P降幅为7.8%~32.3%($P<0.05$)。叶片C:P响应具有显著的品种特异性:GSY处理下,2025显著升高(15.1%),

表2 淹水处理对杨树器官碳氮磷质量分数的影响

Table 2 Effects of waterlogging treatments on carbon, nitrogen, and phosphorus mass fraction in the organs of poplar varieties $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$

品种 Variety	处理 Treatment	叶 Leaf			茎 Stem			根 Root		
		$\omega(\text{C})$	$\omega(\text{N})$	$\omega(\text{P})$	$\omega(\text{C})$	$\omega(\text{N})$	$\omega(\text{P})$	$\omega(\text{C})$	$\omega(\text{N})$	$\omega(\text{P})$
XL90	GSY	427.67±5.36 ^{Ba}	21.87±0.32 ^{Cb}	1.75±0.02 ^{Cc}	419.00±10.41 ^{Aa}	8.29±0.73 ^{Bb}	1.32±0.16 ^{ABa}	431.00±2.65 ^{ABa}	6.58±0.20 ^{Aa}	1.15±0.02 ^{Aa}
	DSY	430.33±2.19 ^{Aa}	30.80±0.30 ^{Aa}	2.68±0.01 ^{Aa}	428.33±2.96 ^{Ba}	11.60±0.12 ^{Aa}	1.51±0.03 ^{Ba}	436.33±6.36 ^{Aa}	5.83±0.18 ^{Ab}	0.88±0.03 ^{Ab}
	CK	405.67±2.85 ^{Bb}	32.37±1.32 ^{Aa}	2.11±0.02 ^{Ab}	426.33±2.19 ^{Aa}	9.52±0.06 ^{Ab}	1.61±0.01 ^{Ba}	436.00±2.65 ^{Aa}	5.91±0.09 ^{Ab}	0.94±0.01 ^{Ab}
江1	GSY	442.33±1.86 ^{Aa}	26.07±0.09 ^{Bb}	2.02±0.01 ^{Bb}	464.67±48.67 ^{Aa}	9.15±0.35 ^{Ba}	1.42±0.03 ^{ABb}	419.67±0.88 ^{Cc}	5.16±0.08 ^{Ba}	0.87±0.01 ^{Db}
	DSY	440.33±3.33 ^{Aa}	24.23±0.26 ^{Cc}	2.12±0.01 ^{Ca}	425.33±1.67 ^{Ba}	8.11±0.24 ^{Cb}	1.49±0.02 ^{Bb}	440.67±3.28 ^{Aa}	4.74±0.27 ^{Bab}	0.78±0.02 ^{Bc}
	CK	385.00±3.21 ^{Db}	27.30±0.21 ^{Ba}	1.95±0.01 ^{Bc}	428.33±0.33 ^{Aa}	8.60±0.25 ^{Bab}	1.67±0.03 ^{Aa}	429.67±1.45 ^{ABb}	4.48±0.05 ^{Bb}	0.92±0.00 ^{Ba}
皖1	GSY	435.33±1.33 ^{ABa}	30.73±0.12 ^{Aa}	2.87±0.01 ^{Aa}	414.00±3.21 ^{Aa}	11.70±0.42 ^{Aa}	1.52±0.04 ^{Ab}	433.00±1.00 ^{ABb}	6.48±0.03 ^{Aa}	0.97±0.02 ^{Ba}
	DSY	429.00±4.36 ^{Aa}	25.63±0.66 ^{Bb}	2.41±0.03 ^{Bb}	427.33±1.33 ^{Ba}	9.79±0.36 ^{Bb}	1.64±0.03 ^{Aa}	437.33±2.73 ^{Aa}	4.81±0.35 ^{Bb}	0.91±0.04 ^{ABb}
	CK	397.00±1.15 ^{BCb}	22.20±0.06 ^{Cc}	1.52±0.02 ^{Dc}	405.00±49.05 ^{Aa}	6.53±0.15 ^{CDc}	1.51±0.01 ^{Cb}	429.33±0.67 ^{Bb}	3.77±0.07 ^{CDc}	0.87±0.01 ^{Cb}
2025	GSY	427.67±2.40 ^{Ba}	16.00±0.06 ^{Ec}	1.53±0.01 ^{Ec}	420.00±4.51 ^{Ab}	6.89±0.12 ^{Cb}	1.37±0.01 ^{ABa}	433.33±2.03 ^{Aa}	4.42±0.12 ^{Ca}	0.86±0.00 ^{Da}
	DSY	430.00±4.16 ^{Aa}	22.80±0.12 ^{Db}	2.13±0.01 ^{Ca}	427.67±1.86 ^{Bb}	11.73±0.20 ^{Aa}	1.32±0.02 ^{Cb}	435.67±0.88 ^{Aa}	4.45±0.15 ^{Ba}	0.76±0.01 ^{Bb}
	CK	417.67±3.76 ^{Aa}	26.57±0.30 ^{Ba}	1.72±0.01 ^{Cb}	445.00±6.25 ^{Aa}	6.61±0.13 ^{Cb}	1.03±0.00 ^{Dc}	426.67±2.33 ^{Bb}	3.83±0.05 ^{Cb}	0.61±0.00 ^{Dc}
巨霸	GSY	444.67±0.88 ^{Aa}	19.77±0.24 ^{Dc}	1.67±0.00 ^{Db}	426.00±1.15 ^{Aa}	6.17±0.19 ^{Ca}	1.21±0.01 ^{Bb}	422.33±5.36 ^{BCa}	4.52±0.24 ^{Ca}	0.92±0.02 ^{Ca}
	DSY	434.00±3.06 ^{Ab}	21.70±0.15 ^{Db}	1.71±0.01 ^{Da}	438.33±2.40 ^{Aa}	6.66±0.21 ^{Da}	1.16±0.02 ^{Db}	433.67±0.33 ^{Aa}	4.04±0.15 ^{Bab}	0.89±0.01 ^{Aa}
	CK	390.67±3.33 ^{CDc}	22.77±0.44 ^{Ca}	1.38±0.00 ^{Ec}	417.67±18.32 ^{Aa}	6.11±0.04 ^{Da}	1.58±0.01 ^{Ba}	427.00±2.31 ^{Ba}	3.57±0.05 ^{Db}	0.90±0.00 ^{Ba}

注:不同小写字母表示同一品种同一部位不同处理间元素质量分数存在显著差异($P<0.05$);不同大写字母表示同一部位同一处理不同品种间元素质量分数存在显著差异($P<0.05$)。

Note: Different lowercase letters indicated significant differences ($P<0.05$) in the element mass fraction among different treatments for the same variety at the same organ. Different uppercase letters indicated significant differences ($P<0.05$) in the element mass fraction among different varieties under the same treatment and organ.

而皖1显著降低(降幅42.0%)($P<0.05$);DSY处理下,仅江1显著升高(5.0%),其余品种降低10.4%~31.8%。品种间比较显示,GSY处理下2025叶片C:P最高,DSY处理下巨霸叶片C:P最高,对照组中巨霸与皖1显著高于其他品种($P<0.05$)。

淹水胁迫下,茎部C:N变化因品种而异(图6),其中巨霸在淹水处理下均维持较高水平,且显著高于其他品种,表现出较强的氮利用稳定性;C:P也呈不同变化趋势,其中巨霸在DSY处理下增幅最大(43.1%),而2025则持续显著降低(降幅25.2%~29.1%)($P<0.05$);除2025外其他品种茎N:P均升高,皖1与2025为高值品种,GSY处理下皖1茎N:P较对照提高78.2%($P<0.05$)。

GSY处理显著降低5个品种根C:N,降幅为11.1%~41.3%(图7),以皖1最显著;DSY处理仅使皖1与2025显著降低(降幅12.2%~20.2%)($P<0.05$);根C:P在GSY处理下多呈下降趋势,XL90、

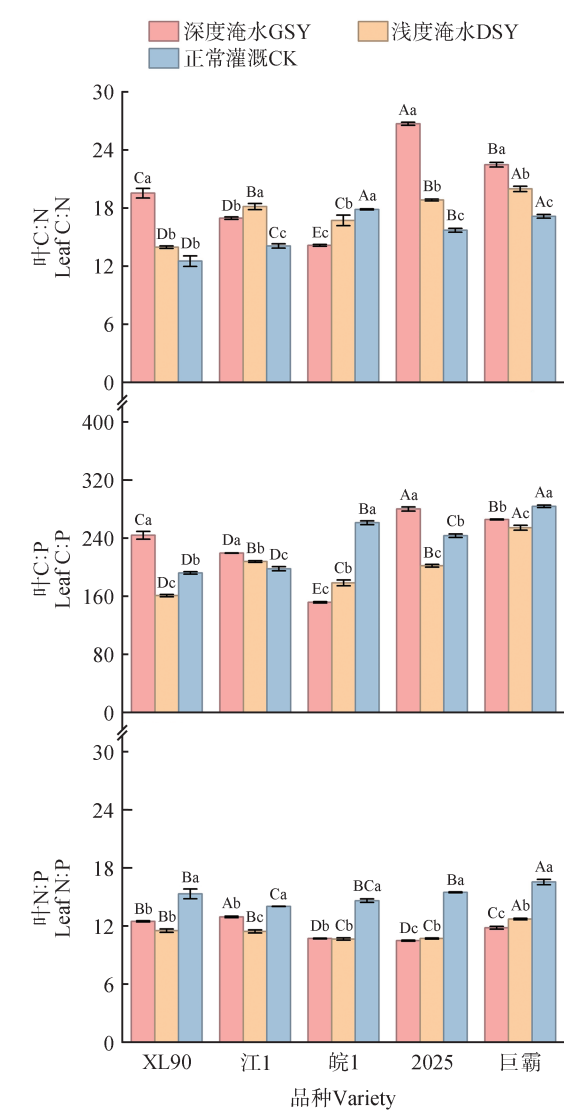
皖1与2025降幅为10.4%~27.4%;DSY处理下仅江1显著升高(20.4%);在淹水胁迫下江1、皖1与巨霸根N:P升高,增幅为15.2%~52.5%,其中巨霸始终维持较低水平,2025根N:P呈下降趋势。

3 讨论

3.1 淹水胁迫下杨树叶绿素荧光参数的响应与品种适应性

淹水是制约林木生存与生长的重要非生物逆境之一。深入研究植物光合系统对淹水的生理响应与适应机制,对选育耐淹树种及优化湿地造林实践具有重要的科学意义。本研究通过分析不同耐淹性杨树品种在长期淹水过程中叶绿素荧光参数的变化规律,揭示了其动态响应具有显著的品种依赖性、时间阶段性与参数特异性。

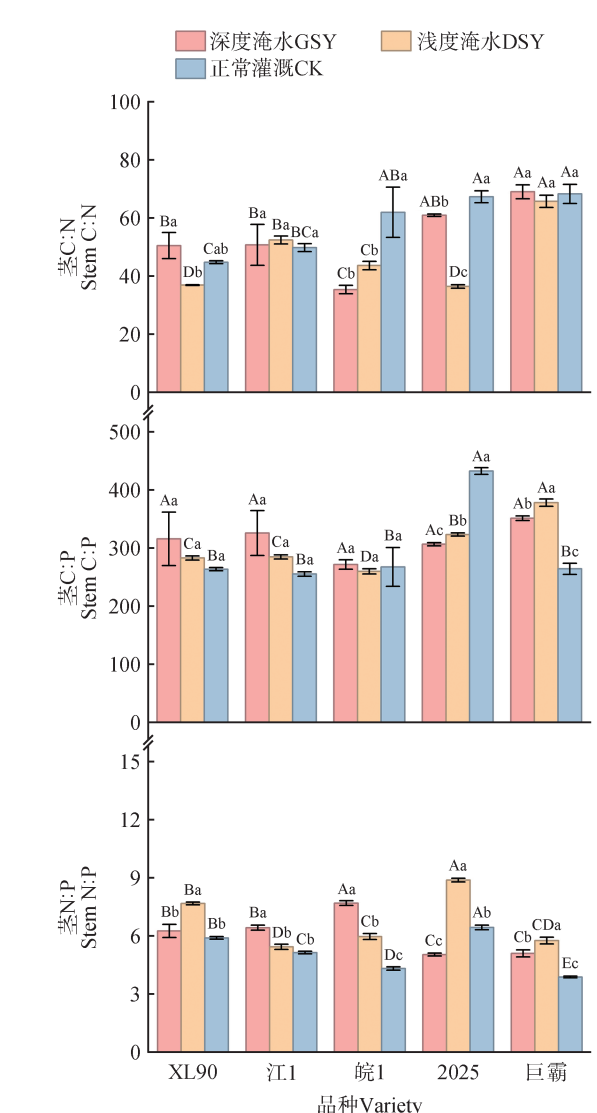
在GSY和DSY处理下,不同品种死亡率及荧光参数响应差异可能与其不定根发生能力密切相



不同小写字母表示同一品种不同处理间差异显著 ($P<0.05$); 不同大写字母表示同一处理不同品种间差异显著 ($P<0.05$)。Different lowercase letters indicated significant differences ($P<0.05$) among different treatments for the same variety. Different uppercase letters indicated significant differences ($P<0.05$) among different varieties under the same treatment.

图5 淹水处理对杨树叶碳氮磷化学计量比的影响
Fig.5 Effects of waterlogging treatments on carbon-nitrogen-phosphorus stoichiometric ratios in leaves of poplar varieties

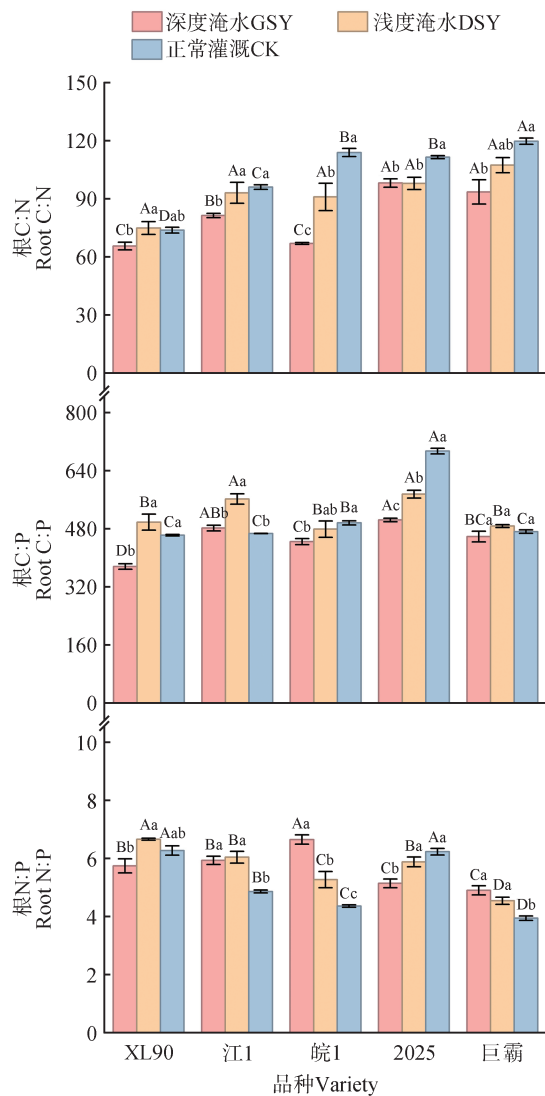
关。本研究中,耐淹品种 XL90 和巨霸在淹水胁迫下均能快速诱导不定根发生,其中 XL90 在 GSY 下不定根数量多、分布广,显著缓解了根系缺氧,保障了光合电子传递链的修复,因而其 Φ_{PSII} 和 q_P 在胁迫中后期回升明显,成活率也相对较高 (GSY 下成活率为 67%)。巨霸虽在 GSY 下不定根发生能力弱于 XL90,但在 DSY 下却能迅速形成大量不定



不同小写字母表示同一品种不同处理间差异显著 ($P<0.05$); 不同大写字母表示同一处理不同品种间差异显著 ($P<0.05$)。Different lowercase letters indicated significant differences ($P<0.05$) among different treatments for the same variety. Different uppercase letters indicated significant differences ($P<0.05$) among different varieties under the same treatment.

图6 淹水处理对杨树茎碳氮磷化学计量比的影响
Fig.6 Effects of waterlogging treatments on carbon-nitrogen-phosphorus stoichiometric ratios in stems of poplar varieties

根,维持较高的根系活力,这直接解释了其在 DSY 下成活率高达 83%、荧光参数受损较轻的现象。相反,敏感品种江1和皖1在整个淹水期间不定根发生极少,根系长期处于严重缺氧状态,导致 PS II 反应中心遭受不可逆损伤,最终死亡率显著升高 (江1在 DSY 下成活率仅 17%,皖1在 GSY 下成活率仅 17%)。上述结果表明,不定根的发生能力



不同小写字母表示同一品种不同处理间差异显著 ($P < 0.05$); 不同大写字母表示同一处理不同品种间差异显著 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicated significant differences ($P < 0.05$) among different treatments for the same variety. Different uppercase letters indicated significant differences ($P < 0.05$) among different varieties under the same treatment.

图7 淹水处理对杨树根系碳氮磷化学计量比的影响

Fig.7 Effects of waterlogging treatments on carbon-nitrogen-phosphorus stoichiometric ratios in roots of poplar varieties

是决定杨树品种耐淹性强弱的关键结构适应特征,直接关系到光合系统的功能维持与植株存活。

实际光化学效率与光化学淬灭系数变化紧密关联,共同反映了PS II反应中心活性与线性电子传递状态。淹水初期,根系缺氧导致ATP合成严重受限^[34,39],致使PS II反应中心开放比例降低,电子传递受阻, Φ_{PSII} 与 q_p 显著下降。但耐淹品种在胁迫

迫中后期表现出 q_p 的显著回升,表明其光合电子传递链具备较强的修复与维持能力。与之相对, q_N 作为耗散过剩光能的关键光保护指标,在淹水胁迫下持续升高^[30-31]。本研究进一步明确,耐淹品种能够更迅速、更持久地维持较高水平的 q_N ,这种高效的光保护能力是其减轻光抑制或损伤、为光合功能恢复创造窗口期的重要策略。

综上所述,耐淹杨树品种应对长期淹水的核心生理机制,并非单一参数的孤立变化,而在于光化学效率恢复与光保护能力增强的协同作用。通过不定根与通气组织等根系结构适应缓解根本性缺氧,驱动 Φ_{PSII} 和 q_p 等功能性参数的恢复;同时,通过持续强化 q_N 主导的热耗散途径,有效防护光合机构免受次生光损伤。淹水胁迫下,耐淹植物启动高效热耗散,减少激发能积累与缓解PS II损伤^[42]。耐淹树种在淹水胁迫下会启动低氧静止策略(LOQS),通过代谢休眠与能耗最小化保存能量;同时,深水环境的物理化学特性更稳定,并促进形态适应与光合补偿,形成“伤害更低-恢复更快”的整体效应,而浅度淹水常因胁迫信号不稳定与能量浪费型适应导致抑制更强^[39],出现GSY处理的生长抑制效应弱于DSY的现象。这种多维、动态的协同适应机制,深刻揭示了品种间耐淹性差异的生理本质,为耐淹林木品种的精准选育提供了依据。

3.2 淹水胁迫下杨树器官碳氮磷分配格局的重构及其生态化学计量响应

淹水胁迫(GSY、DSY)显著改变了5个杨树品种叶、茎、根中C、N、P含量与分配模式,表现出明显的器官特异性与品种差异,揭示了耐淹性差异的生理生态基础。叶片C含量在各品种中均上升,可能与淹水导致根系缺氧、光合产物向地下转运受阻,从而在叶片中积累有关;叶片N含量除皖1外均显著下降,主要源于根系有氧呼吸受抑制,依赖能量的主动N吸收能力降低,同时叶片N向新生组织转移^[39]。叶片P含量变化因品种而异,不耐淹品种皖1在2种处理下均显著升高。茎部响应呈现更强的品种特异性:仅2025茎的C含量受抑下降,其他品种茎C含量在不同处理间无显著差异。皖1茎在GSY和DSY胁迫下N含量显著增加,XL90和2025的茎N含量均在DSY胁迫下显著升高,表明茎可能作为N临时储存库,缓冲整体N代谢限制^[35];茎P含量亦呈品种分异。根系

中,耐淹品种(如XL90)的N、P含量在GSY胁迫下显著提升,可能与其形成通气组织或不定根以缓解缺氧、维持吸收功能有关^[36];而敏感品种江1的根P含量下降,提示其根系P吸收能力受损。

化学计量比的变化进一步从生态化学角度揭示了淹水胁迫下的养分限制状况。本研究中,淹水胁迫下叶片C:N升高与N:P降低,说明N相对于C和P成为更突出的限制因子^[35,38]。C:P的响应呈现显著的品种特异性:GSY处理下,部分品种C:P升高,部分品种则降低,反映了不同品种在C积累与P利用之间的权衡策略差异,前者可能在维持C固定的同时降低P需求,后者则以牺牲C积累为代价维持P代谢。茎与根化学计量比的独特变化模式,进一步印证了器官在养分储存、转运与利用方面的功能分异,以及品种间养分调配策略的可塑性^[37-38]。本研究系统阐明了淹水胁迫下杨树器官C、N、P分配与计量比的重构规律,为选育耐淹杨树品种及理解树木养分适应策略提供了依据。

3.3 杨树品种耐淹性差异

基于生长指标(株高、地径、生物量积累)、光合生理指标(Φ_{PSII} 、 q_P 、 q_N)与化学计量学指标(C:N、C:P、N:P)的联合分析发现,XL90在深度淹水下表现出最强的系统稳定性,其不定根发生早、数量多,与光合修复、光保护及养分平衡能力协同作用,显著优于其他品种;巨霸在浅度淹水条件下不定根发生迅速,成活率极高,显示出对短期或周期性淹水的特殊适应;2025为中等耐性,其不定根发生能力及荧光参数恢复能力均弱于XL90和巨霸;江1与皖1则因不定根发生能力弱,根系缺氧损伤严重,荧光参数持续下降,死亡率高,表现为敏感类型。该评价结果与滩地造林实践高度一致,证实叶绿素荧光与化学计量学指标可作为杨树耐淹性快速评价的有效手段,为耐淹品种选育与湿地造林提供了科学依据。本研究从光合机构响应与器官水平的生态化学计量变化角度,解析植物多维度抗逆策略。未来研究可结合分子生物学手段,进一步揭示耐淹品种在通气组织形成、抗氧化系统激活及养分转运蛋白表达等方面的关键基因调控网络。

4 结论

淹水胁迫抑制杨树生长,受抑制程度因淹水深度与品种而异。品种耐淹性综合排序为XL90>

巨霸>2025>江1>皖1。耐淹品种通过中期激活光保护机制(q_N 持续升高)并后期恢复光化学效率(q_P 回升)以应对光合损伤, Φ_{PSII} 是区分品种耐淹性的敏感指标。淹水胁迫重构了植株C、N、P分配格局,表现为叶片C积累、N减少,茎和根N储存增加,N限制加剧(叶片C:N升高、N:P降低),而C:P响应的品种特异性反映了C、P利用策略差异。本研究从光合生理与生态化学计量学角度阐明了杨树耐淹性的品种差异机制,为耐淹品种选育与沿江涝渍区人工林培育提供了理论依据与实践指导。

参 考 文 献

- [1] Shi T T, Zhang X X, Hou Y K, *et al.* The super-pangenome of *Populus* unveils genomic facets for its adaptation and diversification in widespread forest trees [J]. *Molecular Plant*, 2024, 17(5): 725-746.
- [2] 彭镇华. 滩地抑螺防病林的营造技术[J]. *湿地科学与管理*, 2006, 2(1): 20-23.
Peng Zhenhua. Techniques of afforestation in the beaches of Yangtze River for Snail (*Oncomelania hupensis*) control and schistosomiasis prevention [J]. *Wetland Science & Management*, 2006, 2(1): 20-23.
- [3] Guo X Y, Huang Z Y, Xu A C, *et al.* A comparison of physiological, morphological and growth responses of 13 hybrid poplar clones to flooding [J]. *Forestry*, 2011, 84(1): 1-12.
- [4] 张婧, 张伟溪, 丁昌俊, 等. 五个杨树品种生长、光合生理及根尖离子流速特性比较分析[J]. *植物研究*, 2024, 44(1): 96-106.
Zhang Jing, Zhang Weixi, Ding Changjun, *et al.* Comparative analysis of growth, photosynthetic physiology and root tip ion flow characteristics of five poplar varieties [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2024, 44(1): 96-106.
- [5] 杜克兵, 许林, 涂炳坤, 等. 淹水胁迫对2种杨树1年生苗叶片超微结构和光合特性的影响[J]. *林业科学*, 2010, 46(6): 58-64, 183.
Du Keping, Xu Lin, Tu Bingkun, *et al.* Influences of soil flooding on ultrastructure and photosynthetic capacity of leaves of one-year old seedlings of two poplar clones [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2010, 46(6): 58-64, 183.
- [6] 杨杰, 杜雅雯, 李懿鑫, 等. 淹水对13种乔木柳插条表型和生理指标的影响[J]. *西北林学院学报*, 2022, 37(3): 95-104.
Yang Jie, Du Yawen, Li Yixin, *et al.* Effects of submergence stress on the phenotype and physiological indexes of the cuttings from 13 arbor willow varieties [J]. *Journal*

- of Northwest Forestry University, 2022, 37(3):95-104.
- [7] 徐锡增, 唐罗忠, 程淑婉. 涝渍胁迫下杨树内源激素及其它生理反应[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 1999, 23(1):1-4.
- Xu Xizeng, Tang Luozhong, Cheng Shuwan. A study on hormones and other physiological effects of poplar clones under flooding stress[J]. Journal of Nanjing Forestry University(Natural Sciences Edition), 1999, 23(1):1-4.
- [8] 赵小军, 程方, 张康, 等. 淹水处理下杨树不同无性系苗木根系形态变化[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2019, 43(5):1-8.
- Zhao Xiaojun, Cheng Fang, Zhang Kang, *et al.* Root morphology of different poplar clone seedlings under waterlogging and flooding treatment[J]. Journal of Nanjing Forestry University(Natural Sciences Edition), 2019, 43(5):1-8.
- [9] Xie X L, Shen J F. Waterlogging resistance evaluation index and photosynthesis characteristics selection: using machine learning methods to judge poplar's waterlogging resistance[J]. Mathematics, 2021, 9(13):1542.
- [10] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence: a practical guide [J]. Journal of Experimental Botany, 2000, 51(345):659-668.
- [11] 高健, 吴泽民, 彭镇华. 滩地杨树光合作用生理生态的研究[J]. 林业科学研究, 2000, 13(2):147-152.
- Gao Jian, Wu Zemin, Peng Zhenhua. A study on the eco-physiological characteristic of photosynthesis for poplar tree on beach land along the Yangtze River [J]. Forest Research, 2000, 13(2):147-152.
- [12] 柴民伟, 吴一凡, 李瑞利, 等. 镉和微塑料及二者复合对秋茄生长及光合特征的影响[J]. 植物研究, 2025, 45(4):603-613.
- Chai Minwei, Wu Yifan, Li Ruili, *et al.* The influence of cadmium, microplastics, and their combination on the growth and photosynthetic characteristics of *Kandelia ovata* [J]. Bulletin of Botanical Research, 2025, 45(4):603-613.
- [13] Chaves M M, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell[J]. Annals of Botany, 2009, 103(4):551-560.
- [14] Hura T, Hura K, Grzesiak M, *et al.* Effect of long-term drought stress on leaf gas exchange and fluorescence parameters in C3 and C4 plants[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2007, 29(2):103-113.
- [15] Zhao Y, Xiong L H, Yin J B, *et al.* Understanding the effects of flash drought on vegetation photosynthesis and potential drivers over China[J]. Science of the Total Environment, 2024, 931:172926.
- [16] Feng X L, Liu R, Li C J, *et al.* Contrasting responses of two C4 desert shrubs to drought but consistent decoupling of photosynthesis and stomatal conductance at high temperature [J]. Environmental and Experimental Botany, 2023, 209:105295.
- [17] Hamim. Photosynthesis of C3 and C4 species in response to increased CO₂ concentration and drought stress [J]. HAYATI Journal of Biosciences, 2005, 12(4):131-138.
- [18] 白晶晶, 吴俊文, 李吉跃, 等. 干旱胁迫对2种速生树种叶绿素荧光特性的影响[J]. 华南农业大学学报, 2015, 36(1):85-90.
- Bai Jingjing, Wu Junwen, Li Jiyue, *et al.* Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence parameters of two fast-growing tree species [J]. Journal of South China Agricultural University, 2015, 36(1):85-90.
- [19] Lehr P P, Erban A, Hartwig R P, *et al.* Grapevine and maize: two guard cell shaped strategies to cope with repeated drought stress[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2024, 217:109262.
- [20] 杨勇, 闫俊峰, 杨伟民, 等. 羽衣甘蓝 *BoNAC02* 基因参与脱落酸和干旱胁迫响应的功能研究[J]. 北方园艺, 2025(23):1-10.
- Yang Yong, Yan Junfeng, Yang Weimin, *et al.* Functional study on the involvement of the *BoNAC02* gene in abscisic acid and drought stress responses in kale [J]. Northern Horticulture, 2025(23):1-10.
- [21] Gong X W, Hao G Y. The synergistic effect of hydraulic and thermal impairments accounts for the severe crown damage in *Fraxinus mandshurica* seedlings following the combined drought-heatwave stress[J]. Science of the Total Environment, 2023, 856(1):159017.
- [22] Bréda N, Huc R, Granier A, *et al.* Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences[J]. Annals of Forest Science, 2006, 63(6):625-644.
- [23] Sudhir P, Murthy S D S. Effects of salt stress on basic processes of photosynthesis [J]. Photosynthetica, 2004, 42(4):481-486.
- [24] Landi M, Guidi L. Effects of abiotic stress on photosystem II proteins [J]. Photosynthetica, 2023, 61(S1):148-156.
- [25] 邹吉祥, 白鑫磊, 高榕择, 等. 干热胁迫对杨树叶片气体交换和叶绿素荧光参数的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2019, 39(1):39-44.
- Zou Jixiang, Bai Xinlei, Gao Rongze, *et al.* Effects of drought and heat stress on gas exchange and chlorophyll

- fluorescence parameters of poplar leaves [J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2019, 39(1): 39-44.
- [26] 王海珍, 韩路, 徐雅丽, 等. 土壤水分梯度对灰胡杨光合作用与抗逆性的影响[J]. 生态学报, 2017, 37(2): 432-442.
- Wang Haizhen, Han Lu, Xu Yali, *et al.* Effects of soil water gradient on photosynthetic characteristics and stress resistance of *Populus pruinosa* in the Tarim Basin, China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(2): 432-442.
- [27] Wang J, Wang Y L, Wang D Y, *et al.* Mitigative effect of 6-benzyladenine on photosynthetic capacity and leaf ultrastructure of maize seedlings under waterlogging stress[J]. Photosynthetica, 2022, 60(3): 389-399.
- [28] Ren B Z, Yu W Z, Liu P, *et al.* Responses of photosynthetic characteristics and leaf senescence in summer maize to simultaneous stresses of waterlogging and shading[J]. The Crop Journal, 2023, 11(1): 269-277.
- [29] 衣英华, 樊大勇, 谢宗强, 等. 模拟淹水对枫杨和栓皮栎气体交换、叶绿素荧光和水势的影响[J]. 植物生态学报, 2006, 30(6): 960-968.
- Yi Yinghua, Fan Dayong, Xie Zongqiang, *et al.* Effects of waterlogging on the gas exchange, chlorophyll fluorescence and water potential of *Quercus variabilis* and *Pterocarya stanoptera* [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2006, 30(6): 960-968.
- [30] Sharma S, Bhatt U, Sharma J, *et al.* Ultrastructure, adaptability, and alleviation mechanisms of photosynthetic apparatus in plants under waterlogging: a review[J]. Photosynthetica, 2022, 60(3): 430-444.
- [31] 郭欣欣, 朱玉英, 侯瑞贤, 等. 淹水胁迫对不结球白菜幼苗光合特性的影响[J]. 植物科学学报, 2015, 33(2): 210-217.
- Guo Xinxin, Zhu Yuying, Hou Ruixian, *et al.* Effects of waterlogging stress on photosynthetic characteristics of pak-choi [J]. Plant Science Journal, 2015, 33(2): 210-217.
- [32] Ploschuk R A, Miralles D J, Colmer T D, *et al.* Waterlogging of winter crops at early and late stages: impacts on leaf physiology, growth and yield [J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 1863.
- [33] 潘瑞炽. 植物生理学[M]. 7版. 北京: 高等教育出版社, 2012.
- Pan Ruichi. Plant physiology[M]. 7th ed. Beijing: Higher Education Press, 2012.
- [34] MARSCHNER H. Marschner's mineral nutrition of higher plants[M]. 3rd ed. London: Academic Press, 2012.
- [35] 刘岑薇, 郑向丽, 王俊宏, 等. 陆生和水域生态系统植物的C、N、P生态化学计量特征研究综述[J]. 中国农学通报, 2017, 33(17): 70-75.
- Liu Cenwei, Zheng Xiangli, Wang Junhong, *et al.* Reviews on ecological stoichiometry characteristics of CNP in terrestrial and aquatic plants[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2017, 33(17): 70-75.
- [36] Elser J J, Sterner R W, Gorokhova E, *et al.* Biological stoichiometry from genes to ecosystems[J]. Ecology Letters, 2000, 3(6): 540-550.
- [37] Minden V, Kleyer M. Internal and external regulation of plant organ stoichiometry[J]. Plant Biology, 2014, 16(5): 897-907.
- [38] 余涵, 吴统贵, 苗永朝, 等. 长期氮添加对水杉人工林根际和非根际土壤碳氮磷计量特征的影响[J]. 环境科学, 2026, 47(1): 565-572.
- Yu Han, Wu Tonggui, Miao Yongzhao, *et al.* Effects of long-term nitrogen addition on the carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry in rhizosphere and bulk soils of *Metasequoia glyptostroboides* plantations [J]. Environmental Science, 2026, 47(1): 565-572.
- [39] Bailey-Serres J, Voesenek L A C J. Flooding stress: acclimations and genetic diversity [J]. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59: 313-339.
- [40] He W Q, Liu H Y, Qi Y, *et al.* Patterns in nonstructural carbohydrate contents at the tree organ level in response to drought duration [J]. Global Change Biology, 2020, 26(6): 3627-3638.
- [41] 孙慧, 吴中能, 刘俊龙, 等. 淹水胁迫对4个杨树品种幼苗生长及生理特性的影响[J]. 西部林业科学, 2020, 49(2): 62-67.
- Sun Hui, Wu Zhongneng, Liu Junlong, *et al.* Effects of water stress on growth and physiological properties of four poplar varieties [J]. Journal of West China Forestry Science, 2020, 49(2): 62-67.
- [42] 李迎春, 郭子武, 杨清平, 等. 河竹叶片叶绿素荧光和能量耗散对持续淹水胁迫的响应[J]. 浙江农林大学学报, 2017, 34(5): 878-886.
- Li Yingchun, Guo Ziwu, Yang Qingping, *et al.* Chlorophyll fluorescence and excitation energy dissipation of pot-grown *Phyllostachys rivalis* leaves after long-term flooding [J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2017, 34(5): 878-886.