

NaCl胁迫对互花米草细胞膜和光响应曲线特征参数的影响

石贵玉^{1,2}, 康浩¹, 宜丽娜¹, 李明霞¹

(1. 广西师范大学 生命科学学院, 广西 桂林 541004; 2. 珍稀濒危动植物生态与环境保护省部共建教育部重点实验室, 广西 桂林 541004)

摘要: 以大米草的互花米草为材料,研究了不同盐浓度对其细胞膜透性、丙二醛(MDA)含量和光响应曲线的特征参数的变化情况。结果表明:盐浓度低于 300 mmol·L⁻¹时,互花米草细胞膜透性和 MDA 含量较对照组无显著差异;其较高的最大光合速率(>30 μmol·m⁻²·s⁻¹),表观量子效率(>0.05 mol·mol⁻¹Photons)以及较低的暗呼吸速率(<1.5 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹)和光补偿点(<20 μmol·m⁻²·s⁻¹)为其有机物质积累、竞争、建立种群并扩散提供条件。盐浓度高于 500 mmol·L⁻¹时,互花米草膜透性和 MDA 含量显著上升,最大光合速率(A_{max})及表观量子效率(Q)显著下降,暗呼吸速率(R_{day})和光补偿点(LCP)上升。表明细胞膜和光合作用有关酶受到迫害,抑制了其正常生长。盐胁迫下互花米草光合速率降低,但蒸腾速率的显著下降提高了单叶水分利用效率,从而部分缓解了渗透势变化对细胞的迫害,为其生存和生长提供条件。

关键词: 互花米草; 膜透性; MDA; 光响应曲线; 参数

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2012)01-0101-06

Response of cell membrane and light-response curve parameters of *Spartina anglica* to NaCl stress

SHI Gui-Yu^{1,2}, KANG Hao¹, YI Li-Na¹, LI Ming-Xia¹

(1. College of Life Sciences, Guangxi Normal University, Guilin 541004, China; 2. Key Laboratory of Rare and Endangered Species and Environmental Protection, Ministry of Education, Guilin 541004, China)

Abstract: This research covers the study of light-response curve parameters, membrane permeability and malondialdehyde contents of *Spartina anglica* in NaCl salt stress. The results indicated that there was no significant change in membrane permeability or malondialdehyde contents at the salt concentrations no higher than 300 mmol·L⁻¹. In the same condition, the relative high A_{max}(>30 μmol·m⁻²·s⁻¹), high apparent quantum yield(>0.05 mol·mol⁻¹Photons), relative low dark respiration rate(<1.5 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹) as well as light compensation point(<20 μmol·m⁻²·s⁻¹) could be prerequisites for organic matter accumulation, competition, establishing populations and pervasion. However, at the salt concentration higher than 500 mmol·L⁻¹, the member permeability and malondialdehyde contents increased obviously, A_{max} and apparent quantum yield decreased significantly, and dark respiration rate and light compensation point increased slightly. All these changes showed that cell membrane and enzyme of photosynthesis of *S. anglica* was damaged, so their growth was inhibited. In addition, relative lower photosynthetic rate and significantly lower transpiration rate of *S. anglica* under salt stress provided the conditions for their existence and growth by higher water use effective and remission of persecution of osmotic potential to cell membrane.

Key words: *Spartina anglica*; membrane permeability; malondialdehyde; light-response curve; parameters

互花米草是一种耐盐性较强的植物,叶片具有发达的盐腺,能在盐浓度 35‰ 的滩涂生长,抗逆性强、适应性广(Ranwell,1964)。光合速率在 10 °C 时即减弱,7~9 °C 时则完全停止光合作用(Martina 等,2006)。大米草在世界许多地方入侵潮间带,占据沼泽植被和海藻生长地(Wang 等,2006;Cottet 等,2007),从而导致底栖动物和鸟类的饲料来源受到影响,迫害当地物种多样性。在我国,北起鸭绿江口,南至广西北部湾沿海滩涂均有分布,面积在 $5.3 \times 10^4 \text{ hm}^2$ 以上,形成了可观的盐沼植被(朱晓佳等,2003)。研究表明:大米草的入侵已经改变入侵地物种的组成和数量(Hedge & Kriwoken,2000),同时也影响到其营养功能(Levin 等,2006)。Levin 等(2006)研究大米草入侵与未入侵地滩涂后发现,以藻类为基础的食物网已转变为以碎屑为基础的食物网。大米草以连续改变或者利用生物工程的方式(Crooks,2002),增加茂密的根茎周围的沉积物,以此改变海洋生境,并且可通过无性生殖方式进行扩散(Thompson,1991)。如今对大米草的治理主要通过割除或喷洒除草剂,这些都很难达到根除的目的。Reeder 等(2004)认为没有长期的监测和持续的清除,大米草很容易重新入侵和生长。作为全球性的入侵物种,大米草的生理生态学特性已在国际上广泛开展(Baeriocher 等,2004;Bergholz 等,2001;Cacador 等,2000)。Martina 等(2006)等认为高温可以促使大米草进一步扩散,Castillo 等(2005)在研究中发现当盐浓度达到 40 mg/L 时,大米草生长、净光合速率以及光系统 II 光化学效率降低。目前国内绝大数研究仅停留在评价大米草入侵的生态后果和管理对策以及大米草工程的功过评价等方面,另有部分关于大米草黄酮提取(唐军等,2008)、 Na^+/H^+ 泵基因 3'cDNA 末端克隆的报道(兰涛等,2007)。而大米草的互花米草在不同盐浓度处理下的光响应曲线特征参数、光合速率等却未见报道,因此,以期通过本研究为进一步探究不同盐浓度下互花米草和 C4 植物对光强的响应机理提供部分参考。

1 材料与方法

1.1 实验材料

互花米草(*Spartina alterniflora*)幼苗(高约 20 cm,3~4 张叶)于 2008 年 4 月采自广西北海沿海滩涂。种子直径 15 cm,深度 18 cm 塑料桶的沙

基中,每桶 3 株,第一星期浇自来水使其根系生理状况恢复,第二星期开始用含 NaCl 为 0、100、300、500、700、900 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 Hoagland 营养液浇灌,每个浓度 3 个重复。每隔 4 d 弃去旧液,更换一次新鲜营养液,每次浇灌量为 300 mL,于自然光下培养。50 d 后取生长良好、同浓度内高度基本一致的植株,选定从顶端向下第 3 片充分伸展的完整叶子为测量对象。

1.2 测定项目及方法

1.2.1 细胞膜透性与 MDA 含量的测定 对所有符合条件的植株进行测定,质膜相对透性用导电率表示,利用电导率法(陈建勋等,2002)测定;丙二醛含量采用硫代巴比妥酸法(李合生等,2000)测定。

1.2.2 光曲线的测定 选择晴天测量符合条件叶片的光响应曲线。参比室 CO_2 浓度通过 LI-6400 外带 CO_2 气源(液化 CO_2 小钢瓶)控制为 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,叶面温度控制在 $30 \pm 0.5 \text{ }^\circ\text{C}$ 。光强由 LI-6400 红蓝 BLED 光源控制为(2 000、1 800、1 500、1 200、1 000、800、600、400、200、150、100、50、0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。测量前先由 $1 000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光强诱导 20 min,待各项参数稳定后开始测量,每一光强数据测定最小等待时间 150 s,最大等待时间 300 s。利用光合仪同步测出气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)等光合参数。

1.3 数据统计分析

根据实测值做光响应曲线,实验数据为 3 次重复均值。试验数据采用 SPSS 11.0,Excel 2003 和光合模拟软件进行分析制图。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫对互花米草细胞膜透性与 MDA 含量的影响

受不同盐浓度的影响,互花米草叶片和根部细胞膜透性以及 MDA 含量均发生了变化(表 1)。在盐浓度 100~300 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,叶和根部的 MDA 含量与对照组之间没有显著性差异;盐浓度 500~900 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,叶和根部的 MDA 含量与对照组差异显著($P < 0.05$)。由此可见高盐浓度可以诱导 MDA 含量的增加,使得膜脂过氧化作用增强,细胞膜损伤加剧。同时互花米草的电导率随着盐浓度的增加而变大,盐浓度大于等于 500 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,其叶和根电导率较对照组差异显著,呈现出与 MDA

表 1 盐胁迫对互花米草细胞膜透性及 MDA 含量的影响
Table 1 Effects of salt stress on membrane permeability and MDA content of *Spartina anglica*

处理 Treatment	叶电导率 Leave conductivity (%)	根电导率 Root conductivity (%)	叶 MDA 含量 Content of MDA in leaf cells ($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$)	根 MDA 含量 Content of MDA in root cells ($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$)
ck	25.5±2.3	27.2±1.3	5.23±2.3	5.6±1.7
100	25.3±1.6	26.9±2.1	4.65±1.3	3.9±1.2
300	28.6±2.5	31.7±2.5	5.12±2.1	8.6±2.5
500	34.6±3.4	41.1±3.2*	13.65±2.4*	14.32±2.1*
700	49.6±5.3*	60.7±4.6*	17.34±2.3*	18.23±1.6*
900	65.4±5.1*	71.3±5.1*	23.45±1.2*	19.94±1.7*

* 表示 0.05 显著水平,下同。* Significant difference at 0.05 level. The same below.

含量变化相似的规律,从两方面证实了高盐浓度对互花米草膜系统造成了损伤。

2.2 光响应曲线特征参数提取

采用经典的 Farquhar 模型,利用 SPSS10.0 统计软件中的非线性统计分析模块进行光曲线拟合,模拟理论公示为:

$$A = (\text{light} \cdot Q + A_{\max} - \sqrt{((Q \cdot \text{light} + A_{\max}) \cdot (Q \cdot \text{light} + A_{\max}) - 4 \cdot Q \cdot A_{\max} \cdot \text{light} \cdot K)}) / (2 \cdot K) - R_{\text{day}} \dots \dots \dots (1)$$

(1)式中,A 为净光合速率, A_{\max} 为叶片最大净光合速率,Q 为表观量子效率,K 为曲角, R_{day} 为暗呼吸速率,light 为光强(PAR)。并根据拟合方程求出光补偿点(LCP)。

图 1 为该公式(1)拟合出的 CK 组大米草叶片光响应曲线,可见公式(1)可以较好的模拟光合速率随光强的变化。通过分析其他盐浓度组叶片的光响应曲线,其决定系数(R^2)均在 0.90 以上,所以拟合结果能够较好地反映实际情况。利用公式(1)对所有处理材料的测定数据进行拟合,求出不同处理组互花米草光曲线的特征参数(表 2)。其中表观量子利用效率是用光响应曲线中光强在 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以下时的初始直线部分的斜率表示(图 2)。

2.3 不同盐浓度下互花米草光响应曲线特征参数分析

不同盐浓度处理后互花米草光响应曲线特征参数存在差异(表 2)。最大光合速率呈现“高→低”的变化趋势,反映出植物叶片从“生长正常→生长受阻”的变化过程。其中以盐浓度 $500 \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 为转折点,此后 A_{\max} 急剧下降,700 和 $900 \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时的 A_{\max} 仅为对照组的 45.6%和 46.3%,在 0.01 水平上差异显著,表明高盐浓度对互花米草光合速率产生了强烈的抑制作用,其原因可能是盐胁迫导致光合作用有关酶的活性降低,如 Rubisco 和 PEP 羧化酶等酶活性降低。在一定环境条件下,叶片的

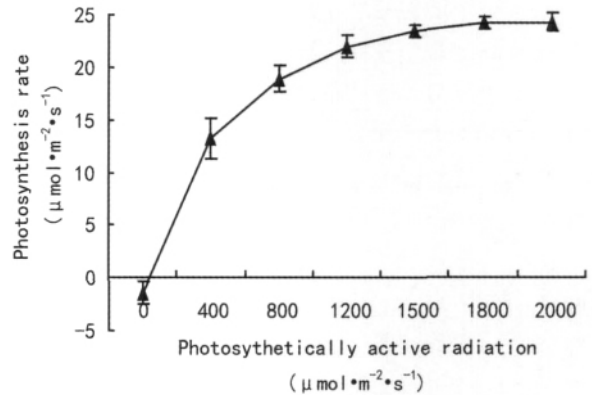


图 1 互花米草 CK 组叶光响应曲线拟合
Fig. 1 Simulated light-response curve of the CK leaves of *Spartina anglica*

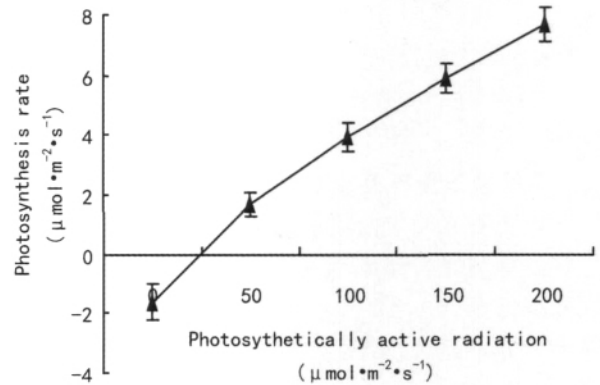


图 2 互花米草 CK 组叶表观量子效率
Fig. 2 Apparent quantum yield of the CK leaves of *Spartina anglica*

最大光合速率表示了叶片的最大光合能力(陆佩玲等,2000),表观量子利用效率反映了叶片对光能的利用情况,尤其是对弱光的利用能力(蹇洪英等,2003),暗呼吸速率指黑暗中进行的气体交换速率,较低的暗呼吸速率可减少呼吸作用对光合产物的消耗(Kitao 等,2000)。通过对特征参数的分析,表明互花米草在 $100 \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 盐浓度时光合同化潜力

最大,在强光下具有更高的光合速率,而在 700、900 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时最小。盐浓度低于 300 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时互花米草对弱光的利用能力强于高盐浓度,较低的光补偿点使其在较弱的光下即可积累有机物质,同

时较低的暗呼吸速率也降低了对光合产物的消耗。这些参数均预示着在密生状况下互花米草亦能有效利用光能,以促进个体生长和种群扩大,该结果与互花米草实际密生和高同化能力的情况一致。

表 2 盐胁迫下互花米草叶片光响应曲线的特征参数

Table 2 Parameters of light response curves of leaves of *Spartina anglica* under salt stress

处理 Treatment	模型参数 Model parameter				
	最大光合速率 A_{\max} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	表观量子效率 Q ($\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ Photons)	暗呼吸速率 R_{day} ($\mu\text{mol} \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	曲角 K
0	31.65	0.061	1.44	19.9	0.226
100	36.59	0.064	1.37	19.9	0.122
300	33.53	0.065	1.46	19.9	0.176
500	31.75	0.045	1.59	23.9	0.407
700	14.64*	0.031*	1.56	24	0.712*
900	14.45*	0.029*	1.62	32*	0.905*

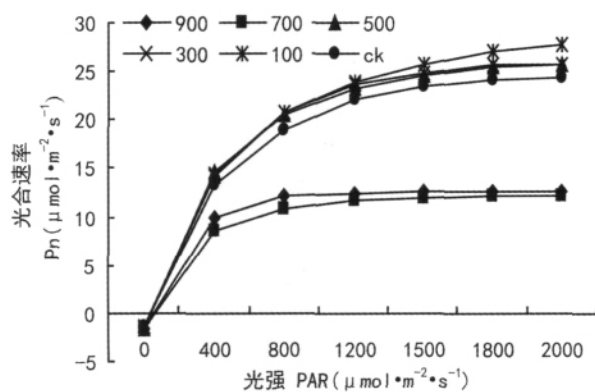


图 3 不同盐浓度处理下互花米草的光响应曲线

Fig. 3 Light-response curves of *Spartina anglica* under salt stress

2.4 不同盐浓度下互花米草光能利用差异分析

对所测光响应曲线进行拟合(图 3)。进一步分析各处理间光合速率随光强的变化趋势可以发现:在光强低于 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,各处理组光合速率差异不显著,后随光强的升高而呈直线上升,其中 CK 500 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 盐浓度组上升最快,700~900 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 组较慢。光强 600~1 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,各处理组间差异逐步增大,700、900 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 盐浓度处理组的光合速率显著低于 CK 组,表明此时盐浓度已严重抑制光合速率,使光合同化力下降,并对其正常生长造成影响。同时高盐浓度使互花米草的光饱和点降低,在较低的光强下即可达到光饱和,在最大程度上进行光合作用,积累有机物质以维持生命活动。这可能也是互花米草抵御盐胁迫的一种生理机制,为其在高盐度滩涂建立种群并扩散提供条件。

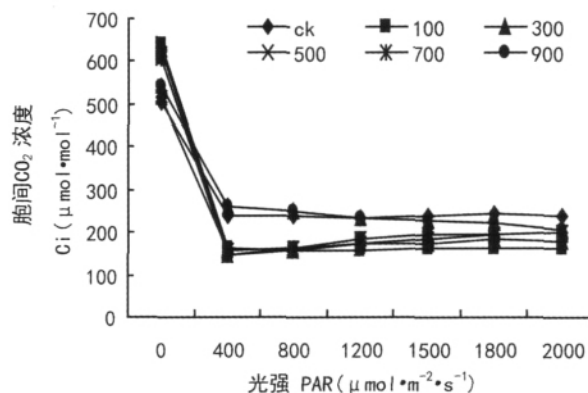


图 4 不同盐浓度处理下互花米草 C_i 对 PAR 的响应

Fig. 4 C_i response curves of *Spartina anglica* under salt stress

2.5 不同盐浓度下互花米草其它光合参数变化分析

从图 4 可以看出,互花米草胞间 CO_2 浓度在无光照的条件下均高于 500 $\mu\text{mol}/\text{mol}$,随着光强增至 400 时, C_i 急剧下降,光强在 400~1 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, C_i 随光强的增加略有降低,随后又表现出轻微上升趋势。这是由于气孔导度在低光强时较小,而光合速率不断加强使得胞间 CO_2 浓度降低, CO_2 供应跟不上光合速率增加的需求,所以反映出气孔限制现象;后期随着光强对气孔的刺激加强,气孔进一步张开(图 6),胞间 CO_2 浓度则表现出较平稳并轻微上升趋势。所有处理组中,100 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 盐浓度所对应的 C_i 值最低,其原因很可能是因为此时的盐浓度没有对互花米草造成胁迫损伤,Rubisco 和 PEP 羧化酶等酶活性较高,使得其有较高的光合同化能力,可以最大程度的利用 CO_2 ,这亦可从图 3 光曲线得到证实。同时随着光强的不断增加,叶室

相对湿度降低,增大了叶片与大气间的水势差,使蒸腾速率增加(图 5)。100~500 mmol·L⁻¹ 盐浓度组互花米草 T_r 均高于 CK 组;700、900 mmol·L⁻¹ 盐浓度组则显著低于 CK 组,其最大值仅为 CK 最大值的 54.7% 和 62.5%。利用单叶水分利用效率 ($WUE = P_n/T_r$) 可以看出,高盐浓度组 T_r 降低的生理学意义可能是植株通过减弱 T_r 来提高水分利用效率,以此缓解渗透势降低对细胞带来的损伤。

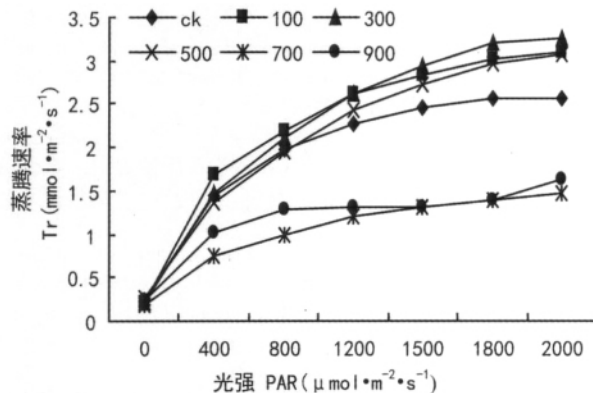


图 5 不同盐浓度处理下互花米草 T_r 对 PAR 的响应
Fig. 5 T_r response curves of *Spartina anglica* under salt stress

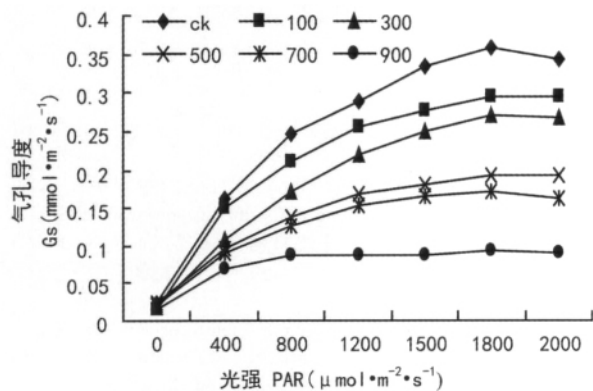


图 6 不同盐浓度处理下互花米草 G_s 对 PAR 的响应
Fig. 6 G_s response curves of *Spartina anglica* under salt stress

3 结论与讨论

本文研究了不同盐浓度对互花米草的膜透性和光响应曲线的影响,拟合光响应曲线并提取了光响应曲线的特征参数。结果表明:互花米草膜透性和 MDA 含量均随盐浓度的升高而变大。MDA 是膜脂氧化的主要产物之一,其含量的高低可以用来衡量植物在逆境胁迫下生物膜受活性氧伤害程度大小。本实验中,盐浓度在 300 mmol·L⁻¹ 以下时,

MDA 含量与 CK 组无显著差异,这可能是由盐逆境诱导抗氧化酶活性升高引起的,通过相关实验亦发现抗氧化酶活性随盐浓度的增加而升高。同时高盐浓度增加了细胞膜透性,但在低盐浓度(300 mmol·L⁻¹)下,细胞膜透性与对照相比,变化不大,说明低盐浓度对互花米草的影响很小,这与其具有一定的耐盐性相符。反之,盐浓度越高,膜系统受伤害程度越大。可能是由于过量的盐离子进入细胞而导致植株根系膜透性增大,根系选择离子能力发生变化,地上部分离子平衡破坏,扰乱了膜的分泌功能和无机及有机物质的运输,致使与光合等有关的酶活性降低或失活,进一步影响到植株的光合作用。

盐浓度亦对互花米草的光合响应曲线的特征产生了影响。低盐浓度时互花米草表现出的高 P_n 和 Q ,以及较低的 R_{day} 和 LCP ,证实了其高产量和密生的特点。高盐浓度时互花米草的 P_n 、 Q 均显著降低,综上所述,光合作用的降低很有可能是由于盐浓度过高使光合作用的有关酶,如 Rubisco 和 PEP 羧化酶等酶活性受到抑制所致,这可以从 C_i 值的变化曲线得到证实。同时 LCP 和 R_{day} 的升高加剧了胁迫程度,说明高盐浓度对互花米草的生长造成了影响。作为一种抗盐性较强的植物,互花米草积极调整生存策略,在高盐浓度下降低蒸腾速率,以此减少体内水分散失,提高水分利用效率,以达到维持细胞渗透势的作用,在一定程度上缓和盐浓度升高带来的伤害。在盐胁迫条件下互花米草气孔导度呈现出与蒸腾速率和胞间 CO_2 浓度一致的变化规律,说明高盐浓度对互花米草造成的胁迫是全面的。然而植物抵抗盐胁迫是一个极其复杂的过程,从抗盐基因的调控到特异蛋白的表达等,这些都有待进一步深入研究。

参考文献:

- 陈建勋,王晓峰. 2002. 植物生理学指导[M]. 广州:华南理工大学出版社
李合生,孙群,赵世杰,等. 2000. 植物生理生化试验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社
Baerischer MO, Campbell DA, Ireland RJ. 2004. Developmental progression of photo system II electron transport and CO_2 uptake in *Spartina alterniflora*, a facultative halophyte, in a northern salt marsh[J]. *Canadian J Bot*, **82**:365-375
Bergholz PW, Bagwell CE, Lovell CR. 2001. Physiological diversity of rhizoplane diazotrophs of the salt-tolerant cordgrass, *Spartina patens*: Implications for host specific ecotypes[J]. *Microbial Ecol*, **42**:466-473
Cacador I, Vale C, Catarino F. 2000. Seasonal variation of Zn, Pb, Cu and Cd concentrations in the root-sediment system of *Spartina maritima* and *Halimione portulacoides* from Tagus estuary salt marshes[J]. *Marine Environ Res*, **49**:279-290

- Castillo JM, Rubio-casal AE, Redondo S, *et al.* 2005. Short-term responses to salinity of an invasive cordgrass[J]. *Biol Invasions*, **7**(1):29—35
- Cottet M, Montaudouin X, Blanchet h, *et al.* 2007. *Spartina anglica* eradication and in situ monitoring assess structuring strength of habitat complexity on marine macrofauna at high tidal level[J]. *Estuar Coast Shelf Sci*, **71**:629—640
- Crooks J. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions; the role of ecosystem engineers[J]. *Oikos*, **97**:153—166
- Hedge P, Kriwoken LK. 2000. Evidence for effects of *Spartina anglica* invasion on benthic macrofauna in Little Swanport estuary Tasmania[J]. *Austral Ecol*, **25**:150—15
- Kitao M, Lei TT, Koike T, *et al.* 2000. Susceptibility to photo inhibition of three deciduous broad leaf tree species with different successional traits raised under various light regimes[J]. *Plant Cell Environ*, **23**:81—89
- Lan T(兰涛), Duan YL(段远霖), Wu WR(吴为人), *et al.* 2007. Cloning and sequence analysis of 3' cDNA end of Na⁺/H⁺ antiporter gene from *Spartina anglica* (大米草 Na⁺/H⁺ 泵基因 3' cDNA 末端的克隆和序列分析)[J]. *J Fujian Agric Fore Univ; Nat Sci Edi*(福建农林大学学报·自然科学版), **36**(2):143—146
- Levin LA, Neira C, Grosholz ED. 2006. Invasive cordgrass modifies wetland trophic function[J]. *Ecology*, **87**:419—432
- Lu PL(陆佩玲), Luo Y(罗毅), Liu JD(刘建栋). 2000. Characteristic parameters of light response curves of photosynthesis of winter wheat in north China(华北地区冬小麦光合作用的光响应曲线的特征参数)[J]. *J Appl Meteorol Sci*(应用气象学报), **11**(2):236—241
- Martina L, Justus EE, Van Beusekom, *et al.* 2006. Is spread of the neophyte *Spartina anglica* recently enhanced by increasing temperatures[J]. *Aquat Ecol*, **40**:315—324
- Ranwell DS. 1964. *Spartina* salt marshes in southern England. II. Rate and seasonal pattern of sediment accretion[J]. *J Ecol*, **52**(1):79—94
- Reeder TG, Hacker SD. 2004. Factors Contributing to the Removal of a marine grass invader (*Spartina anglica*) and subsequent potential for habitat restoration[J]. *Estuaries Coasts*, **27**(2):244—252
- Sai HY(赛洪英), Zou ShQ(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
- Tang J(唐军), Xu NJ(徐年军), He YL(何艳丽), *et al.* 2008. Study on extraction of *Spartina flavonoids* and the activity of scavenging hydroxyl free radical(大米草黄酮的提取工艺及清除羟自由基作用的研究)[J]. *Food Sci Tech*(食品科技), **2**:140—143
- Thompson JD. 1991. The biology of an invasive plant; What makes *Spartina anglica* so successful[J]. *Bio Sci*, **41**:393—401
- Wang Q, An SQ, MA ZJ, *et al.* 2006. Invasive *Spartina alterniflora*: biology, ecology and management[J]. *Acta Phytot Sin*, **44**:559—588
- Zhu XJ(朱晓佳), Qin P(钦佩). 2003. The alien species *Spartina alterniflora* AND *S. ecoengi-neering* (外来种互花米草及米草生态工程)[J]. *Mar Sci*(海洋科学), **27**(12):14—19

(上接第 82 页 Continue from page 82)

- biomass allocation of an invasive weed *Alternanthera philoxeroides*(光照和氮素对喜旱莲子草形态特征和生物量分配的影响)[J]. *Acta Hydrob Sin*(水生生物学报), **34**(1):101—106
- Leicht SA, Silander JA. 2006. Differential responses of invasive *Celastrus orbiculatus* (Celastraceae) and native *C. scandens* to changes in light quality[J]. *Amer J Bot*, **93**:972—977
- Maherali H, DeLucia EH. 2001. Influence of climate-driven shifts in biomass allocation on water transport and storage in ponderosa pine[J]. *Oecologia*, **129**:481—489
- Maurer DA, Zedeler JB. 2002. Differential invasion of a wetland grass explained by tests of nutrients and light availability on establishment and clonal growth[J]. *Oecologia*, **131**:279—288
- Müller I, Schmid B, Weiner J. 2000. The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants[J]. *Persp Plant Ecol, Evol Syst*, **3**:115—117
- Pattison RR, Goldstein G, Ares A. 1998. Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rain forest species[J]. *Oecologia*, **117**:449—459
- Poorter H, Oberbauer SF, Clark DB. 1995. Leaf optical properties along a vertical gradient in a tropical rain forest canopy in Costa Rica[J]. *Am J Bot*, **82**:1257—1263
- Poorter L. 1999. Growth response of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits[J]. *Funct Ecol*, **13**:396—410
- Sultan SE. 2001. Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth[J]. *Ecology*, **82**:328—343
- Sun M, Ganders FR. 1990. Out crossing rates and allozyme variation in rayed and rayless morphs of *Bidens pilosa*[J]. *Heredity*, **64**:139—143
- Wang Q(王琼), Liu X(刘霞), Wang AL(王爱丽), *et al.* 2003. Clonal growth of *Lysimachia christinae* in response to light intensity(过路黄克隆生长对光照强度的反应)[J]. *J China West Normal Univ; Nat Sci Edi*(西华师范大学学报·自然科学版), **24**(4):390—395
- Wu SH, Wang HH. 2005. Potential Asteraceae invaders in Taiwan: insights from the flora and herbarium records of casual and naturalized alien species[J]. *Taiwania*, **50**:62—70
- Zeng RS(曾任森), Luo SM(骆世明). 2004. Allelopathic effects of root exudates of *Cymbopogon citratus*, *Ageratum conyzoides* and *Bidens pilosa* (香茅、胜红蓟和三叶鬼针草根分泌物的化感作用研究)[J]. *J South Chin Agric Univ*(华南农业大学学报), **22**(5):433—437
- Zhang WY(张炜银), Wang BS(王伯荪), Li MG(李鸣光), *et al.* 2002. The effects of light intensity on growth and morphology in *Mikania micrnatha* Seedlings(不同光照强度对薇甘菊幼苗生长和形态的影响)[J]. *Sun Yatsen Univ Forum*(中山大学学报论丛), **22**(1):223—227
- Zhou GQ(周国庆), Guan X(官旋), Peng YL(彭友林), *et al.* 2010. Research on the Morphogenesis and Hazard of Alien Species *Bidens pilosa* in Changde City(常德市外来物种三叶鬼针草的形态建成与危害研究)[J]. *J Anhui Agric Sci*(安徽农业科学), **38**(2):880—882
- Zhu SX(朱世新), Qin HN(覃海宁), Chen YL(陈艺林). 2005. Alien species of Compositae in China(中国菊科植物外来种概述)[J]. *Guihaia*(广西植物), **25**(1):69—76