

# 千岛湖次生林优势种植物光合特性 对不同光环境的响应\*

管 铭<sup>1,2</sup> 金则新<sup>1,2,\*</sup> 王 强<sup>1,2,3</sup> 李月灵<sup>1,2,3</sup> 左 威<sup>1,2,3</sup>

(<sup>1</sup>台州学院生态研究所,浙江台州 318000; <sup>2</sup>浙江省植物进化生态学与保护重点实验室,浙江台州 318000; <sup>3</sup>上海师范大学生命与环境科学学院,上海 200030)

**摘 要** 在林窗、林缘、林下3种自然光环境下,对千岛湖次生林优势种马尾松、苦槠、石栎和青冈栎在不同季节的光合作用日变化、光响应、CO<sub>2</sub>响应和叶绿素荧光参数进行比较,探讨优势种对光环境的适应及响应的差异,以期了解群落演替的内在机制。结果表明:在3种光环境下,马尾松、苦槠的日均净光合速率( $P_n$ )为夏季最高,石栎、青冈栎为秋季最高。在林窗、林缘中,年均最大净光合速率( $A_{max}$ )、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、暗呼吸速率( $R_d$ )均为马尾松最高,苦槠次之,青冈栎和石栎最低;林下生境中,青冈栎的年均 $A_{max}$ 、表观量子效率(AQY)最高,其次是石栎和苦槠,马尾松最低。3种生境中,马尾松的年均最大羧化速率( $V_{c,max}$ )、最大电子传递速率( $J_{max}$ )和磷酸丙糖利用率(TPU)均显著高于其他3种优势种。马尾松、苦槠4个季节的PSII最大光化学效率( $F_v/F_m$ )均为林窗最高,石栎、青冈栎为林下最高;马尾松、苦槠的 $F_v/F_m$ 最大值出现在夏季,石栎、青冈栎出现在秋季。马尾松、苦槠更适合生长于林窗等高光强生境中,而石栎、青冈栎在林下等低光强生境中生长较好。随着演替的进程,群落郁闭度增大,石栎和青冈栎将取代马尾松和苦槠成为群落演替顶极阶段的优势种。

**关键词** 千岛湖 光合特性 优势种 光环境 林窗

文章编号 1001-9332(2014)06-1615-08 中图分类号 Q948.1 文献标识码 A

**Response of photosynthesis traits of dominant plant species to different light regimes in the secondary forest in the area of Qiandao Lake, Zhejiang, China.** GUAN Ming<sup>1,2</sup>, JIN Ze-xin<sup>1,2</sup>, WANG Qiang<sup>1,2,3</sup>, LI Yue-lin<sup>1,2,3</sup>, ZUO Wei<sup>1,2,3</sup> (<sup>1</sup>Institute of Ecology, Taizhou University, Taizhou 318000, Zhejiang, China; <sup>2</sup>Zhejiang Province Key Laboratory of Plant Evolutionary Ecology and Conservation, Taizhou 318000, Zhejiang, China; <sup>3</sup>College of Life and Environmental Sciences, Shanghai Normal University, Shanghai 200030, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2014, 25(6): 1615-1622.

**Abstract:** To understand the mechanisms driving community succession in the secondary forest surrounding Qiandao Lake, Zhejiang, China, we investigated seasonal dynamics of the diurnal variations of net photosynthetic rates, their responses to both light and CO<sub>2</sub>, and chlorophyll fluorescence parameters of four dominant plant species, i. e., *Pinus massoniana*, *Castanopsis sclerophylla*, *Lithocarpus glaber* and *Cyclobalanopsis glauca* in three natural light habitats, i. e., gap, edge and understory. In the three different light regimes, the daily mean values of the net photosynthetic rate ( $P_n$ ) of *P. massoniana* and *C. sclerophylla* were significantly higher in summer than in the other seasons, while  $P_n$  of *L. glaber* and *C. glauca* was significantly higher in autumn than in the other seasons. In the forest gap and edge habitats, the annual mean values of the maximum net photosynthetic rate ( $A_{max}$ ), the light saturation point (LSP), light compensation point (LCP) and dark respiration rate ( $R_d$ ) of *P. massoniana* were the highest, followed by *C. sclerophylla*, and those of *L. glaber* and *C. glauca* were the lowest. In the understory habitat, the annual mean values of  $A_{max}$  and the apparent quantum yield (AQY) of *C. glauca* were the highest, followed by *L. glaber* and *C. sclerophylla*, and those of *P. massoniana* were the lowest. The annual mean values of the maximum

\* 浙江省自然科学基金项目(Y507660)和台州学院培育基金项目(2013PY21)资助。

\* \* 通讯作者. E-mail: jzx@tzc.edu.cn

2013-09-16 收稿 2014-03-28 接受。

rate of carboxylation ( $V_{c,max}$ ), maximum rate of electron transport ( $J_{max}$ ) and triose phosphate use rate (TPU) of *P. massoniana* were significantly higher than those of the other three plant species in the three different light regimes. During the four seasons, the photochemical maximum efficiency of PSII ( $F_v/F_m$ ) of *P. massoniana* and *C. sclerophylla* in the forest gap habitat was significantly higher, while those of *L. glaber* and *C. glauca* in the understory habitat were significantly higher than in the other light regimes. The maximum values of  $F_v/F_m$  of *P. massoniana* and *C. sclerophylla* were the highest in summer, and those of *L. glaber* and *C. glauca* were the highest in autumn. It suggested that *P. massoniana* and *C. sclerophylla* were more suitable for habitats with high light intensities such as forest gaps, and *L. glaber* and *C. glauca* were more suitable for habitats with low light intensities such as the understory. During ecological succession, *P. massoniana* and *C. sclerophylla* would withdraw from the community with the increasing canopy density, and *L. glaber* and *C. glauca* would be the dominant species in the climax community.

**Key words:** Qiandao Lake; photosynthesis trait; dominant species; light regime; canopy gap.

DOI:10.13287/j.1001-9332.20140415.008

光是植物生长、发育最重要的环境因子之一,因此一直被认为是植物群落特别是森林演替过程中促进物种替代的主要因子之一<sup>[1]</sup>.尤其在次生林演替过程中,光环境直接影响植物种间的相互替代<sup>[2-3]</sup>.此外,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都存在差异,而这种差异正是林木更新和植物群落演替的重要内在驱动力<sup>[4]</sup>.为了适应不同的光环境,植物一方面在形态上产生相应改变,如比叶面积(SLA)、比叶重(LMA)、枝倾角、常备叶数(standing leaf number)以及叶柄长度等方面<sup>[5-6]</sup>;另一方面,植物在叶绿素含量、光补偿点、光饱和点、暗呼吸、光合能力、PSII光合效率等光合生理生态特征上也发生相应变化<sup>[5,7-9]</sup>.因此,研究植物对不同光环境光能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.

由于人口的增加,对资源需求不断扩大,连片的森林遭到破坏,森林片段化导致森林外边缘增加,边缘效应对森林的影响程度加大<sup>[10]</sup>.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变化.即使在林内,由于林窗的存在,光资源的分布也是不均匀的<sup>[11]</sup>.除了空间上的变化外,随着演替的进程,林冠郁闭度逐渐增大,林下光强的降低将使植物面临遮阴的影响.20世纪80年代,美国植物生理生态学家Bazzaz等<sup>[2,12]</sup>提出,通过比较“优势种生理生态特性”的方法来研究从先锋群落到顶极群落演替的机理,生理生态成为研究植物群落演替的本质、揭示植物群落演替机理的新途径.很多生理生态学的研究集中于光合作用,这是因为光

合作用体现物种本身的生物学特性,是决定植物在群落中地位的重要因素<sup>[13]</sup>.因此,研究植物在林窗、林缘和林下3种自然光环境下的生理生态特性尤其是光合生理特性,可以在一定程度上解释植物演替的一些机制问题,对于林业可持续发展具有重要意义.

千岛湖是人工建坝形成的人工湖,蓄水之前,库区森林几乎破坏殆尽,形成大量次生裸地.后经封山育林并人工补植,这些次生裸地经过50年自然演替后形成了以马尾松(*Pinus massoniana*)为主要优势种的次生群落,是研究次生演替规律的理想场所<sup>[14]</sup>.目前,对千岛湖次生林植物光合特性与群落演替之间的关系研究较少.本研究对千岛湖次生林优势种马尾松、苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)、石栎(*Lithocarpus glabra*)、青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)在林窗、林缘和林下3种自然光环境中不同季节的光合作用日变化、光响应、CO<sub>2</sub>响应以及叶绿素荧光参数进行测定,探寻4种优势种对不同光环境的适应机制,以期在个体层次上,从生理生态的角度深入认识和理解千岛湖次生林的林木更新、群落动态与演替的内在机制,为亚热带地区退化生态系统的恢复和次生林的保护提供科学依据.

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于千岛湖姥山岛(29°11′—30°02′ N, 118°21′—119°20′ E),海拔108~350 m,位于中亚热带季风气候区北缘.年均温度17℃,≥10℃积温5410℃.1月气温最低,平均5℃,7月气温最高,平均28.9℃,无霜期263 d,年均降水量1430 mm,年雨日155 d,年均相对湿度76%.土壤主要有红壤和岩性土两大类.土层较薄,保水、保肥能力较差.群落

优势种为马尾松、苦槠、石栎和青冈栎<sup>[15]</sup>。

在千岛湖次生林内,经踏查,选取林窗、林缘和林下3块样地,林窗边缘与林缘的最近距离约200 m,林下距林缘约300 m。样地海拔200~220 m,坡向西南,坡度约40°。3个样地由于光照强度不同,导致气温、空气湿度等的差异。林窗近似椭圆形,面积1000 m<sup>2</sup>,周围乔木高12~18 m,少灌木,草本层较发达,高度约50 cm,盖度约30%。4种优势种个体数较多,位于林窗中央,近似全光环境,光照强度高、气温高、湿度低。林下生境是由高大乔木和浓密灌木构成的荫庇环境,树高约15 m,生境郁闭度为70%,光照强度和气温偏低,空气湿度较高。4种优势种个体数较少。林缘生境4种优势种个体数较多,多位于群落边缘,部分遮阴,群落郁闭度、光照强度、气温和空气湿度介于林窗和林下之间。各样地在研究期间均定期修剪,保持不同光环境的基本稳定。3个样地各环境因子的季节变化见表1。

## 1.2 研究方法

**1.2.1 净光合速率测定** 试验于2011年5月上旬(春季)、8月上旬(夏季)、11月上旬(秋季)和2012年2月中旬(冬季)晴朗的天气下进行。在3个样地中随机选取大小一致、树龄约8 a的马尾松、苦槠、石栎和青冈栎幼树各3株,植株高约1.5 m,且每种优势种的个体间间隔达10 m。选取植物冠层阳面健康成熟的功能叶测定。采用Li-6400XT便携式光合测定系统(LI-COR, Inc., USA)测定气体交换参数,从8:00—18:00(2月为6:00—16:00,8月为6:00—18:00),每隔2 h测定一次,每次连续测定2 d。每株测定3个样叶,每个样叶重复3次,结果取平均值。测定时保持叶片自然着生角度和方向不变,采用开放气路,以空气中CO<sub>2</sub>浓度为气源,测定叶片净光合

速率( $P_n$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )。

马尾松叶面积(二针一束)用以下公式计算<sup>[16]</sup>:

$$S = 0.5 \pi (d + 2d_1) L + 2dL$$

式中: $S$ 为叶面积; $d$ 为针叶平坦面的宽度; $d_1$ 为与平坦面垂直方向的厚度; $L$ 为针叶长度。

**1.2.2 光合-光响应曲线和CO<sub>2</sub>响应曲线测定及参数估算** 1) 光合-光响应:以测定光合日变化的植株为对象,利用Li-6400XT便携式光合作用系统测定叶片的 $P_n$ 。使用开放气路,空气流速为0.5 L·min<sup>-1</sup>,叶片温度25℃,叶室中相对湿度70%~75%,CO<sub>2</sub>浓度380  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。诱导光强约2000  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,诱导时间30 min。测定时光强由强到弱依次设定光量子通量密度(PFD)为:2000、1500、1200、1000、800、600、400、200、150、100、50、20、0  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,测定时每一光强下最小等待时间120 s,最大等待时间240 s。依据非直角双曲线模型<sup>[17]</sup>拟合 $P_n$ -PFD的曲线方程,并用Photosyn Assistant软件计算下列参数:最大净光合速率( $A_{\text{max}}$ )、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、表观量子效率(AQY)和暗呼吸速率( $R_d$ )。

2) CO<sub>2</sub>响应:光照强度设定采用光响应曲线计算的饱和光强,CO<sub>2</sub>浓度从高到低依次设为:1500、1200、1000、800、600、400、200、150、120、100、80、50  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ,测定时每一CO<sub>2</sub>浓度下最小等待时间120 s,最大等待时间300 s。采用Photosyn Assistant软件拟合CO<sub>2</sub>曲线,并计算出最大羧化速率( $V_{c \text{max}}$ )和最大电子传递速率( $J_{\text{max}}$ )<sup>[18]</sup>。

**1.2.3 叶绿素荧光参数的测定** 以测定光合日变化的植株为对象,选取与测定气体交换相同的叶片,测定叶绿素荧光参数。幼苗暗适应一个晚上后,在日出

表1 千岛湖次生林不同光环境下的环境因子

Table 1 Ecological factors in different light regimes in the secondary forest in the area of Qiandao Lake

环境参数 Environmental variable	生境 Habitat	冬季 Winter	春季 Spring	夏季 Summer	秋季 Autumn
光合有效辐射	I	320 ± 4Aa	704 ± 5Ba	1160 ± 12Ca	438 ± 3Da
PAR ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	II	169 ± 2Ab	436 ± 4Bb	450 ± 15Bb	182 ± 2Cb
	III	30 ± 1Ac	59 ± 9Bc	106 ± 7Cc	38 ± 1Ac
大气温度	I	13.64 ± 0.02Aa	33.35 ± 0.10Ba	37.74 ± 0.05Ca	19.50 ± 0.13Da
Air temperature (°C)	II	13.12 ± 0.00Aa	32.96 ± 0.02Ba	36.37 ± 0.05Ca	19.13 ± 0.09Da
	III	13.06 ± 0.02Aa	27.32 ± 0.06Bb	34.03 ± 0.07Cb	18.78 ± 0.07Da
相对湿度	I	33.12 ± 0.12Aa	36.65 ± 0.05Ba	44.47 ± 0.22Ca	38.77 ± 0.53Ba
Relative humidity (%)	II	34.91 ± 0.12Aa	53.83 ± 0.33Bb	52.05 ± 0.34Bb	41.74 ± 0.01Cb
	III	43.22 ± 0.07Ab	55.56 ± 0.17Bb	57.40 ± 0.17Bc	45.46 ± 0.07Ac

I: 林窗 Canopy gap; II: 林缘 Forest edge; III: 林下 Understory. 表中数据为日平均值 Data were daily mean values in the table. 不同小写字母表示生境间差异显著,不同大写字母表示季节间差异显著( $P < 0.05$ ) Different small letters indicated significant difference among habitats, and different capital letters indicated significant difference among seasons at 0.05 level. 下同 The same below.

前采用 OS-30P 便携式叶绿素荧光测定仪 (OPTI-Sciences, USA), 在叶片自然生长角度不变的情况下, 测定 4 种优势种植物的 PSII 最大光化学效率 ( $F_v/F_m$ ), 每株植物测定 3 个叶片, 每个样叶测定 1 次, 取平均值。

### 1.3 数据处理

采用 SPSS 16.0 软件对数据进行统计分析, 采用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 和最小显著差异法 (LSD) 比较不同数据组间的差异 ( $\alpha = 0.05$ )。图表中数据为平均值  $\pm$  标准差。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同光环境下优势种叶片日均净光合速率的季节变化

从表 2 可以看出, 在 4 个季节中, 4 种优势种的日均净光合速率 ( $P_n$ ) 均以林窗最高, 林缘次之, 林下最低, 并且差异显著。马尾松在林窗、林缘中的日均  $P_n$  为夏季 > 秋季 > 春季 > 冬季, 差异显著; 林下为夏季显著高于其他 3 个季节, 秋季次之, 显著高于冬季、春季。苦槠在林窗、林下的日均  $P_n$  为夏季显著高于其他 3 个季节, 其次为秋季、春季, 与冬季差异显著; 林缘为夏季 > 秋季 > 春季 > 冬季, 不同季节间差异显著。石栎在 3 种生境中的日均  $P_n$  为秋季显著高于其他 3 个季节。其中, 林窗中夏季次之, 与冬季无显著差异, 与春季差异显著; 林缘中冬季、夏季其次, 与春季差异显著; 林下为夏季次之, 显著高于冬季、春季。青冈栎在林窗、林下生境中的日均  $P_n$  为秋季 > 夏季 > 冬季 > 春季, 各季节间差异显著; 林缘为秋季显著高于其他 3 个季节, 夏季次之, 显著高于冬季、春季。可见, 马尾松和苦槠的日均  $P_n$  为夏季最高, 石栎和青冈栎为秋季最高, 且与其他 3 个季节差

异显著。

### 2.2 不同光环境下优势种年均光合-光响应参数比较

根据模型回归结果得到 3 种光环境下 4 种优势种在 4 个季节的光合-光响应参数。4 个季节的平均值即为优势种年均光合-光响应参数。从表 3 可以看出, 随着光强的减弱, 4 种优势种的年均光饱和点 (LSP)、光补偿点 (LCP) 和暗呼吸速率 ( $R_d$ ) 均呈下降趋势。其中, 年均 LSP 和 LCP 在 3 种光环境下均差异显著, 而年均  $R_d$  除林窗与林缘马尾松、林窗与林缘苦槠、林缘与林下苦槠无显著差异外, 其他均差异显著。相同光环境下, 优势种的年均 LSP 表现为马尾松 > 苦槠 > 石栎 > 青冈栎。其中, 在林窗中, 马尾松、苦槠显著高于石栎、青冈栎, 石栎高于青冈栎, 且差异显著; 林缘和林下生境中, 4 种优势种之间差异显著。3 种光环境下优势种的年均 LCP 均为马尾松最高, 林窗和林下为马尾松显著高于其他 3 种优势种, 苦槠次之, 显著高于石栎、青冈栎; 林缘为马尾松 > 苦槠 > 石栎 > 青冈栎, 各优势种间存在显著差异。优势种的年均  $R_d$  在 3 种光环境下均为马尾松 > 苦槠 > 石栎 > 青冈栎, 它们之间差异显著。

4 种优势种的年均最大光合速率 ( $A_{max}$ ) 为林窗 > 林缘 > 林下, 马尾松、苦槠和石栎在不同光环境间差异显著, 青冈栎在林窗中的年均  $A_{max}$  显著高于林缘、林下, 林缘次之, 与林下差异不显著。在林窗, 优势种的年均  $A_{max}$  为马尾松 > 苦槠 > 石栎 > 青冈栎, 它们之间差异显著。在林缘, 马尾松和苦槠显著高于石栎、青冈栎, 马尾松高于苦槠, 石栎高于青冈栎, 但差异均不显著。在林下, 青冈栎的年均  $A_{max}$  最高, 显著高于其他 3 种优势种, 石栎次之, 与苦槠差异不显

表 2 不同光环境下优势种叶片日均净光合速率的季节性变化

Table 2 Seasonal changes in daily mean value of net photosynthetic rate of the dominant species in different light regimes

物种 Species	生境 Habitat	冬季 Winter	春季 Spring	夏季 Summer	秋季 Autumn
马尾松 <i>P. massoniana</i>	I	3.11 $\pm$ 0.23Aa	3.82 $\pm$ 0.26Ba	9.46 $\pm$ 0.53Ca	6.81 $\pm$ 0.52Da
	II	1.77 $\pm$ 0.26Ab	2.40 $\pm$ 0.10Bb	6.33 $\pm$ 0.56Cb	3.18 $\pm$ 0.34Db
	III	0.47 $\pm$ 0.05Ac	0.52 $\pm$ 0.20Ac	1.03 $\pm$ 0.12Be	0.76 $\pm$ 0.09Cc
苦槠 <i>C. sclerophylla</i>	I	3.53 $\pm$ 0.38Aa	4.40 $\pm$ 0.35Ba	9.65 $\pm$ 0.60Ca	4.79 $\pm$ 0.23Ba
	II	1.80 $\pm$ 0.12Ab	2.24 $\pm$ 0.15Bb	4.36 $\pm$ 0.28Cb	3.33 $\pm$ 0.26Db
	III	0.35 $\pm$ 0.08Ac	0.67 $\pm$ 0.14Bc	1.06 $\pm$ 0.10Cc	0.82 $\pm$ 0.09Bc
石栎 <i>L. glabra</i>	I	1.72 $\pm$ 0.09ABa	1.61 $\pm$ 0.13Aa	2.49 $\pm$ 0.29BCa	7.27 $\pm$ 0.86Da
	II	1.60 $\pm$ 0.09Ab	1.11 $\pm$ 0.08Bb	1.87 $\pm$ 0.15Ab	6.34 $\pm$ 0.46Cb
	III	0.60 $\pm$ 0.07Ac	0.50 $\pm$ 0.09Ac	1.18 $\pm$ 0.09Bc	1.41 $\pm$ 0.19Cc
青冈栎 <i>C. glauca</i>	I	4.26 $\pm$ 0.28Aa	0.80 $\pm$ 0.12Ba	5.24 $\pm$ 0.60Ca	7.48 $\pm$ 0.56Da
	II	1.08 $\pm$ 0.12Ab	0.72 $\pm$ 0.09Ab	4.13 $\pm$ 0.26Bb	6.91 $\pm$ 0.67Cb
	III	0.81 $\pm$ 0.09Ac	0.47 $\pm$ 0.07Bc	1.25 $\pm$ 0.09Cc	1.57 $\pm$ 0.12Dc

表 3 不同光环境下优势种叶片年均光合-光响应参数

Table 3 Annual mean of parameters of light response curve of dominant species in different light regimes

光合参数 Photosynthetic parameter	生境 Habitat	物种 Species			
		马尾松 <i>P. massoniana</i>	苦槠 <i>C. sclerophylla</i>	石栎 <i>L. glabra</i>	青冈栎 <i>C. glauca</i>
光饱和点	I	1372 ± 40Aa	1282 ± 37Aa	852 ± 25Ba	688 ± 20Ca
LSP	II	855 ± 25Ab	722 ± 21Bb	644 ± 19Cb	454 ± 13Db
( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	III	515 ± 15Ac	472 ± 14Bc	374 ± 11Cc	294 ± 8Dc
光补偿点	I	18.75 ± 0.55Aa	13.00 ± 0.39Ba	10.88 ± 0.32Ca	9.75 ± 0.29Ca
LCP	II	12.75 ± 0.38Ab	9.75 ± 0.29Bb	7.25 ± 0.20Cb	6.00 ± 0.17Db
( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	III	7.99 ± 0.21Ac	6.00 ± 0.17Bc	5.00 ± 0.14Cc	5.00 ± 0.14Cc
最大净光合速率	I	17.40 ± 0.50Aa	12.96 ± 0.37Ba	11.39 ± 0.33Ca	8.93 ± 0.26Da
$A_{\text{max}}$	II	10.81 ± 0.31Ab	10.57 ± 0.31Ab	7.57 ± 0.22Bb	7.52 ± 0.22Bb
( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	III	5.63 ± 0.16Ac	6.03 ± 0.17ABc	6.45 ± 0.19Bc	7.12 ± 0.21Cb
暗呼吸速率	I	2.67 ± 0.08Aa	1.56 ± 0.05Ba	0.90 ± 0.03Ca	0.59 ± 0.02Da
$R_{\text{d}}$	II	2.47 ± 0.07Aa	1.43 ± 0.04Bab	0.81 ± 0.02Cb	0.51 ± 0.01Db
( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	III	2.19 ± 0.06Ab	1.34 ± 0.04Bb	0.63 ± 0.02Cc	0.37 ± 0.01Dc
表观量子效率	I	0.028 ± 0.001Aa	0.043 ± 0.001Ba	0.048 ± 0.001Ca	0.052 ± 0.002Da
AQY	II	0.039 ± 0.001Ab	0.070 ± 0.002Bb	0.078 ± 0.002Cb	0.091 ± 0.003Db
( $\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )	III	0.050 ± 0.001Ac	0.084 ± 0.002Bc	0.103 ± 0.003Cc	0.113 ± 0.003Dc

著,与马尾松差异显著。

4种优势种的年均表观量子效率(AQY)均以林下最高,林缘次之,林窗最低,它们之间差异均显著。3种光环境下优势种的年均AQY:青冈栎>石栎>苦槠>马尾松,且差异显著。

总之,在林窗、林缘中,年均 $A_{\text{max}}$ 、LSP、LCP、 $R_{\text{d}}$ 均为马尾松最高,苦槠次之,青冈栎、石栎较低;林下生境中,青冈栎的年均 $A_{\text{max}}$ 和AQY最高,其次是石栎、苦槠,马尾松最低。

### 2.3 不同光环境下优势种年均 $\text{CO}_2$ 响应参数比较

4种优势种的年均最大羧化速率( $V_{\text{c max}}$ )、最大电子传递速率( $J_{\text{max}}$ )和磷酸丙糖利用率(TPU)均为林窗>林缘>林下,且差异显著。3种光环境下优势种的年均 $V_{\text{c max}}$ 、 $J_{\text{max}}$ 、TPU均为马尾松>苦槠>石栎>青冈栎,其中,林窗、林缘中年均 $V_{\text{c max}}$ 为马尾松最高,与其他3种优势种差异显著,苦槠次之,显著高

于石栎和青冈栎;林下各优势种间存在显著差异。林窗中年均 $J_{\text{max}}$ 为马尾松显著高于其他3种优势种;林缘、林下为马尾松最高,显著高于其他3种优势种,苦槠次之,显著高于石栎和青冈栎。林窗中年均TPU为马尾松最高,显著高于其他3种优势种,其次为苦槠和石栎,与青冈栎差异显著;林缘、林下为4种优势种间差异显著。可见,在3种生境中,马尾松均具有最高的年均 $V_{\text{c max}}$ 、 $J_{\text{max}}$ 和TPU,且显著高于其他3种优势种。

### 2.4 不同光环境下优势种叶片叶绿素荧光参数的比较

从表5可以看出,马尾松、苦槠4个季节的 $F_{\text{v}}/F_{\text{m}}$ 均以林窗最高,林缘次之,林下最低,它们之间差异显著;石栎、青冈栎4个季节的 $F_{\text{v}}/F_{\text{m}}$ 均为林下>林缘>林窗,它们之间差异显著。马尾松在3种光环境下的 $F_{\text{v}}/F_{\text{m}}$ 为夏季显著高于其他3个季节,春季、

表 4 不同光环境下优势种叶片年均 $\text{CO}_2$ 响应参数Table 4 Annual mean of parameters of  $\text{CO}_2$  response curve of dominant species in different light regimes

光合参数 Photosynthetic parameter	生境 Habitat	物种 Species			
		马尾松 <i>P. massoniana</i>	苦槠 <i>C. sclerophylla</i>	石栎 <i>L. glabra</i>	青冈栎 <i>C. glauca</i>
最大羧化速率	I	85.84 ± 2.48Aa	46.17 ± 1.33Ba	40.72 ± 1.23Ca	39.92 ± 1.15Ca
$V_{\text{c max}}$	II	75.70 ± 2.19Ab	40.00 ± 1.15Bb	32.34 ± 0.93Cb	28.68 ± 0.83Cb
( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	III	54.15 ± 1.56Ac	31.16 ± 0.90Bc	22.99 ± 0.66Cc	19.54 ± 0.56Dc
最大电子传递速率	I	164.21 ± 8.21Aa	78.33 ± 3.92Ba	78.03 ± 3.90Ba	73.94 ± 3.70Ba
$J_{\text{max}}$	II	137.16 ± 6.86Ab	69.99 ± 3.50Bb	56.21 ± 2.81Cb	50.37 ± 2.52Cb
( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	III	94.34 ± 4.72Ac	56.55 ± 2.83Bc	42.29 ± 2.11Cc	36.95 ± 1.85Cc
磷酸丙糖利用率	I	13.92 ± 0.40Aa	8.25 ± 0.24Ba	7.96 ± 0.23Ba	5.87 ± 0.17Ca
TPU	II	10.20 ± 0.29Ab	7.22 ± 0.21Bb	5.32 ± 0.15Cb	4.47 ± 0.13Db
( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	III	7.21 ± 0.21Ac	6.07 ± 0.18Bc	4.34 ± 0.13Cc	3.29 ± 0.09Dc

表 5 不同光环境下优势种叶片  $F_v/F_m$  的季节变化  
Table 5 Seasonal changes in  $F_v/F_m$  of dominant species in different light regimes

物种 Species	生境 Habitat	冬季 Winter	春季 Spring	夏季 Summer	秋季 Autumn
马尾松 <i>P. massoniana</i>	I	0.733 ± 0.014Aa	0.804 ± 0.002Ba	0.825 ± 0.002Ca	0.805 ± 0.003Ba
	II	0.676 ± 0.004Ab	0.784 ± 0.002Bb	0.815 ± 0.002Cb	0.777 ± 0.007Bb
	III	0.527 ± 0.003Ac	0.712 ± 0.008Bc	0.748 ± 0.004Cc	0.705 ± 0.001Bc
苦槠 <i>C. sclerophylla</i>	I	0.643 ± 0.009Aa	0.786 ± 0.002Ba	0.814 ± 0.002Ca	0.794 ± 0.003Ba
	II	0.610 ± 0.004Ab	0.757 ± 0.003Bb	0.795 ± 0.004Cb	0.758 ± 0.009Bb
	III	0.586 ± 0.004Ac	0.695 ± 0.008Bc	0.777 ± 0.003Cc	0.714 ± 0.002Dc
石栎 <i>L. glabra</i>	I	0.482 ± 0.005Aa	0.765 ± 0.002Ba	0.774 ± 0.002Ba	0.790 ± 0.001Ca
	II	0.581 ± 0.007Ab	0.785 ± 0.002Bb	0.786 ± 0.003Bb	0.813 ± 0.002Cb
	III	0.707 ± 0.012Ac	0.802 ± 0.001Bc	0.812 ± 0.001Bc	0.838 ± 0.002Cc
青冈栎 <i>C. glauca</i>	I	0.588 ± 0.005Aa	0.744 ± 0.002Ba	0.756 ± 0.002Ca	0.782 ± 0.002Da
	II	0.705 ± 0.001Ab	0.766 ± 0.002Bb	0.795 ± 0.003Cb	0.806 ± 0.001Db
	III	0.780 ± 0.010Ac	0.807 ± 0.001Bc	0.815 ± 0.002Bc	0.856 ± 0.012Cc

秋季次之,显著高于冬季.苦槠在林窗、林缘的  $F_v/F_m$  为夏季最高,与其他 3 个季节差异显著,其次是春季、秋季,与冬季差异显著;林下为夏季 > 秋季 > 春季 > 冬季,它们之间差异显著.石栎在 3 种光环境下的  $F_v/F_m$  均为秋季最高,显著高于其他 3 个季节,其次是春季、夏季,冬季最低,与春季、夏季差异显著.青冈栎的  $F_v/F_m$  在林窗、林缘中为秋季 > 夏季 > 春季 > 冬季,各季节间差异显著;林下为秋季显著高于其他 3 个季节,其次为春季、夏季,与冬季差异显著.总之,马尾松和苦槠的  $F_v/F_m$  最大值出现在夏季,石栎和青冈栎出现在秋季;马尾松和苦槠 4 个季节的  $F_v/F_m$  为林窗最高,石栎和青冈栎为林下最高.

### 3 讨 论

#### 3.1 4 种优势种的光合特征对不同光环境的响应

一般来说,随着光照强度的增加,多数幼苗叶片的 LSP、LCP 和  $A_{max}$  升高,且通常阳生植物的  $A_{max}$  大于阴生植物<sup>[19]</sup>;AQY 则随着光照强度的增加而下降<sup>[20-21]</sup>.阳生树种幼苗在强光照下达到  $A_{max}$ ,而阴生树种幼苗在全光条件下的  $A_{max}$  反而比中等光照条件下低<sup>[22]</sup>.本研究中,4 种优势种年均 LCP、LSP、 $A_{max}$ 、 $R_d$ 、 $V_{c,max}$ 、 $J_{max}$  和 TPU 随着光强的减弱均呈现下降趋势,而 AQY 逐渐升高,体现了 4 种植物对不同光环境的生态适应性.其中,马尾松具有适应强光生长的生理机制,属于强阳性树种.首先,在林窗中,马尾松具有最高的年均 LCP、LSP、 $A_{max}$  和  $R_d$ ,为典型演替前期强阳性植物;其次,在林窗中马尾松具有最高的年均  $V_{c,max}$ 、 $J_{max}$  和 TPU,能充分利用光能进行碳同化,表明马尾松的光合机构对光能吸收、转化和利用具有明显的优势,是千岛湖次生裸地经过几十年

自然演替后能形成以先锋种马尾松为主要优势种的森林群落的重要原因.马尾松年均 LSP、 $A_{max}$  较高,表明马尾松耐强光,在强光生境中有较多的光合积累;但年均 LCP、 $R_d$  较高,年均 AQY 较低,表明马尾松不耐阴,对弱光的利用能力差,光能利用效率明显降低,且消耗较多的同化产物,在郁闭的环境中马尾松幼苗经常处于 LCP 之下而处于“饥饿”状态,难以存活而被淘汰.随着先锋树种马尾松的生长,原先裸露的空地被针叶树覆盖,森林群落中光环境发生了变化,阳生性阔叶树种苦槠开始出现.苦槠的年均 LSP、LCP、 $A_{max}$  和  $R_d$  低于马尾松,对强光的利用能力下降,而在低光下的光能利用率提高,有利于其充分利用群落内较低的光强来进行光合作用,低 LCP 是植物对低光环境做出的适应性反应<sup>[23]</sup>.随着千岛湖次生林的生长发育,群落的阴蔽度进一步增加,光强更低.这时耐阴性较强的树种石栎、青冈栎可能取代阳生性的马尾松、苦槠,最终发展成为顶级群落.石栎和青冈栎能够成为顶级群落的优势树种主要在于它们对低光强的适应性.林下,青冈栎年均 LCP、LSP、 $R_d$  最低,而年均  $A_{max}$ 、AQY 最高,表现出在弱光环境中具有更强的竞争力,对林下生存的适应性更高.这与以往研究结果一致<sup>[24-26]</sup>.林下石栎幼苗具有较低的年均 LCP、LSP、 $R_d$  和较高的年均  $A_{max}$ 、AQY,表现出较强的耐阴性.

#### 3.2 4 种优势种的荧光参数对不同光环境的响应

叶绿素荧光与光合作用效率密切相关,任何环境因素对光合作用的影响都可以通过叶绿素荧光反映出来,因此,可以通过叶绿素荧光诊断光合机构运转状况,分析估计光合机构的光合能力<sup>[27]</sup>. $F_v/F_m$  是暗适应状态下 PSII 潜在的量子产量,是植物健康状况的指示器<sup>[28]</sup>.研究表明,在非胁迫环境条件下,植

物暗适应后的  $F_v/F_m$  值变化极小, 通常在 0.8 以上, 表现出稳定的特点<sup>[29]</sup>. 但在胁迫条件下, 该参数明显降低, 比值越低说明其胁迫程度越高<sup>[30]</sup>. 一般情况下, 植物在白天受环境胁迫之后, 在晚上有一个恢复的过程, 经过一个晚上的暗适应, 黎明时值最高. 黎明的值比正常情况下低, 说明植物正遭受长期的光抑制<sup>[31]</sup>. 因此, 比较 4 种优势种幼苗凌晨的  $F_v/F_m$  可作为是否发生长期光抑制的指标<sup>[32]</sup>. 本研究中, 林窗中马尾松和苦槠叶片凌晨的  $F_v/F_m$  显著高于林缘、林下, 且马尾松在春季、夏季、秋季的  $F_v/F_m$  以及苦槠在夏季的  $F_v/F_m > 0.8$ , 说明马尾松、苦槠的光系统没有受到不可恢复的伤害, 表现出对林窗强光生境一定的适应性; 林下石栎和青冈栎叶片凌晨的  $F_v/F_m$  显著高于林缘、林窗, 且在春季、夏季、秋季的  $F_v/F_m > 0.8$ , 表明石栎、青冈栎此时的光反应中心的内禀光能转化效率高, 适应林下荫庇的弱光环境, 在林下利用光的能力更强, 生长更好. 而林窗、林缘中石栎和青冈栎叶片凌晨的  $F_v/F_m$  显著低于林下测定值, 且  $< 0.8$ , 它们在林窗、林缘中所吸收的光能超出了其利用和热耗散的能力限度而产生了光抑制, 从而不利于自身的生长.

### 3.3 4 种优势种的光合参数对不同光环境的季节响应

以往研究表明, 处于不同演替阶段的物种, 其生理生态特性以及对环境的适应性有很大差别, 使得物种更替现象经常发生, 从而保证演替能够顺利进行<sup>[33]</sup>. 在千岛湖次生林 3 种光环境中, 马尾松和苦槠的日均  $P_n$ 、 $F_v/F_m$  夏季最高, 而石栎、青冈栎的日均  $P_n$ 、 $F_v/F_m$  秋季最高. 综合分析地区气候特点和 4 种优势种的光合特性, 夏季是阳性树种马尾松和苦槠光合生产的最适季节, 它们的日均  $P_n$  最高, 且此时高光强、高温等多种环境因子对马尾松和苦槠的 PS II 反应中心的光化学效率无显著影响, 它们没有受到明显的光抑制, 能高效利用夏季高光照合成自身发展的物质. 秋季是耐阴性较强树种石栎和青冈栎光合生产的最适季节, 此时它们的叶片已完全发育成熟, 温度、光照等条件适宜, 日均  $P_n$  和  $F_v/F_m$  可达全年最高. 从这 4 种优势种适应不同光环境的策略可以看出, 4 种优势种日均  $P_n$  和  $F_v/F_m$  的季节变化趋势的种间差异是环境条件和植物体自身生长节律共同作用的结果. 正是由于优势种间这种光合生理生态特性的差异, 才使得群落演替能够顺利进行.

## 4 结 论

在千岛湖次生林中, 各优势树种对光资源的争

夺成为影响群落演替进程的重要因素. 植物的综合光合生理生态特性是决定千岛湖次生林优势树种能否在群落中继续占据优势地位的重要因素. 马尾松是强阳性树种, 在光照强度充足的群落中, 其物质积累能力较强, 生长较快, 因而在演替的前期是绝对优势种. 一旦其他耐阴种类成长起来, 马尾松受到它们的遮蔽, 其呼吸速率较高而光合速率降低, 物质积累速度降低, 随着群落的演替而被其他常绿阔叶树种取代, 以致于在群落演替过程中逐渐消失. 苦槠为阳性树种, 在群落演替的前期其光合速率较高, 不会受到明显地抑制现象. 但随着群落的发育和演替, 易受到耐阴树种的压抑, 表现为呼吸速率较高而光合速率较低, 呈逐渐退出群落的趋势. 石栎和青冈栎在林下等低光环境下有较高的年均 AQY 和  $A_{max}$ , 表明它们有充分利用低光的潜力, 可以在林下等弱光区良好生长, 将成为群落演替顶极阶段的优势种.

## 参考文献

- [1] MacArthur RH, Connell JH. The Biology of Populations. New York: John Wiley and Sons, 1966: 200
- [2] Bazzaz FA. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1979, **10**: 351–371
- [3] Yang X-B (杨小波), Wang B-S (王伯荪). The comparative study on photo-plasticity of the dominant species seedlings of secondary forest succession. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 1999, **16**(3): 304–309 (in Chinese)
- [4] Hamerlync EP, Knapp AK. Leaf-level responses to light and temperature in two co-occurring *Quercus* (Fagaceae) species: Implications for tree distribution patterns. *Forest Ecology and Management*, 1994, **68**: 149–159
- [5] Osada N, Takeda H, Kitajima K, et al. Functional correlates of leaf demographic response to gap release in saplings of a shade-tolerant tree, *Elaterio spermumtupos*. *Oecologia*, 2003, **137**: 181–187
- [6] Malavasi UC, Malavasi MM. Leaf characteristics and chlorophyll concentration of *Schyzolobium parahybum* and *Hymenaea stibocarpa* seedlings grown in different light regimes. *Tree Physiology*, 2001, **21**: 701–703
- [7] Krause GH, Koroleva OY, Dalling JW, et al. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. *Plant, Cell and Environment*, 2001, **24**: 1345–1352
- [8] Koike T, Kitao M, Maruyama Y, et al. Leaf morphology and photosynthetic adjustments among deciduous broad-leaved trees within the vertical canopy profile. *Tree Physiology*, 2001, **21**: 951–958
- [9] Miller RE, Gleadow RM, Woodrow IE. Cyanogenesis in tropical *Prunus turneriana*: Characterization variation and response to low light. *Functional Plant Biology*, 2004, **31**: 491–503

- [10] Zhang Y-P (张一平), Ma Y-X (马友鑫), Liu Y-H (刘玉洪), *et al.* Thermodynamic characteristics on different thermal active surfaces near edge of ever-green broad-leaved forest of Ailao Mountain. *Chinese Journal of Ecology* (生态学报), 2003, **22**(2): 74 - 79 (in Chinese)
- [11] Leakey ADB, Press MC, Scholes JD. Patterns of dynamic irradiance affect the photosynthetic capacity and growth of dipterocarp tree seedlings. *Oecologia*, 2003, **135**: 184 - 193
- [12] Bazzaz FA, Carlson RW. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia*, 1982, **54**: 313 - 316
- [13] Chang J (常杰), Ge Y (葛滢), Chen Z-H (陈增鸿), *et al.* Characteristics of the leaf net photosynthesis of the evergreen broad-leaved forest dominated by *Quercus glaber* and their significance in coenology. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 1999, **23**(5): 393 - 400 (in Chinese)
- [14] Yu S-Q (余树全), Li C-H (李翠环), Jiang L-Y (姜礼元), *et al.* Community ecology of secondary vegetation in Qiandao Lake, Zhejiang Province. *Journal of Zhejiang Forestry College* (浙江林学院学报), 2002, **19**(2): 138 - 142 (in Chinese)
- [15] Xiong N (熊能), Jin Z-X (金则新), Gu J-J (顾婧婧), *et al.* Population structure and distribution pattern of dominant tree species in a secondary forest on Laosan Island of Qiandao Lake Region. *Chinese Journal of Ecology* (生态学报), 2010, **29**(5): 847 - 854 (in Chinese)
- [16] Li X-R (李轩然), Liu Q-J (刘琪璟), Cai Z (蔡哲), *et al.* Leaf area index measurement of *Pinus elliotii* plantation. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2006, **26**(12): 4099 - 4105 (in Chinese)
- [17] Farquhar GD, Caemmerer SV, Berry JA. Models of photosynthesis. *Plant Physiology*, 2001, **125**: 42 - 45
- [18] Long SP, Bernacchi CJ. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. *Journal of Experimental Botany*, 2003, **392**: 2393 - 2401
- [19] Guo X-R (郭晓荣), Cao K-F (曹坤芳), Xu Z-F (许再富). Response of photosynthesis and antioxygenic enzymes in seedlings of three tropical forest tree species to different light environments. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2004, **15**(3): 377 - 381 (in Chinese)
- [20] Cai Z-Q (蔡志全), Cao K-F (曹坤芳), Feng Y-L (冯玉龙), *et al.* Acclimation of foliar photosynthetic apparatus of three tropical woody species to growth irradiance. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2003, **14**(4): 493 - 496 (in Chinese)
- [21] Welander NT, Ottosson B. The influence of shading on growth and morphology in seedlings of *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. *Forest Ecology and Management*, 1998, **107**: 117 - 126
- [22] Valladares F, José MC, Ismael A, *et al.* The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees*, 2002, **16**: 395 - 403
- [23] Feng Y-L (冯玉龙), Cao K-F (曹坤芳), Feng Z-L (冯志立), *et al.* Acclimation of lamina mass per unit area, photosynthetic characteristics and dark respiration to growth light regimes in four tropical rainforest species. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2002, **22**(6): 901 - 910 (in Chinese)
- [24] Ding S-Y (丁圣彦), Song Y-C (宋永昌). The comparison of photosynthesis physico-ecology of evergreen broad-leaved forest of Tiantong National Forest Park in Zhejiang Province, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 1999, **19**(3): 318 - 323 (in Chinese)
- [25] Ding S-Y (丁圣彦), Song Y-C (宋永昌). Study on the synecological characteristics of the early successional stage of an evergreen broadleaved forest on Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 1999, **23**(2): 97 - 107 (in Chinese)
- [26] Da L-J (达良俊), Yang Y-C (杨永川), Song Y-C (宋永昌). Population structure and regeneration types of dominant species in an evergreen broad leaved forest in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, Eastern China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2004, **28**(3): 376 - 384 (in Chinese)
- [27] Zhao P (赵平), Sun G-C (孙谷畴), Zeng X-P (曾小平). Photosynthetic rates and partitioning of absorbed light energy in leaves of subtropical broad-leaf trees under moderately high-temperature. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2008, **32**(2): 413 - 423 (in Chinese)
- [28] Butler WL, Kitajima M. Fluorescence quenching in photo-system II of chloroplasts. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1975, **376**: 116 - 125
- [29] Maxwell K, Johnson GN. Chlorophyll fluorescence: A practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 2000, **51**: 659 - 668
- [30] Björkman O, Demmig B. Photon yield of O<sub>2</sub> evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 1987, **170**: 489 - 504
- [31] Krause GH, Koroleva OY, Dalling JW, *et al.* Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. *Plant, Cell and Environment*, 2001, **24**: 1345 - 1352
- [32] Arous JL, Hogan KP. Leaf structure and patterns of photo-inhibition in two neotropical palms in clearings and forest understory during the dry season. *American Journal of Botany*, 1994, **81**: 726 - 738
- [33] Li Q-K (李庆康), Ma K-P (马克平). Advances in plant succession ecophysiology. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2002, **26**(suppl.): 9 - 19 (in Chinese)

作者简介 管铭男, 1985年生, 硕士研究生. 主要从事植物生理生态研究. E-mail: guanming8812345@sina.com

责任编辑 孙菊