

# 不同光环境对麻栎和刺槐幼苗生长和光合特征的影响

徐 飞<sup>1,2</sup>, 郭卫华<sup>2</sup>, 徐伟红<sup>2</sup>, 王仁卿<sup>2,\*</sup>

(1. 山东师范大学生命科学学院, 济南 250014; 2. 山东大学生命科学学院生态学与生物多样性研究所, 济南 250100)

**摘要:**通过搭建遮阳棚设置 3 个光照强度, 模拟森林幼苗生长的林缘、林窗和林下光环境, 研究麻栎和刺槐幼苗形态结构、光合特性、生物量积累及其分配对不同光照强度的响应。结果表明, 极度弱光环境限制了幼苗的株高、基径、总叶面积、冠面积、叶面积指数和总叶数等形态指标的增长, 与全光环境相比, 适度遮荫有利于幼苗的形态生长, 光照对麻栎形态的异速生长曲线影响较小, 刺槐较麻栎的曲线变化更明显一些, 弱光降低了异速生长指数。随遮荫程度的增加, 麻栎的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度逐渐降低, 刺槐的净光合速率则在适度遮荫下最大, 两者的光能利用效率均显著增大, 水分利用效率先升后降。随光照强度的减弱, 麻栎各器官的生物量积累降低, 叶面积比率的增加和根冠比的减少有利于增加光能的捕获, 而刺槐的生物量积累和分配则在适度遮荫下达到最优; 各叶绿素含量均显著上升, 而叶绿素  $a/b$  则逐渐下降。麻栎和刺槐显示出不同的生存策略和光利用策略, 在一定程度上可以揭示它们在阔叶林群落中不同的演替地位。

**关键词:**模拟光环境; 形态; 生物量分配; 光合特性; 麻栎; 刺槐

## Effects of light intensity on growth and photosynthesis of seedlings of *Quercus acutissima* and *Robinia pseudoacacia*

XU Fei<sup>1,2</sup>, GUO Weihua<sup>2</sup>, XU Weihong<sup>2</sup>, WANG Renqing<sup>2,\*</sup>

1 College of Life Science, Shandong Normal University, Jinan 250014, China

2 Institute of Ecology and Biodiversity, College of Life Science, Shandong University, Jinan 250100, China

**Abstract:** A light control treatment with three light gradients (100%, 66% and 10% of natural light) was conducted to simulate the light conditions of the forest edge, forest gap and understory where seedlings grow. This was achieved by building shade shelters covered by woven black nylon nets. The purpose of this experiment was to study the morphology, photosynthetic characters, biomass accumulation and allocation of *Quercus acutissima* and *Robinia pseudoacacia* seedlings in response to diverse gradients of light. The results showed that morphological features of plant height, stem diameter, total leaf area, crown area, leaf area index and total leaf number were seriously inhibited under severe shade conditions, while moderate shade treatment was suitable to growth of seedlings. Effects of light on allometric trajectories of morphology were small in *Q. acutissima* but more obvious in *R. pseudoacacia* as the low light depressed the exponents of functions. With a decrease of light, net photosynthetic rate, transpiration rate and stomatal conductance of *Q. acutissima* were decreased, while the maximum photosynthetic rate of *R. pseudoacacia* occurred with moderate shade treatment. Light use efficiency in both species increased when the light intensity was restricted. The water use efficiency was the highest under moderate shade treatment, but lowest under severe shade conditions. The trends of biomass accumulation were consistent with those of photosynthetic parameters. Biomass accumulation in each organ was limited by the deficit of light for *Q. acutissima*, but the best status of biomass accumulation and allocation for *R. pseudoacacia* was found under moderate shade treatments. Higher leaf area index and lower root to shoot ratio could increase the capacity of light capture. Also, the total content of chlorophyll increased and Chl  $a/b$  decreased with decreasing light intensity. The different strategies of growth and light utilization between *Q. acutissima* and *R. pseudoacacia* might reveal, to a certain extent, their status in the succession of

**基金项目:**山东省自然科学基金重点资助项目(Z2007D02); 教育部新世纪优秀人才支持计划资助项目(NCET-07-0511)

**收稿日期:**2009-04-27; **修订日期:**2009-06-15

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wrq@sdu.edu.cn

deciduous broadleaved communities.

**Key Words:** simulated light conditions; morphology; biomass allocation; photosynthesis; *Quercus acutissima*; *Robinia pseudoacacia*

光是调控植物生长发育的重要因子,也是限制森林树种生存和生长的主要环境因素。随着全球气候变化的加剧,特别是大气臭氧层的减少,光因子作为环境胁迫的作用会越来越突出。一般认为,高等植物在其一生中均会受到光胁迫的作用,并且从极地到赤道这种现象是普遍存在的。据测定植物处于光胁迫下光合作用的光抑制造成约 10% 的碳损失<sup>[1]</sup>,这种碳损失对植物的生存和分布都起着巨大的影响。另外,由于人口的增加,对资源需求不断扩大,连片的森林遭到破坏,变成支离破碎的片断森林,导致森林外边缘增加,边缘效应对森林的影响程度加大<sup>[2]</sup>。林缘的形成,必然导致光照因子的急剧变化,形成不同的光环境;同时,林缘附近的气温、地温、空气湿度等生态因子也随之发生巨大变化。即使在林内,由于林窗的存在,光资源的分布也是不均匀的<sup>[3]</sup>。除了空间上的变化外,随着演替的进程,林冠郁闭度逐渐增大,林下光强的降低将使植物面临遮荫的影响。因此研究植物对生长光环境的适应性机制对于林业可持续发展具有重要意义。

不同植物对光强具有不同的适应性,这一方面与植物生长发育的环境有关,另一方面也是植物长期适应环境的结果,其适应能力是可以遗传的。同种植物长期生长在不同的光环境下,光环境会对其表型及生理生态特性产生不同的影响,植物出现趋异适应;而不同植物长期生长在同种光环境下,其表型或生理生态特性可能有相同表现,出现趋同适应<sup>[4]</sup>。不同植物及同一种植物在不同的发育阶段对光的需求及对不同光环境的响应与适应特性的差异正是林木更新和植物群落演替的重要内在驱动力<sup>[5]</sup>。不同的光环境及快速变化的光照必然影响森林植物的生长和生存,进而影响树种更新与群落演替,因此树种幼苗对不同光环境的适应能力决定该物种在森林中的演替地位<sup>[6]</sup>。本实验以 1 年生麻栎 (*Quercus acutissima* Carr.) 和刺槐 (*Robinia pseudoacacia* L.) 幼苗为对象,模拟林缘、林窗和林下光环境设置 3 个光照处理,研究两者幼苗的形态结构、光合特性、叶绿素含量、生物量积累及其分配对不同光照环境的可塑性响应,探寻幼苗对不同光照强度的适应机制,以期在个体层面上揭示暖温带落叶阔叶林林木更新、森林群落动态的生理生态学基础,并为鲁中山区植被恢复、次生林保护和“近自然林业”经营技术等提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究地区概况

本次实验于山东大学房干生态研究站进行(北纬 36°26', 东经 117°27'),该地区属于暖温带季风型大陆气候,四季分明,雨热同期。年平均气温 12.4℃ 左右,年平均降水量 830mm 以上,主要分布在 7、8、9 月份。无霜期 190—210d。≥10℃ 年积温约 4200—4600℃。地理区系属鲁中山区属地,地形为山地、丘陵。土壤为典型的棕壤,枯落物层平均厚度为 4cm。该地区的植被类型属于典型的暖温带植被,主要乔木为刺槐 (*R. pseudoacacia*)、麻栎 (*Q. acutissima*)、赤松 (*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.)、油松 (*Pinus tabulaeformis* Carr.)、侧柏 (*Platycladus orientalis* (L.) Endl.) 等,林下主要灌木层有荆条 (*Vitex negundo* L. var. *heterophyll* (Franch.) Rehd.)、酸枣 (*Ziziphus jujube* Mill. var. *spinosa* (Bge.) Hu ex H. F. Chow)、达乌里胡枝子 (*Lespedeza davurica* (Laxm.) Schindl.)、扁担杆 (*Grewia biloba* G. Don) 等<sup>[7]</sup>。乔木层夏季叶面积指数为 5.12<sup>[8]</sup>。

### 1.2 实验材料和实验设计

2007 年 3 月从研究站附近山上采集成熟种子,于人工气候箱中进行催芽萌发,至胚根长到 2cm 以上后栽入内径 29cm、深 32cm、容积约为 9L 的塑料花盆中,内装有腐殖土、壤土和沙土的混合土,体积分数为 64%:22%:14%。土壤基本理化性质为:最大质量含水量 36%,最大体积含水量 28%,容重为 0.77g·cm<sup>-3</sup>,孔隙度为 68%;有机质含量 88.4g·kg<sup>-1</sup>,总氮 3.7g·kg<sup>-1</sup>,有效磷 42.3mg·kg<sup>-1</sup>,有效钾 75mg·kg<sup>-1</sup>,pH 为 4.4。实验前保证幼苗充足供水,并进行除草和防治病虫害等田间管理。

2007 年 7 月开始进行光照控制实验,采用遮阳网搭建遮阳棚设置两个遮光处理,晴天从 7:00—16:00 测量空地与两个遮光环境的平均光照强度分别为 $(544 \pm 71)$ 、 $(361 \pm 17)$ 、 $(56 \pm 6.7) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,透光率分别为 100% (L1)、66% (L2) 和 10% (L3),3 个光环境下的气温没有显著差异 ( $P = 0.534$ ),分别为 $(32.8 \pm 0.46)$ 、 $(32.4 \pm 0.40)$ 、 $(32.1 \pm 0.39)^\circ\text{C}$ 。每个处理 10 盆,共 60 盆。每天傍晚均进行称重浇水,使土壤水分含量控制在田间持水量的 70%—80%,实验共进行 50d。实验期间每天将盆随机摆放,以保证不同光处理内各盆获得的光照一致。

### 1.3 测定方法

从控制实验开始,每 10d 左右测量 1 次形态和生长指标,共测定 6 次,每个处理测量 3 株。用直尺测量株高和冠幅,用数显游标卡尺测量基径、叶长和叶宽,并记录叶片数目。冠面积按照椭圆的面积计算  $= 0.25\pi \times$  冠幅长  $\times$  冠幅宽。用 CI-203 型便携式激光叶面积仪 (CID Inc, Washington, USA) 测定野外幼苗叶片的面积,得到叶面积与叶长和叶宽的拟合公式,用于快速获得总叶面积。叶面积指数 ( $LAI$ ) = 总叶面积/冠面积。采用 King 等人<sup>[9]</sup>的方法计算株高的相对生长速率 ( $RGR$ ) =  $(\ln H_2 - \ln H_1) / \Delta t$ ,其中  $H_1$  和  $H_2$  分别表示前后两次测量时的株高, $\Delta t$  表示测量间隔时间。采用 Huxley 提出的异速生长方程  $y = ax^b$  进行形态参数的异速生长分析,可以将环境导致的表型差异从个体发育的影响中区分开来,其中  $a$  为异速生长常数, $b$  为异速生长指数<sup>[10]</sup>。

处理后利用 GFS-3000 便携式光合仪 (Walz, Effeltrich, Germany) 于 9:00—11:00 测定不同处理的净光合速率 ( $P_n$ )、蒸腾速率 ( $Tr$ )、气孔导度 ( $G_s$ )、胞间二氧化碳浓度 ( $C_i$ ) 等参数,同时记录光合有效辐射 ( $PAR$ ) 和大气  $\text{CO}_2$  浓度 ( $Ca$ ) 等环境参数,并据此计算气孔限制值 ( $L_s$ ) =  $1 - C_i/C_a$ 、瞬时水分利用效率 ( $WUE$ ) =  $P_n/Tr$ <sup>[11]</sup>、表观光能利用效率 ( $LUE$ ) =  $P_n/PAR$ <sup>[12]</sup>。

实验结束后,将幼苗整株挖出清洗干净,分为茎、叶、主根、侧根 4 部分,在  $105^\circ\text{C}$  杀青半小时后在  $80^\circ\text{C}$  下烘干至恒重。称量各部分干重并计算如下参数:根生物量比 (Root mass ratio,  $RMR$ , 根重/总生物量)、茎生物量比 (Stem mass ratio,  $SMR$ , 茎重/总生物量)、叶生物量比 (Leaf mass ratio,  $LMR$ , 叶重/总生物量)、根冠比 (Root to shoot ratio,  $R/S$ , 根重/地上生物量)、主根侧根比 (Main root to lateral root ratio,  $MR/LR$ , 主根重/侧根重),结合形态测量的总叶面积计算叶面积比率 (Leaf area ratio,  $LAR$ , 总叶面积/总生物量) 和比叶面积 (Specific leaf area,  $SLA$ , 总叶面积/叶重)。叶绿素含量采用乙醇提取法测量<sup>[13]</sup>。

### 1.4 数据分析

根据 Valladares 等人<sup>[14]</sup>的方法计算每一参数的可塑性指数 (Plasticity index,  $PI$ ),用以反映植物受环境影响后的变化程度。用 SPSS13.0 进行方差分析比较各个参数在不同光照强度下的差异,存在显著差异的进行多重比较,并用字母进行标记。为了保证数据的正态分布和方差齐性,分析前将数据进行了自然对数转换。用 Origin7.5 进行异速生长曲线拟合和绘图。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同光照强度下形态特征的变化

麻栎和刺槐幼苗的形态特征在不同的光照强度下存在差异 (表 1),从总体来看,L2 的生长情况最好,L3 则最差。麻栎幼苗表现为 L1 和 L2 的株高、基径、总叶面积和相对生长速率与 L3 的差异显著,但前两者间差异不显著,冠面积为 L2 显著大于 L1 和 L3,后两者差异不显著,加之遮荫下叶萌发数量减少,使叶面积指数降低,但差异不显著。刺槐幼苗在 L2 的株高、基径、总叶面积、冠面积、叶面积指数和叶数都大于 L1,尤其以总叶面积的差异显著,两者的株高、基径和叶数均显著大于 L3,L1 的总叶面积与 L3 差异不显著。3 个处理的相对生长速率表现为  $L2 > L1 > L3$ ,但差异不显著。

不同光照强度对麻栎幼苗的生长曲线没有明显的影响,麻栎的基径-株高和均冠幅-株高的异速生长指数在 3 个处理下均相似 (图 1)。光照对刺槐的生长曲线影响相对明显一些,刺槐 L3 处理的基径-株高异速生长指数较低,其他两个处理较为接近;均冠幅-株高的异速生长指数为  $L1 > L2 > L3$  (图 1)。

表 1 不同光照强度下麻栎和刺槐幼苗形态特征比较

| Table 1 Comparisons of morphological features of <i>Q. acutissima</i> and <i>R. pseudoacacia</i> seedlings under different light intensities |                           |                     |                     |      |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------|---------------------|---------------------|------|
| 参数 Parameters                                                                                                                                | 麻栎 <i>Q. acutissima</i>   |                     |                     |      |
|                                                                                                                                              | L1                        | L2                  | L3                  | PI   |
| 株高 Height/cm                                                                                                                                 | 37.600 ± 1.026a           | 39.533 ± 3.768a     | 27.433 ± 2.998b     | 0.31 |
| 基径 Stem diameter/mm                                                                                                                          | 6.417 ± 0.243a            | 6.537 ± 0.547a      | 4.580 ± 0.397b      | 0.30 |
| 总叶面积 Total leaf area/cm <sup>2</sup>                                                                                                         | 934.48 ± 24.04 ab         | 1087.79 ± 26.57a    | 511.58 ± 51.11b     | 0.53 |
| 冠面积 Crown area/cm <sup>2</sup>                                                                                                               | 584.07 ± 17.68b           | 785.01 ± 21.04a     | 501.80 ± 35.49b     | 0.36 |
| 叶面积指数 Leaf area index                                                                                                                        | 1.602 ± 0.058 ns          | 1.476 ± 0.422 ns    | 1.016 ± 0.035 ns    | 0.37 |
| 叶数 Leaf number/个                                                                                                                             | 35.3 ± 2.6 ns             | 37.0 ± 7.2 ns       | 21.7 ± 3.2 ns       | 0.41 |
| 相对生长速率 RGR/(mm·m <sup>-1</sup> ·d <sup>-1</sup> )                                                                                            | 8.336 ± 3.356a            | 8.334 ± 2.457a      | 1.121 ± 0.966b      | 0.87 |
| 参数 Parameters                                                                                                                                | 刺槐 <i>R. pseudoacacia</i> |                     |                     |      |
|                                                                                                                                              | L1                        | L2                  | L3                  | PI   |
| 株高 Height/cm                                                                                                                                 | 83.100 ± 6.953a           | 93.000 ± 7.000a     | 68.300 ± 5.523b     | 0.27 |
| 基径 Stem diameter/mm                                                                                                                          | 9.413 ± 0.489a            | 9.917 ± 0.493a      | 6.760 ± 0.401b      | 0.32 |
| 总叶面积 Total leaf area/cm <sup>2</sup>                                                                                                         | 1156.66 ± 15.09b          | 2021.60 ± 151.24a   | 1010.73 ± 384.27b   | 0.50 |
| 冠面积 Crown area/cm <sup>2</sup>                                                                                                               | 1520.53 ± 121.53 ns       | 1803.54 ± 269.49 ns | 1065.00 ± 200.72 ns | 0.41 |
| 叶面积指数 Leaf area index                                                                                                                        | 0.773 ± 0.076 ns          | 1.156 ± 0.132 ns    | 0.867 ± 0.219 ns    | 0.33 |
| 叶数 Leaf number/个                                                                                                                             | 440.3 ± 70.1a             | 583.3 ± 71.3a       | 290.7 ± 78.4b       | 0.50 |
| 相对生长速率 RGR/(mm·m <sup>-1</sup> ·d <sup>-1</sup> )                                                                                            | 11.730 ± 2.308 ns         | 14.078 ± 2.849 ns   | 9.280 ± 1.791 ns    | 0.34 |

表中数据为平均值 ± SE, n = 3; 经 Duncan 多重比较, 不同字母表示差异显著 (P < 0.05), ns 表示差异不显著

2.2 不同光照强度下光合特征的变化

光照水平显著影响麻栎和刺槐幼苗的气体交换和资源利用效率(表 2)。随光照强度的降低,麻栎幼苗的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和气孔限制值显著降低,而胞间 CO<sub>2</sub> 浓度和光能利用效率显著提高, L1 和 L2 间的差异不显著,但与 L3 的差异显著。水分利用效率在 L2 中最高,与其他两个处理差异显著,在 L3 中最低。刺槐幼苗的气体交换和资源利用效率与麻栎的有一定差异, L2 的净光合速率和气孔限制值要高于 L1, 且气孔限制值的差异明显,胞间 CO<sub>2</sub> 浓度则在 L2 中最低,其他参数如蒸腾速率、气孔导度、水分和光能利用效率与麻栎幼苗的规律相似。

表 2 不同光照强度下麻栎和刺槐幼苗气体交换和资源利用效率比较

| Table 2 Comparisons of gas exchange and resource use efficiency of <i>Q. acutissima</i> and <i>R. pseudoacacia</i> seedlings under different light intensities |                           |                    |                  |      |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------|--------------------|------------------|------|
| 参数 Parameters                                                                                                                                                  | 麻栎 <i>Q. acutissima</i>   |                    |                  |      |
|                                                                                                                                                                | L1                        | L2                 | L3               | PI   |
| 净光合速率 $P_n/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$                                                                                                | 9.148 ± 0.798a            | 7.709 ± 0.571a     | 2.678 ± 0.485b   | 0.71 |
| 蒸腾速率 $T_r/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$                                                                                                   | 3.456 ± 0.285a            | 2.407 ± 0.142b     | 1.747 ± 0.117c   | 0.49 |
| 气孔导度 $G_s/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$                                                                                                   | 118.687 ± 11.261a         | 100.760 ± 7.825 ab | 85.638 ± 6.046b  | 0.28 |
| 胞间 CO <sub>2</sub> 浓度 $C_i/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$                                                                                | 245.714 ± 3.806b          | 246.581 ± 4.863b   | 334.714 ± 7.173a | 0.27 |
| 气孔限制值 $L_s$                                                                                                                                                    | 0.356 ± 0.010a            | 0.350 ± 0.013a     | 0.148 ± 0.018b   | 0.58 |
| 水分利用效率 $WUE/(\text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1})$                                                                                                                 | 2.657 ± 0.089b            | 3.188 ± 0.076a     | 1.453 ± 0.220c   | 0.54 |
| 光能利用效率 $LUE/(\text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1})$                                                                                                                 | 10.526 ± 1.295b           | 17.538 ± 1.165b    | 32.381 ± 3.893a  | 0.67 |
| 参数 Parameters                                                                                                                                                  | 刺槐 <i>R. pseudoacacia</i> |                    |                  |      |
|                                                                                                                                                                | L1                        | L2                 | L3               | PI   |
| 净光合速率 $P_n/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$                                                                                                | 9.183 ± 0.251a            | 9.980 ± 0.634a     | 2.918 ± 0.313b   | 0.71 |
| 蒸腾速率 $T_r/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$                                                                                                   | 9.024 ± 0.537a            | 5.091 ± 0.275b     | 4.144 ± 0.407b   | 0.54 |
| 气孔导度 $G_s/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$                                                                                                   | 223.709 ± 8.007a          | 173.711 ± 16.700b  | 164.467 ± 8.319b | 0.26 |
| 胞间 CO <sub>2</sub> 浓度 $C_i/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$                                                                                | 272.012 ± 1.856b          | 258.739 ± 3.554b   | 321.218 ± 6.838a | 0.19 |
| 气孔限制值 $L_s$                                                                                                                                                    | 0.236 ± 0.004b            | 0.292 ± 0.010a     | 0.130 ± 0.022c   | 0.55 |
| 水分利用效率 $WUE/(\text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1})$                                                                                                                 | 1.049 ± 0.072b            | 1.958 ± 0.069a     | 0.835 ± 0.178b   | 0.57 |
| 光能利用效率 $LUE/(\text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1})$                                                                                                                 | 9.490 ± 0.726c            | 16.017 ± 1.280b    | 40.371 ± 2.207a  | 0.76 |

表中数据为平均值 ± SE, n = 9; 经 Duncan 多重比较, 不同字母表示差异显著 (P < 0.05)

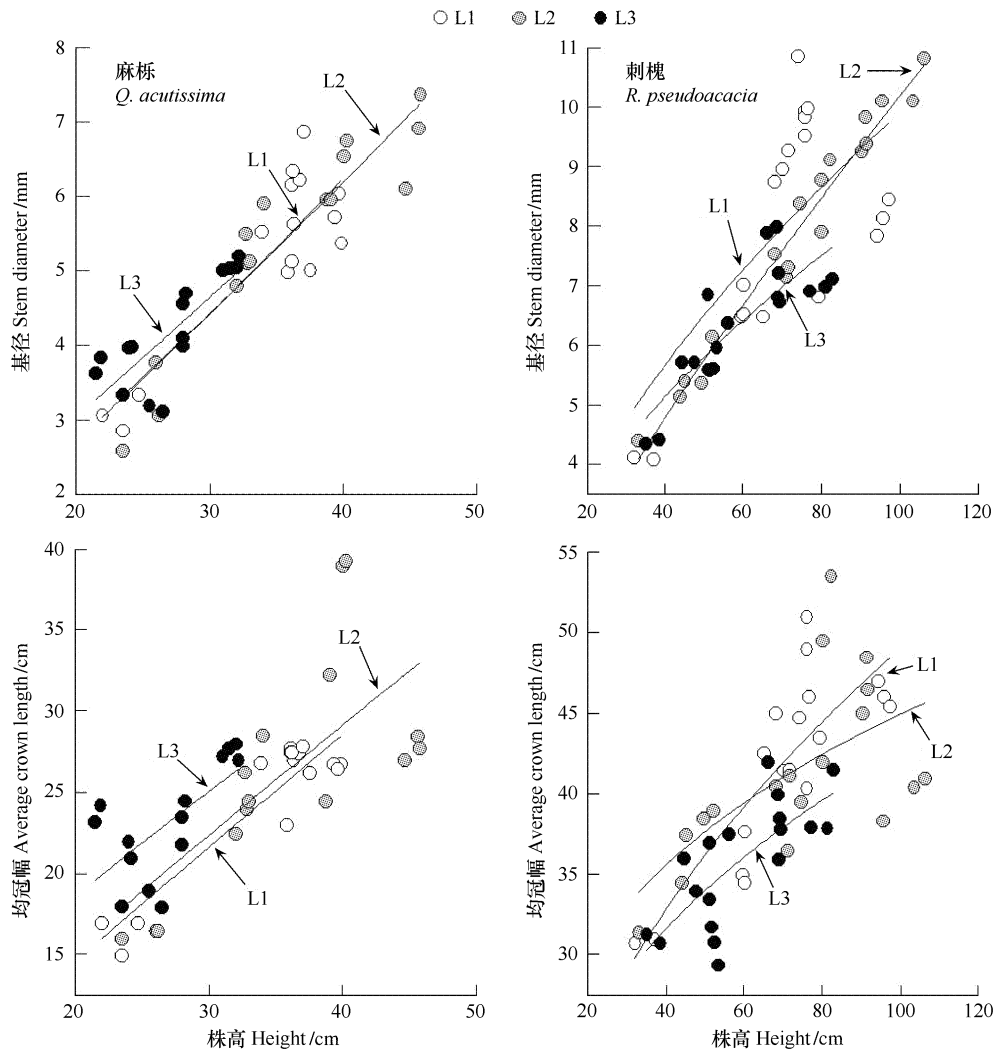


图1 不同光照强度下麻栎和刺槐幼苗基径和均冠幅与株高的异速生长关系

Fig. 1 Allometric relationships between stem diameter and height or between average crown length and height of *Q. acutissima* and *R. pseudoacacia* seedlings under different light intensities

### 2.3 不同光照强度下生物量积累及其分配的变化

光照强度的变化显著影响麻栎和刺槐幼苗生物量的积累(表3)。麻栎幼苗在 L3 的总生物量、根生物量、茎生物量和叶生物量均显著减少,前两个处理差异不显著。随遮荫程度的增加,主根生物量逐渐减少,但侧根生物量变化不明显。生物量在各部分的分配方式差异不显著,因此不同处理下的根冠比差异不大,但叶面积比率和比叶面积显著增大。刺槐幼苗的总生物量以及各部分生物量的积累均为  $L2 > L1 > L3$ ,且前两个处理与最后一个处理差异显著。随遮荫程度的增加,主根生物量逐渐减少,侧根生物量先增大后减少,因而引起主根侧根比逐渐减小,但差异不显著。生物量分配方式的变化规律要比麻栎的明显,根生物量比和茎生物量比逐渐减少,而叶生物量比逐渐增加,但均差异不显著。根冠比同样逐渐降低,差异不显著。L3 的叶面积比率和比叶面积显著大于前两个处理。

### 2.4 不同光照强度下叶绿素含量的变化

不同光照处理显著影响麻栎和刺槐幼苗叶片的叶绿素含量(表4),随遮荫程度的加剧,麻栎和刺槐的叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素均显著上升,而叶绿素 a/b 则逐渐下降,并在刺槐叶片中表现出显著差异。

### 2.5 不同光照强度下各参数的可塑性指数

形态参数方面,麻栎和刺槐各参数的可塑性指数均不高(表1)。光合参数方面,麻栎和刺槐的净光合速

率和光能利用效率的可塑性指数较高,气孔导度和胞间 CO<sub>2</sub>浓度的可塑性指数较低(表 2)。生物量及其分配参数方面,麻栎各参数的可塑性指数均不高,其中生物量在根茎叶各部分分配、叶面积比率、比叶面积和根冠比的可塑性指数较低;刺槐的所有生物量参数,即茎、叶、主根、侧根、总生物量的可塑性指数较高,根冠比和生物量在根茎叶各部分分配的可塑性指数较低(表 3)。

表 3 不同光照强度下麻栎和刺槐幼苗生物量积累及其分配比较

| Table 3 Comparisons of biomass accumulation and allocation of <i>Q. acutissima</i> and <i>R. pseudoacacia</i> seedlings under different light intensities |                           |                  |                   |      |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------|------------------|-------------------|------|
| 参数 Parameters                                                                                                                                             | 麻栎 <i>Q. acutissima</i>   |                  |                   |      |
|                                                                                                                                                           | L1                        | L2               | L3                | PI   |
| 总生物量 Total biomass/g                                                                                                                                      | 25.607 ± 0.662a           | 23.290 ± 4.104a  | 11.089 ± 1.881b   | 0.57 |
| 根生物量 Root mass/g                                                                                                                                          | 13.724 ± 0.627a           | 10.608 ± 1.160a  | 6.088 ± 1.331b    | 0.56 |
| 茎生物量 Stem mass/g                                                                                                                                          | 3.991 ± 0.294a            | 4.271 ± 1.086a   | 1.567 ± 0.334b    | 0.63 |
| 叶生物量 Leaf mass/g                                                                                                                                          | 7.891 ± 0.455a            | 8.412 ± 1.070a   | 3.434 ± 0.346b    | 0.59 |
| 主根生物量 Main root mass/g                                                                                                                                    | 13.024 ± 0.673a           | 9.353 ± 0.723b   | 5.685 ± 1.233c    | 0.56 |
| 侧根生物量 Lateral root mass/g                                                                                                                                 | 0.700 ± 0.081 ns          | 1.254 ± 0.251 ns | 0.403 ± 0.098 ns  | 0.68 |
| 根生物量比 Root mass ratio                                                                                                                                     | 0.536 ± 0.023 ns          | 0.472 ± 0.055 ns | 0.538 ± 0.041 ns  | 0.12 |
| 茎生物量比 Stem mass ratio                                                                                                                                     | 0.156 ± 0.011 ns          | 0.178 ± 0.017 ns | 0.139 ± 0.009 ns  | 0.22 |
| 叶生物量比 Leaf mass ratio                                                                                                                                     | 0.308 ± 0.013 ns          | 0.351 ± 0.041 ns | 0.322 ± 0.042 ns  | 0.12 |
| 叶面积比率 Leaf area ratio/(cm <sup>2</sup> ·g <sup>-1</sup> )                                                                                                 | 36.506 ± 0.668b           | 45.360 ± 2.306a  | 47.994 ± 0.697a   | 0.24 |
| 比叶面积 Specific leaf area/(cm <sup>2</sup> ·g <sup>-1</sup> )                                                                                               | 118.863 ± 3.889c          | 129.401 ± 0.298b | 149.010 ± 0.788a  | 0.20 |
| 主根侧根比 MR/LR                                                                                                                                               | 19.209 ± 2.671a           | 8.863 ± 1.989b   | 14.381 ± 0.571 ab | 0.54 |
| 根冠比 R/S                                                                                                                                                   | 1.166 ± 0.102 ns          | 0.939 ± 0.222 ns | 1.201 ± 0.201 ns  | 0.22 |
| 参数 Parameters                                                                                                                                             | 刺槐 <i>R. pseudoacacia</i> |                  |                   |      |
|                                                                                                                                                           | L1                        | L2               | L3                | PI   |
| 总生物量 Total biomass/g                                                                                                                                      | 24.462 ± 1.445b           | 32.138 ± 1.159a  | 9.724 ± 2.804c    | 0.70 |
| 根生物量 Root mass/g                                                                                                                                          | 6.198 ± 1.319a            | 7.217 ± 0.982a   | 1.839 ± 0.532b    | 0.75 |
| 茎生物量 Stem mass/g                                                                                                                                          | 9.315 ± 0.798a            | 10.995 ± 0.364a  | 2.997 ± 0.789b    | 0.73 |
| 叶生物量 Leaf mass/g                                                                                                                                          | 8.950 ± 0.802b            | 13.927 ± 0.343a  | 4.888 ± 1.606c    | 0.65 |
| 主根生物量 Main root mass/g                                                                                                                                    | 3.524 ± 0.852a            | 3.089 ± 0.655a   | 0.816 ± 0.266b    | 0.77 |
| 侧根生物量 Lateral root mass/g                                                                                                                                 | 2.673 ± 0.515 ab          | 4.128 ± 0.843a   | 1.023 ± 0.291b    | 0.75 |
| 根生物量比 Root mass ratio                                                                                                                                     | 0.249 ± 0.041 ns          | 0.223 ± 0.022 ns | 0.194 ± 0.021 ns  | 0.22 |
| 茎生物量比 Stem mass ratio                                                                                                                                     | 0.380 ± 0.016a            | 0.343 ± 0.013 ab | 0.317 ± 0.019b    | 0.17 |
| 叶生物量比 Leaf mass ratio                                                                                                                                     | 0.371 ± 0.053 ns          | 0.434 ± 0.018 ns | 0.489 ± 0.038 ns  | 0.24 |
| 叶面积比率 Leaf area ratio/(cm <sup>2</sup> ·g <sup>-1</sup> )                                                                                                 | 47.542 ± 2.186b           | 63.239 ± 6.239b  | 97.134 ± 15.345a  | 0.51 |
| 比叶面积 Specific leaf area/(cm <sup>2</sup> ·g <sup>-1</sup> )                                                                                               | 166.267 ± 11.027b         | 177.188 ± 7.159b | 257.155 ± 12.352a | 0.35 |
| 主根侧根比 MR/LR                                                                                                                                               | 1.300 ± 0.202 ns          | 0.852 ± 0.318 ns | 0.779 ± 0.183 ns  | 0.40 |
| 根冠比 R/S                                                                                                                                                   | 0.339 ± 0.070 ns          | 0.289 ± 0.037 ns | 0.242 ± 0.031 ns  | 0.29 |

表中数据为平均值 ± SE, n = 3; 经 Duncan 多重比较,不同字母表示差异显著(P < 0.05), ns 表示差异不显著

表 4 不同光照强度下麻栎和刺槐幼苗叶绿素含量比较

| Table 4 Comparisons of chlorophyll content of <i>Q. acutissima</i> and <i>R. pseudoacacia</i> seedlings under different light intensities |              |                     |                     |                         |                |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------|---------------------|---------------------|-------------------------|----------------|
| 物种 Species                                                                                                                                | 处理 Treatment | 叶绿素 a Chla/(mg/gDW) | 叶绿素 b Chlb/(mg/gDW) | 总叶绿素 Total Chl/(mg/gDW) | 叶绿素 a/b Chla/b |
| 麻栎 <i>Q. acutissima</i>                                                                                                                   | L1           | 5.05 ± 0.11b        | 1.87 ± 0.11b        | 6.92 ± 0.11b            | 2.73 ± 0.19 ns |
|                                                                                                                                           | L2           | 5.37 ± 0.16b        | 1.86 ± 0.12b        | 7.23 ± 0.28b            | 2.89 ± 0.11 ns |
|                                                                                                                                           | L3           | 6.41 ± 0.24a        | 2.62 ± 0.22a        | 9.04 ± 0.36a            | 2.46 ± 0.08 ns |
| 刺槐 <i>R. pseudoacacia</i>                                                                                                                 | L1           | 5.48 ± 0.13b        | 2.11 ± 0.04b        | 7.59 ± 0.11b            | 2.60 ± 0.09a   |
|                                                                                                                                           | L2           | 6.58 ± 0.66b        | 2.60 ± 0.22b        | 9.19 ± 0.88b            | 2.52 ± 0.05a   |
|                                                                                                                                           | L3           | 9.92 ± 0.56a        | 4.52 ± 0.28a        | 14.44 ± 0.83a           | 2.20 ± 0.02b   |

表中数据为平均值 ± SE, n = 4; 经 Duncan 多重比较,不同字母表示差异显著(P < 0.05), ns 表示差异不显著

### 3 讨论

#### 3.1 幼苗的形态适应性

光照是植物生长所必需的资源,遮荫限制了麻栎和刺槐幼苗的形态生长。植物株高、基径、叶数、叶面积等在遮荫下明显减小,且麻栎形态所受的影响要大于刺槐,但两者均在适度遮荫下表现良好,尤其是刺槐幼苗的形态特征尤为明显。这一方面与这些树种在自然森林中的更新方式密切相关,自然植被生境中处于发芽阶段的幼苗是在林下的遮荫环境中生存的<sup>[15]</sup>;另一方面是由于幼苗对光能利用和保护机制还不完善,日常午间的高光强大多超出幼苗所能利用的光能范围,从而导致植物发生光抑制<sup>[16]</sup>。随着植株的生长,不同的植物种类对光照的要求表现出明显不同,刺槐幼苗的株高持续增长,以此来尽早突破上层树种对光的遮蔽而获得更多的光辐射,以利于自身的生长发育<sup>[17]</sup>,而麻栎幼苗的株高增长缓慢,只能利用上层树冠空隙透过的光线,使自身长期处于弱光条件下生长,对不同光环境下同属的蒙古栎进行的研究也说明栎属植物在林外强光下生长最快<sup>[18]</sup>。这两种不同的生长方式决定了麻栎和刺槐幼苗在捕获和利用光资源方面的差异,是采用冒险策略进行快速的资源获取和消耗还是采用保守策略进行缓慢的资源获取和消耗,是不同物种在胁迫环境下对生存和生长的权衡<sup>[19]</sup>。张淑敏等<sup>[20]</sup>通过林下和林窗植物交互移植实验认为不同光照强度下植物的形态差异主要是由环境引起的,与植株来源(遗传性)无关,但植物对环境变化是主动调节还是被动适应仍未分清。麻栎和刺槐幼苗形态参数的异速生长曲线说明,光照对麻栎幼苗形态差异的影响很大程度上是由植物异速生长(生长阶段的差异)引起的,刺槐幼苗形态差异至少部分是植物的可塑性反应相关。

#### 3.2 幼苗的光合生理适应性

遮荫下形态生长的减缓在很大程度上受植物光合能力降低的影响,由于光照的强弱可影响光合作用的速率,从而影响生物化学能的供应,进而影响植物对养分的主动吸收。除此之外,光照还影响蒸腾作用,影响养分在土壤中的迁移,并间接影响养分的吸收<sup>[21]</sup>。捕获光能总量的不足是遮荫下光合速率下降的主要原因,尽管弱光环境下植物的气孔限制值较低,增加了胞间  $\text{CO}_2$  的浓度,有利于植物固定  $\text{CO}_2$ 、增加对光能的利用效率<sup>[18]</sup>,但其光合速率仍然很低,表明弱光环境下光能不足是限制幼苗生长的主要因子之一<sup>[22]</sup>。强光下叶片光系统反应中心由于光抑制造成的暂时失活或损伤,以及植物气孔的主动调节作用,使强光下植物的光合能力并未明显高于适度遮荫下的光合能力,并可能由于强光下细胞壁加厚限制气体交换速率以及呼吸速率的增强导致适度遮荫下光合能力最优<sup>[23]</sup>。许多研究均表明适度遮荫或林窗下为植物幼苗的最佳生长环境<sup>[24-25]</sup>。

叶绿素是光合作用的光敏催化剂,与光合作用密切相关,其含量和比例是植物适应和利用环境因子的重要指标<sup>[26]</sup>。随着遮荫程度的提高,光合机构运转变缓,光合效率降低,植株为适应弱光环境,只有通过增加叶绿素的含量来尽可能地吸收光能。弱光下光系统 II 的捕光色素复合体(PS II light-harvesting complex, LHC II)明显增多,叶绿体的基粒类囊体垛叠数增多且基粒变大,从而提高对光能的捕集能力。LHC II 是叶绿体中唯一含有叶绿素 b 的色素蛋白复合物<sup>[27]</sup>,反应中心只是少数特化的叶绿素 a 分子,因此遮荫下叶绿素 a/b 的降低可使植物更好利用遮荫环境中的漫射光,有利于适应弱光环境<sup>[15]</sup>。

#### 3.3 幼苗的生物量分配适应性

比较两者幼苗的生物量分配比例可以发现,麻栎地下部分生物量所占的比重约为总生物量的一半以上,而刺槐地下部分生物量仅占总生物量的五分之一左右,说明麻栎在幼苗时期倾向于把更多的干物质贮藏在根部,同化的营养物质主要用于地下部分的拓展,而刺槐在生长初期以地上部分生长为主,干物质主要储存在茎与叶之中,显示出两者不同的生存策略和光利用策略<sup>[24]</sup>。两者差异的原因可能是由于种子萌发和幼苗存活率的不同而导致:麻栎幼苗的前期生长主要依靠种子的养分,由于其种子较大,所含营养物质较多,能够维持幼苗一段时间的生长所需,幼根生长在叶子形成之前已逐渐消耗掉种子内很大部分的营养物质,若幼苗此时处于遮荫环境,其同化的产物可能不能够满足生长所需,苗木死亡的命运便不可避免;而刺槐的种子较小,只能通过子叶和新叶的快速萌发尽早进行光合作用来维持生长,因此地上部分供应比例的增加才能保证刺槐幼苗的存活<sup>[28]</sup>。最优的生物量分配方式应该是保证捕获的光能可以正好满足光合的需要,叶生物量比和叶面

积比率在遮荫下的增加有利于增加光能的捕获,而根生物量比在常光下的增加有利于植物维持正常的水分吸收和蒸腾,保证较高的光合速率,因此造成了根冠比随光强的降低而减小<sup>[29]</sup>。比叶面积等叶形态指标在不同光环境下的变化对于强光下减少光抑制、降低叶温、增加水分利用效率以及弱光下增加光能捕获和利用效率等方面起重要作用,并已有深入的研究<sup>[8, 30]</sup>。

### 3.4 对树种更新和演替的探讨

鲁中山区地处暖温带地区,地带性植被是落叶阔叶林。根据对残留和保护天然次生森林植被的调查,麻栎属于典型的乡土植物,但目前面积大、分布广的植被类型是针叶林和刺槐林,以及各种杨林<sup>[7]</sup>,据山东莱芜华山国家森林公园统计,全区乔木树种组成按优势树种分:松林 3160hm<sup>2</sup>、侧柏林 120hm<sup>2</sup>、刺槐林 463hm<sup>2</sup>、麻栎林 74hm<sup>2</sup>,均表现为外来种的刺槐要多于乡土种的麻栎。其中的原因可能是麻栎种群的更新主要依赖于较大面积次生裸地的出现,这一区域光照充足,加之其种子较强的扩散能力、较多的物质储备和幼苗较强的光合 HS2 能力,使其具有了先锋树种的特点,虽然在起初几年的生长季中幼苗生长可能会受到草本植物的竞争抑制,但通过较早萌发新叶以及多年生植物逐年积累的高度优势,使其在次生裸地中占有一席之地,逐渐成长为林相整齐的同生种群,占据有利的上层空间生态位。而刺槐种群则主要通过克隆生长的更新方式<sup>[31]</sup>,利用林冠下较强的光合能力,在其种群内部和周围进行扩散,从而能够形成年龄梯度明显的金字塔形种群结构<sup>[32]</sup>,稳定的种群年龄结构支持着它成为群落演替的后期物种。外来种在利用资源方面往往比本地物种效率更高,对在系统发生方面关联的 19 对外来植物/本地植物的一项研究表明,即使在资源缺乏的条件下外来种也能正常生长<sup>[33]</sup>,这一结果使得通过操控资源供应来控制外来种的方式受到了置疑。因此在进行森林植被恢复时除了根据生态学理论首选乡土树种外,对外来种的引用需慎重<sup>[34]</sup>。

## 4 结论

作为两种不同功能型的植物,麻栎和刺槐在弱光环境下表现出不同的生长和光能利用策略,但生长均受到光资源不足的限制。尽管麻栎和刺槐都属于阳性树种,但在苗期还是不能适应林外强光环境,适度遮荫的林窗环境下幼苗生物量未受显著限制而水分利用效率提高的特点,表明林窗环境有利于幼苗生长,尤其对于干旱地区的苗木生长更为重要。鉴于两者对光照强度的反应特点,在造林时宜与其它树种进行混交栽植,或在林分郁闭度较低的林下栽植。同时两者对光适应能力的差异一定程度上可以揭示它们在阔叶林群落中不同的演替地位。

## References:

- [1] Long S P, Humphries S, Folkowski P G. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1994, 45(1): 633-662.
- [2] Zhang Y P, Ma Y X, Liu Y H, Guo P, Dou J X. Thermodynamic characteristics on different thermal active surfaces near edge of ever-green broadleaved forest of Ailao Mountain. *Chinese Journal of Ecology*, 2003, 22(2): 74-79.
- [3] Leakey A D B, Press M C, Scholes J D. Patterns of dynamic irradiance affect the photosynthetic capacity and growth of dipterocarp tree seedlings. *Oecologia*, 2003, 135(2): 184-193.
- [4] Parelle J, Roudaut J P, Ducrey M. Light acclimation and photosynthetic response of beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings under artificial shading or natural Mediterranean conditions. *Annals of Forest Science*, 2006, 63(3): 257-266.
- [5] Hamerlynck E P, Knapp A K. Leaf-level responses to light and temperature in two co-occurring *Quercus* (Fagaceae) species: implications for tree distribution patterns. *Forest Ecology and Management*, 1994, 68(2): 149-159.
- [6] Yang X B, Wang B S. The comparative study on photo plasticity of the dominant species seedlings of secondary forest succession. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, 16(3): 304-309.
- [7] Wang R Q, Zhou G Y. *The Vegetation of Shandong Province*. Jinan: Shandong Science and Technology Press, 2000: 5.
- [8] Xu F, Guo W H, Wang R Q, Xu W H, Du N, Wang Y F. Leaf movement and photosynthetic plasticity of black locust (*Robinia pseudoacacia*) alleviate stress under different light and water conditions. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2009, 31: 553-563.
- [9] King J S, Albaugh T J, Allen H L, Buford M, Strain B R, Dougherty P. Below-ground carbon input to soil is controlled by nutrient availability and fine root dynamics in loblolly pine. *New Phytologist*, 2002, 154(2): 389-398.



- [10] Li Y, Li H T, Jin D M, Sun S C. Application of WBE model to ecology: a review. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(7): 3018-3031.
- [11] Nijs I, Ferris R, Blum H. Stomatal regulation in a changing climate: A field study using free air temperature increase (FATI) and free air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE). *Plant Cell and Environment*, 1997, 20(8): 1041-1050.
- [12] Long S P, Baker N R, Rains C A. Analyzing the responses of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation to long-term elevation of atmospheric CO<sub>2</sub> concentration. *Vegetatio*, 1993, 104(1): 33-45.
- [13] Zhang Z A, Zhang M S, Wei R H. The guide for plant physiological experiment. Beijing: Chinese Agricultural Science and Technology Press, 2004: 1.
- [14] Valladares F, Wright S J, Lasso E, Kitajima K, Pearcy R W. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology*, 2000, 81(7): 1925-1936.
- [15] Li X Z, Hao R M, Ren Y. Effects of shading on growth and photosynthetic characteristics of *Daphniphyllum macropodum* in different ages. *Guihaia*, 2006, 26(5): 499-502.
- [16] Jiang C D, Gao H Y, Zou Q, Jiang G M, Li L H. The co-operation of leaf orientation, photorespiration and thermal dissipation alleviate photoinhibition in young leaves of soybean plants. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(2): 319-324.
- [17] Tao J P, Zhong Z C. Effects of light on morphological plasticity and biomass allocation of *Momordica charantia*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(3): 336-340.
- [18] Guo Z H, Zhang X D, Huang L L, Ju G S. 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.
- [19] Falster D S, Westoby M. Tradeoffs between height growth rate, stem persistence and maximum height among plant species in a post-fire succession. *Oikos*, 2005, 111(1): 57-66.
- [20] Zhang S M, Chen Y F, Yu F H, Xing X R, Li L H, Dong M. Clonal growth and clonal morphology of *Potentilla reptans* var. *sericophylla* in forest understorey and gap. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27(4): 567-571.
- [21] Wang X N, Xiong L, Chen M, Yang Y F, Yu M R. The growing status and biomass partition of oriental lilies under different light intensity. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2007, 20(5): 1091-1096.
- [22] Wang G G, Bauerle W L. Effects of light intensity on the growth and energy balance of photosystem II electron transport in *Quercus alba* seedlings. *Annals of Forest Science*, 2006, 63(2): 111-118.
- [23] Black K, Davis P, McGrath J, Doherty P, Osborne B. Interactive effects of irradiance and water availability on the photosynthetic performance of *Picea sitchensis* seedlings: implications for seedling establishment under different management practices. *Annals of Forest Science*, 2005, 62(5): 413-422.
- [24] Hu Q P, Guo Z H, Li C Y, Ma L Y. Leaf morphology and photosynthetic characteristics of seedlings of a deciduous and an evergreen broad-leaved species under different light regimes in subtropical forests. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(7): 3262-3270.
- [25] Li X W, Chen S L. Effect of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Fritillaria cirrhosa*. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(7): 3438-3446.
- [26] Liu Y Q, Sun X Y, Wang Y, Liu Y. Effects of shades on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Urtica dioica*. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(8): 3457-3464.
- [27] Thumber J P. Chlorophyll-proteins: light-harvesting and reaction center components in plant. *Annual Review of Plant Physiology*, 1975, 26(1): 127-158.
- [28] Chen Z G, Fan D Y, Zhang W F, Xie Z Q. Effects of gap and understory environments on the regeneration of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* and *Fagus engleriana*. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(3): 354-360.
- [29] Clarka B, Bullock S. Shedding light on plant competition; modelling the influence of plant morphology on light capture (and vice versa). *Journal of Theoretical Biology*, 2007, 244(2): 208-217.
- [30] Xu F, Guo W H, Xu W H, Wang R Q. Habitat effects on leaf morphological plasticity in *Quercus acutissima*. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, 2008, 50(2): 19-26.
- [31] Zhang X Q, Liu J, Welham C V J, Liu C C, Li D N, Chen L, Wang R Q. The effects of clonal integration on morphological plasticity and placement of daughter ramets in black locust (*Robinia pseudoacacia*). *Flora*, 2006, 201(7): 547-554.
- [32] Zhang X Q, Guo W H, Yang J H, Liu C C, Wang R Q. A study of population structure and dynamics of *Robinia pseudoacacia* clones. *Journal of Shandong University*, 2006, 41(2): 135-139.
- [33] Funk J L, Vitousek P M. Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems. *Nature*, 2007, 446(9): 1079-1081.
- [34] Wang R Q, Fujiwara K, You H M. Theory and practices for forest vegetation restoration; native forest with native trees-introduction of the Miyawaki's method for reconstruction of environmental protection forest (ecological method to reforestation). *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26

(S1): 133-139.

#### 参考文献:

- [2] 张一平, 马友鑫, 刘玉洪, 郭萍, 窦军霞. 云南哀牢山常绿阔叶林林缘不同热力作用面热力特征. 生态学杂志, 2003, 22(2): 74-79.
- [6] 杨小波, 王伯荪. 森林次生演替优势种苗木的光可塑性比较研究. 植物学通报, 1999, 16(3): 304-309.
- [7] 王仁卿, 周光裕. 山东植被. 济南: 山东科技出版社, 2000: 5.
- [10] 李妍, 李海涛, 金冬梅, 孙书存. WBE 模型及其在生态学中的应用: 研究概述. 生态学报, 2007, 27(7): 3018-3031.
- [13] 张治安, 张美善, 蔚荣海. 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2004: 1.
- [15] 李晓征, 郝日明, 任燕. 遮荫处理对不同苗龄交让木的生长和光合特性的影响. 广西植物, 2006, 26(5): 499-502.
- [16] 姜闯道, 高辉远, 邹琦, 蒋高明, 李凌浩. 叶角、光呼吸和热耗散协同作用减轻大豆幼叶光抑制. 生态学报, 2005, 25(2): 319-324.
- [17] 陶建平, 钟章成. 光照对苦瓜形态可塑性及生物量配置的影响. 应用生态学报, 2003, 14(3): 336-340.
- [18] 郭志华, 张旭东, 黄玲玲, 巨关升. 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.
- [20] 张淑敏, 陈玉福, 于飞海, 邢雪荣, 李凌浩, 董鸣. 林下和林窗内绢毛匍匐委陵菜的克隆生长和克隆形态. 植物生态学报, 2003, 27(4): 567-571.
- [21] 王祥宁, 熊丽, 陈敏, 杨永福, 余明荣. 不同光照条件下东方百合生长状态及生物量的分配. 西南农业学报, 2007, 20(5): 1091-1096.
- [24] 胡启鹏, 郭志华, 李春燕, 马履一. 不同光环境下亚热带常绿阔叶树种和落叶阔叶树种幼苗的叶形态和光合生理特征. 生态学报, 2008, 28(7): 3262-3270.
- [25] 李西文, 陈士林. 遮荫下高原濒危药用植物川贝母 (*Fritillaria cirrhosa*) 光合作用和叶绿素荧光特征. 生态学报, 2008, 28(7): 3438-3446.
- [26] 刘悦秋, 孙向阳, 王勇, 刘音. 遮荫对异株荨麻光合特性和荧光参数的影响. 生态学报, 2007, 27(8): 3457-3464.
- [28] 陈志刚, 樊大勇, 张旺锋, 谢宗强. 林隙与林下环境对锐齿槲栎和米心水青冈种群更新的影响. 植物生态学报, 2005, 29(3): 354-360.
- [32] 张宪强, 郭卫华, 杨继红, 刘成程, 王仁卿. 刺槐 (*Robinia pseudoacacia*) 无性系种群结构与生长动态的研究. 山东大学学报(理学版), 2006, 41(2): 135-139.
- [34] 王仁卿, 藤原一绘, 尤海梅. 森林植被恢复的理论和实践: 用乡土树种重建当地森林——宫胁森林重建法介绍. 植物生态学报, 2002, 26(增刊): 133-139.