

薇甘菊叶和茎的光合特性

祖元刚 张衷华 王文杰 杨逢建 贺海升

(东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室, 哈尔滨 150040)

摘 要 薇甘菊 (*Mikania micranth*) 是世界性的入侵有害植物, 对其入侵特性的理解将有助于我们更进一步揭示入侵机理和开展植物入侵的防治工作。叶片的光合作用是入侵植物薇甘菊入侵特性的研究内容之一, 但到目前为止, 仍没有开展对薇甘菊非同化器官茎的同化特性的研究。该文采取对比的研究方法, 使用 LICOR-6400 气体交换系统和荧光系统对其幼嫩的绿色茎和成熟叶片的气体交换和叶绿素荧光特性进行测定, 并对测定结果进行了对比分析, 同时应用激光共聚焦显微镜对薇甘菊茎中叶绿体分布进行观察。使用叶绿素荧光系统测量瞬时叶绿素荧光特性表明, 茎和叶的电子传输速率 (Electron transport rate, ETR) 和光系统 II 实际光化学量子产量 (Φ_{PSII}) 存在较好的正比例关系, 相关系数达到 0.97, 说明茎中存在和叶中类似的光合结构。但在应用 LICOR-6400 气体交换系统测量稳定状态下的 CO_2 的气体交换速率时, 观察到叶的气体交换速率稳定性较好, 而茎的气体交换速率出现较大的波动, 这可能是由于茎的气孔因素引起。综合来看, 在相同面积和饱和光强下 (光通量密度 (Photosynthetic photo flux density, $PPFD$) = $2\,000\ \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) 叶的 ETR 为 $42.44\ \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 茎的 ETR 为 $30.32\ \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 。在相同面积和低光强 ($PPFD = 10\ \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) 下, 叶的 Φ_{PSII} 为 0.69, 茎的 Φ_{PSII} 为 0.57。在单位 SPAD 下, 茎中 ETR 是每单位 SPAD $4.24\ \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 是叶的 2.3 倍, 实际光化学量子产量是每单位 SPAD 0.08, 是叶的 3 倍。在比较茎和叶 ETR 中观察到茎比叶有更强的强光适应能力。激光共聚焦图像观察到薇甘菊茎的叶绿体主要分布在两个区域: 皮层区和维管束周围。对照以往关于茎中叶绿体功能的研究表明, 可能分布在两个区域中的叶绿体功能上存在差别。如上, 薇甘菊茎中存在一定的光合作用能力, 且在叶绿体的光能利用瞬时效率上茎明显强于叶, 但在茎中这些光合作用的具体作用仍不清楚。

关键词 光合作用 叶绿素荧光 电子传递速率 光系统 II 实际光化学量子产量 气体交换特性

DIFFERENT CHARACTERISTICS OF PHOTOSYNTHESIS IN STEMS AND LEAVES OF MIKANIA MICRANTH

ZU Yuan-Gang ZHANG Zhong-Hua WANG Wen-Jie YANG Feng-Jian and HE Hai-Sheng

(Key Laboratory of Forest Plant Ecology of Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China)

Abstract Background and Aims *Mikania micranth* is a well-known invasive species. Study of its characteristics will increase our knowledge of invasive mechanisms and management of invasive species. Photosynthesis of leaves is one of the invasive characteristics of *M. micranth*, but no studies have focused on assimilation characteristics of its stems.

Methods We compared young green stems and mature leaves using the LI-6400 gas exchange and fluorescence system, as well as laser scanning confocal microscopy to observe the distribution of chlorophyll.

Key Results Electron transport rate (ETR) and actual photochemical efficiency of system II (Φ_{PSII}) of stems and leaves were positively correlated (0.97), suggesting similar photosynthetic structure in stems and leaves. The gas exchange rate under constant conditions was stable for leaves but fluctuating for stems, possibly because of the pore factor of stems. Under the same area and saturated light ($PPFD = 2\,000\ \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), the ETR of leaves was $42.44\ \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ and the ETR of stems was $30.32\ \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$. However, under the same area and low light ($PPFD = 10\ \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), the Φ_{PSII} of leaves was 0.69 and the Φ_{PSII} of stems was 0.57. The electron transport rate in stems was 4.24 per unit SPAD, 2.3 times that of leaves. Actual photochemical efficiency of system II was 0.08 per unit SPAD, 3 times that of leaves. Our research also indicated that light adaptive ability was better in stems than in leaves. Chlorophyll existed mainly in two tissues: cortex and around vascular bundles. It is possible that there are different chlorophyll functions in

different tissues.

Conclusions This study indicates that photosynthesis occurred in young green stems of *M. micrantha* and the instantaneous efficiency of light utilization in stems was higher than in leaves. Results were unclear regarding the function of chlorophyll in different tissues.

Key words Photosynthesis, Fluorescence of chlorophyll, Electron transport rate, Actual photochemical efficiency of PS II, Characteristics of gas exchange

薇甘菊(*Mikania micrantha*)入侵我国以来,我国学者对其展开了大量研究工作(孔国辉等,2000;邓雄等,2003),其中在薇甘菊入侵机理方面也开展了一定的研究(张茂新等,2002;廖飞勇等,2003;邵华等,2003)。张炜银等(2002,2003)研究表明薇甘菊具有较强的繁殖能力,并且适应性强,生态幅度较宽。在植物的光合特性上,温达志等(2000)对薇甘菊入侵地的薇甘菊及其伴生种的光合特性进行了对比研究,Deng等(2004)首先对薇甘菊和 *M. cordata* 进行了对比研究,揭示了薇甘菊比 *M. cordata* 更加容易入侵的特征,但也有人认为植物的光合作用并不能反应植物的入侵能力(王文杰等,2005)。近年来,绿色植物的非同化器官的叶绿体研究越来越受到重视(Xu *et al.*, 1997; Aschan *et al.*, 2005),茎中存在的叶绿体及其功能的进一步阐释,使我们对茎的功能有了更深一步的认识(Julian & Quick, 2002)。茎作为非同化器官,虽然叶绿素的含量较低,但却发挥着特殊的作用(Julian & Quick, 2002)。薇甘菊是世界性的入侵植物(Zhang *et al.*, 2004),具有快速生长和攀援的特征(杨逢建等,2005),纤细的茎在物质运输方面起着重要的作用,茎细胞的强大的生理代谢活性是其功能的保证。本文试图通过对薇甘菊茎中叶绿体功能的研究,揭示薇甘菊茎作为非同化器官的同化作用和功能,揭示薇甘菊茎和叶同化功能的差异。

1 材料和方法

1.1 材料的选择和叶绿素的测定

薇甘菊种子 2004 年 12 月采于深圳,2005 年 5 月播种于东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室的温室中,温室培养条件为白天平均温度 22℃,夜间 17℃,空气湿度是 50%~80%,自然光照。本实验在 2005 年 12 月 5 日到 12 月 9 日上午 8:30~11:00 进行光合特性的测量。一般选择生长良好的幼嫩的薇甘菊分枝,从枝的顶端开始,第一片成熟叶到第二片成熟叶之间的茎和第二片成熟叶进行测量。同时利用叶绿素仪(SPAD-502, Japan)测定茎叶

中的 SPAD 值,将茎微压,以能够完全盖住叶绿素叶室为宜,叶绿素仪的测量面积为 0.06 cm²,测量 660 和 940 nm 两个波长的光的吸收值,其中 940 nm 被用来调整不同叶的结构和厚度(Markwell *et al.*, 1995),测量精度为 1 个 SPAD 单位。Andrew 等(2002)曾经对叶绿素仪测定叶绿素的相对含量的准确度和其它几种测定方法进行比较,认为叶绿素仪能够很好的测定植物叶片的相对 SPAD 值。对于茎中应用叶绿素仪测定叶绿素的相对含量以前并没有提及。

1.2 光合和荧光的测定方法

光合和荧光的测定应用 LICOR-6400(USA)便携式光合仪,选择 6400-40 荧光探头在测定荧光时同时测定植物的光合作用。以外界 CO₂ 浓度为参考值,光源选择 10% 蓝光光源,光合作用量子通量密度依次设置为 2 000、1 200、800、500、200、100、50 和 10 μmol photons·m⁻²·s⁻¹,荧光调制频率设定为 20 kHz。测量主要研究光系统 II 的效率,所应用的参数都为不用暗适应的指标,所以材料没有经过暗适应,测量前用 6400-40 活化光照射 30~50 min,其中叶片活化时间较长,光通量密度改变时一般停留 5~10 min。每个重复测定 5 次,共 4 个重复。电子传递速率(Electron transport rate, ETR)的计算按 LICOR-6400 默认的公式及数值,具体如下:

$$ETR = \left(\frac{F'_m - F_s}{F'_m} \right) I a_{\text{leaf}}$$

式中: F'_m 为光下最大荧光强度; F_s 为荧光动力学曲线中的测定点的荧光强度; f 是由光系统 II 吸收的量子分数,一般 C₃ 植物取 0.5, C₄ 植物取 0.4,这里统一取 0.5; I 为光合作用量子通量密度; a_{leaf} 为叶片吸收分数,这里取 0.85。

1.3 叶绿素的荧光定位

选取同上幼嫩的薇甘菊茎,徒手切片进行激光共聚焦(Nikon, Japan)图像扫描,切片厚度在 60~120 μm,扫描针孔为 30 μm,荧光图像采用 488 nm 激发光源激发,图像点的选择从非切片部分到茎切片的髓部依次选取,并对厚度不均造成的光源吸收进行校正,方法参照 Pfundel 和 Neubohr(1999),略有改

动。

2 结果与分析

2.1 茎叶光合特征的比较

图 1 和图 2 是我们用气体交换特性的测定方法对茎和叶的气体交换特性的测量结果。如图 2 所示, 薇甘菊叶的气体交换特性完全符合一般 C_3 植物的特性, 曲线拟合较好, 并且偏差较低。在图 1 中, 茎的气体交换特性存在很大的不确定性, 标准偏差较大, 很难反映出在各种不同光强下的差别, 也并不能判断出茎中是否存在类似叶中的光合作用。同样, 我们应用 LICOR-6400 的荧光测定方法测定了茎和叶的光系统 II 的实际光化学量子效率和电子传递速率, 结果发现茎和叶中的光系统 II 的实际光化学量子效率和电子传递速率存在显著的正相关, 且相关系数都达到 0.97 以上(图 3, 图 4), 证明茎和叶中存在类似的光合作用的通路, 从而间接反映出茎和叶一样存在的叶绿体也应该进行一定的光合作用。

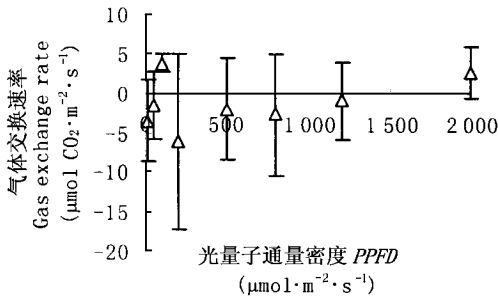


图 1 不同光强下薇甘菊茎的气体交换速率
Fig.1 Gas exchange rate of stems in different photosynthetic photon flux density (PPFD)

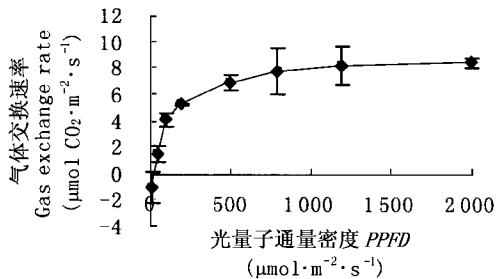


图 2 不同光强下薇甘菊叶的气体交换速率
Fig.2 Gas exchange rate of leaves in different photosynthetic photon flux density (PPFD)

比较茎和叶气体交换过程中各参数的变化发现, 叶中气孔导度为 $0.15 \sim 0.30 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 而

茎中气孔导度为叶中的百分之一, 几乎为零; 叶中蒸腾速率明显比茎中高, 相差两个数量级; 在胞间 CO_2 的测定上发现茎中胞间 CO_2 波动较大, 从 +500 到 -500 都有出现。这表明了薇甘菊茎中内外气体交换的不明显主要是气孔限制引起的, 导致了其气体交换和蒸腾作用较弱, 从而不能用光合测定系统测定茎的 CO_2 气体交换速率。

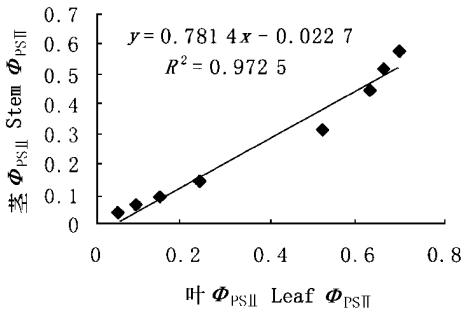


图 3 茎叶光系统 II 实际光化学量子产量的相关性
Fig.3 Correlation of actual photochemical efficiency of PSII (Φ_{PSII}) in stems and leaves

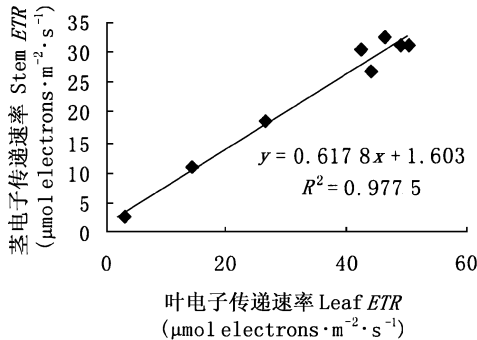


图 4 茎叶电子传递速率的相关性
Fig.4 Correlation of electron transport rate (ETR) in stems and leaves

从以上光系统 II 的实际光化学量子效率和电子传递速率相关性上发现茎中叶绿体和叶中叶绿体同样存在光合作用, 我们对图 5 和图 6 分析得到叶中的光系统 II 的实际光化学量子效率和电子传递速率明显比茎中的高。其中在低光合作用量子通量密度下, 茎和叶中的光系统 II 的实际光化学量子效率差别不明显; 而在高光合作用量子通量密度下, 二者差异显著。电子传递速率在低光合作用量子通量密度下差异不显著, 而在高光合作用量子通量密度下差异显著。同时从电子传递曲线上看, 在光合作用量

子通量密度大于 $500\ \mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以上时叶的电子传递速率受到光强抑制明显,而茎的不明显。但同时我们也发现茎中叶绿素含量明显低于叶中,其中叶中 SPAD 值平均为 25.6 个 SPAD 单位,而茎中只有 7.1 个 SPAD 单位,我们对茎和叶中的光系统 II 的实际光化学量子效率和电子传递速率除以 SPAD 值,结果如图 7 和图 8,反应出单位 SPAD 下茎中的光系统 II 的实际光化学量子效率和电子传递速率明显高于叶中,其中单位 SPAD 下茎中最大光系统 II 的实际光化学量子效率是叶的 3 倍,而单位 SPAD 下茎的最大电子传递速率是叶的 2.3 倍。这可以看出茎中叶绿素进行光化学反应和电子传递的效率较叶有明显的提高。

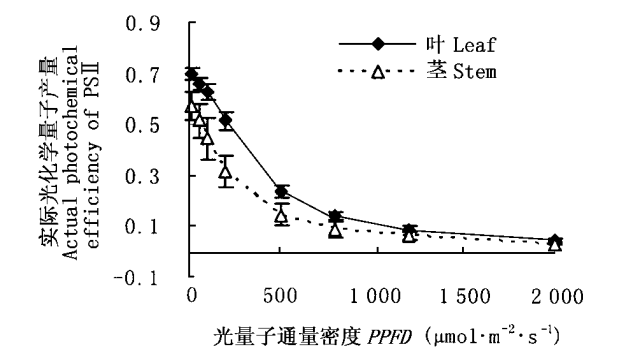


图5 茎叶中光系统 II 实际光化学量子产量的差别
Fig.5 Different actual photochemical efficiency of PS II in stems and leaves
PPFD :Photosynthetic photo flux density

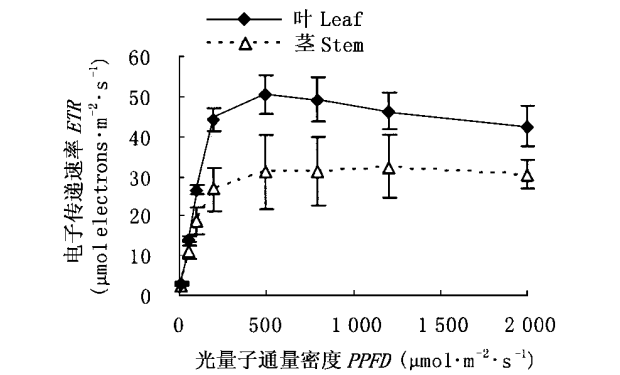


图6 茎叶中电子传递速率的差别
Fig.6 Different electron transport rate (ETR) in stems and leaves
PPFD :见图 5 See Fig. 5

2.2 茎中叶绿体的分布

虽然在 1900 年左右人们就发现了大多数植物的茎中都存在叶绿体(Scott 1907 ; Cannon 1908),但

直到最近几年人们才注意到茎中叶绿体的作用。甚至有的研究表明有些植物茎具有正的光合作用 (Nilsen & Sharifi , 1994)。我们对薇甘菊茎中叶绿体的分布进行了激光共聚焦扫描研究(图 9 ,图 10),观察到茎中叶绿体分布主要集中在皮层区,此外在薇甘菊茎的维管束周围细胞也存在大量的叶绿体(图 9 中标记为绿色的位置),其中表皮细胞出现明亮的绿色不是叶绿体激发的荧光。我们通过叶绿体的荧光强度分布分析也得到了同样的结论,薇甘菊幼茎在皮层和维管束周围细胞存在两个明显的荧光强度峰值。图 10 是未经过吸收校正的从茎切面的最外层到最内层的荧光强度变化曲线,选择位置为 $y = 109.40\ \mu\text{m}$ 处,即图 9 标记点所在的直线处。从图 10 中我们还能发现荧光强度特别高的峰值,对应于图 9 表皮细胞的明亮的绿色荧光。

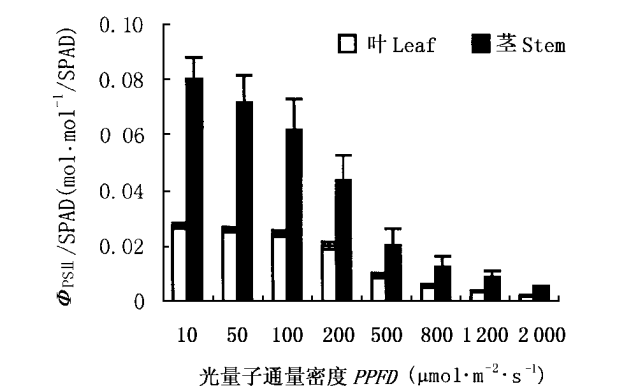


图7 茎叶中单位 SPAD 值下光系统 II 实际光化学量子产量的差别
Fig.7 Different actual photochemical efficiency of PS II per SPAD in stems and leaves
PPFD :见图 5 See Fig. 5

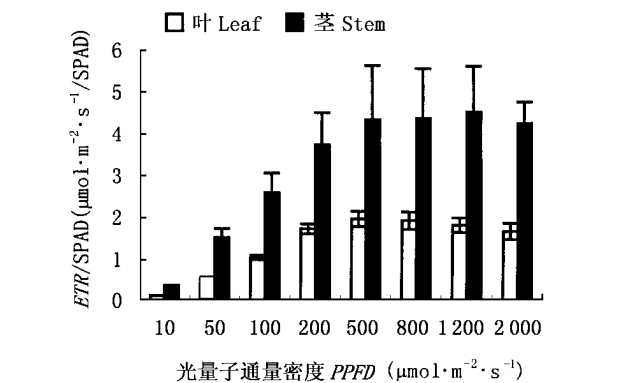


图8 茎叶中单位 SPAD 值下电子传递速率的差别
Fig.8 Different electron transport rate (ETR) per SPAD in stems and leaves
PPFD :见图 5 See Fig. 5

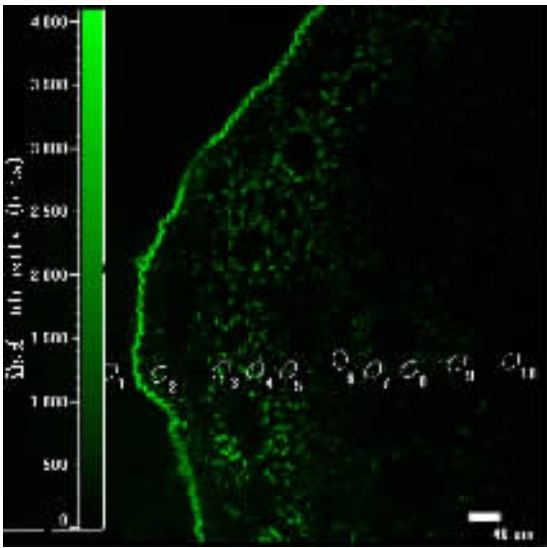


图 9 茎中叶绿素的实际分布(放大倍数 200 倍)
Fig.9 Actual distribution of chlorophyll in stems (magnify 200 times)

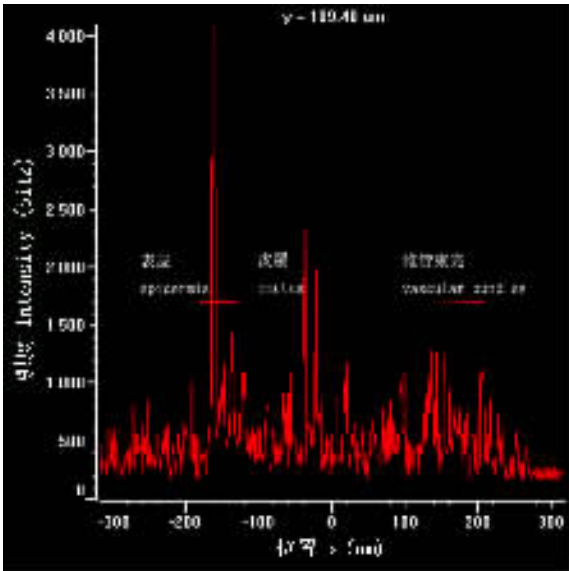


图 10 茎中叶绿素的荧光强度分布(未经过背景校正)
Fig.10 Distribution of fluorescent intensity in stems (no background-corrected fluorescence intensity)

3 讨 论

我们研究表明通过气体交换特征很难对薇甘菊茎的光合特征进行测定,这主要是由于茎的气孔限制导致的,但我们观察到薇甘菊幼茎中存在气孔的结构,只是数量较少。越来越多的研究者利用叶绿素荧光来表征茎的光合能力(Aschan & Pfanz, 2003;),由于叶绿素荧光特性不受气孔等因素的限制,所以在光合作用机理方面应用较广泛。其中研究认为 *ETR* 和光合速率成正相关,所以在一定程度

上能用 *ETR* 标征绿色植物的茎光合速率(Schreiber *et al.* ,1995),但是同时也要指出的是不同植物、不同生长环境 *ETR* 和光合速率之间的相关系数不同,使得应用 *ETR* 表征的光合作用很难在不同种之间比较。

已有研究结果认为非同化器官的茎的光合作用主要存在一个内循环,即茎内部维管组织新陈代谢产生的 CO_2 在茎中被叶绿体重新固定,再次供给内部新陈代谢的需要(Cernusak & Marshall, 2000; Wittmann *et al.* , 2001; Aschan *et al.* , 2001)。我们研究表明薇甘菊茎的光合作用产生的 CO_2 不能通过 LICOR-6400 的气体交换系统有效的检测出,这在另一方面也证明了茎中产生的 CO_2 不被释放到周围的环境中,可能产生的同时已经被内部的叶绿体重新固定。

很多研究者研究认为非同化器官的叶绿体的光合作用效率明显高于叶(Heilmeyer & Whale, 1987; Smillie, 1992)。我们研究也得出同样的结论。通过电子传递速率反映出薇甘菊茎的单位叶绿素光合效率是叶的 2.3 倍,同时也应该指出的是茎的光合特性和其年龄有着密切的关系。

Pfundel 和 Neubohr(1999)对叶的光系统 I 和光系统 II 的分布研究发现,叶脉细胞含有较高比率的光系统 I,而叶肉细胞含有较高比例的光系统 II,我们观察到薇甘菊茎中存在的叶绿体也分为不同的两种类型,即皮层区的叶绿体和维管束周围的叶绿体,维管束结构类似于植物的叶脉,所以我们认为可能在皮层区和维管束区存在的光系统的组成上有差别,人们对于木本植物研究表明短波长的光很难穿透树皮进入内部,真正进入树皮以内的主要以长波长光为主(Kharouk *et al.* , 1995; Pfanz & Aschan, 2001)。这和光系统 I 比光系统 II 能够吸收更长波长的光正好吻合。

薇甘菊作为世界性的入侵植物具有快速生长和攀援的特性,除了叶的强烈的光合作用外,茎的结构可能对于薇甘菊快速的生长和攀援有着重要的意义,我们研究表明薇甘菊茎中存在大量的叶绿体,且分布主要集中在皮层区和维管束周围细胞。通过荧光分析,观察到薇甘菊茎中的叶绿体也进行光合作用,且在单位 SPAD 值下茎中叶绿体光化学效率和电子传递的效率明显高于叶中叶绿体。这些叶绿体的存在可能保证了薇甘菊细长的茎在物质运输中动力的来源。但是占大多数的皮层内的叶绿体的光合特性并没有得到很好的说明。

参 考 文 献

- Andrew DR, Shane PD, Graeme PB(2002). An evaluation of non-invasive methods to estimate foliar chlorophyll content. *New Phytologist*, 153, 185 – 194.
- Aschan G, Pfan H(2003). Non-foliar photosynthesis—a strategy of additional carbon acquisition. *Flora*, 198, 81 – 97.
- Aschan G, Pfan Z, Vodnik D, Batic F(2005). Photosynthetic performance of vegetative and reproductive structures of green hellebore (*Helleborus viridis* L. agg.). *Photosynthetica*, 43, 55 – 64.
- Aschan G, Wittmann C, Pfan H(2001). Age-dependent bark photosynthesis of aspen twigs. *Trees*, 15, 431 – 437.
- Cannon W(1908). The topography of the chlorophyll apparatus in desert plants. *Carnegie Institution of Washington Publication*, 98, 1 – 423.
- Cernusak LA, Marshall JD(2000). Photosynthetic refixation in branches of Western White Pine. *Functional Ecology*, 14, 300 – 311.
- Deng X(邓雄), Feng HL(冯惠玲), Ye WH(叶万辉), Yang QH(杨期和), Xu KY(许凯扬), Cao HL(曹洪麟), Fu Q(傅强)(2003). A study on the control of exotic weed *Mikania micrantha* by using parasitic *Cuscuta campestris*. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), 11, 117 – 122. (in Chinese with English abstract)
- Deng X, Ye WH, Feng HL, Yang QH, Cao HL, Xu KY, Zhang Y(2004). Gas exchange characteristics of the invasive species *Mikania micrantha* and its indigenous congener *M. cordata* (Asteraceae) in South China. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 45, 213 – 220.
- Heilmeyer H, Whale DM(1987). Carbon dioxide assimilation in the flowerhead of *Arctium*. *Oecologia*, 73, 109 – 115.
- Julian MH, Quick WP(2002). Characteristics of C₄ photosynthesis in stems and petioles of C₃ flowering plants. *Nature*, 415, 451 – 454.
- Kharouk VI, Middleton EM, Spencer SL, Rock BN, Williams DL(1995). Aspen bark photosynthesis and its significance to remote sensing and carbon budget estimate in the boreal ecosystem. *Water, Air, and Soil Pollution*, 82, 483 – 497.
- Kong GH(孔国辉), Wu QG(吴七根), Hu QM(胡启明), Ye WH(叶万辉)(2000). Further supplementary data on *Mikania micrantha* H.B.K. (Asteraceae). *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), 8, 128 – 130. (in Chinese with English abstract)
- Liao FY(廖飞勇), Xie Y(谢瑛), He P(何平), Fan YM(范亚民)(2003). The effect of different light intensity on the growth and photosystem of *Mikania micrantha* Kunth. *Life Science Research* (生命科学研究), 7, 254 – 258. (in Chinese with English abstract)
- Markwell J, Osterman JC, Mitchell JL(1995). Calibration of the Minolta SPAD-502 leaf chlorophyll meter. *Photosynthesis Research*, 46, 467 – 472.
- Nilsen ET, Sharifi MR(1994). Seasonal acclimation of stem photosynthesis in woody legume species from the Mojave and Sonoran deserts of California. *Plant Physiology*, 105, 1385 – 1391.
- Pfan H, Aschan G(2001). The existence of bark and stem photosynthesis and its significance for the overall carbon gain. An ecophysiological and ecological approach. *Progress in Botany*, 62, 477 – 510.
- Pfundel E, Neubohn B(1999). Assessing photosystem I and II distribution in leaves from C₄ plants using confocal laser scanning microscopy. *Plant, Cell and Environment*, 22, 1569 – 1577.
- Schreiber L, Bilger W, Neubauer C(1995). Chlorophyll fluorescence as a non-intrusive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis. *Ecophysiology of Photosynthesis*, 100, 49 – 70.
- Scott DG(1907). On the distribution of chlorophyll in the young shoots of woody plants. *Annals of Botany*, 21, 437 – 439.
- Shao H(邵华), Peng SL(彭少麟), Zhang C(张弛), Xiang YC(向言词), Nan P(南蓬)(2003). Allelopathic potential of *Mikania micrantha*. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 22(5), 62 – 65. (in Chinese with English abstract)
- Smillie RM(1992). Calvin cycle activity in fruit and the effect of heat stress. *Scientia Horticulturae*, 51, 83 – 95.
- Wang WJ(王文杰), Zu YG(祖元刚), Meng QH(孟庆焕), Yang FJ(杨逢建), Zhao ZH(赵则海), Cao JG(曹建国)(2005). CO₂ exchange characteristics of *Eupatorium adenophorum* Spreng. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 25, 1898 – 1907. (in Chinese with English abstract)
- Wen DZ(温达志), Ye WH(叶万辉), Feng HL(冯惠玲), Cai CX(蔡楚雄)(2000). Comparison of basic photosynthetic characteristics between exotic invader weed *Mikania micrantha* and its companion species. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), 8, 139 – 146. (in Chinese with English abstract)
- Wittmann C, Aschan G, Pfan H(2001). Leaf and twig photosynthesis of young beech (*Fagus sylvatica*) and aspen (*Populus tremula*) trees grown under different light intensity regimes. *Basic and Applied Ecology*, 2, 145 – 154.
- Xu HL, Gauthier L, Desjardins Y, Gosselin A(1997). Photosynthesis in leaves, fruits, stem and petioles of greenhouse-grown tomato plants. *Photosynthetica*, 33, 113 – 123.
- Yang FJ(杨逢建), Zhang ZH(张衷华), Wang WJ(王文杰),

Chen HF(陈华峰), Zhang YL(张宇亮), Zu YG(祖元刚) (2005). The effect of water stress on the growth yield of invasion plant of *Mikania micrantha* H.B.K. seedlings. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 22, 674 – 680. (in Chinese with English abstract)

Zhang LY, Ye WH, Cao HL, Feng HL(2004). *Mikania micrantha* H.B.K. in China—An overview. *Weed Research*, 44, 42 – 49.

Zhang MX(张茂新), Ling B(凌冰), Kong CH(孔垂华), Zhao H(赵辉), Pang XF(庞雄飞) (2002). Allelopathic potential of volatile oil from *Mikania micrantha*. *Chinese Journal of Applied Ecology*(应用生态学报), 13, 1300 – 1302. (in Chinese with English abstract)

English abstract)

Zhang WY(张炜银), Li MG(李鸣光), Wang BS(王伯荪), Zan QJ(曾启杰), Wang YJ(王勇军) (2003). Dynamics of seeds bank of *Mikania micrantha* populations. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究), 21, 143 – 147. (in Chinese with English abstract)

Zhang WY(张炜银), Wang BS(王伯荪), Li MG(李鸣光), Zan QJ(曾启杰), Wang YJ(王勇军) (2002). The effects of light intensity on growth and morphology in *Mikania micrnantha* seedlings. *Sun Yat-Sen University Forum* (中山大学学报论丛), 22, 222 – 226. (in Chinese with English abstract)

责任编辑 : 蒋高明 责任编辑 : 姜联合