ACTA AGRICULTURAE BOREALI-SINICA 华北农学报·2013,28(5):213-218

长期养分亏缺对夏玉米叶片光合特性的影响

李付杰[1,2],武兰芳[1],马军花[1],康华靖[1]

(1.中国科学院 地理科学与资源研究所,生态系统网络模拟重点实验室禹城实验站,北京 100101;2.中国科学院 研究生院,北京 100101)

摘要: 基于长期养分定位试验平台,研究了长期养分亏缺条件下夏玉米的光合特征,结果表明:缺P和缺K会导致初始荧光Fo的增加,缺P、缺N会导致最大光化学量子效率(Fv/Fm)、实际光化学效率($\Phi_{PS\Ⅱ}$)、电子传递效率(ETR)降低,而缺K对其无显著影响。光合速率的大小变化表现出和$\Phi_{PS\Ⅱ}$、ETR相似的规律,缺K的情况下光合速率与全NPK相比并没有显著降低,而缺N和缺P的处理光合速率明显降低,尤其是缺P处理,下降了32.86%。通过对光合速率和$\Phi_{PS\Ⅱ}$、ETR分别进行相关性分析和回归分析发现,光合速率和$\Phi_{PS\Ⅱ}$、ETR有着显著的线性相关,相关系数分别为0.986和0.988。通过对光响应曲线和CO_2响应曲线的分析,缺N对最大光合速率、饱和光强和饱和CO_2浓度的影响要大于缺P的影响。

关键词: 夏玉米;养分亏缺;叶绿素荧光;光合速率

中图分类号: S143 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7091(2013)05-0213-06

Effects of Long-term Nutrient Deficiency on Photosynthetic Characteristics of Summer Maize

LI Fu-jie[1,2],WU Lan-fang[1],MA Jun-hua[1],KANG Hua-jing[1]

(1. Yucheng Comprehensive Experiment Station,Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling,Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research,Chinese Academy of Sciences,Beijing 100101,China;2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences,Beijing 100101,China)

Abstract: Based on the long-term nutrient balance experiment conducted in Yucheng Comprehensive Exp. Station of CAS,the effects of nitrogen,phosphorus and potassium on the photosynthetic characteristics of summer maize were investigated respectively in this study. Four treatments,namely NP,NK,PK and NPK used as comparison,are selected. In order to study the photosynthetic characteristics of summer maize in the long-term nutrient deficiency conditions,the chlorophyll fluorescence parameter,photosynthetic rate,light response curve and CO_2 response curve of summer maize leaves are measured. The results showed that phosphorus deficiency and potassium deficiency would lead to the increase of initial fluorescence(Fo). Phosphorus deficiency and nitrogen deficiency would lead to the decrease of the maximal photochemical efficiency(Fv/Fm) and actual photochemical efficiency($\Phi_{PS\Ⅱ}$) and electrons transfer efficiency(ETR),while the lack of potassium alone had no significant effect on the above indicators. Compared with the photosynthetic rate under the conditions of an adequate supply of NPK,the deficiency of potassium has not reduce the photosynthetic rate significantly,while the deficiency of nitrogen and phosphorus has lead to an significant decrease of the photosynthetic rate,especially phosphorus deficiency conditions the photosynthetic rate has decreased by 32.86%. The variation of photosynthetic rate follows the same trend of $\Phi_{PS\Ⅱ}$ and ETR variation. The results of statistical analysis showed that there is significant linear correlation relationship between photosynthetic rate and $\Phi_{PS\Ⅱ}$ and ETR. The correlation coefficients are as high as 0.986 and 0.988,respectively. By analyzing the light response curve and CO_2 response curve,it is concluded that the impact of nitrogen deficiency on the maximal photosynthetic rate,saturation light intensity and saturation CO_2 concentration is more significant than the impact of phosphorus deficiency.

收稿日期: 2013-05-14

基金项目: 国家科技支撑计划课题项目(2007BAD89B09;2013BAD05B03)

作者简介: 李付杰(1985-),男,山东曹县人,硕士,主要从事农田土壤研究。

通讯作者: 武兰芳(1963-),男,山西定襄人,副研究员,博士,主要从事区域农业与农田生态方面的研究。

© 1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

Key words: Summer corn; Nutrition deficiency; Chlorophyll fluorescence; Photosynthesis rate

光合作用是植物最基本的生理过程，是作物产量形成的基础。氮、磷、钾作为作物生长极为重要的3种元素，在光合作用中也有着不可替代的作用。战秀梅等[1]研究表明，氮素的缺乏会导致叶绿素含量、同化力合成、酶含量和活性的下降，随施磷量的减少，ATP酶活性、可溶性蛋白质含量和光合速率等参数值均降低，叶片叶绿素含量随施磷量的减少而降低。施钾肥可提高灌浆后期叶绿素含量和净光合速率[2]，Peng[3]的研究进一步说明施氮、钾肥能提高CO_2同化，其原因是施氮、钾肥提高了叶绿素含量，可能有助于光能捕获。段巍巍等[4]研究发现施氮、钾肥可提高叶片氮、钾含量，且施氮提高氮/钾比，施钾降低氮/钾比，但是只有适宜的叶片氮/钾比才是提高Fv/Fm、Fv/Fo和$\Phi_{PS\Ⅱ}$等叶绿素荧光参数进而提高净光合速率的主要生理原因。

合理的氮、磷、钾肥施用可以有效提高玉米的净光合速率、产量和肥料吸收利用率，改善作物的水分利用效率。但是，生产中氮、磷、钾肥的不合理施用现象非常普遍，特别是过量施肥对环境造成的压力已经引起人们的高度重视，控制或减少化肥用量逐渐被人们普遍认同是促进农业可持续发展的重要措施。然而，对减少氮、磷、钾施用量对作物生长生理及其产量形成过程影响作用的却较少被关注，研究报道也相对较少。因此，对氮、磷、钾养分的长期亏缺下玉米光合生理指标的研究是很有必要的。通过叶绿素荧光分析可快速检测植株在胁迫情况下光合作用的真实反应[5]，经常被运用到评价光合机构的运转、环境胁迫对光合机构的影响[6]。本研究通过测定叶绿素荧光参数、光合速率、光响应曲线、CO_2响应曲线等指标来分析探讨长期养分亏缺对夏玉米光合生理的影响。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

试验在中国科学院禹城综合试验站(36°57′N，116°36′E)进行，平均海拔28 m，地处黄河下游冲积平原，地势低平，土壤母质为黄河冲积物，土壤质地以粉砂和轻壤为主，属大陆性暖温带季风气候，年均气温13.1 ℃，1月平均气温-3 ℃，7月平均气温26.91 ℃，年无霜期200 d，年均降水量610 mm，其中3-5月平均降水量75.7 mm，占年均降水量的12.4%，6-8月平均降水量419.7 mm，占年均降水量的68.8%。

1.2 试验材料和方法

本试验在禹城站农田养分长期平衡试验土壤生物水分观测采样地，此试验地1990年建立，进行长期养分平衡试验。设立了NK、NP、PK、NPK、CK这5个处理，设4组重复，共20个小区。因为本研究的关注点是养分亏缺对玉米叶片光合特性的影响，所以从中选取了NPK、NP、NK、PK 4个处理，其中PK、NK和NP分别对应缺N、缺P、缺K，以NPK为对照来研究某元素的亏缺对夏玉米光合特征的影响。全年施肥量为：含N区施尿素547.56 kg/hm^2，含P区施过磷酸钙325.35 kg/hm^2，含K区施硫酸钾595.95 kg/hm^2，不同试验处理的同一养分元素用量均保持一致。小区面积为30 m^2。玉米播种前0~20 cm土壤养分含量见表1。

表1 土壤养分含量

Tab.1 Nutrient content of the soil

处理 Treatments	有机质/(g/kg) Organic matter	全氮/(mg/kg) Total N	全磷/(g/kg) Total P	全钾/(g/kg) Total K	速效磷/(mg/kg) Available P	速效钾/(mg/kg) Available K	速效氮/(mg/kg) Available N
空白 CK	7.54	518.96	2.02	20.32	2.40	88.48	39.96
氮磷 NP	8.27	571.16	2.39	20.50	13.06	82.87	48.87
氮钾 NK	7.58	556.44	2.04	20.90	2.72	251.61	47.56
磷钾 PK	7.53	514.23	2.44	21.20	18.74	262.55	39.37
氮磷钾 NPK	8.39	595.47	2.33	20.89	13.29	160.83	51.68

试验用玉米品种为农大108。于灌浆期测定穗位叶的光合和叶绿素荧光参数。叶绿素荧光参数按照光适应和暗适应分别在9:00-11:00和23:00-24:00测量。光合速率的测定选择在晴朗天气条件下，叶室温度设为30 ℃，CO_2设为420 μmol/mol，流速设为500，光强设为1 200 μmol/(m^2·s)。光响应曲线的测定：自然光诱导1~1.5 h后，采用开放式气路，设定叶室温度为30 ℃，空气相对湿度为50%~70%，应用Li-cor6400光合测定系统分别在光合有效辐射为2 000，1 800，1 600，1 400，1 200，1 000，

© 1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

800,600,400,300,200,150,100,50,0 μmol/(m²•s)下测定 CO_2 浓度为 380 μmol/mol 下的净光合速率(Pn)。CO_2 响应曲线的测定自然光诱导 1 ~ 1.5 h 后,采用开放式气路,设定叶室温度为 30 ℃,空气相对湿度为 50% ~70%,应用 Li-cor6400 光合测定系统在光合有效辐射为 1 200 μmol/(m²•s) 下测定 CO_2 分别为 300,200,150,100,50,0,300,400,600,800 μmol/mol 条件下的光合速率。

1.3　数据处理

植物光合作用对光的响应曲线用直角双曲线修正模型[7]进行拟合,其数学表达式为:

$$P_n = \alpha \frac{1-\beta I}{1+\gamma I} I - R_d \qquad (1)$$

式中,α 为光响应曲线的初始斜率,β 和 γ 为系数,I 为光合有效辐射,R_d 为暗呼吸速率。拟合光响应曲线,得到光响应曲线的初始斜率(α)、饱和光强(I_{sat})、最大净光合速率(P_{max})、光补偿点(I_c)和暗呼吸速率(R_d)。植物的饱和光强(I_{sat})和最大净光合速率(P_{max})分别由 $I_{sat} = \frac{\sqrt{(\beta+\gamma)/\beta - 1}}{\gamma}$ 和 $P_{n\,max} = \alpha\left(\frac{\sqrt{\beta+\gamma}-\sqrt{\beta}}{\gamma}\right)^2$ 求得。

2　结果与分析

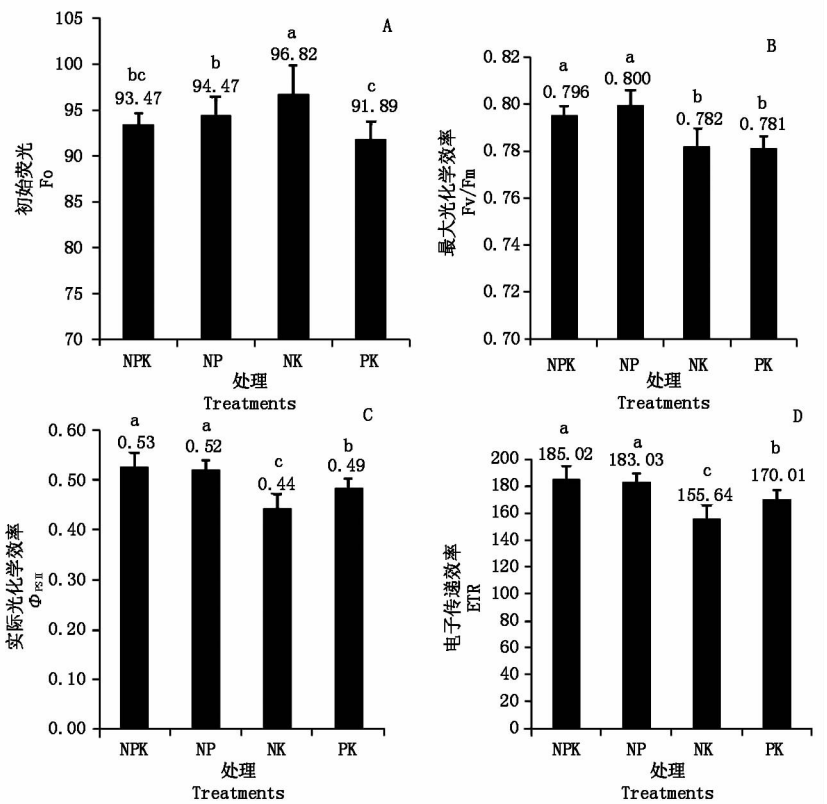
2.1　长期养分亏缺对土壤养分的影响

由表 1 可以看出,在长期养分平衡试验条件下,0 ~20 cm 耕层土壤全量中全 N、全 P、全 K 含量在各处理间没有明显差异,但速效 N、速效 P、速效 K 在各处理间具有显著差异,缺 N、缺 P 和缺 K 处理对应的速效 N、速效 P 和速率 K 含量明显低于其他处理,说明这 3 个处理作为土壤 N、P、K 养分亏缺状态具有代表性,利用此长期试验地来研究养分亏缺对玉米光合生理的影响是可行的。

2.2　长期养分亏缺对叶绿素荧光参数的影响

影响叶绿素初始荧光参数 Fo 大小的主要因素有: 叶绿素含量、PSⅡ天线色素内原初激子密度和天线色素到 PSⅡ反应中心激发能传递速率的结构相关[8]。Fo 的减小意味着天线色素的热耗散量增加[9],Fo 的增加则表明 PSⅡ反应中心被破坏或可逆性失活[10]。

由图 1-A 可以看出,缺 P 处理的 Fo 较高,与其他 3 个处理差异显著,这表明在缺 P 的情况下天线色素吸收的能量中以荧光的形式耗散掉的比例增



图中数据为 3 次重复平均值,数据上方不同小写字母表示不同处理间 0.05 显著水平。图 2 同。

Each value in the fig is the mean of three repeats, different small letters above data are significantly different at 0.05 probability levels. The same as Fig. 2.

图 1　不同处理叶绿素荧光参数

Fig. 1　Effects of different fertilization treatments on chlorophyll fluorescence

© 1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

加，通过 PSⅡ的电子传递降低，从而在一定程度上影响光反应中心对其所吸收光能的转化；而缺 K 与全 NPK 相比 Fo 略有增加，但差异并不显著，缺 N 处理与全 NPK 相比 Fo 略有降低，但差异也并不显著，说明在缺 N、缺 K 的情况下光反应中心以荧光形式消耗的能量与全 NPK 处理并无明显差异，同样通过 PSⅡ的电子传递也没减少。

可变荧光与最大荧光之比 Fv/Fm 代表 PSⅡ的最大光化学效率，反映了 PSⅡ反应中心的原初光能转化效率[11]。Fv/Fm 值高表明其 PSⅡ潜在活性与原初光能转化效率这 2 种光合功能均比较强。由图 1-B 可以看出，缺 K 处理与全 NPK 处理并无差异，说明缺 K 对玉米的最大光化学量子效率没有影响。缺 N、缺 P 与全 NPK 相比 Fv/Fm 明显降低，说明其 PSⅡ反应中心结构和功能受到了不同程度的破坏与损伤，反应中心活性下降，原初光能转化效率降低，这极不利于叶绿体把光能转化为化学能。

$\Phi_{PS\,II}$ 是指实际光化学效率，代表 PSⅡ反应中心在部分关闭的情况下的实际原初光能捕获效率[12]，可反映实际的 PSⅡ反应中心光化学反应的运行效率。叶绿体开放反应中心的光化学效率（$\Phi_{PS\,II}$）是正比例于非循环电子传递速率，可以反映出 PSⅡ的活性[13]。从图 1-C 中可以看出，缺 N、缺 P 与全 NPK 相比 $\Phi_{PS\,II}$ 均有明显下降，且差异显著。表明缺 N、缺 P 处理下玉米从天线色素上捕获的光能用于光化学反应的比例明显减小，PSⅡ反应中心部分遭到破坏，叶片光化学活性变弱。而缺 K 跟全 NPK 处理并无显著差异，说明缺 K 对玉米的实际光化学量子效率影响不大。

ETR 是表观光合电子传递速率，由图 1-D 可知，其表现出和 $\Phi_{PS\,II}$ 相似的变化规律：缺 K 条件下和全 NPK 处理的 ETR 无显著差异，而缺 P、缺 N 条件下玉米表观光合电子传递效率下降，差异显著，尤其是缺 P 下降幅度最大。这说明在缺 N 和缺 P 的情况下参与碳同化的电子流速率降低，从而可能会导致光合速率下降，并且 P 的作用更明显。

2.3 长期养分亏缺对光合速率的影响

从图 2 中可以看出，缺 K 的情况下光合速率与全 NPK 并没有显著降低。而缺 N 和缺 P 的处理，光合速率明显降低，尤其是缺 P 处理，下降了 32.86%。光合速率大小的变化表现出和 $\Phi_{PS\,II}$、ETR 相同规律。这说明 $\Phi_{PS\,II}$、ETR 与光合速率有极大的相关性。缺 N、缺 P 都会通过对光下光化学量子效率和电子传递效率来影响光合速率的大小。

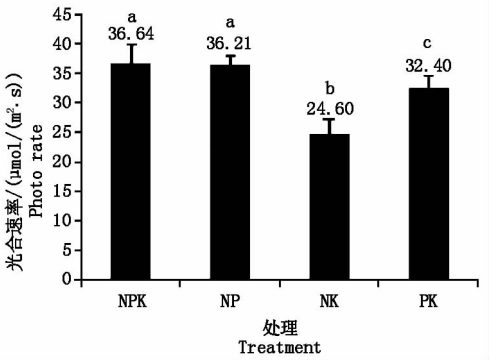


图 2 不同处理光合速率

Fig. 2 Photo rate of different fertilization treatments

通过对光合速率与 ETR 进行相关分析（表 2）发现，光合速率与电子传递效率有显著的相关性，相关系数达到了 0.988 0 显著水平为 0.001 8。同样发现，光合速率与光下实际光化学效率 $\Phi_{PS\,II}$ 也有显著的相关性，相关系数为 0.986 显著水平为 0.002。而光合速率与最大光化学效率 Fv/Fm 的相关系数为 0.821，但未达到显著水平。

表 2 光合速率与 ETR、$\Phi_{PS\,II}$、Fv/Fm 相关性分析

Tab. 2 Correlation analysis of photo rate and ETR, $\Phi_{PS\,II}$, Fv/Fm

	电子传递效率 ERT	实际光化学效率 $\Phi_{PS\,II}$	最大光化学效率 Fv/Fm
相关系数 Correlation coefficients	0.988 0	0.986	0.821
显著性 Significance	0.001 8	0.002	0.052

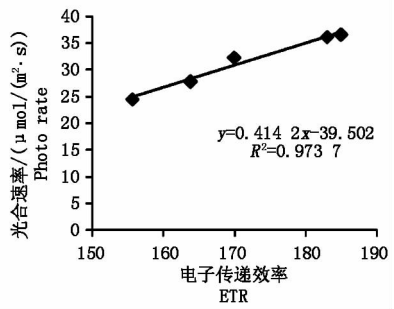


图 3 光合速率和 ETR 回归方程

Fig. 3 Regression equation of photo rate and ETR

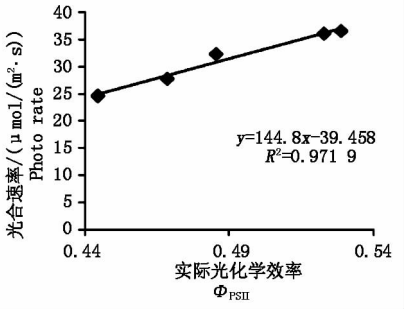


图 4 光合速率和 $\Phi_{PS\,II}$ 回归方程

Fig. 4 Regression equation of photo rate and $\Phi_{PS\,II}$

© 1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

将电子传递效率与光合速率进行回归分析,得到结果如图 3: $y = 0.414\ 2x - 39.502$ ($R^2 = 0.973\ 7$),达到了显著水平。将实际光化学效率和光合速率进行回归分析见图 4,得到: $y = 144.87x - 39.458$ ($R^2 = 0.971\ 9$),也达到了显著水平。说明在一定范围内可以很好地用电子传递效率或者实际光化学量子效率来推测光合速率值。

2.4　长期养分亏缺对光响应曲线的影响

通过对光响应曲线(图 5)用直角双曲线修正模型进行拟合得到参数见表 3,拟合值与实测值达到很高的相关性,相关系数均在 0.999 以上。NPK 处理的饱和光强为 1 753.43 μmol/(m²·s) 显著高于缺 N 和缺 P 处理,而缺 N 和缺 P 处理间无显著差异,均在 1 600 μmol/(m²·s) 左右,这说明对于缺 N 和缺 P 来说,光强超过 1 600 μmol/(m²·s) 后光强的增加不会使光合速率增加,而全 NPK 处理可利用光强可达 1 753 μmol/(m²·s) 左右。最大光合速率缺 P 处理和全 NPK 处理基本一样,稍高于缺 N 处理,但三者没有显著差异。

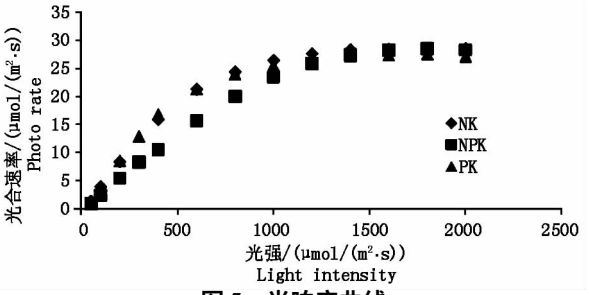


图 5　光响应曲线

Fig. 5　Light response curve

表 3　光响应曲线参数

Tab. 3　Parameters of light response curve

处理 Treatments	初始量子效率 Fo	饱和光强 /(μmol/(m²·s)) Saturation intensity	最大光合速率 /(μmol/(m²·s)) Max photo rate	光补偿点 /(μmol/(m²·s)) Light compensation point	相关系数 Correlation coefficient
氮磷 NPK	0.032 996	1 753.43	28.65	24.32	0.999 8
氮钾 NK	0.067 884	1 614.41	28.67	31.09	0.999 7
磷钾 PK	0.077 346	1 599.86	27.61	36.20	0.999 5

2.5　长期养分亏缺对 CO_2 响应曲线的影响

从图 6、表 4 可以看出,缺 P 与全 NPK 相比最大光合速率差别不大,缺 N 处理的光合速率却明显低于全 NPK 处理。三者的 CO_2 饱和浓度的差异都很明显,其中缺 N 的 CO_2 饱和浓度最大,然后是全 NPK 处理,最小的是缺 P 处理。这说明缺 P 处理和全 NPK 处理的光合能力比较强,在较低的 CO_2 浓度下就能达到较高的光合速率,而缺 N 处理的光合能力比较差,需要很高的 CO_2 浓度才能达到较高的光合速率。由于在生产中大气 CO_2 浓度一般达不到试验下的饱和水平,所以在正常大气 CO_2 浓度下缺 N 对光合速率影响比较大。

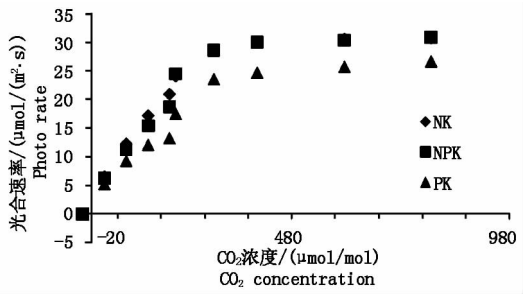


图 6　CO_2 响应曲线

Fig. 6　CO_2 response curve

表 4　CO_2 响应曲线参数

Tab. 4　Parameters of CO_2 response curve

处理 Treatments	饱和 CO_2 浓度/(μmol/mol) Saturation CO_2 concentration	最大光合速率 /(μmol/(m²·s)) Max photo rate	相关系数 Correlation coefficient
氮磷钾 NPK	608.73	31.84	0.986
氮钾 NK	578.78	32.01	0.996
磷钾 PK	676.86	26.85	0.980

3　结论与讨论

3.1　长期养分亏缺对叶绿素荧光参数的影响

缺 P 和缺 K 会导致初始荧光 Fo 的增加,缺 P、缺 N 会导致最大光化学量子效率(Fv/Fm)、实际光化学效率($\Phi_{PS\,II}$)、电子传递效率(ETR)降低。F_0 的升高表明天线色素吸收的光能以荧光的方式耗散比例增加,通过 PS Ⅱ的电子传递效率降低,从而在一定程度上影响了反应中心对其所吸收光能的转化。许大全等[14]研究认为,初始荧光 F_0 的增加与 D1 蛋白的失活和降解有关。最大光化学量子效率降低,说明缺 N、缺 P 降低了 PS Ⅱ反应中心的潜在活性;而 ETR 的降低则说明参与碳同化的电子流速率降低,从而可能会导致光合速率下降。孙年喜等[12]研究发现,其降低的原因与供氮水平有关,供氮水平越低,玉米幼苗叶片 PS Ⅱ的最大光化学量子产量(Fv/Fm)、PS Ⅱ的实际光化学量子产量($\Phi_{PS\,II}$)越少。范燕萍等[15]在匙叶天南星上的研究得出,在缺氮素条件下,叶片叶绿素荧光参数和光合速率变化趋势是一致的: PS Ⅱ的光能转换效率(Fv/Fm)降低,同时降低了实际光

© 1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

化学量子效率($\Phi_{PS\,II}$)。缺磷会使叶肉细胞中磷的浓度降低,光反应的光合磷酸化水平下降,ATP 合成量减少,Calvin 循环效率下降,进而导致光合速率降低[16-18]。缺磷还会使 $NADP^+$ 和 NADPH 再生循环受阻[16-17,19],因为 $NADP^+$ 是光合电子传递链 PS Ⅱ端的最终电子受体,其供应量不足,会引起 PS Ⅱ的功能下降,表现为 PS Ⅱ光化学效率和量子产量降低。

3.2 长期养分亏缺对光合速率相关指标的影响

缺 K 的情况下光合速率与全 NPK 并没有显著降低,这点与一些研究结果有差别[20-21]。RUBP 酶是植物光合作用的限速酶,郑炳松等[22]研究认为,缺钾会导致 RUBP 酶的含量和活性的下降从而降低光合速率。而缺 N 和缺 P 的处理,光合速率明显降低,尤其是缺 P 处理,下降了 32.86%。氮素不足会使叶绿素含量降低、光合作用的酶活性降低,从而影响光合速率;而磷的不足可能导致气孔导度下降进而降低叶片的碳同化能力[23]。研究结果认为,氮素对光合作用的影响是直接的,而磷则是通过改善植物体内水分状况,促进根吸收的作用间接影响植物的光合[24]。通过对光响应曲线和 CO_2 响应曲线的分析,缺氮对最大光合速率、饱和光强和饱和 CO_2 浓度的影响要大于缺磷,这说明氮素在光合作用的地位要高于磷,这和邢倩等[20]研究结果是一致的。通过对光合速率和 $\Phi_{PS\,II}$、ETR 进行相关性分析和回归分析发现,光合速率和 $\Phi_{PS\,II}$、ETR 有着显著的线性相关。这说明缺素会通过对光下光化学量子效率和电子传递效率影响来影响光合速率的大小。

通过本研究,建议在今后的农业生产中要注意氮磷钾之间的平衡施肥,这样既利于节约资源也有益于环境保护。本研究发现缺钾对光合特性的影响是相当小的,这是在前人的研究中很少见到的情况,有必要进行更深入的研究。虽然关于无机营养对作物生长的研究已经很多,但仍存在许多问题,特别是施肥对生理方面需求的结果不尽相同。养分亏缺以及逆境条件下作物对养分高效利用的生理及分子机制有待深入研究,为进一步提高作物产量和合理施肥提供新的理论依据。

参考文献:

[1] 战秀梅,韩晓日,杨劲峰. 不同氮磷钾肥用量对玉米源、库干物质积累动态变化的影响[J]. 土壤通报,2003,38(3):495-599.

[2] Qi H,Yu G R,Cheng Y S. Effect of potassium fertilization on the photosynthetic characteristics of the leaf of winter-wheat population during its grain filling stage[J]. Appl Ecol,2003,14(5):690-694.

[3] Peng C L,Lin Z F,Lin G Z. The antiphotoxidation of anthocyanins-rich leaves of purple rice cultivar[J]. Sci Chi-na,2003,36(3):209-216.

[4] 段巍巍. 夏玉米光合性能及其措施调控效应规律的研究[D]. 保定:河北农业大学,2001.

[5] Krause G H,Weis E. Chlorophyll fluorescence and photo-synthesis[J]. Ann Rev Plant Physiol Mol Biol,1991(42):313-349.

[6] Van Kooten O,Snel J F. The use of chlorophyll nomen-cla2ture in plant stress physiology[J]. Photosynth Res,1990(25):147-150.

[7] 叶子飘,于 强. 一个光合作用光响应新模型与传统模型的比较[J]. 沈阳农业大学学报,2007,38(6):771-775.

[8] 卢从明,张其德,匡廷云. 水分胁迫对小麦光系统Ⅱ的影响[J]. 植物学报,1994,36(2):93-98.

[9] 许长成,李德全,琦 邹. 干旱条件下冬小麦不同叶龄叶绿素荧光及叶黄素循环组分的变化[J]. 植物生理学报,1999,25(1):29-37.

[10] 赵会杰,琦 邹,于振文. 叶绿素荧光分析技术及其在植物光合机理研究中的应用[J]. 河南农业大学学报,2000,34(3):248-251.

[11] 杨晓青,张岁岐,梁宗锁. 水分胁迫对不同抗旱类型冬小麦幼苗叶绿素荧光参数的影响[J]. 西北植物学报,2004,24(5):812-816.

[12] 孙年喜,宗学凤,王三根. 不同供氮水平对玉米光合特性的影响[J]. 西南农业大学学报:自然科学版,2005,27(2):389-392,396.

[13] Genty B,Briantais J,Baker N. The relationship between-the quantum yield of photosynthetic electron transport and quench2ing of chlorophyll fluorescence[J]. Biochim Biophys Acta,1989(990):87-92.

[14] 许大全,江 华,师生波. 冬季小麦叶片光合作用对温度响应方式的变化[J]. 植物生理学报,2000,26(1):67-74.

[15] 范燕萍,余让才,陈建勋,等. 氮素营养胁迫对匙叶天南星生长及光合特性的影响[J]. 园艺学报,2000,7(4):297-299.

[16] Jacob J,Lawlor D W. In vivo photosynthetic electron transport does not limit photosynthetic capacity in phos-phate_deficient sunflower and maize leaves[J]. Plant-Cell and Environment,1993(16):195-785.

[17] Fredeen A,Raab T K,Rao I. Effects of phosphorus nutri-tion on photosynthesis in *Glycine max*(L.) Merr[J]. Planta,1990(181):399-405.

[18] Li X,Ashihara H. Effects of inorganic phosphate on sug-ar catabolism by suspension-cultured Catharanthus ro-seus[J]. Phytochem,1990,29(2):497-500.

[19] Jacob J,Lawlor D W. Stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in phosphate deficient sunflower,maize and wheat plants[J]. Journal of Experimental Botany,1991(42):1003-1011.

[20] 邢 倩,谷艳芳,高志英,等. 氮_磷_钾营养对冬小麦光合作用及水分利用的影响[J]. 生态学杂志,2008,27(3):355-360.

[21] 陈爱珠,杨杰文. 钾素对甜玉米苗期光合特性的影响[J]. 中国农学通报,2010,26(9):230-233.

[22] 郑炳松,程晓建,蒋德安. 钾元素对植物光合速率、Rubisco 和 RCA 的影响[J]. 浙江林学院学报,2002,19(1):104-108.

[23] 梁银丽,康绍忠. 限量灌水和磷营养对冬小麦产量及水分利用的影响[J]. 土壤侵蚀与水土保持学报,1997,3(1):60-67.

[24] 梁银丽. 土壤水分和氮磷营养对小麦根苗生长及水分利用的作用[J]. 生态学报,1996(3):46-50.

© 1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net