

适度高温胁迫对亚热带森林 3 种建群树种 幼树光合作用的影响

孙谷畴,曾小平,刘晓静,赵 平*

(中国科学院华南植物园,广州 510650)

摘要 利用 Licor-6400 光合作用测定系统和叶室荧光仪 (Licor-6400LCF) 测定适度高温 (42℃) 胁迫下阳生树种荷木 (*Schima superba*)、耐荫树种黄果厚壳桂 (*Cryptocarya concinna*) 和中生性树种红锥 (*Castanopsis hystrix*) 在全日光和遮阴 (20% 全日光) 生长下的叶片光合速率和叶绿素 a 荧光。适度高温胁迫引起全日光和遮阴叶片 PSII 原初最大光化量子产率 (F_v/F_m) 降低,反映适度高温胁迫引起 PSII 功能的部分抑制。其中适度高温对阴生树种黄果厚壳桂和遮阴下生长叶片的 PSII 抑制较阳生树种荷木在全日光下生长的叶片大。除在全日光下生长的黄果壳桂外,适度高温胁迫能增高全日光或遮阴下生长的荷木和红锥叶片的光合速率。同时亦表现较高的耐高光强抑制的能力。适度高温胁迫降低全日光下生长荷木和红锥叶片的 PSII 量子产率 (Φ_{PSII}),但对具有低 Φ_{PSII} 的阴生树种黄果厚壳桂或在遮阴下生长的阳生树种荷木或中生性树种红锥叶片则影响较小。适度高温胁迫引起生长在全日光下的阳生树种荷木或中生性树种红锥叶片的 CO_2 同化量子需要量降低,但甚少影响阴生树种黄果厚壳桂或遮阴下生长叶片 CO_2 同化量子需要量。适度高温对亚热带森林建群种幼树光合作用的影响依赖于植物种类和叶类型 (阳生和阴生叶)。

关键词 适度高温胁迫;亚热带阳生和阴生树种;光合作用

文章编号:1000-0933 (2007)04-1283-09 中图分类号:Q948 文献标识码:A

Effects of moderate high-temperature stress on photosynthesis in saplings of the three dominant tree species of subtropical forest

SUN Gu-Chou, ZENG Xiao-Ping, LIU Xiao-Jing, ZHAO Ping*

South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (4) 1283 ~ 1291.

Abstract Photosynthetic rates and chlorophyll a fluorescence were measured with a photosynthetic measurement system (Li-Cor 6400) and leaf chamber fluorometer (Li-Cor6400 LCF) in leaves of saplings of the sun-adapted species (*Schima superba*), shade-adapted species (*Cryptocarya concinna*) and the mesophytic plant (*Castanopsis hystrix*) during the exposition to moderate high-temperature stress (42℃). The results showed that moderate high-temperature stress led to a decrease in F_v/F_m , namely the primary photochemical quantum efficiency, indicating that moderate high-temperature stress causes a partial inhibition of PSII. It also showed that such an effect was more severe in the shade plant *C. concinna* than in the sun-adapted species *S. superba*. Nevertheless, except for the sun-grown leaves of *C. concinna*, the moderate high-

基金项目 国家自然科学基金杰出青年科学基金资助项目 (30428022);中国科学院知识创新工程资助项目 (KSCX2-SW-133)

收稿日期 2006-04-10;修订日期 2006-11-28

作者简介 孙谷畴 (1938 ~) 广东中山人, 硕士, 研究员, 主要从事植物光合与生态生理研究. E-mail: sguchou@21cn.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaoping@scib.ac.cn

Foundation item The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30428022); Knowledge Innovation Program of Chinese Academy of Sciences (No. KSCX2-SW-133)

Received date 2006-04-10; **Accepted date** 2006-11-28

Biography SUN Gu-Chou, Master, Professor, mainly engaged in plant photosynthesis and eco-physiology. E-mail: sguchou@21cn.com

temperature stress increased the photosynthetic rate of leaves at high light intensity. Simultaneously, less photo-inhibition was found to occur under high-light intensity, suggesting that the capacity of resistant-photoinhibition was stimulated by moderate high-temperature stress. The quantum yield of PSII (Φ_{PSII}) decreased in sun-grown leaves of *S. superba* and *C. hystrix*, but did not significantly change in leaves of the shade plant *C. concinna* and shade-grown leaves of sun plant *S. superba* or the mesophytic plant *C. hystrix* because they had already a very low Φ_{PSII} under this condition. Moderate high-temperature stress led to a decrease in Φ_{PSII}/Φ_{CO_2} ratios, an estimate of the quantum requirement, in the sun plant *S. superba* and the mesophytic plant *C. hystrix*, since they were associated with a lower fraction of excitation energy dissipated. However, no significant changes were found in shade plant *C. concinna* and in shade-grown leaves of the other examined plants. The effects of moderate high-temperature (42°C) on photosynthesis depends on species and leaf type (sun and shade leaves) of the saplings of subtropical broad-leaf trees.

Key words : moderate high-temperature stress ; sun and shade saplings of subtropical trees ; photosynthesis

全球气候变化引起全球范围平均气温持续增高的趋向备受人们广泛的关注^[1],近年来我国和世界各地一样,气温亦见升高。预计 2020 至 2030 年我国平均气温将较现在上升 1.7°C,至 2050 年则增高 2.2°C^[2]。通常温度升高有利于增高叶片光合速率和增加植物生长。一般植物在气温 30°C 时具有最高的光合速率,但因不同植物种类而异。光合作用的最适温度依赖于前期植物生长的温度^[3]。当温度超过最适温度则引起光合作用抑制和生长降低^[4]。高温对植物的影响是多方面的,从抑制植物细胞器和细胞的功能,如降低光合器的光能利用、降低光系统 II 和 CO₂ 羧化酶活性^[5-8]到抑制植物生长和降低产量^[9]。Lobell 和 Asner^[9]曾估计在北美生长季平均气温增高 1°C,作物产量降低 17%,温度升高对植物生态环境和农业产量都有显著的影响。高光强和高温对光合作用的抑制尤为显著,且短期内难以恢复^[10]。高温降低 Rubisco 酶的活性被认为是叶片光合作用降低的主要因素^[11]。因为 CO₂ 羧化作用是光合作用的下游,CO₂ 羧化作用的降低引起上游的光化学过程下调和吸收光能的重新分配,吸收的过刺激能以热或其它方式耗散,以免过剩能量的积累引起光系统 II 受损。光合作用的降低表现一种防护的机制,在高温下光呼吸增高和 Mehler 途经增强亦能分流过剩光合电子的能量^[12]。亦有报道证明高温胁迫能直接增强囊体膜的耐高温能力和对热的驯化。根据全球气候变化模型判断全球气温将持续升高^[1],温带和亚热带植物将经常面临高温胁迫。虽然并不经常出现 45°C 高温和使 PSII 造成有害影响^[13]。但 Bukhov 等^[14]曾证明,适度高温 ($T=35\sim45^{\circ}\text{C}$) 的确引起类囊体膜明显的泄漏和诱导环式电子传递,使得过多能量消耗于循环式磷酸化作用,而引起光合速率的降低。Wise^[15]认为适度高温的热胁迫对叶片光合功能的影响主要表现在降低二磷酸核酮糖 (RuBP) 的再生和电子传递速率上,但适度高温胁迫对光合作用动力学过程的影响仍有待更多的研究工作。

在华南地区,夏季持续高温和高光辐射足以对当地植物光合作用造成明显的抑制和损害^[16]。但亚热带季风常绿阔叶林种类繁多,不同植物种类生长在不同的光条件下。一些先锋阳生树种具有低的耐阴性,其幼树只能在开阔地或林窗空地上生长,足够的光强是其生长的必要条件;而一些耐阴树种如黄果壳桂 (*Cryptocarya concinna*) 则能生长在较遮阴的林下,它们具有不同的个体或种群的生态学特性。适度高温结合不同的光辐射对其影响如何?不同亚热带林建群种对适度高温和光辐射的响应有何不同?它们如何适应适度高温环境?这对于它们的生长和生存极为重要。但这方面工作尚少见报道。研究适度高温对不同植物光合作用的影响将有助于为进一步阐明大气气温升高对亚热带林植物生长的影响提供广泛的实验依据。

1 材料与方法

1.1 材料

荷木 (*Schima superba*)、红锥 (*Castanopsis hystrix*) 和黄果厚壳桂 (*Cryptocarya concinna*) 幼树高 30cm。植物生长在盛有田土的塑料盆中,一般田间管理。隔天浇水至田间持水量,并隔周浇灌 1/2 Hongland 溶液。试验开始时,一组对照植物生长在全日光照的透明生长箱,调节昼夜温度 30°C/25°C,日平均光强 800~1000

$\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$,空气 CO_2 浓度 $364 \mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1}$,空气相对湿度 70% ~ 85% (对照 I) 。另一组对照植物株生长在利用黑色塑料网遮光的生长箱 ,日光强为日平均全日光强 20% ,调节昼夜温度与对照 I 相同。处理植物分别生长在全日光 (处理 I) 和 20% 全日光强 (处理 II) ,昼夜温度均调节至 $42^\circ\text{C}/35^\circ\text{C}$ 。两个对照组和两个处理组的幼树共 36 株 ,分别 3 次重复 ,每一重复 3 株。植株在对照和处理下生长 4d。

1.2 叶片光合速率和叶绿素 a 荧光参数的测定

利用 Licor-6400 光合测定仪及叶室荧光仪 (Licor-6400LCF ,Licor Lincoln , NE) 同时测定叶片光合速率和叶绿素 a 荧光参数。4 ~ 5 片成熟叶片在黑暗下适应 30min ,在低光下测定光系统 II (PSII) 反应中心开启时的最小荧光产率 (F_0) ,利用 0.8s 的 $6000 \mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 闪光诱导 PSII 反应中心暂时关闭 ,记录此时最大荧光产率 (F_m) ,并得出 PSII 原初光化反应最大量子产率 (F_v/F_m) 。以 $5000 \mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 光化光照射叶片 ,记录稳态荧光 (F_s) ,在关闭光化光后利用红外光 ($6 \sim 7 \mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 照射叶片 ,记录最小荧光产率 (F_0') 。

测定叶片光合速率时叶片先经光活化 ,首先从光强 $2000 \mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 开始测定 ,然后逐步降低光强至零 ,测定不同光强下叶片光合速率。每次变换光强须待光合速率达到相对稳定时才开始记录。叶室 CO_2 浓度 $425 \mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1}$,温度 25°C ,并测定在暗下的 CO_2 释放速率 (R_n) 。

1.3 计算

根据测定的 F_0 和 F_m 得出在暗下开启的 PSII 反应中心量子产率 $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ 。根据 Genty 等^[7] 计算光系统 II 电子传递量子产率 , $\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_s)/F_m'$ 。 Φ_{CO_2} 表示在正常空气的光呼吸状况下 ($Q_1\% \text{O}_2 + 425 \mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1}$) 同化 CO_2 的表观量子产率。通过吸收光辐射 PFD 除以 CO_2 同化量则得同化 CO_2 的表观量子产率。 $\Phi_{\text{CO}_2} = (P_n + R_d)/\text{吸收 } PFD$ 。 P_n 为净光合速率 , R_d 为光下线粒体呼吸速率 ,假定 PSI 和 PSII 吸收相等光量子能量 ,则达到 PSII 反应中心的能量为吸收能量的 0.5 ,PSII 吸收的能量效率为 0.85 ,则吸收的 $PFD = PFD \times 0.5 \times 0.85$ ^[8] 。根据 Atkin 等^[9] 在光下光抑制线粒体呼吸速率的平均抑制率为 60% ,即光下线粒体呼吸速率 $R_d = 0.4R_n$ 。 R_n 为暗呼吸速率 , $\Phi_{\text{PSII}}/\Phi_{\text{CO}_2}$ 为 (传递电子 e - 数/PSII 吸收量子数)/ (CO_2 固定量/叶片吸收量子数) ,即同化 CO_2 的相对量子需要量。假定光合作用同化 1 个 CO_2 分子需要利用 4 个电子 ,则植物吸收的激发能利用于光呼吸的能量耗散率 (P_{diss}) = $[ETR - 4 \times (P_n + R_d)]/ETR$ ^[20] 。式中 ETR 为 PSII 表观电子传递速率。

1.4 统计分析

文中数据 6 ~ 8 个重复测定的平均值。利用 SPSS 统计软件 (SPSS Inc. Chicago , IL , USA) 进行变量 (ANOVA) 分析 ,所有数据通过最小显著性检验 (LSD) ,最低显著性水准 0.05。

2 结果分析

生长在全日光和遮阴下植物光合速率对适度高温胁迫的响应

从图 1 可见 ,生长在全日光和 30°C 温度下的荷木 ,其光合速率 (P_n) 随光强增高而增高。在较高光强 ($> 1400 \mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$) P_n 则见降低 ,表现高光强对 P_n 的抑制。而经过适度高温 42°C 胁迫的荷木叶片 ,在较低光强 ($< 600 \mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$) P_n 则较 30°C 下对照叶片略低 ,但在较高光强 ($> 1000 \mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 则较 30°C 下叶片高 13.6% 至 18.5% (图 1a) 。适度高温胁迫能增高在较高光强下的光合速率和耐高光强的能力。生长在遮阴下的荷木叶片有较低光合速率 ,但适度高温胁迫下叶片仍表现光合速率增高和耐高光强的光抑制能力 (图 1d) 。生长在全日光和遮阴下的红锥叶片 ,适度高温胁迫引起相近似的效应 (图 1b 和 e) 。虽然在全日光下生长的适度高温胁迫黄果厚壳桂叶片的光合速率与对照叶片相近似 ($P > 0.05$) ,但生长在遮阴下的叶片经受适度高温胁迫后亦表现增高光合速率和耐强光抑制的能力 (图 1c 和 f) 。

2.2 适度高温胁迫对植物叶片最大的光化效率的影响

适度高温胁迫引起生长在全日光下荷木叶片初始叶绿素 a 荧光产率 F_0 增高 , F_0 较 30°C 下的对照叶片高 ,则 F_v/F_m 较对照叶片降低 5.5% ,表现适度高温胁迫对光系统 II 最大初始光化量子效率的有限的抑制。同

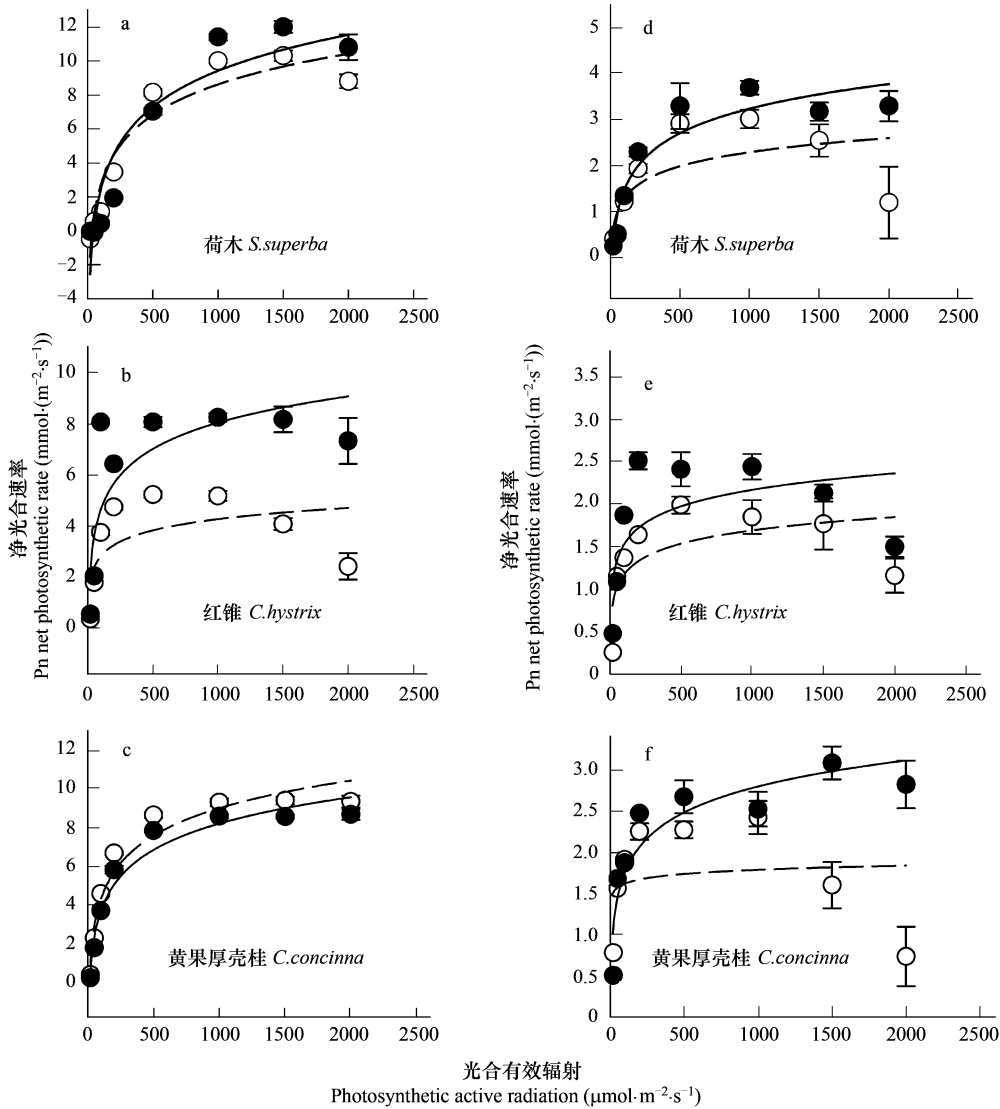


图 1 经 42℃ 适度高温胁迫后 3 种亚热带季风常绿阔叶林树种叶片光合速率对光强的响应

Fig. 1 Responses of photosynthetic rate on irradiance in leaves of 3 species trees from subtropical broad-leaf forest grown under sunlit and shadings
a, b, c 全光照 sunlit; d, e, f 遮荫 shading; ○ 30℃, ● 42℃

样生长在遮阴下的荷木,适度高度胁迫叶片的 F_v/F_m 亦较相应的对照叶片低 3.4%,而适度高温胁迫的红锥和黄果厚壳桂的全日光下生长叶片均表现 F_0 升高和 F_m 明显降低,其 F_v/F_m 分别降低 6.9% 和 5.6%,表明适度高温胁迫亦引起阴生树种黄果厚壳桂或中生性植物红锥叶片 F_v/F_m 的降低。 F_v/F_m 通常作为光抑制的指标。适度高温胁迫引起叶片部分光抑制,适度高温胁迫对生长在全日光下阴生黄果厚壳桂或中生性植物红锥叶片光系统 II 最大初始光化效率的抑制较阳生植物荷木大(图 2)。

2.3 适度高温胁迫对叶片光系统 II 电子传递量子产率的影响

从图 3 可见,在全日光下生长的荷木对照叶片,除在高光强 ($2000\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 下有高的光系统 II 电子传递量子产率 (Φ_{PSII}) 外,在正常光强 ($<1500\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 下 Φ_{PSII} 相对稳定在约 0.5 值,适度高温胁迫的全日光下生长的叶片,在 $>300\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 光强下 Φ_{PSII} 明显降低,反映随着光强增高光系统 II 电子传递量子产率受抑制。通常在正常的对照叶片,大部分光子能量通过光化反应被利用,而少部分以热的形式耗散或以荧光形式发射。高温胁迫引起 Φ_{PSII} 降低,反映吸收的激发能以不同形式耗散或启动交替电子传递链,以保持光合电子流,如光呼吸和 Mehler 途径^[21]耗散过剩激发能。无论生长在 30℃ 下的对照或

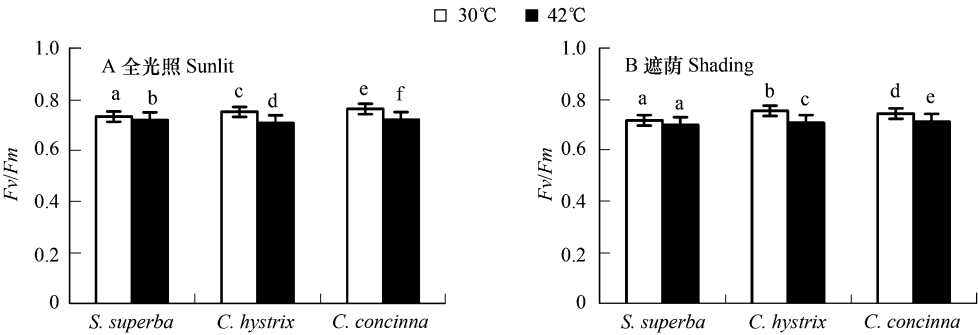


图 2 适度高温胁迫后 3 种亚热带阔叶林叶片的 F_v/F_m

Fig. 2 F_v/F_m in leaves of 3 species of subtropical broad-leaf trees grown under sunlit and shading

A 全光照 (sunlit) ; B 遮荫 (shading) ; □ 30℃ , ■ 42℃

不同字母为显著性差异 ($p < 0.05$) ,垂直短线表示标准误差 Different letters are significantly different ($p < 0.05$) , vertical bars represent standard errors among the treatment

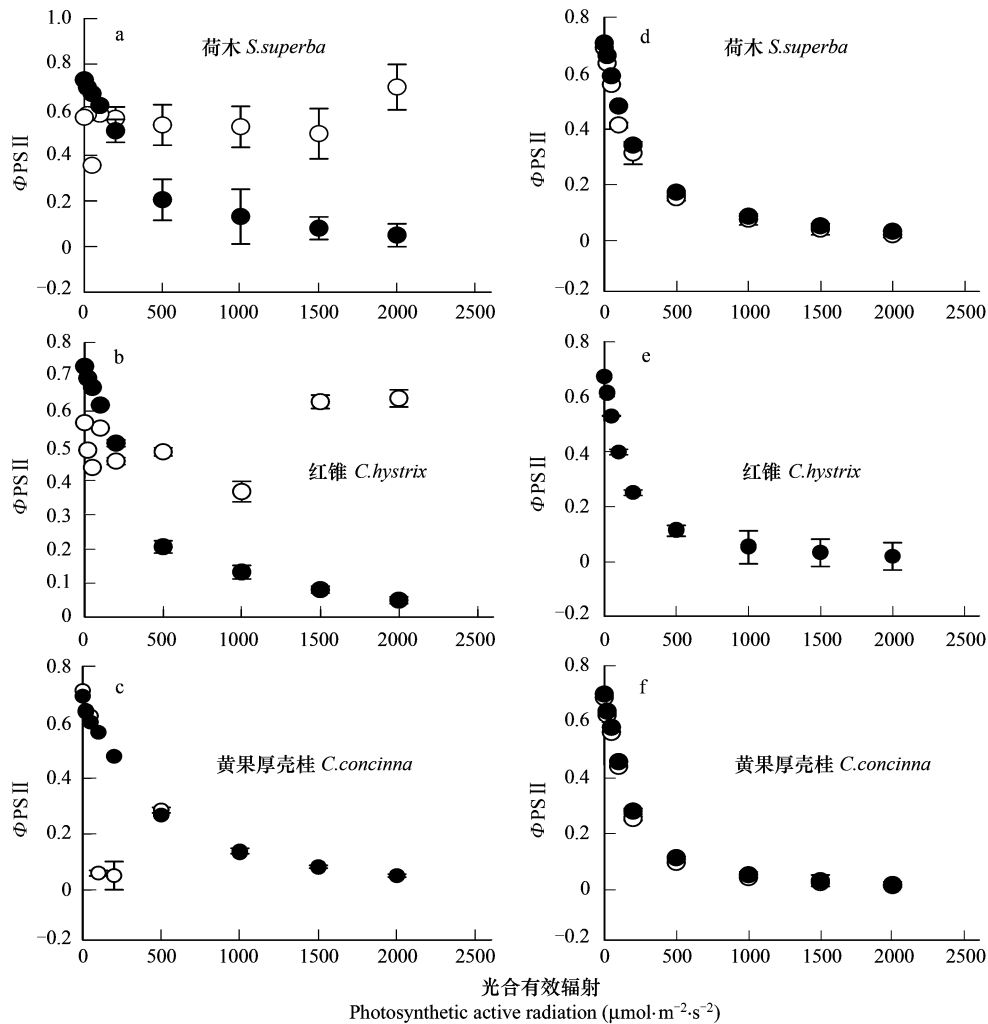


图 3 适度高温胁迫对生长在全光照和遮荫下 3 种亚热带阔叶林叶片 Φ_{PSII} 的影响

Fig. 3 The effects of moderate high-temperature stress on Φ_{PSII} in leaves of 3 species of subtropical broad-leaf tree grown under sunlit and shading condition

a , b , c 全光照 sunlit ; d , e , f 遮荫 shading ; ○ 30℃ , ● 42℃

适度高温胁迫的遮阴荷木叶片,在光强 $>500\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 下 Φ_{PSII} 明显较低,适度高温胁迫没有进一步引起遮阴荷木叶片 Φ_{PSII} 更明显的抑制。生长在全日光和 30°C 下的红锥叶片, Φ_{PSII} 仍维持在约 0.5 值,但适度高温胁迫引起 Φ_{PSII} 明显降低。生长在遮阴下的红锥叶片和生长在全日光或遮阴下的黄果壳桂叶片在较高光强 ($>500\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 下有很低的光系统 II 电子传递量子产率。适度高温胁迫亦没有引起 Φ_{PSII} 的继续降低。结果表明,遮阴或适度高温胁迫都能引起光系统 II 电子传递量子产率降低。光系统 II 吸收的激发能可能通过捕光叶绿素耗散或关闭 PSII 反应中心从而限制电荷分离,也可能启动其它光化反应耗散 PSII 能量^[22],从而降低光系统 II 电子传递量子产率。

2.4 适度高温胁迫下叶片同化 CO₂ 相对量子需要量

从图 4 可见,除在高光强 ($1000 \sim 1500\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 下 $\Phi_{\text{PSII}}/\Phi\text{CO}_2$ 较高外,在全日光和 30°C 下生长的荷木叶片,其同化 CO_2 的量子需要量 $\Phi_{\text{PSII}}/\Phi\text{CO}_2$ 平均值为 20.2 ± 4.5 光子。适度高温胁迫的遮阴荷木叶片在光强 $<500\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 下 $\Phi_{\text{PSII}}/\Phi\text{CO}_2$ 较高,但在光强 $>500\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 中 $\Phi_{\text{PSII}}/\Phi\text{CO}_2$ 平均值保持在 (14.5 ± 1.2) 光子,较在低 O_2 ($Q\%$) 状况下 30°C 的 C_3 植物 CO_2 固定量子需要量 13.6 光子^[23] 高。结果反映在自然光呼吸状况 ($Q1\% \text{O}_2$) 下亚热带建群树种荷木叶片通过光呼吸耗散部分高 PSII 能量。适

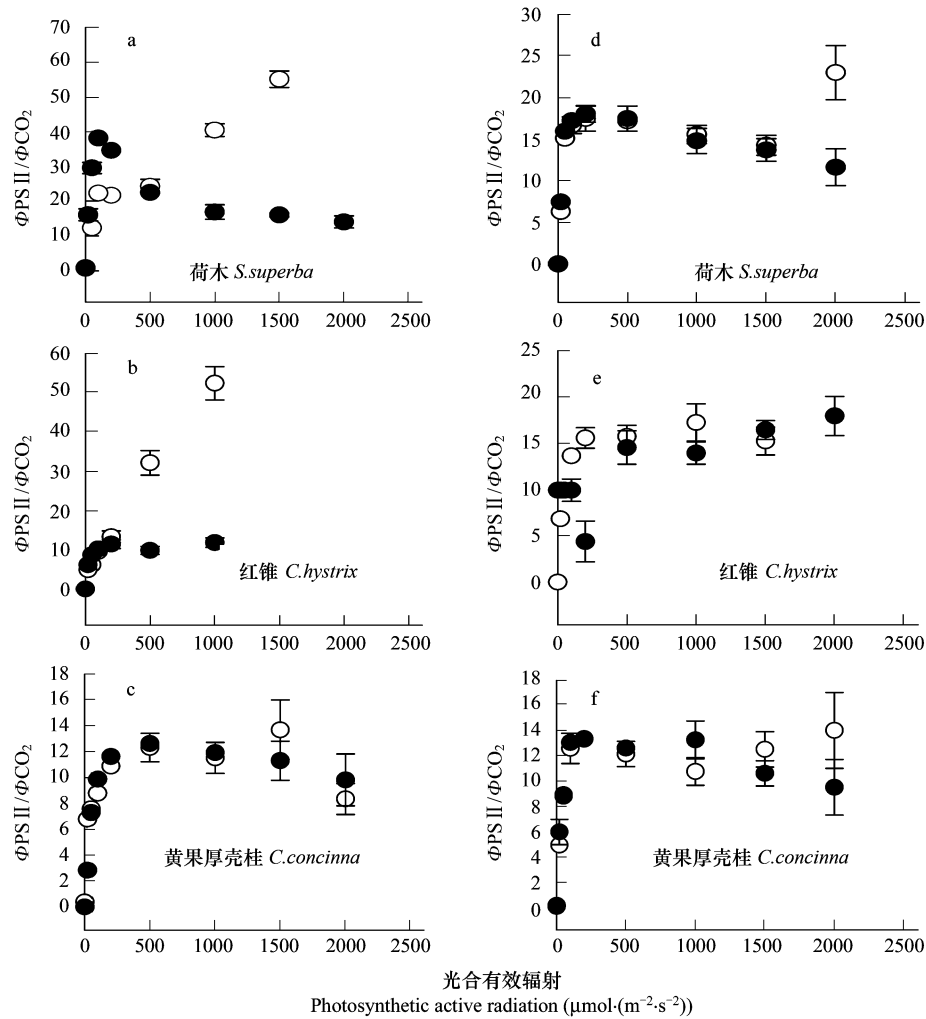


图 4 适度高温胁迫对生长在全光照和遮阴下 3 种亚热带阔叶树叶片 $\Phi_{\text{PSII}}/\Phi\text{CO}_2$ 的影响

Fig. 4 The effect of moderate high-temperature stress on $\Phi_{\text{PSII}}/\Phi\text{CO}_2$ in leaves of 3 species of subtropical broad-leaf tree grown under sunlit and shading condition

a, b, c 全光照 sunlit ; d, e, f 遮阴 shading ; ○ 30℃ , ● 42℃

度高温胁迫下叶片较对照叶片有较低的 CO_2 同化量子需要量 ($P < 0.05$)。虽然适度高温没有明显降低生长在全日光和遮阴下的黄果厚壳桂和红锥的遮阴叶片的 CO_2 同化量子需要量,而适度高温胁迫则能降低生长在全日光下生长的红锥叶片的 $\Phi_{\text{PSII}}/\Phi\text{CO}_2$ 。结果表明适度高温胁迫能降低生长在全日光下的阳生树种荷木和中生性树种红锥叶片的 CO_2 同化相对量子需要量,但这种效应并不反映阴生树种黄果壳桂生长在全日光下和遮阴下的叶片上。

2.5 适度高温胁迫降低叶片呼吸能量耗散率

从图 5 可见,无论生长在全日光或遮阴下的 3 种供试植株对照叶片,其光呼吸能量耗散率 (P_{diss})较适度高温胁迫的叶片高 ($P < 0.05$),且阳生树种荷木和中生性树种红锥叶片的光呼吸能量耗散率较阴生树种黄果厚壳桂高,而适度高温胁迫引起阳生树种荷木和中生性树种红锥叶片的光呼吸能量耗散率较阴生树种黄果厚壳桂大。表明适度高温胁迫下阳生树种荷木通过光呼吸耗散过剩激发能,以避免过多过剩能量积累引起 PSII 损伤,表现一种有效的防护机制。而阴生树种黄果厚壳桂或生长在遮阴下叶片有较低光呼吸水平,适度高温胁迫引起光呼吸能量耗散亦较低。

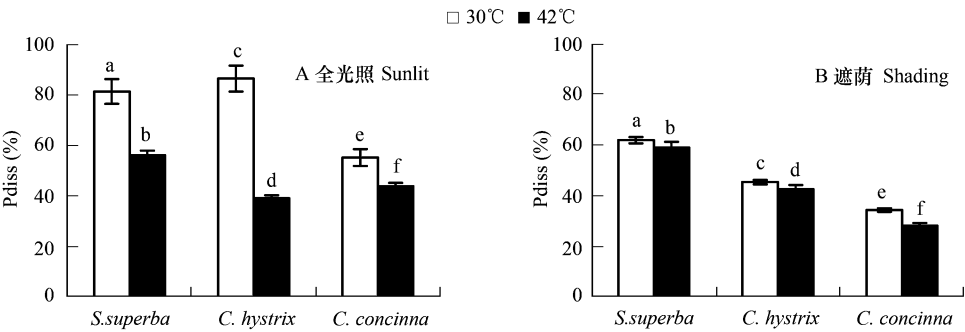


图 5 适度高温胁迫后生长在全光照和遮阴下 3 种亚热带阔叶树叶片的光呼吸能量耗散率

Fig. 5 Proportion of photorespiratory dissipation in leaves of 3 species of subtropical broad-leaf tree grown under sunlit and shading

A 全光照 (sunlit) ; B 遮荫 (shading) ; □ 30℃ , ■ 42℃

不同字母为显著性差异 ($p < 0.05$),垂直短线表示标准误差 Different letters are significantly different ($p < 0.05$), vertical bars represent standard errors among the treatment

3 讨论

通常气温增高引起叶温增高,特别在高太阳辐射下叶温可较气温高几摄氏度^[24],但因植物种类而异。当叶温明显高于光合作用最适温度时则引起光合作用抑制。适度高温胁迫引起 F_v/F_m 有限地降低。Haldimann 和 Feller^[25]曾指出这种光系统 II 最大光化量子产率有限地降低甚少影响叶片光合速率,也很少影响总碳同化量^[26]。结果表明 42℃ 适度高温能诱致阳生树种荷木和中生性树种红锥及其生长在遮阴下叶片光合速率增高。生长在遮阴下的耐阴植物黄果厚壳桂亦具同样的效应。适度高温能促进类囊体膜一些功能^[13],包括加速电子传递速率^[27]和增高 CO_2 的传导度^[8],这都可能有利于叶片光合速率。Haldimann 和 Feller^[25]曾证明橡树 (*Quercus pubescens*) 叶片在 40℃ 或 45℃ 高温胁迫下 Rubisco 活化酶 (Rubisco activase) 的两条酶带并没有明显变化,且在胁迫后则见其活性恢复,表明适度高温并不引起酶结构上的变化,在适度高温胁迫后其活性状态会很快得到复原。适度高温胁迫能增高叶片耐高光辐射抑制的能力。生长在全日光下的阳生树种荷木或中生性树种红锥叶片较阴生树种黄果厚壳桂显著,阴生树种黄果厚壳桂在全日光下生长的叶片可能表现明显高的辐射能负荷^[28],故其对适度高温胁迫响应则不甚敏感。结果表明热带植物对适度高温胁迫的响应与植物种类和叶片生长光状况有密切关系。

适度高温胁迫的阳生树种荷木和中生性树种红锥叶片有着较未处理对照叶片低的 CO_2 同化相对量子需要量。这与适度高温胁迫下有较低的光呼吸能量耗散率的结果是一致的。适度高温胁迫提高了叶片光合量子效率,使得流向交替汇或库的光合电子较对照叶片的少,光呼吸能量耗散率则较低。适度高温胁迫对亚热

带林建群树种幼树光合作用的影响依赖于植物种类和叶型(阳生和阴生叶)。适度高温能增高阳生树种荷木和中生植物红锥叶片光合速率和增强耐高光强光抑制的能力,降低 CO₂ 同化的相对量子需要量和光呼吸的能量耗散率,而阴生树种黄果厚壳桂和生长在遮阴下的叶片则不甚明显。但其它亚热带林树种对适度高温胁迫是否有相同的响应仍有待进一步研究。

References :

[1] Houghton J T , Meira Filh L G , Callander B A , *et al.* Climate Change : The Science of Climate Change , Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge : Cambridge University Press , 1996.

[2] Qin D. Fact , impact , adaptation and mitigation strategy of climate change. Bulletin of National Natural Science Foundation of China , 2003 , 7 : 1 – 3.

[3] Hikosaka K , Muradami A , Hirose T. Balancing carboxylation and regeneration of ribulose-1 , 5-bisphosphate in leaf photosynthesis : temperature acclimation of an evergreen tree , *Quereus myrsinaefolia*. Plant Cell and Environment , 1999 , 22 : 841 – 849.

[4] Berry J A , Björkman O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. Annual Review of Plant Physiology , 1980 , 31 : 411 – 534.

[5] Schrader S M , Wise R R , Wacholtz W F , *et al.* Thylakoid membrane responses to moderately high leaf temperature in pima cotton. Plant Cell and Environment , 2004 , 27 : 725 – 735.

[6] Oberbauer W , Edwards G E. Temperature dependence of linkage of quantum yield of photosystem II to CO₂ fixation in C₄ and C₃ plants. Plant Physiology , 1993 , 111 : 507 – 512.

[7] Bernacchi C J , Pimentael C , Long S P. In vivo temperature response functions of parameters required to model RuBP-limited photosynthesis. Plant Cell and Environment , 2003 , 26 : 1419 – 1430.

[8] Bernacchi C J , Portis A R , Nakano H , *et al.* Temperature response of mesophyll conductance implications for the determination of Rubisco enzyme kinetics and for limitations to photosynthesis in vivo. Plant Physiology , 2002 , 130 : 1992 – 1998.

[9] Lobell D B , Asner G P. Climate and management contribution to recent trends in US agricultural yield. Science , 2003 , 299 : 1032.

[10] Tsonev T , Hikosaka K. Contribution of photosynthetic electron transport , heat dissipation , and recovery of photoinactivated photosystem II to photoprotection at different temperatures in *Chenopodium album* leaves. Plant Cell Physiology , 2003 , 44 : 828 – 835.

[11] Law R D , Crafts-Brandner S J. Inhibition and acclimation of photosynthesis to heat stress in closely correlated with activation of Ribulose-1 , 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase , 1996 , 120 : 17 – 181.

[12] Kozaki A , Takeba G. Photorespiration protects C₃ plants from photooxidation. Nature , 1996 , 384 : 557 – 560.

[13] Gomos Z , Wada H , Hideg E , *et al.* The unsaturation of membrane lipids stabilizes photosynthesis against heat stress plant physiology. Plant Physiology , 1994 , 104 : 563 – 567.

[14] Bukhor N G , Wiese C , Neimanis S , *et al.* Heat sensitivity of chloroplasts and leaves : leakage of protons from thylakoid and reversible activation of cyclic electron transport. Photosynthesis Research , 1999 , 59 : 81 – 93.

[15] Wise R R , Olson A J , Schrader S M , *et al.* Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field-grown Pima cotton plants at high temperature. Plant Cell and Environment , 2004 , 27 : 717 – 724.

[16] Sun G C , Ehleringer J R. Gas exchange in *Schima superba* , a subtropical monsoonal forest tree. Photosynthetica , 1986 , 20 : 158 – 163.

[17] Genty B , Briantais F M , Baker N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. Biochemical and Biophysica Acta , 1989 , 990 : 87 – 92.

[18] Krall J P , Edwards G E. Relationship between photosystem II activity and CO₂ fixation in leaves. Physiologia Plantarum , 1992 , 86 : 180 – 187.

[19] Athin O K , Evans J R , Ball M C , *et al.* Leaf respiration of snow gum in the light and dark. Interaction between temperature and irradiance. Plant Physiology , 2000 , 122 : 915 – 923.

[20] Valladare S F , Pearcy R W. Drought and more critical in the shade than in sun : a field study of carbon gain and photoinhibition in Californian shrub during a dry El Nino year. Plant Cell and Environment , 2002 , 25 : 749 – 759.

[21] Osmond C B , Grace S C. Perspective on photoinhibition and photorespiration in the field : quintessential inefficiencies of light and dark reaction of photosynthesis. Journal Experimental Botany , 1995 , 46 : 1351 – 1362.

[22] Ress D , Lee C B , Gilmore D J , *et al.* Mechanism for controlling balance between light input and utilization in the salt tolerant alga *Dunaliella* C9AA. Photosynthesis Research , 1992 , 32 : 181 – 191.

[23] Ehleringer J , Björkman O. Quantum yields for CO₂ uptake in C₃ and C₄ plant physiology. Plant Physiology , 1997 , 59 : 86 – 90.

[24] Leakey A D B , Press M C , Scholes J D. High-temperature inhibition of photosynthesis is greater under sunflecks than uniform irradiance in tropical

rainforest trees seedling. Plant Cell and Environment ,2003 ,24 :1701 – 1704.

[25] Haldimann P ,Feller O. Inhibition of photosynthesis by high temperature in oak (*Quercus pubescens* L.) leaves grown under natural condition closely correlates with a reversible heat-dependent reduction of the activation state of ribulose-1 ,5-bisphosphate carboxylase / oxygenase. Plant Cell and Environment ,2004 ,27 :1169 – 1183.

[26] gren E Sjöstrom. Estimation of the effect of photoinhibition on the carbon gain in leaves of a willow canopy. Planta ,1990 ,181 :560 – 567.

[27] Yamasaki T ,Yamakawa T ,Tamane Y ,et al. Temperature acclimation of photosynthesis and related changes in photosystem II electron transport in winter wheat. Plant Physiology ,2002 ,128 :1087 – 1097.

[28] Lee D W. The spectral distribution of radiation in 2 neotropical rainforests. Biotropica ,1987 ,19 :161 – 166.

参考文献：

[2] 秦大河. 气候变化的事实与影响及对策. 中国科学基金 2003 ,17 :1 ~ 3.