



生态与农村环境学报
Journal of Ecology and Rural Environment
ISSN 1673-4831, CN 32-1766/X

《生态与农村环境学报》网络首发论文

题目：不同种源北美乔柏幼苗在我国南北生境中的短期光合生理性状差异
作者：倪妍妍，徐瑾，王浩，曹晓，周涛，张顶鹤，高军，刘建锋，胡睿
DOI：10.19741/j.issn.1673-4831.2025.0942
收稿日期：2025-10-29
网络首发日期：2026-02-26
引用格式：倪妍妍，徐瑾，王浩，曹晓，周涛，张顶鹤，高军，刘建锋，胡睿. 不同种源北美乔柏幼苗在我国南北生境中的短期光合生理性状差异[J/OL]. 生态与农村环境学报. <https://doi.org/10.19741/j.issn.1673-4831.2025.0942>



网络首发：在编辑部工作流程中，稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定，且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式（包括网络呈现版式）排版后的稿件，可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定；学术研究成果具有创新性、科学性和先进性，符合编辑部对刊文的录用要求，不存在学术不端行为及其他侵权行为；稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准，正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性，录用定稿一经发布，不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容，只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

出版确认：纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊（光盘版）》电子杂志社有限公司签约，在《中国学术期刊（网络版）》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版，以单篇或整期出版形式，在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊（网络版）》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物（ISSN 2096-4188，CN 11-6037/Z），所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。

DOI: 10.19741/j.issn.1673-4831.2025.0942

不同种源北美乔柏幼苗在我国南北生境中的短期光合生理性状差异

倪妍妍^{1,2}, 徐瑾³, 王浩¹, 曹晓¹, 周涛⁴, 张顶鹤¹, 高军¹, 刘建锋^{2①}, 胡睿^{1②} (1. 生态环境部南京环境科学研究所昆崙山国家生态质量综合监测站, 江苏 南京 210042; 2. 中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091; 3. 山东省林业保护和发展服务中心, 山东 济南 250014; 4. 山东省长岛生态环境监测站, 山东 烟台 265800)

摘要: 研究不同种源树木对气候变化的光合生理相应异质性对林木科学引种具有指导意义。本研究以3个种源(BC、Pur、Py)的北美乔柏(*Thuja plicata*) 1年生的实生苗为试验材料, 通过在我国南方(江西南昌)和北方(北京通州)的同质园进行野外种植试验, 对比不同种源幼苗生长及其光合生理特征参数的差异, 探究生长地—种源的气候差异对幼苗光合性状的影响。结果表明: (1) 幼苗相对生长速率受生境影响显著, 南方生境显著高于北方生境; 在南方生境中, 种源Pur的生长表现优于其他种源。(2) 光合特征参数受种源、生境和光强的显著影响及交互作用影响。在北方生境中, 种源BC的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)较高, 而种源Py的水分利用效率(WUE)最高; 在南方生境中, 种源Py的 G_s 、 C_i 和 T_r 表现较好, 但 WUE 最低; 种源Pur在两生境间表现较为一致。(3) 在北方生境中, 仅种源Py的最大光化学效率和实际光化学效率显著高于种源Pur; 种源Py在南方生境中的光化学淬灭显著高于在北方生境。(4) 幼苗光合参数与生长地—种源的气候距离显著相关, 且存在明显的相关性差异。 P_n 仅受最低温差值(ΔT_{min})负作用调控, 土壤湿度差值与 ΔT_{min} 对 G_s 和 WUE 变化的解释率最高, 对 G_s 呈促进作用, 但对 WUE 呈抑制作用。综上, 北美乔柏幼苗生长与光合生理性状存在显著的种源与生境差异, 引种栽培需考虑种源与生境匹配以提升树木适应性。

关键词: 北美乔柏; 同质园试验; 光合生理性状; 气候差异; 相对生长速率

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Variations of Photosynthetic and Physiological Traits of *Thuja plicata* Seedlings from Different Provenances between Northern and Southern Habitats of China. NI Yan-yan^{1,2}, XU Jin³, WANG Hao¹, CAO Xiao¹, ZHOU Tao⁴, ZHANG Ding-he¹, GAO Jun¹, LIU Jian-feng^{2①}, HU Rui^{1②} (1. Kunyu Mountain Station of National Ecological Quality Comprehensive Monitoring Centre, Nanjing Institute of Environmental Science, Ministry of Ecology and Environment, Nanjing 210042, China; 2. Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; 3. Shandong Provincial Forestry Protection and Development Service Center, Jinan 250014, China; 4. Shandong Changdao Ecological Environment Monitoring Station, Yantai 265800, China)

Abstract: Understanding of the photosynthetic and physiological heterogeneities of seedling provenances in response to climatic variations across different habitats provides critical guidance for the scientific introduction of forest trees. In this study, one-year-old seedlings of *Thuja plicata* from three provenances (BC, Pur, Py) were planted in southern (Nanchang, Jiangxi) and northern (Tongzhou, Beijing) experimental nurseries to illustrate the differences in seedling growth, photosynthetic and physiological traits, and the influences of climatic differences between plantation and provenance sites on seedling photosynthetic performance were also investigated. Results showed that: (1) Habitats posted a significant influence on the relative growth rate of seedlings which was significantly higher in the southern site than that in the northern

收稿日期: 2025-10-29

基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(GYZX250103, GYZX250209); 国家自然科学基金青年C类项目(32501454)

① 通信作者 Email: LiuJf2000cn@163.com.

② 共同通讯作者 E-mail: hurui@nies.org.

site. In the southern habitat, Pur exhibited superior growth performance when compared to the other provenances. (2) Photosynthetic parameters were significantly influenced by provenances, habitats, light intensity, and their interactions. In the northern habitat, BC demonstrated a higher net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), intercellular CO_2 concentration (C_i), and transpiration rate (Tr), while Py had the highest water use efficiency (WUE). In the southern habitat, Py showed a better performance in G_s , C_i , and Tr , with the lowest WUE ; Pur displayed relatively consistent performance across both habitats. (3) In the northern habitat, only Py had significantly higher maximum photochemical efficiency and actual photochemical efficiency than Pur; the photochemical quenching of Py was significantly higher in the southern habitat than in the northern one. (4) Seedling photosynthetic parameters were significantly correlated with the climatic distance between plantation and provenance sites. P_n was negatively regulated by the minimum temperature difference (ΔT_{\min}). Additionally, soil moisture difference and ΔT_{\min} had the highest explanatory contribution for variations in G_s and WUE , promoting G_s and inhibiting WUE . In conclusion, the growth and photosynthetic traits of *Thuja plicata* seedlings exhibit significant provenance and habitat differences, and both provenance selection and habitat matching should be considered in introduction and cultivation to enhance tree adaptability.

Key Words: *Thuja plicata*; common garden test; photosynthesis physiological traits; climate variation; relative growth rate

全球气候变化正深刻改变温度、降水等气候因子的时空格局，对森林生态系统的结构、功能及分布构成严峻挑战^[1]。在此背景下，辅助迁移技术——即人为将种子或幼苗迁移至更适宜的未来气候区——因其在提升森林恢复力与生产力方面的潜力，逐渐被视为一项重要的适应性策略^[2,3]。引种成功的关键在于树种对新环境的适应能力，其中光合作用作为树木碳积累与生长的生理基础，对环境变化极为敏感^[4,5]。因此，系统评估引种树种的光合生理适应性，对预测其引种潜力具有重要理论意义。

北美乔柏 (*Thuja plicata*) 是北美西海岸重要的用材与生态树种，因其生长迅速、材质优良及抗逆性强，已被亚洲和欧洲多国引种^[6,7]。我国已在北京、重庆等地开展对该树种的初步引种试验^[8]，并表现出一定的生长潜力；因此，进一步引进并系统驯化北美乔柏，对丰富我国造林树种资源、提升森林生态系统服务功能具有潜在价值^[4]。然而，树木在广域分布区内会形成具有遗传分化的种源，这些种源在长期适应原生气候的过程中形成地理变异，演化出独特的表型与生理特征^[5,9]。因此，科学的种源选择是引种成功的关键，直接关系到苗木的适应性与生长表现^[10]。目前，关于北美乔柏的研究多集中于其原产地的生态特性、木材性质以及物种资源开发利用^[7,11]，而针对其不同种源在不同区域典型气候条件下——尤其是光合生理特性方面的适应性比较研究仍较为缺乏^[7,12]。

光合生理过程直接决定植物的碳同化能力与生存竞争力，在我国树木引种前期试验中广泛应用^[13,14]。目前多数研究聚焦于控制条件下（如水分^[15-17]、温度^[15,18]、光照^[13,14]、土壤养分^[21,22]等）不同种源的生理差异，以揭示树木在预设环境下的适应机制。相比之下，野外种源试验更能真实反映地理变异，并更有效地预测未来气候情景下树种的表现^[23-25]。例如，Fréchette 等^[23]将不同纬度的欧洲赤松 (*Fagus sylvatica*) 幼苗种植于同一试验地，通过增温装置研究其光合物候可塑性。然而，现有野外试验多限于单一区域^[26-28]，尚缺乏针对树木种源在气候差异显著的自然生境中的系统性比较研究^[10,29]。

当植物从原种源地迁移至气候迥异的引种地时，其光合机制将面临强烈的环境筛选压力^[30]。依据“气候相似性”原则，引种地与种源地之间的气候距离是决定引种成败的关键^[31]。量化该气候距离并将其与光合生理表现关联，有助于从机制上解析树木对环境适应的驱动因子，为种源精准选择提供依据。基于此，本研究以从北美引进的 3 个北美乔柏 (*Thuja plicata*) 种源为对象，在统一育苗后分别移栽至我国南方（江西南昌）与北方（北京通州）两个气候差异显著的同质园内。通过测定并对比两地不同种源幼苗的生长及光合生理性状参数，系统探讨以下问题：（1）北美乔柏不同种源幼苗的生长与光合生理性状在南、北生境中是否存在显著差异？（2）生长地与种源地之间的气候距离如何定量影响其光合生理表现？研究结果旨在揭示北美乔柏光合适应的种源差异及其气候驱动机制，为该树种在我国的科学引种与高效栽培提供生理生态学依据。

1 材料与方法

1.1 研究材料

2016年4月,将三个种源的北美乔柏种子开展发芽实验,种源信息详见表1。实验在人工气候培养箱中进行,设定恒温25°C,光周期8h光照/16h黑暗。种子经18h温水浸种处理后,每培养皿均匀点播100粒成熟种子,每日补充水分。浸种3天后种子进入萌发期,每日将萌发种子转移至营养钵(规格:高8cm,直径6cm)中培育,培养基质配比为草炭土:珍珠岩:蛭石=6:3:1(v/v/v)。幼苗培育工作在中国林业科学研究院育苗温室(40°0'0"N, 116°14'38"E)完成,培育期间温室日均温24°C(昼间≤30°C,夜间≥10°C),相对湿度60%–70%,光照透光率50%–60%。

2017年4月上旬,将1年生幼苗分别移植至南北两个试验基地:南方基地设于江西省南昌市林业科学研究所,位于中亚热带湿润地区;北方基地设于中国林业科学研究院林业研究所通州试验基地,位于暖温带半湿润地区。采用随机区组设计,每个种源设约360株重复,栽培密度为70cm×50cm(行距×株距),试验在南北基地占地面积均约500m²。常规田间管理下,待苗木进入生长盛期(8月),分别测定三个种源幼苗的生长指标、光合参数及叶绿素荧光特性。北方试验地所在区域为暖温带半湿润大陆性季风气候,夏季炎热多雨,雨热同期,冬季寒冷干燥,土壤类型为黄棕壤^[32]。南方试验地所在区域为亚热带湿润季风气候,日照充足,雨水充沛,土壤为红壤^[32]。两个试验基地气候条件详见表1。

表1 北美乔柏种源地和生长地的地理信息和气候条件

Table 1 Geographic and climatic information of *Thuja plicata* provenances and growing sites

地点属性 Location attributes	地点名称 Location name	纬度 Latitude	经度 Longitude	年均最低气温(°C) Mean annual lowest temperature	年均最高气温(°C) Mean annual highest temperature	年平均气温(°C) Mean annual temperature	年均降水量(mm) Mean annual precipitation
种源地 Provenances	美国普尔顿山 (Purden Mountain, USA; Pur)	53.9° N	121.9° W	-17.0	20.1	1.5	893
	加拿大不列颠哥伦比亚州 (British Columbia, CAN; BC)	50.7° N	119.7° W	-11.0	23.7	4.6	466
	美国皮拉米德山 (Pyramid Mountain, USA; Py)	52.4° N	119.2° W	-14.4	24.4	4.2	754
生长地 Growing sites	北京通州 (Tongzhou, Beijing, CHINA; TZ)	39.7° N	116.7° E	-14.1	38.2	12.5	592
	江西南昌 (Nanchang, Jiangxi, CHINA; NC)	28.3° N	115.8° E	14.5	40.2	17.9	1674

1.2 研究方法

1.2.1 生长参数测定

每个种源选择具有代表性长势均匀、健康的幼苗4~5株,被选中的幼苗避开边缘效应的同时均匀分布在苗圃试验地中,并进行挂牌标记。于2017年4月苗木定植后(生长初期)和8月(生长盛期),分别对北美乔柏每个种源的目标幼苗进行生长指标测定。其中,使用游标卡尺(精度0.01mm)测量幼苗地径(mm),卷尺(精度0.1cm)测量株高(cm)。基于地径(d)和株高(h)的变化计算相对生长速率(RGR_{d^2h}),计算公式如下^[33]:

$$RGR_{d^2h} = \frac{\ln(d_2^2 h_2) - \ln(d_1^2 h_1)}{(t_2 - t_1)}$$

式中: d_1 、 h_1 、 t_1 分别表示4月测定的地径(mm)、株高(cm)及测定时间, d_2 、 h_2 、 t_2 分别表示8月测定的地径(mm)、株高(cm)及测定时间; $t_2 - t_1$ 为两次测定的月时间间隔。

1.2.2 叶绿素荧光参数的测定

采用Mini-PAM叶绿素荧光测定仪(Walz, Effeltrich, Germany)测定幼苗叶片的光系统II(PSII)活性。测定前,使用遮光叶夹对叶片进行40min暗适应处理,以充分关闭PSII反应中心。每个目标幼苗选择不少于3个叶片进行测定,测定在晴朗天气的8:30–12:00进行,主要参数包括最大光化学效率(F_v/F_m)、光化学猝灭系数(qP)、非光化学猝灭系数(qN)和实际光化学量子产量(Φ_{PSII})^[5]。

1.2.3 光合生理指标的测定

选用与叶绿素荧光测定相同的植株及叶片,利用Li-6400XT便携式光合仪(Li-Cor, Lincoln, USA)测定叶片低(200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、中(800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、高(1600 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)

三种不同光合有效辐射 (PAR) 下的光响应曲线^[34]。测定时间也选择在晴朗天气的 8:30–12:00 进行, 但相同植株在测量光合参数与荧光参数时至少间隔 1h。为保证测量时光合作用状态叶室选择红蓝光源, 光合仪气体流速、叶室的温度和相对湿度分别控制在 $500 \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$ 、温度 $(26 \pm 0.5)^\circ\text{C}$ 和 $(45 \pm 5)\%$ 。测定前, 对叶片进行 30–40 min 光诱导, 待光合稳态后采集数据。主要测定指标包括净光合速率 (P_n , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、胞间 CO_2 浓度 (C_i , $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)、气孔导度 (G_s , $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 和蒸腾速率 (T_r , $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。利用 P_n 除以 T_r 获得叶片瞬时水分利用效率 (WUE , %):

由于部分叶片无法完全填充叶室 (6cm^2), 为提高数据准确性, 测定前标记叶片位置, 测定后立即采集叶片并保存于冰盒内。随后扫描叶片实际覆盖面积, 利用 Li-6400 系统自带的光合模型进行数据校正^[25]。

1.2.4 气候数据提取

根据经纬度信息, 从 Climate Explorer (<http://climexp.knmi.nl/>) 获取幼苗在开展野外试验期间 (2017 年 4 月至 8 月) 生长地与种源地的月气候变量数据。通过生长地减去种源地气候因子数值获得两地间的气候因子差值 (Δ), 进而探究两地气候差异对幼苗光合生理参数的影响。所提取的气候变量包括: 帕尔默干旱严重指数 (Palmer Drought Severity Index, PDSI)、表层 0–10 cm 土壤湿度 (Soil moisture in the 0–10 cm surface layer, SM_{0-10})、蒸气压、潜在蒸散量、降水量、平均温度 (T_{mean})、最高温度 (T_{max}) 和最低温度 (T_{min})。在后续相关性分析中, 降雨量采用的是野外试验期间 (4–8 月) 的降雨总量, 以反映整个生长季的水分供应总量; 其余气候因子则采用试验期内各月的平均值, 以表征常态化的气候条件。

1.3 数据分析

本研究涉及的所有数据分析和绘图均由 R 软件 (version 4.2.3 <http://www.r-project.org/>) 完成。首先, 所有数据通过正态性检验 (Shapiro-Wilk test) 和方差齐性检验 (Bartlett's test), 满足数据进行下一步分析条件。首先, 将不同种源监测植株数量和叶片重复作为随机因子, 利用线性混合模型, 分析种源或生境、光强及其交互作用对幼苗生长、光合和荧光等参数的影响。利用单因素方差分析对比相同生境物种间、相同种源不同生境间幼苗各参数的差异与显著性, 并利用 Tukey HSD 方法检验差异显著性。其次, 通过皮尔逊相关分析初步分析幼苗种源地与南北生境间的气候因子差值对北美乔柏幼苗光合参数和荧光参数的影响作用, 利用向后多元回归模型进一步确定气候因子差值与光合合理参数之间关系。基于最大似然拟合回归模型, 并根据校正的 Akaike 信息标准进行筛选最佳模型, 并利用最佳模型得出的均方根误差来估计预算精度。最后, 利用 “relaimpo” 程序包建立线性模型, 确定并量化最终模型中的气象因子对光合参数的相对贡献。模型计算公式如下:

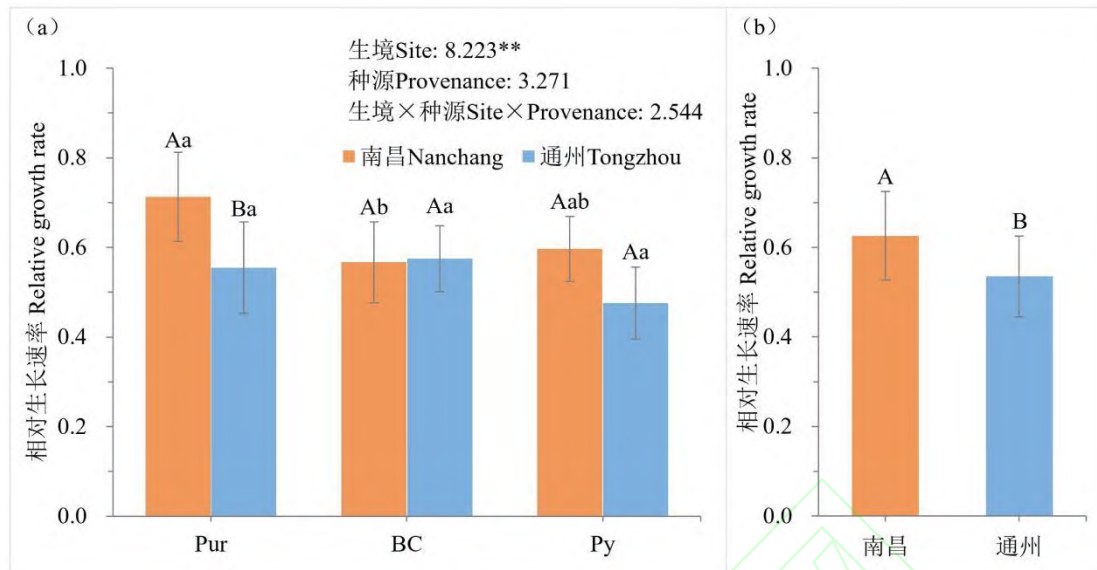
$$M = \alpha_0 + \alpha_1 X_1 + \alpha_2 X_2 + \dots + \alpha_n X_n + \varepsilon$$

式中: M 表示光合特征参数, α_0 和 α_n 分别表示截距和斜率, X_n 为气候变量, n 为气候变量数量; ε 表示样地测量误差。

2 结果与分析

2.1 种源与生境间北美乔柏幼苗生长的比较

北美乔柏幼苗的相对生长速率在南北生境间存在显著差异 ($p < 0.01$), 而种源及其与生境的交互作用均未达到显著水平 (图 1a)。南方生境中幼苗的平均相对生长速率 (0.626) 显著高于北方生境 (0.535) (图 1b)。在南方生境中, 种源 Pur 的相对生长速率显著高于其在北方生境的个体, 同时也显著高于同一生境中的种源 BC 和 Py (图 1a)。



注：在子图 (a) 内，不同大写字母表示相同种源幼苗在不同生境下生长差异显著，不同小写字母表示相同生境下不同种源幼苗生长差异显著；“**”表示在 $p < 0.01$ 水平上显著相关。在子图 (b) 中，不同大写字母表示幼苗不同生境下生长差异显著。Note: In subplot (a), different capital letters meant significant difference in growth of seedlings from the same provenance across two growing sites, while different lowercase letters meant significant difference in growth among seedlings from different provenances within the same growing site at 0.05 level. ** denote significance at the $p < 0.01$ levels. In subplot (b), different uppercase letters indicate significant differences in seedling growth across different growing sites.

图 1 不同种源北美乔柏幼苗在南北生境下的相对生长速率

Fig. 1 Relative growth rate of *T. plicata* seedlings from three provenances in two sites

2.2 种源与生境间幼苗光合生理参数的对比

北美乔柏幼苗的光合特性参数受种源、生境和光强三因素的显著影响且存在交互作用 (表 2)。具体而言, P_n 和 G_s 受三者显著影响 ($p < 0.05$), C_i 主要受光强调控 ($p < 0.001$), Tr 受种源和生境影响, WUE 则受生境与光强影响 ($p < 0.05$)。交互作用分析显示, G_s 、 C_i 、 Tr 和 WUE 受种源与生境交互作用显著 ($p < 0.01$), P_n 受生境与光强交互作用显著 ($p < 0.001$), 其余交互作用不显著。不同种源幼苗的光合特性存在明显的生境差异 (图 2)。在北方生境中, 种源 BC 的 P_n 、 G_s 、 C_i 和 Tr 均高于种源 Pur 和 Py, 而种源 Py 的 WUE 最高; 在南方生境中, 种源 Py 的 G_s 、 C_i 和 Tr 显著优于其他种源 ($p < 0.05$), 但其 WUE 最低。表明种源 BC 在北方生境的光合表现优于南方, 而种源 Pur 在两生境的光合特性表现相近。

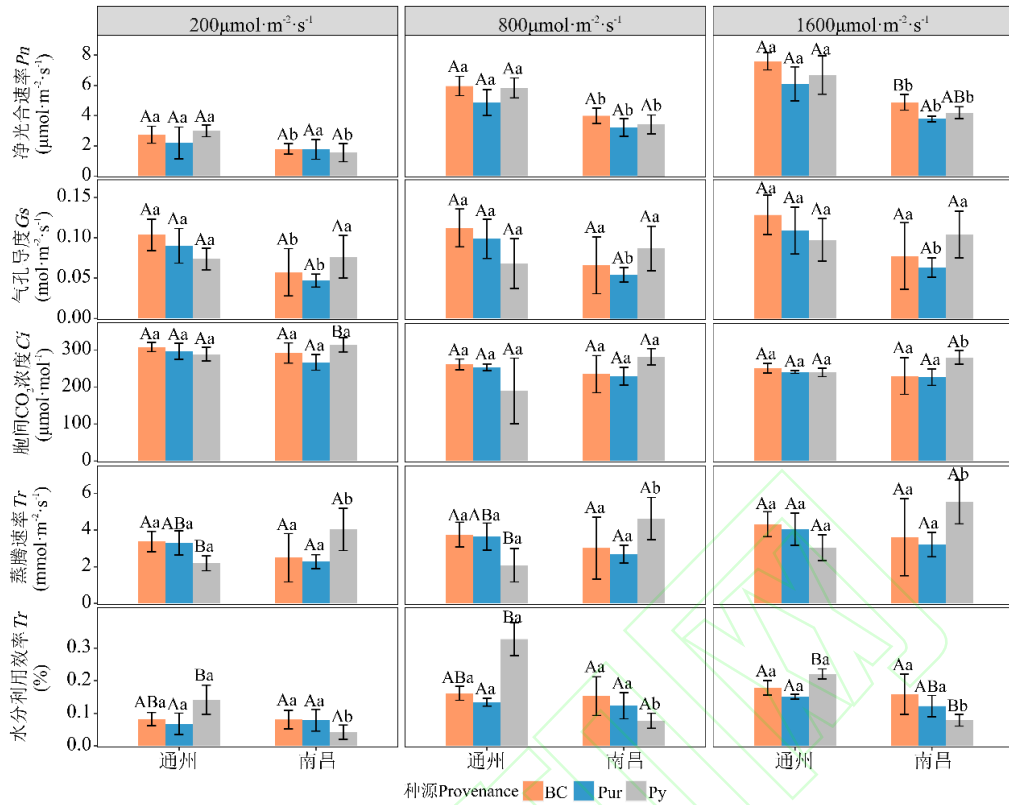
在叶绿素荧光参数方面, 种源对最大光化学效率 (F_v/F_m) 和实际光化学效率 ($\phi PSII$) 具有显著影响, 而光化学淬灭 (qN) 则主要受生境调控 ($p < 0.05$)。生境与种源间的交互作用对各荧光参数均未产生显著影响 (图 3)。在北方生境中, 仅种源 Py 的 F_v/F_m 和 $\phi PSII$ 显著高于种源 Pur; 在南方生境中, 种源 Py 的 qN 值也显著高于其在北方生境的数值。其余荧光参数在种源间及生境间均未表现出显著差异。

表 2 种源、生境及光强对北美乔柏幼苗光合指标的三因素方差分析 (F 值)

Table 2 Three-way ANOVA on Photosynthetic parameters of *T. plicata* seedlings (F value)

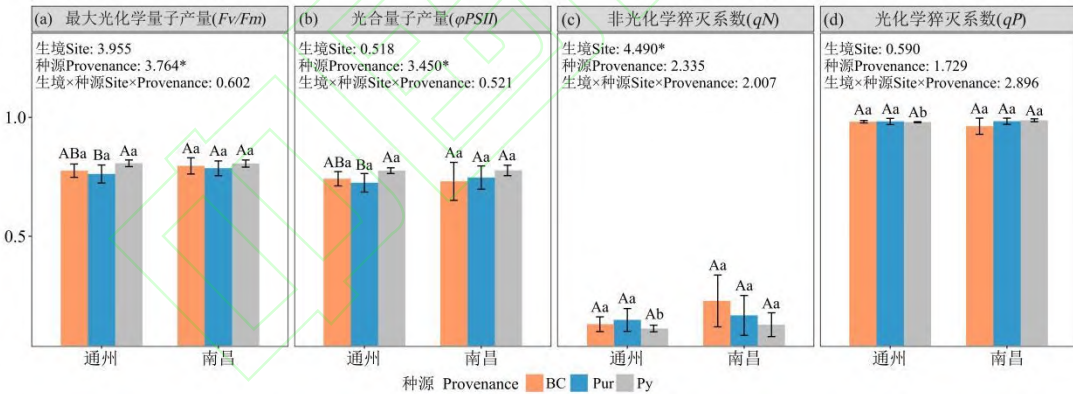
影响因素 Influenced factors	Df	净光合速率 P_n Photosynthetic rate	气孔导度 G_s Stomatal conductance	胞间 CO_2 浓度 C_i Intercellular CO_2 concentration	蒸腾速率 T_r Transpiration rate	水分利用效率 WUE Water use efficiency
种源 Provenance	2	11.942***	4.239*	2.525	3.280*	1.262
生境 Site	1	86.201***	24.261***	0.104	0.583	22.725***
光强 PAR	1	201.326***	10.992**	25.950***	15.735***	18.107***
种源×生境 Provenance×Site	2	0.967	10.524***	10.609***	22.443***	16.542***
种源×光强 Provenance×PAR	2	2.824	0.161	0.44	0.229	0.587
生境×光强 Site×PAR	1	10.461**	0.014	0.152	0.338	0.921
种源×生境×光强 Provenance×Site×PAR	2	0.320	0.024	0.100	0.067	0.041

注：“*”、“**”、“***”分别表示在 $p < 0.05$ 、 $p < 0.01$ 和 $p < 0.001$ 水平上显著相关。Note: *, **, and *** denote significance at the $p < 0.05$, $p < 0.01$, and $p < 0.001$ levels, respectively.



注：对于同一参数，不同大写字母表示同一生境在不同种源间差异显著，不同小写字母表示同一种源不同生境间差异显著。下同。
 Note: for each same parameters, different capital letters meant significant difference among different provenances in the same site, while different lowercase letters meant significant difference among different sites in the same provenance at 0.05 level. The same as follows.

图 2 不同种源北美乔柏幼苗在两个生境光合参数的对比
 Fig. 2 Comparison on photosynthetic indicators of *T. plicata* seedlings from three provenances in two sites.



注：“*”表示在 $p < 0.05$ 水平上显著相关。Note: * denote significance at the $p < 0.05$ levels.

图 3 不同种源北美乔柏幼苗在两个生境的叶绿素荧光指标
 Fig.3 Chlorophyll fluorescence parameters of *T. plicata* seedlings in two sites.

2.3 幼苗光合参数与气候间的相关性

北美乔柏幼苗对种源地与生长地间气候因子差异的响应存在敏感性分化。相关性分析表明， P_n 、 G_s 和 WUE 与部分气候因子差值呈显著相关，而 C_i 和 Tr 则未表现出显著相关性（附件 1）。通过向后逐步回归分析进一步筛选影响显著的气候因子，发现 P_n 仅与最低温差值 (ΔT_{min}) 呈负相关； G_s 与土壤湿度差值 (ΔSM_{0-10})、最高温差值 (ΔT_{max}) 及 ΔT_{min} 均呈正相关，而与均温差值 (ΔT_{mean}) 呈负相关； WUE 则与上述四个气候因子的相关行相反（表 3）。此外， ΔSM_{0-10} 与 ΔT_{min} 对 G_s 和 WUE 变异的解释率最高， ΔT_{mean} 与 ΔT_{max} 次之（图 4）。

表 3 不同种源北美乔柏幼苗光合参数与气候因子差值间的多元逐步回归分析

Table 3 Stepwise multiple regression between Photosynthetic parameters of *T. plicata* seedlings from different provenances with influenced climatic variables.

参数 Parameters	方程 Equations	AIC	R ²	F 值	p 值
净光合速率 P_n Photosynthetic rate	$11.301 - 0.435 \times \Delta T_{min}$	279.53	0.268	25.66	0.000
气孔导度 G_s Stomatal conductance	$9.906 + 55.495 \times \Delta SM_{0-10} + 39.802 \times \Delta T_{max} - 73.867 \times \Delta T_{mean} + 34.343 \times \Delta T_{min}$	-322.54	0.429	12.60	0.000
水分利用效率 WUE Water use efficiency	$-26.766 - 154.452 \times \Delta SM_{0-10} - 111.062 \times \Delta T_{max} + 206.202 \times \Delta T_{mean} - 95.933 \times \Delta T_{min}$	-199.62	0.421	12.18	0.000

注: AIC, Akaike information criterion, Akaike 信息准则; SM_{0-10} , Soil moisture in the 0-10 cm surface layer, 表层 0-10 cm 土壤湿度.

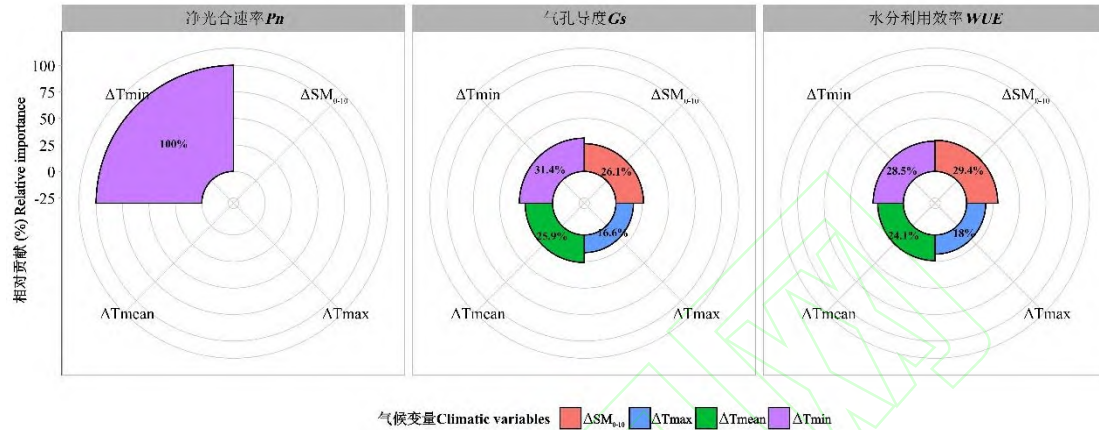


图 4 不同气候因子在解释不同种源北美乔柏幼苗光合参数变化的相对重要性
Fig. 4 Relative importance of different climatic variables in explaining variation in photosynthesis parameters of *T. plicata* seedlings from different provenances

3 讨论

3.1 生长地对北美香柏幼苗生长与光合性状的影响

树木的生长表现是评估物种环境适应性的重要指标^[35]。本研究发现,种植在我国南方生境的北美乔柏幼苗平均相对生长速率显著高于北方生境(图 1b),这与该树种偏好温暖湿润环境的生态特性相符^[36]。值得注意的是,这种生长差异主要由种源 Pur 在南方生境中的绝对优势所驱动,而种源 BC 和 Py 在两个生境间的生长速率差异未达显著水平(图 1a)。这一结果进一步证实了树木对环境变化的适应能力存在显著的种源特异性^[37]。

在本研究中,无论在南方还是北方生境,北美香柏幼苗的 P_n 、 G_s 和 T_r 均随光强增强而上升(图 2),表明这些光合参数间存在明显的协同调控关系^[38]。从整体趋势看,北方生境幼苗的 P_n 和 G_s 值高于南方,这可能与北方生长季的光照条件有关。北方地区特别是高纬度地带,生长季晴天多、日照时长充足,使得日均光合有效辐射维持在较高水平^[2]。为充分利用这一优势,北方幼苗会将更多资源分配给光合器官的构建^[39]。此外,南方频繁的阴雨天气导致光强波动较大,可能引发光抑制现象;而北方虽然光强不弱,但配合较低温度环境,有效降低了光抑制风险^[40,41]。

在水分利用效率方面,南方生境的幼苗整体 WUE 低于北方(图 2)。这可能是由于南方降水充沛、空气湿度大,水分充足的环境促使幼苗采取相对"奢侈"的水分利用策略^[9]。需要说明的是,本研究测定的 WUE 仅代表叶片瞬时水分利用效率,要全面评估幼苗在整个生长季的水分利用状况,仍需结合稳定同位素等追踪技术进行深入研究^[16,41]。

3.2 种源对幼苗生长与光合生理参数的影响

植物光合作用受到生长环境和遗传背景的共同调控,不同地理种源在适应异质环境时表现出显著的生理可塑性差异^[25,41]。本研究发现,在北方生境中,北美乔柏种源 BC 的气体交换参数 (P_n 、 G_s 、 C_i 和 T_r) 与相对生长速率均高于 Pur 和 Py 种源(图 1, 2),表明该种源具备更强的光合性能与生长潜力,更适合在我国北方地区引种栽培。这一现象符合气孔调控理论: G_s 升高可降低气孔阻力,提升胞间 CO_2 浓度,进而促进 P_n 增强,为生物量积累提供物质基础^[43]。

在南方生境中,种源间表现出更为复杂的适应策略。种源 Pur 虽然光合参数最低(图 2),但生长速率最高(图 1),呈现典型的"生长优先"策略。最新研究表明,这种策略通过将有限碳资源优先分配给高生长,快速占据冠层空间以获取更多光资源^[9],或通过增加总叶面积补偿单位叶面积光合效率的不足^[5]。与之相反,种源 BC 在南方表现为高光合能力但生长缓慢,符合"生存优先"假说,即植物将碳资源投资于抗逆结构构建或地下部分存储,以提升在不确定环境中的存活概率^[44]。这种生长与光合性状的解耦关系,揭示了植物在碳同化与碳分配间存在重要的权衡机制^[45]。

叶绿素荧光参数进一步印证了种源的特异性适应策略^[46]。所有种源的 (F_v/F_m) 值均维持在 0.75-0.85 的理想范围(图 3a),表明环境条件未对光系统 II 造成不可逆损伤^[10]。值得注意的是,种源 Py 在南方生境的非光化学淬灭 (q_N) 显著高于北方(图 3),说明其通过增强热耗散能力有效缓解了南方夏季高温的潜在光抑制。这种强大的光保护能力使种源 Py 在南方高辐射环境中具备独特的生存优势,这与近期关于植物热耗散调控机制的研究结果相一致^[47]。

3.3 生长地-种源地间的气候差异对幼苗光合性状的影响

北美乔柏幼苗光合参数对"生长地-种源地"气候因子差值 ($\Delta\text{Climate}$) 的响应(表 3 和图 4),进一步证实了植物气候驯化过程中复杂的生理生态机制^[48]。研究发现 P_n 、 G_s 和 WUE 与特定气候因子差值存在显著相关性,而 C_i 和 T_r 则未表现出显著关联,这种性状特异性的响应模式凸显了植物光合生理系统在面对新环境时的模块化调控特征^[29]。值得注意的是, P_n 与 ΔT_{\min} 呈显著负相关(表 3),表明当北美乔柏幼苗从低温种源地引种到相对温暖的生长地时,其光合能力反而下降。这一现象可能源于"低温预适应"优势的丧失——源自寒冷地区的种源,其光合机构经过长期自然选择,已在低温下优化了光系统 II 和 Rubisco 酶的结构与功能^[30]。当这些幼苗被置于更温暖的环境中,其特化的低温高效机制不仅失去优势,甚至可能因高温导致酶活性钝化和光呼吸增强,从而造成光合能力下降^[10,14]。

G_s 对气候差异的响应则更为复杂,同时受到 ΔSM_{0-10} (土壤湿度差值)、 ΔT_{\max} 和 ΔT_{\min} 的正向驱动,以及 ΔT_{mean} (均温差值) 的负向影响(表 3)。 G_s 与 ΔSM_{0-10} 的正相关直观反映了植物水力协调机制,即从干燥种源迁至湿润生长地的幼苗,由于水分限制解除,能够承担更高的气孔开度以获取更多 CO_2 ^[44,49]。然而, G_s 与 ΔT_{mean} 的负相关关系则暗示了更复杂的调控机制,长期平均温度的升高可能通过增加大气饱和和水汽压差,促使植物采取保守的水分利用策略^[2]。

WUE 与影响 G_s 的气候因子呈完全相反的相关模式,进一步揭示了植物碳-水权衡的根本策略^[42,50]。而且本研究还发现 ΔSM_{0-10} 和 ΔT_{\min} 是调控 G_s 和 WUE 变异的最主导因子。这一发现表明,对于北美乔柏幼苗而言,水分可利用性的改变和低温胁迫的解除共同构成了其水力策略与碳同化策略调整的核心驱动力^[9,51]。当幼苗从干燥地区迁至湿润地区时,水分限制的解除允许其通过大幅提高 G_s 来"奢侈"地获取碳,但这通常以牺牲 WUE 为代价。相反,从寒冷地区迁至温暖地区,正如上文所述,可能导致 P_n 的下降;同时,较高的温度可能增加蒸腾需求,若 P_n 下降的幅度超过 T_r ,则 WUE 必然降低。因此, WUE 的响应是 P_n 和 T_r/G_s 动态平衡的最终体现,它敏感地捕捉了碳获取与水分消耗之间此消彼长的根本权衡^[42]。

4 结论与展望

本研究通过在我国南方(江西南昌)与北方(北京通州)设置同质园试验,揭示了北美乔柏不同种源一年生幼苗的生长与光合生理性状存在显著的种源差异和生境互作效应。结果表明,幼苗的相对生长速率在南方生境更高,且其关键光合参数受到种源、生境及光强的复杂交互影响。研究进一步发现,幼苗的光合生理表现与生长地-种源地的气候距离显著相关,特别是最低温差 (ΔT_{\min}) 和土壤湿度差值成为关键调控因子。因此,北美乔柏的引种栽培需充分考虑种源与特定生境的气候匹配性,以有效提升树木的适应性与生长表现。

尽管本研究初步揭示了北美乔柏不同种源幼苗在南北生境下的光合生理差异及其与气候因子的关联,对指导该树种科学引种具有参考意义。然而,本研究仍存在一定局限性:首先,试验周期较短,尚无法全面评估种源在长期生长及成年阶段对异地气候的适应性与稳定性;其次,研究主要关注气候因子及光合生理参数,未涉及土壤微生物群落、土壤养分状况等生物与非生物因子的交互作用,而这些因素可能对幼苗生长及生理表现产生重要影响。未

来应对两个生境的北美乔柏设置长期观测实验,跟踪不同种源在多个生长阶段的适应性表现,并综合土壤微生物、养分循环等生物与环境因子,深入解析影响种源—生境互作的多种机制,为林木引种与适应气候变化提供更全面的理论依据。

参考文献

- [1] MCDOWELL N G, ALLEN C D, ANDERSON-TEIXEIRA K, *et al.* Pervasive shifts in forest dynamics in a changing world [J]. *Science*, 2020, 368(6494): eaaz9463.
- [2] CHAKRABORTY D, CICEU A, BALLIAN D, *et al.* Assisted Tree Migration Can Preserve the European Forest Carbon Sink Under Climate Change [J]. *Nature Climate Chang*, 2024, 14 : 845 – 852.
- [3] 罗群, 邵金平. 北美乔柏、北美香柏、美国扁柏及其 5 个变型在昆明的引种试验初报 [J]. *西部林业科学*, 2010, 39 (2) : 66 – 71. [LUO Qun, SHAO Jinping. A Preliminary Report on Introduction Experiments of *Thuja plicata*, *Thuja occidentalis*, *Chamaecyparis lausoniana* and Its Five Forms in Kunming [J]. *Journal of West China Forestry Science*, 2010, 39 (2) : 66 – 71.]
- [4] GJINDALI A, JOHNSON G N. Photosynthetic Acclimation to Changing Environments [J]. *Biochemical Society Transactions*, 2023, 51 (2) : 473 – 486.
- [5] GROSSNICKLE S C, RUSSELL J H. Physiological Variation Among Western Redcedar (*Thuja plicata* Donn ex D. Don) Populations in Response to Short-Term Drought [J]. *Annals of Forest Science*, 2010, 67 (5) : 506.
- [6] VOUREC'H G, MARTIN J L, DUNCAN P, *et al.* Defensive Adaptations of *Thuja Plicata* to Ungulate Browsing: A Comparative Study Between Mainland and Island Populations [J]. *Oecologia*, 2001, 126 (1) : 84 – 93.
- [7] 倪妍妍, 肖文发, 刘建锋, 等. 不同种源北美乔柏和北美香柏幼苗叶挥发性成分的比较 [J]. *林业科学*, 2019, 55 (3) : 22 – 35. [NI Yan-yan, XIAO Wen-fa, LIU Jian-feng, *et al.* Comparison of Chemical Constituents of Volatile Compounds in *Thuja plicata* and *Thuja occidentalis* Seedlings Leaves of Different Provenances [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2019, 55 (3) : 22 – 35.]
- [8] 倪妍妍, 杨文娟, 刘建锋, 等. 崖柏属植物的核型分析 [J]. *林业科学研究*, 2017, 30 (2) : 189 – 193. [NI Yan-yan, YANG Wen-juan, LIU Jian-feng, *et al.* Karyomorphology of Five *Thuja* Species [J]. *Forest Research*, 2017, 30(2): 189 – 193.]
- [9] TANG Y K, WANG L N, LU D X, *et al.* Transition from Opportunistic to Conservative Water Use Strategy with the growth of *Robinia pseudoacacia* in a typical watershed in the semiarid Loess Plateau [J]. *Journal of Hydrology*, 2024, 636: 131316.
- [10] UNTERHOLZNER L, STOLZ J, MAATEN-THEUNISSEN M V D, *et al.* Site Conditions Rather Than Provenance Drive Tree Growth, Climate Sensitivity and Drought Responses in European Beech in Germany [J]. *Forest Ecology and Management*, 2024, 572: 122308.
- [11] PEPIN S, LIVINGSTON N J, WHITEHEAD, D. Responses of Transpiration and Photosynthesis to Reversible Changes in Photosynthetic Foliage Area in Western Red Cedar (*Thuja plicata*) Seedlings. *Tree Physiology*, 2002, 22 (6) : 363 – 371.
- [12] CHANGE E, LIU X, CHEN J. *et al.* Comparative Transcriptomes Reveal the Disjunction Adaptive Strategy of *Thuja* species in East Asia and North America [J]. *Journal of Forestry Research*, 2023, 34 : 1963 – 1974.
- [13] STANTURF J A, IVETIĆ V, DUMROESE R K. Framing Recent Advances in Assisted Migration of Trees: a Special Issue [J]. *Forest Ecology and Management*, 2024, 551 : 121552.
- [14] Hereford J. A Quantitative Survey of Local Adaptation and Fitness Trade-Offs [J]. *The American Naturalist*, 2009, 173 (5) : 579 – 588.
- [15] 喻方圆, 徐锡增, Robert D.Guy. 水分和热胁迫处理对 4 种针叶树苗木气体交换和水分利用效率的影响 [J]. *林业科学*, 2004, 40 (2) : 38 – 44. [Yu Fang-yuan, Xu Xi-zeng, Robert D.G. Effects of Water Plus Heat Stress on Gas Exchange and Water Use Efficiency in Four Species of Coniferous Seedlings [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2004, 40 (2) : 38 – 44.]
- [16] YIN C Y, PANG X Y, PEUKE A D, *et al.* Growth and Photosynthetic Responses in *Jatropha curcas* L. Seedlings of Different Provenances to Watering Regimes [J]. *Photosynthetica*, 2016, 54 (3) : 367–373.
- [17] LIANG G T, BU J W, ZHANG S Y, *et al.* Effects of Drought Stress on the Photosynthetic Physiological Parameters of *Populus × euramericana* “Neva” [J]. *Journal of Forestry Research*, 2019, 30: 409 – 416.
- [18] OUAHZIZI B, ELBOUNY H, SELLAM K, *et al.* Effects of Temperature, Provenance, Drought Stress and Salinity on Seed Germination Response and Early Seedling Stage of *Thymus atlanticus* (Ball) Roussine [J]. *Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants*, 2023, 34: 100482.
- [19] 刘建锋, 杨文娟, 史胜青, 等. 崖柏与侧柏光合特性和叶绿素荧光参数的比较研究 [J]. *西北植物学报*, 2011, 31 (10) : 2071 – 2077. [LIU Jian-feng, YANG Wen-juan, SHI Sheng-qing, *et al.* Comparison on Photosynthetic Characteristics and Chlorophyll Fluorescence Parameters Between *Thuja sutchuenensis* and *Platyclusus orientalis* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2011, 31 (10) : 2071 – 2077.]
- [20] 刘小美, 朱俊杰, 杨泉光, 等. 交替光诱导下 15 种苏铁气孔特性及其对光合碳同化和水分利用效率的影响 [J]. *应用生态学报*, 2024, 35 (12) : 3304 – 3314. [LIU Xiao-mei, ZHU Jun-jie, YANG Quan-guang, *et al.* Alternating Light-Induced Stomatal Characteristics and Their Effects on Photosynthetic Carbon Assimilation and Water Use Efficiency among 15 Cycad Species [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2024, 35 (12) : 3304 – 3314.]

- [21] XU J, LEI L, ZENG L X, *et al.* The Combined Effect of Root Morphological and Resistance Traits Alleviated the Growth Limitations of *Pinus massoniana* Seedlings Under Low Phosphorus Conditions. *Plant and Soil*, 2025, 507 : 807 – 822.
- [22] 倪妍妍, 胡军, 刘建锋, 等. 氮磷添加对栓皮栎不同地理种源幼苗温度耐性的影响 [J]. *应用生态学报*, 2017, 28 (4) : 1061 – 1068. [NI Yan-yan, HU Jun, LIU Jian-feng, *et al.* Effects of Nitrogen and Phosphorus Addition on Leaf Thermal Tolerance in Different Provenances of *Quercus variabilis* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, 28 (4) : 1061 – 1068.]
- [23] FRÉCHETTE E, CHANG C Y, ENSING E P. Variation in the Phenology of Photosynthesis Among Eastern White Pine Provenances in Response to Warming [J]. *Global Change Biology*, 2020, 40 (8): 1029 – 1041.
- [24] 张小燕, WEE Kim Shan Alison, KAJITA Tadashi, 等. 种源地对两种红树叶片结构和功能的影响:对温度的适应性遗传 [J]. *植物生态学报*, 2021, 45 (11) : 1241 – 1250. [ZHANG Xiao-yan, WEE K S A, KAJITA T, *et al.* Effects of Provenance on Leaf Structure and Function of Two Mangrove Species: the Genetic Adaptation to Temperature [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45 (11) : 1241 – 1250.]
- [25] GAO S, CAI Z Y, YANG C C, *et al.* Provenance-Specific Ecophysiological Responses to Drought in *Cunninghamia lanceolata* [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2021, 14 (6) : 1060 – 1072.
- [26] 黄跃宁, 倪妍妍, 刘建锋, 等. 南移后不同种源栓皮栎幼苗光合生理性状的比较 [J]. *林业科学研究*, 2019, 32 (5) : 51 – 57. [HUANG Yue-ning, NI Yan-yan, LIU Jian-feng, *et al.* Comparison of Photosynthetic Physiological Traits of *Quercus variabilis* Seedlings among Various Provenances After Southward Movement [J]. *Forest Research*, 2019, 32 (5) : 51 – 57.]
- [27] 尚福强, 马晓雨, 高源, 等. 不同种源红松叶绿素荧光特性的季节变化 [J]. *东北林业大学学报*, 2024, 52 (8) : 55 – 59. [SHANG u-qiang, MA Xiao-yu, Gao Yuan, *et al.* Seasonal Variation in Chlorophyll Fluorescence Characteristics of *Pinus koraiensis* from Different Provenances [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2024, 52 (8) : 55 – 59.]
- [28] 上官虹玉, 王传宽, 全先奎. 兴安落叶松叶化学计量特征与光合性状的权衡及其种源差异 [J]. *应用生态学报*, 2023, 34 (6) : 1483 – 1490. [SHANGGUAN Hong-yu, WANG Chuan-kuan, QUAN Xian-kui. Trade-offs Between Leaf Stoichiometric Characteristics and Photosynthetic Traits of *Larix gmelinii* and Its Differences Among Provenances [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2023, 34 (6) : 1483 – 1490.]
- [29] ASPALTER S, CICEU A, ALBIS C M L, *et al.* Provenance Variation in Functional Traits of European Forest Trees: Meta-Analysis Reveals Effects of Taxa and Age Despite Critical Research Gaps [J]. 2025, 15 (8) : e3.71834.
- [30] FORZIERI G, DAKOS V, MCDOWELL N G, *et al.* Emerging Signals of Declining Forest Resilience under Climate Change [J]. *Nature*, 2022, 608: 534 – 539.
- [31] KHAROUBA H M, WILLIAMS J L. Forecasting Species' Responses to Climate Change Using Space-for-Time Substitution [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2024, 39 (8) : 716 – 725.
- [32] 黄昌勇. 土壤学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 235 – 237. [HUANG Chang-yong. *Soil Science* [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2000: 235 – 237.]
- [33] KOHYAMA T, MOTTA M. Significance Of Allometry in Tropical Saplings [J]. *Functional Ecology*, 1990, 4 (4) : 515 – 521.
- [34] 倪妍妍, 常二梅, 刘建锋, 等. 不同树龄侧柏接穗光合生理的比较研究 [J]. *西北林学院学报*, 2017, 32 (1) : 19 – 24. [NI Yan-yan, CHANG Er-mei, LIU Jian-feng, *et al.* Comparison on Photosynthetic Physiology in Various Age Scions of *Platycladus orientalis* [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2017, 32 (1) : 19 – 24.]
- [35] BAUMAN D, FORTUNEL C, DELHAYE G, *et al.* Tropical Tree Mortality Has Increased with Rising Atmospheric Water Stress [J]. *Nature*, 2022, 608: 528 – 533.
- [36] AUDREY G. *Giants: The Colossal Trees of Pacific North America* [M]. Raincoast Books, Vancouver, Canada, 1997.
- [37] 梁逸娴, 王传宽, 臧妙涵, 等. 落叶松径向生长和生物量分配对气候暖化的响应 [J]. *植物生态学报*, 2024, 48 (4) : 459 – 468. [LIANG Yi-xian, WANG Chuan-kuan, ZANG Miao-han, *et al.* Responses of Radial Growth and Biomass Allocation of *Larix gmelinii* to Climate Warming [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2024, 48 (4): 459 – 468.]
- [38] 王小菲, 高文强, 刘建锋, 等. 不同生境对栓皮栎幼苗光合生理特性的影响 [J]. *生态学报*, 2016, 36 (24) : 8062 – 8070. [WANG Xiao-fei, GAO Wen-qiang, LIU Jian-feng, *et al.* Effects of Habitat Change on The Photosynthetic Characteristics of *Quercus variabilis* Seedlings [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36 (24) : 8062 – 8070.]
- [39] 平晓燕, 周广胜, 孙敬松. 植物光合产物分配及其影响因素研究进展 [J]. *植物生态学报*, 2010, 34 (1): 100 – 111. [PING Xiao-yan, ZHOU Guang-sheng, SUN Jing-song. Advances in The Study of Photosynthate Allocation and Its Controls [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34 (1): 100 – 111.]
- [40] Zhu L, Li H, Thorpe M R. *et al.* Stomatal and Mesophyll Conductance Are Dominant Limitations to Photosynthesis in Response to Heat Stress During Severe Drought in A Temperate and A Tropical Tree Species [J]. *Trees*, 2021, 35 : 1613 – 1626.
- [41] 王晶晶, 蔡纳佳, 张瑞, 等. 兴安落叶松针叶光合能力对气候变暖的响应 [J]. *应用生态学报*, 2025, 36 (8) : 2297 – 2306. [WANG Jing-jing, CAI Rui J, ZHANG Rui, *et al.* Response of Photosynthetic Capacity of *Larix gmelinii* Needles to Climate Warming [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2025, 36 (8) : 2297 – 2306.]

- [42] Flexas J, Díaz-Espejo A, Conesa M A, *et al.* Mesophyll Conductance to CO₂ and Rubisco as Targets for Improving Intrinsic Water Use Efficiency in C₃ Plants [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2016, 39 (5) : 965 – 982.
- [43] WANG Y, WANG Y Z, TANG Y H, *et al.* Stomata Conductance as A Goalkeeper for Increased Photosynthetic Efficiency [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2022, 70 : 102310.
- [44] NI Y Y, JIAN Z J, ZENG L X, *et al.* Climate, Soil Nutrients, and Stand Characteristics Jointly Determine Large-Scale Patterns of Biomass Growth Rates and Allocation in *Pinus massoniana* Plantations [J]. *Forest Ecology and Management*, 2022, 504 : 119839.
- [45] CHOAT B, BRODRIBB T J, BRODERSEN C R, *et al.* Triggers of Tree Mortality Under Drought [J]. *Nature*, 2018, 558 : 531 – 539.
- [46] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论 [J]. *植物学报*, 1999, 16 (4) : 444 – 448. [ZHANG Shou-ren. A Discussion of Chlorophyll Fluorescence Kinetics Parameters and Their Significance [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, 16 (4) : 444 – 448.]
- [47] GAZOLA A, CAMARERO J J. Compound Climate Events Increase Tree Drought Mortality Across European Forests [J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 816 : 151604.
- [48] 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.
- [49] CHAVES M M, MAROCO J P, PEREIRA J S. Understanding Plant Responses to Drought—from Genes to The Whole Plant [J]. *Functional Plant Biology*, 2003, 30 (3) : 239-264.
- [50] YANG Q, XIAO H L, ZHAO L J, *et al.* Stable Isotope Techniques in Plant Water Sources: A Review [J]. *Sciences in Cold and Arid Regions*, 2010, 2(2) : 0112 – 0122.
- [51] XU T, YU L. Nature’s Wake-Up Call: Forest Adaptation Cannot Keep Pace with Climate Change [J]. *Journal of Forestry Research*, 2025, 36: 55.

作者简介: 倪妍妍 (1991—), 女, 天津人, 助理研究员, 理学博士, 研究方向为树木地理与生理生态学。
E-mail: nyy_ecology@126.com