

不同磷水平下雷竹幼苗叶绿素荧光特性

郭安娜, 桂仁意, 宋瑞生, 潘月, 戎洁庆

(浙江农林大学 亚热带森林培育国家重点实验室培育基地, 浙江 临安 311300)

摘要: 为了解不同磷水平下雷竹 *Phyllostachys violascens* 幼苗叶片叶绿素荧光特性的变化, 试验以无性繁殖的雷竹幼苗作为试验材料, 采用砂培试验方法, 研究了不同磷水平(0, 0.5, 5.0, 50.0, 500.0 mg·L⁻¹)对雷竹幼苗叶绿素荧光参数和光通量密度-光合电子传递速率($P_{AR}-E_{TR}$)响应曲线的影响。结果表明, 随着磷质量浓度的升高, 幼苗叶片潜在光化学活性(F_0/F_m)呈逐渐降低趋势, 最大光化学效率(F_v/F_m)在 0~50.0 mg·L⁻¹ 磷质量浓度范围内逐渐下降。磷质量浓度为 5.0 mg·L⁻¹ 时, 初始荧光(F_0), 最大荧光(F_m), 适时最小荧光(F_t)和可变荧光(F_v)均达到最大值, 电子传递速率(E_{TR})和光系统 II (PS II) 实际光化学效率(Y)较大, 光化学猝灭系数(q_P)和非光化学猝灭系数(q_N 和 N_{PQ})相对较低, 说明在 5.0 mg·L⁻¹ 磷质量浓度下, 雷竹幼苗叶片的光合能力较强, 接近适宜雷竹幼苗生长的磷质量浓度。磷质量浓度过高(50.0 和 500.0 mg·L⁻¹)均导致雷竹幼苗叶片 E_{TR} 下降, 热耗散增加, 光化学效率和光量子产额降低。图 1 表 3 参 20

关键词: 植物生理学; 雷竹; 磷; 叶绿素荧光; 光通量密度-光合电子传递速率($P_{AR}-E_{TR}$)响应曲线

中图分类号: S795.7; Q945.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-0726(2013)01-0009-06

Chlorophyll fluorescence parameters of *Phyllostachys violascens* with phosphorus treatments

GUO Anna, GUI Renyi, SONG Ruisheng, PAN Yue, RONG Jieqing

(The Nurturing Station for the State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang A & F University, Lin'an 311300, Zhejiang, China)

Abstract: To understand the effect of different phosphorus (P) on leaves photosynthesis in *Phyllostachys violascens*, P treatments of 0, 0.5, 5.0, 50.0 and 500.0 mg·L⁻¹; chlorophyll fluorescence parameters; and photosynthetic active radiation-electron transport rate ($P_{AR}-E_{TR}$) response curves of one-year old *Phyllostachys violascens* were studied through a sand-pot experiment. Results showed that as P increased and potential photoreception activity (F_0/F_m) decreased, the maximal photochemical efficiency (F_v/F_m) dropped ($P<0.05$) in the range of 0 - 50.0 mg·L⁻¹ P. The chlorophyll fluorescence basal rate (F_0), maximum chlorophyll fluorescence (F_m), timely minimum fluorescence (F_t) and variable fluorescence (F_v) were highest ($P<0.05$) with 5.0 mg·L⁻¹ P. In addition, E_{TR} and the actual photochemical rate of PS II (Yield) were higher, but photochemical dissipation (q_P), non-photochemical dissipation (q_N), and non-photochemical quenching (N_{PQ}) coefficients were lower ($P<0.05$) with 5.0 mg·L⁻¹ P. Higher or lower P concentration than 5.0 mg·L⁻¹ caused E_{TR} to decrease, heat dissipation to increase, the photochemical effect to decrease, and quantum yield to decrease. Accordingly, the biological yield of *Phyllostachys violascens* decreased, and the Apase activity increased. Therefore, P concentration of 5.0 mg·L⁻¹ was appropriate for growth of *Phyllostachys violascens* in a sand-pot incubation. [Ch, 1 fig. 3 tab. 20 ref.]

Key words: plant physiology; *Phyllostachys violascens*; phosphorus; chlorophyll fluorescence; photosyn-

收稿日期: 2011-12-26; 修回日期: 2012-03-26

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(40871116); 浙江省竹产业创新团队项目(2011R09030-03)

作者简介: 郭安娜, 从事雷竹栽培生理研究。E-mail: 332036886@qq.com。通信作者: 桂仁意, 副教授, 博士, 从事竹林培育等研究。E-mail: gry@zafu.edu.cn

thetic active radiation-electron transport rate ($P_{AR}-E_{TR}$) response curve

雷竹 *Phyllostachys violascens* 是一种优良的笋用竹种, 具有出笋早、笋期长、产量高、经济效益显著等特点, 深受人们的喜爱。磷素对植物生长发育具有重要的生理作用, 在植物体中占总干质量的 0.05%~0.50%^[1]。研究表明: 土壤中的总磷十分丰富, 但可供植物直接利用的可溶性磷极少, 这在很大程度上限制了土壤中磷素的利用率^[2]。光合作用是植物生长发育进程中最基本的生理过程, 各种限制环境因子都会对植物的光合作用造成一定的影响。磷是植物生长必须的大量元素, 直接参与光合作用的各个环节, 在同化力的形成和卡尔文循环中起着重要作用。缺磷时, 植物的光合速率(P_n), 最大荧光(F_m), 光化学效率 F_v/F_m , 电子传递速率(E_{TR})和光量子产量(Φ_{PSII})等荧光参数降低^[3]。随着磷水平的增加, 小麦 *Triticum aestivum* 幼苗基部第 1 叶的叶绿素 a 荧光参数均表现出先升高后降低的趋势^[4]。低磷条件下, 玉米 *Zea mays* 叶片的 PS II 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^[5]。然而, 有关磷水平对竹子光合作用的影响有关报道较少。孙达等^[6]发现雷竹林土壤中的总磷随着栽植年限的增长而增加, 同时有效磷呈急剧上升趋势。那么从荧光特性方面分析, 介质中磷的高低对雷竹的光合作用将会有哪些影响呢? 本试验以雷竹幼苗作为供试材料, 采用砂培试验方法, 研究不同磷水平下, 雷竹幼苗叶绿素荧光特性的变化, 以期研究雷竹适宜生长的磷质量浓度范围提供参考依据。

1 材料与方 法

1.1 供试材料

试验材料取自浙江农林大学人工智能气候室内生长在人工基层(珍珠岩:蛭石:泥炭=1:1:1)中的雷竹幼苗。

1.2 试验设计与方法

砂培试验于 2011 年 6~8 月在浙江农林大学人工智能气候室进行。培养基质是过 18~30 目的石英砂, 使用前先用自来水冲洗干净, 除去表面的粉末和杂质, 直到洗涤的水呈无色透明为止, 再用体积分数为 3% 的盐酸溶液浸泡 1 周, 除去其中的碳酸钙等物质, 1 周后用自来水冲洗干净, 最后用去离子水冲洗 3 遍。供试植株先用自来水洗干净, 分根修剪后, 挑选出个体适中、大小一致、生长健康的雷竹幼苗移入装有 3 kg 石英砂的盆钵中, 1 株·盆⁻¹, 塑料盆钵的规格为上口径 15 cm, 下口径 8 cm, 高 10 cm, 选用 1/2 Yoshida 营养液^[7]浇灌培养, pH 5.0。

15 d 后, 用不同质量浓度磷的营养液处理雷竹幼苗, 各处理营养液采用滴灌装置(流速为 0.2 L·h⁻¹)供应。滴灌装置的设计如下: 配置好的各处理营养液分别储存在同一规格的 25 L 黑色塑料桶内, 桶底部连接一条口径为 0.6 cm 的水管, 滴箭(含有 4 个箭头)安插在水管上, 2 个滴箭间隔 40 cm, 一个箭头插入一个盆中, 调整各处理流速一致。试验设置 5 个处理, 重复 3 个·处理⁻¹, 以磷酸二氢钠(NaH₂PO₄)作为磷源。以无磷营养液浇灌培养作为对照(P₀), 共设置 4 个处理: 0.5 mg·L⁻¹(P₁), 5.0 mg·L⁻¹(P₂), 50.0 mg·L⁻¹(P₃), 500.0 mg·L⁻¹(P₄), 各处理的 Na⁺质量浓度用氯化钠(NaCl)调节平衡。保持 24 h 各处理营养液连续供应, 培养 60 d 后收获。

1.3 测定方法

1.3.1 叶绿素荧光参数的测定 于 2011 年 7 月 11 日和 7 月 22 日晴天 8:00~11:00, 利用超便携式调制叶绿素荧光仪(Mini-Pam, Walz, Germany)测定活体叶绿素荧光诱导动力学参数。选取 5~6 株·处理⁻¹叶片生长状况一致幼苗进行测量, 测定完全展开叶 2~4 片·株⁻¹。植株在测定前一天经过充分暗适应, 测量时, 首先用测量光(<0.1 μmol·m⁻²·s⁻¹)激发叶绿素的底荧光(F_1), 而后用饱和脉冲光(>10 000 μmol·m⁻²·s⁻¹)照射 0.8 s, 测量最大荧光(F_m'), 暗适应的最大荧光强度(F_m)和最小荧光强度(F_0)。根据记录参数计算 PS II 最大光化学效率 F_v/F_m ($F_v=F_m-F_0$), PS II 的潜在活性 F_v/F_0 , 表观光合电子传递速率 E_{TR} 和 PS II 实际光化学效率 Y , 光化学荧光猝灭系数 q_p , 非光化学荧光猝灭系数 q_N ^[8-9]。以下为计算公式:

$$\Phi_{PSII} = (F_m' - F_1) / F_m'; \quad (1)$$

$$E_{TR} = \Phi_{PSII} \times P_{AR} \times 0.50 \times 0.84. \quad (2)$$

式(1)(2)中: P_{AR} 是被吸收的光通量密度(μmol·m⁻²·s⁻¹), 0.50 代表光能在 2 个光系统间的分配系数,

0.84 指入射到叶片表面的光能平均有 84% 被叶片吸收。

$$q_P = (F_m' - F_t) / (F_m' - F_0); \quad (3)$$

$$q_N = (F_m - F_m') / (F_m - F_0)。 \quad (4)$$

1.3.2 快速光响应曲线的测定 在叶绿素荧光参数测定的当天, 利用超便携式调制叶绿素荧光仪测定雷竹叶片的 E_{TR} 随光合有效辐射变化的快速光响应曲线, 该测定方法见 1.3.1 节。

1.4 数据处理和统计方法

用 Microsoft Excel 进行基本的数据统计, 不同磷水平处理之间的差异采用 DPS 3.01 统计软件进行方差分析和最小显著差法(LSD)多重比较。快速光响应曲线采用最小二乘法(STATISTICA 6.0 软件)进行拟合, 并利用公式(5)计算 P_m 和光能利用效率 α ^[10]。

$$P = P_m (1 - e^{-\alpha \cdot P_{AR} / P_m}) e^{-\beta P_{AR} / P_m}。 \quad (5)$$

式(5)中: P 为相对电子传递速率; P_m 为最大相对电子传递速率; α 为光化学反应初始斜率, 反映光能的利用效率; P_{AR} 为光合有效辐射。

2 结果与分析

2.1 不同磷质量浓度对雷竹幼苗叶片叶绿素荧光参数的影响

初始荧光 F_0 表示光系统 II (PS II) 反应中心处于完全开放时的荧光产量^[11]; 最大荧光 F_m 表示 PS II 反应中心处于完全关闭时的荧光产量, 可反映 PS II 的电子传递状况^[12]; 可变荧光 $F_v = F_m - F_0$, 可作为反应 PS II 反应中心活性大小的一个相对指标^[13]; F_t 是光适应下的最小荧光产量; F_v/F_m 表示光合中心将吸收的光能用于光化学反应的最大效率^[14]; F_v/F_0 值表示 PS II 潜在的光化学活性大小, 与有活性的 PS II 反应中心数量成正比, 能够反映光能吸收转化机构的完整性^[11]。由表 1 可以看出: 不同磷质量浓度对雷竹幼苗叶片的叶绿素荧光参数有不同程度的影响。初始荧光(F_0), 最大荧光(F_m), 适时最小荧光(F_t)和可变荧光(F_v)等 4 个指标, 在 P_1 处理时与对照相比未有显著差异, 且均在 P_2 处理为最大值, P_4 处理为最小值。 P_3 处理时, F_t 值与 P_0 相比差异不显著, 而 F_0 , F_m 和 F_v 值显著下降 ($P < 0.01$)。 F_v/F_m 和 F_v/F_0 变化趋势相同, 随着磷质量浓度的增加逐渐降低, P_0 处理达到最大值, 依次是 P_2 , P_3 , P_4 , P_1 处理与对照之间差异不显著。与对照相比, P_3 处理的 F_v/F_m 和 F_v/F_0 下降幅度均小于 P_2 , 说明磷过多严重影响了光化学反应的活性, 降低了雷竹幼苗叶片光能利用率。 P_3 处理与 P_4 相比, F_v/F_m 值差异不显著, F_v/F_0 值有显著性差异。

表 1 不同磷质量浓度下雷竹幼苗叶片叶绿素荧光参数的比较

Table 1 Comparison of leaf chlorophyll fluorescence parameters of *Phyllostachys violascens* under different phosphorus concentrations

处理	F_0	F_m	F_t	F_v	F_v/F_m	F_v/F_0
P_0	0.190 ± 0.010 cC	0.865 ± 0.011 bB	0.221 ± 0.008 bB	0.675 ± 0.004 aA	0.781 ± 0.009 aA	3.563 ± 0.201 aA
P_1	0.192 ± 0.006 cC	0.872 ± 0.012 bB	0.225 ± 0.008 bB	0.680 ± 0.006 aA	0.780 ± 0.004 aA	3.545 ± 0.089 aA
P_2	0.205 ± 0.002 aA	0.887 ± 0.012 aA	0.267 ± 0.027 aA	0.681 ± 0.009 aA	0.769 ± 0.001 bB	3.322 ± 0.020 bB
P_3	0.199 ± 0.002 bB	0.800 ± 0.010 cC	0.218 ± 0.015 bB	0.601 ± 0.009 bB	0.751 ± 0.002 cC	3.016 ± 0.030 cC
P_4	0.169 ± 0.007 dD	0.660 ± 0.230 dD	0.205 ± 0.002 cC	0.490 ± 0.023 cC	0.752 ± 0.002 cC	2.894 ± 0.512 dC

说明: 不同小写字母表示达到显著水平 ($P < 0.05$), 不同大写字母表示达到极显著水平 ($P < 0.01$); $n=10$ 。

2.2 不同磷质量浓度对雷竹幼苗叶片光化学猝灭和非光学猝灭系数的影响

光化学猝灭系数 q_P 反映 PS II 反应中心吸收光能用于光合电子传递的有效性; 非光化学猝灭系数 q_N 反映 PS II 反应中心吸收的光能以热的形式耗散掉的光能比例, 其中热耗散是植物保护 PS II 的重要机制^[15]; N_{PQ} 值大小常用于衡量过剩激发能的耗散情况。从表 2 可以看出: 不同磷质量浓度对 q_P 和 q_N 值影响也不同。 q_P 值在 P_3 处理时达到最大值, 与 P_1 和 P_2 相比差异不显著, P_4 处理时最小, P_1 和 P_2 处理与对照相比差异不显著。 q_N 和 N_{PQ} 值随供磷质量浓度的升高先降低后升高, P_2 处理时达到最小值, P_1 次之, P_4 处理达到最大值, P_3 处理与 P_0 之间差异不显著。 Y 和 E_{TR} 变化趋势相同, 随磷质量浓度的升高呈先上升后降低的趋势, 两值均在 P_2 处理时达最大, P_1 次之, P_4 处理最小, P_3 处理与 P_0 之间差异不显著。

表2 不同磷质量浓度下雷竹幼苗叶片光化学猝灭和非光学猝灭系数的比较

Table 2 Comparison of leaves q_P of *Phyllostachys violascens* and q_N under different phosphorus concentrations

处理	q_P	q_N	N_{PQ}	$E_{TR}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	Y
P ₀	0.765 ± 0.045 bB	0.800 ± 0.015 bB	1.670 ± 0.139 bB	76.808 ± 5.738 cC	0.318 ± 0.023 cC
P ₁	0.820 ± 0.026 abAB	0.723 ± 0.040 cC	1.305 ± 0.181 cC	108.364 ± 10.639 bB	0.405 ± 0.036 bB
P ₂	0.812 ± 0.050 abAB	0.527 ± 0.069 dD	0.693 ± 0.153 dD	126.862 ± 8.572 aA	0.493 ± 0.033 aA
P ₃	0.846 ± 0.075 aA	0.812 ± 0.046 bB	1.577 ± 0.204 bB	78.273 ± 7.291 cC	0.300 ± 0.024 cC
P ₄	0.419 ± 0.062 cC	0.874 ± 0.012 aA	1.854 ± 0.075 aA	31.787 ± 4.057 dD	0.111 ± 0.013 dD

说明：不同小写字母表示达到显著水平 ($P < 0.05$)，不同大写字母表示达到极显著水平 ($P < 0.01$)； $n=10$ 。

2.3 不同磷质量浓度对雷竹幼苗叶片快速光响应曲线的影响

快速光响应曲线反映了相对电子传递速率随着外界光强不断增强时的变化趋势，初始斜率 α 表示光化学反应的启动速率^[16]，反映了光能的利用效率。随着外界光强的不断增强，叶片吸收的光能达到饱和后，表观光合电子传递速率 E_{TR} 不再与光强 P_{AR} 呈线性关系，而是呈稳定状态，该曲线表示植物在某种环境下的光合电子传递速率状况，反映植物进行光合作用的能力^[17]。从图 1 和表 3 可以看出：同样的光合有效辐射强度下，P₂ 处理时的雷竹幼苗叶片的表观光合电子最大传递速率最大，初始斜率 α 较大，说明该处理下幼苗叶片的光化学反应快，启动速率较大，光合能力较强。在 P₄ 处理时，光合电子最大传递速率出现最低值，说明该质量浓度下，雷竹幼苗叶片对光能的利用率较低，光合能力有所下降。P₁ 和 P₃ 处理的光合电子最大传递速率值与 P₀ 相比都较大，说明添加适度的磷能改善叶片的表观光合电子传递速率，提高光合效能。

3 讨论

磷在植物的生长发育过程中具有重要的生理意义^[18]。磷直接影响光合同化力的形成、Calvin 循环中酶的活性、同化物的运输以及 1,5-二磷酸核酮糖 (RuBP) 的再生^[19]。在适当的光照条件下，植物通过光合作用将无机物转化成为有机物，维持正常的生命活动。植物磷素状况影响叶绿体的光能转换和利用^[20]。 F_o 、 F_m 、 F_v 、 F_i 和 Y 和 E_{TR} 等是反映叶片光合能力的常用指标，主要反映 PS II 的光合电子传递速率和光化学活性。 F_v/F_m 值和 F_i/F_o 值分别用于衡量植物叶片 PS II 原初光能转换效率和反应中心潜在的活性，其中：常用 F_v/F_m 值下降程度表示植物受胁迫的程度^[17]。本试验结果表明：无磷或磷过多均会导致 F_o 、 F_m 、 F_v 、 F_i 和 Y 和 E_{TR} 值的降低。当磷质量浓度为 $500.0 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时，各指标的值与对照 (无磷) 相比，具有极显著的差异，说明相比于无磷处理，磷过多对雷竹幼苗叶片的光合作用产生较大抑制作用，使 PS II 的光能转换率和电子传递效率均降低。磷质量浓度为 $5.0 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时， F_o 、 F_m 、 F_v 、 F_i 和 Y 和 E_{TR} 值均达到 4 个处理中最大值，从叶绿素荧光特性上分析，说明此磷水平是最接近适宜雷竹幼苗生长的磷质量浓度。磷质量浓度为 $0.5 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时与无磷相比，各指标的值均无显著差异，高于雷竹幼苗叶片的荧光特性未得到改善，这可能与试验材

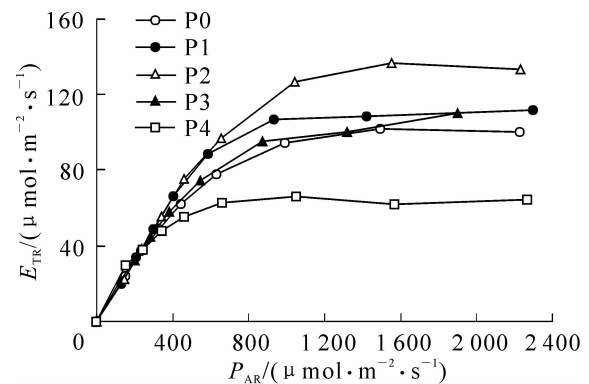


图 1 不同磷质量浓度下雷竹幼苗叶片的 E_{TR} - P_{AR} 响应曲线比较

Figure 1 Comparison of E_{TR} - P_{AR} response curve of *Phyllostachys violascens* under different phosphorus concentrations

表 3 不同磷质量浓度下雷竹幼苗叶片的 E_{TR} - P_{AR} 响应曲线参数的比较

Table 3 Parameters of E_{TR} - P_{AR} response curve of *Phyllostachys violascens* under different phosphorus concentrations

处理	光合电子最大传递速率	初始斜率 α	相关系数
P ₀	136.86	0.192	0.999 6
P ₁	200.86	0.212	0.994 8
P ₂	233.07	0.200	0.997 3
P ₃	180.20	0.209	0.998 4
P ₄	65.36	0.145	0.997 5

料本身的特性有关。其中, 0 和 $0.5 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理的 F_v/F_m 值和 F_v/F_0 值均高于显著 $5.0 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理, 说明在 $5.0 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 的磷水平下, 雷竹幼苗叶片的光合作用受到了轻微的抑制。

当植物生长在不适宜的环境中, 叶片的 PS II 反应中心容易产生激发光能过剩。试验表明, 无磷或磷过高 ($500.0 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$) 处理使雷竹幼苗和玉米叶片 PS II 过度还原, PS II 反应中心的关闭程度显著增加, 进入光化学反应过程的激发光能显著减少, 导致光能转换和电子传递效率降低, 而使得过剩激发能增加。植物本身可形成多种耗能机制, 减少过剩光能对光合机构的破坏, 其中增加热耗散可有效保护 PS II 反应中心不受过剩光能的伤害^[15]。与无磷相比, 除 $500.0 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 之外, 其他 3 个处理的 PS II 反应中心开放程度均较大, 但三者之间没有显著差异, 说明适度添加磷能够改善和提高雷竹幼苗叶片对光能的利用率。 $5.0 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 磷处理时, 雷竹幼苗叶片的光量子产量较大, 以热耗散形式消耗的光能最少, $0.5 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 磷处理次之, 说明叶片吸收的光能进入 PS II 反应中心用于光反应的效率较高, 激发光能的有效性较强, 相应地, 叶片进行光合作用的电子传递速率和光能利用率也较高。磷质量浓度为 $500.0 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 雷竹幼苗叶片以热形式散失的光能最大, 说明此时幼苗的生长受到严重的胁迫, 叶片为避免过剩激发光能损坏 PS II 反应中心, 启动热耗散散失过剩的能量, 作为保护自身光合系统的一种机制。

快速光响应曲线的参数变化得出, 幼苗的光合电子最大传递速率随着磷水平的增加呈升高后降低的趋势。快速光响应曲线显示, $5.0 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 磷处理下的幼苗叶片表观光合电子传递速率最高, F_0 , F_m , F_i 和 F_v 均达到最大值, 电子传递速率(E_{TR})和 PS II 实际光化学效率(Y)较大, q_P , q_N 和 N_{PQ} 相对较低, 说明此磷水平下, 同样的光合辐射下, 叶片光反应过程中的电子传递速率较大, 光能利用率和光合能力最强。 $50.0 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 磷处理下, 表观光合电子传递速率高于无磷, 且 q_P 值相对较大, 说明此磷质量浓度下叶片对吸收光能的有效利用和光合能力较无磷强, 但磷质量浓度为 $500.0 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 由于磷质量浓度过高对雷竹幼苗产生了严重的胁迫现象, 致使叶片光合效率的降低。

参考文献:

- [1] VANCE C P, UHDE-STONE C, ALLAN D L. Phosphorus acquisition and use: critical adaptation by plants for securing a nonrenewable resource [J]. *New Phytol*, 2003, **157**: 423 - 447.
- [2] SELVARAJ P, MUNUSAMY M, TONGMIN S. Isolation and identification of phosphate solubilizing bacteria from Chinese cabbage and their effect on growth and phosphorus utilization of plants [J]. *J Microbiol Biotechnol*, 2008, **18** (4): 773 - 777.
- [3] JACOB J, LAWLOR D W. In vivo photosynthetic electron transport does not limit photosynthetic capacity in phosphate-deficient sunflower and maize leaves [J]. *Plant Cell Environ*, 1993, **16**: 785 - 795.
- [4] 王菲, 曹翠玲. 磷水平对不同磷效率小麦叶绿素荧光参数的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2010, **16** (3): 758 - 762.
WANG Fei, CAO Cuiling. Effects of phosphorus levels on chlorophyll fluorescence parameters of wheat (*Triticum aestivum* L.) with different phosphorus efficiencies [J]. *Plant Nutr Fert Sci*, 2010, **16** (3): 758 - 762.
- [5] 李绍长, 胡昌浩, 龚江, 等. 低磷胁迫对磷不同利用效率玉米叶绿素荧光参数的影响[J]. 作物学报, 2004, **30** (4): 365 - 370.
LI Shaochang, HU Changhao, GONG Jiang, et al. Effects of low phosphorus stress on the chlorophyll fluorescence of different phosphorus use efficient maize (*Zea mays* L.) [J]. *Acta Agron Sin*, 2004, **30** (4): 365 - 370.
- [6] 孙达, 黄芳, 蔡荣荣, 等. 集约经营雷竹林土壤磷素的时空变化[J]. 浙江林学院学报, 2007, **24** (6): 670 - 674.
SUN Da, HUANG Fang, CAI Rongrong, et al. Changes of phosphorus with time and space in the soil of intensive farming bamboo forests of *Phyllostachys praecox* [J]. *J Zhejiang For Coll*, 2007, **24** (6): 670 - 674.
- [7] 邵继锋, 桂仁意, 季海宝, 等. 毛竹实生苗水培体系初步建立[J]. 浙江农林大学学报, 2011, **28** (1): 86 - 94.
SHAO Jifeng, GUI Renyi, JI Haibao, et al. A preliminary study on establishment of hydroponic culture system for *Phyllostachys pubescens* seedling [J]. *J Zhejiang A & F Univ*, 2011, **28** (1): 86 - 94.
- [8] GENTY B, BRIANTAIS J M, BAKER N R. The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence [J]. *Biochem Biophys*, 1989, **990**: 87 - 92.
- [9] SCHRSIBER U, SCHLIWA U, BILGER W. Continuous recording of photochemical and nonphotochemical chlorophyll

- fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer [J]. *Photosynth Res*, 1986, **10**: 51 – 62.
- [10] PETER J R, ROLF G. Rapid light curves: a powerful tool to assess photosynthetic activity [J]. *Aquatic Bot*, 2005, **82**: 222 – 237.
- [11] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J]. 植物学通报, 1999, **16** (4): 444 – 448.
ZHANG Shouren. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance [J]. *Chin Bull Bot*, 1999, **16** (4): 444 – 448.
- [12] LICHTENTHALER H K. *Applications of Chlorophyll Fluorescence in Photosynthesis Research, Stress Physiology, Hydrobiology and Remote Sensing* [M]. Dordrecht : Kluwer Academic Publishers, 1988: 1129 – 1421.
- [13] 许大全, 张玉忠, 张荣铎. 植物光合作用的光抑制[J]. 植物生理学通讯, 1992, **28** (4): 237 – 243.
XU Daquan, ZHANG Yuzhong, ZHANG Rongxian. Photoinhibition of photosynthesis in plants [J]. *Plant Physiol Commun*, 1992, **28** (4): 237 – 243.
- [14] 吴楚, 王政权, 孙海龙, 等. 氮磷供给对长白落叶松叶绿素合成、叶绿素荧光和光合速率的影响[J]. 林业科学, 2005, **41** (4): 31 – 36.
WU Chu, WANG Zhengquan, SUN Hailong, *et al.* Effects of different concentrations of nitrogen and phosphorus on chlorophyll biosynthesis, chlorophyll a fluorescence, and photosynthetic rate in *Larix olgensis* seedlings [J]. *Sci Silv Sin*, 2005, **41** (4): 31 – 36.
- [15] LONG S P, HUMPHRIES S, FALKOWSKI P G. Photoinhibition of photosynthesis in nature [J]. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1994, **45**: 633 – 662.
- [16] 关岚岚, 刘楠, 韦强, 等. 华南地区 8 种藤本植物叶绿素荧光特性对模拟二氧化硫污染的响应[J]. 热带亚热带植物学报, 2008, **16** (2): 95 – 103.
GUAN Lanlan, LIU Nan, WEI Qiang, *et al.* Responses of chlorophyll fluorescence to simulated SO₂ pollution in eight liana species in south China [J]. *J Tropic Subtropic Bot*, 2008, **16** (2): 95 – 103.
- [17] 刘建福, 汤青林, 倪书邦, 等. 水分胁迫对澳洲坚果叶绿素 a 荧光参数的影响 [J]. 华侨大学学报: 自然科学版, 2003, **24** (3): 305 – 309.
LIU Jianfu, TANG Qinglin, NI Shubang, *et al.* Effects of water stress on chlorophyll a fluorescence parameters in macadamia seedling [J]. *J Huaqiao Univ Nat Sci*, 2003, **24** (3): 305 – 309.
- [18] 陆景陵. 植物营养学[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 1994: 35 – 36.
- [19] LENRN H R. *Plant Responses to Environmental Stress: from Phytohormones to Genome Reorganization* [M]. Florida: CRC Press, 1999: 350 – 372.
- [20] JACOB J, LAWLOR D W. In vivo photosynthetic electron transport does not limit photosynthetic capacity in phosphate deficient sunflower and maize leaves [J]. *Plant, Cell Environ*, 1993, **16**: 785 – 795.