

不同胁迫处理对刺栲叶片叶绿素 a 荧光的影响

李 静, 徐志防, 叶万辉*

(中国科学院华南植物园, 广州 510650)

摘 要: 探讨了光强、温度和水分胁迫对刺栲(*Castanopsis hystrix*) 体叶片叶绿素 a 荧光特征的影响, 由此了解它的基本生物学特性。结果表明: (1) 强光($1300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右) 未胁迫时下降 6.1%, 表现轻微光抑制; (2) 黑暗下低温(4°C , 72 h) 处理后电子传递速率下降较少(21.1%), 初始荧光 F_0 保持稳定; 与 25°C 对照相比, F_0/F_m 和 F_v/F_m 无显著变化, 表明黑暗下零上低温对 PS II 潜在活性及光化学效率影响较小; (3) 高温(40°C) 胁迫显著影响了 PS II 反应中心活性, ETR, F_v/F_m 和 F_v/F_0 下降在处理 2 h 后达到极显著水平($p < 0.01$), F_0 上升在处理 4 h 后也达到显著水平($p < 0.05$); (4) PEG 诱导的水分胁迫严重影响了其光合机构活性, 表现在无论与处理前比较、还是与耐旱种降真香(*Acronychia pedunculata*) 的比较, 其 F_0 上升和 F_v/F_m 、 F_v/F_0 下降都达到显著水平, 表明其不耐干旱。

关键词: 刺栲; 叶绿素 a 荧光; 环境胁迫

中图分类号: Q945.79

文献标识码: A

文章编号: 1000-470X(2006)05-0429-06

Effects of Different Stress Treatments on Chlorophyll a Fluorescence in Detached Leaves of *Castanopsis hystrix*

LI Jing, XU Zhi-Fang, YE Wan-Hui*

(South China Botanical Garden, The Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: In order to learn about some basic biological characteristics of *Castanopsis hystrix*, one dominant or constructive tree species in the subtropical evergreen broad-leaved forests, effects of radiation, temperature and water stress on several parameters of chlorophyll a fluorescence in detached leaves of *C. hystrix* were studied. The results showed that: (1) The F_v/F_m (maximal photochemical efficiency of PS II) in leaves of *C. hystrix* only decreased 6.1% after the treatment by strong light intensity, comparing to F_v/F_m in leaves of *Psychotria rubra*, a shade-tolerant shrub, which had a stronger inhibition (17.17%) under same light stress, suggesting *C. hystrix* had favourable adaptation to sun environment; (2) Little decrease in ETR (electron transport rate) with consistent F_0 in the detached leaves treated by 4°C for 72 h indicated the insensitivity to short-time chilling; (3) No significant difference in F_v/F_0 and F_v/F_m demonstrated little influence on PS II potential activity and maximal photochemical efficiency of PS II by chilling treatment in the dark; (4) A significant decrease in ETR, F_v/F_m and F_v/F_0 ($p < 0.01$) and the great increase in F_0 ($p < 0.05$) by hot shock at 40°C to the leaves for 2 h and 4 h, respectively, showed potential damage to its photochemical reaction center; (5) Increase in F_0 by 44.7% and decrease in F_v/F_m by 22.4% and F_v/F_0 by 54.4% in the leaves with water deficit simulated by PEG after one-day treatment independently reflected inhibition of the potential efficiency suggesting intolerance to drought for *C. hystrix*.

Key words: *Castanopsis hystrix*; Chlorophyll a fluorescence; Environmental stress

刺栲(*Castanopsis hystrix*) 又名红锥、红栲, 为壳斗科(Fagaceae)栲属(*Castanopsis*)常绿乔木, 主要位于森林中植物群落的上层, 是中国亚热带常绿阔叶林的优势种或建群种之一。刺栲具有生长迅速、材质优良等特点, 在涵养水源、改良土壤与林分结构, 以及增强人工林对病虫害自控能力等方面具有

良好的生态效益。目前对它的研究多限于幼苗筛选和培育、混交林营造^[1-7]、林下凋落物^[8]、生长规律和生物量调查^[9]、群落学^[10-12]等方面的研究。有关其光合生理生态特征的研究还十分有限, 仅见于陈应龙等的报道^[13]。因此, 本文通过叶绿素 a 荧光技术, 对刺栲叶片在不同光照、温度和水分条件下的

收稿日期: 2006-03-03, 修回日期: 2006-06-21。

基金项目: 中国科学院华南植物园领域前沿项目资助。

作者简介: 李静(1979-), 女, 博士研究生, 主要从事保护生态学研究。

* 通讯作者(E-mail: why@scib.ac.cn)。

适应性特征进行简要分析,了解刺栲光能利用机制的特点,以期对刺栲的有效保护和合理种植提供理论依据。

研究表明,植物吸收的光能有三个可能的去向:一是用于推动光化学反应,引起反应中心的电荷分离及后来的电子传递和光合磷酸化,形成用于固定和还原 CO_2 的同化力(ATP 和 NADPH);二是转变成热散失掉;三是以荧光的形式发射出来。由于以上三者间存在此消彼长的相互竞争关系,因此通过荧光的变化可以探测光合作用的变化^[14]。在植物体内叶绿素吸收的激发能从叶绿素 b 向叶绿素 a 的传递效率几乎达到 100%,所以检测不出体内叶绿素 b 的荧光^[15]。在常温下绝大部分植物体内叶绿素荧光来自 PS II 的天线色素系统,PS I 色素系统基本不发荧光。叶绿素荧光技术就是通过荧光的产生和猝灭来探知植物光合生理状况的新技术^[16,17]。它在测定植物光合机构对光能的吸收、传递、转化、耗散等方面具有独特的作用,与“表现性”的气体交换指标相比,叶绿素 a 荧光参数更具有反映“内在性”的特点^[18-20],例如,它可以清楚地反映光系统反应中心的光化学活性,以及能量转移和分布等重要性质^[21]。本文围绕刺栲叶片的光化学反应过程,分析了其在不同胁迫处理下叶绿素荧光参数的变化特征,由此探讨刺栲在不同环境中的适应性。

1 材料和方法

1.1 实验样地概况与植物材料

实验于 2005 年 11 月在广州市东北郊的龙眼洞林场进行。采集地地理位置为 $23^{\circ}11'N$, $113^{\circ}11'E$, 海拔 200 m。属亚热带季风气候,年平均气温 21°C ,最冷月 1 月份平均为 13.3°C ,最热月 7 月份平均为 28.4°C ,气温年际变化不大。年平均降水量约 2000 mm 左右,降水主要集中在 4~9 月,占全年降水量的 82%,干湿季节比较明显。本区地貌为低山丘陵,海拔在 200 m 以下,土壤为花岗岩及砂页岩发育而成的赤红壤,土层一般较深厚,土壤有机质中等。实验材料为生长良好的刺栲(*Castanopsis hystrix*)幼树,剪取活体枝条插于水中,迅速带回实验室,选择成熟健康的叶片进行离体胁迫处理后,测定叶绿素荧光参数的变化。

1.2 实验仪器

所有荧光参数均采用 PAM-2100 便携式调制荧光仪(Walz, Germany)进行测定。由于 PAM-2100 荧光仪检测一个样品所花费的时间很短(几秒到十几

秒),所以叶片的离体对荧光测定值的影响甚微。

1.3 叶绿素荧光参数的测定与意义

光系统 II (PS II) 光化学效率(F_v/F_m)的测量: F_v/F_m 以表达两种生理含义,一种是 PS II 所有原初受体 Q_A 都被氧化时的最大光化学效率。这是叶片经过充分的暗适应(数小时的黑暗)后的观测值,其变化范围在 0.8~0.85 之间,用来表征植物的健康状况^[22]。另一种是叶片在光照条件下经短暂暗适应十几分钟后的观测值,它反映叶片可能受到的胁迫程度。为了区别,前者用 F_v/F_m (暗),后者用 F_v/F_m (光)表示。

PS II 非循环光合电子传递速率 ETR 的测定:在荧光测定过程中,温度设置为 25°C ,作用光强为 $500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,当启动程序后荧光达到稳态 F_t 时,打开饱和脉冲得到 F_m' ,此时荧光仪自动计算并记录 $(F_m' - F_t)/F_m'$ (Yield)^[23] 根据所测得的量子产量(Yield)和光强(PAR),系统自动算出电子传递速率($\text{ETR} = \text{Yield} \times 0.85 \times 0.5 \times \text{PAR}$)^[24]。在较低的 PAR 下,电子传递速率和 PAR 基本呈线性关系,但在较强的 PAR 下不存在线性关系,并且电子传递速率会达到饱和。ETR 反映了 PS II 在光照下的表观电子传递速率,其大小与到达该叶片的实际光强相关^[25]。

F_0 是 PS II 反应中心全部开放即 Q_A 全部氧化时的荧光水平,它代表叶绿体类囊体膜上的电荷密度和结构。 F_0 升高表明 PS II 反应中心可能受到破坏或不可逆失活, F_0 降低则表示热耗散的增加。因此,可根据 F_0 变化推测反应中心的状况和可能的光保护机制^[26]。

1.4 离体叶片的光强、温度及水分胁迫处理

取回的离体枝条插于水中,随机分为 3 组,选取其中成熟健康叶片进行处理。一组进行强光处理,用中午自然光为光源(光强度 $1300 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右),处理时间为 30 min,处理前将叶片暗适应 1 h,以未受胁迫叶片的测量值为对照。第二组放置于培养箱中,培养箱的温度设为 25°C ,以 40°C 高温作为热胁迫处理;用 4°C 冰箱进行低温处理,以 25°C 下的离体叶片为对照。鉴于低温处理中没有光照,所以培养箱也设为黑暗。最后一组进行水分胁迫处理,用 10% 的聚乙二醇(PEG)6000 作为渗透剂,以未处理叶片作为对照,在不同处理时间后测定相应的荧光参数。

上述所有测定至少重复 5 次,测得的数据用 Excel 进行统计并作 t 检验,分析其差异显著性。

2 结果与分析

2.1 强光胁迫下刺桫叶片的叶绿素 a 荧光特征

强光胁迫引起植物光合作用光抑制的现象一直受到广泛研究^[27],其中PS II光化学效率(F_v/F_m)是度量光抑制程度的重要指标^[28,29]。从表1可以看出,刺桫叶片的 F_v/F_m (暗)值为0.808,强光处理后下降到0.759,下降幅度为6.1%,仅表现出轻微的光抑制。对照植物九节(*Psychotria rubra*)为耐荫性灌木,生长于林下低光或局部林窗之中。它的 F_v/F_m 值在照射强光后下降了17.2%,是刺桫的3倍,且处理后的 F_v/F_m 值与刺桫相比显著差异,表明光合器官可能受到了强光伤害。由此说明刺桫对短时间的强光,可能具备较强的耐光抑制能力。

表1 刺桫和九节离体叶片在强光处理前后的 F_v/F_m 值
Table 1 The value of F_v/F_m in detached leaves of *Castanopsis hystrix* and *Psychotria rubra* before and after strong light treatment

植物名称 Plant species	处理前 Before treatment	处理后 After treatment
刺桫 <i>Castanopsis hystrix</i>	0.808 ± 0.006	0.759 ± 0.014 **
九节 <i>Psychotria rubra</i>	0.795 ± 0.001*	0.658 ± 0.027 ** .ab

注: **表示处理前后差异显著($p < 0.01$);同列数据后字母代表植物间的差异比较(a: $p < 0.05$, ab: $p < 0.01$)。
Notes: The double asterisk indicated significant different at $P < 0.01$ before and after treatment. Numbers followed by letters within each column indicated the difference between two species (a: $p < 0.05$, ab: $p < 0.01$)。

2.2 温度胁迫对刺桫离体叶片叶绿素荧光特性的影响

根据预实验的结果,将高温(40℃)处理设置每一间隔时间为2 h;而低温(4℃)处理和对照则(25℃)设置每一间隔时间为24 h。

2.2.1 高温胁迫的影响

测定结果表明(表2),40℃高温处理后ETR

表2 刺桫离体叶片在40℃高温胁迫下的叶绿素 a 荧光参数
Table 2 The parameters of chlorophyll a fluorescence in detached leaves of *C. hystrix* under high temperature stress at 40℃

处理时间(h) Treatment time	ETR	F_o	F_v/F_m	F_v/F_o
0	31.77 ± 8.05	0.46 ± 0.04	0.81 ± 0.01	4.22 ± 0.16
2	22.63 ± 5.46 **	0.47 ± 0.04	0.76 ± 0.02 **	3.16 ± 0.30 **
4	14.02 ± 4.79 **	0.49 ± 0.05 *	0.74 ± 0.03 **	2.84 ± 0.50 **
6	12.39 ± 2.42 **	0.50 ± 0.04 **	0.71 ± 0.04 **	2.51 ± 0.57 **
8	11.28 ± 2.37 **	0.51 ± 0.05 *	0.67 ± 0.05 **	2.04 ± 0.45 **

注:同列数据后星号表示高温胁迫处理后的差异性比较(*: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$)。
Note: Numbers followed by asterisks within each column indicated the difference after high temperature treatment (*: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$)。

在2 h内有一个明显的下降,下降幅度高达28.8%,在4 h后不再降低; F_o 有反向的趋势,4 h内上升明显,升幅为6.9%,随后上升幅度减小。同时,高温胁迫导致刺桫叶片 F_v/F_m 和 F_v/F_o 在2 h后均显著下降。表明高温胁迫使PS II潜在活性受损,抑制了光合作用的原初反应,影响了光合电子传递过程。

2.2.2 低温胁迫的影响

黑暗下零上低温的处理对刺桫光合器官的影响不明显(表3),只在72 h后ETR才有显著性减低。数据表明, F_o 基本保持稳定,说明PS II反应中心并没有受到伤害。 F_v/F_m 在24 h后下降较少, F_v/F_o 表现出同样趋势(表4)。但与25℃对照相比, F_v/F_m 和 F_v/F_o 都没有显著差异,说明黑暗下零上低温对PS II潜在活性及光化学效率的影响较小。

表3 4℃低温处理后刺桫离体叶片的叶绿素 a 荧光参数(ETR和 F_o)
Table 3 The parameters of chlorophyll a fluorescence (ETR and F_o) in detached leaves of *C. hystrix* after low temperature treatment at 4℃

处理时间(h) Treatment time	24℃		4℃	
	ETR	F_o	ETR	F_o
0	31.77 ± 8.05	0.46 ± 0.04	31.77 ± 8.05	0.46 ± 0.04
24	30.08 ± 4.79	0.46 ± 0.05	35.13 ± 6.94 *	0.43 ± 0.04 *
48	29.37 ± 4.32 *	0.46 ± 0.05	33.34 ± 6.20	0.45 ± 0.02
72	30.74 ± 5.10	0.51 ± 0.06 *	25.08 ± 5.61 **	0.46 ± 0.05

注:同列数据后星号表示低温处理后的差异性比较($p < 0.05$, **: $p < 0.01$)。
Note: Numbers followed by asterisks within each column indicated the difference after low temperature treatment ($p < 0.05$, **: $p < 0.01$)。

表4 4℃低温处理后刺桫离体叶片的叶绿素 a 荧光参数(F_v/F_m 和 F_v/F_o)
Table 4 The parameters of chlorophyll a fluorescence (F_v/F_m and F_v/F_o) in detached leaves of *C. hystrix* after low temperature treatment at 4℃

处理时间(h) Treatment time	24℃		4℃	
	F_v/F_m	F_v/F_o	F_v/F_m	F_v/F_o
0	0.81 ± 0.01	4.22 ± 0.16	0.81 ± 0.01	4.22 ± 0.16
24	0.80 ± 0.01	4.02 ± 0.29	0.79 ± 0.02 *	3.85 ± 0.44 *
48	0.80 ± 0.02	3.87 ± 0.43 *	0.77 ± 0.04 *	3.78 ± 0.33 **
72	0.77 ± 0.02 **	3.42 ± 0.47 **	0.76 ± 0.04 **	3.29 ± 0.60 **

注:同列数据后星号表示低温处理后的差异性比较(*: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$)。
Note: Numbers followed by asterisks within each column indicated the difference after low temperature treatment (*: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$)。

2.3 水分胁迫对刺桫离体叶片叶绿素 a 荧光特性的影响

水分胁迫是抑制植物光合作用最主要的环境因子之一。研究表明,水分胁迫可以导致叶绿体光合机构的破坏^[30]、PS II放氧复合物的损伤^[31]和捕光色素蛋白复合物各组分的变化,引起光合CO₂同化

效率的降低^[32]。本项研究采用聚乙二醇(PEG)模拟干旱胁迫,PEG 是一种亲水性很强的大分子有机物,溶于水后能产生很大的渗透压,因此它常被用作植物耐旱性选择剂或水分胁迫的诱导剂^[33]。Lawlor^[34]的研究表明,PEG1000、4000~20000 能模拟干旱逆境的原因是它能阻塞植物的输导组织。Kaufmann 和 Eckard^[35]对 PEG 深入研究后认为,PEG6000 诱导水分逆境所得的效果,与将土壤逐步干旱引起植物的生理响应是类似的。

表 5 中,在 10% 的 PEG 处理下刺桫 24 h 后就有很快的响应, F_o 值上升了 44.7%,72 h 达到 77.4% ($p < 0.01$);同样, F_v/F_m 从正常值下降到

0.63 以下,72 h 降到了原来水平的 1/3 强 ($p < 0.01$), F_o 值的增加和 F_v/F_m 值的下降都达到了极显著水平。 F_v/F_o 值在处理 24 h 后,下降了 54.4%,达到极显著水平。耐旱树种降真香 (*Acronychia pedunculata*) 与刺桫比较, F_o 和 F_v/F_m 虽然也表现出相似的变化趋势,但变化幅度都不大。PEG 处理 72 h,降真香的 F_o 值仅上升了 21.0%, F_v/F_m 值下降了 4.0%,而 F_v/F_o 在 24 h 也只下降了 7.4%。与降真香相比,刺桫叶片在处理 24 h 后的荧光参数值变化都达到了显著或极显著水平。由此可见,刺桫对干旱比较敏感,1 d 的水分胁迫就可以导致 PS II 反应中心活性的明显下降。

表 5 PEG (10%) 处理后刺桫和降真香离体叶片的叶绿素 a 荧光参数 (F_o , F_v/F_m 和 F_v/F_o)
Table 5 The parameters of chlorophyll a fluorescence in detached leaves of *C. hystrix* and *Acronychia pedunculata* after 10% PEG treatment

处理时间 (h) Treatment time	降真香 <i>Acronychia pedunculata</i>			刺桫 <i>Castanopsis hystrix</i>		
	F_o	F_v/F_m	F_v/F_o	F_o	F_v/F_m	F_v/F_o
0	0.45 ± 0.06	0.81 ± 0.01	4.15 ± 0.29	0.46 ± 0.04	0.81 ± 0.01	4.22 ± 0.16
24	0.49 ± 0.04 **	0.79 ± 0.01 **	3.84 ± 0.21 **	0.66 ± 0.17 *.a	0.63 ± 0.09 **.ab	1.92 ± 0.59 **.ab
48	0.53 ± 0.07 **	0.77 ± 0.03 **	3.47 ± 0.53 **	0.68 ± 0.15 **.a	0.60 ± 0.10 **.ab	1.75 ± 0.55 **.ab
72	0.54 ± 0.07 **	0.77 ± 0.03 **	3.32 ± 0.52 **	0.81 ± 0.17 **.ab	0.51 ± 0.05 **.ab	1.45 ± 0.40 **.ab

注:同列数据后星号表示 PEG 处理后的差异性比较 (*: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$);同行数据后字母代表植物间的差异性比较(a: $p < 0.05$, ab: $p < 0.01$)。
Notes: Numbers followed by asterisks within each column indicated the difference after PEG treatment (*: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$). Numbers followed by letters within each line indicated the difference between two species (a: $p < 0.05$, ab: $p < 0.01$).

3 讨论

光合作用作为植物体内的关键代谢过程,其效率的大小对于植物的生长、产量和抗性都具有十分重要的影响,因而可作为判断植物生长状况和抗逆性强弱的指标。叶绿素荧光与光合作用各反应过程密切相关,环境因子对光合作用的影响可通过荧光参数反映出来^[19,36]。

本实验中,刺桫在强光下的光抑制程度较荫生植物九节低(表 1),不具有荫生植物的特性^[37],这与其自然状态下光合气体交换和叶绿素荧光特征的测定结果一致^[38]。刺桫 F_v/F_m (光) 日变化特征表明^[38]在中午最大光强为 1 200 mmol·m⁻²·s⁻¹时 F_v/F_m 降到 0.7 以下,且 F_v/F_m 的降低主要是由于 F_m 的降低,而不是 F_o 的升高造成的,说明刺桫叶片没有发生光氧化破坏,因为光反应中心的破坏会引起 F_o 上升^[39]。刺桫在强光下可能以光合效率的降低为代价,来避免光反应中心的过度破坏或光合能力的损失。有报道表明,PS II 反应中心的功能“下调”在强光胁迫时发挥了重要作用,避免了反应中心的过度激发^[40~43]。结果显示,刺桫对短时的强光胁迫

具有一定的忍耐性,虽然其幼小植株比较耐荫庇^[44],但成年植株为群落的上层乔木种,这种耐性可使其成功定居在乔木层。

短暂的零上低温处理对刺桫叶片没有产生什么影响,这表现在 PS II 的潜在活性和原初光能转换效率与对照相比没有显著差异。如 ETR 值仅在 3 d 后发生了下降(表 3),说明刺桫对零上低温并不十分敏感,使它能够在北纬 29° 以南的广大区域。但根据 Sonoike^[45]提出的冷敏感植物发生低温光抑制需要弱光(约 100 μmol·m⁻²·s⁻¹)这一条件,而本实验处理中没有光照,因此有关低温对刺桫的影响还需深入探讨。

相比之下,高温胁迫对植物有较大影响。高温胁迫常引起 PS II 反应中心的失活和捕光色素蛋白复合物的降解^[17,46]。由包埋或镶嵌在类囊体膜上叶绿素蛋白复合体发出的荧光,可以作为热胁迫引起的膜流动性和稳定性变化的敏感指标^[47~49]。类囊体膜结构发生改变,首先反映的是 F_o 的上升^[19], F_o 的上升与 ETR 的降低反映了高温下刺桫叶片 PS II 的潜在活性和原初光能转换效率的减弱(表 2)。刺桫 F_v/F_m 和 F_v/F_o 值在高温下 2 h 发生了显

著下降,进一步证实了上述反应^[50]。

郭延平等^[51]曾对两个柑橘品种的离体叶片进行高温处理后发现,38~40℃的高温胁迫下温州蜜柑(*Citrus unshiu* Marc.)和脐橙(*Citrus sinensis* Osbeck.)叶片的ETR在处理25 d后才分别下降了55.0%和41.5%, F_o 升高了13.8%和14.9%,由此,作者认为脐橙的耐高温能力强于温州蜜柑。杨甲定等^[52]对沙漠耐高温植物小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)离体叶片进行温度处理后发现,经过1 h的40℃高温胁迫,叶片的 F_o 基本保持稳定。与这些结果相比较,刺栲不耐高温,短期的胁迫就显著影响了PS II复合体的活性^[46,53]。以往的研究表明,光合代谢过程中不少组分特别是酶系统对热不稳定。在植物光合作用暗反应过程中,电子传递过程(ETR)往往被高温所抑制^[54],刺栲体内这一过程对热胁迫的反应是较为明显的。

从生境适应特点看,刺栲不耐干旱的特性可能与分布区内雨水比较充沛的环境条件相关。实验表明,当受到水分胁迫时,刺栲叶片 F_o 上升与 F_v/F_m 下降的幅度大于耐干旱的降真香(表5),说明刺栲较后者不耐干旱。而 F_v/F_m 和 F_v/F_o 的降低,说明水分胁迫时刺栲叶片的PS II活性中心可能受损,光合作用原初反应过程受到抑制。光合电子流的传递过程受到影响,不利于激发能从天线色素蛋白复合体向PS II反应中心的传递,甚至造成光合机构无法耗散过剩的光能。这些过剩的光能会引起叶绿体内活性氧的产生与累积,并导致膜脂过氧化,加剧了PS II光化学效率的下降^[55]。

鉴于以上讨论来自于短期胁迫处理的实验结果,并且幼树与大树在光合作用方面存在一定差别,因此对刺栲的叶绿素荧光特性与环境因子相互关系的了解还需深入的研究。

参考文献:

- [1] 蒋葵,朱积余.广西红锥初选优树子代苗期变异性及相关性研究[J].广西林业科学,2003,22(4):169-174,196.
- [2] 许春锦.红锥切根育苗试验研究[J].西南林学院学报,2001,21(3):138-141.
- [3] 潘坚.红锥的繁育与栽培[J].林业实用技术,2003,2:29-30.
- [4] 吴振基.红锥育苗技术[J].广东林业科技,2003,19(3):66-67.
- [5] 谭绍满,丁海,罗人深,苏勇.马尾松红锥混交林现状分析与评价[J].植物生态学报,1997,21(6):571-578.
- [6] 梁建平.马尾松红锥混交林营养元素循环的研究初报[J].广西林业科技,1990,4:12-17.

- [7] 杨茂精,黄镜光,黄色贵,吴际平.稀疏马尾松林混交红锥后的小气候特点[J].林业科学研究,1998,11(5):560-563.
- [8] 黄全能,陈东华,代全林,李辉辉.红锥天然林土壤理化性质及水源涵养功能的研究[J].福建林业科技,2001,28(2):17-19,28.
- [9] 黄全能.红锥天然林生长规律与生物量的调查研究[J].福建林业科技,1998,25(2):20-23.
- [10] 黄全能,陈存及,邱尔发,梁一池.红锥天然林群落特征研究[J].亚热带植物通讯,1998,27(2):7-11.
- [11] 洪伟,柳江,吴承祺.红锥种群结构和空间分布格局的研究[J].林业科学,2001,37:6-10.
- [12] 李静,曹洪麟,练璐璐,叶万辉.中国刺栲林的分类与分布初探[J].广西植物,2006,26(1):22-27.
- [13] 陈应龙,弓明钦,陈羽,王凤珍.外生菌根菌接种对红锥生长及光合作用的影响[J].林业科学研究,2001,14(5):515-522.
- [14] 许大全.光合作用效率[M].上海:上海科学技术出版社,2002.29-35.
- [15] 赵会杰,邹琦,于振文.叶绿素荧光分析技术及其在植物光合机理研究中的应用[J].河南农业大学学报,2000,34(3):248-251.
- [16] Kruase G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics [J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1991,42:313-349.
- [17] Govindjee. Sixty-three years since Kautsky: Chlorophyll a fluorescence [J]. *Aust J Plant Physiol*, 1995, 22:131-160.
- [18] 冯建灿,胡秀丽,毛训甲.叶绿素荧光动力学在研究植物逆境生理中的应用[J].经济林研究,2002,20(4):14-18,30.
- [19] 陈贻竹,李晓萍,夏丽,郭俊彦.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,1995,4:78-79.
- [20] Ball M C, Butterworth J A, Roden J S, Christian R, Egerton J G. Applications of chlorophyll fluorescence to forest ecology [J]. *Aust J Plant Physiol*, 1994, 22:311-319.
- [21] 周国顺,李建东,刘自华,王邦锡,黄久常.水分胁迫对小麦叶绿体光化学活性的影响[J].北京农学院学报,2003,18(3):188-190.
- [22] Björkman O, Demmig B. Photon yield of O_2 -evolution and chloroplast fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins [J]. *Planta*, 1987, 170:489-504.
- [23] Bilger W, Björkman O. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis* [J]. *Photosynth Res*, 1990, 25:173-185.
- [24] Villareal T A. Single-cell pulse amplitude modulation fluorescence measurements of the giant diatom *Ethmodiscus* (Bacillariophyceae) [J]. *J Phycol*, 2004, 40:1052-1061.
- [25] 吕芳德,徐德聪,侯红波,刘云龙,郑良康.5种红山茶叶绿素荧光特性的比较研究[J].经济林研究,2003,21(4):4-7.
- [26] Demmig-Adams B. Carotenoids and photoprotection in plants: A role for the xanthophylls zeaxanthin [J]. *Biochim Biophys*

- Acta*, 1990, **1020**: 1–24.
- [27] Osmond B, Badger M, Maxwell K, Björkman O, Leegood R. Too many photons: photorespiration, photoinhibition and photo-oxidation [J]. *Trends Plant Sci*, 1997, **2**: 119–121.
- [28] 许大全, 张玉忠, 张荣铨. 植物光合作用的光抑制[J]. 植物生理学通讯, 1992, **28**(4): 237–243.
- [29] 赵世杰, 许长成, 孟庆伟, 邹琦. 田间小麦叶片光合作用的光抑制[J]. 西北植物学报, 1998, **18**(4): 521–526.
- [30] 罗俊, 张木清, 吕建林, 林彦铨. 水分胁迫对不同甘蔗品种叶绿素 a 荧光动力学的影响[J]. 福建农业大学学报, 2000, **29**(1): 18–22.
- [31] Lu C M, Zhang J H. Effects of water stress on photosystem II photochemistry and its thermostability in wheat plants [J]. *J Exp Bot*, 1999, **50**(336): 1199–1206.
- [32] 韦振泉, 林宏辉, 何军贤, 梁厚果. 水分胁迫对小麦捕光色素蛋白复合物的影响[J]. 西北植物学报, 2000, **20**(4): 555–560.
- [33] 李自超, 刘文欣, 赵笃乐. PEG 胁迫下水、陆稻幼苗生长势比较研究[J]. 中国农业大学学报, 2001, **6**(3): 16–20.
- [34] Lawlor D W. Absorption of polyethylene glycol by plants and their effects on plant growth [J]. *New Phytol*, 1970, **9**: 501–513.
- [35] Kaufmann M R, Eckard A N. Evolution of water stress control with polyethylene glycol by analysis of guttation [J]. *Plant Physiol*, 1971, **47**: 454–456.
- [36] 惠红霞, 许兴, 李前荣. 外源甜菜碱对盐胁迫下枸杞光合功能的改善[J]. 西北植物学报, 2003, **23**(12): 2137–2142.
- [37] Boardman N K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants [J]. *Ann Rev Physiol*, 1977, **28**: 355–377.
- [38] 李静, 叶万辉, 徐志防. 刺栲的气体交换和叶绿素 a 荧光特征[J]. 热带亚热带植物学报, 2006, **14**(5): 382–388.
- [39] Krause G H. Photoinhibition of photosynthesis: An evaluation of damaging and protective mechanisms [J]. *Physiol Plant*, 1988, **74**: 566–574.
- [40] Demming-Adams B, Adams W W. III. Photoprotection and other responses of plant to high light stress [J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1992, **43**: 599–626.
- [41] Öquist G, Chow W S, Andersson J M. Photoinhibition of photosynthesis represents a mechanism for the long-term regulation of photosystem II [J]. *Planta*, 1992, **188**: 50–460.
- [42] Krieger A, Moya I, Weis E. Energy-dependent quenching chlorophyll a fluorescence: effect of pH on stationary fluorescence and picosecond relaxation kinetics in thylakoid membranes and photosystem II preparations [J]. *Biochem Biophys Acta*, 1992, **1102**: 167–176.
- [43] Owens T G, Shreve A P, Albrecht A C. Dynamics and mechanism of singlet energy transfer between carotenoids and chlorophylls: light harvesting and nonphotochemical fluorescence quenching [A]. In: Murata N ed. *Research in Photosynthesis* [C]. Dordrecht: Kluwer Academic, 1992. 179–186.
- [44] 蒋家淡. 红锥杉木混交造林效果研究[J]. 福建林学院学报, 2002, **22**(4): 329–333.
- [45] Sonoike K. Various aspects of inhibition of photosynthesis under light/chilling stress: “photoinhibition at chilling temperatures” versus “chilling damage in the light” [J]. *Plant Res*, 1998, **111**: 121–129.
- [46] Berry J A, Downton W J S. Environmental regulation of photosynthesis [A]. In: Govindjee ed. *Photosynthesis* (Vol. II) [C]. New York: Academic Press, 1982. 294–306.
- [47] Scheiber U, Bilger W. Rapid assessment of stress on plant leaves by chlorophyll fluorescence measurements [A]. In: Tenhunen J D ed. *Plant Response to Stress-functional Analysis in Mediterranean Ecosystems* [C]. Berlin: Springer-Verlag, 1986. 27–53.
- [48] Smillie R M, Hetherington S E. Stress tolerance and stress-induced injury in crop plant measured by chlorophyll fluorescence *in vivo*, chilling, freezing, ice cover, heat and high light [J]. *Plant Physiol*, 1983, **72**: 1043–1050.
- [49] 陈贻竹, 彭长连. 盐藻的叶绿素荧光测定[A]. 中国科学院华南植物研究所编. 中国科学院华南植物研究所集刊(第9集)[M]. 北京: 科学出版社, 1994. 45–101.
- [50] 王晨阳, 何英, 郭天财, 付雪丽, 扶定. 灌浆期高温胁迫对强筋小麦旗叶叶绿素 a 荧光参数的影响[J]. 麦类作物学报, 2005, **25**(6): 87–90.
- [51] 郭延平, 周慧芬, 增光辉, 张良诚. 高温胁迫对柑橘光合速率和光系统 II 活性的影响[J]. 应用生态学报, 2003, **14**(6): 867–870.
- [52] 杨甲定, 赵哈林, 张铜会. 小叶锦鸡儿离体叶片对温度处理的某些响应[J]. 中国沙漠, 2004, **24**(5): 634–636.
- [53] Law R D, Crafts-Brandner S J. Inhibition and acclimation of photosynthesis to heat stress is closely correlated with activation of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase [J]. *Plant Physiol*, 1999, **120**: 173–181.
- [54] Berry J A, Björkman O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants [J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 1980, **31**: 491–543.
- [55] 刘建福, 汤青林, 倪书邦, 王丽娜. 水分胁迫对澳洲坚果叶绿素 a 荧光参数的影响[J]. 华侨大学学报(自然科学版), 2003, **24**(3): 305–309.