

光照条件对蒙古栎幼苗生长及形态特征的影响

许中旗¹, 黄选瑞¹, 徐成立², 许 晴¹, 纪晓林²

(1. 河北农业大学, 保定 071000; 2. 河北省木兰围场林管局, 围场 068400)

摘要:对生长于不同光照环境(林内和林外)下的蒙古栎幼苗的形态特征进行了比较。结果表明,光照条件对蒙古栎幼苗的生物量及其分配具有明显影响,林外幼苗单株生物量为林外的 4.48 倍,其中以根系生物量的差别为最大,林外为林内的 6.23 倍;林外与林内幼苗根冠比分别为 2.70 和 1.11。在不同的光照条件下,蒙古栎幼苗的叶片形态表现出明显不同,林外叶片比叶面积明显低于林内,分别为 $139.55\text{cm}^2/\text{g}$ 和 $284.94\text{cm}^2/\text{g}$,林内约为林外的 2.04 倍;一次生长叶面积林外明显低于林内,总叶面积则高于林内。二次生长使蒙古栎幼苗的叶面积有明显增加,但是经过二次生长后,幼苗的单株生物量没有明显增加,说明二次生长叶片对于蒙古栎幼苗生物量的积累没有明显贡献;光照对于蒙古栎主干及根系的形态具有明显影响,林外幼苗高(包括二次生长)明显低于林内幼苗,而地径则相反,林外幼苗根系的长度和直径则明显高于林内幼苗;林外幼苗顶芽体积明显大于林内幼苗。同时,林外幼苗的二次生长导致顶芽体积明显下降,从而对翌年的高生长量和未来干型产生影响。认为,蒙古栎幼苗通过形态上的一系列可塑性变化来适应不同的光环境以获取最大的碳收益。

关键词:光照;蒙古栎;形态;生物量;比叶面积;二次生长

文章编号:1000-0933(2009)03-1121-08 中图分类号:Q948 文献标识码:A

The impacts of light conditions on the growth and morphology of *Quercus Mongolica* seedlings

XU Zhong-Qi¹, HUANG Xuan-Rui¹, XU Cheng-Li², XU Qing¹, JI Xiao-Lin²

¹ Agricultural university of Hebei, Baoding 071000, China

² Mulanweichang National Forestry Administration of Hebei Province, Weichang 068400, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(3): 1121 ~ 1128.

Abstract: In order to understand how morphological characteristics of *Quercus Mongolica* seedlings respond to variations in light conditions, we measured differences in dry mass per plant, height growth, root-to-shoot ratio, specific leaf area (SLA), and the volume of apical bud across both seedlings growing under forest canopy and open field. Our data indicated that light conditions significantly influenced the morphological characteristics of *Quercus Mongolica* seedlings. The dry mass per plant in open-field seedlings was 4.48 times as that in undergrowth seedlings. There was a larger difference in root mass as compared to shoot mass, in which the root mass of open-field seedlings was 6.23 times as that of undergrowth seedlings. The root-shoot ratio was 2.70 and 1.11 for open-field and undergrowth seedlings, respectively. The SLA was lower in the open-field site ($139.55\text{cm}^2/\text{g}$) than in the undergrowth site ($284.94\text{cm}^2/\text{g}$). The area of first-flush leaves was lower in the open-field site than in the undergrowth site, but the total leaf area including first- and second-flush leaves of a plant indicated an opposite pattern. Although the second-flush leaf growth led to an increase of leaf area, there was no difference in total dry mass per plant between seedlings with and without second-flush leaf growth, suggesting that second-flush leaves did not contribute to biomass accumulation of a plant. The height growth was significantly lower in open-field seedlings than in undergrowth seedlings, but the basal stem diameter showed an opposite pattern. The length and diameter of roots and the volume of apical buds were typically larger in the open-field site than in the undergrowth site. The second-flush leaf growth

基金项目:国家“十一五”科技支撑资助项目(2006BAD03A11);国家自然科学基金(30571489)

收稿日期:2008-05-29; **修订日期:**2008-12-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xzq7110@163.com

led to a decrease in the volume of apical buds of open-field seedlings, which might affect the height growth of next year. We concluded that *Quercus Mongolica* seedlings plastically adapt to different light conditions through changes in morphological characteristics to maximize carbon gain.

Key Words: light conditions; *Quercus Mongolica*; morphology; dry mass; specific leaf area; second-flush leaf growth

光是影响森林植物生存和生长的主要生态因子^[1]。同一物种在不同的光照条件下往往表现出不同的形态和生理特征,而这种形态和生理上的变化往往又是植物本身对于不同光照条件做出的适应性变化,如植物叶片的适光变态(helioplastic)^[2]。因此,研究光照对于植物形态特征的影响有助于人们对于植物与光之间的生态关系的深入理解。蒙古栎是温带及暖温带地区次生林的主要建群种之一^[3,4],在华北及东北地区大量存在的蒙古栎林是当地原有森林植被屡遭破坏后形成的,被认为是该地区的最后一道生态防线,因此,蒙古栎这一树种在华北及东北地区具有特殊重要的生态意义^[5]。由于蒙古栎林在该地区的大量长期存在,一直以来就有关于蒙古栎林天然更新能力的讨论^[6~8]。一般认为,光照是蒙古栎林更新的主要限制因素,蒙古栎是喜光树种,在长期庇荫的条件下不能正常生长,因此,蒙古栎林不能完成更新过程^[9]。但是一直以来有关光照条件如何对其形态及生理过程产生影响,进而影响其更新过程的研究并不多见。另外,蒙古栎具有一些独特的生长特征,如超强的萌生能力、短速生长、二次生长等等^[10],作为一个喜光树种,蒙古栎的这些生长特征与光照之间究竟存在怎样的相关关系,目前已有的研究尚不能给出明确的解释。基于以上的认识,本文就不同光照条件下生长的蒙古栎幼苗的若干形态特征进行对比研究,以明晰光照对蒙古栎的生长、形态的影响,为蒙古栎的人工造林及现有林分的合理经营提供科学依据。

1 试验地概况与研究方法

1.1 试验地概况

本研究试验地位于东北林业大学老爷岭森林生态系统定位站内(北纬 45°20' ~ 45°25', 东经 127°30' ~ 127°34')。该站所在地属于长白山系支脉张广才岭余脉,平均海拔 300m。该地区气候属于大陆性季风气候,冬季寒冷干燥,夏季短而湿热。年均温约为 2.7℃,年降雨量为 600 ~ 800mm,雨量集中于 7、8 月份,年蒸发量为 1093mm。该区土壤为暗棕色森林土,pH 值为 5.6,有机质含量丰富。该地区植被是由地带性顶级植被阔叶红松林经人为破坏后形成的天然次生林,主要以蒙古栎林、白桦、山杨以及三大硬阔的零星分布为主,形成蒙古栎林、山杨林、白桦林、胡桃楸林、水曲柳林、草甸和沼泽等多种群落类型。

本研究的播种试验在该站的蒙古栎林林内及林外的空地上进行。林外空地原为该蒙古栎林的一部分,后经试验性采伐形成空地。两试验地相距约 50m,处于同一坡面的中坡位置,土壤条件一致。蒙古栎林内及林外空地的白天中午光照强度的季节变化如图 1 所示。

1.2 研究方法

在蒙古栎林内和林外空地上分别设置样方进行育苗。从当年秋季采集的蒙古栎种子中随机选择饱满、无虫害的种子 800 粒,于当年 10 月份分别播种于林内和林外的样方中,各 400 粒。播种时,种子长轴与地面平行,覆土 5cm,用脚踩实。在第 2 年出苗期每天观察出苗数量、幼苗高生长过程。在生长季结束后,在林冠下和林外样方中分别随机选择 50 株,全部挖出,测定其苗高、地径、叶量、叶面积、根径、根长、地上和地下的生物量以及顶芽的大小。其中,顶芽大小的测定采用如下方法:将顶芽近似看作一个圆锥体,采用计算圆锥体体积

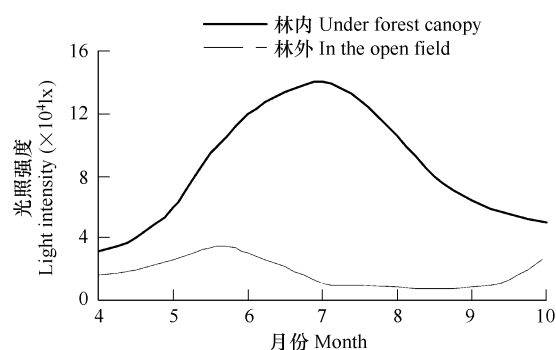


图1 林内及林外光照强度的比较

Fig. 1 Comparison of light intensity between under forest canopy and in the open-field

的方法来计算顶芽的体积,采用如下公式进行计算:

$$V = [3.14 (d/2)^2 h] / 3$$

式中, V 为顶芽体积; d 为顶芽基部直径, h 为顶芽的长度。

同时,在蒙古栎林内调查多年生(主要为 4 年生)蒙古栎天然更新幼苗生长情况,通过芽鳞痕区分各年高生长量,研究高生长的连年变化情况。

2 结果

2.1 单株生物量及其根冠比的比较

从表 1 可以看出,不同光照条件下,蒙古栎单株生物量具有明显不同。林外蒙古栎幼苗生物量远远高于林内的幼苗,林外单株生物量为 5.33g,林内为 1.19g,前者为后者的 4.48 倍。从不同器官生物量的比较来看,林外幼苗根系、叶及主干的生物量也远高于林内幼苗,其中又以根系的差别为最大,林外幼苗根系生物量为 3.86g,林内为 0.62g,前者为后者的 6.23 倍。叶片和主干的生物量前者分别为后者的 2.68 倍和 2.33 倍。这表明二者生物量上的差别更多的是体现在根系生物量上的差距上,根系是蒙古栎幼苗干物质的主要存贮器官。

蒙古栎幼苗的林外与林内 1 年生幼苗的根冠比如图 2 所示。林外各幼苗的根冠比普遍高于林内的幼苗,林外幼苗根冠比的平均值为 2.70,林内为 1.11。

表 1 不同光照条件下蒙古栎幼苗生物量

Table 1 The dry mass of *Quercus Mongolica* seedlings under different light conditions

光照条件 Light conditions	根 Root(g)	叶 Leaf(g)	主干 Stem(g)	单株总生物量(g) Dry mass per plant
林下 Under forest cover	0.62 ± 0.17	0.39 ± 0.10	0.18 ± 0.05	1.19 ± 0.28
林外 In the open field	3.86 ± 1.14	1.05 ± 0.36	0.43 ± 0.16	5.34 ± 1.50

表中所列数据为平均值和标准差 Figures in the table are the average value and standard deviation

2.2 叶形态的比较

林外及林内幼苗的叶面积表现出与叶生物量不同的变化规律。在只统计一次生长叶面积的情况下,林外幼苗的叶面积明显低于林内幼苗。林外幼苗的平均叶面积为 90.24cm²,而林内幼苗为 110.17cm²,林内为林外的 1.22 倍;如将二次生长的叶面积统计在内,林外则高于林内,为 142.38cm²。从叶片的生物量来看,林外和林内则分别为 0.65g(不包括二次生长)和 0.38g,这说明,林内幼苗及林外幼苗叶片的形态有明显差别,林外叶片大而薄,林外叶片小而厚。从图 3 可以更明显的看出林外及林内幼苗叶面积及叶重的关系。两种叶片在面积及生物量上的这种差异可以通过比叶面积 SLA

(specific leaf area)(指单位干重的鲜叶表面积)更清楚的体现出来。林外幼苗的比叶面积为 139.55cm²/g,林内叶片的比叶面积为 284.94cm²/g,林内约为林外 2.04 倍。尽管林内幼苗具有较大的比叶面积和较高的叶面积,但由于林内的光照条件较弱,其单位叶面积的干物质生产效率明显低于林外的幼苗(如图 4)。

约有 72% 的林外一年生幼苗具有二次生长。具有二次生长的幼苗的二次生长的叶面积为 70.07cm²,约为总叶面积的 44%,可见二次生长叶面积在总叶面积中占有较大比重。但是将具有二次生长和没有二次生长的幼苗的生物量进行比较可以发现,前者的单株生物量与后者相比没有明显差别,前者为 5.33g,后者为 5.35g。这说明,二次生长叶片对于植株生物量的积累没有贡献。

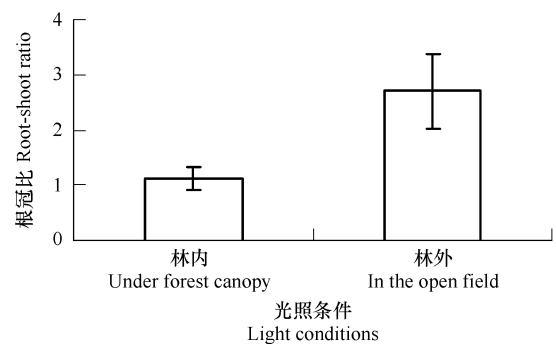


图 2 不同光照条件下蒙古栎幼苗根冠比的比较

Fig. 2 The root-shoot ratios of *Quercus Mongolica* seedlings under different light conditions

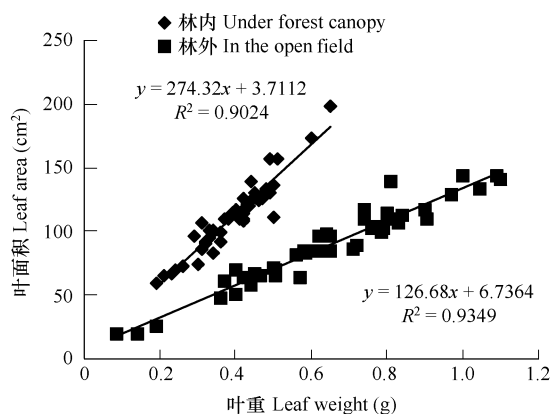


图3 蒙古栎幼苗叶面积与叶重的关系

Fig. 3 The relationship between the leaf areas and the leaf weight of *Quercus Mongolica* seedlings

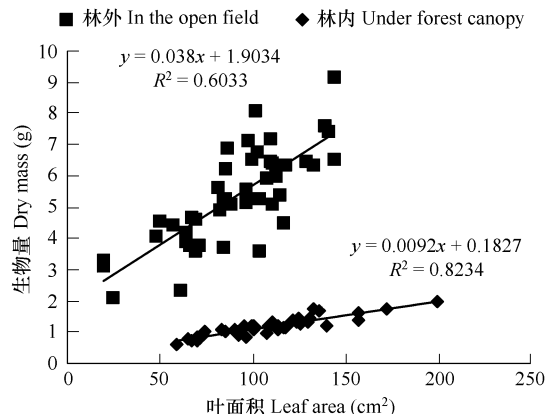


图4 蒙古栎幼苗单株生物量与叶面积的关系

Fig. 4 The relationship between the dry mass per plant and the leaf areas *Quercus Mongolica* seedlings

2.3 主干及根系形态的比较

林外一年生蒙古栎幼苗有 72% 具有二次生长, 分别对其一次生长苗高及总苗高进行了统计(图 5)。林内幼苗没有二次生长出现, 其苗高为一次生长的结果。从图 5 可以看出, 林内幼苗株高(12.53cm)明显高于林外幼苗一次生长苗高(9.11cm), 即使包括了二次生长的高度, 为 11.25cm, 林外幼苗总苗高仍然低于林内的幼苗。从地径来看(图 6), 林外幼苗的平均地径为 0.43cm, 林内幼苗的平均地径为 0.22cm, 前者约为后者的两倍。这说明, 蒙古栎幼苗在林下表现为一种“细高”的形态特征, 在林外表现为“矮粗”的形态特征。

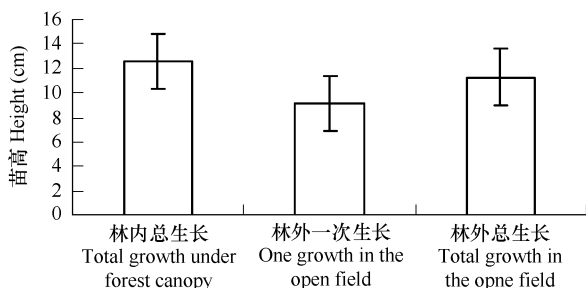


图5 蒙古栎幼苗苗高的比较

Fig. 5 The height of *Quercus Mongolica* seedlings under different light conditions

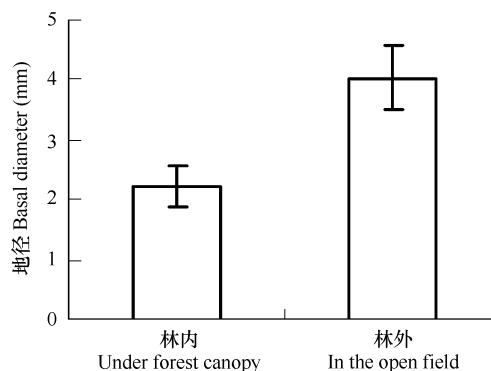


图6 蒙古栎幼苗地径的比较

Fig. 6 The basal-diameters of *Quercus Mongolica* seedlings under different light conditions

从根系的生长状况来看, 林外蒙古栎幼苗根系的长度和直径都明显高于林内的蒙古栎幼苗。林外幼苗根系的长度为 42.99 cm 和 0.62cm, 林内分别为 29.09cm 和 0.43cm。

2.4 幼苗顶芽的比较

从图 7 可以看出, 林外幼苗顶芽的体积普遍高于林内幼苗。林内幼苗顶芽体积为 3.52mm^3 , 林外幼苗在没有二次生长的情况下顶芽的体积为 7.31mm^3 , 有二次生长的情况下, 其顶芽的体积为 4.28mm^3 , 分别为林内幼苗的 2.08 倍和 1.22 倍。以上结果说明, 林外幼苗的顶芽更加饱满, 积累的干物质更加充足。林内幼苗由于不能获得充足的光照, 干物质的积累相对不足, 因此不能形成饱满的顶芽, 其来年的高生长量将会较低。如果林内幼苗的光照长期不能得到改善, 其高生长将逐年下降(如图 8)。另外, 由图 7 还可以看到, 林外没有二次生长的幼苗的顶芽体积明显高于具有二次生长的幼苗, 前者约为后者的 1.71 倍, 说明二次生长降低了顶芽

的饱满程度。

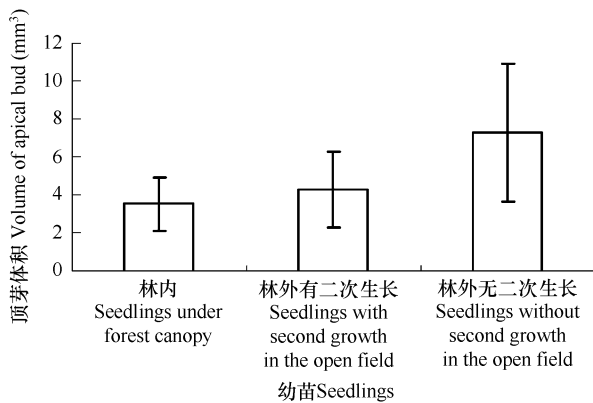


图7 不同光照条件下蒙古栎幼苗顶芽的比较

Fig.7 The apical buds volume of *Quercus Mongolica* seedlings under different light conditions

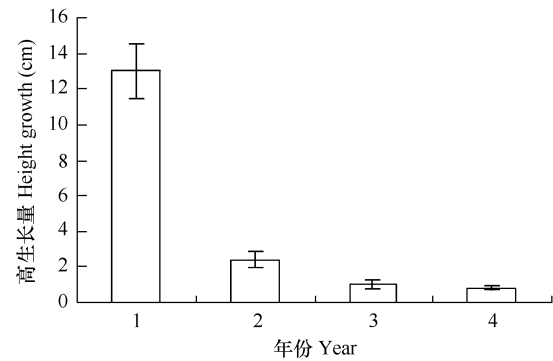


图8 林内4年生蒙古栎幼苗高生长的年变化

Fig.8 Annual height increment of the 4-year-old *Quercus Mongolica* seedlings under forest canopy

3 讨论

3.1 光照对蒙古栎幼苗生物量的积累和分配的影响

从本文的研究结果来看,光照对于蒙古栎幼苗的生物量及分配具有明显影响。对于蒙古栎幼苗来说,其生物量的物质来源有两个。第一个物质来源是当年生叶片的光合作用。林外光照充足,有利于光合作用的进行,干物质积累较多;林内光线微弱,光照不足,光合作用受到抑制,干物质积累较少,导致林外幼苗的生物量远高于林内幼苗(4.48倍)。生物量的另一个物质来源是种子。蒙古栎是大粒种子,种子中包含了大量干物质,这些干物质的一部分在种子萌发后转化为幼苗生物量的一部分。因此,对于1年生幼苗来说,即使环境条件极其恶劣,如光照不足,其仍然会形成一定的生物量,这一特性有利于提高蒙古栎对于不利环境条件的适应能力和竞争力。陈胜斌等也曾指出,与小粒种子相比,大粒种子对光照的要求更低,大粒种子在郁闭的林下具有存活优势,能从较深的土壤中萌发出土,或其幼苗能从较厚的凋落物中存活生长,在遮荫下存活时间较长并优先到达一个较好的光环境^[11,12]。

另外,本文的研究结果表明,林外幼苗的根冠比明显高于林内幼苗。林木根冠比的变化表示了林木针对于不同的环境条件在光合产物的分配上所作的调整,具有非常重要的生态学意义^[13]。植物具有通过改变生物量的分配样式使其所受资源限制最小化,而使资源获取和NPP达到最大的特征^[14]。在林内,影响林木生长的主要限制因素是光照条件,因此林木将更多的光合产物分配到地上部分,尤其是幼苗的叶片,以利于在光照相对不足的环境条件下捕捉到更多的太阳辐射能。在林外,光照充足,影响林木生长的主要限制因素是土壤水分与养分,因此,林木将更多的光合产物分配到地下部分,形成发达的根系,以利于能够从土壤中吸收更多的水分和养分^[15,16]。Welander对于*Quercus robur*的研究^[17],以及Gardiner对于*Quercus Pagoda*的研究都发现了类似的现象^[18]。Gardiner发现,*Quercus pagoda*在强光照下生物量更多地分配到根部,而在中等遮荫的情况下,根部和茎部的生物量分配平衡,生物量累积达到最大。另外,蒙古栎将更多的光合产物分配到根系,在一定程度上可以解释为什么蒙古栎具有较强萌生能力以及蒙古栎相对于其他的树种更能够适应干旱瘠薄的环境条件^[5,19]。

3.2 光照对蒙古栎幼苗形态特征的影响

光照对于蒙古栎幼苗形态特征的影响在地上和地下部分都有体现。地上部分主要反映在叶片和主干形态变化上,而地下部分主要反映在根系上。叶片形态的变化可以通过比叶面积这一指标来反映。林内幼苗的比叶面积远远高于林外,前者约为后者的2.04倍,说明遮荫条件下,幼苗具有更高的比叶面积。Ellsworth通过研究也发现,同一树种冠层上部的阳生叶比叶面积通常低于下部的阴生叶,阳生叶的厚度及叶肉细胞的密

度则高于下部的荫生叶^[20]。草本植物也存在类似的现象。武高林等发现,4种风毛菊属物种幼苗的比叶面积对光照条件反应均随光照减弱而增加^[21]。幼苗比叶面积在一定程度上反映了叶片截获光的能力^[22]。更大的比叶面积意味着单位质量叶片的表面积更大,有利于在光照相对不足条件下捕获更多的太阳辐射能,增加碳的输入。在林冠下,光照相对不足,叶面积增加有利于其在更大的空间上来截取更多的太阳辐射能;而在林外,光照充足,叶片的厚度及叶肉细胞的密度增加有利于其一方面避免强烈太阳辐射的杀伤作用,同时也有利于其对充足的太阳辐射能的充分吸收^[23]。这是蒙古栎对于不同的光照条件在叶形态上做作出的适应性调整。

林外和林内蒙古栎幼苗的主干分别呈现出不同的形态特征。林外强光下,幼苗表现出“矮粗”的特征,林内弱光下,幼苗表现出“细长”的特征。Ziegenhagen^[24]、陈章和^[25]等也都发现了类似的现象,他们都发现,弱光环境明显地引起某些阳性树种的茎徒长。而Poorter则发现遮荫同样会促进阴生树种幼苗的高度生长^[26]。高度生长对光环境反应不一,可能是因为植物的高度是进化博弈的结果^[27]。林冠下幼苗具有较大的高生长量有利于其从所在的植被层中突出出来以获取更多的太阳辐射能^[28]。

蒙古栎幼苗的根系对光照的响应与幼苗主干不同,林外强光下幼苗根系的长度和直径都明显高于林内弱光下的幼苗。在不同的光照条件下,蒙古栎1年生幼苗地上部分和地下部分的形态特征都表现出明显的差异,但这种差异产生的原因有所不同。地下部分的差异主要是光照的间接影响的结果。光照的间接影响是指光照通过对植物光合生产的影响而对植物的生长产生影响。林内光照的不足抑制了地上部分光合作用的进行,从而影响到光合产物向根系的运输,因此根系的生长受到抑制。地上部分的差异是光照的直接和间接影响的结果^[28]。光照的直接影响是指光通过光强和光质直接影响植物的生长。林外和林内的幼苗的地上部分分别呈现“矮粗”和“细长”的状态就是光照直接影响的结果,但其生物量上的差异主要是光照间接影响的结果。另外,光照的直接影响必须以光照的间接影响为基础。林内的幼苗在光照不足的情况下仍然形成较高的株高,主要原因在于蒙古栎是大粒种子,种子中储存了较多的干物质,可以用来满足第一年高生长的需要。在以后的几年中,由于在林下的弱光条件下不能通过光合作用积累足够的干物质,因此,尽管光照的直接影响依然存在,其高生长仍将逐年下降。

光照对于蒙古栎幼苗未来生长状况的影响能够直接反映在幼苗顶芽的饱满程度上。蒙古栎属于典型的短速生长型树种,其当年的高生长量决定于前一年的养分的积累状况^[10]。养分的积累状况可以反映在顶芽的饱满程度上,芽体越饱满,说明养分积累越充足,来年的高生长量越大;反之,其高生长量越小。从本文的研究结果来看,林内幼苗休眠芽的饱满程度明显低于林外幼苗,这表示林内幼苗翌年的高生长已经受到明显抑制。

3.3 光照对蒙古栎幼苗二次生长的影响

蒙古栎具有非常明显的二次生长现象。从本文的研究结果来看,光照条件对于蒙古栎幼苗的二次生长具有明显影响。林内弱光下,没有发现幼苗的二次生长,在林外强光下,约有72%的幼苗具有二次生长。李继承等在对红松幼苗生长的研究中也曾发现类似的规律,他们发现,全光照下,红松幼苗的二次生长率高时可接近100%^[29]。幼苗的二次生长与光合产物的积累有关,强光下,光合产物积累较多,较易出现二次生长,而林内弱光下,光合产物积累较少,没有二次生长。

二次生长会对蒙古栎幼苗未来的生长产生一系列的影响。如二次生长致使苗木枝梢幼嫩,木质化不良,抗旱、抗寒能力差,越冬后二次生长枝枯萎,严重的造成全株死亡,使苗木产量和质量低下。二次生长对于幼苗的不利影响还反映在幼苗顶芽的饱满程度上,没有二次生长的幼苗的顶芽明显大于具有二次生长的幼苗。这预示着二次生长已经影响到了来年的高生长。幼苗的二次生长是其积累的物质与能量的释放过程,在此过程中,其积累的用于来年生长的物质提前被消耗和释放出来。而且,二次生长一般发生于生长季的中后期,此时叶片的光合强度已经开始下降,而且已临近休眠期,这导致蒙古栎幼苗在进入休眠期之前不能重新积累充足的光合产物以形成饱满的顶芽,甚至不能形成顶芽,从而影响幼苗来年的生长。在全光照条件下,蒙古栎的

干型较差,可能与蒙古栎的二次生长有密切关系^[10]。因此,林业上,经常需要采取措施来控制幼苗的二次生长^[30]。

3.4 光照与蒙古栎林的更新

蒙古栎作为一个典型的喜光树种,其林下更新能否成功在很大程度上决定于林分的光照条件^[9]。本文的研究结果再次说明了这一点。本研究表明,蒙古栎在林下通过其形态上的一系列改变来适应弱光环境,如提高比叶面积、增加苗高,将更多的光合产物分配于地上部分等,这些特征都有利于蒙古栎幼苗在弱光的环境中截获更多的太阳辐射能来进行光合产物的合成,以维持幼苗存活和生长所必须的碳平衡^[13]。这种形态上的可塑性变化对于蒙古栎幼苗适应林下弱光环境,延长在林下的存活时间具有重要意义。但是,林内蒙古栎幼苗生物量明显低于林外幼苗这一结果说明这种形态上的可塑性变化只能在一定程度上缓解由于光照不足所导致的碳收入不足,即只能在一定程度上延长其在林下的存活时间。如果在其存活时间内,林分的光照条件不能得到改善的话,蒙古栎幼苗将趋于死亡,不能完成更新过程。这是蒙古栎林在没有外来干扰条件下不能进行天然更新的原因^[5]。相反,如果在蒙古栎幼苗的存活期限内,林内的光照环境由于外来干扰能够得以改善,如林隙(gap)的形成,那么,幼苗的生长将得以改善,从而完成局部范围内的更新过程^[31]。从这一角度来说,蒙古栎存贮有较多干物质的大粒种子以及在形态上的所做的可塑性变化有助于延长其林下的存活时间以等待适宜光照条件的出现,这是其他阳性树种(如具有小粒种子的白桦)所不具有的优势。

References:

- [1] Guo Z H, Zhang X D, Huang L L, *et al.* Solar energy and water utilization of *Quercus Mongolica*, a deciduous broadleaf tree, in different light regimes across the edge of a deciduous broad-leaved forest. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(4):1047—1056.
- [2] Ernst D S, Ermin B, Klaus M H. *Plant Ecology*, Springer Brln, 2005, 23—37.
- [3] Yu S L, Ma K P, Xu C B, *et al.* The species diversity characteristics comparison of *Quercus Mongolica* community a long environmental gradient factors. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(12):2932—2939.
- [4] Xu Z Q, Wang Y H. Advances in research on *Quercus Mongolica*. *Hebei Journal of Forestry and Orchard Research*, 2002, 17(4):365—370.
- [5] Chen D K, Zhou X F, Zhu N, *et al.* *Natural secondary forest-structure, function, dynamic and management*. Harbin: Northeast Forestry University Press, 1994. 5—30.
- [6] Yang H X. Studies on composition of species and genus, age structure and regeneration strategy of broad-leaved Korea pine forest. *Forestry Science*, 1988, 24(1): 18—27.
- [7] Chen D K, Zhou X F. Structure, function and succession of four types of natural secondary forest. *Journal of Northeast Forestry University*, 1982, 10(2):1—20.
- [8] Yu S L, Ma K P. The ecological characteristics of *Quercus Mongolica* forest in Heilongjiang Province. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(2):41—46.
- [9] Fan H B, Zang R G, Li D Z. Natural regeneration of Mongolian oak. *Chinese Journal of Ecology*, 1996, 15(3):15—20.
- [10] Zhou X F, Wang Y H, Zhao H X. The growth rhythm of several tree species for timber (I). *Journal of Northeast Forestry University*, 1981, 9(2): 49—60.
- [11] Yang Q H, Song S Q, Ye W H, *et al.* Mechanism of seed photosensitivity and factors influencing seed photosensitivity. *Chinese Bulletin Botany*, 2003, 20(2):238—247.
- [12] Stefan A H G, Edvander M, Johan A J M. Evolutionary dynamics of seed size and seedling competitive ability. *Theoretical Population Biology*, 1999, 55:324—343.
- [13] Titlyanova A A, Romanova I P, Kosykh N P, *et al.* Pattern and process in above-ground and below-ground components of grassland ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10: 307—320.
- [14] Chapin F S III, Pamela A M, Harold A M. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*, Springer-Verlag New York Berlin Heidelberg, 2002. 123—149.
- [15] King D A. Allocation of aboveground growth is related to light in temperate deciduous saplings. *Functional Ecology*, 2003, 17(4): 482—488.
- [16] Karel M, Raison R J, Anatols P. Critical analysis of root: shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology*, 2006, 12: 84—96.
- [17] Welander N T, Ottosson B. The influence of shading on growth and morphology in seedlings of *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. *Forest Ecology and Management*, 1998, 107:117—126.
- [18] Gardiner E S, Hodges J D. Growth and biomass distribution of cherrybark oak (*Quercus Pagoda* Raf.) seedlings as influenced by light availability.

Forest Ecology and Management, 1998, 108:127—134

- [19] Li K Z. Studies on sprout forest of *Quercus Mongolica*. Forestry science, 1958, (3):231—247.
- [20] Ellsworth D S, Reich P B. Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia*, 1993, 96: 169—178.
- [21] Wu G L, Chen M, Du G Z. Effects of nutrient and light on seedlings morphological plasticity of four *Saussurea* species with different ecological breadth. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19 (8): 1708—1713.
- [22] Zhang L, Luo T X. Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28 (6):844—852.
- [23] Walter M B, Reich P B. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: Do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytologist*, 1999, 143—154.
- [24] Ziegenhagen B, Kausch W. Productivity of young shaded oaks (*Quercus robur* L.) as corresponding to shoot morphology and leaf anatomy. *Forest Ecology and Management*, 1995, 72:97—108.
- [25] Chen Z H, Zhang D M. Seed germination and seedling growth of 24 tree species in lower subtropical forest. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 1999, 7 (1): 37—46.
- [26] Poorter L. Growth response of 15 rainforest tree species to a light gradient: The relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology*, 1999, 13: 96—410.
- [27] Chen S B, Song A Q, Li Z J. Research advance in response of forest seedling regeneration to light environmental heterogeneity. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16 (2):365—370.
- [28] Cao Y Z, Song Z W. Plant physiology. Lanzhou: Lanzhou University Press, 1998. 230—237.
- [29] Li J C, Chen F G, She H. Chemical control techniques of morphological traits of Korean pine seedlings. *Journal of Northeast Forestry University*, 1997, 25(4):24—29.
- [30] Wang F Y. Studies on Korean Pine(I). Harbin: Northeast Forestry University Press, 1994. 154—163.
- [31] Song X Z, Li D S, Xiao W F. Study on logging gaps regeneration in secondary broad-leaved forest in Changbai Mountain. *Forest Research*, 2007, 20(3): 302—306.

参考文献:

- [1] 郭志华, 张旭东, 黄玲玲, 等. 落叶阔叶树种蒙古栎(*Quercus Mongolica*)对林缘不同光环境光能和水分的利用. *生态学报*, 2006, 26(4): 1047~1056.
- [3] 于顺利, 马克平, 徐存宝. 环境梯度下蒙古栎群落的物种多样性特征. *生态学报*, 2004, 24(12):2932~2939.
- [4] 许中旗, 王义弘. 蒙古栎研究进展. *河北林果研究*, 2002, 17(4):365~370.
- [5] 陈大珂, 周晓峰, 祝宁, 等. 天然次生林——结构·功能·动态与经营. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1994. 5~30.
- [6] 阳含熙. 长白山自然保护区阔叶红松林林木种属组成、年龄结构和更新策略的研究. *林业科学*, 1988, 24(1): 18~27.
- [7] 陈大珂, 周晓峰. 天然次生林四个类型的结构、功能及演替. *东北林业大学学报*, 1982, 10(2): 1~20.
- [8] 于顺利, 马克平, 陈灵芝, 等. 黑龙江省不同地点蒙古栎林生态特点研究. *生态学报*, 2001, 21(1):41~46.
- [9] 樊后保, 臧润国, 李德志. 蒙古栎种群天然更新的研究. *生态学杂志*, 1996, 15(3):15~20.
- [10] 周晓峰, 王义弘, 赵惠勋. 几个主要用材树种的生长节律(一). *东北林学院学报*, 1981, (2): 49~60.
- [11] 杨期和, 宋松泉, 叶万辉. 种子感光的机理及影响种子感光性的因素. *植物学通报*, 2003, 20(2):238~247.
- [19] 李克志. 柞树萌芽林的研究. *林业科学*, 1958, (3):231~247.
- [21] 武高林, 陈敏, 杜国祯. 营养和光照对不同生态幅风毛菊属植物幼苗形态可塑性的影响. *应用生态学报*, 2008, 19 (8): 1708~1713.
- [22] 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. *植物生态学报*, 2004, 28 (6):844~852.
- [25] 陈章和, 张德明. 南亚热带森林 24 种乔木的种子萌发和幼苗生长. *热带亚热带植物学报*, 1999, 7(1):37~46.
- [27] 陈圣宾, 宋爱琴, 李振基. 森林幼苗更新对光环境异质性的响应研究进展. *应用生态学报*, 2005, 16 (2): 365~370.
- [28] 曹仪植, 宋占午. 植物生理学. 兰州: 兰州大学出版社, 1998. 230~237.
- [29] 李继承, 陈方国, 余华. 红松苗木形质指标的化学控制技术. *东北林业大学学报*, 1997, 25(4):24~29.
- [30] 王凤友. 红松研究(I). 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1994. 154~163.
- [31] 宋新章, 李冬生, 肖文发. 长白山区次生阔叶林采伐林隙更新研究. *林业科学研究*, 2007, 20(3): 302~306.