

强光和水分胁迫对沙冬青光呼吸的影响

张莹, 何炎红*, 田有亮 (内蒙古农业大学林学院, 内蒙古呼和浩特 010019)

摘要 [目的]研究沙冬青在强光和水分胁迫下其光呼吸的变化。[方法]采用 LI-6400 光合-荧光测定仪于 5 月份和 10 月份分别测定了沙冬青的光呼吸响应曲线、光呼吸/总光合响应曲线、光呼吸-NPQ 响应曲线及 10 月份时沙冬青光呼吸速率和 NPQ 的变化特征。[结果]低光胁迫时光呼吸速率和光呼吸速率/总光合速率迅速增加, 高光胁迫时两者缓慢变化, 10 月份沙冬青光呼吸耗能强于 5 月份, 但对强光的敏感程度不及 5 月份; 沙冬青光呼吸速率随 NPQ 的增加而增加, 两者呈正相关曲线关系。水分饱和和亏缺条件下, 光呼吸速率的初始饱和和亏缺大于 NPQ。[结论]光呼吸和 NPQ 都是沙冬青重要的光破坏防御机制; 光呼吸在沙冬青抗脱水能力中发挥着重要作用。

关键词 沙冬青; 光呼吸; NPQ; 光破坏防御

中图分类号 S722.3 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2013)24-10027-04

Effects of Light Intensity and Water Stress on the Photorespiration of *Ammopiptanthus Mongolicus* (Maxim.) Cheng f.

ZHANG Ying et al (School of Forestry, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot, Inner Mongolia 010019)

Abstract [Objective] Effects of light intensity and water stress on photorespiration of *Ammopiptanthus mongolicus* (Maxim.) Cheng f. were studied. [Method] By using LI-6400 photosynthesis-fluorescence analyzer to measure the photorespiration response curve, the photorespiration / total photosynthetic response curve and the Photorespiration-NPQ curve of *Ammopiptanthus mongolicus* (Maxim.) Cheng f. in May and October, and to measure the photorespiration rate of *Ammopiptanthus mongolicus* (Maxim.) Cheng f., the variation characteristics of NPQ in October. [Result] Under the situation of low light stress, the photorespiration rate and the photorespiration rate / total photosynthetic rate increase rapidly, change slowly under strong light stress. In October, the energy consumption of *Ammopiptanthus mongolicus* (Maxim.) Cheng f. is more than in May, but the sensitive to strong light is stronger in May. The photorespiration rate increases with NPQ, and there is a positive correlation between the two curves. Under the situation of water saturation deficit, the initial saturation deficit of the photorespiration rate is higher than NPQ. [Conclusion] The photorespiration rate and NPQ are the important photoprotection mechanism. The photorespiration rate plays an important role in resisting dehydration of *Ammopiptanthus mongolicus* (Maxim.) Cheng f.

Key words *Ammopiptanthus mongolicus* (Maxim.) Cheng f.; Photorespiration; NPQ; Photoprotective

沙冬青是古老的第三纪残遗种, 是我国温带荒漠唯一常绿灌木, 抗旱抗寒能力强, 耐风蚀, 是沙区防风固沙的最优树种^[1], 其优良的生态效益和经济效益为维护沙区生态系统的稳定性发挥着决定性作用。光呼吸作为植物体内重要的代谢途径, 其变化除了受植物自身遗传特性等内因的影响外, 还受到光照强度、水分等环境因素的影响^[2], 进而在植物生理和生态上产生相关效应^[3], 影响作物的生长和产量。研究表明, 强光胁迫下光呼吸通过增加叶片中 Rubisco 活性、保证 PSI 和 PSII 之间的电子正常传递、促进 Pi 的循环和利用^[4-6], 以此耗散强光条件下的过剩光能, 保护光合机构免遭强光的胁迫, 从而减轻光抑制程度。有关水分胁迫对植物光呼吸影响的报道颇多, 研究指出光呼吸是 H₂O₂ 的主要来源^[7], 水分亏缺时光呼吸迅速下降, 对植物起保护作用。水分胁迫引起非光化学猝灭(NPQ)的变化, 其初始水分胁迫水势可作为干旱适应性的评价指标^[8]。然而有关沙冬青光呼吸的研究较少, 逆境胁迫下沙冬青光呼吸的变化特征尚未见报道。该试验通过研究强光胁迫下沙冬青的光呼吸速率、光呼吸速率/总光合速率、光呼吸速率与 NPQ 的变化特征; 饱和和亏缺条件下沙冬青光呼吸速率和 NPQ 的变化规律, 以此揭示沙冬青于不同月份对强光和水分胁迫的适应性及光呼吸、NPQ 2 种不同机制在光破坏防御中的作用。

1 材料与与方法

1.1 试验材料 试验材料选自内蒙古农业大学东校区栽植的沙冬青 [*Ammopiptanthus mongolicus* (Maxim.) Cheng f.]。选取生长发育健壮、无病虫害、外围向阳的 1 年生枝条作为测试样枝, 每次选取 3 个枝条, 每个样枝选取 3 个叶片标记为测试叶片。

1.2 试验方法

1.2.1 光响应曲线测定。于晴天上午 8~9 点进行采样, 将离体的测试样枝立即放于盛水的烧杯中以防失水, 利用美国 Li-Cor 公司生产的 LI-6400 光合-荧光测定仪进行测定, 当叶室温度稳定在 25℃, 样品室 CO₂ 浓度稳定在 380 μmol/mol, 空气流速稳定在 400 mmol/s 时开始测定, 利用 LI-6400 配置的红蓝光源, 设置光照强度为 0、50、150、300、600、900、1 200、1 500 μmol/(m²·s)。利用测定出的叶绿素荧光指标、暗呼吸速率和净光合速率, 通过 Valentini 等^[9]提出的公式进行计算, 得出光呼吸速率。NPQ 采用 LI-6400 光合-荧光测定仪中的荧光叶室进行测定, 按照张守仁^[10]提出的计算公式计算。

1.2.2 饱和和亏缺试验。截取 3 个长度为 15 cm 左右的 1 年生枝条作为测试样枝, 同时从每个样枝中选取 3 片成熟饱满的叶片作为测定叶, 将离体的待测样枝立刻进行鲜重称量并记录数据, 然后放入盛水的烧杯中暗处理 24 h, 使叶片在测试前经过充分的暗处理且达到饱和状态, 称重并记录数据, 首次进行光呼吸速率和 NPQ 的测定, 之后将枝条放入无水的烧杯中并在 25℃ 室温环境下自然干燥脱水, 脱水过程中每隔 4~6 h 测定沙冬青的光呼吸速率和 NPQ。饱和和亏缺测

基金项目 内蒙古自治区自然科学基金项目(2011BS0509)。

作者简介 张莹(1987-), 女, 河北石家庄人, 硕士研究生, 研究方向: 森林培育理论与技术, E-mail: zhangyingfaye@126.com。
* 通讯作者, 副教授, 博士, 从事森林培育理论与技术研究, E-mail: hyh20012008@imau.edu.cn。

收稿日期 2013-06-24

定采用称重法^[11],光呼吸速率和 NPQ 的测定方法与光响应曲线中的方法一致。

2 结果与分析

2.1 5、10 月份不同光照强度下光呼吸速率 (Pr) 的变化特征

如图 1 所示,随着光照强度的增加,沙冬青 5 月份和 10 月份的光呼吸速率均呈增加趋势,光呼吸速率和光照强度呈现出正相关曲线关系,可用方程 $y = ax^k/(b+x^k)$ 进行模拟,式中 x 为光照强度 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$], y 为光呼吸速率 [Pr , $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$], 方程中各参数见表 1。从图 1(a、b) 可见,随光照强度变化,光呼吸速率明显分为 2 个部分,低光胁迫时,

光呼吸速率近似直线的增加,高光胁迫时光呼吸速率趋于平缓,2 部分转折处定义为临界点,临界点处的光呼吸速率为最大光呼吸速率,可用 $a \times (1 - 0.27)$ 进行估计,5 月份在 $402.133 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照强度下光呼吸速率增加到最大值为 $5.562 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,10 月份在 $526.024 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照强度下光呼吸速率增加到最大值为 $6.289 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。临界点处光呼吸速率的变化程度定义为光呼吸速率的最大变化率。根据表 1 可知,5 月份沙冬青的最大变化率达到 10.225,10 月份沙冬青的最大变化率达到 5.938。

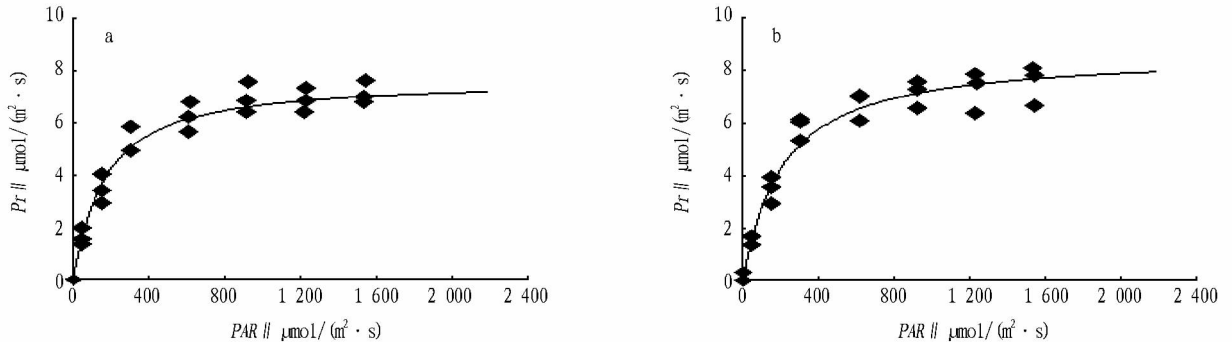


图 1 5(a)、10 月份(b)不同光照强度下沙冬青叶片的光呼吸速率

2.2 5、10 月份不同光照强度下光呼吸速率/总光合速率 (Pr/P) 的变化特征

不同光照强度下 Pr/P 呈增加趋势,如图 2 所示,光照强度与 Pr/P 也呈正相关曲线关系,2 者间的关系可用 $y = ax^k/(b+x^k)$ 进行模拟,式中 x 为光照强度 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$], y 为 Pr/P, 各参数值见表 1。从图 2 中可见,低光胁迫时 Pr/P 大幅增加,高光胁迫时 Pr/P 平缓变化,2 部分转折处定义为临界点,临界点处的纵坐标值为 Pr/P 的最

大值,可用 $a \times (1 - 0.27)$ 进行估计,5 月份在 $306.914 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照强度下沙冬青的 Pr/P 增加到最大值为 0.390,10 月份在 $513.379 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照强度下沙冬青的 Pr/P 增加到最大值为 0.401。临界点处 Pr/P 的变化率定义为最大变化率,根据表 1 可知,5 月份沙冬青的最大变化率达到 7.804,10 月份沙冬青的最大变化率达到 5.795。

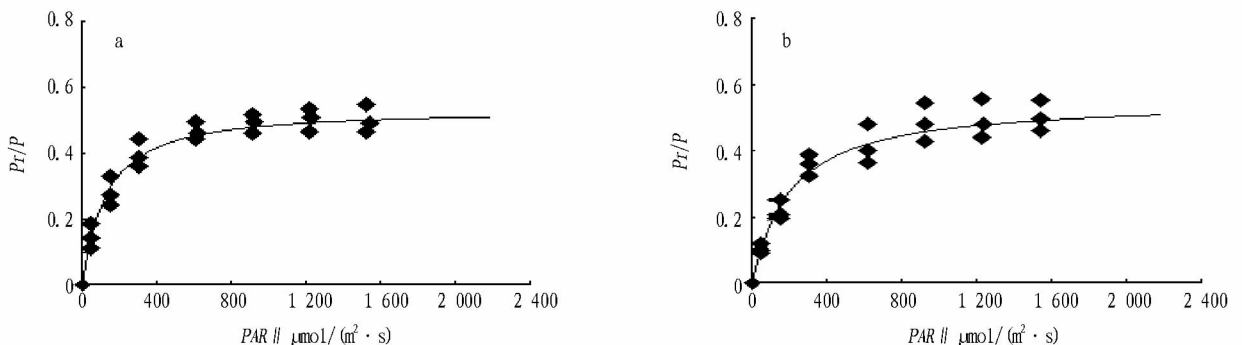


图 2 5(a)、10 月份(b)不同光照强度下沙冬青叶片的光呼吸速率/总光合速率 (Pr/P)

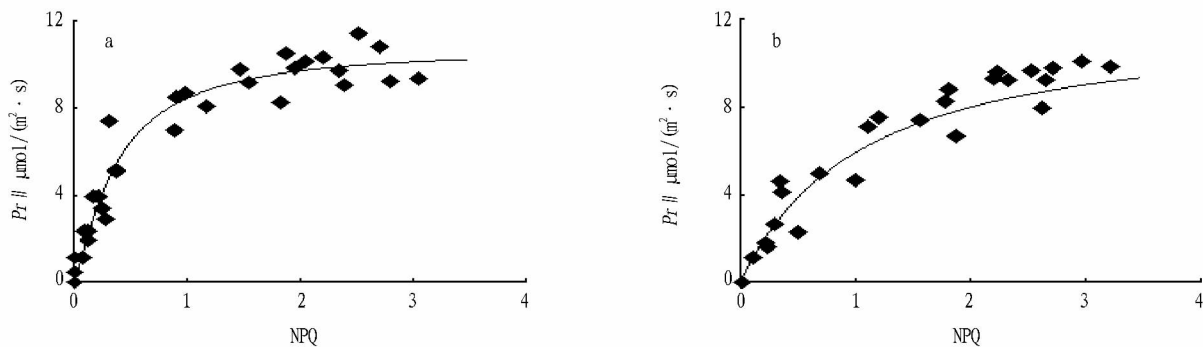
2.3 强光胁迫时光呼吸速率 (Pr) 与 NPQ 的变化特征

由图 3 所示,沙冬青随着非光化学猝灭(NPQ)增加,光呼吸速率(Pr)增加,两者之间呈正相关曲线关系,关系可模拟为 $y = ax^k/(b+x^k)$,式中 x 为 NPQ, y 为光呼吸速率 [Pr , $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]。

2.4 不同水分饱和和亏缺条件下光呼吸速率 (Pr) 与 NPQ 的变化特征

以 10 月份的测定为例,不同水分饱和和亏缺条件下沙冬青光呼吸速率和 NPQ 的变化特征如图 4 所示,光呼吸速率和 NPQ 随水分饱和和亏缺的增加而下降,其关系可模拟为 $y = a \exp(-bx^k)$,式中 x 为饱和和亏缺, y 为光呼吸速率或 NPQ, 方程各参数见表 2。由图 4 所示的关系可知,曲线方程

可明显分为 2 部分,即在饱和和亏缺相对较小时,光呼吸速率和 NPQ 下降,但下降幅度较小,在饱和和亏缺相对较大时,光呼吸速率和 NPQ 呈近似直线的下降,2 部分的转折定义为临界点,是光呼吸速率和 NPQ 的初始饱和和亏缺,临界点对应的纵坐标反映初始饱和和亏缺下光呼吸速率和 NPQ 忍耐胁迫的最大程度。由表 2 所示,不同饱和和亏缺条件下沙冬青的光呼吸速率和 NPQ 的临界点不同,光呼吸速率的临界点为 50.913,临界点处的最大值为 5.682, NPQ 的临界点为 43.577,临界点处的最大值为 1.538。



注: 1. $Pr = 10.798T^{0.30} / (0.280 + T^{0.30})$, $n = 28$, $r = 0.951$, $SD = 0.054$; 2. $Pr = 11.867T^{0.05} / (1.008 + T^{0.05})$, $n = 24$, $r = 0.950$, $SD = 0.063$, T 为 NPQ。

图3 不同光照强度下沙冬青叶片5(a)、10月份(b)Pr与NPQ的变化特征

表1 测试叶片Pr与PAR、Pr/P与PAR各关系式的参数

月份	y	k	a	b	样本数	相关系数	回归标准差	临界点	临界点最大值	最大变化率
5	Pr	1.10	7.620	270.924	21	0.971	0.041	402.133	5.562	10.225
10		1.05	8.615	266.153	21	0.982	0.034	526.024	6.289	5.938
5	Pr/P	1.10	0.534	201.261	21	0.945	0.615	306.914	0.390	7.804
10		1.05	0.549	259.418	21	0.983	0.503	513.379	0.401	5.795

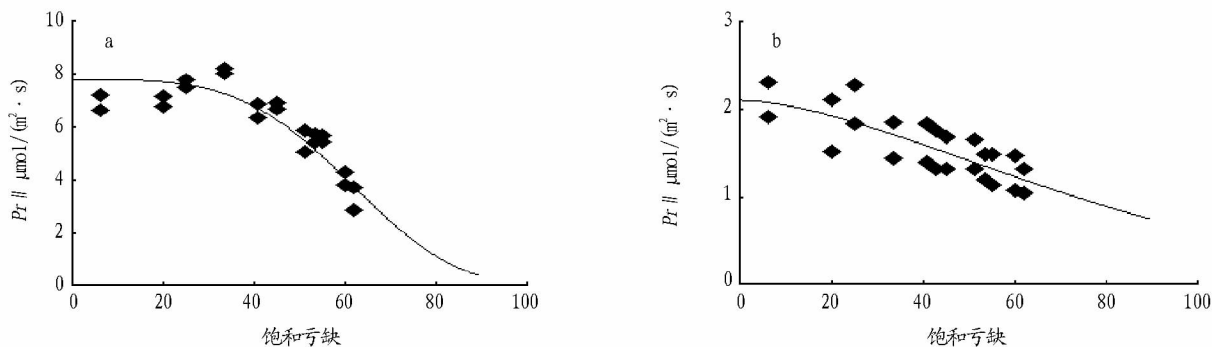


图4 不同水分饱和和亏缺条件下沙冬青叶片光呼吸速率(a)、NPQ(b)的变化(10月份测定)

表2 饱和和亏缺下光呼吸速率和NPQ各关系式的参数

y	k	a	b	样本数	相关系数	回归标准差	临界点	抵抗胁迫最大值	
Pr	3.807	7.783	0.000	1	24	0.922	0.108	50.913	5.682
NPQ	1.636	2.107	0.000	7	24	0.782	0.142	43.571	1.538

3 结论与讨论

(1)徐坤等^[12]研究表明强光下姜叶片的光呼吸速率仍维持相对较高的水平,使用光呼吸抑制剂后,光抑制现象加重,说明光呼吸是促进光能吸收、减轻光抑制发生的主要途径^[13]。该试验与徐坤等的研究结果一致,随着光照强度的增加,沙冬青5月份和10月份的光呼吸速率均呈增加趋势(图1)。低光胁迫下光呼吸速率迅速增加且增幅较大,高光胁迫下光呼吸速率则变化平缓。曲线中临界点的大小可作为光呼吸耗能强弱的指标,临界点越大表明光呼吸耗能作用越强,临界点越小光呼吸耗能作用越弱。由图1和表1可知,沙冬青5月份和10月份的临界点不同,10月份的临界点大于5月份,说明沙冬青10月份光呼吸耗能作用强于5月份,10月份临界点处的光呼吸速率已达到6.289 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$],而5月份只有5.562 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]。临界点处的最大变化率直接反映了强光胁迫时光呼吸速率

的变化程度,是衡量树种对强光胁迫的敏感程度,该试验中沙冬青对强光胁迫的敏感程度为:5月份较10月份敏感。

(2)光呼吸速率/总光合速率(Pr/P)响应曲线呈正相关曲线关系,在不同光照强度下依然呈增加趋势(图2),在低光胁迫下Pr/P大幅增加,高光胁迫下Pr/P缓慢变化。Pr/P响应曲线中的临界点可作为强光胁迫时光呼吸作用效果的指标。由表1可知,10月份临界点(513.379) > 5月份临界点(306.914),表明强光胁迫下10月份光呼吸作用效果强于5月份,而最大变化率表明10月份对强光的敏感程度不及5月份。光呼吸响应曲线和光呼吸速率/总光合速率响应曲线充分说明光呼吸在光抑制中通过消耗过剩光能对光合机构起保护作用,从而推断强光胁迫下光呼吸是沙冬青光破坏防御机制中重要的防御机制。10月份光呼吸耗能强于5月份可能是由于呼和浩特其温带大陆性季风气候所致,10月份日温差较大,光照时间长,中午前后光照强度较强,而5月份光照强度较弱且正值沙冬青的开花期^[14]。

(3)当绿色植物光合效率降低,光化学途径受阻时,热耗散途径就成为了主要的耗能途径^[15],饱和光强下植物体吸收的光有50%以上是通过热耗散途径消耗的^[16],有效地保护了光合机构免遭强光的伤害,因此被人们视为光破坏防御

机制中的“基石”^[17]。NPQ 减少 LHCII 中¹O₂ 的生成^[18],是热耗散途径中保护光合机构的重要机制。强光胁迫下 5 月份和 10 月份的光呼吸速率随着 NPQ 的增加而增加(图 3),2 者呈正相关曲线关系,说明强光胁迫下光呼吸和热耗散 2 种不用的耗散机制同时作用于沙冬青,2 者可能都是沙冬青主要的光破坏防御机制,2 者间存在着协同关系。

(4) 饱和和亏缺反映了植物组织的水分状态及缺水程度,是植物组织抗脱水能力的重要指标^[19]。该试验中不同水分饱和和亏缺条件下,沙冬青的光呼吸速率和 NPQ 均呈不同程度的下降趋势(图 4)。光呼吸速率的初始饱和和亏缺 50.913 大于 NPQ 的饱和和亏缺 43.577,从中可以得出光呼吸在水分胁迫时对沙冬青的抗脱水能力强于 NPQ,临界点处最大值可判断沙冬青抵抗胁迫最大程度的指标,从表 1 可见,通过光呼吸抵抗胁迫的最大程度远远高于 NPQ,由临界点和临界点处最大值推断,饱和和亏缺条件下沙冬青的防御机制主要以光呼吸为主,这是保护沙冬青免遭水分胁迫的主要防御途径。

参考文献

- [1] 郭生祥,刘志银,郝昕.沙冬青的研究进展[J].甘肃林业科技,2005,30(4):5-10.
- [2] KORKMAZ A, DFAULT R J. Differential cold stress duration and frequency treatment effects on musk melon seedling and field growth and yield [J]. European Journal of Horticultural Science, 2004, 69(1): 12-20.
- [3] 戴浩,周青,叶亚新.环境因子对 C₃ 植物光呼吸生态学效应研究进展[J].中国生态农业学报,2008,16(5):1326-1330.
- [4] MURAOKA H, TANG Y H, TERASHIMA I, et al. Contribution of diffusional limitation, photoinhibition and photorespiration to midday depression of photosynthesis in *Arisaema heterophyllum* natural high light [J]. Plant

Cell and Environment, 2000, 23(3): 235-250.

- [5] KATONA E, NEIMAIS S, SCHONKNECHT G, et al. Photosystem I-dependent cyclic electron transport is important in controlling photosystem II activity in leaves under conditions of water stress [J]. Photosynthesis Research, 1992, 34: 449-469.
- [6] 郭连旺, 许大全, 沈允钢. 棉花叶片光合作用的光抑制和光呼吸的关系 [J]. 科学通报, 1995, 40(20): 1885-1888.
- [7] 贾虎森, 李德全. 水分胁迫下苹果叶片的 H₂O₂ 代谢 [J]. 植物生理学报, 2001, 27(4): 321-324.
- [8] 何炎红, 郭连生, 田有亮. 白刺叶不同水分状况下光合速率及其叶绿素荧光特性的研究 [J]. 西北植物学报, 2005, 25(11): 2226-2233.
- [9] VALENTINI R, EPON D, ANGELIS P D E, et al. In situ estimation of net CO₂ assimilation, photosynthetic electron flow and photorespiration in Turkey oak (*Q. cerris* L.) leaves: diurnal cycles under different levels of water supply [J]. Plant Cell Environ, 1995, 18: 631-640.
- [10] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论 [J]. 植物学通讯, 1999, 16(4): 444-448.
- [11] 华东师范大学生物系植物生理教研组. 植物组织含水量测定 [M] // 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 1980: 2-5.
- [12] 徐坤, 邹琦, 郑国生. 强光下姜叶片的光呼吸及叶黄素循环 [J]. 园艺学报, 2002, 29(1): 47-51.
- [13] 李朝霞, 赵世伟, 孟庆伟. 光呼吸途径及其功能 [J]. 植物学通报, 2003, 20(2): 190-197.
- [14] 刘美芹, 卢存福, 尹伟伦. 珍惜濒危植物沙冬青生物学特性及抗逆性研究进展 [J]. 应用与环境生物学报, 2004, 10(3): 384-388.
- [15] KRAUSE G H, WEIS E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics [J]. Annu Rev Plant Physiol Mol Biol, 1991, 42: 313-349.
- [16] FLEXAS J, MEDRANO H. Energy dissipation in C₃ plants under drought [J]. Funct Plant Biol, 2002, 29: 1209-1215.
- [17] ORT D R. When there is too much light [J]. Plant Physiol, 2001, 125: 29-32.
- [18] MULLER P, LI X, NIYOGI K K. Non-photochemical quenching: A response to excess light energy [J]. Plant Physiol, 2001, 125: 1558-1566.
- [19] 王百田, 张府娥. 黄土高原主要造林树种苗木蒸腾耗水特性 [J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2003, 27(6): 93-97.

(上接第 10004 页)

3 小结

彼得逊采泥器是一种定量的采集方法,从大型底栖动物各类群落所占比重来看,定量采样较定性采样能够更均衡地反映研究区大型底栖动物的群落结构。从 D 形手网能够采集到更多的物种个体数来看,在定量采样方法中,加入定性的采样方法具有十分重要意义,将能够更大限度地进行所研究区域的大型底栖动物类群的研究和保护。

参考文献

- [1] 王备新. 大型底栖无脊椎动物水质生物评价研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2003.
- [2] HERING D, KAIL J, ECKERT S, et al. Coarse woody debris quantity and distribution in Central European Streams [J]. International Review of Hydrobiology, 2000, 85(1): 5-23.
- [3] HALL R O, LIKENS G E, MALCOLM H M. Trophic basis of invertebrate production in 2 streams at the Hubbard Brook Experimental Forest [J]. Journal of The North American Benthological Society, 2001, 20: 432-447.
- [4] ENGLUND G, SARNELLE O, COOPER S D. The importance of data - selection criteria: meta - analysis of stream predation experiments [J]. Ecology, 1999, 80: 1132-1141.
- [5] SHANNON WIENER C E, WEAVER W J. The mathematical theory of communication [M]. Urbana: University of Illinois, 1949, 117.
- [6] KARR J R, ROSSANO E R. Applying Public health lessons to protect river health [J]. Ecological Engineering, 2001, 4(1): 3-18.
- [7] 王鹏. 底栖动物评价大伙房水库源区水质的研究 [J]. 安徽农业科学, 2006, 34(12): 2679-2680.
- [8] 方红亚, 张方方, 张萌, 等. 赣江流域袁河底栖动物群落结构及其水质生物学评价 [J]. 安徽农业科学, 2011, 39(4): 2254-2255, 2279.
- [9] TIMM H, IVASK M, MÖLS T. Response of macroinvertebrates and water

quality to long - term decrease in organic pollution in some Estonian streams during 1990 - 1998 [J]. Hydrobiologia, 2001, 464(1/3): 153-164.

- [10] 金桂琴, 王培京, 廖日红, 等. 北京市温榆河生态需水量研究 [J]. 北京水务, 2009(6): 14-17.
- [11] 章丽萍. 温榆河微污染水质改善技术研究 [D]. 北京: 中国矿业大学(北京), 2009.
- [12] 杨柳, 李泳慧, 王俊才, 等. 基于 B - IBI 指数的温榆河生态健康评价 [J]. 生态学报, 2012, 32(11): 3313-3322.
- [13] 姚海峰, 薛巍, 邹广明, 等. 中街山列岛岩礁潮间带春季大型底栖动物的群落结构 [J]. 安徽农业科学, 2012, 40(17): 9282-9284.
- [14] 程济生, 俞连福. 黄、东海冬季底层鱼类群落结构及多样性变化 [J]. 水产学报, 2004, 28(1): 29-34.
- [15] 韩洁, 张志南, 于子山. 渤海中、南部大型底栖动物的群落结构 [J]. 生态学报, 2004, 24(3): 531-537.
- [16] 段学花, 王兆印, 徐梦珍. 底栖动物与河流生态评价 [M]. 北京: 清华大学出版社, 2010: 35.
- [17] BARBOUR M T, GERRITSEN J, SNYDER B D, et al. Rapid bioassessment protocols for use in streams and wadeable rivers: periphyton, benthic macroinvertebrates and fish [M]. 2nd ed. Washington, DC: U. S. Environmental Protection Agency, Office of Water, 1999.
- [18] NAIMAN R J, BILBY R E. River ecology and management [M]. New York: Springer New York Incorporated, 2001.
- [19] KERANS B L, KARR R J. A benthic index of biotic integrity (B - IBI) for rivers of the Tennessee valley [J]. Ecological Application, 1994, 4: 768-785.
- [20] 魏永杰, 张海波, 蔡燕红, 等. 象山港潮间带大型底栖动物群落受扰动状况研究 [J]. 海洋环境科学, 2009, 28(1): 46-49.
- [21] CAJO J F, BRAAK K, VERDONSCHOT P F M. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology [J]. Aquatic Sciences, 1995, 57(3): 255-289.
- [22] 马藏允, 刘海, 王惠卿, 等. 底栖生物群落结构变化多元变量统计分析 [J]. 中国环境科学, 1997, 17(4): 297-300.