

低磷胁迫对磷不同利用效率玉米叶绿素荧光参数的影响

李绍长^{1,2} 胡昌浩^{1,*} 龚江² 董树亭¹ 董志新^{2,*}

(¹ 山东农业大学农学院, 山东泰安 271018; ² 石河子大学新疆作物高产研究中心, 新疆石河子 832003)

摘要 盆栽试验在高磷(+P)和低磷(-P)条件下,于四叶期测定了磷高效利用型玉米 KH5 和磷低效利用型玉米齐 201 的老叶(第 2 叶)和新展开叶的(第 4 叶)叶绿素荧光诱导动力学参数。结果表明,低磷处理使玉米叶片 PS 关闭程度增加、光能转换和电子传递效率降低,过剩激发能增加。基因型间比较,磷高效利用型玉米的光能转换和电子传递效率高于磷低效利用型玉米,且受低磷胁迫的影响较小。对低磷处理引起的过剩激发能,磷高效利用型玉米主要通过热耗散途径消耗,而磷低效利用型玉米的热耗散作用减弱,其他耗能机制加强。叶片含磷量与叶绿素最大光化学效率(F_v/F_m)符合 $y = 7.59 \times (0.09 - e^{-59.46x})$ 指数函数关系,含磷量 $0.1 \text{ mg g}^{-1} \text{ FW}$ 是影响 F_v/F_m 的阈值。

关键词 玉米;磷效率;基因型;低磷胁迫;叶绿素荧光

中图分类号: S513

Effects of Low Phosphorus Stress on the Chlorophyll Fluorescence of Different Phosphorus Use Efficient Maize (*Zea mays* L.)

LI Shao-Chang^{1,2}, HU Chang-Hao^{1,*}, GONG Jiang², DONG Shu-Ting¹, DONG Zhi-Xin²

(¹ College of Agronomy, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, Shandong; ² Research Center of Crop High Yield of Xinjiang, Shihezi University, Shihezi 832003, Xinjiang, China)

Abstract Chlorophyll fluorescence of old (2nd) and newly expanded (4th) leaf of KH5 and Q201, which belong to high phosphate use efficiency (PE) and low PE genotype maize inbred lines respectively, grown at high (+P) and low (-P) phosphorus conditions, were determined at 4th leaf expanded stage. The results showed that low phosphorus stress caused the increase in close degree of PS reaction center, decrease in efficiency of light energy transformation and electron transportation, and increase in excessive excited energy. With compared to low PE genotype maize (Q201), the efficiency of light energy transformation and electron transportation was higher in high PE one (KH5), and less affected by low P stress. For the dissipation of excessive excited energy, thermal energy dissipation through antenna pigments were enhanced in high PE genotype maize (KH5), whereas in low PE ones(Q201) thermal energy dissipation was weakened, and other ways of energy dissipation were enhanced. The relationship between leave P content and F_v/F_m fits a exponential curve ($y = 7.59 \times (0.09 - e^{-59.46x})$) significantly, and $0.1 \text{ mg g}^{-1} \text{ FW}$ was the threshold for leaves P content affecting F_v/F_m , F_v/F_m would be decreased dramatically when leave P content below this threshold.

Key words Maize (*Zea mays* L.); Phosphate efficiency; Genotype; Low phosphorus stress; Chlorophyll fluorescence

磷在光合同化力形成和 Calvin 循环中起着极为重要的作用。低磷胁迫使叶肉细胞磷浓度降低,光合磷酸化水平下降,ATP 合成减少,Calvin 循环效率下降,光合速率降低^[1-3],NADP⁺ 和 NADPH 再生循环受阻^[1,2,4]。由于 NADP⁺ 是光合电子传递链 PS 端的最终电子受体,其供应量不足,会引起 PS 功能下调,表现为 PS 光化学效率和量子产量降低,非光化学猝灭系数升高^[1]。在低磷胁迫下,作物的

不同基因型间在磷的吸收和利用方面存在较大差异^[5],但在光能的转化、传递和利用方面的差异如何,目前报道较少。本文以笔者筛选的磷高效利用型和磷低效利用型玉米为材料,测定在不同施磷水平下叶片的叶绿素荧光参数,以了解低磷胁迫下不同磷利用效率玉米在光能转化和利用上的差异,进一步了解玉米磷高效的机理。

*基金项目:山东省良种产业化资助项目(30025)。

作者简介:李绍长,男,农学博士,主要从事作物栽培生理研究。*通讯作者:胡昌浩。

Received(收稿日期):2002-12-09, Accepted(接受日期):2003-6-25.

1 材料与方法

温室内盆栽试验,自然光照,最大光强 900 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,室温 16~30。设高磷(+P,施磷肥和氮肥)和低磷(-P,施氮肥,不施磷肥)2个处理,其肥力见表1。

供试材料为玉米磷高效利用型自交系 KH5 和磷低效利用型自交系齐 201。于 4 叶龄期每个自交系每个处理选生长整齐一致的 3 株,测定第 2 叶(以下称“老叶”)和第 4 叶(以下称“新叶”)的叶绿素 a (chl a) 荧光参数。测定结束后取叶片以按钼钒黄法测鲜叶含磷量。

叶绿素 a 荧光参数测定使用 OS5-FL 调制式叶绿素荧光仪(美国 Opti-Science 公司产),用动力学模式(Knetic Mode)测定充分暗适应(40 min)后叶片的

荧光诱导动力学参数:暗适应后的初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)和可变荧光(F_v),光适应后的最小荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、稳态荧光(F)和可变荧光(F_v),计算 PS 最大光化学效率(F_v/F_m)、电子传递效率(ETR)、PS 光量子产量 q_p ($(F_m - F)/F_m$)、光化学猝灭系数 q_p ($(F_m - F)/(F_m - F_0)$)、非光化学猝灭系数 NPQ ($F_m/F_m - 1$)、并参考关义新等^[6]的方法计算吸收光能通过 PS 天线色素散失的部分 $D(1 - F_v/F_m)$ 、吸收光能中不能进入光化学过程亦不能通过天线色素散失的部分 $E(F_v/F_m \times (1 - q_p))$ 、PS 的关闭程度 $PP(1 - q_p)$ 。测定条件为:作用光(actinic light)强度为 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,饱和光(saturate light)强度为 12 000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,环境温度为(20 \pm 2)。

表1 盆栽试验土壤养分含量
Table 1 Nutrient content of pot culture experiment soil

处理 Treatment	全氮 Total N (%)	碱解氮 Alkali extractable N ($\mu\text{g g}^{-1}$)	全磷 Total P (%)	速效磷 Available P ($\mu\text{g g}^{-1}$)
- P	0.043	43.32	0.086	2.76
+ P	0.042	50.22	0.11	88.01

2 结果与分析

2.1 低磷处理对磷不同利用效率玉米暗适应的老叶叶绿素 a 荧光参数的影响

低磷处理使暗适应老叶的初始荧光 F_0 升高(表 2)。 F_0 升高据认为与 PS 反应中心的 D1 蛋白的失活或/和降解有关^[7,8]。低磷处理的齐 201 老叶的 F_0 上升幅度高于 KH5(表 2),表明其受光抑制程度更严重。

最大荧光 F_m 和可变荧光 F_v 的大小反映了通

过 PS 的电子传递情况, F_v/F_0 和 F_v/F_m 常用于度量 PS 的潜在活性和最大光化学效率(或称原初光能转换效率)^[9]。低磷处理下两基因型的 F_m 、 F_v 、 F_v/F_0 和 F_v/F_m 下降(表 2),表明低磷胁迫下 PS 的潜在活性和原初光能转换效率减弱。同一处理下 KH5 的 F_m 、 F_v 、 F_v/F_0 和 F_v/F_m 均高于齐 201,且低磷处理下这 4 个指标的下降幅度均小于齐 201(表 2),表明 KH5 老叶的光能转换效率和电子传递效率要高于齐 201,且受低磷胁迫的影响较小。

表2 低磷处理对磷不同利用效率玉米暗适应老叶的叶绿素 a 荧光参数的影响
Table 2 The effect of - P on Chl a fluorescence of old leaf of different genotype maize after dark adaptation

基因型 Genotype	处理 Treatment	F_0	F_m	F_v	F_v/F_0	F_v/F_m
KH5	- P	210.82 a	477.35 b	266.53 c	1.29 c	0.55 b
	+ P	170.56 b	522.11 a	351.56 a	2.14 a	0.68 a
	- P/+ P	1.24	0.91	0.76	0.6	0.81
齐 201	- P	204.13 a	256.75 d	52.63 d	0.26 d	0.21 c
	+ P	149.89 c	444.39 c	294.50 b	2.00 b	0.66 a
Q201	- P/+ P	1.36	0.58	0.18	0.13	0.31

注:表中各列数据后小写字母不同表示其差异在 5%水平上显著,下同。

Notes: Different small letters following the value in the columns represent 5% significant. The same as below.

2.2 低磷处理对磷不同利用效率玉米暗适应的新叶叶绿素 a 参数的影响

两基因型暗适应的新叶的叶绿素 a 参数在不同施磷水平间的变化趋势与老叶相同,只是变幅较老叶的小(表 3),说明新叶受低磷胁迫的影响较小。

表 3 低磷处理对磷不同利用效率玉米暗适应新叶的叶绿素 a 荧光参数的影响

Table 3 The effect of - P on Chl a fluorescence of newly expanded leaf of different genotype maize after dark adaptation

基因型 Genotype	处理 Treatment	F_o	F_m	F_v	F_v/F_o	F_v/F_m
KH5	- P	194.53 a	453.94 c	259.41 c	1.35 c	0.56 b
	+ P	186.54 b	516.62 a	330.08 a	1.80 a	0.64 a
	- P/+ P	1.04	0.88	0.79	0.75	0.88
齐 201 Q201	- P	193.78 a	311.83 d	145.94 d	0.85 d	0.43 c
	+ P	165.89 c	485.00 b	291.22 b	1.51 b	0.60 a
	- P/+ P	1.17	0.64	0.50	0.57	0.72

2.3 玉米叶片磷含量及其与 F_v/F_m 的关系

对叶片磷含量的测定结果显示,低磷处理使叶片磷含量下降,其中老叶下降了 50% 以上,齐 201 新叶也下降了 34%,但 KH5 新叶的磷含量未受影响(表 4)。

经分析,叶片磷含量与 F_v/F_m 的关系高度符合 $y = a(b - e^{-cx})$ 指数函数关系(图 1)。表现为叶片磷

同时, KH5 新叶的 F_m 、 F_v 、 F_v/F_o 和 F_v/F_m 高于齐 201,且下降幅度低于后者,表明 KH5 新叶的光能转换效率和电子传递效率也高于齐 201,而且受低磷胁迫的影响较小。

含量高于 $0.1 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{ FW}$ 时, F_v/F_m 将逐渐趋于稳定,而磷含量低于 $0.1 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{ FW}$ 时, F_v/F_m 将随磷含量减少而迅速降低。即为保证叶绿素行使正常的光能吸收和转化功能,叶片中的磷必须维持在某一阈值,在本试验中为 $0.1 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{ FW}$ 左右。过高的叶片磷含量并不会提高叶片的光化学效率。

表 4 低磷处理对磷不同利用效率玉米叶片磷含量的影响

Table 4 The effect of - P on P contents in different PE maize inbred lines

基因型 Genotype	处理 Treatment	总磷含量 Total P contents ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{ FW}$)	
		老叶(第 2 叶) Old leaf (2nd leaf)	新叶(第 4 叶) Newly expanded leaf (4th leaf)
KH5	- P	0.078	0.102
	+ P	0.183	0.101
	- P/+ P	0.42	1.01
齐 201 Q201	- P	0.048	0.060
	+ P	0.100	0.091
	- P/+ P	0.48	0.66

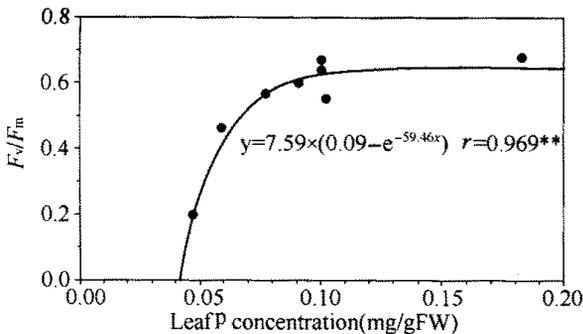


图 1 玉米暗适应叶片 F_v/F_m 与叶片磷含量的关系

Fig. 1 The relationship of F_v/F_m of dark-adapted maize leaf and its P content

2.4 低磷处理对磷不同利用效率玉米老叶的叶绿素 a 荧光诱导动力学参数的影响

低磷处理使玉米老叶电子传递速率 ETR、光子产量 PS 和光化学猝灭系数 q_P 降低(图 2),其中 KH5 降低的幅度小于齐 201;同一供磷水平下, KH5 老叶的 ETR 和 PS 高于齐 201 的老叶,表明 KH5 老叶的光能转换和电子传递效率高于一齐 201 的老叶,且受低磷胁迫的影响较小。

q_P 与 PS 的光化学反应有关,反映了 PS 原初电子受体 Q_A 的氧化还原状态。低磷处理下 q_P 降低说明 Q_A 重新氧化能力减弱,低磷胁迫伤害了 PS

受体侧电子传递。KH5 老叶的非光化学猝灭系数 NPQ 升高,表明其通过非辐射能量耗散途径散失

过刺激能的作用加强(图 2-D);齐 201 老叶的 NPQ 并不像 KH5 那样升高,而是下降了,表明其通过非辐射能量耗散途径散失过刺激能的作用减弱。

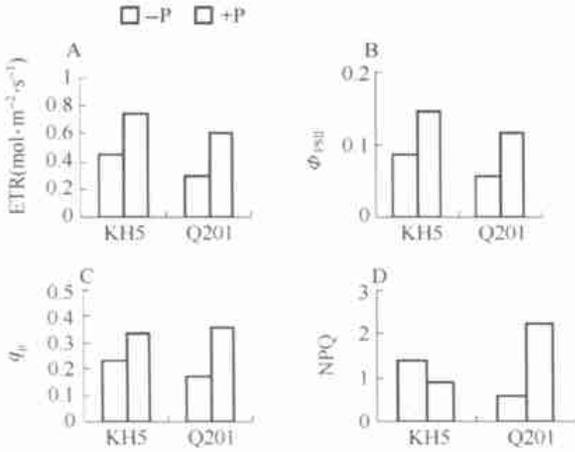


图2 低磷处理对玉米自交系 KH5(磷高效利用型)和齐 201(磷低效利用型)老叶 ETR、 ϕ_{PSII} 、 q_p 及 NPQ的影响

Fig. 2 Effects of - P on the ETR, ϕ_{PSII} , q_p and NPQ of old leaf of maize breed lines KH5(high PE) and Q201(low PE)

表 5 中 ϕ_{PSII} (光量子产量)反映了叶绿体吸收的光能中进入 PS 光化学过程的部分,PP 反应了 PS 的关闭程度,D 表示吸收光能通过 PS 天线色素热耗散的部分,E 表示激发光能不能进入光化学过程亦不能通过天线色素散失,而通过其他途径(如活性氧及其清除系统等)散失的部分^[6]。同一供磷水平下两基因型相比较,KH5 老叶的 PS 关闭程度较小,进入 PS 光化学过程的光能较多,通过天线色素耗散的过剩光能较少(表 5)。低磷处理使玉米老叶 PS 的关闭程度显著加大,进入 PS 光化学过程的激发能显著减少,而通过 PS 天线色素或其他途径耗散的激发能增加。其中,KH5 通过天线色素和其他途径的耗散作用都略有加强,齐 201 通过 PS 天线色素耗散的光能变化不大,而其他途径的耗散作用显著加强。

表 5 低磷处理对磷不同利用效率玉米老叶叶绿素 a 荧光动力学参数的影响

Table 5 The effect of - P on Chl a fluorescence induction kinetic parameters of old leaf of different genotype maize

基因型 Genotype	处理 Treatment	ϕ_{PSII}	E	D	PP
KH5	- P	0.09 b	0.29 a	0.62 b	0.77 a
	+ P	0.15 a	0.29 a	0.57 c	0.66 c
	- P/+ P	0.59	1.02	1.09	1.16
齐 201 Q201	- P	0.06 c	0.30 a	0.65 a	0.83 a
	+ P	0.12 a	0.20 a	0.68 a	0.64 c
	- P/+ P	0.49	1.45	0.95	1.29

2.5 低磷处理对不同基因型玉米新叶叶绿素 a 荧光诱导动力学参数的影响

不同供磷处理下玉米新叶的叶绿素 a 荧光动力学参数的变化趋势与老叶的趋势相同,即低磷处理使 ETR、 ϕ_{PSII} 和 q_p 降低(图 3),且同一供磷水平下,KH5 新叶的 ETR、 ϕ_{PSII} 和 q_p 略高于齐 201 新叶。表明 KH5 新叶的光能转换和电子传递效率也高于齐 201 新叶,且受低磷胁迫的影响较小。

低磷处理下,两基因型新叶的 NPQ 变化趋势也与老叶的趋势一样(图 3D),即低磷胁迫下 KH5 通过热耗散途径消耗过剩光能的作用得以加强,而齐 201 可能通过一些非热耗散的途径散失过剩刺激能。

低磷处理使 KH5 和齐 201 新叶的 PS 关闭程度显著增加(40%~38%)(表 6),进入 PS 光化学过程的光能显著减少(40%~45%),通过其他途径

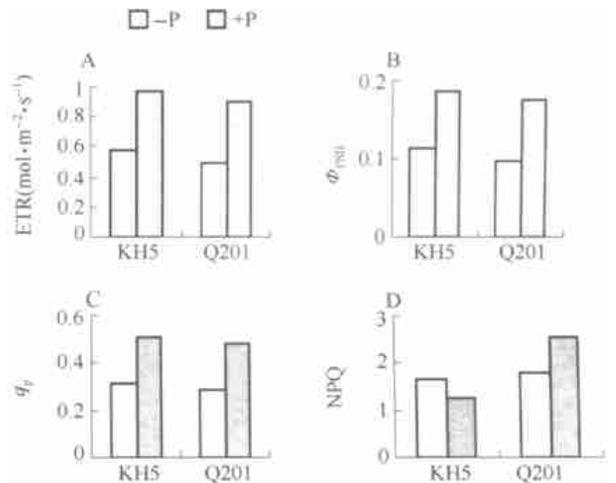


图3 低磷处理对 KH5(磷高效利用型)和齐 201(磷低效利用型)新叶 ETR、 ϕ_{PSII} 、 q_p 及 NPQ的影响

Fig. 3 Effects of - P on the ETR, ϕ_{PSII} , q_p and NPQ of newly expanded leaf of maize breed lines KH5(high PE) and Q201(low PE)

耗散过剩的光能显著增加(41%~28%),通过天线色素散失过剩光能的量几乎不受低磷的影响,表明通过天线色素的热耗散消耗过剩激发能可能是PS反应中心一种比较稳定的保护机制,受低磷条件影响较小;低磷胁迫下其他途径的耗散作用显著加强,以散失因低磷而增加的过剩光量。在同一供磷水平下,KH5新叶的 PS 、E、D和PP与齐201的相同,

且低磷处理下的变幅相近,无基因型差异。值得一提的是,同一处理下老叶的 PS 低于新叶,E和PP高于新叶,而D相近(表5,表6),表明在同一处理下,老叶 PS 的关闭程度更大,用于光化学反应的激发能更少,较多的过剩光能被其他耗散途径散失,这可能与叶片衰老有关。

表6 低磷处理对磷不同利用效率玉米新叶叶绿素a荧光诱导动力学参数的影响

Table 6 The effect of - P on Chl a fluorescence induction kinetic parameters of newly expanded leaf of different genotype maize

基因型 Genotype	处理 Treatment	PS	E	D	PP
KH5	- P	0.11 b	0.25 a	0.64 a	0.68 a
	+ P	0.19 a	0.18 b	0.64 a	0.49 b
	- P/+ P	0.60	1.41	1.00	1.40
齐201 Q201	- P	0.10 b	0.24 a	0.66 a	0.71 a
	+ P	0.18 a	0.19 b	0.64 a	0.51 b
	- P/+ P	0.55	1.28	1.04	1.38

3 结论与讨论

植物磷素状况影响叶绿体的光能转换和利用^[1]。试验对不同供磷处理的玉米暗适应叶片叶绿素a荧光参数测定结果表明,低磷处理使玉米叶片 F_m 、 F_v 和 F_v/F_m 下降,表明 PS 的光能转换和电子传递效率降低。叶片磷含量与 F_v/F_m 符合 $y = 7.59 \times (0.09 - e^{-59.46x})$ 指数函数关系,0.1 mg·g⁻¹ FW是磷含量影响 F_v/F_m 的阈值,磷含量低于0.1 mg·g⁻¹ FW, F_v/F_m 将迅速下降,而高于这个阈值, F_v/F_m 将趋于稳定。低磷处理使玉米叶绿素a荧光诱导动力学参数 q_P 、 PS 以及ETR下降。不同基因型比较,磷高效利用型玉米KH5光能转换和电子传递效率高于磷低效利用型齐201,且受低磷胁迫的影响较小。

低磷胁迫下,植物碳同化效率下降^[2,3],光合机构 PS 反应中心很容易发生激发光能过剩。试验表明,低磷处理使玉米叶片 PS 过度还原, PS 关闭程度显著增加,激发光能通过 PS 进入光化学过程的量显著减少,光能转换和电子传递效率降低,过剩激发能增加。植物在长期的进化过程中,形成了多种耗能机制,以避免过剩光能对光合机构的破坏,其中热耗散被认为是一种最灵活有效的手段^[10]。热耗散的耗能机制可能有跨类囊体膜质子梯度、叶黄素循环、 PS 反应中心的可逆失活、LHC磷酸化引起的状态转换、围绕 PS 的循环电子流以及 PS

内部电荷的重新聚合等等^[8,10-12]。其中依赖叶黄素循环的热耗散被认为是保护光合机构免受过剩激发能破坏的主要途径。试验观察到低磷处理使暗适应叶片的 F_0 升高、 F_m 下降,这两个指标的这种变化据认为与 PS 反应中心D1蛋白失活或/和降解有关^[7,8],而D1蛋白的可逆失活可起到耗散过剩光能的作用^[8,13]。

在逆境条件下,除热耗散外,植物体还可通过光呼吸、Mehler反应、循环电子传递、类囊体膜垛叠、活性氧清除系统等机制耗散过剩光能,保护光合机构免受破坏^[10,11,14,15]。试验表明在低磷胁迫下,玉米不同基因型对过剩光能的耗散存在较大差异,其中磷高效利用型玉米KH5通过热耗散途径的耗能作用加强;而磷低效利用型玉米齐201该作用减弱,非热耗散的耗能机制(如光呼吸、Mehler反应、循环电子传递、活性氧及其清除系统等)加强。Gao等^[16]曾报道缺磷烟草叶片的光呼吸增强,其可能的机理是光呼吸的乙醇酸循环可促进磷的周转,缓解磷不足对光合作用的限制。我们的试验虽未对低磷胁迫下玉米叶片的光呼吸作用进行测定,但对叶绿素荧光诱导动力学参数的分析显示,低磷胁迫下,除了天线色素的耗散作用外,玉米叶片的其他耗能途径得到不同程度的加强,这些耗能途径可能包括活性氧及其清除系统等。因为我们观测到低磷处理的玉米叶片超氧化物歧化酶(SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(AsA-POD)活性升高,MDA含量增加(资料将另文报

道),表明低磷胁迫下叶片通过活性氧清除系统对过剩光能耗散作用的加强,并且活性氧造成了膜系统的伤害。

References

- [1] Jacob J, Lawlor D W. *In vivo* photosynthetic electron transport does not limit photosynthetic capacity in phosphate-deficient sunflower and maize leaves. *Plant, Cell and Environment*, 1993, **16**: 785—195
- [2] Fredeen A J, Raab T K, Rao I M, Terry N. Effects of phosphorus nutrition on photosynthesis in *Glycine max* (L.) Merr. *Planta*, 1990, **181**: 399—405
- [3] Li Xiao-Ni, Ashihara H. Effects of inorganic phosphate on sugar catabolism by suspension-cultured *Catharanthus roseus*. *Phytochem*, 1990, **29**(2): 497—500
- [4] Jacob J, Lawlor D W. Stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in phosphate deficient sunflower, maize and wheat plants. *Journal of Experimental Botany*, 1991, **42**: 1003—1011
- [5] Silva A E D, Gabelman W H. Screening maize inbred lines for tolerance to low-P stress condition. *Plant and Soil*, 1992, **146**: 181—187
- [6] Guan Y-X(关义新), Lin B(林葆), Ling B-Y(凌碧莹). Interaction effects of light density and nitrogen on maize leaf pigments chlorophyll fluorescence and energy transition. *Plant Nutrition and Fertilizer Science* (植物营养与肥料学报). 2000, **6**(2): 152—158
- [7] Yang X-H(杨兴洪), Zou Q(邹琦), Wang W(王玮). Photoinhibition in shaded cotton leaves after exposing to high light and the time course of its restoration. *Acta Botanica Sinica*(植物学报), 2001, **43**(12): 1255—1259
- [8] Xu D-Q(许大全). Reversible inactivation of photosystem reaction centers and its physiological significance. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 1999, **35**(4): 273—276
- [9] Zhang M-Q(张木清), Chen R-K(陈如凯), Lü-L(吕建林), Luo J(罗俊), Xu J-S(徐景升). Effects of low temperature stress on the chlorophyll a fluorescence induction kinetics in the seedling of sugarcane. *Journal of Fujian Agricultural University*(福建农业大学学报), 1999, **28**(1): 1—7
- [10] Zou Q(邹琦), Xu C-C(许长成). 植物在干旱条件下的光保护机制. *Journal of Jiangsu Agricultural College* (江苏农学院学报), 1996, **17**(suppl): 41—43
- [11] Guo L-W(郭连旺), Shen Y-G(沈允钢). Protective mechanisms against photodamage in photosynthetic apparatus of high plants. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 1996, **32**(1): 1—8
- [12] Jiang C-D(姜闯道), Gao H-Y(高辉远), Zou Q(邹琦). Mechanism of protection of pH gradient in thylakoid membrane for photoinhibition. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 2000, **36**(2): 97—102
- [13] Jiang C-D(姜闯道), Gao H-Y(高辉远), Zou Q(邹琦). D1 protein turnover and the regulation of excited energy dissipation. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 2002, **38**(3): 97—207, 213
- [14] Wang B-S(王宝山). Biological free radicals and membrane damage of plants. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 1988, (2): 12—16
- [15] Xu Z-F(徐志防), Luo G-H(罗广华), Wang A-G(王爱国), Chen Y-Z(陈贻竹). Photoinhibition of photosynthesis and the metabolism of active oxygen in photosynthetic organs. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 1999, **35**(4): 325—332
- [16] Gao S-J(高守疆), Chen S-S(陈升枢), Li M-Q(李明启). Effects of phosphorus nutrition on photosynthesis and photorespiration in tobacco leaves. *Acta Phytobiologica Sinica*(植物生理学报), 1989, **15**(3): 281—287