

氯霉素对毛竹幼苗色素质量分数及叶绿素荧光的影响

吴兴波, 陈登举, 马元丹, 高岩, 温国胜, 张汝民

(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: 为了探讨抗生素对植物生长的影响, 以3年生毛竹 *Phyllostachys edulis* 实生苗为材料, 用 Yaxin-1161 型非调制式叶绿素荧光仪和 JIP-test 数据分析方法, 研究了采用不同浓度氯霉素(CAP)对其叶片色素质量分数和叶绿素荧光特性的影响。结果表明: 氯霉素处理后, 毛竹幼苗叶片叶绿素 a, 叶绿素 b 和总叶绿素质量分数显著降低($P < 0.05$); 捕获的激子将电子传递到电子传递链中超过初级醌受体(QA)的其他电子受体的效率(ET_0/TR_0)。用于电子传递的量子产额(ET_0/ABS), 最大光化学效率(φ_{P0})和吸收光能为基础的性能指数(PIABS)均显著下降($P < 0.05$), 表明氯霉素具有抑制毛竹幼苗光合性能的作用。图 1 表 3 参 29

关键词: 植物学; 毛竹; 氯霉素; 色素; 叶绿素荧光

中图分类号: S718.4 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-0756(2016)02-0209-07

Chloromycetin effects on pigment content and chlorophyll fluorescence in *Phyllostachys edulis* seedlings

WU Xingbo, CHEN Dengju, MA Yuandan, GAO Yan, WEN Guosheng, ZHANG Rumin

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

Abstract: To determine the effects of antibiotics on plant growth, three-year-old *Phyllostachys edulis* seedlings were used as experimental materials. Then pigment content and chlorophyll fluorescence with different concentrations of chloromycetin (CAP) were determined using a non-modulated chlorophyll fluorometer (Yaxin-1161) and the JIP-test data analysis method. Results showed that chlorophyll a, chlorophyll b, and total chlorophyll content of the leaves significantly decreased ($P < 0.05$) with the CAP treatment. A significant decrease ($P < 0.05$) was found with the probability that a trapped exciton moved an electron into the electron transport chain beyond Quinone A (QA) (ET_0/TR_0), with quantum yield for electron transport (ET_0/ABS), with maximum quantum yield for primary photochemistry (φ_{P0}), and with performance index on absorption basis (PIABS). This suggested that CAP suppressed leaf photosynthetic characteristics. [Ch, 1 fig. 3 tab. 29 ref.]

Key words: botany; *Phyllostachys edulis*; chloromycetin; pigment content; chlorophyll fluorescence

毛竹 *Phyllostachys edulis* 是集经济、生态和社会效益于一体的竹种之一。中国有毛竹林 270 万 hm^2 , 占全国竹林总面积的 64.1%, 是中国南方重要的森林资源^[1]。目前, 关于毛竹的研究多集中在其快速生长的机制^[2]、施肥对其生长及光合生理的影响^[3-4]以及环境因子对其光合生理特性的影响^[1]等方面。近年来, 环境中抗生素的问题越来越引起人们的重视。医用和兽用抗生素的大量使用造成了抗生素在环境中广泛的暴露, 抗生素被有机体吸收的很少, 大部分又被有机体排放到自然环境中^[5]。研究表明: 一些抗

收稿日期: 2015-01-12; 修回日期: 2015-09-21

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31570686, 30972397, 31270497 和 31270756); 浙江农林大学科研发展基金资助项目(2010FR058)

作者简介: 吴兴波, 从事园林植物栽培与管理研究。E-mail: dongpinglinan@163.com。通信作者: 马元丹, 讲师, 博士, 从事植物生理生态学研究。E-mail: ruminzhang@sohu.com

生素对环境中的水藻和高等植物有显著的毒害作用^[6-7]。植物体内发出的叶绿素荧光信号包含了十分丰富的光合作用信息,并且其特性又极易随外界环境条件而变化^[8],快速叶绿素荧光诱导动力学分析技术(JIP-test)可以根据植物体内发出的叶绿素荧光信号,方便、快速和无损伤地分析逆境胁迫下光系统Ⅱ(PSⅡ)的功能变化,包括反应中心、电子供体侧放氧复合体(OEC)和受体侧等的变化^[9-10]。本研究以3年生毛竹实生苗为研究对象,测定了氯霉素(CAP)处理后叶片色素质量分数和快速叶绿素荧光诱导曲线的变化,通过JIP-test研究了氯霉素对毛竹幼苗的伤害机制。

1 材料和方法

1.1 试验材料

供试材料为3年生毛竹实生苗,2012年5月中旬,选取株高1 m左右,生长良好,无病虫害的毛竹移入花盆(直径25 cm)中,放入日光温室中进行缓苗培养。氯霉素购自Sigma公司,用去离子水与无水乙醇溶解氯霉素,配成 $0.1 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的母液备用,试验所需浓度加去离子水稀释,最终溶液(含对照)中含有体积分数为0.1%无水乙醇和0.01%吐温-20。

1.2 氯霉素处理

待幼苗适应生长1个月后,选择长势良好的植株,于2012年6月置于人工气候箱:温度为光照 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ /黑暗 $20\text{ }^{\circ}\text{C}$;光照条件为光照14 h/黑暗10 h(光照强度为 $800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$);相对湿度为 $(60\pm 3)\%$,适应培养24 h。选取连体的3个枝条上的9片健康一致的叶片,叶片隔片选取,选取叶子3片·枝条⁻¹,1片置于10 mL $5 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 氯霉素^[6]的试管内,第2片置于10 mL $10 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 氯霉素的试管内,第3片置于含等量去离子水的试管内,作为对照(ck)。所选叶片浸在试验浓度的溶液中处理5 min^[11],24 h后进行色素质量分数和快速叶绿素荧光诱导曲线的测定。

1.3 色素质量分数的测定

将0.2 g剪碎的毛竹叶片置于带盖的试管中,加5 mL体积分数为80%的丙酮,室温下遮光萃取至样品完全变白后,分别在470, 646和663 nm处测定其光密度值,按Lichtenthaler^[12]的方法计算叶绿素a,叶绿素b和类胡萝卜素质量分数。

1.4 快速叶绿素荧光诱导曲线的测定

采用非调制式叶绿素荧光仪(Yaxin-1161型,雅欣理仪科技有限公司)进行快速叶绿素荧光诱导曲线的测定。测定前暗适应10 min,选取叶肉部分用 $3\ 000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 饱和蓝闪光照射1 s,以10 μs (2 ms之前)和1 ms(2 ms之后)的间隔记录荧光信号,测得叶绿素荧光动力学参数。每片叶子分上中下3部分分别进行测定,做3次重复(3个枝条),测得的快速叶绿素荧光诱导曲线采用JIP-test进行分析。

1.5 叶绿素荧光动力学参数分析

依照STRASSER等^[12]提出的能量流动模型,天线色素吸收的能量(ABS)其中一小部分主要以热能和荧光(F)的形式耗散掉,大部分则被反应中心(RC)所捕获(TR),在反应中心激发能被转化为还原能,将初级醌受体(QA)还原为 QA^{-} , QA^{-} 又可以被重新氧化,从而产生电子传递(ET)用于固定二氧化碳或其他途径,以此为基础发展起来的数据处理就被称为JIP-test。根据JIP-test公式^[13-14]进行计算得到的部分参数见表1。

1.6 数据分析

采用OriginPro 8.0软件进行数据处理、方差分析和作图。

2 结果与分析

2.1 不同浓度的氯霉素处理后毛竹幼苗叶片色素质量分数的变化

从表2可以看出:氯霉素对毛竹叶片色素质量分数具有显著的影响($P<0.05$), $5 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 氯霉素处理24 h后,毛竹叶片类胡萝卜素质量分数与对照相比无显著差异,叶绿素a,叶绿素b和总叶绿素质量分数以及叶绿素a/b与对照相比分别降低了16.8%,7.5%,14.0%和9.1%。 $10 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 氯霉素处理后,叶绿素a,叶绿素b和总叶绿素质量分数以及叶绿素a/b分别比对照下降了27.5%,11.9%,22.9%和17.5%,类胡萝卜素下降了8.6%。

表 1 快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP)的参数

Table 1 Formulae and glossary of terms for the analysis of the fluorescence transient OJIP

参数缩写	描述
ABS/RC	单位反应中心吸收的能量
TR ₀ /RC	单位反应中心捕获的用于还原 QA 的能量
ET ₀ /RC	单位反应中心捕获的用于电子传递的能量
DI ₀ RC	单位反应中心耗散掉的能量
TR ₀ /CS	单位受光面积捕获的用于还原 QA 的能量
ET ₀ /CS	单位受光面积捕获的用于电子传递的能量
DI ₀ /CS	单位受光面积耗散掉的能量
RC/CS	单位受光面积内反应中心的数量
ET ₀ /TR ₀	捕获的激子将电子传递到电子传递链中超过 QA 的其他电子受体的效率
ET ₀ /ABS	用于电子传递的量子产额
Φ _{DO}	用于热耗散的量子比率
Φ _{PO}	最大光化学效率
PIABS	以吸收光能为基础的性能指数
W _k	K 点的可变荧光占 (F _J -F ₀) 振幅的比例

表 2 氯霉素处理后毛竹幼苗叶片色素质量分数的变化(平均值±标准误差)

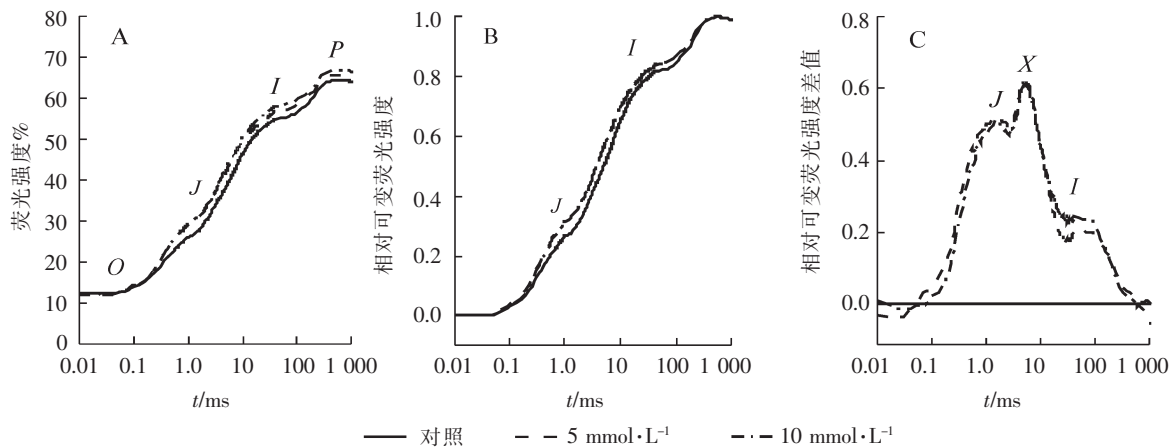
Table 2 Changes of pigment content in the seedling leaves of *Phyllostachys edulis* under CAP treatment (mean ± SE)

处理/(mmol·L ⁻¹)	叶绿素 a/(mg·g ⁻¹)	叶绿素 b/(mg·g ⁻¹)	总叶绿素/(mg·g ⁻¹)	类胡萝卜素/(mg·g ⁻¹)	叶绿素 a/b
对照	3.16 ± 0.27 aA	1.34 ± 0.06 aA	4.50 ± 0.38 aA	0.81 ± 0.05 aA	2.35 ± 0.09 aA
5	2.63 ± 0.13 bB	1.24 ± 0.04 bAB	3.87 ± 0.15 aB	0.79 ± 0.04 abA	2.12 ± 0.08 bB
10	2.29 ± 0.15 cC	1.18 ± 0.08 cB	3.47 ± 0.11 bC	0.74 ± 0.11 bA	1.94 ± 0.05 cB

说明：小写字母不同表示 0.05 水平上的差异性(P<0.05)，大写字母不同表示 0.01 水平上的差异性(P<0.01)。

2.2 氯霉素处理对快速叶绿素 a 荧光诱导曲线的影响

毛竹幼苗叶片经过暗适应后转入饱和脉冲光照射，叶绿素荧光迅速上升，呈现典型的 OJIP 荧光诱导动力学曲线(图 1A)。氯霉素处理后，叶片叶绿素荧光动力学曲线的 OJIP 四相荧光值均高于对照，且随着氯霉素浓度的增大上升越明显；J 点和 I 点的相对可变荧光强度随着氯霉素浓度的增加而增加(图 1B)。为了更好地反映 O-J-I-P 曲线各相所代表植物所处的状态，作了相对可变荧光强度差值(Δ[(F_t-F₀)/(F_{100ms}-F₀)]的变化^[15](图 1C)。氯霉素处理后，相对可变荧光强度出现了 2 个峰，分别在 J 相(1.5 ms)，



A. OJIP 荧光诱导曲线 (9 次重复的平均值)。B. F_t 对 F₀ 归一化后的 OJIP 荧光诱导曲线，F_t 表示 t 时的荧光强度。C. 相对可变荧光强度差值 Δ[(F_t-F₀)/(F_{100ms}-F₀)] = [(F_t-F₀)/(F_{100ms}-F₀)](处理) - [(F_t-F₀)/(F_{100ms}-F₀)](对照)，X 表示未知相。O, J, I, P 各点含义详见文献[9]。

图 1 氯霉素处理后毛竹幼苗叶片叶绿素荧光诱导曲线的变化

Figure 1 Variations of chlorophyll fluorescence transients in seedling leaves of *Ph. edulis* under CAP treatment

未知(X)相(4.7 ms), 且 X 相对应的峰最大, J 相次之。 J 峰与 X 峰的峰值均随着氯霉素浓度的升高而升高。

2.3 氯霉素对毛竹幼苗比活性参数的影响

快速叶绿素荧光诱导动力学曲线还可以反映光合机构的比活性。比活性参数可以更深入地反映植物的光合器官对光能的利用, 比活性参数可以不同的基础表示^[9]。5 mmol·L⁻¹ 氯霉素处理后(表 3), TR₀/CS 和 ET₀/CS 分别比对照下降了 5.4% 和 10.1%; DI₀/CS 比对照上升了 5.4%。ABS/RC, TR₀/RC, ET₀/RC 和 DI₀/RC 分别比对照上升了 15.0%, 7.5%, 3.0% 和 20.7%。RC/CS 比对照下降了 12.8%。不同基础的比活性参数和 RC/CS 的变化比率随着氯霉素浓度的增大而增大, 表明氯霉素浓度越高对比活性参数和单位面积的反应中心数量的影响就越大。

2.4 氯霉素对电子传递和光合作用性能参数的影响

ET₀/ABS 反映了光合机构电子传递的量子产额或光系统 II(PS II) 实际光化学效率, 主要受 φ_{P0} 和 ET₀/TR₀ 的影响。5 mmol·L⁻¹ 氯霉素处理后, φ_{P0} 和 ET₀/TR₀ 分别比对照下降了 6.2%, 4.5%, PSII 的 ET₀/ABS 比对照下降了 10.7%, PI_{ABS} 比对照下降了 43.4%, 而 φ_{P0} 只下降了 6.2%, 且 φ_{P0} , ET₀/TR, ET₀/ABS 和 PI_{ABS} 的变化比率均随着氯霉素浓度的升高而增大。

表 3 氯霉素处理后毛竹幼苗叶片叶绿素荧光参数的变化(平均值±标准误差)

Table 3 Variations of chlorophyll fluorescence parameters in seedling leaves of *Phyllostachys edulis* under CAP treatment (mean ± SE)

参数缩写	不同处理叶绿素荧光参数值			变化比率/%	
	对照	5 mmol·L ⁻¹	10 mmol·L ⁻¹	5 mmol·L ⁻¹	10 mmol·L ⁻¹
ABS/RC	1.80 ± 0.08 aA	2.07 ± 0.04 bB	2.22 ± 0.05 cB	15.0	23.3
TR ₀ /RC	1.46 ± 0.05 aA	1.57 ± 0.01 bAB	1.65 ± 0.05 cB	7.5	13.0
ET ₀ /RC	1.00 ± 0.01 aA	1.03 ± 0.02 bA	1.05 ± 0.01 bA	3.0	5.0
DI ₀ /RC	0.33 ± 0.03 aA	0.40 ± 0.02 bB	0.43 ± 0.02 cC	20.7	31.4
TR ₀ /CS	58.32 ± 1.12 aA	55.18 ± 0.99 bA	53.44 ± 0.76 cA	5.4	8.4
ET ₀ /CS	37.87 ± 0.47 aA	34.03 ± 0.81 bB	32.81 ± 0.65 cB	10.1	13.4
DI ₀ /CS	12.41 ± 0.16 aA	13.08 ± 0.45 bA	13.48 ± 0.21 bA	5.4	8.6
RC/CS	37.87 ± 1.23 aA	33.04 ± 0.14 bB	31.25 ± 0.08 cB	12.8	17.5
φ_{P0}	0.81 ± 0.02 aA	0.76 ± 0.01 bA	0.74 ± 0.01 bA	6.2	8.6
ET ₀ /TR ₀	0.67 ± 0.02 aA	0.64 ± 0.02 bA	0.61 ± 0.01 cA	4.5	9.0
ET ₀ /ABS	0.56 ± 0.02 aA	0.50 ± 0.02 bB	0.47 ± 0.011 cB	10.7	16.1
PI _{ABS}	4.81 ± 0.24 aA	2.72 ± 0.06 bB	2.01 ± 0.025 cC	43.4	58.3
W _k	0.39 ± 0.01 a	0.39 ± 0.017 a	0.39 ± 0.037 a	1.3	1.8

说明: 小写字母不同表示 0.05 水平上的差异性($P < 0.05$), 大写字母不同表示 0.01 水平上的差异性($P < 0.01$)。

3 讨论

叶绿素作为光合作用中光能的吸收、传递和转化的载体, 在植物光合作用中起着关键性的作用。已有研究表明: 干旱^[16]和盐^[17]以及重金属^[18]等胁迫均会显著影响叶片叶绿素的含量。本研究结果表明: 氯霉素处理后, 毛竹幼苗叶片叶绿素 a, 叶绿素 b 和总叶绿素质量分数均显著降低, 并且处理浓度越高, 降低越明显(表 2)。这可能有两方面的原因, 一方面可能是因为氯霉素可以抑制叶绿体内 70S 型核糖体蛋白的合成^[19], 从而抑制了叶绿素合成代谢关键酶的形成, 抑制了其合成代谢, 且氯霉素的浓度越高, 抑制程度越大; 另一方面可能是因为氯霉素与叶绿素发生反应而加速了叶绿素的降解。叶绿素 a/b 的显著下降, 表明氯霉素影响毛竹幼苗叶片聚光色素质量分数主要是破坏其反应中心色素, 从而影响其光合性能^[18]。

大量研究表明: OJIP 曲线的形状对一些胁迫如干旱^[20]、高温^[21]、机械损伤^[22]、强光^[23]以及化学药品^[15]等很敏感。5 mmol·L⁻¹ 氯霉素处理后, 快速荧光诱导曲线仍呈现典型的 OJIP, 且四相荧光值均升高, 这与氧化乐果的作用结果类似^[24]。O 点的荧光值(F_0)说明植物光系统 I (PS I) 释放的荧光量, 可以理解为 PS I 的活性^[25], F_0 上升, 可能是氯霉素处理后 PS II 遭到破坏, PS II 和 PS I 间激发能的分配增

强, 更多的激发能分配给 PS I, 促使 PS I 的活性增强^[26]。P 点荧光即最大荧光 F_m 上升, 表明有活性的反应中心关闭的数量上升, 这与 RC/CS 的下降相矛盾。 F_m 归一化后呈下降趋势(图 1B), 这与 RC/CS 的下降相一致, 表明归一化能够得到一些较为可靠的数据。 φ_{P0} 只反映 PS II 反应中心对吸收光能的捕获效率, 它无法反映整个电子传递链特别是 QA 下游的电子传递链对氯霉素的响应; 而光合性能指数(PI-ABS)不仅反映 PS II 反应中心对吸收光能的捕获效率, 还反映了 PS II 有活性反应中心的数目以及电子在 PS II 和 PS I 之间的传递, 所以 PIABS 可以更全面地反映整个光合电子传递链的变化^[9,13]。氯霉素处理后, PIABS 的下降比率远大于 φ_{P0} (表 3), 表明 PIABS 的下降主要与 PS II 有活性反应中心的数目和电子在 PS II 和 PS I 之间的传递有关。氯霉素处理后, ET_0/TR_0 显著下降影响到以后的电子传递, 最终导致 ET_0/ABS 下降^[14], 表明 PS II 反应中心被破坏^[27], 导致 RC/CS 显著下降。氯霉素处理后, ABS/RC , TR_0/RC , ET_0/RC 和 DI_0/RC 显著上升(表 3), 表明有活性的反应中心会通过增加单位反应中心的光合性能和增加热耗散来保护和维持光合机构的正常运转来适应氯霉素胁迫^[25]。单位反应中心的性能比对照有所提升, 而氯霉素仍然会造成 TR_0/CS 和 ET_0/CS 的下降, 即单位面积的光能利用率降低, 这可能是因为单位面积内 RC/CS 减少后, 单位反应中心被迫接受更多的光能, 反应中心数量减少导致的光合性能的下降幅度大于单位反应中心性能提升造成的光合性能上升幅度^[28], TR_0/CS_0 和 ET_0/CS_0 呈显著下降。

研究表明: 植物在遭受胁迫时电子传递链特定位点会受到抑制^[15]。氯霉素处理后, W_k 差异不显著, 表明 PS II 的供体侧没有受到明显伤害^[29]; 归一化后 J 相荧光仍然上升, 表明氯霉素处理造成 PSII 受体侧 QA 的大量积累, QA 之后 QA 到 QB 的电子传递链过程受到抑制^[15]。本研究还发现: J 峰之后还存在 1 个 X 峰, 并且 X 峰值高于 J 峰, 这可能是由于 QA 后面的电子传递链除了 QA 到 QB 这个作用位点外, 还存在 1 个氯霉素的作用位点, 可能对 PhQAQB 的还原过程具有抑制作用^[15]。

综上所述, 氯霉素一方面可能干扰了毛竹幼苗色素合成与降解的动态平衡, 另一方面抑制了毛竹幼苗叶片的光合性能。氯霉素作用的主要位点可能在 PS II 的受体侧, 并且随着氯霉素浓度升高, 抑制作用越大。

4 参考文献

- [1] 施建敏, 郭起荣, 杨光耀. 毛竹光合动态研究[J]. 林业科学研究, 2005, **18**(5): 551 - 555.
SHI Jianmin, GUO Qirong, YANG Guangyao. Study on the photosynthetic dynamic variation of *Phyllostachys edulis* [J]. *For Res*, 2005, **18**(5): 551 - 555.
- [2] 崔凯, 何彩云, 张建国, 等. 毛竹茎秆组织速生的时空发育特征[J]. 林业科学研究, 2012, **25**(4): 425 - 431.
CUI Kai, HE Caiyun, ZHANG Jianguo, et al. Characteristics of temporal and spatial tissue development during the rapidly growing stage of moso bamboo culms [J]. *For Res*, 2012, **25**(4): 425 - 431.
- [3] 梁玖华, 黄河, 潘斌, 等. 叶面施肥对实生毛竹苗鞭笋生长与萌发的影响[J]. 经济林研究, 2004, **22**(4): 47 - 49.
LIANG Jiuhua, HUANG He, PAN Bin, et al. Influence of leaf fertilization on *Phyllostachys* shoot grown from seed [J]. *Nonwood For Res*, 2004, **22**(4): 47 - 49.
- [4] 宋艳冬, 金爱武, 金晓春, 等. 施肥对毛竹叶片光合生理的影响[J]. 浙江林学院学报, 2010, **27**(3): 334 - 339.
SONG Yandong, JIN Aiwu, JIN Xiaochun, et al. Physiology of leaf photosynthesis with fertilization in *Phyllostachys pubescens* [J]. *J Zhejiang For Coll*, 2010, **27**(3): 334 - 339.
- [5] 刘锋, 陶然, 应光国, 等. 抗生素的环境归宿与生态效应研究进展[J]. 生态学报, 2010, **30**(16): 4503 - 4519.
LIU Feng, TAO Ran, YING Guangguo, et al. Advance in environmental fate and ecological effects of antibiotics [J]. *Acta Ecol Sin*, 2010, **30**(16): 4503 - 4519.
- [6] ZHU Huaisong, CHEN Xi, PAN Xiangliang, et al. Effects of chloramphenicol on pigmentation, proline accumulation and chlorophyll fluorescence of maize (*Zea mays*) seedlings [J]. *Int J Agric Biol*, 2011, **13**(5): 677 - 682.
- [7] 周文礼, 王悠, 肖慧, 等. 3 种海洋微藻叶绿素 a 含量对抗生素胁迫的响应变化[J]. 中国海洋大学学报, 2007, **37**(6): 957 - 960.
ZHOU Wenli, WANG You, XIAO Hui, et al. Response of chlorophyll a levels of different marine microalgae to antibiotic stress [J]. *Period Ocean Univ China*, 2007, **37**(6): 957 - 960.

- [8] SAYED O H. Chlorophyll fluorescence as a tool in cereal crop research [J]. *Photosynthetica*, 2003, **41**(3): 321 – 330.
- [9] 李鹏民, 高辉远, STRASSER R J, 等. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2005, **31**(6): 559 – 566.
- LI Pengmin, GAO Huiyuan, STRASSER R J, *et al.* Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study [J]. *J Plant Physiol Mol Biol*, 2005, **31**(6): 559 – 566.
- [10] 任丽丽, 高辉远. 低温弱光胁迫对野生大豆和大豆栽培种光系统功能的影响[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2007, **33**(4): 333 – 340.
- REN Lili, GAO Huiyuan. Effects of chilling stress under weak light on functions of photosystems in leaves of wild soybean and cultivatar soybean [J]. *J Plant Physiol Mol Biol*, 2007, **33**(4): 333 – 340.
- [11] GEISLER DA, JOHANSSON F I, SVENSSON Å S, *et al.* Antimycin a treatment decreases respiratory internal rotenone-insensitive NADH oxidation capacity in potato leaves [J]. *BMC Plant Biol*, 2004, **4**(1): 1 – 10.
- [12] LICHTENTHALER H K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes [J]. *Methods Enzymol*, 1987, **148**(1): 350 – 382.
- [13] STRASSER R J, GOVINDJEE A S. Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria [J]. *Photochem Photobiol*, 1995, **61**(1): 32 – 42.
- [14] STRASSER R J, SRIVASTAVA A, TSIMILLI-MICHAEL M. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples[G]//YUNUS M, PATHRE U, MOHANTY P. *Probing Photosynthesis: Mechanism, Regulation and Adaptation*. London: Taylor and Francis Press, 2000: 445 – 483.
- [15] STRASSER R J, SRIVASTAVA A, TSIMILLI-MICHAEL M. Analysis of the fluorescence transient [G]//PAPAGEO-GIOU G G. *Chlorophyll A Fluorescence: A Signature of Photosynthesis, Advances in Photosynthesis and Respiration*, vol 19. Dordrecht: Springer, 2004: 321 – 362.
- [16] 应叶青, 郭璟, 魏建芬, 等. 干旱胁迫对毛竹幼苗生理特性的影响[J]. 生态学杂志, 2011, **30**(2): 262 – 266.
- YING Yeqing, GUO Jing, WEI Jianfen, *et al.* Effects of drought stress on physiological characteristics of *Phyllostachys edulis* seedlings [J]. *Chin J Ecol*, 2011, **30**(2): 262 – 266.
- [17] 杨洋, 黄业伟, 罗淑萍, 等. NaCl 胁迫对毛竹幼苗叶绿素荧光特性及生理指标的影响[J]. 竹子研究汇刊, 2010, **29**(1): 29 – 32.
- YANG Yang, HUANG Yewei, LUO Shuping, *et al.* Effects of NaCl stress on chlorophyll fluorescence and physiological characteristics of moso bamboo seedlings [J]. *J Bamboo Res*, 2010, **29**(1): 29 – 32.
- [18] 衣艳君, 李芳柏, 刘家尧. 尖叶走灯藓 (*Plagiomnium cuspidatum*) 叶绿素荧光对复合重金属胁迫的响应[J]. 生态学报, 2008, **28**(11): 5437 – 5444.
- YI Yanjun, LI Fangbai, LIU Jiayao. Physiological response of chlorophyll fluorescence in moss *Plagiomnium cuspidatum* to mixture heavy metal solution [J]. *Acta Ecol Sin*, 2008, **28**(11): 5437 – 5444.
- [19] ELLIS R J, HARTLEY M R. Sites of synthesis of chloroplast proteins [J]. *Nature New Biol*, 1971, **233**(41): 193 – 196.
- [20] APPENROTH K J, STÖCKEL J, SRIVASTAVA A, *et al.* Multiple effects of chromate on the photosynthetic apparatus of *Spirodela polyrhiza* as probed by OJIP chlorophyll a fluorescence measurements [J]. *Environ Poll*, 2001, **115**(1): 49 – 64.
- [21] 薛伟, 李向义, 林丽莎, 等. 短时间热胁迫对疏叶骆驼刺光系统(Ⅱ)Rubisco 活性和活性氧化剂的影响[J]. 植物生态学报, 2011, **35**(4): 441 – 451.
- XUE Wei, LI Xiangyi, LIN Lisha, *et al.* Effects of short time heat stress on photosystem (Ⅱ) rubisco activities and oxidative radicals in *Alhagi sparsifolia* [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2011, **35**(4): 441 – 451.
- [22] 周帅, 林富平, 王玉魁, 等. 樟树幼苗机械损伤叶片对挥发性有机化合物及叶绿素荧光参数的影响[J]. 植物生态学报, 2012, **36**(7): 671 – 680.
- ZHOU Shuai, LIN Fuping, WANG Yukui, *et al.* Effects of mechanical damage of leaves on volatile organic compounds and chlorophyll fluorescence parameters in seedlings of *Cinnamomum camphora* [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2012, **36**(7): 671 – 680.
- [23] MOISE N, MOYA I. Correlation between lifetime heterogeneity and kinetics heterogeneity during chlorophyll fluorescence induction in leaves: (1) mono-frequency phase and modulation analysis reveals a conformational change of a PSⅡ pigment complex during the IP thermal phase [J]. *Bioch Biophys Acta*, 2004, **1657**(1): 33 – 46.

- [24] 李玮娟, 高志奎, 王梅, 等. 氧化乐果对不结球白菜光系统 II 的毒理效应[J]. 应用生态学报, 2008, **19**(10): 2317 – 2321.
LI Weijuan, GAO Zhikui, WANG Mei, *et al.* Toxicological effects of omethoate on leaf photosystem II of cole [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2008, **19**(10): 2317 – 2321.
- [25] 张溢, 王慧娟, 于长青. 超早生植物沙冬青高温胁迫下的快速叶绿素荧光动力学特征[J]. 生态环境学报, 2009, **18**(6): 2272 – 2277.
ZHANG Mi, WANG Huijuan, YU Changqing. The examination of high temperature stress of *Ammopiptanthus mongolicus* by chlorophyll fluorescence induction parameters [J]. *Ecol Environ Sci*, 2009, **18**(6): 2272 – 2277.
- [26] 朱新广, 张其德, 匡廷云. NaCl 胁迫对 PS II 光能利用和耗散的影响[J]. 生物物理学报, 1999, **15**(4): 787 – 791.
ZHU Xinguang, ZHANG Qide, KUANG Tingyun. Effects of NaCl stress on light utilization and dissipation of PS II [J]. *Acta Biophys Sin*, 1999, **15**(4): 787 – 791.
- [27] LU Congming, VONSHAK A. Photoinhibition in outdoor *Spirulina platensis* cultures assessed by polyphasic chlorophyll fluorescence transients [J]. *J Appl Phycol*, 1999, **11**(4): 355 – 359.
- [28] 李耕, 高辉远, 赵斌, 等. 灌浆期干旱胁迫对玉米叶片光系统活性的影响[J]. 作物学报, 2009, **35**(10): 1916 – 1922.
LI Geng, GAO Huiyuan, ZHAO Bin, *et al.* Effects of drought stress on activity of photosystems in leaves of maize at grain filling stage [J]. *Acta Agron Sin*, 2009, **35**(10): 1916 – 1922.
- [29] STRASSER B J. Donor side capacity of photosystem II probed by chlorophyll fluorescence transient [J]. *Photosynth Res*, 1997, **52**(2): 147 – 155.