

森林幼苗更新对光环境异质性的响应研究进展^{*}

陈圣宾 宋爱琴 李振基^{**}

(厦门大学生命科学学院, 厦门 361005)

【摘要】 在分析森林光环境异质性特点的基础上,从幼苗的光合、热耗散、生物量累积和分配、形态特征、萌发和种群动态等方面综述了国内外在森林幼苗更新对光环境异质性响应的研究进展。从森林物种多样性维持、森林演替和植被恢复角度探讨了幼苗更新对光环境异质性不同响应的生态学意义,并对今后该方面研究提出建议。

关键词 森林 幼苗更新 光环境异质性 森林演替 生态恢复

文章编号 1001 - 9332(2005)02 - 0365 - 06 **中图分类号** S718.5 **文献标识码** A

Research advance in response of forest seedling regeneration to light environmental heterogeneity. CHEN Shengbin, SON G Ai qin, LI Zhenji (School of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen 361005, China).

- Chin. J. Appl. Ecol. ,2005, 16(2) :365 ~ 370.

Based on the analysis of characteristics of forest light environmental heterogeneity, this paper reviewed the research advance in the response of forest seedlings to light environmental heterogeneity from the aspects of photosynthesis, thermal dissipation, biomass accumulation and distribution, morphological traits, germination, and population dynamics, and discussed the ecological significance of different responses of seedling regeneration to light environmental heterogeneity in forest biodiversity maintenance, forest succession, and revegetation. Some suggestions for future research in this field were put forward.

Key words Forest, Seedling regeneration, Light environmental heterogeneity, Forest succession, Ecological restoration.

1 引言

木本植物幼苗的更新是森林群落演替、植被生态恢复过程中非常关键的一步,因为幼苗比成年个体对环境因子更敏感^[26]。幼苗更新受光照、水分和温度等诸多生态因素及其相互作用的影响^[52]。在很多情况下,幼苗的更新与森林光环境异质性特别是光照强度间具有较强的关联性^[26,55,61]。这是因为不同种类的幼苗不仅对光的需求不同,对于光环境变化的反应以及适应能力也不一样;如森林中顶极种的幼苗可以忍耐较荫蔽的环境,而先锋种幼苗则需要较强的光照^[59]。幼苗对森林光环境异质性的适应能力在某种程度上决定了其萌发、存活、分布和丰度,不同种类幼苗适应不同光环境成为促进森林群落物种共存的有效机制。

现有研究多致力于揭示幼苗对极端光环境(如全日照和深度遮荫)的形态和生理适应机理及其生态学意义,而从幼苗更新角度对幼苗形态、生理等特征对光响应的可塑性反应趋势研究较少^[11]。实际上,一种植物对光环境的反应是多个性状的复合体现,这些性状在其个体发育过程中依次起主要作用;而且,植物对光环境的反应受当前光环境及其历史光环境的复合影响^[27,67,80]。现在,学者们的兴趣集中在研究相同的环境下不同物种对光的反应和在遮荫下生长的植物移植到强光环境下其发育表型的短期响应,以及将幼苗在遮荫的环境中培养两年排除种子资源的影响,研究其气体交换、PSII系统叶绿素荧光和 Rubisco 活性。

从幼苗更新角度研究森林木本植物幼苗对不同光环境的响应及机理,不仅对理解森林更新和生物多样性维持机制具有理论意义,而且对森林生态恢复具有重要的应用价值。本文从生理、形态和群体等几个层次阐述森林幼苗更新对光环境异质性的响应,讨论了其理论和应用意义,并对今后的研究提出自己的看法和意见。

2 森林群落的光环境异质性

光对植物的生态作用主要由光照强度、日照长度、光谱成分的对比关系构成,它们的时空变化导致了光环境的异质性。森林群落结构的复杂性及其对光辐射的吸收、反射和透射等作用,能强烈地改变光强、光质和光照时间^[39],因此森林群落中光环境具有高度的异质性^[66],具体表现在林内不同高度层次、林缘、林隙和时间上的分异。

森林冠层结构的空间分布格局强烈地影响森林中不同高度以及林下的总有效光^[39,47,71]。冠层高度、叶片的光学特性和叶片的分布特点等会使透过的光组成发生变化,影响林下红光和远红光的比率(R/FR)^[39]。所以,森林群落内部的光照特点是光照强度减弱、光质成分改变^[36]。

林隙的出现使森林内局部区域光照强度增加,林缘对林

^{*}国家自然科学基金项目(30370275)和福建省自然科学基金资助项目(C0310004)。

^{**}通讯联系人。

2004 - 03 - 10 收稿,2004 - 07 - 05 接受。

内光环境也有重要的影响。如黄山松林林隙中心点的总辐射量与光合有效辐射分别为全日照条件的 90% 及 71%，而郁闭林冠下的光照为全日照的 10%^[71]。由于天气现象、太阳高度和林隙边缘树木的共同影响，林隙光照最大值区域不在林隙中央而在林隙某一侧^[78]。随着森林片段化的加剧，林缘对林内光环境的影响越来越大。

在时间上，一天的不同时刻，一年的不同季节，森林从破坏到恢复发展以及在森林循环的不同阶段，其光环境均处于变化之中^[18,73,78]。

3 森林幼苗更新对不同光环境的响应

光照过强或过于荫蔽都会限制植物的生长和存活，植物对光环境异质性的响应即有比较直接的、原初的生理适应也有长期的表型适应^[54,57]。由于适应全光照和荫蔽环境的机理明显不同，植物必须专一于适应光环境梯度的一极，或增强适应能力，调节其表型适应当前光环境^[63,64]。下面从幼苗光合作用和热耗散特点、幼苗生长与形态以及幼苗群体的分布与动态三个方面探讨幼苗对光环境异质性的响应。

3.1 幼苗光合系统和热耗散系统的响应

光合作用决定了植物能量吸收和有机物积累的数量，是其它生理过程和生命活动的基础，并与植物生长、发育和存活密切相关。而光照是影响光合作用的最重要的环境因子，所以幼苗光合系统对不同光环境的响应受到格外的重视。

一般情况下随着生长光强的升高，幼苗叶片中叶绿素 a、b 含量均降低，但叶绿素 b 的降幅更大，所以叶绿素 a/b 升高^[45,74,77]。而较低的光照强度促进叶绿素的合成，叶绿素 a、b 含量均随光量子密度的降低而增加，同时叶绿素 a/b 值减小^[19,20]。但也有些植物幼苗单位叶面积叶绿素含量不受光强影响^[52]。在强光下，叶绿素含量降低，可以维持植物对光能吸收和利用的平衡，避免光破坏的发生^[20]；在弱光下，低的叶绿素 a/b 值能提高植物对远红光的吸收，所以具有较低的叶绿素 a/b 值及较高叶绿素含量的植物也具有较高的光合效率，并能维持光系统和光系统之间的能量平衡，是植物适应林下光环境的有利反应。幼苗叶绿素 a/b 在不同光环境中的变化幅度与幼苗对光环境的适应能力呈正相关，且以先锋树种较强^[19,34]。

随着光照强度的增加，多数幼苗叶片的光饱和点、补偿点、最大净光合速率 (A_{max}) 升高，且通常阳生植物的 A_{max} 大于阴生植物^[25]；表观量子效率、有效光化学量子产量则随着光照强度的增加而下降^[8,55,67]。阳生树种幼苗在强光照下达到最大光合速率，而阴生树种幼苗在全光条件下的最大光合速率反而比中等光照条件下低^[34,62,74]。相比较而言，处于演替初期阳生性树种幼苗的光饱和点较高，而处于演替后期的阴生性幼苗光饱和点较低，一般是全光照的 10% ~ 15% 左右，如美国水青冈 (*Fagus grandifolia*)、欧洲栎 (*Quercus robur*) 和糖槭 (*Acer saccharum*) 等^[4]。强光下阳生树种幼苗的光化学效率 (Fv/Fm) 和 Rubisco 活性比阴生树种幼苗高，而阴生树种幼苗的光化学效率在强光下比在弱光下要

低^[63]，阴生树种幼苗在强光照下 Fv/Fm 的降低程度比阳生树种更大^[34]。

过强的光辐射会导致光抑制和叶片过热，特别是对耐荫物种和已适应阴生环境的个体^[32]。因此强光照下幼苗的热耗散能力和抗氧化能力可能是决定其生长和生存的一个重要因子^[55]。与叶黄素循环有关的热耗散增大，植物叶片抗氧化系统的加强都是响应强光的保护措施^[8]，在最近的研究中都受到重视。

在强光下，幼苗可以通过减少叶氮在捕光组分中的分配降低光能捕获^[77]；叶片吸收的光能分配到光化学反应的比例减少，分配到热耗散的比例增加，光能在光化学反应与热耗散之间的分配呈显著负相关^[75]。所以，提高光合电子向光呼吸途径的传递比率是强光高温下树木幼苗的一种保护性调节机制^[41]。学者们普遍认为，偏阳生的树种较大程度通过提高保护性酶的活性来保护光合机构免受损伤，而偏阴生的树种较大程度通过增强非光化学猝灭来耗散过量光能^[40,55,74]。

一些高光环境会使植物遭受强光胁迫，严重时发生光氧化，在体内积累活性氧等一些有害物质，而抗氧化酶系统的加强可以减轻这种伤害^[25]。先锋种的抗氧化能力较演替后期种强，这与其光合能力和光能利用效率高相一致。此外，高等植物含有的类胡萝卜素等辅助色素增加也可以避免叶绿素的光氧化及紫外线辐射伤害^[20]。

3.2 幼苗的生长和形态响应

幼苗的生长和形态对光环境的响应，有些是生理响应的结果；有些则和生理响应一起构成幼苗对光环境的响应体系。

一般认为，光照增加可以促进光合作用，有利于幼苗的生物量累积，但很多研究揭示，中等强度的光照下幼苗的生物量累积更大；光照过强反而导致幼苗生物量累积下降，即便是喜阳的先锋树种幼苗。这说明对于幼苗的生物量累积而言存在一个最佳光照幅度^[23,45,50]，这是因为生物量累积可以用相对生长率 (RGR) 表示，而 RGR 又可以通过 LAR 和 NAR 进行解释，即 $RGR = LAR \times NAR$ 。随光照强度增加，LAR 的降低可以由 NAR 的增加来弥补，最终在中等光照强度下达到最大相对生长率 (或生物量累积)。在强光照下，幼苗没有达到预期的快速生物量累积，可能有以下三方面原因：1、强光照可能引起光合系统不可复原的损伤；2、中午的强光照引起气孔关闭甚至叶片的萎蔫；3、强光照增加叶片的蒸腾作用，增加水分消耗，幼苗必须增加对根部的生物量分配而叶片投资减少，导致光合同化能力降低。

光照强度不同还可以引起生物量分配的变化，这可能是幼苗在不同光环境下生存的重要原因。在较弱光照下，幼苗将更多的生物量分配到叶中来增加对光的捕获^[31]；而在强光照下，由于蒸腾作用增强，幼苗增加根部的投资来解决对水分的需求^[50]。如 *Quercus pagoda* 在强光照下生物量更多地分配到根部，而在中等遮阴的情况下，根部和茎部的生物量分配平衡，生物量累积达到最大^[23]。幼苗茎部的生物量

投入与光照的关系不那么密切,而可能与树种有关^[50],如阴生树种英国栎(*Quercus robur*)在遮阴情况下更多地把干物质分配在茎部,而阳生性树种欧洲水青冈(*Fagus sylvatica*)的幼苗则相反^[67]。

弱光环境明显地引起群落演替早期树种的茎徒长,而对演替后期种无显著影响^[10,80],但也有相反的结果^[69]。而Poorter^[50]研究指出,阴生树种幼苗的高度生长同样会被遮阴促进。高度生长对光环境反应不一,可能是因为植物的高度是进化博弈的结果,植物能否受益于高度取决于其临近植物的高度^[14]。弱光环境促进幼苗的单叶面积、叶面积比、叶重比、比叶重减小,同时叶片变薄,以便吸收更多的光合有效性辐射^[9,32,55],而这一过程会消耗能量,从而降低净同化速率,所以只有在还有剩余生产力用于扩张叶片表面积的情况下,植物才能表现出对遮阴的耐受^[19,31,45,69,80]。而在强光照环境下幼苗的叶片变小、变厚,SLA降低,小的叶片具有更薄的界面层以便向环境中散热,降低用来冷却叶片的蒸腾作用。值得注意的是以上与大小和结构相关的植物变量不仅受光照影响,且大多数随植物大小而变化^[65]。

幼苗还可以通过叶角(或称叶片悬挂角,即叶表面与水平面的夹角)的变化适应光照的强弱。当太阳高度角较小时(比如早晨、傍晚和冬季)叶角较小,增加光捕获能力,光照较强时,叶角较大,降低光捕获能力^[13]。如100%光照下绒毛龙眼(*Pometia tomentosa*)叶角增大^[77]。

3.3 幼苗群体的响应

幼苗群体对光环境异质性的响应主要表现在幼苗萌发和种群动态等方面。

光对某些种子的萌发必不可少^[11],光照不足会推迟一些树种的萌发^[2]。一般认为,演替初期树种的种子萌发需要较好的光照条件,而演替后期树种种子萌发需要较暗的光环境。乔木种子萌发对光照条件的要求还与种子大小相关,小粒种子的萌发一般都需要光照,而大粒种子对光照的要求不严格^[33,72]。细小的种子在暗中不能萌发,可以避免土壤中的种子萌发后,因储藏物质不足以支持幼苗伸出土表而窒息死亡,或萌发后种子储存的营养物质在建立光合机构之前很快耗尽导致“饥饿”而死。而大粒种子在郁闭的林下具有存活优势,能从较深的土壤中萌发出土,或其幼苗能从较厚的凋落物中存活生长、在遮荫下存活时间较长并优先到达一个较好的光环境^[21,29,58]。

光照增强对于一些树种幼苗的生长和存活比较有利^[16]。Brown^[7]对热带雨林3种龙脑香科树种的幼苗进行了长达6年的监测研究,发现这3种幼苗都表现出在林隙中央高度最大,越靠近林隙边缘或林下其生长越慢,数量也较少。

也有一些树种在荫蔽的情况下生长较好,光照增加会使死亡率上升。据Brown和Whitmore^[6]研究,大约30%的龙脑香科树种幼苗的死亡是紧随林隙建成而发生的,对光照突然而剧烈变化的适应能力可能是决定幼苗不同表现的一个主要的选择压力。

过于荫蔽也会导致幼苗的生长和存活率降低。如一些热

带雨林的幼苗在10%和0.8%全光照下死亡率差异很小,但在0.2%全光照下,存活率急剧降低^[30]。米心水青冈(*Fagus engleriana*)幼苗在林下的发育受到光照不足的严重抑制,生长在林下的幼苗比生长在林隙和空旷地幼苗死亡快,死亡率高,生存时间短^[24]。还有一些树种幼苗的萌发和生长对光环境的反应比较弱,但长期生长则离不开光环境的改善。如Szwagrzyk等^[3]研究发现一年生幼苗的存活率与光照强度只有微弱的正相关,但长时间的存活率(10年)却强烈受光照强度影响。即使象山毛榉这样的耐荫树种,其幼苗库的建立也需要一定的光照强度^[60]。

4 更新幼苗对光环境异质性响应的生态学意义

4.1 维持森林物种多样性

不同树种幼苗对光环境响应的不同可能是森林物种多样性维持的重要机制之一。Barker等^[3]研究了龙脑香科几种共存树种幼苗在不同光环境下的光合特征,认为单位叶面积碳同化率的差异可能促进演替顶极树种和先锋树种间的生态位分化。东南亚森林中的龙脑香科树木幼苗在林下的存活受其保持正的碳平衡能力的制约。光斑时期的光合作用是获取碳的一个重要来源。光斑的活动可以增加某些幼苗的碳获取,这对于热带雨林等郁闭森林类型中幼苗更新和生物多样性的维持有重要作用^[35]。

4.2 森林群落演替和森林更新

森林群落演替早期由于缺乏植被覆盖和缓冲作用,植物生长在光照较为充分的环境里。随着演替的进行,虽然群落上方的辐射总量在演替不同阶段的差别很小,但光线在森林群落内的分布、光强和光质组成均会发生改变。由于演替早期和演替后期种子发芽以及幼苗生长和构型对光环境异质性的适应能力不同,使演替早期树种逐渐被排挤出去,而演替后期树种的种类和数量越来越多^[37,38]。

高度郁闭森林林下的光照不足和光质的改变使很多树种的幼苗更新不良^[17,22],其中包括一些珍稀濒危树种^[76]。这时光斑和林隙对一些木本植物的幼苗和幼树的生长和存活非常重要;特别是在演替后期的冠层下,光斑成为影响林下植物完成光合、蒸腾、生长等生理过程的重要环境因子之一。虽然很多演替后期种能够在郁闭的林下存活多年,但有些演替后期种如糖槭则必须依靠林隙的帮助才能到达主林冠层^[70]。

4.3 森林生态恢复

森林植被恢复工作中,根据恢复地点的光环境条件选择适宜树种是一个比较关键的问题。赵平等比较研究了华南丘陵地区植被恢复8种乔木树种在不同光条件下的生理生态特征,结果表明,火力楠(*Michelia macclurei*)等具有演替后期种特征的阴生性树种不宜用于构建先锋群落;而樟树(*Cinnamomum camphora*)等具有鲜明的演替后期种特征的阳生性树种,可用于构建先锋群落。桂西红荷(*Schima wallichii*)兼具演替前期种和演替后期种的特征,适用于对先锋群落进行林分改造^[79]。

由于育苗一般在遮阴的情况下进行,所以何时将幼苗迁入光照较强的植被恢复地关系到幼苗的存活和生长。Claussen^[12]将不同年龄的3种热带雨林幼苗栽种到全日照的立地环境中,发现根系发达、叶片厚而密的幼苗适应强光照的能力相对较强,相应的存活与生长也表现较好。此外,采取何种栽种方式以充分地利用光环境也受到重视。Bebber等^[5]在热带次生林的研究结果表明,斑块状栽种比线状栽种更好,可以使林隙透过的光从各个角度照射到幼苗。

5 展 望

森林幼苗更新对光环境异质性从不同层次做出响应,从微观到宏观,包括生理、形态和群体等层次。每一层次都有各自不同的特征,所有这些特征的集合构成了幼苗更新对光环境异质性的响应体系。这些响应特征有着纷繁复杂的相互联系,并且所起的作用随立地环境以及幼苗更新的不同阶段而转移。但尚有一些问题悬而未解,比如,对于光环境的响应,幼苗的生理变化和形态变化哪一个更重要?

现有研究集中于幼苗更新对光强的响应,而实际上,森林植被同时改变光强和光质,作为光环境异质性的一个重要组成部分,光质在森林幼苗更新过程中的作用还没有受到应有的重视,这也可能是对幼苗在不同光强下一些响应特征难以解释的原因^[15]。所以开展森林幼苗更新对光质的响应研究,结合现有研究结果,将能更好地解释诸如阳生树种和阴生树种不同更新特征的问题。

由于影响森林幼苗更新的因素不只是光环境,且光环境同时改变温度、湿度、土壤、大气等因子,所以对幼苗对不同光环境的响应必须综合考虑光和其它生态因子的协同作用,才能将实验结果与野外现象结合起来,更全面、更深刻地认识和了解森林幼苗更新机理^[66]。这样不仅可以解释森林中植物的生态位分化,还可以预测在既定微生境中幼苗的表现,在生态恢复中具有突出意义。例如就木本植物幼苗生长对光照和水分状况协同作用的响应,其中一个问题就是干旱对哪一光照环境下的幼苗影响更大,在最近的文献中有不同的预测,认识还不统一^[28,44,53,68],非常有必要进行进一步的研究。另外,由光环境的改变而导致幼苗对病原菌侵染和动物取食响应的变化也非常值得探讨。

为了推动研究的进一步深入,研究方法的改进是必要的。在研究幼苗对光环境的生理响应特征和机理时,应更多借鉴作物生理学和分子生物学的先进方法。就前者而言,国内已经有了很好的开端;对于后者,因其在探索机理问题上具有一定的优越性,也很有必要引入。

参考文献

- Abrams MD, Mostoller SA. 1995. Gas exchange, leaf structure and nitrogen in contrasting successional tree species growing in open and understory sites during a drought. *Tree Physiol*, **15**:361~370
- Ashton MS, Larson BC. 1996. Germination and seedling growth of *Quercus* (section *Erythrobalanus*) across openings in a mixed-deciduous forest of southern New England, USA. *For Ecol Man*, **80**:81~94
- Barker GM. 1997. Photosynthetic characteristics of dipterocarp seedlings in three tropical rain forest light environments: A basis for niche partitioning? *Oecologia*, **112**:453~463
- Bazzaz FA. 1979. The physiology ecology of succession. *Ann Rev Ecol Syst*, **10**:351~371
- Bebber D, Brown N, Speight M, et al. 2002. Spatial structure of light and dipterocarp seedling growth in a tropical secondary forest. *For Ecol Man*, **157**:65~75
- Brown ND, Whitmore TC. 1992. Do dipterocarp seedlings really partition tropical rain forest gaps? *Phil Trans R Soc Lond B*, **335**:369~378
- Brown N. 1996. A gradient of seedling growth from the centre of a tropical rain forest canopy gap. *For Ecol Man*, **82**:239~244
- Cai Z-Q(蔡志全), Cao K-F(曹坤芳), Feng Y-L(冯玉龙), et al. 2003. Acclimation of foliar photosynthetic apparatus of three tropical woody species to growth irradiance. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **14**(4):493~496 (in Chinese)
- Cao KF. 2000. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. *Can J Bot*, **78**:1245~1253
- Chen Z-H(陈章和), Zhang D-M(张德明). 1999. Seed germination and seedling growth of 24 tree species in lower subtropical forest. *J Trop Subtrop Bot* (热带亚热带植物学报), **7**(1):37~46 (in Chinese)
- Chen Z-H(陈章和). 1990. Physio-ecology of the seeds and the seedling in tropical humid forests (review). *Trop Subtrop For Ecosyst Res* (热带亚热带森林生态系统研究), **6**:153~163 (in Chinese)
- Claussen JW. 1996. Acclimation abilities of three tropical rainforest seedlings to an increasing light intensity. *For Ecol Man*, **80**:245~255
- Daniel SF, Mark W. 2003. Leaf size and angle vary widely across Species: What consequences for light interception? *New Phytol*, **158**:509~525
- Daniel SF, Mark W. 2003. Plant height and evolutionary games. *Trends Ecol Evol*, **18**(7):337~343
- David WL, Steven FO, Baskaran K, et al. 1997. Effects of irradiance and spectral quality on seedling development of two Southeast Asian Hopea species. *Oecologia*, **110**:1~9
- Dekker M, de Graaf NR. 2003. Pioneer and climax tree regeneration following selective logging with silviculture in Suriname. *For Ecol Man*, **172**:183~190
- Denslow JS, Guzman GS. 2000. Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. *J Veg Sci*, **11**(2):201~212
- Dignay P, Bren L. 2003. A study of the effect of logging on the understory light environment in riparian buffer strips in a southeast Australian forest. *For Ecol Man*, **172**:161~172
- Feng Y-L(冯玉龙), Cao K-F(曹坤芳), Feng Z-L(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. *Acta Ecol Sin* (生态学报), **22**(6):901~910 (in Chinese)
- Feng Y-L(冯玉龙), Cao K-F(曹坤芳), Feng Z-L(冯志立). 2002. Effect of growth light intensity on photosynthetic apparatus in four tropical tree species seedlings. *J Plant Physiol Mol Biol* (植物生理与分子生物学学报), **28**(2):153~160 (in Chinese)
- Figueroa JA, Lusk CH. 2001. Germination requirements and seedling shade tolerance are not correlated in a Chilean temperate rain forest. *New Phytol*, **152**(3):483~489
- Fu S-L(傅松玲), Huang C-L(黄成林), Cao H-S(曹恒生), et al. 2000. Relationship between light and regeneration character of Huangshan pine. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **11**(6):801~804 (in Chinese)
- Gardiner ES, Hodges JD. 1998. Growth and biomass distribution of cherrybark oak (*Quercus Pagoda* Raf.) seedlings as influenced by light availability. *For Ecol Man*, **108**:127~134
- Guo K(郭柯). 2003. Seedling establishment of *Fagus engleriana*, a dominant in mountain deciduous forests. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **14**(2):161~164 (in Chinese)
- Guo X-R(郭晓荣), Cao K-F(曹坤芳), Xu Z-F(许再富). 2004. Response of photosynthesis and antioxygenic enzymes in seedlings

- of three tropical forest tree species to different light environment. *Chin J Appl Ecol (应用生态学报)*, **15** (3): 377 ~ 381 (in Chinese)
- 26 Han Y-Z (韩有志), Wang Z-Q (王政权). 2002. Spatial heterogeneity and forest regeneration. *Chin J Appl Ecol (应用生态学报)*, **13** (5): 615 ~ 619 (in Chinese)
- 27 Henry HAL, Aarssen LW. 1997. On the relationship between shade tolerance and shade avoidance strategies in woodland plants. *Oikos*, **80**: 575 ~ 582
- 28 Holmgren M. 2000. Combined effects of shade and drought on tulip poplar seedlings: Trade-off in tolerance or facilitation? *Oikos*, **90** (1): 67 ~ 76
- 29 Horacio P, Miguel MR. 2003. Seed mass and seedling performance within eight species of Psychotria (Rubiaceae). *Ecology*, **84** (2): 439 ~ 450
- 30 Juliettem CB, Peter J. G. 2003. Growth and mortality in high and low light: Trends among 15 shade-tolerant tropical rain forest tree species. *J Ecol*, **91**: 77 ~ 85
- 31 King DA. 2003. Allocation of above-ground growth is related to light in temperate deciduous saplings. *Funct Ecol*, **17** (4): 482 ~ 488
- 32 Kitao M, Lei TT, Koike T, et al. 2000. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. *Plant Cell Environ*, **23**: 81 ~ 89
- 33 Kobayashi M, Kamitani T. 2000. Effects of a surface disturbance and light level on seedling emergence in a Japanese secondary deciduous forest. *J Veg Sci*, **11** (1): 93 ~ 102
- 34 Koroleva KGH, Dalling OY, Winter JW. 2001. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. *Plant Cell Environ*, **24** (12): 1345 ~ 1352
- 35 Leakey ADB, Press MC, Scholes JD. 2003. High-temperature inhibition of photosynthesis is greater under sunflecks than uniform irradiance in a tropical rain forest tree seedling. *Plant Cell Environ*, **26** (10): 1681 ~ 1690
- 36 Lee DW, Baskaran K, Mansor M, et al. 1996. Irradiance and spectral quality affect Asian tropical rain forest tree seedling development. *Ecology*, **77** (2): 568 ~ 580
- 37 Li Q-K (李庆康), Ma K-P (马克平). 2002. Advances in plant succession ecophysiology. *Acta Phytocool Sin (植物生态学报)*, **26** (supp.): 9 ~ 19 (in Chinese)
- 38 Liang C (梁春), Lin Z-F (林植芳), Kong G-H (孔国辉). 1997. Photosynthesis light response characteristics of subtropical tree species seedlings under different irradiances. *Chin J Appl Ecol (应用生态学报)*, **8** (1): 7 ~ 11 (in Chinese)
- 39 Lin P (林鹏). 1986. Phytocoenology. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press. 123 ~ 128 (in Chinese)
- 40 Lin Z-F (林植芳), Peng C-L (彭长连), Lin G-Z (林桂珠). 1999. Membrane injury and PS II inactivation in some subtropical woody plants induced by photooxidation. *Acta Bot Sin (植物学报)*, **41** (8): 871 ~ 876 (in Chinese)
- 41 Lin Z-F (林植芳), Peng C-L (彭长连), Sun Z-J (孙梓健), et al. 2000. The effect of light intensity on the allocation of photosynthetic electron transport to photorespiration in four subtropical forest plants. *Sci China (Ser C) (中国科学·C辑)*, **30** (1): 72 ~ 77 (in Chinese)
- 42 Liu W-J (刘文杰), Li Q-J (李庆军), Zhang G-M (张光明), et al. 2000. Microclimatic characteristics of canopy gaps in Shorea chinensis forest in Xishuangbanna. *Acta Phytocool Sin (植物生态学报)*, **24** (3): 356 ~ 361 (in Chinese)
- 43 Liu W-J (刘文杰), Tang J-W (唐建维), Bai K-J (白坤甲). 2001. Microclimatic edge effects within and between Shorea chinensis forest fragments in Xishuangbanna. *Acta Phytocool Sin (植物生态学报)*, **25** (5): 616 ~ 622 (in Chinese)
- 44 McLaren KP, McDonald MA. 2003. The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. *For Ecol Man*, **183**: 61 ~ 75
- 45 Minotta G, Pinzauti S. 1996. Effects of light and soil fertility on growth, leaf chlorophyll content and nutrient use efficiency of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings. *For Ecol Man*, **86**: 61 ~ 71
- 46 Mullineaux P, Karpinski S. 2002. Signal transduction in response to excess light: Getting out of the chloroplast. *Curr Opin Plant Biol*, **5**: 43 ~ 48
- 47 Nicotra AB, Chazdon RL, Iriarte SVB. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology*, **80** (6): 1908 ~ 1926
- 48 Ort DR. 2001. When there is too much light. *Plant Physiol*, **125**: 29 ~ 32
- 49 Parker GG, Davis MM, Chapotin SM. 2002. Canopy light transmittance in Douglas-fir-western hemlock stands. *Tree Physiol*, **22**: 147 ~ 157
- 50 Poorter L. 1999. Growth response of 15 rain-forest tree species to a light gradient: The relative importance of morphological and physiological traits. *Funct Ecol*, **13**: 396 ~ 410
- 51 Rao PT. 1997. Tree seed germination and seedling establishment in treefall gaps and understorey in a subtropical forest of northeast India. *Austr J Ecol*, **22** (2): 136 ~ 145
- 52 Sack L, Grubb PJ, Marañón T. 2003. The functional morphology of juvenile plants tolerant of strong summer drought in shaded forest understoreys in southern Spain. *Plant Ecol*, **168**: 139 ~ 163
- 53 Sack L, Grubb PJ. 2002. The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. *Oecologia*, **131**: 175 ~ 185
- 54 Schlichting CD. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann Rev Ecol Syst*, **17**: 667 ~ 693
- 55 Scholes JD, Press MC, Zipperlen SW. 1997. Differences in light energy utilization and dissipation between dipterocarp rain forest tree seedlings. *Oecologia*, **109**: 41 ~ 48
- 56 Shibu J, Sara M, Craig LR. 2003. Growth, nutrition, photosynthesis and transpiration Responses of longleaf pine seedlings to light, water and nitrogen. *For Ecol Man*, **180**: 335 ~ 344
- 57 Silvertown J. 1998. Plant phenotypic plasticity and non-cognitive behaviour. *Trends Ecol Evol*, **13**: 255 ~ 256
- 58 Stefans AHG, Edvan der Meijden, Johan AJM. 1999. Evolutionary dynamics of seed size and seedling competitive ability. *Theor Popul Biol*, **55**: 324 ~ 343
- 59 Swaine MD, Whitmore TC. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, **75**: 81 ~ 86
- 60 Szwagrzyk J, Szweczyk J, Bodziarczyk J. 2001. Dynamics of seedling banks in beech forest: Results of a 10-year study on germination, growth and survival. *For Ecol Man*, **141**: 237 ~ 250
- 61 Thomas TL, Martin JL. 1998. Diverse responses of maple saplings to forest light regimes. *Annals Bot*, **82**: 9 ~ 19
- 62 Valladares F, José MC, Ismael A, et al. 2002. The greater seedling highlight tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees*, **16**: 395 ~ 403
- 63 Valladares F, Pearcy RW. 1999. The geometry of light interception by shoots of *Heteromeles arbutifolia*: Morphological and physiological consequences for individual leaves. *Oecologia*, **121**: 171 ~ 182
- 64 Valladares F, Wright SJ, Lasso E, et al. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rain forest. *Ecology*, **81**: 1925 ~ 1936
- 65 Walters MB, Kruger EL, Reich PB. 1993. Relative growth rate in relation to physiological and morphological traits for northern hardwood tree seedlings: Species, light environment and ontogenic considerations. *Oecologia*, **96**: 219 ~ 231
- 66 Wang J-X (王进欣), Zhang Y-P (张一平). 2002. A review on within-gap micro-environmental heterogeneity and species' response. *J Nanjing For Univ (南京林业大学学报)*, **26** (1): 59 ~ 64 (in Chinese)
- 67 Welander NT, Ottosson B. 1998. The influence of shading on growth and morphology in seedlings of *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. *For Ecol Man*, **107**: 117 ~ 126
- 68 Welander NT, Ottosson B. 2000. The influence of low light, drought and fertilization on transpiration and growth in young seedlings of *Quercus robur* L. *For Ecol Man*, **127**: 139 ~ 151
- 69 Wen D-Z (温达志), Kong G-W (孔国辉), Lin Z-F (林植芳), et al. 1999. A comparative study on the growth responses to light intensity in seedlings of four subtropical tree species. *J Trop Subtrop Bot (热带亚热带植物学报)*, **7** (2): 125 ~ 132 (in Chinese)
- 70 Whitmore TC. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, **70**: 536 ~ 538
- 71 Wu Z-M (吴泽民), Huang C-L (黄成林), Wei C-L (韦朝顿). 2000. Light effect of gaps in Huangshan pine community and regeneration of Huangshan pine. *Chin J Appl Ecol (应用生态学报)*, **11**

- (1):13~18(in Chinese)
- 72 Yang Q-H(杨期和), Song S-Q(宋松泉), Ye W-H(叶万辉), et al. 2003. Mechanism of seed photosensitivity and factors influencing seed photosensitivity. *Chin Bull Bot* (植物学通报), 20(2):238~247(in Chinese)
- 73 Zang R-G(臧润国). 2002. Measurement and analysis on light and temperature regimes in different patch types of forest cycle in a tropical mountain rain forest. *J Beijing For Univ* (北京林业大学学报), 24(5/6):125~130(in Chinese)
- 74 Zhang J-L(张教林), Cao K-F(曹坤芳). 2002. The effect of irradiation on photosynthetic capacity, heat dissipation, and antioxidants of seedlings of two tropical rain forest tree species. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 26(6):639~646(in Chinese)
- 75 Zhang J-L(张教林), Cao K-F(曹坤芳). 2004. Light energy utilization and dissipation in seedlings of three tropical rainforest tree species with different ecological habits. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 15(3):372~376(in Chinese)
- 76 Zhang W-H(张文辉), Zu Y-G(祖元刚), Liu GB(刘国彬). 2002. Population ecological characteristics and analysis on endangered cause of ten endangered plant species. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 22(9):1512~1520(in Chinese)
- 77 Zhang Y-J(张亚杰), Feng Y-L(冯玉龙), Feng Z-L(冯志立), et al. 2003. Morphological and physiological acclimation to growth light intensities in *Pometia tomentosa*. *J Plant Physiol Mol Biol* (植物生理与分子生物学学报), 29(3):206~214(in Chinese)
- 78 Zhang Y-P(张一平), Wang J-X(王进欣), Liu Y-H(刘玉洪), et al. 2001. A study on the sun-shine spatial and temporal characteristics in the tropical secondary forest canopy gap in the different season in Xishuangbanna. *J Nanjing For Univ* (南京林业大学学报), 25(1):13~17(in Chinese)
- 79 Zhao P(赵平), Zheng X-P(曾小平), Peng S-L(彭少麟). 2003. Ecological adaptation of leaf gas exchange of trees used for re-vegetation under different experimental light regimes. *Chin J Ecol* (生态学杂志), 22(3):1~8(in Chinese)
- 80 Ziegenhagen B, Kausch W. 1995. Productivity of young shaded oaks (*Quercus robur* L.) as corresponding to shoot morphology and leaf anatomy. *For Ecol Man*, 72:97~108

作者简介 陈圣宾,男,1979年生,硕士研究生.主要从事生态系统管理和森林生态学研究,发表论文3篇. E-mail:chainpin@sina.com

城市森林生态建设的理论与实践

——简评《城市森林生态研究进展》一书

城市森林生态学是一门崭新的边缘交叉学科,它是随着城市化的发展,城市环境质量日益恶化背景下产生的.1962年美国政府在户外娱乐资源调查报告中,首次提出“城市森林”(urban forest)概念,1965年编制城市森林发展规划,1972年国会通过了“城市森林法”.嗣后引起世界各国科学家的关注.我国城市森林研究起步较晚,2002年由我国城市森林生态学家何兴元研究员和美国南方大学城市森林系宁祝华教授主编了我国第一部城市森林生态学专著——《城市森林生态研究进展》,它是我国城市森林生态学理论研究基础和实践精华.已于2002年由中国林业出版社出版,全书由六部分53篇论文72万字组成.

第一部分全面系统地论述了城市森林的基本概念、研究内容、理论基础、指标体系、生态经营、发展动态和存在问题.第二部分以我国不同城市森林特征为案例,描述了城市森林类型与结构特征,包括城市森林植被特点、历史变迁、近自然林恢复、行道树结构以及绿地景观结构和异质性分析.第三部分为城市森林功能与生态效益,包括城市森林净化二氧化硫、固碳释氧、降温增湿、滞尘能力以及生态效益评价等.第四部分概述了城市森林植物组成和引种栽培问题,主要介绍了沈阳和海南城市植物区系特点、沙地云杉(*Picea mongolica*)、水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)、锦熟黄杨(*Buxus sempervirens*)等树种引种栽培问题.第五部分论述了城市森林规划设计和管理信息系统构建方法等问题.第六部分介绍了美国城市森林研究最新动态,主要包括城市森林与气候变化及其相互关系等.

本书是国家自然科学基金(30270250)、中国科学院百人计划(C99AD-BR010502)等项目部分研究成果,反映了我国城市森林研究最新动态和进展,可为城市规划设计和城市森林生态建设提供理论依据.

(徐文铎)