

文章编号: 1001-1498(2007)05-0688-06

木荷幼苗对常绿阔叶林不同光环境的光合响应

王 荣, 郭志华*

(中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091)

摘要:在夏季晴天,对生长在旷地、林窗和林下的木荷幼苗光合作用的日变化、光响应曲线及对短暂遮荫的响应等进行观测,结果表明:(1)旷地的日平均光合有效辐射约为 $1\ 230\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,分别是林窗和林下的 1.7和 12.3 倍左右,并且旷地的气温显著大于林窗和林下的,而空气相对湿度却明显低于其它 2个光环境;(2)木荷幼苗在旷地和林窗均出现光合“午休”现象,旷地木荷“午休”时净光合速率的降幅约 60%,而林窗的降幅约为 30%;旷地中木荷幼苗的最大净光合速率约为 $17.8\ \mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,约是林窗和林下的 1.8和 3.4倍;此外,木荷幼苗的光饱和点、光补偿点和暗呼吸速率均随环境光强的增大而增大;(3)短暂遮荫时,随着光合有效辐射的降低,各光环境中木荷幼苗的气孔导度和蒸腾速率不断降低,胞间 CO_2 浓度逐渐升高,水分利用率在旷地和林窗中呈下降趋势,而在林下一定低光范围内(约 $130\sim 800\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)则维持了较高水平;(4)受光斑照射时,光斑区域的光合有效辐射和净光合速率分别比受光斑前以及未受光斑区域提高了 10倍和 4倍以上。

关键词:木荷;光环境;净光合速率;光能利用率;水分利用率;表观量子效率;光斑

中图分类号: S718.3

文献标识码: A

Photosynthetic Responses of *Schin a superba* Grown in Different Light Regimes of Subtropical Evergreen Broadleaf Forest

WANG Rong, GUO Zhi-hua

(Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, CAF, Beijing 100091, China)

Abstract: *Schin a superba* is an evergreen broadleaf tree of sun plant, it is also the pioneer species of monsoon evergreen broadleaf forest in subtropical China. The diurnal changes of photosynthesis, the light responses of P_n and the responses to transitory shading of *Schin a superba* which was grown in open, gap and understory were investigated on clear day in summer. The results showed that: (1) The average PAR of one day (PAR_{day}) in open was about $1\ 230\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, and it was about 1.7 and 12.3 times as big as gap and understory respectively; the T_a in open was much higher than in gap and understory, but the RH was quite the contrary. (2) *Schin a superba* has shown a midday depression of photosynthesis in open and gap, but has not in understory. The extent of photosynthesis depression in open was about 60%, yet it was about 30% in gap. The maximum net photosynthetic rate of *Schin a superba* in open was about $17.8\ \mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, it was about 1.8 and 3.4 times as big as gap and understory respectively; moreover, the light saturation points, light compensation points and dark respiration rate were elevated along with the increase of growth light intensity. (3) In the transitory shading period, the stomatal conductance and the transpiration rate decreased whereas the intercellular CO_2 concentration increased along with the fall of PAR in all

收稿日期: 2007-03-02

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(30371141);国家自然科学基金重大项目(30590383);国家重点基础研究发展规划项目(973项目)(2002CB412508)

作者简介: 王荣(1981—),男,陕西西安人,硕士研究生。

*通讯作者: 郭志华(1965—),男,四川仁寿人,博士,副研究员,主要从事植物生理生态以及 3S技术在森林生态学方面的应用研究; E-mail: guozh@forestry.ac.cn

light regimes The water use efficiency showed different rule in understory, it decreased along with the fall of PAR in open and gap, however, it kept a high value when the PAR was between 130 and 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ in understory. (4) There were frequent instantaneous light-flecks in understory, the PAR and Pn of *Schin a superba* leaves in light-fleck area were 10 and 4 times big than that in pre-irradiated area and no light-fleck area respectively.

Key words: *Schin a superba*; light regime; net photosynthetic rate; solar energy use efficiency; water use efficiency; apparent quantum yield; light-fleck

光是限制森林树种生存和生长的主要环境因素之一,也是形成林下多变、异质环境的重要条件^[1~3]。植物适应异质环境的能力对其生存和生产力形成至关重要,它决定着植物的分布和丰富度^[4]。木荷(*Schin a superba* Gardn. et Champ.)是我国亚热带季风常绿阔叶林的阳性常绿阔叶先锋树种,同时也是防火林带的主要树种。过去关于木荷的研究多是从群落尺度探讨其在群落演替中的作用和地位^[5~7],或是研究木荷种群在不同环境光强下的生理响应^[8~10],但这些研究往往通过人工遮荫模拟不同光环境来实现,而未能反映自然条件下木荷幼苗的生理特性。本文以生长在旷地、林窗及林下等自然光环境中的木荷为研究对象,研究其对不同光环境及变化光的光合响应,探讨亚热带常绿阔叶林中常绿先锋树种的生理响应机制,并为木荷的移植和栽培提供一定的理论依据。

1 研究区概况及试验地设置

研究区位于广州流溪河上游流域(23°32'~23°50' N, 113°45'~113°54' E),该地区属华夏古陆华南地台的一部分,地貌以中低山、丘陵和台地为主;土壤主要为赤红壤和山地黄壤,土层较厚(0.6~1.0 m), pH 值为 4.4~5.4;气候为亚热带季风气候,年均气温 20.3℃,年降水量 2 148.8 mm,雨热同季;主要的植被类型有:亚热带季风常绿阔叶林、亚热带针叶林和亚热带针阔叶混交林等^[11, 12]。

试验地设置于流溪河森林上游的鸡公山南坡(坡度约 25°),接近流溪河水库水面位置,海拔约 150~200 m。在研究区内选取旷地(面积约 500 m²)、林窗(面积约 300 m²)和林下 3 个小生境,林窗边缘与林缘的最近距离约 100 m,旷地距林缘约 300 m;林下木荷主要生长在稀疏的次生常绿阔叶林下,偶有马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.)等侵入成分,郁闭度约 0.4 左右,乔木层高度约 15~20 m。旷地、

林窗和林下的海拔高度、坡度、坡向和土壤等没有明显差异。

2 材料与方法

2.1 材料

在旷地、林窗和林下,分别选择 2~3 年生的野生木荷幼苗 3~5 株,每株均选当年生枝条的中位叶 2~3 片进行光合测定,每个叶片重复 3 次。3 种光环境下,旷地和林窗中幼苗的长势较好,株高在 1 m 左右,而林下幼苗的长势较差,株高均小于 50 cm。

2.2 测定方法

试验指标于夏季 6—8 月测定,每月选择 1~2 个晴天测定,共测定 5 d。广州的 6—8 月为雨季,观测期内土壤水分充足,无明显的水分胁迫。用 CI-301PS 便携式光合作用测定系统(美国 CD 公司)测定气温(T_a)、叶温(T_l)、光合有效辐射(PAR)、净光合速率(P_n)、空气相对湿度(RH)、大气 CO_2 浓度(C_a)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(E)。用天津气象海洋仪器厂生产的 MG-5 型温湿表校正测得的气温(T_a)和空气相对湿度(RH)。生态因子及光合日变化的测定均在 8:00 - 18:00 进行,每 1 h 测定 1 次。

光响应曲线的测定在晴天上午 9:00 - 11:00 进行,对林下低光环境测定时辅助人工光源,用白色纱布对叶片均匀遮光,直至 PAR 为 0,每一梯度 PAR 的遮荫时间为 2~3 min,以测定不同 PAR 下木荷叶片的 P_n 、 E 、 G_s 和 C_i 等。以 PAR 为 X 轴, P_n 为 Y 轴绘出光合作用光响应曲线(P_n -PAR 曲线),依据 Thomley^[13]的非直角双曲线模型拟合 P_n -PAR 的曲线方程,得出最大净光合速率(P_{max})、暗呼吸速率(R_d)和表观量子效率(AQY)等。按照 Walker 等^[14]的方法,作 $\text{PAR} < 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 部分的回归直线,该直线与 X 轴的交点即为光补偿点(LCP),将该直线和最大净光合速率与 X 轴平行的直线相连,得出交点,交

点的横坐标值即为光饱和点 (LSP);瞬时光能利用率 (SUE) 为 P_n 与 PAR 的比值,瞬时水分利用率 (WUE) 为 P_n 与 E 的比值^[15],表示植物潜在的资源利用效率^[16]。

统计分析在 SAS 软件下进行。

3 结果与分析

3.1 不同光环境下主要环境因子的日变化

由图 1 看出:夏季晴天的 3 个光环境下,光合有效辐射 (PAR) 和气温 (T_a) 的日变化均呈单峰型 (图 1A, B), 而相对湿度 (RH) 的日变化呈“V”型曲线

(图 1 C),即在午间出现低谷。总体上,在各测定时段,旷地的 PAR 和 T_a 均比林窗和林下的高,而其 RH 均比林窗和林下的低;在旷地和林窗中, PAR 和 T_a 的日变化比较明显,其最大值均出现在 13: 00 时, PAR 分别达 2 200、1 900 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右, T_a 分别达 39、36 左右,此时 RH 却降至最低,分别为 57% 和 68% 左右;林下的 PAR 和 T_a 在一天中变化比较缓慢,只在 14: 00 左右出现相对较大的值; 3 个光环境下的 RH 均在 13: 00 - 14: 00 最小,之后逐渐回升。

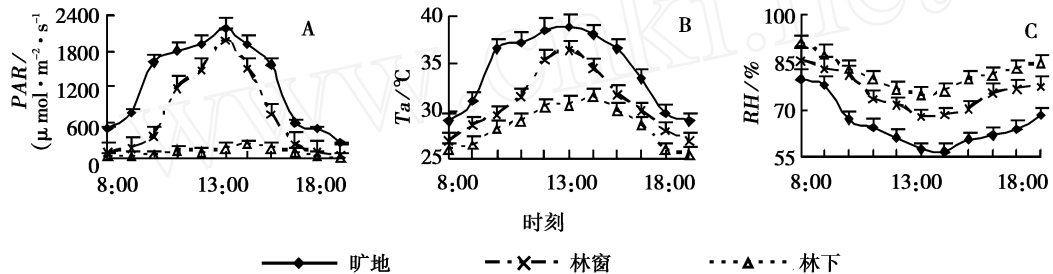


图 1 不同光环境下木荷光合有效辐射 (PAR)、气温 (T_a) 和相对湿度 (RH) 的日变化

3.2 不同光环境下木荷幼苗 P_n 、 SUE 及 SUE_{day} 的比较

由图 1、2 可看出:上午 11: 00 时,旷地和林窗中的 PAR 均达 1 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上,此时 2 个光环境中木荷幼苗的 P_n 均达一天中的最大值,分别为 9.8、8.5 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;此后,随着 PAR 和 T_a 的继续升高,旷地和林窗中的木荷幼苗开始出现光合“午休”现象, P_n 出现不同程度降低,旷地的 P_n 降幅可达 60% 左右,而林窗的 P_n 降幅约为 30%;林下的 PAR 在一天中的各测定时段均低于 220 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,因此林下木荷幼苗未出现光合“午休”现

象,其 P_n 的最大值出现在 14: 00 左右,约 3.1 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。不同光环境下, P_n 的日平均值表现为 旷地 > 林窗 > 林下的规律,其中旷地 P_n 的日平均值 (约 5.0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 约为林下 (约 1.3 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 的 3.8 倍。

在光合“午休”时,随着 PAR 的迅速升高, P_n 逐渐降低, SUE 呈降低趋势;此后,随着 PAR 逐渐降低, P_n 稍微回升, SUE 也开始升高。旷地和林窗中 SUE 的日变化均呈凹型曲线 (图 2B),且在光合“午休”时, SUE 的变化趋势与 P_n 的大体对应。

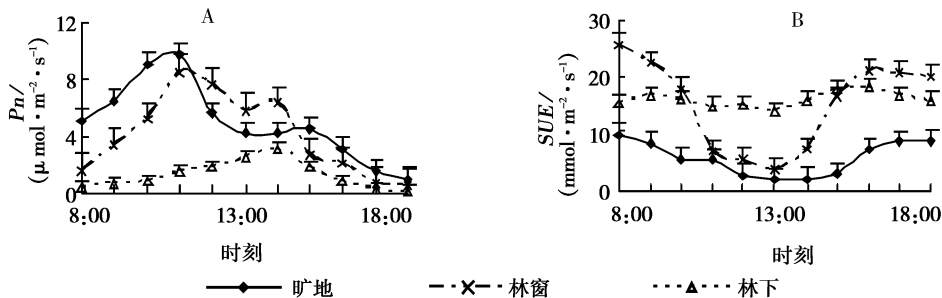


图 2 不同光环境下木荷净光合速率 (P_n) 和光能利用率 (SUE) 的日变化

林下在午间频繁的光斑照射下, PAR 比 P_n 升高的速度更快,使 SUE 出现短暂的下降;旷地中,木荷

幼苗的 SUE 在各测定时段均比林下和林窗的低。木荷光合“午休”期间 (旷地约在 11: 00 - 15: 00; 林

窗约在 11:00 - 14:00),在 13:00 时左右 PAR 最大,而 P_n 最小, SUE 最低,旷地和林窗的 SUE 分别为 1.9 和 3.9 $mmol \cdot mol^{-1}$ 。

从表 1 可知:旷地中,木荷幼苗的 SUE_{day} 显著低于林窗和林下的低 ($P < 0.05$),仅是林下 SUE_{day} 的 36% 左右,这与旷地中木荷幼苗一天中接受的 PAR 最多密切相关。因旷地的日平均光合有效辐射 (PAR_{day} , 约 1 230 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) 分别是林窗 (约 720 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) 和林下 (约 100 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) 的 1.7 和 12.3 倍左右。

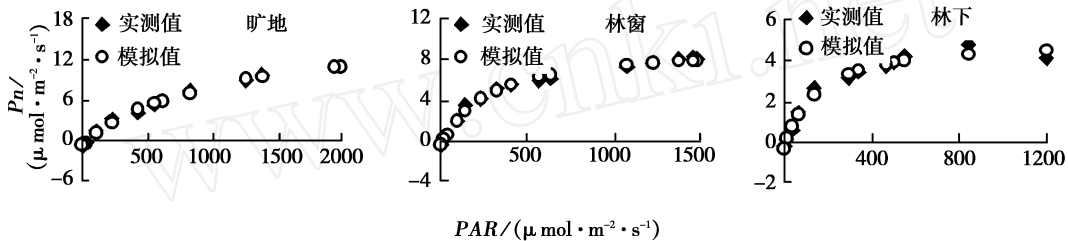


图 3 不同光环境下木荷光合作用的光响应曲线

根据拟合结果得到木荷幼苗在各光环境中的主要光合特性,结果(表 2)表明:在 3 个光环境下,木荷幼苗的最大净光合速率 (P_{max}) 差异显著 ($P < 0.05$),旷地的 P_{max} 最大,分别约是林窗和林下的 1.8 和 3.4 倍;而表观量子效率 (AQY) 在 3 个光环境间无显著差异,其值为 0.031 ~ 0.035;暗呼吸速率 (R_d) 随着环境光强的降低而降低,旷地的 R_d 是林下的 2.5 以上;光饱和点 (LSP) 和光补偿点 (LCP) 均随环境光强的升高而显著增大,旷地的 LSP 和 LCP 分别为林下的 4.3 和 7.5 倍左右。

表 2 不同光环境下木荷幼苗的最大净光合速率 (P_{max})、表观量子效率 (AQY)、暗呼吸速率 (R_d)、光饱和点 (LSP) 和光补偿点 (LCP)

光环境	P_{max} / ($\mu molCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	AQY	R_d	LSP	LCP
			($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)		
旷地	17.83a	0.033a	0.71a	1 200a	45a
林窗	10.02b	0.035a	0.47b	650b	15b
林下	5.27c	0.031a	0.28c	280c	6c

注:不同字母表示不同光环境间具有显著差异 ($P < 0.05$)。

3.4 不同光环境下木荷幼苗的 G_s 、 E 、 C_i 和 WUE 对短暂遮荫的响应

从图 4 可知:短暂遮荫时,随着 PAR 从 2 000 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 降低到 0 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时,各光环境中木荷幼苗的 G_s 总体呈下降趋势(图 4A),林下的 G_s 下降的最快,其 G_s 在各个测定光强下的值

表 1 不同光环境下木荷日平均光能利用率 (SUE_{day})

项目	光环境		
	旷地	林窗	林下
$SUE_{day} / (mmol \cdot mol^{-1})$	5.9 \pm 1.3	15.4 \pm 1.8	16.2 \pm 1.2

3.3 不同光环境下木荷幼苗 P_n - PAR 曲线模拟及其主要光合特性

利用非直角双曲线模型拟合各光环境下木荷幼苗的光响应曲线,其拟合效果均较好(图 3)。

均小于其它光环境,尤其在 $PAR < 800 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 后,林下的 G_s 下降的更快;不同光环境下 G_s 的值总体上表现为旷地 > 林窗 > 林下的趋势。

各光环境中,木荷幼苗的 E 均随 PAR 的降低而减小(图 4B)。在各光照强度下,旷地的 E 均高于其它光环境,这与旷地强光、高温、低湿(图 1)的环境条件密切相关。

各光环境中,木荷幼苗的 C_i 均随光照强度的降低而呈上升趋势(图 4C),且以林下 C_i 的上升速度最快,当 $PAR < 800 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 后 C_i 快速升高;当 PAR 为 0 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时,林下木荷的 C_i (约 443 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) 约是旷地 C_i (约 333 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) 的 1.3 倍。

各光环境中,木荷幼苗的 WUE 随着光强的降低表现出不同的规律(图 4D):旷地和林窗中,木荷幼苗的 WUE 随着 PAR 的降低呈下降趋势,并在 PAR 为 0 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时出现负值,这是因为木荷的 P_n 随着 PAR 的降低而减小,并最终停止光合作用,但叶片的 E 并没有完全停止,因此在 PAR 为 0 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时 WUE 会出现负值;林下木荷幼苗的 WUE 在 $PAR < 800 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 后开始快速升高,并在 PAR 为 150 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时出现一个 WUE 的峰值,之后 WUE 开始下降,这说明林下木荷幼苗在一定的低光强下保持了相对稳定的光合能

力,当 E 随着 PAR 的降低而降低时,其 WUE 却表现出相对的升高。

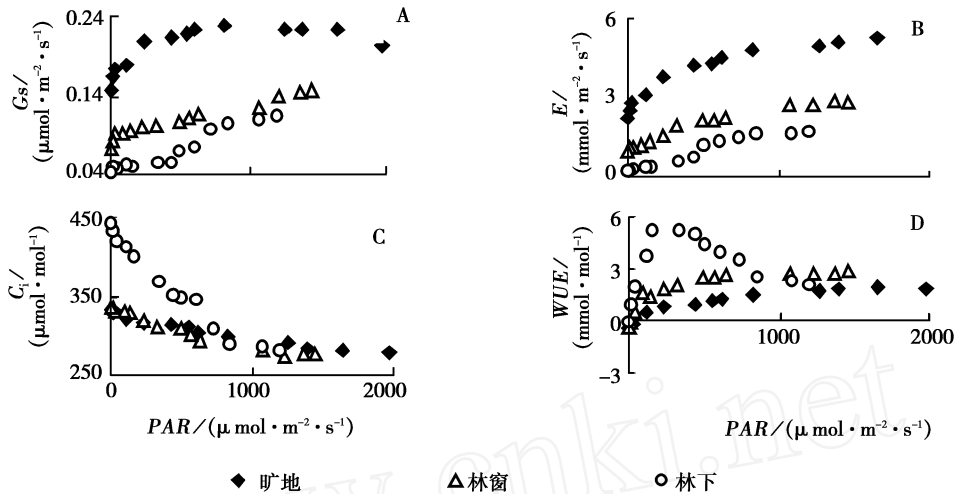


图 4 不同光环境下木荷幼苗的气孔导度 (G_s)、蒸腾速率 (E)、胞间 CO_2 浓度 (C_i) 和水分利用率 (WUE) 对不同光强度的响应

3.5 木荷幼苗对林下光斑的响应

林下植物经历着波动频繁的光条件,如普遍的低光照下出现短暂的不可预期的光斑。一天中植物处于光斑下的时间不足 10%,但却获得了 10% ~

80% 的 PAR 及 30% ~ 60% 日同化量,植物依靠光斑维持了有利的碳平衡^[17-20]。本研究初步测定了木荷幼苗对林下 3 个时段出现的光斑的生理响应(表 3)。

表 3 林下生长的木荷幼苗在 3 个光斑出现时段的几个主要生理参数

光斑出现的时段	P_n		$G_s/$ ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$E/$ ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$)	$C_i/$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)
	PAR	($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)			
12: 59 - 13: 03 ($n=4$)	1 599 (49)	7. 3 (0. 8)	0. 17 (0. 02)	6. 9 (0. 3)	267 (14)
14: 11 - 14: 15 ($n=4$)	1 627 (54)	7. 5 (0. 9)	0. 16 (0. 03)	6. 4 (0. 4)	264 (23)
15: 15 - 15: 18 ($n=3$)	1 443 (24)	7. 4 (0. 3)	0. 16 (0. 02)	6. 1 (0. 5)	272 (23)

注: n 表示该时段测定的数据个数; 括号中的数字为标准差

在测定的 3 个时段,光斑的持续时间都很短(约 4 ~ 5 min),木荷的主要生理参数在 3 个光斑时段无显著差异 ($P > 0. 05$); 随着光斑的出现,光斑区域的平均 PAR 比受光斑前及未受光斑区域 ($PAR < 150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 提高了 10 倍左右; 同时, P_n 也较受光斑前及未受光斑区域 ($P_n = 1. 6 \mu\text{mol} \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 提高了 4 倍以上,说明林下木荷幼苗对光斑具有较好的利用能力,依靠光斑获得了有利的碳积累。此外,本研究中木荷处于郁闭度为 0. 4 左右的稀疏林下,林下木荷维持一定的 P_n 和 WUE 所需的 PAR (约 130 ~ 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 在林下日辐射总时间中约占 40% 左右,因此木荷也可在稀疏林下存在。

4 结论与讨论

环境的复杂多变,使植物必须在生理上发生与之相应的改变来适应变化的光环境^[2],光合能力的

大小是衡量植物适应生境的重要指标^[21-24]。木荷 P_n 的日变化中,旷地和林窗中各时段测定的 P_n 值均比林下的大; 不同光环境中木荷幼苗的光合特性比较表明,旷地中木荷幼苗的日平均 P_n 最大且具有最大的 P_{max} ,林窗次之,而林下最小,说明木荷是一个能在强光环境中保持较高光合能力的阳性树种。光合能力提高可以使植物更多的利用强光环境中的过剩光能,减轻光抑制而适应强光环境,尤其是先锋树种,其通过提高光合能力来抵御强光胁迫的观点已得到了很多研究者的证实^[21-23, 25, 26]; 木荷幼苗在旷地的强光环境中仍具有较大的 AQY 值,表明木荷在旷地中未受到不可逆的光抑制; 另外,强光环境中的植物(尤其是先锋种)常具有较高的 LSP 和 LCP 及较大的 R_d ^[4, 23, 26],这些光合特性有利于植物对强光环境的适应,木荷幼苗研究结果与上述结论具有一致性。

生长在林下的木荷具有最低的 LSP 、 LCP 和 R_d ,

使其在低光条件下仍可保持相对于其它光环境较高的 P_n 值, 这样, 当 E 随着 PAR 的降低而降低时, 林下木荷在一定的低光强下 (约 $130 \sim 800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 反而维持了相对较高的 WUE ; 同时, 当 $PAR < 800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 林下木荷的 C_i 较其它 2 个光环境迅速升高, C_i 的升高有助于植物在回到高光强时迅速固定 CO_2 , 提高光合能力^[16, 27], 这表明木荷幼苗在理论上仍可适应一定强度 (约 $130 \sim 800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 的低光环境。此外, 林下频繁出现的光斑为林下木荷幼苗获得有利的碳积累提供了条件, 使得木荷幼苗可以在稀疏林下存在。

总之, 木荷是我国南亚热带季风常绿阔叶林的阳性常绿阔叶先锋树种, 可以在旷地和林窗等强光环境中良好生长, 也可在有一定光强的稀疏林下存在。

参考文献:

- [1] Lowman M D, Nadkarni N M. Forest canopies[M]. London: Academic Press, 1995: 78 ~ 689
- [2] Chazdon R L, Pearcy R, Lee D, et al. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments[A]. Mulkey S S, Chazdon R L, Smith A P, et al. Tropical forest plant ecophysiology[C]. New York: Chapman and Hall, 1996: 5 ~ 55
- [3] Rozendaal D M A, Hurtado V H, Poorter L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light: relationships with light demand and adult stature[J]. Functional Ecology, 2006, 20: 207 ~ 216
- [4] 冯玉龙, 曹坤芳, 冯志立, 等. 四种热带雨林树种幼苗比叶重、光合特性和暗呼吸对生长光强的适应[J]. 生态学报, 2002, 22(6): 901 ~ 910
- [5] 彭少麟, 方炜. 鼎湖山植被演替过程中椎栗和荷木种群的动态[J]. 植物生态学报, 1995, 19(4): 311 ~ 318
- [6] 张咏梅, 周国逸, 温达志, 等. 南亚热带季风常绿阔叶林椎栗—银荷木—黄果厚壳桂群落发展趋势探讨[J]. 植物生态学报, 2003, 27(2): 256 ~ 262
- [7] 周小勇, 黄忠良, 欧阳学军, 等. 鼎湖山季风常绿阔叶林原椎栗—厚壳桂—荷木群落演替[J]. 生态学报, 2005, 25(1): 37 ~ 44
- [8] 林植芳, 林桂珠, 孔国辉, 等. 生长光强和冬季低温对三种亚热带木本植物生理特性的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 1994, 2(3): 54 ~ 61
- [9] 梁春, 林植芳, 孔国辉. 不同光强下生长的亚热带树苗的光合—光响应特性的比较[J]. 应用生态学报, 1997, 8(1): 7 ~ 11
- [10] 温达志, 孔国辉, 林植芳, 等. 光强对四种亚热带树苗生长特征影响的比较[J]. 热带亚热带植物学报, 1999, 7(2): 125 ~ 132
- [11] 周云龙. 广州市流溪河森林公园植物区系的初步研究[J]. 热带亚热带植物学报, 1994, 2(2): 31 ~ 40
- [12] 郭志华, 肖文发, 周云龙. 广州流溪河常绿阔叶林的植物区系地理分析[J]. 林业科学研究, 2003, 16(5): 622 ~ 627
- [13] Thomley J H M. Mathematical models in plant physiology [M]. London: Academic press, 1976: 85 ~ 106
- [14] Walker D A. Automated measurement of leaf photosynthetic O_2 evolution as a function of photon flux density[J]. Philosophical transactions of the Royal Society London B, 1989, 323: 313 ~ 326
- [15] Field C, Merino I, Mooney H A. Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use efficiency in five species of California evergreens[J]. Oecologia, 1983, 60: 384 ~ 389
- [16] 郭志华, 张宏达, 李志安, 等. 鹅掌楸苗期光合特性的研究[J]. 生态学报, 1999, 19(2): 164 ~ 169
- [17] Schulz K E, Adams M S. Effect of canopy gap light environment on evaporative load and stomatal conductance in the temperate forest understory herb *Aster macrophyllus* (Asteraceae) [J]. American Journal of Botany, 1995, 82: 630 ~ 637
- [18] Schulte M, Offer C, Hansen U. Induction of CO_2 -gas exchange and electron transport: comparison of dynamic and steady-responses in *Fagus sylvatica* leaves [J]. Trees, 2003, 17: 153 ~ 163
- [19] 张小全, 徐德应. 18年生杉木不同部位和叶龄针叶光响应研究[J]. 植物生态学报, 2000, 24(5): 534 ~ 540
- [20] Malavasi U C, Malavasi M M. Leaf characteristics and chlorophyll concentration of *Schyzolobium parahybum* and *Hymenaea stibocarpa* seedlings grown in different light regimes [J]. Tree Physiology, 2001, 21: 701 ~ 703
- [21] Park Y-II, Chow W S, Anderson J M, et al. Differential susceptibility of photosystem II to light stress in light-acclimated pea leaves depends on the capacity for photochemical and non-radiative dissipation of light [J]. Plant Science, 1996, 115: 137 ~ 149
- [22] Scholes J D, Press M C, Zippeden S W. Differences in light energy utilization and dissipation between dipterocarp rain forest tree seedlings [J]. Oecologia, 1997, 109: 41 ~ 48
- [23] Kitao M, Lei T T, Koike T, et al. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes [J]. Plant, Cell and Environment, 2000, 23: 81 ~ 89
- [24] Schurr U, Walter A, Rascher U. Functional dynamics of plant growth and photosynthesis from steady-state to dynamics: from homogeneity to heterogeneity [J]. Plant, Cell and Environment, 2006, 29: 340 ~ 352
- [25] Baroli I, Melis A. Photoinhibitory damage is modulated by the rate of photosynthesis and by the photosystem II light-harvesting chlorophyll antenna size [J]. Planta, 1998, 205: 288 ~ 296
- [26] Krause G H, Koroleva O Y, Dalling J W, et al. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps [J]. Plant, Cell and Environment, 2001, 24: 1345 ~ 1352
- [27] 郭志华, 臧润国, 奇文清, 等. 中亚热带两种原始兰科植物对变化光环境的响应与适应[J]. 林业科学, 2003, 39(3): 23 ~ 29