

格木人工林不同冠层光合特征

郝建^{1,2,3}, 潘丽琴^{2,4}, 潘启龙^{1,3}, 李忠国^{1,3}, 杨桂芳^{1,3}

(1. 中国林业科学研究院 热带林业实验中心, 广西 凭祥 532600; 2. 中国林业科学研究院 热带林业研究所, 广东 广州 510520; 3. 广西友谊关森林生态系统定位观测研究站, 广西 凭祥 532600; 4. 西南林业大学 学生处, 云南 昆明 650204)

摘要: 评价格木 *Erythrophleum fordii* 人工林不同冠层分枝的光合能力, 为格木人工林修枝提供光合生理基础。以 9 年生格木-马尾松 *Pinus massoniana* 混交人工林为研究对象, 观测格木人工林不同冠层叶片的光响应曲线、二氧化碳响应曲线及光合因子的日变化。结果表明: 格木人工林不同冠层叶片的光合初始斜率(α)和最大净光合速率($P_{\max}$)的大小顺序相同, 依次为冠层 C>冠层 B>冠层 A, 而暗呼吸速率(R_d)大小顺序则相反, 高冠层叶片的饱和光强(I_{sat})较大, 而光补偿点 (I_c)却较低, 且 3 个冠层各参数差异均达到显著或极显著水平; 3 个冠层叶片的初始羧化效率(α), 光合能力($A_{\max}$)的顺序相同, 均为冠层 C>冠层 B>冠层 A, 而二氧化碳补偿点(Γ)顺序相反, 光呼吸(R_p)变化与光合作用保持着平行关系; 3 个冠层的光合有效辐射(P_{AR}), 蒸腾速率(T_r)与叶片温度(T)的日变化为单峰型, 净光合速率(P_n)与气孔导度(G_s)日变化曲线呈双峰型, 但峰值出现的时间均不同, 3 个冠层胞间二氧化碳摩尔分数(C_i)的日变化一致, 为“U”型曲线, 均在 13: 00 出现最低值; 通径分析结果表明: 光合有效辐射与气孔导度对 3 个冠层净光合速率的直接通径系数绝对值均较大, 表明光合有效辐射及气孔导度是影响格木人工林 3 个冠层叶片的净光合速率的主要因子。格木高冠层叶片具有更高的光合速率和更强的潜在光合能力, 对光合物质的积累能力较强, 消耗光合产物较少。图 4 表 5 参 18

关键词: 森林生态学; 格木人工林; 冠层; 光响应曲线; 二氧化碳响应曲线

中图分类号: S796

文献标志码: A

文章编号: 2095-0756(2017)05-0871-07

Photosynthetic characteristics in different canopy positions of an *Erythrophleum fordii* plantation

HAO Jian^{1,2,3}, PAN Liqin^{2,4}, PAN Qilong^{1,3}, LI Zhongguo^{1,3}, YANG Guifang^{1,3}

(1. Experimental Center of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Pingxiang 532600, Guangxi, China; 2. Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520, Guangdong, China; 3. Guangxi Youyiguan Forest Ecosystem Research Station, Pingxiang 532600, Guangxi, China; 4. Student Affairs Department, Southwest Forestry University, Kunming 650204, Yunnan, China)

Abstract: To evaluate the photosynthetic characteristics of different canopy positions and to provide a photosynthetic physiological basis for pruning in an *Erythrophleum fordii* plantation, light intensity, light response curve, CO₂ response curve, and the dynamic changes of photosynthetic factors were measured in different canopy positions of an *E. fordii* × *Pinus massoniana* plantation. Also, photosynthetic capacity of branches in different canopy positions was analyzed and a path analysis was conducted. Results showed that the different canopy positions significantly affected on initial slope photo inhibition ($P<0.05$) and maximum net photosynthetic rate ($P<0.01$), and ranked as canopy C > canopy B > canopy A; however, dark respiration rate was opposite. There was significant difference in the saturation light and light compensation point in different

收稿日期: 2016-09-23; 修回日期: 2016-10-18

基金项目: 广西自然科学基金青年基金资助项目(2015GXNSFBA139057); 中国林业科学研究院热带林业实验中心主任基金资助项目(RL2011-04 号)

作者简介: 郝建, 工程师, 博士研究生, 从事南亚热带人工林培育研究。E-mail: xuzhouhaojian@126.com

canopy positions ($P<0.01$), the saturation light of higher canopy was greater, but the light compensation point was lower. Initial carboxylation efficiency and photosynthetic capacity higher in the canopy were greater than lower in the canopy with highly significant difference ($P<0.01$), and the carbon dioxide compensation point of different positions in the canopy was in the reverse order. The relationship between photorespiration and photosynthesis was parallel. Daytime change of photosynthetic active radiation, transpiration rate, and leaf temperature in the three canopy positions appeared as a single peak and the diurnal variation net photosynthetic rate and stomatal conductance showed a typical curve with a double peak, but the time of the peaks was different. The diurnal change of intercellular CO_2 concentration in the three canopies was consistent, as a “U” type curve. The path analysis indicated that photosynthetic available radiation and stomatal conductance were the key factors for the net photosynthetic rate in leaves of the three canopy positions of the *E. fordii* plantation. The high canopy position’s photosynthetic rate, potential photosynthetic capacity, and photosynthetic material accumulating ability were stronger, and less of the photosynthetic product was consumed higher in the canopy than lower in the canopy, which could provide scientific guidance to determine the pruning intensity in *E. fordii* plantation. [Ch, 4 fig. 5 tab. 18 ref.]

Key words: forest ecology; *Erythrophleum fordii* plantation; canopy; light-response curve of photosynthesis; CO_2 response curve of photosynthesis

树冠是林木进行光合作用的物质基础,是制造干物质的载体。树木对太阳辐射和降水的利用受限于树冠的结构和空间分布特征,不同特征的树冠对能量的接受、利用、传输和分配呈现出空间异质性,导致不同冠层叶片的光合作用存在空间差异^[1-2]。学者们针对不同冠层光合作用的研究涉及到很多树种,如糖枫 *Acer saccharum*^[3], 欧洲山杨 *Populus tremula*^[4], 小叶椴 *Tilia cordata*^[4], 欧榛 *Corylus avellana*^[4], 杉木 *Cunninghamia lanceolata*^[5], 三倍体毛白杨 *Populus tomentosa*^[6], 樟树 *Cinnamomum camphora*^[7], 杂种落叶松 *Larix gmelinii*^[8], 杨树 *Populus × euramericana*^[9]等树种。目前,针对用材林人工修枝技术的研究,主要集中在人为设置不同修枝强度进行一些对比试验,很少从不同冠层分枝光合能力差异方面进行研究,难以真正科学指导用材林的人工修枝。因此,本研究以 9 年生格木 *Erythrophleum fordii*-马尾松 *Pinus massoniana* 混交人工林为研究对象,在指定方向分 3 个冠层测定其叶片的光合作用,评判不同冠层分枝叶片的光合能力,为科学制定格木人工林修枝技术提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

研究地点位于广西凭祥市中国林业科学研究院热带林业实验中心青山实验场。该地区处于亚热带季风气候区域内的西南部,与北热带北缘毗邻,属湿润半湿润气候。境内日照充足,雨水充沛,干湿季节明显,光、水、热资源丰富。年均气温为 20.5~21.7 °C,极端高温为 40.3 °C,极端低温为-1.5 °C; ≥ 10 °C 活动积温为 6 000~7 600 °C。年均降水量为 1 200.0~1 500.0 mm,年蒸发量为 1 261.0~1 388.0 mm,相对湿度为 80%~84%。主要地貌类型以低山丘陵为主,坡度以 25°~30°为多。地带性土壤为砖红壤,土层厚度大于 1.0 m。

1.2 供试材料

所选试验地为 2006 年春营造的格木-马尾松混交人工林,造林密度为 2 500 株· hm^{-2} ,混交比例为 1:3。设置 3 个试验样地,在每木检尺的基础上,选出冠形完好的优势木 3 株·样地⁻¹,根据格木枝条生长特性,将树冠分 3 层(图 1,从下至上依次为冠层 A,冠层 B 和冠层 C),通过人工搭竹架来观测不同冠层叶片的光合指标。

1.3 测定方法

于 2016 年 6~7 月,在所选 3 个冠层的指定方位各选取最大枝条上外围的成熟功能叶并标记,用 Li-6400XT 光合仪(美国 Li-Cor 公司)观测已标记功能叶的光合参数。

光响应曲线测定:测量时间选择天气晴朗的上午 9:30~11:30,为保持其他环境因子稳定且适宜,

将叶室温度设为 28 ℃，二氧化碳摩尔分数设为 $(400 \pm 10) \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ，用 Li-6400 红蓝光源控制光强，光强依次设为 2 000，1 800，1 600，1 400，1 200，1 000，800，600，400，200，100，80，60，40，30，20，10，5，0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，并根据该曲线计算出光补偿点、光饱和点及最大净光合速率等重要参数。

二氧化碳响应曲线测定：测量时间仍选择在晴朗天气的上午 9: 30–11: 30，使用 LED 红蓝光源控制光 and 有效辐射值为光饱和点，设置环境二氧化碳摩尔分数的变化梯度为 1 800，1 500，1 200，1 000，800，600，400，200，150，100，50，30，20，0 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ，依次测定不同二氧化碳摩尔分数下的光合速率，绘制二氧化碳响应曲线，并根据曲线计算二氧化碳补偿点、饱和点、羧化效率及最大光合能力等指标。

不同冠层光合参数的日变化：选择晴朗天气 8: 00–17:00，将 Li-6400XT 光合仪叶室条件与自然环境保持一致，1 h 测定 1 次 3 个冠层已标记功能叶的净光合速率(P_n ， $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)，蒸腾速率(T_r ， $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)，胞间二氧化碳摩尔分数(C_i ， $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)，气孔导度(G_s ， $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)，光合有效辐射(P_{AR} ， $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)，叶片温度(T ，℃)等光合生理指标。

1.4 数据分析

用 DPS 14.5 数据处理软件对格木人工林不同冠层叶片光合特性进行统计分析；利用直角双曲线修正模型分别对其光响应曲线^[10-11]和二氧化碳响应曲线^[12]进行拟合及参数计算，并用 Excel 进行分析作图。

2 结果与分析

2.1 格木人工林不同冠层叶片对光的响应

利用直角双曲线修正模型对格木人工林下、中、上 3 个冠层叶片的光响应曲线进行拟合，拟合效果较好，确定系数 R^2 值均在 0.99 以上，其模型参数如表 1 所示。由图 2 可看出：格木人工林不同冠层叶片净光合速率(P_n)均随着光照强度(P_{AR})的增强而升高，但其光响应曲线变化趋势的不同阶段各光合参数存在明显差异。

表 1 不同冠层光响应曲线拟合模型参数

Table 1 Model coefficient of light-response curve in different canopy layers					
冠层	α	β	γ	$R_d/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	R^2
冠层 A	0.033 971	0.000 112	0.005 958	1.145 9	0.995 5
冠层 B	0.049 884	0.000 058	0.004 753	0.484 0	0.996 0
冠层 C	0.066 298	0.000 066	0.003 333	0.288 9	0.999 5

说明： α ， β ， γ 是 3 个系数， α 是光响应曲线的初始斜率，表示植物在光合作用对光的利用效率， β 为修正因子，系数 $\gamma=\alpha/P_{\text{max}}$ ， R_d 为暗呼吸速率。

从表2 可知：格木人工林中冠层 A，冠层 B 和冠层 C 叶片的初始斜率(α)，最大净光合速率(P_{max})和饱和光强值(I_{sat})的顺序相同，均为冠层 A<冠层 B<冠层 C，光补偿点(I_c)和暗呼吸速率(R_d)顺序相反，为冠层 A>冠层 B>冠层 C，且 3 个冠层各参数差异均达到显著或极显著水平。随着格木人工林冠层高

表 2 不同冠层光响应曲线各参数统计表

Table 2 Statistical table of model coefficient of light-response curve in different canopy layers					
冠层	初始斜率 α	最大净光合速率 $P_{\text{max}}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	饱和光强 $I_{\text{sat}}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	光补偿点 $I_c/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	暗呼吸速率 $R_d/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$
冠层 A	0.033 971 ± 0.013 2 bc	4.468 6 ± 1.12 BCc	1 067.17 ± 9.47 Cc	30.98 ± 6.78 Aa	1.15 ± 0.33 Aa
冠层 B	0.049 884 ± 0.019 6 ab	6.242 9 ± 1.86 Bb	1 700.54 ± 7.39 Bb	12.89 ± 5.39 Bb	0.48 ± 0.21 Bb
冠层 C	0.066 298 ± 0.021 8 a	14.733 5 ± 3.61 Aa	1 852.14 ± 11.82 Aa	4.42 ± 2.43 Cc	0.29 ± 0.15 BCc

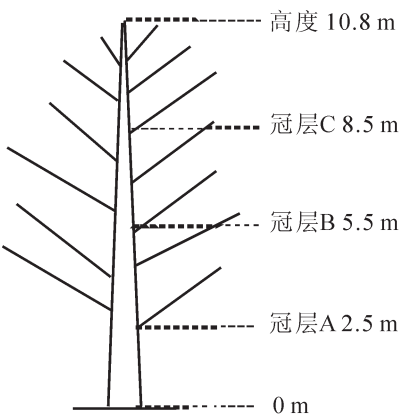


图 1 格木不同冠层枝条的分布
Figure 1 Distribution of branch in different canopy layers of *Erythrophloeum fordii* plantation

度增加叶片光合的初始斜率增大,最大净光合速率增大,而暗呼吸速率却减小,这表明格木叶片对光合物质的积累随着冠层高度增加而增强,对光合产物的消耗在减少。随着格木人工林冠层高度增加,饱和光强增大,而光补偿点却减小,表明随着冠层越高,格木叶片的光合能力越强,光合作用要求的有效辐射强度范围越宽,对较强及弱光的利用效率越高。

2.2 格木人工林不同冠层叶片对二氧化碳的响应

通过直角双曲线修正模型对格木人工林下、中、上冠层叶片的二氧化碳响应曲线进行拟合,确定系数 R^2 值均在 0.99 以上,模型参数如表 3 所示。格木人工林不同冠层叶片二氧化碳响应曲线与光响应曲线有着相同的变化趋势,随着二氧化碳摩尔分数升高,冠层 A,冠层 B 和冠层 C 叶片的 P_n 值不断增高后呈平缓趋势,3 个冠层 P_n 差距增加,趋势线逐渐分离(图 3)。

表 3 不同冠层二氧化碳响应曲线拟合模型参数

Table 3 Model coefficient of CO ₂ response curvein different canopy layers					
冠层	α	β	γ	$R_p/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	R^2
冠层 A	0.014 245	0.000 234 38	0.000 12	0.647 6	0.996 2
冠层 B	0.023 058	0.000 203 46	0.000 24	1.503 4	0.997 0
冠层 C	0.071 167	0.000 099 42	0.002 11	2.141 6	0.992 3

说明: α , β , γ 是 3 个系数, α 为二氧化碳响应曲线上 $C_{\text{isat}}=0$ 处的斜率,即为植物的初始羧化效率, β 为修正因子,系数 $\gamma=\alpha/A_{\text{max}}$, R_p 为光呼吸速率。

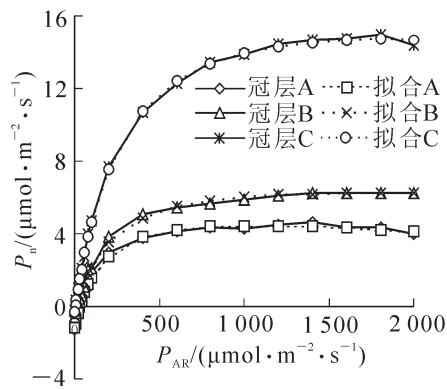


图 2 格木不同冠层光响应曲线

Figure 2 Light-response curvein different canopy layers of *Erythrophleum fordii* plantation

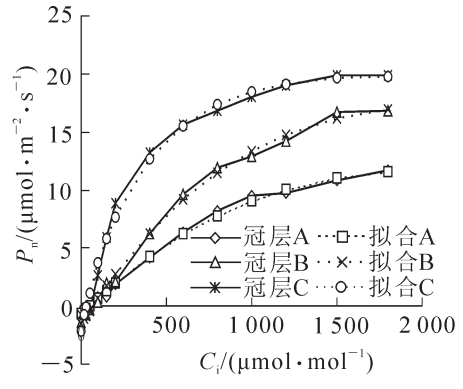


图 3 格木不同冠层二氧化碳响应曲线

Figure 3 CO₂ response curve in different canopy layers of *Erythrophleum fordii* plantation

从表 3 可知:格木人工林3 个冠层叶片的二氧化碳响应拟合曲线各参数的均达到显著或极显著水平。冠层 A,冠层 B 和冠层 C 叶片的初始羧化效率(α)和光合能力(A_{max})的顺序相同,均为冠层 A<冠层 B<冠层 C,说明高冠层格木叶片在低二氧化碳浓度条件下,具有更高的光合速率,且潜在的光合能力更强;二氧化碳补偿点(Γ)顺序相反,二氧化碳补偿点低,表明叶片具有净光合速率高、产量高的特点,二氧化碳补偿点经常作为评价植物光合性能的一个可靠指标;光呼吸速率(R_p)大小顺序为冠层 A<冠层 B<冠层 C,光呼吸变化与光合作用保持着一定的平行关系^[13],因此,高冠层叶片光合能力较强,光呼吸速率也相应的增高。同时,光呼吸速率和羧化效率共同影响二氧化碳补偿点的变化结果^[14]。

2.3 格木不同冠层光合参数的日变化

在格木人工林生长旺盛季节,选择晴朗无云天气测定 3 个冠层同一天内不同时间的光合参数,并绘

表 4 不同冠层二氧化碳响应曲线各参数统计表

Table 4 Statistical table of model coefficient of CO ₂ response curve in different canopy layers					
冠层	初始羧化效率 $\alpha/$ ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光合能力 $A_{\text{max}}/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	饱和胞间二氧化碳摩尔分 数 $C_{\text{isat}}/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	二氧化碳补偿点 $\Gamma/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	光呼吸速率 $R_p/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
冠层 A	$0.014\ 2 \pm 0.008\ 5\ \text{BCc}$	$11.57 \pm 2.67\ \text{Cc}$	$1\ 913.21 \pm 11.65\ \text{ab}$	$66.21 \pm 8.56\ \text{Aa}$	$0.65 \pm 0.32\ \text{Cc}$
冠层 B	$0.023\ 1 \pm 0.010\ 3\ \text{Bb}$	$17.04 \pm 4.93\ \text{ABb}$	$1\ 988.08 \pm 10.85\ \text{a}$	$57.16 \pm 7.39\ \text{ABb}$	$1.50 \pm 0.61\ \text{ABb}$
冠层 C	$0.071\ 2 \pm 0.015\ 2\ \text{Aa}$	$19.74 \pm 4.03\ \text{Aa}$	$1\ 758.68 \pm 15.67\ \text{bc}$	$32.25 \pm 9.88\ \text{Cc}$	$2.14 \pm 1.53\ \text{Aa}$

制分布图(图 4)。格木人工林 3 个冠层的 P_{AR} , T_r 与 T 的日变化表现出大致相同的规律, 为单峰型, 分别在 12: 00, 13: 00 与 14: 00 达到峰值。 P_n 与 G_s 日变化曲线呈双峰型, 3 个冠层 P_n 峰值出现的时间均不同, 分别为冠层 A: 10: 00 与 15: 00, 冠层 B: 11: 00 与 15: 00, 冠层 C: 12: 00 与 15: 00; 冠层 A 的 G_s 峰值的时间与冠层 B 和冠层 C 不同, 冠层 A: 10: 00 与 15: 00, 冠层 B 和冠层 C: 11: 00 与 16: 00。3 个冠层 C_i 的日变化一致, 为“U”型曲线, 均在 13: 00 出现最低值。3 个冠层的各光合参数均随冠层高度增加而增大, C_i 与 T 变化幅度较小。

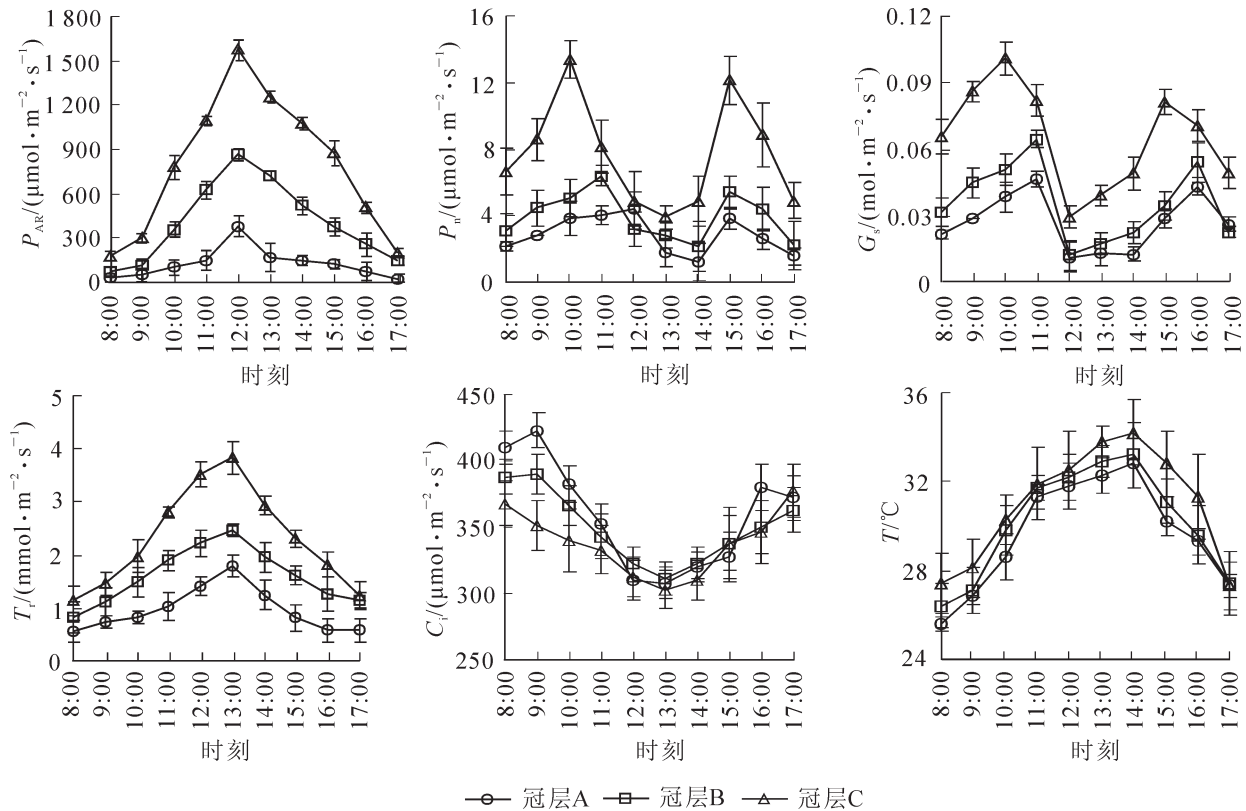


图 4 不同冠层光合参数的日变化

Figure 4 Diurnal changes of photosynthetic parameter in different canopy layers

2.4 格木不同冠层净光合速率与光合因子的关系

格木不同冠层叶片净光合速率与各光合因子的通径分析结果如表 5 所示。冠层 A 中 P_{AR} , T_r 与 G_s 对 P_n 的直接通径系数绝对值较大, 其中 P_{AR} 的直接作用最大。冠层 B 中 G_s 与 P_{AR} 对 P_n 的直接通径系数绝对值较大, 其中 G_s 的直接作用最大。冠层 C 中 T_r , P_{AR} 与 G_s 对 P_n 的直接通径系数绝对值较大, 其中 T_r 的直接作用最大。

3 结论与讨论

树冠的组成及树冠生物量的多少直接影响不同高度分枝的叶片对光辐射能的截获^[15]。格木人工林不同冠层受到的遮光强度不同, 导致 3 个冠层接受的光辐射存在差异, 高冠层各时间段测定的 P_{AR} 值要高于低冠层的。通径分析表明, 光合有效辐射及气孔导度均是影响格木人工林 3 个冠层的净光合速率的主要因子。

植物光合作用对不同强度的光照具有一定的适应能力, 但是光强是影响植物光合作用的重要外界因子^[16]。冠层上层到下层光强的衰减会导致不同冠层叶片的光合能力呈现显著差异^[17-18]。所处环境光照强度不同, 格木不同冠层叶片光合特性表现出了明显的差异。高冠层叶片的光合初始斜率、最大净光合速率均大于低冠层的, 而暗呼吸速率相反, 这说明格木高冠层叶片光合物质的积累能力较强, 对光合产物的消耗也较少; 高冠层叶片要求饱和光强较大, 而光补偿点却较小, 说明高冠层格木叶片对光强适应范围较宽, 对光的利用效率较高。3 个冠层格木叶片的二氧化碳响应拟合曲线研究结果显示, 高冠层叶片

表 5 不同冠层净光合速率与光合因子的通径分析

Table 5 Path analysis between P_n and physiological factors in different canopy layers

冠层	因子	直接通径系数	间接通径系数				
			P_{AR}	T_r	G_s	C_i	T
冠层 A	P_{AR}	1.171 7		0.080 4	-0.376 3	0.257 0	-0.635 9
	T_r	0.111 3	0.846 5		-0.507 7	0.278 5	-0.723 0
	G_s	0.864 7	-0.509 9	-0.065 3		-0.170 3	0.257 6
	C_i	-0.346 8	-0.868 3	-0.089 4	0.424 6		0.800 6
	T	-0.883 3	0.843 4	0.091 1	-0.252 2	0.314 3	
冠层 B	P_{AR}	0.471 9		-0.018 3	-0.270 1	-0.187 7	0.021 4
	T_r	-0.019 1	0.452 5		-0.314 3	-0.197 6	0.022 4
	G_s	0.879 0	-0.145 0	0.006 8		0.092 6	-0.005 5
	C_i	0.215 3	-0.411 3	0.017 6	0.378 0		-0.022 5
	T	0.023 9	0.422 2	-0.017 9	-0.201 5	-0.202 8	
冠层 C	P_{AR}	0.890 5		-0.860 0	-0.345 5	-0.209 4	0.323 4
	T_r	-0.896 1	0.854 6		-0.424 7	-0.217 2	0.329 8
	G_s	0.830 9	-0.370 3	0.458 0		0.088 0	-0.111 5
	C_i	0.228 9	-0.814 7	0.850 3	0.319 5		-0.344 5
	T	0.376 0	0.766 0	-0.786 1	-0.246 3	-0.209 7	

的初始羟化效率、光合能力均高于低冠层的，高冠层格木叶片具有更高的光合速率和更强的潜在光合能力。

综合研究结果发现，高冠层分枝叶片的初始羟化效率、光合能力及对光合物质的积累能力均显著高于中冠层与低冠层。这说明下部冠层枝条长期处在较弱光强环境中，处在该冠层分枝叶片的光合能力下降。因此，依据不同冠层分枝叶片的光合特性的差异，可以通过人工修枝措施，修除下冠层光合能力较差的分枝，以优化树冠结构，调节树冠内微环境，提高树木的光合作用能力^[8]。此种人工修枝措施一方面能促进格木生长，另一方面又可以优化干形，对格木人工林无节良材的培育具有重要指导意义。

4 参考文献

- [1] VIERLING L A, WESSMAN C A. Photosynthetically active radiation heterogeneity within a monodominant Congolese rain forest canopy [J]. *Agric For Meteorol*, 2000, **103**(3): 265 – 278.
- [2] ANTEN N P R. Optimal photosynthetic characteristics of individual plants in vegetation stands and implications for species coexistence [J]. *Ann Bot*, 2005, **95**(3): 495 – 506.
- [3] ELLSWORTH D S, REICH P B. Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest [J]. *Oecologia*, 1993, **96**(2): 169 – 178.
- [4] KULL O, NIINEMETS Ü. Distribution of leaf photosynthetic properties in tree canopies: comparison of species with different shade tolerance [J]. *Funct Ecol*, 1998, **12**(3): 472 – 479.
- [5] 张小全, 徐德应, 赵茂盛, 等. CO₂ 增长对杉木中龄林针叶光合生理生态的影响[J]. *生态学报*, 2000, **20**(3): 390 – 396.
ZHANG Xiaoquan, XU Deying, ZHAO Maosheng, *et al.* The responses of 17 years old Chinese fir shoots to elevated CO₂ [J]. *Acta Ecol Sin*, 2000, **20**(3): 390 – 396.
- [6] 富丰珍, 徐程扬, 李广德, 等. 冠层部位对三倍体毛白杨光合生理特性的影响[J]. *中南林业科技大学学报*, 2010, **30**(3): 95 – 99.
FU Fengzhen, XU Chengyang, LI Guangde, *et al.* Effects of canopy position on photosynthesis physiological characteristics of triploid clones of *Populus tomentosa* [J]. *J Cent South Univ For Technol*, 2010, **30**(3): 95 – 99.
- [7] 黄志宏, 田大伦, 闫文德, 等. 城市樟树人工林冠层光合作用的时空特征[J]. *中南林业科技大学学报*, 2011, **31**(1): 38 – 46.
HUANG Zhihong, TIAN Dalun, YAN Wende, *et al.* Spatial and temporal characteristics of photosynthesis of urban

- plantation *Cinnamomum camphora* in Central South China [J]. *J Cent South Univ For & Technol*, 2011, **31**(1): 38 – 46.
- [8] 张元元. 杂种落叶松人工林冠层光合特征及生长过程机理的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2012.
ZHANG Yuanyuan. *Study on Growth Process Mechanism and Photosynthetic Characteristics in Canopy of Hybrid Larch Plantation* [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2012.
- [9] 马永春, 方升佐. 欧美杨 107 不同冠层光合特性的研究[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2011, **35**(4): 39 – 42.
MA Yongchun, FANG Shengzuo. Research on photosynthesis characteristics in different canopy layers of poplar clone 107(*Populus × euramericana* cv. Neva) [J]. *J Nanjing For Univ Nat Sci Ed*, 2011, **35**(4): 39 – 42.
- [10] YE Zipiao, YU Qiang. A coupled model of stomatal conductance and photosynthesis for winter wheat [J]. *Photosynthetica*, 2008, **46**(4): 637 – 640.
- [11] 叶子飘. 光合作用对光和 CO₂ 响应模型的研究进展[J]. 植物生态学报, 2010, **34**(6): 727 – 740.
YE Zipiao. A review on modeling of responses of photosynthesis to light and CO₂ [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, **34**(6): 727 – 740.
- [12] 叶子飘, 于强. 光合作用对胞间和大气 CO₂ 响应曲线的比较[J]. 生态学杂志, 2009, **28**(11): 2233 – 2238.
YE Zipiao, YU Qiang. A comparison of response curves of winter wheat photosynthesis to flag leaf intercellular and air CO₂ concentrations. [J]. *Chin J Ecol*, 2009, **28**(11): 2233 – 2238.
- [13] 董志新, 韩清芳, 贾志宽, 等. 不同苜蓿(*Medicago sativa* L.)品种光合速率对光和 CO₂ 浓度的响应特征[J]. 生态学报, 2007, **27**(6): 2272 – 2278.
DONG Zhixin, HAN Qingfang, JIA Zhikuan, *et al.* Photosynthesis rate in response to light intensity and CO₂ concentration in different alfalfa varieties [J]. *Acta Ecol Sin*, 2007, **27**(6): 2272 – 2278.
- [14] 蔡时青, 许大全. 大豆叶片 CO₂ 补偿点和光呼吸的关系[J]. 植物生理学报, 2000, **26**(6): 545 – 550.
CAI Shiqing, XU Daquan. Relationship between the CO₂ compensation point and photorespiration in soybean leaves [J]. *Acta Phytophysiol Sin*, 2001, **26**(6): 545 – 550.
- [15] MONTEITH J L. 2-does light limit crop production? [G]//JOHNSON C B. *Physiological Processes Limiting Plant Productivity*. London: Elsevier Ltd, 1981: 23 – 38.
- [16] 张其德, 唐崇钦, 林世青, 等. 光强度对小麦幼苗光合特性的影响[J]. 植物学报, 1988, **30**(5): 508 – 514.
ZHANG Qide, TANG Chongqin, LIN Shiqing, *et al.* Effects of light intensity on photosynthetic characteristics of wheat seedling [J]. *J Integr Plant Biol*, 1988, **30**(5): 508 – 514.
- [17] AMTHOR J S. Scaling CO₂-photosynthesis relationships from the leaf to the canopy [J]. *Photosynth Res*, 1994, **39**(3): 321 – 350.
- [18] HAN Qingmin, CHIBA Y. Leaf photosynthetic responses and related nitrogen changes associated with crown reclosure after thinning in a young *Chamaecyparis obtusa* stand [J]. *J For Res*, 2009, **14**(6): 349 – 357.