

滇青冈幼苗的光合和生长对不同生长光强的适应

曹建新^{1,2}, 张光飞¹, 张磊¹, 李秀华¹, 苏文华^{1*}

(1. 云南大学生态学与地植物学研究所, 昆明 650091; 2. 云南省林业科学院, 昆明 650204)

摘要: 研究了3种光强(全日照的80%、20%和2%)下生长的滇青冈幼苗的光合—光强响应和生长状况。结果表明:3种光强生境滇青冈幼苗光饱和点和最大净光合速率没有显著差异,20%和2%生长光强下光补偿点显著低于80%生长光强。3种光强生境幼苗的光合饱和点在400~450 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右,光补偿点也很低(6~10 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),表现出阴生植物的特征。但滇青冈幼苗较强的耐荫能力,是以牺牲生长为代价的。在2%的弱光生境中滇青冈幼苗比叶重显著降低,单位面积和单位干重叶绿素含量均显著增多,具有利用较强辐射的潜力,一旦林窗出现就可以利用增加的辐射提高光合速率,及时进入快速高生长。

关键词: 滇青冈; 光合; 适应

中图分类号: Q945 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2008)01-0126-04

Acclimation of photosynthesis and growth to different growth light conditions for seedlings of *Cyclobalanopsis glaucooides*

CAO Jian-Xin^{1,2}, ZANG Guang-Fei¹, ZHANG Lei¹,
LI Xiu-Hua¹, SU Wen-Hua^{1*}

(1. *Institute of Ecology and Geobotany, Yunnan University, Kunming 650091, China;*
2. *Yunnan Academy of Forestry, Kunming 650204, China*)

Abstract: The response of net photosynthetic rate (Pn) to photon flux density (PFD) and the growth condition for seedlings of *Cyclobalanopsis glaucooides* grown under three irradiance levels(80%, 20% and 2% full-light) were examined in this paper. The results showed that, there was no significant differences of the light saturation point(LSP) and the Max. net photosynthetic rate among three irradiance levels, the light compensation point (LCP) in seedlings grown under 20% and 2% full-light were decreased significantly compared with 80%. The LSP were all about 400~450 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ and the LCP were about 6~10 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ in seedlings grown in three light levels, exhibited a characteristic of shade plant. Seedlings of *C. glaucooides* had a strong ability of shade-tolerance, but this adaptability is at the cost of its' reduction of growth rate and dry mass accumulation. The leaf mass per unit area (LMA) decreased and the chlorophyll content increased significantly in seedlings grown under 2% full-light, showed a great capability to taking use of high irradiance, they could grow quickly when canopy formed.

Key words: *Cyclobalanopsis glaucooides*; photosynthesis; acclimation

滇青冈(*Cyclobalanopsis glaucooides*)是云南滇中高原亚热带顶级群落半湿润常绿阔叶林的优势树种之一,曾经广泛分布在滇中地区的土山和石灰岩

山地(金振洲等,1979,1998)。由于人类活动原生森林已基本被破坏,仅在几个庙宇附近保留下来。野外调查发现,滇青冈林下也很难见到实生苗。种子

收稿日期: 2006-06-14 修回日期: 2006-12-04

基金项目: 云南省“十五”科技攻关项目(2001NG54)[Supported by Yunnan“Tenth Five-year”Key Project of Science and Technology(2001NG54)]

作者简介: 曹建新(1981-),男,云南大姚县人,硕士生,主要从事植物生理生态学研究。

* 通讯作者(Author for correspondence, E-mail: whsu@ynu.edu.cn)

更新不良是栎类森林普遍存在的现象(Watt, 1919; Thadam 等, 1995; Gardiner 等, 1998)。栎类森林种子更新失败的原因是多方面, 如种子和幼苗被昆虫和动物捕食、腐烂外, 林下光照不足等都是重要原因(Watt, 1919; McGee, 1975; Crow, 1988; Lorimer 等, 1994; Le Duc 等, 1998; Li 等, 2003)。滇青冈为常绿阔叶树种, 原生林灌木草本发达, 林下光照较弱。但林下弱光环境是否影响滇青冈幼苗生长尚不清楚。本文通过对不同光强下生长的滇青冈幼苗的光合生理及生长对比实验研究, 了解滇青冈幼苗生长对光照条件的需求规律, 探讨滇青冈林种子更新的条件, 为现有滇青冈林的保护和管理提供科学依据, 为滇青冈林的恢复重建提供光合生理依据。

1 材料与方 法

1.1 实验材料与处理

于 2003 年秋季从昆明西山采集滇青冈种子, 带回实验室用同一规格的花盆播种育苗。出苗后选择大小一致的幼苗, 随机分为 3 组(每组 10~20 盆), 用黑色尼龙网遮阳, 使 3 个处理相对光强(relative irradiance, RI)分别为 80%、20%、2%(太阳光为 100%), 分别代表裸地、林窗、林下光照强度。3 个处理水肥及病虫管理措施一致。到 2005 年 7~8 月对其两年生幼苗进行测定。

1.2 测定方法

测定前持续浇水 1 周, 以保持土壤水分充足。用 Li-6400 光合测定仪测定植株上部完全展开叶片的净光合速率(Pn)、气孔导度(Cond)、胞间 CO₂ 浓度(Ci), 由弱到强依次设定光量子通量密度(PFD)为: 0, 5, 10, 20, 100, 500, 1 000, 1 500, 2 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 测定前植株叶片在自然光下诱导 30 min, 测定时每一光强下停留 3 min 左右, 待其稳定后自动记录。每处理测定 3 片叶(3 株, 每株 1 片), 每片叶每光强下记录 20 个测量值(每隔 3 s 测量 1 次)。以 PFD 为横坐标, Pn 为纵坐标绘制光合作用光响应曲线, 依据 Bassman 和 Zwie 的方法(1991)拟合 Pn-PFD 的曲线方程: $P_n = P_{\max}(1 - C_0 e^{-\alpha \text{PFD}/P_{\max}})$ 。

P_{\max} 为最大净光合速率, α 为弱光光量子利用效率, C_0 为度量弱光下净光合速率趋于 0 的指标。通过适合性检验, 若拟合效果良好, 则可用下式计算光补偿点(LCP): $\text{LCP} = P_{\max} \ln(C_0) / \alpha$ 。

假定 Pn 达到 P_{\max} 的 99% 时的 PFD 为光饱和

点(LSP), 则: $\text{LSP} = P_{\max} \ln(100C_0) / \alpha$ 。

叶绿素含量的测定参照 Arnon 的方法(1949)测定。选择植株不同部位成熟叶片, 用 Li-cor 3000 测叶面积后烘干(120 °C 处理 30 min, 80 °C 烘干 24 h)测定干重, 计算比叶重(LMA, 单位面积干重)。测定树苗基径、株高、侧枝数、叶片数, 分器官测定干重, 计算冠根比(地上部分生物量/根生物量, C/R)。数据使用 SPSS 统计软件进行统计分析。

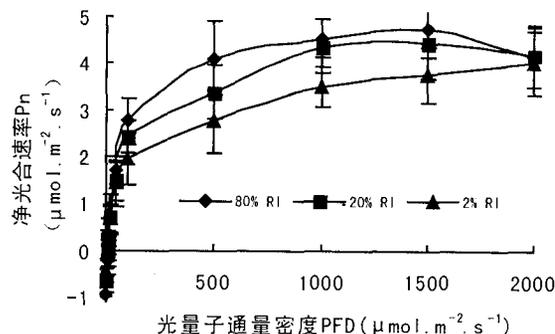


图 1 不同生长光强叶片光合作用的光响应曲线
Fig. 1 Response of net photosynthetic rate (Pn) to photon flux density (PFD) for seedlings of *Cyclobalanopsis glaucooides* grown under different irradiance

表 1 三种生长光强下幼苗叶片光合特性
Table 1 Leaf photosynthetic characteristics for seedlings of *Cyclobalanopsis glaucooides* grown under three light levels

| 相对光强 Relative irradiance (%) | 光补偿点 Light compensation point($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) | 光饱和点 Light saturation point($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) | 最大净光合速率 Max. net photosynthetic rate($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) |
|---------------------------------------|---|--|--|
| 80 | 10.54 ± 1.56a | 404.03 ± 134.79a | 4.42 ± 0.44a |
| 20 | 6.88 ± 3.22b | 456.71 ± 123.82a | 4.10 ± 0.59a |
| 2 | 5.88 ± 2.79b | 420.51 ± 64.01a | 3.66 ± 0.44a |

注: 数据为平均值 ± 标准误, 字母不同表示差异显著 ($P < 0.05$)。
Note: Data were means \pm SE. Different letters indicate significant differences among three light levels ($P < 0.05$).

2 结果与分析

2.1 生长环境光强对叶片光合特征的影响

生长在不同光照条件下滇青冈幼苗叶片对光照强度变化的响应方式相似(图 1), 光饱和点和最大净光合速率没有显著差异, 只是 20% 和 2% 生长光强下光补偿点低于 80% 生长光强(表 1)。3 种光强生境幼苗的光合饱和点在 400~450 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右, 表现出阴生植物的特征。它们的光合饱和

点约是本地最大光强的 20%，但光强高于饱和光强直至增加到 $2\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，净光合速率并没有显著下降(图 1)。

与 80% 和 20% 光强生境相比，2% 弱光生境中的滇青冈幼苗并没有降低光合能力。这与热带森林的顶级树种绒毛番龙眼 (*Pometia tomentosa*)、滇南厚壳 (*Calophyllum polyanthum*) 和下层耐荫树种玉蕊 (*Barringtonia macrostachya*) 幼苗的表现相同(冯玉龙等, 2002; 王博轶等, 2005)，而与先锋树种山黄麻 (*Trema orientalis*)、团花树 (*Anthocephalus chinensis*) 和一些需强光的植物不同 (Kitao 等, 2000; Warren 等, 2001; 冯玉龙等, 2002; 王博轶等, 2005)。

从光响应曲线的特征看，滇青冈幼苗具有一定的耐荫能力。但生长在 2% 光强生境中，幼苗光合作用处于光饥饿状态，光合积累非常有限。80% 和

20% 光强生境下，幼苗叶片的光合能力可得到较好的发挥。

2.2 生长光强对植物叶片比叶重和叶绿素含量的影响

随着生长光强减弱，滇青冈幼苗叶片的比叶重减小。2% 生长光强下比叶重显著降低(表 2)，叶片变薄，单位干重叶面积增大。与厚叶片相比，可有相同的光量子捕获面积却减少了呼吸消耗，利于植株在弱光下生长(冯玉龙等, 2002)。

2% 生长光强下不仅单位重量叶绿素含量高于 80% 和 20% 生境光强，而且单位面积叶绿素含量也高于强光生境的。单位重量叶绿素含量与 Boardman(1977) 总结的强光和弱光生境中的变化一致，而单位面积叶片叶绿素含量的变化规律不一致，与冯玉龙等(2002)的结果相似。叶片单位面积的叶绿素含量较高，有利于当生境光照增强时能够及时充分利用光能。弱光生境滇青冈叶片单位面积有较高

表 2 三种生长光强下幼苗叶片比叶重、叶绿素含量和叶绿素 a/b 值

Table 2 Lamina mass per unit area(LMA), Lamina area based Chlorophyll content(Chl. A), Lamina mass based Chlorophyll content(Chl. M) and Chlorophyll a/b ratio(Chl. a/b) for seedlings grown under three light level

| 相对光强 Relative irradiance (%) | 比叶重 Lamina mass per unit area($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) | 单位面积叶绿素含量 Lamina area based Chl. content($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) | 单位干重叶绿素含量 Lamina mass based Chl. content($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) | 叶绿素 a/b 比值 Chl. a/b ratio |
|------------------------------------|---|--|---|------------------------------|
| 80 | $92.34\pm 12.60\text{a}$ | $0.492\pm 0.085\text{b}$ | $0.212\pm 0.037\text{b}$ | $3.03\pm 0.52\text{a}$ |
| 20 | $70.36\pm 4.09\text{a}$ | $0.671\pm 0.061\text{b}$ | $0.209\pm 0.019\text{b}$ | $3.12\pm 0.43\text{a}$ |
| 2 | $45.71\pm 10.53\text{b}$ | $0.937\pm 0.172\text{a}$ | $0.285\pm 0.052\text{a}$ | $2.99\pm 0.49\text{a}$ |

的叶绿素含量，因此仍表现出较高光合能力(表 1)。

3 种光强下生长的幼苗 chl a/b 比值没有显著差异，弱光下生长的幼苗并没有明显的增加叶绿素 b 含量以适应林下弱光环境中相对较多的蓝色光。

表 3 三种生长光强下幼苗茎、枝和叶特征度量的测定值

Table 3 Stem, shoot and leaf measurements for seedlings grown under three light levels

| 相对光强 Relative irradiance (%) | 基径(cm) Basal diameter | 株高(cm) Plant height | 侧枝数 Branch number per plant | 叶片数 Leaf number per plant |
|------------------------------------|-----------------------------|---------------------------|--------------------------------------|---------------------------------|
| 80 | $0.508\pm 0.115\text{a}$ | $32.10\pm 4.45\text{a}$ | $5.0\pm 3.2\text{a}$ | $36.2\pm 15.7\text{a}$ |
| 20 | $0.500\pm 0.115\text{a}$ | $44.09\pm 8.70\text{b}$ | $1.2\pm 1.2\text{b}$ | $18.0\pm 4.8\text{b}$ |
| 2 | $0.174\pm 0.017\text{b}$ | $14.43\pm 1.89\text{c}$ | 0c | $3.6\pm 1.1\text{c}$ |

2.3 幼苗基径、株高及侧枝数、叶片数

滇青冈有较强的耐荫能力，种子萌发后在 2% 光强的较低光强生境可存活较长时间。2% 生长光强下植株矮小，平均株高和地径都只有 20% 光强生境的约 30%。植株没有侧枝，叶片数量少(表 3)，而且第 2 年后高度基本没有增加(数据未列出)，可见

滇青冈幼苗在林下弱光环境中生长受到显著抑制。80% 强光环境下植株侧枝数和叶片数最多，但其高生长与 20% 光强生境相比有所下降，强光下高生长受到抑制。与 80% 光强生境相比，20% 光强生境的植株叶片数和侧枝数减少，但高度增加。植株高度分别是 80% 和 2% 光强生境的约 1.4 倍和 3 倍。实验结果表明，在小林窗等中等光强下，滇青冈可表现出最大的高生长竞争能力。滇青冈幼苗在强光生境株高有所下降，这与先锋树种旱冬瓜 (*Anulus nepalensis*) 和马尾松 (*Pinus massoniana*) 在全光照条件下生长高度最大的情况不同(温达志等, 1999; 苏文华等, 2003)。

2.4 生物量及其器官中的干物质分配

3 种光强中，80% 和 20% 光强生境中植株的根、茎、叶及总生物量没有明显差异(表 4)。生境光照高于饱和光强后，光合作用的光能利用效率下降。因此尽管光量子数量增加，植株生物量积累并不增加。80% 和 20% 光强生境中植株茎和枝的生物量差异不明显，但 20% 光强生境中植株的高度显著大

于 80% 光强生境。主要原因是强光生境植株侧枝较多,一部分生物量被分配到侧枝,高生长投入减少。2% 弱光生境下各器官的干重及总重显著降低,甚至不到 80% 或 20% 两种光强的 5%,生长受到光照不足的制约(表 4)。

生境光照强度不同影响植株干物质产量的分

配。随着光强增加,C/R 比值减小,物质分配偏向养分和水分的主要吸收器官——根系。80% 和 20% 光强生境的 C/R 比值只是 2% 光强的约一半。生境光照减弱,物质分配偏向光合器官:80%、20%、2% 生长光强下叶生物量占总重的百分比依次为 31.37%、36.70%、50.31%。

表 4 3 种生长光强下幼苗生物量(g plant⁻¹)及冠根比

Table 4 Dry mass(g plant⁻¹)and C/R ratio for seedlings grown under three light levels

| 相对光强(%) Relative irradiance | 叶 Leaf | 茎和枝 Stem and branch | 根 Root | 总和 Total | 冠根比(C/R) Crown-root ratio |
|--------------------------------|--------------|------------------------|--------------|--------------|------------------------------|
| 80 | 3.000±1.655a | 2.104±1.082a | 4.323±2.158a | 9.427±4.874a | 1.16±0.11a |
| 20 | 2.789±0.835a | 2.223±1.137a | 3.021±1.552a | 8.041±3.509a | 1.57±0.43a |
| 2 | 0.181±0.026b | 0.094±0.018b | 0.087±0.024b | 0.362±0.059b | 3.30±0.60b |

3 结论与讨论

除光合补偿点,不同光强生境的滇青冈幼苗的光合特征基本相同。光合饱和点约为全光照的四分之一,与阴生植物的相当,表现出一定的耐荫能力。阴生环境生长的幼苗尽管光合补偿点降低,叶绿素含量增加,但叶绿素 b 的含量不增加,将导致幼苗不能很好地利用林下的散射光。

滇青冈幼苗高生长和生物量积累对生境光强的需求,不同于阴生植物,也不同于先锋树种。作为演替后期顶级树种,滇青冈幼苗对生境光照强度变化有较大的耐受幅度。既可生长在只有全光照的 2% 的弱光生境中,在几乎完全裸露的强光生境也能生存。但其幼苗不能有效地利用林下光谱,光合作用处于饥饿制约生长,而全光照对其高生长和生物量积累有明显的抑制作用,只有在适当的遮荫生境才表现出最大的高生长和较高的生物量积累。在小林窗和针叶林地,滇青冈幼苗才会有较好的高生长表现,具有最大的竞争能力。

滇青冈的幼苗表现出较强耐荫能力,但在与林下相当的弱光生境,滇青冈幼苗生长缓慢,甚至停止生长,表现出奥斯卡综合症(Oskars)的特征(Silvertown, 1982),其耐荫能力是以牺牲生长为代价的。但这些生长在弱光生境的幼苗与生长在适宜光强生境的相比,没有显著降低其净光合速率。它们仍保持利用较强光照的能力,处于随时可吸收和利用大量光量子的等待状态。一旦林窗出现光照增强就可以利用增加的光量子提高光合速率,及时进入快速高生长。这一光合生理特性对于其在群落中保持长

期优势,维持顶级群落的稳定具有重要意义。

从实验中滇青冈幼苗表现出的较强耐荫能力来看,其种子在林下萌发后应该可存活较长时间。天然林中见不到种子苗,不大可能是由于林下弱光环境所致。现已发现,滇青冈结实有大小年之分(数据另文发表),种子有休眠习性(苏文华等,2001)。一般结实年份在萌发季节前,地面种子基本被虫害和动物捕食全部消耗(苏文华等,2002)。种子难有萌发机会,可能是导致林下很难见到种子更新幼苗的主要原因。

参考文献:

- 金振洲,彭鉴. 1998. 昆明植被[M]. 昆明:云南科技出版社
- Silvertown J W. 1982. 祝宁,王义弘,陈文斌,等译. 1987. 植物种群生态学导论[M]. 哈尔滨:东北林业大学出版社
- Arnon D J. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplast: polyphenoloxidase in Beta Vulgaris[J]. *Plant physiol*, **24**:1-5
- Boardman N K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants[J]. *Ann Rev Plant Physiol*, **28**:355-377
- Bossmann JB, Zwier JC. Gas exchanges characteristics of populus trichocarpa, populus deltoids and populus trichocarpa × populus deltoids clone[J]. *Tree Physiol*, 1991, **8**:145-159
- Crow T R. 1988. Reproductive mode and mechanisms for self-replacement of northern red oak(Quercus rubra)-a review[J]. *For Sci*, **34**:19-40
- Feng YL(冯玉龙), Cao KF(曹坤芳), Feng LZ(冯志立), et al. 2002. Acclimation of lamina mass per unit area, photosynthetic characteristics and dark respiration to growth light regimes in four tropical rainforest species(四种热带雨林树种幼苗比叶重,光合特征和暗呼吸对生长光环境的适应)[J]. *Acta Ecol Sin* (生态学报), **22**(6):901-910
- Gardiner E S, Hodges J. 1998. Growth and biomass distribution of cherrybark oak (Quercus pagoda Raf.) seedlings as influenced by light availability[J]. *For Ecol Manage*, **108**:127-143
- Jin ZZ(金振洲). 1979. The types and characteristics of evergreen broadleaved forest in Yunnan(云南常绿阔叶林的类型和特征)(下转第 90 页 Continue on page 90)

90% (贺军辉等, 1996), 因此, 在炎热的夏季要注意遮荫, 空气干燥时要喷水保湿。(4) 在所引种的 30 种蕨类植物中, 以福建观音座莲、华南紫萁、金毛狗、西南凤尾蕨、蜈蚣草、溪边凤尾蕨、铁线蕨、剑叶铁角蕨、光蹄盖蕨、长江蹄盖蕨、翅轴蹄盖蕨、铁角蕨、东方荚果蕨、荚囊蕨、肾蕨、同形鳞毛蕨、圆顶耳蕨和对马耳蕨等 18 种蕨类的观赏价值尤高, 又能在怀化市安全越冬, 值得在亚热带地区推广应用。(5) 在种子植物引种理论方面, 有多种假说, 如: 达尔文的“遗传变异学说”、米丘林的“风土驯化学说”、迈依尔的“气候相似论”、库里基阿索夫的“生态历史分析法”、鲁萨诺夫的“专属引种法与优势种法”、贺善安的“生境因子分析法”、谢寿福的“协调统一原则”等等 (谢孝福, 1994)。在这些理论中, 我们认为“气候相似论”和“协调统一原则”更适用于指导蕨类植物的引种栽培工作。(6) 目前, 我国出版的《中国植物志》及《地方植物志》中, 有种子植物开花期和结实期的描述, 却没有蕨类植物孢子囊形成期的描述。本研究表明, 每种蕨类植物的孢子囊群形成期与种子植物的开花结实期一样, 具有相对稳定性, 可以作为鉴别物种的依据之一。因此, 在编写和修订《中国植物志》

和地方植物志时, 应增加孢子囊群形成期的描述。

参考文献:

- 石雷. 2002. 观赏蕨类[M]. 北京: 中国林业出版社
- 邵莉楣. 1994. 观赏蕨类的栽培与用途[M]. 北京: 金盾出版社
- 吴兆洪. 1995. 续谈我国观赏蕨类的发展[J]. 广西植物, 15(1): 96-97
- 谢孝福. 1994. 植物引种学[M]. 北京: 科学出版社
- 曾宋君, 邢福武. 2002. 观赏蕨类[M]. 北京: 中国林业出版社
- He JF (贺军辉), Lin F (林峰). 1996. Wild ornamental ferns and their utilization in Hunan Province (湖南野生观赏蕨类资源及其栽培利用初探)[J]. *Acta Hort Sin* (园艺学报), 23(4): 379-383
- Zeng HY (曾汉元), Ding BY (丁炳扬). 2004. Observations on the spore germination and prothallium development of ferns (蕨类植物孢子萌发与原叶体发育观察)[J]. *J Wuhan Bot Res* (武汉植物学研究), 22(4): 368-372
- Zhao ZW (赵之伟), Du G (杜刚). 1997. Study on the VA mycorrhiza of Eusporangiate plants (厚囊蕨类植物 VA 菌根的初步研究)[J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 19(4): 387-390
- Zhao ZW (赵之伟). 1998. Vesicular arbuscular mycorrhizae of Pteridophytes (蕨类植物的 VA 菌根)[J]. *J Yunnan Univ (Nat Sci)* (云南大学学报·自然科学版), 20(2): 97-100
- Zhao ZW (赵之伟). 1998. VA mycorrhizal fungi in the rhizosphere soil of tropical and subtropical Pteridophytes in Yunnan (云南热带亚热带蕨类植物根际土壤中的 VA 菌根真菌)[J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 20(2): 183-192
- [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 1(1): 90-105
- Kitao M, Lei TT, Koike T, et al. 2000. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broad-leaf tree species with different successional traits raised under various light regimes[J]. *Plant, Cell and Environ*, 23: 81-89
- Le Duc M G, Havill D C. 1998. Competition between *Quercus petraea* and *Carpinus betulus* in an ancient wood in England: seedling survivorship[J]. *J Veg Sci*, 9: 873-880
- Li Q K, Ma K P. 2003. Factors affecting establishment of *Quercus liaotungensis* Koidz. Under mature mixed oak forest overstory and in shrubland[J]. *For Ecol Manage*, 176: 133-146
- Lorimer C G, Chapman J W, Lambert W D. 1994. Tall understorey vegetation as a factor in the poor development of oak seedlings beneath mature stands[J]. *J Ecol*, 82: 227-237
- McGee C E. 1975. Change in forest canopy affects phenology and development of northern red and scarlet oak seedlings[J]. *For Sci*, 21: 175-179
- Su WH (苏文华), Zhang GF (张光飞), Zhang C (张诚). 2001. Biological and ecological studies on seed germination of *Cyclobalanopsis glaucoides* (滇青冈种子萌发的生态生物学研究)[J]. *Seed* (种子), 5: 29-31
- Su WH (苏文华), Zhang GF (张光飞). 2002. Dynamics of the seed bank of *Cyclobalanopsis glaucoides* in *Cyclobalanopsis glaucoides* forest on Xishan (昆明西山滇青冈林内滇青冈种子库动态的研究)[J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), 24(3): 289-294
- Su WH (苏文华), Zhang GF (张光飞), Pang HX (庞慧仙), et al. 2003. Effect of light on germination of seed and seedling growth of *Alnus nepalensis* (光照条件对旱冬瓜种子萌发和幼苗生长的影响)[J]. *Yunnan Fore Sci Tech* (云南林业科技), 2: 8-10
- Thadami R, Ashton P M S. 1995. Regeneration of banj oak (*Quercus leucotrichophora* A. Camus) in the central Himalaya[J]. *For Ecol Manage*, 78: 217-224
- Wang BY (王博轶), Feng YL (冯玉龙). 2005. Effects of growth light intensities on photosynthesis in seedlings of two tropical rain forest species (生长环境光强对两种热带雨林树种幼苗光合作用的影响)[J]. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 25(1): 23-30
- Warren C R, Adams M A. 2001. Distribution of N, Rubisco and photosynthesis in *Pinus pinaster* and acclimation to light[J]. *Plant, Cell and Environ*, 24: 597-609
- Watt A S. 1919. On the causes of failure of natural regeneration in British oakwoods. [J]. *J Ecol*, 173-203
- Wen DZ (温达志), Kong GH (孔国辉), Lin ZF (林植芳), et al. 1999. A comparative study on the growth responses to light intensity in seedlings of four subtropical tree species (光强对四种亚热带树苗生长特征影响的比较)[J]. *J Trop Subtrop Bot* (热带亚热带植物学报), 7(2): 125-132

(上接第 129 页 Continue from page 129)