

Dong Y C, Liu Y H.Changes in the response of leaf traits in *Pinus koraiensis* (Korean pine) seedlings of different ages to controlled temperatures and light conditions.Acta Ecologica Sinica,2017,37(17):5662-5672.

红松不同苗龄幼苗叶性状对温度和光照变化的响应

董伊晨, 刘艳红^{*}

北京林业大学森林资源与生态系统过程北京市重点实验室, 北京 100083

摘要:通过分析不同苗龄红松幼苗在控制温度和光照条件下叶性状的变化差异,以及各控制因素交互作用对红松幼苗叶性状的影响程度和红松叶性状的线性相关关系,探讨红松幼苗叶性状响应气候环境因素变化的特征和所采取的物质分配上的变化策略。实验采取人工气候箱培养红松幼苗,设置3组温度为10、20、30℃,每组温度下设置有效光照辐射4组:45.3、90.5、181.1、271.6($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$),每组观测苗龄1—4a。观测性状为:比叶重(LMA)、单位面积光合能力(A_{area})、单位质量叶氮含量(N_{mass})和单位质量叶磷含量(P_{mass})。结果显示:(1)红松幼苗的LMA、 A_{area} 、 N_{mass} 、 P_{mass} 受到温度、光照和苗龄的影响,各控制组叶性状间差异显著($P<0.05$);(2)温度、光照和苗龄对红松幼苗叶性状的交互作用效应显著($P<0.05$),影响程度依次为:苗龄>温度>温度×光照>苗龄>光照>光照×苗龄>温度×光照>温度×苗龄;(3)LMA与温度和苗龄呈正相关性, A_{area} 与苗龄呈正相关性,与温度呈负相关性, N_{mass} 与温度、光照、苗龄、LMA和 A_{area} 均呈负相关性, P_{mass} 与温度、 N_{mass} 呈正相关性而与苗龄和LMA呈负相关性。通过结果分析可以得出以下结论:(1)红松幼苗叶性状对温度、光照和苗龄3个因素均有明显响应但响应程度不一,影响性状差异的主要因素是温度和苗龄,光照在其温度和苗龄二者的作用基础上对性状产生影响;(2)红松幼苗叶性状之间的线性关系实际反映的是对温度、光照和苗龄响应的结果,叶性状间的密切联系反映出叶片在响应环境因素时所采取的分配策略的调整,其目的是维持植物体内同化作用和异化作用的平衡,确保红松幼苗稳定生长。

关键词:红松幼苗;控制实验;比叶重;光合能力;叶氮磷含量;因素交互作用

Changes in the response of leaf traits in *Pinus koraiensis* (Korean pine) seedlings of different ages to controlled temperatures and light conditions

DONG Yichen, LIU Yanhong^{*}

The Key Laboratory for Forest Resources and Ecosystem Processes of Beijing, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract: In the present study, changes in leaf traits of *Pinus koraiensis* (Korean pine) seedlings in response to seedling age, temperature, and light conditions were investigated, as well as the correlation of these factors with Korean pine seedling leaf traits. Korean pine seedlings were cultivated in artificial climate chambers with three levels of temperature settings (10, 20, and 30 °C) and four levels of effective light radiation applied to each temperature level (45.3, 90.5, 181.1, and 271.6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); the observed seedlings in each group were aged between 1 and 4 years. The observed leaf mass traits were per area (LMA), area-based photosynthetic capacity (A_{area}), mass-based nitrogen concentration (N_{mass}), and mass-based phosphorus concentration (P_{mass}). Our results showed that (1) LMA, A_{area} , N_{mass} , and P_{mass} of Korean pine seedlings were affected by temperature, light, and seedling age. The differences in leaf traits among different controlled groups were statistically significant ($P < 0.05$). (2) Temperature, light, and seedling age in combination affected Korean pine seedling leaf traits. The order of significance of effects was seedling age > temperature > temperature $\times$ light $\times$ seedling age > light > light $\times$ seedling age > temperature $\times$ light > temperature $\times$ seedling age. (3) LMA was positively correlated

基金项目:国家“十二五”科技支撑计划研究(2012BAC01B03)

收稿日期:2015-11-12; 修订日期:2016-08-24

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liuyh@bifu.edu.cn

with temperature and seedling age; A_{area} was positively correlated with seedling age but negatively correlated with temperature; N_{mass} was negatively correlated with temperature, light, seedling age, LMA, and A_{area} ; and P_{mass} was positively correlated with temperature and N_{mass} but was negatively correlated with seedling age and LMA. Our results suggest the following: (1) Korean pine seedling leaf traits responded to all three studied factors (temperature, light, and seedling age) to differing degrees. The main factors that caused differences among traits were temperature and seedling age, while the effect of light was influenced by these two factors. (2) The correlation between Korean pine seedling leaf traits reflected their response to temperature, light, and seedling age. The close relationship between leaf traits is consistent with the allocation strategies that the leaves use in response to environmental factors, which maintain the balance between assimilation and respiration to ensure stable growth in Korean pine seedlings.

Key Words: Korean pine seedlings; controlled experiments; leaf mass per area; photosynthetic capacity; leaf nitrogen and phosphorus concentrations; factor interaction

红松针阔混交林是中国东北部山区的典型森林群落类型,红松作为主要优势树种在该地区森林演替更新、群落结构动态和生物多样性组成等方面起到关键作用,因此其生态特性一直是人们关注和研究的对象^[1-4]。此外,红松林群落及其物种多样性对气候动态响应关系等方面的研究又使其与全球气候变化、多样性保护等热点问题^[5-6]紧密联系在一起。近年来,在对前辈研究不断深入和补充的基础上,利用植物功能性状(plant functional traits)和叶功能性状(leaf functional traits)评价红松群落生态学特征和气候适应性的方法,对红松群落数量化理论和模型研究起到推动作用^[7-8]。通过对红松叶性状的长期监测不仅可以掌握红松林群落动态变化,而且可以对红松生长的环境影响程度和物质分配策略进行评价^[9-10],为红松响应环境变化方面的研究提供理论依据和方法。

植物功能性状和叶功能性状研究的主要目的是阐述植物在进化过程中所形成的环境适应机制^[11]。植物性状在环境干扰评价、量化解释生态系统功能和多样性以及易于调查获取等方面的优势广泛应用于生态学不同尺度的研究^[9,12-17]。其中叶经济型谱(leaf economics spectrum)已形成较完整的理论体系^[18-19],在其基础上建立的全球植物性状数据库^[20-21]也广受关注。此外,植物叶性状与植物代谢和植物相关生长等生态学理论联系紧密,通过模型拟合的方法可以进一步深化植物生长与气候环境适应关系的研究^[22-28]。

目前气候环境因素影响植物叶性状的研究多以全球、区域或群落尺度为主,而对特定种植物叶性状的研究却较鲜见^[21],尽管如此,个体物种研究依然可以通过其性状的生理特征阐述植物的环境适应性和生态系统过程和功能^[11,17]。因此研究红松叶性状无论是对红松树种还是红松林群落意义都很明显:首先通过叶性状描述红松对气候环境的适应性过程符合目前植物叶性状的主要研究方向;其次通过叶性状间的线性关系论述红松内部组织的物质分配策略符合叶经济型谱的主要研究内容^[18];红松及其群落作为东北亚地区典型森林群落类型,是世界叶经济型谱中重要的组成部分^[20,29]。

气候环境因素对植物生长的影响是综合性的^[30-32],温度和光照是其中重要的影响因素。温度限制植物个体生长、生物产量和物种分布范围^[33-36],植物叶性状对温度变化的响应机制反映了其生长适应性,其形态、物候及生长型都是长期适应进化的结果^[27,37]。光照强度影响植物光合作用中光响应过程,进而影响植物的生长和生物量积累^[38-40]。温度和光照对红松生长分布及更新的意义明显,红松叶性状对温度和光照变化的响应特征在红松林群落结构和物种多样性研究中作用突出,尤其是光照对天然红松林更新的影响,作为红松林群落演替过程的重点问题一直备受关注^[2,41-47]。

基于上述原因,本文旨在通过分析红松幼苗叶性状在气候环境因素影响下的响应特征来判断:(1)能否通过叶性状的变化差异判断红松受到环境因素影响;(2)能否通过叶性状的响应差异判断环境因素间影响程度是否相同;(3)能否通过叶性状相关性判断环境因素的影响是否改变红松物质分配的策略。此外,我国东北地区的红松阔叶林所面临现实困境依然严峻:如红松林分布减少、红松林数量萎缩等风险^[3]。因此进行红

松个体性状研究除可以为红松群落功能性状提供数据支持,也为红松的保护和栽培提供实验依据。

1 实验材料与方法

1.1 实验材料

红松幼苗产自黑龙江小兴安岭南坡。先将红松幼苗在北京林业大学气象站实验地盆栽培养,其栽培用土为产苗当地土壤。选择苗龄在 1—4a 的健壮红松幼苗作为实验样本。

1.2 实验控制条件

实验时间为 2014 年 3—9 月间,将红松幼苗放置在人工气候箱(RXZ-280C 型)中进行温度和光照处理。温度、光照、树龄三者对红松幼苗是否存在交互作用是本实验关注的问题之一,为有效判断这些因素的增效作用,实验采取的控制条件设置为:(1)根据东北地区红松针阔混交林在生长季时的温度范围^[3,33]设置 10、20、30℃,3 个温度处理组,视 10—20℃ 为红松生长季温度,将 30℃ 视为极端温度的临界值,低于 10℃ 可能因生理低温的影响不作为考虑温度^[48-49]。(2)根据天然红松林下更新的遮荫影响^[45-47],将光照范围设定在实际光有效辐射 40—300 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 之间,以此测定红松幼苗在微光环境下的叶性状变化。根据每个温度组分别设置 4 个光照控制组:2200、4400、8800、13200 lx (气候箱实际光照度最大值 22000 lx),文中将光强换算为光有效辐射(换算公式: $1 \mu\text{E}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} = 48.6 \text{ lx}$)^[50],后文均以光辐射值 45.3、90.5、181.1、271.6 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 表示光照条件。(3)按照实验条件的设置,每个温度下均有 4 个不同光照的气候箱,每个气候箱中放置 1—4a 苗龄的红松幼苗,每苗龄 5 株重复,全部实验组共计 48 组(即 48 水平处理组)。每日光照时长为 14h,箱内空气湿度(RH%)保持在(60±5)%。

1.3 叶性状测量方法

在红松幼苗生长旺盛的 8—9 月进行性状测定。考虑到针叶寿命长和往年生叶片的差异,故选择生长情况较一致的当年生叶片进行性状测量,以排除选择干扰。叶性状测定方法:(1)比叶重 LMA (g/m^2),取针叶 3 簇,视红松叶为 5 等分圆柱体,视等分体外侧弧状面为光辐射面,叶面积即为光辐射面积总和。利用尺量叶长,扫描叶横截面(Image-Pro Plus 6.0 计算弧长),叶面积=弧长×叶长×5(未计楔状面);烘干叶片称取叶干重, $\text{LMA} = \text{叶干重} / \text{叶面积}$, LMA 计算曾通过经验模型计算法比对^[16,51]。(2)单位面积叶光合能力 A_{area} ($\mu\text{molC m}^{-2}\text{s}^{-1}$),利用 LI6400 便携式光合测定仪(LiCor, Lincoln, NE, USA)和针状叶室(needle chamber, IRGA)测定红松幼苗净光合速率,每株取叶 3 簇。测定环境与管理环境相同,测定前记录测定叶宽,测定时手动输入:测量面积=叶宽×叶室长(若叶不及叶室长则输入叶面积),选择最大瞬时光合速率(10:00—11:00)作为单位面积光合能力 A_{area} ^[16,52]。(3)单位质量叶氮含量 N_{mass} (%)利用凯氏定氮法测定。(4)单位质量叶磷含量 P_{mass} (%)利用钼锑抗火焰光度计法测定。

1.4 数据分析方法

红松幼苗叶性状数据利用 SPSS 18.0 进行多因素方差分析(GLM Multivariate),得到各组均值(mean ± SE)、Duncan 一致性子集检验各组差异显著值以及多因素功效检验解释值。利用相关性分析(Bivariate, pearson correlation)、一元线性回归(Linear Regression, least-squares)分析性状与因素关系、性状间关系等,其中叶性状指标均进行对数转化($\log_{10}$ -transformed)^[18-19],以降低方差非齐性可能造成的数据离散和判定概率系数 P 值偏小的干扰。利用 Origin 8.0 和 Excel 2007 制作图表。

2 结果分析

2.1 不同苗龄红松幼苗叶性状对温度、光照条件变化的响应

红松幼苗叶性状指标: LMA、 A_{area} 、 N_{mass} 和 P_{mass} 对温度、光照、苗龄 3 因素 48 水平(温度 3 水平、光照 4 水平、苗龄 4 水平)的响应呈现不同的变化趋势(表 1—表 4)。实验结果表明温度、光照、苗龄的变化对红松幼苗叶性状均产生明显影响。

表 1 红松幼苗比叶重(LMA)在不同温度和光照条件下的变化

Table 1 LMA varieties of *Pinus koraiensis* seedling under different light and temperature intensities

温度 Temperature/℃	光有效辐射 Effective light radiation/ ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	比叶重 Leaf mass per area/(g/m^2)			
		1a	2a	3a	4a
10	45.25	62.09±6.49 Aaby	84.70±2.86 Baby	86.80±6.19 Caby	136.34±16.42 Daby
	90.53	62.35±0.44 Aby	76.06±6.60 Bby	118.04±1.44 Cby	137.94±20.99 Dby
	181.07	68.03±3.59 Aay	57.69±11.70 Bay	86.53±8.54 Cay	114.38±6.14 Day
	271.60	78.93±14.17 Acy	81.87±4.01 Bcy	121.70±9.71 Ccy	130.73±9.73 Dcy
20	45.25	59.32±1.57 Aabx	99.50±18.95 Babx	98.64±20.54 Cabx	112.96±27.72 Dabx
	90.53	75.00±6.33 Abx	69.28±1.79 Bbx	75.92±7.53 Cbx	125.73±16.38 Dbx
	181.07	70.63±6.11 Aax	82.03±6.09 Bax	96.68±4.62 Cax	101.68±0.82 Dax
	271.60	67.15±9.60 Acx	73.65±9.16 Bcx	87.18±3.67 Ccx	130.96±10.36 Dcx
30	45.25	62.34±1.81 Aabz	96.73±2.07 Babz	102.73±4.90 Cabz	110.83±9.19 Dabz
	90.53	58.71±4.68 Abz	97.77±6.02 Bbz	115.56±5.54 Cbz	142.81±10.22 Dbz
	181.07	67.10±3.31 Aaz	100.45±6.37 Baz	115.28±1.93 Caz	133.52±5.27 Daz
	271.60	85.79±13.17 Acz	106.82±7.41 Bez	123.17±8.43 Ccz	149.91±10.96 Dcz

表中数值为 GLM Multivariate 方差检验均值和标准误差, $n=5$, F 检验概率 $P<0.05$, 字母为 Duncan 一致性子集检验, ABCD 为苗龄组, abc 为光照组, xyz 为温度组

表 2 红松幼苗单位面积光合能力(A_{area})在不同温度和光照条件下的变化

Table 2 A_{area} varieties of *Pinus koraiensis* seedling under different light and temperature intensities

温度 Temperature/℃	光有效辐射 Effective light radiation/ ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	单位面积光合能力 Photosynthetic capacity $A_{\text{area}}/(\mu\text{molC m}^{-2}\text{s}^{-1})$			
		1a	2a	3a	4a
10	45.25	4.77±0.01 Aay	5.58±0.04 Bay	6.03±0.02 Cay	5.90±0.59 Day
	90.53	4.90±0.05 Aby	5.14±0.37 Bby	5.95±0.28 Cby	6.47±0.17 Dby
	181.07	5.30±0.02 Acy	5.78±0.17 Bcy	6.04±0.01 Ccy	6.51±0.01 Dcy
	271.60	6.63±0.02 Ady	7.28±0.01 Bdy	7.57±0.02 Cdy	8.02±0.09 Ddy
20	45.25	7.16±0.11 Aax	7.36±0.05 Bax	7.74±0.04 Cax	9.69±0.56 Dax
	90.53	6.74±0.18 Abx	8.25±0.47 Bbx	8.77±0.10 Cbx	9.18±0.09 Dbx
	181.07	7.58±0.17 Acx	7.54±0.25 Bcx	8.30±0.26 Ccx	9.53±0.81 Dcx
	271.60	6.65±0.22 Adx	8.41±0.30 Bdx	8.68±0.10 Cdx	9.48±0.81 Ddx
30	45.25	2.21±0.01 Aaz	2.42±0.01 Baz	2.60±0.02 Caz	3.45±0.03 Daz
	90.53	2.07±0.01 Abz	2.51±0.01 Bbz	3.09±0.03 Cbz	3.36±0.11 Dbz
	181.07	2.17±0.04 Acz	3.27±0.01 Bez	3.28±0.02 Ccz	3.53±0.03 Dcz
	271.60	2.06±0.05 Adz	2.94±0.02 Bdz	3.04±0.02 Cdz	3.15±0.02 Ddz

表中数值为 GLM Multivariate 方差检验均值和标准误差, $n=5$, F 检验概率 $P<0.05$, 字母为 Duncan 一致性子集检验, ABCD 为苗龄组, abc 为光照组, xyz 为温度组

(1)红松幼苗 LMA 的变化(表 1):在不同温度或光照组条件下,红松幼苗 LMA 随着苗龄的增长而上升,各苗龄组间差异显著($P<0.05$)。在固定苗龄组比较不同光照条件中 LMA 均值随温度的升高而呈现上升的趋势,各温度组间差异显著($P<0.05$)。相同温度和苗龄组,红松幼苗 LMA 受光辐射强度影响的组间差异显著($P<0.05$)。

(2)红松幼苗 A_{area} 变化趋势(表 2):在不同的光照和苗龄组,温度由 10℃ 上升到 20℃ 时 A_{area} 呈现随之升高的变化,而温度持续升高到 30℃ 时 A_{area} 出现明显下降,温度组间差异显著($P<0.05$)。在相同的温度和光照组中,随苗龄的增长 A_{area} 呈现上升的变化趋势,各苗龄组差异显著($P<0.05$)。而 A_{area} 随光照有效辐射的升高,同一苗龄组有上升的趋势,各光照组间差异显著($P<0.05$)。

(3)红松幼苗 N_{mass} 的变化趋势(表 3):在不同的温度和光照组, N_{mass} 随苗龄的增长而下降,各苗龄间差异

显著 ($P<0.05$)。在相同的温度和苗龄组 N_{mass} 随光有效辐射的增高而下降,各光照组间差异显著 ($P<0.05$)。 N_{mass} 在同一苗龄组随温度上升而减少,各温度组间差异显著 ($P<0.05$)。

(4) 红松幼苗 P_{mass} 的变化趋势(表 4):在不同的温度和光照组中, P_{mass} 随苗龄的增长呈现小幅降低,各苗龄组间差异显著 ($P<0.05$)。在相同的光照和苗龄组中, P_{mass} 随温度的升高而出现波动变化,但仍呈现下降的趋势,各温度组间差异显著 ($P<0.05$)。在同一的温度组中 P_{mass} 随光有效辐射的增强出现不同的变化,但在同一的苗龄组中随光照变化的趋势不明显,各光照组差异显著 ($P<0.05$)。

表 3 红松幼苗单位质量叶氮含量 (N_{mass}) 在不同温度和光照条件下的变化

Table 3 N_{mass} varieties of *Pinus koraiensis* seedling under different light and temperature intensities

温度 Temperature/°C	光有效辐射 Effective light radiation/ ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	单位质量叶氮含量 Leaf nitrogen per mass $N_{\text{mass}}/\%$			
		1a	2a	3a	4a
10	45.25	2.37±0.17 Ddx	2.28±0.18 Cdx	1.96±0.10 Bdx	1.87±0.04 Adx
	90.53	2.27±0.07 Dcx	1.64±0.09 Ccx	1.77±0.11 Bcx	1.48±0.04 Acx
	181.07	1.73±0.10 Dbx	1.88±0.07 Cbx	1.66±0.07 Bbx	1.70±0.07 Abx
	271.60	1.68±0.22 Dax	1.79±0.09 Cax	1.57±0.03 Bax	1.57±0.07 Aax
20	45.25	2.06±0.05 Ddx	1.86±0.05 Cdx	1.63±0.41 Bdx	1.59±0.05 Adx
	90.53	2.04±0.06 Dcx	1.87±0.06 Ccx	1.55±0.05 Bcx	1.45±0.03 Acx
	181.07	1.78±0.01 Dbx	1.70±0.01 Cbx	1.67±0.01 Bbx	1.44±0.03 Abx
	271.60	1.98±0.01 Dax	1.71±0.04 Cax	1.51±0.02 Bax	1.38±0.02 Aax
30	45.25	2.18±0.02 Ddy	1.72±0.04 Cdy	1.70±0.01 Bdy	1.51±0.04 Ady
	90.53	2.48±0.02 Dcy	1.97±0.04 Ccy	1.69±0.01 Bcy	1.43±0.01 Acy
	181.07	1.56±0.04 Dby	1.77±0.03 Cby	1.81±0.10 Bby	1.74±0.03 Aby
	271.60	1.62±0.11 Day	1.65±0.07 Cay	1.49±0.08 Bay	1.19±0.12 Aay

表中数值为 GLM Multivariate 方差检验均值和标准误差, $n=5$, F 检验概率 $P<0.05$, 字母为 Duncan 一致性子集检验, ABCD 为苗龄组, abc 为光照组, xyz 为温度组

表 4 红松幼苗单位质量叶磷含量 (P_{mass}) 在不同温度和光照条件下的变化

Table 4 P_{mass} varieties of *Pinus koraiensis* seedling under different light and temperature intensities

温度 Temperature/°C	光有效辐射 Effective light radiation/ ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	单位质量叶磷含量 Leaf phosphorus per mass $P_{\text{mass}}/\%$			
		1a	2a	3a	4a
10	45.25	0.26±0.04 Dbx	0.26±0.03 Cbx	0.20±0.01 Bbx	0.18±0.02 Abx
	90.53	0.25±0.01 Dbx	0.24±0.01 Cbx	0.22±0.02 Bbx	0.21±0.04 Abx
	181.07	0.29±0.01 Dbx	0.25±0.01 Cbx	0.18±0.01 Bbx	0.20±0.01 Abx
	271.60	0.22±0.01 Dax	0.26±0.01 Cax	0.22±0.01 Bax	0.19±0.01 Aax
20	45.25	0.29±0.01 Dbz	0.32±0.01 Cbz	0.28±0.01 Bbz	0.22±0.02 Abz
	90.53	0.25±0.01 Dbz	0.34±0.03 Cbz	0.25±0.02 Bbz	0.25±0.00 Abz
	181.07	0.38±0.02 Dbz	0.30±0.02 Cbz	0.22±0.01 Bbz	0.22±0.01 Abz
	271.60	0.27±0.02 Daz	0.30±0.03 Caz	0.28±0.02 Baz	0.18±0.01 Aaz
30	45.25	0.30±0.03 Dby	0.25±0.02 Cby	0.24±0.03 Bby	0.24±0.03 Aby
	90.53	0.32±0.02 Dby	0.21±0.01 Cby	0.26±0.01 Bby	0.24±0.02 Aby
	181.07	0.28±0.01 Dby	0.29±0.01 Cby	0.26±0.01 Bby	0.22±0.01 Aby
	271.60	0.25±0.01 Day	0.25±0.02 Cay	0.23±0.01 Bay	0.20±0.01 Aay

表中数值为 GLM Multivariate 方差检验均值和标准误差, $n=5$, F 检验概率 $P<0.05$, 字母为 Duncan 一致性子集检验, ABCD 为苗龄组, abc 为光照组, xyz 为温度组

2.2 温度、光照和苗龄对红松幼苗叶性状影响的交互作用功效分析

红松幼苗叶性状对温度、光照和苗龄 3 个因素的响应变化趋势不同,通过交互作用分析和功效检验对三

者的影响程度做进一步分析。表 5 给出的是温度、光照和苗龄 3 个因素对红松幼苗叶性状的交互作用和功效分析,3 个单项(温度、光照、苗龄)表示因素交互作用的主效应,3 个二维项(温度×光照、温度×苗龄、光照×苗龄)表示的是两两因素的一阶交互效应,1 个三维项(温度×光照×苗龄)则表示的是 3 因素的二阶交互效应。Wilks' Lambda 值为基于组间无差别的零级假设判别系数,系数越接近于 0 则说明因素功效越有差异,检验概率 $P < 0.05$ 表明各因素的影响差异显著。

主效应判别中温度和苗龄的系数最小(0.003、0.035),低于光照的系数(0.163),说明温度和苗龄的独立作用效率高于光照。二维交互项判别中温度×光照系数最小(0.115),其次是光照×苗龄(0.136),温度×苗龄系数最大(0.223),说明温度×光照和光照×苗龄的交互作用效率高于温度×苗龄,也即是说温度和苗龄二者独立作用效率高于二者的交互作用,光照×温度、光照×苗龄的交互作用效率高于光照的独立作用。三维交互项温度×光照×苗龄系数(0.087)高于其他所有二维项,说明温度×光照×苗龄三者交互作用效率高于任意两两交互作用。通过交互作用判别可以看出光照的独立作用程度受到温度和苗龄的制约,同时光照也使温度和苗龄的交互作用效率有所降低。

效应归因解释(Partial Eta-Squared)给出的因素解释概率 η^2 值指出温度、光照和苗龄 3 因素对红松幼苗叶性状影响程度的强弱关系。各因素交互作用对叶性状的解释率分别为:苗龄对 LMA 的主效应解释率最高(0.861)。温度对 A_{area} 的主效应解释率最高(0.990),其次为苗龄(0.885)、温度×光照(0.703)、光照(0.629),说明红松幼苗光合能力对环境因素的响应过程比较复杂。光照和苗龄对 N_{mass} 的主效应解释率较高(0.630、0.794),其次是光照×苗龄(0.604),说明其二者的交互效应对红松幼苗叶性状的影响既有独立性又有相互促进性。苗龄对 P_{mass} 的主效应解释率最高(0.792),其次为温度(0.645)和温度×光照×苗龄(0.613)。总结表 5 功效解释率依次为:苗龄>温度>温度×光照×苗龄>光照>光照×苗龄>温度×光照>温度×苗龄。

表 5 各影响因素功效检验和对叶性状的交互作用解释

Table 5 Multivariate tests between the factors and the leaf traits

控制因子 Controlled condition	判别系数 Wilks' Lambda	F	检验概率 P	功效检验 Partial Eta-Squared(η^2)				
				因素 Factor *	LMA	A_{area}	N_{mass}	P_{mass}
温度 Temperature	0.003	816.88	0.000	0.945	0.342	0.990	0.294	0.645
光照 Light	0.163	41.06	0.000	0.454	0.216	0.629	0.630	0.257
苗龄 Seedling age	0.035	105.61	0.000	0.672	0.861	0.885	0.794	0.792
温度×光照 Temperature × Light	0.115	23.64	0.000	0.418	0.244	0.703	0.469	0.065
温度×苗龄 Temperature × Seedling age	0.223	14.78	0.000	0.313	0.255	0.470	0.100	0.434
光照×苗龄 Light × Seedling age	0.136	13.85	0.000	0.393	0.230	0.252	0.604	0.483
温度×光照×苗龄 Temperature × Light × Seedling	0.087	8.92	0.000	0.457	0.332	0.463	0.469	0.613

Wilks' Lambda 值为各因素差异性检验, F 检验概率 $P < 0.05$ 说明差异显著,效应估计 η^2 值表示各因素功效解释度; * 因素为温度,光照,苗龄,温度×光照,温度×苗龄,光照×苗龄,温度×光照×苗龄

通过分析比较红松幼苗各叶性状与温度、光照和苗龄的交互作用和功效解释率,发现各因素间的主效应、二维交互效应和三维交互效应都较显著($P < 0.05$),且对叶性状的影响过程较为复杂。说明温度、光照和苗龄 3 因素对红松幼苗叶性状的影响程度不同,因素间的独立性和依赖性在交互过程中由于分组水平的变化而产生差异,因此在描述叶性状的差异变化上显得庞杂,然而这也是客观现实的体现。利用因素的解释度来分析温度、光照和苗龄对红松幼苗叶性状影响程度,可以使结果更加清晰。

2.3 红松幼苗叶性状间及与温度、光照及苗龄等因素的相关关系

在肯定温度、光照和苗龄对红松幼苗叶性状影响程度存在差别的基础上,通过相关性分析对各叶性状与

因素之间的密切程度,以及叶性状间的相互关联进行分析。表 6 为红松幼苗叶性状与温度、光照、苗龄的相关关系,以及叶性状之间的相关关系。采用 Pearson 相关性检验和双尾显著性 t -检验,概率分为 $P<0.01$ 、 $P<0.05$ 表示显著性。其中 LMA 与温度和苗龄存在显著正相关关系; A_{area} 与苗龄存在显著正相关关系,与温度成显著负相关关系; N_{mass} 与温度、光照、苗龄、LMA 和 A_{area} 均成显著负相关关系; P_{mass} 与温度、 N_{mass} 成显著正相关关系而与苗龄和 LMA 则呈显著负相关关系。

表 6 红松幼苗叶性状与温度、光照间的相关性
Table 6 Bivariate relationships between the leaf traits and the factors

控制因子 Controlled condition	logLMA	log A_{area}	log N_{mass}	log P_{mass}	叶性状 Leaf traits	logLMA	log A_{area}	log N_{mass}	log P_{mass}
温度 Temperature	0.163 *	-0.664 **	-0.170 **	0.266 **	logLMA		-0.001	-0.591 **	-0.538 **
光照 Light	0.110	0.098	-0.397 **	-0.119	log A_{area}			-0.148 **	-0.088
苗龄 Age	0.806 **	0.245 **	-0.613 **	-0.604 **	log N_{mass}				0.349 **

各叶性状对数值采用 Pearson Correlation 相关性检验(2-tailed),* 表示 $P<0.01$ 显著,* 表示 $P<0.05$ 显著

3 讨论

3.1 红松幼苗叶性状与温度、光照和苗龄的响应关系

通过实验结果分析可知,红松幼苗叶性状对温度、光照和苗龄响应差异显著,温度、光照和苗龄既有独立作用也有交互作用,且影响过程复杂,光照的作用是在温度和苗龄的作用基础上体现的。红松幼苗叶性状与温度、光照和苗龄相关性表现为:温度和苗龄对 4 种叶性状都具有显著相关性,而光照除与 N_{mass} 相关外与其他性状没有显著相关性,说明红松叶性状更多表现为响应温度和苗龄的变化,响应关系明显。这些关系反映出:一方面苗龄对 A_{area} 变化功效显著,两者显著正相关,即苗龄越高红松的生物积累越多,另一方面温度与 LMA、 P_{mass} 呈正显著相关性,说明红松幼苗因为温度的上升加强了呼吸和代谢的作用,LMA 上升是叶片呼吸造成水分散失加剧,导致叶面积收缩相对减少的结果。而 LMA 和苗龄的显著正相关性又说明红松幼苗生长和抵御环境干扰的能力也随苗龄增强。磷素在植物细胞核质和线粒体为补充转录 RNA 提供构件^[53-54],在群落研究中属于生境限制因素^[19,29],部分研究也利用磷素在膜质结构的多少来判断植物速生与否^[21,26,55]。对于红松树种而言,其本身非速生树种, P_{mass} 更多反映的是线粒体的代谢水平,它与 LMA 都反映红松幼苗对温度升高的响应措施:随着温度逐步升高代谢增强导致 P_{mass} 下降,水分物质流失加剧,对红松生长带来不利影响。而 P_{mass} 与苗龄呈负显著相关性,即在温度持续升高条件下红松幼苗降低磷素代谢的水平随年龄递增而降低,这样的措施抑制了部分水分物质散失量,光合作用所积累的物质消耗相对减少,可以避免红松生长时因环境干扰所带来不利影响。

红松幼苗的生长需光量的研究国内已有不少报道^[2,45-47,56],涉及到红松林下更新和幼苗生长适应性等问题,对红松幼苗需光或需庇荫的讨论较多^[46-47,56]。从本实验的数据结果上看:首先功效检验温度×光照、光照×苗龄、温度×光照×苗龄交互作用效率要比光照单独作用显著,其次红松幼苗叶性状中的除 N_{mass} 与光照显著负相关外,LMA、 A_{area} 、 P_{mass} 与光照均无显著相关性,说明光照对红松幼苗的生长独立影响不明显,而是与温度和苗龄共同影响。此外在本实验中对红松幼苗 A_{area} 的功效解释较高的因素有温度、光照、苗龄、温度×光照,也可以看出红松光合作用受到多种因素限制,在已知的研究中也体现出这一特点^[57-58]。不仅如此,本实验中 A_{area} 在有效光辐射 45.3,90.5,181.1,271.6 ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 4 种条件下数值差异显著且没有低于补偿值范围,同化依然高于呼吸,说明即使在这种光照偏低的条件下红松幼苗依然可以进行光合作用。在前人的研究中通过红松幼苗的光响应曲线判断其在林下光适应的大致范围从 20 到 900 不等,全光可接近 2000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,说明红松幼苗的光适应范围较宽^[56,58-59]。

综上所述,温度和光照对不同苗龄的红松幼苗叶性状影响差异显著,叶性状表现是温度、光照和苗龄的独立作用和交互作用共同影响的结果。温度和苗龄影响功效更显著,光照在其温度和苗龄二者的影响基础上产

生作用。

3.2 红松幼苗叶性状间线性相关关系

通过相关性分析得知红松幼苗叶性状间存在显著相关性,说明在响应环境因素影响时叶性状之间存在密切联系。表 7 为红松幼苗叶性状 $\log LMA$ 、 $\log A_{area}$ 、 $\log N_{mass}$ 和 $\log P_{mass}$ 的一元线性拟合结果。其中 $\log LMA$ 与 $\log N_{mass}$ 、 $\log P_{mass}$ 为负线型相关,解释概率分别为 35%和 30%,即红松幼苗 LMA 与 N_{mass} 和 P_{mass} 变化趋势相反。红松幼苗比叶重在温度、光照影响下随苗龄上升而上升,而叶片中氮磷元素含量却随之减少,这说明红松幼苗在维持光合呼吸过程中消耗的元素增多,而对氮磷元素吸收的能力因为环境因素的影响而降低^[45]。 $\log N_{mass}$ 和 $\log P_{mass}$ 的正线性相关说明二者的变化趋势是类似的(解释概率 12%),原因可能是在响应外界干扰时,红松幼苗需要同时调节光合和呼吸水平^[58-59]。除此以外, $\log N_{mass}$ 与 $\log A_{area}$ 之间呈显著负线型关系,氮素含量的下降并没有使红松幼苗光合能力降低,说明说明光合作用在氮含量降低的情况下仍能维持。同时 $\log N_{mass}$ 与 $\log A_{area}$ 之间的关系也并非简单的数量上相关(解释概率 2%),还与氮参与光合作用的形式、机制以及利用效率有关^[60],氮磷元素含量在光合作用和叶形态上相互关联^[61-62],这其中氮素提供光合作用所需原件,磷素分别为膜系统和分解代谢提供所需原件^[63-64],它们含量的降低主要是温度上升导致 LMA 上升,水分和元素散失加剧的影响。红松幼苗比叶重和光合能力在温度和光照条件影响下对氮磷含量降低的表现反映的是其维持光合、呼吸之间的平衡的结果。

表 7 红松幼苗叶性状线性回归分析
Table 7 Liner regression results for the leaf traits

Y 值 Y-variable	X 值 X-variable	解释率 R^2	斜率 Slope			截距 Intercept		
			数值 Value	置信区间 95% LCL	置信区间 95% UCL	数值 Value	置信区间 95% LCL	置信区间 95% UCL
$\log N_{mass}$	$\log LMA$	0.349	-0.319	-0.374	-0.263	1.864	1.754	1.973
$\log P_{mass}$	$\log LMA$	0.298	-0.333	-0.400	-0.266	1.744	1.613	1.875
$\log P_{mass}$	$\log N_{mass}$	0.122	0.400	0.263	0.537	0.595	0.425	0.765
$\log N_{mass}$	$\log A_{area}$	0.022	-0.047	-0.088	-0.007	1.319	1.249	1.389

根据性状相关关系的显著性进行线性回归分析,表中各项数值基于最小二乘法(least-squares regression)的结果

红松维持光合和呼吸平衡的过程中 LMA 和 A_{area} 间虽无显著线性相关性,但二者均与温度、苗龄显著相关,存在间接关联。LMA 和 A_{area} 都反映植物干物质积累与叶生长关系^[18-19,55],光合作用又受到胞间 CO_2 浓度、水分利用能力和气孔等限制^[60,65]。红松幼苗 LMA 的变化是由温度的升高引起的,叶片水分在高温下散失加剧,导致叶表面积收缩干物质比重上升,而叶片通过降低气体流量和水分散失来应对这种干扰,导致光合能力下降,当生长年限增加时红松对这种干扰的抵抗能力都有所加强。所以尽管 LMA 与 A_{area} 之间不存在线性相关性,但对相同影响因素所做出的响应都是降低物质水分消耗,维持红松幼苗正常生长的过程,具有一定的相互影响。

综上所述,红松幼苗叶性状间的线性关系是对温度、光照和苗龄响应的结果。叶性状间紧密联系反应的是红松为响应环境因素影响所采取的物质分配策略的变化。在这个过程中同一因素对红松叶性状的影响方式和程度都有差别,同一性状所响应的因素也不相同,其目的都是维持植物体内同化和异化作用的平衡,即保障红松幼苗稳定生长。

4 结论

通过上述讨论可以明确红松幼苗叶性状对温度、光照和苗龄的响应本质是其在不同条件下维持自身生长所采取的措施。叶性状与 3 种因素间的关系,以及叶性状之间的变化关系是其在调节同化和异化作用平衡所采取的相应策略。因此总结数据分析和讨论的结果可以得出的结论为:

(1) 红松不同苗龄幼苗叶性状对温度和光照变化的响应差异显著,叶性状差异是温度、光照和苗龄的独

立作用和交互作用共同影响的结果。温度和苗龄影响功效更显著,光照在其温度和苗龄二者的影响基础上产生作用。

(2)红松幼苗叶性状间的线性关系是对温度、光照和苗龄响应的结果。叶性状间紧密联系反应的是红松为响应环境因素影响所采取的物质分配策略的变化,其目的是维持植物体内同化和异化作用的平衡保障红松幼苗稳定生长。

除此以外,从实验中不同苗龄红松幼苗叶性状做出的响应过程看气候环境因素的作用是综合的。如何对气候环境因素分别进行定量划分范围和归因解释是一个难点,而进行人为控制实验正是要将不同影响因素进行逐一验证,寻找准确的解释方法。本实验选取的温度、光照是重要的气候因素,对红松生长发育意义明显,而苗龄(或树龄)既是性状的限定因素,又可以指示红松林群落生物积累,是联系个体红松生长和种群分布、更新的桥梁。对几种因素间的独立、交互作用效果分别进行比较,可以较为准确地判断引起性状变化的原因,为今后更有针对性地开展红松的性状研究提供了依据。

参考文献(References):

- [1] 朱济凡,刘慎谔,王战,冯宗炜,刘同生. 小兴安岭红松针阔叶混交林. 林业科学, 1958, 4(4): 355-369.
- [2] 李俊清. 阔叶红松林中红松的分布格局及其动态. 东北林业大学学报, 1986, 14(1): 33-38.
- [3] 王业蓬. 阔叶红松林. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1995.
- [4] 于振良,赵士洞,董立荣,张元林. 阔叶红松林的研究综述. 吉林林学院学报, 1996, 12(4): 235-238.
- [5] 邓慧平,吴正方,周道玮. 全球气候变化对小兴安岭阔叶红松林影响的动态模拟研究. 应用生态学报, 2000, 11(1): 43-46.
- [6] 吴晓蕾,朱彪,赵淑清,朴世龙,方精云. 东北地区阔叶红松林的群落结构及其物种多样性比较. 生物多样性, 2004, 12(1): 174-181.
- [7] 胡耀升,么旭阳,刘艳红. 长白山不同演替阶段森林植物功能性状及其与地形因子间的关系. 生态学报, 2014, 34(20): 5915-5924.
- [8] 么旭阳,胡耀升,刘艳红. 长白山阔叶红松林不同群落类型的植物功能性状与功能多样性. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2014, 42(3): 77-84.
- [9] McIntyre S, Lavorel S, Landsberg J, Forbes T D A. Disturbance response in vegetation-towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10(5): 621-630.
- [10] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, Falster D S, Groom P K, Hikosaka K, Lee W, Lusk C H, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Warton D I, Westoby M. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, 2005, 14(5): 411-421.
- [11] 孟婷婷,倪健,王国宏. 植物功能性状与环境 and 生态系统功能. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150-165.
- [12] 毛伟,李玉霖,张铜会,赵学勇,黄迎新,宋琳琳. 不同尺度生态学中植物叶性状研究概述. 中国沙漠, 2012, 32(1): 33-41.
- [13] Díaz S, Cabido M C, Casanoves F. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 1998, 9(1): 113-122.
- [14] Díaz S, Cabido Marcelo C, Zak M, Carretero E M, Aranibar J. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10(5): 651-660.
- [15] Díaz S, Lavorel S, McIntyre S, Falczuk V, Casanoves F, Milchunas D G., Skarpe C, Rusch G, Sternberg M, Noy-Meir I, Landsberg J, Zhang W, Clark H, Campbell B. Plant trait responses to grazing-a global synthesis. *Global Change Biology*, 2007, 13(2): 313-341.
- [16] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich D E, Reich P B, Steege H T, Morgan H D, van der Heijden M G A, Pausas J G, Poorter H. A Handbook of Protocols for Standardised and Easy Measurement of Plant Functional Traits Worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51(4): 335-380.
- [17] 肖玉,谢高地,安凯,鲁春霞. 基于功能性状的生态系统服务研究框架. 植物生态学报, 2012, 36(4): 353-362.
- [18] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Marie-Laure N, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [19] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, Falster D S, Garnier E, Hikosaka K, Lamont B B, Lee W, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Villar R, Warton D I, Westoby M. Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist*, 2005, 166(2): 485-496.
- [20] Kattge J, Díaz S, Lavorel S, Prentice I C, Leadley P, Bönsch G, Garnier E, Westoby M, Reich P B, Wright I J, Cornelissen J H C, Violle C,

- Harrison S P, van Bodegom P M, Reichstein M, Enquist B J, Soudzilovskaia N A, Ackerly D D, Anand M, Atkin O, Bahn M, Baker T R, Baldocchi D, Bekker R, Blanco C C, Blonder B, Bond W J, Bradstock R, Bunker D E, Casanoves F, Cavender-Bares J, Chambers J Q, Chapin F S, Chave J, Coomes D, Cornwell W K, Craine J M, Dobrin B H, Duarte L, Durka W, Elser J, Esser G, Estiarte M, Fagan W F, Fang J, Fernández-Méndez F, Fidelis A, Finegan B, Flores O, Ford H, Frank D, Freschet G T, Fyllas N M, Gallagher R V, Green W A, Gutierrez A G, Hickler T, Higgins S I, Hodgson J G, Jalili A, Jansen S, Joly C A, Kerkhoff A J, Kirkup D, Kitajima K, Kleyer M, Klotz S, Knops J M H, Kramer K, Kühn I, Kurokawa H, Laughlin D, Lee T D, Leishman M, Lens F, Lenz T, Lewis S L, Lloyd J, Llusià J, Louault F, Ma S, Mahecha M D, Manning P, Massad T, Medlyn B E, Messier J, Moles A T, Müller S C, Nadrowski K, Naeem S, Niinemets Ü, Nöller S, Nüske A, Ogaya R, Oleksyn J, Onipchenko V G, Onoda Y, Ordoñez J, Overbeck G, Ozinga W A, Patiño S, Paula S, Pausas J G, Peñuelas J, Phillips O L, Pillar V, Poorter H, Poorter L, Poschlod P, Prinzing A, Proulx R, Rammig A, Reinsch S, Reu B, Sack L, Salgado-Negret B, Sardans J, Shiodera S, Shipley B, Siefert A, Sosinski E, Soussana F J, Swaine E, Swenson N, Thompson K, Thornton P, Waldram M, Weiher E, White M, White S, Wright S J, Yguel B, Zaehle S, Zanne A E, Wirth C. TRY-a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 2011, 17(9): 2905-2935.
- [21] 陈莹婷, 许振柱. 植物叶经济谱的研究进展. *植物生态学报*, 2014, 38(10): 1135-1153.
- [22] Swenson N G, Enquist B J. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany*, 2007, 94(3): 451-459.
- [23] van Kleunen M, Weber E, Fischer M. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters*, 2010, 13(2): 235-245.
- [24] Sack L, Scoffoni C, Grace P J, Poorter H, Mason C M, Mendez-Alonzo R, Donovan L A. How do leaf veins influence the worldwide leaf economic spectrum? Review and synthesis. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(13): 4053-4080.
- [25] Mason C M, McGaughey S E., Donovan L A. Ontogeny strongly and differentially alters leaf economic and other key traits in three diverse *Helianthus* species. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(13): 4089-4099.
- [26] Price C A, Wright I J, Ackerly D D, Niinemets Ü, Reich P B, Veneklaas E J. Are leaf functional traits 'invariant' with plant size and what is 'invariance' anyway? *Functional Ecology*, 2014, 28(6): 1330-1343.
- [27] Atkin O K, Bloomfield K J, Reich P B, Tjoelker M G, Asner G P, Bonal D, Bönisch G, Bradford M G, Cernusak L A, Cosio E G, Creek D, Crous K Y, Domingues T F, Dukes J S, Egerton J J G, Evans J R, Farquhar G D, Fyllas N M, Gauthier P P G, Gloor E, Gimeno T E, Griffin K L, Guerrieri R, Heskell M A, Huntingford C, Ishida F Y, Kattge J, Lambers H, Liddell M J, Lloyd J, Lusk C H, Martin R E, Maksimov A P, Maximov T C, Malhi Y, Medlyn B E, Meir P, Mercado L M, Mirotchnick N, Ng D, Niinemets Ü, O'Sullivan O S, Phillips O L, Poorter L, Poot P, Prentice I C, Salinas N, Rowland L M, Ryan M G, Sitch S, Slot M, Smith N G, Turnbull M H, VanderWel M C, Valladares F, Veneklaas E J, Weerasinghe L K, Wirth C, Wright I J, Wythers K R, Xiang J, Xiang S, Zaragoza-Castells J. Global variability in leaf respiration in relation to climate, plant functional types and leaf traits. *New Phytologist*, 2015, 206(2): 614-636.
- [28] 祝介东, 孟婷婷, 倪健, 苏宏新, 谢宗强, 张守仁, 郑元润, 肖春旺. 不同气候带间成熟林植物叶性状间异速生长关系随功能型的变异. *植物生态学报*, 2011, 35(7): 687-698.
- [29] Chen Y H, Han W X, Tang L Y, Tang Z Y, Fang J Y. Leaf nitrogen and phosphorus concentrations of woody plants differ in responses to climate, soil and plant growth form. *Ecography*, 2013, 36(2): 178-184.
- [30] 方精云. 我国森林植被带的生态气候学分析. *生态学报*, 1991, 11(4): 377-387.
- [31] 周广胜, 张新时, 高素华, 白克智, 延晓东, 郑元润. 中国植被对全球变化反应的研究. *植物学报*, 1997, 39(9): 879-888.
- [32] 黎磊, 陈家宽. 气候变化对野生植物的影响及保护对策. *生物多样性*, 2014, 22(5): 549-563.
- [33] 卫民, 王辉民, 王其冬, 刘允芬, 贺庆棠, 袁嘉祖, 邵海荣, 宋从和. 气候变化对我国红松林的影响. *地理研究*, 1995, 14(1): 17-26.
- [34] 郭泉水, 阎洪, 徐德应, 王兵. 气候变化对我国红松林地理分布影响的研究. *生态学报*, 1998, 18(5): 484-488.
- [35] 郝占庆, 代力民, 贺红士, David J. Malandoff, 邵国凡. 气候变暖对长白山主要树种的潜在影响. *应用生态学报*, 2001, 12(5): 653-658.
- [36] 冷文芳, 贺红士, 布仁仓, 胡远满. 气候变化条件下东北森林主要建群种的空间分布. *生态学报*, 2006, 26(12): 4257-4266.
- [37] 冯秋红, 史作民, 董莉莉. 植物功能性状对环境的响应及其应用. *林业科学*, 2008, 44(4): 125-131.
- [38] 陈悦, 许大全. 植物光合速率对光强从饱和到有限转变响应方式的物种依赖性. *植物生理与分子生物学学报*, 2007, 33(6): 538-546.
- [39] 王凯, 朱教君, 于立忠, 孙一荣, 张金鑫. 光环境对胡桃楸幼苗生长与光合作用的影响. *应用生态学报*, 2010, 21(4): 821-826.
- [40] 冯玉龙, 曹坤芳, 冯志立, 马玲. 四种热带雨林树种幼苗比叶重, 光合特性和暗呼吸对生长光环境的适应. *生态学报*, 2002, 22(6): 901-910.
- [41] 刘慎谔. 关于大小兴安岭的森林更新问题. *林业科学*, 1957, 3(3): 263-280.
- [42] 王战. 对于小兴安岭红松林更新和主伐方式的意见. *林业科学*, 1957, 3(3): 281-288.
- [43] 李俊清, 朱春全, 柴一新, 张东力, 刘传照, 姚成滨. 阔叶红松林的营养结构与动态特性. *吉林林学院学报*, 1989, 5(2): 1-16.

- [44] 李俊清, 柴一新, 张东力. 人工阔叶红松林的结构与生产力. 林业科学, 1990, 26(1): 1-8.
- [45] 李俊清, 柴一新, 朱春全, 王业蓬. 不同光强下红松幼树光合作用和营养物质含量的季节模式. 生态学杂志, 1991, 10(5): 1-5.
- [46] 刘传照, 李俊清, 金奎刚. 林下光照条件与红松幼树生长的相关性研究. 东北林业大学学报, 1991, 19(3): 103-108.
- [47] 詹鸿振, 刘传照, 徐桂林, 程文俊, 李茹秀, 李景文. 不同庇荫的光照特点及对红松苗的影响. 东北林业大学学报, 1986, 14(2): 25-33.
- [48] 李晶, 阎秀峰, 祖元刚. 低温胁迫下红松幼苗活性氧的产生及保护酶的变化. 植物学报, 2000, 42(2): 148-152.
- [49] 阎秀峰, 李晶, 祖元刚. 干旱胁迫对红松幼苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响. 生态学报, 1999, 19(6): 850-854.
- [50] 聂修和, 聂宜茂, 聂俊华, 姜黎霞. 光合有效辐射测量原理及其单位换算. 山东农业大学学报, 1992, 23(3): 247-258.
- [51] Vile D, Garnier É, Shipley B, Laurent G R, Marie-Laure N, Roumet C, Lavorel S, DiAz S, Hodgson J G, Lloret F, Midgley G F, Poorter H, Rutherford M C, Wilson P J, Wright I J. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany*, 2005, 96(6): 1129-1136.
- [52] 许大全. 光合作用测定及研究中一些值得注意的问题. 植物生理学通讯, 2006, 42(6): 1163-1167.
- [53] López-Bucio J, Cruz-Ramírez A, Herrera-Estrella L. The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Current Opinion in Plant Biology*, 2003, 6(3): 280-287.
- [54] Reid K E, Olsson N, Schlosser J, Peng F, Lund S T. An optimized grapevine RNA isolation procedure and statistical determination of reference genes for real-time RT-PCR during berry development. *BMC Plant Biology*, 2006, 6: 27.
- [55] Santiago L S, Wright S J. Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Functional Ecology*, 2007, 21(1): 19-27.
- [56] 孙一荣, 朱教君, 于立忠, 闫巧玲, 王凯. 不同光环境对红松幼苗光合生理特征的影响. 生态学杂志, 2009, 28(5): 850-857.
- [57] 张雷明, 曹沛雨, 朱亚平, 李庆康, 张军辉, 王晓凌, 戴冠华, 李金功. 长白山阔叶红松林生态系统光能利用率的动态变化及其主控因子. 植物生态学报, 2015, 39(12): 1156-1165.
- [58] 韩丽冬, 牟长城, 张军辉. 透光抚育对长白山阔叶红松林冠下红松光合作用的影响. 东北林业大学学报, 2016, 44(4): 38-40.
- [59] 张弥, 吴家兵, 关德新, 施婷婷, 陈鹏狮, 纪瑞鹏. 长白山阔叶红松林主要树种光合作用的光响应曲线. 应用生态学报, 2006, 17(9): 1575-1578.
- [60] 郑淑霞, 上官周平. 不同功能型植物光合特性及其与叶氮含量、比叶重的关系. 生态学报, 2007, 27(1): 171-181.
- [61] Garnier E, Gobin O, Poorter H. Nitrogen productivity depends on photosynthetic nitrogen use efficiency and on nitrogen allocation within the plant. *Annals of Botany*, 1995, 76(6): 667-672.
- [62] Wright I J, Reich P B, Westoby M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 2001, 15(4): 423-434.
- [63] Elser J J, Urabe J. The stoichiometry of consumer-driven nutrient recycling: theory, observations, and consequences. *Ecology*, 1999, 80(3): 735-751.
- [64] Elser J J, Sterner R W, Gorokhova E, Fagan W F, Markow T A, Cotner J B, Harrison J F, Hobbie S E, Odell G M, Weider L J. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 2000, 3(6): 540-550.
- [65] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题. 植物生理学通讯, 1997, 33(4): 241-244.