

高寒沙地不同龄级高山柳光合特性及叶性状研究

邓东周^{1*}, 刘成², 贺丽¹, 鄢武先¹, 陈德朝¹, 李佳泳¹

1. 四川省林业科学研究院, 四川 成都 610081;
2. 四川省林业和草原调查规划院, 四川 成都 610081

2019-08-08 收稿, 2020-04-09 网络版发表

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



基金项目 国家科技支撑计划“川西北藏区高寒沙地适生治沙灌木材料培育及示范”(2015BAC05B01); 四川省省级科研院所基本科研业务费“川西北地区流动沙地土壤改良技术研究”(JB2015-07); 四川省省财政专项“川西藏区沙生植物种质资源调查与初步评价研究”(ZL2014-26)

邓东周(1982—), 男, 研究员, 博士, dongzhou@163.com。* 通讯作者

摘要 高山柳(*Salix cupularis*)是川西北地区用于防风固沙的主要植物。使用 Li-6400 光合系统测定了若尔盖县苗圃地 1 年生、2 年生、8 年生高山柳及从该苗圃地移栽至若尔盖流动沙地上生长的 11 年生高山柳的光合生理特征及各个龄级叶的形态特征。结果表明: 高山柳净光合速率(P_n)日变化均呈单峰曲线, 不存在午休现象, 日均值大小表现为苗圃 2 年生>野外 11 年生>苗圃 1 年生>苗圃 8 年生; G_s 与 T_r 的日变化趋势一致, 苗圃 2 年生高山柳日均值最高; 叶片气孔限制值(L_s)日变化曲线均为早晨较低, 苗圃 2 年生日均值低于 1 年生和野外 11 年生高山柳, 与苗圃 8 年生高山柳差异不明显; 野外 11 年生高山柳水分利用效率(WUE)日均值显著高于其余 3 个龄级高山柳。苗圃 2 年生高山柳的最大净光合速率($P_{n\max}$)明显高于其余各龄级高山柳; 1 年生高山柳光补偿点(LCP)、暗呼吸速率(R_d)相对最低; 野外 11 年生高山柳 LCP、光饱和点(LSP)值明显高于苗圃各个龄级的高山柳。野外 11 年生高山柳叶干物质含量均显著高于苗圃各龄级; 苗圃 1 年生和野外 11 年生高山柳叶面积、叶干重、比叶面积均显著低于 2 年生和 8 年生高山柳。

关键词 高寒沙地; 高山柳; 光合作用; 叶性状

荒漠生态系统的灌木对于干旱环境的适应能力很强, 常作为沙区植被恢复、水土保持、防风固沙的先锋树种, 在维持荒漠生态系统物种多样性、稳定性及生态服务功能方面发挥了重要的作用^[1-2]。高山柳(*Salix cupularis*)是杨柳科柳属灌木或小乔木, 耐寒抗旱, 生存能力很强, 在我国环境恶劣的地区, 特别是在干旱、沙化严重的流动沙地仍能顽强生长, 目前已成为川西北沙化地较理想的防护林带造林树种, 对当地的流沙治理和生态环境恢复起到了重要的作用。再者川西北草地沙化日趋严重, 就地起沙、风沙侵蚀现象严重, 因此对川西北植被保护和恢复的研究刻不容缓。目前国内学者对高山柳的研究主要集中于扦插繁殖试验^[3]及干旱河谷交错带

高山柳光合生理对于干旱胁迫的响应^[4], 对不同龄级高山柳光合能力及叶性状的差异尚未见报道。

光合作用是植物进行有机物积累和能量转换的主要形式, 决定了植物生长发育的基础和生产力的高低^[5], 光环境在很大程度上决定了植物生长^[6-8]。不同生物学特性的植物对光环境具有不同的适应策略, 阳性先锋树种具有较强的光合碳同化能力、高光补偿点和高光饱和点等特征^[9]; 阴性树种适应林下弱光照环境, 具有较低的光补偿点和较高的表观量子效率, 且对林下光斑利用能力较强^[10]。近年来关于沙生植物光合作用研究得到了重视, 如对梭梭的光合生理生态过程与干旱环境的关系研究表明, 梭梭对于干旱环境具有良好的适应能力, 其净光合速

引用格式: 邓东周, 刘成, 贺丽, 等. 高寒沙地不同龄级高山柳光合特性及叶性状研究[J]. 四川林业科技, 2020, 41(2): 1-7.

Deng D Z, Liu C, He L, et al. A study of photosynthetic characteristics and leaf traits of *Salix cupularis* with different ages in alpine sandy land[J]. Journal of Sichuan Forestry Science and Technology, 2020, 41(2): 1-7. doi: 10.12172/201908080001.

率、蒸腾速率的日变化曲线呈双峰曲线^[11]；优良固沙植物塔里木沙拐枣随海拔的升高，其最大净光合速率及 P_n 、 T_r 、 G_s 和 L_s 的日均值降低，但光能利用率（LUE）和水分利用效率（WUE）却显著增加^[12]。不同光环境条件下，不同龄级植物光合生理的差异研究日趋受到重视^[13-14]。为了明确高山柳光合特性及叶形态特征方面如何与高寒、干旱环境相适应，不同龄级高山柳的光合能力、叶性状差异有多大，以及移栽至流动沙地的高山柳的光合特征、叶性状与苗圃地高山柳的差异。本文以若尔盖县苗圃不同龄级（1年生、2年生、8年生）高山柳及移栽至流动沙地生长的高山柳（11年生）为研究对象，通过测定其自然状态下光合作用参数及叶形态指标，对各龄级高山柳的光合作用参数及叶形态指标进行对比分析。以期深入了解不同龄级高山柳光合能力差异及叶性状的差异，为高寒沙化区高山柳人工林的植被建设、保护与经营提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区地处若尔盖高原，位于四川省的西北部，平均海拔3500m，属黄河水系，高原亚寒带湿润气候，冬长无夏，无明显的四季可分。气候严寒，多年平均气温0.7℃，最高气温24.60℃，最低气温-33.7℃，昼夜温差大。11月至来年4月降水稀少，空气干燥，5月至10月空气湿润，多雷雨、冰雹天气。年均降水量657mm，其中，11月至来年4月降雨量占全年降雨量的14%，5月至10月降雨量占全年降雨量的86%。相对湿度68%，日照时间长，年均日照时数2300~2400h^[15]。土壤主要是泥炭沼泽土、高原褐土、草甸土和沼泽土，此外有少量风沙土和人工草地土壤。研究区内的植被主要分为草甸植被、灌丛植被、沼泽植被，此外少量分布着森林植被类型。

1.2 实验材料

研究地点位于若尔盖县苗圃地和若尔盖县阿西乡阿西村协玛坚的流动沙地，研究对象为若尔盖苗圃地不同龄级（1年生、2年生、8年生）高山柳扦插植株和从苗圃地移栽至协玛坚流动沙地的11年生植株。扦插的株行距为15cm×25cm，深度40cm，栽植行距为2m×3m。

1.3 光合作用参数的测定

1.3.1 光合日变化的测定

野外测量实验在2014年8月进行，均为晴朗天气。光合日变化测量时间为8:00—18:00，每隔2h测定1次。测量时各龄级各5株，选取树冠南向枝条顶端以下第3片完整展开叶进行光合参数日变化，每叶片测定3次^[16]，每次连续读取10个稳定的数据，计算其平均值作为测定结果。根据测定的指标计算叶片气孔限制值（ L_s ）、水分利用效率（WUE）^[17-18]。计算公式为：

$$L_s = 1 - C_i/C_a; WUE = P_n/T_r. \quad (1)$$

1.3.2 光响应曲线的测定

各龄级高山柳选择3株各待测样株树冠南向中上部中等大小、健康的叶片（3片）作为标准叶样。于2014年8月9日，采用便携式光合作用系统红蓝光源叶室对待测叶片进行光响应曲线的测定。光合有效辐射分别设定为2000、1800、1500、1200、1000、800、600、400、200、100、80、30、0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 共计13个梯度，根据沙漠腹地高温、高辐射的环境气候特点，测定时叶温设置为28℃，参比室CO₂浓度为380 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，光合测定仪的流速设定为500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。测定时间为8:30—11:30，测定时以叶的中部作为测试部位，3次重复，结果取平均值。测定时每一光强下至少停留200s。然后光合有效辐射（PAR）为横轴、 P_n 为纵轴绘制光合作用光响应曲线（PAR- P_n 曲线），最大净光合速率（ $P_{n\text{max}}$ ）、光饱和点（LSP）、光补偿点（LCP）等根据叶子飘直角双曲线修正模型（2010）采用SPSS 13.0软件进行拟合^[19]，并计算光响应特征参数，模型表达式为：

$$P_n = \alpha \times \frac{(1-\beta \times I)}{(1+\gamma \times I)} \times (I - I_c); I_m = \frac{\sqrt{(\beta + \gamma)/\beta - 1}}{\gamma};$$

$$R_d = \alpha \times I_c P_{n\text{max}} = \alpha \times \frac{(1-\beta \times I_m)}{(1+\gamma \times I_m)} \times (I_m - I_c);$$

$$P_{Ic} = \alpha \times \frac{1 + (\gamma - \beta) \times I_c - \beta \times \gamma \times I_c^2}{(1 + \gamma \times I_c)^2}$$

式中： P_n 为净光合速率； I 为光合有效辐射（PAR）； I_c 为光补偿点（LCP）； α 、 β 、 γ 为大于零的系数； I_m 为光饱和点（LSP）； $P_{n\text{max}}$ 为最大净光合速率； R_d 为暗呼吸速率； P_{Ic} 为表观量子效率（AQY）。

1.4 叶形态指标的测定

各龄级随机采集10片完全展开并且健康的叶

片, 将叶片标记装袋, 带回实验室用运用根系扫描仪 (EPSON Expression 10000XL, USA) 进行叶面积的测定, 然后将扫描后的叶片置入水中, 4 °C 暗处理 12 h 后, 迅速用吸水纸吸干叶片表面的水分, 在天平 (± 0.0001 g) 上称其饱和鲜重, 最后将叶片及剪下的叶柄放入 80 °C 烘至恒重, 称干重然后计算其比叶面积 (SLA, $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$, 为叶面积与叶烘干重的比值) 及叶干物质含量 (LDMC, 为叶干重比叶饱和鲜重)。

1.5 数据处理

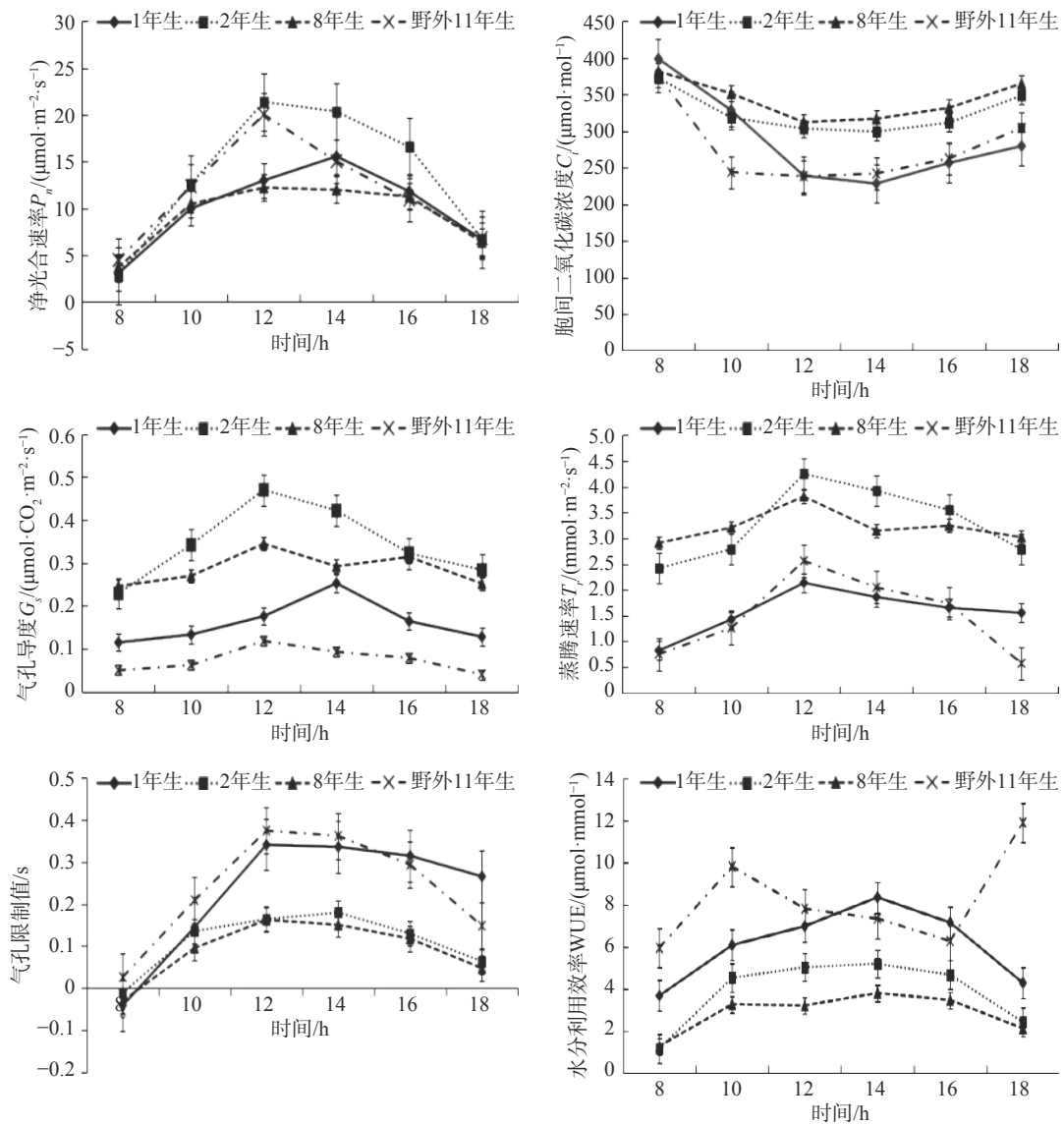
采用 Excel2007 和 SPSS13.0 处理和分析数据, 单因素方差分析 (One-way ANOVA) 进行不同龄级

高山柳光合、叶形态指标间的差异显著性检验, 若差异显著, 采用 LSD 法进行多重比较, 方差非齐性的用 Tamhane's T^2 法多重比较。所有图采用 SigmaPlot10.0 绘制。

2 结果与分析

2.1 不同龄级高山柳光合生理参数日变化比较

一天中不同龄级高山柳 P_n 等光合特征参数随外界环境因子的变化而发生变化, 但表现出不同的变化规律 (见图 1)。各个龄级高山柳净光合速率 (P_n) 日变化均呈单峰曲线, 除了苗圃地 1 年生植株峰



注: 数据为 3 次重复测定的平均值±标准误。

图 1 不同龄级高山柳光合生理参数日变化

Fig. 1 Diurnal variations of photosynthetic physiological parameters of *S. cupularis* with different stand ages

11年生高山柳均在12:00左右出现峰值,日均值大小表现为2年生>野外11年生>1年生>8年生。胞间二氧化碳浓度(C_i)值表现为早晚较高,与 P_n 日变化趋势相反,4个龄级 C_i 的日变化趋势一致,但各龄级高山柳 C_i 最低值大小和出现时间各异,苗圃2年生和8年生日均值大小没有显著性差异,野外11年生与苗圃1年生日均值差异不显著。

各龄级高山柳 T_r 日变化均呈单峰曲线,但峰值大小不同,2年生峰值最高,为4.25,1年生峰值最低,为2.13。各龄级出现峰值的时间均在12:00左右。 G_s 与 T_r 的日变化趋势一致,且各龄级 G_s 出现峰值的时间除1年生在14:00出现峰值外均与 T_r 相同。

各龄级高山柳 L_s 日变化曲线均为早晚较低,1年生、8年生、11年生在12:00左右出现峰值,2年生出现峰值在14:00左右,且低于苗圃1年生和野外11年生高山柳,与苗圃8年生高山柳 L_s 差异不明显。 WUE 日变化曲线只有野外11年生表现为先升高后降低再升高的趋势,其余3个龄级均呈先升高后降低的趋势,峰值出现的时间和大小各异,野外11年生高山柳 WUE 峰值最高,为 $11.91 \mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$,日均值也显著高于其余各龄级高山柳。

2.2 不同龄级高山柳光响应曲线的差异

光是光合作用的主导因子,对每种绿色植物均可作出光合作用对光的响应曲线。通过光响应曲线,可以确定光LCP、LSP、AQY、 $P_{n\max}$ 等指标。图2为不同龄级高山柳叶片的PAR- P_n 光响应曲线,从图中可以看出各林龄高山柳 P_n 随PAR变化趋势基本一致。PAR在0~200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,随PAR增

强, P_n 迅速上升。PAR大于200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,不同龄级高山柳 P_n 表现出较大的差异,且上升缓慢,达到一定值后基本稳定。当PAR达到1800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,苗圃2年生高山柳 P_n 值降低,出现光抑制现象,这可能与光照强度大植物叶片叶绿体中系统II(PS II)受到损伤,电子传递活性下降有关^[20]。

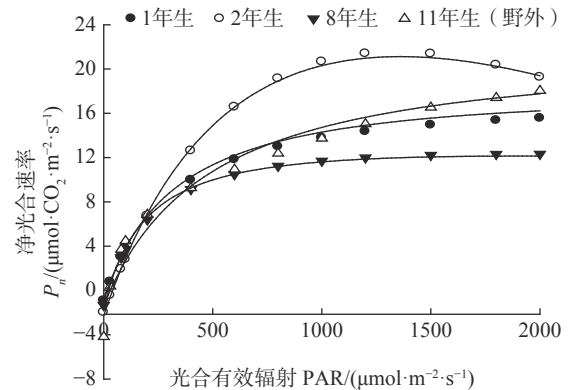


图2 不同龄级高山柳光合-光响应曲线
Fig. 2 Photosynthesis-Light response curve of *S. cupularis* with different stand ages

从表1中可以看出苗圃2年生高山柳的 $P_{n\max}$ 显著高于苗圃其余两个龄级,分别比1年生、8年生高山柳高出36.36%、59.17%,但与野外11年生高山柳 $P_{n\max}$ 差异显著。苗圃1年生AQY值显著高于苗圃其余各龄级和野外11年生高山柳,这与其LCP在4个龄级中最低相吻合,表明对弱光的利用能力最强。11年生高山柳LCP、LSP值显著高于苗圃各个龄级的高山柳,说明该植物利用强光的能力较强,对弱光的利用能力较弱。苗圃1年生高山柳 R_d 显著低于其余各龄级,表明其生理活性较弱,有利于有机物的积累。

表1 不同龄级高山柳个体光合作用光合作用参数

Tab. 1 Photosynthetic parameters of light response curves of *S. cupularis* with different stand ages

数龄	最大净光合速率 $P_{n\max}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	表观量子效率 AQY/ $(\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	光补偿点 LCP/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	光饱和点 LSP/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	暗呼吸速率 $R_d/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$
苗圃1年生高山柳	15.482±1.06b	0.062±0.008a	15.300±1.23c	1483.736±14.56b	0.872±0.051c
苗圃2年生高山柳	21.112±0.95a	0.052±0.002b	25.014±1.45b	1317.745±18.76c	2.256±0.06a
苗圃8年生高山柳	13.264±0.89b	0.055±0.002b	20.227±1.32bc	1210.348±21.98d	1.355±0.09b
野外11年生高山柳	18.630±1.15a	0.051±0.001b	33.747±1.97a	1809.975±24.84a	1.890±0.021a

注:同列字母不同表示不同龄级高山柳光合作用参数的差异显著($P<0.05$),下同。

2.3 不同龄级高山柳叶片特征

4个龄级高山柳叶面积、叶干重、比叶面积、叶干物质含量大小如表2所示。从表中可以看出,除叶干物质含量随年龄的增加呈逐渐上升的趋势外其

余叶形态参数均呈先上升后降低的趋势。多重比较表明,野外11年生高山柳叶干物质含量均显著高于苗圃其余各龄级;苗圃1年生与野外11年生高山柳叶面积、叶干重、比叶面积差异不显著,但均显著

低于苗圃 2 年生和 8 年生高山柳的叶面积、叶干重、比叶面积大小。

表 2 不同龄级高山柳叶形态特征
Tab. 2 Leaf morphological characteristics of *S. cupularis* with different stand ages

苗龄	叶面积/cm ²	叶干重/g	比叶面积/cm ² ·g ⁻¹	叶干物质含量/(g·g ⁻¹)
苗圃1年生高山柳	1.901±0.021c	0.022±0.003b	88.419±1.543c	0.348±0.032b
苗圃2年生高山柳	3.674±0.033b	0.035±0.011a	106.493±1.865b	0.364±0.026b
苗圃8年生高山柳	5.901±0.059a	0.041±0.012a	148.266±3.659a	0.399±0.049b
野外11年生高山柳	2.349±0.389c	0.027±0.004b	86.679±4.382c	0.443±0.058a

3 结论与讨论

植物叶片对光能的吸收、传递与利用能力不仅与外界环境因子有关, 也与自身生理状态密切相关^[21-22]。4 个龄级高山柳的 P_n 呈单峰曲线, 不存在“午休”现象。各龄级高山柳 P_n 日均值间产生了显著差异, 苗圃 2 年生最高, 野外 11 年生其次, 2 年生高山柳处于生长快速阶段, 积累更多的有机物用于各构件的生长, 11 年生高山柳生长在流动沙地上, 同样有较高的光合速率, 表明高山柳能适应干旱的流动沙地环境。

水分利用效率作为植物气体交换的一个重要指标。很多研究认为, 荒漠植物具有较高的水分利用效率^[23-24]。不同龄级高山柳表现出不同的水分利用策略: 苗圃 1 年生和 2 年生高山柳 WUE 较高, 能充分地利用有限水分; 野外 11 年生高山柳也表现出较高的 WUE 和较低的 T_r , 同样也能较充分的利用有限的水分, 这与高山柳能在干旱的沙地上较好的生长相吻合; 苗圃 8 年生高山柳 P_n 与 WUE 均处于较低水平, 这可能是由于植株冠幅较大, 叶片相互遮阴过多, 导致其光合速率降低。这种处于不同生长阶段的高山柳所采取各自的水分利用方式是对当地特殊环境的适应, 反映了不同龄级高山柳为了维持自身的碳水平衡, 获取最大碳收益而采取的不同的生态适应对策。

有研究表明 C_i 的变化趋势与 P_n 相反, 这与许多植物光合日进程变化规律一致^[25-26]。判断植物体 P_n 降低的原因是气孔还是非气孔因素, 主要看 C_i 和 L_s 的变化方向: C_i 降低、 L_s 升高表明气孔因素是主要原因; C_i 增高、 L_s 降低表明非气孔因素起主导作用^[27]。在午间高温、高光的环境条件下, 4 个龄级高山柳 P_n 均有不同程度的下降, 但是降低原因各异: 苗圃 1 年生高山柳 14:00 时 P_n 降低主要是受非气孔因素的影响, 即叶肉细胞羧化能力降低或电子传递

链受阻造成同化力不足而导致 P_n 降低, 此时植物的光合器官可能已经受到损伤; 2 年生高山柳 12:00 时 P_n 降低主要是由于气孔限制造成的, 14:00 时 P_n 降低主要由非气孔因素造成的; 8 年生和 11 年生高山柳 12:00 P_n 降低主要是由非气孔因素造成的。植物通过调节气孔的关闭程度来适应外界的光环境, 这是植物体的一种保护调节机制^[28]。

植物叶片的 LCP 和 LSP 是判断植物耐阴性的一个重要指标。研究发现 11 年生高山柳 LCP 平均值为 33.747 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, LSP 平均值为 1 809.975 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 在自然光强下阳性树种的光补点 (平均值 30 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 和光饱和点的范围 (1 200~1 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)^[29], 可初步推断高山柳为阳生性、且耐阴性较强的树种。

研究结果表明野外栽植的高山柳对强光的利用能力较强, 且有效光利用区间 (LCP 与 LSP 之间的差) 较广, 说明该植物对光的适应范围较广。当 PAR 在 0~200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, P_n 迅速上升, 这一阶段主要受非气孔限制, 之后随光照强度的增加缓慢上升, 这一阶段主要受非气孔限制^[30]。AQY 值高, 说明叶片光能转化效率高及利用弱光进行光合生产的能力强^[31], 对于长势良好的植物, AQY 一般在 0.04~0.07 之间^[32], 本研究中高山柳 AQY 值在 Long 等给出的范围值。4 个龄级高山柳 $P_{n\text{max}}$ 、AQY 的大小顺序与 P_n 大小的排列顺序一致, 均为苗圃 2 年生>野外 11 年生>苗圃 1 年生>苗圃 8 年生, 进一步证明了苗圃 2 年生和野外栽植的 11 高山柳光合能力较强, 同时两者的暗呼吸速率 (R_d) 较高, 叶片代谢能力较强, 有利于光合作用。

有研究认为植物 SLA 和 LDMC 可以反映植物获取资源的能力和对不同生境的适应特征^[33-34], 且多年生植物两者之间呈负相关性^[35]。当 SLA 较低时, 植物能更好地适应资源贫瘠和干旱的环境; 当 SLA 较高时, 可以更好地适应资源丰富环境^[36-37]。因此,

本研究中的11年生高山柳SLA较低,与其生长在土地资源贫瘠的流动沙地上有关,而LDMC相对较高,由于其生长年限较长,钙离子和一些次生代谢物则积累较多,导致叶内组织密度增加,导致LDMC增加,SLA降低^[38]。苗圃1年生、2年生、8年生高山柳SLA显著上升,随着年龄的增加,通过增加比叶面积,获取更多的光资源用于光合作

用,但3个龄级间的LDMC差异不显著。

综上所述,高山柳表现出阳性树种的特点,对光的适应范围广,能够适应干旱的流动沙地环境。在苗圃生长时,生长阶段初期,生长发育较快,对弱光的利用能力较强,表现出较低的LCP。可以根据不同龄级高山柳的生长策略,合理经营高山柳林。

参考文献

- [1] 周志宇, 张莉丽, 高文星, 等. 试论灌木是干旱、半干旱区草地恢复中重要的生物资源[J]. *草业科学*, 2007, 24(12): 19-21.
- [2] 苏永中, 赵哈林, 张铜会. 几种灌木、半灌木对沙地土壤肥力影响机制的研究[J]. *应用生态学报*, 2002, 13(7): 802-806.
- [3] 王敬, 唐金权, 仲小波. 高山柳扦插育苗试验[J]. *四川林业科技*, 2012, 33(6): 64-65.
- [4] 蔡海霞, 吴福忠, 杨万勤. 干旱胁迫对高山柳和沙棘幼苗光合生理特征的影响[J]. *生态学报*, 2011, 31(9): 2430-2436.
- [5] 许大全. 光合速率、光合效率与作物产量[J]. *生物学通讯*, 1999, 34(8): 8-9.
- [6] Poorter L. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species[J]. *Functional Ecology*, 2001, 15(1): 113-123.
- [7] Montgomery R. Relative importance of photosynthetic physiology and biomass allocation for tree seedling growth across a broad light gradient[J]. *Tree Physiology*, 2004, 24(2): 155-167.
- [8] Sánchez-Gómez D, Valladares F, Zavala MA. Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation[J]. *New Phytologist*, 2006, 170(4): 795-806.
- [9] Scholes J D, Press M C, Zipperlen S W. Differences in light energy utilization and dissipation between dipterocarp rain forest tree seedlings[J]. *Oecologia*, 1997, 109: 41-48.
- [10] Senevirathna AM, Stirling CM, Rodrigo VH. Growth, photosynthetic performance and shade adaptation of rubber (*Hevea brasiliensis*) grown in natural shade[J]. *Tree Physiology*, 2003, 23: 705-712.
- [11] 鞠强, 贡璐, 杨金龙, 等. 梭梭光合生理生态过程与干旱环境的相互关系[J]. *干旱区资源与环境*, 2005, 19(4): 201-204.
- [12] 朱军涛, 李向义, 张希明, 等. 昆仑山北坡不同海拔塔里木沙拐枣的光合生理生态特性[J]. *生态学报*, 2011, 31(3): 0611-0619.
- [13] 颜超, 王中生, 安树青, 等. 濒危植物银缕梅不同径级个体的光合能力差异与更新限制[J]. *生态学报*, 2008, 28(9): 4153-4161.
- [14] 刘海涛. 高寒沙地乌柳林生理生态特征及植被恢复过程研究[D]. 中国林业科学研究院, 2011.
- [15] 李开章. 若尔盖高寒草原沙化治理初探[J]. *草业与畜牧*, 2008(1): 33-34.
- [16] 付为国, 李萍萍, 陈歆, 等. 北固山湿地藓草光合日变化的研究[J]. *武汉植物学研究*, 2005, 23(6): 555-559.
- [17] Berry J A, Downton W J S. Environmental regulation of photosynthesis // Govind J, ed. *Photosynthesis* (Vol III) [M]. New York: Academic Press, 1982.
- [18] CUI Ningbo, DU Taisheng, KANG Shaozhong, et al. Relationship between stable carbon isotope discrimination and water use efficiency under regulated deficit irrigation of pear-jujube tree[J]. *Agricultural Water Management*, 2009, 96(11): 1615-1622.
- [19] 叶子飘. 光合作用对光和CO₂响应模型的研究进展[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(6): 727-740.
- [20] Melis A. Photosystem-II damage and repair cycle in chloroplasts: what modulates the rate of photodamage?[J]. *Trends in Plant Science*, 1999, 4(4): 130-135.
- [21] Gimenez C, Mitchell VJ, Lawlor DW. Regulation of photosynthetic rate of two sunflower hybrids under water stress[J]. *Plant Physiology*, 1992, 98(2): 516-524.
- [22] 许大全. 光合作用测定及研究中一些值得注意的问题[J]. *植物生理学通讯*, 2006, 42(6): 1163-1167.
- [23] 许皓, 李彦, 邹婷, 等. 梭梭(*Haloxylon ammodendron*)生理与个体用水策略对降水改变的响应[J]. *生态学报*, 2007, 27(12): 5019-5028.
- [24] Rouhi V, Samson R, Lemeur R, et al. Photosynthetic gas exchange characteristics in three different almond species during drought stress and subsequent recovery[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 59(2): 117-129.
- [25] 兰小中, 廖志华, 王景升. 沙冬青光合速率日变化及其影响因素研究[J]. *干旱区资源与环境*, 2007, 21(5): 141-145.
- [26] 吉小敏, 梁继业, 任伟. 生态防护林中大沙枣和小沙枣光合特性比较[J]. *干旱区资源与环境*, 2014, 28(8): 178-182.
- [27] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. *植物生理学通讯*, 1997, 3(4): 241-244.
- [28] Xu H, Li Y, Xu G Q, Zou T. Ecophysiological response and morphological adjustment of two Central Asian desert shrubs towards variation in summer precipitation[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2007, 30(4): 399-409.
- [29] Lancher W, Trans, Li B. *Plant physioecology* [M]. Beijing: Science Press, 1980.
- [30] 郭春燕, 李晋川, 岳建英, 等. 两种高质牧草不同生育期光合生理日变化及光响应特征[J]. *生态学报*, 2013, 33(6): 1751-1761.
- [31] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2002.

- [32] Long SP, Humphries S, Falkowski PG. Photoinhibition of photosynthesis in nature[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1994, 45: 633–662.
- [33] Grime J P, Thompson K, Hunt R, et al. Integrated screening validates primary axes of specialization in plants[J]. *Oikos*, 1997, 79: 259–281.
- [34] Wilson P, Thompson K, Hodgson J. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies[J]. *New Phytologist*, 1999, 143: 155–162.
- [35] 李玉霖, 崔建垣, 苏永中. 不同沙丘生境主要植物比叶面积和叶干物质含量的比较[J]. *生态学报*, 2005, 25(2): 304–311.
- [36] Anacker B, Rajakaruna N, Ackerly D, et al. Ecological strategies in California chaparral: interacting effects of soils, climate, and fire on specific leaf area[J]. *Plant Ecology & Diversity*, 2011, 4: 179–188.
- [37] 张林, 罗天祥. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展[J]. *植物生态学报*, 2004, 28(6): 844–852.
- [38] Kayama M, Sasa K, Koike T. Needle life span, photosynthetic rate and nutrient concentration of *Picea glehnii*, *P. jezoensis* and *P. abies* planted on serpentine soil in northern Japan[J]. *Tree Physiology*, 2002, 22(10): 707–716.

Summary for “高寒沙地不同龄级高山柳光合特性及叶性状研究”

A Study of Photosynthetic Characteristics and Leaf Traits of *Salix cupularis* with Different Ages in Alpine Sandy Land

DENG Dongzhou^{1*}, LIU Cheng², HE Li¹, YAN Wuxian¹, CHEN Dechao¹, LI Jiayong¹

¹ Sichuan Academy of Forestry Sciences, Chengdu 610081, China;

² Sichuan Forestry and Grassland Inventory and Planning Institute, Chengdu 610081, China

* Corresponding author, dongzhou@163.com

Abstract *Salix cupularis* is the main plant for windbreak and sand fixation in northwest Sichuan. In this study, investigations were made on the differences of photosynthetic capacity and leaf traits among four age-class seedlings (1-, 2-, 8- and 11-year-old) of *S. cupularis*. The photosynthesis parameters and light response curves were measured using portable Li-6400 photosynthetic system (Licor, USA). The results showed that the diurnal variation of net photosynthetic rate (P_n) of *S. cupularis* showed an unimodal curve without midday depression. The P_n of 2-year-old *S. cupularis* was significantly higher than that of others, and the order was nursery 2-year-old > wild 11-year-old > nursery 1-year-old > nursery 8-year-old. The daily variation trend of G_s and T_r were the same, and the daily mean value of 2-year-old *S. cupularis* in nursery were higher than the other three age classes. The diurnal variation value of L_s showed the lowest in the morning, the L_s daily mean value of 2-year-old *S. cupularis* was lower than that of 1-year-old *S. cupularis* in nursery and 11-year-old *S. cupularis* in wild, and there was no significant difference compared with 8-year-old *S. cupularis* in nursery. WUE daily mean value of 11-year-old *S. cupularis* in wild was significantly higher than that of the other three age-class *S. cupularis*. $P_{n\max}$ of 2-year-old *S. cupularis* was significantly higher than that of others. LCP and R_d of 1-year-old *S. cupularis* were lower than that of the other three age-class *S. cupularis*. LCP and LSP of 11-year-old *S. cupularis* in wild were significantly higher than others in nursery. Leaf dry matter content of 11-year-old *S. cupularis* in wild was significantly higher than others in nursery. Leaf area, leaf dry weight, specific leaf area of 1-year-old *S. cupularis* in nursery and 11-year-old *S. cupularis* in wild were significantly lower than those of 2-year-old and 8-year-old *S. cupularis* in nursery.

Key words Alpine sandy land; *Salix cupularis*; Photosynthesis; Leaf traits

doi: [10.12172/201908080001](https://doi.org/10.12172/201908080001)