

DOI: 10.5846/stxb202007311998

徐海东,熊静,成向荣,凌高潮,郑文华,胡卫明,虞木奎.麻栎和闽楠幼苗叶功能性状及生物量对光照和施肥的响应.生态学报,2021,41(6):2129-2139.

Xu H D, Xiong J, Cheng X R, Ling G C, Zheng W H, Hu W M, Yu M K. Responses of leaf functional traits and biomass of *Quercus acutissima* and *Phoebe bournei* seedlings to light and fertilization. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(6): 2129-2139.

麻栎和闽楠幼苗叶功能性状及生物量对光照和施肥的响应

徐海东¹,熊静¹,成向荣¹,凌高潮²,郑文华²,胡卫明²,虞木奎^{1,*}

1 中国林业科学研究院亚热带林业研究所,华东沿海防护林生态系统国家定位观测研究站,杭州 311400

2 浙江省开化县林场,开化 324300

摘要:光照和养分条件是影响植物生长的重要环境因子,不同生活型植物对环境异质性的响应机制不同。以落叶阔叶树种麻栎和常绿阔叶树种闽楠幼苗为研究对象,设置 2 个光照梯度(全光照和 45%全光照)和 4 个施肥梯度(不施肥、氮磷供应比为 5、15 和 45)共 8 种处理,研究光照和施肥及其交互作用对麻栎和闽楠生物量和叶形态、生理及化学性状的影响,并探讨了叶功能性状和生物量的关系。结果表明:(1)光照、施肥及其交互作用对光合气体交换参数(除水分利用效率外)、叶绿素荧光参数、叶形态指标(除比叶面积外)、单位质量叶氮含量和根冠比影响显著($P < 0.05$)。此外,光照和施肥对地上生物量和总生物量影响显著($P < 0.05$)。(2)全光照显著增加了麻栎和闽楠单株总叶面积和地上、地下生物量及总生物量($P < 0.05$),而遮荫降低了非光化学猝灭系数、光合氮利用率和根冠比,增加了单位质量叶氮含量。(3)在全光照处理中,施肥显著增加了麻栎和闽楠水分利用效率($P < 0.05$);在遮荫处理中,氮磷供应比 45 显著增加了麻栎和闽楠净光合速率和水分利用效率($P < 0.05$)。(4)麻栎和闽楠在全光照中倾向于资源获取策略,在遮荫中偏向于资源保守策略。在光照和施肥处理中,麻栎和闽楠单株总叶面积与地上生物量均显著正相关($P < 0.05$)。总之,单株总叶面积是预测麻栎和闽楠幼苗地上生物量变化的稳定指标,施肥有助于增加低光环境下麻栎和闽楠幼苗的生态适应能力。

关键词:光合特性;叶绿素荧光;叶形态性状;生物量;麻栎;闽楠

Responses of leaf functional traits and biomass of *Quercus acutissima* and *Phoebe bournei* seedlings to light and fertilization

XU Haidong¹, XIONG Jing¹, CHENG Xiangrong¹, LING Gaochao², ZHENG Wenhua², HU Weiming², YU Mukui^{1,*}

1 East China Coastal Forest Ecosystem Long-term Research Station, Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400, China

2 Zhejiang Province Kaihua Forest Farm, Kaihua 324300, China

Abstract: The light and nutrient conditions are important environmental factors that affect plant growth, and plants of different life forms have different responses mechanisms to environmental heterogeneity. The seedlings of the deciduous broad-leaved tree species *Quercus acutissima* Carruth. and the evergreen broad-leaved tree species *Phoebe bournei* (Hemsl.) Yang were selected as the research objects, and a total of 8 treatments were formed by setting 2 light gradients (the full light and 45% full light) and 4 fertilization gradients (no fertilization, the nitrogen and phosphorus supply ratio of 5, 15 and 45). In this paper, we study the effects of light, fertilization and their interaction on the biomass and leaf morphology,

基金项目:国家重点研发计划项目(2017YFC0505506, 2017YFC0505502);中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(CAFYBB2018ZB001-3)

收稿日期:2020-07-31; 修订日期:2021-02-03

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yumukui@caf.ac.cn

physiological and chemical properties of the *Quercus acutissima* and *Phoebe bournei*, and explore the relationship between leaf functional traits and plant biomass. The results showed that; (1) light, fertilization and their interaction had significant effects on photosynthetic gas exchange parameters (except for water use efficiency), chlorophyll fluorescence parameters, leaf morphology indicators (Un-including specific leaf area), unit mass leaf nitrogen content, and root shoot ratio. In addition, light and fertilization showed significant impacts on above ground biomass and total biomass ($P < 0.05$). (2) The treatment of full light significantly increased the total leaf area, aboveground biomass, underground biomass and total biomass of the *Q. acutissima* and *P. bournei* ($P < 0.05$), while the treatment of shading reduced the non-photochemical quenching coefficient, photosynthetic nitrogen-use efficiency and root shoot ratio, but increased the unit mass leaf nitrogen content. (3) In the full light treatment, fertilization significantly promoted the water use efficiency of the *Q. acutissima* and *P. bournei* ($P < 0.05$). In the shading treatment, the nitrogen and phosphorus supply ratio of 45 markedly increased the net photosynthetic rate and water use efficiency of the *Q. acutissima* and *P. bournei* ($P < 0.05$). (4) The *Q. acutissima* and *P. bournei* preferred resource acquisition strategies in the full light condition and preferred resource conservation strategies in shading condition. In the light and fertilization treatments, the total leaf area of the *Q. acutissima* and *P. bournei* were significantly positively correlated with aboveground biomass ($P < 0.05$). In short, the total leaf area was a stable indicator for predicting changes in the aboveground biomass of the seedlings of *Q. acutissima* and *P. bournei*. The fertilization was helpful to increase the ecological adaptability of the seedlings of *Q. acutissima* and *P. bournei*. in a low light environment.

Key Words: photosynthetic characteristics; chlorophyll fluorescence; leaf morphology; biomass; *Quercus acutissima* Carruth.; *Phoebe bournei* (Hemsl.) Yang

光是影响植物生长发育和形态建成必需的生态因子,叶片是植物接收光照的主要器官,也是植物进行光合作用和外界气体交换的重要场所^[1]。叶形态结构可直接反映植物对不同光环境的适应特征,叶功能性状与植物生长策略和植物对资源的利用能力具有紧密联系^[2]。研究表明林下充足光照环境中植物会提高光能利用率,增加光合产物,增大叶片生物量,倾向于资源获取策略;在弱光环境下植物往往表现出与之相反性状特征,生存策略转变为资源保守型^[3-4]。因此,了解不同光环境下植物叶功能性状的差异,有助于阐明树种个体生存策略机制。在森林生态系统中,幼苗比成年树种对环境因子(尤其是光照)更加敏感,且不同种类幼苗对光环境适应策略和能力的差异成为促进森林群落物种多样性的有效机制^[5]。徐飞等^[6]研究认为适度遮荫有利于麻栎和刺槐幼苗生长,而颜洪涛等^[7]对5种常绿木本幼苗的研究发现,所有植物总生物量和总氮磷积累均随光照的增强呈升高趋势。因此,理解不同生活型幼苗对不同光环境响应特性,对于森林生态系统的可持续管理、人促更新以及植被的生态恢复起着重要的作用^[8]。

氮和磷是控制陆地生态系统中植物生长和初级生产力的关键限制性营养元素^[9]。然而,人类活动加剧了化石燃料的大量燃烧和氮肥的过量使用,导致全球生态系统活性氮输入增加^[10]。同时,我国(尤以亚热带地区最为严重)已成为全球第三大氮沉降区^[11]。而磷主要来源于矿藏,相对于氮源是有限的,在许多生态系统中氮磷比正在逐渐增大,并可能加剧植物磷限制,从而导致植物表型的变化^[12-13]。但是人为磷添加,即适当降低氮磷供应比在一定程度上可提高土壤有效氮和有效磷的含量,改善植物的养分状况,增强植物在逆境胁迫下的生存能力^[14]。因此,氮磷施肥试验不仅可以阐明模拟全球变化(如氮磷比增加)对植物功能性状特性及生存策略的影响机制,而且可能会提高植物对环境异质性的适应能力。目前,氮磷施肥试验多集中于氮磷供应量的影响效应,对氮磷供应比例影响效应的研究较少,且相关研究多集中于草地生态系统,缺乏关于森林生态系统的相关研究^[15]。总之,光照和氮磷供应比会影响植物的生长,但是较少报道光照和氮磷供应比交互作用对植物生长的影响^[16]。

麻栎(*Quercus acutissima* Carruth.)作为重要的生物质能源和用材树种,在我国分布极为广泛,也是营造水土保持林的优良落叶阔叶树种。闽楠(*Phoebe bournei*(Hemsl.)Yang)是我国珍贵用材树种,兼具防风、防火和

固土等多种生态属性,也是中亚热带地区重点发展的常绿阔叶树种。我国亚热带地区以松杉等针叶人工林为主,尤其是大面积的人工纯林结构简单、生态系统综合效益较低,在现有针叶人工林内引入阔叶树种改善林分结构,对提高生态系统功能和效益具有重要意义^[17]。林木幼苗期对环境异质性变化较为敏感,直接影响林木早期成活及生长^[18]。因此,通过模拟控制试验,研究不同光照和不同氮磷供应比施肥(以下简称施肥)对麻栎和闽楠幼苗期叶功能性状及生物量影响,明确两种典型阔叶树种对异质环境的适应策略,为今后林分结构调控过程中树种选择和配置提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

试验开展于中国林科院亚热带林业研究所内虎山生态学试验基地(30°05'N, 119°57'E)。该地区属亚热带季风湿润气候,年均降水量 1415.7 mm,年均气温 16.4℃,年日照时数 1816 h,土壤类型主要为红黄壤。

1.2 试验材料 and 设计

选择生长状况基本一致的麻栎和闽楠 1 年生容器苗各 96 棵(由浙江省开化县林场提供,试验开始前麻栎和闽楠树高分别为(50.0±2.1) cm 和(13.3±1.8) cm,试验结束时麻栎和闽楠的树高范围是(51.5±7.3) — (115.5±1.6) cm 和(20.8±4.2) — (69.3±8.1) cm)进行盆栽实验。盆栽试验土按照生黄土:蛭石 4:1 的比例配制,土壤基本化学性质如下:pH 4.87,有机质 2.86 mg/kg,全氮 0.24 g/kg,全磷 0.11 g/kg,水解性氮 20.53 mg/kg,有效磷 0.51 mg/kg。每个花盆(35 cm×25 cm×15 cm)内装基质 3.5 kg。施肥所用氮肥和磷肥分别为硝酸铵(NH₄NO₃)和磷酸二氢钾(KH₂PO₄);采用 50%透光度的黑色尼龙遮荫网进行遮荫处理。

2019 年 3 月中旬,将麻栎和闽楠容器苗移栽到装有试验土的花盆,每盆一株。待常规管理及缓苗 30 d 后,将苗木置于温室大棚内。于 4 月中旬以及 5 月初分别进行光照和施肥试验。试验采用双因素(光照和施肥)随机区组设计,光照和施肥共 8 个处理,每个处理 12 盆苗木,共 192 盆苗木。其中,光照处理采用自然全光照和 45%全光照(由遮荫网下实测光强和自然全光照比值计算);施肥采用氮磷比 5,氮磷比 15 和氮磷比 45 三个典型梯度的处理方法^[19],并将不施肥处理作为对照(CK)。每个处理速效态氮肥含量均为 100 mg/kg,通过控制速效态磷肥含量形成 3 个氮磷比处理水平:5(NP5)、15(NP15)和 45(NP45)。将氮磷肥混合为水溶液(现配现用),在一个月内完成 5 次均等施肥试验,试验期间对所有苗木进行统一管理。

1.3 光合气体交换参数测定

于 2019 年 4 月中旬选择晴朗无云天(9:00—11:00)利用便携式光合测定仪 LI-6400 进行叶片气体交换参数的测定。测量时设定光照强度为 1000 μmol m⁻²s⁻¹(经测定,麻栎和闽楠均达到光饱和状态)。2019 年 10 月初于每个处理选择麻栎和闽楠幼苗(各 5 株)树冠中端展开的成熟健康叶片(各 3 片)进行净光合速率(Net photosynthetic rate, P_n)、蒸腾速率(Transpiration rate, T_r)、气孔导度(Stomatal conductance, G_s)、胞间 CO₂ 浓度(Intercellular CO₂ concentration, C_i)参数的测定,瞬时水分利用效率(Water use efficiency, WUE)=净光合速率/蒸腾速率。

1.4 叶绿素荧光参数测定

光合气体交换参数测定后,利用 PAM-2500 便携式脉冲调制荧光仪(WALZ, 德国)进行叶片叶绿素荧光特性的测定。测定前先对植株叶片进行 30 min 充分暗适应,测定的叶绿素荧光参数包括:最大光化学效率(Maximum photochemical efficiency of PSII, F_v/F_m)、实际光合效率(Actual photochemical efficiency of PS II, $Y(II)$)、调节性能量耗散的量子产额(Quantum yield of regulated energy losses, $Y(NPQ)$)、非调节性能量耗散的量子产额(Quantum yield of non-regulated energy losses, $Y(NO)$)、非光化学猝灭系数(Non-photochemical quenching coefficient, NPQ)、光化学猝灭系数(Photochemical quenching coefficient, qP)和电子传递速率(Electron transport rate, ETR)。

1.5 生物量和叶形态性状指标测定

2019 年 10 月中旬试验结束后,于每个处理中随机选取 6 棵平均木进行生物量和叶形态性状的测定。首

先,在每株苗木上随机选取 10 片健康完整的叶子用手持叶面积仪准确扫描和测量叶面积。并将扫描后的叶片、未扫描叶片、枝干以及地下所有根系于 65℃ 烘箱烘干至恒重并称重。比叶面积(Specific leaf area, SLA) = 扫描叶面积/扫描叶干重,叶干物质含量(Leaf dry matter content, LDMC) = 扫描叶干重/扫描叶饱和鲜重。同时计算地上生物量(Aboveground biomass, AGB)、地下生物量(Belowground biomass, BGB)、总生物量(Total biomass, TB) = 地上部生物量+地下部生物量、根冠比(Root shoot ratio, RSR) = 地下部生物量/地上部生物量,最后根据单株叶生物量计算单株总叶面积(Leaf area, LA)。

1.6 叶氮含量测定

将称取干重的叶片研碎,单位质量叶氮含量(Unit mass leaf nitrogen content, N_{mass})用浓硫酸-过氧化氢消煮-半微量凯氏定氮法测定。单位面积叶氮含量(Unit area leaf nitrogen content, N_{area}) = 单位质量叶氮含量 \times 10/比叶面积,光合氮利用效率(Photosynthetic nitrogen use efficiency, PNUE) = 净光合速率/单位面积叶氮含量。

1.7 数据处理方法

采用 SPSS 18.0 进行数据进行统计分析。首先,利用 Duncan 进行同一树种不同处理下相同指标的差异显著性检验($\alpha = 0.05$)。其次,通过一般线性模型量化树种、光照、施肥及其交互作用对叶功能性状和生物量的影响。最后,利用 PCA 和 Pearson 相关性法分析生物量和叶功能性状间关系。上述可视化分析均用 R (Version 3.6.3) 完成,表中数据为平均值 \pm 标准差(Mean \pm SD)。

2 结果与分析

2.1 光照和施肥对叶功能性状的影响

2.1.1 光合气体交换参数

与全光照处理相比,遮荫显著降低了麻栎 T_r 和闽楠 P_n ,显著增加了麻栎 WUE(表 1, $P < 0.05$)。全光照处理下麻栎的 P_n 、 G_s 和 C_i 随氮磷供应比的增大而显著升高($P < 0.05$),而遮荫处理仅 P_n 随氮磷比增大而增加。麻栎 G_s 、 T_r 、PNUE 在遮荫氮磷比 15 时最低,WUE 在全光照和遮荫下均在 CK 中最低;在全光照下,闽楠光合气体交换参数(除 T_r 外)均随氮磷比的增大而升高,而遮荫下,仅 P_n 和 PNUE 随氮磷比增大而增加。闽楠的 G_s 、 C_i 和 T_r 在遮荫氮磷比 15 时最低,而 WUE 和 PNUE 在氮磷比 5 时最低。此外,在全光照下,闽楠仅平均水分利用效率高于麻栎(增加了 1.9 倍)。而遮荫下,麻栎平均蒸腾速率和光合氮利用率分别是闽楠 1.8 倍和 2.4 倍。

2.1.2 叶绿素荧光参数

由表 2 可知,在全光照下,与 CK 相比,施肥显著增加了麻栎的 $Y(\text{II})$ 、 qP 和 ETR,同时也显著降低了 $Y(\text{NPQ})$ 和 NPQ($P < 0.05$)。在遮荫下,与 CK 相比,施肥显著降低了麻栎 qP 和 ETR($P < 0.05$);与全光照 CK 相比,施肥仅显著降低了闽楠 $Y(\text{NO})$,但在氮磷比 45 时显著增加了 NPQ 和 F_v/F_m ($P < 0.05$)。与遮荫 CK 相比,氮磷供应比 15 和 45 显著增加了闽楠 $Y(\text{NPQ})$ 和 $Y(\text{NO})$,但显著降低了 $Y(\text{II})$ 、 qP 和 ETR($P < 0.05$)。在所有处理中,麻栎 $Y(\text{II})$ 、 qP 和 ETR 均值都低于闽楠,其余指标差异较小。

2.1.3 叶形态性状及氮含量

与全光照处理相比,遮荫显著降低了麻栎 LA,但显著增加了 SLA 和 N_{mass} ($P < 0.05$)。在全光照处理中,与 CK 相比,施肥显著增加了麻栎 N_{mass} ($P < 0.05$),并在氮磷比 45 时达到最大值(表 3)。在遮荫处理中,施肥对麻栎叶形态性状及 N_{area} 的影响不显著($P > 0.05$);与全光照处理相比,遮荫显著降低了闽楠 LA($P < 0.05$)。在全光照处理中,与 CK 相比,施肥显著增加了闽楠 LA($P < 0.05$),对其余指标整体影响较小。在遮荫处理中,闽楠仅 LDMC 在氮磷比为 5 时显著低于 CK,其余指标在不同施肥处理间差异不显著($P > 0.05$)。此外,相同处理下,闽楠仅全光照下 N_{mass} 和遮荫下 N_{area} 整体高于麻栎。

表 1 光照和施肥处理下麻栎和闽楠的光合气体交换参数

Table 1 Photosynthetic gas exchange parameters in *Q. acutissima* and *P. bournei* under light and fertilization treatment

处理 Treatment	P_n / ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	G_s / ($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	C_i / ($\mu\text{mol/mol}$)	T_r / ($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	WUE/ ($\mu\text{mol}/\text{mmol}$)	PNUE/ ($\mu\text{mol g}^{-1}\text{s}^{-1}$)
QLCK	6.07±0.04d	0.11±0.00b	274.8±0.5b	4.50±0.01a	1.35±0.01e	6.67±1.17bc
QLNP5	6.35±0.21d	0.08±0.00c	243.5±1.0c	2.87±0.05b	2.21±0.04cd	6.49±0.05bc
QLNP15	8.01±0.17b	0.12±0.01b	285.8±11.3b	3.06±0.21b	2.63±0.23c	7.89±1.14ab
QLNP45	9.81±0.49a	0.22±0.01a	321.2±6.8a	4.33±0.20a	2.27±0.22cd	8.89±1.31a
QSCK	6.29±0.73d	0.10±0.03b	283.1±15.2b	3.25±0.76b	1.97±0.25d	6.46±0.88bc
QSNP5	5.66±1.10d	0.06±0.02d	223.3±16.1d	1.87±0.83c	3.24±0.75b	5.86±0.56c
QSNP15	6.20±0.03d	0.05±0.00d	238.6±0.6c	1.27±0.00c	4.89±0.02a	5.59±0.16c
QSNP45	7.24±0.01c	0.06±0.00d	217.0±0.4d	1.55±0.00c	4.68±0.01a	6.99±0.23bc
PLCK	5.24±0.04c	0.05±0.01c	199.8±20.2d	1.59±0.18ab	3.33±0.35d	4.22±0.48b
PLNP5	4.54±0.12d	0.04±0.00c	206.9±4.3cd	1.19±0.01c	3.82±0.10c	4.0±0.29bc
PLNP15	6.73±0.42b	0.06±0.00b	225.8±10.8abc	1.68±0.03a	4.00±0.18bc	4.75±0.60b
PLNP45	7.72±0.19a	0.08±0.01a	240.8±7.5ab	1.42±0.12b	5.47±0.33a	8.02±2.03a
PSCK	4.08±0.18e	0.04±0.01c	231.7±13.5ab	1.43±0.19b	2.89±0.39e	3.23±0.15bc
PSNP5	3.34±0.36f	0.04±0.01cd	246.0±26.51a	1.18±0.15c	2.88±0.46e	2.52±0.24c
PSNP15	4.44±0.04de	0.03±0.00d	201.8±1.6d	0.80±0.00d	5.57±0.04a	3.30±0.23bc
PSNP45	4.62±0.31d	0.04±0.00c	215.0±1.4bcd	1.06±0.07c	4.39±0.01b	3.74±0.37bc

P_n : 净光合速率 Net photosynthetic rate; G_s : 气孔导度 Stomatal conductance; C_i : 胞间 CO_2 浓度 Intercellular CO_2 concentration; T_r : 蒸腾速率 Transpiration rate; WUE: 水分利用效率 Water use efficiency; PNUE: 光合氮利用率 Photosynthetic nitrogen use efficiency; QL: 麻栎全光照, *Quercus acutissima*+Light; QS: 麻栎遮荫, *Q. acutissima*+Shading; PL: 闽楠全光照, *Phoebe bournei*+Light; PS: 闽楠遮荫 *P. bournei*+Shading; CK: 对照 Control; NP5: 氮磷供应比为 5 Nitrogen and phosphorus supply ratio of 5; NP15: 氮磷供应比为 15 Nitrogen and phosphorus supply ratio of 15; NP45: 氮磷供应比为 45 Nitrogen and phosphorus supply ratio of 45; 表中不同小写字母表示相同树种同一指标在不同处理间差异显著 ($P<0.05$)

表 2 光照和施肥处理下麻栎和闽楠的叶绿素荧光参数

Table 2 Chlorophyll fluorescence parameters in *Q. acutissima* and *P. bournei* under light and fertilization treatment

处理 Treatment	Y(II)	Y(NPQ)	Y(NO)	NPQ	qP	ETR	F_v/F_m
QLCK	0.10±0.01f	0.62±0.01a	0.28±0.001e	2.23±0.04a	0.21±0.03f	8.20±0.89f	0.75±0.03c
QLNP5	0.18±0.01d	0.49±0.02b	0.33±0.01cd	1.49±0.10c	0.32±0.01d	15.10±0.8d	0.77±0.01abc
QLNP15	0.30±0.01a	0.44±0.01d	0.26±0.01e	1.70±0.03b	0.53±0.01a	24.90±0.5a	0.77±0.01abc
QLNP45	0.27±0.01b	0.46±0.01cd	0.27±0.01e	1.70±0.10b	0.46±0.02b	22.40±0.7b	0.79±0.01a
QSCK	0.21±0.01c	0.44±0.02d	0.35±0.03c	1.27±0.14d	0.35±0.02b	17.60±0.5c	0.77±0.01bc
QSNP5	0.20±0.01c	0.47±0.01bc	0.33±0.01d	1.44±0.03c	0.34±0.01cd	16.70±0.3c	0.78±0.01ab
QSNP15	0.14±0.01e	0.45±0.02cd	0.41±0.01a	1.10±0.06e	0.23±0.02f	11.70±0.5e	0.77±0.01abc
QSNP45	0.17±0.01d	0.45±0.01cd	0.37±0.01b	1.22±0.04de	0.27±0.01e	14.40±0.3d	0.79±0.01a
PLCK	0.25±0.01a	0.42±0.02bc	0.33±0.02c	1.30±0.11bcd	0.43±0.01ab	20.80±0.4ab	0.77±0.01de
PLNP5	0.29±0.04a	0.42±0.03bc	0.29±0.01e	1.42±0.07abc	0.51±0.09a	23.80±3.4a	0.76±0.02e
PLNP15	0.24±0.04ab	0.45±0.04bc	0.31±0.01de	1.45±0.08ab	0.43±0.08ab	20.30±3.6ab	0.77±0.01de
PLNP45	0.28±0.03a	0.43±0.03bc	0.29±0.01e	1.49±0.15a	0.47±0.04a	22.90±2.6a	0.78±0.01bc
PSCK	0.28±0.03a	0.41±0.02c	0.32±0.01cd	1.26±0.05cd	0.44±0.05a	22.90±2.8a	0.79±0.01ab
PSNP5	0.26±0.01a	0.40±0.01c	0.34±0.01bc	1.18±0.02d	0.43±0.01ab	21.40±0.6a	0.77±0.01cd
PSNP15	0.12±0.01c	0.51±0.01a	0.37±0.01a	1.39±0.07abc	0.20±0.02c	10.20±0.8c	0.79±0.01a
PSNP45	0.20±0.02b	0.45±0.01b	0.35±0.01b	1.30±0.01bcd	0.34±0.03b	16.90±1.4b	0.78±0.01cd

Y(II): 实际光合效率 Actual photochemical efficiency of PS II; Y(NPQ): 调节性能量耗散的量子产额 Quantum yield of regulated energy losses; Y(NO): 非调节性能量耗散的量子产额 Quantum yield of non-regulated energy losses; NPQ: 非光化学猝灭系数 Non-photochemical quenching coefficient; qP: 光化学猝灭系数 Photochemical quenching coefficient; ETR: 电子传递速率 Electron transport rate; F_v/F_m : 最大光化学效率 Maximum photochemical efficiency of PSII; 表中不同小写字母表示相同树种同一指标在不同处理间差异显著 ($P<0.05$)

表 3 光照和施肥处理下麻栎和闽楠的生物量和叶形态性状及氮含量

处理 Treatment	LA/cm ²	LDMC/ (g/g)	SLA/ (cm ² /g)	N _{mass} / (mg/g)	N _{area} / (g/m ²)	AGB/g	BGB/g	TB/g	RSR
QLCK	1619.8±572.5b	0.40±0.04a	164.8±51.0b	11.1±1.0e	0.93±0.17a	28.10±5.4b	35.70±5.2a	63.50±9.5b	1.29±0.14a
QLNP5	2086.9±437.1ab	0.40±0.03a	164.0±12.3b	15.9±0.6d	0.99±0.01a	39.60±8.9a	30.30±1.8b	72.80±6.3ab	0.72±0.10b
QLNP15	1852.5±454.5ab	0.41±0.01a	169.1±13.9b	16.9±1.5cd	1.04±0.17a	39.40±3.5a	28.40±6.1b	68.60±4.2ab	0.72±0.20b
QLNP45	2187.8±392.2a	0.37±0.04a	168.9±9.6b	18.3±1.0c	1.13±0.13a	42.30±6.7a	26.70±0.7b	73.20±3.1a	0.58±0.02c
QSCCK	927.7±190.7d	0.37±0.02a	235.2±45.6a	23.8±0.8b	0.94±0.07a	10.40±2.5c	3.50±1.2c	13.40±3.6c	0.36±0.11e
QSNP5	1177.4±173.3cd	0.39±0.03a	235.4±11.0a	24.4±0.8ab	1.02±0.07a	14.08±2.4c	5.80±1.8c	20.60±3.8c	0.39±0.09e
QSNP15	1276.3±530.7c	0.37±0.03a	228.2±12.4a	25.7±0.6a	1.11±0.03a	13.50±2.1c	5.06±1.52c	18.50±3.1c	0.38±0.11e
QSNP45	944.8±133.9d	0.38±0.04a	225.5±14.6a	24.1±0.9b	1.04±0.03a	14.50±1.6c	7.01±1.59c	21.50±2.7c	0.48±0.10e
PLCK	899.4±278.7b	0.41±0.03ab	145.2±5.7c	18.1±1.1cd	1.26±0.14ab	11.80±0.9c	2.49±0.72b	14.70±0.7b	0.25±0.04a
PLNP5	1416.8±404.8a	0.38±0.05bc	151.4±11.2bc	17.9±1.0d	1.15±0.11ab	13.20±1.3bc	3.94±1.00a	16.70±1.9a	0.26±0.05a
PLNP15	1197.9±292.5a	0.44±0.02a	152.2±15.9bc	20.0±2.8bc	1.42±0.29a	14.60±2.7ab	4.02±1.19a	18.60±3.9a	0.27±0.04a
PLNP45	1356.6±322.9a	0.38±0.04bc	177.4±29.8abc	18.5±0.5cd	0.99±0.21c	15.70±2.0a	3.66±0.58a	19.30±2.1a	0.24±0.05a
PSCK	357.9±38.8c	0.37±0.04bc	169.3±11.0ab	22.1±1.3a	1.25±0.02ab	2.96±0.33d	0.64±0.16c	3.60±0.4-6c	0.21±0.04a
PSNP5	375.3±59.8c	0.31±0.05d	154.7±15.8bc	22.4±0.8a	1.36±0.07a	3.01±0.45d	0.69±0.07c	3.78±0.50c	0.23±0.03a
PSNP15	475.1±92.0c	0.35±0.03cd	157.7±23.7abc	20.6±0.4ab	1.34±0.10a	4.41±0.53d	1.06±0.23c	5.47±0.70c	0.24±0.04a
PSNP45	447.9±94.2c	0.35±0.05cd	152.5±14.9bc	20.4±0.6ab	1.25±0.07ab	4.58±0.36d	1.04±0.18c	5.62±0.39c	0.23±0.05a

LA: 叶面积 Leaf area; LDMC: 叶干物质含量 Leaf dry matter content; SLA: 比叶面积 Specific leaf area; N_{mass}: 单位质量叶氮含量 Unit mass leaf nitrogen content; N_{area}: 单位面积叶氮含量 Unit area leaf nitrogen content; AGB: 地上生物量 Aboveground biomass; BGB: 地下生物量 Belowground biomass; TB: 总生物量 Total biomass; RSR: 根冠比 Root shoot ratio. 表中不同小写字母表示相同树种同一指标在不同处理间差异显著(P<0.05)

2.2 光照和施肥对生物量的影响

如表 3 所示,与全光照处理相比,遮荫显著降低了麻栎 AGB、BGB 和 TB 及 RSR(P<0.05)。在全光照处理中,与 CK 相比,施肥显著增加了麻栎 AGB,并在氮磷比 45 时值最高,同时显著降低了 BGB 和 RSR(P<0.05)。在遮荫处理中,施肥处理对麻栎生物量的影响不显著(P>0.05);与全光照处理相比,遮荫显著降低了闽楠 AGB、BGB 和 TB(P<0.05)。与全光照 CK 相比,施肥显著增加了全光照闽楠 BGB 和 TB(P<0.05),其余指标差异较小。在遮荫处理中,闽楠生物量指标在不同施肥处理中无显著差异(P>0.05)。此外,相同处理下,麻栎生物量指标均高于闽楠。

2.3 树种、光照和施肥及其交互作用对生物量和叶功能性状的影响

从图 1 可知,树种和施肥对光合气体交换参数均具有显著影响,两因子累计解释量占总变异量的 23.4%—62.4%,此外,光照和施肥×光照处理显著影响 P_n、G_s、C_i、T_r和 PNUE (P<0.05);施肥、光照及施肥×光照对叶绿素荧光参数影响显著(P<0.05),对 Y(NO)和 NPQ 方差解释量分别为 54.8%和 36.6%,施肥是影响 F_v/F_m的主导因子(方差解释量为 15.2%);LA、LDMC 和 N_{mass} 均受光照和施肥(光照为主)的显著影响(P<0.05),而 SLA 和 N_{area} 主要受树种影响;光照是影响生物量指标(除 RSR 外)的主要因子,光照和树种对 AGB、BGB 和 TB 的方差累计解释量分别为 82.5%、72.0%和 81.1%,而 RSR 主要由树种影响,其次是光照。

2.4 生物量和叶功能性状间关系

由 PCA 分析可知,麻栎和闽楠两主成分轴累计解释率分别为 77.1%和 71.9%,其中,全光照和遮荫处理在 PC1 轴上显著分离。麻栎 SLA、N_{mass}、Y(NO)和 WUE 集中分布在遮荫处理中,而其余指标均分布在 PC2 轴左侧,且生物量指标和 T_r、LA 以及 NPQ 关系紧密(图 2a);闽楠 PNUE、P_n、LA 与生物量指标关系更为紧密,且集中分布在光照处理中(图 2b)。由 Pearson 相关性分析可知,在全光照处理中(图 2c),麻栎 AGB 与 LA、Y(II)和 ETR 显著正相关,与 Y(NPQ)和 NPQ 显著负相关(P<0.05)。麻栎 RSR 与 NPQ 显著正相关,却与 LA 和 P_n 显著负相关(P<0.05)。在遮荫处理中(图 2d),C_i与生物量指标均显著负相关,BGB、TB 与 F_v/F_m显著正相关,AGB 与 LA 显著正相关(P<0.05)。在全光照处理中(图 2e),闽楠 AGB 与大部分光合气体交换参数和 LA

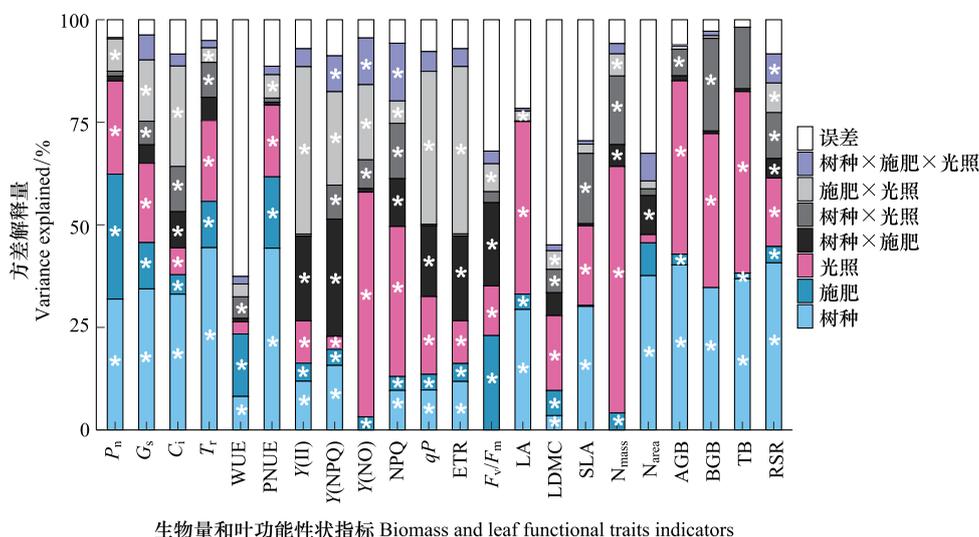


图 1 树种、施肥和光照及其交互作用对麻栎和闽楠生物量及叶功能性状的变异的解释量

Fig.1 The explained variance of tree species, fertilization, light and their interaction on biomass and leaf functional traits in *Q. acutissima* and *P. bournei*

P_n : 净光合速率 Net photosynthetic rate; G_s : 气孔导度 Stomatal conductance; C_i : 胞间 CO_2 浓度 Intercellular CO_2 concentration; T_r : 蒸腾速率 Transpiration rate; WUE: 水分利用效率 Water use efficiency; PNUE: 光合氮利用率 Photosynthetic nitrogen use efficiency; $Y(II)$: 实际光合效率 Actual photochemical efficiency of PS II; $Y(NPQ)$: 调节性能量耗散的量子产额 Quantum yield of regulated energy losses; $Y(NO)$: 非调节性能量耗散的量子产额 Quantum yield of non-regulated energy losses; NPQ: 非光化学猝灭系数 Non-photochemical quenching coefficient; qP : 光化学猝灭系数 Photochemical quenching coefficient; ETR: 电子传递速率 Electron transport rate; F_v/F_m : 最大光化学效率 Maximum photochemical efficiency of PSII; LA: 叶面积 Leaf area; LDMC: 叶干物质含量 Leaf dry matter content; SLA: 比叶面积 Specific leaf area; N_{mass} : 单位质量叶氮含量 Unit mass leaf nitrogen content; N_{area} : 单位面积叶氮含量 Unit area leaf nitrogen content; AGB: 地上生物量 Aboveground biomass; BGB: 地下生物量 Belowground biomass; TB: 总生物量 Total biomass; RSR: 根冠比 Root shoot ratio; * $P < 0.05$

正相关, BGB 与部分叶绿素荧光参数和 LA 正相关, TB 与 C_i 和 WUE 显著正相关 ($P < 0.05$)。在遮荫处理中 (图 2f), 闽楠 AGB、BGB 和 TB 与 LA 显著正相关, 而 BGB、TB 和 RSR 与 SLA 和 N_{mass} 均显著负相关 ($P < 0.05$)。

3 讨论

光合作用是植物生长发育最重要的生理过程, 受自然环境条件如光照和土壤养分异质性的影响^[5]。本研究发现, 遮荫仅显著影响了麻栎 WUE、 T_r 和闽楠 P_n , 尤其对闽楠光合气体交换参数的整体影响较小。说明麻栎和闽楠在遮荫环境下具有较强的光合生理适应能力, 其中, 闽楠在弱光环境下可能具有更稳定的光合能力或更强的生理调节能力^[20]。叶片 P_n 可反应植物的光合能力, 进而决定植物的生产力^[21]。通过线性回归分析发现树种和施肥对 P_n 方差累计解释量超过 60%。在相同光照处理下, 麻栎 P_n 、 G_s 、 C_i 和 T_r 普遍高于闽楠, 而 G_s 的增大会增加植物对 C_i 的吸收与储存, 从而增加植物光合作用底物。类似的, T_r 增大会使得光合产物输出加快, 通过反馈促进, 来提高麻栎光合效能^[22]。此外, 麻栎和闽楠 P_n 随氮磷供应比增大而升高, 并在氮 (100 mg/kg) 磷 (2.2 mg/kg) 比 45 时达到最大值, 而袁义福^[23] 研究发现麻栎 P_n 在氮 (1350 mg/kg) 磷 (90 mg/kg) 比 15 时值最高, 研究结果的差异可能是由氮磷供应量的不同导致的, 但具体原因有待于进一步试验验证。PNUE 是描述植物叶片养分利用、生理特性和生存策略的重要指标。本研究发现树种是影响 PNUE 最重要的因子, 且常绿树种闽楠表现出较低的 PNUE, 但低 PNUE 树种在土壤贫瘠或者低温环境中往往更占优势^[24]。WUE 可反映植物对环境的适应能力, 高 WUE 意味着植物具有低耗水、高生产率和抗性强的特征^[25]。本文发现施肥、树种以及树种×光照对 WUE 均有显著影响。与不施肥处理相比, 施肥显著增加了麻栎和闽楠 WUE,

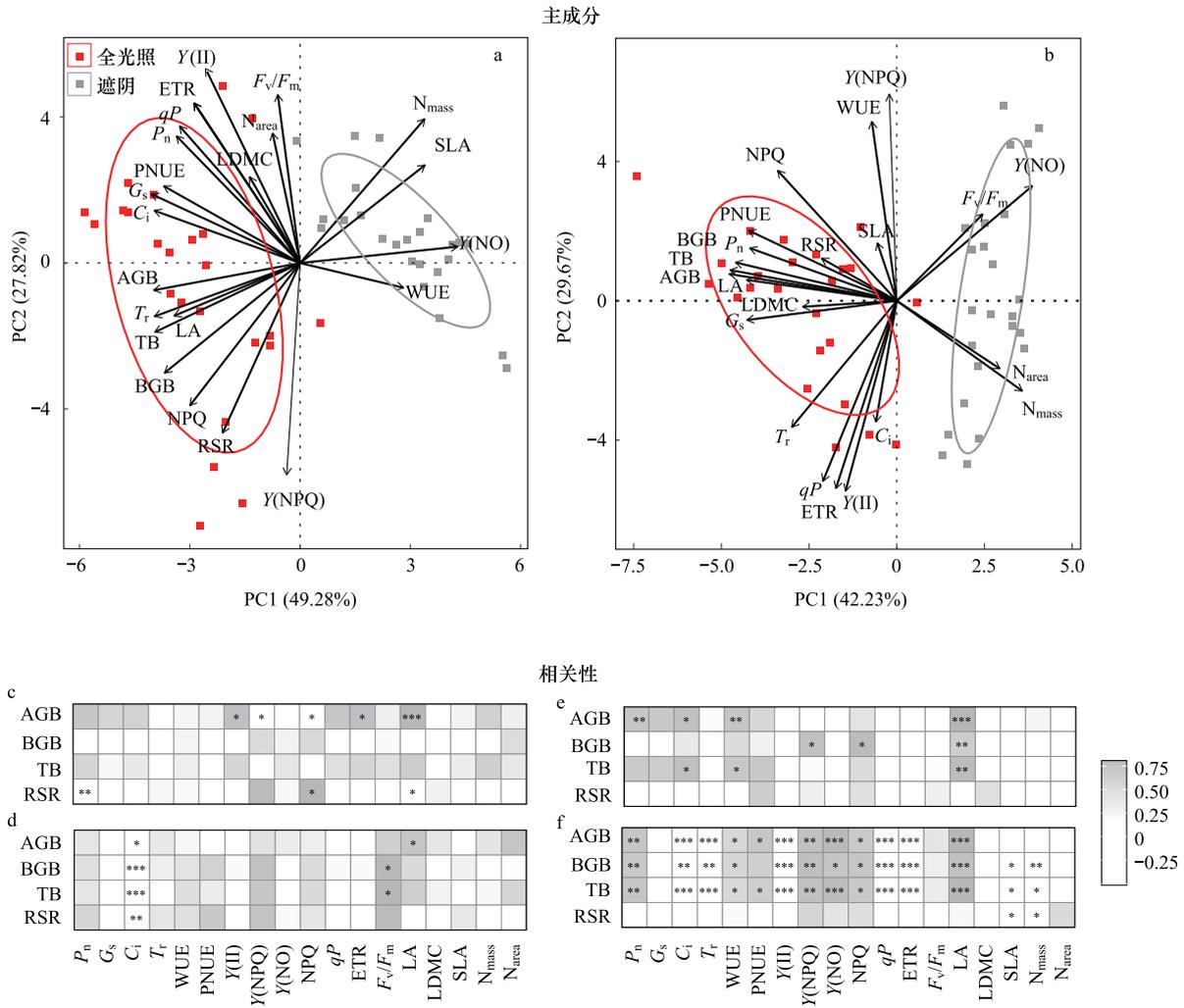


图2 麻栎、闽楠生物量和叶功能性状间的主成分及相关性分析

Fig.2 The correlation and principal component analysis among plant biomass and leaf functional traits in *Q. acutissima* and *P. bournei*

* P < 0.05, ** P < 0.01, *** P < 0.001

普遍在氮磷比 15 时达到最大值,这与施肥下 T_r 的变化趋势基本一致(表 1)。同理,本文发现遮荫处理中只有麻栎 WUE 显著高于其全光照处理,主要归因于遮荫下麻栎 P_n 的不显著变化及 T_r 的显著降低导致了 WUE 增大,且 G_s 的降低在一定程度上也减少了水分散失,从而间接提高了 WUE^[26]。这些结果说明 T_r 可能是调控施肥和光照处理下麻栎和闽楠 WUE 变化的关键因子。此外,无论在光照还是遮荫条件下,闽楠 WUE 均值都高于麻栎,说明与麻栎相比,闽楠在林下复杂光环境中可能表现出较高的水分利用效率,从而提高自身的竞争及生存力,这与廖德宝等^[27] 研究结果一致,即常绿阔叶树比落叶阔叶树表现出更高的水分利用效率。

叶绿素荧光与光合作用密切相关,常用来检测光合机构对环境变化的响应^[28]。本研究发现,遮荫对麻栎和闽楠叶绿素荧光特性的影响较小,表明不同光环境下麻栎和闽楠光合机构稳定性较高。与全光照不施肥处理相比,施肥显著增加麻栎 Y(II)、qP 和 ETR,同时显著降低 Y(NPQ) 和 NPQ,说明施肥提高了麻栎光能转化效率和电子传递活性,进而提高了 PSII 活性^[29]。此外,全光照下麻栎 Y(II)、qP 和 ETR 在氮磷比 15 和 45 时均显著高于氮磷比 5,即较高氮磷比施肥有利于全光照下麻栎光能利用率的提高,此时叶片光化学效率可能主要由氮的有效性影响^[30]。然而, Y(II)、qP 和 ETR 在遮荫且氮磷比 5 时均显著高于相同处理下氮磷比 15 和 45, NPQ 则表现出相反的趋势。说明在低氮磷比施肥处理下,麻栎叶片倾向于将吸收的光能主要用于光化

学传递,并在光照不足情况下通过调整光合机构来提高光能捕获量和电子传递速率,而磷供应的相对增加可能是驱动遮荫下麻栎光合结构活性的主要动力^[31]。对闽楠而言,全光照氮磷供应比45处理显著降低闽楠 $Y(NO)$,但显著提高NPQ;遮荫氮磷供应比45处理显著降低闽楠 $Y(II)$ 、 qP 和ETR,但显著提高 $Y(NPQ)$ 和 $Y(NO)$,这可能是闽楠对不同光环境及氮磷比失衡的一种适应策略,即通过合理分配叶片吸收的光能,从而维持光合作用的正常进行和实现叶片的自我保护^[32]。 F_v/F_m 是PSII反应中心利用光能的最大能力,在非胁迫条件下叶片 F_v/F_m 一般介于0.75—0.85^[33]。麻栎和闽楠在光照和施肥处理中 F_v/F_m 的变化范围为0.75—0.79,然而,施福军^[34]等人研究发现全光照及单一氮肥添加下闽楠幼苗 F_v/F_m 均低于0.75,结果的差异可能是由于施肥方式的不同造成的,同时说明氮磷比配施可能更有利于维持苗木光合生理机构的稳定性。此外,测定季节及苗木年龄也会影响试验结果,其具体原因有待进一步研究。

叶形态和化学性状可反应植物的资源利用策略及其对生存环境的适应能力。本研究发现,光照处理和树种类型主要影响叶形态性状和叶氮含量,其中,光照对叶形态指标的影响效应远高于施肥效应(图1)。此外,与不施肥处理相比,施肥仅显著增加了麻栎 N_{mass} 和闽楠LA,而光照处理显著影响了麻栎LA、SLA和 N_{mass} 以及闽楠LA,说明麻栎和闽楠幼苗对光照变化敏感度高于施肥处理,这与武高林等^[35]的研究结果一致,即光照异质性对植物幼苗叶形态性状的影响高于养分异质性。尽管如此,施肥处理下麻栎和闽楠LA均高于不施肥处理,说明施肥在一定程度上可增大LA,进而积累更多光合产物^[36],这也符合本文 P_n 的变化趋势。与全光照处理相比,遮荫显著提高了麻栎SLA,高SLA可以使麻栎在弱光环境下获得更多的光能,增强麻栎的存活能力^[32]。闽楠SLA在光照处理中(尤其在遮荫下)远低于麻栎,说明闽楠的耐荫性要高于麻栎^[37]。此外,遮荫下麻栎和闽楠 N_{mass} 的升高(相比于全光照处理),说明营养元素氮在叶片光合结构投资较多,这有利于树种加快生长以竞争林下有限光资源^[38]。

生物量是反映植物生长和生产力的一个重要内容,植物通过改变生物量及根冠比来适应光照或养分环境的变化^[39]。本研究发现麻栎通过降低根冠比的策略来适应光照和养分异质性环境,如此以获取更多的光照资源,提高自身竞争力。但是麻栎在光照和施肥处理中采取了不同的生长策略,与全光照相比,遮荫虽然显著降低了麻栎地上、地下及总生物量,但为适应弱光环境及权衡总生物量的适合度麻栎倾向于降低地下生物量分配来维持地上器官生长优势;与全光照不施肥处理相比,施肥处理中麻栎采取了降低地下生物量以及提高地上生物量来减小根冠比的生态策略。相反,闽楠在所有处理中根冠比均无显著变化,这与闽楠自身生物量分配可塑性低有关^[39]。除了植物自身特异性差异影响之外,光照和施肥及其交互作用也表现出对生物量指标的显著影响(图1)。麻栎和闽楠对不同光环境采取了相似的生存策略,即全光照条件下,两树种通过快速资源获取策略,积累了更多生物量,而在遮荫条件下采取了缓慢资源获取的保守型策略,积累了较少的生物量,该结果符合Toledo-Aceves等^[40]关于不同光环境下植物生物量分配规律。此外,通过PCA以及Pearson相关性分析发现,LA可作为不同光环境下植物生物量变化的预测因子,同时LA也是氮磷比施肥处理中驱动麻栎AGB及闽楠AGB、BGB和TB变化的关键形态指标。全光照下植物单株总叶面积的增加,会增加其受光面积及光合产物的积累,从而提高植株的地上、地下及整体生产力^[36]。但是随着施肥梯度的变化,与闽楠相比,麻栎总叶面积和生物量(除AGB外)间关系可能逐渐解耦(图2c和2d),说明麻栎叶性状和生物量关联性受施肥处理影响较大。此外,本文发现施肥处理组中不同光环境下麻栎生物量指标和叶功能性状间显著相关关系要远少于闽楠,尤其是遮荫处理中闽楠(图2e和2f),说明氮磷比施肥会促进闽楠在弱光环境下表现出更加稳定且多元化的适应策略来调控生产力^[41]。

4 结论

本文重点分析了光照和施肥及其交互处理下麻栎和闽楠幼苗生物量和叶功能性状的响应特性,以及生物量与叶功能性状间的关联性,主要结论如下:(1)麻栎和闽楠的生长对光照异质性更加敏感,并采取了相似的生长适应策略。但在弱光环境下,闽楠表现出更为多元化且稳定的生长适应策略。(2)光照或遮荫下施肥对

麻栎和闽楠总生物量均具有一定的促进作用。(3)单株总叶面积是麻栎和闽楠地上生物量变化的重要指示指标,即可间接借助易测的叶面积代替硬性状(如光合生理、元素含量等)来筛选具有较高生产力的树种。总之,麻栎和闽楠幼苗均可在较复杂的光照和养分条件下生存,通过适当增加光照(如林分结构优化和调控)和施肥(如施加含有较高氮磷比例的林产有机物料)可以提高麻栎和闽楠幼苗的生存力、竞争力和生产力。这为林下复杂光环境和养分条件下引入树种的筛选、配置及幼苗期管理提供了理论依据。但鉴于本研究局限于大棚控制实验,相关结论及发现需要更多研究来确定其可靠性和实用性。

参考文献 (References):

- [1] 赵晶. 温度和光照对两种栎属植物幼苗叶形态与结构性状的影响[D]. 济南: 山东大学, 2013.
- [2] 王玉平, 陶建平, 刘晋仙, 何泽. 不同光环境下6种常绿阔叶林树种苗期的叶片功能性状. 林业科学, 2012, 48(11): 23-29.
- [3] 张书娜. 光照和施肥对林冠下珍贵阔叶树种人工更新的影响[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2015.
- [4] 许沼山, 黄海侠, 史青茹, 杨晓东, 周刘丽, 赵延涛, 张晴晴, 阎恩荣. 浙东常绿阔叶林植物功能性状对土壤含水量变化的响应. 植物生态学报, 2015, 39(9): 857-866.
- [5] 徐楠楠. 水分、光照和氮沉降对五种暖温带典型乔木幼苗生理生态学特性的影响[D]. 济南: 山东大学, 2015.
- [6] 徐飞, 郭卫华, 徐伟红, 王仁卿. 不同光环境对麻栎和刺槐幼苗生长和光合特征的影响. 生态学报, 2010, 30(12): 3098-3107.
- [7] 颜洪涛, 虞木奎, 成向荣. 光照强度变化对5种耐阴植物氮磷养分含量、分配以及限制状况的影响. 植物生态学报, 2017, 41(5): 559-569.
- [8] 韩有志, 王政权. 森林更新与空间异质性. 应用生态学报, 2002, 13(5): 615-619.
- [9] Elser J J, Bracken M E S, Cleland E E, Gruner D S, Harpole W S, Hillebrand H, Ngai J T, Seabloom E W, Shurin J B, Smith J E. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. Ecology Letters, 2007, 10(12): 1135-1142.
- [10] Liu X J, Zhang Y, Han W X, Tang A H, Shen J L, Cui Z L, Vitousek P, Erisman J W, Goulding K, Christie P, Fangmeier A, Zhang F S. Enhanced nitrogen deposition over China. Nature, 2013, 494(7438): 459-462.
- [11] Zheng X H, Fu C B, Xu X K, Yan X D, Huang Y, Han S H, Hu F, Chen G X. The Asian nitrogen cycle case study. AMBIO: A Journal of the Human Environment, 2002, 31(2): 79-87.
- [12] Vitousek P M, Porder S, Houlton B Z, Chadwick O A. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen - phosphorus interactions. Ecological Applications, 2010, 20(1): 5-15.
- [13] Yuan Y F, Guo W H, Ding W J, Du N, Luo Y J, Liu J, Xu F, Wang R Q. Competitive interaction between the exotic plant *Rhus typhina* L. and the native tree *Quercus acutissima* Carr. in Northern China under different soil N: P ratios. Plant and Soil, 2013, 372(1/2): 389-400.
- [14] 黄菊莹, 余海龙, 王丽丽, 马凯博, 康扬眉, 杜雅仙. 不同氮磷比处理对甘草生长与生态化学计量特征的影响. 植物生态学报, 2017, 41(3): 325-336.
- [15] 罗玉洁. 光照和氮沉降对外来植物刺槐、火炬树及三种本地植物的生长和种间关系的影响[D]. 济南: 山东大学, 2015.
- [16] 王素梅. 光照和氮、磷的复合作用对苦草生长和生理的影响[D]. 广州: 华南理工大学, 2010.
- [17] Xu H D, Yuan H J, Yu M K, Cheng X R. Large macroaggregate properties are sensitive to the conversion of pure plantation to uneven-aged mixed plantations. Catena, 2020, 194: 104724.
- [18] 徐海东, 查美琴, 成向荣, 汤胜, 周恒发, 虞木奎. 林下引入耐阴树种功能性状特征及其与生长的关系. 生态学报, 2020, 40(19): 6948-6957.
- [19] Venterink H O, Gusewell S. Competitive interactions between two meadow grasses under nitrogen and phosphorus limitation. Functional Ecology, 2010, 24(4): 877-886.
- [20] 霍常富, 孙海龙, 王政权, 范志强, 赵晓敏. 光照和氮营养对水曲柳苗木光合特性的影响. 生态学杂志, 2008, 27(8): 1255-1261.
- [21] Tartachnyk I I, Blanke M M. Effect of delayed fruit harvest on photosynthesis, transpiration and nutrient remobilization of apple leaves. New Phytologist, 2004, 164(3): 441-450.
- [22] 闫小莉, 王德炉. 不同类型土壤栽培对苦丁茶树叶片生长和光合特性的影响. 生态学报, 2019, 39(19): 7208-7217.
- [23] 袁义福. 不同氮磷比条件对外来种火炬树与本地种麻栎、荆条的种间关系的影响[D]. 济南: 山东大学, 2014.
- [24] 白坤栋, 蒋得斌, 万贤崇. 广西猫儿山不同海拔常绿树种和落叶树种光合速率与氮的关系. 生态学报, 2013, 33(16): 4930-4938.
- [25] 熊伟, 王彦辉, 于澎涛. 树木水分利用效率研究综述. 生态学杂志, 2005, 24(4): 417-421.
- [26] Brodribb T J, Jordan G J. Internal coordination between hydraulics and stomatal control in leaves. Plant, Cell & Environment, 2008, 31(11):

1557-1564.

- [27] 廖德宝, 白坤栋, 曹坤芳, 蒋得斌. 广西猫儿山中山森林共生的常绿和落叶阔叶树光合特性的季节变化. 热带亚热带植物学报, 2008, 16(3): 205-211.
- [28] Baker N R, Rosenqvist E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies; an examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(403): 1607-1621.
- [29] 王好运, 吴峰, 朱小坤, 谢维斌. 叶型对马尾松幼苗生长及叶绿素荧光特征的影响. 林业科学, 2019, 55(3): 183-192.
- [30] 郭盛磊, 阎秀峰, 白冰, 于爽. 落叶松幼苗光合特性对氮和磷缺乏的响应. 应用生态学报, 2005, 16(4): 589-594.
- [31] 王雪梅, 刘泉, 闫帮国, 赵广, 刘刚才. 干热河谷车桑子光合生理特性对氮磷添加的响应. 生态学报, 2019, 39(22): 8615-8629.
- [32] 李群, 赵成章, 赵连春, 王继伟, 文军. 秦王川盐沼湿地芦苇叶片比叶面积与光合效率的关联分析. 生态学报, 2019, 39(19): 7124-7133.
- [33] Granda E, Scoffoni C, Rubio-Casal A E, Sack L, Valladares F. Leaf and stem physiological responses to summer and winter extremes of woody species across temperate ecosystems. *Oikos*, 2014, 123(11): 1281-1290.
- [34] 施福军, 粟春青, 韦艺, 郭品湘, 王凌晖, 滕维超. 光氮互作对闽楠幼苗叶片光合生理特性的影响. 西北植物学报, 2020, 40(4): 667-675.
- [35] 武高林, 陈敏, 杜国祯. 三种高寒植物幼苗生物量分配及性状特征对光照和养分的响应. 生态学报, 2010, 30(1): 60-66.
- [36] 成向荣, 周俊宏, 陈永辉, 武克壮, 虞木奎. 山榧子幼苗表型可塑性对不同光环境的响应. 江西农业大学学报, 2016, 38(1): 180-186.
- [37] Poorter H, Niinemets Ü, Ntagkas N, Siebenkäs A, Mäenpää M, Matsubara S, Pons T. A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole plant performance. *New Phytologist*, 2019, 223(3): 1073-1105.
- [38] 陈静, 庄立会, 沐建华, 周建松. 云南文山石漠化区车桑子叶脉密度与叶氮含量关系对生境的响应. 生态学报, 2020, 40(11): 3706-3714.
- [39] 王振兴, 朱锦懋, 王健, 汪滢, 卢钰茜, 郑群瑞. 闽楠幼树光合特性及生物量分配对光环境的响应. 生态学报, 2012, 32(12): 3841-3848.
- [40] Toledo-Aceves T, Swaine M D. Biomass allocation and photosynthetic responses of lianas and pioneer tree seedlings to light. *Acta Oecologica*, 2008, 34(1): 38-49.
- [41] He N P, Li Y, Liu C C, Xu L, Li M X, Zhang J H, He J S, Tang Z Y, Han X G, Ye Q, Xiao C W, Yu Q, Liu S R, Sun W, Niu S L, Li S G, Sack L, Yu G R. Plant trait networks: improved resolution of the dimensionality of adaptation. *Trends in Ecology & Evolution*, 2020, 35(10): 908-918.