

低磷和高照度光下两种不同磷效率玉米幼苗的几种光合参数变化

陶佩琳, 连丽君, 张可炜*

山东大学生命科学学院, 济南 250100

摘要: 以完全培养液(HP, $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}\ \text{KH}_2\text{PO}_4$)培养 15 d 的玉米自交系 KH5 (磷高效)和 SD502 (磷低效)幼苗转入低磷(LP, $5\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}\ \text{KH}_2\text{PO}_4$)条件下培养 20 d 后, 检测叶中几种与光合作用有关参数的结果表明, 低磷下两自交系玉米叶中无机磷含量、植株生物量和叶片的净光合速率(P_n)均下降, KH5 的降幅小于 SD502。两自交系玉米叶片以高照度光($1\ 600\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)照射 1 h 后, 叶片的 PSII 实际光化学效率(Φ_{PSII})、PSII 最大光化学效率(F_v/F_m)和表观光合电子传递速率(ETR)均下降, 而初始荧光(F_0)、非光化学猝灭(NPQ)和天线热耗散(HDR)均升高。在强光胁迫过程中, 玉米幼苗叶片发生光抑制, 自交系 SD502 在低磷下的光抑制比 KH5 严重。

关键词: 玉米; 耐低磷; 光合作用; 叶绿素荧光; 光抑制

Changes in Some Photosynthetic Parameters of Maize Inbred Lines under Strong Light and Low Phosphorus Level

TAO Pei-Lin, LIAN Li-Jun, ZHANG Ke-Wei*

School of Life Science, Shandong University, Jinan 250100, China

Abstract: Maize inbred lines KH5 (Pi efficient) and SD502 (Pi inefficient) were grown in high phosphate (HP, $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}\ \text{KH}_2\text{PO}_4$) nutrient solution for 15 d, then half of seedlings continued to grow in HP condition and the other were cultured in low phosphate (LP, $5\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}\ \text{KH}_2\text{PO}_4$) nutrient solution for 20 d. Several photosynthetic parameters of the two hydroponic maize inbred lines were measured at seedling stage under two different phosphate levels. The results indicated that low-phosphorus stress decreased the content of inorganic phosphorus in leaves of two maize inbred lines, biomass of maize seedlings and net photosynthetic rate (P_n). The extent of decline of KH5 was less than that of SD502. When leaves of two maize inbred lines were luminated with strong light ($1\ 600\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) for 1 h, actual PSII efficiency (Φ_{PSII}), the maximum PSII efficiency (F_v/F_m) and the apparent photosynthetic electron transport rate (ETR) declined while initial of yield (F_0), non-photochemical quenching coefficient (NPQ) and hot dissipation of antenna (HDR) increased. During strong light stress, photoinhibition occurred in leaves of maize seedlings; and it was more significant in SD502 than in KH5.

Key words: maize (*Zea mays*); low-phosphorus tolerance; photosynthesis; chlorophyll fluorescence; photoinhibition

磷在光合同化力形成和 Calvin 循环中的作用是不言而喻的。Starck 等(2000)报道, 磷饥饿下番茄(*Lycopersicon esculentum* Miller)的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和 PSII 最大光化学效率(F_v/F_m)下降, 供磷可以恢复光合作用和气孔导度, F_v/F_m 也有轻微提高。陈屏昭等(2003)也报道, 温州蜜柑(*Citrus unshiu* Marcov.)经不同程度磷胁迫处理后, 其净光合速率(P_n)、光呼吸速率(P_r)、表观量子效率(apparent quantum efficiency, AQY)、羧化效率(carboxylation efficiency, CE)、最大荧光(F_m)、光化学效率(F_v/F_m)、表观光合电子传递速率(electron transport rate, ETR)均下降, 但光呼吸/光合比(P_r/P_n)和初始荧光(F_0)升高。低磷条件

下温州蜜柑叶片中无机磷含量、Rubisco 活性、RuBP 再生速率、AQY、 F_v/F_m 、ETR 均下降, 光系统 II 反应中心可逆失活, 但叶中叶绿素含量受到的影响不显著(郭延平等 2002)。Hernández 等(2007)的研究表明, 缺磷菜豆(*Phaseolus vulgaris* L.)叶片的最大净光合速率是磷供应充足下的 60%, 这与他们测得的叶片中磷含量下降, 影响 Rubisco 和果糖-1,5-二磷酸的再生, 进而光合作用

收稿 2008-02-18 修定 2008-05-06

资助 山东省自然科学基金(Y2004D04)和国家“863”计划(2001AA241051、2006AA10A107)。

* 通讯作者(E-mail: Zhangkw@sdu.edu.cn; Tel: 0531-88364815)。

受抑程度加大的结果相一致。Jacob 和 Lawlor (1991)认为低磷导致光合速率下降是由于磷素不足影响了代谢过程, 气孔导度的下降不是主要原因。低磷还影响同化力的形成、Calvin 循环中酶的活性、RuBP的再生以及同化物的运输(于海秋等 2005)。可见, 低磷胁迫对作物生长发育和光合作用是有影响的, 所以研究低磷对作物光合作用的影响很有意义。本文以 2 个磷效率不同的玉米自交系为材料, 测定了不同供磷水平下两者叶片的叶绿素荧光和光合参数, 比较低磷胁迫下不同磷效率玉米在光能转化和利用上的差异, 为进一步探讨耐低磷玉米自交系的耐低磷机制建立基础。

材料与方法

材料为玉米(*Zea mays* L.)自交系 KH5 和 SD502。前者为磷高效玉米(李绍长等 2004), 由山东省种子站提供。后者是我们实验室通过以下途径获得的: 采用细胞工程技术得到不同低磷耐受性植株(张可炜等 2000), 子一代经过砂培和多代自交筛选获得磷低效自交系 SD502。

选取大小均一的玉米种子, 以 70% 的酒精和 0.1% 的升汞灭菌, 用无菌水冲洗干净后放在人工气候箱中(28)育苗。种子萌发至胚根突破种皮大约 1.5 cm 时以培养液培养。基础营养液组成含(Li 等 2007): 2 mmol·L⁻¹ Ca(NO₃)₂·4H₂O、1.25 mmol·L⁻¹ NH₄NO₃、0.1 mmol·L⁻¹ KCl、0.65 mmol·L⁻¹ K₂SO₄、0.65 mmol·L⁻¹ MgSO₄、10.0 mmol·L⁻¹ H₃BO₃、0.5 mmol·L⁻¹ (NH₄)₆Mo₇O₂₄、1.0 mmol·L⁻¹ MnSO₄、0.1 mmol·L⁻¹ CuSO₄·5H₂O、1.0 mmol·L⁻¹ ZnSO₄·7H₂O、0.1 mmol·L⁻¹ Fe-EDTA。设 2 个磷水平: 低磷(LP, 5 μmol·L⁻¹ KH₂PO₄)与高磷(HP, 1 000 μmol·L⁻¹ KH₂PO₄)。LP 的营养液以 KCl 补足 K⁺ 的浓度, 即与 HP 营养液中的 K⁺ 浓度相同。营养液的起始 pH 值为 6.0±0.1, 每 3 d 更换一次营养液。玉米生长条件: 温度 25 /18 (昼/夜), 光照强度(PFD) 800 μmol·m⁻²·s⁻¹, 光照时间为 13.5 h·d⁻¹。每处理重复 6 次, 每盆 2 株苗。植株在完全培养液中培养 15 d 后分组培养(LP 组和 HP 组), 分组培养 20 d 后开始取材测定相关指标。

取生长 35 d 的玉米植株, 冲洗干净, 根和地上部分别置于 80 烘箱中烘干至恒重后, 测定植株生物量。叶中无机磷含量测定按 Arthur

(1989)文中的方法。全磷含量测定用 H₂SO₄-H₂O₂ 消煮后, 以钼锑抗比色法测定(鲍士旦 2002)。叶中叶绿素的提取和测定参考 Arnon (1949)的方法。

P_n-PFD 响应曲线用 GFS-3000 便携式光合仪(Walz, Effeltrich, Germany)测定。采用可调式光源在叶室温度为 25 下按光照强度值 2 000、1 800、1 600、1 400、1 200、1 000、800、600、400、200、100、50、0 μmol·m⁻²·s⁻¹ 的顺序作 P_n-PFD 响应曲线, 用玉米第 3 全展开的叶片, 测定位置与测定叶绿素荧光参数和无机磷的位置一致。同时记录在光照强度为 1 600、1 400、1 200、1 000 μmol·m⁻²·s⁻¹ 时叶片的气孔导度(G_s, 单位 mmol·m⁻²·s⁻¹)、细胞间隙 CO₂ 浓度(C_i, 单位 μmol·m⁻²·s⁻¹)和大气 CO₂ 浓度(C_o, 单位 μmol·m⁻²·s⁻¹), 并计算气孔限制值(L_s=1-C_i/C_o)。

将植株置于光下, 叶片平展于人工气候室中(25)在 1 600 μmol·m⁻²·s⁻¹ 光照强度下照射 1 h。测定叶片净光合速率的同一位置上用便携式调制叶绿素荧光仪 PAM-2100 (Walz, Effeltrich, Germany)测定荧光参数。PSII 最大光化学效率 F_v/F_m=(F_m-F_o)/F_m, 式中, F_m 为最大荧光, F_v 为可变荧光, F_o 为初始荧光(Genty 等 1989)。用于电子传递的光能占叶片所吸收光能的比例, 即 PSII 实际光化学效率按 $\text{PSII}=(F_m'-F_s)/F_m'$ 计算, 式中, F_m' 为光适应条件下的最大荧光, F_s 为稳态荧光。通过 PSII 的电子传递速率 ETR= $\text{PSII} \times \text{PFD} \times 0.5 \times 0.84$, 式中, PFD 为光量子通量密度。非光化学猝灭 NPQ=(F_m-F_m')/F_v; 天线热耗散 HDR=(1-F_v'/F_m')×PFD×0.5×0.84, 式中, F_v' 为光适应条件下的可变荧光(Demmig-Adams 和 Adama 1992)。在进行高强度光处理之前, 将植株置于暗处 30 min 以上以获得其完全暗适应后的 F_v/F_m 值; 强光处理过程中的 F_v/F_m 值, 在暗适应 5 min 后测定。测定条件为: 作用光强度为 800 μmol·m⁻²·s⁻¹, 与培养材料时的光强度一致, 饱和光强度为 12 000 μmol·m⁻²·s⁻¹, 环境温度为(25±1) 。数据用 SPSS 11.5 软件统计分析, 用 SigmaPlot 9.0 软件绘图。

结果与讨论

1 低磷水平下玉米幼苗生物量、叶中叶绿素和磷含量的变化

磷水平影响自交系 KH5 和 SD502 干物质的积

累,低磷下KH5和SD502苗期生物量均有不同程度的降低。在同一水平磷的条件下KH5的干物质积累量显著高于SD502,表明KH5更能有效利用环境中的磷素。玉米苗期的相对生物量可衡量植株对磷的敏感程度。KH5的相对生物量稍高于SD502,说明其对磷营养的敏感性比SD502稍低。磷水平又影响玉米植株中磷含量。低磷下KH5和SD502植株的磷含量和叶片的无机磷含量下降,与各自的高磷处理相比达到显著水平($P < 0.05$)。相同水平磷下,KH5的植株含磷量和叶

中无机磷含量显著高于SD502,表明KH5可能有较强的从环境中获取磷的能力(表1)。低磷下KH5和SD502的叶绿素a、b及总的叶绿素含量与高磷处理下相比均有不同程度的升高。低磷胁迫下自交系SD502的叶绿素含量高于KH5,这也与低磷胁迫下生长到35日时SD502底部叶片边缘呈紫红色,其它叶片呈暗绿色的现象相一致。

2 低磷水平下玉米叶片的净光合速率变化

与高磷相比,低磷下玉米叶片的净光合速率(P_n)和光饱和点显著下降(图1)。在 $340 \mu\text{mol} (\text{CO}_2)$

表1 低磷对玉米幼苗的生物量、叶绿素含量以及叶中无机磷和植株磷含量的影响

Table 1 Effects of low phosphorus on biomass, chlorophyll contents, inorganic phosphorus contents in leaves and phosphorus contents in plant of maize seedlings

自交系	处理	生物量		叶绿素含量/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW)			植株中磷含量/ $\text{mg}\cdot\text{分株}^{-1}$	叶片无机磷含量/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (DW)
		植株生物量/ g (DW)	相对生物量/%	叶绿素a	叶绿素b	总叶绿素		
KH5	低磷	1.93 ± 0.04^c	78.78	1.70 ± 0.15^b	0.57 ± 0.04^b	2.27 ± 0.20^b	17.24 ± 2.15^c	$0.27 \pm 2.35 \times 10^{-2c}$
	高磷	2.45 ± 0.12^a	100.00	1.27 ± 0.07^d	0.44 ± 0.05^c	1.71 ± 0.19^c	51.46 ± 3.21^a	$0.46 \pm 2.98 \times 10^{-2a}$
SD502	低磷	1.14 ± 0.02^d	50.67	1.91 ± 0.23^a	0.67 ± 0.11^a	2.58 ± 0.44^a	10.86 ± 1.83^d	$0.14 \pm 2.69 \times 10^{-2d}$
	高磷	2.25 ± 0.01^b	100.00	1.47 ± 0.08^c	0.53 ± 0.06^b	2.20 ± 0.26^b	36.38 ± 2.63^b	$0.32 \pm 2.66 \times 10^{-2b}$

植株生物量为2株之和,为3次重复的平均值。同一处理中不同的小写字母表示差异达到5%显著水平。

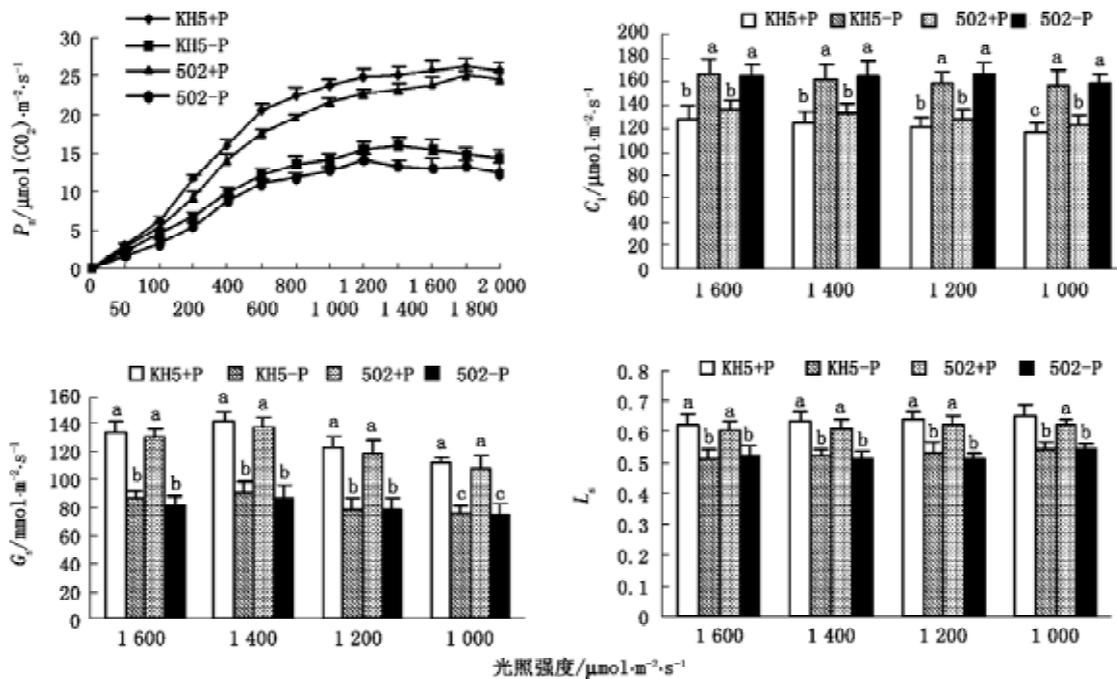


图1 不同光强对不同磷水平下生长的玉米叶片 P_n 、 C_i 、 G_s 和 L_s 的影响

Fig.1 Effects of different light intensities on P_n 、 C_i 、 G_s 、 L_s in leaves of maize at different phosphorus levels 数据为平均 \pm SD, $n = 5$ 。下图同此。

mol^{-1} 和低磷条件下, KH5和SD502的光饱和点和最大净光合速率分别为 $1\,400\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、 $16.03\ \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\ \text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $1\,200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、 $14.12\ \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。同一处理下 KH5 的光合速率大于 SD502, 与 KH5 有较大干物质积累量的结果(表1)一致。低磷处理使 KH5 和 SD502 叶片的气孔导度(G_s)降低, 细胞间隙 CO_2 浓度(C_i)增加, 气孔限制值(L_s)降低(图1)。在同等处理条件下, KH5 和 SD502 叶片的 G_s 、 C_i 、 L_s 差异均不显著。根据 Farquhar 和 Sharkey (1982) 提出的气孔限制值分析的观点, 低磷下 KH5 和 SD502 叶片净光合速率的降低可能是非气孔因素。推测原因可能是在磷胁迫下, 参与光合碳同化的酶类活性受到抑制, 进而影响叶片的净光合速率。因为磷的缺乏不仅会通过 ATP 供应不足来影响磷酸甘油酸(PGA)的还原和 RuBP 的再生, 使光合作用减慢, 而且会通过 PGA 的积累导致叶绿体间质 pH 降低。低 pH 会使 Rubisco 和磷酸核酮糖激酶等多种参与光合卡尔文循环的酶活性降低, 从而降低叶片的光合速率(Sharkey 等 1986)。低磷条件下 KH5 叶片的无机磷含量显著高于 SD502 (表1), 这可能是 KH5 净光合速率速度受到较小影响的原因之一。

3 低磷水平下玉米叶片的PSII光化学效率(F_v/F_m)变化

低磷下 KH5 和 SD502 的第3全展叶片用强光处理 1 h 后, 其叶片的 PSII 最大光化学效率(F_v/F_m)大幅度下降, 处理结束时, KH5 和 SD502 的 F_v/F_m 值分别为 0.527 和 0.478 (图2)。这说明玉米 KH5 和 SD502 叶片发生了较为严重的光抑制。在光抑制条件(1 h)下, KH5 的 PSII 光化学效率(F_v/F_m)下降 27.78%, 而 SD502 下降 41.78%。KH5 和 SD502 的初始荧光(F_0)在整个处理过程中是上升的, 高

照度光处理 1 h 后, KH5 的 F_0 升高 15.37%, 而 SD502 升高 18.51%。一般认为, F_0 升高与 PSII 反应中心的 D1 蛋白质的失活或降解有关(Krause 和 Weis 1991; Yamane 等 1997), 这表明 PSII 反应中心的可逆失活很可能是玉米叶片的一种有效光保护机制(Xu 和 Wu 1996)。 F_v/F_m 下降, F_0 上升, 是植物发生光抑制的可靠指标(杨广东等 2002)。低磷下 SD502 的 F_v/F_m 下降幅度和 F_0 上升幅度均高于 KH5, 表明 SD502 受光抑制的程度比 KH5 重, KH5 对高光照光的适应能力优于 SD502。KH5 在低磷环境中获取磷的能力强可能是其发生光抑制较 SD502 为轻的原因。

4 低磷水平下玉米叶片 PSII 实际光化学效率(PSII)和 ETR 的变化

随着高光照度光处理时间的延长, 用于电子传递的能量占 PSII 所吸收光能的比例 PSII 逐渐下降, 通过 PSII 反应中心的表现光合电子传递速率(ETR)也明显降低, 表明光抑制程度加重(图3)。

PSII 越高, 意味着 PSII 光化学反应所利用的光能就越多, 同时表明过剩的光能越少, 因此光抑制程度越小。在低磷条件下, KH5 的 PSII 和 ETR 均高于 SD502, 高光照度光处理 1 h 后, KH5 和 SD502 的 PSII 分别下降 19.19% 和 45.39%; ETR 分别下降 43.41% 和 64.27%。表明低磷下 KH5 的光能转换和电子传递效率高于 SD502, 且受低磷的影响较小。低磷条件下 SD502 的 PSII 和 ETR 均比 KH5 低, 在高光照度光下 SD502 发生的光抑制程度更大, 这种差异可能是它们耐低磷的能力不同所造成的。

5 低磷水平下玉米叶片能量耗散的变化

高光照度光下, 玉米叶片的非光化学猝灭(NPQ)明显增加, 在低磷条件下, KH5 和 SD502

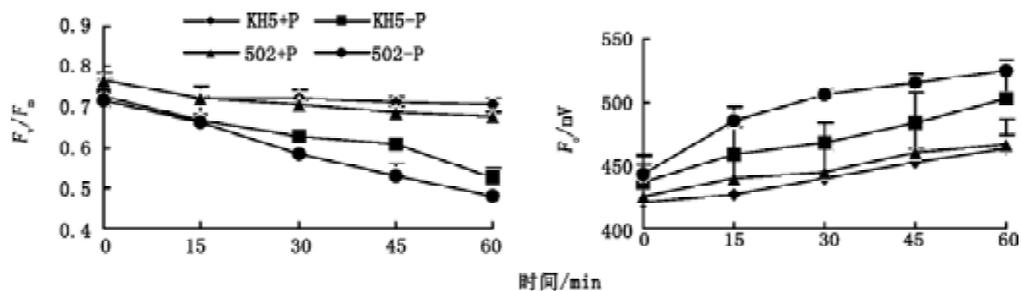


图2 高光照度光对不同磷水平下生长的玉米叶片 F_v/F_m 和 F_0 的影响

Fig.2 Effects of strong light on F_v/F_m and F_0 in leaves of maizes at different phosphorus levels

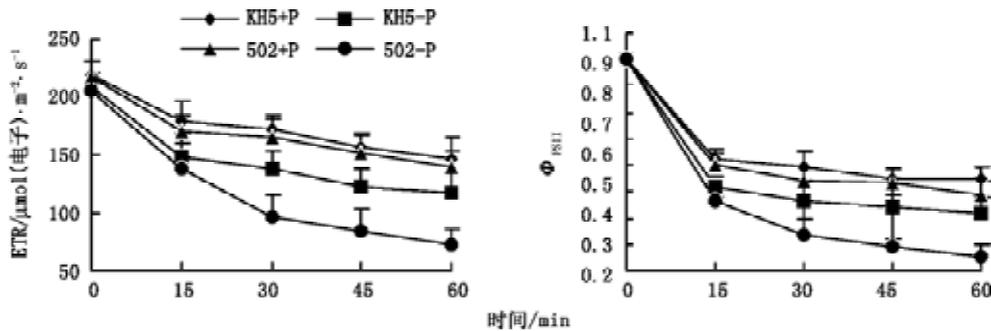
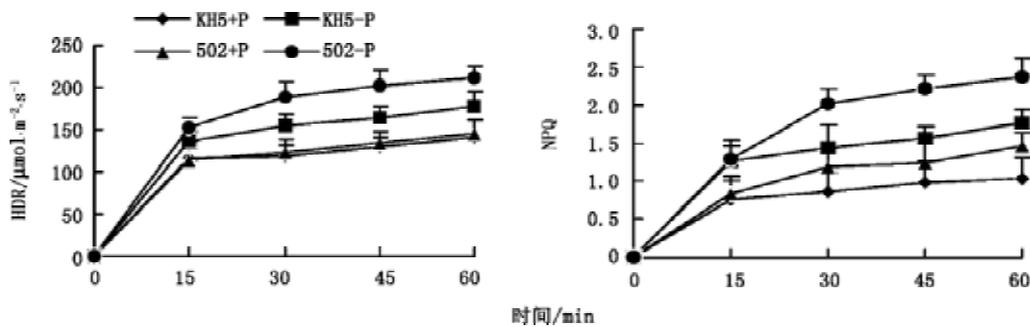
图3 高照度光对不同磷水平下生长的玉米叶片 Φ_{PSII} 和 ETR 的影响Fig.3 Effects of strong light on Φ_{PSII} and ETR in leaves of maizes at different phosphorus levels

图4 高照度光对不同磷水平下生长的玉米叶片能量耗散的影响

Fig.4 Effects of strong light on energy dissipation in leaves of maize at different phosphorus levels

的 NPQ 由处理前的 0 上升到处理结束时的 1.5 和 2.5 左右, 表明玉米叶片通过热耗散途径消耗过剩光能的作用是加强的。天线热耗散(HDR)也大幅度增加, KH5 和 SD502 在低磷下分别由 0 上升到 $150 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $250 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。这表明高照度光照射过程中 NPQ 和 HDR 都起到有效耗散过剩能量的作用, 因而通过非辐射能量耗散途径散失过剩激发能的作用加强。在高照度光条件下, NPQ 的热耗散作用是保证植物光合器官降低受光抑制程度和免受光氧化破坏的有效途径。低磷条件下, 自交系 SD502 叶片耗散的过剩能量较自交系 KH5 高, 因而用于光化学反应的份额减少, 用于光合作用的能量低于 KH5, 这与 KH5 叶片的净光合速率高于 SD502 的结果相一致。

综上所述可以得出以下结论:(1)磷缺乏导致玉米叶片光合速率和光饱和点下降。(2)缺磷的玉米叶片最大光化学效率(F_v/F_m)下降, F_o 增加, 揭示 PSII 反应中心发生可逆(或/和不可逆)的破坏, 高照度光下缺磷玉米叶片发生较严重的光抑制。(3)缺磷玉米叶片的 Φ_{PSII} 和通过 PSII 反应中心的表

观光合电子传递速率(ETR)均明显下降, 因而导致光抑制的程度加重。(4)缺磷的玉米叶片非光化学猝灭(NPQ)和天线热耗散(HDR)均大幅度增加, 高照度光下 NPQ 和 HDR 均起有效耗散过剩能量的作用, 因而通过非辐射能量耗散途径散失过剩激发能的作用加强。(5) KH5 和 SD502 叶片净光合速率降低的原因可能是非气孔因素。低磷对玉米自交系 KH5 和 SD502 幼苗叶片光合参数影响的差异可能与二者叶片中无机磷含量的不同有关。

参考文献

- 鲍士旦(2002). 土壤农化分析. 北京: 中国农业出版社, 270
- 陈屏昭, 陈顺方, 刘忠荣, 周云, 樊钦平(2003). 低磷胁迫对温州蜜柑叶片光合作用的影响. 云南农业大学学报, 18 (2): 158~162
- 郭延平, 陈屏昭, 张良诚, 张上隆(2002). 不同供磷水平对温州蜜柑叶片光合作用的影响. 植物营养与肥料学报, 8 (2): 186~191
- 李绍长, 胡昌浩, 龚江, 董树亭, 董志新(2004). 低磷胁迫对磷不同利用效率玉米叶绿素荧光参数的影响. 作物学报, 30 (4): 365~370
- 杨广东, 朱祝军, 计玉妹(2002). 不同光强和缺镁胁迫对黄瓜叶

- 片叶绿素荧光特性和活性氧产生的影响. 植物营养与肥料学报, 8 (1): 115~118
- 于海秋, 彭新湘, 严晓龙, 曹敏建(2005). 缺磷对不同磷效率基因型大豆光合日变化的影响. 沈阳农业大学学报, 36 (5): 519~522
- 张可伟, 尹小燕, 尚梅, 张举仁(2000). 玉米耐低磷细胞的筛选及再生植株后代的研究. 中国农业科学, 33 (增刊): 124~131
- Arnon DI (1949). Copper enzymes in isolated chloroplasts: polyphenol-oxidase in *Beta vulgaris*. Plant Physiol, 24: 1~15
- Arthur L (1989). Influence of phosphorus nutrition on growth and carbon partition in *Glycine max*. Plant Physiol, 89: 225~230
- Demmig-Adams B, Adama WW III (1992). Photoprotection and other responses of plants to high light stress. Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 43: 599~626
- Farquhar GD, Sharkey TD (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. Ann Rev Plant Physiol, 33: 317~345
- Genty B, Briantais JM, Baker NR (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. Biochim Biophys Acta, 990: 87~92
- Hernández G, Ramírez M, Valdés-López O, Tesfaye M, Graham MA, Czechowski T, Schlereth A, Wandrey M, Erban A, Cheung F et al (2007). Phosphorus stress in common bean: root transcript and metabolic responses. Plant Physiol, 144: 752~767
- Jacob J, Lawlor DW (1991). Stomatal and mesophyll limitation of photosynthesis in phosphate deficient sunflower, maize and wheat plants. J Exp Bot, 42: 1003~1011
- Krause GH, Weis E (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 42: 313~349
- Li KP, Xu ZP, Zhang KW, Yang AF, Zhang JR (2007). Inbred line with low-phosphorus tolerance of maize (*Zea mays* L.) produced by cellular engineering and analysis of its low-phosphorus tolerant characteristics. Plant Sci, 172 (2): 255~264
- Sharkey TD, Seemann JR, Berry JA (1986). Regulation of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase activity in response to changing partial pressure of O₂ and light in *Phaseolus vulgaris*. Plant Physiol, 81: 788~791
- Starck Z, Niemyska B, Bogdan J, Akour Tawalbeh RN (2000). Response of tomato plants to chilling stress in association with nutrient or phosphorus starvation. Plant Soil, 226: 99~106
- Xu DQ, Wu S (1996). Three phases of dark-recovery course from photoinhibition resolved by the chlorophyll fluorescence analysis in soybean leaves under field conditions. Photosynthetica, 32: 417~423
- Yamane Y, Kashino K, Koike H (1997). Increase in the fluorescence level and reversible inhibition of photosystem II reaction center by high temperature treatments in higher plants. Photosynth Res, 52: 57~64