

夜间低温对不同光强下生长的两种沟谷雨林 树苗荧光参数的影响

冯玉龙^{1,2} 曹坤芳¹ 冯志立¹

(1 中国科学院西双版纳热带植物园昆明分部, 昆明 650223)

(2 河北大学生命科学学院, 保定 071002)

摘要 于雾凉季测定了叶片叶绿素荧光参数,探讨了4~6℃夜间低温对4种相对光强下生长的两种西双版纳沟谷雨林树苗光系统II(PS II)活性的影响及雾对植物的可能保护机制。随夜间低温处理时间延长,不同光强下生长的团花树(*Anthocephalus chinensis*)和玉蕊(*Barringtonia macrostachya*)叶片日间和长期光抑制,以及PS II反应中心的可逆失活或破坏加剧,生长环境光越强夜间低温的效应越明显,弱光下其效应不显著。间接表明雾使光强减弱利于缓解自然夜温降低对本区热带植物的影响。中光强下玉蕊对照植株发生了胁迫诱导的光抑制,相同处理条件下玉蕊的光抑制程度均比团花树重,表明玉蕊对夜间低温引起的光抑制更敏感。夜间低温处理后,中等和低光强下团花树的热耗散多于玉蕊,表明其光保护作用较强。夜间低温处理期间两种植物的光抑制与热耗散增多和PS II反应中心的可逆失活或破坏的加剧有关。

关键词 夜间低温 光强 叶绿素荧光 沟谷雨林 雾

EFFECTS OF NOCTURNAL CHILLING TEMPERATURE ON CHLOROPHYLL FLUORESCENCE PARAMETERS IN SEEDLINGS OF TWO RAVINE RAINFOREST SPECIES GROWN UNDER DIFFERENT LIGHT INTENSITIES

FENG Yu-Long^{1,2} CAO Kun-Fang¹ and FENG Zhi-Li¹

(1 Kunming Division, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China)

(2 College of Life Science, Hebei University, Baoding 071002, China)

Abstract We tested the hypothesis that fog can ameliorate the harmful effects of natural nocturnal chilling temperature on tropical plants in Xishuangbanna, Yunnan, China by decreasing growth light intensity in the morning during the foggy and cool seasons. The effects of nocturnal chilling temperature (4–6 °C) on the chlorophyll a fluorescence was explored in seedlings of two tropical ravine rainforest tree species, *Anthocephalus chinensis* and *Barringtonia macrostachya*. *A. chinensis* is a fast growing, pioneer tree species in the ravine rainforest and *B. macrostachya* is an intermediate canopy layer tree species and its seedlings distribute in the understory. Seedlings of the two species were grown under four different light intensities (8%, 25%, 50% and 100% full sunlight), and diurnal, stress-induced photoinhibition, and reversible inactivation and/or damage of PS II reaction centers measured. Our results demonstrated that the effects of nocturnal chilling temperature on photoinhibition were significantly intensified under stronger growth light intensities, but its effects were very small under weak growth light intensity (8% sunlight). Fog can decrease light intensity by 60%–90% in the morning during the foggy and cool season; hence, the results presented above indicate that fog can ameliorate the harmful effect of natural nocturnal chilling temperature on Xishuangbanna tropical plants through decreasing growth light intensity. Under intermediate growth light intensity (50% sunlight), stress-induced photoinhibition occurred in untreated *B. macrostachya* seedlings but not in *A. chinensis*; furthermore, under the same treatment conditions, the extent of photoinhibition was stronger in *B. macrostachya* than in *A. chinensis*. These results suggest that *B. macrostachya* is more sensitive to temperature-induced photoinhibition. At intermediate and low growth light intensities (25% sunlight), thermal dissipation was greater in *A. chinensis* than in *B. macrostachya* after nocturnal chilling temperature treatment, suggesting that protection against photodamage is stronger in *A. chinensis*. During the period of nocturnal chilling temperature treatment, photoinhibition in the two species was associated with an increase of thermal dissipation and the aggravation of reversible inactivation and/or damage to the PS II reaction center.

Key words Nocturnal chilling temperature, Light intensity, Chlorophyll a fluorescence, Tropical ravine rain-forest, Fog

与世界热带雨林分布的主要地区相比,西双版纳纬度偏北、海拔偏高、气候偏干,表现为热量偏低、年和日温差偏大、降雨偏少和降雨季节变化明显(朱华,1993;冯玉龙等,2002a)。虽然如此,本区却有典型的热带雨林(朱华,1993)。推测雾对该地区热带雨林的存在起着不可忽视的作用,但雾的作用方式还不清楚。

西双版纳处于热带北缘,对植物造成寒害的低温时常出现,有时还会出现霜冻(黄文龙等,2001)。该区的有害低温只出现在夜间和较早的上午,上午气温逐渐升高,下午气温在 20℃以上。低温可通过抑制光合作用暗反应(Leegood & Edwards, 1996)和光系统 II(PS II)的修复(Fryer *et al.*, 1995)降低叶绿素去环氧化速率(Adams *et al.*, 1995)等加剧植物对光抑制的敏感性。热带和亚热带的冷敏感植物对低温光抑制更敏感,6~10℃低温就可以使有些热带植物遭受寒害,甚至死亡。夜间低温虽与光下低温的作用不同,但仍能使冷敏感植物受害(Flexas *et al.*, 1999; Allen *et al.*, 2000; 冯玉龙等, 2002c)。目前对夜间低温研究较少。

西双版纳是有名的静风多雾区,雾凉季(11月~翌年2月)几乎每天有雾,晚间雾形成后约持续到第二天上午 11:30,每天林冠层截留的雾露水总量达 1.36 mm,年雾日数 170 d 左右,这在一定程度上弥补了干季雨量的不足。除雾的水文效应外,上午雾可使光强降低 60%~90%。推测雾使上午光强减弱可以缓解夜间低温对光合机构的破坏,这也是热带雨林能在热带北缘分布的重要原因之一。为证明雾的这一作用,本文研究了 4 种相对光强下 4~6℃夜间低温对团花树(*Anthocephalus chinensis*)和玉蕊(*Barringtonia macrostachya*)树苗 PS II 活性的影响,探讨雾对植物的可能保护机制。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验在中国科学院西双版纳热带植物园内的 3 个荫棚中进行,该园自然概况见文献(冯玉龙等, 2002a)。通过黑色尼龙网遮阳,使 3 个荫棚内的相对光强(RI)分别为 50%、25%、8%(太阳光强为 100%,记为高光强),分别记为中光强(热带雨林中基本无此强光)、低光强(大林窗中的光强)和弱光强

(小林窗中的光强)处理。雾凉季(2000 年 11 月初至 2001 年 2 月末)自动记录了每个荫棚的日最高温和日最低温,发现 3 个荫棚的日最低温和日最高温差异常不大。本研究以 2 种沟谷雨林树种(团花树和玉蕊)为材料,团花树为沟谷雨林演替过程中的先锋种,也是重要的速生用材树种,玉蕊为沟谷雨林中层偏下的优势种,幼苗喜阴。2000 年 7 月在苗圃用种子培育供试植物的幼苗,待两种幼苗均有两片以上真叶后移到荫棚内,种植在内径为 30 cm、深 23 cm、容积约 15 L 的花盆中,每盆 1 株,土壤为林内 10 cm 以上表土(砖红壤)。幼苗在 RI 为 25%的荫棚中恢复 1 个月后,选取大小一致长势良好的小苗随机分成 3 组(团花树 4 组),每组各 15 盆,分别放在 RI 为 50%、25%、8%的 3 个荫棚中(团花树加 1 组 100%光强处理)。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。12 月中旬测定各参数(作对照)后开始夜间低温处理,方法为每天 18:30 把各荫棚中的植物移到 4~6℃冷库中,第二天 6:30 再放回原生长光强下,连续处理 3 d,之后自然条件下(夜温 8~10℃)恢复 2 d,每天测定各参数。

1.2 叶绿素荧光参数测定

用 FMS 2 型脉冲调制荧光仪(英国, Hansatech 公司)测定不同处理植株成熟叶片(顶部第四至第五片叶,每株 1 片)初始荧光(F_o)、最大荧光(F_m)、光系统 II(PS II)最大光能转换效率(F_v/F_m)和非光化学猝灭系数(NPQ)= $(F_m - F_m')/F_m'$ (Bilger & Björkman, 1990)的日变化,测定方法见文献(Feng *et al.*, 2002)。每一处理重复 3~5 株。各参数均以平均值加减 1 个标准误表示。用 t 检验处理之间的差异, $p < 0.05$, 差异显著。

2 结果

2.1 夜间低温对不同光强下生长的 2 种热带植物初始荧光的影响

随夜间低温处理时间的延长,不同光强下生长的团花树和玉蕊黎明和下午(约 14:00)光最强时的初始荧光(F_o)分别称为 F_{o-pre} 和 F_{o-mid} 升高,停止夜间低温处理而在自然夜温条件下恢复期间, F_{o-pre} 和 F_{o-mid} 降低,2 d 后低和弱光强下生长的植株 F_{o-pre} 和 F_{o-mid} 能恢复到处理前的水平,中和高光强下生长的植株则不能(图 1)。夜间低温处理对弱光强下

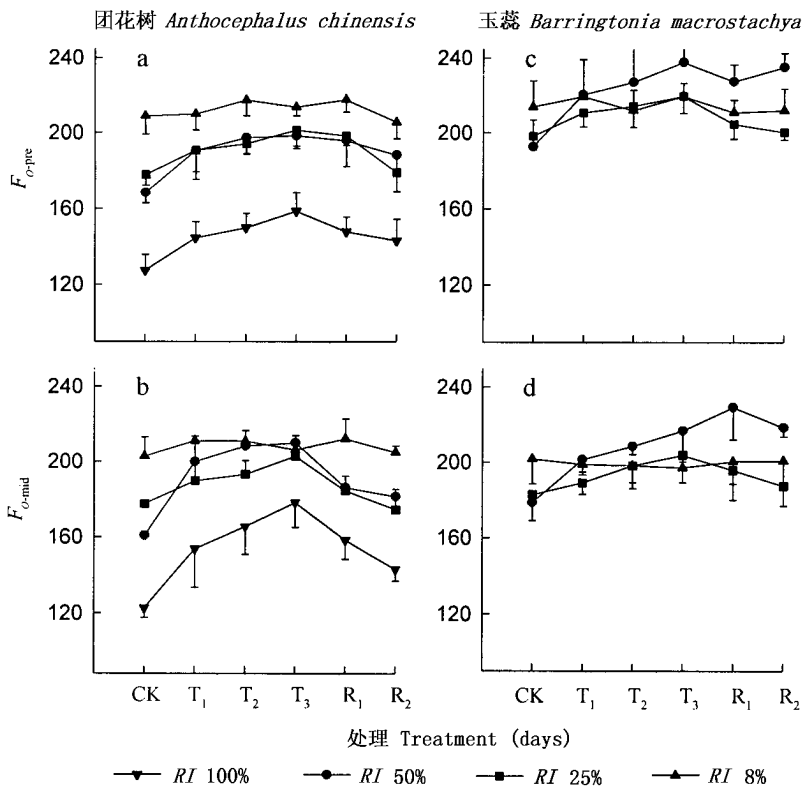


图1 夜间低温(4 °C)处理对不同光强下生长的团花树和玉蕊黎明前和光最强时初始荧光(F_{o-pre} , F_{o-mid})的影响

Fig.1 Effects of nocturnal chilling temperature(4 °C) treatment on initial fluorescence at predawn and midday (F_{o-pre} , F_{o-mid} , respectively) in *Anthocephalus chinensis* and *Barringtonia macrostachya* grown under different light intensities

T₁, T₂ 和 T₃ 分别表示夜间低温处理第 1、2、3 d, R₁ 和 R₂ 分别表示自然夜温条件下恢复第 1、2 d T₁, T₂, and T₃, represent nocturnal chilling temperature treatment for 1, 2, 3 day, respectively. R₁ and R₂ represent recovery under natural condition for 1 and 2 day, respectively
RI 相对光强 Relative irradiance

生长的团花树和玉蕊 F_{o-pre} 和 F_{o-mid} 影响不显著,高、中和低光强下夜间低温效果显著。

2.2 夜间低温对不同光强下生长的两种热带植物最大荧光的影响

叶绿素 a 最大荧光 (F_m) 具明显的日变化,黎明 F_m 最高(称为 F_{m-pre}),上午随日间光强的升高而降低,下午(约 14:00)日间光最强时最低(F_{m-mid}),之后随日间光强的减弱而升高(结果未列出),不同光强下两种植物 F_{m-pre} 均高于 F_{m-mid} (图 2)。随夜间低温处理时间的延长,不同光强下生长的团花树和玉蕊 F_{m-pre} 和 F_{m-mid} 均降低,自然夜温条件下恢复期间, F_{m-pre} 和 F_{m-mid} 升高 2 d 后低和弱光强下生长的两种植物 F_{m-pre} 和 F_{m-mid} 能恢复到处理前的水平,中和高光强下生长的植株则不能(中光强下玉蕊 F_{m-pre} 能)(图 2)。夜间低温处理对弱光强下生长的团花树和玉蕊 F_{m-pre} 和 F_{m-mid} 影响不显著,对低光强下生长的团花树 F_{m-pre} 影响也不显著,其它光强下夜间低温效果显著。

2.3 夜间低温对不同光强下生长的两种热带植物

PS II 最大光能转换效率的影响

与 F_m 相似,光系统 II(PS II)最大光能转换效率(F_v/F_m)亦有明显的日变化(结果未列出),黎明 F_v/F_m 最高(称为 F_v/F_{m-pre}),下午日间光最强时最低(称为 F_v/F_{m-mid})(图 3)。随夜间低温处理时间的延长,不同光强下生长的团花树和玉蕊 F_v/F_{m-pre} 和 F_v/F_{m-mid} 均降低,停止夜间低温处理自然夜温条件下恢复期间, F_v/F_{m-pre} 和 F_v/F_{m-mid} 升高 2 d 后低和弱光强下生长的两种植物 F_v/F_{m-pre} 和 F_v/F_{m-mid} 能恢复到处理前的水平,中和高光强下生长的植株则不能(图 3)。夜间低温处理对弱光强下生长的团花树和玉蕊 F_v/F_{m-pre} 和 F_v/F_{m-mid} 影响不显著,高、中和低光强下夜间低温效果显著。不同处理条件下(对照、夜间低温处理和恢复), F_v/F_{m-pre} 和 F_v/F_{m-mid} 均随生长环境光强的增大而降低,夜间低温处理期间表现更明显,表明强光可加剧夜间低温对两种植物 F_v/F_m 的影响。中和低光强下生长的玉蕊 F_v/F_{m-pre} 和 F_v/F_{m-mid} 均低于团花树。中光强下玉蕊和高光强下团花树的对照植株 F_v/F_{m-pre} 明显低

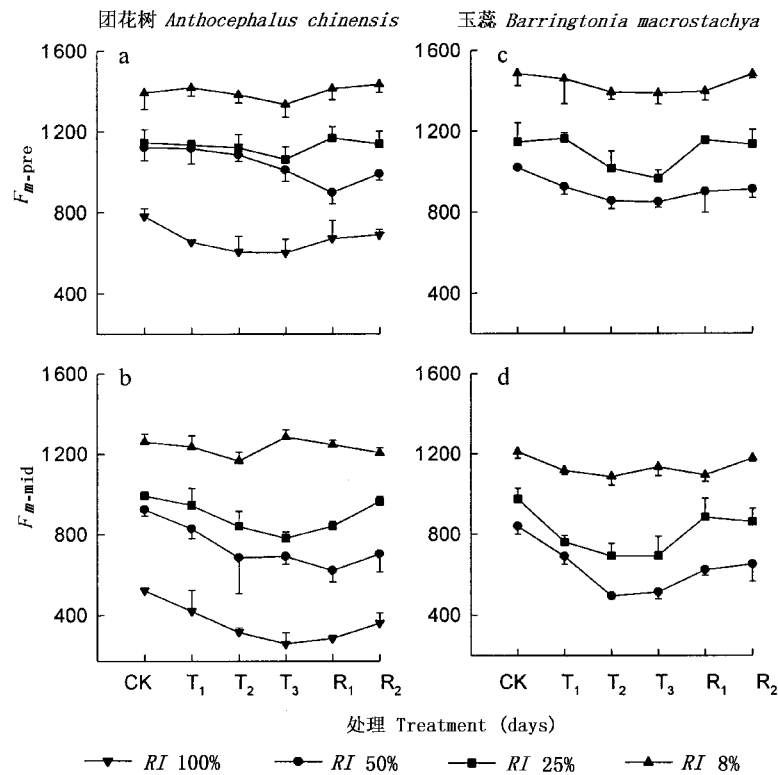


图 2 夜间低温(4 °C)处理对不同光强下生长的团花树和玉蕊黎明前和光最强时最大荧光(F_{m-pre} , F_{m-mid})的影响

Fig.2 Effects of nocturnal chilling temperature(4 °C) treatment on maximal fluorescence at predawn and midday (F_{m-pre} , F_{m-mid} , respectively) in *Anthocephalus chinensis* and *Barringtonia macrostachya* grown under different light intensities
处理同图 1 Treatment see Fig.1

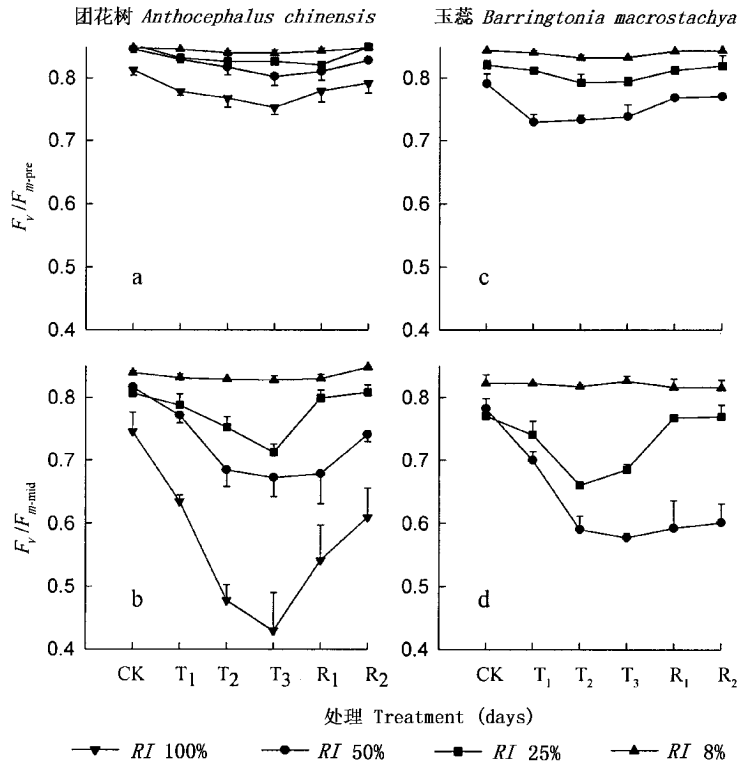


图 3 夜间低温(4 °C)处理对不同光强下生长的团花树和玉蕊黎明前和光最强时光系统 II 最大光能转换效率(F_v/F_{m-pre} , F_v/F_{m-mid})的影响

Fig.3 Effects of nocturnal chilling temperature(4 °C) treatment on maximal PSII efficiency at predawn and midday (F_v/F_{m-pre} , F_v/F_{m-mid} , respectively) in *Anthocephalus chinensis* and *Barringtonia macrostachya* grown under different light intensities
处理同图 1 Treatment see Fig.1

于弱光下的相应值,也显著低于高温高湿季的值(结果未列出)。

2.4 夜间低温对不同光强下生长的两种热带植物非光化学猝灭系数的影响

与 F_v/F_m 的日变化相反,上午随日间光强的升高团花树和玉蕊非光化学猝灭系数(NPQ)逐渐升高,下午光最强时最高(称为 NPQ_{mid}),之后随日间光强的降低逐渐降低(结果未列出)。随夜间低温处理时间的延长,团花树和玉蕊 NPQ_{mid} 升高,自然夜

温条件下的第一天团花树 NPQ_{mid} 仍在升高,第二天开始降低,但仍显著高于处理前的值(图 4a),停止夜间低温处理的第一天,玉蕊 NPQ_{mid} 开始降低,第二天降低到处理前的水平(图 4b)。夜间低温处理对弱光强下生长的团花树和玉蕊 NPQ_{mid} 影响不显著,高、中和低光强下夜间低温效果显著。不同处理条件下(对照、夜间低温处理和恢复), NPQ_{mid} 均随生长环境光强的升高而增大。中和低光强下生长的玉蕊 NPQ_{mid} 均低于相同光环境下生长的团花树。

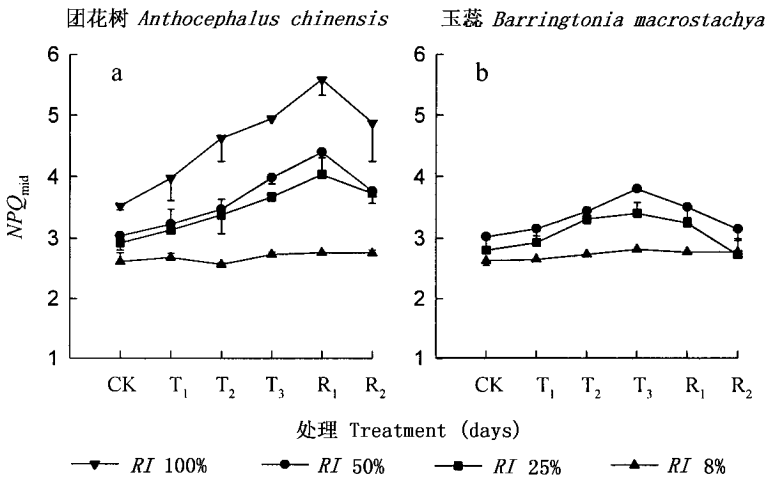


图 4 夜间低温(4 °C)处理对不同光强下生长的团花树和玉蕊光最强时非光化学猝灭系数的影响
Fig. 4 Effects of nocturnal chilling temperature (4 °C) treatment on midday non-photochemical quenching efficiency in *Anthocephalus chinensis* and *Barringtonia macrostachya* grown under different light intensities
处理同图 1 Treatment see Fig. 1

3 讨 论

PS II 最大光能转换效率(F_v/F_m)降低是光合作用光抑制的显著特征,常被作为判断是否发生光抑制的标准(Demmig-Adams & Adams III, 1992),最大荧光(F_m)降低也是光抑制的一个特征(Demmig & Björkman, 1987)。白天 F_v/F_m 降低表明发生了日间光抑制,黎明 F_v/F_m 降低表明发生了长期光抑制或胁迫诱导的光抑制(Long *et al.*, 1994)。试验的不同阶段(对照、夜间低温处理和恢复期间)团花树和玉蕊均发生了光抑制(图 2 和图 3)。两种植物的日间光抑制具有明显的日变化(图 3),这种日间光抑制是由日间光强的变化引起的,与日间气温的变化关系不大(冯玉龙等, 2002b)。夜间低温处理之前,中光强下玉蕊发生了长期光抑制,而团花树只有在高光强下才发生长期光抑制(图 3a 和 c),一天中的不同时刻,玉蕊的日间光抑制均比团花树重(冯玉龙等, 2002b)表明玉蕊对光抑制更敏感。

夜间低温处理可加剧团花树和玉蕊的日间光抑制和长期光抑制,强光可以加剧夜间低温的效果,弱光下夜间低温的效果不显著(图 3)。停止夜间低温处理自然夜温条件下光抑制的恢复亦受光强的影响,2 d 内弱和低光强下生长的植株光抑制可以恢复到处理前的水平,中和高光强下的植株则不能(图 3)。中和低光强下,夜间低温处理和恢复期间玉蕊的两种光抑制均较团花树重(图 3),说明玉蕊对夜间低温更敏感,这与其较低的热耗散是一致的(图 4b)。

夜间低温处理使团花树和玉蕊初始荧光(F_0)升高(图 1),表明发生了 PS II 反应中心的可逆失活或破坏(Demmig-Adams & Adams III, 1992; Krause & Weis, 1991)。生长环境光越强,PS II 反应中心的可逆失活或破坏越严重,越不容易恢复。弱光强下生长的团花树和玉蕊 PS II 反应中心基本未受夜间低温影响。失活但未被破坏的 PS II 反应中心可作为激发能的猝灭器而耗散掉多余的光能,从而保护相

邻而又相连接的反应中心免遭光破坏,这可能是 PS II 功能“下调”以避免反应中心过度破坏(Krause & Weis, 1991)。本研究不能区分 PS II 反应中心的可逆失活和破坏,但从 F_0 恢复所需较长时间看,有光破坏发生。

热耗散可以防御光抑制的破坏(Xu & Shen, 1997),热耗散的程度通常可用荧光的非光化学猝灭来检测(Long *et al.*, 1994; Demmig-Adams & Adams III, 1992; Krause & Weis, 1991)。团花树和玉蕊的热耗散具有明显的日变化,这与文献一致(Feng *et al.*, 2002; 冯玉龙等, 2002b),夜间低温处理使团花树和玉蕊的热耗散增多,生长环境光越强,热耗散增加越多,弱光环境下生长的植物热耗散增加很少(图 4)。但夜间低温处理后热耗散的增加并没有防止 PS II 反应中心的可逆失活或破坏(图 1),团花树和玉蕊还是受到了夜间低温的影响,表明增加的热耗散量不足以耗散掉夜间低温处理造成的过剩光能。研究表明 $4 \sim 6$ °C 夜间低温可使某些植物光合作用利用的光能大幅度降低(Flexas *et al.*, 1999; Allen *et al.*, 2000; 冯玉龙等, 2002c),生长环境光越强,光合利用光能降低越多,过剩光能越多,植物受害越严重(冯玉龙等, 2002c)。

总之,随夜间低温处理时间延长,不同光强下生长的团花树和玉蕊叶片日间和长期光抑制,以及 PS II 反应中心的可逆失活或破坏加剧,生长环境光越强夜间低温的危害越大,弱光下其危害不明显。人工遮荫和自然荫庇均能减缓桉树(Egerton *et al.*, 2000)、芒果(Allen *et al.*, 2000)等的低温光抑制。很早就知道温带森林砍伐后遮荫树有利于幼苗萌发和生长。单一成年母树树冠下和荫侧幼苗密度较大、生长较旺盛,这与母树树冠下和荫侧最低温较高和光线较弱直接相关,冬季低温抑制光合作用,弱光对植物更有利(Ball *et al.*, 1991; Ball, 1994)。低温时光合作用的诱导较慢,稳态光合速率较低(Warren *et al.*, 1998), NPQ 上升的速率降低(Adams III & Demmig-Adams, 1995; Adams III *et al.*, 1995; Warren *et al.*, 1998)。因此,严重的光抑制最易发生在晴天低温的早晨(Warren *et al.*, 1998)。

建国以来的 52 年间西双版纳地区共出现了 7 次寒害。最近一次出现在 1999 年 12 月下旬,勐腊县的极端最低气温为 1.1 °C,12 月 26 和 27 日景洪市连续 2 d 出现轻霜(黄文龙等, 2001)。1999 年的强降温天气,使云南省热区橡胶、咖啡、茶树、甘蔗、可可、香蕉、西番莲、菠萝等几十种热带、亚热带作

物和果树受害。不仅如此,低温也严重影响了西双版纳热带雨林树种(冯玉龙等, 2002c)。西双版纳的有害低温只出现在夜间和较早的上午,约 7:00 气温最低,之后逐渐升高,下午气温并不低,均在 20 °C 以上。然而,低温季节,西双版纳地区每天上午基本上都有雾,雾可使光强降低 $60\% \sim 90\%$ (未发表资料)。有理由推测西双版纳地区雾的一个重要作用就是降低光强,有效地防止了夜间低温对本区热带植物光合机构的破坏。

参 考 文 献

- Adams III, W. W. & B. Demmig-Adams. 1995. The xanthophyll cycle and sustained thermal energy dissipation activity in *Vinca minor* and *Euonymus kiatschovicus* during the winter. *Plant, Cell and Environment*, **18**: 117 ~ 127.
- Adams III, W. W., B. Demmig-Adams, A. S. Verhoeven & D. H. Barker. 1995. Photoinhibition during winter stress: involvement of sustained xanthophyll cycle-dependent energy dissipation. *Australian Journal of Plant Physiology*, **22**: 261 ~ 276.
- Allen, D. J., K. Ratner, Y. E. Giller, E. E. Gussakovsky, Y. Shahak & D. R. Ort. 2000. An overnight chill induces a delayed inhibition of photosynthesis at midday in mango (*Mangifera indica* L.). *Journal of Experimental Botany*, **51**: 1893 ~ 1902.
- Ball, M. C., V. S. Hodges & G. P. Laughlin. 1991. Cold-induced photoinhibition limits regeneration of snow gum at tree line. *Functional Ecology*, **5**: 663 ~ 668.
- Ball, M. C. 1994. The role of photoinhibition during tree seedling establishment at low temperature. In: Baker, N. R. & J. R. Bowyer eds. *Photoinhibition of photosynthesis, molecular mechanisms to the field*. Oxford: BIOS Scientific Publishers. 367 ~ 378.
- Bilger, W. & O. Björkman. 1990. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in *Hedera canariensis*. *Photosynthesis Research*, **25**: 173 ~ 185.
- Demmig, B. & O. Björkman. 1987. Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photon yield of evolution in leaves of higher plants. *Planta*, **171**: 171 ~ 184.
- Demmig-Adams, B. & W. W. Adams III. 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **43**: 599 ~ 626.
- Egerton, J. J. G., J. C. G. Banks, A. Gibson, R. B. Cunningham & M. C. Ball. 2000. Facilitation of seedling establishment: reduction in irradiance enhances winter growth of *Eucalyptus pauciflora*. *Ecology*, **81**: 1437 ~ 1449.
- Feng, Y. L., K. F. Cao & Z. L. Feng. 2002. Thermal dissipation, leaf rolling and inactivation of PSII reaction centers in *Ammannium villosum* in diurnal course. *Journal of Tropical Ecology*, **18**: 865 ~ 876.
- Feng, Y. L. (冯玉龙), K. F. Cao (曹坤芳), Z. L. Feng (冯志立) & L. Ma (马玲). 2002a. Acclimation of lamina mass per unit area, photosynthetic characteristics and dark respiration to growth light regimes in four tropical rainforest species. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **22**: 901 ~ 910. (in Chinese with

- English abstract)
- Feng, Y. L. (冯玉龙), K. F. Cao (曹坤芳) & Z. L. Feng (冯志立). 2002b. Effect of growth light intensity on the photosynthetic apparatus in four tropical rainforest tree species seedlings. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology (植物生理与分子生物学学报)*, **28**: 153 ~ 160. (in Chinese with English abstract)
- Feng, Y. L. (冯玉龙), K. F. Cao (曹坤芳), Z. L. Feng (冯志立) & Z. Q. Cai (蔡志全). 2002c. Effects of nocturnal chilling temperature on photosynthesis in seedlings of two tropical tree species grown under different light intensities. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology (植物生理与分子生物学学报)*, **28**: 433 ~ 440. (in Chinese with English abstract)
- Flexas, J., M. Badger, W. S. Chow, H. Medrano & C. B. Osmond. 1999. Analysis of relative increase in photosynthetic O₂ uptake when photosynthesis in grapevine leaves is inhibited following low night temperature and/or water stress. *Plant Physiology*, **121**: 675 ~ 684.
- Fryer, M. J., K. Oxborough, B. Martin, D. R. Ort & N. R. Baker. 1995. Factors associated with depression of photosynthetic quantum efficiency in maize at low growth temperature. *Plant Physiology*, **108**: 761 ~ 767.
- Huang, W. L. (黄文龙) & Y. Chen (陈瑶). 2001. The characteristics of the climate after the year of chilling injuring to crops and its effects on the yield of rubber. *Journal of Yunnan Crops Science and Technology (云南热作科技)*, **24**(3): 10 ~ 13. (in Chinese)
- Krause, G. H. & E. Weis. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **42**: 313 ~ 349.
- Leegood, R. C. & G. E. Edwards. 1996. Carbon metabolism and photorespiration: temperature dependence in relation to environmental factors. In: Baker, N. R. ed. *Photosynthesis and the environment*. Dordrecht: Kluwer Academic. 191 ~ 221.
- Long, S. P., S. Humphries & P. G. Folkowski. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **45**: 633 ~ 662.
- Warren, C. R., M. J. Hovenden, N. J. Davidson & C. L. Beadle. 1998. Cold hardening reduces photoinhibition of *Eucalypts nitens* and *E. pauciflora* at frost temperatures. *Oecologia*, **113**: 350 ~ 359.
- Xu, D. Q. & Y. G. Shen. 1997. Diurnal variations in the photosynthetic efficiency in plants. *Acta Phytophysiological Sinica (植物生理学报)*, **23**: 410 ~ 416.
- Zhu, H. (朱华). 1993. A comparative study of phytosociology between *Shorea chinensis* forest of Xishuangbanna and other closer forest types. *Acta Botanica Yunnanica (云南植物研究)*, **15**: 34 ~ 46. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 蒋高明 责任编辑: 张丽赫