

# 科尔沁沙地黄柳再生枝与现存枝形态和光合特征的比较

高玉葆, 任安芝, 王 巍, 王金龙

(南开大学生命科学学院, 天津 300071)

**摘要:**对黄柳经平茬后形成的再生枝和未平茬的现存枝的光合作用、株高、基径、叶片大小等形态特征进行了比较研究, 结果表明再生枝比现存枝具明显的生长优势; 再生枝高度及高度频度分布均与现存枝十分接近; 再生枝基径显著大于现存枝, 前者过细和过粗枝条的比例均较低, 基径频度分布趋于正态分布, 后者细枝条比例较高, 基径频度分布符合对数正态分布; 同时再生枝叶片更长、更宽, 叶长和叶宽接近于平均值的叶子所占比例更大。在上午时段内叶片温度和光合有效辐射随气温同步上升, 黄柳叶片的净光合速率总体上都比较, 再生枝和现存枝之间的表现差异明显。

**关键词:**黄柳; 再生枝; 现存枝; 株高; 基径; 叶片大小; 光合作用

## A Comparative Study on Photosynthesis and Morphological Characteristics of *Salix gordejvii* Between Regenerated Shoots and Standing Shoots

GAO Yu-Bao, REN An-Zhi, WANG Wei, WANG Jin-Long (College of Life Science, Nankai University, Tianjin 300071, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(10): 1758~1764.

**Abstract:** *Salix gordejvii* is a kind of pioneer shrub on moving and semi-moving dunes in Horqin Sandy Land, Inner Mongolia. It is also widely cultivated there for soil conservation or as fuel source. In this paper, the regenerated shoots and standing shoots of *Salix gordejvii* were investigated on leaf photosynthesis, leaf blade size, plant height and diameter, and some other related growth parameters.

The plots for experiment were on two semi-fixed dunes with a slope of 5~10 degrees. *Salix gordejvii* in plot I was planted with cuttage in spring 1999 and root sprouts formed in that growing season were then cut at base in spring 2000, so that shoots under observation were all regenerated shoots. *Salix gordejvii* in plot II were planted in the same way in spring 1999 but the root sprouts were kept as they were afterwards, so that they were all standing shoots at the time of observation. Field experiments were carried out from the last ten days of July to the first ten days of August.

The regenerated shoots had an advantage over the standing shoots in growth. Height of the regenerated shoots was similar to that of the standing ones, and the height frequency distribution for both kinds of shoots followed Logarithmic Normal Distribution Model. The regenerated shoots were also greater than the standing shoots in diameter at base. The diameter frequency distribution of the regenerated shoots followed Normal Distribution Model while the standing shoots followed Logarithmic Normal Distribution Model, which indicated that the thickness of most of the regenerated shoots was statistically closer to the means than that of the standing shoots and that the regenerated shoot population was at developing stage while the standing shoot population tended to decline.

Advantages of the regenerated shoots also lay in leaf dimension. The leaves of the regenerated shoots

基金项目: 国家重点基础研究发展规划资助项目(G2000018601); 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所开放基金资助项目

收稿日期: 2001-11-22; 修订日期: 2002-05-05

作者简介: 高玉葆(1955-), 男, 内蒙古丰镇县人, 博士, 教授。主要从事植物生态学研究工作。E-mail: ybgao@nankai.edu.cn

were longer and wider than those of the standing shoots. The leaf blade length frequency distribution of the regenerated shoots followed Normal Distribution Model while that of the standing shoots followed Weibull Distribution Model. With regard to leaf blade width frequency distribution, the regenerated shoots followed Weibull Distribution Model while the standing shoots followed Logarithmic Normal Distribution Model. All these indicated that length and width of most of the regenerated shoot leaves were statistically closer to the means than those of the standing shoot leaves.

The diurnal photosynthesis rate curves of *Salix gordejvii* were closely related to environmental factors such as temperature, humidity, PAR, measured on the corresponding day. During three days of measurement, net photosynthesis rate of *Salix gordejvii* all culminated at 11:00am, and the only difference between the two classes was in the peak values. The time when other peaks appeared was largely affected by environmental factors of the corresponding days. With regard to the peak value appeared at 11:00 am, the regenerated shoots were lower than the standing ones. This phenomenon might be a result of greater respiration rate of the regenerated shoots.

It may be noteworthy that population photosynthesis ability of the regenerated shoots was higher than that of the standing shoots, though net photosynthesis rate of a single leaf of the regenerated shoots was lower than that of the standing ones at a certain time, because the regenerated shoots had an advantage statistically over the standing shoots in leaf blade area as well as total number of leaves.

**Key words:** *Salix gordejvii*; regenerated shoots; standing shoots; plant height; shoot base diameter; leaf blade size; photosynthesis

文章编号:1000-0933(2002)10-1758-07 中图分类号:Q945.1, Q945.3 文献标识码:A

黄柳(*Salix gordejvii*)是杨柳科的一种中生灌木,是科尔沁沙地营造水土保持林和薪炭林的主要灌木树种。它喜生于湿润的丘间低地,具有耐干旱、抗风蚀、喜沙埋的特点,受流沙掩埋后易生不定根,并形成新的枝条。由于根系的良好发育,它在年降水量不到 200 mm 的年份仍能生长,在沙面 60℃ 高温下并无灼伤,在 -40℃ 低温时亦无冻害,在流动、半流动沙丘甚至形成纯群落,因而是草原带沙地理想的固沙树种<sup>[1,2]</sup>。

关于黄柳的生物生态学特性<sup>[3~5]</sup>和平茬复壮效果已有研究<sup>[6]</sup>,它的一些重要生理活动参数如叶气孔导度和水分状况的时空变化也已被报道<sup>[7]</sup>。对分布在科尔沁沙地半固定沙丘、固定沙丘和丘间低地上黄柳种群的数量特征<sup>[8]</sup>以及上述 3 种生境条件下黄柳根系分布和冠层结构特征<sup>[9]</sup>分别进行了观察研究。本文以科尔沁沙地的黄柳灌丛为研究对象,在相邻的两个地段上分别选择平茬后形成的再生枝和未平茬的现存枝,对其单叶的光合作用和枝高、枝的基径、叶片大小等形态特征进行了测定,以期揭示平茬对黄柳种群生长特性以及对沙地生境适应性的影响,为更有效地利用这一沙地重要植物资源提供进一步依据。

## 1 研究区自然条件和研究方法

### 1.1 研究区自然条件

本研究区位于内蒙古自治区科尔沁沙地中南部奈曼旗昂乃乡界内,地理位置为北纬 42°58',东经 120°44',海拔高度 360m 左右。该区属温带大陆性半干旱气候,年均气温 3~7℃,≥5℃ 年积温为 3421.3℃;年均降水量 362.3 mm,主要集中于 6~8 月份,占全年降水的 60%~70%;年平均蒸发量为 1935.4 mm。地貌以平缓起伏沙丘为主,相间分布着沙质草甸、甸子地或农田,土壤上层为风沙土,下层为沙质栗钙土。

### 1.2 研究方法

本研究选取两块黄柳样地,分别位于两座起伏不大、顶部相对平缓的半固定沙丘上。两块样地上的黄柳均于 1999 年春季扦插栽植,扦插时将上一年形成的枝条剪为几段作为插条使用。样地 I 黄柳于 2000 年春季平茬,因此对其枝条均为平茬后的再生枝;样地 II 的黄柳在 2000 年春季没有平茬,因此到取样时其枝条均为未平茬的现存枝。

野外观察测定于2000年7月下旬至8月上旬进行。黄柳枝条单叶光合速率的测定使用美国CID公司的CI-301PS便携式光合测定仪,选取植株上部完全展开的叶片,采用开路法测定。分别在两块样地随机标记10个枝条,每枝连续测3次,取平均值。叶片光合作用日进程的测定时间为7月30日、7月31日和8月4日,气温、叶温、光合有效辐射等环境因子由CI-301PS光合测定仪在测定光合作用的同时获得。每个测定日均为晴朗天气,测定时间从6:30到18:30,持续12h,测定间隔为1.5h。同时在其中的5个标记株上分别随机选取10片完全展开的叶片测量其长度和宽度。测量期末在每个样地分别选取50个枝条,分别测量其自然高度和主干的基部直径,建立枝长和基径的频度分布模型。所有数据用SAS软件进行统计处理。

## 2 结果分析

### 2.1 平茬对黄柳枝条种群自然高度、基径及其分布模型的影响

在两块样地中分别随机抽取50条枝条测量其长度及基径(表1)。从表1可以看出,样地I的黄柳再生枝生长发育十分旺盛,当年高生长平均达137.9cm,最大达193.0cm,平均基径为9.8mm,最大达13.3mm;而样地II中的黄柳现存枝经过2a生长后,其平均高度与样地I并无显著差异,最大值甚至比样地I的最大值还要小,枝条的基径平均只有9.1mm,极显著地低于样地I中枝条的平均基径。

表1 黄柳再生枝与现存枝高度及基径的比较

Table 1 Comparison of height and diameter of *S. gordejvii* between regenerated shoots and standing shoots

项目 Item	样地号 Plot number	最大值 Maximum	最小值 Minimum	平均值 Mean	标准差 Standard error	变异系数 CV	分布模型 Distribution model
自然高度 Height (cm)	I	193.0	90.00	137.9±7.18 <sup>a</sup>	25.11	18.21	$P(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi} \times 0.1813(x-0)} \exp\left[-\frac{\log(x-0)-4.9101}{2 \times 0.1813^2}\right]$
	II	163.0	100.00	133.4±4.27 <sup>a</sup>	14.94	11.19	$P(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi} \times 0.1121(x-0)} \exp\left[-\frac{\log(x-0)-4.8874}{2 \times 0.1121^2}\right]$
基径 Diameter (mm)	I	13.3	7.10	9.8±0.41 <sup>b</sup>	1.42	14.46	$P(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi} \times 1.4206} \exp\left[-\frac{(x-9.82)^2}{2 \times 1.4206^2}\right]$
	II	13.4	7.00	9.1±0.42 <sup>a</sup>	1.47	16.28	$P(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi} \times 0.2888(x-4.3438)} \exp\left[-\frac{\log(x-4.3438)-1.5055}{2 \times 0.2888^2}\right]$

\* 表中数据以平均值±95%置信区间表示;右上角有相同字母表示差别不显著,字母不同则差别极显著( $\alpha=0.01$ ) Data are presented in the format of mean±95% confidence range; same letter denotes non-significant difference while different letters denote a most significant difference( $\alpha=0.01$ )

对每一样地中的黄柳枝条高度、基径测量值作频度分布图,所得曲线进行概率分布模型拟合检验。检验结果表明,两块样地中黄柳枝条高度的频度分布均可以用对数正态分布很好地拟合(表1),即两块样地中的多数枝条高度小于平均值,表现为曲线峰值的左偏(图1)。黄柳再生枝和现存枝在基径的频度分布上也存在明显差异(表1);前者可以用正态分布很好地拟合,即多数枝条的基径接近于平均值;而样地II中的现存枝基径很好地符合对数正态分布,枝条基径小于平均值者居多,表现为曲线峰值的左偏(图2)。

### 2.2 再生枝与现存枝叶片二维尺度的差异

两块样地黄柳叶长的差异和叶宽的差异都是极显著的( $P<0.01$ ),但长宽比在二者之间未见显著差异(表2)。分别对两块样地中黄柳叶长、叶宽的测量值作频度分布图,结果表明,样地I再生枝的叶长分布符合正态分布,即多数叶片的长度接近于平均值,而样地II现存枝的叶长分布接近于Weibull分布,即多数

叶片长度小于平均值(图3)。样地 I 再生枝的叶宽很好地符合 Weibull 分布,而样地 II 现存枝的叶宽分布接近于对数正态分布(图4)。

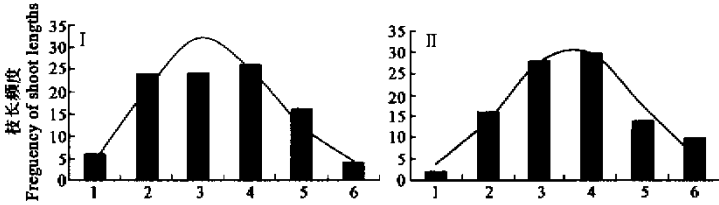


图1 两块样地中黄柳枝长频度分布图

Fig.1 Frqncy distribution of shoot lengths of *S. gordejvii* in two plots I、II,对数正态分布 Logarithmic Normal Distribution Curve

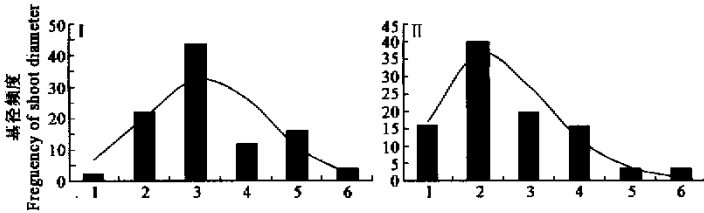


图2 两块样地中黄柳基径频度分布图

Fig.2 Frequency distribution of shoot diameter of *S. gordejvii* in two plots I, 正态分布 Normal Distribution curve, II,对数正态分布 Logarithmic Normal Distribution Curve

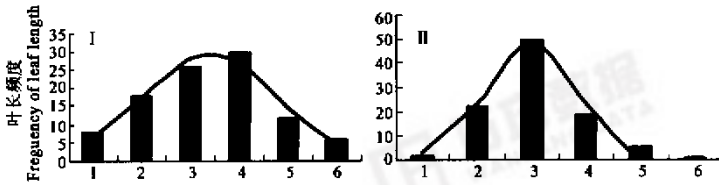


图3 两块样地中黄柳叶长频率分布图

Fig.3 Frequency distribution of leaf length of *S. gordejvii* in two plots I, 正态分布 Normal Distribution curve, II, Weibull 分布 Weibull Distribution Curve

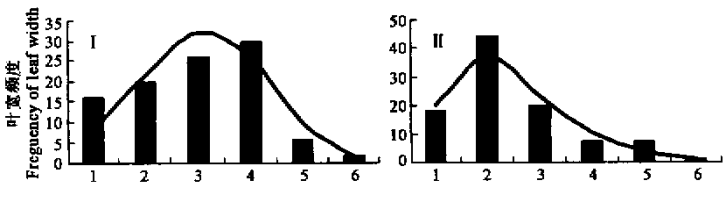


图4 两块样地中黄柳叶宽频度分布图

Fig.4 Frequency distribution of leaf width of *S. gordejvii* in two plots I, Weibull 分布 Weibull Distribution Curve II,对数正态分布 Logarithmic Normal Distribution Curve

表2 黄柳再生枝与现存枝叶片长度、宽度及长宽比的比较

Table 2 Comparison of length, width and length / width ratio of *S. gordejewii* between regenerated shoots and standing shoots

项目 Item	样地号 Plot number	最大值 Maximum	最小值 Minimum	平均值 Mean	样本标准差 s	变异系数 CV	分布模型 Distribution model
叶长 (mm) Leaf length	I	91.0	45.0	67.1±3.02 <sup>b</sup>	10.59	15.79	$P(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi} \times 10.59} \exp\left[-\frac{(x-67.06)^2}{2 \times 10.59^2}\right]$
	II	60.0	33.0	45.7±1.74 <sup>a</sup>	6.08	13.31	$P(x) = \frac{1}{16} \left(\frac{x-30.74}{16}\right)^3 \exp\left[-\left(\frac{x-30.74}{16}\right)^4\right]$
叶宽度 (mm) Leaf width	I	4.90	2.80	3.64±0.13 <sup>b</sup>	0.47	12.82	$P(x) = \frac{1}{1.7186} \left(\frac{x-2.0877}{1.7186}\right)^{2.6976} \exp\left[-\left(\frac{x-2.0877}{1.7186}\right)^{3.6967}\right]$
	II	4.00	1.90	2.62±0.15 <sup>a</sup>	0.51	19.54	$P(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi} \times 0.44(x-1.49)} \exp\left[-\frac{\log(x-1.49)-0.02}{2 \times 0.44^2}\right]$
长宽比 Length/ width ratio	I	25.30	12.90	18.61±0.88 <sup>a</sup>	3.07	16.51	$P(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi} \times 3.07} \exp\left[-\frac{(x-18.61)^2}{2 \times 3.07^2}\right]$
	II	23.00	11.80	17.76±0.72 <sup>a</sup>	2.52	14.19	$P(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi} \times 2.5201} \exp\left[-\frac{(x-17.756)^2}{2 \times 2.5201^2}\right]$

\* 表中数据以平均值±95%置信区间表示;右上角有相同字母表示差别不显著,字母不同则差别极显著( $\alpha=0.01$ ) Data are presented in the format of mean±95% confidence range; same letter denotes non-significant difference while different letters denote a most significant difference( $\alpha=0.01$ )

### 2.3 再生枝与现存枝叶片光合特征的比较

从黄柳叶片光合作用的日进程曲线可以看出(图5),在3个测定日内两块样地黄柳枝条的叶片净光合速率均在11:00时达到一个明显的高峰,峰值的高低在不同测定日有所不同,但在所有的测定日中现存枝的净光合速率均显著高于再生枝。3个测定日的峰值依次为:7月30日,再生枝为78.7( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ,下同),现存枝为251.2,后者是前者的3.2倍;7月31日,再生枝为233.2,现存枝为528.4,后者是前者的2.3倍;8月4日,再生枝为103.2,现存枝为145.9,后者是前者的1.4倍。取3个测定日净光合速率峰值的平均值进行比较,则再生枝为138.4,现存枝为308.5,后者是前者的2.2倍。

7月30日11:00以后叶温仍持续升高,当天最高叶温出现在15:30,PAR除在12:30因天空有云而暂时出现一低谷外,其余时间一直在1730~1930  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 之间波动,直到17:00叶温及PAR才有所回落,这时光合曲线出现了一个幅度较小的上升,并且样地I再生枝叶片的数值要高于样地II的现存枝。

7月31日8:00时即出现了光合曲线的第1个峰,再生枝的峰值显著高于现存枝;在11:00时出现第2个峰值,现存枝显著高于再生枝。15:30之后,再生枝的净光合值再度下降,而现存枝则出现了一个小幅度的上扬。

8月2日(甲方数据)雨使得在8月4日进行的第3个测定日中,空气湿度比前两次日进程要高,同时早晨气温偏低,温差较大。同前两个测定日一样,当日在11:00时净光合曲线出现第1个峰值,但峰值过后的

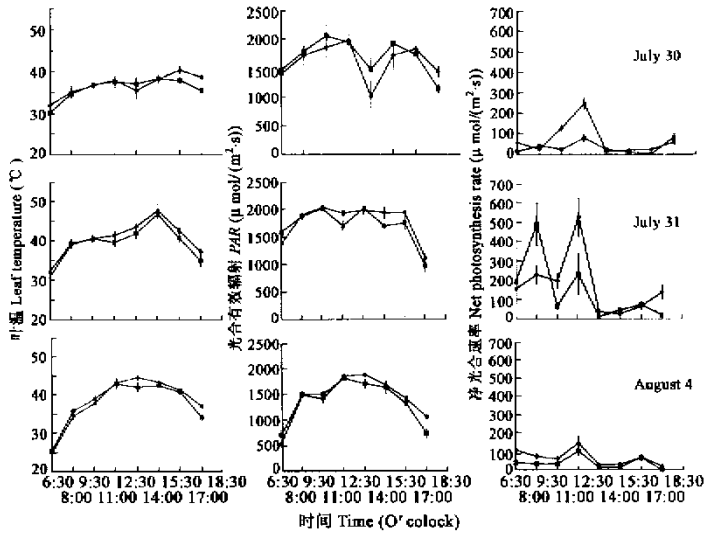


图5 两块样地3个测定日的叶温、PAR及黄柳净光合速率的进程

Fig. 5 Leaf temperature, PAR and net photosynthesis rate of *S. gordejvii* in two plots on three days

■ 样地 I plot I ; ◆ 样地 II Plot II

12:30 即达到了当天叶温和 PAR 的最高值,之后温度缓慢下降,而 PAR 下降较快,到 15:30 时两块样地中的黄柳都出现了当天光合曲线的第 2 个峰,且两块样地的峰值近于相等。15:30 后,叶温、PAR 迅速下降,到 17:00 时,PAR 已不足  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,净光合速率也随之下降。

从以上观察可以看出:(1)在上午时段内叶温和光合有效辐射随着气温升高而同步上升,黄柳叶片的净光合速率总体上都比较,再生枝与现存枝之间的表现差异明显;(2)中午前后叶温和光合有效辐射达到一天中的最大值并且维持到 15:30 左右,此间净光合速率降至低谷,而且再生枝与现存枝之间的差异基本消失;(3)从 15:30 左右开始叶温和光合有效辐射稳定下降,叶片净光合速率呈现较小幅度的回升,但再生枝和现存枝之间差异不明显。

### 3 讨论

已有研究表明,不同沙地生境下黄柳枝条长度频度分布、叶片二维尺度各不相同<sup>[8]</sup>,其地下根系分布也各有差异<sup>[9]</sup>。本研究进一步发现,平茬对黄柳枝条的形态和光合特征能够产生不同程度的影响。从枝条的自然高度来看,经过 2a 生长的现存枝与平茬后的再生枝之间并无显著差异,二者的高度频度分布也均符合峰值稍偏左的对数正态分布。两块样地不同枝条的基径之间具显著差异,这种差异不仅表现在再生枝基径的平均值极显著地高于现存枝,也表现在枝条基径的频度分布上。样地 I 再生枝基径的频度分布可以用正态分布很好地拟合,表明接近平均值的枝条所占的比例最大,种群生长的一致性程度较高,正处于发展阶段;而样地 II 现存枝的基径频度符合对数正态分布,即低于平均值的枝条所占的比例较大,种群开始出现了衰退倾向。另外,样地 I 再生枝的优势地位也表现在叶片的二维尺度上,其叶片的长和宽均显著高于现存枝,而且接近平均值的叶片所占比例也大于现存枝,从而使再生枝具更大的单叶面积。常学礼等<sup>[5]</sup>在对黄柳平茬枝和未平茬枝的净生长和地上生物量组成结构的研究中也发现,1 年生黄柳生长最快,随年龄增大黄柳的高生长减弱,然而平茬可极大地提高黄柳灌丛高生长,为未平茬黄柳灌丛高生长的 4 倍多。本文的实验数据从枝高、基径、叶片大小几方面进一步支持了这一结论。

将样地 I 再生枝叶片净光合速率与样地 II 现存枝叶片相比较,发现在 3 个测定日 11:00 出现的峰值中,现存枝的峰值均显著高于再生枝,而在其它时间出现的较低峰值中,两块样地或接近或各自稍有高低

据蒋高明等报道<sup>[10]</sup>,虽然沙柳等沙漠植物具有很强的光合能力,但大部分的光合产物又通过暗呼吸消耗掉了,这种较强的暗呼吸可能与沙漠植物适应干旱环境的特殊生理生态机制有关;同时在干旱环境下,植物为满足对水分的要求,不惜以损失固定的碳为代价而节约水分,暗呼吸一方面可提供正常生长所需的能量,另一方面在有氧呼吸过程中产生一定量的水分。本文的测定结果指出,黄柳再生枝的生长速率包括枝条高度和基径、叶片大小的增加量都超过了现存枝。这说明再生枝的分生组织活动强烈,细胞分裂速度快,因而需要消耗大量的同化产物,而这一需求只能通过旺盛的呼吸作用来满足,于是导致净光合速率在白天一段时间内低于现存枝的净光合速率。还有一点需强调的是,无论是单叶面积还是总叶面积,再生枝均显著高于现存枝,故即使再生枝的单叶净光合速率在某一时段低于现存枝,但从群体光合水平上来看,仍然是再生枝高于现存枝,这也就保证了再生枝在生长方面所具有的优势地位。

## 参考文献

- [1] Lu X M(刘新民), Zhao H L(赵哈林), Zhao A F(赵爱芬). 科尔沁沙地风沙环境与植被. Beijing: Science Press, 1996.
- [2] Li S P(李树苹). Rules and characters of *Salix lutea* sand bars and *Caragana korshinskii* networks in soil and water conservation. *Research of Soil and Water Conservation* (in Chinese) (水土保持研究), 1998, **5** (3): 126~128.
- [3] Wang K F(王康富). 辽宁省章古台主要固沙植物的习性. 林业集刊(3). Beijing: Science Press, 1959. 182~197.
- [4] Lu Z M(刘中民). 几种沙生植物的特性及其栽培的研究. 治沙研究(5), Beijing: Science Press, 1963.
- [5] Chang X L(常学礼), Li S G(李胜功), Zhao X Y(赵学勇), et al. Study on the growth and above-ground biomass characteristics of *Salix gordejvii* Scrub. In: *Eco-environmental Integration Studies on the Horqin Sandy Land* (in Chinese) (科尔沁沙地生态环境综合整治研究). Lanzhou: Gansu Science and Technology Press, 1993. 201~208.
- [6] Chang X L(常学礼), Li S G(李胜功), Zhao X Y(赵学勇), et al. The effect of cutting on renewal of *Salix gordejvii* scrub. *Journal of Desert Research* (in Chinese) (中国沙漠), 1997, **17** (Supp. 1): 54~59.
- [7] Zhou H Y(周海燕), Zhao A F(赵爱芬). Seasonal and topographical changes in stomatal conductance and water state of *Salix gordejvii* in Horqin Sandy Land. *Chinese Bulletin of Botany* (in Chinese) (植物学通报), 2000, **17** (6): 543~547.
- [8] Liang Y(梁宇), Gao Y B(高玉葆), Ren A Z(任安芝), et al. Quantitative characteristics of *Salix gordejvii* population in different sandy land habitats. *Acta Ecologica Sinica* (in Chinese) (生态学报), 2000, **20** (1): 80~87.
- [9] Ren A Z(任安芝), Gao Y B(高玉葆), Wang J L(王金龙). Root distribution and canopy structure of *Salix gordejvii* in different sandy land habitats. *Acta Ecologica Sinica* (in Chinese) (生态学报), 2001, **21** (3): 399~404.
- [10] Jiang G M(蒋高明), He W M(何维明). A quick new method for determining light response curves of photosynthesis under field light conditions. *Chinese Bulletin of Botany* (in Chinese) (植物学通报). 1999, **16** (6): 712~718.