

# 不同生态习性热带雨林树种的幼苗 对光能的利用与耗散\*

张教林 曹坤芳\*\*

(中国科学院西双版纳热带植物园, 勐腊 666303)

**【摘要】** 研究了生长于 100%、25% 和 8% 光照条件下的热带雨林先锋树种团花、演替顶极阶段的冠层树种绒毛番龙眼和中下层树种滇南风吹楠幼苗的光合能力及光能分配特性对光强的响应。与绒毛番龙眼和滇南风吹楠相比, 团花具有较高的最大光合速率和最大电子传递速率。从光能分配对光强的响应曲线可以看出, 随着光强的增加, 3 个树种幼苗叶片吸收的光能分配到光化学反应的比例减少, 分配到热耗散的比例增加, 光能在光化学反应与热耗散之间的分配呈显著负相关。与其它两个种相比, 100% 光下的团花幼苗将较多的光能分配到光化学反应中, 热耗散较弱且未达到饱和, 过剩光能少, 没有引起长期光抑制。绒毛番龙眼和滇南风吹楠将叶片吸收的较多光能分配到热耗散中, 但生长于 100% 光下的幼苗过剩光能仍然较多, 导致幼苗遭受长期光抑制。结果表明, 不同生态习性热带雨林树种幼苗更新对光环境的要求与这些幼苗对光能的利用和耗散特性密切相关。

**关键词** 团花 热耗散 滇南风吹楠 光合作用 绒毛番龙眼 幼苗 热带雨林树种

**文章编号** 1001- 9332(2004) 03- 0372- 05 **中图分类号** Q945 **文献标识码** A

**Light energy utilization and dissipation in seedlings of three tropical rain forest tree species with different ecological habits.** ZHANG Jiaolin, CAO Kunfang (*Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China*). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2004, 15(3): 372~ 376.

In this study, the light energy allocations between photochemical reactions and heat dissipation in the seedlings of three tropical rain forest tree species were investigated under three light regimes (100%, 25% and 8% of full sunlight) by using chlorophyll fluorescence technique. These tree species are *Anthocephalus chinensis* (Rubiaceae), a pioneer species, *Pometia tomentosa* (Sapindaceae), a canopy climax species, and *Horsfieldia tetratapa* (Myristicaceae), a sub-canopy climax species. Under the same light levels, *A. chinensis* had a higher maximum photosynthetic rate ( $P_{max}$ ) and maximum electron transport rate ( $ETR_{max}$ ) than *P. tomentosa* and *H. tetratapa*. From the light response curves of light energy allocations, all test species had a decreased fraction of light energy allocated to photochemical reactions, while the fraction of light energy allocated to heat dissipation was increased with light intensity. The fractions of light energy allocated to photochemical reactions and heat dissipation were negatively correlated with very high significance. Compared to other two species, *A. chinensis* allocated more light energy to fractions of photochemical reactions, and had weaker and unsaturated heat dissipation. But, when growing under 100% sunlight, this species had less excess light energy to be used for photosynthesis, so that, it did not suffer from photoinhibition. In contrast, more light energy was allocated to fractions of heat dissipation in both *P. tomentosa* and *H. tetratapa* seedlings. Growing under 100% sunlight, these two species received more excess light energy, which caused photoinhibition. Our results support the idea that light requirements for the regeneration of three tropical tree species under different ecological habits are related to their characteristics of light energy utilization and dissipation.

**Key words** *Anthocephalus chinensis*, Heat dissipation, *Horsfieldia tetratapa*, Photosynthesis, *Pometia tomentosa*, Seedlings, Tropical rain forest tree species.

## 1 引言

在光能资源不足的条件下, 植物叶片吸收的大部分光能被用来驱动光合作用<sup>[1, 10]</sup>。随着光能吸收的增加, 超过植物光合作用所能利用的光能时, 会出现过剩光能<sup>[7]</sup>。过剩光能会引起光合反应中心的光抑制甚至光氧化, 损伤光合机构<sup>[15, 16, 20]</sup>。在长期的进化过程中, 植物形成了多种多样的光保护机

制<sup>[18]</sup>。植物一方面可以通过提高光合能力利用叶片吸收的大量光能, 另一方面可以通过建立跨类囊体膜的质子梯度或启动叶黄素循环将过剩光能以热能的形式安全耗散掉, 从而保护植物叶片光合机构免受强光的损伤, 维持正常的生理功能<sup>[11]</sup>。

\* 中国科学院百人计划资助项目。

\*\* 通讯联系人。

2002- 11- 08 收稿, 2003- 03- 25 接受。

在热带雨林里, 不同生态习性的树种具有不同的光能利用与耗散特性, 如先锋树种比顶极树种具有更强的光合碳同化能力<sup>[23]</sup>. 当森林遭到破坏而使这些植物暴露在太阳光下的时候, 它们可以通过调节叶片吸收光能在光化学过程和热耗散过程之间的分配来适应强光环境<sup>[12]</sup>. 近年来, 叶绿素荧光技术被广泛运用到植物生理生态学的研究中<sup>[3, 4, 17]</sup>, 如通过测定暗适应后叶片光系统 II (PS II) 的最大量子效率( $F_v/F_m$ ) 可以判断植物在逆境胁迫下是否发生光抑制, 而非光化学猝灭(NPQ) 是植物热耗散能力的判断指标. 此外, 还可以利用叶绿素荧光技术分析植物叶片吸收的光能向光化学反应和热能耗散的分配特性<sup>[13, 23, 25]</sup>.

本文以生长于 3 种光照条件下( 全光、25% 和 8% 光照) 的 3 种热带雨林树种幼苗为材料, 通过气体交换速率和叶绿素荧光的测定, 探讨不同生态习性热带雨林树种幼苗叶片吸收的光能向利用与耗散方面的分配, 为热带雨林生态系统的保护和管理、稀有珍稀植物种质资源的保存及热带雨林植物的迁地保护提供生理学方面的理论依据.

2 研究地区与研究方法

2.1 研究地区概况

西双版纳( 21°09' ~ 22°33' N, 99°58' ~ 101°50' E) 位于热带北缘, 受西南季风的影响, 一年中有明显的雾凉季( 11 月 ~ 次年 2 月)、干热季( 3 ~ 4 月) 和雨季( 5 ~ 10 月) 之分. 年平均降雨量 1 539 mm, 降雨多集中在雨季, 占全年降雨量的 82%. 年平均气温 21.4℃, 相对湿度 85%.

选择了自然分布于云南省西双版纳原始森林植被季节雨林中 3 种常见的热带雨林树种团花( *Anthocephalus chinensis*)、绒毛番龙眼( *Pometia tomentosa*) 和滇南风吹楠( *Horsfieldia tetratelpala*) 为实验材料. 团花为云南热带地区常用的速生造林树种, 绒毛番龙眼和滇南风吹楠为优质用材树种, 且被列为国家 3 级保护植物. 3 个树种的特性见表 1.

2.2 研究方法

2.2.1 实验设计 用遮荫网搭建光照为 25% 和 8% 的荫棚, 以全光照( 100%) 为对照. 于 2000 年 7 月收集两种热带雨林

表 1 选择树种的特性  
Table 1 Characteristics of species selected

树种 Species	科名 Family	树高 Height (m)	自然分布 Natural distribution	幼苗更新的光环境 Light conditions of seedling regeneration	树种类型 Tree types
团花 <i>Anthocephalus chinensis</i>	茜草科 Rubiaceae	30	次生林 Secondary forest	大林窗、林缘 Large gaps or forest edge	先锋树种 Pioneer species
绒毛番龙眼 <i>Pometia tomentosa</i>	无患子科 Sapindaceae	30	热带季节雨林 Tropical seasonal rain forest	中、小林窗 Medium or small gaps	顶极树种 Climax species
滇南风吹楠 <i>Horsfieldia tetratelpala</i>	肉豆蔻科 Myristicaceae	15~ 25	热带季节雨林 Tropical seasonal rain forest	小林窗、林下 Small gaps or understory	顶极树种 Climax species

树种的种子, 让种子在 25% 光照的砂床上萌发. 幼苗长到 3 ~ 4 片叶时移栽到体积为 15 L 的花盆中以森林表层土( 砖红壤) 为基质盆栽, 每盆一株, 每个树种约 80 株. 幼苗长势整齐一致. 幼苗先在 25% 的荫棚中适应 1 个月, 于 2000 年 9 月初将幼苗分成 3 组, 分别移入 100%、25% 和 8% 的光照处理中, 常规水肥管理并防治病虫害. 2001 年 6 月以幼苗的成熟叶片为材料进行各项指标的测定, 每个处理选择 3 ~ 5 株幼苗进行测定, 每株 1 个测定. 该地区雨季晴天正午最高太阳光强约为 2 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ .

2.2.2 光合作用和叶绿素荧光参数光响应曲线的测定 参照 Egerton 等<sup>[9]</sup>的方法用 LI 6400(LI-COR, USA) 便携式光合仪测定生长于不同光照条件下幼苗光合作用的光响应曲线. 做荧光响应曲线以前, 先测定幼苗凌晨的最大光化学效率( $F_v/F_m$ ),  $F_v = F_m - F_o$ , 其中  $F_m$  是凌晨的最大荧光产量( 下同),  $F_o$  为原初荧光. 本文中以凌晨  $F_v/F_m$  的降低作为发生长期光抑制的判断指标<sup>[2, 5]</sup>. 参照 Brodribb 等<sup>[4]</sup>的方法用英国 Hansatech 公司生产的 FMS2 型便携式荧光仪测定叶绿素荧光参数对光强的响应曲线. 光强 60 ~ 2 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 当光强低于 600  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  时用荧光仪的作用光使之适应 15 min 后测定, 光强超过 600  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  时用人工光源使之适应 20 min 后测定.

非光化学猝灭(NPQ) 的大小可以作为植物叶片热耗散能力强弱的判断指标.  $\text{NPQ} = (F_m - F'_m)/F'_m$ ,  $F'_m$  为光下的最大荧光产量. 参照 Demmig-Adams 等<sup>[6]</sup>的方法计算叶片吸收光能用于光化学反应(P) 和通过热能耗散(D) 的比例,  $P = F'_v/F'_m \times qP$ ,  $D = 1 - F'_v/F'_m$ . 其中  $F'_v = F'_m - F'_o$ ,  $F'_o$  为关闭作用光后用远红光诱导 5 s 后的荧光产量,  $qP = (F'_m - F_s)/(F'_m - F'_o)$ ,  $F_s$  为作用光或人工光源适应 15 ~ 20 min 后的稳态荧光产量. 电子传递速率(ETR) =  $\text{PS II} \times \text{PAR} \times 0.84 \times 0.5$ <sup>[17]</sup>, 其中  $\text{PS II} = (F'_m - F_s)/F'_m$ , PAR 表示入射于叶面的光强, 0.84 是叶片吸收光强占入射光强的比例, 0.5 是光能在 PS II 的分配比例.

3 结果与分析

3.1 光合作用、电子传递与凌晨的  $F_v/F_m$

由光合作用的光响应曲线( 数据未列出) 可以看出, 生长于不同光照条件下的 3 个树种幼苗的光合速率在强光下已达到饱和, 表 2 中的最大光合速率即为这些植物在光饱和点时的最大值. 在相同生长光照条件下, 团花幼苗的最大光合速率( $P_{\text{max}}$ ) 明显

高于两个顶极树种(  $P < 0.05$  ). 随着生长光强的增加, 团花和绒毛番龙眼幼苗的  $P_{\max}$  显著增加, 但生长于全光下的滇南风吹楠幼苗的  $P_{\max}$  反而比 25% 光下的低. 从电子传递速率对光强的响应曲线( 数据未列出) 可以看出, 随着光强的增加电子传递速率逐渐增加, 达到峰值( 最大电子传递速率,  $ETR_{\max}$  ) 后开始逐渐降低, 但不同光照条件下生长的 3 个树种所能达到的  $ETR_{\max}$  和达到  $ETR_{\max}$  时的光强有差异. 相同生长光强下团花的  $ETR_{\max}$  和达到  $ETR_{\max}$  时的光强最高, 绒毛番龙眼次之, 滇南风吹楠最低. 团花和绒毛番龙眼幼苗的  $ETR_{\max}$  和达到  $ETR_{\max}$  时的光强都随着生长光强的增加而增大, 而生长于全光下的滇南风吹楠  $ETR_{\max}$  和达到  $ETR_{\max}$  时的光强比 25% 光照条件下的低. 对 3 个树种 3 个光照条件下的  $P_{\max}$  与  $ETR_{\max}$  进行相关分析后发现两者之间存在显著的直线正相关关系(  $r = 0.959, P < 0.001$  ), 这与 Brodribb 等<sup>[4]</sup> 的报道一致. 团花幼苗凌晨的  $F_v/F_m$  明显大于两个顶极树种的值(  $P < 0.05$  ). 不同光照条件下生长的团花幼苗的  $F_v/F_m$  没有显著差异, 但生长于全光下的绒毛番龙眼和滇南风吹楠幼苗凌晨的  $F_v/F_m$  比遮荫条件下的显著降低(  $P < 0.05$  ), 表明发生了长期光抑制.

表 2 不同光照条件下 3 个树种幼苗叶片的最大光合速率、最大电子传递速率和凌晨的  $F_v/F_m$

Table 2 Maximum photosynthetic rate, maximum electron transport rate and predawn  $F_v/F_m$  in three tree species under three different light levels

项目 Item	团花 <i>Anthocephalus chinensis</i>			绒毛番龙眼 <i>Pometia tomentosa</i>			滇南风吹楠 <i>Horsfieldia tetratelpala</i>		
	全光	25% 光照	8% 光照	全光	25% 光照	8% 光照	全光	25% 光照	8% 光照
	Full	25%	8%	Full	25%	8%	Full	25%	8%
	sunlight	sunlight	sunlight	sunlight	sunlight	sunlight	sunlight	sunlight	sunlight
最大光合速率 Maximum photosynthetic rate ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	17.32 Aa	14.13 Ab	10.15 Ac	7.65 Ba	6.61 Bb	5.47 Bc	5.26 Cb	7.04 Ba	3.96 Cc
最大电子传递速率 Maximum electron transport rate ( $\mu\text{mol photon} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	354 Aa	301 Ab	249 Ac	216 Ba	220 Ba	192 Bb	160 Cb	226 Ba	116 Cc
凌晨的 $F_v/F_m$ Predawn $F_v/F_m$	0.864 Aa	0.867 Aa	0.869 Aa	0.781 Bb	0.814 Ba	0.815 Ba	0.769 Bb	0.825 Ba	0.842 Aa

数据为平均值 Data were means; 同一光照条件下生长的不同树种的平均数后相同大写字母表示其差异未达到显著水平 Means of different species under same light conditions sharing same capital letters were not significantly different; 同一树种不同光照条件下生长的树种平均数后相同小写字母表示其差异未达到显著水平 Means of same species under different light conditions sharing same small letters were not significantly different,  $P < 0.05$ ,  $n = 3 \sim 5$ .

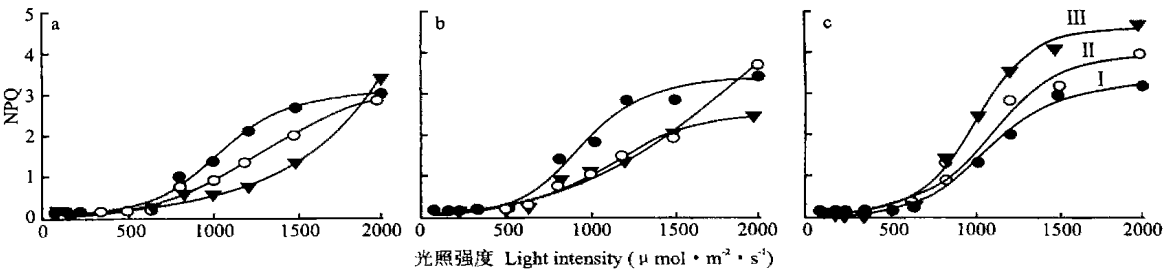


图 1 不同光照条件下 3 个树种 NPQ 的光响应曲线  
Fig. 1 Light response curves of NPQ in three tree species under different light conditions.  
a: 团花 *Anthocephalus chinensis*; b: 绒毛番龙眼 *Pometia tomentosa*; c: 滇南风吹楠 *Horsfieldia tetratelpala*. I . 8% 光照 Sunlight 8%; II . 25% 光照 Sunlight 25%; III. 全光 Full sunlight. 数据点为平均值 ± 标准误差 Data were means ± SE. 下同 The same below .

3. 2 NPQ 对光强的响应

由 NPQ 对光强的响应曲线( 图 1) 可以看出, 生长于 8% 光照条件下的 3 个树种的 NPQ 随光强的变化趋势基本一致. 生长于 25% 光照条件下 3 个树种中, 团花和绒毛番龙眼幼苗的 NPQ 上升的幅度较小, 当光强达到  $2\,000\,\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时两者的 NPQ 仍未达到饱和, 滇南风吹楠 NPQ 上升的幅度最大, 当光强超过  $1\,500\,\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时 NPQ 已达到饱和. 生长于全光下的团花和绒毛番龙眼的 NPQ 上升的幅度明显比滇南风吹楠幼苗的低, 在全光下绒毛番龙眼的 NPQ 上升的幅度最小且达到饱和, 而团花幼苗的 NPQ 在光强达到  $2\,000\,\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时仍没有达到饱和. 随着生长光强的增加, 团花幼苗 NPQ 的不饱和程度增大, 而绒毛番龙眼幼苗的 NPQ 只在 8% 和 25% 生长光强下上升的幅度较大, 生长于全光下绒毛番龙眼幼苗的 NPQ 比生长于遮荫条件下的上升的幅度要小. 滇南风吹楠幼苗 NPQ 上升的幅度及能达到的最大值随生长光强的增加而增大.

3. 3 光能分配特性

由图 2 可以看出, 不同光照条件下生长的团花幼苗的光能分配特性差异显著, 而其它两个种的光

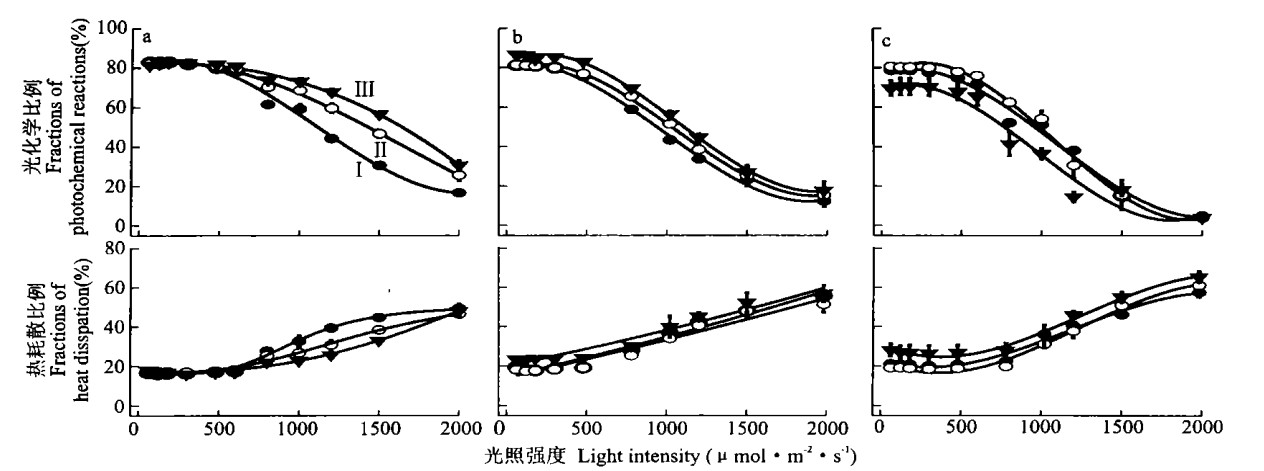


图 2 不同光照条件下 3 个树种叶片吸收光能在光化学过程和热耗散过程之间的分配对光强的响应  
Fig. 2 Allocations between photochemical reactions and heat dissipation of light energy absorbed by leaves of three tree species under different light conditions in relation to light intensity.

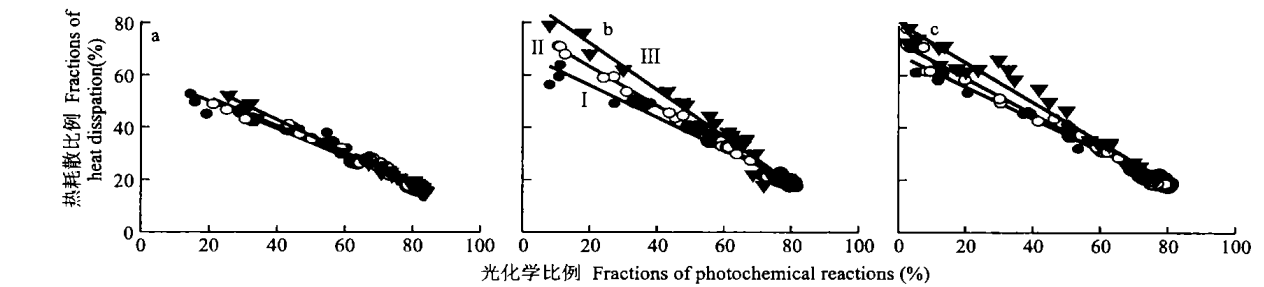


图 3 不同光照条件下 3 个树种光化学比例和热耗散比例的相关性  
Fig. 3 Correlations of fractions between photochemical reactions and heat dissipation in three species under different light conditions.

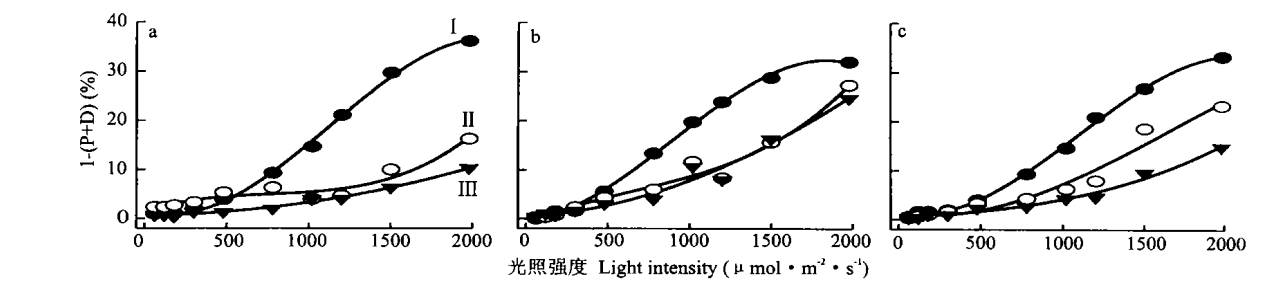


图 4 不同光照条件下 3 个树种  $1 - (P + D)$  对光强的响应  
Fig. 4 Light response curves of  $1 - (P + D)$  in three tree species under different light conditions.  
P: 叶片 PS II 天线吸收光能用于光化学反应部分 Fractions of light energy absorbed in PS II antennae that is utilized in photochemical reactions, D: 叶片 PS II 天线吸收光能通过热能耗散部分 Fractions of light energy absorbed in PS II antennae that is dissipated thermally.

能分配在不同光照条件下没有显著差异。随着光强的增加, 3 个树种叶片吸收的光能分配到光化学反应(P)的比例逐渐减少, 而分配到热能耗散(D)的比例逐渐增加。与绒毛番龙眼和滇南风吹楠相比, 强光下团花幼苗吸收的光能分配到 P 的比例仍然很高, 分配到 D 的比例相对较少。

对 3 个热带雨林树种每个生长光强下的 P 和 D 相关分析结果发现, 叶片吸收的光能在 P 和 D 之间的分配存在显著的负相关(图 3,  $r^2 > 0.984$ ,  $P < 0.001$ ), 这与林植芳等<sup>[13]</sup>的报道相一致。本研究中还发现, 当光强超过  $500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时 P 与 D 之

和明显地小于 1,  $1 - (P + D)$  随光强的增加而增大, 且随着生长光强的增大  $1 - (P + D)$  上升的幅度降低(图 4)。

4 讨 论

团花是云南热带、亚热带山地常见的速生造林树种, 其幼苗可以在热带季节雨林的林缘、次生林或开阔旷地上正常生长, 但在密闭的热带季节雨林下未见其幼苗。绒毛番龙眼和滇南风吹楠主要分布于海拔 800 m 以下的原始热带季节雨林中<sup>[26]</sup>。绒毛番龙眼的幼苗可以在密闭的热带雨林中以幼苗库的形

式存活,但只能在中、小林窗中才能长成大树,达到群落的冠层.滇南风吹楠的幼苗主要在林下正常更新且大树一般只能达到群落的中、下层.与两个顶极树种相比,先锋树种团花具有较高的光合速率和电子传递速率(表2).两个顶极树种中绒毛番龙眼比滇南风吹楠对强光的适应性强<sup>[27]</sup>.本研究结果与其他作者对处于不同演替阶段的热带雨林树种的报道相一致<sup>[12, 19, 21~24]</sup>.生长于全光下团花幼苗的热耗散对光强的响应曲线在强光下仍没有达到饱和,表明团花的热耗散能力有继续增加适应更高生长光强的可能性,这与 Scholes 等<sup>[23]</sup>对马来西亚龙脑香林中不同生态习性热带雨林树种的报道相一致.冠层树种绒毛番龙眼幼苗的热耗散能力在全光下受到抑制(图1),这可能是绒毛番龙眼幼苗叶片中活性氧含量较高,部分抑制了叶黄素循环,从而使绒毛番龙眼幼苗主要通过增强抗氧化能力来保护光合机构免受强光的伤害<sup>[8, 27]</sup>.

Demmig-Adams 等将 1- (P+ D) (图4) 看作过剩光能<sup>[6, 14, 25]</sup>,反映的是单线激发态叶绿素分子(singlet excited chlorophyll, <sup>1</sup>Chl)通过三态途径(triplet pathway)释放的激发能.这部分光能最终将以化学能的形式释放出去<sup>[6, 25]</sup>.吸收光能的叶绿素分子可以跃迁到单线激发态,若<sup>1</sup>Chl的激发能没有被反应中心捕获,<sup>1</sup>Chl还会继续跃迁形成三线激发态叶绿素分子(triplet excited chlorophyll, <sup>3</sup>Chl).<sup>3</sup>Chl易与 O<sub>2</sub> 相互作用产生<sup>1</sup>O<sub>2</sub>等具有毒性的活性氧<sup>[18]</sup>.如果过剩光能增加,就会引起活性氧的积累,发生光抑制和光氧化,损伤光合机构.

致谢 中国科学院华南植物研究所林植芳教授给予宝贵的修改意见,特此致谢.

## 参考文献

- Adams III WW, Demmig-Adams B, Logan BA, et al. 1999. Rapid changes in xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and photosystem II. Efficiency in two vines, *Stephania japonica* and *Smilax australis*, growing in the understory of an open *Eucalyptus* forest. *Plant Cell Environ*, **22**: 125~136
- Ball MC, Butterworth JA, Roden JS, et al. 1994. Applications of chlorophyll fluorescence to forest ecology. *Austr J Plant Physiol*, **22**: 311~319
- Björkman O, Demmig-Adams B. 1987. Photon yield of O<sub>2</sub> evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, **170**: 489~504
- Brodrick T, Hill RS. 1997. Light response characteristics of a morphologically diverse group of southern hemisphere conifers as measured by chlorophyll fluorescence. *Oecologia*, **110**: 10~17
- Da Matta FM, Maestri M. 1997. Photoinhibition and recovery of photosynthesis in *Coffea arabica* and *C. canephora*. *Photosynth*, **34**: 439~446
- Demmig-Adams B, Adams III WW, Barker DH, et al. 1996. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allo-

- cated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiol Plant*, **98**: 253~264
- Demmig-Adams B, Adams III WW. 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, **43**: 599~626
- Ederli L, Pasqualini S, Batini P, et al. 1997. Photoinhibition and oxidative stress: Effects on xanthophyll cycle, scavenger enzymes and abscisic acid content in tobacco plants. *J Plant Physiol*, **151**: 422~428
- Egerton JG, Banks JCG, Gibson A, et al. 2000. Facilitation of seedling establishment: Reduction in irradiance enhances winter growth of *Eucalyptus pauciflora*. *Ecology*, **81**: 1437~1449
- Gilmore AM. 1997. Mechanistic aspects of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in higher plant chloroplasts and leaves. *Physiol Plant*, **99**: 197~209
- Horton P, Ruban AV, Walters RG. 1996. Regulation of light harvesting in green plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, **47**: 655~684
- Krause GH, Komleva OY, Dalling JW, et al. 2001. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. *Plant Cell Environ*, **24**: 1345~1352
- Lin Z-F (林植芳), Peng G-L (彭长连), Sun Z-J (孙梓健), et al. 2000. The allocation of photosynthetic electron transport and absorbed light energy in leaves of four woody plants acclimated to different light intensities. *Acta Phytophysiol Sin* (植物生理学报), **26** (5): 387~392 (in Chinese)
- Logan BA, Grace SC, Adams III WW, et al. 1998. Seasonal differences in xanthophyll cycle characteristics and antioxidants in *Mahonia repens* growing different light environments. *Oecologia*, **116**: 9~17
- Long SP, Humphries S, Falkowski 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
- Maxwell K, Johnson GN. 2000. Chlorophyll fluorescence—A practical guide. *J Exp Bot*, **51**: 659~668
- Niyogi KK. 1999. Photoprotection revisited: Genetic and molecular approaches. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, **50**: 333~359
- Pearcy RW. 1988. Photosynthetic utilization of lightflecks by understory plants. *Aust J Plant Physiol*, **15**: 223~238
- Powles SB. 1984. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, **35**: 15~44
- Ridloch I, Grace J, Fasehun FE, et al. 1991. Photosynthesis and successional status of seedlings in a tropical semi-deciduous rain forest in Nigeria. *J Ecol*, **79**: 491~503
- Ridloch I, Lehto T, Grace J. 1991. Photosynthesis of tropical tree seedlings in relation to light and nutrient supply. *New Phytol*, **110**: 137~147
- Scholes JD, Press MC, Zipperlen SW. 1997. Differences in light energy utilization and dissipation between dipterocarp rain forest tree seedlings. *Oecologia*, **109**: 41~48
- Tinoco-Ojanguren C, Pearcy RW. 1995. A comparison of light quality and quantity effects on the growth and steady-state and dynamic photosynthetic characteristics of three tropical tree species. *Funct Ecol*, **9**: 222~230
- Verhoeven AS, Demmig-Adams B, Adams III WW. 1997. Enhanced employment of the xanthophyll cycle and thermal energy dissipation in spinach exposed to high light and N stress. *Plant Physiol*, **113**: 817~824
- Wu Z-Y (吴征镒). 1987. The Vegetation of Yunnan. Beijing: Science Press. (in Chinese)
- Zhang J-L (张教林), Cao K-F (曹坤芳). 2002. The effect of irradiance on photosynthetic capacity, heat dissipation, and antioxidants of seedlings of two tropical rain forest tree species. *Acta Phytocool Sin* (植物生态学报), **26** (6): 639~646 (in Chinese)

作者简介 张教林,男,1975年生,硕士,主要从事植物生理生态学研究,发表论文5篇. E-mail: zjl@xtbg.org.cn