

紫茎泽兰光合特性对生长环境光强的适应^{*}

王俊峰^{1,2} 冯玉龙^{1,2*} 梁红柱²(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)

【摘要】 测定了不同光强下生长的紫茎泽兰叶片最大净光合速率($P_{\max}$)、叶绿素荧光参数、光合色素含量和比叶重(SLW), 探讨了其光适应能力及生理生态学机制。强光下(100% 相对光强)紫茎泽兰发生了轻度光抑制, $P_{\max}$ 、SLW、类胡萝卜素含量和日间热耗散升高, 但热耗散能力没有提高。强光下紫茎泽兰通过: 1) 加强日间热耗散和活性氧清除能力以及光系统 II 反应中心可逆失活来耗散过剩光能; 2) 增大 $P_{\max}$ 以增加光能利用; 3) 提高 SLW, 降低单位干重叶绿素含量以减少光能吸收 3 个途径避免了光合机构光破坏。弱光下(36%、12.5% 和 4.5% 相对光强)紫茎泽兰日间热耗散很小, SLW 降低, 但 $P_{\max}$ 较高, 这有利于其增加光能吸收和利用效率。紫茎泽兰能在很大的光强范围内有效地维持光合系统正常运转, 这可能是其表现较强入侵性的原因之一。

关键词 光抑制 热耗散 光合能力 光合色素 紫茎泽兰

文章编号 1001-9332(2004)08-1373-05 中图分类号 Q945 文献标识码 A

Adaptation of *Eupatorium adenophorum* photosynthetic characteristics to light intensity. WANG Junfeng^{1,2}, FENG Yulong^{1,2}, LIANG Hongzhu² (¹Kunming Division, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; ²College of Life Science, Hebei University, Baoding 071002, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2004, 15(8): 1373~ 1377.

As an invasive species, *Eupatorium adenophorum* threatens the biodiversity security in Southwest China. To explore its light adaptation characteristics and related eco-physiological mechanism, this paper studied the physiological and morphological properties, e. g., gas exchange, fluorescence kinetics, chlorophyll content and specific leaf weight (SLW), of *E. adenophorum* grown in Xishuangbanna, China, during the dry season under four light regimes (100%, 36%, 12.5% and 4.5% full sunshine). Under full sunshine, the F_v/F_m and Φ_{PSII} decreased with increasing diurnal light intensity, but quickly re-increased when light intensity decreased, indicating that photoinhibition was occurred but not serious. *E. adenophorum* under full sunshine could increase excessive light energy dissipation through the enhancement of diurnal thermal dissipation and anti-oxidation and the reversible inactivation of PS II reaction center, increase light energy utilization, and decrease light absorption by increasing SLW and decreasing chlorophyll concentration. All these processes enabled *E. adenophorum* to avoid the photo-damage of photosynthetic apparatus. Under low light intensities (36%, 12.5% and 4.5% of full sunshine), *E. adenophorum* had a higher light absorption and utilization efficiency through decreasing SLW and diurnal thermal dissipation, increasing chlorophyll concentration, and keeping high photosynthetic capacity. The effective dissipation of excessive light energy under high light and the sufficient absorption of light energy under low light allowed *E. adenophorum* to utilize light energy effectively and grow healthily in a wide range of light intensity, which might be one of the reasons that made *E. adenophorum* a vigorous invader.

Key words Photoinhibition, Thermal dissipation, $P_{\max}$, Photosynthetic pigment, *Eupatorium adenophorum*.

1 引 言

紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)是菊科泽兰属多年生杂草,著名的入侵物种,于20世纪40年代由中缅边境传入云南^[31],现已广布西南各省区,并仍以每年30 km的速度向东、北扩散。上述地区生物资源极为丰富,是全球高等植物种类最多的区域之一。紫茎泽兰的长期入侵和大面积危害,对我国的生物多样性构成了严重威胁。目前,入侵生物学已经成为生态研究的焦点^[16,30]。它要阐明的一个基本问题是:什么特性会使物种成为入侵种^[8,29]。

光是最重要的生态因子。植物适应光环境变化的能力很大程度上决定着它的分布模式^[12]。当植物叶片吸收的光能不能被完全利用时,过量的光能会引起植物光化学效率降低,发生光合作用光抑制甚至光合机构的破坏^[18,23,24]。大量研究表明,植物可以通过多种途径^[1,10,31]耗散掉多余光能,维持叶片能量平衡。入侵物种适应环境变化的潜力较大^[27],但有关其维持能量平衡的能力及其生理生态

* 中国科学院知识创新工程重大资助项目(KSCX1-SW-13-0X-0X)。

* * 通讯联系人。E-mail: fyl@xtbg.ac.cn

2003-06-09 收稿, 2003-11-05 接受。

学机制报告不多. 本文以紫茎泽兰为研究对象, 主要关注其不同光强下维持能量平衡的能力及机制, 并初步探讨这种能力、机制与其入侵性的关系.

2 材料与方法

2.1 供试材料与方法

试验在中国科学院西双版纳热带植物园进行. 该园环境概况见冯玉龙等^[12]文献. 通过黑色尼龙网遮荫, 建立透光率 (RI) 分别为 100% (全日照, 不遮荫)、36%、12.5%、4.5% 的荫棚 4 个. 2002 年 5 月, 将采自西双版纳地区的紫茎泽兰种子播种在透光率为 36% 的荫棚内沙床中, 8 月份当幼苗株高达 10 cm 左右时, 将其移栽到同一规格的花盆中, 每盆 1 株; 栽培基质由等体积的林内 10 cm 以上表土 (砖红壤) 与河沙混匀而成. 刚移栽出来的幼苗, 先在透光率 36% 的荫棚中恢复生长 2 周左右, 后选择大小一致的幼苗随机分组, 每组 20 盆, 移到 100%、36%、12.5%、4.5% 相对光强下处理. 每天傍晚浇足量的水, 每月施复合肥, 随时防治病虫害. 10 月中旬开始测定各指标. 选取植株第 2 或第 3 对西向的成熟真叶 (自上而下) 为测定对象, 每株 1 片, 每个处理 3~5 个重复.

2.2 最大净光合速率的测定

用 Li6400 便携式光合作用系统 (LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA) 测定叶片净光合速率 (P_n), 使用开放气路, 空气流速为 $0.5\text{ L}\cdot\text{min}^{-1}$, 叶片温度 $30\text{ }^{\circ}\text{C}$, CO_2 浓度 $360\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$. 设定的光强梯度为 2 000、1 500、1 000、800、650、500、400、300、250、200、150、100、50、20 和 $0\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. 测定时每一光强下停留 3 min. 测定前叶片在 $1\text{ }500\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光强下诱导 30 min, 叶片与光源间有 10 cm 厚的流动水层, 以减少叶片升温. 以光量子通量密度 (PFD) 为横轴, P_n 为纵轴绘制光合作用光响应曲线 (P_n -PFD 曲线), 用 Bassman 的^[3]方法拟合 P_n -PFD 曲线方程: $P_n = P_{\text{max}}(1 - C_o e^{-\alpha\text{PFD}/P_{\text{max}}})$, 求得最大净光合速率 P_{max} .

2.3 叶绿素荧光参数的测定

选择晴朗的天气, 从 7:00~18:00, 每隔 1.5 h 用便携式调制荧光仪 FMS 2 (Hansatech, 英国) 测定 1 次叶绿素荧光参数. 测出自自然光下的稳态荧光 (F_s) 后, 加饱和闪光 ($5\text{ }000\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 0.7 s) 测定能化类囊体最大荧光 (F_m'), 5 s 后遮光, 使测定部位叶片暗适应 3 s, 之后远红光照射 5 s, 测得能化类囊体最小荧光 (F_o'). 叶片暗适应 15 min 后测定 F_o 和 F_m . 依据上述 5 个参数, 计算光合系统 II (PS II) 最大光能转换效率 (F_v/F_m) = $(F_m - F_o)/F_m$; Φ_{PSII} = $(F_m' - F_s)/F_m'$ ^[14], Φ_{PSII} 是光系统 II 非环式电子传递效率^[14]. $\text{NPQ} = (F_m - F_m')/F_m'$ ^[14], 通常用来衡量热耗散程度^[9, 10, 31]. 在碘钨灯提供的不同光强下测定 NPQ 光响应曲线, 测定从低光强开始, 每一光强下停留 15 min. 为了减少叶片发热, 在光源与叶片之间间隔以 10 cm 厚的流动水层. NPQ 的增加依赖于叶黄素循环^[5, 17]. 强光照射 15 min, 可以使叶黄素库充分转化, 从而真实体现叶片的热耗散能力. NPQ 日变化可以反应叶

片在某一特定环境中的热耗散水平.

2.4 光合色素含量和比叶重的测定

用一定面积的打孔器, 在成熟叶片上避开主叶脉, 打下 5 个叶圆片, 按 Lichtenthaler^[21]的方法测定叶绿素和类胡萝卜素含量. 取一定面积的叶片, $80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘至恒重, 电子天平称重, 即可计算出比叶重 (SLW, 单位面积干重).

用 t 检验考察各参数在不同处理间的差异 P , 用 Sigma Plot 8.0 做回归分析.

3 结果与分析

3.1 生长光强对紫茎泽兰叶绿素荧光参数的影响

一天中, 全日照下生长的紫茎泽兰 F_v/F_m 黎明时最高, 之后随时间推移 F_v/F_m 逐渐降低, 16:00 左右到达最低值, 之后又逐渐增大, 黄昏时接近黎明前的水平 (图 1a); F_o 在 13:00 之前虽有所波动, 但幅度较小, 13:00 之后开始显著增加, 并且与 F_v/F_m 同步达到极值, 后迅速回落至初始水平 (图 1b). 其它生长光强下紫茎泽兰 F_v/F_m 和 F_o 变化规律与全日照下相似, 但幅度较小. F_v/F_m 和 F_o 的变化与日间光强有较为密切的关系. 总体来说, 随着日间光强的增大, F_v/F_m 降低, F_o 升高, 但是光强的最大值出现在 14:00 左右 (数据未列出), 而 F_v/F_m 和 F_o 极值的出现滞后约 2 h.

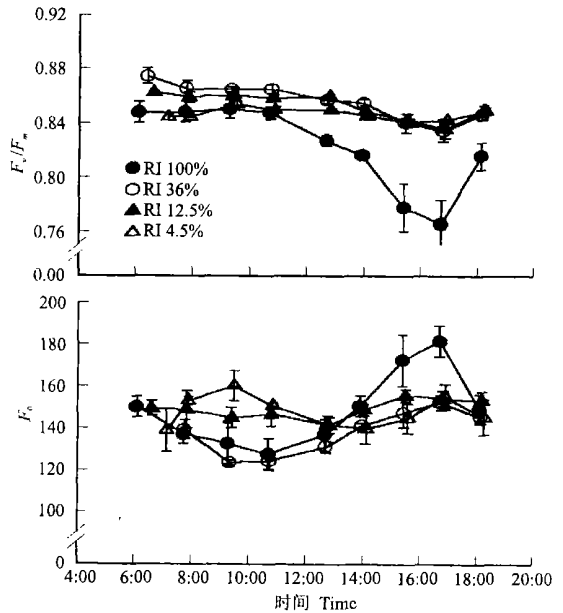


图 1 生长光强对紫茎泽兰光系统 II 最大光能转化效率 (F_v/F_m) 和初始荧光 (F_o) 日变化的影响

Fig. 1 Effect of growth irradiance on diurnal variation of maximum efficiency of PSII photochemistry (F_v/F_m) and minimal fluorescence (F_o) in *E. adenophorum*.

图中数据为 3~5 次测定的平均值士标准误差 Data were mean $\pm$ SE of 3~5 separate experiments. 下同 The same below.

一天中随着日间光强的升高, Φ_{PSII} 降低, 且随生长环境光强的增加 Φ_{PSII} 下降幅度增大, 14:00

Φ_{PSII} 均降到最低点(图 2), 之后随光强减弱 Φ_{PSII} 回升, 日落时所有光强下 Φ_{PSII} 完全恢复(图 2)。

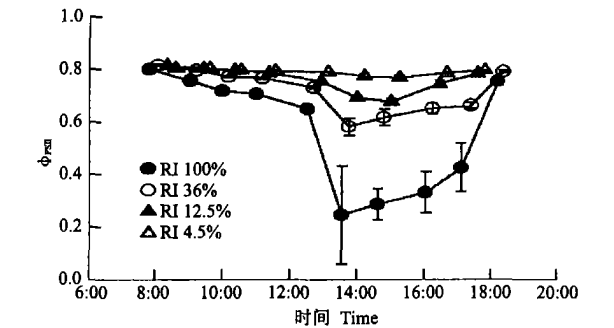


图 2 生长光强对紫茎泽兰光系统 II 电子传递量子效率 (Φ_{PSII}) 日变化的影响
Fig. 2 Effect of growth irradiance on diurnal variation of quantum yield of PSII electron transport (Φ_{PSII}) in *E. adenophorum*.

100% 光强下, 紫茎泽兰 NPQ 随日间光强(数据未列出) 的增大而上升, 与文献报告一致^[11, 13, 19, 28]. 其它光强下的紫茎泽兰 NPQ 变化幅度远不及全日照下(图 3a). 随着作用光强的增加, NPQ 呈线性增大趋势(图 3b). 在相同作用光下, 强光下生长的植株 NPQ 并不一定高, 说明对紫茎泽兰来说生长光强与其热耗散能力无关。

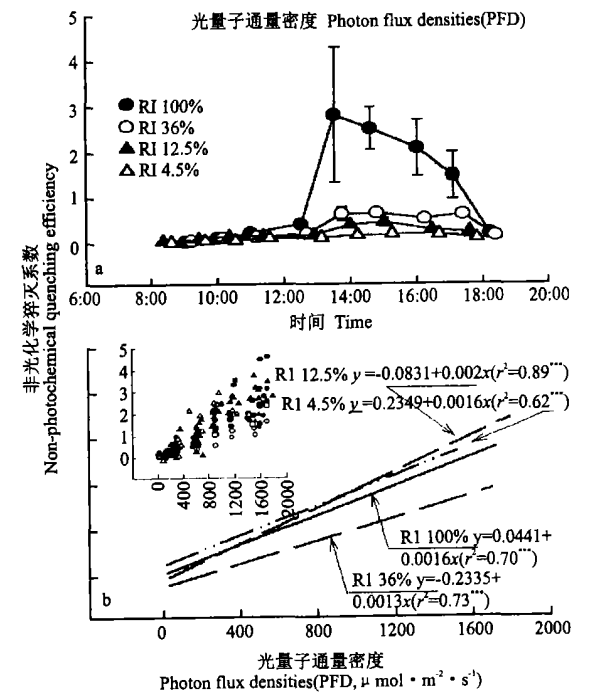


图 3 生长光强对紫茎泽兰非光化学猝灭系数(NPQ)的日变化(a) 和光响应(b)的影响
Fig. 3 Effect of growth irradiance on diurnal variation (a) and light response (b) of non-photochemical quenching efficiency (NPQ) in *E. adenophorum*.
*** $P < 0.001$.

3. 2 生长光强对紫茎泽兰最大净光合速率和比叶重的影响

随着生长环境光强的增大, 紫茎泽兰最大净光合速率 P_{max} 显著升高(图 4a), 这与其它喜光植物一致^[12, 20, 32]. 与 12.5% 光强相比, 36% 光强下透光率增加了 188%, 紫茎泽兰的光合能力升高 75%; 全日照下, 透光率增加了 700%, 而光合能力只增加 147.5%. 两组数据对比说明, 随着生长光强增大, 紫茎泽兰的光能利用率越来越低, 因此强光下存在大量过剩激发能, 这部分能量必须被耗散掉. 随着生长环境光强的减弱, 紫茎泽兰的比叶重显著降低(图 4b), 导致同样的叶生物量能形成更大的叶面积, 进而捕获更多的光能, 利于植株在弱光下生长^[12].

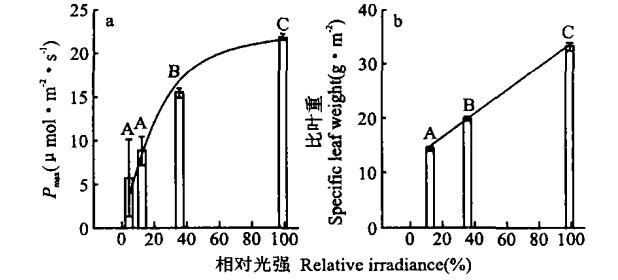


图 4 生长光强对紫茎泽兰的最大净光合速率和比叶重的影响
Fig. 4 Effect of growth irradiance on P_{max} and SLW in *E. adenophorum*.
图中不同大写字母表示不同光强下差异显著 Different capital letters on the bars indicate a significant difference between different light regimes ($P < 0.05$). 下同 The same below.

3. 3 生长光强对紫茎泽兰光合色素含量影响

随着生长光强的增大, 紫茎泽兰单位面积叶绿素含量(Chl_A , 图 5a)、单位干重叶绿素含量(Chl_M , 图 5b) 和单位干重类胡萝卜素含量(Car_M , 图 5d)

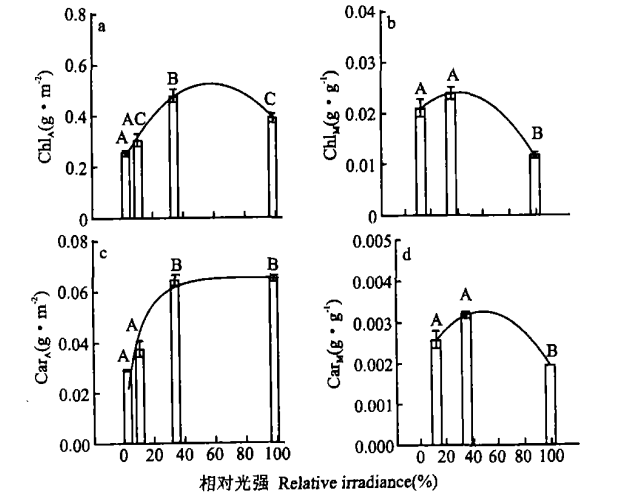


图 5 生长光强对紫茎泽兰单位面积叶和单位干重叶绿素(Chl_A , Chl_M) 和类胡萝卜素含量(Car_A , Car_M) 的影响
Fig. 5 Effect of growth irradiance on chlorophyll (Chl_A , Chl_M) and carotenoid content (Car_A , Car_M) per unit leaf area and dry mass in *E. adenophorum*.
4. 5% 光强下的 Chl_M 和 Car_M 数据丢失 Data of Chl_M and Car_M for 4.5% are lost.

均呈现先升后降的趋势. 在 RI 4.5% ~ 36% 范围内, 随着光强的升高, 单位面积类胡萝卜素含量 (Car_A , 图 5c) 升高, 而光强再高, 则变化不大. 类胡萝卜素和叶绿素之比 (Car/Chl) 随生长光强的增大而升高(图 6). 100% 光强下紫茎泽兰单位干重叶绿素含量 (Chl_M) 显著低于弱光(图 5b), 这与一些植物相同^[12, 25].

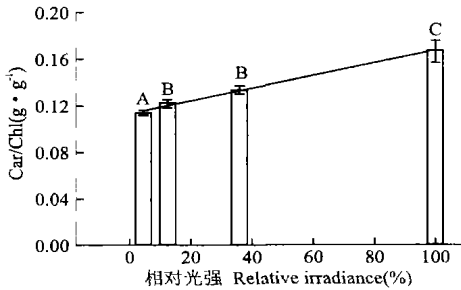


图 6 生长光强对紫茎泽兰类胡萝卜素、叶绿素含量之比的影响
Fig. 6 Effect of growth irradiance on ratio of carotenoid to chlorophyll in *E. adenophorum*.

4 讨 论

光抑制在荧光参数上表现为 F_v/F_m 的降低和 F_o 的增大^[9]. 100% 光照下, 紫茎泽兰发生了日间光抑制(图 1a), F_v/F_m 降幅较小(约 0.08), 最低值仍在 0.76 以上(图 1a); Φ_{PSII} 的降幅虽较大, 但最低时仍然维持在 0.2 以上(图 2), 说明光合系统 II (PS II) 反应中心活性一直较高, 日间光抑制不严重. F_v/F_m 、 F_o 、 Φ_{PSII} 随日间光强的减弱, 能很快恢复到黎明前的水平(图 1a、图 1b、图 2), 表明没有发生光合机构的光破坏^[23]. 结果表明, 强光下紫茎泽兰主要通过以下途径有效地维持了叶片的能量平衡, 避免了光合机构的光破坏: 1) 提高日间热耗散、活性氧清除能力以及光系统 II 反应中心可逆失活等, 耗散过剩光能; 2) 增大光合速率, 增加光能利用; 3) 提高比叶重(SLW), 降低叶绿素含量, 减少光能吸收.

热耗散可以防御光破坏^[9]. 随着日间光照的增强, 热耗散增多(图 3a). 紫茎泽兰 NPQ 在日间光强最高时仅接近 3, 即便在 $1500\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的强光照射下也没有超过 4(图 3a、图 3b), 与版纳地区其它植物相比并不高^[13], 表明外来入侵种紫茎泽兰的热耗散能力并不比本地种强, 在维持叶片能量平衡、防止光合机构光破坏过程中一定有其它机制在起作用. 有的学者认为, 强光下生长的植株热耗散能力强^[13], 但我们发现不同光强下生长的紫茎泽兰叶片热耗散能力相似(图 3b), 其机理有待进一步研究. 弱光下生长的植株保持较高的热耗散能力, 有利于

避免或减轻突遇强光(如光斑)而光合机构被光破坏.

有研究发现, 类胡萝卜素(Car)含量增多, 会导致叶片的热耗散能力升高^[6, 13]. 本研究发现, 随着生长环境光强的增大, Car 含量(Car_A , Car/Chl) 虽然升高(图 5c、图 6), 但各光强下的植株热耗散能力相近(图 3b), 那么 Car 含量升高的意义何在? 已知与热耗散有关的叶黄素是 Car 的组分之一, 而 Car 的另外某些组分能有效地清除活性氧^[6, 22]. 据此推测, 强光下紫茎泽兰 Car 含量的升高, 是其中与清除活性氧有关的组分增加的结果, 这有利于快速清除其它能量耗散途径, 如 Mehler 反应和光呼吸^[15]产生的大量活性氧.

F_o 的变化受多种因素影响, 叶黄素循环使其降低, PS II 反应中心的可逆失活或破坏使其升高^[11]. 当影响 F_o 的多因素同时存在时, 其变化方向取决于占优势的因素^[34]. 100% 光强下, F_o 先升高后恢复到初始值的现象说明 PS II 反应中心发生了可逆失活. 失活后的反应中心与捕光天线分离, 成为了激发能的猝灭器, 耗散了过剩光能, 保护了邻近而又相连的反应中心, 以免受光破坏^[7].

随着生长环境光强的增加, 紫茎泽兰 P_{max} 增大, 100% 光强下达到 $23\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右, 这一速率远高于其它光强下的值(图 4a), 也远高于版纳地区一些其它物种^[12, 13]. 高速率的光合作用可以利用更多的光能. 研究表明, 通过光合电子传递利用光能, 可以保护光合机构^[2, 13, 20, 26, 28]. Scholes 等^[28]发现, 强光下热带先锋树种和需强光的龙脑香科植物主要是通过提高 P_{max} 来保护光合机构, 而它们的热耗散速率并不比耐荫树种高, 紫茎泽兰亦如此(图 3b, 图 4a).

减少光能捕获是避免光合机构破坏的有效策略. 强光下 SLW 明显较大(图 4b), 这意味着相同的叶生物量在强光下形成的叶面积小, 叶片厚. 同时, 强光下的 Chl_A 并不比其它光强高(图 5a), 而这些叶绿素分子被分配到了更厚的叶片中, 引起单位体积叶片叶绿素含量降低, 导致强光下生长的叶片在相同条件下不如低光强下的捕光能力强, 这在一定程度上防止了光破坏的发生.

我们发现, 在相当于林下光强的弱光环境中(透光率 4.5%) 紫茎泽兰可以生长, 甚至表现可观的潜在光合速率(图 4a). 弱光下紫茎泽兰高生长与 100% 光下相似, 但生物量明显低于 100% 光下(结果未列出). 野外偶尔也能观察到生长在很弱光强下

的紫茎泽兰, 其形态特征与本研究 4.5% 光强下培养的紫茎泽兰相似。弱光环境下 SLW 降低(图 4b) 是植物做出的典型的形态学反应^[20], 这可以增加植株和叶片对光能的吸收。在低光强下(全日照的黎明和黄昏, 以及 36%、12.5%、4.5% 的全天) 紫茎泽兰的热耗散均维持在很低的水平, 说明其对光能的利用相当充分。

紫茎泽兰可以根据生长环境光强的变化调节其形态和生理过程, 保证高光强下光合机构不受光破坏, 低光强下能有效地利用光能, 以维持叶片光能平衡和植株正常生长, 能够适应大幅度的光环境差异可能是其表现入侵性的重要原因之一。

参考文献

- 1 Alscher RG, Donahue JL, Cramer CL. 1997. Reactive oxygen species and antioxidants: Relationships in green cells. *Physiol Plant*, **100**: 224~233
- 2 Baroli I, Melis A. 1998. Photoinhibitory damage is modulated by the rate of photosynthesis and by the photosystem II light-harvesting chlorophyll antenna size. *Planta*, **205**: 288~296
- 3 Bassman J, Zwier JC. 1991. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoids* clone. *Tree Physiol*, **8**: 145~159
- 4 Bilger W, Björkman O. 1990. Role of the xanthophylls cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in *Hedera canariensis*. *Photosyn Res*, **25**: 173~185
- 5 Brugnoli E, Scartazza A, de Tullio MC, et al. 1998. Zeaxanthin and nonphotochemical quenching in sun and shade leaves of C₃ and C₄ plants. *Physiol Plant*, **104**: 727~734
- 6 Bungard RA, Ruban AV, Hilberd JM, et al. 1999. Unusual carotenoid composition and a new type of xanthophylls cycle in plants. *Proc Natl Acad Sci*, **96**: 1135~1139
- 7 Critchley C, Russell AW. 1994. Photoinhibition of photosynthesis *in vivo*: The role of protein turnover in photosystem II. *Physiol Plant*, **92**: 188~196
- 8 D'Antonio CM, Hoghes RF, Vitousek P. 2001. Factors influencing dynamics of two invasive C₄ grasses in seasonally dry Hawaiian woodlands. *Ecology*, **82**(1): 89~104
- 9 Demmig-Adams B, Adams WW III. 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, **43**: 599~626
- 10 Eskling M, Arvidsson PO, Åkerlund HE. 1997. The xanthophyll cycle, its regulation and components. *Physiol Plant*, **100**: 806~816
- 11 Feng Y-L (冯玉龙), Feng Z-L (冯志立), Cao K-F (曹坤芳). 2001. The protection against photodamage in *A momum villosum* Lour. *Acta Phytophysiol Sin* (植物生理学报), **27**(6): 483~488 (in Chinese)
- 12 Feng Y-L (冯玉龙), Cao K-F (曹坤芳), Feng Z-L (冯志立), et al. 2002a. Acclimation of lamina mass per unit area, photosynthetic characteristics and dark respiration to growth light regimes in four tropical rainforest species. *Acta Ecol Sin* (生态学报), **22**(6): 901~910 (in Chinese)
- 13 Feng Y-L (冯玉龙), Cao K-F (曹坤芳), Feng Z-L (冯志立). 2002b. Effect of growth light intensity on the photosynthetic apparatus in four tropical rainforest tree species seedlings. *J Plant Physiol Mol Biol* (植物生理与分子生物学学报), **28**(2): 153~160 (in Chinese)
- 14 Genty B, Briantais JM, Baker NR. 1989. The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim Biophys Acta*, **990**: 87~92
- 15 Guo L-W (郭连旺), Shen Y-G (沈允钢). 1996. Protective mechanisms against photodamage in photosynthetic apparatus of higher plants. *Plant Physiol Com* (植物生理学通讯), **32**: 1~8 (in Chinese)
- 16 Henneman ML, Memmott J. 2001. Infiltration of a Hawaiian community by introduced biological control agents. *Science*, **293**: 1314~1316
- 17 Horton P, Ruban AV, Walters RG. 1994. Regulation of light harvesting in green plants: Indication by nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence. *Plant Physiol*, **106**: 415~420
- 18 Huner NPA, Öquist G, Sarhan F. 1998. Energy balance and acclimation to light and cold. *Trends Plant Sci*, **3**(6): 224~230
- 19 Ishida A, Toma T, Marjenah. 1999. Leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in relation to leaf angle, azimuth, and canopy position in the tropical pioneer tree, *Macaranga confiera*. *Tree Physiol*, **19**: 117~124
- 20 Kitao M, Lei TT, Koike T, et al. 2000. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. *Plant Cell Environ*, **23**: 81~89
- 21 Lichtenthaler HK, Wdllum AR. 1983. Determination of total carotenoids and chlorophyll a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochem Soc Trans*, **603**: 591~592
- 22 Li L (李玲). 1998. Effect of parquat and sodium benzoate on calluses of two maize cultivars with different drought resistance under osmotic stress. *Acta Phytophysiol Sin* (植物生理学报), **24**: 405~412 (in Chinese)
- 23 Long SP, Humphries S, Folkowski PG. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, **45**: 633~662
- 24 Lovelock CE, Jebb M, Osmond CB. 1994. Photoinhibition and recovery in tropical plant species: Response to disturbance. *Oecologia*, **97**: 297~307
- 25 Niinemä U, Tenhunen JD. 1997. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant Cell Environ*, **20**: 845~866
- 26 Park Y II, Chow WS, Anderson JM, et al. 1996. Differential susceptibility of photosystem II to light stress in light-acclimated pea leaves depends on the capacity for photochemical and nonradioactive dissipation of light. *Plant Sci*, **115**: 137~149
- 27 Rejmanek M. 1996. A theory of seed plant invasiveness: The first sketch. *Biol Cons*, **78**: 171~181
- 28 Scholes JD, Press MC, Zipperlen SW. 1997. Differences in light energy utilization and dissipation between between dipterocarp rain forest tree seedlings. *Oecologia*, **109**: 41~48
- 29 Shurin JB. 2000. Dispersal limitation, invasion resistance, and the structure of pond zooplankton communities. *Ecology*, **81**(11): 3074~3086
- 30 Strong DR, Pemberton RW. 2000. Biological control of invading species: risk and reform. *Science*, **288**: 1969~1970
- 31 Verhoeven AS, Adams WW III, Demmig-Adams B. 1999. The xanthophyll cycle and acclimation of *Pinus ponderosa* and *Malva neglecta* to winter stress. *Oecologia*, **118**(3): 277~287
- 32 Warren CR, Adams MA. 2001. Distribution of N, rubisco and photosynthesis in *Pinus pinaster* and acclimation to light. *Plant Cell Environ*, **24**: 597~609
- 33 Wan F-H (万方浩), Guo J-Y (郭建英), Wang D-H (王德辉). 2002. Alien invasive species in China: Their damages and management strategies. *Biodiv Sci* (生物多样性), **10**(1): 119~125 (in Chinese)
- 34 Xu DQ, Wu S. 1996. Three phases of dark-recovery course from photoinhibition resolved by the chlorophyll fluorescence analysis in soybean leaves under field conditions. *Photosynthetica*, **32**(3): 417~423

作者简介 王俊峰, 男, 1978 年生, 硕士, 主要从事植物生理生态学研究, 发表论文 7 篇。Tel: 0691-8716750; E-mail: junfeng_w@hotmail.com