

中南林业科技大学学报

*Journal of Central South University of Forestry & Technology*

ISSN 1673-923X，CN 43-1470/S

《中南林业科技大学学报》2026年第10期

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923X.2026.10.009

论文标题： 根萌复幼对刺槐扦插苗叶片形态、养分及光合生理的影响

作　　者： 朱凯轩，张子涵，彭祚登，等

收稿日期： 2025-09-23

引文格式： 朱凯轩,张子涵,彭祚登,等.根萌复幼对刺槐扦插苗叶片形态、养分及光合生理的影响[J].中南林业科技大学学报,2026,46(10):102-113.

Zhu K X, Zhang Z H, Peng Z D, et al. Effects of rejuvenation of root-sprout on leaf morphology, nutrients and photosynthetic physiology of *Robinia pseudoacacia* cuttings[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(10):102-113.

---

## 相关论文推荐

## Recommended articles

施磷肥对刺槐萌生林生长与营养积累的影响

Effects of phosphorus fertilization on the growth and nutrient accumulation of *Robinia pseudoacacia* germination forests

光周期处理对刺槐无性系组培苗生根的影响

Effect of photoperiod treatment on rooting of tissue culture plantlets of *Robinia pseudoacacia* clonal

不同无性系刺槐生长、材性及适用性

Growth, material properties and suitability of different *Robinia pseudoacacia* clones

高通量测序分析刺槐人工林土壤微生物群落特征

Community characteristics of soil bacteria and fungi in *Robinia pseudoacacia* plantations based on high-throughput sequencing

不同载体菌肥活性监测及其对刺槐的促生效应

Activity monitoring of bacterial fertilizers with different carriers and their growth-promoting effects on *Robinia pseudoacacia*

豫西浅山区不同世代刺槐林土壤生物学特性

Soil biological characteristics of different generations of *Robinia pseudoacacia* forests in western Henan

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923x.2026.10.009 http: //qks.csuft.edu.cn

# 根萌复幼对刺槐扦插苗叶片形态、养分及光合生理的影响

朱凯轩[1]，张子涵[1]，彭祚登[1]，温　静[2]，许沐阳[3]，冯雨晗嫣[1]，赵任义[2]

（1. 北京林业大学 林木资源高效生产全国重点实验室，北京 100083；2. 北京市西山试验林场管理处，北京 100093；3. 干旱半干旱地区森林培育及生态系统研究国家林草局重点实验室，北京 100083）

**摘　要：**【目的】探究根萌复幼措施对刺槐扦插苗叶片生长与生理的影响，为今后生产实践中刺槐复幼体系的建立提供理论依据。【方法】以刺槐根萌条和母树半木质化枝条为繁殖材料进行扦插育苗，设置刺槐 1 年生播种苗为对照，比较不同繁殖材料所培育苗木的叶片形态与解剖结构、干质量、鲜质量、气体交换参数、叶绿素荧光参数、光合酶活性及养分生理的差异。【结果】与播种苗和母树枝条扦插苗相比，根萌复幼处理显著提高了刺槐扦插苗叶片的叶长、叶宽、叶周长、叶面积、干质量、鲜质量和叶轴长等，显著降低了叶片上表皮厚度、栅栏组织厚度、叶片厚度；复幼后的苗木与播种苗相比，海绵组织厚度、叶片紧密度、叶片疏松度、栅海比无显著变化；根萌复幼处理显著提高了刺槐苗光合色素含量、净光合速率、蒸腾速率、$F_v/F_m$、$F_v/F_o$、NPQ 和叶绿素荧光参数，其中一年生根萌条最高；根萌复幼后苗木的果糖 1,6- 二磷酸醛缩酶（FBA）、核酮糖 -1,5- 二磷酸羧化酶 / 加氧酶（Rubisco）活性较母树枝条扦插苗有显著提高，但与播种苗仍存在显著差异；根萌复幼处理提高了叶片 C 含量，降低了叶片 N、P 含量，但 C/N、N/P、NSC 和淀粉含量及叶片干、鲜质量增加，经根萌复幼后的苗木具有更高的养分利用效率和干物质积累量，其中一年生根萌条最高。【结论】经根萌复幼的刺槐扦插苗具有更强的生长潜力与幼化性，这为刺槐的良种繁育和壮苗培育提供了理论支持。

**关键词：**刺槐；根萌复幼；光合生理；无性繁殖

**中图分类号：**S792.27　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1673-923X(2026)10-0102-12

# Effects of rejuvenation of root-sprout on leaf morphology, nutrients and photosynthetic physiology of *Robinia pseudoacacia* cuttings

Zhu Kaixuan[1], Zhang Zihan[1], Peng Zuodeng[1], Wen Jing[2], Xu Muyang[3], Feng Yuhanyan[1], Zhao Renyi[2]

(1. State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. Beijing Xishan Experimental Forest Farm, Beijing 100093, China; 3. Key Laboratory for Silviculture and Forest Ecosystem Research in Arid and Semi-arid Region of State Forestry and Grassland Administration, Beijing 100083, China)

**Abstract:**【Objective】The aim of this experiment was to explore the effects of root sprouting rejuvenation on the growth of *Robinia pseudoacacia* cutting seedlings, and provide a theoretical basis for the establishment of *Robinia pseudoacacia* rejuvenation system in the future production practice.【Method】The cuttings of *Robinia pseudoacacia* root sprouts and semi-lignified branches of the mother tree were used as propagation materials, and the 1-year-old seedlings of *Robinia pseudoacacia* were set as the control. The differences in leaf morphology and anatomical structure, dry and fresh weight, gas exchange parameters, chlorophyll fluorescence parameters, photosynthetic enzyme activity and nutrient physiology of seedlings cultivated with different propagation materials were determined.【Result】The results showed that, compared with the seedlings and mother tree branch cuttings, the root sprouting and rejuvenation treatment significantly increased the leaf length, leaf width, leaf perimeter, leaf area, dry and fresh weight, and leaf axis length of *Robinia pseudoacacia* cuttings, and significantly reduced the thickness of the upper epidermis, palisade tissue, and leaf thickness. Compared

**收稿日期**（Received）：2025-09-23　　**修订日期**（Revised）：2025-12-26

**基金项目：**“十四五”国家重点研发计划项目课题（2024YFD2200205）。

**第一作者：**朱凯轩（zkx20010612@163.com），硕士研究生。

**通信作者：**彭祚登（zuodengpeng@sina.com），教授，博士，博士研究生导师。

**引文格式：**朱凯轩 , 张子涵 , 彭祚登 , 等 . 根萌复幼对刺槐扦插苗叶片形态、养分及光合生理的影响 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2026,46(10):102-113.

Zhu K X, Zhang Z H, Peng Z D, et al. Effects of rejuvenation of root-sprout on leaf morphology, nutrients and photosynthetic physiology of *Robinia pseudoacacia* cuttings[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(10):102-113.

with seeded seedlings, the thickness of spongy tissue, leaf compactness, leaf porosity and the P/S ratio had no significant changes. The content of photosynthetic pigment, net photosynthetic rate, transpiration rate, $F_v/F_m$, $F_v/F_o$, NPQ and other gas exchange parameters, chlorophyll fluorescence parameters of *Robinia pseudoacacia* seedlings were significantly increased by root sprouting and rejuvenation treatment, and the rooting sprouts in one year were the highest. The activities of fructose 1,6-bisphosphate aldolase (FBA) and ribulose-1,5-diphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco) in the seedlings after root sprouting and rejuvenation were significantly higher than those in the mother branch cuttings, but there were still significant differences between the seedlings and the seedlings; However, the C/N, N/P, NSC and starch contents as well as the dry and fresh weight of leaves increased. The seedlings after root sprouting and rejuvenation had higher nutrient utilization efficiency and dry matter accumulation, and the one-year-old rooting shoots was the highest. 【Conclusion】The cuttings of *Robinia pseudoacacia,* which have been rejuvenated by root sprouting, have stronger growth potential and juvenility, which provides theoretical support for the breeding of improved varieties and strong seedlings of *Robinia pseudoacacia*.
**Keywords:** *Robinia pseudoacacia*; rejuvenation of root-sprout; photosynthetic physiology; clonal propagation

无性繁殖是指不需要经过合子形成和发育的生殖过程，而是由生物母体的一部分器官、组织或细胞直接产生子代的繁殖方法，也称为营养繁殖 [1]，作为林木和园艺中一种重要的繁殖方式，已被广泛应用于林木育种等领域 [2]。常用的无性繁殖方法有扦插、嫁接、组培和根萌等。其中，扦插繁殖由于成本低、材料获取方便、生长速度快等优势，已经成为无性繁殖的常用方法 [3]。

扦插材料源于母株的特定部位，会在一定程度上受母株生理年龄的影响，表现出位置效应与年龄效应。如果母株年龄过大，在扦插中会表现出生根期过长、生根率低、新生苗矮小、提前开花结实和斜向生长的性状 [4]，对森林培育目标的实现造成不利影响。因此，如何获取生理年龄较低、幼化性强的繁殖材料成为解决无性繁殖材料品质“老化”的关键。

树木的幼年期再生能力较强，为无性繁殖材料选取的最佳时期 [5]。前人研究认为，树木根系为树体最幼化的器官，距离树木根系的距离会直接影响各组织的幼化程度 [6]，因此在林业的实际生产中出现了诱导老树复幼的方法，如重复扦插、平茬复幼、继代组培和根萌复幼等 [7]。其中，根萌复幼是指使植物地下根茎的休眠芽或不定芽形成新植株，从而重新获得植物幼年时部分或全部生长特征的方法 [8-10]。

刺槐 *Robinia pseudoacacia* L. 是豆科刺槐属多年生落叶阔叶乔木，原产于北美东南部，于 19 世纪引入我国山东，是我国重要的引进用材树种 [11]。刺槐萌蘖性很强 [12-13]，在平茬复幼或根系受到刺激后能产生大量的根萌条与桩萌条，曾作为我国重要的薪炭能源材料。有研究表明，自然根萌个体和原位促萌个体长势优于同龄有性繁殖幼苗，多年生自然根萌个体与成熟母树之间在叶片形态和叶片解剖指标上仍存在部分稳定差异，但生理指标中仅总酚含量存在差异，并且根萌苗的老化程度、DNA 甲基化水平远低于实生苗 [14]。但是自然条件下的根萌苗依托于母树根系的吸收能力与存留营养物质生长，自身根系不发达，虽然前期生长迅速，快于实生苗。但后期由于母树根系衰老死亡，贮存养分消耗殆尽，萌生林才真正“独立”，而此时实生林已具有庞大的根系，生长速度和抗逆性远超萌生林，最终导致萌生林林分质量差，蓄积量低于相同林龄的播种林分 [15]。因此，可以采用扦插、组培等无性繁殖技术，使萌条这种优良的繁殖材料脱离母体，成为独立个体，进行规模化繁育研究。但是，采用根萌条进行扦插的方法并不清楚，所获得的扦插苗木与完全幼化的实生苗相比，其生长情况并未被深入研究。因此，本研究选择根萌条和母树半木质化枝条进行扦插育苗，以实生播种苗为对照，从苗木的叶片形态结构、光合及养分生理等方面研究比较其幼化效果，以期为刺槐高质量用材林培育和良种繁育的种条选择提供理论依据。

## 1　材料与方法

### 1.1　材料采集与处理

#### 1.1.1　根萌复幼处理与繁殖材料采集

试验样地位于北京西山林场 3 分区 1-1 小班（40°37′44″N，116°17′35″E）。该小班存在大量刺槐一代林，树龄在 40 a 左右。于 2023 年 2 月底和 2024 年 2 月底，分别选择 10 株长势良好、树龄相近的刺槐母树进行截干以促进根系萌生幼化萌条，截干树桩保留 10 cm 左右，并在伤口涂上愈合剂防止病菌侵染。于 2024 年 7 月底进行幼化萌条采集，于母树树桩周围 2 m 范围内选取当年生和 1 年生根萌条的半木质化枝条采集。刺槐树干枝条采集于 40 年生母树最下层的半木质化枝条。

#### 1.1.2　扦插与播种试验

采集插条后，于北京市园林绿化科学研究院

3 号科研温室（40°38′07″N，116°47′12″E）进行扦插试验。将所采集的不同类型的当年生嫩枝先放入清水中浸泡 10 min，再取出将插条剪成长 10 ～ 15 cm、粗 0.4 ～ 1.0 cm 的插穗。插穗上端平切，距上芽约 1 cm，下端 45° 斜切，留 1 ～ 2 个芽位点。于 1 000 倍多菌灵液中浸泡 10 min，再在 500 mg/L 萘乙酸溶液中浸泡 30 min。扦插基质为蛭石∶珍珠岩 =2∶1，用多菌灵和高锰酸钾进行消毒。每个处理 3 个穴盘，每个穴盘 21 株，3 次重复，共 63 株。将扦插后的穴盘置于 24 h 全自动化喷雾装置下，喷雾频率为每 1 h 进行 3 次，每次 10 s。同时，将 2023 年秋于同一小班采收的刺槐种子播种到穴盘中，基质为草炭土。试验采用随机区组设计方法，将扦插苗与播种苗在相同的温室条件下进行培养。60 d 后，将生长健壮的刺槐扦插苗与实生苗移栽至花盆中，花盆基质为草炭土。各处理信息见表 1。

表 1 试验的各处理信息
**Table 1 Treatment information of the experiment**

| 处理编号 Treatment No. | 处理信息 Treatment information |
|---|---|
| GM0 | 当年生根萌条的半木质化枝条扦插获得的苗木 |
| GM1 | 1 年生根萌条扦插获得的苗木 |
| MS | 40 年生母树主干的半木质化枝条扦插获得的苗木 |
| SS | 种子播种育苗获得的实生苗 |

## 1.2 样品采集与指标测定

### 1.2.1 样品采集

于 2025 年 5 月 12—14 日，选择刺槐中上部成熟小叶进行测量，每个处理选择 3 株长势良好的植株，每株取 30 片相同部位小叶（下同）在冰盒中，带回实验室，于烘箱中 105 ℃下杀青 30 min，随后 80 ℃烘干至恒质量，用于后续指标测定；取叶片用锡纸包裹后置于液氮中，带回实验室放入 -80 ℃的冰箱中保存；取叶片中间部位，剪成 1 cm 宽的条带，置于 FAA 固定液（甲醛∶乙酸∶ 50% 乙醇 =1∶1∶18）中，用于制作石蜡切片，制片方法参照张子杰 [14] 的方法。

### 1.2.2 叶片形态及解剖结构测定

随机选取不同处理苗木的中上部成熟、健康叶片，用游标卡尺测量叶长、叶宽、叶轴长，并记录小叶对数；选取相同位置且健康成熟叶片，用 Epson V850 扫描仪扫描后保存为照片，用 ImageJ 软件计算叶面积和周长；石蜡切片使用生物显微镜观察拍照，并用 Image-Pro Plus 6.0 软件统计，计算叶片结构紧密度、疏松度、栅海比；用千分之一电子天平称量叶片干质量和鲜质量，并计算比叶面积。每个处理选择 3 株长势良好的植株，每株选择 30 片小叶，取平均值。

$$\text{叶片结构紧密度}=\frac{\text{栅栏组织厚度}}{\text{叶片厚度}}\times 100\% \quad (1)$$

$$\text{叶片结构疏松度}=\frac{\text{海绵组织厚度}}{\text{叶片厚度}}\times 100\% \quad (2)$$

$$\text{比叶面积}=\frac{\text{叶片面积}}{\text{叶片干质量}} \quad (3)$$

### 1.2.3 叶片光合生理指标测定

取不同处理的新鲜叶片进行叶绿素和光合相关酶类的测定。叶绿素的测定方法参照李合生等 [16] 的方法；果糖 1,6- 二磷酸醛缩酶（FBA）采用试剂盒法测定，试剂盒购买于北京索莱宝科技有限公司；1,5- 二磷酸核酮糖羧化酶 / 加氧酶（Rubisco）采用分光光度法测定 [17]。

在 2025 年 5 月 12—14 日上午 9:00—11:00 晴朗无云的条件下，使用 Li-6800 光合仪（Li-COR，美国）测定不同处理植株中上部成熟叶片的气体交换参数。测定指标有蒸腾速率（$T_r$）、气孔导度（$G_s$）、净光合速率（$P_n$）、胞间二氧化碳浓度（$C_i$）、叶片瞬时水分利用率（$L_{WUEinst}=P_n/T_r$）、叶片内在水分利用率（$L_{WUEint}=P_n/G_s$），每个处理取 3 株，每株测定 3 次，并取平均值。次日，在 9:00—11:00 晴朗无云的条件下，先将植株暗适应 30 min 后，再使用 Li-6800（美国）测量植物叶绿素荧光参数，指标包括最小初始荧光（$F_o$）、暗适应下最大荧光（$F_m$）、PS Ⅱ最大光能转化率（$F_v/F_m$）、PS Ⅱ潜在光化学效率（$F_v/F_o$）、光下最小荧光（$F_o'$）、光下最大荧光（$F_m'$）、PS Ⅱ实际光化学效率（Y( Ⅱ )）、电子传递速率（ETR）、光化学猝灭系数（qP）、非光化学猝灭系数（NPQ）。每个处理选择 3 株，每株重复 3 次，取平均值。

### 1.2.4 叶片非结构性碳水化合物和养分含量测定

将烘干后的样品用 MM400 球磨仪（Retsch，德国）磨碎后过 0.18 mm 孔径筛备用。使用 EA3100 元素分析仪（Eurovector，意大利）测定 C、N 含量。过筛后的样品采用硫酸 - 过氧化氢消煮 [18]，并用 ICP 光谱仪（Perkin Elmer，美国）测定 P、K、Mg，并计算叶片 C/N、N/P。采用蒽酮硫酸比色法 [14] 测定可溶性糖和淀粉含量，两者相加为非结构性碳水化合物含量（NSC）。

## 1.3 数据处理与分析

采用 Excel 2016 和 SPSS 23.0 软件对各项数据

进行单因素方差分析（One-way ANOVA），并用 LSD 法进行显著性检验；采用 Origin 2021 软件进行绘图。

## 2　结果与分析

### 2.1　根萌复幼对刺槐扦插苗叶片表型的影响

不同处理下刺槐叶片表型指标见表 2。结果表明，各表型性状指标中，除了叶轴长和小叶对数，均为根萌扦插苗与实生苗大于母树干枝扦插苗。其中，叶长、叶周长、叶面积、叶干质量、比叶面积均为 GM1 ＞ GM0 ＞ SS，GM1 与 SS 处理的叶长、叶周长、叶面积、比叶面积之间差异显著（$P$ ＜ 0.05）；SS、GM1 和 GM0 处理的叶宽、叶鲜质量间的差异不显著（$P$ ＞ 0.05）。扦插苗的叶轴长与小叶对数大于实生苗。综合来看，在叶片表型性状方面，根萌复幼的扦插苗能够恢复甚至优于实生苗，其中 GM1 处理具有更好的复幼效果。

### 2.2　根萌复幼对刺槐扦插苗叶片解剖结构的影响

如表 3 所示，各处理的上表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、下表皮厚度、叶片厚度均为 SS 处理最大，平均值分别为 15.767 μm、49.159 μm、63.105 μm、13.013 μm、143.821 μm，除海绵组织厚度外，均为 GM1 处理最小。其中，SS 处理的上表皮厚度、栅栏组织厚度、下表皮厚度、叶片厚度均显著大于 GM1 处理（$P$ ＜ 0.05）。海绵组织厚度和叶片紧密度在各处理间差异不显著（$P$ ＞ 0.05）。叶片疏松度为 GM1 ＞ GM0 ＞ SS ＞ MS，GM1 处理显著大于 MS 处理（$P$ ＜ 0.05）。MS 处理的栅海比大于其他 3 个处理，SS、GM0 与 GM1 间差异不显著（$P$ ＞ 0.05）。综合来看，复幼后的苗木与实生苗的叶片解剖结构仍存在一定差异。

### 2.3　根萌复幼对刺槐扦插苗光合生理指标的影响

#### 2.3.1　根萌复幼对刺槐扦插苗光合色素含量的影响

不同处理间的光合色素含量如图 1 所示。可

表 2　不同处理下叶片表型性状的比较 †

**Table 2　Comparison of leaf phenotype indexes under different treatments**

| 表型性状 Phenotypic characteristics | 处理 Treatment | | | |
|---|---|---|---|---|
| | GM0 | GM1 | MS | SS |
| 叶长 Leaf length /cm | 3.347±0.554 ab | 4.250±0.330 a | 2.469±0.265 b | 3.152±0.560 ab |
| 叶宽 Leaf width /cm | 1.545±0.378 a | 1.851±0.097 a | 1.01±0.119 b | 1.872±0.422 a |
| 叶周长 Leaf perimeter /cm | 9.164±1.028 b | 10.487±1.031 a | 7.059±0.619 c | 7.813±1.157 c |
| 叶面积 Leaf area /$cm^2$ | 4.707±1.168 ab | 5.930±1.214 a | 2.553±0.448 c | 3.501±1.014 bc |
| 叶轴长 Rachis length /cm | 19.367±0.551 a | 17.833±1.041 a | 17.435±4.741 ab | 11.617±0.617 b |
| 小叶对数 Number of leaflet pairs | 8.333±1.528 ab | 8.000±0.020 ab | 10.500±1.000 a | 5.00±1.000 b |
| 叶鲜质量 Leaf fresh weight /g | 0.045±0.025 a | 0.054±0.022 a | 0.028±0.003 b | 0.047±0.018 a |
| 叶干质量 Leaf dry weight /g | 0.011±0.001 a | 0.011±0.002 a | 0.009±0.001 a | 0.010±0.001 a |
| 比叶面积 Specific leaf area /($cm^2 \cdot g^{-1}$) | 448.267±116.220 ab | 529.473±133.080 a | 284.758±56.207 c | 354.801±16.016 b |

† 表中数据为均值 ± 标准差；同列不同字母表示存在显著性差异 ($P$ ＜ 0.05)。下同。
The data in the table is mean ± standard deviation; there is a significant difference ($P$ ＜ 0.05) between different letters in the same column. The same below.

表 3　不同处理下叶片解剖结构的比较

**Table 3　Comparison of leaf anatomical structures under different treatments**

| 处理 Treatment | 上表皮厚度 Upper epidermis thickness /μm | 栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness /μm | 海绵组织厚度 Spongy tissue thickness /μm | 下表皮厚度 Lower epidermis thickness /μm |
|---|---|---|---|---|
| GM0 | 14.294±2.173 ab | 39.072±17.163b | 55.277±18.401 a | 12.234±1.928 a |
| GM1 | 12.248±0.667 b | 34.324±3.796 b | 50.687±6.187 a | 9.713±1.430 b |
| MS | 13.460±1.043 ab | 47.988±6.692 a | 49.657±3.114 a | 12.411±1.321 a |
| SS | 15.767±0.976 a | 49.159±10.216 a | 63.105±10.831 a | 13.013±2.725 a |
| 处理 Treatment | 叶片厚度 Leaf thickness /μm | 叶片结构紧密度 Leaf tissue compactness /% | 叶片结构疏松度 Leaf tissue porosity /% | 栅海比 P/S ratio |
| GM0 | 113.244±14.476 bc | 32.166±2.393 a | 44.992±7.317 ab | 0.707±0.171 b |
| GM1 | 109.224±5.064 c | 31.408±3.677 a | 47.387±3.658 a | 0.677±0.127 b |
| MS | 123.246±5.443 ab | 38.471±5.446 a | 40.894±1.676 b | 0.966±0.128 a |
| SS | 143.821±14.848 a | 34.663±6.967 a | 42.725±7.106 ab | 0.779±0.288 ab |

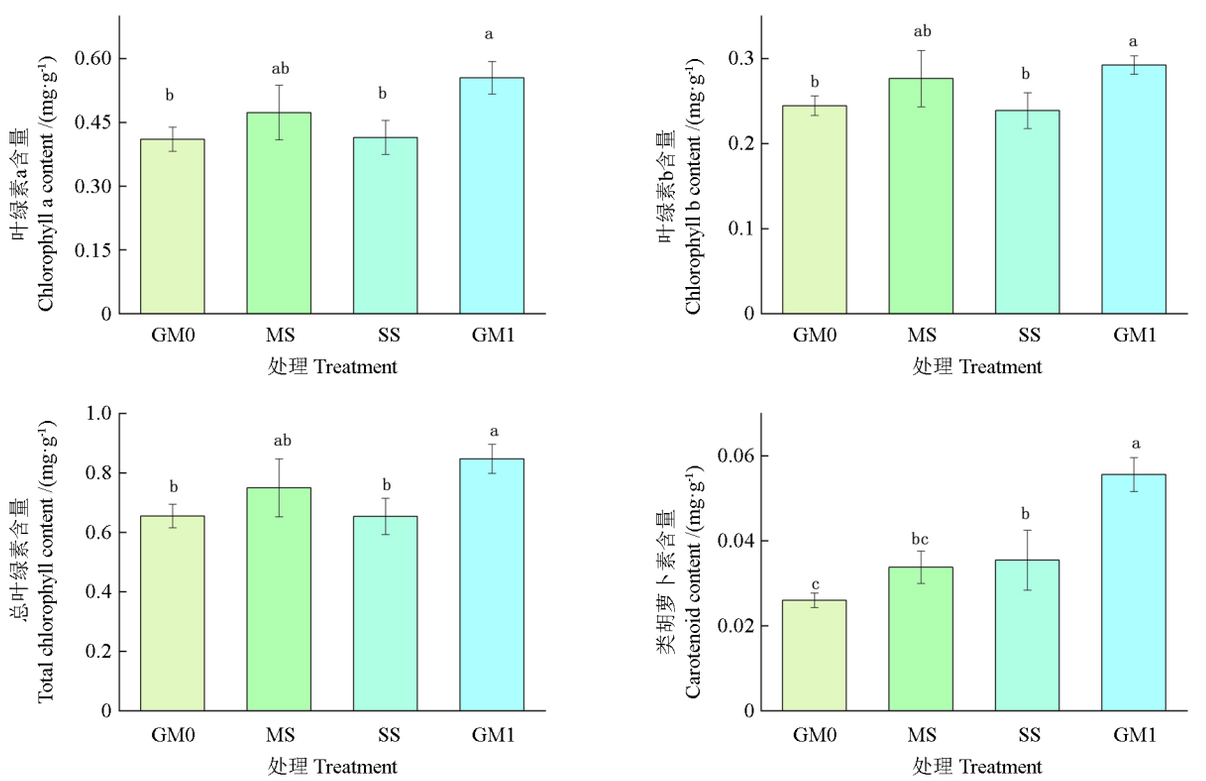
以看出，GM1 处理的叶绿素 a、b 含量、总叶绿素含量和类胡萝卜素含量在各个处理间最大，平均值分别为 0.555 mg/g、0.292 mg/g、0.847 mg/g 和 0.056 mg/g，且均显著大于 SS 处理和 GM0 处理（$P < 0.05$）。GM0、MS、SS 处理间的叶绿素含量均无显著差异（$P > 0.05$）。SS 和 MS 处理的类胡萝卜素含量显著大于 GM0 处理。由此可见，复幼之后的 GM1 处理的叶绿素含量相较于 SS 和 MS 处理有了较大的提升。

### 2.3.2 根萌复幼对刺槐扦插苗叶片气体交换参数的影响

如表 4 所示，不同处理的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度均表现为 SS ＞ GM0 ＞ GM1 ＞ MS，SS、GM0、GM1 处理的净光合速率与蒸腾速率间差异不显著（$P > 0.05$），且这 3 种处理的净光合速率均显著大于 MS 处理（$P < 0.05$）。各处理间的胞间二氧化碳浓度并无显著差异（$P > 0.05$）。瞬时水分利用率和内在水分利用率均在 GM1 中最高，分别为 1.237 μmol·mmol$^{-1}$ 和 20.412 μmol·mol$^{-1}$，在 MS 中最低，分别为 0.492 μmol·mmol$^{-1}$ 和 9.570 μmol·mol$^{-1}$，并且 2 种复幼处理均大于 SS 和 MS 处理。

### 2.3.3 根萌复幼对刺槐扦插苗叶绿素荧光参数的影响

如表 5 所示，最小初始荧光 $F_o$ 中，SS 处理最大，MS 处理最小，分别为 680.533 和 459.312；暗适应下最大荧光 $F_m$ 中，GM1 最大，MS 最小，分别为 2 939.861 和 2 349.893，且 2 种复幼处理苗木的 $F_o$ 和 $F_m$ 无显著差异（$P > 0.05$）。PS Ⅱ最大光能转化率 $F_v/F_m$ 和潜在光化学效率 $F_v/F_o$ 均表现为




不同小写字母表示存在显著性差异 ($P < 0.05$)。下同。
Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$) among different fertilization treatments. The same below.

图 1 不同处理下叶片光合色素含量的比较
**Fig. 1 Comparison of photosynthetic pigment contents in leaves under different treatments**

表 4 不同处理下叶片气体交换参数的比较
**Table 4 Comparison of leaf gas exchange parameters under different treatments**

| 处理 Treatment | 净光合速率 $P_n$ /(μmol·m$^{-2}$·s$^{-1}$) | 蒸腾速率 $T_r$ /(mmol·m$^{-2}$·s$^{-1}$) | 气孔导度 $G_s$ /(mol·m$^{-2}$·s$^{-1}$) | 胞间二氧化碳浓度 $C_i$ /(μmol·mol$^{-1}$) | 瞬时水分利用率 $L_{WUEinst}$ / (μmol·mmol$^{-1}$) | 内在水分利用率 $L_{WUEint}$ / (μmol·mol$^{-1}$) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| GM0 | 4.105±0.596 a | 3.563±0.662 ab | 0.202±0.040 b | 357.754±2.149 a | 1.064±0.088 a | 18.810±1.384 ab |
| GM1 | 4.027±0.585 a | 3.289±0.268 ab | 0.180±0.005 bc | 358.358±14.116 a | 1.237±0.265 a | 20.412±0.088 a |
| MS | 1.474±0.683 b | 2.189±0.681 b | 0.116±0.040 c | 367.007±9.015 a | 0.492±0.033 b | 9.570±0.230 c |
| SS | 5.213±1.153 a | 4.949±0.994 a | 0.294±0.054 a | 359.670±2.162 a | 1.052±0.104 a | 17.674±1.315 b |

GM1 ＞ MS ＞ GM0 ＞ SS，各处理间的 $F_v/F_m$ 无显著差异（$P > 0.05$），扦插苗的 $F_v/F_o$ 和实际光化学效率 Y(Ⅱ) 均显著大于实生苗（$P < 0.05$）。SS 处理和 GM0 处理的光下最小荧光 $F_o'$ 显著大于 MS 处理（$P < 0.05$），但是光下最大荧光 $F_m'$ 在各处理间无显著差异（$P > 0.05$）。电子传递速率 ETR 中 MS 处理最高，SS 处理最低，分别为 72.537 和 44.389。光化学猝灭系数 qP 和非光化学猝灭系数 NPQ 均为 GM1 处理最高，显著大于其他处理（$P < 0.05$），说明复幼在一定程度上能够提高苗木抵抗光抑制过程的能力。

#### 2.3.4　根萌复幼对刺槐扦插苗光合酶活性的影响

如图 2 所示，FBA 活性和 Rubisco 活性均为 SS ＞ GM1 ＞ GM0 ＞ MS，且各处理间差异显著（$P < 0.05$）。SS 处理的光合酶活性最大，分别为 444.112 U/g 和 0.434 μmol/g/min，MS 处理最小，分别为 129.427 U/g 和 0.052 μmol/g/min。由此可以发现通过复幼处理，刺槐 2 种根萌扦插苗的光合碳同化速率较母树扦插苗有了较大提升，但与实生苗仍存在一定差距。

### 2.4　根萌复幼对刺槐扦插苗叶片养分的影响

如图 3 所示，叶片 C 含量中 GM0 处理最大，SS 处理最小，分别为 440.287 mg/g 和 425.487 mg/g，且各处理扦插苗均显著大于实生苗（$P < 0.05$）。叶片 N 含量中各处理间差异显著（$P < 0.05$），SS 处理最大，为 41.170 mg/g，GM1 处理最小，为 33.137 mg/g。各处理间的叶片 P 含量差异显著（$P < 0.05$），表现为 MS ＞ GM0 ＞ SS ＞ GM1。各处理间的叶片 K 含量差异显著（$P < 0.05$），SS 处理最大，为 31.985 mg/g，MS 处理最小，仅为 16.224 mg/g。MS 处理的叶片 Mg 含量显著大于其他处理（$P < 0.05$）。

叶片 C/N 则表现为 GM1 ＞ MS ＞ GM0 ＞ SS，GM1 和 MS 处理间差异不显著（$P > 0.05$），并且显著大于其他 2 个处理（$P < 0.05$）。叶片 N/P 为 SS ＞ GM1 ＞ GM0 ＞ MS，SS 和 GM1 间差异不显著，并显著大于其他 2 个处理（$P < 0.05$）。

表 5　不同处理下叶绿素荧光参数的比较

**Table 5　Comparison of chlorophyll fluorescence parameters under different treatments**

| 叶绿素荧光参数 Chlorophyll fluorescence parameters | 处理 Treatment | | | |
|---|---|---|---|---|
| | GM0 | GM1 | MS | SS |
| $F_o$ | 601.840±65.977 ab | 563.589±27.921 b | 459.312±49.495 c | 680.533±21.175 a |
| $F_m$ | 2 693.506±211.756 ab | 2 939.861±26.705 a | 2 349.893±334.420 b | 2 488.989±205.912 b |
| $F_v/F_m$ | 0.776±0.028 a | 0.808±0.008 a | 0.804±0.007 a | 0.737±0.049 a |
| $F_v/F_o$ | 3.509±0.603 b | 4.224±0.221 a | 4.104±0.176 ab | 2.577±0.251 c |
| $F_o'$ | 649.498±51.440 a | 584.285±36.784 ab | 548.521±68.355 b | 662.712±40.494 a |
| $F_m'$ | 1 590.238±300.572 a | 1 378.517±166.296 a | 1 471.479±161.582 a | 1 496.458±344.531 a |
| Y(Ⅱ) | 0.291±0.052 a | 0.340±0.020 a | 0.341±0.020 a | 0.206±0.009 b |
| ETR | 61.705±11.093 ab | 72.198±4.328 a | 72.537±4.352 a | 44.389±1.917 b |
| qP | 0.496±0.036 c | 0.593±0.021 a | 0.544±0.005 b | 0.429±0.025 d |
| NPQ | 0.718±0.192 b | 1.156±0.291 a | 0.596±0.130 b | 0.700±0.243 b |

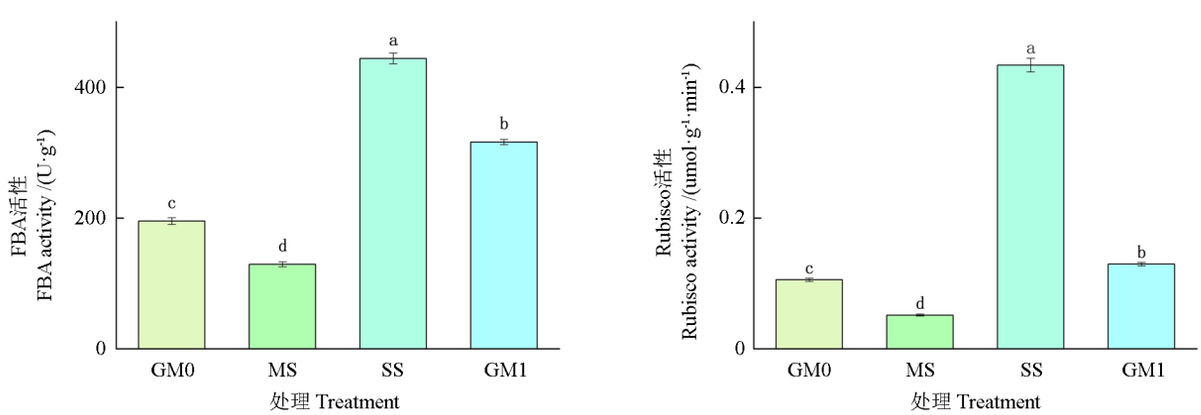



图 2　不同处理下叶片光合酶活性的比较

**Fig. 2　Comparison of photosynthetic enzyme activity in leaves under different treatments**

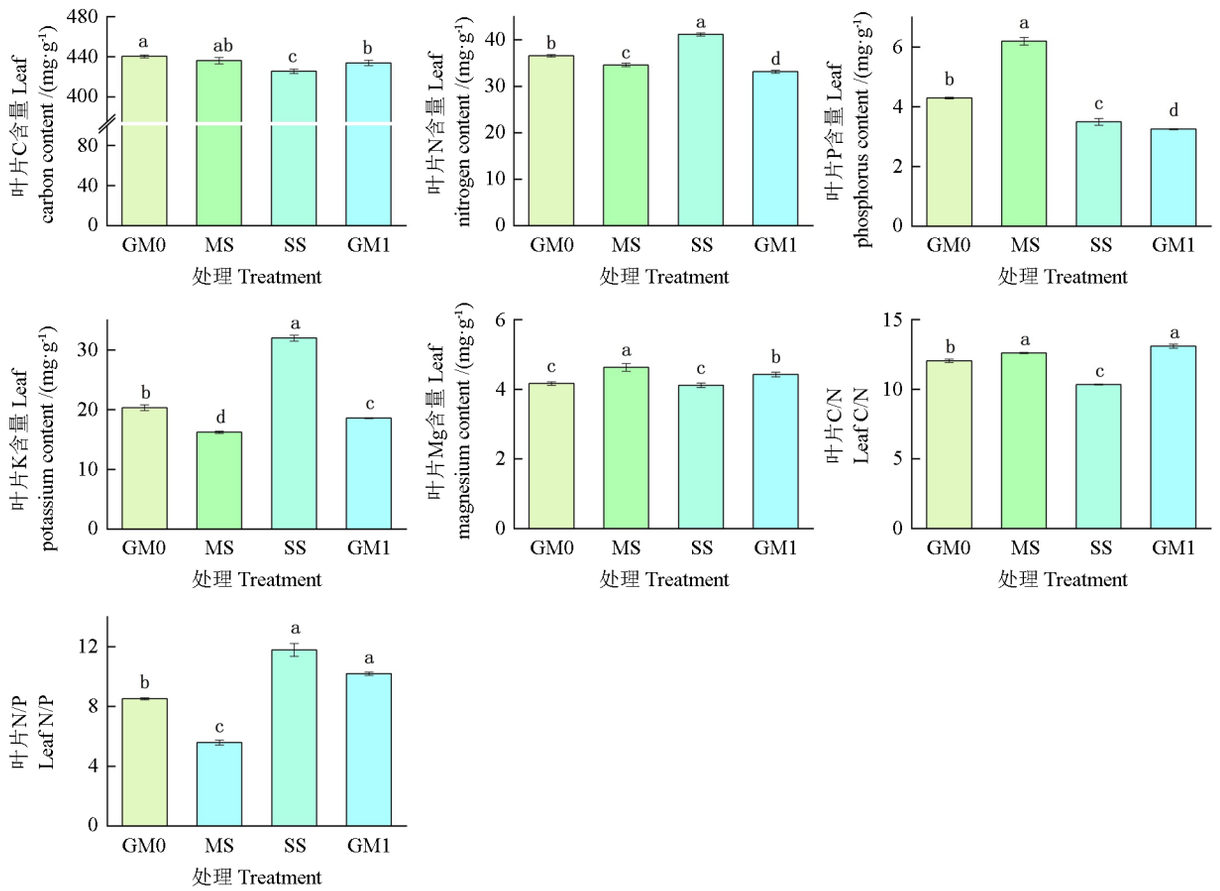



图 3 不同处理下叶片养分含量的比较

**Fig. 3 Comparison of leaf nutrient content under different treatments**

### 2.5 根萌复幼对刺槐扦插苗叶片非结构性碳水化合物的影响

如图 4 所示，各处理间的可溶性糖含量无显著差异（$P > 0.05$），最大的是 GM0 处理，最小的是 SS 处理，分别为 52.383 mg/g 和 41.354 mg/g。在各处理的淀粉含量中，GM1 处理最大，为 76.017 mg/g，且显著大于其他处理（$P < 0.05$），不同处理的扦插苗的淀粉含量均大于实生苗。NSC 也为各处理扦插苗显著大于实生苗（$P < 0.05$），并且 GM1 处理显著大于其余处理（$P < 0.05$）。可以看出，复幼之后的 2 种扦插苗具有更高的 NSC 含量。

### 2.6 刺槐叶片光合生理与叶片形态、养分间的内在关系

如图 5 所示，NPQ 与下表皮厚度呈显著负相关，与叶干质量呈显著正相关。净光合速率、蒸腾速率、气孔导度与小叶对数、叶片结构紧密度、栅海比呈显著负相关，与小叶宽、上表皮厚度、海绵组织呈显著正相关。叶片瞬时水分利用率和内在水分利用率有相似的影响因素，与小叶长、小叶宽、叶周长、叶面积、叶鲜质量、叶片结构疏松度呈显著正相关，与叶片结构紧密度、栅海比呈显著负相关。$F_o$ 与小叶对数、栅海比呈显著负相关，与小叶长、宽、上表皮厚度、海绵组织厚度呈显著正相关。$F_v/F_o$、$F_v/F_m$、Y(Ⅱ)、ETR、qP 与小叶对数、栅海比呈正相关关系，与小叶宽、上表皮厚度、海绵组织厚度、叶片厚度呈显著负相关关系。综合来看，叶片光合生理受形态结构影响较大。

如图 6 所示，C 含量主要与 Y(Ⅱ)、FBA 活性、Rubisco 活性存在显著相关关系。N 含量与蒸腾速率、气孔导度、$F_o$、FBA 活性、Rubisco 活性呈显著正相关，与 $F_v/F_m$、$F_v/F_o$、Y(Ⅱ)、ETR、qP 呈显著负相关。P 含量与净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、叶片瞬时水分利用率、内在水分利用率、$F_o$、FBA 呈显著负相关。K 含量与净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、$F_o$、$F_v/F_m$、$F_v/F_o$、$F_o'$、Y(Ⅱ)、ETR、qP、Rubisco 活性的相关关系显著。C/N、Mg 含量与 $F_v/F_m$、$F_v/F_o$、ETR、Y(Ⅱ)、叶绿素含量间呈显著正相关。综合来看，叶片营养元素会显著影响光合生理。

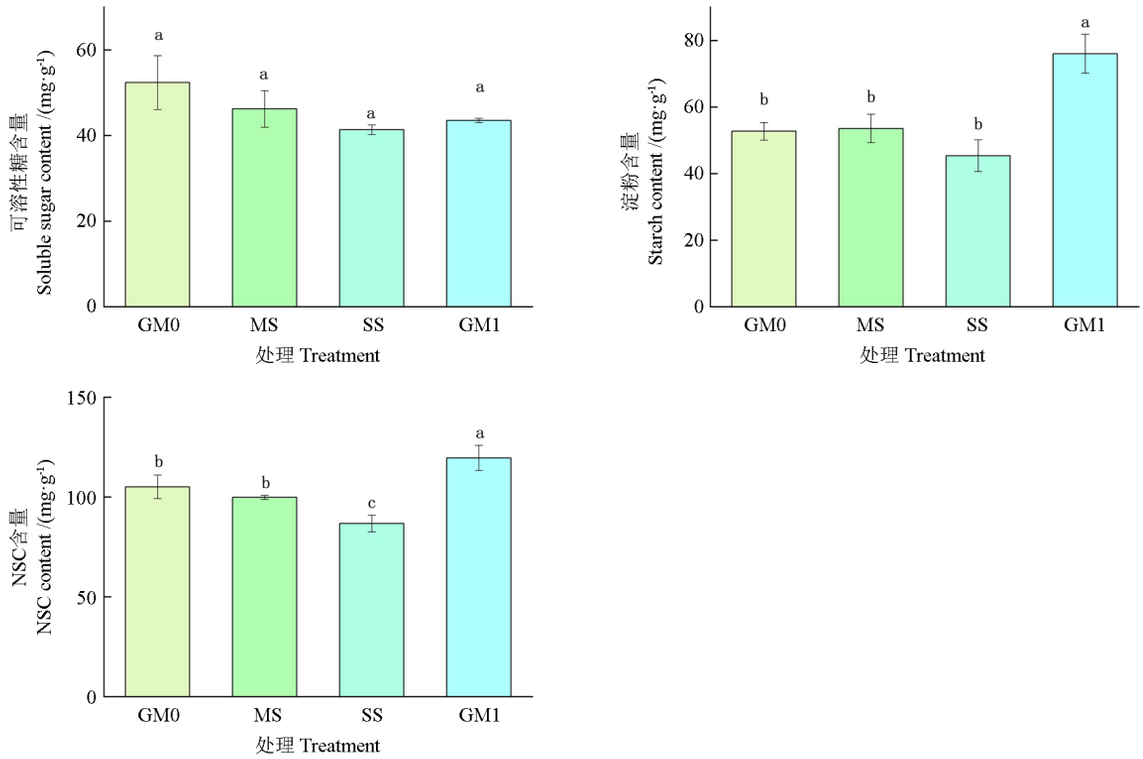
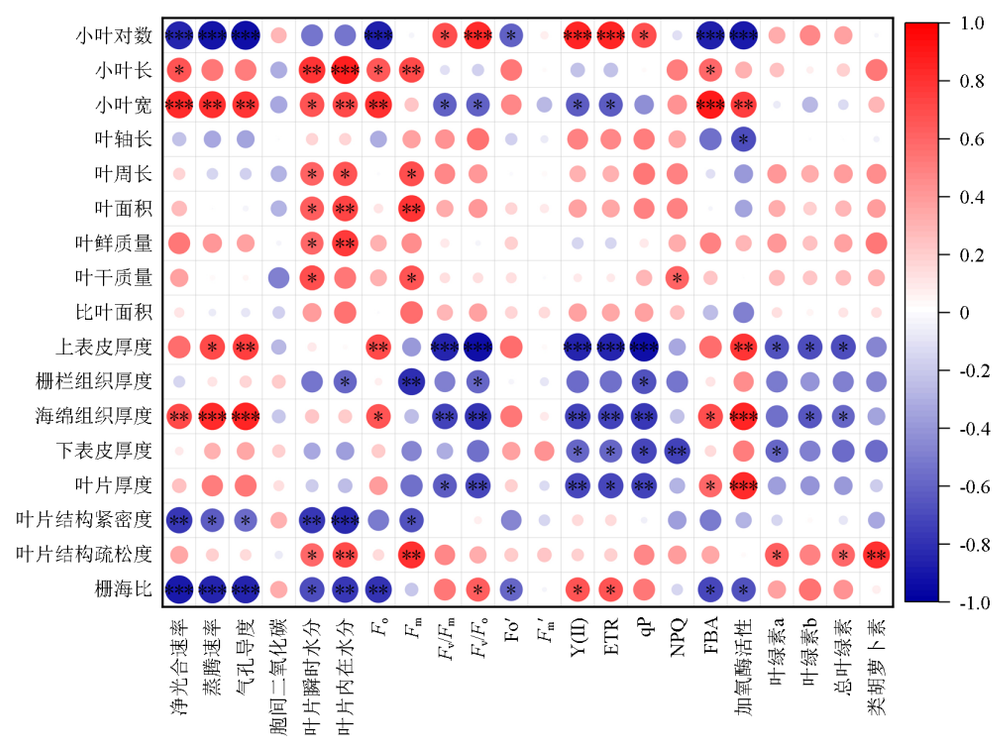



图 4　不同处理下叶片非结构性碳水化合物的比较

**Fig. 4　Comparison of non-structural carbohydrates in leaves under different treatments**




* 表示 $P < 0.05$，** 表示 $P < 0.01$，*** 表示 $P < 0.001$，下同。* indicates $P < 0.05$, ** indicates $P < 0.01$, *** indicates $P < 0.001$, The same below.

图 5　叶片光合生理与形态间的相关性

**Fig. 5　Correlation between photosynthetic physiology and morphology of leaves**

## 3　讨　论

植物成熟个体在形态、解剖、生理和发育上与幼年时期个体存在差异，包括叶片形态、厚度、叶序、茎的方向、光合特征和病虫抗性等方面，在复幼过程中，这些指标可作为评价植物幼化程度的依据[14]。叶片作为植物中敏感的营养器官[19]，会随着植物的年龄在形态结构和生理生化方面发生变化，从而影响植物对资源的获取及利用策

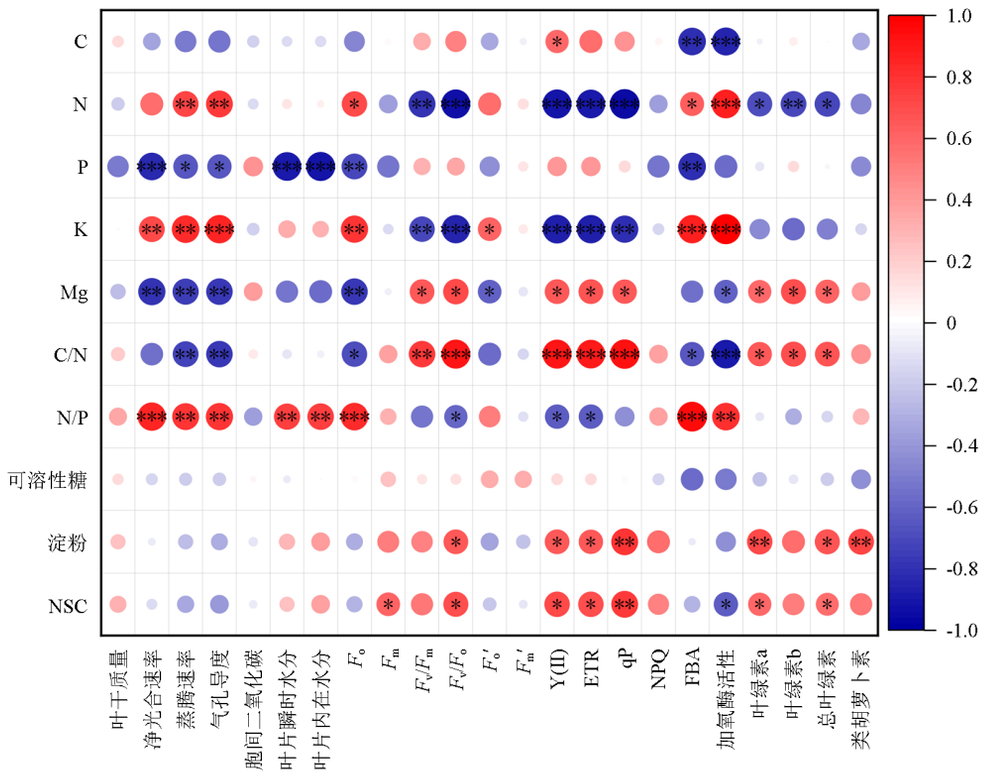



**图 6 叶片光合生理与养分间的相关性**

**Fig. 6 The correlation between leaf photosynthetic physiology and nutrients**

略[20]，进而对植株的生长产生影响。有学者研究发现，自然低温下不同树龄侧柏的鳞叶 POD 含量随树龄的增大呈显著下降趋势[21]。本研究发现，复幼之后的刺槐扦插苗与实生苗在生长、生理方面存在一些相似性，但与母树扦插苗存在一定差异。

有研究表明，树木中最幼化的部位是树干基部区域[22]，从基部萌芽到顶芽呈逐渐递减趋势，成年红杉 *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl. 和油橄榄 *Olea europaea* L. 基部的嫩枝上发现与幼苗叶片形态学相似的叶片[23-24]。通过人工复幼的方式，也能使植物的叶片性状得到改变，如平茬复幼使五角槭的叶面积、叶柄长度和气孔导度得到提高[25]。本试验对根萌复幼后刺槐叶片形态进行研究，发现与母树干枝扦插苗和实生苗相比，根萌复幼能够提高刺槐叶片的叶长、叶宽、叶周长、叶面积、叶片鲜质量和干质量等指标，部分指标甚至优于实生苗，其中，大部分指标在 GM1 处理下最高。这说明根萌复幼具有良好的效果，能够使刺槐的叶片形态得到显著恢复，有利于提高叶片的气体交换参数。叶片的解剖结构中，除叶片疏松度外，复幼苗木均小于实生苗，但大部分指标间差异不显著。有研究发现，幼化植株比成熟植株有更大的叶面积、叶质量和叶宽，但叶厚更小[26]，这从侧面论证了经复幼处理，复幼扦插苗的叶片具有较高的幼化水平和较低的生理年龄。

在光合生理方面，多种木本植物的光合速率随年龄增加而降低，北美红杉幼龄树和再生苗具有较高的光合速率和叶绿素含量，而从老树上采集的嫁接接穗比幼龄树的接穗光合速率低[27]。宋慧等[28]研究发现，成龄植物的叶片更厚，栅栏组织更发达，叶绿体密度更大，叶绿素含量更高，光合活性也更强。在橄榄树中，幼年树与成年树相比，生理上有更高的光合效率和气孔导度，更小的叶片，更薄的栅栏组织、海绵组织和叶片厚度[29]，而常云妮[19]在对杉木的复幼中发现，复幼后的杉木扦插苗光合色素含量高于未复幼苗木，但是二者之间的净光合速率无显著差异。本研究中，GM1 处理的光合色素含量均大于其他 3 组处理，并且复幼扦插苗的叶片面积增大，叶片厚度减小，不仅表现出更强的幼化特性，还提高了叶绿素含量，有利于植物的光合作用及 N 元素的利用效率。

气体交换参数是衡量植物生长发育状况的重要参数[30]。本研究中，2 种复幼处理的苗木与实生苗在净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间二氧化碳浓度方面均无显著差异。除胞间二氧化碳浓度外，均显著大于 MS 处理，复幼处理使扦插苗的光合能力得到恢复，呈现出幼年树木的特点。叶绿素荧光主要来自光系统Ⅱ（PS Ⅱ）的叶绿素 a，由于 PS Ⅱ位于整个光合过程的上游，负责光合电子的传递和能量的转换，几乎整个光合

系统的所有变化都会反馈给 PS Ⅱ，进而引起叶绿素荧光的变化 [31]。因此，叶绿素荧光的变化可以反映光合机构能量转化的状况。本研究发现，各处理间的 PS Ⅱ最大光能转化率（$F_v/F_m$）间无显著差异，但是 PS Ⅱ潜在光化学效率（$F_v/F_o$）和实际光化学效率（Y( Ⅱ )）、电子传递速率（ETR）则表现为扦插苗显著大于实生苗，且 GM1 处理更优。这可能和植物的不同繁殖方式有关，扦插繁殖相较于实生繁殖具有更高的光电子传递速率和光能转化效率。非光化学猝灭（NPQ）是 PS II 天线中依赖光调节的热耗散，常被认为是一种安全阀，可以耗散不被用于光化学反应的那部分过量吸收的光能，在抵抗光抑制的过程中发挥积极作用 [32]。本研究中，GM1 处理的 NPQ 显著大于其他处理，说明 GM1 处理的苗木具有更强的光保护能力。

叶片是植物体内进行能量交换的主要器官，也是最为重要的养分贮藏部位 [33]，叶片中的养分含量会影响植物的生长发育潜力 [34]。本研究中，2 种涉及暗反应的光合酶表现为实生苗更大，表现出更高的固碳速率，可能是扦插苗叶片氮含量缺少导致的，有研究表明缺氮会抑制叶绿素、光合酶的合成，降低光合速率，但氮含量过多也会降低同化速率，使光合速率下降 [35]。常云妮 [19] 的研究表明，复幼之后杉木叶片 N 含量提高，P 含量下降，与本研究基本一致。叶洲辰等 [36] 发现复幼后小黑杨扦插苗全钾质量分数提升，本研究也发现了这一情况。Mg 元素含量与叶绿素含量具有正相关关系，在一定程度上会影响叶绿素合成，但叶绿素含量受多种因素影响，单一元素是否起决定性作用目前仍不确定 [37]。C/N、N/P 反映了植物对养分的利用效率，比值越高则利用率越高 [38]，本研究中 GM1 处理与其他处理相比，表现出更高的养分利用率。非结构性碳水化合物（NSC）是林木体内碳水化合物的运输和暂存形式，其含量的多寡反映了植物碳代谢的情况，对植物应对逆境与生长具有重要作用 [20]。有研究发现，年龄效应可以影响植物叶片中总糖和总蛋白的含量，再生苗叶片的总糖、总蛋白含量随着插穗年龄降低 [30]。本研究中，各处理间的可溶性糖含量无显著差异，但 GM1 处理下的淀粉含量和 NSC 含量却显著高于其他处理，反映了 GM1 处理苗木具有更强的抗胁迫能力。

## 4　结　论

本研究采用不同年龄刺槐根萌条进行扦插，并以母树扦插苗和实生苗进行对照，分析复幼处理对刺槐叶片表型结构及生理的影响，得出如下结论：

1）复幼处理提高了叶片叶长、叶面积、叶周长等表型指标，但使叶片厚度、栅栏组织厚度等解剖结构性状指标变小，呈现出叶片更宽大、厚度更小、叶轴长增加、小叶对数增多的生长策略。

2）与实生苗和母树扦插苗相比，叶片 C、K 含量得到提高，叶片 N、P 的含量有所下降，但 C/N，N/P 得到提高，表现出更高的养分利用效率。

3）GM1 处理的光合色素含量、光系统Ⅱ活性、抗光氧化能力高于其他处理，复幼后苗木的光合速率达实生苗水平，说明复幼处理提高了苗木的光合效率。表型、光合生理和养分利用方面的提升，也促进了刺槐叶片的 NSC 含量和干物质积累，达到甚至超越了实生苗的水平。

综上所述，根萌复幼在一定程度上能够改变苗木的形态和生理参数，提高扦插苗的幼化水平，其中一年生根萌条具有更好的幼化效果。

## 参考文献：


[1] 康向阳 . 关于无性系林业若干问题的认识和建议——以杨树为例 [J]. 北京林业大学学报 ,2017,39(9):1-7.
Kang X Y. Cognition and suggestions on some issues related to clonal forestry: taking poplar as an example[J]. Journal of Beijing Forestry University,2017,39(9):1-7.

[2] Prescott C E, Grayston S J, Helmisaari H S, et al. Surplus carbon drives allocation and plant-soil interactions[J]. Trends in Ecology & Evolution,2020,35(12):1110-1118.

[3] 康向阳 . 新一轮毛白杨遗传改良策略的思考和实践 [J]. 北京林业大学学报 ,2016,38(7):1-8.
Kang X Y. Thinking and practices for strategy on a new round genetic improvement of *Populus tomentosa*[J]. Journal of Beijing Forestry University,2016,38(7):1-8.

[4] 朱之悌 . 树木的无性繁殖与无性系育种 [J]. 林业科学 ,1986,22(3):280-290.
Zhu Z T. Vegetative propagation and clonal breeding of forest trees[J]. Scientia Silvae Sinicae,1986,22(3):280-290.

[5] 杨舜垚 . 湿加松平茬复幼机理研究 [D]. 北京 : 北京林业大学 ,2022:3-4.
Yang S Y. The mechanism of *Pinus elliottii*×*P. caribaea* rejuvenation after stem pruning[D]. Beijing: Beijing Forestry University,2022:3-4.

[6] 彭方仁 . 无性繁殖的进展及其在无性系林业中应用前景 [J]. 世界林业研究 ,1990,3(4):74-81.
Peng F R. Development of asexual reproduction and its application prospect in clonal forestry[J]. World Forestry

Research,1990,3(4):74-81.

[7] 刘杰 , 孙宇涵 , 袁存权 , 等 . 林木根萌复幼方式的研究进展 [J]. 分子植物育种 ,2022,20(14):4867-4872.
Liu J, Sun Y H, Yuan C Q, et al. A review for rejuvenation of root-sprout in trees[J]. Molecular Plant Breeding,2022,20(14): 4867-4872.

[8] 裴东 , 谷瑞升 . 树木复幼的研究概述 [J]. 植物学通报 ,2005, 22(6):753-760.
Pei D, Gu R S. A review on the rejuvenation of mature trees[J]. Chinese Bulletin of Botany,2005,22(6):753-760.

[9] Zhang Z J, Sun Y H, Li Y. Plant rejuvenation: from phenotypes to mechanisms[J]. Plant Cell Reports,2020,39:1249-1262.

[10] Li Y, Chen T T, Khan W U, et al. Regulatory roles of miRNAs associated with the aging pathway in tree vegetative phase changes[J]. Forestry Research,2023,3:9.

[11] 张长庆 . 黄土高原丘陵沟壑区刺槐人工林和狼牙刺天然林生殖与更新研究 [D]. 杨凌 : 西北农林科技大学 ,2008:4.
Zhang C Q. Contrast study on the reproduction and regeneration of *Robinia pseudoacacia* plantation and *Sophora davidii* natural community in hilly-gully region of the Loess Plateau[D]. Yangling: Northwest A & F University,2008:4.

[12] 史戈 . 基于 SSR 分子标记技术的刺槐萌蘖扩散格局的研究 [D]. 泰安 : 山东农业大学 ,2020:9-10.
Shi G. The dispersal pattern of sprouting regeneration of *Robinia pseudoacacia* based on SSR molecular marker technology[D]. Tai'an: Shandong Agricultural University,2020:9-10.

[13] 姜雅轩 , 孔德馨 , 雷培 , 等 . 生物菌肥对四倍体刺槐植株生长的影响 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2023,43(8):27-35.
Jiang Y X, Kong D X, Lei P, et al. Effects of biological fungus fertilizers on the growth of tetraploid *Robinia pseudoacacia* L.[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2023,43(8):27-35.

[14] 张子杰 . 刺槐根繁幼化的生理差异与分子机制研究 [D]. 北京 : 北京林业大学 ,2022:2-12.
Zhang Z J. Physiological differences and molecular mechanisms of rejuvenation during root-based vegetative propagation in *Robinia pseudoacacia*[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2022:2-12.

[15] 耿兵 , 王华田 , 王延平 , 等 . 刺槐萌生林与实生林的生长比较 [J]. 中国水土保持科学 ,2013,11(2):59-64.
Geng B, Wang H T, Wang Y P, et al. Comparative study of coppice and seeding forest of *Robinia pseudoacacia* L.[J]. Science of Soil and Water Conservation,2013,11(2):59-64.

[16] 李合生 , 孙群 , 赵世杰 , 等 . 植物生理生化实验原理和技术 [M] 北京 : 高等教育出版社 ,2000:134-137.
Li H S, Sun Q, Zhao S J, et al. Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment[M]. Beijing: Higher Education Press,2000:134-137.

[17] 王学奎 , 黄见良 . 植物生理生化实验原理和技术 [M].3 版 . 北京 : 高等教育出版社 ,2015:138-140.
Wang X K, Huang J L. Principles and techniques of plant physiological and biochemical experiments[M]. 3rd ed. Beijing: Higher Education Press,2015:138-140.

[18] 张星 . 刺槐萌生林化学计量特征及其土壤细菌多样性研究 [D]. 泰安 : 山东农业大学 ,2019:13-14.
Zhang X. Stoichiometric characteristics and soil microbial diversity of *Robinia pseudoacacia* sprout forests[D]. Taian: Shandong Agricultural University,2019:13-14.

[19] 常云妮 . 采穗圃营建方式对杉木繁殖体幼化的影响机制 [D]. 福州 : 福建师范大学 ,2023:92-95.
Chang Y N. The influencing mechanism of different establishment methods in cutting orchard on rejuvenation for vegetative propagation of *Cunninghamia lanceolata*[D]. Fuzhou: Fujian Normal University,2023:92-95.

[20] 张舒乐 , 彭祚登 , 李香 . 土壤水分条件对刺槐实生苗叶片功能性状及生长潜力的影响 [J]. 安徽农业大学学报 ,2025,52(3): 386-396.
Zhang S L, Peng Z D, Li X. Effects of soil moisture conditions on the leaf functional traits and the growth potential of *Robinia pseudoacacia* seedlings[J]. Journal of Anhui Agricultural University,2025,52(3):386-396.

[21] Zhang S, Zhang L L, Chai Y Y, et al. Physiology and proteomics research on the leaves of ancient *Platycladus orientalis* (L.) during winter[J]. Journal of Proteomics,2015,126:263-278.

[22] Pijut P M, Wowste K E, Michler C H. Promotion of adventitious root formation of difficult-to-root hardwood tree species[J]. Horticultural Reviews,2011,38:213-251.

[23] 刘全宏 , 王孝安 , 田先华 , 等 . 太白红杉 (*Larix chinensis*) 叶的形态解剖学特征与环境因子的关系 [J]. 西北植物学报 ,2001, 21(5):885-893.
Liu Q H, Wang X A, Tian X H, et al. Morphological and anatomical characteristics of leaf of *Larix chinensis* and their relationship to environmental factors in Taibaishan mountain[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica,2001,21(5):885-893.

[24] Arnaud Y, Franclet A, Tranvan H, et al. Micropropagation and rejuvenation of *Sequoia sempervirens* (Lamb) Endl: a review[J]. Annales des Sciences Forestières,1993,50:273-295.

[25] 韩文哲 , 刘焕臻 , 王兆宁 , 等 . 复幼对五角槭生长 、解剖结构和生理指标的影响 [J]. 西北林学院学报 ,2025,40(4):157-165.
Han W Z, Liu H Z, Wang Z N, et al. Effects of rejuvenation on growth, anatomy and physiological indices of *Acer mono*[J]. Journal of Northwest Forestry University,2025,40(4):157-165.

[26] Hussain A, Shah F, Ali F, et al. Role of nitric oxide in plant senescence[J]. Frontiers in Plant Science,2022,13:851631.

[27] 张劲 . 雄性毛白杨古树良种选育及老化机理研究 [D]. 北京 : 北京林业大学 ,2023:6.
Zhang J. Studies on the selecting and breeding of improved varieties and aging mechanism of the old male *Populus tomentosa*[D]. Beijing: Beijing Forestry University,2023:6.

[28] 宋慧 , 冯佰利 , 高小丽 , 等 . 不同小豆品种 ( 系 ) 叶片衰老与活性氧代谢 [J]. 作物学报 ,2010,36(2):347-353.
Song H, Feng B L, Gao X L, et al. Leaf senescence and reactive oxygen metabolism in different adzuki bean cultivars (lines)[J]. Acta Agronomica Sinica,2010,36(2):347-353.

[29] Basheer-Salimia R, Patakas A, Noitsakis V, et al. Changes of morphological and physiological markers induced by growth phases in leaves of olive tree (*Olea europaea* L.)[J]. Journal of Biological Research,2004,2:105-114.

[30] 洪汉辉 . 插穗年龄对白杨生根过程生化特征及新生苗生长的影响 [D]. 北京 : 北京林业大学 ,2018:41-42.
Hong H H. Effect of cutting age on the biochemical feature of rooting process and the growth of new-born seedlings in populus[D]. Beijing: Beijing Forestry University,2018:41-42.

[31] 刘欢欢 , 王艳 , 陈婉莹 , 等 . 玉米穗位叶快速叶绿素荧光参数及产量相关性状 QTL 定位 [J]. 分子植物育种 ,2022,20(6):1872-1882.
Liu H H, Wang Y, Chen W Y, et al. QTL mapping for fast chlorophyll fluorescence parameters of ear leaves and yield-related traits in maize[J]. Molecular Plant Breeding,2022,20(6):1872-1882.

[32] Demmig-Adams B, Koh S C, Cohu C M, et al. Non-photochemical fluorescence quenching in contrasting plant species and environments[M]// Non-photochemical quenching and energy dissipation in plants, algae and cyanobacteria, Dordrecht: Springer,2014:531-552.

[33] 王鑫喆 , 彭祚登 , 李一鸣 . 施磷肥对刺槐萌生林生长与营养积累的影响 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2025,45(8):95-102.
Wang X Z, Peng Z D, Li Y M. Effects of phosphorus fertilization on the growth and nutrient accumulation of *Robinia pseudoacacia* germination forests[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2025,45(8):95-102.

[34] Townsend A R, Cleveland C C, Asner G P, et al. Controls over foliar N∶P ratios in tropical rain forests[J]. Ecology,2007,88(1):107-118.

[35] 孙华 . 土壤质量对植物光合生理生态功能的影响研究进展 [J]. 中国生态农业学报 ,2005,13(1):122-124.
Sun H. Influence of soil qualities on the photosynthesis, physiological and ecological functions of vegetable[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture,2005,13(1):122-124.

[36] 叶洲辰 , 杨顺 , 于添化 , 等 . 复幼处理对小黑杨叶片营养成分及光合特性的影响 [J]. 森林工程 ,2025,41(6):1145-1155.
Ye Z C, Yang S, Yu T H, et al. Effects of rejuvenation treatment on nutritional composition and photosynthetic characteristics of *Populus simonii*×*P. nigra* leaves[J]. Forest Engineering,2025,41(6):1145-1155.

[37] 张富森 . 根瘤菌和丛枝菌根真菌与刺槐共生对镉及低氮胁迫的响应机制研究 [D]. 重庆 : 西南大学 ,2023:12-13.
Zhang F S. Responses of rhizobia and arbuscular mycorrhizal fungi to cadmium and nitrogen stress in *Robinia pseudoacaci*[D]. Chongqing: Southwest University,2023:12-13.

[38] Sardans J, Penuelas J. The role of plants in the effects of global change on nutrient availability and stoichiometry in the plant-soil system[J]. Plant Physiology,2012,160:1741-1761.

[ 本文编校：吴　彬 ]