

# 不同林龄柠条(*Caragana korshinskii*)的光合特性和水分利用特征

鲍婧婷<sup>1,2</sup>, 王进<sup>2</sup>, 苏洁琼<sup>2</sup>

(1. 兰州理工大学 生命科学与工程学院, 甘肃 兰州 730050; 2. 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所 沙坡头沙漠研究试验站/甘肃省寒区旱区逆境生理与生态重点实验室, 甘肃 兰州 730000)

**摘要:** 柠条(*Caragana korshinskii*)是宁夏沙坡头地区的主要固沙灌木, 建植初期表现出较强适应性, 但随着年龄增长和土壤水分耗竭, 开始出现衰退。为探明灌木年龄与其退化的关系, 野外原位测定了不同林龄(3、13、25龄)柠条的叶水势、叶相对含水量、叶表面导水率、净光合速率及水分利用效率, 分析了其光合特性与叶水势的关系。结果表明:(1)不同林龄柠条的光合能力和水分利用效率差异显著, 中龄、幼龄的光合能力高于老龄, 而水分利用效率低于老龄;(2)净光合速率、气孔导度与叶水势的非线性关系, 反映出不同林龄柠条采取不同策略应对干旱胁迫, 幼龄柠条通过快速关闭气孔来减少水分散失, 而中龄和老龄柠条通过调整水分利用策略来应对干旱。老龄柠条通过提高水分利用效率来使水分利用最大化, 但其植物水势和光合的降低可能导致生长减缓和衰退。

**关键词:** 柠条(*Caragana korshinskii*); 林龄; 光合速率; 水分利用效率

文章编号: 1000-694X(2016)01-0199-07

doi: 10.7522/j.issn.1000-694X.2015.00135

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

## 0 引言

柠条(*Caragana korshinskii*)是多年生落叶灌木, 因极强的生命力和耐旱能力, 被广泛应用于宁夏沙坡头地区的防风固沙和生态建设中。当固沙灌木林生长到一定的建植年限, 随着林龄的增加, 人工种植的灌木林出现植被退化、盖度下降的趋势<sup>[1]</sup>, 影响了固沙植被的生态效应和生态恢复的可持续性。引起固沙人工林生长衰退的因素很多, 例如造林树种的选择、配置和栽植密度、人工林的林分结构及沙区严酷的环境条件等, 然而关于林龄增加对人工林生长影响的研究很少。在不同年龄和发育阶段, 植物生长速率及生理生态特征会有很大变化。近年来, 国外的研究主要集中在植物光合生理、林分营养、生物量的分配以及林分结构等随林龄的变化方面<sup>[2]</sup>。随着林龄的增加, 树木叶片的光合能力降低<sup>[3]</sup>, 营养的可利用性降低<sup>[4]</sup>, 地下生物量的分配增加<sup>[5]</sup>, 树木死亡个体增加<sup>[6]</sup>。虽然这些研究已取得了一些成果, 但由于植物生长衰退是一个复杂的过程, 目前对林龄增加导致人工林退化的机理还不明确。国内学

者主要研究不同林龄人工林的生物量分配<sup>[2]</sup>及根系特征的变化<sup>[7]</sup>, 而对其生长过程以及叶生理生态特征的变化少有研究, 仅有少数对不同年龄樟子松和沙地柏针叶的光合<sup>[8]</sup>及生理生态特征<sup>[9-11]</sup>的报道。由于这类针叶树种属于裸子植物, 已有的研究表明裸子植物光合生理的变化与被子植物大不相同<sup>[12]</sup>。因此目前还需加大对被子植物中的落叶树种, 尤其是落叶灌木的研究。

植物叶片的光合性能决定其碳同化量, 因而是反映植物生长变化的一项重要生理指标。植物的光合作用会受到各种生物因子(如生长发育阶段、形态、遗传特性等)和非生物因子(如光照、温度、水分等)的影响<sup>[9]</sup>。在干旱沙区, 水分是主要的限制因子, 控制植物的生长以及植被演替等重要过程<sup>[13]</sup>。水分利用效率是研究干旱沙区固沙植物生长生存的一个重要指标, 它能反映植物的水分利用特征和水分适应策略<sup>[14]</sup>。通过比较不同林龄柠条在干旱胁迫的自然条件下, 它们光合特性和水分利用特征的差异, 分析其光合特性与植物水势的关系, 揭示其水分适应策略, 以期为维持固沙植被的稳定性提供理论依据。

收稿日期: 2015-07-14; 改回日期: 2015-08-30

资助项目: 国家重点基础研究发展计划项目(2013CB429906); 国家自然科学基金项目(41201250, 41401334); 兰州市科技计划项目(2011-1-35); 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所青年人才基金项目(Y451121001)

作者简介: 鲍婧婷(1980—), 女, 甘肃兰州人, 博士研究生, 讲师, 主要从事干旱区生态学研究。E-mail: jingtingbao@126.com

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于中国科学院沙坡头沙漠研究试验站的水分平衡观测场,地处腾格里沙漠东南缘(37°27'N、104°57'E,海拔1250 m)。该区年平均气温9.6℃,最高气温38.1℃,最低气温-25.1℃;全年日照时数为3264 h;年蒸发量2800 mm,年平均降雨量186.2 mm,一年内雨量分布很不均匀,主要集中在5—9月;空气平均相对湿度为40%,最低可到10%,春季尤为干燥;年平均风速2.8 m·s<sup>-1</sup>,最大风速19 m·s<sup>-1</sup>。土壤基质以细沙粒为主,粘土含量0.2%;土壤田间持水量4.01%,永久萎蔫系数0.61%,地下水埋深大于60 m,不能为植物所用。水分平衡观测场面积为1 hm<sup>2</sup>,是将流动沙丘平整后,以草方格固定沙面,之后栽植柠条和油蒿(*Artemisia ordosica*)等固沙灌木。天然植被以花棒(*Hedysarum scoparium*)和沙米(*Agriophyllum squarrosum*)等为主,盖度1%左右<sup>[15]</sup>。

本研究选取3、13、25 a龄的柠条人工林,分别划分为幼龄、中龄、(相对)老龄3个阶段。每个林龄段的柠条样地至少间隔50 m。每个样地内任选5株,株距均大于5 m。幼龄、中龄和老龄柠条的平均高度分别为(54.33±4.14)、(134.67±6.44)、(173.25±7.96)cm,冠幅的平均直径分别为(36.61±2.53)、(98.09±6.89)、(198.99±10.23)cm。

### 1.2 试验方法

#### 1.2.1 水分生理参数的测定

于2013年6—9月进行生理指标测定,在每个月月末连续测定3~5 d。每株柠条同样位置上选取3片长势良好的叶片,利用露点水势仪(WP4, Decagon, 美国)测定黎明前叶水势( $\psi_{pd}$ )和正午叶水势( $\psi_{md}$ )。叶相对含水量(RWC)的测定在光合测定结束后进行,于黎明前将测过光合的叶片剪下,称其鲜重( $W_f$ ),然后将叶片置于去离子水中,在4℃、完全黑暗的环境中吸水6 h后称其饱和重( $W_t$ ),之后再置于60℃烘箱中48 h后称其干重( $W_d$ )。

$$RWC(\%) = (W_t - W_f) / (W_t - W_d) \times 100\%$$

#### 1.2.2 气体交换参数的测定

在每株的冠层中上部选择一个向南伸展的侧枝,选取3片完整成熟、生长良好的叶片进行测定。利用便携式光合仪(LI-6400XT, Li-COR, 美国)测

定不同林龄柠条叶片的净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $Tr$ )、气孔导度( $G_s$ )等生理参数,并通过 $P_n/Tr$ 值计算叶片瞬时水分利用效率(WUE)。叶室为2 cm×3 cm红蓝光源叶室,流量设定为400  $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$ ,光合有效辐射(PAR)设定为(1500±100)  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。叶面积采用叶面积仪(LI-3100, Li-COR, 美国)测定。测定时间为每天的06:00—18:00,测定间隔为2 h。叶表观导水率( $K_L$ )根据Xu等<sup>[16]</sup>的方法,通过拟合蒸腾速率与叶水势线性关系所得的斜率求得。

#### 1.2.3 数据处理

通过单因素方差分析比较不同林龄柠条的水分生理参数和气体交换参数的差异,对差异显著的指标用Tukey检测进行多重比较, $\alpha=0.05$ 。数据分析采用SPSS 16.0,绘图采用Origin 8.0。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同林龄柠条水分生理参数的比较

除了生长季末期的9月,在整个生长季,老龄柠条的 $\psi_{pd}$ 和 $\psi_{md}$ 都显著低于中龄和幼龄(图1)。虽然中龄和幼龄的 $\psi_{pd}$ 和 $\psi_{md}$ 值比较相似,但中龄的叶水势还是普遍高于幼龄的(除了7月和8月的 $\psi_{md}$ ),表明中龄柠条的植物水分情况较好。不同林龄柠条的黎明前叶水势季节变化趋势相似,在7、8月达到最高值,老龄、中龄、幼龄分别为-3.2、-1.52、-1.92 MPa;在9月达到最低,分别为-5.52、-4.92、-5.13 MPa。在降雨显著减少的生长季末期,不同林龄柠条的 $\psi_{pd}$ 快速下降至-5 MPa以下,中龄的 $\psi_{md}$ 下降至-5.5 MPa,老龄和幼龄的 $\psi_{md}$ 下降至-6.0 MPa。

RWC与 $\psi_{pd}$ 有相同的季节变化趋势(图1),老龄、中龄、幼龄的RWC在7月分别达到最高值0.70、0.74、0.84,之后急剧下降并在生长季末分别达到最低值0.48、0.55、0.52,降幅分别为32%、25%、38%。尽管不同林龄柠条的RWC季节变化趋势相同,但老龄和幼龄之间的差异显著( $P<0.05$ ,除了9月),而中龄和幼龄的RWC差异只在7月份达到差异显著( $P<0.05$ )。

$K_L$ 衡量每变化一个单位的叶水势,通过改变茎流而引起的蒸腾速率的变化,因此 $\psi$ 和 $Tr$ 的线性回归方程斜率就代表其 $K_L$ <sup>[16]</sup>。图2显示,老龄的 $K_L$ (0.98  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )显著低于中龄和幼龄( $P<0.05$ ),而中龄的 $K_L$ (1.63  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )

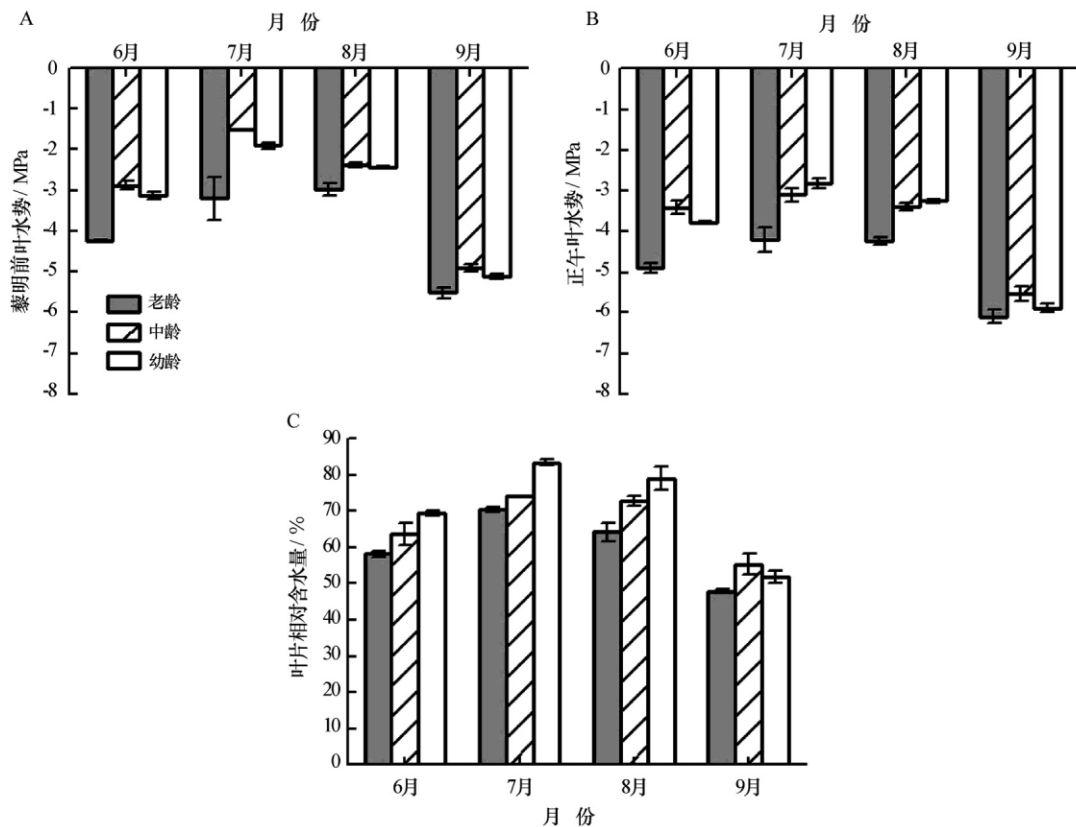


图 1 不同林龄柠条生长季黎明前叶水势  $\Psi_{pd}$ 、正午叶水势  $\Psi_{md}$  和黎明前叶相对含水量 RWC

Fig. 1 The changes of predawn leaf water potential, mid-day leaf water potential and leaf relative water content at predawn in different-aged *C. korshinskii* during the growing season

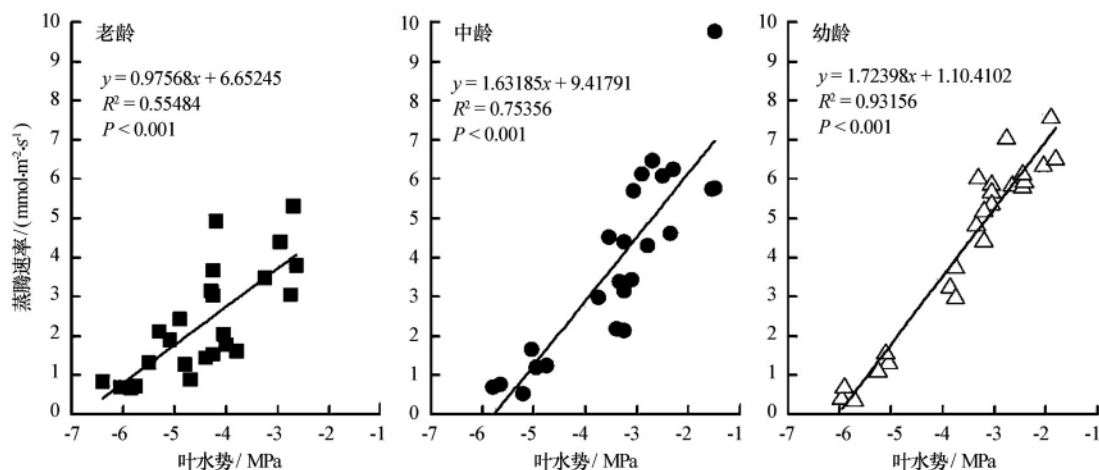


图 2 不同林龄柠条的叶表观导水率

Fig. 2 The leaf-specific apparent hydraulic conductance ( $K_L$ ) of the different-aged *C. korshinskii*

低于幼龄 ( $1.72 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), 其中幼龄的  $\Psi - Tr$  回归方程拟合度最优 ( $R^2 = 0.93$ ).

## 2.2 不同林龄柠条气体交换参数的比较

根据所测柠条的净光合速率、蒸腾速率和气孔导度的日变化曲线, 其最大值均出现在 09:00—11:00, 因此我们比较了不同林龄柠条在该时段的

$P_{n-\max}$ 、 $Tr$  和  $G_s$  (图 3)。不同林龄柠条的气体交换参数也有明显的季节波动。除了中龄的最大  $P_{n-\max}$  出现在 8 月, 其他林龄的最大  $P_{n-\max}$ 、 $Tr$  和  $G_s$  都出现在降雨较多的 6 月和 7 月。到生长季末期, 老齡、中齡、幼齡的  $P_{n-\max}$  分别达到最低的  $4.18$ 、 $5.94$ 、 $6.58 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 降幅分别为  $61.8\%$ 、 $54.6\%$ 、 $58.2\%$ 。除了 7 月的  $Tr$ , 在整个生长季中

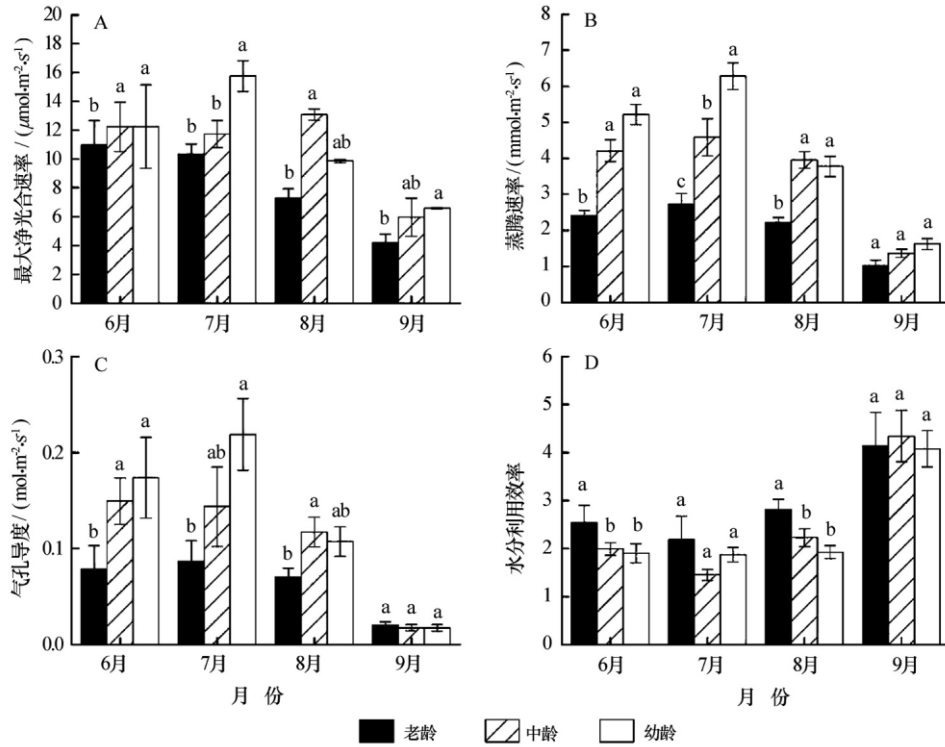


图 3 不同林龄柠条生长季最大光合速率  $P_{n-max}$ 、蒸腾速率  $Tr$ 、气孔导度  $G_s$  和水分利用效率  $WUE$  (不同小写字母表示处理之间差异达到显著水平,  $P < 0.05$ )

Fig. 3 The changes of  $P_{n-max}$ ,  $Tr$ ,  $G_s$  and  $WUE$  in different-aged *C. korshinskii* during the growing season

龄和幼龄的  $P_{n-max}$ 、 $Tr$  和  $G_s$  都比较接近,且都显著高于老龄 ( $P < 0.05$ )。但是在 9 月,老龄和中龄的  $Tr$  和  $G_s$  差异不显著。3 个林龄段柠条的  $P_{n-max}$ 、 $Tr$  都与  $G_s$  的季节变化趋势相似,但瞬时  $WUE$  却与  $P_{n-max}$ 、 $Tr$ 、 $G_s$  都显示出相反的季节动态。中龄和幼龄的  $WUE$  都低于老龄。除了  $P_{n-max}$ ,3 个林龄段柠条的  $Tr$ 、 $G_s$  和  $WUE$  的差异在生长季末都不显著。

### 2.3 不同林龄柠条的光合特征与叶水势的关系

3 个林龄段柠条的  $P_n$  和  $\Psi$  呈反比例函数关系 ( $R^2 = 0.50$ , 图 4),  $P_n$  随着  $\Psi$  的降低急剧下降,当  $\Psi$

降到  $-4$  MPa 以下时,  $P_n$  的下降趋于平缓直至不再下降;不同林龄柠条  $G_s$  和  $\Psi$  呈指数函数关系 ( $R^2 = 0.48$ ),  $G_s$  随着  $\Psi$  的降低而持续下降,当  $\Psi$  降至  $-5$  MPa 以下时气孔几乎全部关闭。

### 3 讨论

植物的黎明前叶水势能很好地反映植物内在水分特征<sup>[17]</sup>。无论是  $\Psi$  还是  $RWC$ ,老龄都低于中龄和幼龄,说明老龄可能由于土壤有效水分的减少,受到更严重的干旱胁迫<sup>[18]</sup>。这可能是由深层土壤水分不断被消耗而导致的,因为研究区域地下水位很

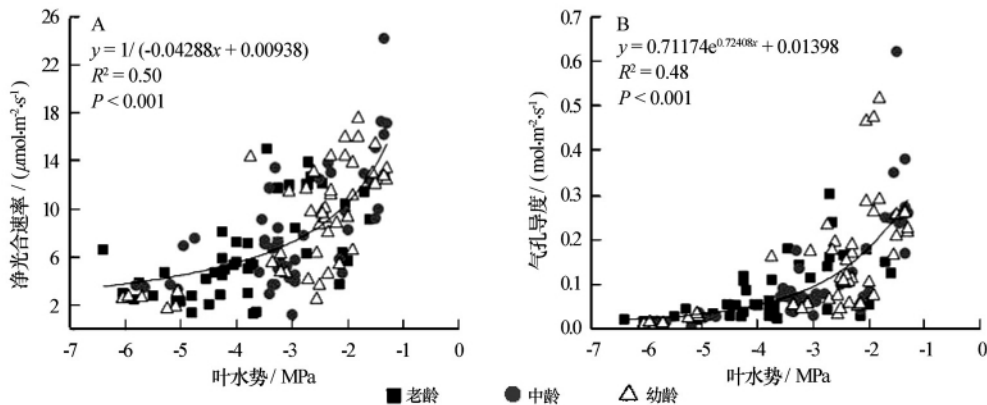


图 4 不同林龄柠条生长季的净光合速率  $P_n$  与叶水势  $\Psi$  及气孔导度  $G_s$  与叶水势  $\Psi$  的拟合关系

Fig. 4 Relationships between  $P_n$  and  $\Psi$ , between  $G_s$  and  $\Psi$  for *C. korshinskii* during the growing season

深(>60 m),加之所研究时段的降雨强度都不大,因此都不能有效地补充地下水。中龄和幼龄的叶水势没有显著差异,表明这两个林龄段柠条的有效水分无实质差异<sup>[19]</sup>。而且老龄的 $\Psi_{pd}$ 和RWC的季节波动最不明显,同样暗示了老龄柠条可能会利用部分深层土壤水分。深层土壤含水量由于较少受到降雨的影响而比较稳定<sup>[15]</sup>。幼龄柠条可能主要利用时空变异较大的浅层土壤水分,因而表现出 $\Psi$ 、 $P_{n-max}$ 及WUE有显著的季节波动。

植物的叶表观导水率代表了植物水力传导系统向叶片传输水分的能力。Ryan等<sup>[20]</sup>的研究表明,随着树龄的增长,木质部的水力传输路径增长且变得更加复杂,导致木质部的导水率下降,从而引起叶水势和光合的降低。本研究发现,老龄柠条的叶表观导水率显著低于中龄和幼龄,这可能也是导致老龄柠条 $\Psi$ 和 $P_{n-max}$ 低于中龄、幼龄的原因。

叶片最大净光合速率代表了植物光合能力的大小。中龄和幼龄柠条的 $P_{n-max}$ 显著高于老龄,表明中、幼龄柠条比老龄柠条的光合能力强。这一结果与之前关于其他植物种的研究结果一致<sup>[18, 21-24]</sup>。老龄柠条的 $G_s$ 也显著低于中龄和幼龄,这也是导致其光合能力较低的部分原因。气孔导度是决定光合速率的关键因子,较低的光合速率主要是由气孔限制水分散失引起的<sup>[25]</sup>。这是因为部分气孔关闭降低了扩散进入叶绿体的 $CO_2$ 数量,导致光合下降<sup>[26]</sup>。老龄柠条在干旱初期,光合下降主要是由气孔限制引起的,随着干旱加剧,非气孔限制比如对光合器官的代谢损伤就发挥了重要作用<sup>[27-28]</sup>。老龄柠条光合的下降伴随着叶相对含水量的下降,表明RWC的降低也促进了老龄光合的降低,因为RWC的降低会引起组织收缩<sup>[29]</sup>,从而导致植物代谢下降<sup>[30]</sup>。 $P_n$ 和 $\Psi$ 的回归曲线显示,3个林龄段柠条的 $P_n$ 都随其 $\Psi$ 的降低而下降,幼龄的 $P_n$ 比中龄和老龄的 $P_n$ 下降快,说明幼龄柠条受到干旱胁迫的影响更大。当 $\Psi$ 降到-4 MPa时,柠条的净光合速率保持一个较低的值( $2\sim 4 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ )而不再下降。3个林龄段柠条的 $G_s$ 随 $\Psi$ 的下降也呈非线性下降。从 $G_s$ 和 $\Psi$ 的曲线斜率可以看出,幼龄柠条的 $G_s$ 下降最快。当 $\Psi$ 降到极低值(-5 MPa)以下时, $G_s$ 接近于零。这说明当柠条水势不断下降时,气孔关闭以减少水分的散失,同时也降低了光合作用;当柠条水势降到极限值以下,气孔几乎完全关闭,此时

光合作用只能维持在一个极低的水平。该结果也表明不同林龄柠条采取不同策略应对干旱,幼龄柠条以牺牲碳固定为代价而早早关闭气孔来躲避干旱,中龄和老龄柠条通过调整水分利用策略来应对干旱<sup>[21]</sup>。

在植物生长受有效水分限制的地区,对植物水分利用效率的研究一直受到关注。本研究显示,柠条WUE的季节变化趋势与光合的相反,即随干旱加剧而升高。这表明,柠条受到干旱胁迫时气孔关闭导致蒸腾速率比光合速率下降的更多,从而引起WUE的升高,暗示了气孔对蒸腾的控制能力比光合的大<sup>[31]</sup>。不管是通过同位素研究还是气体交换测定,许多研究都发现水分利用效率会随着植物年龄增加而升高<sup>[18, 32-33]</sup>。通常植物在幼龄期利用水分的效率不高,正如本文研究结果,幼龄柠条的WUE显著低于老龄。Donovan等<sup>[23]</sup>认为,较低的WUE可能更利于建植初期的幼龄灌木的生长,因为它常常伴随着植物生长和根系生物量分配的增加,这样使得根系有可能到达更深层的土壤水分,从而在干旱时期增加存活的几率。老龄灌木会采取更保守的水分利用策略来应对土壤水分的限制。本研究中,老龄柠条显示出比中龄和幼龄更高的WUE,也表明老龄灌木更好地适应了长期干旱的环境<sup>[34]</sup>。事实上,在土壤有效水分较低的情况下,植物水势的降低和水分利用效率的升高将更有利于老龄灌木吸收深层土壤水分并使得水分利用最大化,这很可能是老龄柠条生长过程中应对光合下降的一种补偿机制。

随着柠条林龄的增加,其植物水势和光合能力都显著下降,可能与有效水分以及植物导水率的降低有关。虽然老龄柠条可以通过提高水分利用效率来应对上述不利条件,然而其叶水势和光合的降低都可能会减缓植物生长甚至导致衰退。

#### 参考文献:

- [1] Li X R, Kong D S, Tan H J, et al. Changes in soil and vegetation following stabilisation of dunes in the southeastern fringe of the Tengger Desert, China[J]. *Plant and Soil*, 2007, 300: 221-231.
- [2] 毛培利,曹帮华,田文侠,等. 人工林生产力年龄效应及衰退机理研究进展[J]. *生态学报*, 2011, 31(11): 3208-3214.
- [3] Schoettle A W. Influence of tree size on shoot structure and physiology of *Pinus contorta* and *Pinus aristata* [J]. *Tree Physiology*, 1994, 14: 1055-1068.

- [4] Binkley D, Smith F W, Son Y. Nutrient supply and declines in leaf area and production in *Lodgepole pine* [J]. Canadian Journal of Forest Research, 1995, 25: 621–628.
- [5] Gower S T, McMurtrie R E, Murty D. Aboveground net primary production decline with stand age: potential causes [J]. Trends in Ecology and Evolution, 1996, 11: 378–382.
- [6] Berger U, Hildenbrandt H, Grimm V. Age-related decline in forest production: modeling the effects of growth limitation, neighborhood competition and self-thinning [J]. Journal of Ecology, 2004, 92: 846–853.
- [7] 牛西午, 丁玉川, 张强, 等. 柠条根系发育特征及有关生理特性研究 [J]. 西北植物学报, 2003, 23(5): 860–865.
- [8] 朱教君, 康宏樟, 李智辉. 水分胁迫对不同年龄沙地樟子松幼苗存活与光合特性影响 [J]. 生态学报, 2005, 25(10): 2527–2533.
- [9] 魏雅芬, 方杰, 赵学勇, 等. 科尔沁沙地樟子松人工林不同年龄针叶生理生态性状 [J]. 植物生态学报, 2011, 35(12): 1271–1280.
- [10] 赵秀莲, 夏新莉, 尹伟伦, 等. 不同苗龄沙地柏抗旱生理特性比较研究 [J]. 西北植物学报, 2013, 33(12): 2513–2520.
- [11] 刘建锋, 赵秀莲, 江泽平. 不同年龄沙地柏生理生态特性差异研究 [J]. 西北林学院学报, 2011, 26(3): 17–20.
- [12] Bond B J. Age-related changes in photosynthesis of woody plants [J]. Trends in Plant Science, 2000, 5: 349–353.
- [13] 李新荣, 张志山, 黄磊, 等. 我国沙区人工植被系统生态-水文过程和互馈机理研究评述 [J]. 科学通报, 2013, 58(5): 397–410.
- [14] 熊伟, 王彦辉, 于澎涛. 树木水分利用效率研究综述 [J]. 生态学杂志, 2005, 24(4): 417–421.
- [15] Li X R, Ma F Y, Xiao H L, et al. Long-term effects of revegetation on soil water content of sand dunes in arid region of Northern China [J]. Journal of Arid Environments, 2004, 57: 1–16.
- [16] Xu H, Li Y. Water-use strategy of three central Asian desert shrubs and their responses to rain pulse events [J]. Plant and Soil, 2006, 285: 5–17.
- [17] Franco A C, de Soyza A G, Virginia R A, et al. Effects of plant size and water relations on gas exchange and growth of the desert shrub *Larrea tridentata* [J]. Oecologia, 1994, 97: 171–178.
- [18] Donovan L A, Ehleringer J R. Contrasting water-use patterns among size and life-history classes of a semi-arid shrub [J]. Functional Ecology, 1992, 6: 482–488.
- [19] 付爱红, 陈亚宁, 李卫红, 等. 干旱、盐胁迫下的植物水势研究与进展 [J]. 中国沙漠, 2005, 25: 744–749.
- [20] Ryan M G, Yoder B J. Hydraulic limits to tree height and tree growth [J]. Bioscience, 1997, 47: 235–242.
- [21] Cavender-Bares J, Bazzaz F A. Changes in drought response strategies with ontogeny in *Quercus rubra*: implications for scaling from seedlings to mature trees [J]. Oecologia, 2000, 124: 8–18.
- [22] Day M E, Greenwood M S, White A S. Age-related changes in foliar morphology and physiology in red spruce and their influence on declining photosynthetic rates and productivity with tree age [J]. Tree Physiology, 2001, 21: 1195–1204.
- [23] Donovan L A, Ehleringer J R. Ecophysiological differences among juvenile and reproductive plants of several woody species [J]. Oecologia, 1991, 86: 594–597.
- [24] Fredericksen T S, Steiner K C, Skelly J M, et al. Diel and seasonal patterns of leaf gas exchange and xylem water potentials of different-sized *Prunus serotina* Ehrh. trees [J]. Forest Science, 1996, 42: 359–365.
- [25] Llorens L, Penuelas J, Filella I. Diurnal and seasonal variations in the photosynthetic performance and water relations of two co-occurring Mediterranean shrubs, *Erica multiflora* and *Globularia alypum* [J]. Physiologia Plantarum, 2003, 118: 84–95.
- [26] Cornic G. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture — not by affecting ATP synthesis [J]. Trends in Plant Science, 2000, 5: 187–188.
- [27] Flexas J, Bota J, Cifre J, et al. Understanding down-regulation of photosynthesis under drought stress: future prospects and searching for physiological tools for irrigation management [J]. Annals of Applied Biology, 2004, 144: 273–283.
- [28] Medrano H, Flexas J, Galm s J. Variability in water use efficiency at the leaf level among Mediterranean plants with different growth forms [J]. Plant and Soil, 2009, 317: 17–29.
- [29] Hassiotou F, Ludwig M, Renton M, et al. Influence of leaf dry mass per area, CO<sub>2</sub>, and irradiance on mesophyll conductance in sclerophylls [J]. Journal of Experimental Botany, 2009, 60: 2303–2314.
- [30] Galm s J, Flexas J, Savé R, et al. Water relations and stomatal characteristics of Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits: responses to water stress and recovery [J]. Plant and Soil, 2007, 290: 139–155.
- [31] 罗亚勇, 赵学勇, 黄迎新, 等. 植物水分利用效率及其测定方法研究进展 [J]. 中国沙漠, 2009(29): 648–655.
- [32] Mille P M, Eddleman L E, Miller J M. Juniperus occidentalis juvenile foliage: advantages and disadvantages for a stress-tolerant, invasive conifer [J]. Canadian Journal of Forest Research, 1995, 25: 470–479.
- [33] Yoder B J, Ryan M G, Waring R H, et al. Evidence of reduced photosynthetic rates in old trees [J]. Forest Science, 1994, 40: 513–527.
- [34] 陈拓, 冯虎元, 徐世建, 等. 荒漠植物叶片碳同位素组成及其水分利用效率 [J]. 中国沙漠, 2002, 22(3): 87–90.

## Photosynthetic Properties and Water Use Characteristics in *Caragana korshinskii* in Different Ages

Bao Jingting<sup>1,2</sup>, Wang Jin<sup>2</sup>, Su Jieqiong<sup>2</sup>

(1.School of Life Science and Engineering, Lanzhou University of Technology, Lanzhou 730050, China; 2.Shapotou Desert Experiment and Research Station/Key Laboratory of Stems Physiology and Ecology in Cold and Arid Regions of Gansu Province, Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China)

**Abstract:** *Caragana korshinskii* is widely used for sand-binding in Shapotou, Ningxia, China. It has adapted well to the habitat during the establishment. With the increasing age and the consumption of available soil water, the initially-planted *C. korshinskii* had degraded. To examine the relationship between the shrub age and the population degradation, we conducted field experiments on different-aged *C. korshinskii* (25-, 13- and 3-year-old) for the measurements of leaf water potential, leaf relative water content, leaf-specific apparent hydraulic conductance, photosynthetic rate and water use efficiency. We analyzed the relationships between photosynthetic properties and leaf water potential among the different-aged shrubs. The results showed that the photosynthetic capacities of young-mature and juvenile were higher than those of old-growth, while their water use efficiencies were lower compared to old-growth. The nonlinear relationships between both net assimilation rate ( $A$ ) and stomatal conductance ( $G_s$ ) with leaf water potential ( $\Psi$ ) show that different-aged *C. korshinskii* plants adopt different drought response strategies. Juveniles reduce water loss through closing stomata, while older *C. korshinskii* plants respond to drought by adjusting  $WUE$ . Although the old-growth *C. korshinskii* maximized water use by increasing the  $WUE$ , the decreased photosynthesis and plant water potentials would slow the growth of plants and lead to their degradation.

**Key words:** *Caragana korshinskii*; shrub age; photosynthetic rate; water use efficiency