

热带柚木 (*Tectona grandis* L. f.) 人工林中不同邻体干扰强度下林木 CO₂ 气体交换特征

陈德祥¹, 班小泉², 李意德¹, 肖文发³, 骆土寿¹, 林明猷¹, 许 涵¹

(1. 中国林业科学研究院热带林业研究所, 广东 广州 510520; 2. 中国科学院武汉植物园, 武汉 430074;

3. 中国林业科学研究院森林生态与环境保护研究所, 北京 100091)

摘要: 研究以海南岛尖峰岭 21a 生的珍贵树种柚木人工林为对象, 以邻体干扰指数为干扰强度评价指标, 用 Li-6400 (Li-cor, Inc., USA) 便携式光合作用测定系统研究了邻体干扰强度对柚木个体 CO₂ 气体交换的日动态和季节变化特性, 光合-光响应特性及光合-CO₂ 响应特性的影响。结果表明: 邻体干扰并未改变个体叶片光合作用日进程, 但对日净光合速率 (P_n) 的影响差异较大, 表现为弱、中、强和极强度干扰下日 P_n 时段均值比为 2.5:2.3:1.7:1.0, 弱干扰下日最大净光合速率为极强干扰下的 2.8 倍; 随着干扰强度的增加, 柚木叶片的蒸腾速率、气孔导度等特征参数也出现不同程度的下降。邻体干扰对光合-光响应和光合-CO₂ 响应特征参数的影响明显, 弱干扰下柚木叶 $A_{\max}$ 、 $Q_{\max}$ 、 α_A 、 CE 、 $V_{\max}$ 和 $J_{\max}$ 分别是极强干扰下的 2.7、1.3、1.4、2.7、1.9 和 2.8 倍, Q_{comp} 和 R_d 则受邻体干扰的影响不明显。干扰强度对光合光响应和光合 CO₂ 响应特征的影响随光环境和 CO₂ 浓度的改变而有所差异, 光环境的改变对弱干扰下柚木个体的影响明显要强于强度以上干扰的个体, 而 CO₂ 浓度的改变对弱干扰个体的影响则明显要弱于强度干扰以上个体的影响。因此, 在林分结构相对单一、经营管理措施基本一致的人工林内, 邻体干扰是个体竞争的主要影响因素之一, 干扰强度的不同将影响种内个体光合碳同化能力出现差别, 导致个体生长差异。可以基于邻体干扰指数评价柚木人工林内种内竞争程度的大小, 并以此为依据合理调整柚木人工林的林分结构, 达到对环境资源的最合理利用。

关键词: 邻体干扰; 竞争; CO₂ 气体交换; 柚木; 尖峰岭

文章编号: 1000-0933(2008)09-4059-11 中图分类号: Q143, Q945, Q948, S718 文献标识码: A

Responses of gas exchange to neighborhood interference in leaves of teak (*Tectona grandis* L. f.) in a tropical plantation forest

CHEN De-Xiang¹, BAN Xiao-Quan², LI Yi-De¹, XIAO Wen-Fa³, LUO Tu-Shou¹, LIN Ming-Xian¹, XU Han¹

¹ Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520, China

² Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China

³ Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(9): 4059 ~ 4069.

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30371182); 国家科技部和国家林业局全国重点野外科学观测试验站资助项目 (2001-08); 中国林业科学研究院热带林业研究所基本科研业务费专项资助项目 (2007-1)

收稿日期: 2008-04-25; **修订日期:** 2008-06-24

作者简介: 陈德祥 (1975 ~), 男, 江西安远人, 博士生, 主要从事热带林生理生态学和全球变化研究. E-mail: dexiangchen@ritf.ac.cn

致谢: 本文得到了英国爱丁堡大学 Patrick Meir 博士提供相关资料的帮助, 在野外实验过程中得到了中国林科院热带林业研究所梁坤南研究员的大力帮助, 同时还得到了林明平助理工程师, 周铁峰高工等的大力支持和协作, 论文写作过程中得到了中国科学院华南植物园温达志研究员的帮助, 特此致谢!

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30371182), National Key Field Station of the Ministry of Science and Technology and State Forestry Administration (No. 2001-08)

Received date: 2008-04-25; **Accepted date:** 2008-06-24

Biography: CHEN De-Xiang, Ph. D. candidate, mainly engaged in global change, physiocology of tropical forest. E-mail: dexiangchen@ritf.ac.cn

Abstract: The growth performance of individual plants in a population was well recognized to be affected by the plant - plant interactions, which we called neighborhood interference. Though relevant mechanisms are still unclear, the variations in gas exchange parameters in relation to the neighborhood interference between individual plants are crucial for evaluating the effects of plant plant interactions. CO_2 assimilations in leaves of teak under natural conditions during dry season (November to next April) and wet season (May to October) and its responses to variations in light flux density and CO_2 concentration in different neighborhood interference were simultaneously measured with Li-6400 portable photosynthesis system in a 21-years old tropical plantation forest at Jianfengling, Hainan Island. This article deals with the rule of the changes of neighborhood interference on trees' characteristics of gas exchange and its dynamic responses to light environments by individual plants.

Empirical models of photosynthetic light response and photosynthetic CO_2 response were developed to predict the daytime carbon gain by fitting measured data into a non-rectangular hyperbola nonlinear model with the following parameters: the light-saturated photosynthetic rate (A_{sat}), the light-saturated constant (K , equal to the PPFD, which is required to produce one-half of the light-saturated photosynthetic rate), apparent quantum yield (α_A , the initial slope of the curve) and dark respiration rate (R_d). Values of the parameters of the maximum rate of carboxylation by Rubisco (V_{cmax}), carboxylation efficiency (CE), the PAR saturated rate of electron transport (J_{max}) were estimated use these models.

Diurnal courses of photosynthesis of individuals were not affected by neighborhood interference, but net photosynthetic rates showed a negative relationship with the intensity of neighborhood interference. The ratio of daily average P_n in weak, moderate, strong and heavy neighborhood interference was 2.5:2.3:1.7:1.0, and daily maximum of P_n in weak interference was 2.8 times of that in heavy interference. Leaf transpiration and stomatal conductance were decreased with the increasing of interference intensity. Characteristics of photosynthetic light response and CO_2 response was changed by the neighborhood interference, and values of leaf gas exchange parameters including A_{sat} , Q_{sat} , α_A , CE , V_{cmax} and J_{max} in weak interference were enhanced by 2.7, 1.3, 1.4, 2.7, 1.9 and 2.8 times respectively than those in heavy interference. But the changes in those parameters were partly depended on light environment and CO_2 concentrations, the influence resulted from the changes in light environment on weak interference individuals was significantly stronger than on heavy interference. While beyond the growth CO_2 concentrations, the influence resulted from the changes in CO_2 concentration on heavy interference individuals was obviously stronger than on weak interference.

In conclusion, neighborhood interference can be described as a major means of intra-specific competition of population in a plantation forest with uniform forest structure and consistent management. Carbon assimilation will be affected by the neighborhood interference, and result in divergence in growth performance. Indices of neighborhood interference can be used to evaluate the intra-specific competition, and make the maximum usage on resources after stand structure well adjusted based on that.

Key Words: neighborhood interference; intra-specific competition; gas exchange; *Tectona grandis* L. f.; Jianfengling

柚木(*Tectona grandis* L. f.)属马鞭草科柚木属木本植物,是一种落叶或半落叶大乔木,树高40~50 m,胸径2~2.5 m,是著名的热带珍贵用材树种,天然分布于印度南部与中部、缅甸、泰国北部和老挝。木材材质坚硬耐久、纹理美观、适于制造船舰、家具、桥梁等,在热带、南亚热带地区广为种植,是世界上人工林种植面积最大的4个树种之一,也是单位面积产值最高的造林树种^[1]。我国早在1820年前就开始引种柚木,至今,我国柚木种植范围已遍及10个省(自治区)60多个县(市),总面积约1.5万 hm^2 ^[2]。特别是近几年来,柚木在云南、广东、海南、广西、福建等省(区)更是得到了大面积的发展。柚木在我国虽然具有较长的引种历史,并且也针对柚木开展了一系列的研究,但基本限于引种、育苗、育种、林木遗传改良、造林等与经营与繁殖技术相关开展的研究^[1~8],柚木生态学基础的研究较少^[9,10]。虽然目前柚木人工林的发展具有良好的势头,但由于

柚木的基础研究较为薄弱,特别是柚木生理生态学相关的研究几乎为空白,导致对柚木人工林林分生态功能认识的缺乏,从而缺少促进柚木进一步发展的科技基础支撑条件,同时也限制了对柚木这一热带珍贵用材树种人工林更为高效的经营、管理、开发与利用。

自 Harper 于 1961 年提出邻体干扰的概念以来,植物邻体干扰(neighborhood interference)的研究引起了各国生态学工作者的极大关注,已成为植物种群生态学研究热点之一^[11]。植物个体的生长不仅取决于自身的遗传特性,而且取决于环境质量(如:光、热、水、土壤等)及植物对环境资源的利用能力。植物的生命历程及生长过程也会影响和改变生境条件,使之有利于或不利于邻体生长,这种相互影响实际上是邻体为争夺可利用资源而产生的负作用过程,被称为邻体干扰。当可利用资源低于种群最佳生长需要时,种群个体之间就会产生竞争^[12]。竞争的直接后果便是导致个体生长的差异,其本质便是影响了植株光合碳同化的能力,光合速率值的大小发生了改变,从而影响了植株对 CO₂ 的固定能力,导致生长差异,甚至影响植株存活和改变生物多样性。目前,对于植物 CO₂ 气体交换的研究较为普遍,但从邻体干扰角度开展植物竞争对 CO₂ 气体交换能力的影响研究却较为缺乏。本研究以 21a 生的珍贵树种柚木人工林为对象,研究在不同邻体干扰强度下柚木 CO₂ 气体交换特性的差异。其结果不仅能够揭示不同邻体干扰强度对柚木 CO₂ 气体交换特性的影响特征;同时,也能对柚木人工林邻体干扰的竞争强度进行评价,调整柚木人工林的林分结构使之更趋合理,达到对环境资源的最合理利用,为柚木人工林的经营管理和开发利用提供科学依据和指导。

1 研究地概况

实验地设在中国林业科学研究院热带林业研究所海南岛尖峰岭热带林业试验站内,地处 18°36'N,108°50'E,海拔 60~750m,属于热带季风气候,年平均气温 24.5℃,年极端最高温度 38.1℃,年极端最低温度 2.5℃,全年分干湿两季,80%~90% 的雨量集中在 5~10 月份,尤以 8、9 月份最多,年平均降雨量 1649.9mm,空气相对湿度各月变化在 80%~88% 之间,土壤为燥红土,原生植被为热带半落叶季雨林。本研究对象为 1983 年种植柚木纯林,种植密度 1068 株·hm⁻²,株行距为 2m×4m,林木平均胸径为(17.6±9.71)cm,平均树高为(12.0±4.78)m。

2 研究方法

2.1 柚木邻体干扰强度的确定

通常把研究的对象木叫基株,基株周围所有对基株生长有影响的植物个体称为邻体。由于基株与邻体之间的相互作用非常复杂,准确确定邻体的范围比较困难,而且不同学者各持不同观点,存在着较大的分歧^[11,13]。一般采用邻体干扰指数(邻体竞争指数)来度量邻体干扰强度的大小,主要有两类竞争指数,即依赖距离的竞争指数和不依赖距离的竞争指数^[13]。由于基株主要受邻近植株的影响,因此,本文采用的是依赖距离的竞争指数。即在柚木人工林内,选择生长中等具有代表性的地段,设置面积为 20m×50m 样地 1 块,假设样地为一直角坐标平面,样地边

线为 X 轴和 Y 轴,样地内个体离两个边线的距离记录为该个体的坐标值。然后在样地内进行每木调查,记录坐标、株树、树高、胸径、冠幅等。假设样地所有个体互相为干扰邻体,根据其坐标值计算出邻体间相互距离,然后采用张跃西根据生态学原理及自疏规律提出新的改进模型^[12]计算样地内每个个体邻体干扰指数,依据样地内植株的邻体干扰指数值,采用 SPSS 统计分析软件中的等级分层聚类法进行聚类,聚类之前先根据邻体干扰指数值大小及频率分布划分为 7 个初始类别(表 1),然后根据聚类树状图划分邻体干扰强度的等级(图 1)。

表 1 柚木人工林个体干扰指数初始分类表

Table 1 Preliminary classification of neighborhood interference indices of teak individuals

类别 Class	Ici 值范围 values of Ici	胸径范围 (cm) DBH (cm)	个体数 No. of individuals
I_{ci1}	1000~2500	3.5~9.0	7
I_{ci2}	600~1000	9.1~14.9	7
I_{ci3}	300~600	15.0~16.9	10
I_{ci4}	200~300	17.0~20.0	9
I_{ci5}	150~200	20.1~23.0	8
I_{ci6}	90~150	23.1~26.0	7
I_{ci7}	0~90	26.1~31.0	5

根据图聚类结果,将干扰指数按强度划分为 4 个等级: $0 < I_{ci} \leq 200$ 为弱邻体干扰等级、 $200 < I_{ci} \leq 600$ 为中度邻体干扰等级、 $600 < I_{ci} \leq 1000$ 为强邻体干扰等级、 $1000 < I_{ci} \leq 2500$ 为极强邻体干扰等级。

2.2 样木与样叶选择

样木的选取根据以上划分的邻体干扰强度等级,在每个等级内选取该等级的平均木作为样木,共选择样木 4 株。样叶根据 Larson 等^[14]的叶片间隔指数(*IPI*),选择相当于 *IPI* 为 9~12 的冠层处 5 片成熟叶作为测定样叶。

2.3 柚木 CO₂ 气体交换的测定

2.3.1 光合日进程测定

测定之前,使用标准浓度($370 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)的 CO₂ 气体(佛山气体制造厂)标定 Li-6400 便携式光合作用测定系统(Li-Cor, Lincoln, NE, USA)气体分析器。利用人工搭制竹架,在自然条件下对样木叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)等指标及环境因子进行测定,测定时,光合仪的流速设定为 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$,每 2h 测定 1 次,24h 连续观测,每片样叶的数采时间设定为 3 min,测定期间气温为 $(27.8 \pm 2.7)^\circ\text{C}$,空气相对湿度为 $55.4\% \pm 10.9\%$ 。

2.3.2 光合-光响应测定

光合作用光响应曲线测定之前,首先采用中等强度的光量子通量密度(*PFD*, photo flux density)值对叶片进行充分的诱导,然后利用 Li-6400 光合作用系统进行光响应曲线的测定,测定时每个 *PFD* 值的测定时间 3 min,利用 Li-6400-02B 红蓝光光源控制 *PFD* 值,*PFD* 变化梯度设置为 0、25、50、75、100、200、500、1000、1500、2000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;CO₂ 的浓度利用 Li-6400-01 液化 CO₂ 钢瓶分别控制其浓度为 100、350、500、700 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 4 个水平。叶室温度控制为 $(30 \pm 0.5)^\circ\text{C}$,湿度为自然状态下的湿度。选取天气晴朗条件下的 9:30~13:00 进行测定。

2.3.3 光合-CO₂ 响应测定

分别在 200、400、1000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 三个 *PFD* 水平下测定光合作用 CO₂ 浓度响应曲线,CO₂ 浓度从外界浓度下逐渐减小至补偿点以下,然后再升高至饱和点以上,CO₂ 浓度变化梯度为 350、300、250、200、150、100、75、50、25、0、350、500、800、1000、1200 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$;测定每个 CO₂ 浓度值的间隔时间 3 min,叶室温度控制为 $(30 \pm 0.5)^\circ\text{C}$,湿度为自然状态下的湿度。选取天气晴朗条件下的 9:30~13:00 进行测定。

2.4 环境参数测定

柚木人工林内的温度、相对湿度采用 HOBO H8 温湿度自动记录仪(Onset, Bourne, MA, USA)进行同期测定,林内和林外 *PFD* 采用 LI-190 量子传感器(Li-Cor, Lincoln, NE, USA)进行测定。

野外测定时间分别于 2004 年 7 月 30 日~9 月 15 日(雨季)、2004 年 12 月 10 日~15 日(旱季)和 2005 年 3 月 17 日~25 日(旱季)进行了 3 次测定。

2.5 数据处理与分析

对同一类型个体观测的不同样叶首先进行方差分析,确认无显著差异后取其平均值进行分析;光合光响应曲线(*A-Q*)和光合 CO₂ 响应曲线(*A-C_i*)采用光合作用辅助分析软件(photosynthesis assistant software, 版本 1.1, dundee scientific, dundee, scotland)进行分析。*A-Q* 曲线采用 Prioul 和 Chartier^[15]的模型,*A-C_i* 曲线采用修正后的 Farquhar 等的模型^[16~20],利用 *A-Q* 曲线和 *A-C_i* 曲线以及上述模型得出柚木个体叶片主要光合生理特征参数,光饱和光合速率(maximum rate of photosynthesis in saturating light, A_{sat})、光饱和点(light saturation point, Q_{sat})、光补偿点(light compensation point, Q_{comp})、最大羧化速率(V_{cmax})、最大电子传递速率(J_{max})和表观量子产率(α_A)。数据处理与绘图使用 Office 2003、SPSS 12.0 等软件进行。

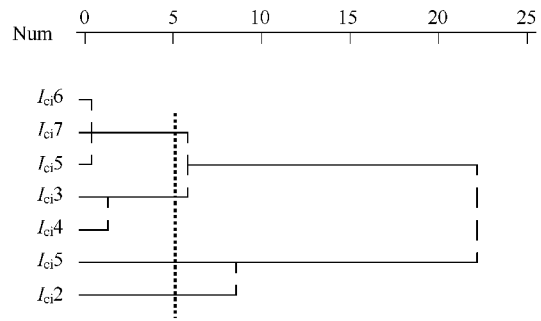


图1 柚木人工林个体干扰指数聚类结果图

Fig. 1 Result of indices clustering of neighborhood interference of teak individuals

3 结果与分析

3.1 不同邻体干扰强度下柚木 CO₂ 气体交换日变化特征

邻体干扰将影响柚木个体光合作用的大小(P_n),而光合日进程则无明显改变(图 2)。柚木个体在 14:00 h 出现光合作用的低谷,发生类似“光合午睡”现象,尔后在 16:00 h 出现 P_n 次高峰,但峰宽较上午窄;光合日进程曲线显示上午叶片光合作用较为稳定,且 P_n 值整体高于下午。极强邻体干扰下 P_n 日最大值为 $5.88\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,时段平均为 $5.69\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;强干扰下为 $10.82\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $9.68\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;中度干扰下为 $14.48\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $12.84\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;而弱干扰下则达 $16.73\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $14.49\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,分别是极强干扰下的 2.8 倍和 2.5 倍。邻体干扰还将影响柚木 CO₂ 交换的其它特征参数,弱邻体干扰下柚木叶片蒸腾速率的时段平均、日最大值和最小值分别是极强干扰下的 2 倍、2.1 倍和 1.6 倍,随着干扰强度的增强,叶片气孔导度时段平均、日最大值和最小值相应的减少了 62.7%、74.1% 和 18.4% (表 2、图 2)。

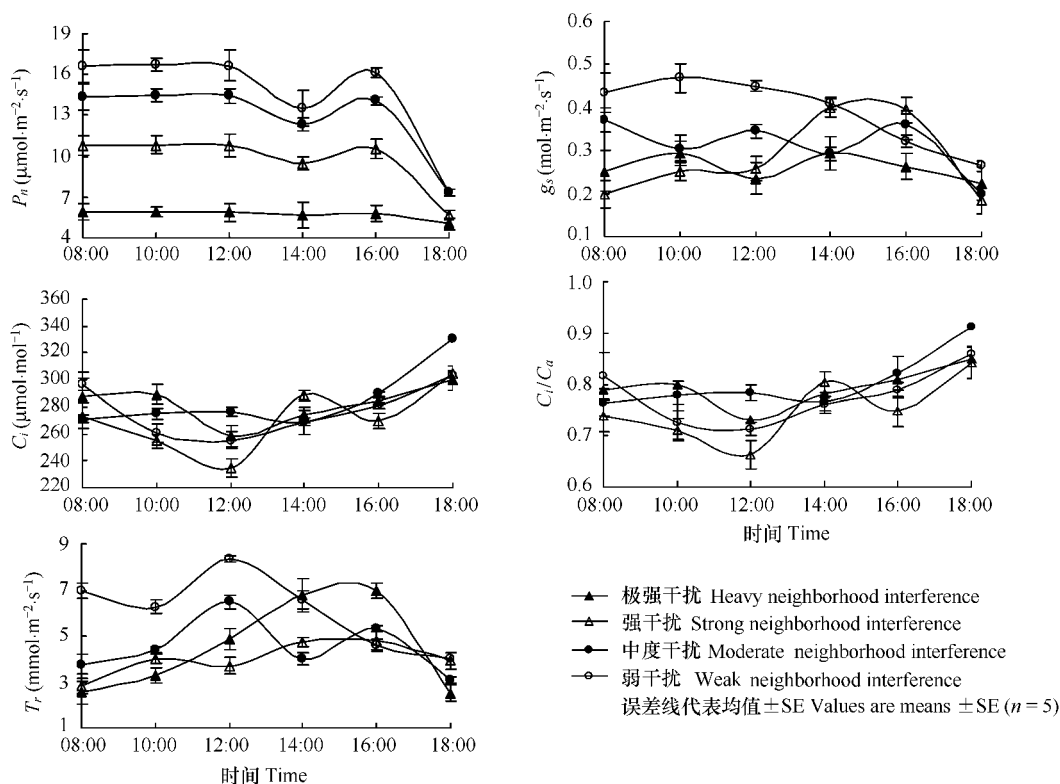


图 2 不同邻体干扰强度下柚木净光合速率(P_n)、气孔导度(g_s)、胞间 CO₂ 浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)等 CO₂ 交换特征参数日变化

Fig.2 Diurnal variations of net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (g_s), intercellular CO₂ concentration (C_i) and transpiration (T_r) in leaves of teak under different neighborhood interference

表 2 不同邻体干扰强度下柚木 CO₂ 气体交换主要特征参数值比较

Table 2 The comparison of net photosynthetic rate, stomatal conductance, and transpiration in leaves of teak under different neighborhood interference

指标 Values of parameters	P_n ($\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)				T_r ($\text{molH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)				g_s ($\text{molH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)			
	极强 Heavy	强 Strong	中度 Moderate	弱 Weak	极强 Heavy	强 Strong	中度 Moderate	弱 Weak	极强 Heavy	强 Strong	中度 Moderate	弱 Weak
平均 Avg.	5.69	9.68	12.84	14.49	3.39	4.01	4.52	6.83	0.2602	0.2810	0.3126	0.4233
最大 Max	5.88	10.82	14.48	16.73	4.08	4.81	6.50	8.76	0.2944	0.3991	0.3717	0.5125
最小 Min	5.03	5.72	7.33	7.30	2.54	2.84	3.09	4.02	0.2228	0.1852	0.2004	0.2638

3.2 不同邻体干扰强度下柚木光合光响应特征

3.2.1 干扰强度的影响

A_{sat} 在弱干扰下为最大,达 $19.9 \mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 极强干扰下则最小,为 $7.4 \mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 仅为弱干扰下的 37.2%; 弱和中度干扰(A_{sat} 为 $18.1 \mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)下 A_{sat} 与强干扰(A_{sat} 为 $10.9 \mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)和极强干扰下具有显著差异($P < 0.0001$) (表 3、图 3)。弱干扰下 Q_{sat} ($822 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)显著高于极强干扰下 ($623 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) ($P < 0.001$), 而中度干扰(Q_{sat} $781 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)和强干扰(Q_{sat} $723 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)却无显著差异($P < 0.001$)。 Q_{comp} 受干扰强度的影响不明显。对于表观量子产率 α_A , 当邻体干扰达到强度以上级别时,会明显降低($P < 0.001$)。

3.2.2 CO_2 浓度的影响

分别选取强邻体干扰和弱邻体干扰下 $A-Q$ 曲线, 比较不同 CO_2 浓度对柚木个体光合光响应的影响 (图 4)。

生长 CO_2 浓度 ($350 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) 以上, CO_2 浓度的增加对弱干扰下柚木个体 A_{sat} 的影响并不明显 (图 4), $700 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 下 A_{sat} ($23.6 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 仅比 $500 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时增加 7.69%; 低于生长浓度, CO_2 浓度增加 A_{sat} 将显著增加, $350 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时 A_{sat} 比 $100 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时增加 2.2 倍。 Q_{comp} 和 α_A 随 CO_2 浓度的增加, 其值并无显著差异($P < 0.0001$)。强邻体干扰条件下, 高 CO_2 浓度 ($700 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) 时, A_{sat} 、 Q_{comp} 、 Q_{sat} 分别比生长 CO_2 浓度下的 9.31 、 $681 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $25.6 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 增加 77.2%、12.6% 和 53.9%。不同干扰强度下, 随 CO_2 浓度增加, A_{sat} 将显著提高, α_A 影响不明显, 而对 Q_{comp} 和 Q_{sat} 的影响却随邻体干扰强度不同有所差异。

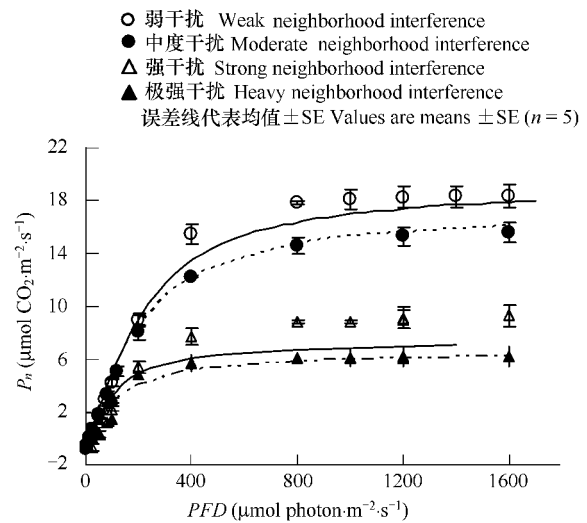


图 3 不同邻体干扰强度下柚木个体光合光响应特征 (CO_2 浓度 $350 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)

Fig. 3 Light responses of photosynthesis in leaves of teak under different neighborhood interference

表 3 不同邻体干扰强度下柚木 CO_2 气体交换响应特征参数值比较

Table 3 The comparison of photosynthetic response indices in leaves of teak under different neighborhood interference

邻体干扰类型 Neighborhood interference	光饱和和光合 速率 A_{sat} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	最大羧化速率 V_{cmax} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	羧化效率 CE ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	最大电子 传递速率 J_{max} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	表观量子 产率 α_A ($\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)
弱干扰 Weak	19.9	58.0	0.0806	94.7	0.0646
中度干扰 Moderate	18.1	41.2	0.0650	84.6	0.0671
强干扰 Strong	10.9	20.1	0.0394	36.4	0.046
极强干扰 Heavy	7.4	30.1	0.0296	34.3	0.046
邻体干扰类型 neighborhood interference	光饱和点 Q_{sat} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光补偿点 Q_{comp} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	CO_2 补偿点 C_{comp} ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	光下线粒体呼吸速率 R_d ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	
弱干扰 Weak	822	23	37.8	1.84	
中度干扰 Moderate	781	20	34.5	1.698	
强干扰 Strong	723	19.8	20.8	2.07	
极强干扰 Heavy	623	19.3	21.5	1.614	

3.3 不同干扰强度下柚木光合 CO_2 响应特征

3.3.1 干扰强度的影响

不同邻体干扰强度对柚木个体光合 CO_2 响应影响明显($P < 0.05$)。随着干扰强度的增加, 柚木叶片光合

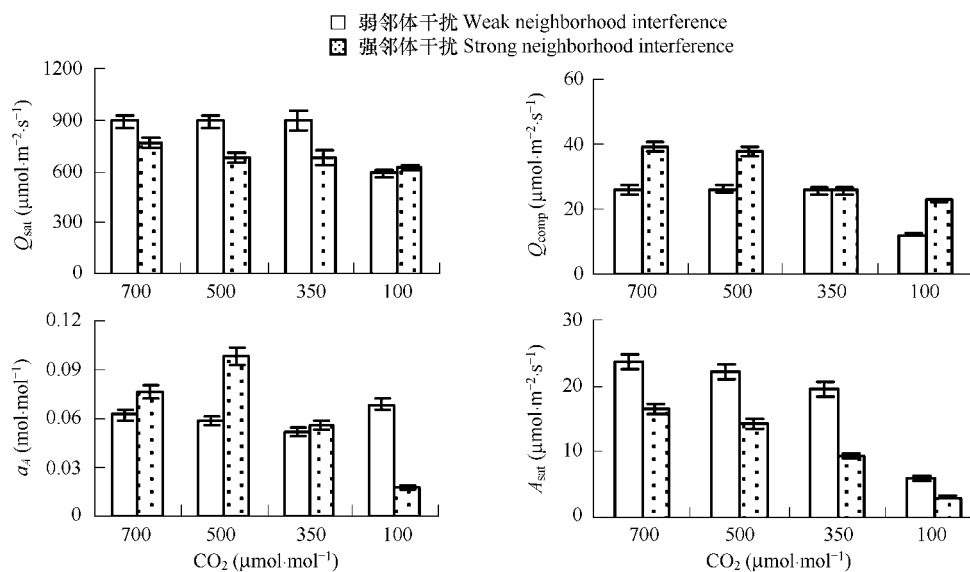
图4 不同 CO₂ 浓度梯度下柚木个体光合光响应参数比较

Fig. 4 Light responses of photosynthesis in leaves of teak under different CO₂ concentrations. Values are means $\pm$ SE ($n=5$)

能力下降, CE 、 V_{cmax} 和 J_{max} 也呈不同程度的减小(表3、图5), 弱干扰下柚木个体 CE 、 V_{cmax} 和 J_{max} 分别高达 0.0806、58.0 μmol·m⁻²·s⁻¹ 和 94.7 μmol·m⁻²·s⁻¹, 当达中等干扰强度时 CE 、 V_{cmax} 和 J_{max} 分别下降 19.4%、28.9% 和 10.6%, 当达强度以上时, CE 、 V_{cmax} 和 J_{max} 降低幅度则达 51.1%、65.3% 和 61.6%。A-C_i 曲线中 P_n 随 C_i 的变化过程反映了光合作用两种限制过程的转变^[16, 21], 即 RuBP 羧化限制和 RuBP 再生限制。不同邻体干扰强度下, 柚木叶片光合能力和 CE 等参数的改变, 说明邻体干扰对光合 CO₂ 响应的影响可能影响了 RuBP 羧化酶的活性和 RuBP 再生能力, 导致光合能力和 CE 等参数发生改变。

3.3.2 光强的影响

分别选取弱和强邻体干扰条件下柚木个体, 比较不同光强对光合 CO₂ 响应特征的影响(图6)。PFD 值分别设定为强光 1000 μmol·m⁻²·s⁻¹、一般光强 400 μmol·m⁻²·s⁻¹ 和较弱光强 200 μmol·m⁻²·s⁻¹ 三个梯度。弱干扰强度下, 种内竞争缓和, 柚木个体能够获得充足的环境资源(尤其是辐射资源)满足叶片光合作用和生长需求, 此时, 光环境的改变对柚木叶片 CO₂ 气体交换的影响明显要强于种内竞争剧烈, 即干扰强度强的个体。PFD 值为 1000 μmol·m⁻²·s⁻¹ 时, 弱和强干扰下 V_{cmax} 、 J_{max} 分别达 50.9、106.0 μmol·m⁻²·s⁻¹ 和 43.2、84.7 μmol·m⁻²·s⁻¹, 当 PFD 值降至 400 μmol·m⁻²·s⁻¹ 和 200 μmol·m⁻²·s⁻¹ 时, 弱干扰条件下, V_{cmax} 、 J_{max} 分别降低 21.8%、37.7% 和 44.4%、67.3%; 强干扰条件下, V_{cmax} 、 J_{max} 只分别降低 16.2%、20.0% 和 37.5%、58.6%。此结果表明, 当邻体干扰较为严重时, 柚木个体在种内竞争中基本处于被压的状况, 不能获得充足的环境资源, 形成了一定的耐荫特性, 当辐射条件由强变弱时, 叶片光合特性并没有弱干扰条件生长的柚木叶片下降明显。

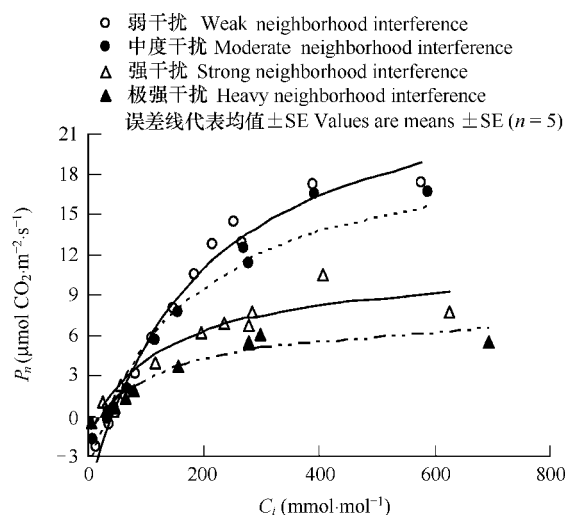
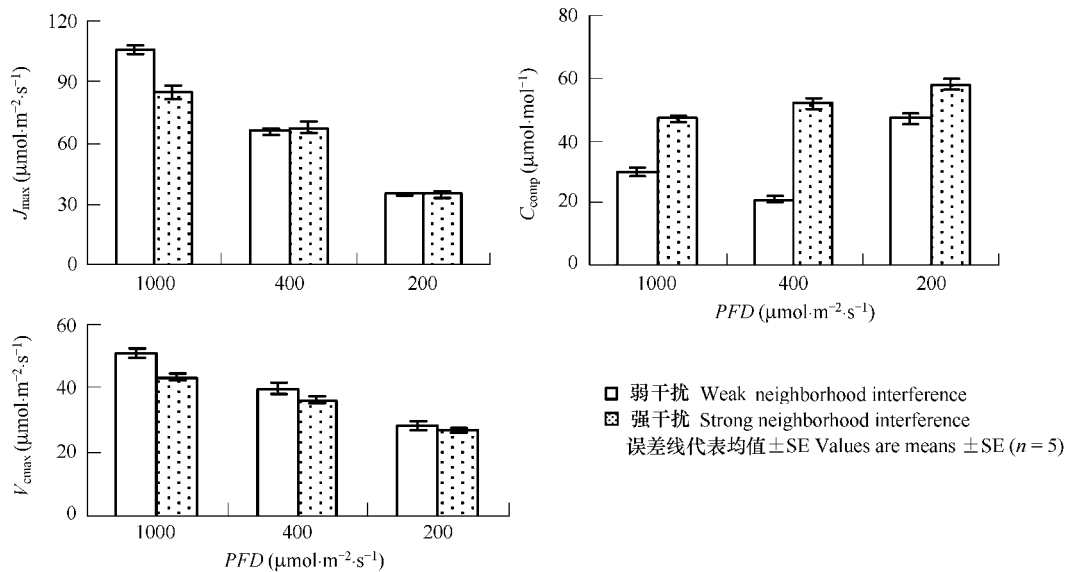
图5 不同邻体干扰强度下柚木个体光合-CO₂ 响应曲线 (PFD 1000 μmol·m⁻²·s⁻¹)

Fig. 5 CO₂ response of photosynthesis in leaves of teak under different neighborhood interference

图6 不同光梯度下柚木个体光合 CO_2 响应特征Fig. 6 CO_2 response of photosynthesis in leaves of teak under different PFD

4 讨论

4.1 柚木人工林个体 CO_2 气体交换特性比较

光和 CO_2 气体作为植物光合作用的驱动因子和底物,是影响光合作用最为重要的两个环境因子。本实验中光和 CO_2 气体同样对柚木个体 CO_2 气体交换能力影响明显。当光由饱和光强降至低光条件时, V_{cmax} 和 J_{max} 降低幅度高达 37.7% 和 67.3%。在复杂的热带森林微环境因子中,辐射、蒸汽压亏缺及温度等不仅在水平方向上表现出从下层到林隙 (Gap) 中的显著变化,而且在垂直方向上林地表面与林冠上部也存在着明显的差异,森林环境表现出高度的空间异质性^[22,23],其中光又是变化最为剧烈的一个因子。即使在相对单一的人工林中,同样存在着这种环境因子的垂直和水平方向的梯度变化,图 7 列出的是实验地柚木林内下层环境和林外全光条件下 PFD 日变化状况,此两种条件下的辐射变化基本可代表柚木林内弱邻体干扰和极强邻体干扰下柚

木个体所能获得的辐射资源,图中显示下层辐射和冠层处的差别最高可达 3 个数量级。柚木叶片光合作用对光环境的改变较为敏感(图 3、图 6),并且,其叶片光合作用可能已经形成了对这种光环境的响应和适应机制,比如,处在下层环境的柚木个体,其光合作用主要的辐射来源便是短时期的光斑(图 7),因此对光斑的充分利用便成了下层个体增加碳同化量的主要途径,而这种对光斑的利用效率随光斑持续时间的长短和叶片的诱导状态及诱导期的长短而有所差异^[21],导致处在不同光环境下的柚木个体叶片光合 CO_2 气体交换表现出较大的差异(图 1、图 3)。 CO_2 浓度同样对柚木个体光合作用具有重要的影响作用,但是这种影响作用却随 CO_2 浓度和作用时间的不同而异(图 4、图 5)。因为 CO_2 浓度增加对植物光合作用的影响是一个复杂的过程,并且植物对高 CO_2 浓度的短期响应和长期响应并不一致^[24]。在高 CO_2 浓度下,短期内叶片的光合速率会提高,但长期光合能力却有所下降,这可能与 Rubisco 的减少、光合产物的过积累有关^[21,25]。

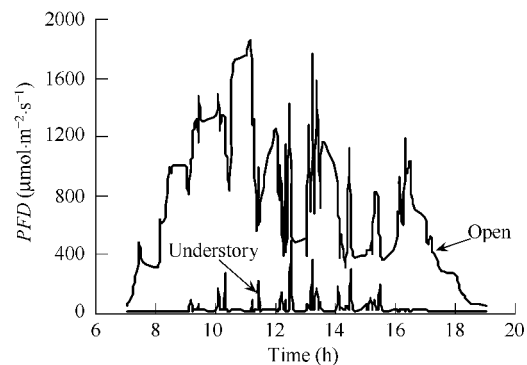


图7 典型天气条件下柚木林内下层环境和林外全光条件下辐射日变化

Fig. 7 Representative diurnal courses of photon flux density in the open and in the understory of a teak plantation forest

有众多研究结果表明,热带雨林树种叶片的净光合速率一般都不超过 $15 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ [26~29], 作者在尖峰岭热带雨林原始林中对一些树种所做的研究结果也与此类似 [30]。本文中,当柚木的邻体干扰强度较弱时,其叶片的净光合速率却要高于 $15 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 这与柚木人工林中存在人为促进生长的经营管理有关,并且,弱干扰下柚木生长所需的环境资源并不存在强烈的种间和种内竞争,柚木叶片可以充分进行光合碳同化作用,表现出较高的净光合速率。

一般认为,即使当环境条件发生较大改变时,对于种内个体本质上 C_i/C_a 能保持较为恒定的一个值,即 0.7, 这一观点最初是由 Wong [31] 等提出。但本文研究表明,在不同邻体干扰强度下,柚木个体叶片的 C_i/C_a 变化差异较大,其值甚至超过 0.8 (图 2)。作者之前在热带山地雨林不同条件下测定的一些个体的 C_i/C_a 值 [30, 32] 也出现偏离 0.7 一定范围,也有其它在热带雨林进行的一些研究说明 C_i/C_a 值甚至可以超过 0.8 [33, 34], 这些研究结果说明,当种内个体的生境及其它微环境条件发生改变时, C_i/C_a 值有可能发生一定范围的变化,偏离正常的 0.7 左右的水平。

Wullschlegel [35] 曾经对 109 个树种的 V_{cmax} 和 J_{max} 进行过研究,并得出热带森林树种的 V_{cmax} 和 J_{max} 分别为 9 ~ 126 和 3 ~ 222 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 平均为 51 和 107 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 其中也包含了一些重要的热带用材树种。本文中弱邻体干扰下柚木叶片的 V_{cmax} 和 J_{max} 值与 Wullschlegel 研究的平均值较为接近,但中度以上邻体干扰强度下却要远远低于其平均值,一方面是因为邻体干扰强度的增加导致了 V_{cmax} 和 J_{max} 的减小,另外,也与 Wullschlegel 的研究是在接近于理想条件下的温室实验中获得的,并非是野外的实测值有关。

4.2 不同邻体干扰下柚木叶片 CO₂ 气体交换限制因素分析

尖峰岭地区临近海边,受近海特殊气候的影响明显,同时,由于柚木人工林内种内种间存在对有限环境资源的强烈竞争,这种生物的和非生物的因素共同决定了柚木林内各个体间 CO₂ 气体交换特性的差异。在所有影响植物 CO₂ 气体交换的非生物环境因子中,光被认为是最重要的影响因素之一 [36], 并且,当叶片可获得的光条件改善时,其光合能力 (A_{sat})、光饱和点和光补偿点也将相应的增加 [37~42]。图 7 显示上午的太阳辐射较为强烈,并较稳定,而在下午受近海气流的影响,易形成云图,导致太阳直射辐射不易透过,使得 PFD 值较低,并易发生波动,图 2 中显示的光合作用的中午下降推测与此时辐射的急剧下降相关,根据 Farquhar 和 Sharkey [43] 观点, C_i 与 P_n 的变化方向相反可断定光合速率降低的主要原因一定是非气孔因素。图 2 中显示 P_n 降低时却出现 C_i 一定程度的增加,并且此时并未出现 g_s 明显下降,表明此时 P_n 的下降是非气孔因素导致,推测是辐射条件的急剧下降导致光合作用的中午降低。由于柚木林内下层环境中辐射较弱,当邻体干扰强度较为严重时,柚木叶片所能获得的辐射条件较差,出现日光合作用维持在较低水平。

对于大多数人工林而言,由于都存在一定程度的人为促进林木生长的经营管理措施存在,并且,这种管理措施对于整个林分基本一致,因此,邻体干扰可能是影响个体生长的最为重要的生物因素之一,同时也是种内竞争程度的反映指标之一。不同邻体干扰下柚木叶片光合能力差异较大, A_{sat} 变化幅度在 7.4 ~ 19.9 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间, A_{sat} 这种差异甚至与亚洲热带雨林的树种龙脑香科的种间差异 (介于 5 ~ 20 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间) [44] 和其它一些热带雨林冠层树种 A_{sat} 种间变化幅度 (介于 5 ~ 20 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间) [45~50] 相似,表明邻体干扰强度对柚木林内个体 CO₂ 气体交换能力影响较大,这种影响造成的差异水平甚至能达到热带雨林中一些树种的种间差异水平。邻体干扰强度不仅影响柚木叶片光合能力,同时也对 V_{cmax} 和 J_{max} 产生影响。一般来说, V_{cmax} 和 J_{max} 与个体中叶片所处位置的光环境条件紧密相关 [29], 本研究样地调查显示 (表 1) 不同邻体干扰强度的个体基本可反映其在群落中所处的位置,弱干扰和中度干扰的个体基本占据中层以上的垂直空间,光环境条件较为充足,而强度干扰以上的个体基本处在被压的状况,占据下层空间,光环境条件差,因此,不同干扰强度个体叶片 V_{cmax} 和 J_{max} 表现出一定差异 (表 3)。但是,这种差异幅度并不相同,弱干扰至中度干扰 V_{cmax} 和 J_{max} 的降低幅度仅有至强度以上干扰降低幅度的 44.3% 和 17.3%。

5 结论

在结构相对单一的柚木人工林内,种内邻体干扰是影响柚木光合 CO₂ 气体交换最为重要的生物因子之

一,邻体干扰强度基本可表征柚木人工林内种内竞争的强弱状况。在正常生长条件下,种内竞争较弱,即当邻体干扰强度为弱时,柚木个体叶片具有相对于其它热带天然林和珍贵用材树种较高的净光合速率。邻体干扰强度不同并未改变柚木个体叶片光合 CO_2 气体交换日进程特征,但不同干扰强度下,日净光合速率值差异较大,弱干扰、中度干扰、强干扰和极强干扰下日 P_n 时段平均比为 2.5:2.3:1.7:1.0。邻体干扰强度大小对柚木叶片 CO_2 气体交换的光响应和 CO_2 响应特征参数影响明显,弱邻体干扰下柚木个体叶片 A_{sat} 、 Q_{sat} 、 α_A 、 CE 、 V_{cmax} 和 J_{max} 分别是极强干扰下的 2.7、1.3、1.4、2.7、1.9 倍和 2.8 倍,但 Q_{comp} 和 R_d 随邻体干扰强度大小的改变不明显。邻体干扰强度对 CO_2 气体交换的光响应和 CO_2 响应特征的影响随光环境和 CO_2 浓度的改变而有所差异,光环境的改变对弱干扰下柚木个体的影响明显要强于强度以上干扰的柚木个体,而生长 CO_2 浓度以上, CO_2 浓度的升高或降低对强度干扰以上柚木个体的影响却明显要强于弱干扰下的柚木个体。

References:

- [1] Liang K N, Bai J Y, Zhou Z Z, *et al.* Development Outline on Propagation of Improved Varieties of *Tectona grandis* L. f. Guangdong Forestry Science and Technology, 2006, 22(3): 85—90.
- [2] Zhou T F. Cultivation techniques of some tropical tree species. Beijing: Chinese Forestry Publishing House, 2001. 288—291.
- [3] Wu K M. Preliminary research on teak seed orchard. Tropical Forestry, 1980, (2): 40—47.
- [4] Li Y X. The silviculture techniques of teak. Tropical Forestry, 1985, (2): 129.
- [5] Wu J Y. The techniques of growth and nursing on seedling of teak. Tropical Forestry, 1986, (1): 14—21.
- [6] Zhang R G. Management of teak. Yunnan Forestry Science and Technology, 1992, (4): 22—26.
- [7] Wang B S, Cao Y H, Huang L S. Shoot apex culture of *Tectona grandis*. Acta Botanica Sinica, 1980, 22 (2): 200—201.
- [8] Zeng B S, Qiu Z F, Liang K N. Cutting propagation of *Tectona grandis* by tube-seedling hedges. Journal of Central South Forestry University, 2005, 25 (3): 79—81.
- [9] Zheng F X, Wen D Z, Kuang Y W. Effects of Simulated Acid Rain on the Growth, Photosynthesis and Water Use Efficiency in *Tectona grandis*. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2006, 14(2): 93—99
- [10] Xue L, Chen H Y, Bi H Y, *et al.* Soil nutrient, microorganism and enzyme activity in pure stands of *Acacia mangium* and *Tectona grandis*. Journal of South China Agricultural University, 2002, 23(2): 93.
- [11] Zhang Y X, Zhong Z C. Advances of Neighborhood Interference among Woody Plants. Chinese Journal of Ecology, 1999, 18 (2): 55—59
- [12] Zhang Y X. Application and improvement of the neighborhood interference model. Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica, 1993, 17(4): 325—357
- [13] Biging G S, Dobberty M A. Evaluation of competition indices in individual tree growth models. Forest Science, 1995, 41: 360—377
- [14] Larson P R, Isebrands J G. The plastochron index as applied to developmental studies of cotton wood. Can. J. For. Res., 1971, 1: 1—11
- [15] Prioul J L, Chartier P. Partitioning of transfer and carboxylation components of intracellular resistance to photosynthetic CO_2 fixation: A critical analysis of the methods used. Annals of Botany, 1977, 41: 789—800.
- [16] Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C3 species. Planta, 1980, 149: 78—90.
- [17] von Caemmerer S, Farquhar G D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange rates of leaves. Planta, 1981, 153: 376—387.
- [18] Sharkey T D. Photosynthesis of intact leaves of C3 plants: physics, physiology and rate limitations. Bot. Rev., 1985, 51: 53—105.
- [19] Harley PC, Sharkey T D. An improved model of C3 photosynthesis at high CO_2 : reversed O2 sensitivity explained by lack of glycerate re-entry into the chloroplast. Photosyn. Res., 1991, 27: 169—178.
- [20] Harley P C, Thomas R B, Reynolds J F, Strain B R. Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO_2 . Plant Cell Environ, 1992, 15: 271—282.
- [21] Shen Y G, Shi J N, Xu D Q. Dynamics of photosynthesis. Beijing: Science Press, 1998. 139—152
- [22] Chazdon R L, Fetcher N. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rainforest in Costa Rica. J. of Ecol., 1984, 72: 553—564.
- [23] Chazdon R, Pearcy R, Lee D, *et al.* 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.
- [24] Long S P, Drake B G. Effect of long-term elevation of CO_2 concentration in the field on the quantum yield of photosynthesis of the C3 sedge, *Scirpus olneyi*. Plant Physiol, 1991, 96: 221—226.
- [25] Rey A, Jarvis P G. Long-term photosynthetic acclimation to increased atmospheric CO_2 concentration in young birch trees. Tree Physiol, 1998, 18: 441—450.
- [26] Medina E, Klinge H. Productivity of tropical forests and tropical woodlands. In: Lange O L, Nobel P S, Osmond C B. *et al.* ed. Physiological Plant Ecology IV, Encyclopedia of Plant Productivity. Berlin: Springer-Verlag, 1983. 281—303.
- [27] Roberts J M, Cabral O M R, Costa J P, *et al.* An overview of the leaf area index and physiological measurements during ABRACOS. In: Gash J H C, Nobre C A, Roberts J M, *et al.* ed. Amazonian Deforestation and Climate. U. K: Chichester, 1996, 287—306.
- [28] Meir P W. The exchange of carbon dioxide in a tropical forest. Ph. D. Thesis, University of Edinburgh, 1996. 198—218.
- [29] Carswell F E, Meir P, Wandelli E V, *et al.* Photosynthetic capacity in a central Amazonian rain forest. Tree Physiology, 2000, 20: 179—186.

- [30] Chen D X, Li Y D, Luo T S, *et al.* Short-term responses of photosynthesis to elevated CO₂ in leaves of canopy species *castanopsis patelliformis* in tropical mountain rain forest in Jianfengling, Hainan Island. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24:1622—1628.
- [31] Wong S C, Cowan I R, Farquhar G D. Stomatal conductance correlated with photosynthetic capacity. *Nature*, 1979, 282: 424—426.
- [32] Chen D X, Li Y D, Luo T S, *et al.* Study on photosynthetic physiological ecology of *Cryptocarya chinensis* in tropical mountain rain forest in Jianfengling, Hainan Island. *Forest Research*, 2003, 16(5):540—547.
- [33] Grace J, Lloyd J, Miranda A C, *et al.* Fluxes of carbon dioxide and water vapour over a C4 pasture in south-western Amazonia (Brazil). *Austr. J. Plant Physiol.*, 1998, 25: 519—530.
- [34] McWilliam A L C, Cabral O M R, Gomes B M, *et al.* Forest and pasture leaf-gas exchange in south-west Amazonia. In: Gash J H C, Nobre C A, Roberts J M, *et al.* eds. *Amazonian Deforestation and Climate*. U. K: Chichester, 1996, 265—285.
- [35] Wullschlegel S D. Biochemical limitations to carbon assimilation in C3 plants—a retrospective analysis of the A/Ci curves from 109 species. *J. Exp. Bot.*, 1993, 44:907—920.
- [36] Beaudet M, Messier C, Hilbert D W, *et al.* Leaf- and plant-level carbon gain in yellow birch, sugar maple, and beech seedlings from contrasting forest light environments. *Can. J. For. Res.*, 2000, 30: 390—403.
- [37] Bazzaz F A, Carlson R W. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia*, 1982, 54: 313—316.
- [38] Pearcy R W. Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understory microenvironments. *Funct. Ecol.* 1987, 1: 169—178.
- [39] Di Benedetto A H, Cogliatti D H. Effects of light intensity and light quality on the obligate shade plant *Aglaonema commutatum* II. Photosynthesis and dry-matter partitioning. *J. Hortic. Sci.*, 1990, 65: 699—705.
- [40] Ellsworth D S, Reich P B. Leaf mass per area, nitrogen content and photosynthetic carbon gain in *Acer saccharum* seedlings in contrasting forest light environments. *Funct. Ecol.*, 1992, 6: 423—435.
- [41] Kamaluddin M, Grace J. Growth and photosynthesis of tropical forest tree seedlings (*Bischofia javanica* Blume) as influenced by a change in light availability. *Tree Physiol.*, 1993, 13: 189—201.
- [42] Beaudet M, Messier C, Hilbert D W, *et al.* Leaf- and plant-level carbon gain in yellow birch, sugar maple, and beech seedlings from contrasting forest light environments. *Can. J. For. Res.*, 2000, 30: 390—404.
- [43] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1982, 33: 317—345.
- [44] Kenzo T, Ichie T, Yoneda R, *et al.* Interspecific variation of photosynthesis and leaf characteristics in canopy trees of five species of Dipterocarpaceae in a tropical rain forest. *Tree Physiology*, 2004, 24: 1187—1192.
- [45] Bazzaz F A. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1980, 11: 287—310.
- [46] Zotz G, Winter K. Short-term photosynthesis measurement predict leaf carbon balance in tropical rain forest canopy plant. *Planta*, 1993, 191:409—412.
- [47] Barker M G. Vertical profiles in a Brunei rain forest: II. Leaf characteristics of *Dryobalanops lanceolata*. *J. Trop. For. Sci.*, 1996, 9: 52—66.
- [48] Ishida A, Toma T, Matsumoto Y, *et al.* Diurnal changes in leaf gas exchange characteristics in the uppermost canopy of a rain forest tree, *Dryobalanops aromatica* Gaertn. *Tree Physiol*, 1996, 16:779—785.
- [49] Eschenbach C, Glauner R, Kleine M, *et al.* Photosynthesis rates of selected tree species in lowland dipterocarp rainforest of Saba, Malaysia. *Trees*, 1998, 12: 356—365.
- [50] Matsumoto Y, Maruyama Y, Uemura A, *et al.* Gas exchange and turgor maintenance of tropical tree species in Pasoh forest reserve. In: Okuda T, Manokaran N, Matsumoto Y, *et al.* eds. *Ecology of a Lowland Rain Forest in Southeast Asia*. Tokyo: Springer-Verlag, 2003. 241—250.

参考文献:

- [1] 梁坤南, 白嘉雨, 周再知, 等. 珍贵树种柚木良种繁育发展概况. *广东林业科技*, 2006, 22(3): 85~90.
- [2] 周铁峰. 中国热带主要经济树木栽培技术. 北京: 中国林业出版社, 2001. 288~291.
- [3] 吴坤明, 罗明雄. 柚木种子园工作初报. *热带林业科技*, 1980, (2): 40~47.
- [4] 李炎香. 柚木的造林技术. *热带林业科技*, 1985, (2): 129.
- [5] 吴菊英. 柚木苗木生长与育苗技术. *热带林业科技*, 1986, (1): 14~21.
- [6] 张荣贵. 柚木培育技术研究. *云南林业科技*, 1992, (4): 22~26.
- [7] 王宝生, 曹月华, 黄良胜. 柚木茎尖的培养. *植物学报*, 1980, 22(2): 200~201.
- [8] 曾炳山, 裘珍飞, 梁坤南, 等. 柚木嫩枝扦插. *中南林业学院学报*, 2005, 25(3): 79~81.
- [9] 郑飞翔, 温达志, 旷远文. 模拟酸雨对柚木幼苗生长、光合与水分利用的影响. *热带亚热带植物学报*, 2006, 14(2): 93~99.
- [10] 薛立, 陈红跃, 毕鸿雁, 谭绍满. 马占相思纯林及柚木纯林土壤养分、微生物和酶活性的研究. *华南农业大学学报(自然科学版)*, 2002, 23(2):
- [11] 张跃西, 钟章成. 木本植物邻体干扰研究进展. *生态学杂志*, 1999, 18(2):55~59
- [12] 张跃西. 邻体干扰模型的改进及其在营林中的应用. *植物生态学与地植物学学报*, 1993, 17(4):325~357.
- [21] 沈允钢, 施教耐, 许大全. 动态光合作用. 北京: 科学出版社, 1998. 139~152.
- [30] 陈德祥, 李意德, 骆士寿, 等. 短期 CO₂ 浓度升高对雨林树种盘壳栎光合特性的影响. *生态学报*, 2004, 24:1622~1628.
- [32] 陈德祥, 李意德, 骆士寿, 陈步峰, 林明献. 海南岛尖峰岭热带山地雨林下层乔木中华厚壳桂光合生理生态特性的研究. *林业科学研究*, 2003, 16(5):540~547.