

四种热带雨林树种光合和形态解剖特征 对不同生长光强的适应

郭玉华^{1, 2}, 蔡志全², 曹坤芳^{2*}, 王渭玲¹

(1. 西北农林科技大学生命科学学院, 陕西杨陵 712100; 2. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303)

摘要: 研究了西双版纳热带雨林 2 种喜光树种中平树(*Macaranga denticulata*)、倒樱木(*Paravallaris macrophylla*)和 2 种耐荫树种云南肉豆蔻(*Myristica yunnanensis*)、金丝李(*Garcinia paucinervis*)幼苗叶片光合和形态解剖特征对 3 种不同生长光强(5%、25%和 50% 相对光强)的适应。研究表明,与强光下相比,弱光下生长的 4 种植物最大净光合速率、光饱和点、光补偿点、暗呼吸速率、叶绿素 a/b、叶片和栅栏组织厚度、气孔密度和比叶重都降低,而海绵组织/栅栏组织和叶绿素含量升高。在相同光强下,与 2 种耐荫树种相比,2 种喜光树种有较大的最大净光合速率、暗呼吸速率、气孔密度和较低的叶绿素含量。在不同光强下,4 种植物均表现出了对光适应有利的生理和形态解剖可塑性,而喜光树种比耐荫树种有较大的生理和形态可塑性,表明喜光树种具有比耐荫树种对强光有更强的适应能力。4 种植物的生理指标的可塑性均大于叶片解剖结构的可塑性。

关键词: 形态解剖; 光适应; 光合作用; 可塑性; 热带雨林树种

中图分类号: Q945

文献标识码: A

文章编号: 1000-470X(2004)03-0240-05

Leaf Photosynthetic and Anatomic Acclimation of Four Tropical Rainforest Tree Species to Different Growth Light Conditions

GUO Yu-Hua^{1, 2}, CAI Zhi-Quan², CAO Kun-Fang^{2*}, Wang Wei-Ling¹

(1. College of Life Science, Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling, Shaanxi 712100, China;

2. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, The Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China)

Abstract: Leaf morphological and physiological acclimation to three irradiance levels (5%, 25% and 50% daylight) were investigated in seedlings of the following four tropical rainforest tree species. *Macaranga denticulata* and *Paravallaris macrophylla* are light-demanding species, and *Myristica yunnanensis* and *Garcinia paucinervis* are shade-tolerant species. The results showed that, with decreasing irradiance, all of four species displayed decreasing maximum net photosynthetic rate (P_{max}), saturation irradiance, light compensation point, dark respiration rate (R_d), Chl a/b ratios, leaf thickness, stomatal density and lamina mass per area, and increasing spongy/palisade ratio and chlorophyll content. Under the same light levels, the light-demanding species had higher P_{max} , R_d , stomatal density and lower Chl content compared to the shade-tolerant species. The shade-tolerant species had lower morphological and physiological plasticity, suggesting that their weaker abilities to acclimate to strong light. The physiological plasticity of the four species is greater than that of leaf anatomy. Our results supported that light-demanding

收稿日期: 2003-09-17, 修回日期: 2004-03-09。

基金项目: 中国科学院“百人计划”资助项目的部分研究内容。

作者简介: 郭玉华(1978-), 女, 联合培养硕士研究生, 主要从事植物生理生态学研究。

* 通讯作者(caokf@xtbg.ac.cn)。

species have greater abilities of acclimation to strong light conditions than shade-tolerant species.

Key words: Leaf anatomy; Light acclimation; Photosynthesis; Plasticity; Tropical rainforest trees

光是影响植物生长发育和生存最重要的环境因子之一^[1]。热带雨林林下光环境具有很大的异质性^[2]。许多热带雨林树木从小树长到大树的生长过程中要经历多次光环境的变化,而不同的树种可以通过发展不同的光能利用策略从而能够在林中共存^[3]。叶片是植物对环境变化最为敏感的光合器官之一,其形态和解剖结构特征被认为最能体现环境因子的影响及植物对环境的适应^[4]。较高的可塑性将使得植物对环境具有较高的潜在适应能力,这对植物在异质光环境中的生存至关重要^[5]。了解不同树种的生理学、形态和解剖学特征对光强变化的可塑性反应是热带雨林树种分布和共存格局的中心研究内容^[6]。笔者以2种热带雨林喜光树种和2种耐荫树种为材料,通过对其在不同生长光强下叶片的光合作用、色素含量和形态解剖学可塑性的研究,揭示这4种植物在不同光环境下的生态适应能力及策略。

1 材料与方法

1.1 研究地区自然概况

实验在中国科学院西双版纳热带植物园(21°41'N, 101°25'E)进行。该园海拔580 m,属北热带西南季风气候,一年中有明显的雨季(5~10月)和干季(11~4月)之分。年均降水量1500~1600 mm,其中雨季占83%~87%,年平均湿度85%,年平均气温21.7℃。实验在10月中旬进行,这时正值雨季末期,最高温度为32.1℃,最低温度为16.0℃,正午最大光强可达2200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

1.2 材料与处理

用黑色尼龙网搭建透光率分别为50%、25%和5%(太阳光为100%)的荫棚3个,分别记为高光强(热带雨林中基本无此强光)、中光强(相当于大林窗中的光强)和低光强(相当于林下的光强)。2002年7月将采自西双版纳地区的喜光树种中平树(*Macaranga denticulata*)和倒樱木(*Paravallis macrophylla*),耐荫树种云南肉豆蔻(*Myristica yunnanensis*)和金丝李(*Paucinervis macrophylla*)的种子播种在透光率为25%荫棚内的沙床中,8月份当

幼苗株高为10 cm左右时,将其移栽到同一规格的花盆中,每盆1株,栽培基质由等体积的林内10 cm以上表土(砖红壤)与河沙混匀而成。选择大小一致的幼苗随机分组,每组10~15盆,移到50%、25%和5%相对光强下处理。每天傍晚浇足量的水,每月施复合肥1次,随时防治病虫害。10月中旬开始测定各个指标。选取植株顶端第二或第三片成熟叶为测定对象,每株1片,每个处理3~5个重复。

1.3 测定方法

用LI 6400便携式光合作用系统(LI-COR, USA)测定幼苗叶片光合作用的光响应曲线。根据Bassman和Zwier的方法^[7]拟合响应曲线,计算最大净光合速率(P_{max})、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)和暗呼吸速率(R_{d})。叶绿素含量参照Arnon的方法^[8]测定。比叶重(LMA,单位面积干重)用烘干法测定。

用徒手切片做成的水装片在40×10倍双筒显微镜(Leica-DMLA,德国)下观察和测量叶片总厚度、栅栏组织和海绵组织厚度。用无色指甲油涂于叶片上、下表面取印迹制成水装片,在显微镜下观测叶片上表面和下表面的气孔密度和保卫细胞的长度。测定时每一处理重复5株。

用 t 检验比较不同处理、不同种之间的差异。可塑性指数的计算参照Valladares等的方法^[9]:某指标的可塑性指数=(最大值-最小值)/最大值。

2 结果

2.1 生长光强对4种植物光合作用的影响

在相同光强下,中平树和倒樱木的最大净光合速率、光饱和点、光补偿点和暗呼吸速率均高于云南肉豆蔻和金丝李。中平树和倒樱木的 P_{max} 、LSP、LCP随着生长光强的增大而增大,云南肉豆蔻和金丝李则在25%和5%光强下差异不显著($P > 0.05$)。4种植物的 R_{d} 在25%和5%光强下差异均不显著($P > 0.05$)。倒樱木和中平树 P_{max} 、LSP、LCP和 R_{d} 对生长光强的可塑性均大于云南肉豆蔻和金丝李。光合特性4个参数可塑性大小的顺序为:LCP>LSP> P_{max} > R_{d} (表1)。

表 1 3 种生长光强下 4 个热带雨林树种幼苗叶片的气体交换参数
Table 1 Gas exchange parameters of the seedlings of four tropical rainforest tree species under three light levels

树种 Species	相对光强 (RI%)	最大净光合速率 P _{max} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	暗呼吸速率 R _d ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
中平树 <i>M. denticulata</i>	50	14.0±0.4a	1142.9±56a	67.5±1.4a	1.12±0.11a
	25	9.9±0.6b	888.7±43b	41.4±2.7b	1.03±0.15b
	5	7.2±0.3c	553.0±41c	29.6±1.2c	0.84±0.14b
可塑性指数(PI) Plasticity index		0.486	0.519	0.561	0.221
倒櫻木 <i>P. macrophylla</i>	0	8.4±0.6a	874.6±46a	71.5±1.7a	1.02±0.16a
	25	7.4±0.2b	683.4±34b	59.9±2.4b	0.92±0.06a
	5	4.3±0.2c	423.9±28c	26.5±1.3c	0.76±0.15b
可塑性指数(PI) Plasticity index		0.488	0.515	0.862	0.255
云南肉豆蔻 <i>M. yunnanensis</i>	50	4.8±0.4a	443.3±38a	39.1±0.7a	0.86±0.13a
	25	4.2±0.3b	460.4±35b	27.6±1.2b	0.76±0.06b
	5	3.7±0.2b	325.7±21c	19.9±1.7b	0.72±0.09b
可塑性指数(PI) Plasticity index		0.232	0.265	0.491	0.162
金丝李 <i>G. paucineruis</i>	50	5.3±0.5a	548.2±43a	30.9±2.4a	0.83±0.08a
	25	3.9±0.3b	431.1±39b	24.8±1.6fb	0.69±0.15b
	5	3.6±0.3b	384.9±24c	15.7±1.3b	0.67±0.13b
可塑性指数(PI) Plasticity index		0.332	0.298	0.491	0.192

注:数据为平均值±标准误(n=3-5)。小写字母表示同一树种、同一指标、不同光强条件下在P=0.05水平下多重比较的结果,字母不同表示差异性显著。

Notes: Data were means ± SE (n = 3 - 5). Small letters indicate significant difference of same parameter among same species under different light levels (P < 0.05). RI. Relative irradiance; P_{max}. Maximal net photosynthetic rate; LSP. Light saturate point; LCP. Light compensation point; R_d. Dark respiration rate; PI. Plasticity index.

2.2 生长光强对 4 种植物叶片叶绿素含量的影响

4 种植物的叶绿素含量随着光强的增大而降低, Chl a/b 比值随着光强的增大而增大。强光下生

表 2 3 种生长光强下 4 个树种叶片叶绿素含量和叶绿素 a/b 值

Table 2 Chlorophyll content and chl a/b ratios in leaves of four tree species growing under three light levels

树种 Species	相对光强 (RI%)	叶绿素含量 Chl content ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$)	叶绿素 a/b 比值 Chl a/b ratios
中平树 <i>M. denticulata</i>	50	2.31±0.13a	1.98±0.341a
	25	2.86±0.23b	1.77±0.234a
	5	3.27±0.19c	1.51±0.145b
可塑性指数(PI) Plasticity index		0.293	0.237
倒櫻木 <i>P. macrophylla</i>	50	2.12±0.07a	1.80±0.162a
	25	2.71±0.15b	1.78±0.297a
	5	2.74±0.06b	1.41±0.412b
可塑性指数(PI) Plasticity index		0.226	0.207
云南肉豆蔻 <i>M. yunnanensis</i>	50	3.56±0.13a	1.46±0.232a
	25	3.80±0.21b	1.37±0.274b
	5	3.94±0.15b	1.17±0.301b
可塑性指数(PI) Plasticity index		0.096	0.171
金丝李 <i>G. paucineruis</i>	50	3.10±0.23a	1.92±0.211a
	25	3.53±0.14b	1.81±0.257b
	5	3.61±0.25b	1.79±0.310b
可塑性指数(PI) Plasticity index		0.141	0.070

长的 4 种植物 chl a+b 含量均显著低于中、低光强。在相同光强下,云南肉豆蔻和金丝李的 chl a+b 显著高于中平树和倒櫻木(表 2)。不同光强下,中平树和倒櫻木叶绿素含量和叶绿素 a/b 的可塑性指数均大于云南肉豆蔻和金丝李(表 2)。

2.3 叶片形态解剖学特征

4 种植物的叶片厚度和栅栏组织厚度随着光强的升高而增大,而海绵组织/栅栏组织随着光强的升高降低(表 3)。中平树和倒櫻木的叶片总厚度在不同光强下差异均显著(P < 0.05),而云南肉豆蔻和金丝李 25% 和 5% 光强下差异不显著(P > 0.05)。4 个树种的气孔都着生在叶片的下表面。随着光强的升高,4 个树种叶片的气孔密度均增加,而保卫细胞长度差异不显著(P > 0.05)。相同光强下,中平树和倒櫻木的气孔密度显著高于云南肉豆蔻和金丝李的值。4 种植物的比叶重(LMA)随着生长光强的减弱均呈降低趋势(表 3)。在叶片厚度、栅栏组织厚度、海绵组织/栅栏组织、气孔密度和比叶重 4 个指标上,中平树和倒櫻木对不同光强的可塑性指数均大于云南肉豆蔻和金丝李。

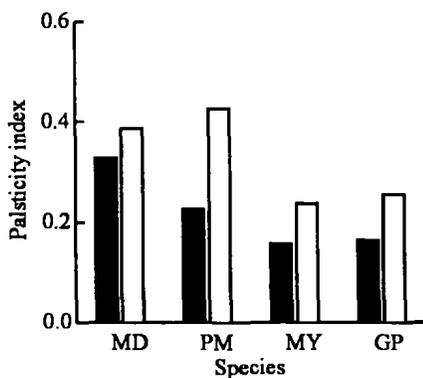
表 3 3 种生长光强下 4 个树种幼苗叶片的形态解剖、气孔特征和比叶重

Table 3 Anatomic and stomatal characteristics and leaf dry mass of four tree species growing under three light levels

树种 Species	相对光强 (RI%)	叶片总厚度 LT (μm)	栅栏组织厚度 P (μm)	海绵组织/ 栅栏组织 S/P	气孔密度 SD (no. mm^{-2})	保卫细胞长度 GL (μm)	比叶重 LMA ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)
中平树 <i>M. denticulata</i>	50	150.0 ± 3.8a	52.4 ± 3.4a	1.04 ± 0.02a	493 ± 17.6a	18.6 ± 0.6a	67.4 ± 3.2a
	25	138.6 ± 2.5b	46.4 ± 2.3b	1.24 ± 0.03a	420 ± 13.8b	18.8 ± 0.9a	45.8 ± 2.1b
	5	92.5 ± 6.7c	35.5 ± 2.5b	1.31 ± 0.03a	321 ± 10.9c	17.5 ± 0.5a	38.6 ± 3.4b
可塑性指数 (PI) Plasticity index		0.383	0.323	0.206	0.430	0.059	0.566
倒樱木 <i>P. macrophylla</i>	50	298.7 ± 6.0a	87.5 ± 4.1a	2.14 ± 0.10a	395 ± 19.9a	22.8 ± 0.7a	59.7 ± 5.3a
	25	281.9 ± 6.1b	72.0 ± 5.3b	2.32 ± 0.06b	364 ± 11.8b	20.2 ± 0.6a	43.8 ± 3.2b
	5	240.9 ± 4.1c	63.1 ± 7.2b	2.48 ± 0.04a	307 ± 7.9a	20.6 ± 0.6a	36.7 ± 4.2b
可塑性指数 (PI) Plasticity index		0.193	0.279	0.158	0.223	0.096	0.385
云南肉豆蔻 <i>M. yunnanensis</i>	50	346.4 ± 2.9a	100.9 ± 3.2a	1.91 ± 0.03a	192 ± 6.6a	17.0 ± 0.6a	75.2 ± 6.5a
	25	331.7 ± 6.4b	78.8 ± 4.4b	2.05 ± 0.12a	163 ± 8.9b	16.9 ± 0.8a	71.7 ± 7.3a
	5	331.4 ± 3.2b	73.4 ± 5.2b	2.17 ± 0.05a	147 ± 4.4c	16.9 ± 0.4a	59.7 ± 8.6b
可塑性指数 (PI) Plasticity index		0.090	0.273	0.136	0.182	0.005	0.206
金丝李 <i>G. paucinerwis</i>	50	295.6 ± 7.2a	81.4 ± 5.1a	2.26 ± 0.09a	201 ± 9.2a	19.9 ± 1.3a	52.5 ± 9.2a
	25	256.2 ± 6.4b	66.8 ± 2.1b	2.31 ± 0.03a	172 ± 8.6b	20.3 ± 1.3b	47.3 ± 9.7b
	5	249.7 ± 8.1b	61.7 ± 2.2b	2.48 ± 0.06a	159 ± 4.1b	20.8 ± 0.7b	39.6 ± 7.6b
可塑性指数 (PI) Plasticity index		0.155	0.242	0.088	0.209	0.044	0.245

Notes: LT. Leaf thickness; P. Palisade thickness; P/S. Spongy to palisade; SD. Stomatal density; GL. Guard cell length; LMA. Leaf mass per area

结合表 1、表 2、表 3 中的可塑性指数来看,喜光植物中平树和倒樱木的可塑性指数高于耐荫的云南肉豆蔻和金丝李。相比较而言,光照对 4 种植物的生理指标(最大净光合速率、光补偿点、光饱和点、暗呼吸速率、Chl a+b、Chl a/b)的可塑性均要大于形态解剖(叶片总厚度、比叶重、栅栏组织厚度、气孔密度、海绵组织/栅栏组织、保卫细胞长度)的可塑性,且差异显著($P < 0.05$) (图 1)。



MD. 中平树; PM. 倒樱木; MY. 云南肉豆蔻; GP. 金丝李
MD. *M. denticulata*; PM. *P. macrophylla*; MY. *M. yunnanensis*; GP. *G. paucinerwis*

图 1 3 种生长光强下 4 个树种幼苗叶片形态学(■)和生理学(□)参数的表型可塑性指数

Fig. 1 The phenotypic plasticity index for morphological (■) and physiological (□) parameters in leaves of four tree species growing under three light levels

3 讨论

生长在相对较高光强(50%)下的中平树和倒樱木的光合能力显著提高(表 1),表明中强光下这 2 个树种可通过提高光合速率利用更多的光能^[10]。这 2 种植物光合作用参数的可塑性强说明其对光强变化的适应能力较强,这与其它需光的热带雨林树种相似^[10,11]。5%光强下,4 种树苗的光饱和点和光补偿点降低(表 1),这是植物对低光环境的适应性反应。较低的光饱和点和光补偿点有利于植物在低光强下以最大能力利用低光量子密度,进行光合作用,从而提高有机物质的积累,维持碳平衡^[12]。较低光强下这 4 个树种的暗呼吸速率降低(表 1),可能是由于适应了低光环境的植物具有相对较低的呼吸速率以减少碳的损耗^[13]。根据光的可塑性参数种类和大小,可以推测它们对光强变化的适应策略。从表 1 和表 3 看出,中平树和倒樱木 LCP、LSP 的可塑性都较高,说明这 2 种植物通过降低 LCP 来适应弱光环境和提高光合能力来适应强光环境。云南肉豆蔻和金丝李 R_d 的可塑性均低于中平树和倒樱木,这与 Lusk 和 Reich 的观点^[14]相符合。

弱光强下,4 种植物 Chl 升高,Chl a/b 降低,这与 Cao 对沙地雨林中的 12 种木本植物的研究结果及其它文献报告^[10,15-18]是一致的。弱光下生长的植

物 Chl 升高,提高了光能捕获效率^[16]。强光下生长的植物 Chl a/b 较低光下植物的高,这有利于植物吸收更多的光能^[19]。中平树和倒樱木 Chl 和 Chl a/b 的可塑性都远大于云南肉豆蔻和金丝李,说明它们通过改变光能捕获和利用能力来适应光环境变化的能力比后者强。

高等植物叶对环境的反映具有可塑性,生长在不同环境条件下将导致其结构和功能有较大幅度的变化,叶的构造由于叶发育的环境而有较大的改变。本研究中,4种植物在不同光强下解剖结构有显著变化。叶片和栅栏组织在较高光强下加厚,海绵组织/栅栏组织降低,这可能是对强光的一种保护性反映。随着光强的升高,4种植物的气孔密度显著增加(表2),有利于改善在较高光强下由于具有较大的叶肉表面积而造成对 CO₂ 扩散的阻力^[4]。弱光下 LMA 降低,导致干重叶的捕光能力增强,利于在弱光环境中生长。4种植物的叶片厚度、栅栏组织、海绵组织/栅栏组织、气孔密度和 LMA 均表现出了对光适应有利的可塑性,但中平树和倒樱木的形态解剖可塑性大于云南肉豆蔻和金丝李,充分说明在不同的光环境下中平树和倒樱木表现出与光环境相适应的形态特征能力强于云南肉豆蔻和金丝李,即对光有较强的形态适应能力。

综上所述,在不同光强下这4种植物均表现出了对光适应有利的生理和形态解剖可塑性,这4种植物的生理指标的可塑性均大于解剖结构的可塑性,说明植物在不同的光环境下对光的生理适应能力要大于植物的形态解剖适应能力;喜光的中平树和倒樱木在大多数参数上的可塑性要大于耐荫的云南肉豆蔻和金丝李,显示喜光树种表现的生理和形态上较强的可塑性有利于对光环境变化的适应,它们具有比耐荫树种更强的强光适应能力。

参考文献:

- [1] Macarthur R H, Connell J H. The Biology of Populations [M]. New York: Wiley and Sons Press. 1996. 200.
- [2] Nicotra A, Chazdon R L, Iriarte S V B. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forest [J]. *Ecology*, 1999, **80**: 1908 - 1962.
- [3] Denslow J S. Tropical rainforest gaps and tree species diversity [J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 1987, **18**: 431 - 451.
- [4] Mott K A, Gibson A G, O'Leary J W. The adaptive significance of amphistomatic leaves [J]. *Plant Cell Environ*, 1982, **9**: 455 - 460.
- [5] Strauss-Debenedetti S, Bazzaz F A. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions [J]. *Oecologia*, 1991, **87**: 377 - 387.
- [6] Davies S J. Photosynthesis of nine pioneers Macaranga species from Borneo in relation to life history [J]. *Ecology*, 1998, **79**: 2292 - 2308.
- [7] Bassman J, Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* X *P. deltoids* clone [J]. *Tree Physiol*, 1991, **8**: 145 - 149.
- [8] Arnon D I. Copper enzymes in isolated chloroplast: polyphenol oxidase in *Beta vulgaris* [J]. *Plant Physiol*, 1949, **24**: 1 - 15.
- [9] Valladares F, Wright S J, Lasso E, Kitajima K, Pearcy R W. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest [J]. *Ecology*, 2000, **81**: 1925 - 1936.
- [10] Scholes J D, Press M C, Zipperlen S W. Differences in light energy utilization and dissipation between dipterocarp rain forest tree seedlings [J]. *Oecologia*, 1997, **109**: 41 - 48.
- [11] Chazdon R L, Kaufmann S. Plasticity of leaf anatomy of two rainforest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation [J]. *Funct Ecol*, 1993, **7**: 385 - 394.
- [12] Pearcy R W, Sims D A. Photosynthetic acclimation to changing light environments: Scaling from the leaf to the whole plant [A]. In: Caldwell M M, Pearcy R W eds. *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plant: Ecophysiological Processes Above and Belowground* [M]. San Diego: Academic press. 1994. 145 - 174.
- [13] Kitao M, Lei T T, Koike T, Tobita H, Maruyama Y. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes [J]. *Plant Cell Environ*, 2000, **23**: 81 - 89.
- [14] Lusk C H, Reich P B. Relationships of leaf dark respiration with light environment and tissue nitrogen content in juveniles of 11 cold-temperate tree species [J]. *Oecologia*, 2000, **123**: 318 - 329.
- [15] Cai Z Q(蔡志全), Cao K F(曹坤芳), Feng Y L(冯玉龙), Feng Z L(冯志立). Acclimation of foliar photosynthetic apparatus of three tropical woody species to growth irradiance [J]. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), 2003, **14**(4): 493 - 496.
- [16] Cao K F. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest [J]. *Can J Bot*, 2000, **78**: 1245 - 1253.
- [17] Feng Y L(冯玉龙), Cao K F(曹坤芳), Feng Z L(冯志立), Ma L(马玲). Acclimation of lamina mass per unit area, photosynthetic characteristic and dark respiration to growth light regimes in four tropical rainforest species [J]. *Acta Ecol Sinica*(生态学报), 2002, **22**(6): 901 - 910.
- [18] Lee D W, Bone R A, Tarsis S L, Storch D. Correlates of leaf optical properties in tropical forest sun and extreme-shade plants [J]. *Am J Bot*, 1990, **77**: 370 - 380.
- [19] Cao K F, Ohkubo T. Allometry, root/shoot ration and root architecture in understory sapling of deciduous dicotyledonous trees in central Japan [J]. *Ecol Res*, 1999, **13**: 217 - 227.