

# 桑树叶片光合诱导对光强转换的响应\*

胡彦波 许楠 包卓 张晓松 孙广玉\*\*

(东北林业大学生命科学学院 哈尔滨 150040)

**摘 要** 在温室条件下,以桑树品种“蒙古桑”幼苗为试验材料,应用气体交换和叶绿素荧光测定技术,研究了光强转换过程中桑树叶片的光合诱导响应。结果表明:光强由黑暗或低光转换到高光时,桑树叶片净光合速率需要 10 min 的光诱导才能达到稳定状态,其中 1~2 min 之内的光诱导较快(快相诱导),8~10 min 诱导较慢(慢相诱导)。当光强由黑暗转到高光时,光量子转化效率的诱导过程滞后于光合碳同化诱导过程;当光强由高光转到低光或黑暗时,桑叶的光合诱导平衡速率快于光强由低光或黑暗转到高光时的平衡速率。说明光量子转化效率的光诱导受碳同化诱导过程的限制,光量子转化效率的诱导主要通过调控 PS II 开放的反应中心比例来实现。

**关键词** 光强转换 桑树 碳同化诱导 光合诱导

中图分类号: Q945.1 文献标识码: A 文章编号: 1671-3990(2010)04-0799-05

## Response of photosynthetic induction to irradiance transition in mulberry leaf

HU Yan-Bo, XU Nan, BAO Zhuo, ZHANG Xiao-Song, SUN Guang-Yu

(College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China)

**Abstract** Using “Menggusang” mulberry (*Morus alba* L.) seedling grown under greenhouse conditions in Heilongjiang Province, we analyzed photosynthetic induction responses to irradiance transitions via gas-exchange and chlorophyll fluorescence techniques. Results show that 10 min photosynthetic induction is needed for the photosynthetic rate ( $P_n$ ) of mulberry leaf to reach stable state under the sudden irradiance transition from dark/low irradiance (LI) to high irradiance (HI). A biphasic photosynthetic response is evident — rapid phase (1~2 min) and slow phase (8~10 min). When irradiance is transited from LI to HI, induction of photosynthetic quantum conversion efficiency falls behind the photosynthetic  $\text{CO}_2$  assimilation. When irradiance is changed from high to low/dark,  $P_n$  faster approaches steady-state compared to the irradiance transfer from low/dark to high. This indicates that induction efficiency of quantum conversion is limited by photosynthetic  $\text{CO}_2$  assimilation following increase in irradiance. Induction efficiency of photosynthetic quantum conversion may therefore be regulated by the proportion of open PS II reaction centers.

**Key words** Irradiance transition, Mulberry (*Morus alba* L.), Photosynthetic  $\text{CO}_2$  assimilation, Photosynthetic induction

(Received Sept. 10, 2009; accepted Nov. 26, 2009)

自然条件下植物接受的光照量经常变化,如林冠下的光斑(Lightflecks),或作物群体内的中、下层叶片在风、机械、鸟类或人工干扰下总是处于变动光照条件下<sup>[1]</sup>。因此,植物的光合作用总是处于非稳态的光照环境中<sup>[2-4]</sup>,而且 40%~60% 光合碳素是在这种变化光强下获取的<sup>[5]</sup>。当光照强度由黑暗或低光条件转换到高光时,起初光合速率很低或为负值,光照一段时间后,光合速率才逐渐上升并趋于稳态,从照光开始至光合速率达到稳态值这段时间,称为光合诱导期<sup>[6]</sup>。植物光合碳同化的光诱导过

程需要经历 2~3 个诱导阶段才能逐渐达到稳定状态<sup>[7-8]</sup>,这种阶段性诱导的特点与碳同化过程中的 RuBP 再生、Rubisco 酶的活化和气孔关闭密切相关<sup>[9-11]</sup>。多数研究者对光合作用的研究多集中在稳态下植物的光合作用特性,而非稳态下植物光合作用对变化光强的响应特性的研究多数集中在光合碳同化部分<sup>[12]</sup>,而植物光合作用的光反应部分中的光量子转化效率、非光化学耗散等光诱导响应特性的研究鲜见报道。本文以桑树品种“蒙古桑”为试验材料,研究光强由黑暗或低光强转换到高光强,以及

\* 国家自然科学基金项目(30771746)、黑龙江省重点科技攻关项目(GB07B306)和哈尔滨市重点科技攻关项目(2004AA6CN142)资助

\*\* 通讯作者: 孙广玉(1963~),男,博士,教授,博士生导师,主要研究方向为植物光合生理。E-mail: sungy@vip.sina.com

胡彦波(1980~),男,硕士,助教,主要研究方向为植物光合生理。E-mail: huyb200@126.com

收稿日期: 2009-09-10 接受日期: 2009-11-26

由较高光强转换到低光或黑暗过程中(动态光强), 桑树叶片光合作用中的光量子转化效率、非光化学耗散及电子传递对光强转换的光诱导特性, 以及光诱导过程中光合光量子转化与光合碳同化间的协调效应和机制, 为进一步揭示植物适应动态光强的机理提供资料。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

试验于 2006 年 3~6 月在东北林业大学生命科学学院植物生理实验室进行, 供试材料为桑树(*Morus alba* L.), 品种“蒙古桑”。桑树种子播种于直径 25 cm、高 30 cm 的营养盆中, 培养土为草炭土和沙土的混合土壤, 二者比例为 8:1(V/V)。播种后的营养盆在实验室光合培养室中培养, 光照强度  $220\sim 250 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  PPFD, 白天光照 12 h, 光源为全光谱微波光源灯(友和牌新光源有限公司, 宁波市), 昼夜温度  $25/20$ 。出苗后第 3 周时每盆保留 1 株桑苗, 出苗 8 周后, 桑树株高 85 cm 左右, 分枝数 7 个左右。此时选取长势一致的植株进行试验, 每次测定均为 5 次重复。

### 1.2 测定方法

本试验中光照强度转换过程参照自然条件下光斑的变化过程<sup>[6]</sup>, 光合碳同化的光诱导过程利用 CIRAS-2(Hansatech, UK)全自动光合测定系统测定。选取第 3~5 叶位(从上往下)的完全展开叶片, 预先暗处理(DK,  $0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )10 min 后, 光强转换到  $750 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (HI)条件下, 此光照强度接近于桑树叶片的饱和光强, 并持续 10 min; 之后将光照强度由高光(HI)转到黑暗(DK,  $0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), 10 min 后光强再次转到光照强度  $750 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。在光照强度光暗转换的 50 min 内, 净光合速率( $P_n$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )和气孔导度 $[G_s, \text{mmol}(\text{H}_2\text{O}) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}]$ 等参数采用全自动光合测定系统测定(CIRAS-2, 英国 Hansatech 公司)。同时, 进行光强低光(LI,  $150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )与高光(HI,  $750 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )之间的转换试验, 光强转换的时间与黑暗和高光转换的时间相同(10 min)。

光量子转化效率诱导的测定采用叶绿素荧光仪(FMS-2, 英国 Hansatech 公司)。叶片经过 20 min 暗适应后, 施加第 1 次饱和脉冲光(光强  $6000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 脉冲持续时间 0.7 s), 测定叶片原初最大光化学效率( $F_v/F_m$ ), 然后打开作用光。作用光分别由 HI( $750 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )到 LI( $150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )之间, LI 到 HI 之间的光强转换时间间隔均为 10 min。在光强转换完成后, 每间隔 30 s 施加 1 次饱和

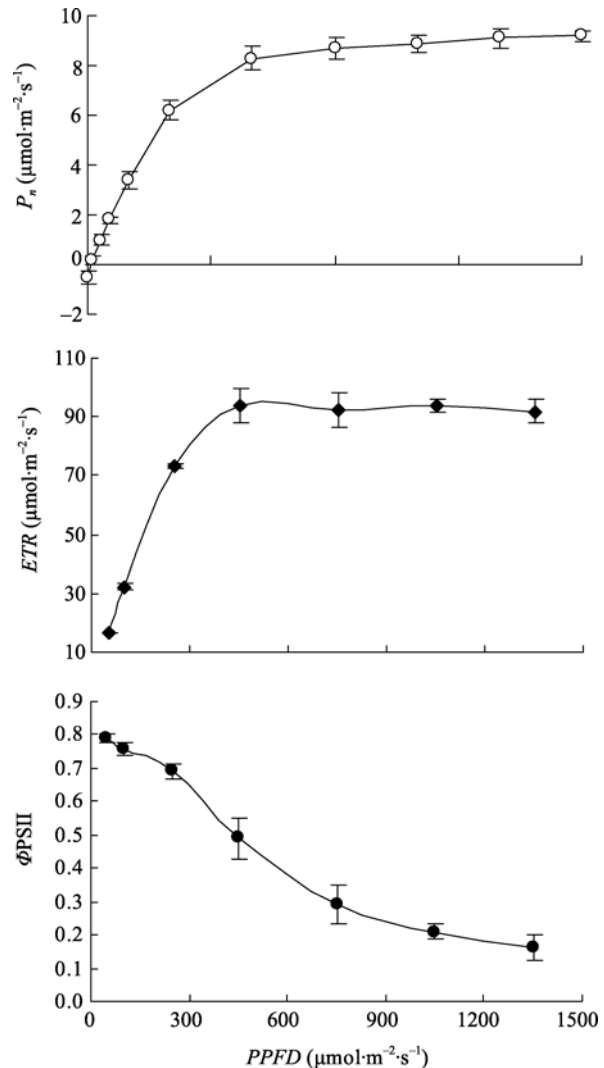


图 1 桑树叶片净光合速率( $P_n$ )、表观电子传递速率( $ETR$ )和实际光化学效率( $\Phi\text{PSII}$ )的光强响应曲线  
Fig. 1 Light response curves of  $P_n$ ,  $ETR$  and  $\Phi\text{PSII}$  of leaves of mulberry plants

脉冲光(光强  $6000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 脉冲持续时间 0.7 s)后测定实际光化学效率( $\Phi\text{PSII}$ )、光化学猝灭系数( $qP$ )和非光化学猝灭系数( $NPQ$ )等荧光参数。

### 1.3 数据处理

试验数据均采用 SPSS 统计分析软件进行数据分析, 采用 t 检验方法分析不同处理间各项参数的差异。表中数据均为 3 次重复的平均值  $\pm$  标准差(SD)。采用单因素方差分析(One-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)比较不同数据组间的差异, 采用 Origin10.0 软件作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 光强对桑树叶片净光合速率( $P_n$ )、表观电子传递速率( $ETR$ )和实际光化学效率( $\Phi\text{PSII}$ )的影响

为研究光量子转化效率、非光化学耗散及电子传递对光强转换的光诱导特性, 检测了叶片净光合

速率( $P_n$ )、表观电子传递速率( $ETR$ )和实际光化学效率( $\Phi PS II$ )对光强的响应(图 1)。结果表明, 当光照强度低于  $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时,  $P_n$  随光强增加而增加; 光照强度大于  $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时,  $P_n$  随光强增加而趋于饱和。 $ETR$  与  $P_n$  变化趋势相似, 而  $\Phi PS II$  与  $P_n$  变化趋势相反。可以看出, 较低光照强度下桑树叶片的  $PS II$  电子传递能力( $ETR$ )是限制  $P_n$  的主要因素, 而较高光照强度下  $\Phi PS II$  是  $P_n$  的限制因素。

## 2.2 光强转换对桑树叶片光合碳同化诱导特性的影响

图 2 表明, 当桑树叶片经过 10 min 的暗处理( $0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , DK)后转换到光强  $750 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时,  $P_n$  的变化经历了两个诱导阶段后趋近稳定状态: 由 DK 转到 HI, 1 min 内  $P_n$  由  $-0.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  增加到  $2.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 此阶段  $P_n$  的光诱导较快; 之后在 HI 下,  $P_n$  由  $2.8 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  增加到  $8.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 此阶段经历 8 min,  $P_n$  的光诱导较慢。可以看出, 在光强从暗光转换为高光的光转换过程中,  $P_n$  呈明显的分阶段光诱导, 分为快相诱导和慢相诱导阶段。当  $P_n$  经历光诱导达到最大值(光饱和)后, 桑树叶片再经过 10 min 的 DK 处理, 然后转换到 HI 处理,  $P_n$  的变化同样经历了快相和慢相两个诱导阶段后达到稳定状态: 1 min 内  $P_n$  由  $-0.8 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  迅速增加到  $5.4 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ; 随后的 8 min 内,  $P_n$  才达到稳定状态的  $7.9 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。这同 Jackson 等<sup>[13]</sup>的研究结果相似。

当光强由低光转到高光时, 由于低光条件下光合过程中 RuBP 有一定的再生速率, 因此, 在快相诱导阶段  $P_n$  具有较高的初始值, 在 1 min 内  $P_n$  达到  $6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 而碳同化诱导平衡所需的总时间并未缩短。当光照强度由较高光强转换到低光强时,  $P_n$  迅速降低到较低的水平, 随后又逐渐升高到接近光

强转换前低光时的  $P_n$  值(图 2)。这种响应特点与  $PS II$  捕光天线从反应中心脱离和再结合有关<sup>[14]</sup>。气孔导度在光强转换过程中变化的较为缓和(图 2), 没有明显的阶段诱导现象, 说明桑树叶片光合碳同化能力在光强转化过程中主要受 RuBP 再生和 Rubisco 酶活性的限制, 而气孔的限制作用则相对较小。

## 2.3 光强增强对桑树叶片荧光诱导的影响

图 3 表明, 黑暗转到高光时, 桑树叶片光合机构光反应中心的相对荧光强度较高(1 600), 并随着诱导时间的延长, 荧光猝灭速率减小, 光诱导 88 s 后相对荧光强度仍未达到稳定状态, 这是因为桑树叶片经过 20 min 的暗适应后转到高光时, RuBP 再生速率是  $P_n$  的限制因素。相比之下, 光强由低光到高光转换时, 相对荧光强度比黑暗转到高光过程中低(为 1 000), 并且在光诱导 45 s 后接近平衡, 这主要是叶片经过 10 min 低光适应后, RuBP 再生速率加快, 减缓了对  $P_n$  的限制, 而此时的 Rubisco 酶活性较高,  $PS II$  电子传递能力增强, 相对荧光强度经过一定时间光诱导后达到平衡。

## 2.4 光强转换对桑树叶片 $PS II$ 光化学诱导的影响

光合碳同化与光量子转化和电子传递过程是相互联系和相互影响的。光强转换在影响叶片光合碳同化过程的同时, 必然也会影响到  $PS II$  的电子传递过程。

光强由黑暗转到高光时, 光化学效率( $\Phi PS II$ )、表观电子传递速率( $ETR$ )和非光化学猝灭系数( $NPQ$ )均表现出光诱导特性(图 4)。 $\Phi PS II$  光化学诱导也分阶段进行: 快相诱导阶段(2 min)和慢相诱导阶段(6~8 min)。图 5 表明:  $\Phi PS II$  光化学诱导主要受  $PS II$  反应中心的开放比率和开放速率调控。图 4 显示, 当光强由黑暗突然转到高光时, 碳同化的快相诱导发生在光强转换后的 1~2 min 内, 而光量子转换的快

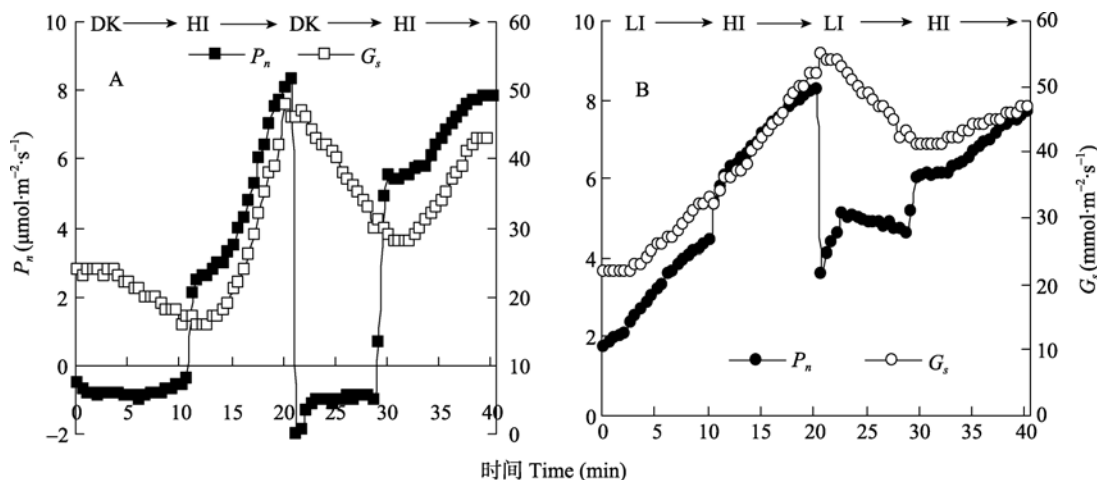


图 2 黑暗到高光(A)和低光到高光(B)对净光合速率和气孔导度的影响

Fig. 2 Effects of light transition from darkness (DK) to high irradiance (HI) (A) and low irradiance (LI) to high irradiance (B) on net photosynthetic rate ( $P_n$ ) and stomatal conductance ( $G_s$ )

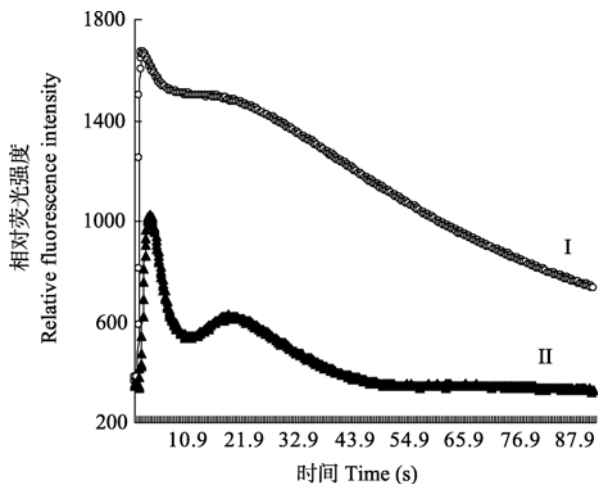


图 3 光强转换对桑树叶片荧光强度的影响

Fig. 3 Effects of irradiance transition on relative chlorophyll fluorescence intensity in mulberry leaves

I: 从黑暗到高光 From dark to high irradiance; II: 从低光到高光 From low irradiance to high irradiance.

相诱导则明显滞后(2.5~4 min), 说明 PS II 光化学诱导也受到碳同化诱导的限制。经过 10 min 的低光适应之后, 光强再转换到高光时,  $\Phi_{PSII}$ 、 $ETR$  和  $NPQ$  诱导过程的初始值均较高, 接近于黑暗-高光转换过程慢相诱导阶段的起始值。相对于光强增加过程的光化学诱导, 光强由高光转到低光时光化学诱导速率较快, 仅需 30 s 左右就达到稳定状态, 但  $NPQ$  的平衡速率要慢于  $\Phi_{PSII}$  和  $ETR$  的平衡速率, 需要相对长的时间才能达到平衡。

### 3 讨论

光强的强弱变化会影响植物的光合作用, 而变化光强下的植物则要适应所处的变化光的环境。叶片中的叶绿体对低光和高光的适应与类囊体的结构、排列、色素组成及相关色素蛋白复合体的变化有关<sup>[15]</sup>。黑暗或低光下, 叶绿体具有较多的天线色素分子和光合作用单位, 而高光下的叶绿体具有较高的 Chla/Chlb 和低的叶黄素/胡萝卜素比值<sup>[16]</sup>。因此, 在相同光合作用单位下, 高光叶绿体具有高的光量子转换效率和高的碳同化能力, 而黑暗或低光叶绿体则具有较高的光能吸收能力<sup>[17]</sup>。本试验表明, 高光适应的叶片, 在光强由高光逐渐降低过程中, 叶片  $P_n$  的光合诱导只需 2~3 min 就达到稳定状态, 而当光强由黑暗或低光突然转换到高光时, 叶片  $P_n$  和  $ETR$  光诱导时间则相对较长。这与桑树叶肉细胞同化  $CO_2$  的能力有关。一般而言, 植物光合诱导的长短或  $P_n$  达到稳定状态的时间主要取决于光对 Rubisco 酶活化速度和对气孔开放的促进程度。由于 Rubisco 酶活性受 Rubisco 活化酶以及 ATP 供应的调节, 当植物处于黑暗或低光时, 由于光合电子传递速率较低, 形成的用于碳同化的 ATP 较少, 羧化效

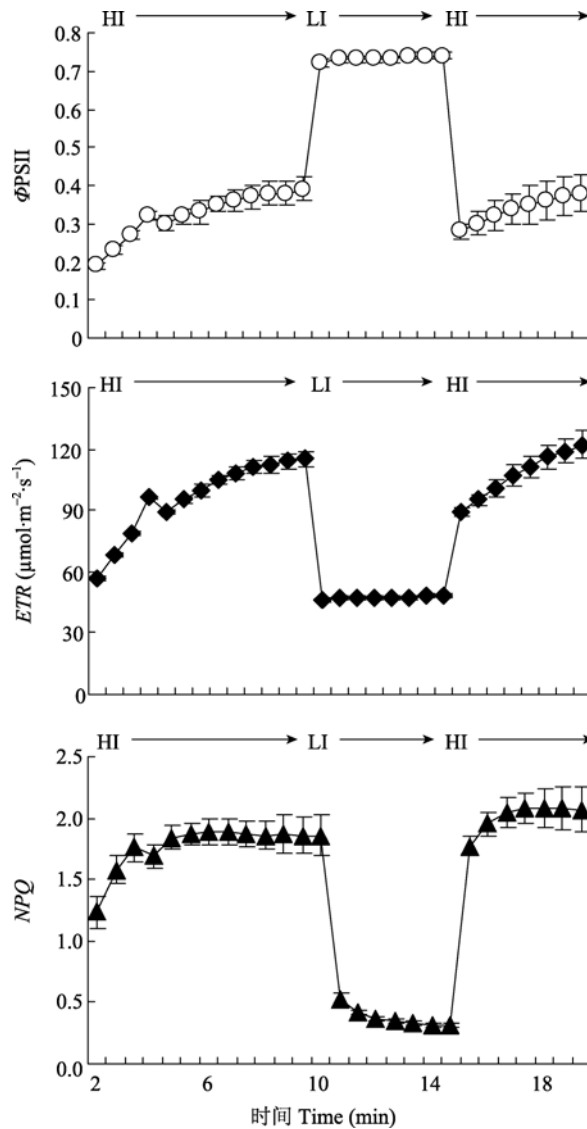


图 4 光强转换对表观电子传递速率( $ETR$ )、实际光化学效率( $\Phi_{PSII}$ )和非光化学猝灭系数( $NPQ$ )的影响

Fig. 4 Effects of irradiance transition on apparent electron transport rate ( $ETR$ ), actual photochemical efficiency ( $\Phi_{PSII}$ ) and non-photochemical quenching coefficient ( $NPQ$ ) in mulberry leaves

率较低, 因此, 处于黑暗或低光的叶片对突然的高光照射反应较慢(主要由于暗反应启动慢), 此外, 还可能与突然转到高光下由高光造成的光抑制有关。

当桑树叶片由黑暗或低光中突然暴露在高光下时,  $\Phi_{PSII}$  处于较低水平, 而此时  $F_m'$  达最大值, 激发能在最大限度上以荧光发射。随后由于光合电子传递的进行, 激发态电子被用于光合碳同化, 作用中心部分打开, 产生光化学猝灭, 导致  $F_m'$  逐渐下降,  $\Phi_{PSII}$  逐渐升高。在电子传递的同时建立起跨类囊体膜的 pH 梯度导致了依赖  $\Delta pH$  的非光化学猝灭的产生, 因此  $NPQ$  逐渐升高。在光强转换过程中, 植物叶片的荧光猝灭过程与相应的暗反应在光下的启动速度、气孔导度对光的响应有关, 也可能与叶黄素循环库的大小以及叶黄素循环组分中 V 向 A 或 Z

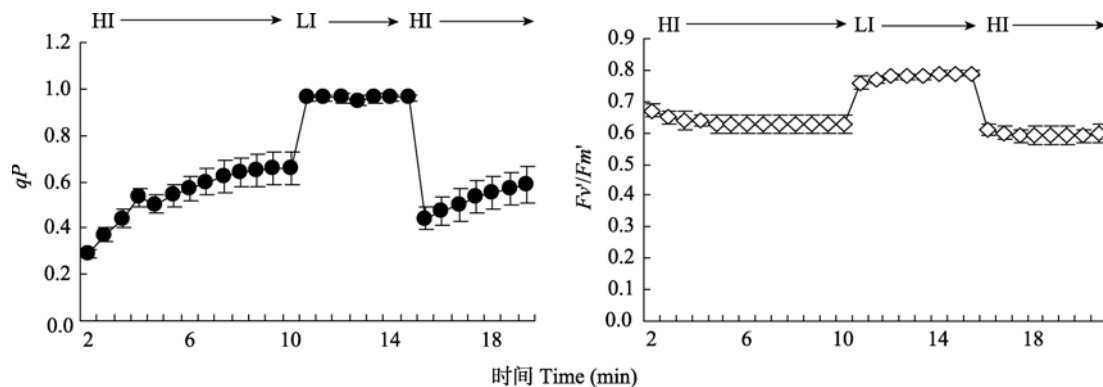


图5 光强转换对桑树叶片光化学猝灭系数( $qP$ )和光能捕获效率( $F_v'/F_m'$ )的影响

Fig. 5 Effects of irradiance transition on photochemical quenching coefficient ( $qP$ ) and efficiency of open PS II reaction centers ( $F_v'/F_m'$ ) in mulberry leaves

的转化速度有关。当桑树叶片从黑暗或低光转到高光下时,气孔导度和光合速率都能在较短的时间内达到高值,这使得高光下叶片能够很快地启动卡尔文循环来消耗光反应产生的ATP及NADPH,使作用中心很快打开,因而 $\Phi PS II$ 能够很快增加,而转换到高光下会有过剩光能的产生,可以通过热耗散来减轻过剩光能的伤害,表现为 $NPQ$ 的升高。但是,黑暗转到高光和低光转到高光时,热耗散的启动以及热耗散能力的大小存在差异,叶片 $NPQ$ 启动速率特别是 $NPQ$ 最大值差别明显,说明低光转到高光时的叶片通过依赖叶黄素循环耗散过剩光能的能力明显强于黑暗转到高光的叶片。当黑暗转到高光后,由于叶片光合能力较低,依赖于叶黄素循环的能量耗散较少,因此,叶片中过剩光能远大于低光转到高光的叶片。与此同时,当光强由黑暗或低光突然增加到高光后,较低的RuBP再生速率和Rubisco酶活性限制了PS II电子传递能力,造成PS II在短时间面临较大的激发能压力( $1-qP$ )。光系统则通过调节PS II开放反应中心的开放速率来有效适应光强的突然变化,减缓光强突然增加对PS II造成的激发能压力。这一结果说明,PS II反应中心的快速开放和 $NPQ$ 的快速增加可以有效地保护光系统,是适应光强突然变化的重要机制。

## 参考文献

- [1] Chazdon R L. Sunflecks and their importance to forest understorey plants[J]. *Adv Ecol Res*, 1988, 18: 1–62
- [2] Norman J M, Tanner C B. Transient light measurements in plant canopies[J]. *Agronomy J*, 1969, 61: 847–849
- [3] Pearcy R W, Calkin H. Carbon dioxide exchange of C3 and C4 tree species in the understorey of a Hawaiian forest[J]. *Oecologia*, 1983, 58: 26–32
- [4] 蔡志全, 曹坤芳, 冯玉龙, 等. 热带雨林三种树苗叶片光合机构对光强的适应[J]. *应用生态学报*, 2003, 14(4): 493–496
- [5] Krüger G H J, Tsimilli-Michael M, Strasser R J. Light stress provokes plastic and elastic modifications in structure and function of photosystem II in camellia leaves[J]. *Physiol Plant*, 1997, 101: 265–277
- [6] Chazdon R L, Pearcy R W. Photosynthetic responses to light variation in rainforest species. II. Carbon gain and light utilization during lightflecks[J]. *Oecologia*, 1986, 69: 524–531
- [7] Pearcy R W, Osteryoung K, Calkin H W. Photosynthetic responses to dynamic light environments by Hawaiian trees: Time course of  $CO_2$  uptake and carbon gain during sunflecks[J]. *Plant Physiology*, 1985, 79: 896–902
- [8] Pearcy R W. Photosynthetic utilization of lightflecks by understorey plants[J]. *Aust J Plant Physiol*, 1988, 15: 223–238
- [9] Kirschbaum M U F, Pearcy R W. Gas exchange analysis of the fast phase of photosynthetic induction in *Alocasia macrorrhiza*[J]. *Plant Physiol*, 1988, 87: 818–821
- [10] Seemann J R, Kirschbaum M U F, Sharkey T D, et al. Regulation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity in *Alocasia macrorrhiza* in response to step changes in irradiance[J]. *Plant Physiology*, 1988, 88: 148–152
- [11] Woodrow I E, Mott K A. Rate limitation of non-steady-state photosynthesis by ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase in spinach[J]. *Aust J Plant Physiol*, 1989, 16: 487–500
- [12] Allen M T, Pearcy R W. Stomatal behavior and photosynthetic performance under dynamic light regimes in a seasonally dry tropical rain forest[J]. *Oecologia*, 2000, 122: 470–478
- [13] Jackson R B, Woodrow I E, Mott K A. Nonsteady-state photosynthesis following an increase in photon flux density (PFD): Effects of magnitude and duration of initial PFD[J]. *Plant Physiol*, 1991, 95: 498–503
- [14] Chen Y, Xu D Q. Two patterns of leaf photosynthetic response to irradiance transition from saturating to limiting one in some plant species[J]. *New Phytologist*, 2006, 169: 789–798
- [15] Lichtenthaler H K, Buschmann C, Döll M, et al. Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves[J]. *Photosynthesis Research*, 1981, 2: 115–141
- [16] Lichtenthaler H K, Kuhn G, Prenzel U, et al. Adaptation of chloroplast-ultrastructure and of chlorophyll-protein levels to high-light and low-light growth conditions[J]. *Z Naturforsch*, 1982, 37c: 464–475
- [17] 胡美君, 郭延平, 沈允钢, 等. 柑橘属光合作用的环境调节[J]. *应用生态学报*, 2006, 17(3): 535–540