

转基因抗草甘膦大豆的光合及荧光特性

皇甫超河¹, 杨殿林^{1*}, 刘红梅¹, 张永生¹, 李 刚¹, 赖 欣¹, 朱庆松²

(1. 农业部环境保护科研监测所, 农业部转基因生物生态环境安全监督检验测试中心, 天津 300191;
2. 信阳农业高等专科学校, 河南 信阳 464000)

摘要:本文比较了转基因抗草甘膦大豆 40-3-2 与常规栽培大豆荷豆 13 在光合、叶绿素荧光以及繁殖适合度参数上的差异, 以评价在我国农田生境中转基因大豆相对于本土栽培种是否具备更强的入侵性或杂草化特征。结果表明, 40-3-2 花期叶片净光合速率低于同期的荷豆 13, 但水分利用策略优良, 即蒸腾速率低、水分利用效率高, 环境适应能力强。叶绿素荧光测定显示 40-3-2 全天只有轻微的光抑制现象, 其光系统 II 能够在高温和强光照条件下维持较高的光化学效率, 而荷豆 13 叶片在正午时有强烈的光抑制。尽管如此, 在没有除草剂选择压条件下, 在生长和繁殖适合度上 40-3-2 相对于荷豆 13 无竞争优势, 入侵性风险较低。

关键词:转基因抗草甘膦大豆; 光合特性; 叶绿素荧光; 风险性评价

中图分类号: S565.101 **文献标识码:** A **文章编号:** 1007-9084(2010)03-0383-07

Photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics of transgenic glyphosate-tolerant soybean

HUANGFU Chao-he¹, YANG Dian-lin^{1*}, LIU Hong-mei¹,
ZHANG Yong-sheng¹, LI Gang¹, LAI Xin¹, ZHU Qing-song²

(1. Agro-Environmental Protection Institute, Ministry of Agricultural Eco-Safety Supervision, Inspection & Testing Center of Genetically Modified Organisms of MOA, Tianjin, 300191, China
2. Xinyang Agricultural College, Xinyang 464000, China)

Abstract: The photosynthetic characteristics, chlorophyll fluorescence and growth fitness parameters of transgenic glyphosate-tolerant soybean 40-3-2 were investigated to assess the risk of invasive weed population to the ecological environment of China. The results indicated that transgenic 40-3-2 leaves in flowering stage had lower net photosynthetic rate (P_n) than that of cultivated soybean Hedou 13, but had superior water utility efficiency (WUE) with higher drought adaptability. Its chlorophyll fluorescence showed a low level of photoinhibition (lower F_v/F_m) and higher PSII photochemistry efficiency all day. On the contrary, the cultivated Hedou 13 had severely reduced F_v/F_m value at midday. Even so, there was no yield advantage of transgenic 40-3-2 observed in field when herbicide selective pressure was absent. These results suggested that the transgenic soybean 40-3-2 has little potential to be invasive.

Key words: Transgenic glyphosate-tolerant soybean; Photosynthetic characteristics; Chlorophyll fluorescence; Risk assessment

近年来,生物技术的迅猛发展和越来越多的转基因作物进入商品化引发了人们对于转基因安全性的忧虑和争论。据农业生物技术应用国际服务组织

(ISAAA)发布的《2009 年度全球生物技术作物商业化现状报告》显示,2009 年全球共有 25 个国家种植了 1.34 亿公顷的转基因作物。转基因大豆作为世

收稿日期:2010-03-11
基金项目:中央级公益性科研院所基本科研业务费专项基金(农业部环境保护科研监测所)(2007-hf-09)
作者简介:皇甫超河(1977-),男,河南鹿邑人,助理研究员,博士,研究方向:生物多样性与生物安全,E-mail:huangfu24@163.com
* 通讯作者:杨殿林,研究员,博士,从事生态农业与生物多样性研究

界上种植面积最大的转基因作物,2009 年全球种植面积达 6 920 公顷,占世界转基因作物种植面积的 52%^[1]。中国是大豆的起源国,保存着数量巨大、地理分布极为广泛的种质资源^[2]。这些种质是育种的宝贵资源,对保持物种多样性也非常重要。尽管目前中国尚未在生产上种植转基因大豆,但每年要进口转基因抗草甘膦大豆 3 000 万吨以上。有研究预测,转基因抗草甘膦大豆在中国的大量引入很可能会引发一系列的生态风险^[3~5],包括外源基因逃逸进入野生近缘种或栽培种造成基因污染、某些抗逆性基因使转基因植物对于本地种更具有竞争优势,并可能入侵新的生境,导致杂草化风险^[6]。

由于植物对起源地的生态环境具有固有的适应性,抗草甘膦的转基因大豆在我国杂草化的风险不可忽视。比较转基因植物与非转基因(常规)植物的生理差异、评价转基因植物环境释放的生态风险是风险评价研究的新方向。在所有这些生理生态特征的变化中,作为产量和品质形成基础的光合作用和植株生长性状的改变是最值得关注的一个方面^[7]。目前关于转基因大豆杂草化的风险,特别是其生理学研究鲜有报道。本研究旨在以孟山都公司的转基因抗草甘膦大豆 40-3-2 和华北地区种植广泛的常规大豆品种荷豆 13 为研究对象,了解两种植物的基本光合特性和生长特性,并以此评价转基因大豆的生存竞争能力、繁育能力,为该转基因产品的风险评估和管理措施的制定提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

研究区域位于天津市南开区,地理位置为 39°05'804"N,117°08'805"E,海拔高度 4m,属暖温带半湿润大陆季风型气候。年平均气温 12.3℃,最高月平均气温(7 月)26℃,最低月平均气温(1 月)为 -4℃;年平均降水量为 550 ~ 680mm,夏季降水量约占全年的 80%。

1.2 材料培养

本实验在农业部环境保护科研监测所实验网室内进行。材料为抗草甘膦转基因大豆 40-3-2 及常规大豆荷豆 13,40-3-2 为美国孟山都公司培育的转基因品系,商品名为 Roundup Ready Soybean,是通过农杆菌介导方法,将矮牵牛 Ti 质粒(CaMy)中 35S 启动子控制 *EPSPS* 基因导入到大豆植株,进而培育成抗草甘膦转基因大豆品种;荷豆 13 是山东省菏泽市农科院培育的高产、优质、多抗、广适夏大豆品种,为我国华北夏大豆种植区的主栽品种之一。两份供

试材料均由山东农科院植保所路兴波研究员惠赠,分别在 2008 年 6 月 24 日播种,常规田间管理。由于本文研究不涉及受体大豆转入外源基因后生理特性的改变研究,材料中未包括转基因受体大豆品系。

1.3 测定指标及方法

试验的各项测定于 2008 年 8 月 23 日进行,测定日为晴天,取大豆各 10 株,每株选择 1 片成熟叶(自茎顶端下第 4 叶)测定以下指标,重复 5 次。

1.3.1 净光合速率 测定时间区段为 12:00 ~ 12:30,用 LI-6400 便携式光合仪(LI-COR,USA)测定两种大豆的净光合速率(P_n),保证光照强度和气温等环境条件相对一致。

1.3.2 光合速率日变化 选择晴朗的天气,测定时间区段为 6:00 ~ 18:00。在户外自然状况下每隔 2h 测定一次 P_n ,取平均值,与得到相应时间下光合速率日变化曲线图。同时获得大气温度(T_a)、叶面温度(T_l)、大气 CO_2 浓度(C_a)、光合有效辐射(PAR)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(Tr)、细胞间 CO_2 浓度(C_i)、空气相对湿度(RH)等生理参数^[8]。计算水分利用效率: $WUE = P_n / Tr$ 。

1.3.3 叶绿素荧光参数 选择完全展开的叶片,暗处理 20min 后,在同一叶片上用 FMS-2 型便携式荧光仪(Hansatech, UK)测定荧光参数,包括初始荧光(F_o)、最大荧光(F_m)、可变荧光(F_v)、PSII 最大光化学效率(F_v/F_m)、PSII 潜在活性(F_v/F_o)。测定时间区段为 8:00 ~ 18:00,每隔 2h 测定 1 次。以凌晨 F_v/F_m 的降低作为发生长期光抑制的判断指标。

1.3.4 两种大豆生长及结实参数比较 在植株收获时统计两种大豆单株结荚数、植株高度,并在收获后测风干植株地上部干重、百粒重和单株种子数,测定样本 30 个;同时测单荚果重和单株产量,测定样本量为 100 个。

1.4 数据处理

运用灰色关联分析方法^[7]对 40-3-2 及常规大豆荷豆 13 的 P_n 与光合有效辐射(PAR)、大气温度(T_a)等各环境因子的关联度进行排序,得出主要气候因子对 P_n 影响的密切程度及变化差异。数据采用 DPS(Data Processing System) 9.50 版软件进行统计分析,采用 SPSS 13.0 进行数据差异性比较。

2 结果与讨论

2.1 主要气象因子的日变化

实验中主要气象因子日变化规律如图 1 所示,光合有效辐射(PAR)是瞬时变化较大的气象因子。日出后,叶表面光合有效辐射逐渐增大,在 12:00

时达到最大值,之后快速减小,日变幅为 43.07 ~ 1 182.53 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。大气 CO_2 浓度 (Ca) 变化基本与之相反,但幅度较小,早晨和傍晚时最高,在12:00时降到最低点。大气温度 (Ta) 呈单峰变化趋势,日出后因太阳辐射增强而增加,直到 12:00

后达到一天中的最高值 38.84 $^{\circ}\text{C}$, 随后便逐渐下降。空气相对湿度 (RH) 在早晨最高,之后随着光合有效辐射的增强和大气温度的升高而逐渐下降,在 16:00 时降至最低,而后由于光合有效辐射和气温的下降,相对湿度又有所升高。

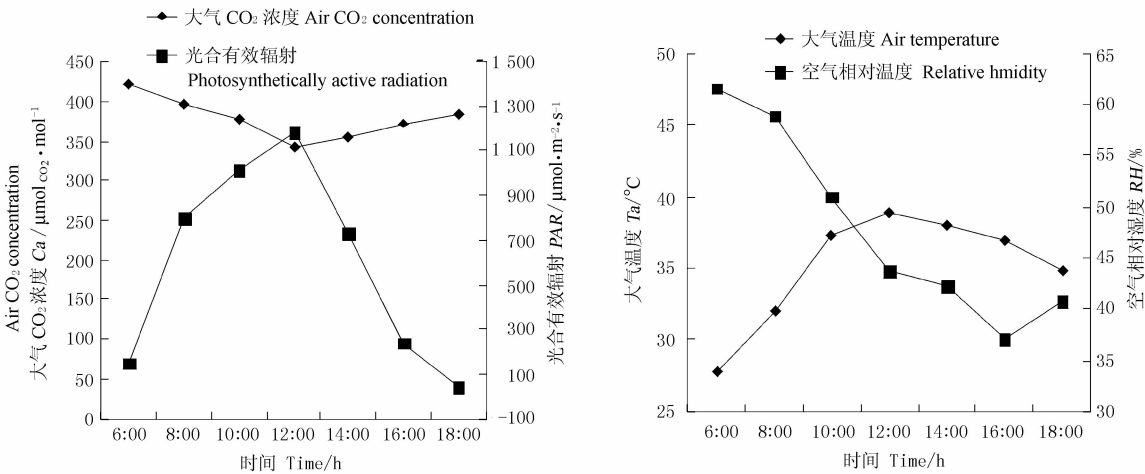


图1 大气 CO_2 浓度 (Ca)、光合有效辐射 (PAR)、大气温度 (Ta) 和空气相对湿度 (RH) 日变化
Fig.1 Diurnal changes in CO_2 concentration (Ca), photosynthetically active radiation (PAR), air temperature (Ta) and relative humidity (RH)

2.2 两种大豆光合参数日变化

2.2.1 净光合速率 表1 结果反映了转基因抗草甘膦大豆 40-3-2 与常规大豆荷豆 13 的最大净光合速率 (Pn) 及其相应的光合有效辐射 (PAR)。光照条件基本一致,各植物的叶面光合有效辐射 (PAR) 差异不大,因此 Pn 具有可比性。大豆营养生长旺盛期,荷豆 13 的 Pn 明显高于 40-3-2 ($P < 0.05$)。两种大豆 Pn 日变化均呈单峰曲线(图 2, A),而且 Pn 最高峰均出现在 10:00,无明显的光合“午休”现象;但两者 Pn 日均值大小较为接近,分别为 11.55 (荷豆 13) 和 11.54 (40-3-2)。

表1 转基因大豆 40-3-2 及常规大豆荷豆 13 在自然条件下最大净光合速率及相应光合有效辐射比较

指标 Indices	大豆材料 Materials	
	转基因大豆 40-3-2 Transgenic soybean	荷豆 13 Conventional soybean Hedou 13
净光合速率 $Pn/\mu\text{mol}_{\text{CO}_2} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	19.82 ± 0.78b	21.23 ± 0.32a
光合有效辐射 $PAR/\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	1 143 ± 18.12a	1 274 ± 13.34a

注:表中数值为平均值 ± 标准差;不同小写字母表示最大净光合速率间在 0.05 水平差异显著

Note: values in the table is in form of mean ± S E, and different letters in same column represent significance at 0.05 probability level

2.2.2 叶面温度、蒸腾速率和水分利用效率 与单峰型 Pn 日变化相对应,两种大豆的叶面温度 (Tl)

及蒸腾速率 (Tr) 的日变化与 Pn 的日变化相似,也均呈单峰型曲线(图 2, E, F), 其中 Tl 最大值均出现在 12:00 左右,且均大于 38 $^{\circ}\text{C}$ 。不同的是,荷豆 13 在 10:00 Tr 就已经达到峰值,之后一直保持较高水平,到 14:00 才有明显下降;而 40-3-2 则在 14:00 点达到峰值之后即迅速下降。植物通过蒸腾作用运输矿物质、调节叶面温度、供应光合作用所需要的水分等,与植物净光合速率关系密切。比较而言,40-3-2 全天 Tr 处于相对较低水平,这一点也可以通过水分利用效率 (WUE) 日变化趋势反映出来。水分利用效率是指植物消耗单位重量 H_2O 所固定 CO_2 的量,是评价植物耗水量多少或适应干旱胁迫能力的一个重要生理生态指标,其数值越大,植物对水分的利用效率越高^[9]。两种大豆的 WUE 均在 8:00 达到第一个峰值,之后逐渐下降(图 2, B),在 16:00 后再次呈现上升趋势,至 18:00 回升到一定的程度。一天当中,40-3-2 WUE 的日均值略大于荷豆 13,分别为 1.81 $\text{nmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 和 1.74 $\text{nmol} \cdot \text{mol}^{-1}$,但统计显示两者无显著差异。

2.2.3 胞间二氧化碳浓度和气孔导度 细胞间 CO_2 浓度 (Ci) 的日变化趋势总体上与 Pn 日变化相反(图 2, D),即在 6:00 和 14:00 时 Ci 值较高而以中午时达到最低值。气孔导度 (Gs) 变化情况(图 2, C)相对较为复杂,两种大豆 Gs 均在 10:00 ~ 12:00 时表现不同程度的降低,显示出光抑制现象; Gs 最

大值均出现在 14: 00。

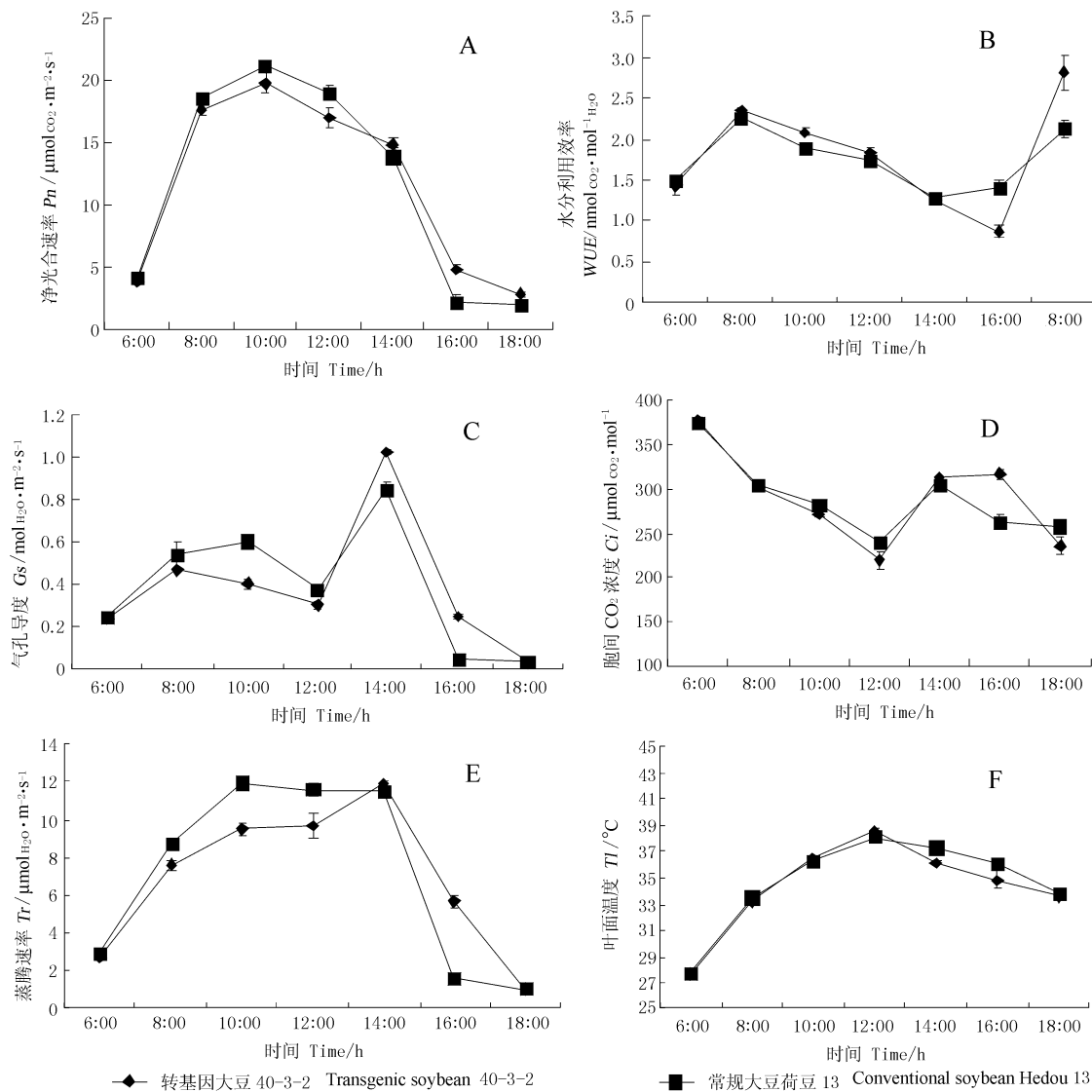


图2 两种大豆叶片净光合速率(P_n ,A)、水分利用效率(WUE ,B)、气孔导度(G_s ,C)、胞间 CO_2 浓度(C_i ,D)、蒸腾速率(Tr ,E)和叶面温度(T_l ,F)日变化
Fig.2 Diurnal changes in net photosynthetic rate (P_n ,A),transpiration rate (Tr ,B), stomatal conductance (G_s ,C),intercellular CO_2 concentration (C_i ,D),leaf temperature (T_l ,E) and water use efficiency(WUE ,F) in leaves of two types of soybean

表2 转基因40-3-2及常规大豆荷豆13叶片净光合速率与主要气候生态因子间的关联度
Table 2 Correlation between soybean and microclimate

大豆材料 Material	水分利用效率 WUE	气孔导度 G_s	胞间 CO_2 浓度 C_i	蒸腾速率 Tr	叶面温度 T_l	大气 CO_2 浓度 C_a	大气温度 T_a	空气相对湿度 RH	光合有效辐射 PAR
40-3-2	0.6912	0.706 9	0.621 9	0.748 4	0.458 4	0.598 9	0.589 4	0.640 8	0.746 2
荷豆 13 Hedou 13	0.558 7	0.741 3	0.556 3	0.811 1	0.492 9	0.548 7	0.587 4	0.607 0	0.675 9

2.3 两种大豆叶片 P_n 与主要光合参数及气候因子的灰色关联分析

由表2可以看出,影响各测试植物 P_n 光合参数、气候因子的关联度间差异较小,显示其净光合速率变化主要受环境因子的综合影响。其中,40-3-2的 P_n 与光合有效辐射(PAR)及蒸腾速率(Tr)关联

度更大,均在0.7以上,显示较强的喜光性。而与荷豆13 P_n 最为密切的影响因子则为蒸腾速率(Tr),其次为气孔导度(G_s)。综合图1和图2-A也可以看出,以上供试植物 P_n 日变化曲线形状与这些指标日变化最接近,关联度也最大。

通过灰色关联分析发现,影响40-3-2和荷豆

13*Pn* 值的首要生态因子均是蒸腾速率(*Tr*),其次才是光合有效辐射(*PAR*)或气孔导度(*Gs*)。相对而言,40-3-2 全天 *Tr* 处于相对较低水平。这表明相同条件下,荷豆 13 较高净 *Pn* 的获得,是以水分的巨大消耗为代价的;而 40-3-2 似乎有更为有利的水分利用策略^[10]。这一点也同样体现在两者水分利用率(*WUE*)的差异上。

2.4 两种大豆叶片叶绿素荧光参数的日变化

2.4.1 初始荧光(*Fo*) 图 3 - A 显示了两种大豆 *Fo* 日变化情况,从早晨 8:00 开始到中午 14:00 ,荷豆 13 叶片 *Fo* 大幅度上升,在中午 14:00 达到最高

值,而后持续下降,表明 PS II 发生了可逆损伤。而 40-3-2 的 *Fo* 在这一时段虽然有所上升,但变化幅度较小。

2.4.2 最大荧光(*Fm*)和可变荧光(*Fv*) 两种植物叶片叶绿素荧光参数 *Fm* 和 *Fv* 的日变化趋势基本相同(图 3,B、C)。其中,早晨叶片的 *Fm* 和 *Fv* 较高,随日间光强的升高 *Fm* 和 *Fv* 均有所下降,下午又随日间光强的减弱而回升;40-3-2 叶片全天的 *Fm* 和 *Fv* 平均值高于荷豆 13,这显示前者叶片 PS II 反应中心活性较高,具有较高的电子传递速率。

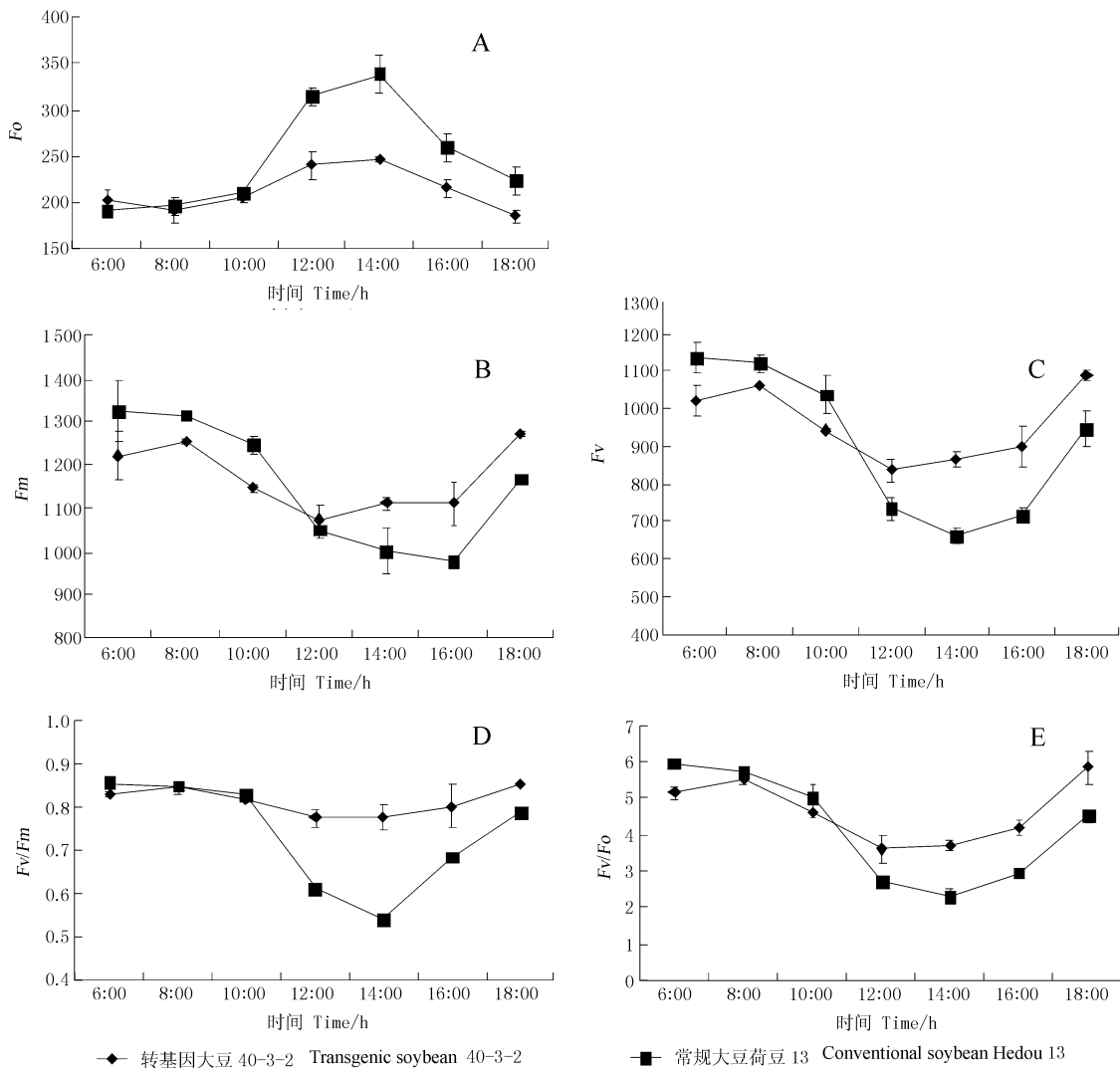


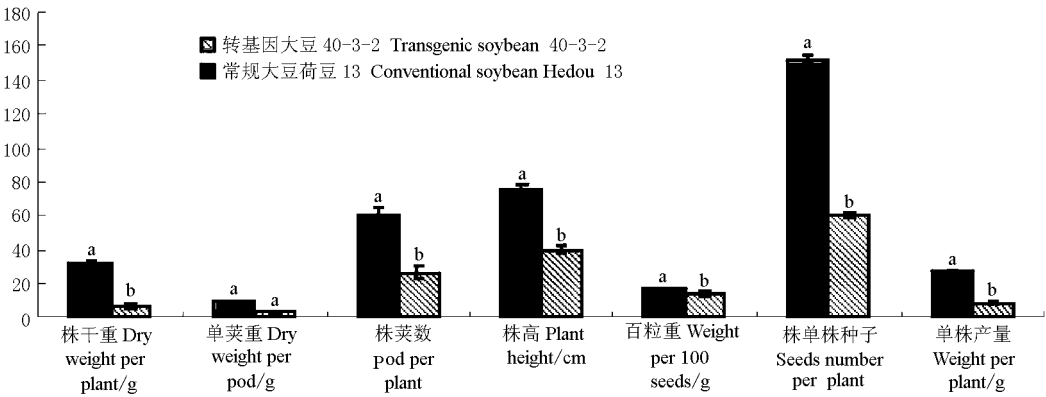
图 3 两种大豆叶片初始荧光(*Fo*,A)、最大荧光(*Fm*,B)、可变荧光(*Fv*,C)、PS II 最大光化学效率(*Fv/Fm*,D)和光系统 II 的潜在活性(*Fv/Fo*,E) 日变化
Fig.3 Diurnal changes in original fluorescences (*Fo*,A), maximal fluorescences (*Fm*,B), variable fluorescences (*Fv*,C), maximal photochemical efficiencies of PS II (*Fv/Fm*,D) and potential activities of PS II (*Fv/Fo*,E) in leaves of two soybeans

2.4.3 PS II 最大光化学效率(*Fv/Fm*)和潜在活性(*Fv/Fo*) 图 3 还表明,两种大豆叶片的 *Fv/Fm*、*Fv/Fo* 的日变化趋势相似,都有午间降低现象,但程

度不同。其中荷豆 13 早晨叶片的 *Fv/Fm* 和 *Fv/Fo* 很高,随日间光强的升高逐渐降低,12:00 ~ 14:00 时降至最低,表明其在午间较强的光照条件下均发

生了一定程度的光抑制(图3,D、E);到黄昏时各植物两个特征量均恢复到接近早晨的水平,即光抑制基本消失,这说明午间光抑制是PSⅡ反应中心的可逆失活而非光破坏。而40-3-2则无明显光抑制现

象。方差分析显示,荷豆13叶片的 F_v/F_m 和 F_v/F_o 均显著低于40-3-2($P < 0.05$),表明尽管其具有较高的 P_n ,但叶片PSⅡ的潜在活性和原初光能转换效率较低。



注:标有不同字母的处理间在0.05水平差异显著
Note: Bars superscribed by different letter within the same parameters were significantly different at 0.05 level

图4 两种大豆生长与结实情况比较

Fig. 4 Fitness parameter comparisons of two soybeans

2.5 两种大豆生长与结实情况比较

对两种大豆生长与结实参数比较结果如图4所示。除了单荚重外,40-3-2在单株干重、单株荚数、株高、百粒重和单株产量等繁殖适合度参数均显著低于品种荷豆13($P < 0.05$)。而仅以单株种子数而言,荷豆13(151.23粒/株)更是为40-3-2的(60.63粒/株)两倍以上。标明转基因品系40-3-2入侵性风险较低。

3 讨论

在进行转基因植物生态风险评价时,除了关注转基因植物的外源基因及产物外,基因改造工程可能引入的其它生理改变也是一个重要方面^[11]。基因操作可能在一定程度上影响原有基因的表达,改变转基因植物的生理生化特性,包括蛋白表达、光合能力、次生物质代谢等,进而影响转基因植物抗病、抗旱、抗虫、抗除草剂等抗逆性状。这些生理过程和相关代谢产物的改变有可能改变转基因植物自身的竞争能力和入侵特性等^[12]。

光合作用能力对植物竞争力的影响至关重要,净光合能力是综合反映植物竞争能力的一个重要指标,光合能力高意味着作物生长势强,产量高。相比而言,荧光检测较生物量测定更为简单,叶绿素荧光表征中较低的光合速率通常暗示弱的适合度水平^[13,14],因此可被用作适合度的一个特征参数。聂呈荣等^[12]比较了Bt玉米与其非转基因近等基因系常规种光合生理差异,发现虽然绝大多数生长时期Bt玉米的蒸腾速率和气孔导度大于非转基因玉米,

但是从生长中期开始,Bt玉米的净光合速率却一直小于非转基因玉米,在生长后期,这种差异甚至达到显著水平。

Farquhar和Sharkey^[10]认为,影响净光合速率下降有气孔限制和非气孔限制两方面因素。气孔限制是气孔导度的下降,阻止了CO₂的供应;非气孔限制是叶肉细胞光合能力的下降,使叶肉细胞利用CO₂的能力(羧化能力)降低,从而使胞间CO₂含量升高。不难理解,当 P_n 较高时,叶肉细胞固定的CO₂较多,导致 C_i 的降低。按照他们的观点,如果叶片净光合速率降低伴随着胞间 C_i 增高,那么光合作用主要限制因素是非气孔因素。在本文中,两种供试植物 P_n 和 G_s 下降时, C_i 浓度也有随之下降的趋势,随气孔导度的降低而减小,说明影响它们光合速率因子存在气孔限制因素。尽管转基因抗草甘膦大豆(40-3-2)净光合速率低于荷豆13,而40-3-2似乎有着更为有利的水分利用策略,体现在相同条件下低的蒸腾速率和较高的水分利用效率。此外,植物光合系统是由核质基因共同编码,细胞核及可能发生的核质互作效应的变化有可能造成其光合调控基因时空表达的变化。由于外源基因的转入导致的包括光合系统及功能改变在内的适合度代价尚有待于进一步的研究证实。

叶绿素荧光是光合作用的探针,叶绿素荧光参数则反映光合系统内一系列重要的适应调节过程,通过对各种荧光参数的分析,可以得到有关光能利用途径的信息。植物光合作用的光抑制是光合系统吸收的光能超过光合作用所能利用的数量时引起的

光合活性降低的现象。 Fv/Fm 和 Fv/Fo 是近年来常用的研究植物对逆境响应的重要生理指标^[15,17]。 Fv/Fm 降低是光合作用光抑制的显著特征,常被作为判断是否发生光抑制的标准^[18]。而 Fv/Fo 表示光反应中心 PS II 的潜在活性,其变化可以衡量光合系统是否受到损伤。40-3-2 则无明显光抑制现象,全天叶片的 Fm 和 Fv 平均值高于荷豆 13,这显示 40-3-2 叶片 PS II 反应中心活性较高,具有较高的电子传递速率,表明尽管 40-3-2Pn 较低,但叶片 PS II 的潜在活性和原初光能转换效率却较高。在本实验中荷豆 13 随光强和温度的增加致使叶片 Fo 升高,表明发生了光氧化破坏,同时 Fv/Fm 在最低点时比早晨低,实际光化学效率也处于一个极低的水平。而处于同一生长时期的 40-3-2 在午间 Fv/Fm 下降轻微,实际光化学效率维持一个较高的水平。这些结果表明两者相比,40-3-2 似乎比常规品种更适应于夏季高温干旱的不利环境。

总之,由于转基因大豆 40-3-2 的净光合速率和较低的繁殖适合度水平,显示其在我国农田生长条件下自然延续其种群和发生基因扩散的可能性很小,入侵性风险较低。但由于其表现出一定的抗逆性,对转基因大豆释放的生态风险(特别是其在不同生境中的表现)仍需要加强监测和研究。

参考文献:

- [1] James C. Global Status of Commercialized Biotech/GM Crops: 2009 [EB/OL]. [2010 - 07 - 07]. <http://www.isaaa.org/>.
- [2] Dong Y S, Zhao L M, Zhao L M. The genetic diversity of annual wild soybeans grown in China [J]. *Theor Appl Genet*, 2001, 103: 98 - 103.
- [3] Andow D A, Zwahlen C. Assessing environmental risks of transgenic plants [J]. *Ecol Lett*, 2006, 9 (2): 196 - 214.
- [4] Pilon D, Prendeville H R. Ecological effects of transgenic crops and the escape of transgenes into wild populations [J]. *Annu Rev Ecol Evol S*, 2005, 35(1): 149 - 174.
- [5] 皇甫超河,杨殿林,王志勇,等. 转基因大豆在中国发生基因漂移的风险性 [J]. *中国农学通报*, 2008, 24 (12): 139 - 141.
- [6] 钱迎倩,马克平. 经遗传修饰生物体的研究进展及其释放后对环境的影响 [J]. *生态学报*, 1998, 18(1): 1 - 9.
- [7] 聂呈荣,骆世明,王建武. *Bt* 玉米光合作用和生长性状的变化 [J]. *生态学报*, 2006, 26(6): 1 957 - 1 962.
- [8] 戴美松,姜卫兵,庄 猛. 大棚栽培条件下葡萄叶片净光合速率与其他生理、生态参数的灰色关联分析 [J]. *果树学报*, 2005, 22(5): 474 - 478.
- [9] 章 艺,刘 鹏,史 锋,等. 高 Fe^{2+} 对大豆叶片光合作用的影响 [J]. *中国油料作物学报*, 2007, 29 (4): 438 - 442.
- [10] 孙 伟,王德利,王 立,等. 模拟光条件下禾本科植物和藜科植物蒸腾特性与水分利用效率比较 [J]. *生态学报*, 2003, 23(4): 814 - 820.
- [11] 丁志勇,许崇任,王戎疆. 转 *Bt* 基因抗虫棉与常规棉中几种同工酶的比较 - 转基因植物安全性评价生理指标初探 [J]. *生态学报*, 2001, 21 (2): 332 - 336.
- [12] Kjellsson G, Simonsen V. Methods for risk assessment of transgenic plants competition, establishment and ecosystem effects [M]. Basel, Switzerland: Birkhauser Verlag, 1994.
- [13] Arntz M A, DeLucia E H, Jordan N. Contribution of photosynthetic rate to growth and reproduction in *Amaranthus hybridus* [J]. *Oecologia*, 1998, 117: 323 - 330.
- [14] Arntz A M, DeLucia E H, Jordan N. From fluorescence to fitness: variation in photosynthetic rate affects fecundity and survivorship [J]. *Ecology*, 2000, 81: 2 567 - 2 576.
- [15] 陈建明,俞晓平,程家安. 叶绿素荧光动力学及其在植物抗逆生理研究中的应用 [J]. *浙江农业学报*, 2006, 18 (1): 51 - 55.
- [16] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33: 317 - 345.
- [17] 周可金,肖文娜,官春云. 不同油菜品种角果光合特性及叶绿素荧光参数的差异 [J]. *中国油料作物学报*, 2009, 31(3): 316 - 321.
- [18] Demmig-adams B, Adams III W W, Barker D H, et al. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation [J]. *Physiol Plantarum*, 1996, 98: 253 - 264.