

引用:赵佳宝,冯志培,宗婉莹,等. 森林更新幼苗生长-防御权衡的调节机制研究进展[J]. 河南农业大学学报, 2025, 59(1):13-20. DOI:10.16445/j.cnki.1000-2340.20240523.001

森林更新幼苗生长-防御权衡的调节机制 研究进展

赵佳宝,冯志培,宗婉莹,王腾,杨喜田
(河南农业大学林学院,河南 郑州 450046)

摘要:森林更新幼苗的生长和防御的优先度受环境因素和苗木发育特征的影响,同时又反过来影响着幼苗的生理特征。生物量分配和碳储存性状特征能够表征幼苗的成活、生长和生态适应能力。因此,通过研究森林更新幼苗生物量分配策略,探明幼苗器官中非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrate, NSC)含量的季节动态和碳储存变异特征,对于深入理解幼苗生长-防御权衡的变异规律及其调控机制,指导森林可持续经营具有重要的理论意义和实践价值。

关键词:生态演替;森林天然更新;幼苗;生物量分配;碳同化;碳储存

中图分类号:S754.1

文献标志码:A

文章编号:1000-2340(2025)01-0013-08

Research progress on the regulatory mechanisms of the growth-defense tradeoff for forest regenerated seedlings

ZHAO Jiabao, FENG Zhipei, ZONG Wanying, WANG Teng, YANG Xitian
(College of Forestry, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450046, China)

Abstract: The growth and defense priorities of the forest regenerated seedlings are influenced by environmental factors and developmental characteristics, which in turn affects the physiological characteristics of the seedlings. Biomass allocation and carbon storage traits can represent the seedling abilities of survival, growth and ecological adaptability. Therefore, the seasonal dynamics of non-structural carbohydrate (NSC) concentration and the variation in carbon storage characteristics within seedling organs were explored through the study of forest regenerated seedling biomass allocation strategy. The findings deepen the understanding of the variation rules and regulating mechanism of seedling growth-defense tradeoff, providing important theoretical significance and practical value to guide the sustainable management of forests.

Key words: ecological succession; natural forest regeneration; seedling; biomass allocation; carbon assimilation; carbon reserve

森林是全球陆地表面的主要生物群落和重要自然栖息地,在地球的碳循环、能量循环和水循环

中发挥着关键作用,并提供纤维、木材等林产品以及保护生物多样性等重要的生态系统服务^[1-2]。由

收稿日期:2024-02-29 接受日期:2024-05-24

基金项目:国家自然科学基金项目(31570613);河南省科技兴林项目(YLK202209);中国博士后科学基金面上项目(2021M690922);河南省自然科学基金项目(242300420486)

作者简介:赵佳宝(1989—),女,河南洛阳人,博士研究生,主要从事林木生理生态研究,E-mail:zjiabao@yeah.net;冯志培(1987—),女,河南林州人,讲师,博士,主要从事林木生理生态研究,E-mail:fzp19870415@163.com。

通信作者:杨喜田(1965—),男,河南长垣人,教授,博士,博士生导师,E-mail:yangxt@henau.edu.cn。

于气候变化叠加人为干扰等因素对全球森林生态系统可持续性产生了威胁,以实现促进森林天然更新、保护生物多样性和提高人工林结构复杂性等为目的的森林可持续经营,已成为全球关注的焦点问题^[3]。森林天然更新维持了自然森林生态系统的可持续性,促进了乡土树种的建立和生长,提高了森林生态系统的稳定性、恢复力和多样性,是生态系统中森林资源再生的一个重要生物学过程,对森林群落的重构起着至关重要的作用,也是森林可持续经营包括“近自然林”实践的重要科学依据^[4]。开展森林天然更新特征研究,对于理解森林天然更新过程和机制,并进一步指导森林可持续经营具有重要意义。森林天然更新是一个复杂的生态学过程,包括种子萌发、幼苗和幼树建立、幼树补充到林冠层等动态过程。幼苗和幼树(除单独提到幼树外,以下均简称为幼苗)阶段是森林天然更新过程中的一个关键阶段,也是比较脆弱的阶段。按照生活史阶段,幼苗可分为低苗(≤ 0.10 m)、高苗(0.11~0.50 m)、小幼树(0.51~1.30 m)和高幼树(高度超过1.30 m,但地径 ≤ 5.00 cm)等^[5]。研究幼苗响应环境变化的能力以及其定居、生存和生长策略,对把握植物群落的更新、结构和动态规律具有重要意义^[6-7]。如松栎混交林是一类重要的森林群落,在全球范围内分布广泛^[8],保护和维持天然更新过程和能力成为松栎混交林研究中的热点问题^[5]。但由于林分密度大、物种多样性低、幼苗生长缓慢和生存率较低等原因,林下天然更新能力受到了极大限制,阻碍了该森林群落的可持续发展和功能维持^[9-11]。探究影响天然更新的生物和非生物因素以及作用机制,一直是森林经营和生态服务功能等领域的研究重点^[12-14]。

1 调控幼苗生长-防御权衡的资源利用策略

植物资源利用策略包括地上地下能量和养分的获取和分配,是群落聚集和生态系统动态的主要驱动因素^[15]。在幼苗的生长发育过程中,植物地上部分竞争光,地下部分竞争水和养分。幼苗对资源的竞争策略首先受树种自身生理生态特征影响。快速生长的树种在遮阴环境中表现出较高的死亡率,而耐阴的树种却通过降低生长而获得较高的生存率。在遮阴条件下,幼苗由于受到光照条件的限制,对水或养分的竞争并不明显;而在光照充足条件下,幼苗对水肥资源的竞争就会变得激烈^[16]。有研究表明,幼苗的生存和生长在很

大程度上受林下光照强度的制约^[17-18];也有研究认为,光照不足会引起苗木生长量的降低,却不会影响苗木成活率^[19]。

幼苗在其不同生长季节和不同生活史阶段,要面临复杂的环境条件变化。光通过树冠到达森林地面之前被多层植物吸收,其强度呈指数级下降。林下更新幼苗在其生活史的最初几年,要忍受较高强度的遮阴,如茂密热带雨林林下的光照水平小于全日照的5%^[20]。进而,随着林下光照的变化或不同抚育措施的影响,土壤水分、养分、温度以及微生境条件等也会形成时间和空间上的变化^[21-22]。植物为了生长或生存,就必须把有限的资源进行合理调整并分配给植物生长或适应等功能器官,以实现生长-防御权衡(growth-defense trade-off),并通过这种权衡的动态变化调节营养物质的分配,以维持自身正常的生长繁殖和抵抗外界各种环境胁迫。随着环境条件的变化,限制植物生长的环境胁迫因子也随之变化^[23]。当土壤资源充足时,植物通常会优先进行高生长,以有利于竞争光照;但当土壤水分和营养物质受限时,植物会加大对根系的投入^[19]。同时,不同幼苗生活史阶段对资源受限响应也不同,幼苗早期对光的竞争占主导地位,而后期则对土壤养分的竞争占主导地位^[24]。特别是在气候变化背景下,降水格局不断改变,干旱灾害发生的频率和强度日益增加,且幼苗由于根系较浅,对干旱更加敏感,更容易由于水力失效而导致幼苗死亡^[25]。

幼苗为了到达林冠,会通过高效利用资源优先实现高生长和生物量积累而获得生长优势,而当可利用资源受限时,幼苗会主动调整形态结构或生理生化等功能性状而获得生存优势。因此,幼苗的这种资源丰富时优先生长、资源受限时优先生存的生长-防御权衡,被认为是幼苗适应环境的关键策略^[26-27],在维护更新层幼苗丰度和多样性方面发挥着核心作用^[28](图1)。某一生活史阶段幼苗的生长-防御权衡策略并不一定适用于其他生活史阶段,但目前结合不同树种、不同生活史阶段,开展幼苗生长-防御权衡的研究显得不足,其潜在机制的研究更为缺乏。

幼苗对资源的利用策略,不仅影响幼苗个体的生存和生长,也会在整个生命周期中影响其他生理生态过程^[29-30]。因此,开展环境因子综合影响更新幼苗的作用机制,对于了解群落内的幼苗、幼树增补动态及关键影响因素均很重要,并可为正确确定不同树种的最佳更新生态位提供理论依

据^[21,31]。但是目前大部分研究都是在林下单一环境因素^[32-33],或室内控制试验^[34-35]条件下进行的。然而,在自然条件下,幼苗生长-防御权衡策略会表现更为复杂^[21]。因此,从控制试验和样地调查两个

途径,开展森林更新幼苗响应非生物因素变化的生长-防御权衡以及调节机制,对于准确把握森林天然更新特征以及幼苗的适应策略,指导森林生态系统的保护和恢复,具有重要科学价值和实践意义。

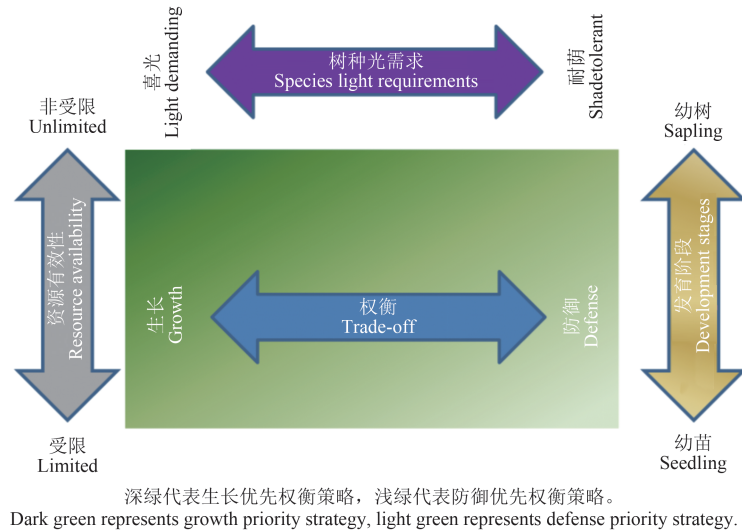


图 1 影响幼苗生长-防御权衡的生物和非生物因素

Fig. 1 Biotic and abiotic factors influencing the seedling growth-defense trade-off

2 调控幼苗生长-防御权衡的非结构性碳水化合物储存能力

植物通过光合作用生产的碳水化合物,包括结构性碳水化合物(structural carbohydrate, SC,主要用于植物的结构组织构建)和非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrate, NSC,参与植物的生理代谢和渗透调节等过程)。而 NSC 在林木生长发育过程中发挥着重要的调节作用,是其生长繁殖和新陈代谢的重要能量,可以缓冲环境压力、维持树木特别是落叶树种休眠期间的基本功能(呼吸、芽发育、韧皮部运输、根系生长以及早春生长等)^[36]。其含量的大小是植物碳收支状况的体现,也反映了幼苗适应环境变化的能力。

影响 NSC 动态变化的因素很多,如生活类型、器官类型等。落叶植物储存的 NSC 在芽萌发后立即被消耗,但同时又会很快得到恢复,冬季早期达到最大;而常绿树种 NSC 的最大积累量是在春季末,且与落叶植物相比,单位生物量的存储较少。这是因为常绿植物不需要大量的 NSC 储存来满足冬季代谢和春季早期生长的需求^[37]。储存在树木茎干中的 NSC 通常季节变化最小,而在嫩枝和细根中的变化却较大^[38]。储存在树干和根系中的 NSC 向叶片的转运,会有利于植物克服遮阴引起的负向碳权衡^[39]。

KOBE^[39]于 1997 年首次发现耐阴树种的幼苗在林下比喜光树种的幼苗含有更高的 NSC 含量,相关研究也证明 NSC 储存可以增强幼树的耐阴能力,从而提高弱光或冠层下的生存机会^[40]。在光合作用受阻的情况下,碳同化源的供应不能满足植物碳需求,植物为维持新陈代谢而持续消耗碳水化合物,碳储存量逐渐减少^[41]。一般情况下,储存的 NSC 不会被完全消耗掉。这是因为植物需要一定数量的可溶性糖来维持植物的渗透调节、运输和信号传递^[42]。当光合同化和水解供应的 NSC 无法满足植物的碳需求时,就会发生碳的负权衡,最终会耗尽碳水化合物的储备而导致碳饥饿(carbon starvation),从而导致代谢需求可能无法得到满足而致使苗木死亡^[27,43]。例如,MITCHELL 等^[44]在研究辐射松(*Pinus radiata*)干旱死亡时发现,长期干旱胁迫下光合速率会先于呼吸速率下降,NSC 含量降低了约 50%。但也有研究表明,麻栎(*Quercus acutissima*)的干旱胁迫不仅不会造成“碳饥饿”现象,反而可以显著提高植物 NSC 含量,并认为 NSC 积累是植物应对干旱胁迫的策略之一^[45]。这些研究结果的不同可能是由于树种、试验手段、环境因素等差异而导致^[46],特别是幼苗阶段,幼苗的活力状况会发生从健康、长势衰弱、濒临死亡到死亡的一个过程。这一过程是否与碳平衡逐渐被打破,最终造成“碳饥饿”有关? NSC 储存动态对幼树死亡起

到哪些作用等有关影响幼树活力状况的生理生态机制的研究还需进一步加强。

NSC 储存动态与碳同化源和碳储存库密切相关^[47-48]。植物的光合器官为碳同化源,碳储存器官为碳储存库。这种源-库相对大小的变化,会引起植物相应地启动补偿生长策略,进而导致植物各器官 NSC 储存策略的改变^[21,49]。幼苗的叶片和根系更容易受到小型动物等的生物干扰,进而影响了碳同化源和碳储存库的大小。且由于幼苗的光合面积和根系生物量均是有限的,这种干扰对生长-防御权衡的影响意义重大,但目前还未见类似研究报道。过去有关碳同化源的研究较多,而对碳储存库的研究较少。特别是对具有重要储存功能的根系研究多集中于根系形态和水肥吸收能力等功能性状^[50-51],关注的是植物生产能力^[52]。根系作为幼苗重要的碳储存器官,其 NSC 储存能力对幼苗成活和生长具有较大影响^[53-54],而目前开展根系碳储存功能性状影响幼苗适应能力的研究较少^[9,55],特别是进一步探索幼苗响应源-库变化调控生长-防御权衡的生理生态机制研究还显得不足。

3 调控幼苗生长-防御权衡的功能性状可塑性

在可利用资源受限时,幼苗会通过形态、生长和生理等一系列功能性状的改变来响应环境变化,从而实现生长-防御权衡。功能性状的可塑性已成为研究幼苗生长-防御权衡策略的一种有效工具^[56-57]。在林窗没有形成之前,大多数林下幼苗不能生长到达树冠层而发生死亡^[7]。幼苗在较长的林下生活史中,会采取不同适应策略以维持其生存和生长,从而形成了不同光强下的适应策略^[25]。

遮阴可以直接影响光合作用,但植物可以通过形态和生态生理的适应变化而间接作用于碳固定潜力^[21]。植物在强光照条件下,会通过减小单株叶面积和叶片数量等地上部分形态特征来减少光能的吸收。当环境光照度减弱时,为了生长,幼苗会通过增大植株冠幅、增加单片叶面积和延长叶片寿命等方式,以更有利于捕获光能,维持较高的光合能力。但同时需要维持高呼吸速率、高叶片氮含量和高光补偿点,这对于遮阴条件下的幼苗来讲成本过高^[58]。因此,为了生存,植物会通过形态(根茎比、叶片大小、叶片质量比)、解剖(气孔密度、表皮厚度、栅栏状薄壁组织的交换表面积)和生理等

(最大光合速率、气孔导度、核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶 Rubisco 活性)功能性状的改变来适应低光环境条件,如具有较高叶干物质量、木质素含量或碳氮比的幼苗具有较强的生存策略^[59]。

同时,植物也会调整生理生化过程建立生长-防御权衡。如通过蔗糖磷酸合成酶、蔗糖合成酶、淀粉酶、1,5-二磷酸核酮糖羧化酶和 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶活化酶等调节酶的活性来维持光能固定、能量物质合成以及碳水化合物转化与积累。同时,通过复杂的抗氧化防御系统(包括抗氧化酶和非酶抗氧化剂)调节,减少细胞中超氧阴离子、过氧化氢和羟基自由基等活性氧的过量积累,降低对细胞结构造成的显著损害^[60],提高植物的抗逆性。近年来,活性氧也被证明作为信号分子参与植物应答胁迫的多个发育过程^[61]。

植物生物量分配是植物重要的功能性状。植物可通过调整各器官间生物量分配来减轻胁迫造成的伤害并增加对有限资源的吸收利用^[41,62-63],因此成为植物适应环境变化的重要策略和有效途径。喜光性树种通过快速捕获资源和拓展空间,成功地占据生产优势,并将生产的资源投入到新的物质生产,以增加进一步的资源捕获。相反,耐阴性强的树种,通过缓慢生长和投入较大生物量到储存器官,以提高其耐阴能力^[24]。最优分配理论认为,幼苗会随着可利用资源的变化而将光合产物分配到不同的器官,以实现更有效的资源获取,使性能最大化^[64]。当有限的资源被分配给一个器官后,就不能被另一个器官使用。因此,如果植物将更多的生物量分配到生长器官(叶片和茎),必然会减少分配给与土壤养分和水分供应有关的器官(根系),带来储备功能的下降进而降低生存能力^[65]。POORTER 等^[52]的研究表明,随着光照强度的降低,植物对根系的投入减少,对叶片的投入增加。而于丽敏等^[66]认为,生物量在任何特定时间的分配都是为了提高植物吸收水分和养分的能力。当然这种研究结论的不一致性也与树种的生态习性有关,喜光树种更倾向于投入到生长器官^[67]。在栓皮栎(*Quercus variabilis* Bl.)播种造林实践中,广大群众已认识到栓皮栎“一年长根,二年长苗”的独特生物量分配特性,但相关的深入研究却开展不够。

以往有关功能性状的研究主要集中在单变量关系上,从个体的单一性状(如叶片)来预测幼苗的生长-防御权衡。但植物的单一性状(叶片功能性状)通常与其他性状(如茎和根系的功能性状)

共同作用,决定了植物整体对环境变化的适应能力^[59]。同时,随着幼苗生长阶段的变化,其对环境因素的适应策略往往也会发生显著变化^[21]。因此,开展幼苗功能性状对不同环境因素的协同响应研究,进一步探明其对生长-防御权衡的调控机制,可更全面准确地把握幼苗的环境应对策略。

4 展望

森林的天然更新是一个复杂的生态学过程,进一步开展幼苗生长-防御权衡以及调控机制研究,可以为准确把握森林天然更新特征、指导森林资源保护和生态修复提供科学依据。不同资源利用型树种的幼苗在其不同生长季节和不同生活史阶段,要面临环境条件的复杂变化。植物为了生长或生存,就必须把有限的资源进行合理调整并分配给植物生长或适应等功能器官,以实现其生长-防御权衡。随着环境因素的变化,幼苗的环境适应策略往往会发生显著变化。但光照、水分、养分等环境因子影响天然更新幼苗的作用机制尚不清楚,有关不同生活史阶段更新幼苗碳储存策略影响幼苗生长-防御平衡的研究还比较缺乏,进一步探索调节更新幼苗生长-防御权衡的机制研究更鲜有报道。

为了把握森林天然更新规律,有必要在多阶段、多水平上对更新幼苗生长-防御权衡的调控机制进行深入研究。特别是需要关注 1)非生物因素(光照、水和养分)以及生物因素(树种、生活史阶段、活力状况),如何通过调节形态和生理等功能性状的途径实现幼苗的生长-防御权衡;2)不同环境条件、不同生活史阶段幼苗会形成不同大小的碳同化源和碳储存库,它们的相对大小会如何调节幼苗的生长-防御权衡;3)NSC 储存能力和动态变化是幼苗生长-防御权衡的重要表现,其如何影响幼苗生长-防御权衡策略。这些问题的解决,有助于科学把握幼苗对环境因素和生物因素的响应策略以及调节生长-防御权衡的生理生态机制,为指导混交林可持续经营和功能维持提供理论基础。

参考文献 References:

- [1] SEIDL R, THOM D, KAUTZ M, et al. Forest disturbances under climate change[J]. *Nature Climate Change*, 2017, 7: 395-402.
- [2] United Nations Environment Programme. The state of the world's forests: forests, biodiversity and people[R/OL]. Rome: FAO, 2020 [2021-06-22]. <http://resp.>

llas.ac.cn/C666/handle/2XK7JSWQ/270906.

- [3] WIECZYNSKI D J, BOYLE B, BUZZARD V, et al. Climate shapes and shifts functional biodiversity in forests worldwide[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(2): 587-592.
- [4] HAMMOND M E, POKORNÝ R, OKAE-ANTI D, et al. The composition and diversity of natural regeneration of tree species in gaps under different intensities of forest disturbance[J]. *Journal of Forestry Research*, 2021, 32(5): 1843-1853.
- [5] DOBROWOLSKA D. Effect of stand density on oak regeneration in flood plain forests in Lower Silesia, Poland[J]. *Forestry: an International Journal of Forest Research*, 2008, 81(4): 511-523.
- [6] 陈超凡,覃林,段艺璇,等. 不同经营模式对蒙古栎次生林叶功能性状和土壤理化性质的影响[J]. *生态学报*, 2018, 38(23): 8371-8382.
- CHEN C F, QIN L, DUAN Y X, et al. Effects of different management models on leaf functional traits and soil physical and chemical properties of natural secondary forest of *Quercus mongolica*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(23): 8371-8382.
- [7] SILVA K F O E, MELO B C V, MOREIRA T B, et al. Darkness and low-light alter reserve mobilization during the initial growth of soybean (*Glycine max* (L.) Merrill)[J]. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 2021, 33(1): 55-68.
- [8] GADOW K V. Stabilizing forest productivity and resilience at multiple scales[J]. *Forest Ecosystems*, 2023, 10: 100136.
- [9] 付梦瑶,崔秋芳,吴明,等. 松栎混交林中马尾松的种内种间竞争[J]. *河南农业大学学报*, 2016, 50(3): 311-317.
- FU M Y, CUI Q F, WU M, et al. Intraspecific and interspecific competition of *Pinus massoniana* and *Quercus acutissima* mixed artificial forest[J]. *Journal of Henan Agricultural University*, 2016, 50(3): 311-317.
- [10] 赵佳宝,杨喜田,徐星凯,等. 马尾松-麻栎混交林土壤溶解性有机碳氮空间分布特征[J]. *水土保持学报*, 2016, 30(3): 213-219.
- ZHAO J B, YANG X T, XU X K, et al. Spatial distribution characteristic of soil dissolved organic carbon and nitrogen under the *Pinus massoniana-Quercus acutissima* mixed forest[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2016, 30(3): 213-219.
- [11] 闫东锋,郭丹丹,吴桂藏,等. 栎类天然次生林不同组分及土壤碳氮分布对森林抚育的响应[J]. *浙江农*

- 林大学学报, 2017, 34(2): 215-224.
- YAN D F, GUO D D, WU G C, et al. Carbon and nitrogen distribution with forest tending in a natural secondary oak forest [J]. Journal of Zhejiang A & F University, 2017, 34(2): 215-224.
- [12] YU F, WANG D X, SHI X X, et al. Effects of environmental factors on tree seedling regeneration in a pine-oak mixed forest in the Qinling Mountains, China [J]. Journal of Mountain Science, 2013, 10(5): 845-853.
- [13] CHAI Z Z, FAN D F, WANG D X. Environmental factors and underlying mechanisms of tree community assemblages of pine-oak mixed forests in the Qinling Mountains, China [J]. Journal of Plant Biology, 2016, 59(4): 347-357.
- [14] ZHOU G, LIU Q J, XU Z Z, et al. How can the shade intolerant Korean pine survive under dense deciduous canopy? [J]. Forest Ecology and Management, 2020, 457: 117735.
- [15] FRIDLEY J D, BAUERLE T L, CRADDOCK A, et al. Fast but steady: an integrated leaf-stem-root trait syndrome for woody forest invaders [J]. Ecology Letters, 2022, 25(4): 900-912.
- [16] SHOYON T A, GAGNON D, VANDERWEL M C. Boreal conifer seedling responses to experimental competition removal during summer drought [J]. Ecosphere, 2021, 12(2): 31-43.
- [17] 胡晓静, 张文辉, 何景峰, 等. 不同生境栓皮栎天然更新幼苗植冠构型分析 [J]. 生态学报, 2015, 35(3): 788-795.
- HU X J, ZHANG W H, HE J F, et al. Architectural analysis of crown geometry of *Quercus variabilis* Bl. natural regenerative seedlings in different habitats [J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(3): 788-795.
- [18] 蒋欣梅, 张雪, 程瑶, 等. 光强对蒲公英生长、活性成分积累及抗氧化活性的影响 [J]. 东北农业大学学报, 2023, 54(3): 26-34.
- JIANG X M, ZHANG X, CHENG Y, et al. Effects of light intensity on growth, accumulation of active constituents and antioxidant activities of *Taraxacum mongolicum* Hand. -Mazz [J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2023, 54(3): 26-34.
- [19] SEVILLANO I, SHORT I, GRANT J, et al. Effects of light availability on morphology, growth and biomass allocation of *Fagus sylvatica* and *Quercus robur* seedlings [J]. Forest Ecology and Management, 2016, 374: 11-19.
- [20] CLARK D B, CLARK D A. Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forest [J]. Forest Ecology and Management, 1996, 80(1/2/3): 235-244.
- [21] VALLADARES F, LAANISTO L, NIINEMETS Ü, et al. Shedding light on shade: ecological perspectives of understorey plant life [J]. Plant Ecology & Diversity, 2016, 9(3): 237-251.
- [22] 黄朗, 朱光玉, 康立, 等. 湖南栎类天然次生林幼树更新特征及影响因子 [J]. 生态学报, 2019, 39(13): 4900-4909.
- HUANG L, ZHU G Y, KANG L, et al. Regeneration characteristics and related factors affecting saplings in *Quercus* spp. natural secondary forests in Hunan Province, China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(13): 4900-4909.
- [23] O'CONNELL B M, KELTY M J. Crown architecture of understory and open-grown white pine (*Pinus strobus* L.) saplings [J]. Tree Physiology, 1994, 14(1): 89-102.
- [24] LIU P C, WANG W D, BAI Z Q, et al. Nutrient loads and ratios both explain the coexistence of dominant tree species in a boreal forest in Xinjiang, Northwest China [J]. Forest Ecology and Management, 2021, 491: 119198.
- [25] WANG W S, ZHAO X Q, LI M, et al. Complex molecular mechanisms underlying seedling salt tolerance in rice revealed by comparative transcriptome and metabolomic profiling [J]. Journal of Experimental Botany, 2016, 67(1): 405-419.
- [26] KEEP T, SAMPOUX J P, BARRE P, et al. To grow or survive: which are the strategies of a perennial grass to face severe seasonal stress? [J]. Functional Ecology, 2021, 35(5): 1145-1158.
- [27] AREND M, LINK R M, PATTHEY R, et al. Rapid hydraulic collapse as cause of drought-induced mortality in conifers [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2021, 118(16): e2025251118.
- [28] MEIRA-NETO J A A, NUNES CÂNDIDO H M, MIAZAKI Â, et al. Drivers of the growth-survival trade-off in a tropical forest [J]. Journal of Vegetation Science, 2019, 30(6): 1184-1194.
- [29] DANG Q L, MARFO J, DU F G, et al. CO₂ stimulation and response mechanisms vary with light supply in boreal conifers [J]. Journal of Plant Ecology, 2021, 14(2): 291-300.
- [30] 王娇, 关欣, 张伟东, 等. 杉木幼苗生物量分配格局对氮添加的响应 [J]. 植物生态学报, 2021, 45(11): 1231-1240.
- WANG J, GUAN X, ZHANG W D, et al. Responses of

- biomass allocation patterns to nitrogen addition of *Cunninghamia lanceolata* seedlings[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2021, 45(11): 1231-1240.
- [31] 余碧云, 张文辉, 胡晓静, 等. 栓皮栎地上部分构型及生物量分配[J]. 应用生态学报, 2015, 26(8): 2265-2272.
YU B Y, ZHANG W H, HU X J, et al. Aboveground architecture and biomass distribution of *Quercus variabilis*[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2015, 26(8): 2265-2272.
- [32] 王中磊, 高贤明. 锐齿槲栎林的天然更新: 坚果、幼苗库和径级结构[J]. 生态学报, 2005, 25(5): 986-993.
WANG Z L, GAO X M. The regeneration of *Quercus aliena* var. *acuteserrata*: acorn status, seedling pool and size structure[J]. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(5): 986-993.
- [33] LHOTKA J M. Effect of gap size on mid-rotation stand structure and species composition in a naturally regenerated mixed broadleaf forest[J]. New Forests, 2013, 44(3): 311-325.
- [34] MARTELLETTI S, LINGUA E, MELONI F, et al. Microsite manipulation in lowland oak forest restoration results in indirect effects on acorn predation[J]. Forest Ecology and Management, 2018, 411: 27-34.
- [35] YI X F, WANG Z Y. The importance of cotyledons for early-stage oak seedlings under different nutrient levels: a multi-species study[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2016, 35(1): 183-189.
- [36] SALA A, WOODRUFF D R, MEINZER F C. Carbon dynamics in trees: feast or famine?[J]. Tree Physiology, 2012, 32(6): 764-775.
- [37] EL OMARI B. Accumulation versus storage of total non-structural carbohydrates in woody plants[J]. Trees, 2022, 36(3): 869-881.
- [38] MARTÍNEZ-VILALTA J, SALA A N, ASENSIO D, et al. Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: a global synthesis[J]. Ecological Monographs, 2016, 86(4): 495-516.
- [39] KOBE R K. Carbohydrate allocation to storage as a basis of interspecific variation in sapling survivorship and growth[J]. Oikos, 1997, 80(2): 226.
- [40] MYERS J A, KITAJIMA K. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest[J]. Journal of Ecology, 2007, 95(2): 383-395.
- [41] CHAPIN F S, SCHULZE E, MOONEY H A. The ecology and economics of storage in plants[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1990, 21: 423-447.
- [42] SANZ-PÉREZ V, CASTRO-DÍEZ P, JOFFRE R. Seasonal carbon storage and growth in Mediterranean tree seedlings under different water conditions[J]. Tree Physiology, 2009, 29(9): 1105-1116.
- [43] MACALLISTER S, MENCUCCINI M, SOMMER U, et al. Drought-induced mortality in Scots pine: opening the metabolic black box[J]. Tree Physiology, 2019, 39(8): 1358-1370.
- [44] MITCHELL P J, O'GRADY A P, TISSUE D T, et al. Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality[J]. The New Phytologist, 2013, 197(3): 862-872.
- [45] 李亚楠, 张淞著, 张藤子, 等. 干旱-高钙对麻栎幼苗非结构性碳水化合物含量和分配的影响[J]. 生态学报, 2020, 40(7): 2277-2284.
LI Y N, ZHANG S Z, ZHANG T Z, et al. Effects of drought-high calcium on non-structural carbohydrate contents of *Quercus acutissima*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(7): 2277-2284.
- [46] 王凯, 逢迎迎, 吕林有, 等. 杨树幼苗自然干旱过程中非结构性碳水化合物变化[J]. 生态学杂志, 2021, 40(7): 1969-1978.
WANG K, PANG Y Y, LYU L Y, et al. Changes of non-structural carbohydrates of *Populus × xiaozhuanica* cv. Zhangwu seedlings during process of natural drought[J]. Chinese Journal of Ecology, 2021, 40(7): 1969-1978.
- [47] MENSAH S, KAKAI R G, SEIFERT T. Patterns of biomass allocation between foliage and woody structure: the effects of tree size and specific functional traits[J]. Annals of Forest Research, 2016, 59(1): 49-60.
- [48] 王明君, 白朕银, 贾傲梅, 等. 氮沉降、增温和降水变化对草地碳固存的影响研究进展[J]. 东北农业大学学报, 2023, 54(6): 89-96.
WANG M J, BAI Z Y, JIA A M, et al. Research progress on effects of nitrogen deposition, warming and precipitation pattern changes on grassland carbon sequestration[J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2023, 54(6): 89-96.
- [49] YAMASHITA N, OKUDA S, SUWA R, et al. Impact of leaf removal on initial survival and growth of container-grown and bare-root seedlings of Hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa*)[J]. Forest Ecology and Management, 2016, 370: 76-82.
- [50] THAKUR S, KUMAR B M, KUNHAMU T K. Coarse root biomass, carbon, and nutrient stock dynamics of

- different stem and crown classes of silver oak (*Grevillea robusta* A. Cunn. ex. R. Br.) plantation in Central Kerala, India[J]. *Agroforestry Systems*, 2015, 89(5): 869–883.
- [51] STROCK C F, BURRIDGE J, MASSAS A S F, et al. Seedling root architecture and its relationship with seed yield across diverse environments in *Phaseolus vulgaris* [J]. *Field Crops Research*, 2019, 237: 53–64.
- [52] POORTER H, JAGODZINSKI A M, RUIZ-PEINADO R, et al. How does biomass distribution change with size and differ among species? an analysis for 1200 plant species from five continents[J]. *The New Phytologist*, 2015, 208(3): 736–749.
- [53] HARTMANN H, ADAMS H D, HAMMOND W M, et al. Identifying differences in carbohydrate dynamics of seedlings and mature trees to improve carbon allocation in models for trees and forests [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2018, 152: 7–18.
- [54] PERNOT C, THIFFAULT N, DESROCHERS A. Root system origin and structure influence planting shock of black spruce seedlings in boreal microsites [J]. *Forest Ecology and Management*, 2019, 433: 594–605.
- [55] 夏菲, 王孝安, 郭华, 等. 不同龄级辽东栎幼苗根系形态对幼苗生长的影响[J]. *中国农学通报*, 2012, 28(10): 32–36.
- XIA F, WANG X A, GUO H, et al. Effects of root morphology on seedling growth of *Quercus liaotungensis* in different age classes on Loess Plateau[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2012, 28(10): 32–36.
- [56] ZHU Y, QUEENBOROUGH S A, CONDIT R, et al. Density-dependent survival varies with species life-history strategy in a tropical forest[J]. *Ecology Letters*, 2018, 21(4): 506–515.
- [57] HEDWALL P O, HOLMSTRÖM E, LINDBLADH M, et al. Concealed by darkness: how stand density can override the biodiversity benefits of mixed forests[J]. *Ecosphere*, 2019, 10(8): e02835.
- [58] DOS SANTOS V A H F, FERREIRA M J. Are photosynthetic leaf traits related to the first-year growth of tropical tree seedlings? a light-induced plasticity test in a secondary forest enrichment planting[J]. *Forest Ecology and Management*, 2020, 460: 117900.
- [59] UMAÑA M N, SWENSON N G, MARCHAND P, et al. Relating leaf traits to seedling performance in a tropical forest: building a hierarchical functional framework[J]. *Ecology*, 2021, 102(7): e03385.
- [60] MIRZAHOSSEINI Z, SHABANI L, SABZALIAN M R, et al. Comparative physiological and proteomic analysis of *Arabidopsis thaliana* revealed differential wound stress responses following the exposure to different LED light sources [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2020, 169: 103895.
- [61] CEJUDO F J, SANDALIO L M, VAN BREUSEGEM F. Understanding plant responses to stress conditions: redox-based strategies[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(16): 5785–5788.
- [62] NICOTRA A B, ATKIN O K, BONSER S P, et al. Plant phenotypic plasticity in a changing climate [J]. *Trends in Plant Science*, 2010, 15(12): 684–692.
- [63] FRESCHET G T, VIOLLE C, BOURGET M Y, et al. Allocation, morphology, physiology, architecture: the multiple facets of plant above- and below-ground responses to resource stress [J]. *The New Phytologist*, 2018, 219(4): 1338–1352.
- [64] UMAÑA M N, CAO M, LIN L X, et al. Trade-offs in above- and below-ground biomass allocation influencing seedling growth in a tropical forest[J]. *Journal of Ecology*, 2021, 109(3): 1184–1193.
- [65] WEINER J. Allocation, plasticity and allometry in plants[J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2004, 6(4): 207–215.
- [66] 于丽敏, 王传宽, 王兴昌. 三种温带树种非结构性碳水化合物分配[J]. *植物生态学报*, 2011, 35(12): 1245–1255.
- YU L M, WANG C K, WANG X C. Allocation of non-structural carbohydrates for three temperate tree species in Northeast China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(12): 1245–1255.
- [67] GIERTYCH M J, KAROLEWSKI P, OLEKSYN J. Carbon allocation in seedlings of deciduous tree species depends on their shade tolerance[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2015, 37(10): 216.

(责任编辑:李莹)