

马靖然, 王亚楠, 常璐, 等. 冠层光谱组成对红松和蒙古栎幼苗生长和光合荧光特性的影响. 应用生态学报, 2022, 33(9): 2314–2320

Ma J-R, Wang Y-N, Chang L, et al. Effects of canopy spectral composition on growth and photosynthetic fluorescence characteristics of *Pinus koraiensis* and *Quercus mongolica* seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2022, 33(9): 2314–2320

冠层光谱组成对红松和蒙古栎幼苗生长和光合荧光特性的影响

马靖然^{1,2} 王亚楠^{1,2} 常璐^{1,2} 邓娇娇¹ 周旺明¹ 于大炮¹ 王庆伟^{1*}

(¹中国科学院沈阳应用生态研究所, 中国科学院森林生态与管理重点实验室, 沈阳 110016; ²中国科学院大学, 北京 100049)

摘要 本研究选择长白山阔叶红松林优势树种红松和蒙古栎幼苗为对象, 研究其植株形态、生长和光合荧光特性对5种光谱处理的响应。结果表明: 红松与蒙古栎的形态结构与生长主要受蓝光与紫外B区(UV-B)辐射调控。滤除蓝光后两种幼苗的植株叶面积比和相对生长速率均显著降低, 而滤除UV-B辐射显著增加了红松的叶面积比和相对生长速率, 分别上升了41.8%和47.7%, 降低了蒙古栎的株高、总叶面积和生物量积累。滤除UV-B辐射显著降低了2种幼苗的光合荧光调节能力, 红松的下降幅度较低, 其非调节性耗散的量子产量(Φ_{No})升高31.6%, 反映光合荧光调节能力的 Φ_{NPQ}/Φ_{No} 值降低37.5%。2个树种幼苗具有明显不同的光谱适应策略, 蒙古栎幼苗倾向于利用光谱变化调整自身形态增加光捕获能力, 而红松更注重调整光合荧光特征以提高碳同化效率。

关键词 阔叶红松林; 光质; 生物量分配; 光合荧光特性; 表型可塑性

Effects of canopy spectral composition on growth and photosynthetic fluorescence characteristics of *Pinus koraiensis* and *Quercus mongolica* seedlings. MA Jing-ran^{1,2}, WANG Ya-nan^{1,2}, CHANG Lu^{1,2}, DENG Jiao-jiao¹, ZHOU Wang-ming¹, YU Da-pao¹, WANG Qing-wei^{1*} (¹CAS Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China).

Abstract: We investigated the responses of leaf and individual traits, growth, and fluorescence characteristics of seedlings of two dominant species of broad-leaved Korean pine forest in Changbai Mountain, i.e., *Pinus koraiensis* and *Quercus mongolica*, to five spectrum-attenuation treatments. Results showed that the architecture and growth of *P. koraiensis* and *Q. mongolica* seedlings were mainly regulated by ultraviolet B (UV-B) radiation and blue light. The attenuation of blue light significantly decreased leaf area ratio and relative growth rate of two species. The attenuation of UV-B radiation significantly increased leaf area ratio and relative growth rate of *P. koraiensis* seedlings by 41.8% and 47.7%, respectively, and significantly decreased plant height, total leaf area, and biomass accumulation of *Q. mongolica* seedlings. Furthermore, the attenuation of UV-B radiation significantly decreased the fluorescence regulation ability of two tree seedlings, with lower magnitude of *P. koraiensis* than *Q. mongolica*. The non-regulatory quantum yield (Φ_{No}) of *P. koraiensis* increased by 31.6%, and the Φ_{NPQ}/Φ_{No} ratio, an indicator for photosynthetic fluorescence regulation ability, decreased by 37.5%. These results suggested that those two species might have evolved adaptation strategies to changes in canopy spectral compositions of their respective habitats. *Q. mongolica* seedlings tended to improve light capture ability through rapid morphological responses, while *P. koraiensis* seedlings preferred to increase carbon assimilation efficiency by adjusting fluorescence characteristics.

Key words: broad-leaved Korean pine forest; light quality; biomass allocation; photosynthetic fluorescence characteristics; phenotypic plasticity.

本文由国家自然科学基金优秀青年项目(32122059)、国家自然科学基金面上项目(41877549)、中国科学院“百人计划”项目和辽宁省“兴辽计划”项目(XLYC2007016)资助。

2022-01-25 收稿, 2022-04-13 接受。

* 通讯作者 E-mail: wangqingwei@iae.ac.cn

阔叶红松林是东北林区的地带性顶极群落,具有复杂的群落结构和丰富的生物资源^[1],是东北地区重要的森林碳汇,对维持生态系统稳定和区域生态安全具有重要作用^[2]。然而,阔叶红松林红松幼苗一直存在天然更新差的问题^[3],对森林更新和恢复造成负面影响。因此,围绕红松更新障碍问题开展了大量研究^[4-5]。光照被普遍认为是红松繁殖更新中最重要的驱动因子^[6],这是因为光照不仅为植物光合碳同化过程提供必要的能量输入,而且其不同波段的光谱组成可以作为信号调节植物的生长发育和形态建成^[7]。关于红松对不同光强的响应特征已有较多研究,但并未形成统一的结论。有研究认为,红松属于阳性树种^[8],在幼苗阶段需要充足的光照^[9],林下较低的光强会限制红松在整个生长季的碳积累^[10-11],最终导致幼苗死亡。另有研究表明,红松幼苗所能忍耐的最低光照为 7%^[12],幼苗在弱光条件下通过降低暗呼吸速率以减少能量消耗,同时促进侧枝中脱落酸激素增加以增强顶端优势^[13]。这些研究表明,红松具有一定的耐荫性。到目前为止,有关光对红松幼苗更新障碍机理方面还没有形成一致的认识,这可能是因为以往研究主要考虑光强影响,却忽略了受冠层结构调整后的光谱组成变化对幼苗生理生态的调控。

冠层光谱组成的差异显著地驱动着林下植物功能性的表达。对林下草本植物的最新研究发现,滤除 UV-B 显著降低了耐荫种的总叶面积,而蓝光显著促进了其光合速率^[14]。而对于生命周期较长的树木幼苗,光谱作用相关的研究主要围绕红光和远红光比例(R/FR)开展。例如,Razzak 等^[15]发现,高 R/FR 比例显著增加了苏格兰松(*Pinus sylvestris*)幼苗的子叶长度和叶绿素含量,低 R/FR 比例增加了下胚轴长度。最近有研究探讨了可见光部分的光谱影响,如 Wei 等^[16]通过人工气候室 LED 光谱生长控制试验,发现较高的绿光和蓝光诱导叶片中酶活性增加、可溶性糖浓度上升。但是,这种在实验室或温室中固定光谱配比下所得到的结果,不能准确反映幼苗对林下自然光完整光谱组成的响应特征,这是因为受太阳高度角改变、风的扰动以及冠层对光的遮蔽、吸收、反射和散射作用,林下的光谱组成具有很强的季节变化和日变化^[17]。目前,对于红松生长和生理特性如何响应与适应冠层光谱组成的变化尚不清楚。明确冠层光谱变化对森林幼苗更新的影响机理,将为探究森林演替规律与植被恢复提供新的思路。

本研究以阔叶红松林中的常绿树种红松(*Pinus koraiensis*)为对象,选择共存落叶树种蒙古栎(*Quercus mongolica*)进行对比,通过同质园光谱控制试验,去除其他环境因子的干扰,分析红松和蒙古栎幼苗的形态、生长及光合荧光能力对冠层光谱变化的响应特征,研究树种间光谱利用策略的差异,旨在理解冠层光谱对幼苗生长和生理生态过程的影响机制,以期为未来优化阔叶红松林的森林经营与管理提供科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 试验设计

在中国科学院沈阳应用生态研究所的沈北园区,布置自然太阳光谱滤除的同质园控制试验,同质园的周围无遮阴。控制试验使用了光学滤膜创造 5 种光谱处理:1) >280 nm,透射整个地表太阳光谱的聚乙烯膜(3904CF, Okura 公司,日本),作为对照;2) >315 nm,滤除 UV-B 辐射的聚酯薄膜(Autocast CT5, Thermoplast 公司,芬兰);3) >400 nm,滤除全部 UV 辐射的聚酯薄膜(E-Color 226, Rosco 公司,美国);4) >500 nm,滤除全部 UV 辐射和蓝光的聚酯薄膜(Supergel 312, Rosco 公司,美国);5) >580 nm,滤除全部 UV 辐射、蓝光和绿光的聚酯薄膜(E-Color 135, Rosco 公司,美国)。每种光学滤膜下的光谱曲线与光子比率见文献[23]。试验采用随机区组设计,每处理 4 个重复,共 20 个滤除框架(长 1.2 m,宽 1.2 m,高 1 m),在同质园中随机放置;幼苗放置在框架下生长培养。

滤膜安装在朝南的钢制框架上,滤膜下方加装遮荫网,以确保所有处理下光合有效辐射强度均为自然光强的 14%,以模拟阔叶红松林林下光环境,减少强光带来的光抑制或光损伤。使用温度计(HOBO MX2202, Onset 公司,美国)每间隔 15 min 自动记录每个框架下的温度数据(图 1)。

试验于 2021 年 6—9 月进行,供试的红松与蒙古栎种子采集自长白山阔叶红松林,经过温水浸种、低温沙藏催芽处理后,播种在试验框架下的花盆中,以保证种子在试验处理光谱条件下萌发。萌发后进行间苗,保证每盆 1 株。花盆土壤使用营养土和沙子 2:1 比例的混合土。每个滤膜框架下每个物种放置 8 盆幼苗,红松、蒙古栎幼苗总计各 80 盆。每周旋转、调换一次花盆位置,保证所有幼苗在相似的光照条件下生长。采用稀释的液体肥料(N:P:K=6%:10%:6%, HYPONEX 公司,日本),为幼苗提

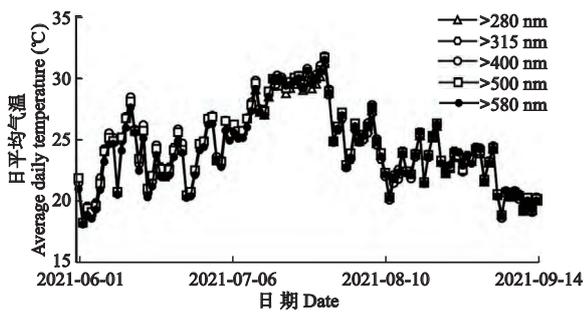


图1 试验期间不同冠层光谱处理框架下日平均气温
Fig.1 Daily average temperature during the experimental period under different canopy spectral treatments.

供所需的营养元素。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 整株形态指标 株高表示幼苗茎的纵向伸长,在试验开始(6月1日)、试验中(7月28日)和试验接近结束时(9月14日)进行测量。幼苗整株取样后,对叶片进行扫描,使用 Fiji 软件计算植株的总叶面积(经过对数转换),根据叶面积与总生物量计算叶面积比来表征幼苗光捕获能力^[18]。

1.2.2 生长与分配指标 植株生物量按器官(根、茎、叶)分类测定地上部分生物量、地下部分生物量以及总生物量,并计算地下生物量与地上生物量的比值。相对生长速率是反映幼苗生长综合状况的关键特征,根据以下公式计算^[19]:

相对生长速率 = (ln 最终采样时生物量 - ln 初始采样平均生物量) / 两次采样间隔的天数

初始采样平均生物量为进行处理前选择的 5 株幼苗生物量的平均值。

1.2.3 叶绿素荧光动力学参数 2021 年 9 月 1 日,在晴朗的天气下的 9:00—11:00 及 13:00—15:00,

使用便携式叶绿素荧光仪 (MINI-PAM-II, Heinz-Walz 公司,德国)测定快速光曲线及暗适应后光系统 II 的最大量子产量 (F_v/F_m , 反映光系统 II 的最大光能转换效率)。通过快速光曲线拟合方程获得主要叶绿素荧光动力学参数:光系统 II 的有效量子产量 (Φ_{PSII} , 反映光系统 II 的实际光能转换效率)、光系统 II 调节性耗散的量子产量 (Φ_{NPQ} , 代表通过光保护机制主动调节而耗散为热的能量)、光系统 II 非调节性耗散的量子产量 (Φ_{NO} , 代表通过被动调节而耗散为热的能量), Φ_{NPQ}/Φ_{NO} 值可以反映植物的光合荧光调节能力^[20]。

1.3 数据处理

利用 NLME 软件包中的线性混合效应模型,将框架位置作为随机分组因素,分析光谱处理和树种(红松和蒙古栎)及其交互作用对生长和光合荧光特性的影响。采用 LSD 法进行多重比较 ($\alpha = 0.05$),进一步分析主要光谱分区的相对作用。通过 5 种光谱处理之间的两两对比,分别给出 UV-B、UV-A、蓝光、绿光、UV、蓝绿光以及从 UV-B 到绿光的影响。采用 Bonferroni-Hochber 法^[21]对以上统计结果的 P 值进行校正。所有统计分析在 R 语言中完成,使用 GraphPad 8.0 软件作图。

2 结果与分析

2.1 红松和蒙古栎幼苗植株形态对冠层光谱组成的响应

冠层光谱处理和树种对幼苗株高、总叶面积和叶面积比有显著影响,且存在显著的交互作用(表 1)。由图 2 可以看出,滤除蓝光显著降低了蒙古栎幼苗的株高、总叶面积和叶面积比;滤除 UV-B 的影

表 1 红松和蒙古栎幼苗各功能性状对冠层光谱组成的响应

Table 1 Response of functional traits of *Pinus koraiensis* and *Quercus mongolica* seedlings to canopy spectral composition

分类 Category	指标 Index	处理 Treatment (T)		物种 Species (S)		交互作用 T×S	
		χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P
植株形态 Plant morphology	株高 Plant height	17.91	0.001	239.72	<0.001	18.62	<0.001
	总叶面积 Total leaf area	16.95	0.002	257.61	<0.001	17.28	0.002
	叶面积比 Leaf area ratio	15.63	0.004	310.40	<0.001	15.54	0.004
生长与分配 Growth and allocation	相对生长速率 Relative growth rate	21.02	<0.001	1718.37	<0.001	16.95	0.002
	地上生物量 Aboveground biomass	18.11	0.001	252.46	<0.001	18.80	<0.001
	地下生物量 Belowground biomass	13.70	0.008	381.34	<0.001	15.18	0.004
	总生物量 Total biomass	11.04	0.026	409.16	<0.001	11.46	0.022
	地下/地上生物量 Belowground/aboveground biomass ratio	27.07	<0.001	27.53	<0.001	25.75	<0.001
叶绿素荧光参数 Chlorophyll fluorescence parameter	光系统 II 的有效量子产量 Φ_{PSII}	0.22	0.994	12.25	<0.001	0.72	0.949
	光合荧光调节能力 Φ_{NPQ}/Φ_{NO}	32.02	<0.001	105.45	<0.001	4.64	0.326
	光系统 II 调节性耗散的量子产量 Φ_{NPQ}	11.03	0.026	21.17	<0.001	6.21	0.183
	光系统 II 非调节性耗散的量子产量 Φ_{NO}	12.32	0.015	66.24	<0.001	1.98	0.739
	光系统 II 的最大量子产量 F_v/F_m	21.94	<0.001	230.29	<0.001	12.61	0.013

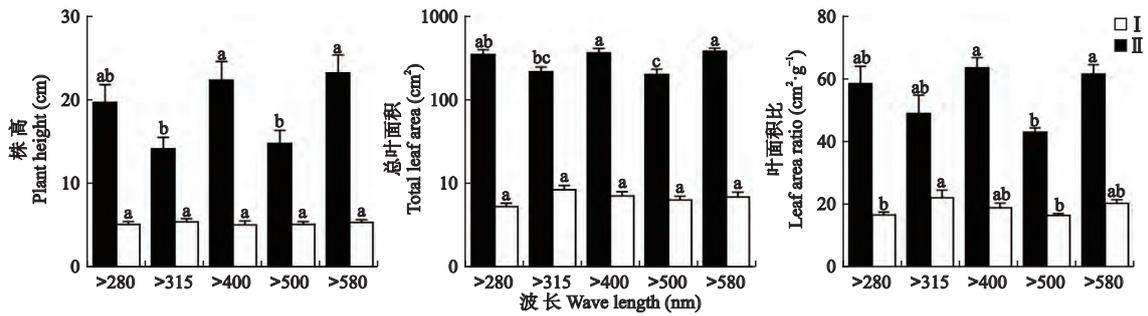


图 2 红松 (I) 和蒙古栎 (II) 幼苗植株形态对冠层光谱组成的响应

Fig.2 Morphological response of *Pinus koraiensis* (I) and *Quercus mongolica* (II) seedlings to canopy spectral composition. 不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$) Different letters meant significant difference at 0.05 level. 下同 The same below.

响虽然不显著,但是具有相似趋势。而对于红松幼苗来说,滤除 UV-B 和蓝光对株高和总叶面积的影响不显著,但叶面积比上升了 41.8%。

2.2 红松和蒙古栎幼苗生长与生物量分配对冠层光谱的响应

冠层光谱处理与树种对生长速度、生物量积累及其分配均有显著影响,且处理与物种间存在显著的交互作用(表 1)。由图 3 可以看出,滤除 UV-B 与蓝光趋向于降低蒙古栎的相对生长速率、总生物量、地上生物量,相应地显著增大了地下/地上生物量。相反,滤除 UV 辐射显著地促进了蒙古栎地下生物量的积累,而滤除蓝绿光趋向于降低地下生物量,约 25%。对于红松幼苗来说,滤除 UVB 辐射其相对生长速率显著上升了 47.7%,而蓝光的滤除导

致了相反的结果。

2.3 红松和蒙古栎幼苗叶片光合荧光参数对冠层光谱的响应

冠层光谱处理对 Φ_{NO} 、 Φ_{NPQ}/Φ_{NO} 和 F_v/F_m 光合荧光参数有显著影响,而对 Φ_{NPQ} 与 Φ_{PSII} 的影响不显著,其中 F_v/F_m 参数在处理与物种间存在显著的交互作用(表 1)。由图 4 可以看出,滤除 UV-B 辐射处理与滤除蓝绿光处理分别使红松的 Φ_{NO} 显著增加了 31.6% 和 17.7%,而 Φ_{NPQ}/Φ_{NO} 呈现相反的变化趋势,说明 Φ_{NO} 是 Φ_{NPQ}/Φ_{NO} 变化的解释因子;蒙古栎幼苗在 Φ_{NPQ}/Φ_{NO} 和 Φ_{NO} 两个参数上有相似的变化趋势,但处理间差异并不显著。滤除 UV-B 辐射显著降低了红松的 F_v/F_m 值,而蒙古栎的 F_v/F_m 则在滤除 UV 辐射后显著上升。

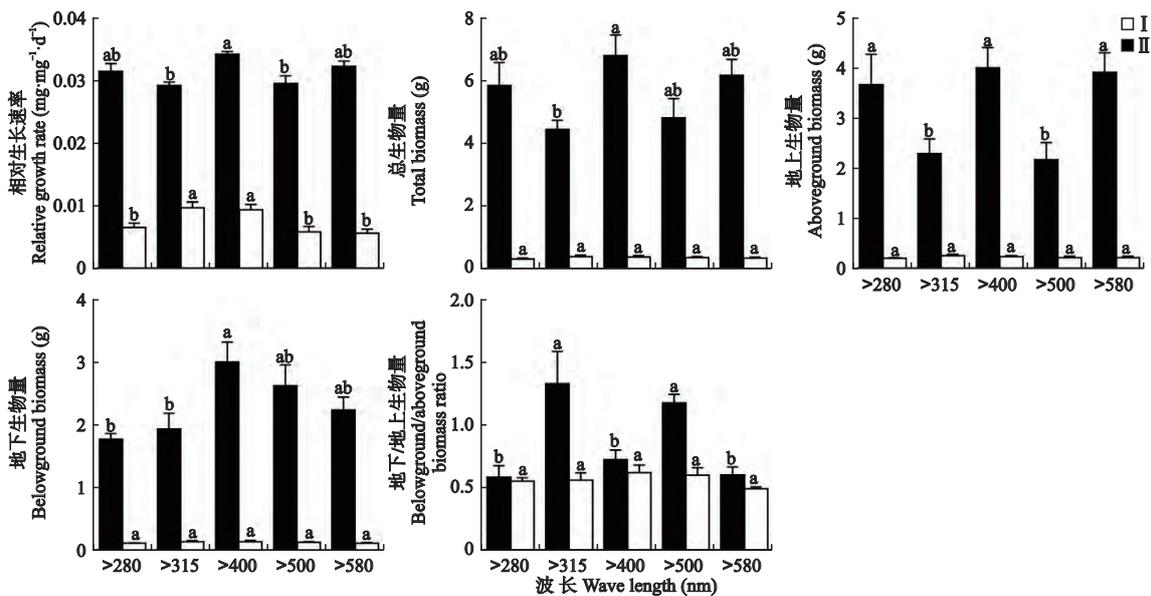


图 3 红松 (I) 和蒙古栎 (II) 幼苗生长与生物量分配对冠层光谱组成的响应

Fig.3 Response of growth and biomass allocation of *Pinus koraiensis* (I) and *Quercus mongolica* (II) seedlings to canopy spectral composition.

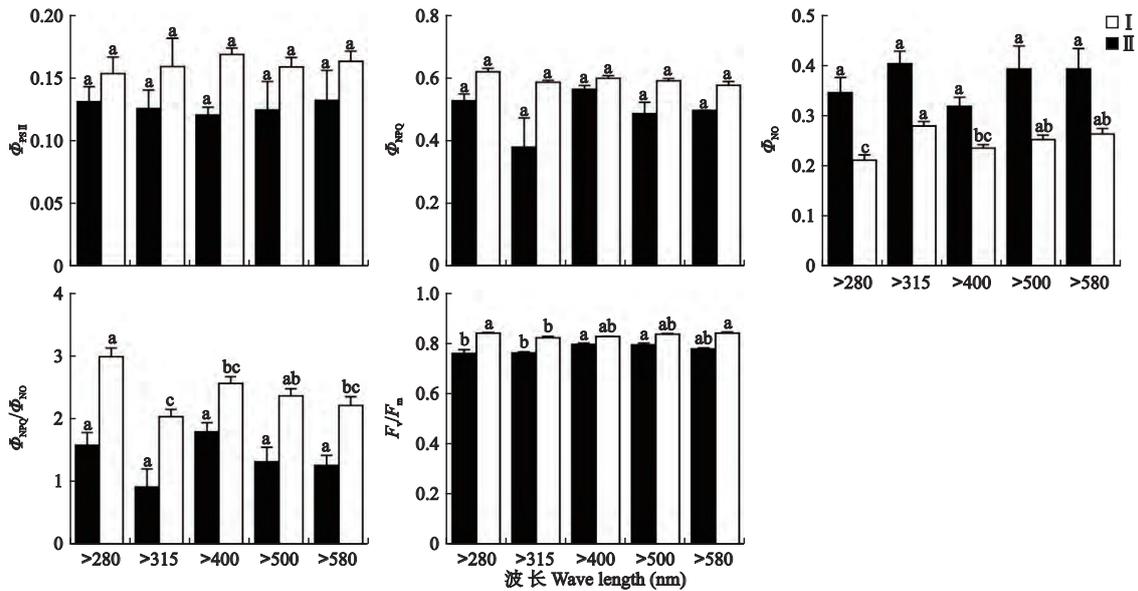


图4 红松(I)和蒙古栎(II)幼苗叶绿素荧光参数对冠层光谱组成的响应

Fig.4 Response of chlorophyll fluorescence parameters of *Pinus koraiensis* (I) and *Quercus mongolica* (II) seedlings to canopy spectral composition.

Φ_{PSII} : 光系统II的有效量子产量 Effective quantum yield of PS II; Φ_{NPQ} : 光系统II调节性耗散的量子产量 Regulatory dissipation quantum yield of PS II; Φ_{NO} : 光系统II非调节性耗散的量子产量 Unregulatory dissipation quantum yield of PS II; Φ_{NPQ}/Φ_{NO} : 光合荧光调节能力 Photosynthetic fluorescence regulation ability; F_v/F_m : 光系统II的最大量子产量 Maximum quantum yield of PS II.

3 讨论

3.1 冠层光谱变化对红松和蒙古栎幼苗形态特征和生长的驱动作用

本研究发现,红松和蒙古栎幼苗的形态特征和生长主要受UV-B辐射与蓝光调控。虽然两种幼苗对光谱变化的敏感性不同,但是在蓝光的滤除处理下植株形态、生长和生物量积累都表现出一致的下降趋势(图2、图3)。这主要是与蓝光调控的植物形态建成有关^[22]。蓝光可以通过激活隐花色素和向光素等光受体,促进刺激叶片发育,增加叶片厚度以及叶绿素含量和氮含量,从而提高光合效率和生物量积累^[23]。

红松和蒙古栎幼苗的植株和生长对滤除UV-B辐射处理呈现相反的结果。滤除UV-B辐射显著增加了红松幼苗的叶面积比和相对生长速率,而趋向于降低蒙古栎幼苗植株形态(包括叶面积比、株高、总叶面积),以及生长特征(相对生长速率、总生物量、地上生物量)(图2、图3)。该结果与UV-B辐射的生物学效应以及两种树种幼苗阶段所适应的生境直接相关。UV-B辐射作为一段较窄的太阳光谱分区,其较弱强度能够提高植物的防御系统^[24],但较强的辐射直接损伤DNA和膜结构^[25-26],降低光合能力和植物生长^[27]。红松作为常绿针叶树种,从种

子萌发到个体成熟前,长期生长在冠层下方,已经适应了较弱的林下光环境,其形态和生长对UV-B辐射较为敏感。而蒙古栎作为落叶树种,虽与红松共生并形成针阔混交林,受种子的自然传播距离影响,大多数幼苗定植在成熟个体周围;在生长季的冠层下方易出现光斑,在非生长季接收更多入射的太阳辐射,意味着蒙古栎幼苗生境的UV-B辐射强度和累积量显著高于红松幼苗^[28]。本研究中,蒙古栎幼苗的积极响应(如变化明显的地上生物量积累),说明林下UV-B辐射有利于蒙古栎幼苗的存活与生长,不是一个胁迫因子。

值得注意的是,与蒙古栎幼苗形态及生长相关的多个功能性状,对滤除蓝光与滤除绿光两种处理的响应相反(图2、图3)。这主要是由多光谱交互调控所引起,与对林下草本植物的研究结果一致^[14]。对植物来说,绿光的富集通常被认为是“遮荫”信号^[29],在植物的信号调控方面,与代表“向阳”生境的蓝光产生相反作用^[30]。

3.2 红松和蒙古栎幼苗光合荧光特性对冠层光谱变化的适应策略

本研究显示,相比蒙古栎幼苗,红松幼苗具有更高的 Φ_{NPQ}/Φ_{NO} 、 Φ_{NPQ} 与 F_v/F_m ,以及更低的 Φ_{NO} (图4),这表明红松具有相对较快的光合荧光调节能力来适应冠层光谱的变化。红松幼苗在阴暗的林下环

境存活和生长,具有快速从热耗散状态转换到光吸收状态的能力^[31],不仅能够提高弱光的利用效率,促进其光合速率,增加碳同化能力,同时还可以应对动态光环境中光斑高辐照度的光抑制或损伤问题。蒙古栎幼苗的 Φ_{NPQ}/Φ_{NO} 及 Φ_{NO} 对冠层光谱处理敏感性较弱,说明本试验采用的光照强度和光质在其适应范围之内,而在植株形态和生长速度方面的可塑性,也证实了其较强的光适应能力,即较高的植物形态表型可塑性响应,增强了光的捕捉和利用,提高了其在弱光下的存活率^[32]。

UV-B 辐射会对红松与蒙古栎幼苗的光合能力 (F_v/F_m) 产生正向作用(图 4)。UV-B 辐射由于波长较短,相对于可见光部分的光谱组成,易散射到达林下,形成相对富集^[33]。最新的研究表明,这种低剂量的 UV-B 辐射对于林下幼苗并不是一个胁迫因子,反而会促进类黄酮等具有光保护功能的次生代谢物合成^[34],调节幼苗对林下快速变化光环境的适应,提高其对光斑瞬间强光的耐受性^[35],降低光损伤风险,并维持正的碳平衡。

本试验采用的植物材料是 1 年生幼苗,并且在同质园进行,其结果对森林自然变化的光环境和林下实生苗的适用性,还需要进一步在林下原位进行验证。

4 结 论

阔叶红松林中的红松和蒙古栎是耐阴性不同的优势树种,其生长、形态结构、光合荧光特性等活动,对冠层光谱变化具有显著不同的响应特征。红松和蒙古栎幼苗的形态结构和生长对蓝光具有一致的积极响应,而对 UV-B 辐射表现出明显的物种分异。蒙古栎幼苗偏向于利用光谱变化调整形态以增加光捕获能力,而红松更注重调整光合荧光特征以提高碳同化效率。这种光谱适应策略的物种差异,为解决长白山阔叶红松林的繁殖更新问题提供了新的视角,给未来的森林经营与管理提供一定的科学指导,比如通过森林抚育和林分结构调整,适当增加林下的紫外辐射和蓝光比例,可以提高红松和蒙古栎幼苗的成活率和生长速度,改善阔叶红松林天然更新障碍。

参考文献

[1] 代力民,陈高,邓红兵,等. 受干扰长白山阔叶红松林林分结构组成特征及健康距离评估. 应用生态学报, 2004, **15**(10): 1750-1754
[2] 于大炮,周旺明,周莉,等. 长白山区阔叶红松林经

营历史与研究历程. 应用生态学报, 2019, **30**(5): 1426-1434
[3] 徐振邦,代力民,等. 长白山红松阔叶混交林森林天然更新条件的研究. 生态学报, 2001, **21**(9): 1413-1420
[4] 崔婉莹,刘思佳,魏亚伟,等. 氮添加和水分胁迫对红松、水曲柳幼苗生物量分配的影响. 应用生态学报, 2019, **30**(5): 1454-1462
[5] 王晓雨,王守乐,唐杨,等. 长白山阔叶红松林 3 个主要树种的非结构性碳储存特征. 应用生态学报, 2019, **30**(5): 1608-1614
[6] 李俊清,李景文. 中国东北小兴安岭阔叶红松林更新及其恢复研究. 生态学报, 2003, **23**(7): 1268-1277
[7] 郑洁,胡美君,郭延平. 光质对植物光合作用的调控及其机理. 应用生态学报, 2008, **19**(7): 1619-1624
[8] 刘慎涛. 关于大小兴安岭的森林更新问题. 林业科学, 1957, **3**(3): 263-280
[9] Zhang M, Yan Q, Zhu JJ. Optimum light transmittance for seed germination and early seedling recruitment of *Pinus koraiensis*: Implications for natural regeneration. *iForest-Biogeosciences and Forestry*, 2015, **8**: 853-859
[10] Zhou G, Liu Q, Xu Z, et al. How can the shade intolerant Korean pine survive under dense deciduous canopy? *Forest Ecology and Management*, 2020, **457**: 117735
[11] Zhang M, Zhu J, Li M, et al. Different light acclimation strategies of two coexisting tree species seedlings in a temperate secondary forest along five natural light levels. *Forest Ecology and Management*, 2013, **306**: 234-242
[12] Sun Y, Zhu J, Sun O J, et al. Photosynthetic and growth responses of *Pinus koraiensis* seedlings to canopy openness: Implications for the restoration of mixed-broad-leaved Korean pine forests. *Environmental and Experimental Botany*, 2016, **129**: 118-126
[13] 周永斌,姜萍,王庆礼,等. 长白山不同针叶树耐阴性的形态适应及内源激素调控. 应用生态学报, 1999, **10**(5): 525-528
[14] Wang Q, Robson TM, Pieristè M, et al. Testing trait plasticity over the range of spectral composition of sunlight in forb species differing in shade tolerance. *Journal of Ecology*, 2020, **108**: 1923-1940
[15] Razzak A, Ranade SS, Strand Å, et al. Differential response of Scots pine seedlings to variable intensity and ratio of red and far-red light: Scots pine response to light intensity and shade. *Plant, Cell & Environment*, 2017, **40**: 1332-1340
[16] Wei H, Hauer RJ, Chen G, et al. Growth, nutrient assimilation, and carbohydrate metabolism in Korean Pine (*Pinus koraiensis*) seedlings in response to light spectra. *Forests*, 2019, **11**: 44
[17] Hartikainen SM, Pieristè M, Lassila J, et al. seasonal patterns in spectral irradiance and leaf UV-A absorbance under forest canopies. *Frontiers in Plant Science*, 2020, **10**: 1762
[18] Poorter H, Remkes C. Leaf-area ratio and net assimilation rate of 24 wild-species differing in relative growth-rate. *Oecologia*, 1990, **83**: 553-559
[19] Oguchi R, Hiura T, Hikosaka K. The effect of interspe-

- cific variation in photosynthetic plasticity on 4-year growth rate and 8-year survival of understory tree seedlings in response to gap formations in a cool-temperate deciduous forest. *Tree Physiology*, 2017, **37**: 1113–1127
- [20] Cailly AL, Rizza F, Genty B, *et al.* Fate of excitation at PS II in leaves: The non-photochemical side. 10th FESPP Meeting, Florence, Italy, 1996: 36–45
- [21] Benjamini Y, Hochberg Y. Controlling the false discovery rate: A practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B*, 1995, **57**: 289–300
- [22] Matthews JSA, Violet-Chabrand S, Lawson T. Role of blue and red light in stomatal dynamic behaviour. *Journal of Experimental Botany*, 2020, **71**: 2253–2269
- [23] Wang Q, Liu C, Robson TM, *et al.* Leaf density and chemical composition explain variation in leaf mass area with spectral composition among 11 widespread forbs in a common garden. *Physiologia Plantarum*, 2021, **173**: 698–708
- [24] Heijde M, Binkert M, Yin R, *et al.* Constitutively active UVR8 photoreceptor variant in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, **110**: 20326–20331
- [25] Wang QW, Kamiyama C, Hidema J, *et al.* Ultraviolet-B-induced DNA damage and ultraviolet-B tolerance mechanisms in species with different functional groups coexisting in subalpine moorlands. *Oecologia*, 2016, **181**: 1069–1082
- [26] Wang QW, Hidema J, Hikosaka K. Is UV-induced DNA damage greater at higher elevation? *American Journal of Botany*, 2014, **101**: 796–802
- [27] Wang QW, Nagano S, Ozaki H, *et al.* Functional differentiation in UV-B-induced DNA damage and growth inhibition between highland and lowland ecotypes of two *Arabidopsis* species. *Environmental and Experimental Botany*, 2016, **131**: 110–119
- [28] 郭志华, 张旭东, 黄玲玲, 等. 落叶阔叶树种蒙古栎 (*Quercus mongolica*) 对林缘不同光环境光能和水分的利用. *生态学报*, 2006, **26**(4): 1047–1056
- [29] Smith HL, McAusland L, Murchie EH. Don't ignore the green light: Exploring diverse roles in plant processes. *Journal of Experimental Botany*, 2017, **68**: 2099–2110
- [30] Zhang T, Maruhnich SA, Folta KM. Green light induces shade avoidance symptoms. *Plant Physiology*, 2011, **157**: 1528–1536
- [31] Kono M, Noguchi K, Terashima I. Roles of the cyclic electron flow around PSI (CEF-PSI) and O₂-dependent alternative pathways in regulation of the photosynthetic electron flow in short-term fluctuating light in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*, 2014, **55**: 990–1004
- [32] Valladares F, Niinemets Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, **39**: 237–257
- [33] Solanki T, Aphalo PJ, Neimane S, *et al.* UV-screening and springtime recovery of photosynthetic capacity in leaves of *Vaccinium vitis-idaea* above and below the snow pack. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, **134**: 40–52
- [34] Jenkins GI. Photomorphogenic responses to ultraviolet-B light: Responses to UV-B. *Plant, Cell & Environment*, 2017, **40**: 2544–2557
- [35] Allorent G, Lefebvre-Legendre L, Chappuis R, *et al.* UV-B photoreceptor-mediated protection of the photosynthetic machinery in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, **113**: 14864–14869

作者简介 马靖然, 男, 1997年生, 硕士研究生。主要从事全球变化与植物功能性状研究。E-mail: majr7793@foxmail.com

责任编辑 孙 菊