

缺钼对旺长期烤烟光合色素和荧光 日变化及亚显微结构的影响

武 丽¹, 罗倩茜², 唐兴贵², 李章海³, 黄义德^{1*}

(1 安徽农业大学 农学院, 合肥 230036; 2 贵州黔南州烟草公司, 贵州都匀 558000; 3 中国科学技术大学 烟草与健康研究中心, 合肥 230051)

摘 要:以模式作物烟草(*Nicotiana tabacum*)为试材, 采用水培试验, 以营养液含钼 $0.20 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 作为对照(CK), $0 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 为缺钼处理(T), 研究缺钼对旺长期烟草光合色素、叶绿素荧光日变化和叶片细胞亚显微结构的影响, 以揭示钼对旺长期烟草光合作用影响及其作用机理。结果显示: (1) 缺钼处理烟叶的叶绿素和类胡萝卜素含量显著低于施钼烟叶。 (2) 缺钼烟叶的日净光合速率(P_n)下降早于对照, 而且回升较慢; 施钼烟叶的 P_n 呈典型双峰日变化。 (3) 施钼烟叶的最大光化学效率(F_v/F_m)比较稳定; 光合电子传递速率(ETR)和光合有效量子产量(Y)在14:00较低, 16:00 略有回升; 初始荧光(F_0)和非光化学猝灭系数(NPQ)在 12:00~14:00 略微增加, 18:00 恢复到 8:00 的水平。缺钼烟叶 F_v/F_m 在 12:00 明显降低, 16:00 后开始有所回升; 10:00 后, 其 ETR 和 Y 开始下降, F_0 和 NPQ 急剧增加, 16:00 后开始有所降低, 18:00 未恢复到 8:00 的水平。 (4) 缺钼烟叶细胞亚显微结构的基粒片层和基质片层膨胀变形、松散, 淀粉粒少而且发育差; 施钼烟叶片层结构排列整齐, 淀粉粒发育好。研究表明, 旺长期缺钼烟叶的光合色素含量降低, 细胞结构发育不良, 叶绿素荧光受强光和高温反应敏感, 净光合速率降低, 光合碳同化产物减少。

关键词: 烤烟; 缺钼; 旺长期; 光合日变化; 亚显微结构

中图分类号: Q945.78

文献标志码: A

Effect of Photosynthetic Pigments, Diurnal Changes of Fluorescence and Ultrastructure in Fast Growing Period of Flue-cured Tobacco to Molybdenum Deficiency

WU Li¹, LUO Qianqian², TANG Xinggui², LI Zhanghai³, HUANG Yide^{1*}

(1 College of Agronomy, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China; 2 Qiannan Tobacco Company, Duyun, Guizhou 558000, China; 3 Research Center of Tobacco and Health, University of Science and Technology of China, Hefei 230051, China)

Abstract: The effects on the photosynthetic pigments, the diurnal changes of chlorophyll fluorescence parameters and ultrastructure used by $0.20 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ as CK and $0 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ as molybdenum deficiency treatment were studied on flue-cured tobacco of fast growing period, which is one of the model crop materials. The results showed that: (1) The contents of chlorophyll and carotenoid in tobacco leaves under molybdenum deficiency were significantly lower than those under Mo-fertilized treatment. (2) The net photosynthetic rate(P_n) declined under molybdenum deficiency earlier than that under Mo-fertilized treatment in a day, and the P_n of tobacco in Mo-fertilized treatment was a typical bimodal daily variation. (3) Under mo-

收稿日期: 2014-01-09; 修改稿收到日期: 2014-04-09

基金项目: 安徽省教育厅高校重点基金(KJ2013Z085); 贵州省烟草公司重点科技项目(201105)

作者简介: 武 丽(1978—), 女, 讲师, 主要从事植物生理和营养研究。E-mail: wulisuc@163.com

* 通信作者: 黄义德, 教授, 主要从事作物栽培生理研究。E-mail: 1380551@163.com

lybdenum deficiency, the maximal photochemical efficiency (F_v/F_m) decreased significantly at 12:00 and increased slightly at 16:00. At 10:00, the electron transport rate (ETR) and the quantum yield (Y) began to decrease, but the initial fluorescence (F_0) and the non-photochemical quenching efficiency (NPQ) increased sharply, then they did not recover to the level at 8:00. In contrast, under Mo-fertilized treatment, the F_v/F_m was stable, ETR and Y reached the lowest point at 14:00 and then increase slightly at 16:00. F_0 and NPQ increased slower during 12:00–14:00, and recovered to the level at 8:00. (4) The grana layer of the ultra-structure of tobacco leaves under molybdenum deficiency expanded to deformation and loose. The amyloid number was less and grew worse. While the grana layer of the tobacco in Mo-fertilized treatment were arranged neatly, and the amyloid grew well. In summary, under molybdenum deficiency, the contents of the photosynthetic pigments of fast growing period tobacco decrease, ultrastructure grows worse, and the chlorophyll fluorescence parameters are sensitive to the bright-light and high-temperature, photosynthetic primary action is inhibited, so the P_n and photosynthetic carbon assimilation product decreased.

Key words: flue-cured tobacco; molybdenum deficiency; fast growing period; diurnal changes of fluorescence; ultrastructure

光合作用是植物正常生理活动的基础,是植株生长发育过程中重要的代谢过程。植株叶片光合色素、叶绿素荧光参数及其细胞结构的发育状况等均可从一定程度反映出植株的光合能力。光合色素含量影响着植株对光能的吸收、传递和利用程度。叶绿素荧光是光反应过程中激发态电子返回到基态过程中产生的光,逆境下荧光量增加^[1],因此被用来作为逆境条件下测定光合功能的快速、无损伤的探针^[2]。荧光参数的日变化则能反映植株在一天中适应光强、温度等外界环境的光合机构内部变化和生理调节能力^[3-4]。而叶片细胞机构是否正常或受损是判断植株光合能力变化的根本原因。钼素对植株的光合作用和生长发育有着重要作用,示踪元素研究表明,叶绿素减少的区位多发生在缺钼的同一脉间区内^[5]。目前,有关缺钼对作物影响的研究较少,且研究主要集中在钼营养对棉花^[6]、花生^[7]、小麦^[8]和大豆^[9]等非茄科作物的影响,关于缺钼对茄科作物的叶绿素、光合荧光日变化和细胞亚显微结构的研究报道较少。烟草属于喜光作物,是农业上重要的茄科模式研究材料,而旺长期是烟草对养分需求较为敏感的时期,因此,本文采用去离子水培养方法,以烟草 (*Nicotiana tabacum*) 为试材,研究缺钼对旺长期烤烟光合色素、荧光动力学参数日变化和细胞亚显微结构的影响,旨在从微观上深入解释钼对旺长期烟草光合作用的影响及其作用机理。

1 材料和方法

1.1 试验设计

于2013年5~7月在安徽农业大学实践基地大棚进行水培试验。每处理12株,3次重复。采用缺

钼(钼 0 mg · kg⁻¹ 营养液)和加钼(钼 0.20 mg · kg⁻¹ 正常营养液作为对照)2个处理。营养液配方参考 Hoagland 并略作调整,用分析纯试剂进行配制,每升培养液中含硫酸镁 0.168 g,磷酸二氢钾 0.414 g,硝酸钾 0.384 g,氯化钾 0.025 × 10⁻¹ g,硼酸 0.286 × 10⁻² g,硫酸锌 0.046 × 10⁻² g,硫酸铜 0.008 × 10⁻² g,氯化锰 0.008 × 10⁻² g,硝酸钙 0.463 g,硫酸铁 0.004 g。试验用水均采用去离子水。

供试材料为烟草属 (*Nicotiana tabacum*) 烤烟‘南江三号’。先用无水乙醇对不透明塑料盆和所用工具浸泡 24 h 进行消毒。选取生长一致的 5 叶 1 心小苗,以去离子水浸泡 8 h,按株距 30 cm 移栽至塑料盆中。先用缺钼和加钼处理的十分之一浓度营养液预培养 5 d,之后用二分之一和四分之一浓度营养液分别预培养 5 d,最后用缺钼和加钼正常浓度营养液进行培养。培养初期,营养液每 5 d 更换 1 次,15 d 后每天更换营养液,在培养 45 d 时进行取样测定。移栽同时取浸泡后烟苗进行钼素含量的测定,结果为 0.03 mg · kg⁻¹。

1.2 净光合速率和叶绿素测定

采用便携式光合测定系统 (LCpro⁺) 在晴天 8:00~18:00,每 2 h 对烟株倒二叶进行净光合速率 (P_n) 测定。期间同步记录环境气温 (T_a) 和光合有效辐射强度 (PAR)。取测定后的倒二叶进行叶绿素含量测定,参照《植物生理生化试验原理和技术》方法^[10]。

1.3 荧光动力学参数测定

采用便携式脉冲调制叶绿素荧光仪 (IMAGING-PAM, 2001),对烟株的倒二展开叶进行标记,每片叶上对称取 4 点进行测定。在晴天 8:00~

18:00每2 h测定1次。叶绿素荧光动力学参数由荧光成像系统在选定模式下自动计算生成。

1.4 细胞亚显微结构的电镜观察

选择完全展开倒二叶,沿主脉中部两侧,避开叶脉取叶肉1 mm×2 mm的小块,用2.5%戊二醛和1%锇酸双重固定。丙酮梯度脱水,环氧树脂包埋、聚合、切片、染色。Power-Tome-XL超薄切片机制成超薄切片,日立H-7650型透射电镜观察并拍照。

1.5 数据分析

数据为重复测定结果的平均值±标准差。采用Excel 2003进行处理和制图,SPSS 19.0软件对数据进行One-Way ANOVA显著性检验及描述性统计分析。

2 结果与分析

2.1 缺钼烟叶叶绿素荧光参数的日变化

2.1.1 环境因子日变化 植株的光合作用受外界环境变化的影响,其中以光合有效辐射和温度影响较大。由图1看出,8:00~18:00,光合有效辐射强度全天呈“单峰”曲线变化,12:00左右辐射最强。环境温度全天变化规律和光合有效辐射类似,总的也呈“单峰”曲线变化,但温度的峰值出现略滞后于有效辐射强度的峰值时间。

2.1.2 叶绿素荧光参数日变化 F_0 是经暗适应的PSⅡ反应中心全部开放时在测量光下的荧光强度,是一个与激发光强度和叶绿素有关的纯物理过程,一般来说 F_0 越大,对光能利用能量越低^[11]。如图2,A所示,在一天中,加钼和缺钼处理 F_0 日变化均表现为从8:00开始上升,14:00达到高峰,随后均呈下降变化。施钼烟叶 F_0 是一个较为平缓的低、高、低的变化曲线,在12:00和14:00略微提高,而后下降,18:00恢复到8:00的水平。但缺钼烟叶在

14:00后达到峰值,而后下降,在18:00还没达到8:00的水平,表明午间较强光照对缺钼烟草的PSⅡ反应中心可能造成破坏或可逆性失活。

F_v/F_m 反映了PSⅡ反应中心内原初光能转化效率或潜在最大光合效率^[12],一般, F_v/F_m 比较稳定,当植物受到胁迫时,会有明显变化。本试验中,由图2,B可以看出,施钼烟叶的 F_v/F_m 曲线在全天中均高于缺钼烟叶,且均较稳定在0.804~0.861,而缺钼烟叶的 F_v/F_m 在0.579~0.783,10:00前有所提高,之后降低持续到14:00,然后回升。说明,缺钼烟叶接受强光时,光合电子由反应中心向QA、QB和PQ库的传递受到影响,降低了原初光能转化效率,使光合色素分子捕获光能转化为不稳定化学能的效率降低。

ETR为光合色素分子吸收光能后,将光能转化为电能过程中,沿电子传递链向下传递的速率。从图2,C可看出,施钼烟叶在12:00达到峰值,然后降低,16:00后回升。而缺钼烟叶从10:00后就开始下降,12:00~14:00降低明显,16:00有所回升,但到18:00仍低于8:00的ETR水平。说明,缺钼烟叶的光合能力较弱,一天中光照较强时,光反应中心对电子的捕获速率减慢。

Y反映光照下实际光能捕获效率,可作为叶片光合电子传递速率快慢的相对指标。Y值高,说明有利于提高光能转化效率,为暗反应的光合碳同化积累更多所需能量,以促进碳同化的高效运转和有机物的积累^[13]。从图2,D看出,缺钼烟叶Y的变化曲线始终低于施钼烟叶,2个处理都是在10:00有降低,施钼烟叶降幅较小,14:00开始提高,而缺钼烟叶自12:00明显下降,一直维持到16:00左右,18:00有所回升,说明光合量子产量因不良外界环境而受到不同程度的抑制,缺钼烟叶在强光下的光合能力明显低于施钼烟叶。

NPQ反映PSⅡ反应中心非辐射能量耗散能力的大小,它表示天线色素吸收的光能不用于电子传递,而以热形式耗散掉的部分,是过剩光能(有害)耗散为热(无害)的有效探针^[14]。由图2,E可看出,在一天中,不同环境下烟叶的NPQ日变化总体均为单峰曲线,施钼烟叶的曲线较为平缓,且峰度不高,但缺钼烟叶的峰度明显。说明随一天中的光照和温度加强,缺钼烟叶光合效率低,10:00前和16:00后光强较弱,叶片能有效利用光能进行光合作用,但在中午时,缺钼烟叶把过剩的光能以热耗散方式来抵御自身伤害。而施钼烟叶能减少多余电子的产生,

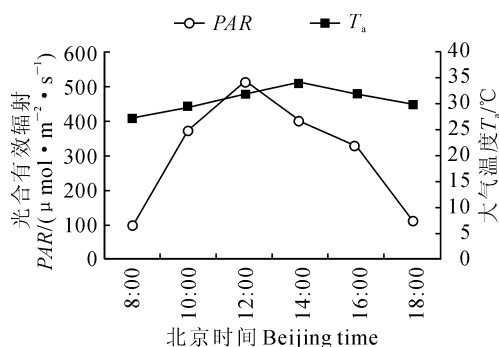


图1 大气温度(T_a)和光合有效辐射(PAR)日变化
Fig.1 Diurnal variation of air temperature and photosynthetic active radiation

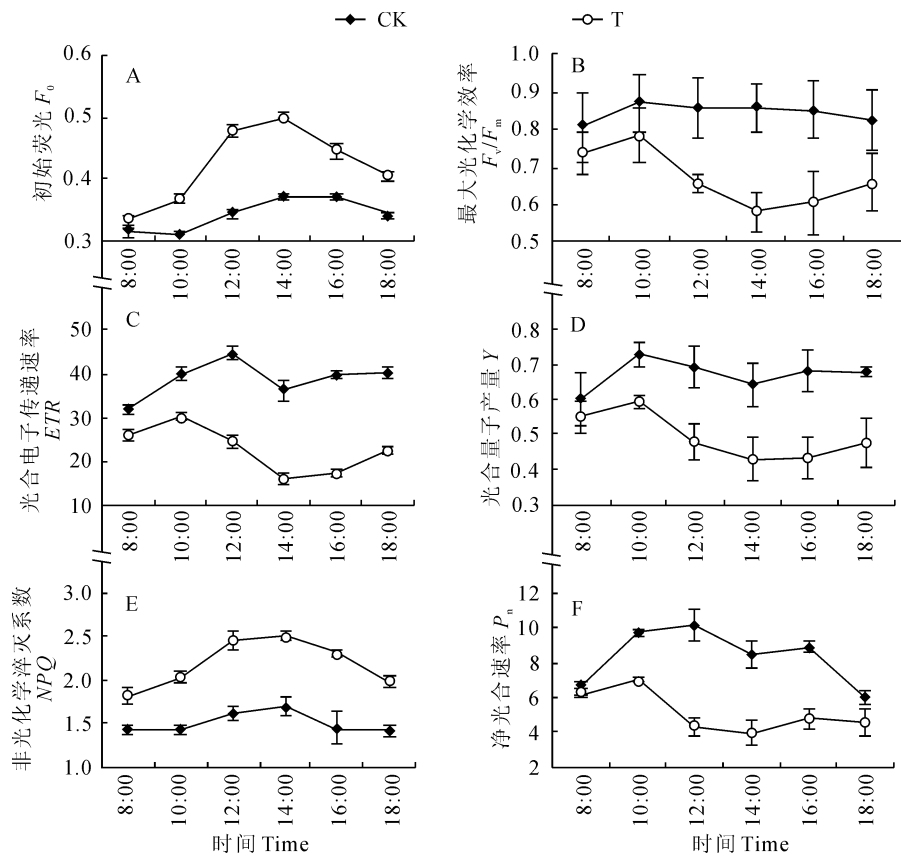


图 2 缺钼烟叶叶绿素荧光参数的日变化

CK. 加钼处理(营养液含钼 0.20 mg · kg⁻¹); T. 缺钼处理(正常营养液含钼 0 mg · kg⁻¹); 下同

Fig. 2 Diurnal variation of chlorophyll fluorescence parameter in tobacco under Mo deficiency

CK. Mo-fertilized treatment(0.20 mg · kg⁻¹); T. Mo-deficiency treatment(0 mg · kg⁻¹). The same as below

把较多的光能转化为化学能用于光合作用,以维持碳同化过程。

2.2 缺钼烟叶净光合速率的日变化

P_n 反映出光合能量转换为活泼化学能的多少,其值高,说明被固定的能量也越多。从图 2, F 看出,烟叶净光合速率在一天中随光强的变化呈现比较有规律的变化,和 ETR 的日变化规律类似。但施钼烟叶和缺钼烟叶在强光时(12:00)表现不同。施钼烟叶的 P_n 在 12:00 达到高峰,后有所降低,之后又出现先增后降的过程,但缺钼烟叶在 12:00 后出现较长时间的光合低谷,16:00 有所回升。说明,在较强光照下,施钼烟叶发生了光抑制,出现了短时“午休”现象,而缺钼烟叶出现较长时间的光合低谷,其对强光的应对能力远不如施钼烟叶。

2.3 缺钼烟叶光合参数指标的差异比较

光合色素是绿色叶片进行光合作用的基本条件。由表 1 看出,施钼烟叶的叶绿素含量比缺钼烟叶高出 55.09%,类胡萝卜素含量比缺钼烟叶高出 38.01%,且差异均达到显著水平,这对于烟株光能

表 1 缺钼对烟草叶片光合参数的影响

Table 1 Effects on the photosynthetic parameters of the leaf under Mo deficiency

指标 Index	处理 Treatment	
	CK	T
总叶绿素 Chl/(mg · g ⁻¹)	3.091±0.062a	1.993±0.162b
类胡萝卜素 Car/(mg · g ⁻¹)	0.512±0.043a	0.371±0.041b
光合参数 Photosynthetic parameters	P_n	8.343±0.113a
	F_0	5.126±0.009b
	F_v/F_m	0.342±0.008a
	NPQ	0.421±0.103a
	Y	1.502±0.547b
	ETR	0.670±0.008a
		38.759±4.264a
		22.830±4.193b
		0.845±0.211a
		0.670±0.197b

注:数值为平均值±标准差。* 邓肯氏新复极差测验,字母表示在 0.05 水平差异显著性。

Note: The values are averages±standard deviation. Values in columns followed by the same letter do not differ significantly at 0.05 by Duncan's multiple range test.

的吸收和传递有促进作用。将光合参数指标日平均结果进行分析,施钼烟叶的 P_n 、 Y 、 ETR 和 F_v/F_m 比缺钼烟叶均显著提高,而缺钼处理的 NPQ 显著

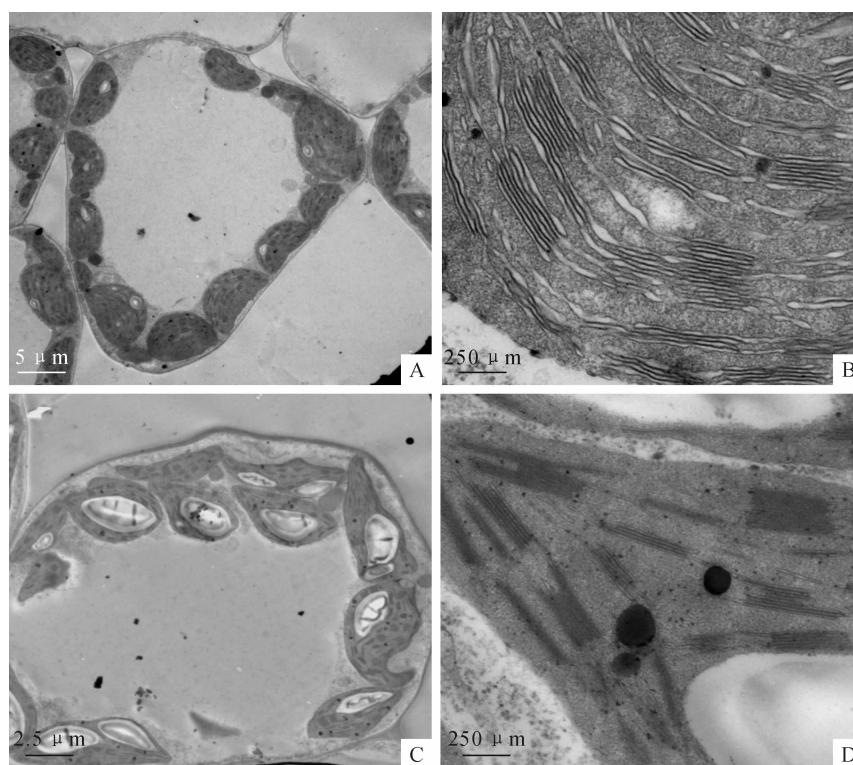


图3 缺钼烟叶的细胞亚显微结构

A. 缺钼烟叶叶绿体及淀粉粒;B. 缺钼烟叶基粒片层和基质片层;C. 施钼烟叶叶绿体和淀粉粒;D. 施钼烟叶基粒片层和基质片层

Fig. 3 Cell ultrastructure of tobacco leaves under Mo deficiency

A. The chloroplast and amyloid of tobacco under molybdenum deficiency; B. The grana layer of tobacco under molybdenum deficiency; C. The chloroplast and amyloid of tobacco in Mo-fertilized treatment; D. The grana layer of tobacco in Mo-fertilized treatment

高于施钼烟叶, F_0 高于施钼烟叶, 但差异不显著。

2.4 缺钼烟叶亚显微结构观察

通过电镜观察发现, 缺钼烟叶叶绿体中有少量淀粉粒, 整体发育较差(图3, A)。基粒片层和基质片层发育异常(图3, B), 基粒片层疏松变形, 并有明显膨胀, 排列不规则, 垛叠程度差; 基质片层断裂, 并发生弯曲。而施钼烟叶叶绿体内有适量发育良好的淀粉粒(图3, C), 基粒片层垛叠紧密、整齐规则, 基粒间明显有基质片层相连(图3, D), 排列方向保持与长轴平行, 内含物丰富, 说明缺钼破坏了叶片细胞结构, 光合能力下降, 光合产物的积累量也较低。

3 讨 论

光合色素是进行光合作用的功能色素, 其含量多少与光合速率有直接关系。影响光合色素含量的原因是多方面的, 无论是核基因或质体引起的色素突变, 还是光照、温度和营养状况等都会影响光合色素的合成或分解^[15]。本研究表明, 缺钼烟叶的叶绿素和类胡萝卜素含量显著低于施钼烟叶, 这与孙学

成等^[16]的研究结果一致。叶绿素含量的降低可能跟缺钼逆境阻碍了叶绿素的合成抑或加快了叶片中叶绿素的分解所致^[17]。同时, 作为硝酸还原酶的重要组分, 钼素直接影响着烟株氮代谢, 而氮素又是叶绿素的结构元素, 因此, 缺钼可能会间接影响烟草叶绿素合成。

叶绿素荧光参数反映光合机构内部的调节过程, 能真实、准确地了解 P_n 变化的微观信息。 F_0 的变化主要由非辐射热量耗散、PS II 反应中心的可逆失活和破坏所致^[13]。 F_v/F_m 反映最大光能转化效率, 在正常环境下, 该数值比较稳定^[18], 可用来作为研究光抑制程度的探针, F_v/F_m 降低表明植物受到了光抑制^[19-20]。本研究结果得出, 缺钼烟叶的 F_0 在 12:00 后上升明显, 同时伴随着 F_v/F_m 的下降, 而施钼烟叶 F_0 在中午时分略有提升, F_v/F_m 降幅也较小, 说明中午强光和高温下, 缺钼逆境使烟叶的 PS II 潜在反应中心受损严重, 减少了捕光色素蛋白复合体 LHC II 含量^[21], 抑制激发能量从 LHC II 向 PS II 的传递, 从而抑制了光合作用的原初反应, 这

与吴雪霞等^[22]在茄子幼苗遭受逆境后反应的研究结果是一致的。12:00, 缺钼烟叶的 NPQ 明显上升, 可能因为缺钼烟叶受到了强光伤害, 降低了 Cytb6/f 的合成速率, 限制烟叶对光能的利用程度, 当叶片吸收的光能超过其自身的利用光能时, 会以热耗散形式来消耗过剩光能^[23], 从而更好地进行光系统的自我保护。但这种保护并不是无限的, 当伤害超过一定程度, 光系统会出现不可逆的损伤, 从而影响烟叶发育。施钼烟叶的 NPQ 相对较低, 且相对于初始值, 中午时分的 NPQ 增幅并不明显, 说明在强光和高温下, 施钼烟叶对环境的适应能力较强, 以热耗散能量较低, 吸收的能量主要参与了光化学反应。缺钼烟叶在 12:00 NPQ 的急剧增加, 又伴随 F_v/F_m 的下降, 18:00 略有恢复但没有达到 8:00 的水平, 这可能说明烟叶在对强光进行自我防御的同时, 光合机构因缺钼逆境而受到不可恢复的损伤。 ETR 反映出光系统反应中心电子捕获效率的高低^[24]。一天中, 与缺钼烟叶相比, 施钼烟叶较高的 ETR 和较低的 NPQ , 也说明了其具有较强的光合传递效率, 热耗散低, 吸收的光能够最大程度地进行碳同化, 更多的转化为化学能供烟株利用。 Y 指标的变化是植物光抑制发生的最典型特征指标之一^[24]。本试验中, 缺钼烟叶 Y 在 16:00 后有回升但没有达到 8:00 的水平, 这也从另一方面证明了缺钼使其光合机构受到了一定程度的损伤。因此, 叶绿素荧光参数结果说明, 缺钼加重了烟株光合作用对白天高温、强光等环境条件的敏感程度。缺钼烟叶 ETR 、 Y 和 NPQ 等荧光参数的日变化表现, 可能跟较低的光合色素含量有关, 这与徐春丽等^[25]和程汉亭等^[26]在柑橘和小飞蓬等植物上的研究结果是一致的。另外, 各参数受光强影响严重的时间在 12:00~14:00, 说明在日间, 烟叶对逆境的光合响应有一段时间差。

光抑制是光合机构所吸收的光能超过光合作用

本身所能利用的能量而引起光合效率下降的现象。强光是引起光抑制的主要原因, 逆境胁迫会加剧光抑制, 即使在光照不太强的情况下, 也会因不良环境而产生光抑制现象^[27], 因此经常将其与叶绿素荧光参数结合起来进行研究光系统的损伤程度^[28]。本研究结果表明, 缺钼烟叶在 12:00 后 P_n 开始明显下降, 直到 16:00 略有提高, 但 18:00 仍没有达到 8:00 的水平, 说明强光和高温对缺钼烟草的光合机构造成损伤, 从而带来 P_n 的下降。而施钼烟叶 P_n 呈现“双峰”, 因光抑制发生了“午休”现象, 出现光合能力的暂时下降。说明钼提高了烟叶的光合能力, 在遭受强光时, 施钼烟叶发生了短时光抑制, 借此来应对不良外界环境。将 P_n 的下降和细胞亚显微结构的异常发育结合起来分析, 旺长期缺钼烟草叶绿体的基粒片层和基质片层明显发育异常, 结构松散、膨胀变形, 垛叠少, 淀粉粒少而且较小, 可能因为钼主要存在于叶绿体中^[5], 缺钼造成组织细胞发育不良, 烟株所积累的光合产物减少或因其被降解利用所致。而施钼烟株中垛叠整齐的基粒片层意味着其捕获光能的效率更高, 发育良好的淀粉粒也能给旺长期的烟叶提供较多能量物质。因此, 亚显微结构的异常发育也从细胞方面解释了缺钼使旺长期烟叶的荧光参数和 P_n 日变化发生差异的可能原因与机理。

烟草作为一种喜光热带作物, 正常钼素营养供给的烟株对光照和温度有较强的适应性。烟株光合作用对缺钼逆境的响应是多方面的, 随着一天中光强和温度的变化, 缺钼使烟叶对强光和高温逆境的敏感程度加重, 引发细胞机构受损, 叶片光合色素含量降低, PSII 放氧复合体受到破坏, 原初光能转化效率和潜在活性下降, 用于电子传递的能量降低, 碳同化所需能量减少, 从而造成烟叶净光合速率的降低。因此, 适当的钼素营养可以作为烟草提高旺长期光合能力的有效措施之一。

参考文献:

- [1] HAN CH L(韩春丽), SUN ZH H(孙中海), WANG Y(王艳), *et al.* Effects of different light intensity on the PSII functions and absorbed light allocation in Newhall navel orange leaves[J]. *Journal of Fruit Science* (果树学报), 2008, **25**(1): 40–44 (in Chinese).
- [2] KALAJI M H, BOSA K, KOSCIELNIAK J, *et al.* Chlorophyll a fluorescence-A useful tool for the early detection of temperature stress in spring barley (*Hordeum vulgare* L.) [J]. *OMICS*, 2011, **15**(12): 925–934.
- [3] AO J CH(敖金成), SU W H(苏文华), ZHANG G F(张光飞), *et al.* Diurnal changes of chlorophyll fluorescence parameters of *Polystichum tsus-simense* (Hook) J. Sm. under different light intensities [J]. *Journal of Nanjing Forestry University* (Nat. Sci. Edi.) (南京林业大学学报·自然科学版), 2011, **35**(1): 135–138 (in Chinese).
- [4] ZHONG P F(钟培芳), LI Y(李毅), SU SH P(苏世平). Diurnal change in chlorophyll fluorescence parameters of desert plant Reau-

- muria soongorica and its relationship with environmental factors[J]. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), 2010, **30**(3): 539—545 (in Chinese).
- [5] 陆景陵. 植物营养学(上册)[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2010: 100—107.
- [6] LIU W Y(柳维扬), YAN Q W(晏启文), WANG J Q(王家强), *et al.* Effect of molybdenum on nutrient chlorophyll content and photosynthetic physiological characteristics of cotton[J]. *Xinjiang Agricultural Sciences* (新疆农业科学), 2011, **48**(7): 1 235—1 239 (in Chinese).
- [7] DU Y Q(杜应琼), LIAO X R(廖新荣), HE J H(何江华), *et al.* Effects of boron and molybdenum on growth and yield of peanut[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science* (植物营养与肥料学报), 2002, **8**(2): 229—233 (in Chinese).
- [8] YU M(喻 敏), HU CH X(胡承孝), WANG Y H(王运华), *et al.* Effect of Mo deficiency on the content of chlorophyll and the ultrastructure of chloroplast in winter wheat cultivars[J]. *Journal of Huazhong Agricultural University* (华中农业大学学报), 2005, **24**(5): 465—469 (in Chinese).
- [9] LIU P(刘 鹏), YANG Y A(杨玉爱). Effect of molybdenum and boron on photosynthetic efficiency of soybean[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science* (植物营养与肥料学报), 2003, **9**(4): 456—461 (in Chinese).
- [10] 王学奎. 植物生理生化试验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 134—136.
- [11] LIAO F Y(廖飞勇), HE P(何 平). Effect of SO₂ treatment on the photosynthetic energy transfer efficiency of Dong Tong leaf[J]. *Guangxi Plant* (广西植物), 2004, **24**(1): 86—90 (in Chinese).
- [12] WANG Q J(王秋姣), LIAO F Y(廖飞勇), TANG H(唐 红). The effect of water stress on the photosynthesis and fluorescence parameters of *Trachelospermum jasminoides*[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin* (中国农学通报), 2012, **28**(19): 215—219 (in Chinese).
- [13] XU D C(徐德聪), LÜ F D(吕芳德), LIU X Y(刘小阳), *et al.* Studies on the diurnal variation of chlorophyll fluorescence parameters of different pecan varieties[J]. *Acta Laser Biology Sinica* (激光生物学报), 2007, **116**(3): 259—265 (in Chinese).
- [14] YE G R(叶国锐), ZHONG X M(钟新民), LI B Y(李必元), *et al.* Effect of low temperature stress on diurnal changes of chlorophyll fluorescence in seedling of Chinese cabbage[J]. *Northern Horticulture* (北方园艺), 2010, (11): 16—21 (in Chinese).
- [15] GOPAL K, PATTANAYAK G K, BISWAL A K, *et al.* Light-dependent regulation of chlorophyll b biosynthesis in chlorophyllide a oxygenase overexpressing tobacco plants[J]. *Biochemistry and Biophysical Research Community*, 2005, **326**(2): 466—471.
- [16] SUN X CH(孙学成), HU CH X(胡承孝), TAN Q L(谭启玲), *et al.* Effects of molybdenum on photosynthetic characteristics in winter wheat under low temperature stress[J]. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2006, **32**(9): 1 418—1 422 (in Chinese).
- [17] 蔡永萍. 植物生理学[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2007: 66—73.
- [18] BJORKMAN O, DEMMING B. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins[J]. *Planta*, 1987, (170): 489—504.
- [19] DEMMIG A B, BJORKMAN O. Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photo yield of O₂ evolution in leaves of higher plants[J]. *Planta*, 1987, 171: 171—184.
- [20] ZHANG G W(张国伟), ZHANG L(张 雷), TANG M X(唐明星). Diurnal variation of gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters of cotton functional leaves under effects of soil salinity[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2011, **22**(7): 1 771—1 781 (in Chinese).
- [21] WEI ZH Q(韦振泉), LIN H H(林宏辉), HE J X(何军贤), *et al.* Effect of water stress on the light-harvesting complexes in wheat leaves[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2000, **20**(4): 555—560 (in Chinese).
- [22] WU X X(吴雪霞), CHEN J L(陈建林), ZHA D SH(查丁石), *et al.* Effects of low temperature stress on chlorophyll fluorescence characteristics and excitation energy dissipation in eggplant seedling leaves[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science* (植物营养与肥料学报), 2009, **15**(1): 164—169 (in Chinese).
- [23] FENG ZH L(冯志立), FENG Y L(冯玉龙), CAO K F(曹坤芳). Effects of light intensity on photoinhibition of photosynthesis and thermal dissipation in *Amomum villosum* Lour[J]. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2002, **26**(1): 77—82 (in Chinese).
- [24] CAI Y P(蔡永萍), LI L(李 玲), LI H SH(李合生), *et al.* Daily change of photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Dendrobium huoshanense*[J]. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), 2004, **31**(6): 778—783 (in Chinese).
- [25] XU CH L(徐春丽), XIAO J X(肖家欣), QI X X(齐笑笑), *et al.* Effect of Zn stress on photosynthetic characteristic and their correlation of the two varieties of citrus[J]. *Journal of Biology* (生物学杂志), 2010, **27**(6): 42—46 (in Chinese).
- [26] CHENG H T(程汉亭), LI X X(李晓霞), FAN ZH W(范志伟), *et al.* Diurnal change of chlorophyll fluorescence of *Conyza canadensis* and *Eupatorium catarium* at high temperature and illumination stress[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops* (热带作物学报), 2012, **33**(2): 260—266 (in Chinese).
- [27] QUIST G, CHOW W, ANDERSON J M. Photoinhibition of photosynthesis represents a mechanism for the long-term regulation of photosystem II[J]. *Planta*, 1992, **186**(6): 450—460.
- [28] GEIGER D R, SERVAITES J C. Diurnal regulation of photosynthetic carbon metabolism in C₃ plants[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1994, **45**(3): 235—256.