

根系渗透胁迫时杨树光合作用光抑制与活性氧的关系*

冯玉龙^{1,2*} 张亚杰¹ 朱春全³

(¹ 中国科学院西双版纳热带植物园昆明分部, 昆明 650223; ² 河北大学生命科学学院, 保定 071002;

³ 中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100093)

【摘要】 为更多地了解自然条件下活体叶片的光抑制, 研究了渗透胁迫时杨树无性系幼苗叶片的光抑制与活性氧代谢的关系。结果表明, 随胁迫时间的延长和胁迫强度的增大, 杨树叶片 O_2^- 生成加快, H_2O_2 和丙二醛(MDA)含量增多, 超氧化物歧化酶(SOD)活性升高, 过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性降低, 活性氧代谢失衡, 光合作用的光抑制加剧。用二乙基二硫代氨基甲酸铜盐抑制 SOD 活性, 或用甲基紫精加速 O_2^- 的生成, 亦可使杨树叶片发生光抑制。渗透胁迫时杨树无性系幼苗清除 H_2O_2 能力降低, 限制了叶片通过 Mehler 反应耗散过剩光能, 防御光破坏作用的发挥; 光抑制的发生与活性氧的积累有关。

关键词 杨树无性系 渗透胁迫 光合作用光抑制 活性氧 保护酶

文章编号 1001- 9332(2003)08- 1213- 05 中图分类号 Q945 文献标识码 A

Relationship between photo-inhibition of photosynthesis and reactive oxygen species in leaves of poplars suffering root osmotic stress. FENG Yulong, ZHANG Yajie, ZHU Chunquan (¹Kunming Section, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; ²College of Life Science, Hebei University, Baoding 071002, China; ³Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China). - Chin. J. Appl. Ecol., 2003, 14(8): 1213~ 1217.

To know more about the photo-inhibition of photosynthesis under field conditions, its relationship with reactive oxygen species (ROS) in leaves of poplar clone seedlings was studied under osmotic stress conditions. With the increasing duration of osmotic stress and the enhancement of stress intensity, the ROS level, malondialdehyde (MDA) content, and superoxide dismutase (SOD) activity increased, while the activities of catalase (CAT) and ascorbate peroxidase (APX) decreased, resulted in the unbalanced ROS metabolism and intensified photo-inhibition. The inhibition of SOD activity by copper diethyldithiocarbamate or the accelerated generation of O_2^- with methylviologen (MV) could also induce the photo-inhibition. The decrease of the ability of poplar clone seedlings in scavenging H_2O_2 under osmotic conditions limited the dissipation of excess light energy and the role of photosynthetic apparatus in protecting against photo-inhibition through Mehler reaction. Photo-inhibition might be related to the accumulation of ROS.

Key words Poplar clone seedlings, Osmotic stress, Photo-inhibition of photosynthesis, Reactive oxygen species, Protecting enzymes.

1 引言

光抑制影响植物的碳积累^[21]、生长^[19]。光抑制敏感程度的种间差异影响干扰后生态系统的动态^[29]。自然条件下植物光合作用的光抑制经常发生, 即使在非胁迫条件下也是如此^[10, 20]。干旱时 CO_2 同化速率降低^[3, 8, 9], 光合作用消耗的光能减少, 此时光合组织吸收的光能必然大量过剩。过剩光能若不能及时有效地耗散, 就会损伤光合器官^[4]。实验证明, 植物在水分胁迫时易发生光合作用的光抑制^[3]。强光引起植物光抑制的同时, 还会刺激体内活性氧的产生^[6], 附加的不良环境会加剧活性氧的生成^[11], 因此人们将光抑制与活性氧联系起

来^[25]。活性氧影响光合作用的机理值得重视, 但这方面的报道不多^[32], 光抑制机理尚有待于阐明^[31]。本文研究了渗透胁迫条件下杨树昭林杨 6 号幼苗光合作用的光抑制与活性氧代谢的关系, 探讨了杨树抗逆性的生理生态机制, 为杨树栽培及良种选育提供理论依据。

2 材料与方法

2.1 供试材料

供试材料为杨树昭林杨 6 号 (*Populus × xiaohuani-ca*)。2000 年 4 月初在辽宁省建平县黑水林场, 选大小一致的

* 国家“九五”科技攻关资助项目(96-011-01-02)。

** 通讯联系人。

2001- 06- 11 收稿, 2001- 11- 09 接受。

插穗 100 个, 在河北大学生命科学学院温室(透光率约为 60%) 中用 Hoagland 培养液于 2 L 瓷盆中培养, 每天上下午各通气 1 次, 每次 10 min. 6 月初选大小一致的单杆幼苗(平均高 41.4 cm, 平均地径 3.9 mm), 于测定的前一天 19:00 移到可控培养室中(之后一直生长在此环境), 随机分组, 进行如下处理: 1) 测定当日 08:00 用聚乙二醇-6000 做 -0.5 和 -1.0 MPa 的根系渗透胁迫, 模拟干旱, 胁迫时间 2 d; 2) 将二乙基二硫代氨基甲酸铜盐(DDTC) 溶于 0.05 mol·L⁻¹ 的磷酸缓冲液(pH 7.8, 含 0.04% 的吐温-20) 中, 使终浓度为 1%, 于测定当日 07:50 喷施叶面, 以抑制超氧化物歧化酶活性; 3) 甲基紫精(MV) 处理, 用含 0.04% 吐温-20 的 0.02 mmol·L⁻¹ 的 MV 溶液, 于测定前一天 20:00 喷施叶面, 诱导超氧阴离子自由基生成. 以喷施含吐温-20 的磷酸缓冲液为对照. 光合参数测定在可控培养室中进行, 气温 32~36℃, 湿度 35%~45%, 08:00 开始照光, 叶片上的光强 600 μmol·m⁻²·s⁻¹, 为防止叶片升温, 在光源与苗木之间有 8 cm 厚的流动隔热水层.

2.2 试验方法

2.2.1 光合参数的测定 用 Li-6200 便携式光合系统(Li-Cor, Inc, USA) 测定不同处理组内幼苗的完全展开叶片(约第 5 片叶) 的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO₂ 浓度(C_i) 等. 气孔限制值(L_s) 按 Berry 等^[2] 方法计算. 表观量子产量(AQY) 由低光强下叶片的光-光合曲线推算出.

2.2.2 活性氧的测定 按王爱国和罗广华^[27] 的方法测定 O₂⁻ 的生成速率(nmol·g⁻¹·min⁻¹). 参照林植芳等^[16] 的方法测定 H₂O₂ 含量(μmol·g⁻¹FW).

2.2.3 丙二醛(MDA) 含量的测定 参照王以柔等^[28] 的方法. MDA 的含量以 μmol·g⁻¹FW 表示.

2.2.4 保护酶活性的测定 保护酶的提取及测定参照冯玉龙等^[9] 的方法. SOD 活性测定按 Giannopolitis 等^[12] 的方法, 以单位时间内(1 h) 1 ml 反应液中抑制 NBT 光化还原 50% 的酶量为一个酶活力单位. 过氧化氢酶(CAT) 活性测定用比色法^[13], 酶活以 μmol·g⁻¹·h⁻¹ 表示. 抗坏血酸过氧化物酶(APX) 活性的测定参照沈文颢等^[23] 的方法. 酶活单位定义为 1 min 催化 1 μmol 抗坏血酸氧化的酶量. 愈创木酚过氧化物酶(GPX) 的测定参照 Amako 等^[1] 的方法, 酶活以 μmol·g⁻¹·min⁻¹ 表示.

P_n 和 AQY 分别于渗透胁迫后 1 和 8 h, DDTC 处理后 1.2 和 8.2 h, MV 处理后 13 和 20 h 测定. 活性氧和丙二醛水平及保护酶活性分别于渗透胁迫后 1、8、25 和 32 h 取样测定, 每个参数均为 3 个叶片的 3~6 次测定结果的平均值.

3 结果与分析

3.1 渗透胁迫对 P_n 和 AQY 的影响

非胁迫条件下昭林杨 6 号幼苗叶片 P_n 最高, 照光 1(9:00) 和 8 h(16:00) 时无明显差异. P_n 随渗透胁迫时间的延长或胁迫强度的增大明显降低(图

1). 渗透胁迫 25 h(处理的第 2 d 9:00), -0.5 MPa 处理时 P_n 已降到 0 左右, -1.0 MPa 处理组 P_n 已是负值(结果未列出). 渗透胁迫使昭林杨 6 号幼苗叶片 AQY 显著降低(图 1), 表明胁迫诱发了光合作用的光抑制, 胁迫强度越大, 光抑制越重.

渗透胁迫处理 1 h, 昭林杨 6 号幼苗叶片气孔导度(G_s)、胞间 CO₂ 浓度(C_i) 降低, 气孔限制值(L_s) 升高; 渗透胁迫处理 8 h, G_s 仍明显低于对照, 但 C_i 升高, L_s 降低(结果未列出). 依据光合作用气孔限制与非气孔限制的判据^[7] 可知, 渗透胁迫 1 h 杨树光合作用受气孔限制, 随胁迫处理时间的延长(8 h), 光合作用由气孔限制转变为非气孔限制. 以欧美杨 64 号为材料亦得到类似的结论^[9], 盆栽时土壤自然干旱过程的早期 P_n 受气孔限制, 随干旱时间的延长和土壤含水量的降低, P_n 由气孔限制逐渐转为非气孔限制(未发表资料).

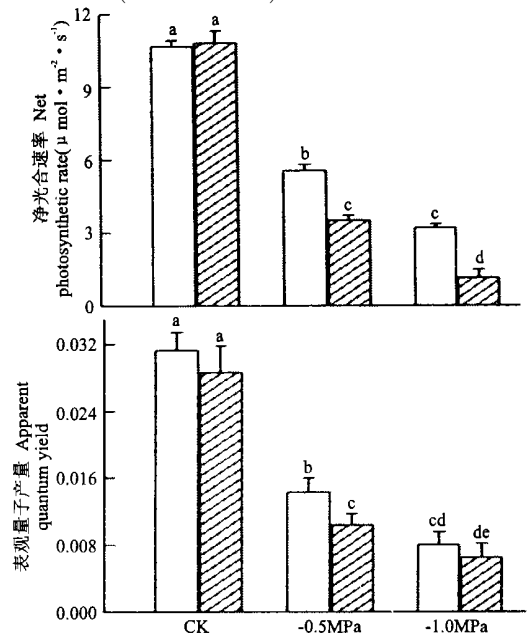


图 1 渗透胁迫对杨树无性系幼苗叶片净光合速率和表观量子产量的影响

Fig. 1 Effects of osmotic stress on net photosynthetic rate and apparent quantum yield in poplar clone seedlings.

空白柱为 9:00 测定值, 渗透胁迫 1 h; 填充柱为 16:00 测定值, 渗透胁迫 8 h. The open bars denote the value measured at 9:00, osmotic stress for 1 h; the filled bars denote the value measured at 16:00, osmotic stress for 8 h. 不同字母标记的柱间有显著差异 $P < 0.05$. The difference among bars with different letters are significant at $P < 0.05$. 每一数据均为 3~6 次测定结果的平均值 ± 标准差. The data were mean ± SE of 3~6 replicates. 下同 The same below.

3.2 渗透胁迫对活性氧水平的影响

渗透胁迫 1 h, O₂⁻ 生成速率显著高于对照, 并一直维持在较高水平相对不变; 胁迫 32 h 时 O₂⁻ 生成速率再次升高. 不同胁迫强度下 O₂⁻ 生成速率随处理时间的变化趋势基本一致(图 2). 随胁迫强度的

增大(− 1.0 MPa), $O_2^{\cdot -}$ 生成速率而加快, 处理不同时间与− 0.5 MPa 胁迫时的差异均达到了显著水平. 胁迫时 H_2O_2 含量显著高于对照. 处理时间越长, H_2O_2 含量越高, 差异均达显著水平(除− 0.5 MPa 胁迫 1 和 8 h). 随胁迫强度的增大(− 1.0 MPa), H_2O_2 含量升高, 处理不同时间与− 0.5 MPa 胁迫时的差异均达到了显著水平(图 2).

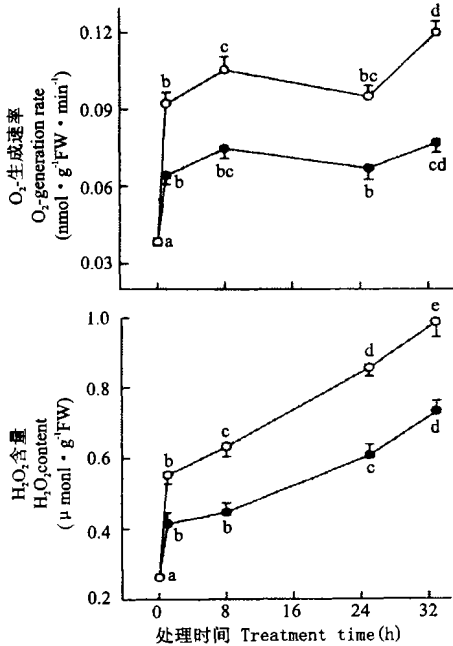


图 2 渗透胁迫对杨树无性系幼苗叶片 $O_2^{\cdot -}$ 的生成速率和 H_2O_2 含量的影响

Fig. 2 Effects of osmotic stress on $O_2^{\cdot -}$ generation rate and H_2O_2 content in poplar clone seedlings. 实心标志为− 0.5 MPa 处理, 空心标志为− 1.0 MPa 处理. The closed symbols denote − 0.5 MPa treatment, the open symbols denote − 1.0 MPa treatment. − 0.5 MPa 和 − 1.0 MPa 处理间具显著差异 $P < 0.05$ Between − 0.5 MPa and − 1.0 MPa treatment significant at $P < 0.05$. 下同 The same below.

3.3 渗透胁迫对丙二醛含量的影响

与 H_2O_2 含量的变化趋势相似, 昭树杨 6 号幼苗叶片 MDA 含量随渗透胁迫时间的延长和强度的增大而升高(图 3).

3.4 渗透胁迫对保护酶活性的影响

− 0.5 MPa 渗透胁迫 1 h, 昭林杨 6 号幼苗叶片 SOD 活性明显增大; 胁迫 8 h SOD 活性进一步升高, 胁迫 25 和 32 h (处理第 2 d) SOD 活性相似, 明显低于处理的第 1 d, 但仍明显高于对照(图 4). − 1.0 MPa 处理时 SOD 活性的变化趋势与 − 0.5 MPa 处理相似, 随胁迫强度的增大, SOD 活性增大, 但与 − 0.5 MPa 处理间差异不显著(除处理 1 h 外)(图 4). 渗透胁迫处理的第 1 d(1 和 8 h), 昭林杨 6 号 CAT 和 APX 活性明显低于对照, 胁迫的第 2 d(25 和 32 h), − 0.5 MPa 处理时 CAT 活性明显回升.

APX 活性变化不大, 但均明显低于对照, − 1.0 MPa

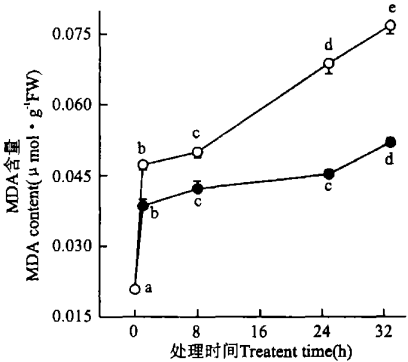


图 3 渗透胁迫对杨树无性系幼苗叶片丙二醛含量的影响
Fig. 3 Effects of osmotic stress on malondialdehyde content in poplar clone seedlings.

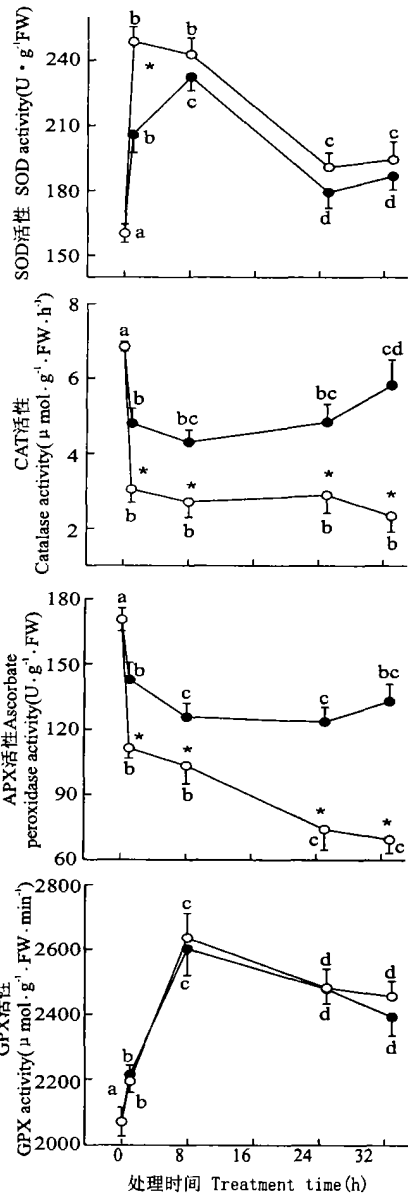


图 4 渗透胁迫对杨树无性系幼苗叶片保护酶活性的影响
Fig. 4 Effects of osmotic stress on the activities of protecting enzymes in poplar clone seedlings.

处理时 CAT 活性与第 1 d 差异不显著, APX 活性明显低于第 1 d. 胁迫强度越大, CAT 和 APX 活性越低(图 4). 渗透胁迫时杨树叶片 CAT、APX 活性降低, 可能与较高的活性氧水平和 MDA 含量有关^[9].

渗透胁迫处理的第 1 d, GPX 活性升高, 第 2 d GPX 活性降低, -0.5 和 -1.0 MPa 处理间无差异. 董永华等^[5]也得到了类似的结果, 停止供水后第 1 d 玉米幼苗叶片 GPX 活性升高, 之后下降. 植物体内 GPX 的同工酶种类很多, 其在清除 H_2O_2 中的作用可能并不大. 胁迫时昭林杨 6 号叶片 GPX 活性升高, 但 H_2O_2 含量并没有降低, 表明 APX 和 CAT 是植物体内清除 H_2O_2 的主要酶类.

3.5 DDTc 和 MV 对 P_n 和 AQY 的影响

DDTC 处理时昭林杨 6 号幼苗叶片 P_n 和 AQY 降低, 与对照差异均显著(图 5). DDTC 处理 8.2 h 时 P_n 和 AQY 低于处理 1.2 h, 但差异不显著. MV 处理时昭林杨 6 号幼苗叶片 P_n 和 AQY 亦降低, 与对照差异均显著(图 5). MV 处理 32 h, P_n 显著低于处理 25 h, 而 AQY 略低于处理 25 h, 差异不显著.

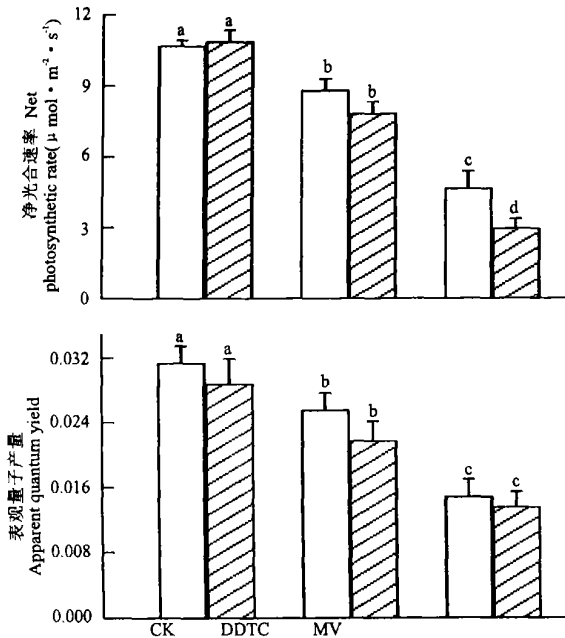


图 5 DDTc 和 MV 对杨树无性系幼苗叶片净光合速率和表观量子效率的影响

Fig. 5 Effects of DDTC and MV on net photosynthetic rate and apparent quantum yield in poplar clone seedlings.

4 讨 论

光抑制是指光合机构所接受的光能超过光合作用所能利用的数量时, 光合功能(光能转换效率)降低的现象. 弱光下 CO_2 同化或 O_2 释放的量子效率的下降及光饱和光合速率的下降是光抑制最显著的特征^[15, 22], 可以用 CO_2 表观量子产量的降低作为判断光抑制发生与否的标准. 胁迫使昭林杨 6 号幼苗叶片 AQY 降低(图 1), 表明发生了光合作用的光抑制^[9, 19]. 胁迫时间越长, 胁迫强度越大, 光抑制越重. 胁迫时 P_n 下降, 使碳同化利用的光能减少, 过剩光能增加. 这些过剩光能若不能及时耗散掉, 就会通过多种途径在植物体内产生有毒的活性氧^[6, 11, 14], 就会发生光抑制, 甚至光氧化, 破坏光合器官^[4].

Mehler 反应被认为是植物耗散过剩光能的机制之一^[24, 33]. 胁迫时昭林杨 6 号叶片 O_2^- 含量增加, SOD 活性增大(图 2 和 4), 可能是 Mehler 反应启动运行的结果. SOD 属诱导酶, 其活性随细胞内 O_2^- 浓度的增加而增加. 渗透胁迫时杨树叶片中 O_2^- 的水平较高, 导致 SOD 活性升高. SOD 抑制剂 DDTC 处理后, P_n 、AQY 明显低于对照(图 5), 说明 SOD 对杨树无性系幼苗叶片光合作用具有保护作用. 抑制 SOD 活性可加剧光抑制^[9, 33]. Mehler 反应的有益作用需要有活性氧清除系统的 SOD、APX 等的协同运行. 胁迫时昭林杨 6 号叶片 APX 和 CAT 活性降低(图 4), 活性氧清除减少, 通过 Mehler 反应耗散光能的增加有限, 影响了 Mehler 反应光保护作用的发挥. 有的研究认为, O_2 接受电子产生的活性氧导致细胞受害的负效应已远大于 O_2 接受电子作为电子传递支路的正效应^[24, 26, 30].

叶绿体中分子氧可被光还原成 O_2^- ^[14]. SOD 催化 O_2^- 歧化反应生成 O_2 和 H_2O_2 , 而 O_2^- 和 H_2O_2 可通过 Fenton 反应或 Haber-Weiss 反应产生毒性更大的 $\cdot OH$. 渗透胁迫时杨树叶片生成的 H_2O_2 量增多(图 2), 而参与清除 H_2O_2 的 CAT 和 APX 活性降低(图 4). 由于 H_2O_2 等活性氧的积累, 加剧了膜脂过氧化, 使 MDA 含量升高(图 3). 另一方面, 活性氧和 MDA 对光合碳代谢过程中多种酶活性的抑制作用^[17, 18], 及对光合电子传递和 PS II 功能的影响^[14], 将导致光合机构的功能与结构的损伤性失调. 渗透胁迫处理的第 2 d, 已测不到净光合速率, 同时叶片表现出典型的光氧化或漂白现象(出现大量褪绿斑点), 从一个侧面证明了这一点. DDTC 对 SOD 活性的抑制作用和用 MV 处理而增加 O_2^- 生成对 P_n 和 AQY 的影响(图 5), 进一步证明光抑制与活性氧导致细胞受害的负效应有关.

很可能短期渗透胁迫使昭林杨 6 号幼苗叶片气孔导度降低, CO_2 供应减少, 导致 P_n 降低, 碳同化利用的光能减少, 过剩光能增加. 随胁迫时间的延

长, 当过剩光能逐渐超过光合机构的耗散能力时, 有毒的活性氧积累, 导致光氧化破坏, Pn 受非气孔因素限制, AQY 降低, 光抑制加剧。当然, 渗透胁迫也会直接影响活性氧代谢。

参考文献

- Amako K, Chen GX, Asada K. 1994. Separate assays specific for ascorbate peroxidase and guaiacol peroxidase and for the chloroplastic and cytosolic isozymes of ascorbate peroxidase in plants. *Plant Cell Physiol*, **35**(3): 497~ 504
- Berry JA, Downton WJS. 1982. Environmental regulation of photosynthesis. In: Govindjee NY ed. *Photosynthesis*. Vol. II. New York: Academic Press. 263~ 343
- Chaves MM. 1991. Effects of water deficits on carbon assimilation. *J Exp Bot*, **42**: 1~ 16
- Demmig-Adams B, Adams WW III. 1994. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, **43**: 599~ 626
- Dong Y-H(董永华), Shi J-P(史吉平), Li G-M(李广敏), et al. 1998. Efficiency of 6-BA or ABA pretreatment as foliar spray in enhancing drought resistance in maize seedlings. *Acta Bot Boreal-occident Sin*(西北植物学报), **18**(2): 202~ 206(in Chinese)
- Elstner EF, Osswald W. 1994. Mechanism of oxygen activation during plant stress. *Proc Roy Soc Edinburgh*, **10B**: 131~ 154
- Farquhar SP, Sharkey TD. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann Rev Plant Physiol*, **33**: 317~ 345
- Feng Y-L, Wang W-Z, Zhu H. 1996. Comparative study on drought resistance of *Larix olgensis* Henry and *Pinus sylvestris* var. Mongolica(L). *J Northeast For Univ*, **7**(2): 1~ 5
- Feng Y-L(冯玉龙), Zhang Y-J(张亚杰), Zhu G-Q(朱春全). 2001a. The effects of manipulated reactive oxygen metabolism on photoinhibition in leaves of poplars suffering root osmotic stress. *Acta Phytocool Sin*(植物生态学报), **25**(4): 451~ 459(in Chinese)
- Feng Y-L(冯玉龙), Zhang Y-J(张亚杰), Ju G-S(巨关升), et al. 2001b. Photoinhibition of photosynthesis of attached leaves in poplar clone seedlings. *Bull Bot Res*(植物研究), **21**(4): 578~ 582(in Chinese)
- Foyer CH, Lelandais M, Kunert KJ. 1994. Photooxidative stress in plants. *Physiol Plant*, **92**: 696~ 717
- Giannopolitis CN, Ries SK. 1977. Superoxide dismutase I. Occurrence in higher plants. *Plant Physiol*, **159**: 309~ 315
- Jablonski PP, Anderson JW. 1981. Light dependent reduction of dehydroascorbate by ruptured pea chloroplasts. *Plant Physiol*, **67**: 1239~ 1244
- Jin Y-H(靳月华), Tao D-L(陶大力). 2000. PS II photoinhibition and O₂ production. *Acta Bot Sin*(植物学报), **42**(1): 10~ 14(in English)
- Krause GH. 1988. Photoinhibition of photosynthesis—An evaluation of damaging and protective mechanisms. *Physiol Plant*, **74**: 566~ 574
- Lin Z-F(林植芳), Li S-S(李双顺), Lin G-Z(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)
- Lin Z-F(林植芳), Li S-S(李双顺), Lin G-Z(林桂珠), et al. 1989. Effect of malondialdehyde on activities of some carboxylases and cell protective enzymes in spinach leaves. *Acta Bot Sin*(植物学报), **31**(11): 860~ 866(in Chinese)
- Lin Z-F(林植芳), Peng G-L(彭长连), Lin G-Z(林桂珠). 2000. Effect of active oxygen on activity of phosphoenolpyruvate carboxylase from *Amaranthus tricolor*. *Acta Phytophysiol Sin*(植物生理学报), **26**(1): 27~ 32(in Chinese)
- Long SP, Humphries S, Falkowski PG. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, **45**: 633~ 662
- Ögren E. 1988. Photoinhibition of photosynthesis in willow leaves under field conditions. *Planta*, **175**: 229~ 236
- Ögren E, Stenström M. 1990. Estimation of the effect of photoinhibition on the carbon gain in leaves of a willow canopy. *Planta*, **181**: 560~ 567
- Powles SB. 1984. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Ann Rev Plant Physiol*, **35**: 15~ 44
- Shen W-B(沈文飏), Xu L-L(徐郎莱), Ye M-B(叶茂炳), et al. 1996. Study on determination of ASP activity. *Plant Physiol Comm*(植物生理学通讯), **32**(3): 203~ 205(in Chinese)
- Tao Z-Y(陶宗娅), Zou Q(邹琦). 2001. Role of Mehler reaction in dissipating excess light energy in soybean leaves. *Acta Phytophysiol Sin*(植物生理学报), **27**(1): 66~ 72(in Chinese)
- Tschiersch H, Ohmann E. 1993. Photoinhibition in *Euglena gracilis*: Involvement of reactive oxygen species. *Planta*, **191**: 316~ 323
- Vacha F, Durchan M. 1995. The O₂ dependent inhibition of photosynthesis in tobacco plants. In: Mathis P ed. *Photosynthesis: From Light to Biosphere*. Vol IV. Dordrecht: Kluwer Academic Press. 223 ~ 226
- Wang A-G(王爱国), Luo G-H(罗广华). 1990. Quantitative relation between the reaction of hydroxylamine and superoxide anion radicals in plants. *Plant Physiol Comm*(植物生理学通讯), **26**(6): 55~ 57(in Chinese)
- Wang Y-R(王以柔), Liu H-X(刘鸿兴), 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)
- Whitmore TC. 1992. *An Introduction to Tropical Rainforests*. Oxford: Clarendon Press. 226
- Wu J, Neimanis S, Heber U. 1991. Photorespiration is more effective than the Mehler reaction in protecting the photosynthetic apparatus against photoinhibition. *Bot Acta*, **104**: 285~ 291
- Xu G-C(许长成), Zhao S-J(赵世杰), Fan J-L(樊继莲), et al. 1998. Protection against photodamage in soybean and maize leaves subjected to soil drought stress. *Acta Phytophysiol Sin*(植物生理学报), **24**(1): 17~ 23(in Chinese)
- Xu Z-F(徐志防), Luo G-H(罗广华), Wang A-G(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)
- Zou Q(邹琦), Xu G-C(许长成), Zhao S-J(赵世杰), et al. 1995. The role of SOD in protecting the photosynthetic apparatus of soybean leaves from midday high light stress. *Acta Physiol Sin*(植物生理学报), **21**(4): 397~ 401(in Chinese)

作者简介 冯玉龙, 男, 1964 年生, 博士, 研究员, 主要从事植物生理生态学研究, 发表论文 40 多篇。Tel: 0871-5163626, 0691-8716750, E-mail: fyl@xtbg.ac.cn