

研究报告 Original Papers

两种热带雨林树苗对环境光强变化的生理响应和适应机制

王博轶*, 马洪军, 苏腾伟, 刘涛, 王齐

云南林业职业技术学院生物多样性保护与利用系, 昆明650224

摘要: 干季末雨季初以西双版纳热带雨林中木奶果和玉蕊2种树苗为材料, 研究了将生长于12.5%自然光(相当于小林窗的光强)和36%自然光(相当于大林窗的光强)下的这2种树苗分别移至36%自然光和12.5%自然光下之后各自叶片最大净光合速率(P_{max})、叶绿素荧光参数、光合色素含量、比叶重(LMA)以及叶片悬挂角(MA)的变化过程, 探讨了2种植物幼苗在生长环境光强改变后其形态和生理生态特性做出的相应调整以适应新的光环境的过程与机制。结果表明, 这2种树苗均不适宜生长在大林窗的强光环境下, 但木奶果对光环境的增强表现出一定的耐受力, 光合适应潜力强于玉蕊, 2种树苗对低光环境都能较好地适应; 新叶的生成在整株植物对生长光环境变化的适应过程中也起到至关重要的作用。

关键词: 光抑制; 光适应; 光合作用; 叶绿素荧光; 热带雨林树苗

Physiological Response and Acclimation to Changes in Light Regimes in Two Tropical Rainforest Species

WANG Bo-Yi*, MA Hong-Jun, SU Teng-Wei, LIU Tao, WANG Qi

Department of Biodiversity Conservation and Utilization, Yunnan Forestry Technological College, Kunming 650224, China

Abstract: Acclimation to light regimes and the strategies of photoprotection after the changing of growth light regimes [from high light regimes (36% of sunshine) to low light regimes (12.5% of sunshine) and from low light regimes (12.5% of sunshine) to high light regimes (36% of sunshine)] were explored in seedlings of two tropical rainforest tree species, *Barringtonia macrostachya* and *Baccaurea ramiflora*. The results showed that seedlings of the two species could acclimate to low growth light regimes well through some changes of physiological and morphological properties, but not to high growth light regimes. The acclimation capacity to high light regimes was stronger in *B. ramiflora* than in *B. macrostachya*. The formation of new leaves under new growth light regimes was very important to the growth and development in the seedlings of tropical tree species.

Key words: photoinhibition of photosynthesis; light acclimation; photosynthesis; chlorophyll fluorescence; tropical rainforest tree seedlings

光影响着植物的生存、生长以及更新(Ruban 2009; Chazdon 1998), 被认为是植物群落特别是森林演替过程中促进物种替代的最重要的生态因子之一(冯玉龙2002a)。热带雨林中层次结构复杂, 物种多样性高, 生境异质性大(郭晓荣等2004; 朱华1999)。在垂直空间上, 林冠层植物对光的层层吸收利用和反射, 使到达林下的光线极其微弱。水平空间上, 由于树倒、自然灾害或人为干扰, 在热带雨林里常会形成不同尺度的林窗, 导致生境中光照的增加(梁晓东和叶万辉2001; Chazdon 1998), 使原来生长于林下的植物突然暴露于强光之下, 造成光合作用的光抑制, 甚至光合器官的光破坏

(Nikiforou等2011; Lovelock等1994; Long等1994)。随着林下植被的再生和相邻树木的侧向生长, 林冠郁闭, 高光强的生境又会逐渐消失(Kitao等2006)。热带雨林中光照条件的变化往往是和自然界林窗的动态相联系的。森林干扰发生后, 树苗的竞争力与其光合适应潜力紧密相关。尽管光抑

收稿 2011-11-08 修定 2012-02-01

资助 国家自然科学基金(31100248)、云南省应用基础研究面上项目(2010ZC238)和云南省教育厅科学研究基金项目(2010Y216)。

* 通讯作者(E-mail: kingboywon@yahoo.com.cn; Tel: 0871-5010738)。

制和光适应已被讨论了很长时间, 但有关荫生叶对强光的适应机制以及光抑制后植物光合能力的恢复过程的研究不多(Mohammed和Parker 1999; Lovelock等1994), 而生长在强光环境下的植物面对突然变弱的光环境是如何适应的, 相关研究则更少(Bazzaz 1996), 尤其是对热带树种的研究。植物适应热带雨林中光环境变化以及异质生境的能力对其生存和生产力形成是非常关键的, 它决定着植物在森林中的分布模式、物种丰度和更新策略(Vincent 2006; 冯玉龙2002a; Ishida等1999)。本文以西双版纳热带雨林中玉蕊和木奶果树苗为材料, 研究当生长环境光强改变后其形态和生理生态特性作出的相应调整以适应新的光环境的过程与机制, 为探讨热带雨林更新和演替的动态变化过程以及不同物种在其中所起的作用提供新证据。

材料与方 法

1 材 料

1.1 自然概况

实验在中国科学院西双版纳热带植物园进行。该园位于21°56' N, 101°15' E, 海拔约600 m, 属北热带西南季风气候, 一年中有明显的干季(11月至次年4月)和雨季(5~10月)之分。西双版纳地区年均气温21.7 °C, 年均相对湿度86%, 年平均降雨量1 500~16 00 mm, 降雨多集中在雨季, 占全年降雨量的83%~87%, 干季占13%~17%。

1.2 实验材料与处理

通过黑色尼龙网遮阳, 使2个荫棚内的相对光强(RI)分别为自然光强的36% (大林窗中的光强)和12.5% (小林窗中的光强)。本研究所用材料玉蕊 [*Barringtonia macrostachya* (Jack) Kurz] 和木奶果 (*Baccaurea ramiflora* Lour.), 分别为热带雨林中、下层的优势种, 幼苗喜阴。于7月份收集2种热带雨林树种的种子, 播于12.5%光照下的砂床中。2种幼苗均有2片以上真叶后移栽到内径30 cm、深23 cm、容积约为15 L的花盆中, 每盆一株, 土壤为林内10 cm以上表土(砖红壤)。幼苗在RI为12.5%的荫棚中生长1个月后, 选取大小一致、长势良好的小苗随机分成2组, 每组20盆做不同光照处理, 处理光强为12.5%和36%。在此期间, 除雨天外, 每日18:00浇饱水1次, 每月施复合肥1次, 随时除草。

翌年5月初, 对其各项形态和生理指标进行测定作为对照, 之后将生长在12.5%光强下的树苗移到36%光强下, 同时把生长在36%光强下的树苗移到12.5%光强下, 从移动之日起开始各项指标的测定, 并每隔几天测量一次, 直至材料长出新叶之后再对新叶进行测定。此期间保证树苗充足水分, 以避免水分胁迫带来的影响。

2 方 法

2.1 叶绿素荧光参数的测定

参照冯玉龙等(2001)的方法, 用FMS2.01型脉冲调制荧光仪(英国Hansatech公司)于晴天测定初始荧光(initial fluorescence, F_0)、光系统II (PSII)最大光能转换效率(F_v/F_m)和非光化学猝灭系数 [$NPQ=(F_m-F_m')/F_m'$]。本文以 F_v/F_m 为指标判断是否发生光合作用光抑制(Demmig-Adams和Adams 1992), 以 NPQ 为指标判断植物热耗散的多少(冯玉龙等2001; Demmig-Adams和Adams 1992)。

2.2 最大净光合速率(P_{max})的测定

用Li-6400便携式光合系统(Li-Cor, Inc, 美国)测定叶片的净光合速率(P_n), 使用开放气路, 空气流速为0.5 L·min⁻¹, 温度25 °C, 相对湿度50%, CO₂浓度360 μmol·mol⁻¹。测定从2 000 μmol·m⁻²·s⁻¹光强开始, 依次降为1 500、1 000、800、600、400、200、100、50和0 μmol·m⁻²·s⁻¹, 测定时每一光强下停留3 min。测定前叶片在600~1 200 μmol·m⁻²·s⁻¹光强(依植物种类及生长光强而定)下诱导30 min, 叶片与光源之间具8 cm厚的隔热流动水层, 以减少叶片升温。以光量子通量密度(PFD)为横轴, P_n 为纵轴绘出光合作用光响应曲线(P_n -PFD曲线), 依据Bassman和Zwier (1991)的方法拟合 P_n -PFD的曲线方程:

$$P_n = P_{max} (1 - C_0 e^{-\alpha PFD / P_{max}})$$

其中, P_{max} 为最大净光合速率, 即光合能力; α 为弱光下光量子利用效率, 即表观量子效率(AQY); C_0 为度量弱光下净光合速率趋近于0的指标。

2.3 叶绿体色素含量的测定

在成熟叶片上, 避开主叶脉, 用一定面积的打孔器打下5个叶圆片, 按冯玉龙(2002b)的方法测定叶绿素和类胡萝卜素含量。

2.4 比叶重(LMA)的测定

LMA的测定见冯玉龙等(2002b)的方法。用

一定面积的打孔器打下10个叶圆片, 120 °C处理30 min, 80 °C烘干24 h后, 用电子天平称干重, 计算LMA(单位面积叶干重)。

2.5 叶片悬挂角(midrib angle, MA)的测定

MA为叶中脉垂直运动离开水平面的角度。以半圆量角器的半径平行紧贴叶中脉, 此时铅垂线的读数为MA。每个光处理选择3棵健康植株, 每株测定10~15个叶片。

各生理指标测定时选取不同处理植株成熟叶片为测定叶(朝向一致, 且整个实验过程中叶绿素荧光参数和气体交换参数的测定均选取同一叶片), 每一处理重复3~5株, 各参数均以平均值加减1个标准误差表示。用*t*检验不同处理、不同种之间的差异, $P < 0.05$, 差异显著。

实验结果

1 生长环境光强的变化对2种植物幼苗叶绿素荧光参数的影响

黎明时不同光处理的木奶果和玉蕊叶片 F_v/F_m 最高(称为 F_v/F_{m-pd}), 随日间光强的升高, F_v/F_m 降低, 下午光最强时(约14:00)最低(称为 F_v/F_{m-ma}), 之后随

光强的减弱缓慢回升。 F_v/F_m 的日变化表明, 不同光处理下2种植物均发生了日间光抑制(冯玉龙等2002a)。2种植物从12.5%光强转移到36%光强后, F_v/F_{m-pd} 降低, 发生了长期的或胁迫诱导的光抑制(Long等1994)。转移后第12天起木奶果 F_v/F_{m-pd} 不再下降, 趋于平缓, 保持在0.79左右, 而玉蕊直至第36天实验结束时 F_v/F_{m-pd} 仍在降低, 光抑制程度较木奶果严重。2种植物幼苗新叶的 F_v/F_{m-pd} 表现出一定的恢复, 但仍低于移前的水平(对照)(图1-A和D)。光强增加后2种植物黎明时的 F_o 和下午光最强时的 F_o (分别称为 F_{o-pd} 和 F_{o-ma})均升高, 也表明PSII反应中心的破坏和/或可逆失活加剧, 与 F_v/F_{m-pd} 相对应, 木奶果光破坏程度明显高于木奶果(图1-E和H)。

强光下生长的植物热耗散多于弱光下生长的同种植物, 相同生长光强下木奶果的日间热耗散少于玉蕊(图2)。

2种植物从36%光强转移到12.5%光强后, 幼苗的 F_v/F_{m-pd} 略微上升, 并始终保持较高水平(0.85左右)(图1-A和C); NPQ_{ma} 在转移后的前3 d均迅速下降, 之后趋于平缓, 始终低于1, 新叶 NPQ_{ma} 明显低于转移前的水平(图2)。

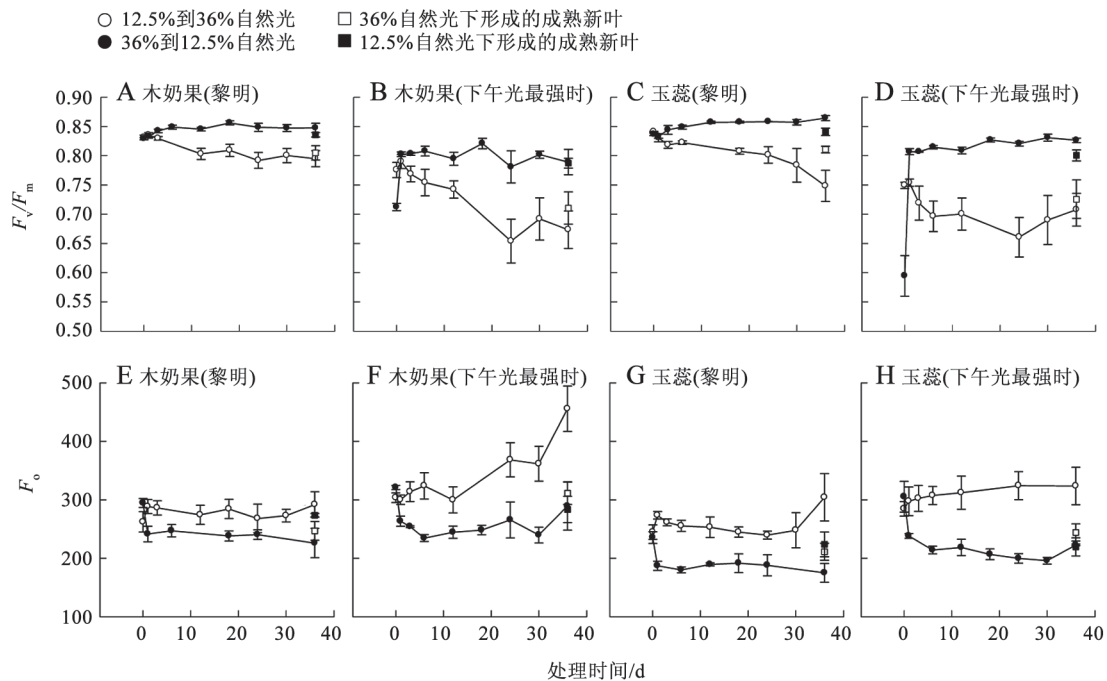


图1 生长环境光强改变后木奶果和玉蕊幼苗PSII的 F_v/F_m 和 F_o 的变化

Fig.1 Changes of F_v/F_m and F_o in *B. ramiflora* and *B. macrostachya* after being transferred to another light intensity

第一个数据点在转移前测量作为参考。图中数据为3~5次测定的平均值±标准误。图2、3、5~7同此。

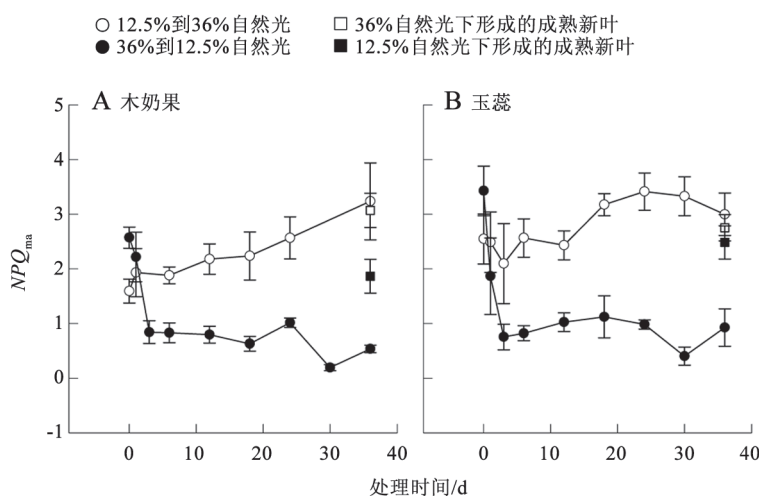


图2 生长环境光强改变后木奶果和玉蕊下午光最强时(约14:00) NPQ_{max} 的变化
Fig.2 Changes of NPQ_{max} in *B. ramiflora* and *B. macrostachya* after being transferred to another light intensity

2 生长环境光强的变化对2种植物 P_{max} 的影响

将生长于12.5%光强下的2种树苗转移到36%光强后, 木奶果 P_{max} 高于玉蕊。木奶果 P_{max} 前7 d波动较大, 之后升高并持续到第23天后开始稳定, 最后比转移前升高了75%, 并略高于新叶的 P_{max} 。玉蕊 P_{max} 与移前差异不显著, 并接近于转移后新生成的叶(图3)。

将生长于36%光强下的2种树苗移入12.5%光强后, 木奶果 P_{max} 较平稳, 与转移前的值差异不显著, 但新生成的叶 P_{max} 则明显低于转移前的值。玉蕊移后第2天 P_{max} 便有所下降, 并保持下降趋势直至第23天才趋于平缓, 最后仅达到转移前 P_{max} 的46%, 并也低于此光强下生成的新叶(图3)。

3 生长环境光强的变化对2种植物光合色素的影响

将生长于12.5%光强下的2种树苗转移到36%光强后, 单位面积叶绿素含量 Chl_A (图4-A和B) 和单位干重叶绿素含量 Chl_M (图4-E和F) 均降低, 木奶果下降幅度明显大于玉蕊。至实验结束时, 木奶果 Chl_A 与 Chl_M 分别降为转移前水平的56%和58%; 而玉蕊 Chl_A 和 Chl_M 与转移前水平相比, 分别只降低了4%和10%。2种植物叶片叶绿素a ($Chl a$) 的含量(包括单位面积的含量和单位干重的含量)的变化过程与其相对应的总叶绿素含量的变化过程几乎平行, 而叶绿素b ($Chl b$) 的含量(包括单位面积的含量和单位干重的含量)无太大变化, 呈平稳状态(图4-A、B、E、F)。2种植物叶片单位面积叶绿素a/b

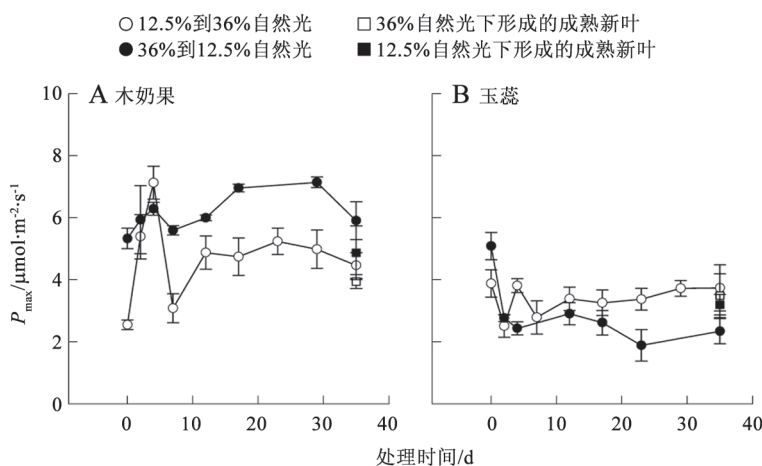


图3 生长环境光强改变后木奶果和玉蕊 P_{max} 的变化
Fig.3 Changes of P_{max} in *B. ramiflora* and *B. macrostachya* after being transferred to another light intensity

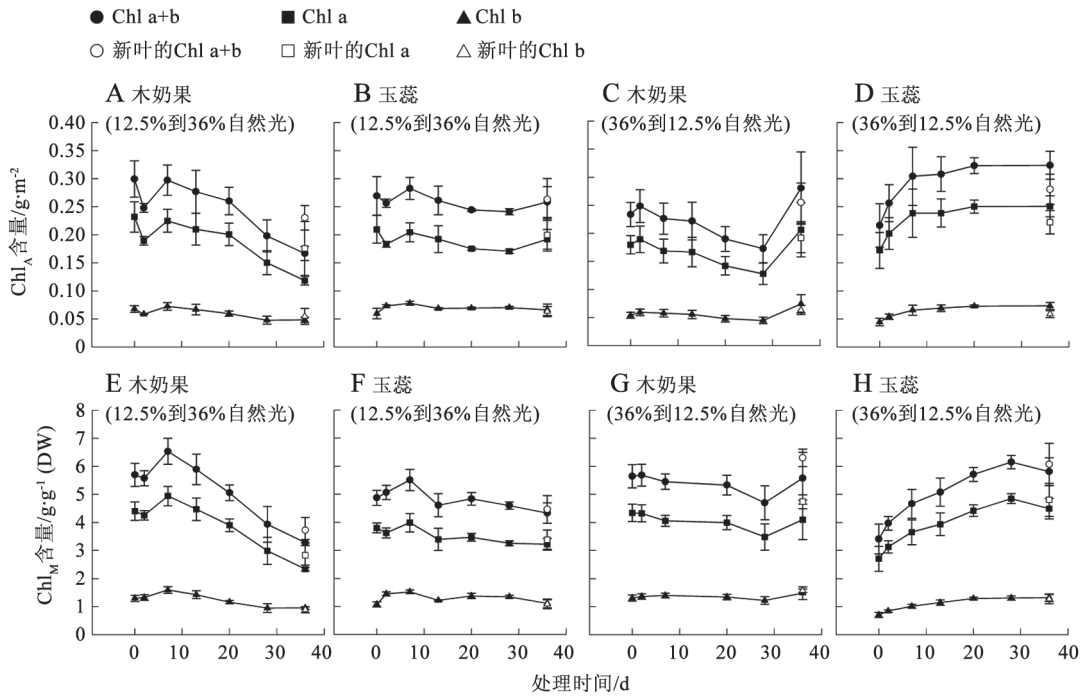


图4 生长环境光强改变后木奶果和玉蕊叶中叶绿素含量的变化
 Fig.4 Changes of chlorophyll contents in leaves of *B. ramiflora* and *B. macrostachya* after being transferred to another light intensity

第一个数据点在转移前测量作为参考。图中数据为3~5次测定的平均值±标准误。

比值(Chl a/b)均大致呈下降趋势, 最后均低于新叶水平(图5), 单位叶绿素的类胡萝卜素含量(carotenoid content per unit chlorophyll, Car_{chl})均小幅上升(图6)。

将生长于36%光强下的2种树苗转移到12.5%

光强后, 木奶果 Chl_A (图4-C)和 Chl_M (图4-G)较平稳, 直至第28天才有所升高, 实验结束时 Chl_A 比移动之前升高了20%, Chl_M 则并未高出转移前的水平。玉蕊 Chl_A (图4-D)和 Chl_M (图4-H)从转移后便明显升高, 最后分别高出转移前水平50%和70%。2种植

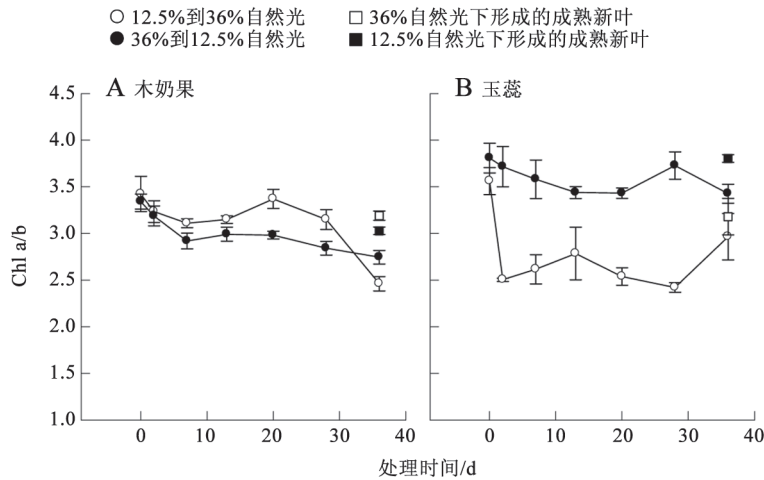


图5 生长环境光强改变后木奶果和玉蕊叶中Chl a/b的变化
 Fig.5 Changes of Chl a/b in leaves of *B. ramiflora* and *B. macrostachya* after being transferred to another light intensity

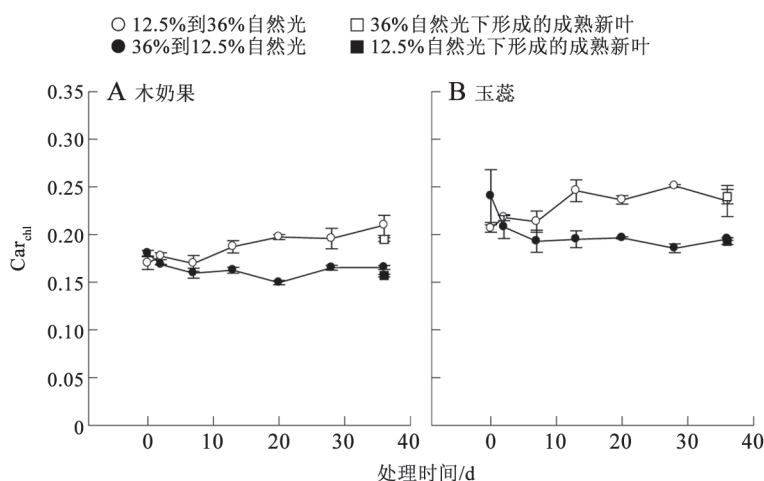


图6 生长环境光强改变后木奶果和玉蕊叶中Car_{chl}的变化

Fig.6 Changes of Car_{chl} in leaves of *B. ramiflora* and *B. macrostachya* after being transferred to another light intensity

物幼苗Chl a/b在移后均呈下降状态(图5), Car_{chl}在略微降低之后便保持平缓(图6)。

4 生长环境光强的变化对2种植物LMA和MA的影响

将生长于12.5%光强下的2种树苗转移到36%光强后, LMA均呈上升状态, 但变化幅度较小, 最后玉蕊仅高出转移前水平9%, 与新叶值相当; 木奶果变化稍大, 高出转移前水平约23%, 新叶LMA则比转移前升高了约45%。将生长于36%光下的2种树苗转移到12.5%光强后, LMA均明显降低, 木奶果第13天降至最低点(约为移前的56%), 玉蕊第28天降至最低点(约为转移前的68%), 木奶果和玉蕊新叶的LMA分别为转移前水平的76%和74% (图7)。

整个实验过程中, 玉蕊叶的MA始终保持在偏离水平位置17~20°左右, 变化不大。木奶果在转移到36%光强后, 叶片角度从水平线下10.7°降到水平线下36.2°。生长在36%光强下的木奶果叶的MA明显高于12.5%光强下的, 而玉蕊没有显著差异(表1)。相同光强下2种植物叶片MA差异不显著。

5 生长环境光强改变后2种植物新叶的生成

生长环境光强改变后, 2种树苗生长一段时间之后均有新叶产生。相同生长光强下木奶果产生新叶比玉蕊早, 生成速度也比玉蕊快(表2)。由12.5%生长光强移入36%光强下的树苗, 其新叶产生的速度明显比由36%生长光强移入12.5%光强下的同种树苗慢, 长势也较差。

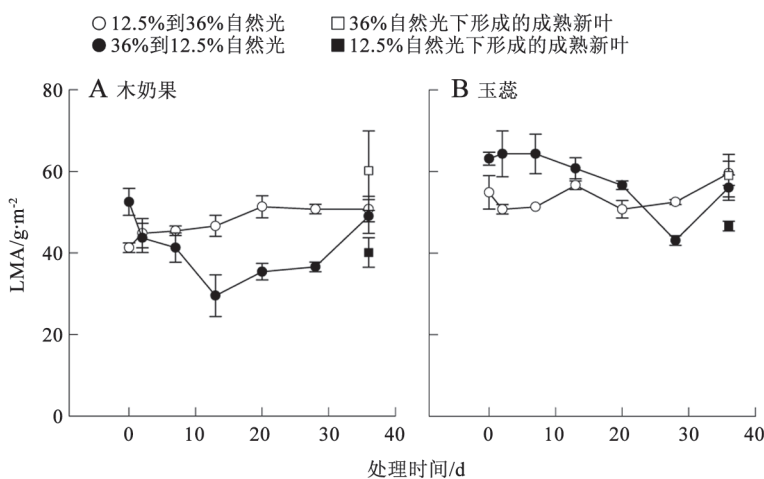


图7 生长环境光强改变后木奶果和玉蕊LMA的变化

Fig.7 Changes of LMA in *B. ramiflora* and *B. macrostachya* after being transferred to another light intensity

表1 生长环境光强改变后木奶果和玉蕊叶片MA的变化

Table 1 Changes in leaf MA of *B. ramiflora* and *B. macrostachya* after being transferred to another light intensity

物种	MA/°			
	12.5%自然光	36%自然光	12.5%到36% 自然光	36%到12.5% 自然光
木奶果	10.7±1.7 ^{Aa}	25±4.3 ^{Ba}	36.2±7.3 ^{Ba}	13.6±1.0 ^{Aa}
玉蕊	17.3±4.2 ^{Aa}	19±2.1 ^{Aa}	20.5±0.7 ^{Aa}	18.1±3.0 ^{Aa}

各参数均以平均值加减标准误差表示, 不同的大小写字母分别表示同种植物不同光照差异性显著和同光照不同物种差异性显著($P<0.05$)。

表2 生长环境光强改变后木奶果和玉蕊新叶的产生

Table 2 Production of new leaves of *B. ramiflora* and *B. macrostachya* after being transferred to another light intensity

物种	光强	生成新叶数/片			
		转移后17 d	转移后23 d	转移后29 d	转移后34 d
木奶果	12.5% 到36%自然光	0+0+0	1+1+0	2+2+3	4+4+4
	36%到 12.5%自然光	1+1+0	2+2+2	4+4+3	6+7+7
玉蕊	12.5% 到36%自然光	0+0+0	0+0+0	0+0+0	1+1+0
	36%到 12.5%自然光	0+0+0	0+0+0	1+1+0	1+1+1

各参数均以3个重复相加表示。

照, 而热带雨林中是不存在此强光的, 本文中采用的高光强为自然光的36%, 相当于大林窗的光强。

热耗散可以防御光破坏, 其程度通常用 NPQ 来衡量(Grouneva等2008; 冯玉龙等2001; Demmig-Adams等1992)。随生长环境光强的增大, 2种植物的热耗散均增多, 这与文献的报告是一致的(Goss等2007; Niu等2003; Ishida等1999; Scholes等1997)。从12.5%光强转移到36%光强后木奶果 P_{max} 显著升高(图3), 最后高出移前水平75%, 也略高于新叶的 P_{max} 。Lovelock等(1994)将需光植物*Endospermum* sp. 由遮荫转入全光后2周内 P_{max} 约升高了55%。Zhang等(2006)和冯玉龙等(2002a)发现强光下需光植物主要是通过提高 P_{max} 来保护光合机构, 而它们的热耗散速率并不比耐荫树种高。玉蕊在整个实验过程中 P_{max} 变化不显著, 并没有随生长光强的增加而提高光合速率(图5)。

从12.5%光强转移到36%光强后, 2种植物叶绿素含量均下降, 木奶果下降幅度明显高于玉蕊。强光下植物降低叶绿素含量可以减少光能的捕获, 是一种避免光合机构破坏、适应强光的保护策略(Solovchenko等2006; 冯玉龙等2002b)。转

讨 论

光抑制在荧光参数上表现为 F_v/F_m 的降低(Nikiforou等2011)。生长在12.5%光强下的2种植物转移到36%光强后, F_v/F_{m-pd} 降低, 表明均发生了长期的或胁迫诱导的光抑制(Long等1994)。相比较而言, 玉蕊光抑制程度较木奶果严重。通常生活在林下遮荫环境中的物种在光强突然增大后比需光物种遭受更严重的 F_v/F_m 下降, 且恢复得更慢(Prieto等2009; Mohammed和Parker 1999; Lovelock等1994)。以上研究中所用的高光强一般都为全光

移到12.5%光强后, 玉蕊叶片叶绿素含量明显升高, 利于耐荫植物利用有限的太阳光。 Car 中的一些组分是热耗散所必需的, 胁迫时植物能通过增加叶的 Car_{chl} 来保护光合机构免受光破坏(Munné-Bosch和Alegre 2000)。2种植物从12.5%光强转移到36%光强后 Car_{chl} 均有小幅上升(图6), $Chl\ a/b$ 呈下降趋势。 $Chl\ a/b$ 升高是捕光色素复合体LHCII含量减少的主要特征(Solovchenko等2006; Anderson和Aro 1994)。LHCII含量降低可导致 F_v 和 F_m 以相同比例降低, 维持 F_v/F_m 不变。在大林窗中, 先锋树种能调节 $chl\ a/b$ 升高, 而后期演替树种 $chl\ a/b$ 不增, 甚至下降(Gilmore等1996)。

LMA与植物叶片长期生长的光环境密切相关。LMA降低是植物对弱光环境做出的典型的形态学反应, 这种形态学反应可以增加叶片同化组织对输导组织和结构组织的相对比例(Malhado等2009; Lambers和Poorter 1992), 导致单位叶面积呼吸速率降低, 从而利于碳的净积累。生长在36%光强下的2种植物转移到12.5%光强后, LMA明显降低(图7), 单位干重叶的面积增大, 导致单位干重叶的捕光能力增强, 利于在弱光环境中生长。植物

可以通过改变叶片MA来调整光能捕获效率(张亚黎等2010; Poorter和Werger 1999)。Ishida等(1999)和冯玉龙等(2001)观察到叶片角度不同叶表面光强不同。生长在12.5%光强下的木奶果转移到36%光强后MA显著增大(表1), 截获的光能相对较少, 降低了光能过剩和产生光抑制的可能性, 木奶果MA的变化对其适应生长光环境有重要的意义。Lovelock等(1994)也发现生长在林窗的物种MA大, 通过叶片角度的改变, 躲避阳光的直射, 并降低叶片的温度, 使光合作用的水分利用效率增大; 并发现*Barringtonia* sp.由遮荫转移到全光后叶片角度未发生改变而导致更为严重的光抑制。本实验中, 玉蕊的MA始终保持在偏离水平位置17~20°, 不同生长光强下差异不显著(表1), 不能有效避免阳光的直射, 光能过剩而亦导致严重的光抑制与光破坏。

2种树苗从12.5%自然光转移到36%自然光后, 木奶果通过提高 P_{max} 、增大MA、降低叶绿素含量, 以减轻光合机构受破坏程度, 对大林窗的光环境显示出一定的光合适应潜力。而玉蕊在生长光强升高后, 日间热耗散虽有增加但并不显著, 加之其 P_{max} 并未随之增强, MA和叶绿素含量也无明显变化, 不能及时、有效地利用和耗散掉吸收的光能, 导致了较为严重的光抑制和反应中心的破坏(图1-C、D、G、H), 表明其适应强光的能力差, 不适宜在大林窗的光环境下生长。

2种树苗生长光强由36%自然光转移到12.5%自然光后, 玉蕊通过降低 P_{max} 、LMA、Chl a/b以及提高 Chl_A 和 Chl_M 对小林窗光环境做出了较好的形态学和生理学适应。2种树苗Chl a/b均降低(图5), 利于植物适应弱光环境(Chazdon 1988)。并且 NPQ_{ma} 均迅速下降(图2), 表明叶片热耗散减少, 间接证明12.5%自然光下2种植物光能利用效率较高, 过剩光能较少。2种树苗均适宜在弱光环境中生长, 这与其在林下的分布是一致的。

除了叶片的形态学和生理学适应, 新叶的生成在整株植物对新的生长光环境的适应过程中也起到重要的作用。新叶的生成意味着整株植物对新光环境的适应。一个物种在新的光环境下新叶的产生对其幼苗的生存和生长是至关重要的, 可能对森林受干扰后物种的演替起着重要作用。生长环境光强改变后, 尤其是生长光强升高后, 木奶

果产生新叶明显比玉蕊早, 相同时间内生成新叶的数量也比玉蕊多(表2)。Lovelock等(1994)认为, 每个物种的 P_{max} 以及由遮荫转入强光之后 P_{max} 的变化趋势可以反映该物种叶片的生长特征, 即物种的 P_{max} 越高, 光强升高后 P_{max} 的增加越多, 生成的新叶数量也就越多, 并推测植株现有叶的光合适应能力很可能与其新叶生长发育的快慢有关; 这与本实验中木奶果的情况一致。Mohammed和Parker(1999)发现, 加拿大铁杉(*Tsuga canadensis*)转移到强光后明显依靠在此光强下生成新叶来增强其光合能力以适应突然变强的光环境。后期演替树种在强光环境下可能不能及时产生新叶来躲避某种程度的光破坏, 光合适应能力和光保护能力有限。本实验中, 2种树苗在36%的生长光强(即大林窗的光环境)下不能及时产生新叶来躲避某种程度的光破坏, 光合适应能力有限, 不适宜生长在强光环境下。本研究结果表明木奶果和玉蕊2种树苗均不适宜生长在大林窗的强光环境下, 但对光环境的增强(小林窗到大林窗), 木奶果表现出一定的耐受力, 光合适应潜力强于玉蕊, 对弱光环境(小林窗)2种树苗都能较好地适应。

参考文献

- 冯玉龙, 曹坤芳, 冯志立(2002a). 生长光强对4种热带雨林树苗光合机构的影响. 植物生理与分子生物学学报, 28 (2): 153~160
- 冯玉龙, 曹坤芳, 冯志立, 马玲(2002b). 四种热带雨林树种幼苗比叶重, 光合特性和暗呼吸对生长光环境的适应. 生态学报, 22: 901~910
- 冯玉龙, 冯志立, 曹坤芳(2001). 砂仁叶片光破坏的防御. 植物生理学报, 27 (6): 483~488
- 郭晓荣, 曹坤芳, 许再富(2004). 热带雨林不同生态习性树种幼苗光合作用和抗氧化酶对生长光环境的反应. 应用生态学报, 15 (3): 377~381
- 梁晓东, 叶万辉(2001). 林窗研究进展. 热带亚热带植物学报, 9 (4): 355~364
- 张亚黎, 罗毅, 姚贺盛, 田景山, 罗宏海, 张旺锋(2010). 田间条件下海岛棉和陆地棉花铃期叶片光保护的机制. 植物生态学报, 34 (10): 1204~1212
- 朱华(1999). 西双版纳的热带雨林植被. 热带地理, 10 (3): 233~239
- Anderson JM, Aro EM (1994). Grana stacking and protection of photosystem II in thylakoid membranes of higher plant leaves under sustained high irradiance: a hypothesis. Photosynth Res, 41: 315~326
- Bassman JH, Zwier JC (1991). Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoids* clone. Tree Physiol, 8: 145~149
- Bazzaz FA (1996). Plants in Changing Environments: Linking Physi-

- ological, Population, and Community Ecology. New York: Cambridge University Press, 264~280
- Chazdon RL (1988). Sunflecks and their importance to forest understorey plants. *Adv Ecol Res*, 18: 1~63
- Demmig-Adams B, Adams WW III (1992). Photoprotection and other responses of plant to high stress. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 43: 599~626
- Gilmore AM, Hazlett TL, Dedrunner PG, Govindiee (1996). Comparative time-resolved photosystem II chlorophyll a fluorescence analyses reveal distinctive differences between photoinhibitory reaction center damage and xanthophyll cycle-dependent energy dissipation. *Photochem Photobiol*, 64: 552~563
- Goss R, Oroszi S, Wilhelm C (2007). The importance of grana stacking for xanthophyll cycle-dependent NPQ in the thylakoid membranes of higher plants. *Physiol Plant*, 131 (3): 496~507
- Grouneva I, Jakob T, Wilhelm C, Goss R (2008). A new multicomponent NPQ mechanism in the diatom *Cyclotella meneghiniana*. *Plant Cell Physiol*, 49 (8): 1217~1225
- Ishida A, Toma T, Marjenah (1999). Leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in relation to leaf angle, azimuth, and canopy position in the tropical pioneer tree, *Macaranga conifera*. *Tree Physiol*, 19: 117~124
- Kitao M, Lei TT, Koike T, Tobita H, Maruyama Y (2006). Tradeoff between shade adaptation and mitigation of photoinhibition in leaves of *Quercus mongolica* and *Acer mono* acclimated to deep shade. *Tree Physiol*, 26 (4): 441~448
- Lambers H, Poorter H (1992). Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. In: Begon M, Fitter AH (eds). *Advances in Ecological Research*. London: Academic Press, 187~261
- Long SP, Humphries S, Folkowski PG (1994). Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 45: 633~662
- Lovelock CE, Jebb M, Osmond CB (1994). Photoinhibition and recovery in tropical plant species: response to disturbance. *Oecologia*, 97: 297~307
- Malhado ACM, Whittaker RJ, Malhi Y, Ladle RJ, Steege H, Aragao LEOC, Quesada CA, Araujo AM, Phillips OL, Peacock J et al (2009). Spatial distribution and functional significance of leaf lamina shape in Amazonian forest trees. *Biogeosciences Discuss*, 6: 1837~1874
- Mohammed GH, Parker WC (1999). Photosynthetic acclimation in eastern hemlock [*Tsuga canadensis* (L.) Carr.] seedlings following transfer of shade-grown seedlings to high light. *Trees*, 13 (3): 117~124
- Munné-Bosch S, Alegre L (2000). The xanthophyll cycle is induced by light irrespective of water status in field-grown lavender (*Lavandula stoechas*) plants. *Physiol Plant*, 108: 147~151
- Nikiforou C, Nikolopoulos D, Manetas Y (2011). The winter-red-leaf syndrome in *Pistacia lentiscus*: evidence that the anthocyanic phenotype suffers from nitrogen deficiency, low carboxylation efficiency and high risk of photoinhibition. *J Plant Physiol*, 168: 2184~2187
- Niu SL, Jiang GM, Li YG, Gao LM, Liu MZ, Peng Y, Ding L (2003). Comparison of photosynthetic traits between two typical shrubs: legume and non-legume in Hunshandak Sandland. *Photosynthetica*, 41: 111~116
- Prieto P, Penuelas J, Llusia J, Asensio D, Estiarte M (2009). Effects of long-term experimental night-time warming and drought on photosynthesis, F_v/F_m and stomatal conductance in the dominant species of a Mediterranean shrubland. *Acta Physiol Plant*, 31 (4): 729~739
- Poorter L, Werger MJA (1999). Light environment, sapling architecture, and leaf display in six rain forest tree species. *Am J Bot*, 86: 1464~473
- Ruban AV (2009). Plants in light. *Commun Integr Biol*, 2 (1): 50~55
- Scholes JD, Press MC, Zipperlen SW (1997). Differences in light energy utilization and dissipation between dipterocarp rain forest tree seedlings. *Oecologia*, 109: 41~48
- Solovchenko AE, Avertcheva OV, Merzlyak MN (2006). Elevated sunlight promotes ripening-associated pigment changes in apple fruit. *Postharvest Biol Tec*, 40 (2): 183~189
- Vincent G (2006). Leaf life span plasticity in tropical seedlings grown under contrasting light regimes. *Ann Bot*, 97 (2): 245~255
- Zhang LM, Yu GR, Sun XM, Wen XF, Ren CY, Fu YL, Li QK, Li ZQ, Liu YF, Guan DX et al (2006). Seasonal variations of ecosystem apparent quantum yield (α) and maximum photosynthesis rate (P_{max}) of different forest ecosystems in China. *Agr Forest Meteorol*, 137: 176~187