

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*

郭晓荣^{1,2} 曹坤芳^{1*} 许再富¹

(¹ 中国科学院西双版纳热带植物园, 勐腊 666303; ² 中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650204)

=摘要= 于雨季研究了西双版纳热带雨林后期演替树种思茅木姜子(*Litsea pierrei* var. *szemaois*)、五桠果叶木姜子(*L. dilleniifolia*)和先锋树种毛果桐(*Mallotus barbatus*)幼苗的光合、荧光特征和抗氧化酶等对 3 种光水平(50%、25%和 8%)的适应特性。结果表明, 毛果桐的最大光合速率(P_{max})随光水平升高呈增加趋势, 而两种木姜子则在 50% 光水平下 P_{max} 最小。 F_v/F_m 的日变化表明, 3 个种在 25% 和 50% 光水平下发生可逆光抑制, 两种木姜子较重。 50% 光水平下, 五桠果叶木姜子受到长期光抑制。 思茅木姜子和毛果桐的丙二醛(MDA)和 H_2O_2 含量, 以及超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性随光水平升高而增加, 表明光水平升高, 致使植物受光胁迫的影响加剧, 增强抗氧化酶系统则减轻了其伤害。 两种木姜子的濒危现状可能和它们对强光生境的适应性较差有一定关系。

关键词 热带雨林 濒危树种 光抑制 光适应 保护酶系统 可塑性

文章编号 1001- 9332(2004)03- 0377- 05 **中图分类号** Q945, Q948 **文献标识码** A

Response of photosynthesis and antioxygenic enzymes in seedlings of three tropical forest tree species to different light environments. GUO Xiaorong^{1,2}, CAO Kunfang¹, XU Zaifu¹ (¹Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China; ²Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China). 2Chin. J. Appl. Ecol., 2004, 15(3): 377~ 381.

This paper studied the response of photosynthesis, chlorophyll a fluorescence and 3 antioxygenic enzyme activities in the seedlings of a pioneer species (*Mallotus barbatus*) and two endangered subcanopy tree species (*Litsea pierrei* var. *szemaois* and *L. dilleniifolia*) in Xishuangbanna tropical rain forest to different light environments. Three light regimes (50%, 25% and 8% full sunlight) were designed for the seedlings. The largest values of maximum photosynthetic rates (P_{max}) of *L. pierrei* var. *szemaois* and *L. dilleniifolia* were documented at 25% and 8% sunlight, respectively, which showed that the two subcanopy species had poor ability in photosynthetic acclimation to high light. In contrast, the P_{max} of *M. barbatus* increased with light level. During a day, the maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) of the photosystem II in all the three species grown under three light levels showed minimum values at noon, and the lowest F_v/F_m values were shown in seedlings at 50% sunlight. Under 50% sunlight, the F_v/F_m values at dawn were lower in *L. dilleniifolia* than in the same species under other two light levels, indicating that sustained photoinhibition occurred in this case. The contents of malondialdehyde (MDA), H_2O_2 , and activities of ascorbate peroxidase (APX), superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT) of both *L. pierrei* var. *szemaois* and *M. barbatus* increased with stronger irradiance, which revealed that these two species were able to alleviate photodamage under high light stress by increasing their antioxygenic activities. But, high content of MDA revealed that *L. dilleniifolia* was probably suffered from membrane damage. In conclusion, our data revealed that the pioneer species *M. barbatus* had a high capacity to acclimate to different light environments, particularly high light, while the two subcanopy *Litsea* species had poor ability in acclimation to high light. Based on the findings of the present study, we suggest that the small populations and endangered status of both *L. pierrei* var. *szemaois* and *L. dilleniifolia* in natural environment could be partially due to their poor flexibility in response to changed light environment resulted from habitat fragmentation.

Key words Tropical rain forest, Endangered species, Photoinhibition, Photosynthetic acclimation, Antioxygenic enzymes, Flexibility.

1 引言

在热带雨林中, 光是影响植物生存、生长以及更新的最重要的环境因素^[9]。林窗的大小与多少以及林冠高度、林冠叶面积指数、季节和天气的变化常使林下光环境处在动态的变化中^[6, 11]。太阳光线穿过林冠层并受树干和叶片的反射等影响, 到达林下时,

光强只有冠层的 1%~ 6%, 红光/远红光的值减小^[9, 27]。热带雨林中不同生态习性树种的更新要求不同的光环境。先锋树种的种子萌发和幼苗生长要求林窗环境^[15]; 而演替后期的树种其种子多数在林

* 中国科学院百人计划资助项目。

** 通讯联系人, E2mail: Caokf@xtbg. ac. cn
2002- 10- 05 收稿, 2003- 04- 25 接受。

下萌发, 幼苗在荫蔽环境中仅维持生存或生长较慢, 一旦林窗形成, 才能快速生长^[13]. 耐荫树种一般光合能力较低, 形态上和生理上的可塑性差^[4, 12], 强光下容易引起光抑制^[24]; 而喜光树种光合能力强, 可塑性较大, 对光环境的变化能较好地适应^[23, 31]. 一些高光环境会使植物遭受强光胁迫, 严重时发生光氧化, 在体内积累活性氧等一些有害物质, 而抗氧化酶系统的加强可以减轻这种伤害^[17]. 目前, 森林的破坏和片断化日益严重, 同时改变了林内的微环境, 特别是光环境. 一些耐荫植物可能面临强光胁迫, 影响其生存和生长, 甚至导致一些耐荫的植物种类消失. 本文研究了大戟科的先锋树种毛果桐 (*Mallotus barbatus*) 和樟科的两种森林中层濒危树种思茅木姜子 (*Litsea pierrei*) 和五桠果叶木姜子 (*L1 dilleniifolia* var. *szemaois*) 的幼苗在不同光水平下的光合碳同化、叶绿素 a 诱导荧光特性以及几种保护性酶的活性, 探讨其适应光环境的能力, 结合其在森林中的分布分析其可塑性的差异.

2 研究地区与研究方法

2.1 研究地区概况

实验在中国科学院西双版纳热带植物园完成. 该园位于 21°56'N, 101°15'E, 海拔约 600 m, 属于北热带西南季风气候, 一年分干季(11 月~ 次年 4 月)和雨季(5 月~ 10 月). 年降雨量为 1 500~ 1 600 mm, 年平均气温 21.5℃.

实验设 3 个光水平, 用黑色尼龙网遮荫, 不改变光质. 透光率分别为 50%、25% 和 8% (全光照作为 100%, 以下简称 50%、25% 和 8% 光强). 研究树种为樟科的濒危种思茅木姜子、渐危种五桠果叶木姜子^[18] 和大戟科的毛果桐. 两种木姜子的幼苗喜荫, 多分布在林下. 毛果桐为热带雨林次生演替的先锋树种, 多生长在林窗或林缘处.

2000 年 11 月用种子繁育幼苗. 2001 年 3 月将具 2 片以上真叶、长势一致的幼苗移栽到体积约 11.5 L 的陶盆中, 每盆 1 株. 栽培用土为森林中 10 cm 以上的表土(砖红壤). 幼苗在 25% 光强下生长约 40 d 后, 将 3 个种的幼苗平均放置在 3 个荫棚中. 保证水肥, 并进行病虫害管理.

2.2 研究方法

2.2.1 叶绿素荧光参数测定 用 FMS2101 型脉冲调制荧光仪(Hansatech 公司, 英国)于晴天测定植物光系统 II (PSII) 最大光能转化效率(F_v/F_m)的日变化, 方法见冯玉龙等^[14]. 每个光强测定 3~ 5 株幼苗, 选取植株上部的成熟叶.

2.2.2 光合作用光响应曲线测定 用 L26400 光合仪(L2 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 0.15 L·min⁻¹. 测定前, 8%、25% 和 50% 光强下的幼苗分别在 500、1 000、1 500 Lmol·m⁻²·s⁻¹ (PFD)光强下诱导 30 min, 叶片与光源之间具 8 cm 厚的隔热流动水层. 测

定从 2 000 Lmol·m⁻²·s⁻¹ 光强开始, 依次降为 1 500、1 000、500、200、100、50、20 和 0 Lmol·m⁻²·s⁻¹, 在每种光强下照光 3 min 后测定 P_n . 以 PFD 为横轴, P_n 为纵轴绘曲线 (P_n 对 PFD 曲线). 据 Bassman 和 Zwier^[2] 的方法拟合 P_n 对 PFD 曲线方程:

$$P_n = P_{max} (1 - C_0 e^{-APFD/P_{max}})$$

式中, P_{max} 为最大净光合速率, A 为弱光下光量子利用效率 (AQY), C_0 为度量弱光下净光合速率趋近于 0 的指标. 实际测量中, 3 种植物的 P_n 对 PFD 曲线拟合效果较好(文中未列出曲线图), 显著性水平在 95% 以上, 因而可用下式计算光补偿点 (LCP) 和光饱和点 (LSP)^[34, 35]. 假定 P_n 达到 P_{max} 的 99% 时的 PFD 为光饱和点:

$$LCP = P_{max} \ln(C_0) / A$$

$$LSP = P_{max} \ln(100C_0) / A$$

2.2.3 生化测定 叶绿素含量参考 Arnon^[1] 法, 用分光光度计(Shimadzu 2501, 日本)测定. MDA 和 H₂O₂ 含量测定分别参考王以柔等^[32] 和林植芳等^[22] 的方法. SOD 活性测定参考 Giannopolitis 和 Ries^[16] 的方法, 匀浆物于 4℃ 下 10 000 r·min⁻¹ 离心 15 min. CAT 活性测定参考 Jablonski 和 Ander2 son^[20] 的方法. APX 活性的测定参考沈文飏等^[30] 的方法.

以上测定和实验在 2001 年 10 月完成, 各测定均于 9B00~ 11B00 采样, 放入液氮罐带回, 保存在超低温冰箱中. 每个变量的值均为 3~ 5 个植株测定的平均值.

3 结果与分析

3.1 叶绿素含量和光合特征

由表 1 可见, 3 个种叶片的总叶绿素含量随光水平升高而减少. 相同光强下, 毛果桐的总叶绿素含量显著高于两种木姜子. 每个种叶绿素 a/b 的值在 3 种光强之间没有显著差异.

3 个种的 LCP 和 LSP 随光水平升高而增加. 相同光强下, 毛果桐的 LCP 和 LSP 高于两种木姜子(表 1). 毛果桐 P_{max} 值随光水平升高而增大, 而两种木姜子的 P_{max} 在 50% 光强下最小; 相同光强下毛果桐的 P_{max} 高于两种木姜子. 毛果桐的 R_d 随光水平升高而增加, 而两种木姜子的 R_d 在 25% 光强下最大(表 2). 50% 和 8% 光强下, 毛果桐的 R_d 高于两种木姜子. 毛果桐的 AQY 随光水平升高而增加, 而两种木姜子的 AQY 则在 50% 光强下最低(表 2). 相同光强下, 毛果桐的 AQY 大于两种木姜子.

3.2 叶绿素荧光参数

F_v/F_m 的日变化(图 1)表明, 3 个种的 F_v/F_m 在 13B00~ 15B00 降到最低值, 随光水平升高, 午间 F_v/F_m 值下降幅度增加, 下午逐渐回升. 50% 光强下的五桠果叶木姜子凌晨的 F_v/F_m 值显著低于 25% 和 8% 光强 ($P < 0.05$), 表明其呈一定程度的长期光抑制.

表1 不同光水平下思茅木姜子、五桠果叶木姜子和毛果桐的叶绿素含量和光合特征比较

Table 1 Chlorophyll content and photosynthetic characteristics of *Litsea pierrei* var. *szemaiois*, *L1 dilleniifolia* and *Mallotus barbatus* seedlings grown under 50%, 25%, 8% sunlight respectively

物种	光水平	总叶绿素含量	叶绿素 a/b	光补偿点 LCP	光饱和点 LSP
Species	Light levels	Total chl content (mg g ⁻¹ FW)	Chl a/b ratio	Light compensation point (Lmol m ⁻² s ⁻¹)	Light saturation point (Lmol m ⁻² s ⁻¹)
A	50%	2108 ? 0112 aA	31 04 ? 01 15aA	19 ? 2aA	903 ? 61aA
	25%	2158 ? 0132abA	21 60 ? 01 18aA	12 ? 1bA	617 ? 41bA
	8%	3149 ? 0120bA	21 73 ? 01 10aA	7 ? 1cA	495 ? 49bA
B	50%	1177 ? 0116 aA	21 50 ? 01 10aB	17 ? 2aA	630 ? 31aB
	25%	2155 ? 0117bA	21 78 ? 01 28aAB	7 ? 1bB	552 ? 74aA
	8%	31 46 ? 01 26cA	21 65 ? 01 08aA	6 ? 1bA	539 ? 62aA B
C	50%	21 99 ? 01 19aB	31 38 ? 01 08aA	23 ? 3aA	1332 ? 78aC
	25%	41 00 ? 01 22bB	31 42 ? 01 10aB	13 ? 1bA	1234 ? 100aB
	8%	51 62 ? 01 24cB	31 15 ? 01 01aB	8 ? 1cA	688 ? 47bB

A: 思茅木姜子 *Litsea pierrei*; B: 五桠果叶木姜子 *L1 dilleniifolia*; C: 毛果桐 *Mallotus barbatus* 表中数据右侧小写和大写字母分别表示相同物种在 3 种光强间和相同光强下不同物种间的差异显著性 The different small and capital letters indicate significant intraspecific differences among different light levels and differences in the means among species at the same light level respectively(P < 0105)1 数据为平均值? 标准误 Data are means? SE(n= 3~ 4)1 下同 The same below1

表2 不同光水平下思茅木姜子、五桠果叶木姜子和毛果桐幼苗的光合特征

Table 2 Photosynthetic characteristics of *Litsea pierrei* var. *szemaiois*, *L1 dilleniifolia* and *Mallotus barbatus* seedlings grown under three light levels (50%, 25%, 8% of full sunlight)

物种	光水平	最大光合速率 P _{max}	表现量子效率 AQY	暗呼吸速率 R _d
Species	Light levels	Maximum photosynthetic rate (Lmol m ⁻² s ⁻¹)	Apparent quantum yield (mol CO ₂ mol ⁻¹ photons)	Dark respiration rate (Lmol m ⁻² s ⁻¹)
A	50%	61 222 ? 0107aA	01024 ? 4119 @10 ⁻⁴ aA	01 716 ? 01 09aB
	25%	71 911 ? 01 04bA	01 038 ? 11 46 @10 ⁻⁴ bA	11100 ? 0105bA
	8%	61913 ? 0121cA	01 028 ? 41 95 @10 ⁻³ abA	01544 ? 0109aA
B	50%	31633 ? 0135aB	01017 ? 1135 @10 ⁻³ aB	01519 ? 0109aB
	25%	61 274 ? 01 64bA	01 023 ? 2189 @10 ⁻³ aB	01 536 ? 01 11aB
	8%	71 196 ? 01 54bA	01 029 ? 41 82 @10 ⁻⁴ bA	01463 ? 0108aA
C	50%	191 843 ? 01 27aC	01054 ? 4162 @10 ⁻³ aC	11 070 ? 01 04aB
	25%	191 698 ? 11 01aB	01053 ? 2124 @10 ⁻³ aC	01941 ? 0110aB
	8%	71 323 ? 01 74bA	01 039 ? 41 03 @10 ⁻³ aB	01737 ? 0110bA

313 丙二醛(MDA)和 H₂O₂ 含量及抗氧化酶活性
3 个种的 MDA 和 H₂O₂ 含量均随光水平升高而增加(图 2). 相同光强下, 毛果桐的 MDA 含量极显著(P < 0101) 高于两种木姜子, 而两种木姜子之间无显著差异.

由图 3 可见, 思茅木姜子的 SOD 活性随光水平升高而增加. 五桠果叶木姜子在 3 种光水平间无显著差异. 在毛果桐 8% 光强下的 SOD 活性最低. 相同光强下, 五桠果叶木姜子的 SOD 活性显著低于其它两个种. 3 个种的 CAT 活性随光水平升高呈增加趋势(图 3). 相同光强下, 五桠果叶木姜子的 CAT 活性极显著低于其它两个种(P < 0101). 毛果桐的 APX 活性随光水平升高而增加. 两种木姜子在不同光水平之间 APX 活性无显著差异. 相同光强下, 毛果桐的 APX 活性均极显著高于两种木姜子(P < 0101).

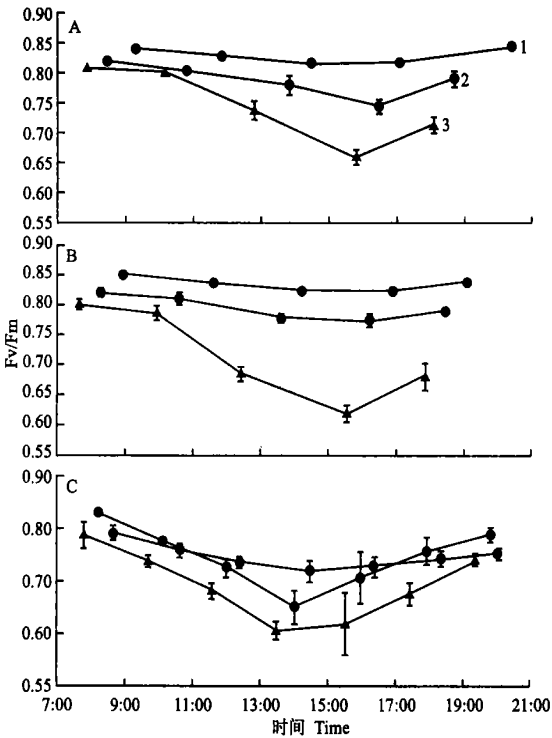


图1 不同光水平下 3 种植物 PSII 最大光能转换效率(F_v/F_m)的日变化
Fig 1 Diurnal variation of maximum photochemical efficiency of PSII (F_v/F_m) for the three species grown under three light levels
N: 思茅木姜子 *Litsea pierrei* var. *szemaiois*; O: 五桠果叶木姜子 *L1 dilleniifolia*; O: 毛果桐 *Mallotus barbatus* 1) 8% 光强 8% full sunlight; 2) 25% 光强 25% full sunlight; 3) 50% 光强 50% full sunlight 数据点为平均值? 标准误 Data are means? SE(n= 3~ 4)1 下同 The same below1

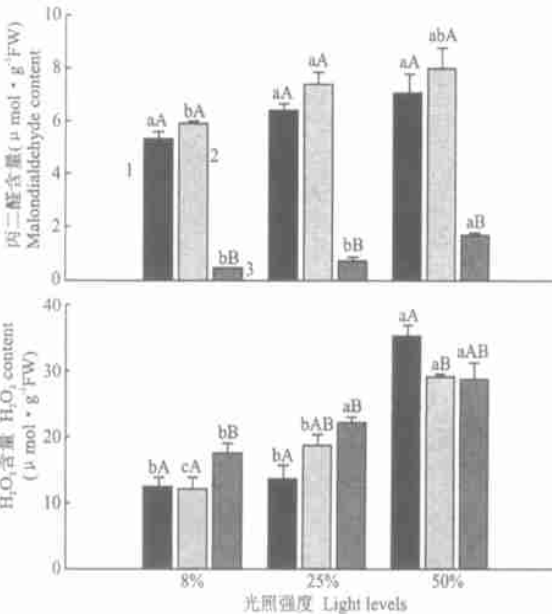


图2 不同光水平下 3 种植物幼苗丙二醛(MDA)和 H₂O₂ 含量
Fig 2 MDA and H₂O₂ contents of seedlings of three species grown under three light levels.
大写和小写字母分别表示相同光水平下不同物种间和不同光水平下相同物种间的差异显著性 (P < 0105) The different capital and small letters indicate significant differences in the means among species at the same light level and intraspecific differences among different light levels respectively (P < 0105). 下同 The same below.

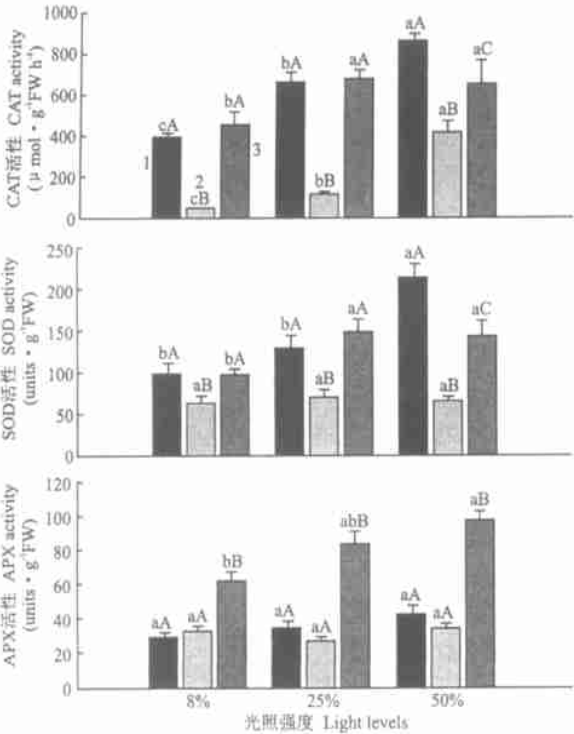


图3 不同光水平下3种植物幼苗抗氧化酶的活性
Fig. 3 Activities of antioxygenic enzymes in seedlings of three species grown under three light levels.

4 讨 论

3个种单位鲜重叶的总叶绿素含量随光水平的降低而增加,提高了在弱光环境中对光能的捕获,与其它研究报道相一致^[5,7,8].叶绿素 a/b 值降低有利于植物吸收林下环境中的红光,并维持光系统Ⅱ和光系统Ⅲ之间的能量平衡,是植物适应林下光环境的有利反应^[12].3个种的叶绿素 a/b 值在3种光水平间无显著差异,Chazdon^[10]的研究结果则表明 a/b 值随光强降低而减小,这可能与 Chazdon 的实验植物材料在林下,红光/远红光降低有关;而在本文的植物材料处理中,不同光水平间无光质的差异.在相同的光水平下,先锋树种毛果桐的总叶绿素含量高于两种耐荫的木姜子,表明其对光能的捕获能力强于两种木姜子.

P_{max} 是衡量植物光合能力的重要指标.两种木姜子的 P_{max} 在50%光强下最小,与其它一些研究者认为强光下生长的植物 P_{max} 较高的结论形成对照^[19,21],表明它们利用强光的能力较差.在西双版纳地区,思茅木姜子主要分布于以大药树(*Antiaris toxicaria*)和龙果(*Gironniera subaequalis*)为优势的低丘雨林和以番龙眼(*Pometia tomentosa*)和千果榄仁(*Terminalia myriocarpa*)为优势的沟谷雨林的

层,而五桠果叶木姜子只分布在后一类型更荫蔽的沟谷雨林中层^[36],表明五桠果叶木姜子较思茅木姜子更耐荫.两种木姜子的 P_{max} 、 R_d 和AQY均在50%光强下降低,表明受到了强光的胁迫,而先锋树种毛果桐则在50%和25%光强下 P_{max} 较大,且差异不显著,这可能和本实验所设的光水平有关.25%光强已相当于雨林中大林窗的光照强度,足以保证多数先锋树种对光强的需求.其它的研究也发现,有些树种在高光强和中等光强下 P_{max} 没有显著差异^[21,26].相比之下,8%光强下毛果桐的 P_{max} 、 R_d 和AQY均下降,可以认为是一种生理下调以适应弱光环境,表现出对光环境变化的生理可塑性.与两种木姜子相比,毛果桐在不同光强下可调节其光能利用能力,在光环境的变化中表现出较大的生理可塑性.

3个种的 F_v/F_m 日变化表明,3种光水平下的幼苗在午间均产生 F_v/F_m 值下降的现象,表明所吸收的光能超出了其利用和热耗散的能力限度,而产生了光抑制.思茅木姜子和毛果桐凌晨的 F_v/F_m 值在3种光水平下差异不大($P > 0.105$),且大于0.18,表明光系统没有受到不可恢复的伤害, F_v/F_m 值午间降低是暂时的可逆反应.而50%光强下的五桠果叶木姜子凌晨的 F_v/F_m 值小于0.18,显著低于25%和8%光强下($P < 0.105$),表明其发生了一定程度的长期光抑制,可能是光系统受到了不可逆的伤害,表明对高光强的适应性较差,这与其在50%光强下 P_{max} 和AQY均较低相一致.

植物在遭受高光伤害时,活性氧代谢加强.MDA是活性氧攻击膜脂而形成的降解产物,其积累为膜结构及功能受到伤害的表现^[28]. H_2O_2 是活性氧的一类,一般认为 H_2O_2 不能直接启动膜脂过氧化,但可通过Fenton和Haber-Weiss反应产生攻击力更强的 $^{\bullet}OH$ 启动膜脂过氧化^[29].活性氧的产生与植物体内过量光能引起的光氧化有关^[33].SOD催化 $O_2^{\bullet-}$ 歧化反应生成 O_2 和 H_2O_2 ,CAT可分解 H_2O_2 ,APX目前被认为是叶绿体中清除 H_2O_2 的关键酶^[25].3个种的SOD、CAT、APX的活性在50%光强下增加,表明它们在高光强下加强了抵御活性氧等有害物质的能力,是一种减轻植物光氧化伤害的途径.在相同的光强下,毛果桐的APX活性极显著高出两种木姜子,而MDA含量远较两种木姜子的低($P < 0.101$),表明其清除 H_2O_2 的能力强,膜结构受损相对较轻,这与其光合能力和光能利用效率高是一致的.毛果桐对不同的光水平均能较好地适应,而两种木姜子则受到了高光的胁迫,支持Bazzaz

和 Picket^[3] 关于先锋树种较后期演替树种生理可塑性大的假说。

森林的破碎及片断化常使林下环境由荫湿低光向干暖高光变化, 可以推断两种木姜子的幼苗如果暴露在人为或自然原因形成的高光环境时, 其生长将受到不良影响, 使林下的幼苗库减少, 并可能导致种群数量的进一步衰减。而先锋树种毛果桐则在森林片断化进程的早期阶段有利于扩大种群数量。

致谢 冯玉龙教授给予大力帮助, 冯志立、蔡志全、张教林、张亚杰和齐欣协助完成部分工作, 谨致谢忱。

参考文献

1 Arnon DI. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplast: Polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol*, 24: 1~ 15

2 Bassman J, Zwier JC. 1991. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* @ *P. deltoids* clone. *Tree Physiol*, 8: 145~ 149

3 Bazzaz FA, Picket STA. 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Annu Rev Ecol Syst*, 11: 287~ 310

4 Björkman O. 1981. Responses to different quantum flux densities. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, eds. *Physiological Plant Ecology I. Encyclopaedia of Plant Physiology*, NS. Vol. 12A. Berlin: Springer-Verlag, 57~ 107

5 Björkman O, Demmig-Adams BB. 1994. Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants. In: Schulze ED, Caldwell MM, eds. *Ecophysiology of Photosynthesis*. Berlin: Springer-Verlag, 17~ 47

6 Brokaw NVL. 1985. Treefalls, regrowth and community structure in tropical forests. In: Picket STA, White PS, eds. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. New York: Academic Press, 53~ 69

7 Cai ZQ(蔡志全), Cao KF(曹坤芳), Feng YL(冯玉龙), et al. 2003. Acclimation of foliar photosynthetic apparatus of three tropical woody species to growth irradiance. *Chin J Appl Ecol(应用生态学报)*, 14(4): 493~ 496(in Chinese)

8 Cao KF. 2000. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. *Can J Bot*, 78: 1245~ 1253

9 Chazdon RL. 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Adv Ecol Res*, 18: 1~ 63

10 Chazdon, RL. 1992. Photosynthetic plasticity of two rainforest shrubs across natural gap transects. *Oecologia*, 92: 586~ 595

11 Chazdon RL, Fetcher N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical forest in Costa Rica. *J Ecol*, 72: 553~ 564

12 Chazdon RL, Pearcy RW, Lee DW, et al. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: Mulley SS, Chazdon RL, Smith AP, eds. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. New York: Chapman and Hall, 5~ 55

13 Denslow JS. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annu Rev Ecol Syst*, 18: 431~ 451

14 Feng YL(冯玉龙), Feng ZL(冯志立), Cao KF(曹坤芳). 2001. The protection against photodamage in *Annonum villosum* Lour. *Acta Phytophysiol Sin(植物生理学报)*, 27(6): 483~ 488(in Chinese)

15 Fetcher N, Strain BR, Oberbauer SF. 1983. Effects of light regime on the growth, leaf morphology and water relations of seedlings of two species of tropical trees. *Oecologia*, 48: 314~ 319

16 Giannopolitis CN, Ries SK. 1977. Superoxide dismutase I. Occurrence in higher plants. *Plant Physiol*, 59: 309~ 315

17 Halliwell B. 1981. *Chloroplasts Metabolism*. Oxford: Clarendon, 179

18 Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences. 1989. *The Rare and Endangered Plants of China*. Shanghai: Shanghai Education Press, 174~ 176(in Chinese)

19 Ishida A, Toma T, et al. 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

20 Jablonski PP, Anderson JW. 1981. Light dependent reduction of dehydroascorbate by ruptured pea chloroplasts. *Plant Physiol*, 167: 1239~ 1244

21 Kitao M, Lei TT, Koke T, et al. 2000. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. *Plant Cell Environ*, 23: 81~ 89

22 Lin ZF(林植芳), Li SS(李双顺), Lin GZ(林桂珠), et al. 1988. The accumulation of hydrogen peroxide in senescing leaves and chloroplasts in relation to lipid peroxidation. *Acta Phytophysiol Sin(植物生理学报)*, 14(1): 16~ 22(in Chinese)

23 Lortie CJ, Aarssen LW. 1996. The specialization hypothesis for phenotypic plasticity in plants. *Inter Plant Sci*, 157: 484~ 487

24 Lovelock CE, Jebb M, Osmond CB. 1994. Photoinhibition and recovery in tropical plant species: Response to disturbance. *Oecologia*, 97: 297~ 307

25 Nakano Y, Asada K. 1987. Purification of ascorbate peroxidase in spinach chloroplasts, its inactivation in ascorbate-depleted medium and reactivation by monodehydroascorbate radical. *Plant Cell Physiol*, 28: 131~ 143

26 Oberbauer SF, Strain BR. 1985. Effects of light regimes on the growth and physiology of *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae) in Costa Rica. *J Trop Ecol*, 1: 303~ 320

27 Pearcy RW. 1987. Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap, and understory microenvironments. *Funct Ecol*, 1: 169~ 178

28 Peng CL(彭长连), Lin ZF(林植芳), Lin GZ(林桂珠), et al. 1998. Effect of human disturbance on antioxidative ability in leaves of subtropical forest woody plants. *Acta Ecol Sin(生态学报)*, 18(1): 101~ 106(in Chinese)

29 Popham PL, Novacky A. 1991. Use of dimethyl sulfoxide to detect hydroxyl radical during bacterially induced hypersensitive reaction. *Plant Physiol*, 96: 1157~ 1160

30 Shen WB(沈文飏), Xu L(徐郎莱), Ye MB(叶茂炳), et al. 1996. Study on determination of APX activity. *Plant Physiol Commun(植物生理学通讯)*, 32(3): 203~ 205(in Chinese)

31 Strauss DeBenedetti S, Bazzaz FA. 1991. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions. *Oecologia*, 87: 377~ 387

32 Wang YR(王以柔), Liu HX(刘鸿先), Li P(李平), et al. 1986. The effect of chilling stress on membrane lipid peroxidation of photosynthetic apparatus in rice seedlings in the dark and light. *Acta Phytophysiol Sin(植物生理学报)*, 12(3): 244~ 251(in Chinese)

33 Xu ZF(徐志防), Luo GH(罗广华), Wang AG(王爱国), et al. 1999. Effects of strong light and active oxygen on photosynthesis in soybean. *Acta Bot Sin(植物学报)*, 41(8): 862~ 866(in Chinese)

34 Zhang XQ(张小全), Xu DY(徐德应). 2000. Seasonal change and daily courses of photosynthetic characteristics of 18-year-old Chinese fir shoots in relation to shoot ages and positions within tree crown. *Sci Silvae Sin(林业科学)*, 36(3): 19~ 26(in Chinese)

35 Zhou YM(周玉梅), Han SJ(韩士杰), Zhang ZH(张军辉), et al. 2002. Photosynthetic characteristics of three species seedlings in Changbai Mountain under different CO₂ concentrations. *Chin J Appl Ecol(应用生态学报)*, 13(1): 41~ 44(in Chinese)

36 Zhu H(朱华), Wang H(王洪), Li BG(李保贵), et al. 1998. Research on the tropical seasonal rainforest of Xishuangbanna, South Yunnan. *Guihaia(广西植物)*, 18(4): 371~ 384(in Chinese)

作者简介 郭晓荣, 女, 1975 生, 博士生, 主要从事植物生理生态学和保护生物学研究, 发表论文 1 篇. Tel: 087125223107, E-mail: guoxr75@hotmail.com