

长期结实和不结实红松针叶光合生理参数的差异

林 强¹, 陆天宇^{1,2}, 沈海龙^{1*}, 王元兴³, 张 鹏¹

(1. 林木遗传育种国家重点实验室, 东北林业大学林学院, 黑龙江 哈尔滨 150040; 2. 辽宁省农业科学院, 辽宁 沈阳 110161; 3. 吉林省林业科学研究院, 吉林 长春 130031)

摘要:【目的】选择营养生长基本一致而结实状况差异很大的红松(*Pinus koraiensis*)个体, 分析其光合生理指标差异情况, 为红松果材兼用培育提供科学依据。【方法】以吉林省露水河林业局种子园内 30 年生红松为研究对象, 通过对不同结实特性及环境差异下红松个体光合指标进行连续观测, 分析其生长季内叶绿素含量、比叶面积(SLA)、光响应参数、非结构性碳水化合物(NSC)含量等指标的变化情况。【结果】①不同结实状况红松叶绿素 a(Chl a)、叶绿素 b(Chl b)、类胡萝卜素(Car)和总叶绿素(Chl T)含量存在显著差异。在生长季期间, 不结实红松中的 Chl a、Chl b、Car 和 Chl T 含量显著高于结实红松, 而叶绿素 a 与 b 质量比(Chl a/b)相反, 除 7 月外 SLA 均表现为结实红松>不结实红松。两种结实特性红松各指标在不同月份之间差异显著。两种结实特性红松叶绿素含量和比叶面积变化趋势一致, Chl a、Chl b、Car 和 Chl T 含量呈下降趋势, 而 SLA 则上升, Chl a/b 先下降后上升; ②两种结实特性的红松只有光饱和点(LSP)存在显著差异, 表观量子效率(AQY)、光补偿点(LCP)、最大净光合速率($P_{n,max}$)、暗呼吸速率(R_d)等均不显著。在整个生长季, 除 LCP 外, 两种结实特性红松各指标变化趋势基本一致, AQY 和 R_d 表现为上升趋势, $P_{n,max}$ 、LCP、LSP 则表现为下降趋势。除 5 月外, 其他月份两种结实特性红松针叶 AQY 均为结实红松<不结实红松, R_d 则相反, $P_{n,max}$ 和 LSP 表现为结实红松>不结实红松, LCP 在 5、7 月份中为结实红松<不结实红松, 6、8 月份为结实红松>不结实红松, 9 月份趋于持平。同时, LCP 和 LSP 随冠层升高而逐渐增大, 且各指标在月份之间差异显著; ③两种结实特性的红松个体针叶中可溶性糖、淀粉和 NSC 含量之间差异不显著, 在生长季均表现为下降趋势且月份之间差异显著, 可溶性糖和淀粉含量在不同生境下差异显著, 针叶可溶性糖和 NSC 含量除 4、8 月外, 均表现为结实红松>不结实红松, 淀粉含量除 6 月外均表现为结实红松<不结实红松。【结论】吉林省红松林区的结实红松具有更高的光合潜力和物质消耗能力, 因此在光照条件下会同化更多的碳, 并提高了能量转换效率, 以便在生长季存储更多的淀粉和 NSC 为果实发育提供营养支撑。

关键词: 红松; 光响应参数; 非结构性碳水化合物; 季节动态

中图分类号: S791.247

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

文章编号: 1000-2006(2023)03-0137-10



Analysis of needle photosynthetic index characteristics for long period seed setting and non-setting trees of *Pinus koraiensis*

LIN Qiang¹, LU Tianyu^{1,2}, SHEN Hailong^{1*}, WANG Yuanxing³, ZHANG Peng¹

(1. State Key Laboratory of Forest Genetics and Tree Breeding, School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China; 2. Liaoning Academy of Agricultural Sciences, Shenyang 110161, China; 3. Jilin Province Academy of Forestry Science, Changchun 130031, China)

Abstract: 【Objective】Photosynthetic products form the basis for forest growth and fruit development. This study analyzed the differences in photosynthetic physiological indexes of Korean pine (*Pinus koraiensis*) individuals that were largely similar in terms of their vegetative growth patterns, but significantly different with regards to seed setting. This study was conducted to provide a scientific basis for the optimum cultivation of the fruit and wood of *P. koraiensis*. 【Method】Thirty-year-old *Pinus koraiensis* in the seed orchard of the Lushuihe Forestry Bureau was selected as the

收稿日期 Received: 2022-03-15

修回日期 Accepted: 2022-11-12

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFD0600601)。

第一作者: 林强(276237820@qq.com)。* 通信作者: 沈海龙(shenhl-cf@nefu.edu.cn), 教授。

引文格式: 林强, 陆天宇, 沈海龙, 等. 长期结实和不结实红松针叶光合生理参数的差异[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2023, 47(3): 137-146. LIN Q, LU T Y, SHEN H L, et al. Analysis of needle photosynthetic index characteristics for long period seed setting and non-setting trees of *Pinus koraiensis*[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2023, 47(3): 137-146. DOI: 10.12302/j.issn.1000-2006.202203032.

research site, and the dynamic changes in chlorophyll, specific leaf area (SLA), light response parameters, and non-structural carbohydrates (NSC) during the growing season were assessed. 【Result】(1) There were significant differences in chlorophyll a (Chl a), chlorophyll b (Chl b), chlorophyll carotenoids, and total chlorophyll (Chl T) under different seed setting conditions. Specifically, Chl a, Chl b, Car and Chl T of non-fruiting *P. koraiensis* were significantly higher than those of fruiting *Pinus koraiensis* during the growing season, but chlorophyll a/b (Chl a/b) showed the opposite trend. However, the indices of the two seed-setting properties of *P. koraiensis* showed significant differences across different months. Chl a, Chl b, Car and Chl T decreased, SLA increased, and Chl a/b decreased at first and then increased. (2) The light saturation point (LSP) was significantly different between the two seed-setting properties of *P. koraiensis*; apparent quantum efficiency (AQY), light compensation point (LCP), maximum net photosynthetic rate ($P_{n,max}$) and dark respiration rate (R_d) were not significantly different. Except for the LCP, AQY and R_d of the two seed-setting properties of *P. koraiensis* showed an increased during the entire growing season. On the other hand, $P_{n,max}$, LCP, and LSP decreased. Two types of seed-setting characteristics of *P. koraiensis* needles were noted. Specifically, AQY showed less seed-setting than non-seed-setting in all months except May, but R_d , $P_{n,max}$ and LSP showed the opposite trend. In addition, LCP in May and July is less seed-setting than non-seed-setting, and in June and August is more seed-setting than non-seed-setting. At the same time, LCP and LSP increased gradually with an increase in canopy, and the difference in each index month was significant. (3) There was no significant difference between soluble sugar, starch and NSC in the needles of the two seed-setting *P. koraiensis* individuals. However, the concentrations of soluble sugars and NSC in conifers were higher than those in non-conifers, except in April and August. In addition, the starch concentration was stable except for in June. 【Conclusion】*P. koraiensis* has higher photosynthetic potential and material consumption capacity, so it assimilates more carbon under light conditions and improves energy conversion efficiency; this results in it storing more starch and NSC during the growing season, providing nutritional support for fruit development.

Keywords: *Pinus koraiensis* (Korean pine); photosynthetic parameters; non-structural carbohydrates; seasonal dynamics

红松(*Pinus koraiensis*)是东北温带湿润地区地带性顶极群落——阔叶红松林的建群种,是优质用材树种,也是世界四大食用松树种之一^[1-2]。优质用材林是保障国家木材供给安全、尤其是大宗珍贵用材供给安全的重要保障;生产食用松籽则是充分发挥红松生产潜能、“以短养长”促进林区经济发展和保障林农长期经济收益的有效途径。因此,培育同时满足优质大径材生产和食用松籽需求的红松林是在适宜立地条件下优选的培育策略^[2-5]。红松种内变异丰富,利用生长、结实性状等可以筛选出生长与结实性状遗传增益均较高的品系^[4,6-7]。解析生长与结实性状上产生差异的个体、家系和无性系等的生物学机理,对果材兼用林品种选育和培育均具有重要意义。

已有研究表明,不同植物之间光合生理特性存在差别,针对光合参数的分析已经成为研究遗传资源、新品种培育和作物栽培技术改进的基础^[8-13],如木棉(*Bombax ceiba*)株高与种源的净光合速率(P_n)呈显著正相关, P_n 可作为选取种源的参考指标^[8];红松光合作用相关指标在不同无性系之间差异显著,且与环境因子间显著相关,可作为无性系选择和生长发育的环境调控依据^[10];不同种源山桐子(*Idesia polycarpa*)在不同月份的光合特性差

异可为种源选择和栽培管理方式制定提供参考^[11];辣椒(*Capsicum annuum*)氮素的供应影响花和果蔗糖供给进而影响具有不同源库关系品种的产量性状^[12]。利用模式植物研究光合作用机理非常重要,而利用作物研究光合作用机理对其在实践中的应用更为重要^[13]。

本研究以吉林省露水河林业局红松种子园中生长环境、营养生长状态相似,但结实量差异巨大的30年生红松个体为对象,研究生长季内其针叶光合生理参数差异,分析其结实状态与针叶光合能力的关系,探索红松果材兼顾培育相关的光合作用机理,以为果材兼用良种选育、培育措施的制定提供理论参考,也为深入研究红松营养生长和生殖生长关系及调控生物学技术奠定基础。

1 材料与方 法

1.1 研究区概况

试验地点设置于吉林省露水河林业局(127°29'~128°02'E,42°20'~43°29'N)红松种子园实生区,红松栽植密度为3 m×3 m。样地海拔850 m,东北坡,平均坡度为8°,土壤为暗棕壤。属温带大陆性季风气候,年平均气温2.7℃,7月平均气温-19.0℃,绝对高温为34.2℃,1月平均气温

-19.5 ℃,绝对低温-44.4 ℃,≥10 ℃有效积温2 590 ℃;年平均日照2 117 h;年平均降水量871 mm,最大降水量1 170 mm,多集中在6—8月;初霜期多为9月中旬,晚霜一般出现在5月下旬,全年无霜期107~122 d。

1.2 观测样木选择

根据在露水河红松种子园实生区内红松母树结实情况多年观察结果,并结合2017年的采种数据,在林缘(个体生长空间不受密度控制,营养生长和生殖生长均处于自由树状态)和林内(个体生长空间受密度控制,营养生长和生殖生长均处于林内树状态)各选择3对结实状况差异明显的红松母树(表1)。每对母树中1株结实量大且几乎每年结实,另1株几乎每年都不结实,但二者树干和枝条等营养器官的生长状态相似,所处立地条件一致。针对母树搭建分层观测架,对各个冠层进行光合和生长指标测定。

表1 露水河红松种子园样木概况

Table 1 Sample trees in Lushuihe seed orchard of *Pinus koraiensis*

生境 habitat	样木 分组 tree group	林龄/a stand age	样木 编号 tree No.	树高/ m tree height	胸径/ cm DBH	平均 冠幅/m average crown width
林缘(E) forest edge	E1	29	不结实 NF1	9.9	22.6	7.2
		29	结实 F2	10.3	26.5	8.5
	E2	29	不结实 NF3	11.0	32.1	7.9
		29	结实 F4	10.8	28.1	9.3
	E3	29	不结实 NF5	10.3	27.1	8.6
		29	结实 F6	10.8	31.5	9.0
林内(I) inside stand	I4	30	不结实 NF7	11.3	27.3	6.4
		30	结实 F8	11.9	24.6	5.7
	I5	31	不结实 NF9	12.3	26.8	7.3
		31	结实 F10	11.8	29.1	9.8
	I6	29	不结实 NF11	10.4	26.6	7.7
		29	结实 F12	11.1	29.8	8.7

1.3 指标测定

1.3.1 光合特性观测

使用便携式CO₂/H₂O红外气体分析仪(Li-6400, Li-Cor. Lincoln, NE, USA)于生长季(5—9月)每月中旬测定光合特性,选择在晴朗无风的天气于9:00—11:00进行测定。测定时选取各冠层南向中部枝条。在测量过程中,叶室温度与外界一致,利用缓冲瓶保持叶室CO₂含量与大气一致,为保证叶室内测定针叶的一致性,对其进行叶面积的测定,并按照比例进行换算。测量前对针叶进行

20~30 min的诱导,有效光合辐射(PAR)为1 000 μmol/(m²·s),随后以红蓝光源(Li-6400-02B, Li-Cor. Lincoln, NE, USA)设置光量子通量密度梯度为2 000、1 500、1 000、800、600、400、200、100、50、20、0 μmol/(m²·s)。使用仪器的光响应曲线测定光合强度,仪器自动完成光响应曲线绘制。根据文献[14-15]计算出表观量子效率(AQY)。

1.3.2 比叶面积及叶绿素含量测定

比叶面积(SLA)即叶片光合面积和烘干质量的比值。在上中下3个冠层南向选取1年生健康针叶,使用Epson V700扫描仪(Seiko Epson Corporation, JPN)扫描叶面积后,将针叶装于信封中65 ℃烘干至质量恒定。比叶面积为叶面积(cm²)与叶片干质量(g)之比。

取部分针叶擦净表面的称取0.2 g剪碎后样品,置于50 mL离心管中并用40 mL体积分数99.5%的丙酮、95%的乙醇体积比1:1的混合液于10~25 ℃避光条件下浸提至材料脱色变白。参照文献[3]的方法测定和计算光合色素的含量。

1.3.3 非结构性碳水化合物(NSC)含量测定

取中冠层南向1年生正常生长轮枝枝条上1年生针叶作为针叶样品。将样品放置于微波炉中大火加热5 min进行杀青处理,随后放置于65 ℃烘箱中烘干48 h至质量恒定。利用球磨机对样品进行粉碎处理,过孔径0.15 mm筛,用于NSC的测定。使用蒽酮比色法^[16]对可溶性糖和淀粉的含量进行测定,NSC含量为可溶性糖和淀粉含量之和。

1.4 数据处理

使用SPSS 25.0对不同结实特性红松的针叶叶绿素含量、光响应参数、NSC含量进行双因素方差分析(MANOVA),检验结实、季节(月份)和生境及其交互作用对指标影响是否显著,若显著则进行邓肯检验(Duncan),交互作用显著时进行简单效应分析。图表数据均为红松各指标平均值。

2 结果与分析

2.1 不同结实特性红松针叶比叶面积和叶绿素含量

对不同结实特性红松在不同生境下、不同月份的叶绿素和比叶面积(SLA)进行双因素方差分析(表2),结果表明两类结实特性红松叶绿素a、b、类胡萝卜素和总叶绿素含量差异极显著($P<0.001$),SLA和叶绿素a/b(Chl a/b)差异不显著;不同结实特性红松针叶在不同月份间光合色素及SLA差异极显著($P<0.001$),不同生境间针叶类胡萝卜素含量差异

显著($P < 0.05$),结实和月份的交互作用、结实和生境的交互作用对叶绿素和SLA的影响不显著(表2)。

表2 结实、月份、生境及交互作用对红松针叶叶绿素含量、SLA、NSC含量的影响

Table 2 Effects of fruiting, month, habitat and interaction on chlorophyll content, SLA and NSC content of *Pinus koraiensis* needles

参数 parameters	结实特性 (FC) fruiting characteristic	月份 (M) month	生境 (H) habitat	FC×M	FC×H
叶绿素a含量 Chl a content	9.976***	42.336***	3.436	0.158	1.619
叶绿素b含量 Chl b content	10.017***	20.301***	2.133	0.219	1.977
类胡萝卜素含量 Car content	8.937***	25.135***	4.020*	0.426	0.709
总叶绿素含量 Chl T content	10.237***	37.467***	3.196	0.166	1.746
叶绿素a/b Chla/b	1.494	9.861***	0.288	0.468	0.764
比叶面积 SLA	0.549	38.755***	0.864	0.246	3.663
可溶性糖含量 soluble sugar content	2.974	22.187***	5.545***	1.105	1.189
淀粉含量 starch content	0.036	276.690***	6.964***	0.354	1.999
非结构性碳水化合物 含量 NSC content	1.273	205.219***	0.248	0.512	0.133

注: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$ 。下同。The same below.

表3 相同月份不同生境结实和不结实红松叶绿素和比叶面积差异

Table 3 Differences in chlorophyll and specific leaf area between fruiting and non fruiting *Pinus koraiensis* in different habitats in the same month

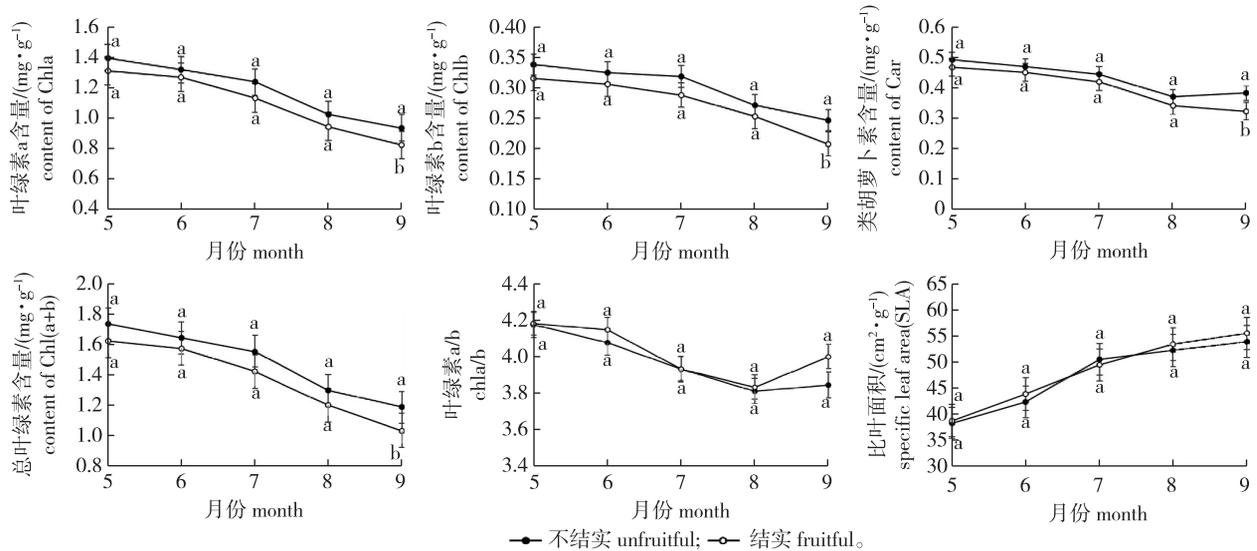
月份 month	结实特性 fruiting characteristic	生境 habitat	含量/($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) content				Chl a/b	比叶面积/ ($\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$) SLA
			Chl a	Chl b	Car	Chl T		
5	不结实 NF	林缘 E	1.53 A	0.36 A	0.54 A	1.89 A	4.23 A	38.73 A
		林内 I	1.27 a	0.31 a	0.45 a	1.58 a	4.12 a	38.16 a
	结实 F	林缘 E	1.40 A	0.34 A	0.50 A	1.74 A	4.17 A	38.89 A
		林内 I	1.22 a	0.29 a	0.44 a	1.51 a	4.20 a	38.91 a
6	不结实 NF	林缘 E	1.40 A	0.35 A	0.50 A	1.75 A	4.03 A	41.42 A
		林内 I	1.24 a	0.30 a	0.44 a	1.55 a	4.12 a	43.51 a
	结实 F	林缘 E	1.30 A	0.31 A	0.46 A	1.61 A	4.23 B	41.87 A
		林内 I	1.23 a	0.31 a	0.44 a	1.54 a	4.07 a	46.01 a
7	不结实 NF	林缘 E	1.25 A	0.33 A	0.44 A	1.57 A	3.89 A	49.39 A
		林内 I	1.23 a	0.31 a	0.45 a	1.54 a	3.98 a	51.84 a
	结实 F	林缘 E	1.17 A	0.30 A	0.44 A	1.47 A	3.96 A	49.50 A
		林内 I	1.10 a	0.28 a	0.40 a	1.38 a	3.91 a	49.62 a
8	不结实 NF	林缘 E	1.05 A	0.29 A	0.39 A	1.34 A	3.68 A	55.59 A
		林内 I	1.01 a	0.26 a	0.36 a	1.26 a	3.95 a	49.07 a
	结实 F	林缘 E	0.88 B	0.24 A	0.32 B	1.12 B	3.77 B	49.54 A
		林内 I	1.03 a	0.27 a	0.37 a	1.29 a	3.89 a	57.53 b
9	不结实 NF	林缘 E	0.92 A	0.23 A	0.37 A	1.16 A	3.98 A	55.15 A
		林内 I	0.97 a	0.26 a	0.39 a	1.23 a	3.71 a	52.88 a
	结实 F	林缘 E	0.78 B	0.19 B	0.32 B	0.97 B	4.11 A	54.74 A
		林内 I	0.88 a	0.23 a	0.33 b	1.11 a	3.88 b	56.36 a

注:同列不同大写字母表示相同月份林缘结实和不结实红松之间的差异显著,小写字母则表示林内结实和不结实红松之间的差异显著。The capital letter in the same column indicates the difference between fruiting *P. koraiensis* and non fruiting at the edge of the forest in the same month, and the small letter indicates the difference in the forest.

在相同月份,林缘和林内的结实和不结实红松间叶绿素和比叶面积间存在差异(表3)。6月林缘红松叶绿素a/b在结实和不结实之间存在显著差异($P < 0.05$);8月林缘红松叶绿素a、类胡萝卜素和总叶绿素含量在结实和不结实之间存在显著差异($P < 0.05$),林内红松比叶面积在结实和不结实之间存在显著差异($P < 0.05$);9月林缘红松除叶绿素a/b与比叶面积外,结实和不结实红松其余指标均存在显著差异($P < 0.05$),林内红松类胡萝卜素含量和叶绿素a/b在结实和不结实之间存在显著差异($P < 0.05$)。无论是林缘还是林内,叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素和总叶绿素含量在各月份均表现为不结实大于结实。叶绿素a/b在6—8月时,林缘红松结实大于不结实,林内则相反。5月林内结实红松叶绿素a/b更高;林缘则是不结实更高,9月林缘和林内叶绿素a/b均表现为结实大于不结实;比叶面积除7月林内,8、9月林缘外均表现为结实大于不结实(表3)。

两种结实特性红松叶绿素含量和比叶面积随月份变化趋势基本一致(图1),Chl a、Chl b、类胡萝卜素(Car)和总叶绿素(Chl T)含量在生长季期间表现为下降趋势,而SLA在5—9月则表现为上升,Chl a/b在5—8月下降,8—9月上升。在整个生长季期间,红松的Chl a、Chl b、Car和Chl T含量

均表现为不结实大于结实,而Chl a/b则相反,SLA除7月外均表现为结实大于不结实。在9月时,结实和不结实红松针叶Chl a、Chl b、Chl T和Car含量达到显著差异,其他月份结实和不结实红松差异不显著(图1)。



不同小写字母表示相同月份下结实和不结实红松之间差异显著。Different lowercase letters indicate the difference between fruiting and non fruiting *P. koraiensis* in the same month.

图1 结实和不结实红松叶绿素和比叶面积季节动态变化

Fig. 1 Seasonal dynamic changes of chlorophyll and specific leaf area of fruiting and non fruiting *Pinus koraiensis*

2.2 不同结实特性红松针叶光响应参数差异

对不同结实特性红松不同冠层在生长季间的光响应参数进行双因素方差分析(表4)表明,不同结实特性红松针叶除光饱和点(LSP)差异达到显著水平外($P < 0.05$),其余指标均无显著差异;不同月份间也仅LSP达到极显著差异($P < 0.01$);冠层间光补偿点(LCP)和LSP则表现为极显著差异($P < 0.001$);结实与月份以及结实与冠层间交互作用影响差异不显著。

表4 结实、月份、冠层及交互作用对红松针叶光合响应参数的影响

Table 4 Effects of fruiting, month, canopy and their interactions on needle photosynthetic parameters of *Pinus koraiensis*

参数 parameters	结实特性 (FC)	月份 (M)	冠层 (C)	FC×M	FC×C
	fruiting characteristic	month	canopy		
表观量子效率 AQY	0.223	1.331	2.262	0.058	0.113
最大净光合速率 $P_{n,max}$	0.045	0.872	2.631	0.008	0.063
暗呼吸速率 R_d	0.291	1.348	2.328	0.067	0.036
光饱和点 LSP	4.185*	4.275**	17.978***	0.094	0.234
光补偿点 LCP	0.429	2.000	10.848***	0.986	0.625

对不同结实特性红松在不同月份间的光响应参数指标进行双因素分析(表5)发现,不结实红松的LSP和LCP均随冠层升高而增大。从整体上来看,表观量子效率(AQY)在整个生长季表现为上升趋势,最大净光合速率($P_{n,max}$)和LSP则表现为下降趋势,暗呼吸速率(R_d)的趋势为先上升后不变,不结实红松LCP表现为下降趋势,但结实红松LCP则为先上升后下降最终保持平稳的趋势。5—9月间不结实红松AQY一直大于结实红松,而 $P_{n,max}$ 和LSP则相反,表现为结实大于不结实, R_d 除5月外也表现为结实大于不结实,LCP除5月和7月外均表现为结实大于不结实。除6月林缘下冠层AQY、林内中冠层LSP、7月林缘上冠层 $P_{n,max}$ 在结实和不结实之间存在显著差异外($P < 0.05$),相同生境条件下相同冠层红松针叶光响应参数在结实和不结实之间没有显著差异(表5)。

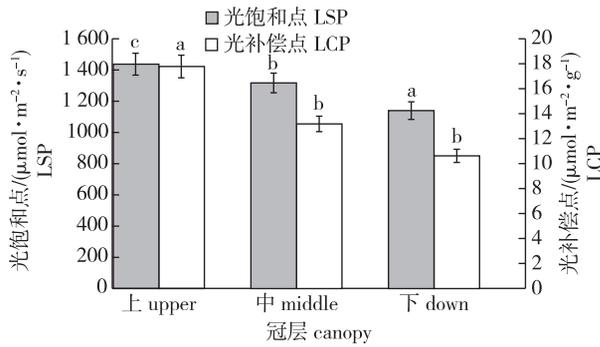
在整个生长季,红松上、中、下3个冠层间的LSP达到极显著差异($P < 0.01$),LCP在上冠层与中下两个冠层间存在极显著差异($P < 0.01$)(图2)。

表5 不同结实特性红松光合指标间差异

Table 5 Differences in photosynthetic indexes of *Pinus koraiensis* with different fruiting characteristics

月份 month	结实特性 fruiting characteristic	生境 habitat	冠层部位 position	表观量子效率/ ($\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) AQY	参数/($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) indices			
					$P_{n,\text{max}}$	R_d	LSP	LCP
5	不结实 NF	林缘 E	上部 H	0.006 1 a	7.829 a	1.428 a	1 515.924 a	31.888 a
			中部 M	0.006 9 a	8.951 a	0.471 a	1 394.492 a	22.189 a
			下部 L	0.007 7 a	9.143 a	0.577 a	1 294.542 a	26.885 a
		林内 I	上部 H	0.005 5 a	7.294 a	1.300 a	1 560.047 a	16.859 a
			中部 M	0.004 5 a	5.471 a	0.696 a	1 385.010 a	10.846 a
			下部 L	0.006 1 a	5.909 a	1.442 a	1 203.548 a	7.704 a
	结实 F	林缘 E	上部 H	0.005 7 a	9.005 a	0.736 a	1 709.400 a	10.825 a
			中部 M	0.006 8 a	8.830 a	0.811 a	1 459.760 a	19.755 a
			下部 L	0.007 6 a	7.859 a	0.741 a	1 150.131 a	4.720 a
		林内 I	上部 H	0.005 3 a	7.053 a	1.158 a	1 583.686 a	17.813 a
			中部 M	0.006 8 a	6.051 a	1.429 a	1 258.529 a	12.476 a
			下部 L	0.004 7 a	5.844 a	0.899 a	1 429.791 a	9.562 a
6	不结实 NF	林缘 E	上部 H	0.006 4 a	8.138 a	0.755 a	1 386.456 a	10.476 a
			中部 M	0.006 6 a	7.130 a	0.965 a	1 236.517 a	13.029 a
			下部 L	0.005 5 a	6.247 a	0.503 a	1 225.014 a	17.576 a
		林内 I	上部 H	0.005 9 a	8.003 a	0.822 a	1 498.790 a	13.471 a
			中部 M	0.006 1 a	6.968 a	0.945 a	1 296.181 a	17.901 a
			下部 L	0.008 4 a	7.255 a	2.174 a	1 137.886 a	25.477 a
	结实 F	林缘 E	上部 H	0.005 7 a	6.376 a	1.489 a	1 370.776 a	17.820 a
			中部 M	0.006 1 a	7.224 a	0.810 a	1 329.782 a	15.230 a
			下部 L	0.008 2 b	7.926 a	1.080 a	1 108.502 a	13.471 a
		林内 I	上部 H	0.006 4 a	8.860 a	1.300 a	1 633.439 a	20.468 a
			中部 M	0.004 8 a	6.878 a	1.106 a	1 706.517 b	21.993 a
			下部 L	0.005 8 a	6.619 a	0.805 a	1 283.541 a	12.715 a
7	不结实 NF	林缘 E	上部 H	0.004 4 a	5.235 a	1.371 a	1 494.411 a	12.154 a
			中部 M	0.006 7 a	7.302 a	1.686 a	1 345.247 a	20.495 a
			下部 L	0.009 4 a	8.474 a	1.312 a	1 036.955 a	12.154 a
		林内 I	上部 H	0.006 1 a	6.971 a	1.334 a	1 351.682 a	15.164 a
			中部 M	0.006 8 a	7.114 a	1.421 a	1 265.974 a	12.860 a
			下部 L	0.007 2 a	7.044 a	0.357 a	1 034.286 a	11.761 a
	结实 F	林缘 E	上部 H	0.006 9 b	8.333 a	1.411 a	1 481.770 a	20.327 a
			中部 M	0.006 2 a	7.184 a	1.665 a	1 575.536 a	13.945 a
			下部 L	0.006 4 a	6.880 a	1.558 a	1 366.255 a	11.013 a
		林内 I	上部 H	0.007 2 a	5.784 a	1.042 a	1 169.053 a	14.363 a
			中部 M	0.006 0 a	7.208 a	0.989 a	1 392.336 a	13.222 a
			下部 L	0.066 1 a	7.453 a	0.895 a	1 140.826 a	11.442 a
8	不结实 NF	林缘 E	上部 H	0.006 7 a	8.414 a	1.554 a	1 527.547 a	17.009 a
			中部 M	0.006 7 a	7.091 a	1.417 a	1 326.158 a	13.702 a
			下部 L	0.005 9 a	5.754 a	1.388 a	1 235.839 a	5.222 a
		林内 I	上部 H	0.008 1 a	8.226 a	1.261 a	1 211.409 a	22.293 a
			中部 M	0.006 7 a	6.724 a	0.855 a	1 214.098 a	9.285 a
			下部 L	0.008 2 a	4.969 a	0.627 a	668.076 a	8.366 a
	结实 F	林缘 E	上部 H	0.007 6 a	10.576 a	1.747 a	1 660.361 a	22.735 a
			中部 M	0.006 3 a	7.805 a	1.455 a	1 508.528 a	11.750 a
			下部 L	0.005 4 a	5.9670 a	1.475 a	1 436.135 a	10.558 a
		林内 I	上部 H	0.006 3 a	7.530 a	0.947 a	1 477.218 a	12.959 a
			中部 M	0.007 8 a	6.255 a	0.984 a	1 110.388 a	8.265 a
			下部 L	0.008 6 a	4.013 a	0.965 a	577.589 a	4.773 a
9	不结实 NF	林缘 E	上部 H	0.005 5 a	6.097 a	1.084 a	1 312.425 a	17.509 a
			中部 M	0.006 7 a	6.819 a	1.290 a	1 275.987 a	13.702 a
			下部 L	0.006 2 a	4.846 a	0.689 a	956.368 a	5.222 a
		林内 I	上部 H	0.007 7 a	8.066 a	1.683 a	1 264.802 a	22.793 a
			中部 M	0.008 7 a	7.311 a	1.054 a	966.799 a	9.285 a
			下部 L	0.007 7 a	6.058 a	0.991 a	1 008.773 a	8.366 a
	结实 F	林缘 E	上部 H	0.006 5 a	7.266 a	1.502 a	1 327.393 a	22.235 a
			中部 M	0.005 8 a	6.469 a	1.342 a	1 359.732 a	11.750 a
			下部 L	0.006 4 a	5.782 a	1.268 a	1 323.383 a	10.558 a
		林内 I	上部 H	0.006 0 a	5.581 a	1.440 a	1 178.921 a	12.459 a
			中部 M	0.008 7 a	6.217 a	0.980 a	898.010 a	8.265 a
			下部 L	0.008 6 a	8.119 a	0.887 a	1 132.021 a	4.772 a

注:不同小写字母表示相同生境下,相同冠层间结实和不结实红松之间光响应参数差异显著($P < 0.05$)。Different lowercase letters indicate the difference of light response parameters between fruiting and non fruiting *P. koraiensis* in the same canopy under the same habitat ($P < 0.05$).



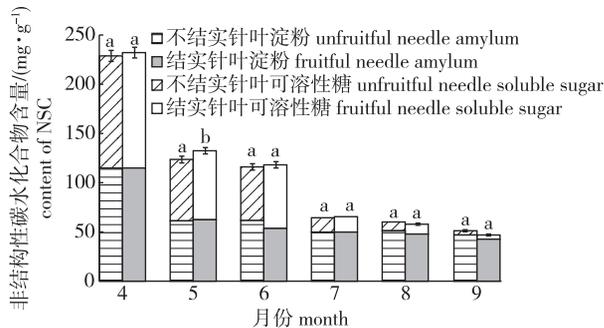
相同颜色柱状图间不同小写字母表示不同冠层间的差异极显著 ($P < 0.01$)。Different lowercase letters in the same color of column indicate the difference between different canopy ($P < 0.01$)。

图 2 不同冠层红松光饱和点 (LSP) 和光补偿点 (LCP) 间差异

Fig. 2 The difference between light saturation point (LSP) and light compensation point (LCP) of *Pinus koraiensis* in different canopy

2.3 不同结实特性红松针叶非结构性碳水化合物差异性

对不同结实特性的红松可溶性糖、淀粉和非结构性碳水化合物 (NSC) 含量进行双因素方差分析, 结果表明 3 个指标月份之间差异显著, 不同生境下可溶性糖和淀粉含量差异极显著 ($P < 0.001$), 但不同结实特性红松的月份和生境条件下差异均不显著 (表 2)。在整个生长季, 不同结实特性红松针叶的可溶性糖、淀粉和 NSC 含量均表现为下降趋势, 其中 6—7 月淀粉和 NSC 含量下降幅度较大 (图 3)。



不同小写字母表示相同月份下各指标结实和不结实之间的差异显著。Different lowercase letters indicate the difference between fruiting and non fruiting in the same month.

图 3 不同月份红松针叶非结构性碳水化合物含量的变化

Fig.3 Effects of different months on non structural carbohydrates in *Pinus koraiensis* needles

除 5 月外, 其他月份红松针叶可溶性糖含量均表现为不结实大于结实, 除 9 月外其他月份淀粉含量均表现为结实大于不结实。4、7 月 NSC 含量表

现为结实大于不结实, 而 8、9 月则相反。红松针叶可溶性糖含量在 5 月时, 结实和不结实红松之间存在显著差异 ($P < 0.05$), 其他情况 (其他月份的可溶性糖、淀粉、NSC 含量在结实和不结实红松之间) 均不显著 (图 3)。

3 讨论

光合作用不仅是物质生产更是产量形成的重要因素, 光合产物为林木生长与果实发育提供物质基础, 研究不同结实特性红松光合生理特点, 可以为促进光合作用、提高果实产量服务, 同时为果材兼用的生物学机理解析提供基础。

3.1 长期结实和不结实红松个体光合色素差异特点

光合色素是光合作用过程的主要指标, 它能衡量植物光合作用强弱。叶绿素 a 将光能转化为化学能, 叶绿素 b 负责捕获和传递光能, 类胡萝卜素具有光能捕获和光破坏防御两大功能, 而 Chl a/b 则代表叶片在强光条件下获取碳的能力^[17]。两类结实特性红松 Chl a、Chl b、Chl T 和 Car 含量之间差异显著, 表现为不结实红松大于结实红松。这说明不结实红松能够更高效的捕获光能并将其转化为化学能作为物质存储的基础^[18], 而结实红松则具有更高的 Chl a/b, 表明结实红松在光照条件下能够同化更多的碳^[19]。

在整个生长季, 不结实红松的叶绿素含量要高于结实红松且差异显著, 这表明不结实红松进行了更强的光合, 因此需要更多的叶绿素; 但叶绿素 a/b 却刚好相反, 这说明结实红松可以更好地利用光照, 更高效地转化能量。不同结实特性红松的叶绿素含量在生长季期间均表现为降低, 这有可能是光合作用的增加, 加剧了叶绿素的消耗^[20]。结实和不结实红松在相同月份或相同生境下的光合色素含量差异不显著, 这意味着生长季节和环境不会影响光合作用这个过程, 限制红松果实发育的因素可能与水分和温度等有关^[17]。

3.2 长期结实和不结实红松个体比叶面积差异特点

SLA 是表征植物对资源吸收能力的指标, 能够体现针叶形态差异, 且和单位生物量上的光合速率呈正相关。SLA 还与叶面积指数有关, 后者可以量化森林生态系统功能^[21-22]。在整个生长季, 结实红松 SLA 除 7 月外均大于不结实红松, 这有可能是因为红松在结实过程中需要截获更多的光, 增强了在强光条件下的自我保护能力^[23], 不同结实特

性红松 SLA 在生长季期间均表现为上升趋势,两种特性的红松 SLA 在相同时间段、相同生境下的差异不显著,这表明 SLA 不是限制红松生殖生长的首要因素。

3.3 长期结实和不结实红松光响应参数及光合效率参数的差异特点

光响应参数作为光合指标的一部分,能够反应植物光合作用的强弱,对结实也有一定的影响,LSP 反映了植物对强光照的利用能力,LSP 值越高,说明植物利用强光照的能力越强,而 AQY 和 LCP 反映了植物在弱光条件下的光合性能,其值越高,说明植物对弱光的利用能力越强^[24]。CO₂ 饱和点和 CO₂ 补偿点是光合作用中植物对 CO₂ 利用能力的表现,CO₂ 饱和点是反映植物利用 CO₂ 能力的重要指标,CO₂ 补偿点越低表明植物利用低含量 CO₂ 进行光合作用积累干物质能力越强^[25]。

在本研究中,生长季内 AQY 和 LCP 表现为不结实红松大于结实红松,而 LSP、 $P_{n,max}$ 和 R_d 则相反,其中只有 LSP 差异显著,其余指标均不显著,这表明不结实红松对弱光的利用能力要高于结实红松,而结实红松可以更高效地利用强光,且这种能力的差异会影响红松的正常结实。 $P_{n,max}$ 揭示植物利用光能的最大能力,即正常生长的光合潜力^[26]。 R_d 代表植物在无光条件下的呼吸速率,能够反映出植物光合积累物质的消耗能力,这说明结实红松具有更高的光合潜力和物质消耗能力,在其他研究中亦存在着佐证^[27]。在相同月份或相同生境条件下不同结实特性的红松之间光响应参数差异不显著,这同样表明了光合效率的高低不会影响红松结实的过程。

两种结实特性红松的 AQY、LSP 和 $P_{n,max}$ 变化趋势基本一致,这表明红松的光合效率参数季节变化不受结实过程的影响,而 LCP 在 5 月和 7 月时表现为不结实红松大于结实红松,这意味着 LCP 和果实的生长发育所关联^[25]。通过研究发现,除 LSP 外,两种结实特性红松的其余指标在不同月份间差异不显著,这意味着利用强光的效率会影响红松的繁殖发育过程而其他条件对红松的结实过程不产生影响,同时 LCP 和 LSP 在冠层间存在显著差异,但不同结实特性红松指标在冠层间差异不显著,LCP 和 LSP 表现为随冠层增高而逐渐增大,如日本落叶松与红松类似,LCP 和 LSP 也随冠层的升高而增加,且冠层结构对光响应参数均有显著影响^[28],这是因为光照强度影响叶片形态功能等多种指标,所以叶片的光合指标在冠层间存在垂直

变化^[25,29-30]。

3.4 长期结实和不结实红松非结构性碳水化合物的差异特点

NSC 及其组分是植物光合作用的主要产物,也是植物合成各种物质的基础。NSC 主要包括可溶性糖和淀粉,二者含量占 90% 以上且可以互相转化,这些指标在植物的生长发育过程中必不可少,且随外界环境的改变而改变^[31],植物 NSC 含量与作为碳源的净光合作用和作为碳汇的呼吸作用有着不可分割的关系,能够维系源汇之间的平衡^[32]。

两类结实特性红松针叶 NSC 含量在不同月份间存在着显著差异,这说明红松的繁殖发育和碳的存储和转变有着密不可分的关系^[33]。其中可溶性糖表现为不结实红松大于结实红松,淀粉含量则相反,这说明不结实红松在生长发育期间具有更强的光合能力^[27],而结实红松则形成了为应对生长季后期的低温渗透调节存储了较多的淀粉,在冬季需要时转化为可溶性糖的生长机制。相同生境下或相同月份间,两类结实特性红松 NSC 含量差异不显著,这与之前的研究有所不同,这有可能是测定指标时枝条选择差异所造成的^[33]。

NSC 含量在 5—7 月表现为结实红松 > 不结实红松,而 8—9 月则不结实红松 > 结实红松,但不同结实特性红松的 NSC 含量差异均不显著,这有可能是因为在结实期间,结实红松的更多的可溶性糖转化为淀粉进行物质的存储,NSC 含量的变化趋势也证明了这点。在本研究中两种结实特性红松 NSC 含量在生长季均表现为下降趋势,这是因为红松在生长季需要消耗更多的碳储备,保证其他代谢活动的正常进行^[34],在整个生长季,可溶性糖含量在不结实红松中更高,但淀粉和 NSC 含量则恰好相反,针叶初期生长依靠着生枝条存储的碳水化合物,而新生枝条则消耗已着生枝条上的 1 年生针叶^[35],因此在生长季的结实红松需要存储更多的淀粉和 NSC。

3.5 长期结实和不结实红松光合能力与非结构性碳水化合物的关系

碳的同化和代谢是植物生长发育的能量来源,碳库中的碳利用与碳源中的碳同化及代谢之间有紧密的联系,即叶片 NSC 含量变化可以指示叶片光合能力变化,但是有关这方面的关系的知识主要来源于草本植物,以树木为材料的研究成果尚不多见^[36-37]。树木中关于生殖生长与光合能力关系的研究主要集中于阔叶果树或经济林木^[36,38-39],对

针叶树的研究鲜见相关报道。低负载量(果少)苹果(*Malus pumila*)树叶的碳同化水平,即整个生长季虽然高,低负载量树叶碳同化水平变化趋势相似,但低负载量个体的同化水平始终低于高负载量个体的同化水平低,而果实收获后这种差异逐渐消失;低负载量个体积累高水平的 NSC,即 1 天中低负载量个体 NSC 水平降低幅度始终小于高负载量个体的 NSC 水平^[36]。油橄榄(*Olea europaea*)库源比下降后作为源的叶净光合速率显著下降,叶片中可溶性糖和淀粉含量显著升高,与桃(*Prunus persica*)和樱桃(*Pinus* spp.)的研究结果类似;油橄榄源叶净光合速率在库源比下降处理 90 d 后仍处于降低状态,但可溶性糖和淀粉含量的差异在处理 30 d 后就消失^[38]。大久保桃(*P. persica*)去果处理后源叶的净光合速率显著降低,但对源叶的可溶性糖含量和淀粉酶活性无影响^[39]。牡丹(*Paeonia × suffruticosa*)在花衰败前有花枝净光合速率明显低于无花枝,但可溶性糖含量却高于无花枝,有花枝可溶性糖昼夜无变化而无花枝翌日早较低;花衰败后,有花枝和无花枝净光合速率和可溶性糖含量的差异逐渐消失,翌日早晨有花枝和无花枝可溶性糖含量均变低^[40]。红松生殖枝针叶净同化速率低于营养枝,NSC 含量和比叶重高于营养枝,即生殖枝针叶净同化速率受 NSC 积累的限制^[5]。这些研究表明,树木生殖生长的库碳和光合能力之间有着比较复杂的关系,生殖生长对 NSC 的利用可能对光合速率产生反馈^[5,36,38-40],但也存在 NSC 的其他来源^[5,36,38]。本研究选择了营养生长相似而生殖生长差异很大的 2 组红松个体,探讨光合参数和 NSC 的变化格局,研究结果展示了 2 组红松个体光合能力和 NSC 的一些差异格局;但是由于没有直接测定光合速率,也未与当时的结实状态建立直接联系,因此,还不能如这些研究那样探讨其光合能力与 NSC 变化的直接关系,下一步应该开展针对性的研究。

总体上看,吉林红松林区的结实红松具有更高的叶绿素 a/b,这表明更高的光合潜力和物质消耗能力可以促进其结实。与不结实红松相比,结实红松在光照条件下会吸收更多的碳,并提高了能量转换效率,表明红松在结实过程的碳汇储备需要较好的光照条件支持,对非结构性碳水化合物的分析发现,结实红松具有更高含量的淀粉和 NSC,这可能是为了在生长季能够存储更多养分为果实发育提供营养支撑。研究结果对解析红松果材兼用生物学机理提供了一定的科学依据,可为制定果材兼用

培育措施提供理论支撑。

参考文献(reference):

- [1] BAKER E J, MILES E A, CALDER P C. A review of the functional effects of pine nut oil, pinolenic acid and its derivative eicosatrienoic acid and their potential health benefits [J]. *Prog Lipid Res*, 2021, 82: 101097. DOI: 10.1016/j.plipres.2021.101097.
- [2] SHEN H L. Korean pine as a nut production species in China-present situation and future development [J]. *Acta Horti*, 2003 (620): 187-191. DOI: 10.17660/actahortic.2003.620.20.
- [3] NGUYEN T T, 沈海龙, 王琴香, 等. 截顶后红松幼树光合生理响应研究 [J]. *森林工程*, 2017, 33(4): 1-7. NGUYEN T T, SHEN H L, WANG Q X, et al. Response of photosynthetic physiology to top pruning of young *Pinus koraiensis* [J]. *For Eng*, 2017, 33(4): 1-7. DOI: 10.16270/j.cnki.slgc.2017.04.001.
- [4] 姜国云, 蒋路平, 宋双林, 等. 红松半同胞家系遗传变异分析及果材兼用优良家系选择 [J]. *植物研究*, 2018, 38(5): 775-784. JIANG G Y, JIANG L P, SONG S L, et al. Genetic variance analysis and excellent fruit-timber families selection of half-sib *Pinus koraiensis* [J]. *Bull Bot Res*, 2018, 38(5): 775-784.
- [5] WU H B, YIN D S, RODRÍGUEZ-CALCERRADA J, et al. Cone-bearing effects on photosynthetic traits do not change with needle age in *Pinus koraiensis* trees [J]. *New For*, 2022, 53(4): 607-626. DOI: 10.1007/s11056-021-09874-x.
- [6] 蒋路平, 王景源, 张鹏, 等. 170 个红松无性系生长及结实性状变异及选择 [J]. *林业科学研究*, 2019, 32(1): 58-64. JIANG L P, WANG J Y, ZHANG P, et al. Variation and selection of growth and fruit traits among 170 *Pinus koraiensis* clones [J]. *For Res*, 2019, 32(1): 58-64. DOI: 10.13275/j.cnki.lykxyj.2019.01.008.
- [7] 王芳, 王元兴, 王成录, 等. 红松优树半同胞子代家系生长、结实及抗病虫能力的变异特征 [J]. *应用生态学报*, 2019, 30(5): 1679-1686. WANG F, WANG Y X, WANG C L, et al. Variation of the growth, fruiting and resistance to disease and insect of the half-sib families of *Pinus koraiensis* superior trees [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2019, 30(5): 1679-1686. DOI: 10.13287/j.1001-9332.201905.016.
- [8] 倪建中, 王伟, 郁书君, 等. 不同种源木棉生长及光合特性研究 [J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2015, 39(6): 185-189. NI J Z, WANG W, YU S J, et al. Analysis of growth traits and photosynthetic characteristics of *Bombax ceiba* among different provenances [J]. *J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed)*, 2015, 39(6): 185-189.
- [9] 叶子飘. 光合作用对光和 CO₂ 响应模型的研究进展 [J]. *植物生态学报*, 2010, 34(6): 727-740. YE Z P. A review on modeling of responses of photosynthesis to light and CO₂ [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, 34(6): 727-740.
- [10] 梁德洋, 金允哲, 赵光浩, 等. 红松无性系光合特性比较研究 [J]. *基因组学与应用生物学*, 2018, 37(9): 3996-4006. LIANG D Y, JIN Y Z, ZHAO G H, et al. Comparative study of photosynthetic characteristics of *Pinus koraiensis* clones [J]. *Genom Appl Biol*, 2018, 37(9): 3996-4006. DOI: 10.13417/j.gab.037.003996.
- [11] 徐自恒, 房丽莎, 刘震, 等. 不同种源山桐子光合特性分析 [J]. *河南农业大学学报*, 2021, 55(1): 44-51. XU Z H, FANG L S, LIU Z, et al. Analysis on photosynthetic characteristics of different provenances of *Idesia polycarpa* [J]. *J Henan Agric Univ*, 2021, 55(1): 44-51. DOI: 10.16445/j.cnki.1000-2340.20210122.011.
- [12] DE ÁVILA S L, CONDORI-APFATA J A, MARCELINO M M, et al. Nitrogen differentially modulates photosynthesis, carbon allocation and yield related traits in two contrasting *Capsicum chinense* cultivars [J]. *Plant Sci*, 2019, 283: 224-237. DOI: 10.1016/j.plantsci.2019.02.014.
- [13] BRESTIC M, YANG X H, LI X N, et al. Crop photosynthesis for the twenty-first century [J]. *Photosynth Res*, 2021, 150(1): 1-3. DOI: 10.1007/s11120-021-00869-5.

- [14] 叶子飘, 王建林. 植物光合-光响应模型的比较分析[J]. 井冈山大学学报(自然科学版), 2009(2): 9-13. YE Z P, WANG J L. Comparison and analysis of light-response models of plant photosynthesis[J]. J Jingtangshan Univ (Nat Sci), 2009(2): 9-13.
- [15] 叶子飘, 于强. 一个光合作用光响应新模型与传统模型的比较[J]. 沈阳农业大学学报, 2007, 38(6): 771-775. YE Z P, YU Q. Comparison of a new model of light response of photosynthesis with traditional models[J]. J Shenyang Agric Univ, 2007, 38(6): 771-775.
- [16] 梁文超, 步行, 罗思谦, 等. 氮磷钾复合肥对增温促花后‘长寿冠’海棠生理特性的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2022, 46(5): 81-88. LIANG W C, BU X, LUO S Q, et al. Effects of nitrogen, phosphorus and potassium compound fertilization on the physiological characteristics of *Chaenomeles speciosa* ‘Changshouguan’ after processing of warming in the post floral stage[J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 2022, 46(5): 81-88. DOI: 10.12302/j.issn.1000-2006.202109025.
- [17] 于立忠, 苗杰, 张鑫鑫, 等. 不同透光环境下红松光合色素含量的季节变动及应对策略[J]. 生态学报, 2014, 34(14): 3924-3931. YU L Z, MIAO J, ZHANG J X, et al. Seasonal variation of photosynthetic pigment content in *Pinus koraiensis*: the role of different light-induced strategies[J]. Acta Ecol Sin, 2014, 34(14): 3924-3931.
- [18] NIINEMETS Ü. Photosynthesis and resource distribution through plant canopies[J]. Plant Cell Environ, 2007, 30(9): 1052-1071. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2007.01683.x.
- [19] 孙小玲, 许岳飞, 马鲁沂, 等. 植株叶片的光合色素构成对遮荫的响应[J]. 植物生态学报, 2010, 34(8): 989-999. SUN X L, XU Y F, MA L Y, et al. A review of acclimation of photosynthetic pigment composition in plant leaves to shade environment[J]. Chin J Plant Ecol, 2010, 34(8): 989-999.
- [20] GALVAGNO M, ROSSINI M, MIGLIAVACCA M, et al. Seasonal course of photosynthetic efficiency in *Larix decidua* Mill. in response to temperature and change in pigment composition during senescence[J]. Int J Biometeorol, 2013, 57(6): 871-880. DOI: 10.1007/s00484-012-0614-y.
- [21] 李轩然, 刘琪璟, 蔡哲, 等. 千烟洲针叶林的比叶面积及叶面积指数[J]. 植物生态学报, 2007, 31(1): 93-101. LI X R, LIU Q J, CAI Z, et al. Specific leaf area and leaf area index of conifer plantations in Qianyanzhou Station of subtropical China[J]. J Plant Ecol, 2007, 31(1): 93-101.
- [22] 胡耀升, 么旭阳, 刘艳红. 长白山森林不同演替阶段比叶面积及其影响因子[J]. 生态学报, 2015, 35(5): 1480-1487. HU Y S, YAO X Y, LIU Y H. Specific leaf area and its influencing factors of forests at different succession stages in Changbai Mountains[J]. Acta Ecol Sin, 2015, 35(5): 1480-1487.
- [23] 张林, 罗天祥. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展[J]. 植物生态学报, 2004, 28(6): 844-852. ZHANG L, LUO T X. Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits[J]. Chin J Plant Ecol, 2004, 28(6): 844-852.
- [24] 焦媚玉, 尹春英, 陈珂. 土壤水、氮供应对麻疯树幼苗光合特性的影响[J]. 植物生态学报, 2011, 35(1): 91-99. JIAO J Y, YIN C Y, CHEN K. Effects of soil water and nitrogen supply on the photosynthetic characteristics of *Jatropha curcas* seedlings[J]. Chin J Plant Ecol, 2011, 35(1): 91-99.
- [25] 霍宏, 王传宽. 冠层部位和叶龄对红松光合蒸腾特性的影响[J]. 应用生态学报, 2007, 18(6): 1181-1186. HUO H, WANG C K. Effects of canopy position and leaf age on photosynthesis and transpiration of *Pinus koraiensis*[J]. Chin J Appl Ecol, 2007, 18(6): 1181-1186.
- [26] YANG H B, AN S Q, SUN O J, et al. Seasonal variation and correlation with environmental factors of photosynthesis and water use efficiency of *Juglans regia* and *Ziziphus jujuba*[J]. J Integr Plant Biol, 2008, 50(2): 210-220. DOI: 10.1111/j.1744-7909.2007.00391.x.
- [27] 徐孟亮, 丁绿萍, 罗佳, 等. 超级稻超高产形成的光合机制研究进展[J]. 生命科学研究, 2021, 25(5): 386-392. XU M L, DING L P, LUO J, et al. Research progress of photosynthetic mechanisms of super high-grain-yield rice[J]. Life Sci Res, 2021, 25(5): 386-392. DOI: 10.16605/j.cnki.1007-7847.2021.08.0195.
- [28] 夏国威, 孙晓梅, 陈东升, 等. 日本落叶松冠层光合特性的空间变化[J]. 林业科学, 2019, 55(6): 13-21. XIA G W, SUN X M, CHEN D S, et al. Spatial variation of photosynthetic characteristics in canopy of *Larix kaempferi*[J]. Sci Silvae Sin, 2019, 55(6): 13-21. DOI: 10.11707/j.1001-7488.20190602.
- [29] ELLSWORTH D S, REICH P B. Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest[J]. Oecologia, 1993, 96(2): 169-178. DOI: 10.1007/BF00317729.
- [30] KOIKE T, KITAO M, MARUYAMA Y, et al. Leaf morphology and photosynthetic adjustments among deciduous broad-leaved trees within the vertical canopy profile[J]. Tree Physiol, 2001, 21(12/13): 951-958. DOI: 10.1093/treephys/21.12-13.951.
- [31] HOCH G, RICHTER A, KÖRNER C. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees[J]. Plant Cell Environ, 2003, 26(7): 1067-1081. DOI: 10.1046/j.0016-8025.2003.01032.x.
- [32] OVERDIECK D, FENSELAU K. Elevated CO₂ concentration and temperature effects on the partitioning of chemical components along juvenile Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stems[J]. Trees, 2009, 23(4): 771-786. DOI: 10.1007/s00468-009-0319-y.
- [33] WU H B, YIN D S, SALOMÓN R L, et al. Cone-bearing branches of *Pinus koraiensis* are not carbon autonomous during cone development[J]. Forests, 2021, 12(9): 1257. DOI: 10.3390/f12091257.
- [34] 周光, 徐玮泽, 万静, 等. 长白山阔叶红松林不同演替阶段林下红松幼苗能量与养分季节动态[J]. 应用生态学报, 2021, 32(5): 1663-1672. ZHOU G, XU W Z, WAN J, et al. Seasonal dynamics of energy and nutrients of *Pinus koraiensis* seedlings in different successional stages of broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountain, China[J]. Chin J Appl Ecol, 2021, 32(5): 1663-1672. DOI: 10.13287/j.1001-9332.202105.001.
- [35] WIMMER R, GRABNER M. Effects of climate on vertical resin duct density and radial growth of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] [J]. Trees, 1997, 11(5): 271-276. DOI: 10.1007/PL00009673.
- [36] YANG X H, CHEN L S, CHENG L L. Leaf photosynthesis and carbon metabolism adapt to crop load in ‘Gala’ apple trees[J]. Horticulturae, 2021, 7(3): 47. DOI: 10.3390/horticulturae7030047.
- [37] 崔西甜, 袁凤辉, 王安志, 等. 树木叶片光合能力随叶龄变化研究进展[J]. 世界林业研究, 2017, 30(3): 18-23. CUI X T, YUAN F H, WANG A Z, et al. Research progress in changes of leaf photosynthetic capacities at different leaf age[J]. World For Res, 2017, 30(3): 18-23. DOI: 10.13348/j.cnki.sjlyyj.2017.0020.y.
- [38] 朱振家, 姜成英, 史艳虎, 等. 库源比改变对油橄榄产量及源叶光合作用的调节[J]. 中国农业科学, 2015, 48(3): 546-554. ZHU Z J, JIANG C Y, SHI Y H, et al. Response of yield and leaf photosynthesis to sink-source ratio altering demand in olive[J]. Sci Agric Sin, 2015, 48(3): 546-554. DOI: 10.3864/j.issn.0578-1752.2015.03.14.
- [39] 李卫东, 李绍华, 吴本宏, 等. 果实不同发育阶段去果对桃源叶光合作用的影响[J]. 中国农业科学, 2005, 38(3): 565-570. LI W D, LI S H, WU B H, et al. Leaf photosynthesis in response to fruit thinning at different phenological stages of fruit development in peach trees[J]. Sci Agric Sin, 2005, 38(3): 565-570.
- [40] 丰亚南, 郑国生, 王宗正, 等. 牡丹开花前后碳水化合物的分配与光合速率的关系[J]. 园艺学报, 2007, 34(1): 153-156. FENG Y N, ZHENG G S, WANG Z Z, et al. Relationship between carbohydrate allocation and photosynthesis during florescence and flower senescence period in tree peony[J]. Acta Hort Sin, 2007, 34(1): 153-156. DOI: 10.16420/j.issn.0513-353x.2007.01.031.