

落叶阔叶树种蒙古栎 (*Quercus mongolica*) 对林缘
不同光环境光能和水分的利用郭志华¹, 张旭东^{2,*}, 黄玲玲², 巨关升², Chen Jiquan³

(1. 中国林科院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091; 2. 中国林科院林业研究所 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091;

3. Department of Earth, Ecological and Environmental Sciences, University of Toledo, Toledo, Ohio 43606, USA)

摘要: 由于砍伐、林火等形成的林缘是典型的生态过渡区, 并以高生物多样性和快速变化的光环境为最显著特征。研究植物在林缘附近不同光环境下对光能和水分的利用特征有利于在个体层次揭示林木更新、森林群落动态的生理生态学基础, 具有重要意义。蒙古栎是长白山地区落叶阔叶林及阔叶红松林中的常见阳性树种。通过对长白山白桦林林缘及附近蒙古栎的野外观测研究, 结果表明: ①林冠对林缘光照等的影响随距离林缘远近的不同而不同。林缘及附近区域的光环境存在巨大差异, 温度和水分条件等也有显著变化。②蒙古栎光合的日进程为单峰型, 净光合速率的高峰值达 $20 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 未见明显午休; 林外蒙古栎的净光合速率及日光合总量均大于(或远大于)林缘和林内的净光合速率及日光合总量, 表明蒙古栎在林外强光下生长最快; 此外, 对低光的高效利用显示蒙古栎可在林内低光环境正常生长。③蒙古栎在不同光环境下蒸腾速率的日进程为单峰型, 林外最高可达近 $8 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。虽然蒙古栎在林外的蒸腾速率、日蒸腾量及水分利用率均较高, 但与林内弱光环境相比, 水分利用率增加的趋势略有降低, 这是蒙古栎对林外强光环境的一种适应。④蒙古栎叶片的气孔导度随光照的增加而增大, 这有利于植物在强光下增加净光合速率和蒸腾速率, 有利于植物在强光下快速生长。另外, 蒙古栎的叶片胞间 CO_2 浓度从早至晚呈增加趋势; 随日 PAR 总量的增加, 蒙古栎的叶片胞间 CO_2 浓度呈降低趋势。弱光环境下胞间 CO_2 浓度的增加, 有利于植物固定 CO_2 、增加对光能和水分的利用效率。

关键词: 林缘; 光环境; 光能利用; 水分利用; 蒙古栎 (*Quercus mongolica*)

文章编号: 1000-0933(2006)04-1047-10 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Solar energy and water utilization of *Quercus mongolica*, a deciduous broadleaf tree, in different light regimes across the edge of a deciduous broad-leaved forestGUO Zhi-Hua¹, ZHANG Xu-Dong^{2,*}, HUANG Ling-Ling², JU Guan-Sheng², Jiquan Chen³ (1. The Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091; 2. The Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091; 3. Department of Earth, Ecological and Environmental Sciences, University of Toledo, Toledo, Ohio 43606, USA). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(4): 1047 ~ 1056.**Abstract:** The forest edge usually formed by felling trees and forest fire is a typical ecotone with high biodiversity and rapid

基金项目: 国家自然科学基金面上资助项目(30070603, 30371141); 国家自然科学基金重大研究计划资助项目(90211006); 国家“十五”攻关资助项目(2004BA510B05); 国家自然科学基金重大资助项目(30590383)

收稿日期: 2005-03-09; **修订日期:** 2006-01-05

作者简介: 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

致谢: 博士后李冬雪、硕士生何红艳等参加野外观测工作, 中国科学院长白山生态定位站提供协助, 特此致谢!

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhxd@forestry.ac.cn

Foundation item: The project was supported by National Natural Science Foundation Program (No. 30070603, 30371141), National Natural Science Foundation Key Research Plan (No. 90211006), the National “Tenth Five-Year Plan” Program for Key Problems in Science and Technology (No. 2004BA510B05), National Natural Science Foundation Key Program (No. 30590383) and the National Forestry Administration Key Laboratory Fund

Received date: 2005-03-09; **Accepted date:** 2006-01-05

Biography: GUO Zhi-Hua, Ph. D, Associate Professor, mainly engaged in Plant physiological ecology and the application research of GIS, GPS, RS in forest ecology. E-mail: guozh@forestry.ac.cn

changing light. It is of important significance to study on how the different functional groups to use the solar energy use and water so as to understand the physiological ecological basis of forest regeneration, forest community dynamics and evolution at individual level. *Quercus mongolica* is a common sun plant in deciduous broad-leaved forests and broad-leaved *Pinus korinsis* forests in Changbaishan Mountains. Based on the field experiment on *Q. mongolica* trees near the edge of the natural secondary white birch forest, the following results could be achieved: ① The effect of forest canopy on forest edge light varies according to the distance from the forest edge. The light in the forest edge and near the edge changes enormously. The total amount of daily PAR of the forest edge is about 50% of that outside the forest, while the total amount of daily PAR within the forest is about 5% of that outside the forest. Moreover, the air temperature, land temperature and humidity across the forest edge change significantly. ② *Q. mongolica* tree has a single peak curve in the daily process of photosynthesis, and net photosynthetic rate (P_n) reaches a peak (about $20\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) at 10:00 ~ 12:00. No significant midday photosynthetic depression is observed in sunny day in summer, and the reason should be further studied. Meanwhile, the net photosynthetic rate and total amount of daily photosynthesis of *Q. mongolica* tree are greater (or far greater) than those in forest edge and within the forest. This indicates that *Q. mongolica* tree grows the most rapidly under strong light outside the forest. In addition, this deciduous tree has so high utilization efficiency to low light within the forest that *Q. mongolica* trees can normally grow within the forest. ③ The daily process of transpiration rate of *Q. mongolica* trees under different light environment is single peaked with a maximum of about $8 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ outside the forest. Although Mongolia oak has fairly high transpiration rate, daily transpiration amount and water utilization efficiency, yet as compared with low light environment outside the forest, this increasing trend of water utilization has slightly reduced. So, this could be thought as a kind of acclimation to strong light environment outside the forest. ④ The stomatal conductance of Mongolia oak leaves increases along with the increase of light. It is beneficial to increase net photosynthesis rate and transpiration rate of plant under strong light conditions, and beneficial to rapid growth of plant under strong light conditions. In addition, the leaf intercellular CO_2 concentration of *Q. mongolica* trees has a trend of increasing from morning till night. Along with the increase of the total amount of solar radiation under different light regimes, the leaf intercellular CO_2 concentration of Mongolia oak has a trend of decrease. Under low light conditions, the increase of leaf intercellular CO_2 concentration is beneficial for plants in CO_2 fixation, increases solar energy utilization and improves water utilization efficiency.

Key words: forest edge; light regime; solar energy utilization; water utilization; *Quercus mongolica*

林缘(forest edge)是一个典型的生态过渡区(ecotone),以高生物多样性和迅速变化的光环境为显著特征,主要因砍伐、林火等干扰而形成。林缘的形成,必然导致光照因子的急剧变化,形成不同的光环境;同时,林缘附近的气温、地温、空气湿度等生态因子也随之发生巨大变化。光是限制森林树种生存和生长的主要环境因素^[1]。不同植物及同一种植物在不同的发育阶段对光的需求及对不同光环境的响应与适应特性不同,这些差异正是林木更新和植物群落演替的重要内在驱动力。不同的光环境及快速变化变化的光照必然影响森林植物的生长和生存,进而影响树种更新与群落演替^[2~9]。

为了适应不同的光环境,一方面植物在形态上产生相应改变,如比叶面积(SLA)、比叶重(LMA)和枝倾角、常备叶数(standing leaf number)及叶柄长度等方面^[7,10];另一方面,植物在叶绿素含量、光补偿(饱和)点、暗呼吸、光合能力、PSII光合效率、叶寿命等生理生态特征上也发生相应变化^[7,11~13]。此外,过去对林缘的研究还集中在林缘小气候(如温度、水分等)特征^[14~16]和生物多样性^[9,17,18]等方面。因此,研究植物在林缘对不同光环境光能和水分的利用规律有利于在个体层次上揭示林木更新、森林群落动态的生理生态学基础,可为植被恢复、天然林保护和“近自然林业”经营技术等提供理论依据,对林业可持续发展具有重要意义。

蒙古栎(*Quercus mongolica*)是萌生能力很强的阳性树种,在干旱贫瘠的阳坡常占据优势,且林隙干扰对其更新没有影响^[19]。蒙古栎也是长白山落叶阔叶林及阔叶红松林的常见成分,在白桦(*Betula platyphylla*)林林缘及附近生长良好,表现出对光照因子的广域适应性。生长在同一地区的常绿针叶树种红松(*Pinus koraiensis*)及落叶阔叶树种白桦则与蒙古栎属于不同的功能组。红松是一个耐荫的常绿针叶树种,仅分布在

阔叶红松林及落叶阔叶林内,不能在全光照下长期生存;而白桦是一个先锋树种,适宜生长在全光照环境,在阔叶红松林及落叶阔叶林林下不能正常生长。因此,研究林缘附近的小气候变化特征及蒙古栎在林缘附近不同光环境下对光能和水分的利用效率,对于揭示长白山阔叶红松林和次生落叶阔叶林的林缘群落动态及其植被恢复都具有重要意义。

1 研究区概况

研究区位于东北长白山。长白山地区的气候为温带大陆性季风气候,夏季短暂、温暖多雨,冬季寒冷漫长。年平均气温 2~4℃,年降雨量为 600~650mm,多集中在 7~8 月份,树木生长季(5~9 月份)的降雨量占全年降雨量的 80% 以上。长白山地区植被的垂直地带性特征显著:海拔 720m 以下为落叶阔叶林带;720~1 100m 为红松针叶、阔叶混交林带;1 100~1 700m 为暗针叶林带;1 700~2 000m 为亚高山岳桦林带;海拔 2 000m 以上为高山苔原带。

试验地位于长白山阔叶红松林带(海拔高 500~1100m)内,属白河林业局,海拔约 700m,地形起伏小、坡度和缓。植被类型为次生白桦林,林龄约 70a,高度约 15m,盛叶期叶面积指数为 4.3 左右。白桦林的主要树种有白桦、紫椴(*Tilia amurensis*)、蒙古栎和色木(*Acer mono*),林下有大量红松的幼苗、幼树和小树等。研究区的地带性土壤是暗棕色森林土,顶极群落为阔叶红松林。

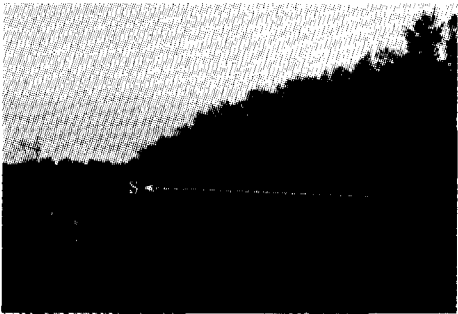


图 1 长白山天然次生白桦林林缘

2 材料与方法

在长白山白河林业局,选择一个林缘,该林缘由天然次生白桦林在 2003 年经皆伐后形成。砍伐区内所有林木被砍伐运走,但草本层和地被层还未遭严重破坏,仍有大量林下草本、灌木及阳性树种的萌生枝条和幼苗。砍伐区呈长方形,南北走向,大小约为 400×800 m。选择砍伐地西侧的林缘为试验地(图 1)。

在垂直于林缘、长约 100 m 的剖面线上,我们选择了 5 个不同的光环境(表 1)。不同光环境与林缘的距离不同,其群落的年龄、高度、盖度和叶面积指数也不同(表 1)。

表 1 长白山白桦林林缘不同光环境内的植物群落比较

Table 1 Comparison of the vegetative communities in different light regimes across the edge of a *Betula platyphylla* forest in Changbaishan Mountain, China

类型 Type	天然林 Natural forest	天然林 Natural forest	林缘 Edge	砍伐地 Clearcut	砍伐地 Clearcut
到林缘的距离 Distance from forest edge (m)	- 50	- 15	0	15	50
年龄 Ages (a)	~ 70	~ 70	2	2	2
高度 Height (m)	15.5	15.5	15.3	1.6	1.6
平均盖度 Average coverage (%)	> 95	> 95		> 90	> 90
叶面积指数 LAI	4.9	4.3		2.2	1.9

此外,在林缘附近,林内和林外砍伐地的植物组成不同。在白桦林内,乔木层优势种主要有白桦、紫椴、蒙古栎和色木等;灌木主要有暴马丁香(*Syringa amurensis*),毛榛子(*Corylus mandshurica*),瘤枝卫矛(*Euonymus pauciflorus*),忍冬(*Lonicera chrysantha*),东北溲疏(*Deutzia amurensis*);草本层主要有里白蚊子草(*Filipendula palmate*),林拉拉藤(*Galium paradoxum*, 乌苏里苔草(*Carex ussuiensis*),毛缘苔草(*C. pilosa*),小叶芹(*Aegopodium alpestre*),和美汉草(*Meehania urtioifolia*)。在砍伐地,主要的灌木种类为暴马丁香、多种荚蒾(*Viburnum* spp.)、山梅花(*Philadelphus schrenkii*)等,以及落叶阔叶树种白桦、蒙古栎、山杨(*Populus davidiana*)等的幼苗或萌生枝条;草本植物主要有木贼(*Hippochaete hiemale*)、里白蚊子草、粟草(*Milium effusum*)和多种苔草

(*Carex* spp.)等。

野外观测在 2004 年 7 月 22 日~8 月 27 日间的晴天进行。在每个光环境内,选 3~5 株高约 1m 左右、约四年生的蒙古栎进行观测。每株蒙古栎,每次选第 2~4 位完全展开叶片的中部进行光合等的测定,测 2~5 个叶片,每叶片每次至少获得 5 个以上的稳定观测值。光合作用的日进程以及气温、相对湿度、地表温度等的测定从 6:00~18:00 每 2h 观测 1 次。7、8 月份为长白山多雨季节,因此,该期间白桦林林地不存在水分和营养胁迫。为了与其他树种进行比较,同时部分观测了紫椴和红松的光合指标等。

用 LI-COR6400 便携式光合作用测定仪开放系统主要测定:光合有效辐射(PAR , $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),净光合速率(P_n , $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),蒸腾速率(E , $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),气温(T_a , $^{\circ}\text{C}$),叶温(T_{leaf} , $^{\circ}\text{C}$),空气相对湿度(RH , %),饱和水汽压差(V_{pd} , mb),胞间 CO_2 浓度(C_i , $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)和气孔导度(Con , $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)等。利用地温表测定地表温度(T_s , $^{\circ}\text{C}$)。瞬时光能利用率(SUE)和瞬时水分利用率(WUE)的定义参照 Field 等^[20],他们分别表示 P_n 与 PAR 的比值、 P_n 与 E 的比值,旨在表示植物的潜在资源利用效率^[21,22]。统计分析在 SAS 软件下进行。

3 结果

3.1 林缘附近光、热等生态因子的日进程

3.1.1 PAR 的日进程及日光合有效辐射总量的变化 在林缘附件,与 T_a 、 V_{pd} 和 T_s 相比, PAR 的时空差异最大,形成显著不同的光环境(图 2)。

在南北走向、东侧为砍伐地的林缘附近,距离林缘 3 倍树高以上的林外区域(50),林冠对夏季光照的影响相对较小,仅在 16:00 以后 PAR 才开始急剧降低, PAR 在 10:00~12:00 达到高峰,约为 $2100\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右(图 2a, 50)。

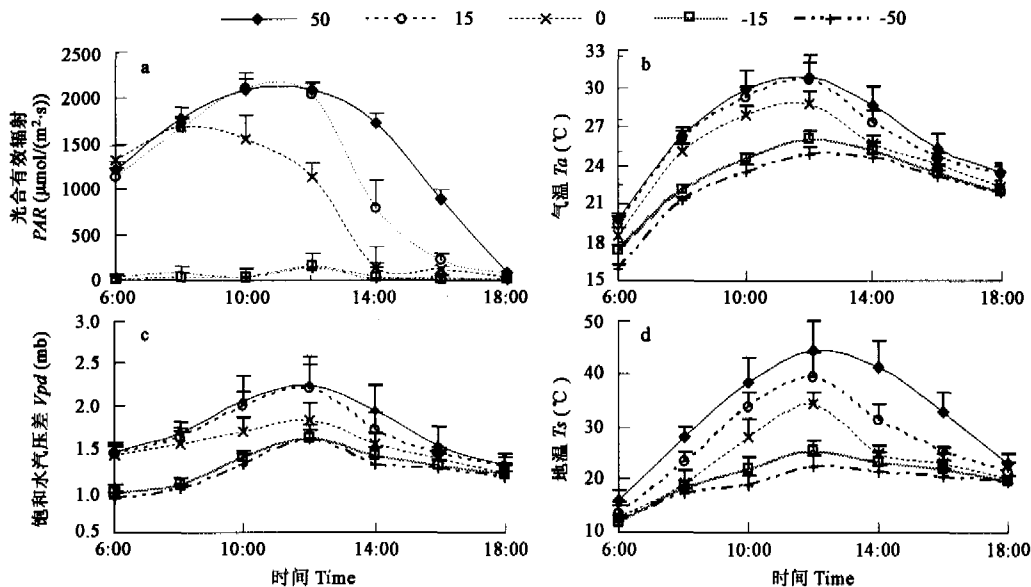


图 2 林缘不同光环境下光合有效辐射的日变化

Fig. 2 The daily change of PAR , T_a , V_{pd} and T_s in different light regimes across the edge

距离林缘越近,林冠对光照的影响越大。在距离林缘一倍树高的区域(15), PAR 同样在上午 10~12:00 达到高峰,为 $2100\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右。随后, PAR 从 14:00 开始迅速下降至不及全光照(50)的一半, 16:00 时的 PAR 依然为林缘处的 2 倍以上,但仅为更远处(50)的不足 1/3(图 2a, 15)。

林缘处的 PAR 在约 8:00~9:00 之前与林外没有差异,此期间林冠对光照无明显影响。林缘处 PAR 在 8:00 左右达到最高峰,近 $1700\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,大于光饱和点;林缘 PAR 从 10:00 开始下降,此时的 PAR 仍高达 $1500\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以上,约为全光照的 3/4;12:00 的 PAR 约为全光照的一半以上;14:00 PAR 虽

下降到不足全光照的 1/10,但仍为林内 PAR 的 5 倍以上,约 $150\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,远低于光饱和点;16:00 和 18:00 的 PAR 分别约为 110 和 $30\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,远小于林外砍伐地的 PAR,但仍为林内 PAR 的 4~5 倍左右(图 2a, 0)。

白桦林林内,PAR 很低。在距离林缘一倍树高以上的林内区域(-15, -50),其 PAR 无显著差异。PAR 的日变化呈单峰型,中午 12:00 达到最高,约为 $150\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,其余期间(6~16:00)的 PAR 多大于 $20\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,高于光补偿点(图 2a, -15 和 -50)(蒙古栎在林内的 LCP 约为 $10\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。林内光照因子的另一个最显著特征是快速变化的光斑,光斑的 PAR 可达 $700\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以上。

表 2 距离林缘不同距离处日 PAR 总量、日平均 Ta、Vpd 和 Ts(8:00~18:00)

Table 2 The total PAR, mean, Ta, Vpd and Ts in different light regimes across the forest edge of a *Betula platyphylla* forest from 8:00~18:00

与林缘的距离 Distance to forest edge (m)	50	15	0	-15	-50
日 PAR 总量 Total PAR of one day(mol photons·m ⁻²)	62.12(4.21) ^{al)}	49.71(3.38) ^b	33.36(4.57) ^c	3.19(0.30) ^d	2.57(0.22) ^d
百分比 Percentage(%)	100.0	80.0	53.7	5.1	4.1
日平均 Ta mean Ta of one day(℃)	26.3(2.2) ^a	25.8(2.8) ^b	24.6(1.9) ^c	22.9(1.6) ^d	22.1(1.7) ^e
百分比 Percentage(%)	100.0	98.0	93.6	87.2	84.0
日平均 Vpd mean Vpd of one day(mb)	1.74(0.22) ^a	1.66(0.21) ^b	1.51(0.25) ^c	1.28(0.13) ^d	1.21(0.14) ^e
百分比 Percentage(%)	100.0	95.6	86.9	73.5	69.7
日平均 Ts mean Ts of one day(℃)	31.9(3.2) ^a	26.7(2.6) ^b	23.1(2.1) ^c	20.4(1.2) ^d	18.8(1.3) ^e
百分比 Percentage(%)	100.0	83.7	72.5	64.1	59.0

1) 不同字母显示差异显著($p=0.05$) the same letter indicates no significant difference at $p=0.05$ level; $n=4$

从日光合有效辐射的总量来看:在生长旺季,在白桦林林缘附近,离林缘远近不同的区域,其日 PAR 总量差异巨大。在距林缘 3 倍树高以上(50)的砍伐地,其日 PAR 总量可达 $62.12\text{ mol photons}\cdot\text{m}^{-2}$;而在距离林缘一倍树高(-15)和 3 倍以上树高(-50)的林内,其日 PAR 总量则仅为 $5\text{ mol photons}\cdot\text{m}^{-2}$ 左右,相当于林外砍伐地(50)的 1/20 左右。林缘处的日 PAR 总量约相当于距离林缘 3 倍以上树高(50)处的一半(表 2)。

3.1.2 Ta, Vpd, Ts 等的日进程 在林缘附近, Ta、Vpd 和 Ts 等差异显著,进而影响林木生长与更新^[14,16]。

在夏季晴天,白桦林林缘附近 Ta、Vpd 和 Ts 等的日变化均呈单峰型(图 2b~d),均在 12:00 左右达到最高峰。Ta、Vpd 和 Ts 等的日变化趋势与其 PAR 的变化趋势相似。由于林缘的影响,在与林缘相距 3 倍以上树高处(50 m)的砍伐地, Ta、Vpd 和 Ts 均在 16:00 以后快速降低;在林缘及与林缘相距一倍树高(15 m)的砍伐地, Ta、Vpd 和 Ts 均在 14:00 开始快速下降;在距离林缘 1 倍和 3 倍以上树高的林内, Ta、Vpd 和 Ts 差异相对较小。从 6:00~18:00,林内的地温均低于其气温;在 10:00~16:00 左右,林外的地温高于其气温。在林缘处,10:00 与 14:00 左右的气温与地温相近,10:00~14:00 间的地温高于气温,在其余时间,地温低于气温(图 2b~d)。

虽然 PAR、Ta、Vpd 和 Ts 等的日变化趋势相似,但林缘对 PAR、Ta、Vpd 和 Ts 的影响程度不同,影响最大的是 PAR,其次是 Ts、Vpd 和 Ta。白桦林林内(-15, -50)的日平均 Ts(6:00~18:00)仅相当于林外(50)处的 60% 左右,平均降低约 12.3℃ ;在中午 12:00, Ts 最高相差 21.9℃ ,差异巨大。林内(-15, -50)的日平均 Vpd 仅相当于林外(50)的约 70%,平均下降约 0.5 mb;在上午 12:00,林内的 Vpd 比林外低约 0.71 mb,差异甚大。林内(-15, -50)的 Ta 相当于林外(50)的 85%,降低了 3.8℃ ;林内的气温与林外(50)最高相差 6.4℃ 左右(中午 12:00),差异显著。林缘处的日平均 Ts、Vpd 和 Ta 分别比林外(50)低 8.9℃ 、0.2 mb 和 1.7℃ (图 2b~d, 表 2)。

林缘附近光、热、水等的巨大时空变化,决定了生长在林缘附近不同光环境下的蒙古栎对光能和水分的利用效率不同。

3.2 净光合速率 Pn 及光能利用率 SUE

林缘对蒙古栎的 Pn 及 SUE 影响巨大。受 PAR 的制约,蒙古栎净光合速率的日变化趋势与所在光环境的 PAR 日变化趋势同步,Pn 随 PAR 的增减而发生相应变化(图 3)。无论是生长在林缘、林外还是在林内的蒙古栎,其 Pn 日变化曲线均呈单峰型,均在 10:00~12:00 时左右到达高峰,在夏季晴天也未见明显午休。

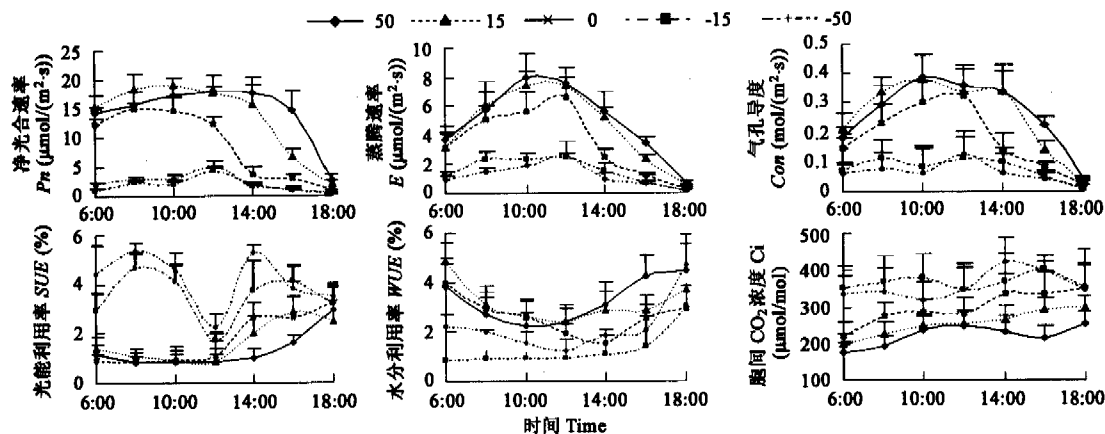


图3 不同光环境下蒙古栎光合、蒸腾、气孔导度、胞间 CO_2 浓度、光能利用率和水分利用率的日变化

Fig. 3 Diurnal changes of net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (E), stomatal conductance (Con), internal CO_2 concentration (C_i), solar energy use efficiency (SUE) and water solar use efficiency (WUE) in the leaves of *Quercus mongolica* in different light regimes

林缘对林外砍伐地(50)蒙古栎光合的影响从 16:00 开始,此后的蒙古栎 P_n 随 PAR 的降低而急剧降低;林外砍伐地(15)的蒙古栎,其光合从 14:00 开始迅速下降;林冠对林缘处(0)蒙古栎光合的影响从 10:00 开始,14:00 的 P_n 已迅速降至 $3.8 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;在林内(-15, -50),蒙古栎的 P_n 值相对很低,但在 12:00 左右达到峰值。

在日最大净光合速率($P_{\max}$)的大小方面,林外和林缘处蒙古栎的 $P_{\max}$ 值远大于林内蒙古栎的 $P_{\max}$ 值。林外(50, 15)蒙古栎的 $P_{\max}$ 高达 $20 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上,林缘处(0)的蒙古栎的 $P_{\max}$ 值也高达约 $14.8 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (10:00),林内(-15, -50)的 $P_{\max}$ 值约为 $5.2 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。林外(50, 15)蒙古栎 P_n 的日平均值(6:00~18:00)高达 $13.9 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,约为林缘(0)处的 1.6 倍、为林内(-15, -50)弱光环境下蒙古栎 P_n 日平均值的 7 倍以上。日净光合总量(6:00~18:00),林外(50)最高(约为 $0.62 \text{ mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2}$),林内(-50)处最低(约为 $0.09 \text{ mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2}$)。林内(-15, 50)的日净光合总量仅相当于林外(50)的 15% 左右,林缘(0)的日净光合总量相当于林外(50)的 60% 左右(图 3,表 3)。因此,很高的 $P_{\max}$ 和日光合总量是蒙古栎在林外全光照下生长最快的根本原因。

在林缘附近东西各 50 m 范围内,蒙古栎 SUE 的日变化复杂,其变化趋势与 PAR 、 T_a 、 V_{pd} 和 T_s 等的日变化不同步。在与林缘距离不同的区域,其蒙古栎的 SUE 均在 12:00 左右达到最低,日平均 SUE 的大小变化与 P_n 的大小变化相反。强光环境下蒙古栎的 SUE 远低于林缘和林内弱光环境下的 SUE ,蒙古栎在林外(50)的日平均 SUE 为 1.37%。由林外(50)→林外(15)→林缘(0)→林内(-15)→林内(-50),随日 PAR 总量的减少,蒙古栎的日平均 SUE 依次增加了约 24%、40%、180% 和 220%。林内(-50)蒙古栎的日平均 SUE 高达 4.40% (图 3,表 3)。

在相当于林外日 PAR 总量 5% 的林内弱光环境下,蒙古栎日 P_n 总量却当于林外的 15%,日平均 SUE 相当于林外的 2.5 倍以上(图 3,表 3)。此外,蒙古栎在林内的光合能力仍高达 $8 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,光补偿点远低于林外强光环境,表现出对低光的良好适应性^①。因此,即使在林内的日净光合总量较低,蒙古栎仍可在白桦林内正常生长。

3.3 蒸腾速率 E 及水分利用率 WUE

在林缘附近,蒙古栎蒸腾速率的日变化曲线均呈单峰型,其日变化趋势与 PAR 、 T_a 、 V_{pd} 和 T_s 等的日变化

① ZHANG Xudong, et al., Photosynthetic Response of *Quercus mongolica* to Light across the Edge of a Deciduous Broadleaved Forest. Tree Physiology (in review)

也不同步。林外(50, 15)蒙古栎的蒸腾速率在 10:00 左右达到高峰, 可达 $7.4 \pm 1.3 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上; 林缘(0)及林内(-15, -50)则在 12:00 左右达到高峰(图 3), 分别为 6.5 ± 1.4 和 $2.5 \pm 0.4 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右。在砍伐地(50, 15), 蒙古栎的日蒸腾总量(约 $220 \text{ mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2}$)约为林缘(0)处($153 \text{ mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2}$)的 1.4 倍, 为林内(-15, -50)平均值($63 \text{ mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2}$)的 3.4 倍。蒙古栎在林外高光环境下的日蒸腾量远高于林内弱光环境下的日蒸腾量(图 3, 表 3)。

表 3 距林缘不同距离处蒙古栎的日光能和水分利用率等($n = 4$)

Table 3 The total P_n , SUE , E , WUE of one day in different light regimes across the edge of a *Betula platyphylla* forest from 8:00 ~ 18:00 ($n = 4$).

与林缘的距离 Distance to forest edge (m)	50	15	0	- 15	- 50
日 P_n 总量 Total P_n of one day($\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2}$)	0.62(0.11) ^a	0.57(0.08) ^b	0.36(0.07) ^c	0.11(0.01) ^d	0.09(0.02) ^d
百分比 Percentage(%)	100.0	92.2	57.8	17.0	13.5
日平均 SUE mean SUE of one day(%)	1.37(0.16) ^a	1.70(0.18) ^d	1.93(0.25) ^c	3.85(0.32) ^b	4.40(0.31) ^a
百分比 Percentage(%)	100.0	124.2	140.3	280.6	320.2
日 E 总量 Total E of one day($\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2}$)	223.0(14.3) ^a	207.4(13.2) ^b	152.7(7.6) ^c	69.3(0.30) ^d	56.2(0.22) ^d
百分比 Percentage(%)	100.0	93.0	68.5	31.1	25.2
日平均 WUE mean WUE of one day($\text{mmol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$)	3.18(0.12) ^a	2.90(0.13) ^b	2.40(0.15) ^c	1.72(0.08) ^d	1.50(0.07) ^c
百分比 Percentage(%)	100.0	90.9	75.4	53.4	47.4
日平均 Con mean Con of one day($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	0.27(0.02) ^a	0.26(0.01) ^a	0.18(0.01) ^b	0.08(0.01) ^c	0.06(0.01) ^d
百分比 Percentage(%)	100.0	94.9	67.2	28.9	23.5
日平均 C_i mean C_i of one day($\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	230.1(23.1) ^a	263.3(26.8) ^b	309.8(34.7) ^c	370.5(19.7) ^d	363.1(40.2) ^d
百分比 Percentage(%)	100.0	114.5	134.7	161.0	157.8

1) 不同字母显示差异显著($p = 0.05$) the same letter indicates no significant difference at $p = 0.05$ level

在林缘附近的不同光环境下, 蒙古栎的 WUE 的日变化均呈单凹型曲线, 均在 12:00 左右达到低谷, 早晚的 WUE 较高(图 3)。与日平均 SUE 不同, 林缘附近的蒙古栎日平均 WUE 随日 PAR 总量的增加而增加。在林外 3 倍树高处的砍伐地(50), 蒙古栎的日平均 WUE 约为 $3.18 \pm 0.12 \text{ mmol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$, 为林缘处(0)的 1.3 倍, 为林内(-15, -50)均值的 2.0 倍(图 3, 表 3)。

3.4 气孔导度 Con 和胞间 CO_2 浓度 C_i

在距林缘东西各 50 m 的范围内, 蒙古栎 Con 的日变化与 P_n 的变化趋势相似, 呈单峰型。在林外砍伐地(50, 15), 蒙古栎叶片的 Con 在 10:00 左右达到高峰值; 在林缘(0)和林内(-15, -50), Con 则在 14:00 左右达到高峰。林外蒙古栎叶片的 Con 远大于林内; 在距离林缘越远的砍伐地, 蒙古栎叶片的 Con 越高; 在距林缘越远的林内, 蒙古栎叶片的 Con 值越低(表 3)。在林外砍伐地(50, 15), 蒙古栎叶片的日平均 Con 约为 $0.27 \pm 0.02 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 为林缘(0)的 1.5 倍、林内(-15, -50)平均值的 3.8 倍(图 3, 表 3)。气孔导度的增加, 有利于叶片气孔与外界的水汽交换、增加净光合速率和蒸腾速率, 有利于植物在强光下的快速生长。

在林缘附近, 蒙古栎叶片 C_i 的日变化较复杂。总体上, 在距林缘东西各 50 m 的砍伐地和林内, 蒙古栎叶片的 C_i 从早到晚呈增加趋势; 林外(50, 15)蒙古栎叶片的 C_i 值比林缘(0)和林内(-15, -50)低; 在距林缘越远的砍伐地, 蒙古栎叶片的 C_i 值越低; 而在林内 1 倍树高(-15)和 3 倍以上树高(-50)区域, 蒙古栎叶片的 C_i 值相差不多。林外(50, 15)蒙古栎叶片的日平均 C_i 值约为 $247 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 仅相当于林缘(0)的 80% 左右, 相当于林内(-15, -50)的 67% 左右(图 3, 表 3)。在林内蒙古栎叶片胞间 CO_2 浓度的增加, 有利于植物固定 CO_2 、增加对光能的利用效率。

4 讨论

4.1 光照、温度、水分等的综合影响

林缘对林缘附近的关照、温度和水分的影响巨大。其中, 影响最大的是 PAR , 其次是 T_s 、 V_{pd} 和 T_a 。林内的日 PAR 总量仅相当于林外的 5%, 林内的日平均 T_s (6:00 ~ 18:00)比林外低 12.3°C , 林内的日平均 V_{pd} 比林外低 0.5 mb , 林内的日平均 T_a 比林外低 3.8°C 。正是这些因子的综合作用, 才导致了林缘附近蒙古栎对光能和水分的利用率的巨大差异, 这些差异也是蒙古栎对林缘环境的一种适应性表现。任何单一因子, 还不足以

引起蒙古栎在光能和水分利用利用方面的如此巨大差异。

4.2 与其他树种的比较

在长白山阔叶红松林带,由于所观测的白桦林林缘的形成时间短(仅 2a),因此还生长着大量的、分属不同功能组的乔木树种幼苗,如蒙古栎、紫椴和红松等。但是,它们在林缘附近不同光环境下的光合、生长等不同,对林缘的适应能力也不相同。

红松,长白山阔叶红松林带内一个典型的耐荫常绿针叶树种,仅生长在落叶阔叶林或阔叶红松林林下,在全光照下不能正常生长。观测结果也表明:在砍伐地内的强光环境下,红松的光合能力很低,仅仅不到 $2.0 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;高光胁迫导致红松的光合作用严重受阻,因此红松难以在砍伐地继续正常生长。相反,林内红松的光合能力可高达 $6.0 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,可在林内继续正常生长。

相反,白桦则是一个典型的落叶阔叶先锋树种,只能生长在光照充足的阳性环境,在成熟的白桦林和阔叶红松林下不能正常更新、生长,再加上林缘的形成时间短,因此,在该林缘附近(砍伐地、林缘和林内),几乎没有发现白桦的幼苗。

紫椴和蒙古栎都是阳性树种。与蒙古栎相似,紫椴对林缘附近的不同光环境同样表现出较好适应性。在林缘附近不同的光环境下,蒙古栎的光合能力均高于紫椴。在林外砍伐地(50)和林缘(0),紫椴的光合能力可达 $13 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;在林内(50)紫椴的光合能力在 $6.0 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右。在林外砍伐地的强光环境下,紫椴和蒙古栎等落叶阔叶树种的光合能力远高于全光照下的濒危植物鹅掌楸(*Liriodendron chinense*) ($8.4 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右)^[22]。

观测还发现:在林外砍伐地(50,15),虽然晴天的太阳辐射很强(中午的 PAR 最高可达 $2100 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、日最高 T_a 接近 30°C 、日最高 V_{pd} 近 2.5 mb 、地温更高达 44°C 以上,但蒙古栎在全光照下保持了很高的光合速率和蒸腾速率,其光合速率的日变化无明显午休。这与常绿阔叶树种和其他落叶阔叶树种(如鹅掌楸^[22])不同,蒙古栎的光合作用在夏季晴天下无明显午休的原因还有待进一步观测、研究。

此外,蒙古栎还表现出对光的广域适应性。一方面,从林内(-50)→林缘(0)→林外(50),随光照的增加,蒙古栎的日平均 Con 分别增加约 3 倍和 4 倍,日 $P_{\max}$ 分别增加了约 3 倍和 4 倍,日 P_n 总量分别增加了 4 倍和 7 倍以上,日最大 E 分别增加了约 2.5 倍和 3 倍以上,日平均 WUE 分别增加了约 1.5 倍和 2 倍,表现出对强光的良好适应性,因此能在砍伐地快速生长;另一方面,从林外(50)→林缘(0)→林内(-50),随着光照的减弱,蒙古栎的日平均 G_i 分别增加了约 0.3 和 0.6 倍,日平均 SUE 分别增加了约 0.4 和 2.2 倍,同样表现出对低光环境的较强适应能力。这表明:蒙古栎是通过增加胞间 CO_2 浓度、相对增加蒸腾速率和降低对水分的利用效率来提高在林内低光环境下对光能的利用效率,以实现其在林内正常生长。因此,蒙古栎对光照因子的适应性广,能在不同光环境下正常生长。

4.3 林缘的影响范围(AEI)

首先,林缘对林内和林外的影响范围(area of edge influence, AEI)不同。显然,林缘对林外砍伐地的 AEI 远大于对林内的 AEI。在白桦林林缘附近,15 m 处(1 倍树高)的林内与 50 m 处(≈ 3 倍树高)的林内的 PAR、 V_{pd} 、 T_s 、 T_a 以及蒙古栎的日 P_n 总量、日平均 SUE 、日 E 总量、日平均 WUE 、日平均 G_i 和日平均 Con 的相差不大,因此,林缘对林内环境及物种生理生态的影响范围(AEI)约为 1~2 倍树高。而林缘对林外砍伐地的 AEI 则显著大于林缘对林内的 AEI。

其次,林缘的 AEI 还取决于所观测的变量、林冠高度、林冠郁闭度、林缘走向和倾向^[23]、季节与天气等。

在长白山白桦林林缘附近,林缘对林外砍伐地 PAR 和 T_s 的影响最大,AEI 在 3 倍树高以上甚至更远。在夏季晴天,在距离林缘 50m 的砍伐地,PAR 在下午 16:00 后开始急剧降低,林冠对 PAR 的影响时间长达 3 h 以上。林外 50m 处砍伐地的日平均 T_s 比林外 15 m 处砍伐地的日平均 T_s 高 5°C 左右(6:00~18:00)。林缘对林外砍伐地 V_{pd} 和 T_a 的影响相对较小,AEI 大约在 1~2 个树高左右。蒙古栎的 P_n 随 PAR 的变化而变化,16:00 后林外砍伐地(50)蒙古栎的 P_n 快速下降,林外砍伐地(15)蒙古栎的 P_n 在 14:00 后开始快速下降,林缘

(0)蒙古栎的 P_n 在 12:00 开始快速降低。同样地,蒙古栎的 E 、 SUE 、 Con 、 C_i 也随林缘光环境的变化而发生相应变化。林缘对蒙古栎的日 P_n 总量、日平均 SUE 、日 E 总量、日平均 WUE 、日平均 C_i 和日平均 Con 的影响,在林外达到 2~3 倍树高甚至更远,在林内大约在 1~2 树高的范围内。这与其他的研究结果相似,林缘对小气候和光合等的影响在 2~3 个树高范围之内,甚至可能扩展到 6 个树高^[9]。

不同林冠高度和不同郁闭度的林缘,其对附近小气候及植物光能和水分的利用的影响不同。林冠越高、林冠郁闭度越大,林缘对附近小气候和植物光能与水分利用的影响就越大。

不同走向和倾向的林缘,其对附近区域小气候和植物生长的影响不同。在长白山,一个东西走向的林缘,若南侧为砍伐地,则太阳全天照射砍伐地,林冠对砍伐地的影响甚微;若北侧为林缘,则林缘对砍伐地的影响很大,越靠近林缘, PAR 值越低。同为南北走向的林缘,若倾向不同(西侧为砍伐地或东侧为砍伐地),则小气候的日变化及植物光合蒸腾等的日变化趋势相反。对于那些非正南北向或非正东西向的林缘,林冠的影响将更复杂。

此外,在不同的季节,太阳高度角不同,日照时间也不相同,林缘的影响强度和作用时间也不相同。天气条件不同,林缘的影响作用也存在差异。

4.4 展望

虽然常常发生由自然和人为干扰(如:砍伐、林火、计划火烧等)导致的森林破碎化,但人们对这些干扰的边缘效应的认识还不够。过去的研究集中在林缘小气候^[14,15]、温度^[16]、入侵种^[17]、植物群落组成和生物多样性^[9,18]等方面,很少有研究涉及林缘附近植物的生理变化及对光能和水分的利用等。因此,对蒙古栎在林缘附近的光合和水分利用率的研究,将不仅有助于理解林木对林缘不同光环境的适应特征和群落动态,而且有助于认识林缘对植物生理过程的影响强度和范围。

由于本研究仅在一个林缘进行,且仅在林缘附近约 3 倍树高的范围内取样,取样点也只有 5 个,因此,本研究在深入认识林缘效应及不同功能组植物对林缘的响应与适应特征方面还存在局限。这样,在未来的研究中,可从以下几个方面来出发:① 观测更多的林缘,应选择不同走向、不同倾向的林缘进行研究;② 增加观测剖面线的长度,观测的范围不该局限在 3 倍树高,可以延长至 6 倍甚至更远的距离;③ 增加观测点的数量,特别是对林缘附近 1 个树高范围内的区域,以进一步认识林缘附近小气候的变化格局、植物生理生态过程对这种快速变化环境的响应与适应特征以及植物对光能和水分的利用规律;④ 在不同的季节,观测林缘对小气候的影响规律;在生长季内,分不同阶段观测植物对林缘环境的响应与适应特征;⑤ 增加研究植物种类,对比研究不同功能组植物对林缘环境的响应与适应规律,深入认识林木更新和群落动态的生理生态学基础,为近自然林业和林业的可持续发展提供科学的理论依据。

References:

- [1] Chazdon R L, Pearcy R D, Fetcher L N. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: Mulkey S S, Chazdon R L & Smith A P, eds. Tropical forest plant ecophysiology. New York: Chapman and Hall, 1996, 5~55.
- [2] 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). Amer. J. Bot., 1995, 82(5): 630~637.
- [3] Kursar T A, Coley P D. Contrasting modes of light acclimation in two species of the rainforest understory. Oecologia, 1999, 121: 489~498.
- [4] Nicotra A B, Chazdon R L, Iriarte S V B. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. Ecol., 1999, 80(6): 1908~1926.
- [5] Bebb D, Brown N, Speight M, et al. Spatial structure of light and dipterocarp seedling growth in a tropical secondary forest. For. Ecol. Manage., 2002, 57: 65~75.
- [6] Collins B S, Battaglia L L. Microenvironmental heterogeneity and *Quercus michauxii* regeneration in experimental gaps. For. Ecol. Manage., 2002, 155: 279~290.
- [7] Osada N, Takeda H, Kitajima K, Pearcy R W. Functional correlates of leaf demographic response to gap release in saplings of shade-tolerant tree *Elaterrispermum tapos*. Oecologia, 2003, 137: 181~187.

- [8] Noda H, Uraoka H, Washitani I. Morphological and physiological acclimation response to contrasting light and water regimes in *Primula sieboldii*. *Ecol. Res.*, 2004, 19: 331 ~ 340.
- [9] Harper K A, MacDonald S E, Burton P J, *et al.* Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conserv. Biol.*, 2005, 19: 768 ~ 782.
- [10] Malavasi U C, Malavasi M M. Leaf characteristics and chlorophyll concentration of *Schyzolobium parahybum* and *Hymenaea stibocarpa* seedlings grown in different light regimes. *Tree Physiol.*, 2001, 21: 701 ~ 703.
- [11] Krause G H, Koroleva O Y, Dalling J W, *et al.* Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. *Plant, Cell Environ.*, 2001, 24: 1345 ~ 1352.
- [12] Koike T, Kitao M, Marugama Y, *et al.* Leaf morphology and photosynthetic adjustments among deciduous broad-leaved trees within the vertical canopy profile. *Tree Physiol.*, 2001, 21: 951 ~ 958.
- [13] Miller R E, Gleadow R M, Woodrow I E. *Cyanogenesis* in tropical *Prunus turneriana*: characterization variation and response to low light. *Funct. Plant Biol.*, 2004, 31: 491 ~ 503.
- [14] Chen J, Franklin J F, Spies T A. Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges into old-growth Douglas-fir forests. *Ecol. Appl.*, 1995, 5: 74 ~ 86.
- [15] Chen J, Saunders S C, Crow T R, *et al.* Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology. Variations in local climate can be used to monitor and compare the effects of different management regimes. *Biosci.*, 1999, 49(4): 288 ~ 297.
- [16] Saunders S C, Chen J, Drummer T D, *et al.* Modeling temperature gradient across edges over time in a management landscape. *For. Ecol. Manage.*, 1999, 117: 17 ~ 31.
- [17] Hester A J, Hobbs R J. Influence of fire and soil nutrients on native and non-native annuals at remnant vegetation edges in the Western Australian wheat belt. *J. Veg. Sci.*, 1992, 3: 101 ~ 108.
- [18] Euskirchen E S, Chen J, Bi R. Effects of edges on plant communities in a managed landscape in northern Wisconsin. *For. Ecol. Manage.*, 2001, 148: 93 ~ 108.
- [19] Yu Z L, Yu G R, Wang Q F, *et al.* Canopy gap characteristics and their influences on the regeneration of broad-leaved *Pinus korienensis* forests in Changbai Mountain. *Res. Sci.*, 2001, 23(6): 64 ~ 69.
- [20] Field C, Merino I, Mooney H A. Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use efficiency in five species of California evergreens. *Oecologia*, 1983, 60: 384 ~ 389.
- [21] Guo Z H, Peng S L, Wang, B S, *et al.* Effects of phosphorus availability on characteristics of physiological ecology of common bean (*Phaseolus vulgaris*). *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 1999, 38(4): 82 ~ 85.
- [22] Guo Z H, Zhang H D, Li Z A, *et al.* The photosynthetic characteristics in leaves of *Liriodendron chinense* seedlings in Mt. Lushan. *Acta ecologica Sinica*, 1999b, 19(2): 164 ~ 169.
- [23] Chen J, Franklin J F, Spies T A. Contrasting microclimatic patterns among clearcut, edge, and interior area of old-growth Douglas-fir forest. *Agr. For Meteorol.*, 1993, 63: 219 ~ 237.

参考文献:

- [19] 于振良, 于贵瑞, 王秋风, 等. 长白山阔叶红松林林隙特征及对树种更新的影响. *资源科学*, 2001, 23(6): 64 ~ 69.
- [21] 郭志华, 彭少麟, 王伯荪, 等. 磷的有效性对菜豆生理生态特征的影响. *中山大学学报*, 1999, 38(4): 82 ~ 85.
- [22] 郭志华, 张宏达, 李志安, 等. 鹅掌楸(*Liriodendron chinense*) 苗期光合特性的研究. *生态学报*, 1999, 19(2): 164 ~ 169.