

热带雨林恢复演替中优势树种黄桐气体交换对环境的响应

骆士寿, 李意德, 陈德祥, 陈步峰, 林明献

(中国林业科学院热带林业研究所, 广州市龙洞 510520)

摘要:用 Li-6400 便携式光合测定系统(Li-Cor Inc., USA)对海南岛热带山地雨林恢复演替先锋建群种黄桐(*Endospermum chinense* Benth.)叶片的气体交换特征及其对环境的响应进行了测定。结果表明:(1)净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(E)日变化均为双峰型曲线。出现“午睡”原因是光合有效辐射($PPFD$)不足和 G_s 的关闭,不是强光抑制和水分胁迫。(2)叶片 P_n 大小与 G_s 、 E 、 $PPFD$ 、气温(T_a)和叶面温度(T_l)等为密切的正比关系,与胞间 CO_2 浓度(C_i)、大气 CO_2 浓度(C_a)和大气相对湿度(RH)等相关度极低甚至是负相关,光饱和点(LSP)较高,表现出阳性树种特性。(3)短期高 C_a 作用会引起 G_s 、 E 的降低和 P_n 增高。 C_a 倍增,则 P_n 提高了 70%, E 降低 4.43%, 水分利用效率(WUE)提高 78%。(4)叶片 P_n 日平均值和日最大值分别达 6.40 ± 0.17 、 $11.60 \mu mol CO_2 / (m^2 \cdot s)$, 表现出速生性。

关键词:气体交换;光合环境;优势树种;热带雨林

The response of leaf gas exchange to environmental factors of a dominant tree species, *Endospermum chinense* in tropical regeneration forest

LUO Tu-Shou, LI Yi-De, CHEN De-Xiang, CHEN Bu-Feng, LIN Ming-Xian (Research Institute of Tropical Forestry, CAF, Guangzhou, 510520). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(9): 1765~1772.

Abstract: To investigate how will leaf gas change of species response to environmental factors during the succession of tropical regeneration forest, we choose the dominant tree species, *Endospermum chinense* Benth as our study case. Leaf gas change characteristics and its responses were measured with Li-6400 portable photosynthesis system (Li-Cor Inc., USA) in Jianfengling, Hainan Island. Netphotosynthesis, stomatal conductance and transpiration are all exhibited a bimodal diurnal pattern and the first peak is reached during the time of 8:00~10:00; the other sub-peak is reached at 14:00. There is a noon break of photosynthesis during 12:00~13:00 due to the absence of irradiance and the closure of part stomata. Although photosynthetic rate is affected by the interaction of such environmental factors and how much this interaction is still to be studied, there is a strong linear relationship between the net photosynthetic rate (P_n) and stomatal conductance (G_s), transpiration rate (E), photosynthetic photon flux density

基金项目:国家林业局热带林业研究重点实验室开放基金资助项目(1999);海南尖峰岭热带林生态系统定位研究站资助项目(2001-08)

收稿日期:2002-11-12; **修订日期:**2003-03-10

作者简介:骆士寿(1963~),男,广东吴川人,高工,主要从事热带林生态系统定位研究。E-mail:Luots@163.net

Foundation item: The Open Foundation Project of National Key Laboratory for Tropical Forestry(1999); The Jianfengling Long-term Research Station for Tropical Forest Ecosystem(2001-08)

Received date: 2002-11-12; **Accepted date:** 2003-03-10

Biography: Luo Tu-Shou, senior engineer, interested in tropical forest ecosystem research. E-mail:Luots@163.net

(*PPFD*), air temperature (T_a) and leaf temperature. No evident relation is found between P_n and intercellular CO_2 concentration (C_i), atmospheric CO_2 concentration (C_a) and relative humidity (RH) and no strong limitation of such factors contributed to photosynthesis. The light response experiment of *Endospermum chinense* shows the characteristics of high light saturation point (*LSP*) with $1683\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ and low light compensation point (*LCP*)with $15\sim 25\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$. The short-term response of leaves to CO_2 enrichment resulted in decreasing of stomatal conductance, transpiration and increasing of P_n . Doubled growth concentration of CO_2 can enhance P_n by 70%, water use efficiency(*WUE*) by 78% and decrease transpiration by 4.43%. *Endospermum chinense* has a high daily average P_n of $6.40 \pm 0.17\mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ and daily maximum P_n of $11.60\mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, which testified its fast-growing characteristics.

Key words: leaf gas exchange; photosynthetic environment; dominant tree species; tropical rain forest
文章编号:1000-0933(2003)09-1765-08 中图分类号:Q945.11,Q945.17 文献标识码:A

植被恢复演替过程中不仅物种组成不同,而且不同阶段中出现的物种的生理生态特性以及对环境的适应性也有很大差别^[1]。建群植物的生理生态学特性、生态系统稳定性及长期生产力维持技术等是研究热点之一^[2]。有学者对热带林不同演替阶段树种气体交换特性进行过研究^[3,4],对季节雨林内不同层次树种幼树的光合作用研究发现典型冠层树种林下幼树最大净光合速率并不高^[5],冠层树种绒毛番龙眼(*Pometia tomentosa*)幼苗的光合特性对光照条件的变化有较强的可塑性^[6],雨林植物暗呼吸作用随 CO_2 浓度的升高而增加^[7],也有一些基于植物在长期高 CO_2 浓度下的光合下调而提出光合作用驯化的论点^[8]。净光合速率较低和中午气孔关闭是东南亚热带雨林代表性的龙脑香科树种生长慢的原因^[9]。藤黄科植物(*Garcinia mangostana* L.)在光饱和状态下不同遮荫条件的最大光合速率没有显著差异,光补偿点差异不显著,遮荫少的光饱和点和净光合速率较高,气孔导度随 CO_2 浓度增加而降低^[10]。退化地恢复的热带大叶桃花心树(*Swietenia macrophylla* King)混交林对光环境响应研究显示,其光饱和点、气孔导度和蒸腾速率较高,遮荫降低了树高和树径的生长^[4]。但我国热带林树种繁多,结构复杂,其群落恢复演替阶段的树种组成及环境具有异质性^[11],其主要建群种的生理生态学特性与环境因子互动关系研究鲜见报道。

近年,在我国海南岛已规划构建小面积的热带轻阔材树种人工群落。其中的建群树种黄桐(*Endospermum chinense* Benth.)在天然热带山地雨林中为零星分布,作为次生演替主要建群种之一常见于林窗、林缘。但是,其群落构建中涉及到的生理生态技术指标,以及对光、热、水和大气 CO_2 浓度等环境因子变化的响应均未见报道。所以,本文主要通过对黄桐气体交换特性和及其与环境关系的主要指标测定的结果,揭示其生理生态特性,为指导高生产力人工林群落构建及退化生态系统管理提供参考。

1 研究地区自然概况

实验选择在海南岛尖峰岭热带雨林采伐迹地天然更新次生林内,地理位置为 N $18^{\circ}40'$, E $108^{\circ}49'$ 。该区属热带季风气候,全年干湿季明显,5月~10月份为雨季,11月~翌年4月份为旱季,海拔 800~1100m,年均气温 19.7°C ,年均降水量 2651.6mm,年蒸发量 1303.7mm,年均相对湿度 88%,年辐射总量 $4938.56\text{MJ}/\text{m}^2$ 。土壤为砖黄壤或黄壤。

2 材料和方法

2.1 测试样株及样叶选择

在林内选择生长状况良好的黄桐平均木单株(胸径 21.3cm,高 14.0m),树旁搭建木架,在树冠中上部外围选取 6~12 片具代表性的成熟叶片作样叶,挂牌标记,以便作定点定时观测。

2.2 测定项目及方法

2.2.1 LI-6400 系统校准 使用与 CI-301 CO_2 气体分析系统(CID Inc. USA)进行平行对比检验的方法校准,即先用标准气体(375ml/ m^3 ,佛山市科的气体化工有限公司生产)对 CI-301 进行跨度校准,以此测得的环境 CO_2 浓度参数对 LI-6400 系统(Li-Cor Inc.,USA)的 CO_2 红外分析仪反复进行零点和跨度

校正。利用标定过的湿度表测得的环境湿度数据指导 LI-6400 系统的 H₂O 红外分析仪反复进行零点校正。

2.2.2 气体交换测定 选择旱季具代表性的 2 个晴天(2001 年 4 月 13 日、12 月 21 日),分别在 8:00、10:00、12:00、13:00、14:00、16:00 和 18:00 各时点用 LI-6400 系统直接测定叶片的气体交换指标。每片叶重复测 12 个数据,每数采时间 20s,记录平均值。

2.2.3 气体交换对 CO₂ 的响应 通过 LI-6400 光控制系统调节光合有效辐射(*PPFD*, μmol/(m²·s))在 800 光强下,分别调节梯度 CO₂ 浓度(*C_a*, μmol/mol),间隔 3min 响应,待稳定后测定气体交换指标。共测样叶 3 片,每浓度每样叶记录 12 个平均值数据。

2.2.4 气体交换对光的响应 通过 LI-6400 系统控制叶室 CO₂ 参考浓度在 370ml/m³,分别测定在 0~2800μmol/(m²·s)范围内不同模拟梯度 *PPFD* 下叶片气体交换参数,响应间隔时间 3min。每光强每样叶记录 12 个平均值数据。

2.2.5 数据处理 LI-6400 系统测得的数据卸载到电脑中,进行 Excell 格式转换作进一步分析用。以净光合速率(*P_n*, μmol CO₂/(m²·s))与蒸腾速率(*E*, mmolH₂O (m²·s))之比值作为水分利用效率(*WUE*, μmol CO₂/(m²·s))指标。数据统计分析和绘图采用 Microsoft Excel 等软件进行,相关模型采用相关系数优选法确定。光饱和点(*LSP*, μmol/(m²·s))、光补偿点(*LCP*, μmol/(m²·s))、CO₂ 饱和点和 CO₂ 补偿点由实测值和模型计算得到。

3 结果与分析

3.1 黄桐叶片气体交换日变化

3.1.1 实验的天气环境 测定实验选择旱季典型天气条件下进行,结果如图 1 所示。白天的 *PPFD* 变化于在 8~2099μmol/(m²·s)之间,在 14:00 最高峰,10:00 次之,16:00 最低(图 1A);气温(*T_a*, °C)日变化趋势同 *PPFD*,变化范围在 20.99~33.69°C(图 1B);空气相对湿度(*RH*, %)在 8:00~16:00 变化不大,16:00 后增大,日平均在 57.69±7.68%,变化平稳。*C_a* 日变化于 293.7~355.3μmol/mol,早、晚稍高,10:00 时最低。同时在图 1 可以看到中午 12:00 测得的 *PPFD*、*T_a* 较前后低些,而 *RH* 较前后有些增加,这是因为实验区域处于海南西南沿海(离北部湾海边 15km),海拔较高(800m),高差大,受海洋气候和山地气候影响,中午往往云团较多,雨雾常临,这是正常的小气候特征。样地旁气象站记录当天中午阴天、多云、有雾。

3.1.2 净光合速率日变化 野外自然状态下黄桐叶片 *P_n* 平均值日变化见图 2,8:00~10:00 为高峰期,随后下降,12:00 出现了波谷,体现了“午睡”的生理现象,14:00 出现了次高峰后下滑,到 18:00 已降到 0.74μmol CO₂/(m²·s),接近最低点,为“双峰”日变化节律。*P_n* 日平均为 6.40±0.17μmol CO₂/(m²·s),日最大值达 11.60μmolCO₂/(m²·s)。

3.1.3 气孔导度日变化 黄桐叶片气孔导度(*G_s*, molH₂O/(m²·s))日变化曲线与 *P_n* 相似,变化基本同步,但较平缓,中午期间的波谷滞后在 13:00,稍有差别,体现了叶片气孔气体交换波谱与光合共振,对高温、辐射等进行自我调适的生理特性(详见图 3)。*G_s* 日平均 0.14±0.0041mol H₂O/(m²·s)。

3.1.4 蒸腾速率日变化 图 4 所示,黄桐叶片 *E* 日变化曲线形状与 *P_n* 和 *G_s* 的相似,但峰值出现的时点刚

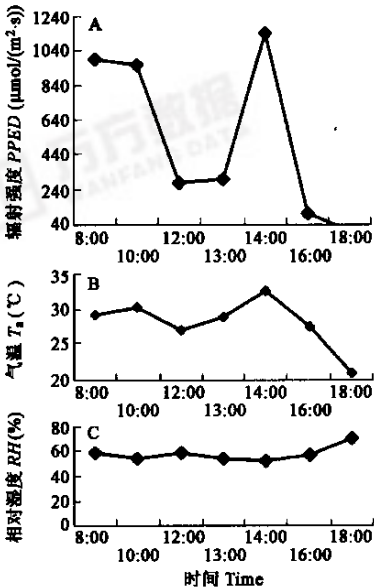


图 1 气体交换实验的辐射强度、气温和相对湿度的日变化
Fig. 1 Diurnal changes of irradiance, air temperature and relative humidity in experiment location

好相反,在 10:00、14:00 分别出现次高峰($3.82\text{mmolH}_2\text{O}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)和最高峰($4.26\text{mmolH}_2\text{O}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$),最低值在 RH 达最大的 18:00,叶片出现吸水现象($-0.00162\text{mmolH}_2\text{O}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$),这与晚上热带雨林内湿度几乎饱和也有关系。与图 1 比较,明显体现了生物个体对 T_a 、 $PPFD$ 的同步调适反应。 E 日平均 $2.53\pm 0.09\text{mmolH}_2\text{O}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。

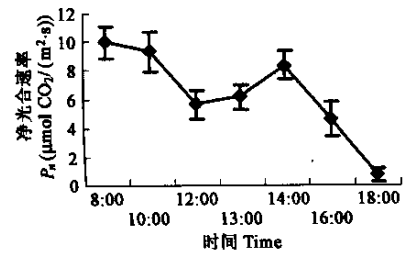


图 2 黄桐叶片自然光合速率日变化

Fig. 2 Diurnal course of the net photosynthetic rate of *Endospermum chinense* Benth. Leaves

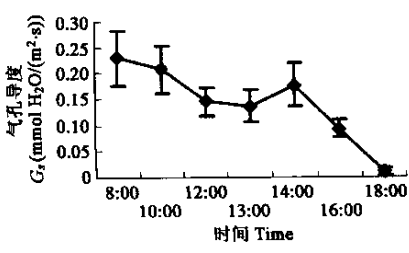


图 3 黄桐叶片气孔导度日变化

Fig. 3 Diurnal course of the stomatal conductance of *Endospermum chinense* Benth. Leaves

3.1.5 水分利用效率日变化 黄桐的 WUE 在 8:00~14:00 变化幅度不大,且较为平缓,表现出树种在此期间的水分利用效率较为稳定的生物特性;14:00~18:00 为上升范围,同时平均值标准差也逐渐增大,这是由于此期间 P_n 较小,且逐渐降低的变化率较大及此时的蒸腾作用极小等原因所致(详见图 5)。 WUE 日平均为 $3.77\pm 1.19\mu\text{molCO}_2/\text{mmolH}_2\text{O}$ 。

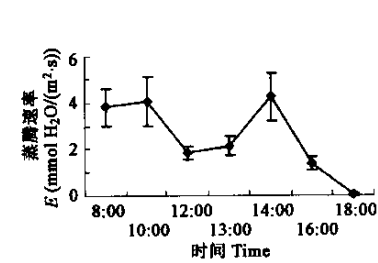


图 4 黄桐叶片蒸腾速率日变化

Fig. 4 Diurnal course of the transpiration rate of *Endospermum chinense* Benth. Leaves

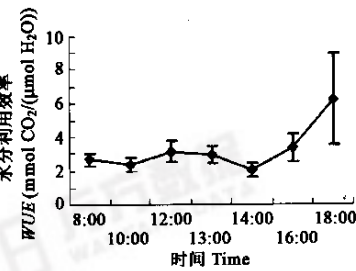


图 5 黄桐叶片水分利用效率日变化

Fig. 5 Diurnal course of the water use efficiency of *Endospermum chinense* Benth. Leaves

3.2 黄桐叶片气体交换与环境的关系

3.2.1 各因子的相关系数 自然状态下,黄桐叶片气体交换的 P_n 、 E 、 G_s 、胞间 CO_2 浓度(C_i),以及实时的 T_a 、 T_l 、 RH 、 $PPFD$ 和 C_a 等各因子之间的相关分析如表 1,从表中看到 P_n 大小与 G_s 、 E 、 T_a 、 T_l 、 $PPFD$ 等为正比关系,较为密切;与 C_a 相关极低,与 C_i 和 RH 呈负相关,这与实验区域内白天 C_a 和 RH 变化不大的特点有关。

3.2.2 净光合速率与各因子的相关模型分析 对自然状态下黄桐叶片的 P_n 与相关密切的 G_s 、 E 、 T_a 、 $PPFD$ 进行 4 个自变量的线性回归分析,结果为 $R^2=0.9150$, $F_{(4,342)}=932.48$, $P<0.001$ 。表明回归紧密,达极显著水平,回归方程表达为:

$$P_n = -3.9268 + 25.4071 G_s - 0.2585 E + 0.2195 T_a + 0.0022 PPFD$$

(1)

各相关因子预测模型经线性、对数、指数、乘幂和多项式等分析后,用优选法选取相关系数(R^2)值最大的预测模型如图 6。

3.3 黄桐叶片气体交换对光的响应

表 1 黄桐叶片气体交换各因子相关系数 (n=347)

Table 1 The related coefficients of leaf gas exchange parameters each other (n=347)								
	P_n	G_s	C_i	E	T_a	T_l	C_a	RH
G_s	0.9034	1.0000						
C_i	-0.2338	-0.0834	1.0000					
E	0.9131	0.8830	-0.1755	1.0000				
T_a	0.8204	0.7050	-0.2547	0.8407	1.0000			
T_l	0.8734	0.7298	-0.2849	0.8950	0.9757	1.0000		
C_a	0.1128	0.2302	0.0054	0.1705	-0.0298	0.0013	1.0000	
RH	-0.5235	-0.3634	0.1839	-0.5080	-0.7695	-0.7011	0.5820	1.0000
$PPFD$	0.8196	0.6692	-0.2758	0.8613	0.7275	0.8391	0.0470	-0.4306

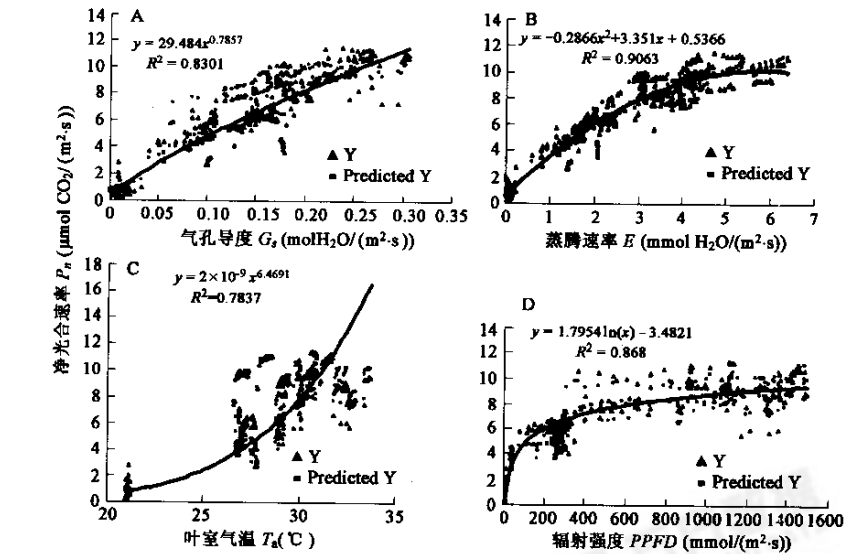


图 6 黄桐叶片净光合速率与气孔导度、蒸腾速率、气温及辐射强度的曲线回归

Fig. 6 Non-linear relationship between net photosynthetic rate and stomatal conductance, air transpiration, leaf temperature, leaf temperature and irradiance of *Endospermum chinense* Benth leaves

3.3.1 净光合速率对光的响应 通过控制系统叶室 C_a 稳定在 $370\text{m}/\text{m}^3$ (设为试验环境大气平均浓度), 测定不同 $PPFD$ 下的 P_n , 经拟合曲线如图 7。从图 7A 曲线模型经计算机算出光饱和点 (LSP) 在 $1683\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; 从实测数据中统计出光补偿点 (LCP) 范围在 $15\sim 25\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。与图 6D 对照同样看到, $PPFD$ 从约 $100\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 至 LSP 范围内的 P_n 增幅是平缓的, 可视为高效光合作用有效辐射区; $0\sim 100\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 内的净光合速率对光极敏感。

3.3.2 气孔导度和蒸腾速率对光的响应 黄桐叶片 E 随着 $PPFD$ 增加而升高, 各样叶 G_s 随 $PPFD$ 增加有升有降, 但整体变化不大, 见图 7B, C。经线性方差分析显示: G_s 与 $PPFD$ 相关达显著水平 ($F_{G_s} = 4.7687$, $F_{0.10, 1, 44} = 2.825$), 变化率极小; E 与 $PPFD$ 相关达极显著水平 ($F_E = 73.9143$, $F_{0.01, 1, 44} = 7.25$)。

3.4 黄桐光合作用对 CO_2 的响应

3.4.1 CO_2 浓度对净光合速率的影响 在光饱和点以内, 控制 $PPFD$ 稳定在 $800\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 分别测得不同 CO_2 浓度下黄桐的光合响应曲线如图 8。从图 8A 可以看到: 随着 C_a 的升高, P_n 变化表现为二次抛物线, 用模型拟合数据 CO_2 饱和点为 $1165\mu\text{mol}/\text{mol}$, 补偿点为 $19.5372\mu\text{mol}/\text{mol}$ 。所以, 在饱和点以下, 黄桐 P_n 随温室气体 CO_2 浓度的增加而提高, 体现 CO_2 施肥效应, 表明 CO_2 的短期增效, 也暗示利用树木

去平衡、管理温室气体中的 CO_2 具有较大潜力。但也有很多实验发现植物在适应长期高浓度 CO_2 后会出现光合作用恢复到原来的水平甚至下降的光合下调现象^[12~14]。当然,黄桐有否此现象有待研究。如用图 8A 模型预测,以此实验测得的平均环境 CO_2 浓度($341.25\mu\text{mol}/\text{mol}$)倍增,则其 P_n 将提高 70%。

3.4.2 CO_2 浓度对气孔导度和蒸腾速率的影响 图 8B、C 显示,随着 C_a 增加, G_s 和 E 呈线性下降,与热带藤黄科植物的研究结果相同^[10]。方差分析显示 F 值达极显著水平。这表明 C_a 增加,气孔的水气传输阻力增大,降低了植物的蒸腾作用。 C_a 倍增下, E 降低 4.43%, WUE 提高了 78%。这现象与很多植物模拟实验结果相类似^[15,16]。据报道,这现象的原因是植物在大气 CO_2 浓度下,通过调节气孔开闭来调节胞间 CO_2 分压,当 CO_2 升高时,保卫细胞收缩,气孔关闭,并进而影响蒸腾,在光合速率增大下,水分利用效率势必增加^[17]。

4 小结与讨论

(1)黄桐叶片气体交换中 P_n 、 G_s 和 E 日变化均呈双峰曲线,最高峰在 8:00~10:00,次高峰在 14:00,在 12:00~13:00 有一个低谷,出现光合“午睡”现象,推测原因是 $PPFD$ 不足和 G_s 的关闭,不是强光抑制和水分胁迫,因为热带山地雨林区白天 RH 变化不大,同时 G_s 和 $PPFD$ 互相关不密切且此时均处波谷,而且 $PPFD$ 远未达光饱和点,与热带山地中午云雾多的小

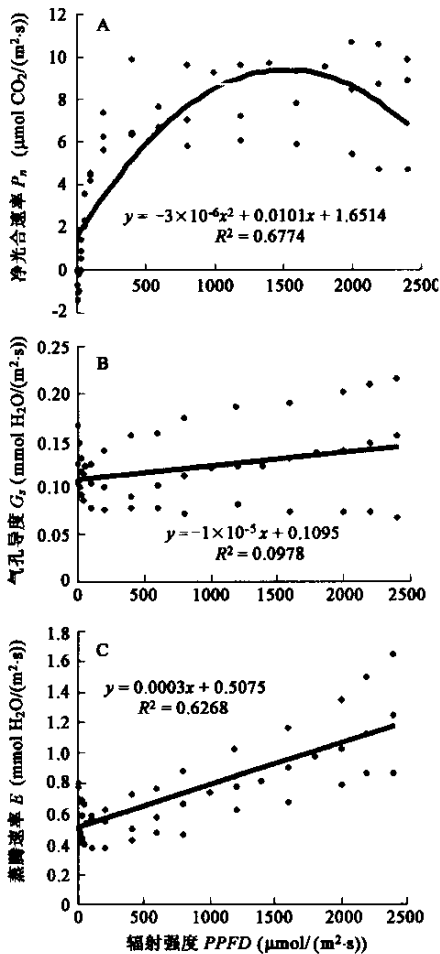


图 7 黄桐叶片气体交换对光强响应曲线

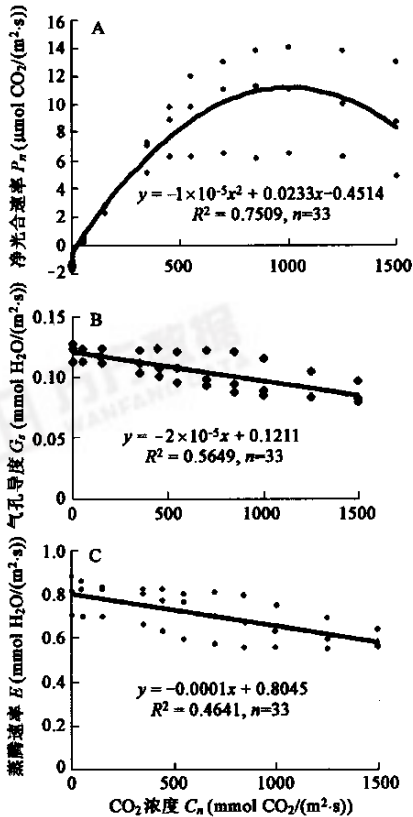


图 8 黄桐叶片气体交换对 CO_2 浓度响应曲线

Fig. 7 The gas exchange response curve of *Endospermum chinense* Benth leaves under irradiance

Fig. 8 The gas exchange response curve of *Endospermum chinense* Benth leaves under the CO_2 concentration of air

气候吻合。与 C_3 植物大豆 (*Glycine max*) 等中午前后强光引起光抑制的结果相反^[18], 与气孔中午关闭是小麦 (*Triticum aestivum*) 光合“午睡”的重要原因具有类似的实验结果^[19]。也有研究显示, 中午高温引起热带低地常绿季雨林冠层树种 G_s 和 P_n 的降低^[20]。所以, 高温对热带山地雨林黄桐树种叶片气体交换的影响有待进一步研究。

(2) 自然环境条件下, 黄桐叶片 P_n 大小与 G_s 、 E 、 $PPFD$ 、 T_a 和 T_l 等为密切的正比关系, 与 C_i 、 C_a 和 RH 等相关度极低甚至是负相关。一天中, 在 14:00 出现 $PPFD$ 最高时, T_a 、 E 达最大值, P_n 、 G_s 也能达次高峰。所以水分充足的热带山地雨林区在 C_a 和 RH 白天变化不大情况下, T_a 和 $PPFD$ 环境值升高, 有利于黄桐的生长, 表现出阳性树种特性。这结果与高温、强光等环境因子主要通过 G_s 影响沙地灌木的 P_n 下降的研究结论有不同之处^[21], 从侧面体现了热带雨林区植被恢复的水、热环境优势。

(3) 短期高 CO_2 浓度会引起 G_s 和 E 的降低, 但黄桐叶片光合 CO_2 饱和点较高, CO_2 浓度倍增提高了 P_n , 掩盖或抵消了 G_s 和 E 降低对 P_n 的影响。至于长期高 CO_2 浓度或全球大气变化条件下, 黄桐是“上调适应”(up-regulation) 还是“下调适应”(down-regulation) 有待进一步研究。

(4) 黄桐叶片旱季 P_n 日平均值 ($6.40 \pm 0.17 \mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$), 比种植在热带地区广东小良的大叶相思 (*Acacia auriculaeformis* A. Cunn.)、马占相思 (*Acacia mangium* Willd.) 在 10 月份雨水较少时的 P_n 要高 (分别是 6.10 、 $3.82 \mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$); 与种植于广东鹤山的乡土阔叶树种年均 P_n 相比, 高于红荷 (*Schima wallichii* Choisy), 与木荷 (*Schima superba* Gardn. et Champ.) 相近 (分别为 4.54 、 $6.87 \mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)^[2]。黄桐叶片 P_n 日最大值达 $11.60 \mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 大于西双版纳热带季雨林上层树种幼树林下的最大 P_n ^[5]。可以认为黄桐是海南热带山地雨林植被恢复群落中的速生树种之一。据作者调查海南岛尖峰岭 5 年生的黄桐与加勒比松 (*Pinus caribaea* Morelet) 混交林样地 31 株黄桐树平均胸径 $6.85 \pm 1.90 \text{cm}$, 平均高 $5.66 \pm 1.22 \text{m}$, 也佐证了黄桐的速生性。

References:

- [1] Li Q K, Ma K P. Advances in plant succession ecophysiology. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2002, **26** (supplement): 9~19.
- [2] Zhao P, Zeng X P, Yue Z Y. Ecophysiological characteristics of constructive plants during vegetation rehabilitation. In: Yue Z Y, Peng X L eds. *Ecological Studies on Vegetation Rehabilitation of Tropical and Subtropical Degraded Ecosystems*. Guangdong Science & Technology Press, 1996. 67~84.
- [3] HUC R, FERHI A, GUEHL J. "Pioneer and late stage tropical rainforest tree species (French Guyana) growing under common conditions differ in leaf gas exchange regulation, carbon isotope discrimination and leaf water potential. *Oecol.*, 1994, **99**: 297~305
- [4] Ricardo A Marengo, José F de C. Goncalves and Gil Vieira. Leaf gas exchange and carbohydrates in tropical trees differing in successional status in two light environments in central Amazonia. *Tree Physiology*, 2001, (21): 1311~1318.
- [5] Zheng Zh, Cao M. Photosynthetic response to light in understory for six species young trees of a tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1998, **22**(6): 499~504.
- [6] Zhang J L, Cao K F. The effect of irradiance on photosynthetic capacity, heat dissipation, and antioxidants of seedlings of two tropical rain forest tree species. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2002, **26**(6): 639~646.
- [7] Jiang G M, Lin G H, Bruna D V Marino. The response on dark respiration of some tropical rain forest and coastal desert plant species to the elevation of CO_2 concentrations. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, **19**(4): 519~522.
- [8] Zhao P. Recent studies on physio-ecological response of forest trees to elevated atmospheric carbon dioxide. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 1997, **5**(1): 84~90.
- [9] Yutaka Maruyama. Ecophysiological Characteristics of Tropical Tree Species. *JIRCAS Newsletter*, 1997, (10)
- [10] Weibel J, Eamus D, Chacko E K, et al. Gas exchange Characteristics of mangosteen (*Garcinia mangostana* L.) leaves. *Plant Physiology*, 1993, (13): 55~69.
- [11] Zheng D Zh. Cutting and regenerate succession of tropical forest. In: Jiang Y X, Lu J P eds. *the tropical forest*

ecosystem in Jianfenglin, Hainan Island, Chian. Berjing: Chinese Scientific Press, 1991. 256~283.

[12] Lin W H. Response of photosynthesis to elevated atmospheric CO₂. *Acta Ecologica Sinica*, 1998, **18**(5): 529~537.

[13] Arp W J, Drake B G. Increased photosynthetic capacity of *Scirps olneyi* after 4 years of exposure to elevated CO₂. *Plant, Cell and Environment*, 1991, **14**: 1004~1008.

[14] Radin J W, Kimball B A, Hendrix D L, *et al.* Photosynthesis of cotton plants exposed to elevated levels of carbon dioxide in the field. *Photosynthetic Research*, 1987, **12**: 191~203.

[15] Xu D Y. Advances in the research on the impacts of atmospheric CO₂ enrichment and climate change on forests. *World Forestry Research*, 1994, (2): 26~32.

[16] Wen D Zh. Recent studies on plant water use efficiency under elevated atmospheric concentrations of carbon dioxide. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 1997, **5**(3): 83~90.

[17] Jiang G M, Han X G and Lin G H. Response of plant growth to elevated CO₂: Areview on the chief methods and basic conclusions based on experiments in the external countries in past decade. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1997, **21**(6): 489~502.

[18] Xu D Q, Xu B J and Shen Y G. Diurnal variation of photosynthetic efficiency in plants. *Acta Phytophysiologica Sinia*, 1990, **16**(1): 1~5.

[19] Xu D Q, Ding Y and Wu H. Relationship between diurnal variations of photosynthetic efficiency and midday depression of photosynthetic rate in wheat leaves under field conditions. *Acta Phytophysiologica Sinia*, 1992, **18**(3): 279~284.

[20] George W Koch, Jeffrey S Amthor and Michael L Goulden. Diurnal patterns of leaf photosynthesis, conductance and water potential at the top of a lowland rain forest canopy in Cameroon; measurements from the *Radeau des Cimes*. *Tree Physiology*, 1994, **14**: 347~360.

[21] Jiang G M, Zhu G J. effects of natural high temperature and irradiation on photosynthesis and related parameters in three arid sandy shrub species. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2001, **25**(5): 525~531.

参考文献:

[1] 李庆康, 马克平. 植物群落演替过程中植物生理生态学特性及其主要环境因子的变化. *植物生态学报* 2002, **26**(增刊): 9~19.

[2] 赵平, 曾小平, 余作岳. 植被恢复过程中建群植物的生理生态学特性. 见: 余作岳, 彭少麟主编. 热带亚热带退化生态系统植被恢复生态学研究. 广东: 广东科技出版社, 1996. 67~84.

[5] 郑征, 曹敏. 西双版纳热带季雨林 6 种树种幼树在林下的光合作用. *植物生态学报*, 1998, **22**(6): 499~504.

[6] 张教林, 曹坤芳. 光照对两种热带雨林树种幼苗光合能力、热耗散和抗氧化系统的影响. *植物生态学报*, 2002, **26**(6): 639~646.

[7] 强高明, 林光辉, Bruna D V Marino. 几种热带雨林与荒漠植物暗呼吸作用对高 CO₂ 浓度的响应. *生态学报*, 1999, **19**(4): 519~522.

[8] 赵平. 森林植物对大气二氧化碳浓度增高的生理生态响应. *热带亚热带植物学报*, 1997, **5**(1): 84~90.

[11] 郑德璋. 热带林采伐与更新演替. 见: 蒋有绪, 卢俊培, 等著. 中国海南岛尖峰岭热带林生态系统. 北京: 科学出版社, 1991. 265~283.

[12] 林伟宏. 植物光合作用对大气 CO₂ 浓度升高的反应. *生态学报*, 1998, **18**(5): 529~537.

[15] 徐德应. 大气 CO₂ 增长和气候变化对森林的影响研究进展. *世界林业研究*, 1994, (2): 26~32.

[16] 温达志. 大气二氧化碳浓度增高与植物水分利用效率. *热带亚热带植物学报*, 1997, **5**(3): 83~90.

[17] 蒋高明, 韩兴国, 林光辉. 大气 CO₂ 浓度升高对植物的直接影响——国外十余年来模拟实验研究. *植物生态学报*, 1997, **21**(6): 489~502.

[18] 许大全, 徐宝基, 沈允钢. C3 植物光合效率的日变化. *植物生理学报*, 1990, **16**(1): 1~5.

[19] 许大全, 丁勇, 武海. 田间小麦叶片光合效率日变化于光合“午睡”的关系. *植物生理*, 1992, **18**(3): 279~284.

[21] 蒋高明, 李秀娟, 温达志. 温强光环境下 3 种沙地灌木的光合生理特点. *植物生态学*, 2001, **25**(5): 525~531.