

更新生态位及物种共存研究进展

闫兴富^{1,2}, 曹敏¹

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 昆明 650223;

2. 北方民族大学生命科学与工程学院, 宁夏 银川 750021)

摘要: 更新生态位是一个新成熟个体成功代替另一个成熟个体所要求的可能生态位, 是植物群落中物种共存的潜在机制和影响物种共存的关键因子; 物种间能有效地分配生物和非生物资源而实现物种在时间和空间异质性的生境中共存; 更新生态位分化表现为群落中共存物种间在较小时空尺度上的多种权衡; 虽然共存物种间和种内个体竞争是森林群落物种共存的基本机制, 但竞争和更新生态位分化并不矛盾, 二者在不同的时空尺度上相互作用共同实现物种共存。

关键词: 更新生态位; 物种共存; 权衡; 竞争

中图分类号: Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1002-7351(2007)04-0248-05

Research progress in the studies of regeneration niche and species coexistence

YAN Xing-fu^{1,2}, CAO Min¹

(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming, Yunnan 650223, China;)

2. College of Life Science and Engineering, Northern University for Nationalities, Yinchuan, Ningxia 750021, China)

Abstract: Regeneration niche is the potential niche required by new adult individuals when they successfully replace other adult individuals and the potential mechanism of species coexistence in communities. The efficient distribution of biotic and abiotic resources among community tree species could help species coexist in heterogeneous environments and regeneration niche differentiation exhibited various tradeoffs in smaller spatiotemporal scales. The competition among coexistent species and individuals is the basal mechanism of species coexistence in forest communities, while there is no conflict between competition and regeneration niche differentiation, and competition and their cooperation contribute to species coexistence.

Key words: regeneration niche; species coexistence; tradeoff; competition

更新生态位概念是 Grubb^[1] 在“植物群落中物种丰富度的维持——更新生态位的重要性”一书中提出来的, 有关这一概念在森林群落物种共存中的作用一直是群落生态学领域研究的热点之一。更新生态位是保证新的成年个体成功替代原有成年个体过程中对环境条件的一系列要求^[1], 物种间相互作用形成的空间异质性可以通过更新生态位的分化而促进物种共存。

1 更新生态位的概念

更新生态位即“一个新的成熟个体成功地代替另一个成熟个体所要求的可能生态位”, 这一概念与物种个体在生境中“安全场所”的空间变化有关^[2], 但这一“安全场所”具有物种特异性, 即对某一物种有利, 而对另一物种可能是有害的。更新生态位主要是指成年阶段具有相同生态位的树种间种子、幼苗和小树阶段的生态位分化, 幼苗库或幼树库存在的时间越长, 适合树种定居的生境范围也越广^[3]。木本植物更新生态位分化可能仅限于生活史的早期阶段^[4], 因此其生活史早期阶段的一系列特点可以作为其更新生态位^[1], 植物在种子萌发和幼苗形成阶段对林窗形成^[5]、凋落物覆盖^[6]、地形、水分胁迫、动物捕食和根系竞争等环境变化的反应都可看成是更新生态位的分化。Decaens 等^[6]认为, 某些植物的种子萌发对动物消化道的消化作用的反应也可看作是一种更新生态位, 因为特定动物消化道的消化作用可促进一些植物种子的萌发。

收稿日期: 2007-06-19

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目(编号: 2003CB415100)和北方民族大学博士科研启动基金项目资助

作者简介: 闫兴富(1968-), 男, 河南周口人, 中国科学院西双版纳热带植物园博士, 北方民族大学副教授, 从事种子生物学、植物生态学和恢复生态学教学和科研工作。

2 更新生态位分化理论

关于物种共存有“平衡说”和“非平衡说”两种重要观点,前者以更新生态位分化理论为基础,认为群落中的物种之所以能够共存是因为不同的物种分别占据不同的生态位,也就是说,物种间对生物资源和非生物资源的利用和分配存在着多种权衡(tradeoff)。生态位沿资源梯度的分化是物种共存的潜在机制,共存的物种间能有效地分配生物和非生物资源,因此不同树种在时间和空间异质性的生境中可以共存^[1,7]。在幼苗生长的早期阶段,植株对微环境的不同反应导致了幼苗存活的各种可能性,因而使某些生境成为更新生态位或安全更新生境^[1],很多树种沿林窗到林下的资源梯度变化具有不同的适应。热带森林树种表现为沿资源梯度的非随机空间分布,说明物种间存在着明显的生态位分化^[8,9]。Denslow^[10]认为,热带雨林中多种树种共存是树种对林窗光照梯度分化的反应,因为热带地区不同树种幼苗对光照的反应明显不同,从林窗中央到林窗边缘和林下以及从小林窗到大林窗之间存在着更新生态位分化的潜力。林窗产生了树种更新所需的资源梯度,很多树种都对林窗到林下资源的梯度变化具有不同的适应。臧润国等^[11]报道,热带山地雨林中不同树种的林窗大小级生态位和林窗时间段生态位相对分离,说明林窗大小、年龄和地形位置的变化导致了物种更新生态位的变化^[12],这种现象通常被解释为资源在不同部位之间的分配而引起的。在胁迫条件下的高存活率和非胁迫条件下的高生长率之间的这一权衡促进树种共存^[3],另有研究证明,幼苗在湿润季节的生长和干旱季节的死亡率之间也存在着权衡^[13]。

“非平衡说”则以“中度干扰假说”为基础,认为群落结构是由一系列偶然事件决定的,不存在物种间资源利用和分配的“权衡”,因而否认更新生态位的存在。该假说认为,很多有关热带森林的研究在时间、空间、树种数量和个体大小范围等方面都有局限,因而不能证明生态位分化的存在^[4],Busing等^[14]认为,密度效应可能是解释林窗中物种丰富度较高的主要依据,小范围的干扰主要通过改变个体的密度影响树种多样性。在不同的森林更新层次中,耐荫树种占据了从林窗到林下和从小林窗到大林窗的各个梯度的生境^[14],而且在大多数情况下,耐荫树种的幼苗在林窗形成之前就已存在于林下生境中,所以林窗往往被那些在林窗形成前就已定居其中的生长较高的幼苗所占据^[15]。决定林窗中树种组成的是林窗形成前的林下资源分配模式而非林窗形成后的资源分化模式^[16],因此,“非平衡说”认为林窗中的树种组成主要是由偶然事件决定的,不是由更新生态位决定的^[14]。

3 更新生态位与物种共存

有关物种共存机制的假说很多,主要包括:生态位分化假说、特异性害虫引起的幼苗增补限制假说、密度负效应假说和非经常性竞争假说等。稳定的物种共存关系通过物种间更新生态位、物种的种群特征和对林冠干扰格局影响的反应不同来维持^[5]。森林群落中干扰的发生形成了不同规模的环境异质性,与种子产生的数量、种子大小和种子传播方式有关的特点都与树种的安全更新地点有关。因此,树木生活史中早期阶段的一系列特点可以看作其更新生态位^[1]。共存的物种为了相同的资源条件会发生竞争,如果一个种具有竞争优势,那么竞争的结果将是该种占据这些有利的资源条件而排斥另一个种。但是,物种之间的物候期、生活型、生活史、生殖条件、个体大小、资源利用效率、甚至对环境干扰的敏感性等诸多方面存在差异是普遍存在的^[17],正是物种间的这些差异使共存的物种能有效地分配生物和非生物资源,或者说共存物种间在资源分配上存在着“权衡”,从而使不同物种在时间和空间异质性的生境中可以共存^[7],环境的时空异质性和诸如传播能力、耐荫能力、种子萌发基质的要求、植物体寿命等物种的生活史特点相互作用形成的空间异质性共同维持着物种间的共存关系^[5,6]。树种侵占新生境的能力和竞争能力之间的权衡形成了竞争者和逃避者的稳定共存^[18,19],而这种权衡的形成过程正是物种间更新生态位分化的过程。从理论上讲,共存的定居植物可能在任何连续的时间段上通过空间实现共存,也可能在空间上的任何一点上通过时间实现共存^[19,20],这种时空变化是更新生态位和林窗机制假说的基础^[1,10,21,22]。Wright^[23]指出:在热带森林植物中,有足够的证据证明存在着与微地形有关的更新生态位分化和与幼苗存活与生长之间的权衡有关的更新生态位分化。森林群落中更新要求差别很大的树种的成年植株在相邻空间位置上能实

现共存,其原因是林窗及其附近的斑块生境中短距离的环境梯度变化存在着时空差异。例如,新的林窗与旧林窗呈层次分布,当新的林窗形成时,在早期形成的林窗中某一微生境中更新定居的植物常常受到与原来差异很大的微生境的影响,因此具有不同更新要求的树种通过空间分异在更新过程中实现共存^[23]。生态位分化深刻地影响物种间竞争的结果,物种在改变着自身生存的环境资源,特别是那些有关物种自身生存的资源,物种间生态位的分化降低了其它物种生存所必需的资源组成,因此也就降低了竞争的强度,从而促进了物种的稳定共存^[3,24-26]。因此,更新生态位分化是植物群落中树种共存的关键因素^[1,19,27]。多种物种共存机制是相互协调作用的,生态位分化和效应有利于很多热带森林的稀有树种的共存,但密度负效应对更新成功率高和丰富度更大的种群具有调节作用^[23]。臧润国等^[11]对海南岛霸王岭热带山地雨林林窗更新生态位的研究表明:不同年龄阶段林窗具有不同的资源利用方式,也就是说热带山地雨林不同树种的林窗发育时间段生态位相对分离。

4 共存物种间的权衡

物种间的权衡通常被认为是一种在小的空间尺度上群落物种间共存的要求^[27,28],这种权衡能阻止某一物种在其生存环境的整个范围内占据优势,共存的物种能够在它们的竞争能力和维持持续生存能力与开拓新生境能力之间进行权衡^[19,29],即物种之间的散布能力和开拓新生境的能力与其在某一生境中的竞争能力存在着差异,优势的竞争者开拓新生境的能力较差,相反,劣势的竞争者是较强的新生境开拓者^[29-31]。优势的竞争者和新生境的开拓者往往产生大小不同的种子,种子大小被认为是影响植物对其生活环境适应的关键因素。植物种子的大小与其能产生的种子数量呈负相关关系,所以产生小种子的树种被认为是新生境的开拓者,而且种子大小与幼苗的存活率呈正相关关系,因为较大的种子通常形成较大的幼苗,能更好地抵制资源短缺。因此,大种子和小种子在生活史策略上的不同是种子数量和幼苗存活率之间权衡的结果^[32]。

幼苗在强光下的生长速率和在弱光下的死亡率之间存在着权衡^[13,33],通过对物种间进行比较可以看出,幼苗对光照环境的特化表现为在强光下的生长速率和在弱光下的死亡率呈负相关关系。对耐荫能力差别很大的温带树种^[34]和热带树种^[35]进行比较也得到了同样的结论。因为在荫蔽条件下,幼苗的快速生长必然导致与植物防御病原菌和草食动物取食有关的形态学和生物化学方面的资源投入减少,相反,较厚的、木质化程度较高的叶片和次生物质的产生都有利于幼苗抵抗病原菌和草食动物的危害^[36,37]。草本植物也能在对营养和光照的竞争之间存在多种权衡^[38,39]而开拓新的生境^[19]。

共存物种在对不同类型的有限资源的利用能力方面存在着差异,因此,在局部尺度上,物种能在利用有限资源的能力或耐受诸如温度、干旱或 pH 等胁迫性环境因素能力之间权衡^[28]。此外,森林树种个体大小和种群更新速率之间也存在着权衡,即森林结构假说^[40]。

5 竞争与物种共存

Busing 等^[14]认为,密度假说是解释林窗中物种丰富度较高的主要依据。小范围的干扰主要是通过改变树种的密度影响物种多样性,沿林窗空间梯度的生态位分化不是物种多样性形成的主要原因^[14]。密度在植物群落结构的构建中非常重要,因为植物要对其周围植物个体和资源条件的影响做出反应,个体密度的增大加剧了邻接效应。邻接效应可通过资源竞争、异株克生和特异性草食动物捕食和病原菌等多种途径间接抑制植物的生长^[41]。

森林群落树种间的稳定共存依赖于林窗动态和树种对光照条件的竞争^[40],因此,只有 2 个树种分属于完全不同森林冠层的条件下,树种个体间的竞争才对树种共存有重要影响^[42]。Runkle^[43]指出,随机竞争是热带雨林很多相似树种共存的基本机制。Tilman^[19]指出,物种的竞争能力有等级之分,优势的竞争者能在其种子所能到达的斑块上很快战胜非优势竞争者。在资源非常充足或光照条件较好的林窗环境中,一些优势的竞争者能利用这些丰富的资源条件^[44,45]。然而,因为种子数量的限制,优势竞争者的种子不能传播到所有的斑块生境中,即补充限制作用^[23],这样就使非优势竞争者即新生境开拓者生存下来,甚

至在死亡率很高的情况下旺盛地生长^[32]。也有研究结果表明, 相邻幼苗间的互利生长在群落动态中具有重要作用, 因为遮荫可通过减弱光抑制而有利于相邻个体的生长^[46]。

尽管一些研究者更多地强调密度效应的作用^[14], 但在大多数生态系统中, 竞争和更新生态位分化并不是相互排斥的, 而是在很大程度上相互作用^[4], 植物对其环境的不同反应产生的空间分异降低了物种间的竞争^[26, 46]。对植株大小有较大差异的木本植物来说, 空间分异和种间、种内竞争可能在不同的生长阶段具有重要作用^[46]。在植物生长的早期阶段, 植物对微环境的不同反应导致不同树种幼苗存活的差异, 这一差异使某些生境成为特定物种的更新生态位^[1]或安全更新场所^[2]。Gratzer 等^[41]报道, 植物生长对光照抑制的耐性存在一个启动开关, 当植株低于 25 cm 时不存在竞争, 株高界于 25~ 100 cm 之间时个体间竞争微弱, 而当植株高于 100 cm 时, 空间分异越来越小, 表明在这一阶段幼苗间竞争激烈。可见, 更新生态位分化与种间和种内个体竞争在植物不同的发育阶段影响物种共存, 在植物生长的早期阶段, 通过更新生态位实现空间分异, 当根系和树冠伸展到其生态位以外即开始与周围植株竞争^[41]。

参考文献:

- [1] Grubb P J. The maintenance of species- richness in plant communities: the importance of the regeneration niche[J]. *Biological Review*, 1977, 52: 107- 145.
- [2] Harper J L. *Population Biology of Plants*[M]. London: Academic Press, 1977.
- [3] Nakashizuka T. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2001, 16 (4): 205- 210.
- [4] Brokaw N, Busing R T. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2000, 15: 183- 188.
- [5] Taylor A H, Jiang S W, Zhao L J, et al. Regeneration patterns and tree species coexistence in old-growth *Abies*/*Picea* forests in southwestern China[J]. *Forest Ecology and Management*, 2006, 223: 303- 317.
- [6] Jančák S, Lepš J. Effect of litter, leaf cover and cover of basal internodes of the dominant species *Molinia caerulea* on seedling recruitment and established vegetation[J]. *Acta Oecologica*, 2005, 28: 141- 147.
- [7] Pacala S, Tilman D. Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environments [J]. *American Naturalist*, 1994, 143: 222- 257.
- [8] 项华均, 安树青, 王中生. 热带森林植物多样性及其维持机制[J]. *生物多样性*, 2004, 12 (2): 290- 300.
- [9] Ashton P M S, Gunatilleke C V S, Gunatilleke I A U N. Seedling survival and growth of four *Shorea* species in a Sri Lankan rainforest[J]. *Journal of Tropical Ecology*, 1995, 11: 263- 279.
- [10] Denslow J S. Gap partitioning among tropical rainforest trees[J]. *Biotropica*, 1980, 12: 47- 55.
- [11] 臧润国, 杨彦承. 海南岛霸王岭热带山地雨林林隙更新生态位的研究[J]. *林业科学研究*, 2001, 14 (1): 17- 22.
- [12] 彭闪江, 黄忠良, 周国逸, 等. 鼎湖山林窗形成特征及其对幼树组成和多样性的影响[J]. *热带亚热带植物学报*, 2003, 11 (3): 229- 235.
- [13] Pearson T R H, Burslem D F R P, Goeriz R E et al. Regeneration niche partitioning in neotropical pioneers: effects of gap size, seasonal drought and herbivory on growth and survival[J]. *Oecologia*, 2003, 137: 456- 465.
- [14] Busing R T, White P S. Species diversity and small- scale disturbance in an old-growth temperate forest: a consideration of gap partitioning concepts[J]. *Oikos*, 1997, 78: 562- 568.
- [15] Midgley J J, Bond W J, Geldenhuys C J. The ecology of Southern African conifers[C] // Enright N J, Hill R S. *Ecology of the Southern Conifers*. Victoria: Melbourne Univ. Press, 1995: 64- 80.
- [16] Brokaw N V L, Schemer S M. Species composition in gaps and structure of a tropical forest[J]. *Ecology*, 1989, 70: 538- 541.
- [17] 杨利民, 周广胜, 王国宏. 草地群落物种多样性维持机制的研究 II. 物种实现生态位[J]. *植物生态学报*, 2001, 25 (5): 634- 638.
- [18] Horn H S, MacArthur R H. Competition among fugitive species in a harlequin environment[J]. *Ecology*, 1972, 53: 749- 752.
- [19] Tilman D. Competition and biodiversity in spatially structured habitats[J]. *Ecology*, 1994, 75: 2- 16.

- [20] Comins H N, Noble I R. Dispersal, variability, and transient niches: species coexistence in a uniformly variable environment [J]. American Naturalist, 1985, 126: 706– 723.
- [21] Ricklefs R E. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis[J]. American Naturalist, 1977, 111: 376– 381.
- [22] Orians G H. The influence of tree- falls in tropical forests in tree species richness[J]. Journal of Tropical Ecology, 1982, 23: 255– 279.
- [23] Wright S J. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence[J]. Oecologia, 2002, 130: 1– 14.
- [24] Pacala S. Dynamics of plant communities[C] // Crawley M J. Plant Ecology. London: Blackwell Science, 1997: 532– 555.
- [25] Rees M, Grubb P J, Kelly D. Quantifying the impact of competition and spatial heterogeneity on the structure and dynamics of a four- species guild of winter annuals[J]. American Naturalist, 1996, 147: 1– 32.
- [26] Hui C, Li Z, Yue D X. Metapopulation dynamics and distribution, and environmental heterogeneity induced by niche construction[J]. Ecological Modelling, 2004, 177: 107– 118.
- [27] Tilman D. Causes, consequences and ethics of biodiversity[J]. Nature, 2000, 405: 208– 211.
- [28] Tilman D, Pacala S. The maintenance of species richness in plant communities[C] // : Ricklefs RE, Schluter D. Species Diversity in Ecological Communities. Chicago: University of Chicago Press, 1993: 13– 25.
- [29] Yu D W, Wilson H B. The competition-colonization tradeoff is dead long live the competition³/colonization tradeoff[J]. American Naturalist, 2001, 158: 49– 63.
- [30] Levine J M, Rees M. Coexistence and relative abundance in annual plant assemblages: the roles of competition and colonization[J]. American Naturalist, 2002, 160: 452– 467.
- [31] Wang Z L, Wang F Z, Chen S et al. Competition and existence in regional habitats[J]. American Naturalist, 2002, 159: 498– 508.
- [32] Coomes D A, Grubb P J. Colonization, tolerance, competition and seed- size variation within functional groups[J]. Trends in Ecology and Evolution, 2003, 18: 283– 291.
- [33] Walters M B, Reich P B. Are shade tolerance, survival, and growth linked Low light and nitrogen effects on hardwood seedlings[J]. Ecology, 1996, 77: 841– 853.
- [34] Mahdi A, Law R, Willis J J. Large niche overlaps among coexisting plant species in a limestone grassland community[J]. Journal of Ecology, 1989, 77: 386– 400.
- [35] Hubbell S P, Foster R B. Short-term dynamics of a neotropical forest: why ecological research matters to tropical conservation and management[J]. Oikos, 1992, 63: 48– 61.
- [36] Kitajima K. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees[J]. Oecologia, 1994, 98: 419– 428.
- [37] Poorter L. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits[J]. Functional Ecology, 1999, 13: 396– 410.
- [38] Gleason S K, Tilman D. Allocation and the transient dynamics of succession on poor soils[J]. Ecology, 1990, 71: 1144– 1155.
- [39] Wedin D A, Tilman D. Competition among grasses along a nitrogen gradient: initial conditions and mechanisms of competition [J]. Ecological Monographs, 1993, 63: 199– 229.
- [40] Kohyama T. Size- structured tree populations in gap- dynamic forest —the forest architecture hypothesis for the stable coexistence of species[J]. Journal of Ecology, 1993, 81: 131– 143.
- [41] Gratzner G, Rai P B. Density- dependent mortality versus spatial segregation in early life stages of *Abies densa* and *Rhododendron hodgsonii* in Central Bhutan[J]. Forest Ecology and Management, 2004, 192: 143– 159.
- [42] Kubota Y, Hara T. Canopy tree competition and species coexistence in a subboreal forest, northern Japan[J]. American Journal of Botany, 1995, 76: 503– 512.
- [43] Runkle J R. Synchrony of regeneration, gaps, and latitudinal differences in tree species diversity[J]. Ecology, 1989, 70: 546– 547.
- [44] Bolker B M, Pacala S W. Spatial moment equations for plant competition: understanding spatial strategies and the advantages of short dispersal[J]. American Naturalist, 1999, 153: 575– 602.

(下转第 269 页)

- [19] Corella J, Orio A, Aznar P, et al. Biomass gasification with air in fluidized bed: reforming of the gas composition with commercial steam reforming catalysts [J]. Ind Eng Chem Res, 1998, 37: 4617– 4624.
- [20] Delgado J, Aznar M P, Corella J, et al. Calcined dolomite, magnesite and calcite for cleaning hot gas from a fluidized bed biomass gasifier water– steam. life and usefulness [J]. Ind Eng Chem Res, 1996, 35: 3637– 3643.
- [21] Cox J L, Tonkovich A Y, Elliott D C, et al. Hydrogen from biomass: a fresh approach [C] // Second Biomass Conference of the Americas. Energy, Environment, Agriculture, and Industry Proceedings. Golden, Colorado: National Renewable Energy Laboratory, 1995: 657– 674.
- [22] Jones D A, Lelyveld T P, Mavroidis S D, et al. Microwave heating application in environmental engineering [J]. Resources, Conservation and Recycling, 2002, 34(2): 75– 90.
- [23] J. A. Menéndez, A. Domínguez, M. Inganizo, et al. Microwave pyrolysis of sewage sludge: analysis of the gas fraction [J]. J. Anal. Appl. Pyrolysis, 2004, 71(2): 657– 667.
- [24] Ng K L, Chadwick D, Toseland B A, et al. Kinetics and modeling of dimethyl ether synthesis from synthesis gas [J]. Chem Eng Sci, 1999, 54(15): 3587– 3592.
- [25] 郭俊望, 牛玉琴, 张碧江, 等. 浆态床合成气制二甲醚双功能催化剂的性能 [J]. 燃料化学学报, 1998, 26(4): 321– 325.
- [26] Wurzel T, Malcus S, et al. Reaction engineering investigations of CO₂ reforming in a fluidized– bed reactor [J]. Chem Eng Sci, 2000, 55(18): 3955– 3966.
- [27] Turn S, Kinoshita C, Zhang Z, et al. An experimental investigation of hydrogen production from biomass gasification [J]. Int J Hydrogen Energy, 1998, 23(8): 641– 648.
- [28] Rapagna S, Jand N, Foscolo P U. Catalytic gasification of biomass to produce hydrogen rich gas [J]. Int J Hydrogen Energy, 1998, 23(7): 551– 557.
- [29] 王铁军, 常杰, 祝京旭, 等. 生物质气化重整合成二甲醚燃 [J]. 燃料化学学报, 2004, 32(3): 297– 330.
- [30] 王铁军, 常杰, 吕鹏梅, 等. 生物质热化学转化合成二甲醚 [J]. 过程工程学报, 2005, 5(3): 277– 280.
- [31] Sardessi A, Lee S. Dimethyl ether (DME) synthesis from carbon dioxide– rich syngas [C] // P. Feor. Extract Abstr. AG– SNail Meet. Am. Chem. Soc. Div. Enim. Chem, 1998: 38(2): 46– 48.

(上接第 252 页)

- [45] Pacala SW, Rees M. Models suggesting field experiments to test two hypotheses explaining successional diversity [J]. American Naturalist, 1998, 152: 729– 737.
- [46] Resco de Dios V, Yoshida T, Iga Y. Effects of topsoil removal by soil– scarification on regeneration dynamics of mixed forests in Hokkaido, Northern Japan [J]. Forest Ecology and Management, 2005, 215: 138– 148.

(上接第 258 页)

- [32] 李尚弟, 叶淡元, 吴泽鹏, 等. 林木相关值法营养诊断及施肥技术研究 [J]. 广东林业科技, 1999, 15(3): 15– 21.
- [33] 黄益宗, 冯宗炜, 李志先, 等. 尾叶桉叶片氮磷钾钙镁硼元素营养诊断指标 [J]. 生态学报, 2002, 22(8): 1 254– 1 259.
- [34] 李淑仪, 林淑蓉, 廖观荣, 等. 雷林 1 号桉叶片营养诊断研究 [J]. 林业科学研究, 1997, 10(1): 13– 18.
- [35] 中国科学院南京土壤研究所. 中国土壤 [M]. 北京: 科学出版社, 1980.
- [36] Xu Daping, Nick Malajuk, Tem Grove. Genotypic variation in growth and P and N uptake of Eucalyptus urophylla: Effects of soil P supply and inoculation with ectomycorrhizal fungi [M]. ACIAR Proceedings of International forest Mycorrhizal Workshop in KaiPing, 1995.