

# 18 年生杉木不同部位和叶龄针叶光响应研究

张小全, 徐德应

(中国林业科学院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091)

**摘要:** 在最适温度( $30 \pm 1 \text{ C}$ )、适宜湿度( $70\% \pm 5\%$ )和正常大气  $\text{CO}_2$  浓度( $350 \pm 10 \times 10^{-6} \text{ V/V}$ )向下, 采用活体测定方法, 测定了 18 年生杉木不同部位和叶龄针叶对光照的稳态和动态响应。结果表明, 不同部位和叶龄针叶净光合速率( $P_n$ )的光响应特征有明显差异, 从上部到下部, 从当年生到 1 年生至 2 年生, 针叶  $P_n$ 、饱和光强( $PSLI$ )和光补偿点( $LCP$ )降低, 表观量子效率( $\alpha$ )提高。经一定时间暗处理后, 针叶需要一定光诱导才能获得相应光强下的最大  $P_n$ 。光诱导期长短与猝发性光强以及叶龄和针叶在树冠中所处的部位有关。猝发性光强越强, 所需的光诱导期越长; 下部针叶光诱导期短于中部针叶; 而 1 年生针叶短于当年生针叶。不同部位针叶对稳态和动态光照的响应与针叶长期适应所处的光环境有关, 而不同叶龄的差异除与生理活性有关外, 也可能与所处的光环境有关。

**关键词:** 杉木; 净光合速率; 光响应; 光诱导

## Light responses of 18-year-old China fir shoots in relation to shoot ages and positions within crown

ZHANG Xiao-Quan, XU De-Ying (Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

**Abstract:** Stable and dynamic light responses for net photosynthetic rate of 18-year-old China fir shoots with different age and position within the tree crown were measured under optimum temperature ( $30 \pm 1 \text{ C}$ ) and humidity ( $70\% \pm 5\%$ ) for photosynthesis and normal ambient  $\text{CO}_2$  ( $350 \pm 10 \times 10^{-6} \text{ V/V}$ ). Results showed that  $P_n$ , photosynthetic saturated light intensity ( $PSLI$ ) and light compensation point ( $LCP$ ) of shoots decreased from upper crown through mid-crown to lower-crown while apparent photo utilization efficiency ( $\alpha$ ) increased. With the aging of shoots,  $P_n$ ,  $PSLI$  and  $LCP$  also decreased while  $\alpha$  increased too. After a certain period of darkness treatment, a photo induction process was required to get maximum  $P_n$ . However the length of induction period depended on sudden light intensity, shoot age and position within the tree crown. The higher the sudden light intensity, the longer the induction period. The induction period of shoots at lower crown was shorter than mid-crown, and that of current shoots was longer than 1-year-old shoots. It is suggested that different stable and dynamic responses between different positions were related to micro-light environment which shoots acclimated in a long term, while the differences between different shoot ages were associated not only to physiological activities of shoots but also resulted from acclimated micro-light environment.

**Key words:** China fir; net photosynthetic rate; light response; photo-induction

文章编号: 1000-0933(2001)03-0409-06 中图分类号: Q93/94 文献标识码: A

光是植物进行光合作用的能源, 也是对植物光合机构最重要的和影响最大的环境因素<sup>[1]</sup>。尽管对杉木 (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.) 针叶光合作用对光的依赖关系已有许多研究<sup>[2~8]</sup>, 并涉及到不

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(编号: 39770596)和国家林业局森林生态环境重点实验室资助课题

收稿日期: 1999-01-20; 修订日期: 1999-06-23

作者简介: 张小全(1965年), 男, 重庆南川人, 博士, 副研究员。主要从事树木生理生态研究。

同叶位<sup>[4,5]</sup>和针叶年龄<sup>[4,6]</sup>①的个别比较研究。但均为稳态光照条件下的光响应,且多数测定是在不同的环境温度和湿度下进行,难以进行系统的比较。本文根据测定的光合作用最适温度和适宜湿度范围,系统研究了最适温度范围(30±10℃)、适宜湿度(70%±5%)和正常大气CO<sub>2</sub>浓度(350±10×10<sup>-6</sup>)条件下,18年生杉木不同部位和叶龄针叶的光响应特征(稳态响应)及净光合速率对猝发性高光强的响应(动态响应)。

## 1 试验地概况与研究方法

### 1.1 试验地概况

研究林分位于江西省分宜市亚热带林业实验中心年珠实验林场,地理位置114°33′47″E,27°34′41″N,属罗霄山脉北端武功山支脉,是杉木分布的中带中部产区。地带性植被为常绿阔叶混交林。气候属亚热带湿润气候区,四季分明,气候温和,日照充足,雨量充沛。年均气温16.8℃,极端最高温39.9℃,极端最低温-8.3℃,年积温5355℃;年降水量1590mm,年蒸发量1504mm;年均日照1657h;太阳辐射年总量约487kJ/cm<sup>2</sup>;年均相对湿度80%;无霜期270d。试验样地为杉木人工纯林,林龄18a,地位指数16,株行距2.0m×1.5m,平均胸径13.8cm,平均树高12.6m,平均冠幅2.89m,枝下高7.52m。海拔240~270m,坡向南偏东20°,坡度20°。成土母质为砂页岩,土壤属黄棕壤,土层厚度70~100cm。

### 1.2 野外测定方法

在样地内根据林分平均胸径、平均树高、平均冠幅和冠长,选取1株标准木,将树冠等分为上、中、下3层,在每层向南伸展的侧枝上选择当年生、1年生和2年生(包括2年生以上,以下简称2年生)代表性样枝,以活体针叶小枝为测定单位,测定:①不同光合有效辐射通量密度(PPFD)下不同部位和叶龄针叶的净光合速率( $P_n$ );②不同时间暗处理后, $P_n$ 对不同强度猝发性光照的响应。野外测定于1998年夏季(7月底8月初)进行。根据实际测定,该期间针叶光合作用的最适温度为30℃左右,相对湿度达70%以上后, $P_n$ 对大气相对湿度变化的响应不明显。因此所有测定均是在30±1℃、70%±5%相对湿度和正常大气CO<sub>2</sub>浓度(指生活环境中的CO<sub>2</sub>浓度,本试验控制在350±10×10<sup>-6</sup>V/V)条件下进行。在整个生长季雨量充沛,未发生土壤水分亏缺,因此可以认为土壤水分供应充足。

所用仪器为LiCor-6200光合测定系统,但对其4L叶室进行了改装,通过水循环和温控器来稳定叶室内气温。光合有效辐射通量密度(PPFD)通过遮盖不同厚度白色沙布的方法来调节,当太阳PPFD不足时,用400W镝灯作为辅助光源。

杉木针叶为披针形片状体,且单面有气孔,故小枝光合针叶面积可采用复印称重法测定,即将测定枝上的针叶全部剪下,用透明胶带粘贴于复印纸上复印,将复印出的针叶剪下称重,根据单位复印纸的重量计算测定枝上的叶面积。

## 2 结果与分析

### 2.1 稳态光响应特性

已有许多经验方程可用于描述光合速率对光的依赖关系<sup>[9]</sup>。将实测的不同部位和不同叶龄针叶净光合速率( $P_n$ )对光合有效辐射通量密度(PPFD)依赖关系,用最小二乘法采用下述经验方程进行拟合<sup>[10]</sup>:

$$P_n = P_{\max}(1 - C_0 e^{-\alpha PPFD/P_{\max}}) \quad (1)$$

式中 $P_{\max}$ 代表最大净光合速率, $\alpha$ 为表观量子效率, $C_0$ 为一度量弱光下净光合速率趋近于零的指标。通过适合性检验,方程拟合效果良好,则可用下式计算光补偿点(LCP):

$$LCP = P_{\max} \ln(C_0) / \alpha \quad (2)$$

拟合参数及光响应特性列于表1。不同部位和叶龄针叶光响应曲线比较如图1。不同部位和叶龄针叶光响应特性具有明显差异(表2)。随叶龄增加, $P_n$ 降低,饱和光强(PSLI)和光补偿点(LCP)下降而 $\alpha$ 增加。从树冠上部至中部到树冠下部,针叶 $P_n$ 、PSLI和LCP呈下降趋势,而 $\alpha$ 呈增加趋势,尤其是下部针叶与中

部和上部之间的差异较大(表 1、图 1)。

## 2.2 净光合速率对猝发性连续强光照的动态响应

**2.2.1 响应过程** 图 2 表明,经充分暗处理(7h)后的杉木针叶,在猝发性连续强光照下,其净光合速率的增加存在时滞性。在最初数秒钟内, $P_n$  跃升至  $0\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  左右,约经 1min 左右的缓慢增加后迅速上升,经一定时间后增加速度减慢,约在光强增加 10min 后稳定下来,整个响应过程呈 S 形曲线。说明尽管杉木针叶在近饱和光强下( $PPFD$  为  $1000\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )经充分光诱导,但经一定时间的暗处理后,光诱导状态已部分或全部丧失,因此在猝发性连续光照下需要一个光诱导过程。暗处理时间越长,光诱导状态越低,在强光下所需的光诱导时间越长,如经 1min 暗处理的针叶只需 1min 就可达到相应光强下的最大  $P_n$  (充分光诱导,图 2)。同时猝发性光强强度越大,所需光诱导时间越长。如经 30min 暗处理的中部当年生针叶,在  $200$ 、 $550$  和  $1000\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$   $PPFD$  下分别约需 5、10 和 15min 时间才能接近相应  $PPFD$  下的最大净光合速率(图 3)。

表 1 18 年生杉木不同部位和叶龄针叶光响应曲线拟合参数及光合特性

Table 1 Photosynthetic characteristics and fitted parameters for light responses of net photosynthetic rate for different age of shoots at different positions within China fir crown

部位 Position within tree crown	叶龄 Shoot age (a)	$P_{\max}$ ( $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	$\alpha$	$C_0$	相关系数 $R$	$PSLI^{\text{①}}$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	$LCP^{\text{②}}$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )
上部 Upper Crown	0(current) 1 2	8.1985 5.7703 4.4921	0.0282 0.0318 0.0311	1.0812 1.0905 1.0702	0.9961 0.9960 0.9956	1800 800 800	22.70 16.07 9.80
中部 Middle crown	0 1 2	7.0062 5.2746 4.4255	0.0293 0.0330 0.0383	1.1045 1.0849 1.0721	0.9860 0.9914 0.9945	1200 800 800	23.77 13.02 8.04
下部 Lower crown	0 1 2	4.4407 4.0466 3.3069	0.0349 0.0418 0.0458	1.1005 1.0977 1.0656	0.9836 0.9974 0.9906	800 500 500	12.18 9.20 4.59

① 根据实测数据点的走势估计 Estimated by the trend of measured data points; ② 通过(2)式计算而来 Calculated by equation; (2)大气湿度:  $70\% \pm 5\%$ ,  $\text{CO}_2$  浓度:  $350 \pm 10 \times 10^{-6} \text{V/V}$ , 温度:  $30 \pm 1 \text{C}$ ;  $70\% \pm 5\%$  relative humidity,  $350 \pm 10 \times 10^{-6} \text{CO}_2$ , temperature  $30 \pm 1 \text{C}$ 。

**2.2.2 不同部位针叶的响应** 尽管中部和下部针叶的光合诱导过程相似,但达到相应光强下的最大净光合速率所需时间有明显差异。经 30min 暗处理的中部当年生针叶,在  $200$ 、 $550$  和  $1000\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$   $PPFD$  下分别约需 5、10 和 15min 时间才能获得相应  $PPFD$  下的充分光诱导。而相同处理下的下部当年生针叶,所需时间要短得多,分别约为 4、6 和 8min 左右(图 3-A~C)。从实测针叶所处的光环境看,中部当年生针叶处于树冠中部外围枝条的顶端,一天中大部分时间可接受太阳直射辐射,仅在早晨和下午 15:00 时以后才有可能被相邻树冠遮挡。下部当年生针叶,尽管也处于下部枝条的顶部,但由于 18 年生杉木树冠高大,下部针叶在一天中几乎均处于被其它枝叶或其它树冠部分遮挡。仅在中午可接受相对较长时间的太阳直射辐射,在大部分时间中,其直射辐射的来源主要靠短期光斑。因此下部针叶对猝发性高  $PPFD$  的快速响应可能是适应其所处光环境的结果。

**2.2.3 不同叶龄针叶的响应** 杉木不同叶龄针叶净光合速率对突发性高光强的响应不同,主要表现在到达相应最大净光合速率所需的时间上,经 30min 暗处理后,在猝发性  $200$ 、 $550$  和  $1000\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$   $PPFD$  下,下部 1 年生针叶约需 2、3、4min 时间就可接近相应光强下的最大  $P_n$  值,小于下部当年生针叶的 4、6、8min(图 3A~C)。这种差异可能与针叶对所处光环境的适应有关。一方面,相对于当年生针叶而言,1 年生针叶处于树冠更里层,所处的辐射微环境更差。另一方面,1 年生针叶在低光环境中适应了更长的时间,因而对辐射的响应调节能力。

表2 不同部位和叶龄针叶  $P_{max}$ 、 $\alpha$ 、 $LCP$ 、 $PSLI$  方差分析表Table 2 Variance analyses of  $P_{max}$ 、 $\alpha$ 、 $LCP$  and  $PSLI$  for 3 age classes of shoots at 3 positions within crown

自变量 Independent	因变量 Dependent	自由度 df	均方 MS	误差项自由度 df error	误差项均方 MS error	F 值* F-value
部位 Position within crown		2	9.5634	4	0.7985	11.9773**
年龄 Shoot age	$P_{max}$	2	7.4848	4	0.7985	9.3740**
部位×年龄 Position×age		4	0.7985	18	0.4293	1.8598
部位 Position within crown		2	2.4821	4	0.1523	16.2927**
年龄 Shoot age	$\alpha$	2	1.9284	4	0.1523	12.6586**
部位×年龄 Position×age		4	0.1523	18	0.1614	0.9438
部位 Position within crown		2	1.0965	4	0.2018	5.4345*
年龄 Shoot age	$LCP$	2	4.7738	4	0.2018	23.6603***
部位×年龄 Position×age		4	0.2018	18	0.0622	3.2438**
部位 Position within crown		2	94.0370	4	4.5926	20.4758***
年龄 Shoot age	$PSLI$	2	98.2593	4	4.5926	21.3952***
部位×年龄 Position×age		4	4.5926	18	9.4074	0.4882

\*  $F_{0.10}(2,4)=4.32$ ,  $F_{0.05}(2,4)=6.94$ ,  $F_{0.01}(2,4)=18.0$ ,  $F_{0.10}(4,18)=2.29$ ,  $F_{0.05}(4,18)=2.93$ ,  $F_{0.01}(4,18)=7.458$

### 3 讨论

(1) 从当年生到2年生、从上部到下部针叶  $P_n$ 、 $LCP$  和  $PSLI$  下降而2增加,表明针叶对强光的利用能力减弱而对弱光的利用能力增强。不同部位  $P_n$  的差异,与郭继善<sup>[4]</sup>和肖文发<sup>①</sup>对不同叶位的测定结果相似。不同部位之间的差异是针叶长期适应所处光环境的结果<sup>[11]</sup>。18年生杉木具有较大的冠长和冠径,不同部位针叶所处的光环境不同。通常上部针叶光照条件优于中部,而下部针叶长期处于被遮荫状态,一天中很少时间能获得较高的辐射。

(2) 一些测定表明,2年生针叶净光合速率最大<sup>[4,6]</sup>,值得商榷。叶片光合能力在叶片成熟的短期内达到最大后逐渐降低<sup>[11~13]</sup>,这是不争的事实,本文和其它一些对杉木针叶的测定<sup>[5]①</sup>均证明了这一点。不同年龄针叶的差异除与生理活性有关<sup>[11~13]</sup>,还可能与不同年龄针叶所处的光环境有关。因为当年生一般处于树冠外层或枝顶端,能受到充分的光照,而老叶特别是2年生针叶常处于树冠里层,光环境差。

(3) 经暗处理后的针叶,在猝发性光照下需要一定的光诱导期。植物光合作用的这种动态响应过程与1,5-二磷酸核酮糖羧化氧化酶(RuBisCO)的活性和1,5-二磷酸核酮糖(RuBP)再生限制以及气孔导度等有关。根据实际测定,气孔导度对猝发性光照的响应过程与净光合速率相似,但响应要慢得多,即需更长的诱导期。在光诱导的最初1~2min内光合速率受RuBP再生限制<sup>[15]</sup>,开始诱导约1min后针叶光合能力的增强与

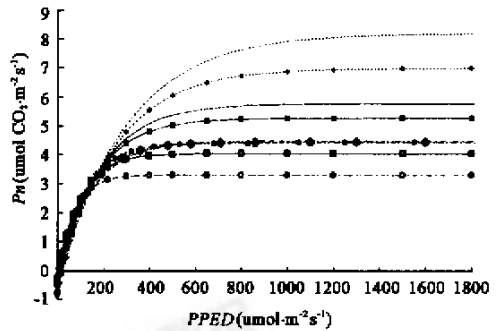


图1 不同部位和叶龄针叶光响应曲线比较

Fig. 1 Comparisons of PPFD responses of  $P_n$  for shoots with different ages at different positions within crown

- ..... 上部当年生 current shoot at upper crown
- ...◆... 中部当年生 current shoot at middle crown
- 上部1年生 1-year-old shoot at upper crown
- 中部1年生 1-year-old shoot at middle crown
- 上部2年生 2-year-old shoot at upper crown
- 中部2年生 2-year-old shoot at middle crown
- ◆· 下部当年生 current shoot at lower crown
- 下部1年生 1-year-old shoot at lower crown
- 下部2年生 2-year-old shoot at lower crown

### 万方数据

① 肖文发. 杉木人工林冠层光合生产力的模拟研究. 博士学位论文, 1994, 63~73.

RuBisCO 活性增加密切相关<sup>[15,16]</sup>。RuBisCO 活性的光调节是一个极其复杂的过程,涉及到一系列激活活性和抑制剂<sup>[17]</sup>。光诱导期的存在无疑提醒人们在进行暗呼吸和光合作用的测定时,必须充分考虑光合诱导过程。即在测定暗呼吸后需经充分光诱导后才能进行光合作用的测定,反之亦然。否则就会造成测定误差。

(4) 光诱导期长短因暗处理时间和猝发性光照强度而异。猝发性光强越大,所需的光诱导时间也越长。Chen 和 Klinka<sup>[18]</sup>对 (*Pseudotsuga menziesii*) 苗木的测定也得出相似的结论。低光或暗处理时间越长,达到充分光诱导所需的时间越长。许多研究均证实了暗处理(或低光)时间长短对光合诱导过程有明显影响。如大豆的研究表明,5min 低光强后的光合诱导过程明显慢于 30s 的低光强<sup>[19]</sup>。White 和 Teskey<sup>[20]</sup>对火炬松 (*Pinus taeda* L.) 的研究表明,分别遮荫(200  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 5、15、30min 后光强增加到 800  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,光合速率需要经过 1.7、6.5 和 13.3min 后才能达到其相应饱和光合速率的 95%。

(5) 叶片在植物冠层中的不同位置使其所处的光环境不同,长期适应的结果不但使其对光照的稳态响应产生差异,而且对动态光照的响应也不同。对不同叶位的研究表明,阳生叶和阴生叶也具有不同的光合诱导过程。阴生叶在低光强下较阳生叶能保持较高的光合诱导状态。阴生叶通过一系列的闪烁光斑就能达到充分诱导,而阳生叶则需要一定时间的连续光照才能完成光合诱导<sup>[21]</sup>。Chen 和 Klinka<sup>[18]</sup>及 Poorter 和 Oberauer<sup>[22]</sup>的研究也表明,生长在林下的植物所需的光合诱导时间比生长于空旷地的同一种植物要短。

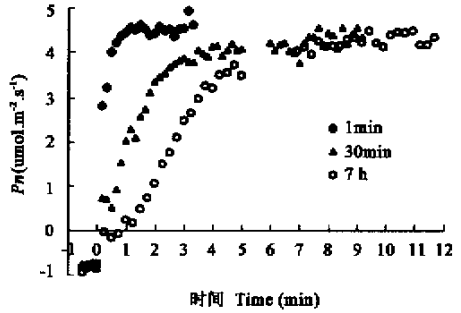


图 2 下部当年生针叶对猝发性连续光照的响应 (0min 时  $PPFD$  突然增加至  $1000\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 图例表示暗处理时间,暗处理前针叶均达到充分光合诱导,每 10s 或 15s 测定一次  $P_n$ )

Fig. 2 Response of net photosynthetic rate ( $P_n$ ) of China fir current shoots at lower-crown when  $PPFD$  change suddenly from darkness to  $1000\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  at 0 min. Legend shows the duration of darkness treatment.  $P_n$  was measured every 10s or 15s. Shoots were fully induced before darkness treatment.

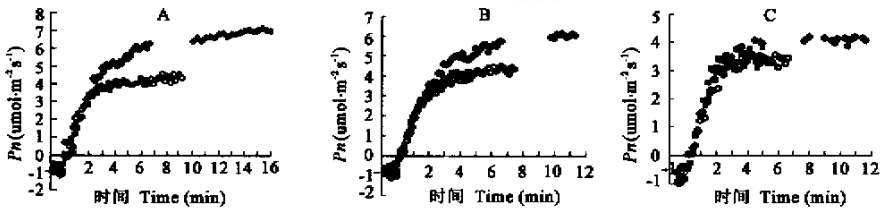


图 3 不同部位和叶龄针叶净光合速率 ( $P_n$ ) 对猝发性连续强光的响应 (0min  $PPFD$  突然增加, 针叶均在  $1000\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$   $PPFD$  下充分诱导后经 30min 暗处理, 每 10s 测定 1 次  $P_n$ )

Fig. 3 Responses of net photosynthetic rate ( $P_n$ ) of China fir shoots with different ages at different positions within crown when  $PPFD$  changes from darkness to sudden high light starting at 0min.  $P_n$  was measured every 10s. Shoots were fully induced under  $PPFD$  of  $1000\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  followed by 30min darkness

◇ 中部当年生 current shoot at mid-crown A.  $PPFD 1000\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$

○ 下部当年生 current shoot at lower-crown B.  $PPFD 550\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$

■ 下部 1 年生 1-year-old shoot at lower-crown C.  $PPFD 200\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$

## 参考文献

- [1] 沈允钢, 许大全. 植物生理与分子生物学, XVIII 光合机构对环境的响应与适应. 北京: 科学出版社, 1992. 225~235.
- [2] 李竹林. 利用放射性<sup>14</sup>C 研究杉木的光合作用. 杉木人工林生态学研究论文集, 1980, 114~120.
- [3] 俞新妥. 不同种源杉木光合性状的比较研究. 福建林学院学报, 1989, 9(3): 223~237.
- [4] 郭继善. 利用<sup>14</sup>CO<sub>2</sub> 研究杉木的光合特性. 南京林业大学学报, 1992, 16(4): 86~89.
- [5] 吴立勋, 徐世凤. 杉木、樟树光合特性研究. 湖南林业科技, 1992, (2): 5~10.
- [6] 陈 洪. 杉木幼林若干光合特性的研究. 福建林业科技, 1995, 22(3): 69~72.
- [7] 范少辉, 沈国航, 程仲辉, 等. 不同立地条件不同林龄杉木人工林生理特性的研究, II. 光合特性. 林业科学研究, 1996, 9(mem. ): 60~65.
- [8] 张小全, 徐德应, 赵茂胜, 等. CO<sub>2</sub> 增长对杉木中龄林针叶光合生理生态的影响. 生态学报, 2000, 20(3): 390~396.
- [9] 索恩利(Thornley) J H M. 1976. 王天铎译. 植物生理的数学模型. 北京: 科学出版社, 1983.
- [10] Bassman J B and Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa* × *P. Deltoides* clone. *Tree Physiol.*, 1991, 8: 145~149.
- [11] 苟辉民. 植物生理学. 北京: 北京农业大学出版社, 1994.
- [12] 龚 垒. 树木的光合作用与物质生产. 北京: 北京科学技术出版社, 1989.
- [13] Larcher, W. 李 博, 等译. 植物生理生态学. 北京: 科学出版社, 1980.
- [14] Kirschbaum M U F and Pearcy R W. Gas exchange analysis of the relative importance of stomatal and biochemical factors in photosynthetic induction in *Alcasia macrorriza*. *Plant Physiol.*, 1988, 86, 782~785.
- [15] Seemann J R, Kirschbaum M U F, Sharkey T D, et al. Regulation of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase activity in *Alocasia macrorriza* in response to step changes in irradiance. *Plant Physiol.*, 1988, 99: 227~234.
- [16] Woodrow I E and Mott K A. Rate limitation of non-steady-state photosynthesis by ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase in spinach. *Aust. J. Plant Physiol.*, 1989, 16: 487~500.
- [17] Portis A R. Regulation of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase oxygenase activity. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1992, 43: 415~437.
- [18] Chen H H and Klinka K. Light availability and photosynthesis of *Pseudotsuga menziesii* seedlings grown in the open and in the forest understory. *Tree Physiol.*, 1997, 17: 23~29.
- [19] Pearcy R W, Chazdon R L, Gross L J, et al. Photosynthetic utilization of sunflecks: a temporally patchy resource on a time scale of seconds to minutes. In: M. M. Cald and R. W. Pearcy, eds. *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants: ecophysiological process above- and below-ground*. Academic Press, Inc., 1994.
- [20] Whitehead D and Teskey R O. Dynamic response of stomata to changing irradiance in loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *Tree Physiol.*, 1995, 15: 245~251.
- [21] Kupper M, Timms H, Orth F, et al. Effects of light environment and successional status on lightfleck use by understory trees of temperate and tropical forests. *Tree Physiol.*, 1996, 16: 69~80.
- [22] Poorter L and Oberbauer S. Photosynthetic induction responses of two rain forest tree species in relation to light environment. *Oecologia*, 1993, 96: 193~199.