

DOI: 10.3969/j.issn.1000-3142.2014.01.021

姬明飞, 丁东粮, 杨鑫. 不同蒿属植物对光强的适应性差异研究[J]. 广西植物, 2014, 34(1):111–115

Ji MF, Ding DL, Yang X. Photosynthetic responses to light of the four sagebrush species[J]. *Guihaia*, 2014, 34(1):111–115

不同蒿属植物对光强的适应性差异研究

姬明飞^{1*}, 丁东粮¹, 杨鑫²

(1. 南阳师范学院 生命科学与技术学院, 河南 南阳 473061; 2. 兰州市公安局刑事科学技术研究所, 兰州 730000)

摘要: 对中国四种蒿属植物(毛莲蒿、蒙古蒿、牡蒿和灰苞蒿)的光合响应曲线进行了研究。结果表明:牡蒿具有高光饱点($411.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)和最大光合速率($18.627 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),以及较低的光补偿点($17.867 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),对高光的适应能力最强;灰苞蒿的暗呼吸速率($0.353 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)和表观量子效率(0.038)最低,说明该种对弱光的适应能力较差,且在弱光条件下只能维持较低的生长速率;灰苞蒿水分利用效率随光强的变化趋势与其他三种蒿属植物一致,但总体上维持在一个较高的水平,可能与其对干旱生境的适应有关。光合响应曲线各个拟合指标在种间呈现出了较大的变异,其中光补偿点($L_{cp} \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)和暗呼吸速率($R_{day} \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)差异达到了显著水平。说明植物功能性状与植物对环境长期适应密切相关,并且这种适应性是稳定可遗传的。

关键词: 蒿属植物; 非直角双曲线; 光响应曲线; 适应

中图分类号: Q945.79 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2014)01-0111-05

Photosynthetic responses to light of the four sagebrush species

JI Ming-Fei^{1*}, DING Dong-Liang¹, YANG Xin²

(1. School of Life Science and Technology, Nanyang Normal University, Nanyang 473061, China;

2. Forensic Science Institute of Lanzhou Public Security, Lanzhou 730030, China)

Abstract: The light curves of *Artemisia vestita*, *A. mongolica*, *A. japonica* and *A. roxburghiana* were measured, and parameters of photosynthesis were calculated by non-rectangle hyperbolae function. Our results showed that *A. japonica* had higher light saturation point ($411.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), higher maximum net photosynthetic rate ($18.627 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) and lower light compensation point ($17.867 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) than other species, revealing a higher ability to adapt highlight conditions for *A. japonica*. *A. roxburghiana* had the lowest values of dark respiration ($0.353 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) and apparent quantum yield (0.038), indicating this species only maintained a low growth rate under low light conditions. Although the four species had similar trends in water use efficiency in response to increasing light densities, *A. roxburghiana* exhibited higher levels of WUE than those of other species, which might be reflected an adaptation to drought conditions. Furthermore, the parameters derived from light response curves exhibited a higher variation among species, especially for L_{cp} and R_{day} . Overall, those results confirmed the hypothesis that the expression of plant functional traits was closely related to the long-term adaptation of plants to environment and survival strategy.

Key words: sagebrush species; non-rectangle hyperbolae; light response curve, adaption

收稿日期: 2013-05-12 修回日期: 2013-07-22

基金项目: 河南省教育厅科学技术重点研究项目(13A180817); 南阳师范学院科研项目(AX2012015)。

作者简介: 姬明飞(1984-), 男, 河南南阳人, 博士, 讲师, 主要从事植物生理生态学和化学计量学研究, (E-mail)jimfdy@gmail.com。

* 通讯作者

蒿属(*Artemisia*)为菊科(Compositae)春黄菊族(trib. *Ananthemideae*)植物,主要分布在北半球温带和亚热带地区。我国分布蒿属植物 187 种,除南部和东南部分布较少外,遍及全国(林有润,1991)。该属植物许多种类可以入药,具有消炎、止血、利尿、解毒,甚至抗癌多种功效;此外,蒿属植物大多具有较高的粗蛋白、粗脂肪,且适口性较好,是理想的牧草。蒿属植物用途十分广泛,在医药、畜牧等领域已得到广泛认可,同时由于蒿属植物大多生长在较为干旱的环境下,形成了许多优良的抗旱性状(蒋林等,1993),是我国重要的水土保持和防风固沙植物。我国蒿属植物资源丰富,进一步研究和发掘不同种类的优良品种,对于蒿属植物更为广泛的用途具有十分重要的指导意义。

光合-光响应曲线模型是光合作用对环境因子响应的核心组成,对于光合-光响应曲线的研究,无疑会使我们对于光反应过程有更加直观的了解(Robert *et al.*,1984;陈根云等,2006)。关于光响应曲线数据的拟合方法有多种(Baly,1935;Thornley,1976;Farquhar *et al.*,1980;Bassman *et al.*,1991;Prado *et al.*,1997)。然而在准确度上存在很大争议(Evans *et al.*,1993;Kyei-Boahen *et al.*,2003;Yu *et al.*,2004;Leakey *et al.*,2006)。其中非直角双曲线因为拟合出的曲线参数 K (shape parameter)被认为与叶片厚度和单位面积叶绿素含量密切相关(Leverenze,1988;Buckley *et al.*,2004),因而在生理学和植物生理生态学的研究中应用最为广泛(Lamber *et al.*,1998)。本研究选取已在医药、畜牧和防风固沙等领域得到广泛应用且分布较广的毛莲蒿(*Artemisia vestita*)、蒙古蒿(*A. mongolica*)、牡蒿(*A. japonica*)和灰苞蒿(*A. roxburghiana*)四种蒿属植物,采用非直角双曲线拟合方程对光合-光响应曲线进行分析,比较四种蒿属植物的光合生理特征,探讨植物对于环境的适应能力差异,为我们今后更加合理的引种、驯化以及提高生产力提供理论和实践上的依据。

1 材料与方 法

1.1 研究区自然概况

本研究所需材料均来自于甘肃东、南部地区,该区域是西秦岭的北支西端,总的气候特征是夏秋季比较湿润,冬季较干燥,小气候现象复杂,年降水量

572 mm,主要集中在 6—8 月,年均温 4.8 °C,年蒸发量 1 245 mm,相对湿度 66.3%,属大陆性气候。该区域内毛莲蒿和牡蒿多生于中或低海拔地区的山坡、灌丛、河湖岸边及路旁等,蒙古蒿和灰苞蒿常见于较为干旱的森林草原和干河谷等地区。

1.2 研究材料

本研究选取毛莲蒿、蒙古蒿、牡蒿以及灰苞蒿四种该区域内蒿属代表性植物,所用幼苗均来自甘肃东南部地区野外采集种子(海拔 500~3 500 m),并由甘肃小陇山林业科学研究所统一育苗(105°54.637' E,34°28.892' N;海拔为 1 141 m)。所需苗木于 2009 年 3 月份移至兰州大学干旱农业生态教育部重点实验室榆中试验站实验大棚内(104°09.08' E,35°56.61' N;海拔为 1 750 m),盆栽基质采用泥炭土和珍珠岩等体积的混合物。在整个实验过程中,保证植物生长在水平良好的条件下,保证足够的空间,以防止植物之间的遮荫。本研究所用的大棚是全日光温室大棚,日照时间平均为 10 h,一天之内温度变化基本维持在 20~25 °C,CO₂ 浓度基本与大气浓度持平。

1.3 实验方法

2009 年 7 月 5—10 日开始,每日 9:00~11:00 采用便携式光合作用分析系统(LI-6400, Li-Cor Inc, Lincoln NE, USA)测定 4 种蒿属植物的光响应曲线。选取当年生成熟的叶片,每个种选取 3~5 株个体,每个个体 3 片叶子。在测定的过程中,CO₂ 浓度控制在 400 μmol · L⁻¹,叶片的温度基本控制在 28 °C,相对湿度为 52%。光响应曲线所需的光源采用 LI-6400-02B LED 红蓝光源,根据先前的预实验和西北地区较强的太阳辐射,光照强度设定为 0、40、80、150、200、400、600、800、1 200、1 600 μmol · m⁻² · s⁻¹。在测定之前,每一株植物需要进行 1 h 的光活化时间,以保证其光系统的完全开放。测定顺序是按 1 600~0 μmol · m⁻² · s⁻¹ 进行。此外,在测量的前一天应对材料进行充分浇水,这样可以保证植物在不受胁迫条件下进行研究。

采用非直角双曲线模型拟合测得的光响应曲线(Thornley,1976)。其原理根据以下公式:

$$A(I) = \frac{\phi I + A_{\max} - \sqrt{(\phi I + A_{\max})^2 - 4\theta I A_{\max}}}{2\theta} - R_d$$

式中, A 代表光合速率, I 是光量子通量密度(PPFD), ϕ 是表观量子效率(QE), A_{\max} 光饱和点时同化速率, R_d 是暗呼吸速率和 θ 代表曲线的曲率 K

(图 1 来自 Thornley, 1976)。通过这个模型, 我们可以计算出光饱和点(L_{sp}), 光补偿点(L_{cp}), 表量子效率(QE), 水分利用效率(WUE)。

1.4 数据分析

所有的数据分析都在 SPSS 和 R 语言环境下进行(R Development Core Team, 2008)。混合线性模型(Mixed model regression)分析采用 *lme* (non-linear least squares regression) 的分析包功能。

2 结果与分析

2.1 光合光响应曲线拟合参数的比较

植物对不同光强环境的响应反应出植物对自身生境的适应机制(杨兴洪等, 2005)。由图 1 可以看出, 随着光强增大, 4 种蒿属植物的净光合速率都表现出了逐渐上升到稳定的趋势。总体上看, 毛莲蒿和牡蒿具有较高的最大光合速率, 蒙古蒿和灰苞蒿较小。牡蒿在 4 种蒿属植物中具有最高的光饱和点($411.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 其值高说明植物在受到强光辐射时生长发育不容易受到抑制, 毛莲蒿和灰苞蒿次之, 蒙古蒿的饱和点最低($172.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。此外, 光补偿点反映了植物光合作用过程中光合同化作用与呼吸消耗相当时的光照强度, 毛莲蒿具有明显高于其它 3 个种的光补偿点($51.53 \mu\text{mol}$

$\cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 说明毛莲蒿在弱光条件的适应能力低于其他 3 个种(表 1)。

表观量子效率(QE)是指植物每吸收一个光子所固定的 CO_2 或释放 O_2 的分子数, 直接反应了植物在弱光条件下吸收、转换和利用光能的能力(蹇洪英等, 2003)。本研究结果显示 4 种植物的 QE 大小为灰苞蒿 < 毛莲蒿 < 蒙古蒿 < 牡蒿, 且表观量子效率为 0.038~0.054 之间(表 1), 这样的结果远小于理论上植物的最大初始量子效率(0.08~0.125)。考虑到植物和环境之间复杂的关系, 大部分研究都认为表观量子效率的经验值一般都在 0.04~0.07 为正常(陆佩玲等, 2001; Long *et al.*, 1994)。因而, 本研究对象的 QE 值处在一个合理的变化范围内, 且证明 4 种蒿属植物整体在弱光环境的光能利用效率处于较低的水平。相比之下, 牡蒿具有较高的光能转化效率, 而灰苞蒿因为光敏感性较差, 从而导致转化效率低于其他蒿属植物。通过拟合饱和和光下的最大净光合速率(A_{max}), 我们可以看出, 牡蒿具有较强的潜在光合能力, 而蒙古蒿和灰苞蒿表现较弱。4 种植物中毛莲蒿的暗呼吸速率明显较高($2.087 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 牡蒿和蒙古蒿次之, 灰苞蒿最低($0.353 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。暗呼吸作为一个与温度密切相关的指标, 产生这样的结果我们认为可能与原生境存在一定的联系。

表 1 四种蒿属植物非直角双曲线拟合的参数

Table 1 Photosynthetic parameters of four sagebrush species from non-rectangle hyperbola model

植物 Plant	QE	K	R_{day} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	A_{max} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	L_{cp} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	L_{sp} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	R^2
毛莲蒿 <i>Artemisia vestita</i>	0.044±0.004	0.729±0.291	2.087±0.981	14.767±2.462	51.533±24.872	399.667±46.307	0.998
蒙古蒿 <i>A. mongolica</i>	0.050±0.022	0.713±0.366	0.672±0.330	6.648±2.049	14.900±7.474	172.333±65.869	0.967
牡蒿 <i>A. japonica</i>	0.054±0.025	0.409±0.272	0.842±0.462	18.627±8.090	17.867±6.579	411.000±77.688	0.994
灰苞蒿 <i>A. roxburghiana</i>	0.038±0.019	0.213±0.157	0.353±0.254	8.780±2.211	12.677±4.018	299.333±92.258	0.980

表 2 中定量分析了非直角双曲线法拟合出的参数在种间和个体间的差异。结果显示: 所有指标的变异主要来源于种之间的差异, 而个体间的差异几乎可以忽略。其中光补偿点($L_{cp} \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)和暗呼吸速率($R_{day} \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)在种间的差异是显著的($P < 0.01$), 而对于 A_{max} 、 L_{sp} 、K 和 QE 来说, 虽然统计学上差异不显著, 但是还是显示了差异主要来自种间的变化(13%~83%)。

2.2 光合参数的光响应过程

从图 2 看出, 四种蒿属植物的 C_i 随着 PAR 的增加, P_n 的增大而减小, 但减小的幅度有差异。 C_i

随着光强变化逐渐下降, 到 PAR 达 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 四种蒿属植物的 C_i 降低为 $200 \sim 100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 即维持平衡, 而牡蒿和灰苞蒿在最低点之后即略微呈现出上升趋势。这四种蒿属植物在 PAR 增大的初始阶段都有一个大量消耗 CO_2 的过程, 而在光照增强的初期 g_s 值还较小, 外界吸收的 CO_2 量不能满足光合过程的需求, 因而 C_i 明显下降。毛莲蒿和牡蒿因为具有相对较大的 g_s , 其补充 CO_2 的能力相对较强, 因此 C_i 的降低幅度相对较低。此后, 随着光照强度 (PAR) 增加, 气孔导度 (g_s) 并未呈现出下降的趋势, 因而肯定了在 PAR

表 2 光曲线拟合值在种间及个体间的方差分析
(标准偏差和方差百分比率)

Table 2 Variance components (standard deviation and percentage of total variance) of the estimated parameters of the photosynthetic light-response curves among species and individuals

参数 Parameter	种间差异 Difference between species	个体间差异 Individual difference	残留物 Residual
最大光合速率 A_{max} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	4.000(0.66)	0.001(~0)	2.86
暗呼吸速率 R_{day} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	0.620(0.56) *	0.001(~0)	0.56
光饱和点 I_{sp} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	85.180(0.83)	0.000(~0)	12.85
曲线凸度 K	0.140(0.13)	0.000(~0)	0.36
光补偿点 L_{cp} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	16.650(0.61) *	0.001(~0)	13.22
表观量子效率 QE	0.001(~0)	0.000(~0)	0.01

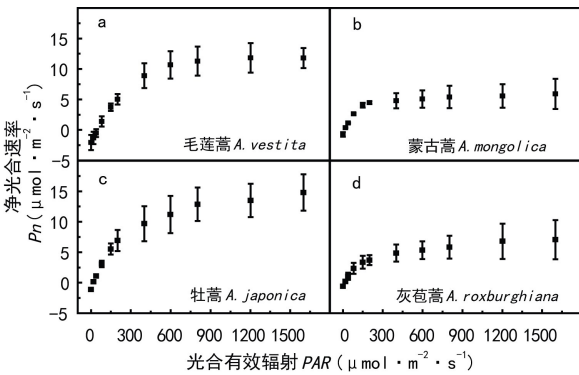


图 1 四种蒿属植物光合响应曲线
PAR 为光合有效辐射, P_n 为净光合速率。

Fig. 1 Light response curves of four sagebrush species

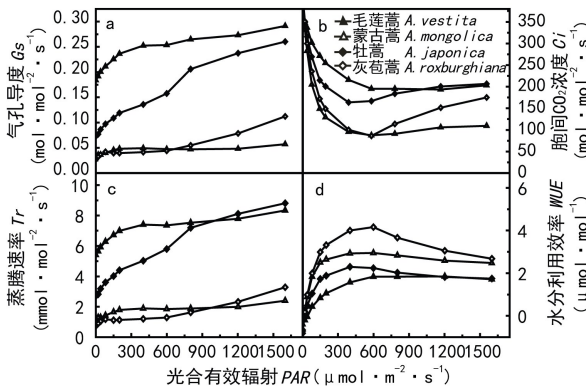


图 2 四种光合参数的光响应过程 (PAR 为光强)
Fig. 2 Four photosynthetic parameters response to light conditions

达到饱和点之后 P_n 增加的幅度减小的原因不是由于气孔开闭造成的 (Farquhar *et al.*, 1982)。

四种蒿属植物的 T_r 始终随着 PAR 的增加而升高, 在 PAR 接近 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 牡蒿和灰苞蒿呈现出较为明显的上升趋势。四种材料的水分利用效率 (WUE) 表现出不同的变化趋势。四种蒿属植物的 WUE 在起始阶段随着 PAR 的增加而逐渐上升, 当 PAR 达到 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 牡蒿、毛莲蒿和蒙古蒿的 WUE 同时达最大水分利用效率, 当 PAR 达到 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时灰苞蒿的 WUE 达最大值。此后, 随着 PAR 的升高, 四种蒿属植物的 WUE 呈现下降趋势, 其中灰苞蒿的下降程度更明显, 但总体上一直维持在一个较高的水平。整体上看, 随 PAR 的增大, g_s 增大, T_r 逐渐增大, 同时, C_i 减小, P_n 的增加幅度减小, 因而导致 WUE 在 PAR 达到一定强度以后呈现出逐渐减小的趋势。

3 结论与讨论

对四种蒿属植物的光合响应曲线的研究表明, 各个拟合指标在种间呈现出了较大的变异, 主要以光补偿点和暗呼吸速率最为明显。光补偿点是植物利用弱光能力的一个重要的指标, 意味着植物在较低的光强下就己能进行有机物的积累, 进行最大可能的光合作用, 是植物耐阴性的主要参数 (薛青武等, 1990)。这说明在蒿属植物中对于光能利用可能是我们在选择应用蒿属植物时应当重点考虑的因素之一。此外, 考虑到本研究收集的材料分别来自不同的生境条件, 对于各自生境条件下的长期的适应性使得他们具有了稳定并可以遗传的资源利用策略, 因而作为光响应曲线拟合出的指标在种间的差异比较大。这样的结果也初步肯定了植物功能性状是植物自身对于环境长期适应而形成自身稳定遗传的生存策略 (Donovan *et al.*, 2011)。

总体来说, 牡蒿潜在在光合能力、光饱和点和表观量子效率上表现均较高, 且较低的光补偿点和适宜的水分利用效率。灰苞蒿各项指标虽表现了对光变化的不敏感性, 但它的水分利用效率明显高于其他, 这可能是对于较为干旱生境的一种适应机制。综上所述, 利用非直角双曲线拟合出的光合参数在一定程度上反应了蒿属植物对于环境变化的响应机制, 但是蒿属植物在原生境的条件下是否也和室内试验结果一致这些问题都有待进一步研究。

参考文献:

- 林有润. 1991. 中国植物志(第 76 卷第 2 分册)[M]. 科学出版社
- Baly EC. 1935. The kinetics of photosynthesis[J]. *Proc Roy Soc B*, **117**:218—239
- Bassman J, Zwier JC. 1991. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltroids* and *Populus trichocarpa* × *P. deltroids* clone[J]. *Tree Physiol*, **8**:145—149
- Buckley TN, Farquhar GD. 2004. A new analytical model for whole-leaf potential electron transport rate[J]. *Plant Cell Environ*, **27**:1 486—1 502
- Chen GY(陈根云), Yu GL(俞冠路), Chen Y(陈悦), et al. 2006. Exploring the observation methods of photosynthetic responses to light and carbon dioxide(光合作用对光和二氧化碳响应的观测方法)[J]. *J Plant Physiol & Mol Biol*(植物生理与分子生物学报), **32**(6): 691—696
- Donovan LA, Maherali H, Caruso CM, et al. 2011. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum[J]. *Trends Ecol & Evol*, **26**:88—95
- Evans JG, Jakonbsen I, Ögren E. 1993. Photosynthetic light-response curves. 2: Gradients of light absorption and photosynthetic capacity[J]. *Planta*, **189**:191—200
- Farquhar GD, Caemmerer S, Berry JA. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species[J]. *Planta*, **149**:78—90
- Farquhar GD, Sharkey TD. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Ann Rev Plant Physiol*, **33**:317—345
- Jian HY(蹇洪英), Zou SQ(邹寿青). 2003. The photosynthetic characteristics in leaves of carpet grass-Axonopus compressus(地毯草的光合特性研究)[J]. *Guihaia*(广西植物), **23**(2):181—184
- Jiang L(蒋林), Lin YR(林有润). 1993. Study on the comparative morphological and anatomy of *Artemisia* Linn. in China (I) the structure of leaf epidermis(中国蒿属植物比较形态和解剖学研究(I)叶表皮结构)[J]. *Bull Bot Res*(植物研究), **13**(4):353—369
- Kyei-Boahen S, Lada R, Astatkie T, et al. 2003. Photosynthetic response of carrots to varying irradiances[J]. *Photosynthetica*, **41**:1—5
- Leakey ADB, Uribealrrea M, Ainsworth EA, et al. 2006. Photosynthesis, productivity, and yield of maize are not affected by Open-Air elevation of CO₂ concentration in the absence of drought[J]. *Plant Physiol*, **140**:779—790
- Leverenz JW. 1988. The effects of illumination sequence, CO₂ concentration, temperature and acclimation on the convexity of the photosynthetic light response curve [J]. *Physiol Plant*, **74**:332—341
- Long SP, Humphries S, Falkowski PG. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature[J]. *Ann Rev Plant Physiol Mol Biol*, **45**:633—662
- Lu PL(陆佩玲), Yu Q(于强), Luo Y(罗毅), et al. 2001. Fitting light response curves of photosynthesis of winter wheat(冬小麦光合作用的光响应曲线的拟合)[J]. *Chin J Agrometeorol*(中国农业气象), **22**(2):12—14
- Prado CHBA, Moraes JAPV. 1997. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field condition[J]. *Photosynthetica*, **33**:103—112
- Robert ES, Mark A, John SB. 1984. Kok effect and the quantum yield of photosynthesis[J]. *Plant Physiol*, **75**:95—101
- Thornley JHM. 1976. Mathematical models in plants physiology [M]. New York: Academic Press
- Xue QW(薛青武), Chen PY(陈培元). 1990. Effects of nitrogen nutrition on water status and photosynthesis in wheat under soil drought(土壤干旱条件下氮素营养对小麦水分状况和光合作用的影响)[J]. *Plant Physiol J*(植物生理学报), **16**(1):49—56
- Yang XH(杨兴洪), Zou Q(邹琦), Zhap SJ(赵世杰). 2005. Photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence in leaves of cotton plants grown in full(遮荫和全光生长的棉花光作用和叶绿素荧光特征)[J]. *Chin J Plant Ecol*(植物生态学报), **29**(1):8—15
- Yu Q, Zhang YQ, Liu YF, et al. 2004. Simulation of the stomatal conductance of winter wheat in response to light, temperature and CO₂ changes[J]. *Ann Bot*, **93**:435—441
- Cools T, Veylder LD. 2008. DNA stress checkpoint control and plant development[J]. *Curr Opin Plant Biol*, **12**:1—6
- Ding L, Qi LL, Jing HW, et al. 2008. Phytotoxic effects of Leukamenin E(an *ent*-kaurene diterpenoid) on root growth and root hair development in *Lactuca sativa* L. seedlings[J]. *J Chem Ecol*, **34**:1 492—1 500
- Ding L(丁兰), Li J(李静), Liu GA(刘国安), et al. 2011. Effects of dihydrosanguinarine on root growth and cell division in *Lactuca sativa* L. seedlings(二氢血根碱对莴苣幼苗根生长及其细胞分裂的影响)[J]. *Acta Bot Bor-Occ Sin*(西北植物学报), **31**(3):517—524
- Franck AD, Marjatta R, Frédéric L. 2003. Hypaphorine, an indole-3-acetic acid antagonist delivered by the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus tinctorius*, induces reorganisation of actin and the microtubule cytoskeleton in *Eucalyptus globulus* ssp. *bicostata* root hairs[J]. *Planta*, **218**:217—225
- Illiamson GB, Richardson D. 1988. Bioassays for allelopathy: measuring treatment responses with independent controls[J]. *J Chem Ecol*, **14**(1):181—187
- Li XR(李小茹), Liu WH(刘婉华), Guan YL(关亚丽). 2012. Allelopathic effects of water extract from rhizosphere soil of *Parthenium hysterophorus*(银胶菊根际土壤化感作用的初步研究)[J]. *Chin Agric Sci Bull*(中国农学通报), **28**(7):176—180
- Ma DW(马丹炜), Qiao DJ(乔定君), Yang BK(杨必坤), et al. 2008. Allelopathic effects of rock plant *Pogonatherum paniceum* on crops(岩生植物金发草对作物的化感效应)[J]. *Guihaia*(广西植物), **28**(4):527—530
- Pan JW, Zhu MY, Chen H. 2001. Aluminum-induced cell death in root-tip cells of barley[J]. *Environ Exp Bot*, **46**:71—79
- Rice EL. 1984. Allelopathy (2nd ed) [M]. Orlando: Academic Press:422—432
- Wang LD(王立德), Liao H(廖红), Wang XR(王秀荣), et al. 2004. Root hair initiation and development and nutrient uptake in plants(植物根毛的发生、发育及养分吸收)[J]. *Chin Bull Bot*(植物学通报), **21**(6):649—659
- Weir TL, Park SW, Vivanco HM. 2004. Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals [J]. *Curr Opin Plant Biol*, **7**:472—479
- Wolters H, Jurgens G. 2009. Survival of the flexible: hormonal growth control and adaptation in plant development[J]. *Nat Rev Gen*, **10**:305—317

(上接第 88 页 Continue from page 88)