

全光和遮阴下两种亚热带木本植物的光合作用对光的响应

温达志 叶万辉 林植芳 孔国辉 孙梓健

(中国科学院华南植物研究所, 广东 广州 510650)

摘要: 以气体交换和调制叶绿素荧光测定技术测定了2年生亚热带乔木紫荆、林下灌木九节在全自然光和17%自然光下叶片同部位的光合作用和与之相关的荧光参数的日变化。和全光照比较, 遮阴下植物叶片净光合速率 P_n 、气孔导度 g_s 、胞间 CO_2 浓度与大气 CO_2 浓度之比 C_i/C_a 、类胡萝卜素与叶绿素含量之比 Car/Chl 、光系统II原初光化学效率 F_v/F_m 的变化幅度相对较小, 种间差异较不明显。全光照紫荆和九节 P_n 的日变化图式与 g_s 、 C_i/C_a 类似, 与 Φ_{PSII} 、 q_p 的下降吻合。全光下紫荆叶片 q_N 和 Car/Chl 的日进程表现为增加, 九节则下降, 低的 Car/Chl 可能是导致强光下九节未能提高其 q_N 的原因。正午前后, 紫荆 q_N 和 Car/Chl 增大, 而 q_p 和 Φ_{PSII} 降低, F_v/F_m 则保持相对稳定, 反映其开放的PSII反应中心数目在此期间虽有所减少, 但仍然维持了较高的光化学效率, 提高的 Car/Chl 和 q_N 则说明其具有较强的对过剩激发能的耗散能力。此条件下九节的 g_s 、 F_v/F_m 和 q_N 下降且明显低于紫荆, Φ_{PSII} 和 q_p 保持相对稳定但高于紫荆的水平, 表明九节的PSII反应中心活性较稳定, 但强光下气孔部分关闭、较低的 F_v/F_m 和 q_N 限制了 CO_2 供应和对光能的有效利用, 且未能诱导热能耗散机制的积极运行及对光合器起到保护作用。总体上说, 九节对高光强反应比紫荆敏感。

关键词: 森林植物; 光合作用; 光化学效率; 紫荆; 九节

中图分类号: Q945.11

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2001)03-0248-08

PHOTOSYNTHETIC RESPONSES OF TWO SUBTROPICAL WOODY PLANTS GROWING UNDER SUN AND SHADE ENVIRONMENTS

WEN Da-zhi YE Wan-hui LIN Zhi-fang KONG Guo-hui SUN Zi-jian

(South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: Photosynthesis and fluorescence parameters involving photosynthetic process in the leaves of 2-year-old subtropical tree species *Castanopsis fissa* and understory shrub *Psychotria rubra* were determined by using gas exchange and fluorescence techniques, which were transplanted in 25 plots for 6 months under full sunlight and shade (17% of full sunlight) for each treatment. The daily course variation of net photosynthesis rate (P_n), stomatal conductance (g_s), ratio of intercellular to ambient CO_2 concentration (C_i/C_a), ratio of carotenoid to chlorophyll content (Car/Chl), and the efficiency of photochemical reaction (F_v/F_m) for both plants under shade were relatively stable and less difference between species. However, in full sunlight, the P_n , g_s and C_i/C_a for the two species generally declined with time, consistently with the decrease of the q_p and Φ_{PSII} . q_N and Car/Chl for *Castanopsis fissa* increased with time, but decreased for *Psychotria rubra*. The decrease of q_p and Φ_{PSII} in leaves of *Castanopsis*

收稿日期: 2000-11-15

基金项目: 中国科学院“九五”重点资助项目(KZ95J1-105); 中国科学院特别支持项目(KZ95T-04-02-04)

fissa under full sunlight around the noon time indicated that the numbers of the open PSII reaction center were possibly reduced, but its photochemical efficiency still maintained at a relatively stable level indicated by Fv/Fm. Meanwhile, the increase in Car/Chl and q_N suggested that the excessive activated energy could be safely dissipated. While for *Psychotria rubra*, the g_s , q_N and Fv/Fm decreased and were significantly lower, but Φ_{PSII} and q_P maintained relatively stable and were higher as compared to *Castanopsis fissa*, implying that its PSII reaction center may change a little, but CO₂ exchange, photochemical efficiency, and heat dissipation capacity had been weakened to a certain degree. In general, *Psychotria rubra* showed more sensitivity to strong light intensity than *Castanopsis fissa*.

Key words: Forest plants; Photosynthesis; Photochemical efficiency; *Castanopsis fissa*; *Psychotria rubra*

气体交换测定技术已经成为森林和作物生产力预测与评估的重要手段, 数学模型的开发与应用使研究进一步深入。调制叶绿素荧光测定技术因其灵敏性和对光反应位点的特定性对研究逆境条件下与植物光合生理有关的过程非常有用, 在监测胁迫环境下作物响应的研究中已经取得很大成功^[1-4]。几十年来, 传统的森林群落研究大多以背景调查、动态监测为主, 或着重于群落配置与分布格局等的现状分析与评价, 很少涉及群落组织形式过程中物种反应行为的机制分析, 对森林群落区域环境变化特点以及时空变化协同性的理解和认识还很不足。森林具有结构复杂性、物种多样性和生境异质性三大特征。结构复杂性如径级大小、种类组成、复层林冠和林隙的形成与消失等都能够直接改变林内光环境, 影响林下植物对光能的捕获和利用。有些生物对光强的要求十分严格, 光环境变化后这些物种将消失甚至灭绝。有些物种抗干扰能力较强, 光环境改变后能进行内部调节, 继续与群落中其他物种共存。本实验的基本设想是建立光环境变化下能够快速灵敏反映植物行为为差别的特征参数, 来说明植物与光强之间相互作用的某些过程和结果, 以有助于理解不同光环境下森林植物的长期表现形式和适应策略, 也为光环境改变条件下植物生理响应和生态适应上的成功提供新证据。为此, 我们应用CO₂气体交换与调制叶绿素荧光技术测定了人工控制光强下亚热带针阔混交林上层乔木优势树种鵝蒴和常绿阔叶林林下灌木优势种九节叶片相同部位的(1)光合响应与气孔反应行为, (2)PSII原初光化学效率Fv/Fm与光合电子传递的量子效率 Φ_{PSII} , 和(3)荧光光化学猝灭系数 q_P 与非光化学猝灭系数 q_N , 探讨了它们在不同光环境下光合作用调节途径和抗逆能力, 并且对某些荧光参数的测定值与田间实际光合作用速率的相关关系进行了讨论。

1 材料和方法

1998年早春从广东鼎湖山针阔叶混交林和常绿阔叶林下挖掘带土鵝蒴(*Castanopsis fissa* R. & W.)和九节(*Psychotria rubra* (Lour.) Poir.) 2-3年生健康树苗, 盆栽于泥炭土和粘土混合的基质中。用不同孔径和层数的聚脂黑网布控制入射光强, LCA4光合仪的光量子探头测定100%和17%自然光两种光强。每个光强处理每种树苗25盆, 水肥管理一致。4月下旬开始不同光强处理, 10月份进行各项生理测定。

叶片气体交换参数 使用便携式LCA4光合-蒸腾仪开放气路系统(ADC, England)测定, 叶室入气口与离地3 m的气杆连接。净光合速率Pn、蒸腾速率E、气孔导度 g_s 、胞间CO₂浓度Ci、连同

叶室、叶面光强 Q_{ch} 、 Q_{leaf} ，叶室、叶面温度 T_{ch} 、 T_{leaf} 、大气 CO_2 浓度 Ca 等环境因子同时加以测定记录。选定6片健康成熟叶，然后每片叶自最大宽度处划分成两半，9:00和11:00测定每片叶远离基部的左右两部分，13:00和15:00测定与其相邻的近基部左右两部分。

叶绿素荧光参数 用打孔器取下刚刚完成光合作用测定位置的叶圆片，立即带回实验室用脉冲调制荧光仪(Walz, Germany)测荧光参数。弱测定光 $0.01 \mu mol m^{-2}s^{-1}$ ，光化光 $250 \mu mol m^{-2}s^{-1}$ ，饱和闪光 $4000 \mu mol m^{-2}s^{-1}$ ，闪光2 s，间隔30 s^[5]。参照Schreiber等^[6]和Foyes^[3]的公式计算叶绿素荧光参数： $q_p = (Fm' - Fs) / Fv'$ ， $q_N = (Fm - Fm') / Fm$ ， $\Phi_{PSII} = (Fm' - Fs) / Fm'$ 。其中， q_p 为光化学猝灭系数， q_N 为非光化学猝灭系数， Φ_{PSII} 代表经过PS II的线性电子传递的量子效率。Fm为最大荧光，Fm'为稳态的最大荧光，Fs是稳态下的荧光，Fv'为稳态时的可变荧光。

光合色素含量的测定 在成熟叶片中部用钻孔器取12-15片 $0.47 cm^2$ 的小圆片，用90%丙酮提取，在波长663、645和440 nm下测定吸光值，计算叶绿素和类胡萝卜素含量及比值^[7]。

2 实验结果

2.1 叶面入射光强 Q_{leaf} 和叶面温度 T_{leaf}

图1A表明，100%自然光下 Q_{leaf} 在正午前后最大，两树种11:00和13:00的平均值为 $1255 \mu mol m^{-2}s^{-1}$ ，9:00和15:00较低，平均值为 $779 \mu mol m^{-2}s^{-1}$ ；遮阴下的对应数值分别为226 (11:00-13:00)和130 $\mu mol m^{-2}s^{-1}$ (9:00和15:00)。遮阴后光强是全自然光强的16.5%-18%，平均值17.2%。此外，遮光下四个测定时间的叶面光强及其日变化的差别比全光照相应树种对应值小，表明遮阴使叶面入射光强更加一致。

和叶面入射光强相比，全光照下叶面温度因植物种类的不同有较大差异(图1B)。黛菊叶面温度除上午9:00略高于九节外，其余测定时间均比九节低2.0-3.8℃，这种差异可能与不同植物的叶片结构和质地有关，如黛菊叶片薄、革质化程度高，而九节叶片较厚、肉质。遮阴下两树种叶面温度基本一致，差值介于0.1-0.4℃之间。

2.2 叶片净光合速率 P_n 与气孔导度 g_s ，叶片胞间 CO_2 浓度与大气 CO_2 浓度之比 C_i/C_a

图1C明显看出，正午前全光下生长的黛菊 P_n 随光强的增加而增加，最大值 $11.34 \mu mol m^{-2}s^{-1}$ 出现在11:00，随后持续下降，15:00降至最低($6.41 \mu mol m^{-2}s^{-1}$)，最大与最小值之比为1.8；九节的 P_n 则在9:00达到最大值 $9.67 \mu mol m^{-2}s^{-1}$ ，随后急剧下降至相对平稳，15:00最低值为 $2.63 \mu mol m^{-2}s^{-1}$ ，两者之比为3.7，表明九节能适应早上短时间内的较高光强，但持续的强光照射显著抑制了九节的净光合速率。遮阴下 P_n 日变化趋势比强光下平稳得多，种间差异不明显。就日平均值而言，遮阴下黛菊叶片 P_n 是全光下的36.7%，九节为63.1%，表明遮阴后的弱光照不能满足黛菊和九节对光能的需要，黛菊 P_n 受限制的程度比九节更大。值得一提的是，尽管遮阴下两个树种的光合速率相差甚微，但当光强低至 $110 \mu mol m^{-2}s^{-1}$ 左右时(15:00)，九节叶片 P_n 仍然比黛菊高28%，表明九节比黛菊对这种弱光环境的适应能力更强。

全自然光下黛菊和九节 g_s 的日进程与对应的光合速率 P_n 变化十分类似(图1D)，即黛菊在11:00有最高的气孔导度，随后持续下降，气孔渐渐关闭，九节在9:00为最大，之后急剧下降至相对平稳，15:00降至最低，日均值分别为0.16和0.11 $mmol m^{-2}s^{-1}$ ，最大与最小值之比分别为2.9和7.3。遮阴下黛菊 g_s 日进程大致呈“水平S型”波动，远低于全光照的；九节 g_s 日进程为“U字型”，与相应的 P_n 日变

化截然相反,即11:00后九节叶片气孔导度渐渐增加,15:00达到全光照 g_s 最大值的86%。最大与最小值之比分别为2.2和2.4,表明遮阴下 g_s 的变化比它们在全光下平稳得多。

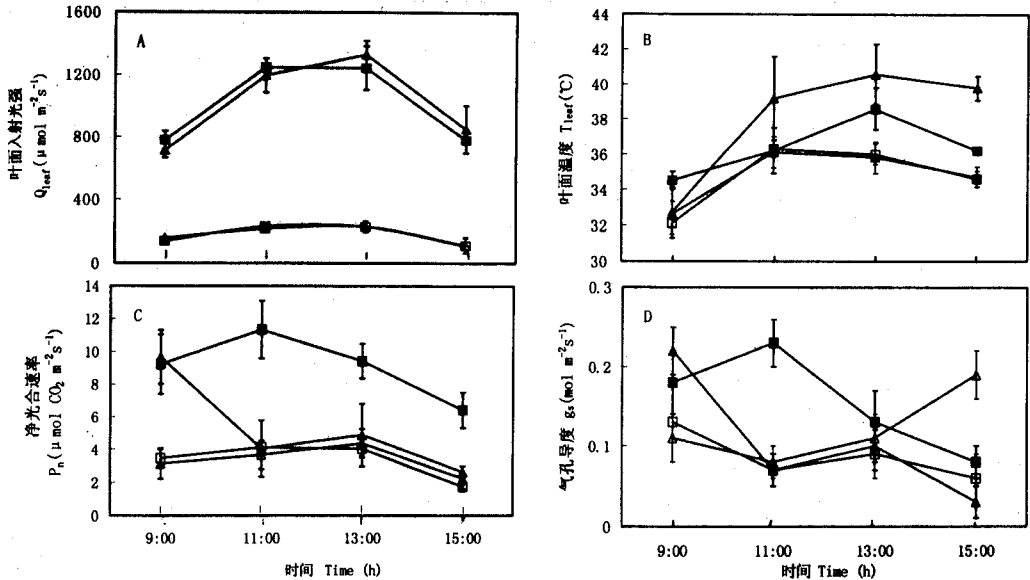


图 1 全自然光强和遮阴下生长的**蕙萼**(■□)和**九节**(▲△)叶面入射光强 Q_{leaf} (A), 叶面温度 T_{leaf} (B), 净光合速率 P_n (C)和**气孔导度** g_s (D)的日变化

Fig. 1 Daily changes in leaf incident light intensity, Q_{leaf} (A), leaf temperature, T_{leaf} (B), net photosynthetic rate, P_n (C) and stomatal conductance, g_s (D) in leaves of *Castanopsis fissa* (■□) and *Psychotria rubra* (▲△) growing under full sunlight (closed symbols) and shade (open symbols) environments

图2为叶片胞间 CO_2 浓度与大气 CO_2 浓度之比值(C_i/C_a)的日变化。全光下**蕙萼**上午 C_i/C_a 变化较平稳,9:00和11:00均为0.64,随后与 g_s 的下降基本一致;九节 C_i/C_a 的明显下降比**蕙萼**滞后(13:00始出现)。 C_i/C_a 的这种变化与依赖于光强的气孔关闭导致叶内 CO_2 库大小与 CO_2 消耗的不同有关。全光照**蕙萼** C_i/C_a 均值为0.59,低于九节0.65,提示全光下**蕙萼**对 CO_2 的利用比九节有效。遮阴下**蕙萼**和九节叶片 C_i/C_a 分别介于0.68–0.82和0.74–0.89,其日变化与对应的 g_s 一致,由此推,测遮,阴使,气孔,开放导致叶内 CO_2 积累,因而 C_i/C_a 较高。此外,无论全光照还是遮阴,都没有出现 CO_2 亏缺现象,但全光照下的 C_i/C_a (0.5–0.7)要比遮阴(0.7–0.9)的低。

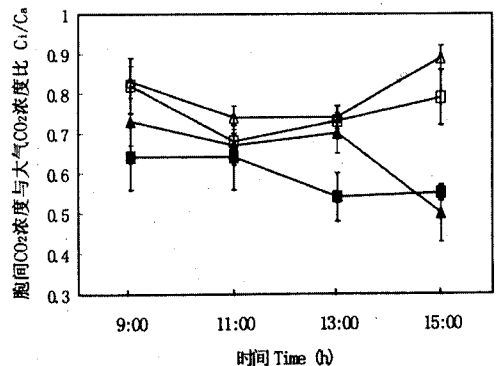


图 2 全自然光强和遮阴下生长的**蕙萼**(■□)和**九节**(▲△)叶片胞间 CO_2 浓度与大气 CO_2 浓度之比 C_i/C_a 的日变化

Fig. 2 Daily changes in ratio of intercellular to ambient CO_2 (C_i/C_a) in leaves of *Castanopsis fissa* (■□) and *Psychotria rubra* (▲△) growing under full sunlight (closed symbols) and shade (open symbols) environments

2.3 PSII原初光化学效率 F_v/F_m 与线性电子传递的量子效率 Φ_{PSII}

图3A表明,全光照**蕙萼**的 F_v/F_m 在0.749(13:00)–

0.792 (9:00) 之间,日变化比较平稳,九节的Fv/Fm在0.592 (13:00)–0.727 (9:00) 之间,出现较大的波动,上午9:00后随光照的增强出现较大幅度的下降,表明持续的高光强对九节叶片PS II光化学转化效率产生了明显的抑制作用。就平均值而言,藜蒴为 0.767 ± 0.023 ,高于九节(0.668 ± 0.057)。九节较大的标准差表明一天内测得的Fv/Fm离散程度大,偏离均值较远,也反映九节对光强变化的反应比藜蒴敏感。遮阴下藜蒴和九节的Fv/Fm变化比强光下平缓,且表现出一致的趋势。藜蒴介于0.749 (9:00)–0.770 (11:00),日均值0.754,与全光照的对应值0.767接近,提示弱光下藜蒴较低的Pn并非受PSII原初光化学效率所限制。九节的Fv/Fm随光强增加而稳步上升然后保持平稳,介于0.691 (9:00)–0.744 (11:00),而且除9:00外,其余各测定时间的Fv/Fm都与其全光照的最大值接近。九节遮阴下的Fv/Fm均值(0.709)高于全光照的(0.668)。

电子传递的量子效率 Φ_{PSII} 正比于非循环电子传递速率,反映PSII反应中心的活性^[7]。图3B表明,全光下藜蒴的 Φ_{PSII} 达0.543 (9:00)–0.419 (11:00),二者比值为1.29,九节的介于0.532 (9:00)–0.410 (15:00),上午9:00后开始持续下降。 Φ_{PSII} 的下降意味着中午强光下两种植物PSII活性减弱。从日平均值看来,全光照藜蒴 Φ_{PSII} 为0.457,只略低于九节(0.476)。遮阴下藜蒴的 Φ_{PSII} 为0.601 (9:00)–0.502 (13:00),上午9:00后迅速下降,然后趋于稳定,其变化趋势与全光下类似。遮阴下九节的 Φ_{PSII} 也以9:00最高,但最低值出现于11:00。与全光照相比,遮阴下藜蒴的 Φ_{PSII} 增大而九节则减少,两者的表现不同。

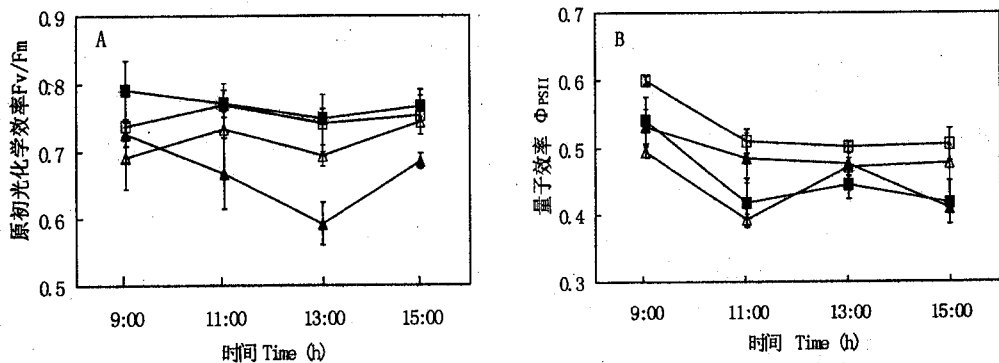


图3 全自然光强和遮阴下生长的藜蒴(■□)和九节(▲△)叶片光系统II的原初光化学效率Fv/Fm(A)与线性电子传递的量子效率 Φ_{PSII} (B)的日变化

Fig. 3 Daily changes in Fv/Fm (A) and Φ_{PSII} (B) in leaves of *Castanopsis fissa* (■□) and *Psychotria rubra* (▲△) growing under full sunlight (closed symbols) and shade (open symbols) environments

2.4 荧光光化学猝灭系数 q_p 与非光化学猝灭系数 q_N

q_p 是衡量PSII原初电子受体质体醌 Q_A 的氧化程度,反映PSII开放中心的相对浓度^[7]。如图4A所示,9:00四条曲线上的 q_p 值相对接近,全光照九节和藜蒴 q_p 在13:00出现微弱峰值,但总的趋势为下降。遮阴下藜蒴 q_p 近乎线性下降,九节 q_p 日变化虽然与全光照的藜蒴和九节类似,但11:00的最低值出现最大的偏离,15:00四条 q_p 曲线的值又近乎相等。这种 q_p 的下降趋势暗示PSII反应中心随中午光强的增加而部分地关闭。两种光强下九节 q_p 的差别大于藜蒴,是其开放的PSII反应中心对光强变化具有较高敏感性的表现。

非光化学猝灭系数 q_N 的大小常用于作为评价植物能否安全耗散过剩激活能力的重要指标^[8]。

如图3B所示,全光照鸢蓟的 q_N 自9:00开始上升,11:00后趋于稳定,且基本不受光强变化的影响。 q_N 的这种变化与11:00之前 q_P 的降低相反,表明非光化学猝灭的增高可使过剩的激发能以热能形式耗散,在保护光合机构免受强光破坏中发挥了重要作用。虽然遮阴下鸢蓟 q_N 的日变化与全光照的类似,但其数值低得多,即遮阴下鸢蓟非光化学猝灭的贡献远低于全光照。遮阴下九节的 q_N 在11:00升高。全光照九节的 q_N 在9:00-13:00之间低于同期的其它三条曲线,其非光化学猝灭对全光下九节PSII中心的保护作用非常有限。但是,15:00时 q_N 回升显著,远远超过原来的水平,提示非光化学猝灭功能在光强缓和后可以恢复。

叶黄素是类胡萝卜素的重要组分,而依赖叶黄素环的非辐射热能耗散是保护光合机构免受强光破坏的最重要机制^[9]。全光和遮阴下的鸢蓟和九节叶片的叶绿素和类胡萝卜素含量在不同时间有差异,11:00-13:00鸢蓟的叶绿素和类胡萝卜素含量增高而九节则略微降低(数据未列出)。图4C可见,全光照鸢蓟的Car/Chl与 q_N (图4B)变化趋于一致,表明光强的增加更多地诱导了类胡萝卜素的合成,有利于强光下部分过剩的光辐射能通过天线猝灭加以耗散。然而,全光下九节Car/Chl在9:00-11:00随光强的增加而有所上升,之后则下降,且与 q_N 的变化趋势不同。弱光下两种植物的Car/Chl无明显的日变化差别。

3 分析和讨论

3.1 全光和遮阴下植物光合作用日变化的比较

遮阴下植物叶片净光合速率 P_n 、气孔导度 g_s 、类胡萝卜素与叶绿素含量之比Car/Chl,以及荧光参数光系统II原初光化学效率Fv/Fm的日变化幅度较小,种间差异相对不明显。全光下,上午9:00后鸢蓟叶片通过PSII的能流减少(Φ_{PSII} 和 q_P 的下降)以及 q_N 和Car/Chl的增加,表明叶片叶绿体PSII反应中心经受持续的较高光强后部分失活或关闭。但是,全光下鸢蓟 P_n 下降的主要因素是气孔导度的下降,而不是PSII原初光化学效率的降低,因为一天中Fv/Fm仍然能维持较高(0.75左右)的水平,且变化平稳。全光照九节 P_n 的日变化与 g_s 和Fv/Fm类似,表明九节 P_n 随光强的变化受气孔运动和PSII原初光化学效率的共同调控,与李新国等^[10]报道的银杏叶片受PFD 1200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 的强光胁迫后的结果一致。此外,全光照九节 Φ_{PSII} 、 q_P 日进程呈下降趋势,表明叶绿体PSII反应中心活性明显受光强增加和持续照射的抑制,强光下低的Car/Chl可能是导

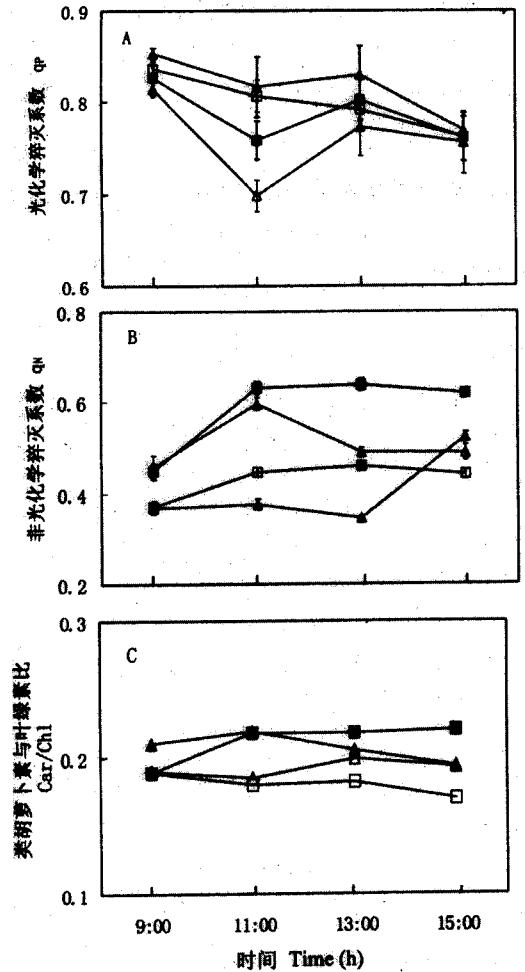


图4 全自然光强和遮阴下生长的鸢蓟(■□)和九节(▲△)叶片叶绿素荧光光化学猝灭系数 q_P (A),非光化学猝灭系数 q_N (B)和类胡萝卜素与叶绿素之比Car/Chl(C)的日变化
Fig. 4 Daily changes in q_P (A), q_N (B) and Car/Chl (C) in leaves of *Castanopsis fissa* (■□) and *Psychotria rubra* (▲△) growing under full sunlight (closed symbols) and shade (open symbols) environments

致 q_N 不升高的原因,叶绿体光合机构可能受强光损伤。有研究表明依赖于光强的胞间 CO_2 积累也可能引起非光化学猝灭^[1],然而并没有发现高光强期间九节 Ci/Ca 的明显升高,而且在13:00后光强渐渐缓和, Ci/Ca 却明显下降。也有人报道植物在光能过剩的逆境下可利用提高光呼吸和戊糖磷酸的氧化来耗散过剩的激发能^[2]。强光下九节的热能耗散是否与这些途径有关需进一步的研究。

3.2 全光下两种木本植物中午光合作用动态的差别

正午前(11:00) 藜蒴 P_n 增高, g_s 、 q_N 和 Car/Chl 也增大, F_v/F_m 相对稳定,而 q_p 和 Φ_{PSII} 降低,反映其开放PSII反应中心数目在此时虽有所减少,但较高的气孔导度和稳定的 F_v/F_m 保证了 CO_2 的充分供应和对光能的利用; Car/Chl 和 q_N 的提高则说明其具有较强的对过刺激发能的热能耗散能力,从而保护了光合器免受中午强光的伤害。九节的 g_s 与 F_v/F_m 在中午时下降, q_N 和 Car/Chl 维持相对稳定,13:00 Car/Chl 降低, Φ_{PSII} 和 q_p 的水平接近或高于藜蒴。可见,在此条件下九节的PSII中心活性较稳定,仍有较强的电荷分离和电子传递能力,不同的是强光下气孔部分关闭限制了 CO_2 的供应,较低的 F_v/F_m 反映叶绿体对光能的利用效率低,且未能诱导热能耗散机制的积极运行,从而削弱了对光合器的保护作用,甚至光合色素有所降解,因而出现了光抑制现象。许大全等对大豆的研究结果推测 C_3 植物叶片中午光合效率降低是由于强光导致叶温升高而引起光抑制,而 C_4 植物如玉米在没有水分、温度和营养等环境胁迫下光合速率中午不降低反而略有提高^[13]。

3.3 两植物耐阴性的界定及其在森林中的分布

虽然藜蒴在持续强光照射下出现光合作用下降和PSII反应中心失活现象,但强光下过剩的激发能可以通过非光化学猝灭而安全耗散,对高光强表现出一定程度的忍受能力。另一方面,遮阴明显降低藜蒴的光合速率,但PSII原初光化学效率能维持较高的水平,表现出对蔽阴环境的适应性。由此推测藜蒴本质上为阳生树种,但具有可适应阴生环境的一面。在自然条件下,藜蒴主要分布于稀疏森林,中等郁闭的单层或双层林冠的森林群落中,成为以针叶林为主的针阔混交林和阳生阔叶树种为主的混交林的优势种,在以阳生植物为主的常绿阔叶林中渐渐变得稀少,消失于以中生植物为主的常绿阔叶林和中生顶级群落。九节在持续强光下光合速率严重下降,光反应中心部分失活,而且没有发现随光照的增强 q_N 有增加的趋势,全光照九节表现出严重的光抑制。在遮阴下,光强低至 $110 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ 左右时,九节的 P_n 比藜蒴高28%,表明九节适应极端蔽阴环境的能力更强。由此断定九节本质上为阴生树种,忍受持续高光强的能力有限。九节主要分布于复层林冠、林分高度郁闭的中生顶极群落和以中生植物为主的常绿阔叶林群落,成为这些群落的灌木优势种,在冠层结构相对简单的针阔混交林和稀疏林群落中渐渐稀少。

参考文献:

- [1] Krause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology. II. Interpretation of fluorescence signals [J]. *Photosyn Res*, 1984, 5: 139-157.
- [2] Kooten O V, Snel J F H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology [J]. *Photosyn Res*, 1990, 25: 147-150.
- [3] Foyer C H, Lelandais M, Kunert K J. Photooxidative stress in plants [J]. *Physiol Plant*, 1994, 92: 696-717.
- [4] 陈贻竹, 李小平, 夏丽, 等. 叶绿素荧光技术在植物环境胁迫研究中的应用 [J]. *热带亚热带植物学报*, 1995, 3(4): 79-86.
- [5] 林植芳, 彭长连, 林桂珠. C_3 、 C_4 植物叶片叶绿素荧光猝灭日变化和对光氧化作用的响应 [J]. *作物学报*, 1999, 25(3): 284-291.

- [6] Schreiber U, Schliwa U, Rilger W. Continuous recording of the photochemical and nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer [J]. *Photosyn Res*, 1986, 10: 51-62.
- [7] Krall J P, Edwards G E. Relationship between photosystem II activities and CO₂ fixation in leaves [J]. *Physiol Plant*, 1992, 86: 180-187.
- [8] Hartel H, Lokstein H. Relationship between quenching of maximum and dark-level chlorophyll fluorescence *in vitro*: dependence on photosystem II antennae size [J]. *Biochim Biophys Acta*, 1995, 1228: 91-94.
- [9] Demmig-Adams B, Adams III. W W. Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species [J]. *Planta*, 1996, 198: 460-470.
- [10] 李新国, 许大全, 孟庆伟. 银杏叶片光合作用对强光的适应 [J]. *植物生理学报*, 1998, 24 (4): 354-360.
- [11] Sundberg B, Campbell D, Palmqvist K. Predicting CO₂ gain and photosynthetic light acclimation from fluorescence yield and quenching in cyano-lichens [J]. *Planta*, 1997, 201: 138-145.
- [12] Cornic G, Briantais J M. Partitioning of photosynthetic electron flow CO₂ and O₂ reduction in a C₃ leaf (*Phaseolus vulgaris* L.) at different CO₂ concentrations and during drought stress [J]. *Planta*, 1991, 183: 178-184.
- [13] 许大全, 丁勇, 沈允钢. C₃植物玉米叶片光合效率的日变化 [J]. *植物生理学报*, 1993, 19 (1): 43-48.

《应用与环境生物学报》2002 年征订启事

《应用与环境生物学报》是中国科学院主管、中国科学院成都生物研究所主办、科学出版社出版、国内外公开发行的全国性学术科技期刊(学报级),是我国应用生物学和环境生物学的核心刊物。主要报道我国应用生物学、环境生物学及相关科学领域的基础研究、应用基础研究和应用研究的成果,包括研究论文、研究简报和本刊邀约的综述或述评。读者对象主要为本学科的科研人员、大专院校师生和科研管理干部。本刊获中国科学院科学出版基金资助。

《应用与环境生物学报》为双月刊(1999年由季刊改为双月刊)。双月25日出版,每期96页,2001年起改为大16开,高档铜板纸印刷。定价仍为每期11.00元,年定价66.00元。全国各地邮局(所)均可订阅,邮发代号:62-15。新订户可向本刊编辑部补购1995、1996、1997、1998、1999、2000年各卷(卷价分别为32.00元、44.00元、44.00元、44.00元、66.00元、66.00元和66.00元),以及1999年增刊(环境微生物学研究),订价每册22.00元。编辑部地址:成都市人民南路4段9号,中国科学院成都生物研究所学报编辑部。邮编:610041 电话:(028)5229903,5237341(联系人:刘东渝)