

# 天然林中不同径级新疆野苹果的光合能力<sup>①</sup>

毛培利<sup>1,2</sup>, 臧润国<sup>2</sup>, 白志强<sup>3</sup>, 许正<sup>4</sup>, 郭仲军<sup>3</sup>, 刘端<sup>3</sup>

(1. 中国科学院烟台海岸带研究所滨海湿地生态实验室, 中国科学院山东省海岸带环境过程重点实验室, 山东 烟台 264003;

2. 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 国家林业局森林生态环境重点实验室, 北京 100091;

3. 新疆林业科学研究院森林生态研究所, 新疆 乌鲁木齐 830000;

4. 新疆伊犁州园艺科学研究所 野果林资源研究发展中心, 新疆 伊宁 835000)

**摘要:** 研究新疆天山野果林建群种新疆野苹果 (*Malus sieversii*) 光合生理特性, 对于该种群保育及其生态功能评价具有重要意义。通过野外测定新疆新源天然野果林中不同径级 64 株新疆野苹果南向枝条上部叶和下部叶饱和光强下的净光合速率 ( $A$ )、气孔导度 ( $g_s$ ) 和比叶面积 ( $SLA$ )。结果表明: 随着径级增加, 上部叶和下部叶的  $A_{area}$ 、 $A_{mass}$  显著增加。 $g_s$  随径级的增加先增加再降低, 在径级 III (树干 0.5 m 高处直径 25 ~ 35 cm) 时达最大。上部叶比下部叶有着高的  $A_{area}$ 、 $A_{mass}$  和  $g_s$ 。回归分析表明: 随着树干直径增加  $A_{area}$  和  $g_s$  呈二次多项式增加  $A_{mass}$  呈线性增加。 $SLA$  随径级增加变化不显著, 上部叶  $SLA$  显著低于下部叶。上部叶的  $A_{area}$  高于下部叶, 但由于  $SLA$  显著减小, 在  $A_{mass}$  上两者差异减小。随  $g_s$  增加, 上部叶  $A_{area}$  呈幂函数增加, 下部叶  $A_{area}$  呈二次多项式增加。

**关键词:** 新疆野苹果 (*Malus sieversii*); 净光合速率; 比叶面积; 气孔导度; 野果林; 新源县; 新疆

研究森林生态系统中优势木本植物的光合生理特性, 对预测森林的生长动态、生物量变化和评价其碳汇功能以及全球碳循环等具有重要意义。大量研究表明, 随着径级的增加, 木本植物在光合能力<sup>(1-2)</sup>、叶片形态<sup>(3-5)</sup>、生长速率<sup>(6)</sup>等生理生态特性上有着显著变化, 这对森林生态系统的功能有着重要影响。研究木本植物随径级增加的生理生态适应机制是当前国际上树木生理研究领域的热点。将木本植物不同径级生理特性的差异与种群特征、群落结构进行综合分析, 有助于量化和确定森林生态系统的生态功能。

木本植物光合能力随树干直径增加的变化规律非常复杂。随着木本植物径级的增加, 植物高度也会增加, 同时伴随着高度的增加还会引起环境因子的变化, 使得影响植物光合能力的主要限制因子难以确定<sup>(1)</sup>。目前, 已经形成了遗传程序决定的树木顶端分生组织老化<sup>(7)</sup>、水力限制假说<sup>(8)</sup>和细胞膨压的降低<sup>(9)</sup>等重要假说。直接测定不同径级木本植物的 DNA 和基因表达<sup>(7)</sup>以及把不同林龄云杉 (*Picea rubens*) 的接穗嫁接到同龄幼树砧木上<sup>(4)</sup>, 发现光合能力随径级增加而降低。但在其他木本植物的

嫁接试验中, 发现光合能力在不同径级之间没有显著差异, 认为树木高度是导致光合能力降低的主要原因<sup>(5)</sup>。水力限制假说认为, 随树木高度的增加, 重力作用和木质部通道对水分运输的阻力增加, 导致输送到树顶叶片的水分相对减少, 叶片会降低气孔导度以减少蒸腾, 同时也限制了  $CO_2$  进入叶片, 使其光合碳同化能力降低, 进而限制了树木生长和潜在最大高度<sup>(8)</sup>。但水力限制假说并未考虑木本植物随高度增加进行的水利结构适应性调整<sup>(10-12)</sup>。除了木本植物光合能力随林龄增加而降低, 还有少数植物增加<sup>(1)</sup>, 但由于树种较少, 研究不够深入。目前研究认为, 这可能与植物增加根系深度和广度有关<sup>(13-14)</sup>。Kolb 等<sup>(2)</sup>总结了 11 个乔木和 5 个灌木的光合生理特性随径级增加的变化规律, 认为这与成年树体最大高度有关。对研究文献的总结发现, 目前的研究多集中在十几米、几十米的高大乔木, 对小乔木或灌木研究较少。

天山野果林是我国特殊的阔叶林森林生态系统类型<sup>(15)</sup>。新疆野苹果种群是新疆天山野果林最主要的群落成分, 其分布面积广, 占野果林总面积的 90%, 是世界野果林基因库的重要组成部分<sup>(16)</sup>。由

① 收稿日期: 2011-10-24; 修订日期: 2012-02-27

基金项目: 公益性行业科研专项项目 (200704016)

作者简介: 毛培利 (1979-), 男, 山东泰安人, 博士, 助理研究员, 主要从事植物生理生态研究. E-mail: maopl1979@163.com

通讯作者: 臧润国. E-mail: zangrungg@caf.ac.cn

于开发不合理,导致新疆野果林从 1959 年的 9 330  $\text{hm}^2$  下降到目前的不足 5 000  $\text{hm}^2$ 。最新调查结果表明,新疆野苹果种群的径级分布为单峰型,处于衰退状态,幼树和老龄树较少,多为中龄树,占到种群数量的 70% 以上<sup>(17)</sup>。目前,对天山西部新疆野果林的研究多集中在植物资源分布<sup>(18-22)</sup>、生殖适应性<sup>(23-24)</sup>、遗传多样性<sup>(25-27)</sup>和病虫害致危原因<sup>(28-29)</sup>等方面,有关其种群生理生态适应性研究报道很少。新疆野苹果树高 2 ~ 12 m,在干旱生境下树高 5 ~ 6 m,另有矮化类型,树高仅 1.5 ~ 2.0 m,属于小乔木或灌木。本文以天然林中新疆野苹果种群为研究对象,在野外测定了不同径级新疆野苹果饱和光强下的光合生理参数,研究其生理生态适应性,对预测该种群的生长动态、评价其生态功能以及保护与恢复都具有重要意义。

伊犁谷地是我国唯一的野果林集中分布区,野果林主要分布于海拔 1 100 ~ 1 700 m 谷地两侧的缓倾斜山坡和沟谷<sup>(30)</sup>。因处于逆温层,年平均气温 7  $^{\circ}\text{C}$  左右<sup>(31)</sup>,年降水量 550 ~ 700 mm。成土母质以黄土状物质为主,也有部分坡积物。伊犁谷地野果林的建群种主要是新疆野苹果、野杏 (*Armeniaca vulgaris*)、野胡桃 (*Juglans regia*),与欧洲山杨 (*Populus tremula*)、天山桦 (*Betula tianschanica*) 等混交<sup>(32)</sup>。新疆野苹果约占分布面积的 90%,集中分布在巩留莫合、新源交托海等地。野苹果生态最适带海拔 1 100 ~ 1 500 m,常成片分布在黄土层深厚的缓斜阴坡和沟谷。林下灌木有忍冬 (*Lonicera tatarica*)、蔷薇 (*Rosa acicularis*)、天山卫矛 (*Euonymus semenovii*) 等。林下草本植物有短柄草 (*Brachypodium sylvaticum*)、大羊茅 (*Festuca gigantea*)、短矩凤仙 (*Impatiens brachycentra*) 等。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区自然概况

试验在新源县伊犁野果林资源发展研究中心进行。该研究中心位于新疆伊犁河谷东部,气候湿润,冬暖夏凉。年平均气温 7.7  $^{\circ}\text{C}$ ,1 月平均气温 -8.1  $^{\circ}\text{C}$ ,7 月平均气温 20.4  $^{\circ}\text{C}$ ,年平均降水量 580 mm,  $\geq 10^{\circ}\text{C}$  有效积温 3 006.3  $^{\circ}\text{C}$ ,日照时数 2 674.5 h,土壤为山地黑棕色土,有机质含量 12% ~ 14%<sup>(18)</sup>。

### 1.2 试验设计

植物光合作用的光响应曲线描述的是光量子通

量密度与植物净光合作用速率之间的关系。通过光响应曲线可得出各种生理参数,包括光饱和点 (light saturation point,  $LSP$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、光补偿点 (light compensation point,  $LCP$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、最大表观光能利用效率 (maximum quantum yield of  $\text{CO}_2$  fixation,  $\Phi_{m,app}$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、暗呼吸速率 (dark respiration rate,  $R_d$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 及最大光合速率 (maximum net assimilation rate,  $A_{max}$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )。这些参数是各种尺度植物生理生态学过程研究的基础。

于 2008 年 7 月初在新源县伊犁野果林资源发展研究中心附近的野果林中随机选择了 5 株新疆野苹果成年个体。由于新疆野苹果经常在树干 1.3 m 以下形成多个分枝,不利于胸径测量,因此,在树干 0.5 m 高度处测量直径,以此代表新疆野苹果的大小。被测植株树干 0.5 m 处的直径为 12 ~ 15 cm,树高为 6 ~ 7 m。每株测定冠层中上部南向健康成熟叶 3 片,用 LI-6400 便携式光合作用系统 (LI-COR, Inc, USA) 在北京时间 11:00 ~ 15:00 测定叶片的光响应曲线。测定前所有叶片材料用 LI-6400 自带光源 (6400-02LED) 以 1 000  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  以上的光强充分诱导。测量时,叶室温度 30  $^{\circ}\text{C}$ ,外界  $\text{CO}_2$  浓度 360 ~ 380  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,光强由强到弱依次设定光量子通量密度为: 2 000、1 500、1 200、1 000、800、600、400、200、100、75、50、25、0  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,待数值稳定后,记录每个光强下的净光合速率 (net assimilation rate,  $A$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )。依据 Bassman 等<sup>(33)</sup>的方法,拟合  $A-PPFD$  的曲线方程,求得新疆野苹果净光合速率最大值时的光饱和点为 (1 349.22  $\pm$  51.75)  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (图 1)。

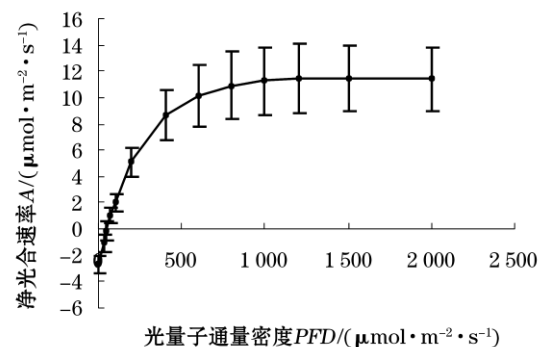


图 1 新疆野苹果光响应曲线

Fig. 1 Response of *Malus sieversii* to sunshine (mean  $\pm$  se,  $n=5$ )

在上述工作的基础上,于 2008 年 8 月初,在天

然野果林中选择了 64 株大小不同的新疆野苹果成年个体,高度为 6.0~7.5 m,树干 0.5 m 处直径在 12.4~48.1 cm。每株选择植株冠层中上部南向的 3 个枝条,在北京时间 11:00~15:00 时用高枝剪将枝条剪下,立即直立于盛有清水的容器内,用 LI-6400 便携式光合作用的红蓝光叶室,在饱和光强  $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、叶室温度  $30^\circ\text{C}$  下迅速测定健康和充分展开分布在枝条的上部叶片(L I 枝条顶端向下 3~5 片)和下部叶片(L II 枝条基部向上 3~5 片)的净光合速率和气孔导度(stomatal conductance  $g_s, \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ),对于每个枝条上部叶和下部叶各测 3 片。实验表明从树体上剪下枝条的光合速率与没剪时差异不显著。这种方法在其他研究中已经成功运用<sup>[34-35]</sup>。同时,将测量的叶片取下,带回实验室,用 LI-3000A 叶面积仪(LI-COR, Inc, USA)测量叶面积。然后,在  $70^\circ\text{C}$  烘箱里烘 24 h 称量叶片干重,计算比叶面积(specific leaf area, SLA,  $\mu\text{m}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ , SLA=叶面积/叶干重)。

净光合速率的表达可以分为以单位叶面积和单位叶质量两种<sup>[36]</sup>。为了区别表述,把以单位叶面积表述的净光合速率记做  $A_{\text{area}}$ ,以单位叶质量表述的记做  $A_{\text{mass}}$ (net assimilation rate per unit leaf mass,  $\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ )。用 LI-6400 便携式光合作用系统直接测定的净光合速率是以单位叶面积表达的,而  $A_{\text{mass}}$  可通过以下公式计算:  $A_{\text{mass}} = A \cdot \text{SLA}$ 。

### 1.3 统计分析

以阎国荣等<sup>[37]</sup>对新疆野苹果树龄的粗略划分作为树木年龄判断依据:树高( $H$ ) $<30$  cm,树龄为 5 a 以下; $H>30$  cm 且胸径( $\text{DBH}$ ) $<2.5$  cm,树龄为 6~10 a; $\text{DBH}$  为 2.6~15 cm,树龄为 11~20 a;

$\text{DBH}$  为 15~25 cm,树龄为 21~40 a; $\text{DBH}$  为 26~35 cm,树龄为 41~60 a; $\text{DBH}$  为 36~60 cm,树龄为 61~80 a; $\text{DBH}>60$  cm,树龄为 80 a 以上。据野外调查数据,按上限排除法,将树干直径( $D$ )划分为 4 级,分别为 I ( $10 \leq \text{DBH} < 15$  cm)、II ( $15 \leq \text{DBH} < 25$  cm)、III ( $25 \leq \text{DBH} < 35$  cm)、IV ( $35 \leq \text{DBH} < 50$  cm)。由于树高为 6.0~7.5 m,差异较小,因此文中未进行分析。

采用双因子方差分析(two-way ANOVA),检验树干直径和叶片着生位置对光合生理参数和 SLA 影响的显著性,以及二者交互作用的显著性;用一元线性回归、二次回归等模型对光合参数和比叶面积与树干直径、光合参数之间以及净光合速率与比叶面积之间进行回归分析。所有数据采用 SPSS13.0 软件(SPSS, Chicago, IL, USA)进行分析,显著性差异检验水平为  $P<0.05$ 。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同径级和不同位置叶片光合能力

随着树干径级的增加,新疆野苹果上部叶片和下部叶片的  $A_{\text{area}}$  和  $A_{\text{mass}}$  均逐渐增加; $g_s$  先增加再降低,在径级 III 时达最大。上部叶片的  $A_{\text{area}}$ 、 $A_{\text{mass}}$  和  $g_s$  均比下部叶片高(图 2)。径级和叶片着生位置对新疆野苹果光合参数的双因素方差分析表明,径级对  $A_{\text{area}}$ 、 $A_{\text{mass}}$  和  $g_s$  有极显著影响( $P<0.01$ );着生位置对  $A_{\text{area}}$  和  $g_s$  有极显著影响( $P<0.01$ ),对  $A_{\text{mass}}$  有显著影响( $P<0.05$ );径级与着生位置对  $A_{\text{area}}$  ( $P=0.34$ )、 $A_{\text{mass}}$  ( $P=0.87$ ) 和  $g_s$  ( $P=0.51$ ) 的交互作用不显著。

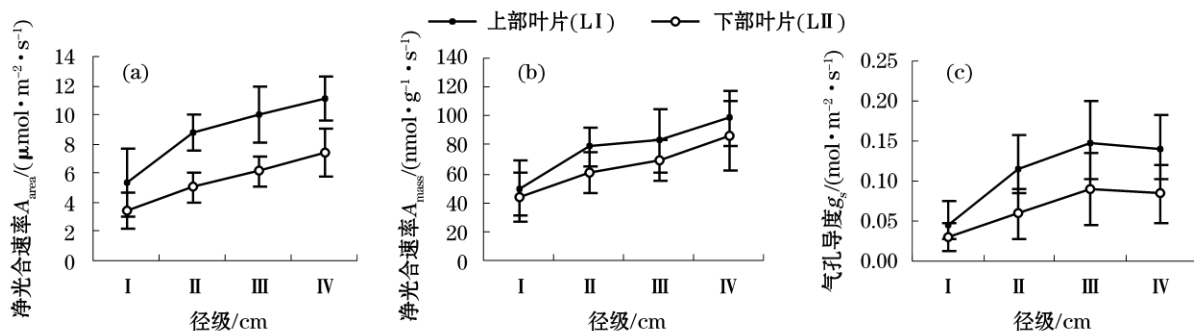


图 2 新疆野苹果光合参数(a、b、c)随径级的变化

Fig. 2 Change of photosynthetic parameters (a, b and c) of *Malus sieversii* leaves with diameter class (mean $\pm$ se,  $n$  为 5-10)

通过回归分析,光合生理参数与树干直径有显著的相关性,但变化规律不完全一致。随着树干直

径的增加,上部叶片和下部叶片的  $A_{\text{area}}$  和  $g_s$  用一元二次多项式拟合最好; $A_{\text{mass}}$  用线性拟合最好(表 1)。

## 2.2 不同径级和不同位置叶片 SLA

随着径级的增加, SLA 呈波动变化, 上部叶片低

表 1 光合参数与树干直径的回归分析

Tab.1 Regression equations describing the relationship between photosynthetic parameters and tree stem diameter

	直径回归方程	P 值	R <sup>2</sup> 值
上部叶	$A_{\text{area}} = -0.01D^2 + 0.53D + 0.49$	<0.01	0.46
	$A_{\text{mass}} = 1.33D + 44.73$	<0.01	0.37
	$g_s = 0.00D^2 + 0.02D - 0.10$	<0.01	0.31
下部叶	$A_{\text{area}} = -0.00D^2 + 0.37D - 0.63$	<0.01	0.57
	$A_{\text{mass}} = 1.31D + 31.80$	<0.01	0.41
	$g_s = 0.00D^2 + 0.01D - 0.09$	<0.01	0.33

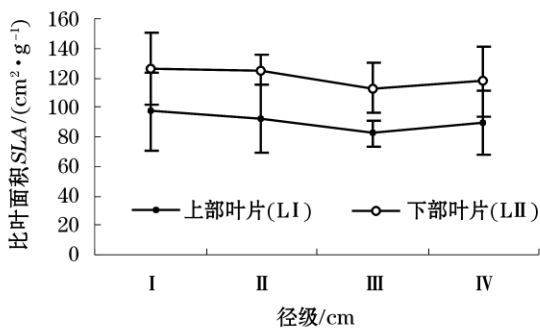


图 3 新疆野苹果比叶面积随径级的变化

Fig.3 Change of SLA of *Malus sieversii* leaves with diameter class (mean±se, n 为 5-10)

于下部叶片(图 3)。径级和着生位置双因素方差分析表明, 径级对 SLA 影响不显著( $P=0.33$ ), 着生位置之间差异极显著( $P<0.01$ ), 径级与着生位置之间交互作用不显著( $P=0.98$ )。回归分析表明, SLA 与树干直径之间没有显著关系(图 4)。

## 2.3 $A_{\text{area}}$ 与 $g_s$ 之间相关分析

上部叶片和下部叶片的  $A_{\text{area}}$  随着  $g_s$  的增加逐渐增加(图 5), 说明  $g_s$  对  $A_{\text{area}}$  有重要影响。上部叶片的回归方程为  $A_{\text{area}} = 24.67 g_s^{0.47}$  ( $R^2=0.67, P<0.01$ ), 下部叶片的回归方程为  $A_{\text{area}} = -117.16 g_s^2 + 62.71 g_s + 2.31$  ( $R^2=0.56, P<0.01$ ) 表明净光合速率不完全受气孔开张控制, 还有其他作用因子。

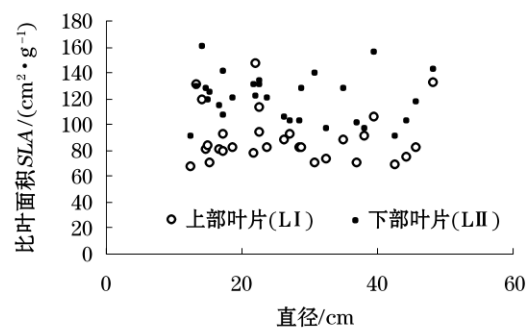


图 4 新疆野苹果比叶面积与树干直径的关系

Fig.4 Relationship between SLA and tree stem diameter of *Malus sieversii*

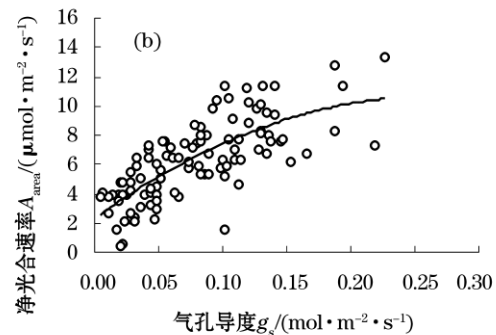
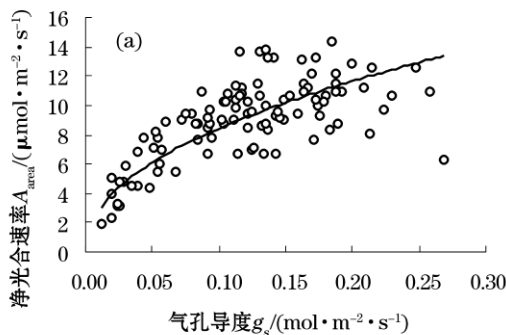


图 5 新疆野苹果上部叶片 (a) 和下部叶片 (b) 净光合速率与气孔导度的关系

Fig.5 Relationship between  $A_{\text{area}}$  and  $g_s$  of *Malus sieversii* leaves in upper (a) and lower (b) crown

## 3 讨论

木本植物是多年生植物, 性成熟前的生长阶段只是其生命周期的一小部分, 而性成熟后的生长阶段是其生命周期的主要部分<sup>(1)</sup>。新疆当地兴建的野生果品加工企业在果实近成熟期的大量采收、林牧矛盾等, 破坏了新疆野苹果固有的更新体系, 造成了野生幼苗、幼树缺少, 中龄树成为了新疆野苹果种

群的主要组成部分<sup>(17)</sup>, 其生存现状对生态系统功能有着重要影响。随着径级的增加, 新疆野苹果的  $A_{\text{area}}$  和  $A_{\text{mass}}$  显著增加, 说明新疆野苹果光合能力目前还没有出现明显的衰退; 随着径级的增加, 新疆野苹果的  $g_s$  显著降低, 光合参数与树干直径的回归分析显示  $A_{\text{area}}$  趋近于最大值, 这表明现有的新疆野苹果随着林龄的增加, 可能会出现光合能力衰退现象。

新疆野苹果的光合能力随径级的增加而增加,

这与大部分木本植物的变化规律不一致,与少数木本植物相似<sup>(1)</sup>。Bond<sup>(1)</sup>认为,光合能力的增加与植物随林龄的增加、根系分布面积和深度增加有利于吸收更多水分有关。生长在热带湿润地区的 *Sima-rouba amara* 和 *Tapirira guianensis* 的  $g_s$  随树木胸径和高度的增大而上升,认为这与植物通过降低叶面积/边材面积比值缓解水分传输阻力有关<sup>(12)</sup>。Kolb 等<sup>(2)</sup>总结了 11 个乔木和 5 个灌木的光合生理特性随林龄或个体大小的变化规律,认为这与成年树体的最大高度有关:大于 4 m 的  $A$  和  $g_s$  会降低,而低于 4 m 的则会增加。*S. amara* 和 *T. guianensis* 的高度都大于 18 m,新疆野苹果树高 2~12 m,说明仅从树木最大高度对光合生理随年龄变化进行划分过于简单。因此,今后深入研究新疆野苹果的根系特征、水分运输等,可有助于揭示其光合生理年龄变化的响应机制。

新疆野苹果的  $SLA$  随着径级的增加没有发生明显变化,这表明  $SLA$  与年龄没有显著相关性。Day<sup>(4)</sup>和 Mencuccini<sup>(5)</sup>等将不同年龄接穗嫁接到同龄砧木上,发现接穗生长的叶片  $SLA$  在不同林龄之间差异不显著,而在母树上则随着高度的增加而降低,因此, Mencuccini 等<sup>(5)</sup>认为,  $SLA$  主要是由树木高度决定,可能与高度增加引起的环境因子剧烈变化有关,如叶片接收的辐射强度增强、风的干扰增多等。本文研究的新疆野苹果树高为 6.0~7.5 m,高度接近,与其他研究中的高大树木树高相差十几米、几十米相比相差很小。而新疆野苹果种群野外调查显示,平均树高为 6.56~7.95 m,相差不是很大<sup>(17)</sup>。因此,新疆野苹果的  $SLA$  随林龄增加变化不显著可能与树高相差较小有关。

同一枝条上不同位置的叶片与叶龄密切相关,从枝条顶端向下,叶龄逐渐增加<sup>(38)</sup>。随着叶龄的增加,植物叶片的光合能力逐渐降低<sup>(38-39)</sup>。新疆野苹果的  $A_{area}$  和  $A_{mass}$  都是上部叶高于下部叶,这与其他的研究结论一致。新疆野苹果上部叶的  $SLA$  低于下部叶,随叶龄增加而增加。*Quercus ilex* 和 *Phillyrea latifolia* 的  $SLA$  在叶龄增加过程中先降低再增加<sup>(40)</sup>,认为与衰老叶片贮藏氮素供植物营养吸收有关<sup>(41)</sup>。同一枝条上的叶片除了叶龄增加外,还存在叶片之间的相互遮阴,这在一定程度上使  $SLA$  有所增加<sup>(39)</sup>。 $A_{area}$  容易受到外界环境的影响,有较高的可塑性; $A_{mass}$  是植物叶片光合、呼吸等消耗的综合体现,能够更有效地反应植物的叶片功能<sup>(42)</sup>。上部

叶和下部叶在  $A_{mass}$  上虽然差异显著,但与  $A_{area}$  相比差异明显减小,表明新疆野苹果通过提高  $SLA$  缩小上部叶与下部叶之间的功能差异,使不同着生部位叶片的功能最大化。

新疆野苹果随着径级增加光合能力增加,  $CO_2$  固定能力增强,这对新疆野苹果林生态系统的稳定和生长动态的预测具有重要意义。尤其是在全球变暖下,新疆野苹果光合能力随径级增加而增加,对吸收固定  $CO_2$  有着特殊意义。因此,通过改善林牧矛盾、调整果实采摘等,并辅以人工抚育措施促使其天然更新;及时清除病死木,保证中等径级树木的稳定,使新疆野苹果种群达到稳定状态。加强新疆野苹果林的保育研究,将对新疆野果林生态功能的稳定发挥具有重要意义。

#### 参考文献(References):

- (1) Bond B J. Age-related changes in photosynthesis of woody plants (J). *Trends in Plant Science* 2000 5(8): 349-353.
- (2) Kolb T E, Fredericksen T S, Steiner K C, et al. Issues in scaling tree size and age responses to zone: A review (J). *Environmental Pollution*, 1997 98(2): 195-208.
- (3) Niinemets Ü. Energy requirement for foliage construction depends on tree size in young *Picea abies* trees (J). *Trees*, 1997 11(7): 420-431.
- (4) 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: 195-204.
- (5) Mencuccini M, Martínez-Vilalta J, Vanderklein D, et al. Size-mediated ageing reduces vigour in trees (J). *Ecology Letters*, 2005, 8: 183-190.
- (6) Binkley D, Stape J L, Ryan M G, et al. Age-related decline in forest ecosystem growth: An individual-tree, stand-structure hypothesis (J). *Ecosystems* 2002 5: 58-67.
- (7) Day M E, Greenwood M S, Diaz-Sala C. Age- and size-related trends in woody plant shoot development: Regulatory pathways and evidence for genetic control (J). *Tree Physiology*, 2002, 22: 507-513.
- (8) Ryan M G, Binkley D, Fownes J H. Age-related decline in forest productivity: Pattern and process (J). *Advances in Ecological Research*, 1997 27: 213-262.
- (9) Woodruff D R, Bond B J, Meinzer F C. Does turgor limit growth in tall trees? (J). *Plant, Cell and Environment* 2004 27: 229-236.
- (10) Ryan M G, Bond B J, Law B E, et al. Transpiration and whole-tree conductance in ponderosa pine trees of different heights (J). *Oecologia* 2000 124: 553-560.
- (11) Phillips N, Bond B J, McDowell N G, et al. Canopy and hydraulic conductance in young, mature and old Douglas-fir trees (J). *Tree Physiology* 2002 22: 205-211.

- (12) Phillips N ,Bond B J ,Ryan M G. Gas exchange and hydraulic properties in the crowns of two tree species in a Panamanian moist forest (J). *Trees* 2001 ,15: 123-130.
- (13) Donovan L A ,Ehleringer J R. Ecophysiological differences among juvenile and reproductive plants of several woody species (J). *Oecologia* 1991 ,86: 594-597.
- (14) Oñate M ,Munné-Bosch S. Meristem aging is not responsible for age-related changes in growth and abscisic acid levels in the Mediterranean shrub *Cistus clusii* (J). *Plant Biology* 2008 ,10: 148-155.
- (15) 张新时. 伊犁野果林的生态地理特征和群落学问题 (J). *植物学报* 1973 ,15(2): 239-253. (Zhang Xinshi. On the eco-geographical characters and the problems of classification of the wild fruit-tree forest in the Ili valley of Sinkiang (J). *Acta Botanica Sinica* 1973 ,15(2): 239-253.)
- (16) Richards C M ,Volk G M ,Reilley A A ,et al. Genetic diversity and population structure in *Malus sieversii* , a wild progenitor species of domesticated apple (J). *Tree Genetics & Genomes* 2009 ,5: 339-347.
- (17) 刘华 ,臧润国 ,丁易 ,等. 天山西部新疆野苹果种群特征 (J). *林业科学* 2010 ,46(11): 1-7. (Liu Hua ,Zang Runguo ,Ding Yi ,et al. Population characteristics of *Malus sieversii* in the west part of Tianshan Mountains ,Xinjiang (J). *Scientia Silvae Sinicae* 2010 ,46(11): 1-7.)
- (18) 林培钧 ,崔乃然. 天山野果林资源: 伊犁野果林综合研究 (M). 北京: 中国林业出版社 ,2000. (Lin Peijun ,Cui Nairan. Tianshan Wild Fruit Forest Resources in Tianshan Mountains: Comprehensive Research on Ily Wild Fruit Forests in Xinjiang ,China (M). Beijing: China Forestry Press 2000.)
- (19) 白玲 ,阎国荣 ,许正. 伊犁野果林植物多样性及其保护 (J). *干旱区研究* 1998 ,15(3): 10-13. (Bai Ling ,Yan Guorong ,Xu Zheng. Study on phyto-diversity and conservation of the wild fruit forest of Tianshan Mts in Xinjiang (J). *Arid Zone Research* 1998 ,15(3): 10-13.)
- (20) 羊海军 ,崔大方 ,许正 ,等. 中国天山野果林种子植物组成及资源状况分析 (J). *植物资源与环境学报* 2003 ,12(2): 39-45. (Yang Haijun ,Cui Dafang ,Xu Zheng ,et al. Analysis on the components and resource situation of seed plants in the wild fruit forest in Tianshan Mountain in China (J). *Journal of Plant Resources and Environment* 2003 ,12(2): 39-45.)
- (21) 冯涛 ,张艳敏 ,陈学森. 新疆野苹果居群年龄结构及郁闭度研究 (J). *果树学报* 2007 ,24(5): 571-573. (Feng Tao ,Zhang Yanmin ,Chen Xuesen. Study one the age structure and density of the wild apple forest of *Malus sieversii* (J). *Journal of Fruit Science* 2007 ,24(5): 571-573.)
- (22) 刘立诚 ,李永萍. 新源县野苹果林下土壤形成特征及其分类问题的研究 (J). *新疆大学学报: 自然科学版* 1996 ,13(3): 73-79. (Liu Licheng ,Li Yongping. The genetic characteristics of the soils under wild-apple forest in Xinyuan County and the study of its classificatory problem (J). *Journal of Xinjiang University: Natural Science Edition* 1996 ,13(3): 73-79.)
- (23) 杨晓红 ,李育农 ,林培钧 ,等. 新疆野苹果 *Malus sieversii*(Ldb.) Roem 花粉形态及其起源演化研究 (J). *西南农业大学学报* ,1992 ,14(1): 45-50. (Yang Xiaohong ,Li Yunong ,Lin Peijun ,et al. Studies on the pollen morphology of *Malus sieversii* in China and its origin and evolution (J). *Journal of Southwest Agricultural University* 1992 ,14(1): 45-50.)
- (24) 杨磊 ,廖康 ,佟乐 ,等. 影响新疆野苹果种子萌发相关因素研究初报 (J). *新疆农业科学* 2008 ,45(2): 231-235. (Yang Lei ,Liao Kang ,Tong Le ,et al. Primary report on effect of related factor on germination of *Malus sieversii*(Ledebr.) Rome. seed (J). *Xinjiang Agricultural Sciences* 2008 ,45(2): 231-235.)
- (25) Chen X ,Feng T ,Zhang Y ,et al. Genetic diversity of volatile components in Xinjiang wild apple (*Malus sieversii*) (J). *Journal of Genetics and Genomics* 2007 ,34(2): 171-179.
- (26) He T ,Chen X ,Xu Z ,et al. Using SSR markers to determine the population genetic structure of wild apricot (*Prunus armeniaca* L.) in the Ily valley of west China (J). *Genetic Resources and Crop Evolution* 2007 ,54: 563-572.
- (27) Yan G ,Long H ,Song W ,et al. Genetic polymorphism of *Malus sieversii* populations in Xinjiang ,China (J). *Genetic Resources and Crop Evolution* 2008 ,55: 171-181.
- (28) 阎国荣 ,许正. 天山野生果树主要病害及其分布 (J). *干旱区研究* 2001 ,18(2): 47-49. (Yan Guorong ,Xu Zheng. Study on the wild fruit tree diseases of Tianshan Mountains and their distribution in Xinjiang (J). *Arid Zone Research* 2001 ,18(2): 47-49.)
- (29) 刘爱华 ,阿里木 ,徐毅 ,等. 新疆野果林苹果小吉丁幼虫空间分布型研究 (J). *西北林学院学报* 2007 ,22(6): 92-94. (Liu Aihua ,Alim ,Xu Yi ,et al. Study on spatial distribution pattern of *Agrilus mali* Larvas in wild fruit forests in Xinjiang (J). *Journal of Northwest Forestry University* 2007 ,22(6): 92-94.)
- (30) 刘兴诗 ,林培钧 ,钟骏平. 伊犁野果林生境分析和发生探讨 (J). *干旱区研究* 1993 ,10(3): 28-32. (Liu Xingshi ,Lin Peijun ,Zhong Junping. An analysis and inquiry into the wild apple trees in Iri (J). *Arid Zone Research* 1993 ,10(3): 28-32.)
- (31) 余定域. 巩留野核桃林土壤的形成及其特性特征 (J). *干旱区研究* 1994 ,11(2): 11-15. (She Dingyu. Formation and characteristics of wild walnut forest soils in Gongliu county (J). *Arid Zone Research* 1994 ,11(2): 11-15.)
- (32) 中国科学院新疆综合考察队 ,中国科学院植物研究所. 新疆植被及其利用 (M). 北京: 科学出版社 ,1978. (Xinjiang Integrated Survey Team ,Institute of Botany ,Chinese Academy of Sciences. The Vegetation and Its Utilization in Xinjiang (M). Beijing: Science Press ,1978.)
- (33) Bassman J ,Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa* ,*Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoids* clone (J). *Tree Physiology* 1991 ,8: 145-159.
- (34) Kolb T E ,Stone J E. Differences in leaf gas exchange and water relations among species and tree sizes in an Arizona pine-oak forest (J). *Tree Physiology* 2000 ,20: 1-12.
- (35) Yang W Q ,Murthy R ,King P ,et al. Diurnal changes in gas exchange and carbon partitioning in needles of fast-and slow-growing families of loblolly pine (*Pinus taeda*) (J). *Tree Physiology* ,2002 ,22: 489-498
- (36) Reich P B ,Ellsworth D S ,Walters M B ,et al. Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes (J). *Ecology* 1999 ,80

- (6): 1955–1969.
- (37) 阎国荣, 许正. 中国新疆野生果树研究 (M). 北京: 中国林业出版社 2010. (Yan Guorong, Xu Zheng. Study on the Wild Fruit Trees in Xinjiang, China (M). Beijing: China Forestry Press, 2010.)
- (38) Kitajima K, Mulkey S S, Samaniego M, et al. Decline of photosynthetic capacity with leaf age and position in two tropical pioneer tree species (J). *American Journal of Botany* 2002 89(12): 1925–1932.
- (39) Ackerly D D, Bazzaz F A. Leaf dynamics, self-shading and carbon gain in seedlings of a tropical pioneer tree (J). *Oecologia*, 1995, 101: 289–298.
- (40) Gratani L, Bombelli A. Correlation between leaf age and other leaf traits in three Mediterranean maquis shrub species: *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia* and *Cistus incanus* (J). *Environmental and Experimental Botany* 2000 43: 141–153.
- (41) Kutbay H G, Kilinc M. Sclerophylly in *Quercus cerris* L. var. *cerris* and *Phillyrea latifolia* L. and edaphic relations of these species (J). *Vegetatio*, 1994, 113: 93–97.
- (42) Givnish T J. Adaptation to sun and shade: A whole-plant perspective (J). *Australian Journal of Plant Physiology*, 1988, 15: 63–92.

## Photosynthetic Capacity of *Malus sieversii* Trees in Natural Forest

MAO Pei-hi<sup>1,2</sup>, ZANG Run-guo<sup>2</sup>, BAI Zhi-qiang<sup>3</sup>, XU Zheng<sup>4</sup>, GUO Zhong-jun<sup>3</sup>, LIU Duan<sup>3</sup>

(1. Laboratory of Coastal Wetland Ecology & Shandong Provincial Key Laboratory of Coastal Zone Environment Processes, Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai 264003, Shandong, China;

2. Key Laboratory of Forest Ecology and Environment, The State Forestry Administration; Institute of Forest Ecology and Environment Conservation, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China;

3. Institute of Forest Ecology, Xinjiang Academy of Forestry Science, Urumqi 830000, China;

4. Center for Research and Development of Wild-Fruit Forest Resources, Institute of Horticulture Research, Ili Kazak Autonomous Prefecture, Yi'ning, 835000, Xinjiang, China)

**Abstract:** Photosynthesis is a basic eco-physiological process for the functioning of ecosystems. *Malus sieversii* (Ledeb.) Roem. is the most important dominant species in the wild fruit forest on the northern slope of the Tianshan Mountains in northwest China. *M. sieversii* population has been declining rapidly due to more and more intensive anthropogenic disturbances. Research on the photosynthetic characteristics of *M. sieversii* of different size classes is critical to understand the functions of its dominated ecosystems and to take proper measures to conserve this endangered species. Net assimilation rate ( $A$ ), stomatal conductance ( $g_s$ ) and specific leaf area ( $SLA$ ) of sun-facing *M. sieversii* leaves at upper and lower parts of 64 adult trees were measured in a natural wild fruit forest in Xinyuan County on the northern slope of the Tianshan Mountains in Xinjiang, northwest China. The results showed that there was a significant effect of stem diameter class on photosynthetic characteristics of *M. sieversii*. Both  $A_{area}$  and  $A_{mass}$  were increased with the increase of diameter class, whereas  $g_s$  was increased at first and then decreased, and the maximum values appeared at the main stem diameter of 25–35 cm at 0.5 m height. There was a significant effect of leaf position on photosynthetic characteristics.  $A_{area}$ ,  $A_{mass}$  and  $g_s$  of the leaves on the upper part of branches were significantly higher than those on the lower part. The results of regression analysis revealed that  $A_{area}$  and  $g_s$  were increased in a quadratic polynomial way with the increase of stem diameter, whereas  $A_{mass}$  was increased in a linear relation. With the increase of diameter class, the change of  $SLA$  was not significant. There was a significant effect of leaf position on  $SLA$ .  $SLA$  of the leaves on the upper part of crown was significantly lower than that on lower part, and the differences of  $A_{mass}$  between the leaves on the upper and lower parts was low.  $A_{area}$  of the leaves on both upper and lower parts was increased with the increase of  $g_s$ , but the regression equations were different.  $A_{area}$  of upper leaves was increased in a power function with the increase of  $g_s$ , whereas  $A_{area}$  of lower leaves was increased in a quadratic polynomial way with the increase of  $g_s$ .

**Key words:** *Malus sieversii*; net photosynthetic rate; specific leaf area; stomatal conductance; wild fruit forest; Xinyuan County; Xinjiang