

DOI: 10.5846/stxb201801150110

叶旺敏,熊德成,杨智杰,朱益广,张秋芳,刘小飞,林伟盛,胥超,张景,杨玉盛.模拟增温对杉木幼树生长和光合特性的影响.生态学报,2019,39(7): - .

Ye W M, Xiong D C, Yang Z J, Zhu Y G, Zhang Q F, Lin W S, Xu C, Liu X F, Zhang J, Yang Y S. Effect of soil warming on growth and photosynthetic characteristics of *Cunninghamia lanceolata* saplings. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(7): - .

模拟增温对杉木幼树生长和光合特性的影响

叶旺敏^{1,2}, 熊德成^{1,2,*}, 杨智杰^{1,2}, 朱益广³, 张秋芳^{1,2}, 刘小飞^{1,2}, 林伟盛^{1,2}, 胥超^{1,2},
张景^{1,2}, 杨玉盛^{1,2}

1 福建师范大学地理科学学院, 福州 350007

2 湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地, 福州 350007

3 宾夕法尼亚州立大学, 帕克 PA 16802

摘要:为阐明杉木生长特征及光合能力对未来全球变暖的响应方式,通过在福建省三明市森林生态系统与全球变化研究站陈大观测点内开展的土壤增温(电缆加热, +4℃)实验,研究了增温条件下杉木幼树生长(树高、地径)特征及光合作用参数的变化,并对土壤有效氮(N)、叶片N含量、叶绿素含量(Chl)及非结构性碳水化合物(NSC)指标进行了测定。结果表明:1)在增温条件下,杉木幼树净光合速率(P_n)和水分利用效率(WUE)显著增加,分别增加了71.4%、51.3%,增温后杉木叶片能维持较高的气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和胞间二氧化碳浓度(C_i)。2)增温促进土壤有机氮矿化作用,使土壤中可供植物吸收利用的有效N含量显著增加,从而引起杉木叶片N含量显著提高。而N作为叶绿素的重要组成物质,增温后,叶片N含量显著提高,最终导致杉木幼树叶片Chl a、Chl b及Chl总量显著增加,增加比例分别为76.3%、55.8%、68.7%,Chl a/b值亦呈增加趋势。3)增温对杉木幼树生长及叶片NSC含量并无显著影响。综上所述,增温通过改变杉木叶片气孔导度敏感性以及促进杉木叶片Chl含量合成,增加叶片对CO₂的吸收以及光能捕获能力,进而提高光合效率。同时,增温引起的根系高温可能大幅度提高杉木呼吸强度,加剧对杉木叶片碳水化合物的消耗过程,使其NSC含量无显著变化,从而导致杉木幼树生长无显著差异。

关键词:土壤增温;杉木;光合特性;叶绿素含量;非结构性碳水化合物

Effect of soil warming on growth and photosynthetic characteristics of *Cunninghamia lanceolata* saplings

YE Wangmin^{1,2}, XIONG Decheng^{1,2,*}, YANG Zhijie^{1,2}, ZHU Yiguang³, ZHANG Qiufang^{1,2}, LIN Weisheng^{1,2},
XU Chao^{1,2}, LIU Xiaofei^{1,2}, ZHANG Jing^{1,2}, YANG Yusheng^{1,2}

1 School of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 Cultivation Base of State Key Laboratory of Humid Subtropical Mountain Ecology, Fuzhou 350007, China

3 College of Earth and Mineral Sciences, Pennsylvania State University, 116 Deike Building, University Park, PA 16802

Abstract: Global warming has a strong effect on forests, an important part of the terrestrial ecosystem, because temperature change easily influences photosynthesis. At present, most studies about global warming's effects on photosynthesis are concentrated in high latitudes and alpine regions, with few reports from subtropical forests. *Cunninghamia lanceolata* is the main species used in afforestation in subtropical China. To clarify how *C. lanceolata* growth and photosynthesis respond to future global warming, we conducted a soil warming (cable heating, +4℃) experiment at Chenda observation point in the Sanming Research Station of Forest Ecosystem and Global Change, Fujian Province. We estimated growth variables (tree

基金项目:国家自然科学基金项目(31500408);国家重大基础研究计划课题(2014CB954003)

收稿日期:2018-01-15; **网络出版日期:**2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xdc104@163.com

height and ground diameter), variation in photosynthesis, soil inorganic nitrogen (N) content, leaf N content, chlorophyll content (Chl), and non-structural carbohydrates (NSC). The results showed that under soil warming, net photosynthetic rate (P_n) and water use efficiency (WUE) of *C. lanceolata* seedlings increased by 71.4% and 51.3%, respectively. Additionally, stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r), and intercellular carbon dioxide concentration (C_i) were maintained at high levels. Increasing soil temperature also promoted the mineralization of soil organic N, elevating available N for plant absorption and use. These changes caused significant increase in N content of *C. lanceolata* leaves. Because N is a major chlorophyll component, we also observed a notable increase in total Chl a, Chl b, and Chl by 76.3%, 55.8%, and 68.7%, respectively. The ratio of Chl a to b also increased. Soil warming did not significantly alter tree height, ground diameter, and leaf NSC content of *C. lanceolata* seedlings. In summary, soil warming improves *C. lanceolata* photosynthetic efficiency through altering stomatal conductance sensitivity and promoting Chl synthesis in leaves, thus increasing CO_2 absorption and light capturing ability. Simultaneously, warming-induced elevation in rhizosphere temperature may significantly increase respiration rate, accelerating carbohydrate consumption. Therefore, even after three months of soil warming, leaf NSC content and sapling growth did not significantly change. This experiment demonstrates that *C. lanceolata* growth and photosynthetic capacity adapts to global warming, providing a reference for predicting potential carbon sequestration of subtropical plantations in China.

Key Words: soil warming; *Cunninghamia lanceolata*; photosynthesis; chlorophyll; non-structural carbohydrate

森林作为全球陆地生态系统的主体,是地球生物圈的重要组成部分,较其他植被类型相比,森林植被具有分布广、生产力高及生物量大等特点,在陆地碳循环中发挥着重要作用^[1-2]。据联合国气候变化专门委员会第五次气候变化评估报告,预计到本世纪末全球地表平均增温 0.3—4.8℃^[3]。气候变暖导致气温和土壤温度升高,必将对森林植被造成剧烈影响。光合作用作为植物行为最重要的生理过程,极易受到温度变化的影响^[4-5]。温度升高可以引起植物叶片形态结构、气孔导度、光合色素含量、以及植物进行光合作用所需的一系列酶的活性等发生改变,从而影响光合电子的传递速率,改变植物的光合效率^[6-8]。国内外关于植被光合能力对增温响应机理的报道已有很多,但由于增温方式、区域及种类的不同,并没有得出一致的结论。如任洁等^[9]采用气候生长箱对银中杨设置 3 个温度梯度处理发现,杨树树皮绿色组织和叶片的光合能力随着温度的升高显著增强;韩超等^[10]采用开顶式增温方法对云杉进行测定,结果表明增温促进云杉叶片叶绿素含量合成,进而提高其光合能力;另有研究表明增温抑制植物光合作用^[11-13];少数研究则认为增温对植物光合速率无显著影响^[14]。另外,大部分研究结果还表明,当植物所处的环境温度低于植物生长最适温度时,温度升高对植物生长和光合效率有益,当温度超过植物生长最适温度时对植物生长、光合效率 and 生产力起负效应^[15-17]。

纵观过去 20 年,大量模拟增温控制实验相继开展,但大多数实验主要集中在高纬度地区农田、冻原、草原及森林生态系统,有关低纬度地区模拟增温实验仍鲜见报道^[18-20]。由于研究的缺乏,低纬度地区森林植被对未来全球气候变暖的响应仍存在许多不确定性。尽管长期以来的观点认为低纬度地区变温幅度可能远小于高纬度地区^[21],但越来越多的研究已经证实,相比于高纬度地区,低纬度地区森林植被对热适应的生态位相对较窄,其适应生态位温度范围以外的温度的能力较弱,对未来全球气候变化的适应能力可能远小于高纬度地区^[22-23]。低纬度森林植被具有丰富的碳储量,森林生产力较高,在我国陆地生态系统碳循环中占有重要地位^[24],光合作用作为植物物质生产的基础,是决定森林生产力的主要因素,也是森林生态系统碳收入的唯一途径和碳循环开始的重要环节。温度通过改变植物光合能力的大小,进一步影响植物的生长生理过程,在未来全球气候变暖大背景下可能会对亚热带地区森林植被造成剧烈影响。因此,研究低纬度地区森林植被光合能力与气候变暖之间的相互关系及其响应与适应对策,对低纬度森林植被演化和预测其未来生境下变化特征具有重要意义。

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)作为亚热带地区主要造林树种之一,广泛分布于我国南方 16 个省区,面积占世界人工林面积的 6%,我国面积的 19%、蓄积量的 25%,由于面积较广,碳汇能力较强,杉木人工林可以部分反映出我国人工林碳汇变化情况,在我国人工林生产中占有重要地位^[25-26]。为此,本研究选取杉木为研究对象,通过野外模拟土壤增温实验,测定土壤增温对杉木幼树生长、叶片光合作用参数的影响,并通过测定土壤、叶片养分特征,叶片叶绿素含量以及非结构性碳水化合物含量,进一步解释杉木生长特征及光合能力对增温的响应机理。实验的开展将揭示亚热带杉木生长特征和光合能力对全球变暖的适应性,并为预测未来我国亚热带人工林植被碳汇供给潜力提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 样地基本概况

本试验地点位于福建省三明市森林生态系统与全球变化研究站—陈大观测点(26°19'N, 117°36'E),该地区平均海拔 300 m,年均气温 19.1℃,年均降水量 1749 mm,年均蒸发量 1580 mm,相对湿度 81%,属中亚热带季风气候。土壤为黑云母花岗岩发育的红壤。

1.2 实验设计

增温平台设置实验小区面积为 2.5 m×2.5 m,土壤深度为 50 cm,样地中土壤均取自观测站附近杉木人工林的土壤(0—40 cm),填土过程主要是将取回的土壤去除其中的根系和沙石,充分混合均匀后分别填入建好的实验地中,以此尽可能的消除土壤和样地间的异质性。实验设置增温(CT)和对照(W)2 种处理,每种处理共 6 个重复,共计 12 个小区。于 2014 年 10 月份在各个实验小区地表下 10 cm 处平行布设加热电缆以及一个土壤温、湿度传感器,电缆功率为 40 W/m²,间距为 20 cm,并在最外围环绕一圈,以确保样地增温的均匀性,传感器用来监测土壤温、湿度的变化情况。2015 年 1 月在各个小区种植 5 棵生长情况大致相同的一年生三代杉木幼苗(生长特征参数见表 1),每株杉木种植在两条电缆线中间位置。全年不间断的持续进行土壤增温,增温幅度主要是指增温处理各个小区 10 cm 的平均土壤温度较对照增加 4℃。

表 1 不同处理杉木初始生长特征参数

Table 1 Initial growth characteristic parameters of different treatments of *Cunninghamia lanceolata*

处理 Treatment	树高 Height/cm	地径 Ground diameter/mm	冠幅 Crown width/cm
对照 Control	52.70	4.78	24.89
增温 Warming	53.22	4.81	25.83

1.3 杉木生长及叶片光合作用参数测定

于 2016 年 3—5 月每半个月对两种处理的所有杉木进行生长量测定,测定指标主要包括杉木的树高、地径。

2016 年 5 月底,选择晴朗天气,在 8:30—11:00,采用 CIRAS-3 便携式光合测定仪(英国)原位测定杉木叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO₂浓度(C_i)和水分利用效率(WUE)。设定人工光源(红蓝光源),叶室环境因子条件设置为:叶片温度 27℃,相对湿度 50%—65%,光强度为 1500 μmol m⁻² s⁻¹,大气中 CO₂浓度为 380 mol/mol。测量期间,每个重复选取三片中部当年生健康向阳叶片进行测定。由于杉木幼苗叶片细长,CIRAS-3 叶室无法完全覆盖叶片面积,故采取标记方法,每测 1 片,标记所测叶片面积宽度,每个重复共取 3 片,标记完,用剪刀剪去未测量到的叶片部分。利用扫描仪测定实际光合测量面积,通过计算得出该部分叶片的实际光合参数。

1.4 叶绿素含量和非结构性碳水化合物的测定

光合参数测定完毕后,对每个处理所有重复相同部位叶片均匀采样,叶片本身为健康无病害的当年生鲜叶,分别装入自封袋,标记,将每袋自封袋叶片分装成两袋,一袋叶片直接保存在放有冰袋的保鲜箱中,同一天

带回实验室进行叶绿素含量测定。另一部分进行烘干,并利用球磨仪进行粉碎,装入自封袋,供 NSC 含量测定。叶绿素含量测定参照王学奎等^[27]采用 80% 丙酮研磨法,具体操作如下:先将每包叶片剪碎混合均匀,称取混合后叶片 0.5 g,置于研钵中,添加些许石英砂和碳酸钙粉末以及 5 mL 纯丙酮后开始研磨至匀浆,再加入 5 mL 80% 的丙酮溶液,继续研磨至组织变白,后转入离心管进行离心,离心完毕,取离心管上清液于 20 mL 试管中,用 80% 丙酮定容。再用津岛-UV2450 紫外分光光度计测量 663 nm、645 nm 吸光度,根据公式计算叶绿素含量浓度。

叶片非结构性碳水化合物(NSC)含量方法参照 Bussy 等^[28]、于敏丽等^[29]采用酚-浓硫酸法(NSC 含量为测得淀粉含量和可溶性糖含量之和)。

1.5 土壤有效氮、叶片氮含量测定

于 2016 年 5 月底同步在两种处理的各个重复用直径 2 cm 土钻对 0—10 cm 土壤进行取样,装袋,用冰袋进行保存并立即带回实验室进行处理。去除土壤中根系和砂砾,过 2 mm 筛,装入自封袋备用。土壤铵态氮和硝态氮用 2M 的 KCl 溶液按 5:1 液土比浸提,然后用连续流动分析仪(Skalar san++, Skalar, 荷兰)进行测定。叶片总氮含量采用碳氮元素分析仪(Elementar Vario MAX, Elementar, 德国)进行测定。

1.6 数据处理

利用 Excel 2003 对所有数据进行平均值和标准误处理计算,使用统计软件 SPSS20.0 中单因素方差分析比较分析,对增温和对照处理杉木生长、光合作用参数、土壤有效氮,叶片总碳、总氮含量,叶绿素含量和非结构性碳水化合物指标进行显著性分析,显著性水平设定为 $P=0.05$ 。相关图表采用 Origin9.0 完成。

2 结果和分析

2.1 增温对土壤温度和含水量的影响

2016 年 3—5 月份,增温处理土壤温度平均值为 24.6℃,对照平均温度为 20.42℃,增温后,与对照相比,增温样地的土壤温度平均升高了 $(4 \pm 0.2)^\circ\text{C}$ (图 1)。增温样地土壤湿度平均值为 19.9%,对对照样地为 22.67%,与对照相比,增温后土壤湿度下降了 12.2% (图 1)。

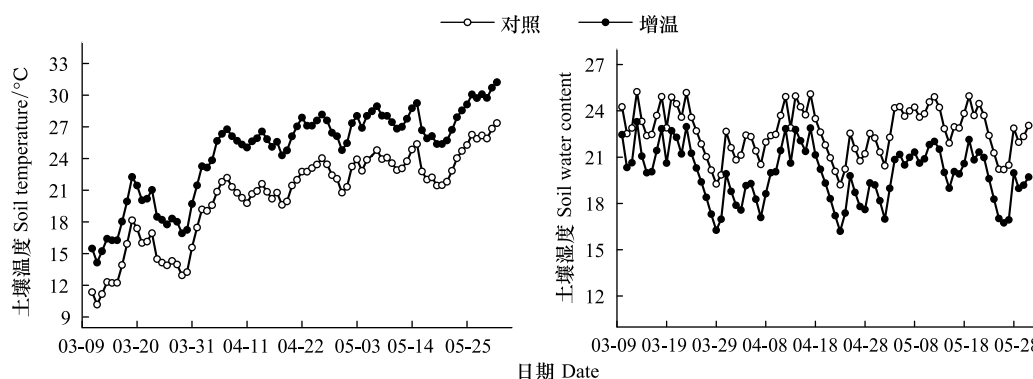


图 1 增温和对照土壤温度和湿度动态变化

Fig.1 The dynamic change of soil temperature and humidity

2.2 增温对杉木生长量和光合特性参数的影响

增温后杉木生长较对照均表现出增加趋势,但并不显著(图 2)。增温和对照处理中杉木幼树树高分别为 234.4, 217 cm; 地径分别为 45.3, 44.3 mm (图 2)。

增温处理杉木幼树叶片的净光合速率和水分利用效率较对照显著增加($P<0.05$),分别升高了 71.38% 和 51.27% (图 3)。气孔导度、蒸腾速率和胞间 CO_2 浓度均表现出增加趋势($P>0.05$),分别增加了 17.1%、21.4 和 10.5% (图 3)。

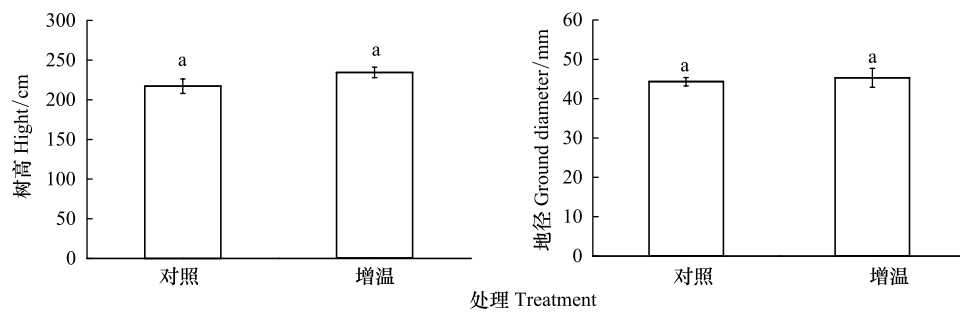


图2 增温和对照处理杉木生长特征

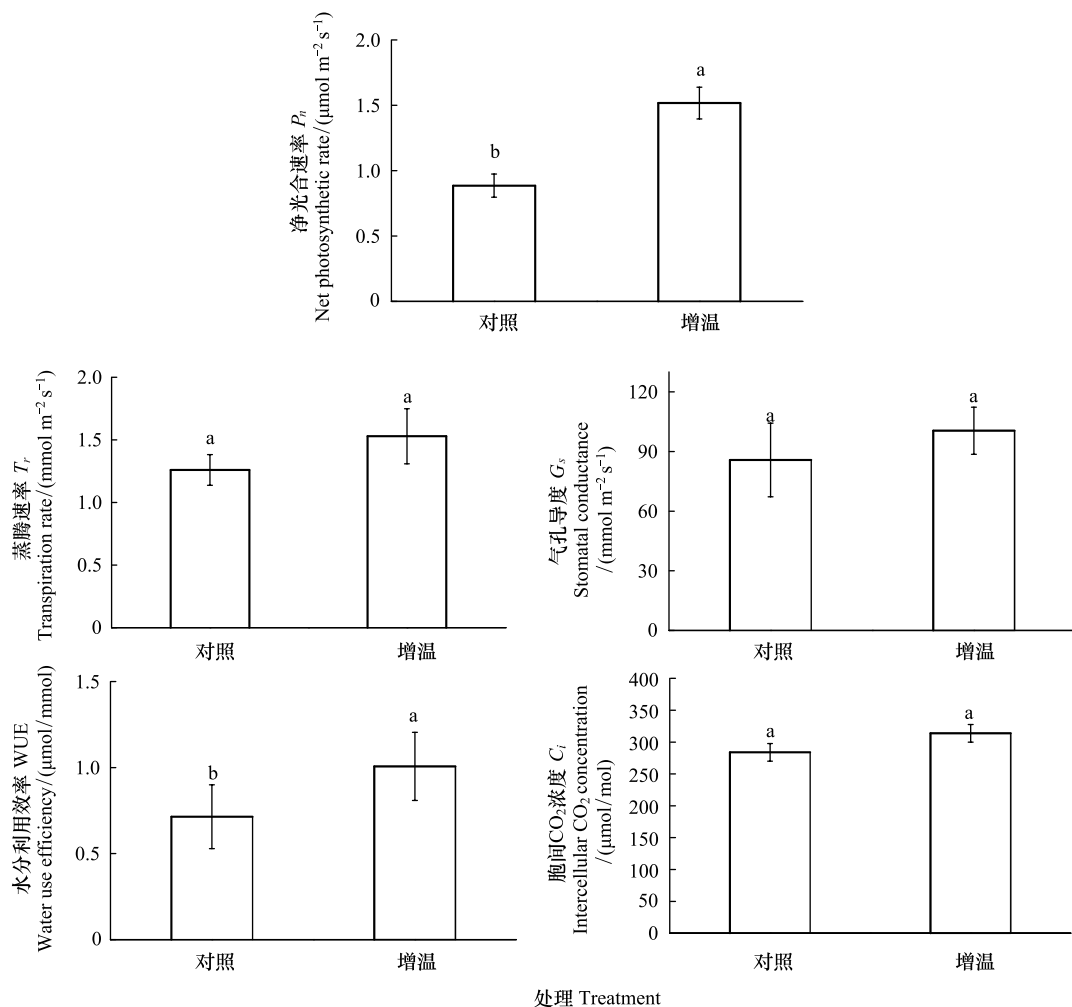
Fig.2 The growth characteristic of *Cunninghamia lanceolata*

图3 增温处理下杉木叶片光合特征参数

Fig.3 The photosynthetic characteristics of *Cunninghamia lanceolata* in control and warming treatment

2.3 增温对土壤、叶片养分的影响

森林土壤中有效氮主要以铵态氮和硝态氮的形式存在,两者可供植物直接吸收利用,是决定植物生长生理的重要养分因子。增温后,土壤中的硝态氮和铵态氮含量较对照相比显著增加 ($P < 0.05$),分别升高 48.6% 和 16.1% (图 4)。叶片氮含量作为叶绿素的重要组成物质,与叶片光合能力紧密联系。增温处理下,叶片氮含量较对照显著增加 ($P < 0.05$),增加比例为 31.4% (图 4)。

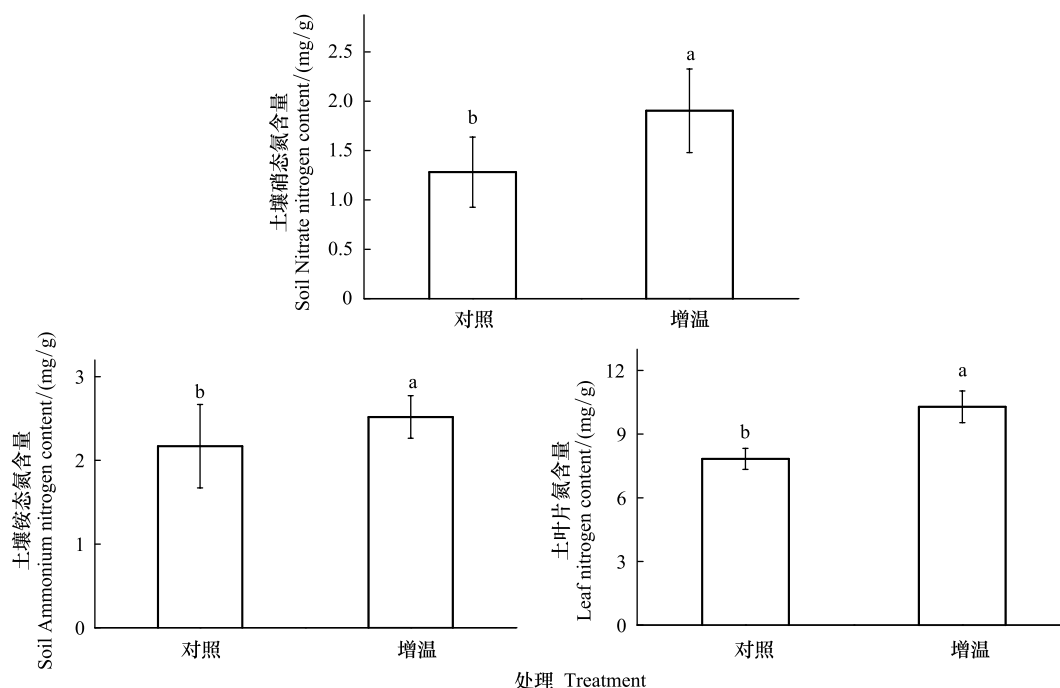


图4 增温处理下土壤有效氮、叶片氮含量

Fig.4 The characteristics of soil and leaf nutrients in control and warming treatment

2.4 增温对叶片叶绿素含量、非结构性碳水化合物的影响

杉木幼树叶片在增温后叶绿素 a、叶绿素 b 及叶绿素总量均显著高于对照 ($P < 0.05$) (图 5), 分别增加了 76.3%、55.8%、68.7%, 叶绿素 a/b 也表现出增加趋势 (图 5)。叶片 NSC 含量可以用来反映树木碳收支平衡, 经计算得出, 杉木幼树在增温处理下, 非结构性碳水化合物含量较对照表现出增加趋势 (分别为 185.19 mg/g, 171.57 mg/g), 但与对照相比并无显著差异 ($P > 0.05$) (图 5)。

3 讨论

3.1 土壤增温对杉木幼树叶片光合能力的影响

目前关于影响植物光合速率改变的原因认为: 一是受气孔因素调控, 主要受气孔导度的影响; 二为非气孔因素, 受叶肉细胞光合活性的影响, 如叶片 CO_2 的固定能力, 光合色素含量、光合作用关键酶活性等^[6, 30-31]。本研究结果发现增温显著提高了杉木幼树叶片的净光合速率和水分利用效率, 对杉木幼树叶片的的气孔导度、胞间 CO_2 及蒸腾速率也均有不同程度的促进作用, 这与已往大部分研究结果相似^[31-32]。土壤增温导致杉木净光合速率升高, 气孔限制因素方面: 本区具有高温多雨等特点, 特别是夏季, 温度平均可达 25—35℃。杉木耐旱能力并不强, 为了防止高温损伤, 杉木幼树叶片通过增大气孔导度加快蒸腾速率, 从而释放体内过多热量。气孔导度增大, 气孔阻力下降, 有利于吸收更多的 CO_2 , 为光合作用提供更多的原料。植物水分利用效率是光合和蒸腾特性的综合反应, 指固定一定数量碳所需要消耗的水分。增温后水分利用效率增加, 则说明增温在一定程度上可以促进杉木的固碳效益^[33]。非气孔限制因素方面: 土壤增温通过改变土壤水分及养分有效性间接对植物生长及代谢产生影响。本研究对土壤有效 N (NO_3^- 和 NH_4^+) 含量进行测定, 结果表明增温处理后, 土壤中可供植物直接吸收利用的有效 N 含量显著增加, 这说明土壤增温促进了土壤有机氮的矿化作用, 这与大部分研究结果一致^[34-35]。土壤养分含量改变, 对植物叶片的元素组成和含量变化起直接作用, 本试验对杉木幼树叶片氮含量进行测定结果表明, 随着土壤有效 N 含量的增多, 增温后杉木幼树叶片 N 含量显著增加, 这与屠臣阳^[36]及顾大形^[37]等研究结果相同。而 N 作为叶绿素组成的重要成分, 叶片 N 含量的 75% 都用于构建叶绿素^[38], 叶片 N 含量显著提高对于植物叶片 Chl 含量的合成具有明显的促进作用, 这与本实验结果一

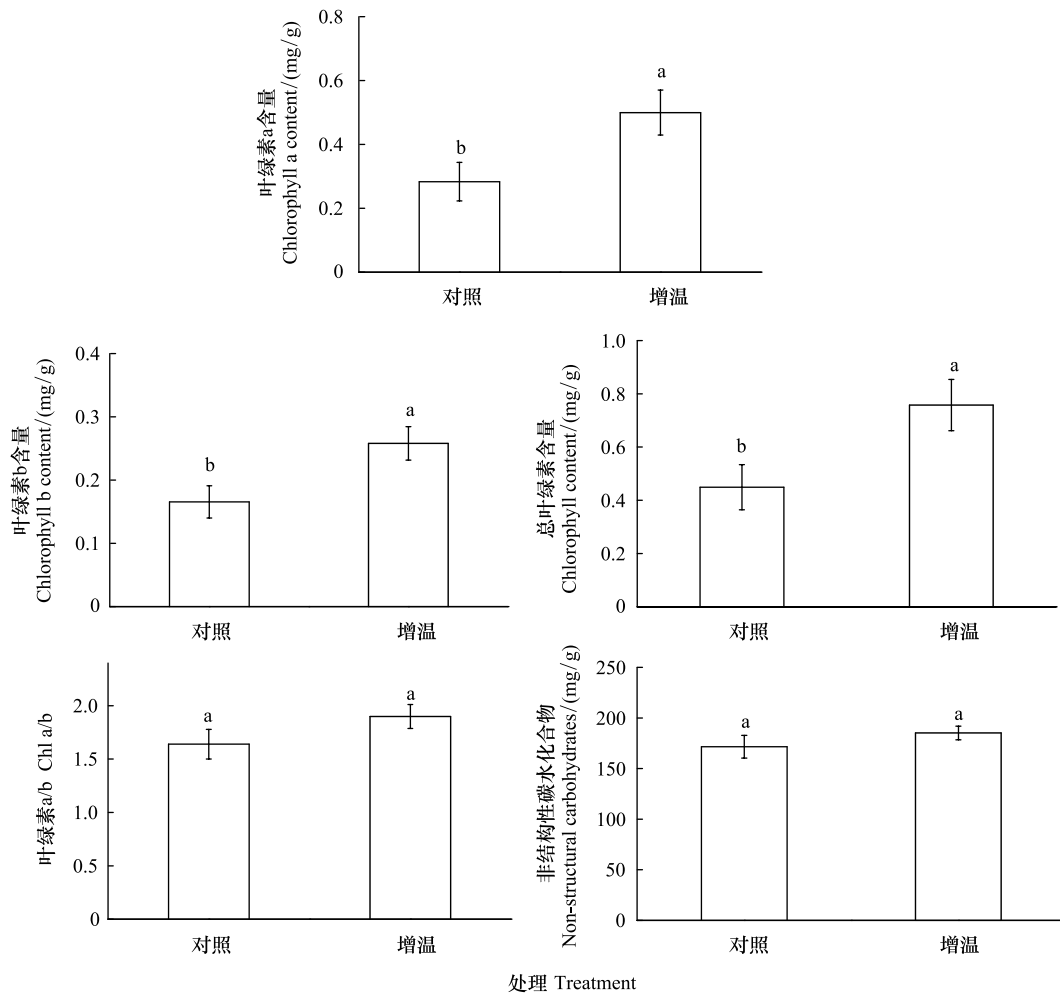


图5 增温处理下叶片叶绿素含量、非结构性碳水化合物含量

Fig.5 The chlorophyll content and non-structural carbohydrate content of leaves in control and warming treatment

致,较高的叶绿素含量有利于叶绿体对光能的吸收和转化,保证较高的光合能力^[39-40]。Chl b 是合成光色素蛋白体的重要组成成分,增温后,Chl b 显著增加,说明杉木叶片对光能捕获的能力增加^[41]。Chl a/b 反映植物对弱光环境的适应^[42],本研究中,与对照相比杉木叶片 Chl a/b 值呈增加趋势。由此可推测,全球变暖背景下杉木对弱光环境的适应能力可能更强。总体而言,增温促进杉木叶片光合色素含量合成,提高其光合能力。

3.2 土壤增温对杉木幼树生长的影响

温度作为最重要的生态因子之一,对植物的生长和发育起着至关重要的作用。本研究中,尽管增温显著提高土壤养分有效性和杉木本身的光合能力,但增温对杉木幼树的生长指标(树高、基径)影响并不显著,这与以往的大多数研究结果并不一致,如石福孙等^[43]认为高寒地区植被所处的环境温度普遍低于其最适温度值,因此增温可以显著提高高寒地区植被的生长速率。NSC 含量的大小反映了净光合作用碳吸收与不可逆转的结构上的投资与呼吸作用消耗(汇)之间的平衡^[44]。本研究发现,增温后杉木叶片 NSC 含量并无显著变化。因此,我们可以推测引起杉木生长无显著差异的原因可能有以下两个方面,一是目前亚热带地区本身温度较高,杉木所处的环境温度可能已接近其生长的最优温度,增温并不能显著提高杉木生长速率。二是从杉木叶片 NSC 含量变化趋势来看,增温亦无显著影响,说明土壤增温显著提高杉木幼树光合作用能力的同时,夜间增温引起的根际高温亦显著增加了杉木幼树的呼吸消耗,使杉木叶片 NSC 含量无显著差异,进而导致杉木生长无显著变化。另外,也可能在于本研究中增温时间尚短,造成杉木生长特征对增温的响应并不明显,还有待进一步观测。

4 结论

土壤增温通过气孔限制因素和非气孔限制因素显著增加杉木幼树叶片的的光合能力。气孔限制因素:土壤增温使杉木幼树叶片维持较高的气孔导度,导致叶片吸收 CO_2 能力增强,可供其进行光合作用的原料增多。非气孔限制因素:土壤增温后土壤有效氮含量显著增加,使植物体内养分状况发生改变,叶片氮含量显著提高,而氮作为合成叶绿素的重要成分,叶片氮含量显著增加使其叶绿素含量合成能力增强,从而导致增温后,杉木幼树叶片光合能力显著增强。此外,本研究发现,尽管增温显著提高杉木光合能力,但对杉木生长指标等无显著影响,可能原因在于土壤增温引起的根际高温加强了杉木的呼吸作用,从而加剧对杉木叶片碳水化合物含量利用消耗过程,最终引起杉木生长特征无显著差异。由于本次实验增温时间较短,对长期增温杉木生长及光合能力的适应机制尚不清楚,今后的研究还应重点关注长期增温对杉木生长及光合特性的影响。

参考文献 (References):

- [1] 闫志平,魏振,李树人,侯桂英,张俊杰. 森林在陆地生态系统中主体地位的探讨. 河南农业大学学报, 2004, 38(2): 167-173.
- [2] 郑兴波. 长白山阔叶红松林土壤呼吸变化规律及驱动机制的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2006.
- [3] IPCC. Climate Change 2013: the Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2013.
- [4] Wiencke C, Rahmel J, Karsten U, Weykam G, Kirst G O. Photosynthesis of marine macroalgae from Antarctica: light and temperature requirements. Plant Biology, 1993, 106(1): 78-87.
- [5] Kirschbaum M U F, Farquhar G D. Temperature dependence of whole-leaf photosynthesis in *Eucalyptus pauciflora* sieb. ex spreng. Australian Journal of Plant Physiology, 1984, 11(6): 519-538.
- [6] Ruiz-Vera U M, Siebers M, Gray S B, Drag D W, Rosenthal D M, Kimball B A, Ort D R, Bernacchi C J. Global warming can negate the expected CO_2 stimulation in photosynthesis and productivity for soybean grown in the Midwestern United States. Plant Physiology, 2013, 162(1): 410-423.
- [7] Yang Y, Wang G X, Yang L D, Guo J Y. Effects of drought and warming on biomass, nutrient allocation, and oxidative stress in *Abies fabri* in eastern Tibetan Plateau. Journal of Plant Growth Regulation, 2013, 32(2): 298-306.
- [8] Fu G, Shen Z X, Sun W, Zhong Z M, Zhang X Z, Zhou Y T. A meta-analysis of the effects of experimental warming on plant physiology and growth on the Tibetan Plateau. Journal of Plant Growth Regulation, 2015, 34(1): 57-65.
- [9] 任洁,王慧梅,王文杰,曲丹,王琼,仲召亮. 温度升高对杨树树皮绿色组织和叶片光合作用、叶绿素荧光特性的影响. 植物研究, 2014, 34(6): 758-764.
- [10] 韩超,申海玉,刘庆. 云杉种子萌发和幼苗生长对气候变暖与 UV-B 辐射增强的响应. 西北植物学报, 2012, 32(8): 1632-1638.
- [11] Jochum G M, Mudge K W, Thomas R B. Elevated temperatures increase leaf senescence and root secondary metabolite concentrations in the understory herb *Panax quinquefolius* (Araliaceae). American Journal of Botany, 2007, 94(5): 819-826.
- [12] León-Sánchez L, Nicolás E, Nortes P A, Maestre F T, Querejeta J I. Photosynthesis and growth reduction with warming are driven by nonstomatal limitations in a mediterranean semi-arid shrub. Ecology and Evolution, 2016, 6(9): 2725-2738.
- [13] 赵琴,潘静,曹兵,宋丽华. 气温升高与干旱胁迫对宁夏枸杞光合作用的影响. 生态学报, 2015, 35(18): 6016-6022.
- [14] Llorens L, Peñuelas J, Beier C, Emmett B, Estiarte M, Tietema A. Effects of an experimental increase of temperature and drought on the photosynthetic performance of two ericaceous shrub species along a north-south European gradient. Ecosystems, 2004, 7(6): 613-624.
- [15] Bauweraerts I, Mannaerts T B H L, Wertin T M, McGuire M A, Teskey R O, Steppe K. Elevated [CO_2] and growth temperature have a small positive effect on photosynthetic thermos tolerance of *Pinus taeda* seedlings. Trees, 2014, 28(5): 1515-1526.
- [16] 孟庆志,乔建华,赵萌君,袁雅丽. 高海拔冻土层地区不同土壤温度对花叶海棠光合特性的影响. 西南林业大学学报, 2017, 37(1): 26-30.
- [17] Way D A, Oren R, Kroner Y. The space-time continuum: the effects of elevated CO_2 and temperature on trees and the importance of scaling. Plant, Cell & Environment, 2015, 38(6): 991-1007.
- [18] Wang J C, Duan B L, Zhang Y B. Effects of experimental warming on growth, biomass allocation, and needle chemistry of *Abies faxoniana* in even-aged monospecific stands. Plant Ecology, 2012, 213(1): 47-55.
- [19] Li D J, Zhou X H, Wu L Y, Zhou J Z, Luo Y Q. Contrasting responses of heterotrophic and autotrophic respiration to experimental warming in a winter annual-dominated prairie. Global Change Biology, 2013, 19(11): 3553-3564.

- [20] Crowther T W, Todd-Brown K E O, Rowe C W, Wieder W R, Carey J C, Machmuller M B, Snoek B L, Fang S, Zhou G, Allison S D, Blair J M, Bridgham S D, Burton A J, Carrillo Y, Reich P B, Clark J S, Classen A T, Dijkstra F A, Elberling B, Emmett B A, Estiarte M, Frey S D, Guo J, Harte J, Jiang L, Johnson B R, Kröel-Dulay G, Larsen K S, Laudon H, Lavallee J M, Luo Y, Lupascu M, Ma L N, Marhan S, Michelsen A, Mohan J, Niu S, Pendall E, Peñuelas J, Pfeifer-Meister L, Poll C, Reinsch S, Reynolds L L, Schmidt I K, Sistla S, Sokol N W, Templer P H, Treseder K K, Welker J M, Bradford M A. Quantifying global soil carbon losses in response to warming. *Nature*, 2016, 540(7631): 104-108.
- [21] Feeley K J, Davies S J, Ashton P S, Bunyavejchewin S, Nur Supardi M N, Kassim A R, Tan S, Chave J. The role of gap phase processes in the biomass dynamics of tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2007, 274(1627): 2857-2864.
- [22] Thomas C D, Cameron A, Green R E, Bakkenes M, Beaumont L J, Collingham Y C, Erasmus B F N, de Siqueira M F, Grainger A, Hannah L, Hughes L, Huntley B, van Jaarsveld A S, Midgley G F, Miles L, Ortega-Huerta M A, Peterson A T, Phillips O L, Williams S E. Extinction risk from climate change. *Nature*, 2004, 427(6970): 145-148.
- [23] Dusenge M E, Way D A. Warming puts the squeeze on photosynthesis-lessons from tropical trees. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(9): 2073-2077.
- [24] 石军南. 亚热带森林植被生物量与碳贮量特征[D]. 株洲: 中南林业科技大学, 2010.
- [25] 邸富宏. 中国南方杉木人工林碳动态模拟研究. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2016, 44(8): 127-134.
- [26] Chen G S, Yang Z J, Gao R, Xie J S, Guo J F, Huang Z Q, Yang Y S. Carbon storage in a chronosequence of Chinese fir plantations in southern China. *Forest Ecology and Management*, 2013, 300: 68-76.
- [27] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术(第二版). 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [28] Buysse J, Merckx R. An improved colorimetric method to quantify sugar content of plant tissue. *Journal of Experimental Botany*, 1993, 44(10): 1627-1629.
- [29] 于丽敏, 王传宽, 王兴昌. 三种温带树种非结构性碳水化合物化合物的分配. 植物生态学报, 2011, 35(12): 1245-1255.
- [30] 姚庆群, 谢贵水. 干旱胁迫下光合作用的气孔与非气孔限制. 热带农业科学, 2005, 25(4): 80-85.
- [31] 战伟, 沙伟, 王淼, 师帅, 问青春. 降水和温度变化对长白山地区水曲柳幼苗生长和光合参数的影响. 应用生态学报, 2012, 23(3): 617-624.
- [32] 石福孙, 吴宁, 吴彦, 王乾. 模拟增温对川西北高寒草甸两种典型植物生长和光合特征的影响. 应用与环境生物学报, 2009, 15(6): 750-755.
- [33] 张秋芳, 吕春平, 贝昭贤, 谢锦升, 吕茂奎, 林伟盛, 陈岳民, 杨玉盛. 野外模拟增温对亚热带杉木叶片膜脂过氧化及保护酶活性的影响. 植物生态学报, 2016, 40(12): 1230-1237.
- [34] Melillo J M, Steudler P A, Aber J D, Newkirk K, Lux H, Bowles F P, Catricala C, Magill A, Ahrens T, Morrisseau S. Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system. *Science*, 2002, 298(5601): 2173-2176.
- [35] 刘志江, 林伟盛, 杨舟然, 林廷武, 刘小飞, 陈岳民, 杨玉盛. 模拟增温和氮沉降对中亚热带杉木幼林土壤有效氮的影响. 生态学报, 2017, 37(1): 44-53.
- [36] 屠臣阳, 皇甫超河, 姜娜, 王楠楠, 陈冬青, 杨殿林, 高尚宾. 不同生境黄顶菊碳氮磷化学计量特征. 中国农学通报, 2013, 29(17): 171-176.
- [37] 顾大彤, 陈双林, 黄玉清. 土壤氮磷对四季竹叶片氮磷化学计量特征和叶绿素含量的影响. 植物生态学报, 2011, 35(12): 1219-1225.
- [38] 张绪成, 上官周平. 施氮对不同抗旱性冬小麦叶片光合与呼吸的调控. 应用生态学报, 2006, 17(11): 2064-2069.
- [39] Kattge J, Knorr W, Raddatz T, Wirth C. Quantifying photosynthetic capacity and its relationship to leaf nitrogen content for global-scale terrestrial biosphere models. *Global Change Biology*, 2009, 15(4): 976-991.
- [40] Xu Z F, Yin H J, Xiong P, Wan C, Liu Q. Short-term responses of *Picea asperata* seedlings of different ages grown in two contrasting forest ecosystems to experimental warming. *Environmental and Experimental Botany*, 2012, 77: 1-11.
- [41] 陈永聚, 林喜珀, 余荣鹏, 林华友, 王馨慧, 刘楠. 群落演替中光和土壤环境改变对植物光合色素的影响. 绿色科技, 2016, (14): 1-3.
- [42] 潘瑞炽. 植物生理学(第四版). 北京: 高等教育出版社, 2001.
- [43] 石福孙, 吴宁, 吴彦. 川西北高寒草地 3 种主要植物的生长及物质分配对温度升高的响应. 植物生态学报, 2010, 34(5): 488-497.
- [44] Würth M K R, Peláez-Riedl S, Wright J S, Körner C. Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. *Oecologia*, 2005, 143(1): 11-24.