6 种热带雨林木本植物幼苗光合诱导的研究

蔡志全 曹坤芳 郑 丽

(中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303)

摘 要 在晴天上午适宜条件下, 测定了生长在模拟林下光环境中的 6 种热带雨林木本植物幼苗的光合特性和光合诱导特征。6 种植物分别为先锋树种大穗野桐 (*Mallotus macrostachys*), 冠层树种绒毛番龙眼 (*Pometia tomentosa*)、玉蕊 (*Barringtonia pendala*)、望天树 (*Shorea chinensis*)、滇南插柚紫 (*Linociera insignis*) 和林下灌木睫毛粗叶木 (*Lasianthus hookeri*)。研究表明: 暗处理 3 h 的叶片经连续饱和强光照射后, 6 种植物的净光合速率呈 s 形到双曲线形。6 种植物达到 90% 最大净光合速率的时间为 4.4 ~ 12.5 min, 这与所报道的其它热带雨林中一些阴生植物的诱导速率相近。大穗野桐和睫毛粗叶木的诱导速率最快, 达到 50% 和 90% 最大净光合速率的时间为其它 4 种冠层植物幼苗的 1/2 至 1/3。诱导过程中, 最大气孔导度对强光的响应明显滞后于净光合速率。充分诱导的叶片在黑暗中 20 min 后, 6 种植物的诱导状态都较高。其中, 大穗野桐的诱导状态消失相对较快, 这可能与其气孔导度和羧化能力的快速降低有关。玉蕊诱导状态的消失主要与生化限制有关, 因为此时它的气孔导度仍维持相对较高的值。而睫毛粗叶木较高的气孔导度和羧化能力的维持导致了很高的诱导状态。林下植物这种对强光的快速反应和黑暗中高的维持状态对有效利用光斑具有重要的意义, 这与其一生中在林下生长和更新的特点是一致的。

关键词 热带雨林 光斑 诱导状态 气孔导度

PHOTOSYNTHETIC INDUCTION IN SEEDLINGS OF SIX TROPICAL RAINFOREST TREE SPECIES

CAI Zhi-Quan CAO Kun-Fang and ZHENG Li

(Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China)

Abstract In order to investigate the differences in capacity of sunfleck utilization between species with different ecological characteristics, the photosynthetic characteristics and photosynthetic induction responses were examined with LI-6400 portable photosynthesis system in seedlings of six tropical rainforest species acclimated in simulated understory light environment for more than one and a half years. The species studied were *Mallotus macrostachys*, a pioneer species, *Pometia tomentosa*, *Shorea chinensis*, *Barringtonia pendala*, *Linociera insignis*, *Lasianthus hookeri*, four canopy species and an extremely shade-tolerant understory shrub. After leaves were shaded in darkness for 3 h, photosynthetic induction was measured under optimum temperature ($(26 \pm 1.2) ^\circ\text{C}$) and humidity ($(75\% \pm 5\%)$) and normal ambient CO_2 ($(400 \pm 0.5) \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \text{air}$) in the morning. The time courses of induction varied from a sigmoidal to a hyperbolic increase in net photosynthesis. The time required to reach 90% of maximum net photosynthetic rate differed among species, and was short (4.4 – 12.5 min), which was consistent with induction times reported in other tropical shade-tolerant species. Seedlings of *M. macrostachys* and *L. hookeri* were induced two to three times more quickly than the other four canopy species. The response of attaining maximal stomatal conductance significantly lagged behind the increase in net photosynthetic rate during the induction course. When fully induced leaves were shaded in darkness for 20 min, loss of induction was moderate in all species. Among these species, seedlings of *M. macrostachys* had a relatively rapid induction loss, which was due to rapid loss of stomatal conductance and biochemical factors. The loss of *B. pendala* was mainly due to biochemical limitation as stomatal conductance decreased only slowly. Seedlings of *L. hookeri* showed the slowest loss of induction as a result of maintaining higher relative stomatal conductance and maximum carboxylation capacity. Thus this effective utilization of sunflecks is likely to be a critical determinant of growth and generation for understory species.

Key words Tropical rainforest, Sunflecks, Induction state, Stomatal conductance

光是植物最必需的资源, 它是影响植物形态和 功能的重要因子, 对其生长、发育和演化具有极其重

要的作用(Bazzaz & Pickett, 1980)。通过植被冠层的空洞透射到冠层内和植被下层短时间的直射太阳光被称为光斑(Sunflecks)。在热带雨林,林下只有1%~6%的光照(Chazdon & Fetcher, 1984)。在如此低的光环境里,光斑对冠层叶片和林下植物的光环境具有重要影响。光斑非常短,难以预测。但对于林下植物,其接受光斑的光合有效辐射占日太阳辐射总量的10%~80%(Chazdon, 1988; Pearcy, 1990)。在晴天,热带雨林林下植物30%~60%的日同化量来源于光斑(Pearcy, 1990)。植物对光斑的响应过程不是立即发生的,受光斑照射时,林下植物叶片光合速率的迅速提高涉及到气孔导度的增大和光合酶的激活,称之为光合诱导(Chazdon, 1988)。同时,光斑过后,植物光合诱导激活状态的丧失是渐进的、缓慢的,林下植物往往还能在较高光合速率下进行短时间的午后CO₂固定(Pearcy *et al.*, 1994)。光合诱导的快慢及其激活状态的维持很大程度上决定植物对光斑的利用能力。很早,科学家就认识到光斑对林下植物的重要性(Evans, 1956)。近十多年来,国内外在植物光合作用对光斑的响应方面进行了大量的研究(张小全等, 2001; 2000; Tinoco-Ojanguren & Pearcy, 1992; 1993; Poorter & Oberbauer, 1993; Tang *et al.*, 1994; Rijkers *et al.*, 2000; Allen *et al.*, 2000)。光合诱导除与其叶片所处的光环境(Poorter & Oberbauer, 1993; Rijkers *et al.*, 2000; Tang *et al.*, 1994; Valladares *et al.*, 1997)、叶龄(Rijkers *et al.*, 2000; 张小全等, 2001)、寿命(Kursar & Coley, 1993)、光合酶所处的激活状态(Pons *et al.*, 1992)等有关外,植物种类是决定诱导特性的根本因素。本研究选取生长在模拟林下光环境中6种不同生态习性的热带雨林木本植物幼苗作为研究材料,对比研究它们的光合特征对强光的反应和强光过后维持能力的差异,为探讨热带雨林的更新和生物多样性的维持提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 实验材料

本研究所用材料为西双版纳热带雨林常见树种大穗野桐(*Mallotus macrostachys*)、绒毛番龙眼(*Pometia tomentosa*)、望天树(*Shorea chinensis*)、玉蕊(*Barringtonia pendula*)、滇南插柚紫(*Linociera insignis*)和睫毛粗叶木(*Lasianthus hookeri*)。大穗野桐为热带雨林演替过程中的先锋树种,其余为热带雨林顶极树种。其中,绒毛番龙眼、玉蕊和望天树为热带雨林

冠层优势种,这3种幼苗都喜荫。滇南插柚紫为山地雨林乔木层树种,幼苗多分布在林窗和林缘。睫毛粗叶木为热带雨林下优势地位明显的灌木,非常耐荫,其幼苗在次生林和受强烈人为干扰的森林中很少存在(朱华, 2000)。2000年6月至2001年初,种子培育供试的6种植物幼苗盆栽于用3层黑色尼龙网眼布遮荫的大棚的花盆中,每盆1株,苗高0.5~1.2 m,土壤为森林表层土。每种植物20~30盆,每天浇水1次,每月施复合肥1次,随时除草。荫棚光环境用LI-1400数据采样器(美国LI-COR公司生产)连接的光感应探头测得(每10 s计数1次),干湿季晴天的日光强总量为(1.2±0.5)和(1.6±0.4) mol·m⁻²·d⁻¹(分别为3月和8月3天的测定值),为自然全光照的5.8%和5.3%,与热带雨林林下光强相当。

1.2 测定方法

取植株顶端同龄成熟叶为实验材料,用LI-6400(美国LI-COR公司生产)光合系统测定植物叶片的光合特性和诱导过程。测定光响应曲线前,每种植物叶片强光诱导40 min(大穗野桐的诱导光强为600 μmol·m⁻²·s⁻¹,其余为400 μmol·m⁻²·s⁻¹),再用LI-6400的自带光源(6400-02B)测定光-光合作用响应曲线,计算出每种植物的光饱和点等光合参数,并测定经充分诱导的叶片在饱和光强下的CO₂响应曲线。

光合诱导的测定 叶片暗处理3 h后,在稍高于植物饱和光强的光照下(光强通过调节流动隔热水池与叶片的距离所得)测定叶片的光合诱导过程。用仪器的自动程序记录净光合速率、气孔导度和胞间CO₂浓度等参数,最初5 min每2 s计数1次,之后每8 s计数1次。

诱导状态消失的测定 叶片在稍高于植物饱和光强的光下照射40 min,使其达到完全诱导,记录此时的最大净光合速率和最大气孔导度。然后用黑布遮光20 min后打开饱和光照射60 s,立即测定叶片的净光合速率、气孔导度和胞间CO₂浓度等。诱导状态根据Chazdon和Pearcy(1986)的方法计算: $IS_{60} = (A - A_d) / (A_{max} - A_d)$ 。A为照60 s光后的光合速率, A_{max} 为最大净光合速率, A_d 为黑暗中的光合速率。最大羧化效率(V_{cmax})根据Rijkers等(2000)的方法计算。

所有测定于2002年4月底到5月初上午9:00~11:30进行。这时正值雨季初期,最高温度为31℃,最低温度为18℃,最高光强可达2 000 μmol·

$\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 全日晴天的天数较多。测定时, 叶片温度为 $(26\pm 1.2)^\circ\text{C}$, 叶室 CO_2 浓度为 $(400\pm 0.5)\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ (用 LI-6400 所备的 CO_2 Mixer 控制), 相对湿度为 $75\%\pm 5\%$ 。

2 结果和分析

2.1 6种植物的稳态光合特性

先锋植物大穗野桐的最大净光合速率、暗呼吸速率、表观量子效率和最大气孔导度明显比其它树种高, 而睫毛粗叶木的最大净光合速率和暗呼吸速率非常低, 表现出明显的阴生植物特征。在冠层树种中, 玉蕊的表观量子效率和滇南插柚紫的最大气孔导度稍大, 而其它树种间差异不显著 (表 1)。

2.2 6种植物在连续饱和强光下光合诱导的时间进程

当从黑暗中到饱和强光时, 6种植物净光合速率的诱导曲线从双曲线形到 s 形。在双曲线形 (图 1a, f), 净光合速率在最初的几分钟内快速增大到 A_{max} 的 60%~80%。s 形, 有两个阶段: 起先快速阶段和缓慢增长到稳定态。气孔导度对光照的响应过

程与净光合速率相似, 但响应要慢些, 即达到最大值需要更长的诱导期。所有植物在 20 min 之内净光合速率基本达到最大, 而此时大穗野桐、望天树和滇南插柚紫的气孔导度仍在升高。表 2 显示诱导过程中, 6种植物光合诱导速率和气孔导度的特征。大穗野桐和睫毛粗叶木达到 50% 和 90% 最大净光合速率的时间明显短, 为其它 4 种冠层树种的 1/2 至 1/3。4 种冠层树种中, 滇南插柚紫达到 90% 最大净光合速率的诱导时间稍长, 其它 3 种差异不显著。大穗野桐 60 s 的诱导状态低, 初始气孔导度大, 其它植物初始气孔导度差异不明显。

为区分诱导过程中影响植物净光合速率气孔限制和生化限制的相对重要性, 图 2 显示诱导过程中 4 种植物净光合速率和胞间 CO_2 浓度的关系。大穗野桐表现出两个阶段: 第一阶段为胞间 CO_2 浓度逐渐降低, 这与光合器官生化成分的激活和气孔的缓慢开放有关; 第二阶段胞间 CO_2 浓度有所增大, 这时气孔开放, 气孔限制减小, 主要由生化限制起作用。望天树、玉蕊和睫毛粗叶木 3 种植物表现出胞间 CO_2 浓度一直减小, 表明在诱导过程中, 气孔限制和生化限制在时间上没有区别。

表 1 6种植物叶片稳态光合参数 (平均值 ± 标准差)
Table 1 The steady-state photosynthetic parameters (means ± SD, n = 3) for seedlings of six species studied

树种 Species	A_{max} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	R_d ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	AQY	$G_s\text{-max}$ ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
大穗野桐 MM	7.2 ± 1.0^a	-0.88 ± 0.06^a	0.041 ± 0.018^a	170.7 ± 21.5^a
绒毛番龙眼 PT	3.6 ± 0.2^b	-0.42 ± 0.05^b	0.023 ± 0.011^b	$61.3\pm 10.4^{\text{cd}}$
望天树 SC	3.8 ± 0.3^b	-0.37 ± 0.07^b	0.025 ± 0.013^b	71.5 ± 13.1^c
滇南插柚紫 LI	4.2 ± 0.2^b	-0.51 ± 0.10^b	0.028 ± 0.009^b	84.3 ± 15.2^b
玉蕊 BP	3.5 ± 0.1^b	-0.41 ± 0.08^b	$0.036\pm 0.008^{\text{ab}}$	$54.5\pm 11.7^{\text{d}}$
睫毛粗叶木 LH	2.2 ± 0.5^c	-0.21 ± 0.04^c	0.018 ± 0.010^b	$52.4\pm 13.8^{\text{d}}$

A_{max} : 最大净光合速率 Maximum net photosynthetic rate R_d : 暗呼吸 Dark respiration AQY: 表观量子效率 Apparent quantum yield $G_s\text{-max}$: 最大气孔导度 Maximum stomatal conductance
MM: *Mallotus macrostachys* PT: *Pometia tomentosa* SC: *Shorea chinensis* LI: *Linociera insignis* BP: *Barringtonia pendala* LH: *Lasianthus hookeri* 同列中有相同字母的数据相差并不显著 Means in one column with the same letter are not significantly different ($p>0.05$)

表 2 6种植物幼苗的光合诱导响应
Table 2 Photosynthetic induction responses to a light increase in seedlings of six species studied

树种 Species	$T_{50\%}$ (min)	$T_{90\%}$ (min)	IS_{60} (%)	$T_{G_s\text{-max}}$ (min)	$G_s\text{-initial}$ ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
大穗野桐 MM	1.8 ± 0.4^a	4.4 ± 0.5^a	22.4 ± 0.5^a	> 20	53.4 ± 6.7^a
绒毛番龙眼 PT	4.4 ± 0.3^b	$9.8\pm 0.3^{\text{bc}}$	38.7 ± 5.6^b	14.2 ± 2.5	23.2 ± 5.4^b
望天树 SC	4.4 ± 0.3^b	$9.8\pm 0.3^{\text{bc}}$	33.8 ± 5.6^b	> 20	31.2 ± 6.3^b
滇南插柚紫 LI	4.1 ± 0.5^b	12.3 ± 0.8^c	29.6 ± 4.1^a	> 20	$42.7\pm 8.2^{\text{ab}}$
玉蕊 BP	$5.4\pm 0.5^{\text{bc}}$	8.7 ± 0.8^b	40.6 ± 4.1^b	12.4 ± 3.6	34.2 ± 9.2^b
睫毛粗叶木 LH	2.3 ± 0.4^a	4.9 ± 0.5^a	45.6 ± 0.5^c	8.9 ± 2.8	23.1 ± 3.8^b

$T_{50\%}$, $T_{90\%}$: 达到 50% 和 90% 最大净光合速率的时间 Time required to reach 50% and 90% of A_{max} IS_{60} : 60 s 的诱导状态 Induction state after 60 s $T_{G_s\text{-max}}$: 达到最大气孔导度所需的时间 Time required to reach maxmual stomatal conductance $G_s\text{-initial}$: 初始气孔导度 Initial stomatal conductance MM, PT, SC, LI, BP, LH: 同表 1 See Table 1

图1 暗处理3 h后6种植物叶片的净光合速率、气孔导度和胞间CO₂浓度对稳态强光响应的时程
Fig.1 Time courses of the response of net photosynthetic rate (A), stomatal conductance (G_s), and intercellular CO₂ concentration (C_i) in leaves of six species to constant saturating light after three hours in darkness

2.3 6种植物诱导状态的维持

当完全诱导叶置于黑暗中20 min后,6种植物的诱导状态都较高。其中,睫毛粗叶木的诱导状态最高,大约为65%,而大穗野桐和滇南插柚紫的诱导状态最低,分别为42%和48%(图3a)。睫毛粗叶木气孔导度维持能力最高,而其它植物相对气孔导度差异不显著(图3b)。黑暗中,大穗野桐和玉蕊的羧化能力下降最快,而睫毛粗叶木仍维持相对较高的羧化能力(图3c)。

3 讨论

1) 虽然荫棚植物生长的光环境缺乏光斑,并有

报道这种条件下生长的植物比野外同种植物的光合诱导反应明显慢(Kursar & Coley, 1993),但也有研究表明光合诱导特征不受动态光环境的影响,而一天中总的PFD大小对诱导有作用(Sims & Pearcy, 1993; Tang et al., 1994)。本实验中,同样发现绒毛番龙眼和玉蕊在总PFD相近的荫棚和热带雨林林下两种环境下的诱导速率(T_{90%})相近(结果未列出)。因此,荫棚的光合诱导试验在一定程度上可以推断到野外。

2) 植物生态习性不同,对光合诱导的响应不一样。先锋树种一般光合诱导较快(Poorter & Oberbauer, 1993),耐荫树种光合诱导较慢(Küppers

图 2 4 种植物净光合速率和光合诱导过程中胞间 CO₂ 浓度(点线)以及 CO₂ 响应曲线中稳态胞间 CO₂ 浓度(曲线)的关系
Fig.2 Relationship between net photosynthetic rate (A) and intercellular CO₂ concentration (C_i) during the photosynthetic induction (dotted line), and at steady-state at various CO₂ concentrations (curves) in leaves of four species

et al., 1996),但有些耐荫植物的光合诱导也较快(Cao & Booth, 2001; Valladares *et al.*, 1997)。本研究中,6 种植物达到 90% 最大净光合速率的时间 ($T_{90\%}$) 为 4.4 ~ 12.3 min,这与其它一些热带雨林林下植物的诱导速率相近(Allen & Percy, 2000; Rijkers *et al.*, 2000; Valladares *et al.*, 1997)。先锋树种大穗野桐比其它 4 种冠层树种诱导快,与 Poorter 和 Oberbauer(1993)的结论一致。而所研究的 5 种耐荫植物中,同样发现极其耐荫的睫毛粗叶木表现出与先锋树种相似的诱导速率。6 种植物气孔导度达到最大值的时间比达到最大净光合速率的时间都长。绒毛番龙眼、玉蕊和睫毛粗叶木气孔导度在 8.9 ~ 14.2 min 达最大,而大穗野桐、望天树和滇南插柚紫在净光合速率基本稳定后,20 min 内气孔导度仍未达到最大值(表 2),这进一步说明光合诱导过程中气孔开放滞后于光合速率。与先锋树种大穗野桐相似,望天树和滇南插柚紫的气孔开放同样较慢(大于 20 min),这与 Tinoco-Ojanguren 和 Percy(1992)的研

究结果不同,他们发现光斑过程中,耐荫植物气孔开放比先锋树种更快和更大。

诱导前长时间黑暗,消除了 Rubisco(1,5-二磷酸核酮糖羧化氧化酶)活性的差异,初始气孔导度 (G_s -initial) 决定诱导曲线的形状(Allen & Percy, 2000; Percy *et al.*, 1994; Valladares *et al.*, 1997)。大穗野桐 G_s -initial 最大,诱导曲线呈典型的双曲线形(图 1a),这与一般认为双曲线形在 G_s -initial 高时观察到一致(Kirschbaum & Percy, 1988)。而 s 形曲线由于低的 G_s -initial 引起的净光合速率增大相对慢,玉蕊和望天树的 G_s -initial 低,其诱导曲线与 s 形曲线更接近(图 1d, e)。但 G_s -initial 同样低的睫毛粗叶木诱导曲线也呈典型的双曲线形(图 1f),对于这类光合速率极低、极其耐荫的阴生植物的诱导曲线形状与初始气孔导度和光合酶的关系有待于进一步探讨。

3) 植物光合作用对光斑的响应过程与 Rubisco 的活性和 RuBP(1,5-二磷酸核酮糖)再生限制以及

图3 20 min 暗处理后 6 种植物光合诱导状态 (IS_{60})、气孔导度和最大羧化能力的相对值

Fig.3 The relative values of the induction state at 60 s, stomatal conductance and maximum carboxylation capacity in leaves of six species following 20 min in darkness (Means $\pm$ SD are given for 3–4 replicates)

气孔导度等有关 (Percy, 1990; Sassenrath-Cole & Percy, 1992)。一般认为,光合酶的激活相对较快,气孔的开放较慢。光合诱导的慢过程与 Rubisco 酶的光调节和光驱动气孔的开放有关 (Percy, 1990)。早期研究认为气孔对光斑下光合行为影响极小 (Woods & Turner, 1971),而近十多年的野外和室内研究普遍表明气孔对光斑利用效率起重要作用

(Allen & Percy, 2000; Allen *et al.*, 2000; Kirschbaum & Percy, 1988; Tinoco-Ojanguren & Percy, 1993; Valladares *et al.*, 1997)。净光合速率和胞间 CO_2 浓度的关系可以分析诱导过程中气孔限制和生化限制 (Chazdon & Percy, 1986; Rijkers *et al.*, 2000)。图 2 简要分析了上午 4 种植物在诱导过程中的气孔和生化限制的相对重要性,表现出气孔和生化成分对于大穗野桐和其它 3 种植物作用不同的两种类型。而 Allen 和 Percy (2000) 和 Allen 等 (2000) 通过对茜草科九节属 (*Psychotria*) 4 种灌木的研究表明:诱导过程中生化活性和气孔开度高度相关,并同时在整个诱导过程中起作用,生化完全诱导比以前报道的时间慢得多。因此定量区分光合诱导过程中气孔因素和非气孔因素的贡献是困难的。

4) 光斑消失后,净光合速率并不立即降低,产生的光后 CO_2 固定与 3-磷酸甘油醛 (PGA) 迅速降解为磷酸丙糖 (TP) 和其它代谢物有关 (Percy *et al.*, 1994)。光后 CO_2 固定的量可能在光斑期间总固定量中占相当大的比例 (Percy, 1990; 张小全等, 2000)。光斑诱导状态的维持决定光后 CO_2 固定和叶片对下一个光斑的利用能力。植物对光斑的诱导消失受季节的影响较小,而一天中的差异较大 (Allen & Percy, 2000; Poorter & Oberbauer, 1993)。20 min 暗处理后,上午 6 种植物的诱导状态都相对较高 (图 3a),这与大多阴生植物保持较高的诱导状态一致 (Allen & Percy, 2000; Valladares *et al.*, 1997)。慢的诱导消失主要与慢的气孔导度和 Rubisco 活性减小有关 (Pons *et al.*, 1992; Tinoco-Ojanguren & Percy, 1993)。大穗野桐诱导状态消失相对较快,这种快速诱导消失在其它需光植物种间也有大量报道 (Poorter & Oberbauer, 1993; Tinoco-Ojanguren & Percy, 1993; Valladares *et al.*, 1997; Zipperlen & Press, 1997),尽管仅发现极少数耐荫树种也有快速消失 (Naumberg & Ellsworth, 2000; Zipperlen & Press, 1997)。黑暗 20 min 后,大穗野桐的气孔导度和羧化能力也表现出维持能力低,这说明其光合诱导状态的快速消失与光合酶和气孔导度的快速降低都有关,这与 Tinoco-Ojanguren 和 Percy (1993) 的报道不同,他们认为阳性植物叶片光合诱导丧失快的原因可能是它们 RuBP 的再生能力低,而不是光合酶活性丧失快或气孔关闭快。对于玉蕊,其气孔导度相对较高,羧化能力很低,说明其诱导状态的丧失主要与生化能力的快速降低有关,这与生长在林窗的植物 *Dicorynia guianensis* 的结论一致 (Rijkers *et al.*,

2000)。而睫毛粗叶木的诱导状态最高,气孔导度和羧化能力也都很高,其较高的维持能力是较高的气孔和生化活性共同维持的结果。睫毛粗叶木这种对光斑的快速反应和光斑过后高的维持状态对其在林下利用光斑进行光合碳固定有着重要的意义,这种光合特性与其在林下完成整个生长、发育和更新过程是一致的。

参 考 文 献

- Allen, M.T. & R.W. Pearcy. 2000. Stomatal behavior and photosynthetic performance under dynamic regimes in a seasonally dry tropical rain forest. *Oecologia*, **122**: 470 ~ 478.
- Allen, M.T., T. Mitchell & R.W. Pearcy. 2000. Stomatal versus biochemical limitations to dynamic photosynthetic performance in four tropical rainforest shrub species. *Oecologia*, **122**: 479 ~ 486.
- Bazzaz, F.A. & S.T.A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**: 287 ~ 310.
- Cao, K.F. & E.W. Booth. 2001. Leaf anatomical structure and photosynthetic induction for seedlings of five dipterocarp species under contrasting light conditions in a Bornean heath forest. *Journal of Tropical Ecology*, **17**: 163 ~ 175.
- Chazdon, R.L. & N. Fetcher. 1984. Light environments of tropical forest. In: Medina, E., H.A. Mooney & C. Vázquez-Yanes eds. *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. The Hague: W. Junk Publishers. 27 ~ 36.
- Chazdon, R.L. & R.W. Pearcy. 1986. Photosynthetic responses to light variation in rainforest species. I. Induction under constant and fluctuating light conditions. *Oecologia*, **69**: 517 ~ 523.
- Chazdon, R.L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Advance of Ecological Research*, **18**: 1 ~ 62.
- Evans, G.C. 1956. An area survey method of investing the distribution of light intensity in woodlands, with particular reference to sunflecks. *Journal of Ecology*, **44**: 391 ~ 428.
- Kirschbaum, M.U.F. & R.W. Pearcy. 1988. Gas exchange analysis of the relative importance of stomatal and biochemical factors in photosynthetic induction in *Alocasia macrorrhiza*. *Plant Physiology*, **86**: 782 ~ 785.
- Küppers, M., H. Timm, F. Orth, J. Stegemann, R. Stöber, H. Schneider, K. Paliwal, K.S.T.K. Karunaichamy & R. Ortiz. 1996. Effects of light environment and successional status on lightfleck use by understory trees of temperate and tropical forest. *Tree Physiology*, **16**: 69 ~ 80.
- Kursar, T.A. & P.D. Coley. 1993. Photosynthetic induction times in shade-tolerant species with long and short-lived leaves. *Oecologia*, **93**: 165 ~ 170.
- Naumberg, E. & D.S. Ellsworth. 2000. Photosynthetic sunfleck utilization potential of understory saplings growing under elevated CO₂ in FACE. *Oecologia*, **122**: 163 ~ 174.
- Pearcy, R.W., R.L. Chazdon, L.J. Gross & M.A. Mott. 1994. Photosynthetic utilization of sunflecks: a temporally patchy resource on a time scale of seconds to minutes. In: Caldwell, M. M. & R.W. Pearcy eds. *Exploitation of environmental heterogeneity by plants: ecophysiological process above and below ground*. San Diego: Academic Press. 175 ~ 208.
- Pearcy, R. W. 1990. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **41**: 421 ~ 453.
- Pons, T.L., R.W. Pearcy & J.R. Seemann. 1992. Photosynthesis in flashing light in soybean leaves in different conditions. I. Photosynthetic induction state and regulation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity. *Plant, Cell and Environment*, **15**: 569 ~ 576.
- Poorter, L. & S.F. Oberbauer. 1993. Photosynthetic induction responses of two rainforest tree species in relation to light environment. *Oecologia*, **96**: 193 ~ 199.
- Rijkers, T., P.J. de Vries, T.L. Pons & F. Bongers. 2000. Photosynthetic induction in saplings of three shade-tolerant tree species: comparing understorey and gap habitats in a French Guiana rain forest. *Oecologia*, **125**: 331 ~ 340.
- Sassenrath-Cole, G.F. & R.W. Pearcy. 1992. The role of ribulose-1,5-bisphosphate regeneration in the induction requirement of photosynthetic CO₂ exchange under transient light conditions. *Plant Physiology*, **99**: 227 ~ 234.
- Sims, D.A. & R.W. Pearcy. 1993. Sunfleck frequency and duration affects growth rate of the understory plant, *Alocasia macrorrhiza* (L.) G. Don. *Functional Ecology*, **7**: 683 ~ 689.
- Tang, Y. H., K. Hiroshi, S. Mitsumasa & W. Izumi. 1994. Characteristics of transient photosynthesis in *Quercus serrata* seedlings grown under lightfleck and constant light regimes. *Oecologia*, **100**: 463 ~ 469.
- Tinoco-Ojanguren, C. & R.W. Pearcy. 1992. Dynamics of stomatal behavior and its role in carbon gain during lightflecks of a gap phase and an understory *Piper* species acclimated high and low light. *Oecologia*, **92**: 222 ~ 228.
- Tinoco-Ojanguren, C. & R.W. Pearcy. 1993. Stomatal dynamics and its importance to carbon gain in two rainforest *Piper* species. II. Stomatal versus biochemical limitations during photosynthetic induction. *Oecologia*, **94**: 395 ~ 402.
- Valladares, F., M.T. Allen & R.W. Pearcy. 1997. Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia*, **111**: 505 ~ 514.
- Woods, D.B. & N.C. Turner. 1971. Stomatal responses to changing light by four tree species of varying shade tolerance. *New Phytologist*, **70**: 77 ~ 84.
- Zhang, X.Q. (张小全) & D.Y. Xu (徐德应). 2001. Light responses of 18-year-old China fir shoots in relation to shoot ages and positions within crown. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, **21**: 409 ~ 414. (in Chinese with English abstract)
- Zhang, X.Q. (张小全) & D.Y. Xu (徐德应). 2000. Response of net photosynthetic rate in 18-year-old China fir shoots to lightflecks. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)*, **24**: 534 ~ 540. (in Chinese with English abstract)
- Zhu, H. (朱华). 2000. Ecological and biogeography of the tropical dipterocarp rain forest in Xishuangbanna. Kunming: Yunnan Science and Technology Press. 179 ~ 180. (in Chinese with English abstract)
- Zipperlen, S.W. & M.C. Press. 1997. Photosynthetic induction and stomatal oscillations in relation to the light environment of two dipterocarp rain forest tree species. *Journal of Ecology*, **85**: 491 ~ 503.

责任编辑: 蒋高明 责任编辑: 周玉荣