

·实验简报·

西双版纳热带雨林中两种生态型蕨类植物的光合特性比较研究

张强^{1,2}, 陈军文^{1,2}, 陈亚军^{1,2}, 曹坤芳¹, 李保贵^{1*}

¹中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303; ²中国科学院研究生院, 北京 100049

摘要 通过比较分布于西双版纳热带雨林林下生境中的附生鸟巢蕨(*Neottopteris nidus*)和地生网脉铁角蕨(*Asplenium finlaysonianum*)的光合特征和光合诱导特性, 来研究不同生态型蕨类植物的光斑利用策略。研究表明, 2种蕨类植物的最大净光合速率、暗呼吸速率、表观量子效率、光饱和点和光补偿点没有显著差异, 但网脉铁角蕨的最大气孔导度远远高于鸟巢蕨, 表明后者具有更强的光合水分利用效率。在暗处理3小时接着光照(光强为 $20 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)30分钟后, 网脉铁角蕨的初始气孔导度显著高于鸟巢蕨。连续照射饱和强光后, 网脉铁角蕨达到最大净光合速率50%($T_{50\%}$)和90%的时间($T_{90\%}$)比鸟巢蕨短: 网脉铁角蕨和鸟巢蕨的 $T_{50\%}$ 分别为0.57和5.31分钟, $T_{90\%}$ 分别为5.85和26.33分钟。诱导过程中, 气孔导度对强光的响应明显滞后于净光合速率。鸟巢蕨达到最大气孔导度的时间明显比网脉铁角蕨慢, 但在光合诱导消失过程中2种蕨类植物的光合诱导维持能力却没有显著差异。上述结果表明, 与大多数地生林下植物(如网脉铁角蕨)相比, 附生鸟巢蕨的水分保护比碳获得更重要, 但却限制了附生蕨对光斑的利用。

关键词 附生蕨, 诱导状态, 光斑, 气孔导度, 地生蕨

张强, 陈军文, 陈亚军, 曹坤芳, 李保贵 (2008). 西双版纳热带雨林中两种生态型蕨类植物的光合特性比较研究. 植物学通报 25, 673–679.

光是植物光合作用最重要的资源, 它影响植物的形态和生理功能, 对植物的生长、发育和演化具有极其重要的作用(Bazzaz and 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称为光斑。光照强度从上向下逐渐降低, 与树高、冠径、密度及树形有关, 冠层内部的光强也较弱(Poorter et al., 2005)。由于树冠的遮蔽, 热带雨林林下的光照只有全光照的1%–6%(Chazdon and Fetcher, 1984)。在如此低的光环境里, 光斑对于冠层内部的叶片和林下植物的光合合成具有重要影响。林下植物接受的光合有效辐射有10%–80%来自于光斑(Chazdon, 1988; Pearcy, 1990)。植物对光斑的响应过程不是立即发生的, 林下植物叶片受光斑照射后的光合反应启动涉及气孔导度的增大和光合酶的激活, 这个过程称为光合诱导(Chazdon, 1988)。光斑过后, 植物的光合诱导激活状态仍能维持一段时间, 并继续进行碳的固定(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了

植物对光斑的利用能力。

蕨类植物通常生长在林冠下光强较弱的生境中(Andrade and Noble, 1997), 因此光斑对其碳的获取有着非常重要的意义。地生蕨类植物可以直接从土壤中获取水分, 但附生蕨类却要频繁面对水分供应短缺的状况(Zotz and Hietz, 2001)。此外, 与地生蕨类植物相比, 附生蕨类植物的叶片更厚, 密度更大, 长期水分利用效率也更高(Watkins et al., 2007)。这些特征可能会导致它们对光斑的不同响应。与树木相比, 蕨类植物的维管系统较原始, 维管管道直径小, 水分传导速度较慢, 导致气孔导度低、光合能力弱(Brodribb et al., 2005)。目前国内外有关蕨类植物光合作用的研究报道很少(蔡志全等, 2002; 苏文华和张光飞, 2002; 张光飞等, 2004; Watkins et al., 2007), 而人们对蕨类植物尤其是附生蕨类植物利用光斑的特性更是知之甚少。

铁角蕨科(Aspleniaceae)的附生鸟巢蕨(*Neottopt-*

收稿日期: 2008-04-10; 接受日期: 2008-06-17

基金项目: 973项目(No.2006CB403207)和中国科学院西双版纳热带植物园匹配经费(No.0001161KP2)

* 通讯作者。E-mail: lbg@xtbg.org.cn

eris nidus (L.) J. Sm)和地生网脉铁角蕨(*Asplenium finlaysonianum* Wall. ex Hook.)共处于西双版纳热带沟谷雨林林下,二者所处光环境相同。本研究通过对生长在模拟林下光环境(相对光强为4%)中的这2种蕨类植物的叶片光合作用光响应曲线和光诱导的测定,比较2种不同生态型蕨类植物的光合特征及其对光斑利用的差异。

1 材料与方法

1.1 研究地点

本研究在云南省南部的中国科学院西双版纳热带植物园(21°41' N, 101°25' E, 海拔 580 m)的荫棚内进行。研究地点位于热带北缘,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。平均年降雨量1 490 mm,降雨多集中在雨季,占全年降雨量的81%。年平均气温21.8°C,相对湿度85%。

1.2 光响应曲线的测定

2006年雨季初分别收集个体大小基本一致的鸟巢蕨(*Neottopteris nidus* (L.) J. Sm)和网脉铁角蕨(*Asplenium finlaysonianum* Wall. ex Hook.)各10株,将其移栽到荫棚中,进行盆栽培养。培养基质采用其野外生境附近的表层土壤,无雨期间每天浇水1次。荫棚内的相对光强为4%。培养4个月后将开始测定各项生理指标。用LI-6400便携式光合仪(LI-COR, Nebraska, USA)于晴天上午8:00-11:30测定鸟巢蕨和网脉铁角蕨的叶片光响应曲线。9:00之前光强较弱时,测定前让叶片在人工光源(光强为300 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)下适应50分钟。叶片与光源之间有8 cm厚的流动隔热水层,以减少叶片升温。测定时光强梯度由强到弱,依次设定光量子通量密度(photon flux density, PFD)为800、500、400、300、200、150、100、80、50、20、10和0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,每个光梯度下平衡3分钟后测定净光合速率(P_n)。每个种测定6个植株,每株测定1个叶片。依据Bassman和Zwier(1991)的方法拟合 P_n -PFD曲

线,计算最大净光合速率(P_{max})、表观量子效率(apparent quantum yield, AQY)、暗呼吸速率(R_d)、光饱和点(light saturation point, LSP)和光补偿点(light compensation point, LCP)。

1.3 光合诱导的测定

暗处理3小时后,让叶片先在低光强下(20 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)适应25分钟,待稳定后连续记录各项数据5分钟,将此时的气孔导度定义为初始气孔导度(G_s -initial)。然后用饱和光强照射叶片(光强通过调节流动隔热水槽与叶片的距离获得)。用光合仪自动记录 P_n 、气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)。最初5分钟每隔2秒计数1次,之后每隔30秒计数1次。每个种测定6个植株,每株测定1个叶片。

1.4 光合诱导状态消失的测定

选取另外的成熟叶片暗处理3小时后,让其先在低光强下(20 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)适应25分钟,记录此时的净光合速率(P_d)。然后让叶片在饱和光下照射至少50分钟,使其达到完全诱导,记录此时的最大净光合速率(P_{max})。然后叶片被分别遮光(PFD约为20 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)1、5、10、15、20、30和60分钟,在每次遮光处理后打开饱和光照射60秒,立即测定叶片的净光合速率(P)。诱导状态(IS_{60})根据Chazdon和Percy(1986)的方法计算: $IS_{60}=(P-P_d)/(P_{\text{max}}-P_d)$ 。

1.5 叶片形态结构

采集叶片装入自封袋中带回实验室观察叶片的形态结构。避开主脉,用叶片中部做成手工的横切片在光学显微镜下测定其厚度。用无色指甲油均匀涂抹在叶片的上下表皮,取印痕在显微镜下观察气孔密度和保卫细胞的长度。每种植物采集5-10个叶片,每个叶片观察5-10个视野。每种分别采集6个植株上的成熟叶片,用便携式叶面积仪(LI-3000A, LI-COR, Nebraska, USA)测定叶片面积后,在80°C下烘干48小时,然后测定其干重,计算比叶重(干重/叶片面积)。叶绿素含量的测定按照Lichtenthaler和Wellbur(1983)的方法进行。

1.6 数据分析

用独立样本 *t* 检验分析 2 种不同生态型蕨类植物的叶片形态结构和光合特征之间的差异显著性。

2 结果

2.1 两种蕨类植物的叶片形态和光合特征

实验结果显示, 网脉铁角蕨的比叶重、叶片厚度、保卫细胞长度、气孔面积指数和叶绿素含量显著高于鸟巢蕨, 但两者气孔密度没有显著差异(表 1)。鸟巢蕨和网脉铁角蕨的光响应曲线如图 1 所示。2 种蕨类植物的 P_{max} 、 R_d 、 LCP 、 LSP 和 AQY 之间没有显著差异, 但网脉铁角蕨的最大气孔导度(G_{s-max})显著高于鸟巢蕨(表 2), 表明鸟巢蕨的光合水分利用效率要比网脉铁角蕨高。

2.2 两种蕨类植物光合诱导的时间进程

地生网脉铁角蕨的 $G_{s-initial}$ 显著高于附生鸟巢蕨(表 3)。在诱导前期, 2 种蕨类植物的 P_n 上升很快, 其中鸟巢蕨的 P_n 随诱导时间的增加缓慢上升, 而网脉铁角蕨的 P_n

很快达到稳定状态(图 2)。网脉铁角蕨达到最大净光合速率 50% ($T_{50\%}$) 和 90% 的时间 ($T_{90\%}$) 显著短于鸟巢蕨: 网脉铁角蕨和鸟巢蕨的 $T_{50\%}$ 分别为 0.57 和 5.31 分钟, $T_{90\%}$ 分别为 5.85 和 26.33 分钟。鸟巢蕨 G_s 对模拟光斑的响应过程与 P_n 相似, 但网脉铁角蕨的 G_s 明显滞后

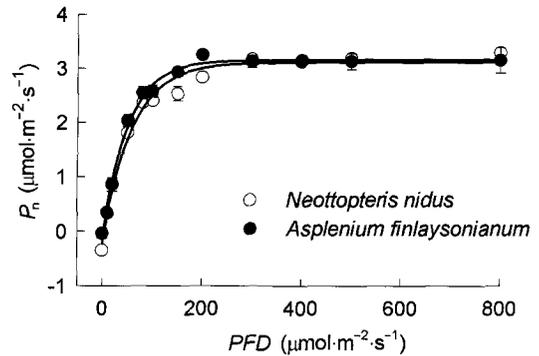


图 1 两种蕨类植物的光响应曲线

P_n : 净光合速率; PFD : 光量子通量密度

Figure 1 Photosynthetic light response curves of two fern species

P_n : Net photosynthetic rate; PFD : Photon flux density

表 1 两种蕨类植物的叶片特征

Table 1 Frond traits of two fern species

Parameters	<i>Neottopteris nidus</i>	<i>Asplenium finlaysonianum</i>
Leaf mass per unit area ($g \cdot m^{-2}$)	68.3 ± 4.9 a	97.8 ± 8.1 b
Leaf thickness (μm)	356.67 ± 12.02 a	478.33 ± 13.02 b
Stomatal density ($No. \cdot mm^{-2}$)	25.2 ± 5.0 a	21.8 ± 3.9 a
Guard cell length (μm)	50.83 ± 1.67 a	66.25 ± 3.34 b
Stomatal area index*	0.065 ± 0.011 a	0.096 ± 0.009 b
Chl content ($\mu g \cdot cm^{-2}$)	30.64 ± 3.82 a	49.93 ± 3.60 b

* 气孔面积指数 = 气孔密度 × 保卫细胞长度² * Stomatal area index = stomatal density × guard cell length²

表 2 两种蕨类植物的光合参数

Table 2 Photosynthetic parameters of two fern species

Traits	<i>Neottopteris nidus</i>	<i>Asplenium finlaysonianum</i>
P_{max} ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	3.09 ± 0.03 a	3.35 ± 0.01 a
R_d ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	0.22 ± 0.03 a	0.16 ± 0.02 a
LCP ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	3.94 ± 0.42 a	2.84 ± 0.29 a
LSP ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	271.19 ± 8.40 a	313.24 ± 5.77 a
AQY ($\mu mol \cdot \mu mol^{-1}$)	0.060 8 ± 0.002 0 a	0.054 6 ± 0.004 5 a
G_{s-max} ($mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	31.10 ± 0.10 a	78.13 ± 10.22 b

P_{max} : 最大净光合速率; R_d : 暗呼吸速率; LCP : 光补偿点; LSP : 光饱和点; AQY : 表观量子效率; G_{s-max} : 最大气孔导度

P_{max} : Maximal net photosynthetic rate; R_d : Dark respiration rate; LCP : Light compensation point; LSP : Light saturation point; AQY : Apparent quantum yield; G_{s-max} : Maximal stomatal conductance

表3 两种蕨类植物的光合诱导参数

Table 3 Parameters of photosynthetic induction of two fern species

Traits	<i>Neottopteris nidus</i>	<i>Asplenium finlaysonianum</i>
$G_{s-initial}$ ($mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	6.84 ± 0.02 a	62.22 ± 6.58 b
$T_{50\%}$ (min)	5.31 ± 0.35 a	0.57 ± 0.13 b
$T_{90\%}$ (min)	26.33 ± 0.88 a	5.85 ± 0.11 b
$T_{G_{s-max}}$ (min)	33.0 ± 0.6 a	14.3 ± 0.1 b
IS_{60} (%)	54.49 ± 2.32 a	58.80 ± 3.95 a

$G_{s-initial}$: 初始气孔导度; $T_{50\%}$: 达到 50% 最大净光合速率的时间; $T_{90\%}$: 达到 90% 最大净光合速率的时间; $T_{G_{s-max}}$: 达到最大气孔导度所需的时间; IS_{60} : 诱导 60 秒后的状态

$G_{s-initial}$: Initial stomatal conductance; $T_{50\%}$: Time required to reach 50% of P_{max} ; $T_{90\%}$: Time required to reach 90% of P_{max} ; $T_{G_{s-max}}$: Time required to reach maximal stomatal conductance; IS_{60} : Induction state after 60 sec

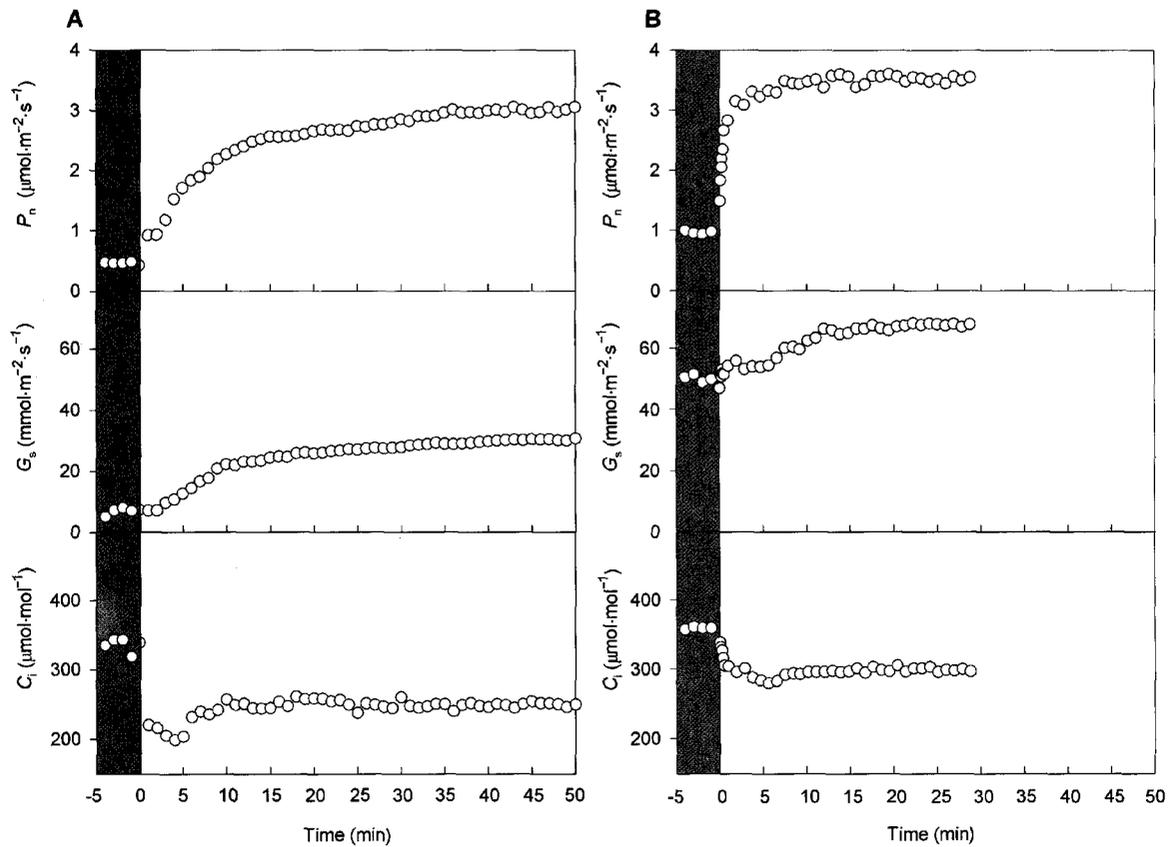


图2 两种蕨类植物的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)对模拟光斑响应的时程

图中显示一个成熟叶片的典型光合诱导曲线。用光强 $20 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 照射叶片直到气体交换参数稳定(灰色区域), 然后用饱和强度的模拟光斑照射叶片。模拟光斑开始的时间是 0。

(A) 鸟巢蕨; (B) 网脉铁角蕨

Figure 2 The responses of net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s) and intercellular CO_2 concentration (C_i) to a simulated sunfleck in two fern species

Typical data for a mature frond are shown. Fronds were exposed to $20 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ until rates of gas exchange were steady (gray area), then a simulated sunfleck was imposed by increasing irradiance to saturation. The simulated sunfleck started at time 0.

(A) *Neottopteris nidus*; (B) *Asplenium finlaysonianum*

于其 P_n , 且随诱导时间的增加上升幅度较小。网脉铁角蕨的气孔导度达到最大值所需要的时间($T_{G_s\text{-max}}$)比鸟巢蕨短, 它们的 $T_{G_s\text{-max}}$ 分别为 14.3 和 33.0 分钟。鸟巢蕨的 C_i 在诱导后迅速降低, 而网脉铁角蕨的 C_i 则缓慢下降, 约 5 分钟后随着 G_s 的增大, 二者的 C_i 才有所回升。

2.3 两种蕨类植物光合诱导状态的维持

2种蕨类植物的光合诱导消失曲线相似, 符合指数方程(图 3)。当将完全诱导的叶片置于黑暗中 20 分钟后, 2种蕨类植物的诱导状态都较高。诱导态消失 50% 的时间约为 30 分钟后。

3 讨论

2种生态型蕨类植物都表现出典型的阴生植物特征: 较低的光合能力、呼吸速率、光补偿点、光饱和点及较高的表观量子效率(图 1, 表 2)。2种蕨类植物的光合能力($P_{\text{max}}=3.05\text{--}3.35\ \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; 表2)均在已报道的

蕨类植物光合能力($P_{\text{max}}=2.1\text{--}15.0\ \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)范围内(蔡志全等, 2002; 苏文华和张光飞, 2002; 张光飞等, 2004; Watkins et al., 2007)。

2种蕨类植物的光合诱导可能与其生态型有关。在本研究中, 地生的网脉铁角蕨达到90%最大净光合速率的时间约为6分钟, 这与很多热带雨林林下地生植物的诱导速率相近(Pearcy and Calkin, 1983; Chazdon and Pearcy, 1986; Valladares et al., 1997; Allen and Pearcy, 2000; Rijkers et al., 2000)。与林下植物相比, 附生鸟巢蕨的光合诱导速率非常缓慢, 其 $T_{90\%}$ 约为 26 分钟, 这可能与光合诱导过程中的气孔限制有关。在光合诱导过程中, 由于鸟巢蕨的气孔导度小, 而且响应慢, 向细胞叶肉组织供应的 CO_2 量少, 因此导致光合速率上升缓慢(图 2)。此外, 植物光合诱导速率还与 $G_{s\text{-initial}}$ 有关。 $G_{s\text{-initial}}$ 越大, $T_{90\%}$ 就越短(Bai et al., 2008)。在本研究中, 网脉铁角蕨的 $G_{s\text{-initial}}$ 较高, 所以 $T_{90\%}$ 较短。有效的光斑利用通常伴随着蒸腾失水(Kaiser and Kappen, 2000), 鸟巢蕨由于在附生生境中经常遭受到频繁的水分供应短缺, 所以保守的水分利用策略对其适应经常缺水的附生生境更为有利。附生蕨类植物比地生蕨类植物的光合诱导要慢, 这与 Zotz 和 Mikona (2003)在附生兰科植物 *Aspasia principissa* 上的研究结果相一致。

2种蕨类植物光斑消失后, 净光合速率并不立即降低, 仍然保持较高的光合诱导状态(图3, 表3), 这与阴生植物保持较高的诱导状态是一致的(Pearcy et al., 1994; Valladares et al., 1997; Allen and Pearcy, 2000)。诱导状态的维持与气孔导度和Rubisco活性有关(Pons et al., 1992; Tinoco-Ojanguren and Pearcy, 1993)。附生鸟巢蕨的初始和最大气孔导度的差值小于 $30\ \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。Kaiser 和 Kappen (2000)认为气孔导度的精细调节可能需要缓慢的气孔开放或者关闭反应。缓慢的气孔关闭反应是附生鸟巢蕨能够维持较高光合诱导状态的原因。对于附生鸟巢蕨而言, 由于缓慢的气孔关闭反应导致了其光合诱导状态保持能力较高, 虽然在一定程度上提高了光斑的利用效率, 但对其水分保护却是不利的。与其它绝大多数已经报道的林下植物的光

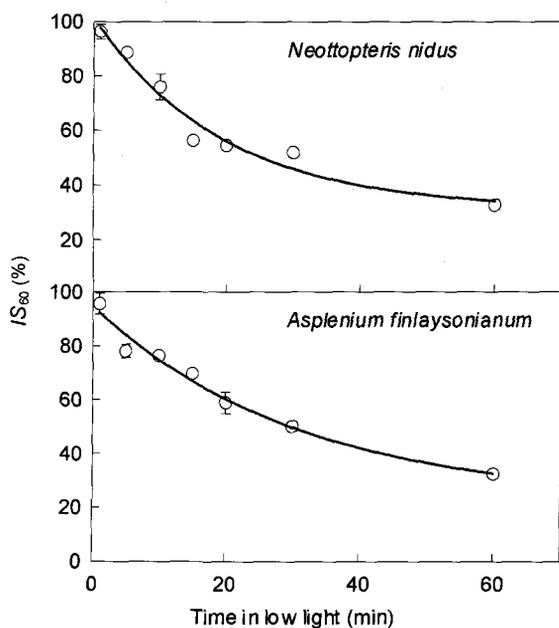


图 3 两种蕨类植物的光合诱导(IS_{60})消失曲线

Figure 3 The loss of induction state (IS_{60}) as a function of time in low light in two fern species

合诱导状态保持能力相比,这2种蕨类植物的光合诱导保持能力处于中等水平。光斑诱导状态的维持决定光后 CO₂ 固定和叶片对下一个光斑的利用能力。由于光后 CO₂ 固定量占整个光斑期间总碳固定量的比例很大 (Percy, 1990), 因此, 蕨类植物光合诱导的维持对于碳的获取具有重要意义。

综上所述, 2种蕨类植物的光合能力弱, 都表现出明显的阴生植物特征。生态型不同可能是造成2种蕨类植物对光斑响应差异的重要原因。与地生网脉铁角蕨相比, 附生鸟巢蕨对光斑的响应较慢, 因此光斑对附生鸟巢蕨碳获取的影响可能也相对较小。

致谢 感谢中国科学院西双版纳热带植物园姜艳娟和马洪等同志在实验材料的采集以及实验数据的测定中给予的大力协助。

参考文献

- 蔡志全, 曹坤芳, 李宝贵 (2002). 热带雨林剑叶凤尾蕨 (*Pteris ensiformis*) 对光强变化的适应. 武汉植物学研究 **20**, 283–287.
- 苏文华, 张光飞 (2002). 二回原始观音座莲蕨光合作用的生理生态学研究. 广西植物 **22**, 449–452.
- 张光飞, 苏文华, 施荣林, 闫海忠 (2004). 珍稀蕨类植物扇蕨光合速率与环境因子的关系. 武汉植物学研究 **22**, 125–128.
- Allen MT, Percy RW (2000). Stomatal behavior and photosynthetic performance under dynamic light regimes in a seasonally dry tropical rain forest. *Oecologia* **122**, 470–478.
- Andrade JL, Noble PS (1997). Microhabitats and water relations of epiphytic cacti and ferns in lowland neotropical forest. *Biotropica* **29**, 261–270.
- Bai KD, Liao DB, Jieng DB, Cao KF (2008). Photosynthetic induction in leaves of co-occurring *Fagus lucida* and *Castanopsis lamontii* saplings grown in contrasting light environments. *Trees-Struct Funct*, **22**, 449–462.
- Bassman J, Zwier JC (1991). Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoids* clone. *Tree Physiol* **8**, 145–149.
- Bazzaz FA, Pickett STA (1980). Physiological ecology of tropical succession, a comparative review. *Annu Rev Ecol Syst* **11**, 287–310.
- Brodribb TJ, Holbrook NM, Zwieniecki MA, Palma B (2005). Leaf hydraulic capacity in ferns, conifers and angiosperms, impacts on photosynthetic maxima. *New Phytol* **165**, 839–846.
- Chazdon RL (1988). Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Adv Ecol Res* **18**, 1–62.
- Chazdon RL, Fetcher N (1984). Light environments of tropical forest. In: Medina E, Mooney HA, Vázquez-Yanes C, eds. *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. The Hague: W. Junk Publishers. pp. 27–36.
- Chazdon RL, Percy RW (1986). Photosynthetic responses to light variation in rainforest species. I. Induction under constant and fluctuating light conditions. *Oecologia* **69**, 517–523.
- Kaiser H, Kappen L (2000). *In situ* observation of stomatal movements and gas exchange of *Aegopodium podagraria* L. in the understory. *J Exp Bot* **51**, 1741–1749.
- Lichtenthaler HK, Wellburn AR (1983). Determinations of total carotenoids and chlorophyll a and b of leaf extracts different solvents. *Biochem Soc Trans* **603**, 591–592.
- Percy RW (1990). Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annu Rev Plant Physiol Mol Biol* **41**, 421–453.
- Percy RW, Calkin HW (1983). Carbon dioxide exchange of C₃ and C₄ tree species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecologia* **58**, 26–32.
- Percy RW, Chazdon RL, Gross LJ, Mott KA (1994). Photosynthetic utilization of sunflecks, a temporally patchy resource on a timescale of seconds to minutes. In: Caldwell MM, Percy RW, eds. *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants*. San Diego: Academic Press. pp. 175–208.
- Pons TL, Percy RW, Seemann JR (1992). Photosynthesis in flashing light in soybean leaves grown in different conditions. I. Photosynthetic induction state and regulation of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase activity. *Plant Cell Environ* **15**, 569–576.
- Poorter L, Bongers F, Sterck FJ, Wöll H (2005). Beyond the regeneration phase, differentiation of height-light trajectories among tropical tree species. *J Ecol* **93**, 256–267.
- Rijkers T, de Vries PJ, Pons TL, Bongers F (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.
- Tinoco-Ojanguren C, Percy RW (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, Allen MT, Percy RW (1997). Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropi-

cal rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia* **111**, 505–514.

Watkins JE, Mack MC, Sinclair TR, Mulkey SS (2007). Ecological and evolutionary consequences of desiccation tolerance in tropical fern gametophytes. *New Phytol* **176**, 708–717.

Zotz G, Hietz P (2001). The physiological ecology of vascular epiphytes, current knowledge, open questions. *J Exp Bot* **52**, 2067–2078.

Zotz G, Mikona C (2003). Photosynthetic induction and leaf carbon gain in the tropical understory epiphyte, *Aspasia principissa*. *Ann Bot* **91**, 353–359.

Photosynthetic Induction in Two Fern Species with Different Eco-types in Xishuangbanna Tropical Rainforest

Qiang Zhang^{1,2}, Junwen Chen^{1,2}, Yajun Chen^{1,2}, Kunfang Cao¹, Baogui Li^{1*}

¹Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China

²Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract We compared the characteristics of photosynthesis and photosynthetic induction in an epiphytic fern (*Neottopteris nidus*) and a terrestrial fern (*Asplenium finlaysonianum*) in the understory of the Xishuangbanna tropical rainforest to study the light-fleck utilization strategy in the two eco-type ferns. Maximum photosynthetic rate, dark respiration, apparent quantum yield, light saturation point and light compensation point did not differ between the two fern species. However, maximum stomatal conductance was higher in *A. finlaysonianum* than in *N. nidus*, which indicates better photosynthetic water-use efficiency in the latter species. Compared to *N. nidus*, *A. finlaysonianum* had a higher initial stomatal conductance on exposure to low light ($20 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) for 30 min after 3 h dark adaptation. The time required to reach 50% ($T_{50\%}$) and 90% ($T_{90\%}$) maximal net photosynthetic rate in *A. finlaysonianum* was shorter than that in *N. nidus* ($T_{50\%}$ 0.57 and 5.31 min, $T_{90\%}$ 5.85 and 26.33 min in *A. finlaysonianum* and *N. nidus*, respectively). Attaining maximal stomatal conductance significantly lagged behind the increase in net photosynthetic rate during the induction course. The time required to reach maximum stomatal conductance was longer in *N. nidus* than in *A. finlaysonianum*, but the ferns did not differ in maintaining capacity of photosynthetic induction during induction loss. Thus, water conservation takes priority over carbon gain in *N. nidus*, which limits the use of light flecks for CO_2 fixation in this epiphytic fern as compared to most terrestrial understory plants such as *A. finlaysonianum*.

Key words epiphytic ferns, induction state, light flecks, stomatal conductance, terrestrial ferns

Zhang Q, Chen JW, Chen YJ, Cao KF, Li BG (2008). Photosynthetic induction in two fern species with different eco-types in Xishuangbanna tropical rainforest. *Chin Bull Bot* **25**, 673–679.

* Author for correspondence. E-mail: lbg@xtbg.org.cn