

不同磷水平下甘蓝型油菜光合特性的 基因型差异研究

张海伟, 徐芳森*

(农业部亚热带资源与环境重点开放实验室, 华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室, 湖北武汉 430070)

摘要: 采用盆栽土培试验研究了不同磷水平下甘蓝型油菜生长、磷吸收、叶片无机磷含量、光合生理参数的基因型差异, 探讨了磷效率与光合作用和碳水化合物分配的关系。结果表明, 低磷处理下甘蓝型油菜两个基因型叶片净光合速率、叶绿素含量、叶片蒸腾速率、胞间 CO₂ 浓度及气孔导度均显著下降; 由于磷参与了光合进程及光合产物的运输和代谢, 磷高效基因型 102 具有较高的磷吸收效率, 体内无机磷浓度较高, 因此其光合作用强于磷低效基因型 105, 产生较多的碳水化合物运输到新叶。

关键词: 甘蓝型油菜; 无机磷; 光合作用; 碳水化合物; 磷效率

中图分类号: S565.4.01 文献标识码: A 文章编号: 1008-505X(2010)05-1196-07

Genotypic differences in photosynthetic characteristics in *Brassica napus* at different phosphorus levels

ZHANG Hai-wei, XU Fang-sen*

(Key Laboratory of Subtropical Agriculture and Environment, Ministry of Agriculture/National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Huazhong Agricultural University, Hubei, Wuhan 430070, China)

Abstract: Aimed to understand the relation between phosphorus (P) efficiency and photosynthesis as well as carbohydrate distribution, the genotypic differences in growth, P accumulation, inorganic P (Pi) concentration of leaves and photosynthetic physiological parameters for *Brassica napus* P-efficient genotype 102 and P-inefficient genotype 105 were investigated using a pot experiment with three P levels (P15, P30 and P100). The results showed that photosynthesis parameters of two genotypes decreased significantly at low P levels (P15 and P30) in comparison with high P level (P100). Under low P treatment, P-efficient genotype 102 had higher shoot dry matter and P accumulation. Consequently, the higher Pi concentration of leaves for genotype 102 promoted the photosynthesis and the translation of carbohydrates. Hence, photosynthesis became stronger and more carbohydrates were translated from old to young leaves compared to P-inefficient genotype 105.

Key words: *Brassica napus*; inorganic P; photosynthesis; carbohydrate; P efficiency

植物体内无机磷含量易受供磷状况影响。有研究表明, 低磷胁迫下植物体内的无机磷含量显著降低, 并对植物光合作用、碳代谢及碳水化合物的分配均产生较大影响^[1]。细胞内磷含量稳定时, 光合速率受外界供磷量影响较小^[2]; 但供磷不足会显著影响植物叶片扩展, 叶片总叶面积、叶片生长速率和叶片数量显著减少, 从而降低同化面积并严重限制光

合作用的总碳固定量^[3]。研究还表明, 磷是构成植物能量的重要组分, 其含量不足严重影响库的输出, 间接影响光合作用进程。理论上库制约光合作用 (改变蔗糖和淀粉的合成速率) 与磷反向循环到光合作用中密切相关, 光合过程中磷的供应量及其循环速度又制约着植物叶片光合产物 (蔗糖、淀粉、氨基酸) 的合成速度^[4]。

收稿日期: 2009-10-28 接受日期: 2010-03-30

基金项目: 国家“973”项目(2005CB120905)资助。

作者简介: 张海伟(1980—), 男, 河南周口人, 博士研究生, 主要从事植物营养机理研究。E-mail: haiweizhang1130@163.com

* 通讯作者 Tel: 027-87282225, E-mail: fangsenxu@mail.hzau.edu.cn

植物磷高效品种(或基因型)从生长介质中吸收磷的能力较强,因此耐低磷胁迫的能力显著高于磷低效品种。为研究低磷胁迫下植物磷效率与光合作用的关系,本研究以甘蓝型油菜磷高效基因型 102 和磷低效基因型 105 为试材,采用盆栽土培方法研究不同磷水平下油菜磷吸收、叶片无机磷含量及光合参数的基因型差异,为甘蓝型油菜磷高效的生理机制提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试材料为从甘蓝型油菜磷高效品种“97081”和磷低效品种“97009”为亲本构建的重组自交系群体 135 个株系中筛选出的磷高效基因型 102 和磷低效基因型 105^[5]。在缺磷条件下,基因型 102 在苗期未表现出明显的缺磷症状,而基因型 105 则出现严重的缺磷症状:植株矮小、下部叶和茎秆出现紫红色等。

供试土壤为华中农业大学校园中采集的黄棕壤,其基本理化性质为:有机质含量 6.0 g/kg,全氮 0.85 g/kg,全磷 0.21 g/kg,碱解氮 44.3 mg/kg,速效磷 1.78 mg/kg,速效钾 146 mg/kg,pH 为 6.5(水土比为 2.5:1)。

1.2 试验方法

试验设 3 个磷水平,即:施 P 15、30、100 mg/kg,分别用 P15、P30、P100 表示。每个处理 4 个重复。盆栽容器采用米氏钵,每钵装土 7 kg,内衬聚乙烯塑料薄膜。底肥为每千克土施 N 0.2 g,K 0.2 g,MgSO₄·7H₂O 0.25 g,Arnon 营养液 1 mL。将各肥料与土充分混匀后装入钵中,用 1.5 L 蒸馏水将土壤浇透,放置 2 周使各种养分在钵内达到平衡。分别挑选两个基因型的饱满种子 10 粒播入土中,表面覆盖一薄层细土减少水分蒸发,2 周后间苗,每盆保留 2 株,每天观察并记录植物生长情况。植株生长 60 d 后,测定光合生理参数,并取此叶片测其叶绿素含量。然后将另一株幼苗分幼叶(最上部完全展开叶)和老叶(最下部叶片)收获,于-80℃冰箱中冷冻保存,用于测定糖及淀粉含量。

1.3 测定项目与方法

叶片光合参数采用便携式光合测定仪 Li-6400 (Li-COR 公司,美国)测定。叶片为自下向上第 3 片叶,测定时间为上午 10:00~11:00。叶室设定参数为温度 25℃;CO₂ 浓度 400 μmol/mol;光合有效辐射(PAR)1200 μmol/(m²·s)。叶绿素、叶片糖

和淀粉含量测定参照郑炳松^[6]提供的方法。植株总磷含量测定先参照《土壤农化分析》^[7]中的方法进行植株样品消煮,再采用钒钼黄比色原理利用流动注射分析仪(FIAstar5000, Sweden)测定;无机磷含量测定参照 Jungk and Barber 的方法^[8]。

试验数据均采用 Excel 和 DPS 进行方差统计分析;LSD 法用于磷处理及基因型之间的两两比较及多重比较。

2 结果与分析

2.1 磷水平对甘蓝型油菜苗期地上部生物量和磷效率的影响

随着磷水平升高,甘蓝型油菜地上部生物量及磷累积量均显著增加(表 1)。在 P100 处理下,两基因型的地上部生物量和磷累积量无显著差异,但在 P15 和 P30 处理下,磷高效基因型 102 的地上部生物量和磷累积量均显著高于磷低效基因型 105。

表 1 磷水平对甘蓝型油菜苗期地上部生物量和磷效率的影响

Table 1 Effects of P levels on shoot dry weight and P efficiency of different genotypes

磷处理 Treatment	基因型 Genotype	地上部干重 Shoot dry wt (g/plant)	地上部磷累积量 Shoot P accum. (mg/plant)
P15	102	1.46 ± 0.14 d	1.16 ± 0.11 d
	105	0.78 ± 0.10 e	0.39 ± 0.04 e
P30	102	3.87 ± 0.55 b	3.34 ± 0.45 b
	105	2.57 ± 0.12 c	1.85 ± 0.08 c
P100	102	8.36 ± 0.30 a	11.09 ± 0.74 a
	105	8.42 ± 0.42 a	10.41 ± 0.28 a

注(Note):数值后不同字母表示差异达 5% 显著水平 Values followed by different letters indicate significant at 5% level.

2.2 磷水平对甘蓝型油菜苗期叶片无机磷含量的影响

低磷水平显著降低甘蓝型油菜两基因型老叶的无机磷含量。P30 和 P100 处理下,老叶无机磷含量并无显著的基因型差异,但 P15 处理下磷高效基因型 102 的老叶无机磷含量显著高于磷低效基因型 105。P30 和 P15 处理下新叶无机磷含量并无显著差异,但均显著低于 P100 处理;在各处理内新叶无机磷含量均无显著的基因型差异(图 1)。

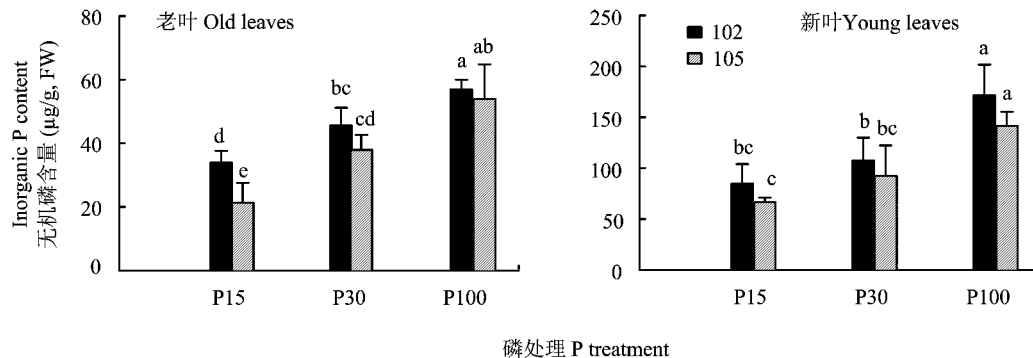


图1 磷水平对甘蓝型油菜老叶和新叶无机磷含量的影响

Fig. 1 Effects of P levels on Pi content in old and young leaves in different genotypes

[注(Note):图中柱上不同字母表示差异达5%显著水平 Different letters above the bars mean significant at 5% level.]

2.3 磷水平对甘蓝型油菜苗期叶片光合生理参数的影响

图2看出,供磷水平降低显著减小甘蓝型油菜的净光合速率。在P100处理下,两个基因型的净光合速率(P_n)无显著差异,在P30和P15处理时,磷高效基因型102的叶片净光合速率显著高于磷低效

基因型105。P100处理下甘蓝型油菜的蒸腾速率(Tr)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和气孔导度(G_s)无显著的基因型差异。磷水平下降显著减小两个基因型的叶片蒸腾速率、胞间 CO_2 浓度和气孔导度;在P30和P15处理下,磷高效基因型102的蒸腾速率和气孔导度均显著高于磷低效基因型105。

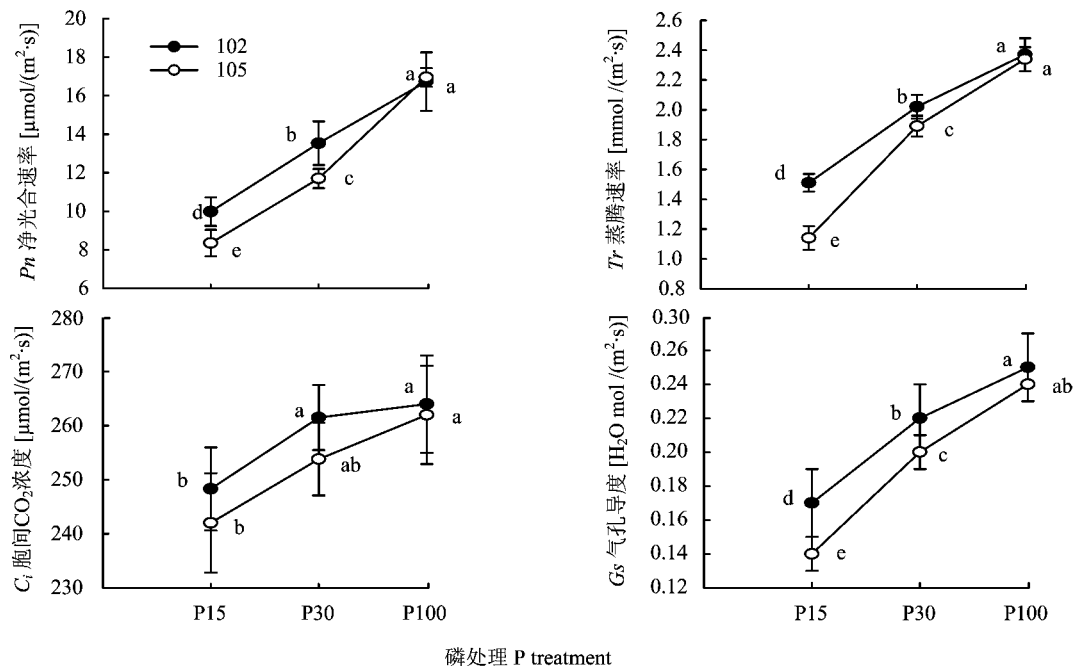


图2 不同磷水平下甘蓝型油菜苗期叶片光合生理参数的基因型差异

Fig. 2 Genotypic variations in P_n , Tr , C_i and G_s under different P treatments

[注(Note):图中不同字母表示差异达5%显著水平 Different letters above the bars mean significant at 5% level.]

2.4 磷水平对甘蓝型油菜苗期叶绿素含量的影响

试验结果(图3)表明,随磷水平升高,甘蓝型油菜叶片叶绿素含量显著增加。在P30和P100处理时,两基因型叶片的叶绿素含量相差不大,但P15处理,磷高效基因型102的叶绿素含量显著高于磷低

效基因型105。

2.5 磷水平对甘蓝型油菜苗期不同部位叶片碳水化合物含量的影响

两个基因型老叶中可溶性糖含量随磷水平升高呈增加趋势(图4)。P15处理下,可溶性糖含量

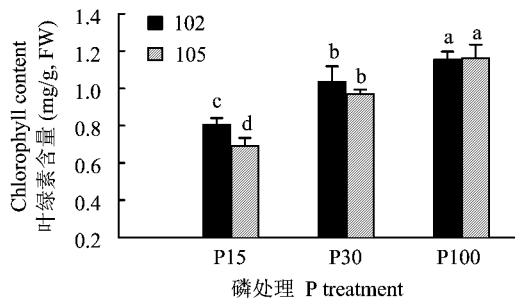


图3 不同磷水平对甘蓝型油菜叶片叶绿素含量的影响
Fig. 3 Effects of P levels on the content of chlorophyll in different rapeseed genotypes

[注(Note):图中柱上不同字母表示差异达5%显著水平 Different letters above the bars mean significant at 5% level.]

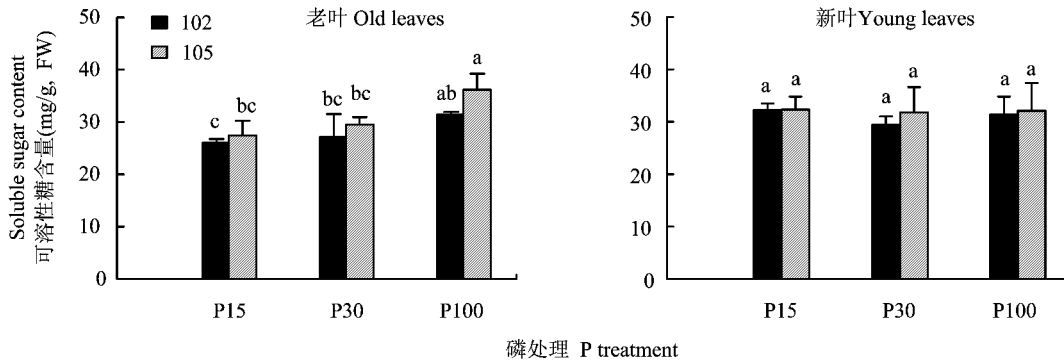


图4 磷水平对甘蓝型油菜老叶和新叶可溶性糖含量的影响
Fig. 4 Effects of P levels on the content of soluble sugar in old and young leaves in different genotypes

[注(Note):图中柱上不同字母表示差异达5%显著水平 Different letters above the bars mean significant at 5% level.]

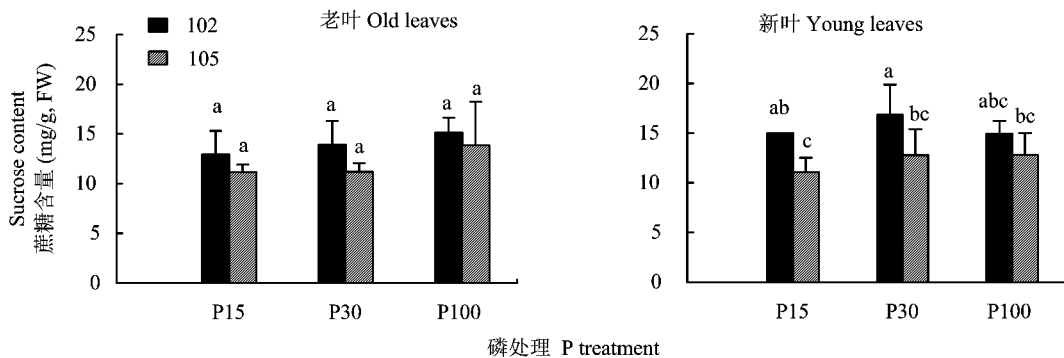


图5 磷水平对甘蓝型油菜苗期老叶和新叶蔗糖含量的影响
Fig. 5 Effects of P levels on the content of sucrose in old and young leaves in different genotypes

[注(Note):图中柱上不同字母表示差异达5%显著水平 Different letters above the bars mean significant at 5% level.]

与新叶相比,甘蓝型油菜老叶中淀粉含量较低(图6),随供磷水平升高,2个基因型老叶中淀粉含量显著降低。P30和P100处理下,老叶淀粉含量并无显著的基因型差异,但在P15处理,磷高效基因型102的淀粉含量显著高于磷低效基因型105;新叶淀粉含量随磷水平变化不大,磷高效基因型102的淀粉含量大于磷低效基因型105,但P15和P30处

显著小于P100处理;磷高效基因型102的老叶可溶性糖含量小于磷低效基因型105,但在各处理内均无显著差异。随供磷量增加,新叶可溶性糖含量变化不大,在3个磷水平内也没有显著的基因型差异。

甘蓝型油菜老叶中蔗糖含量随供磷量增加逐渐升高(图5)。磷高效基因型102的老叶蔗糖含量大于磷低效基因型105,但处理和基因型间均不存在显著差异。新叶蔗糖含量随磷水平变化不大,磷水平间没有显著差异;在P100处理时基因型间没有差异,但在P15和P30处理时,磷高效基因型102的蔗糖含量显著大于磷低效基因型105(图5)。

理下并无显著的基因型差异。

3 讨论

3.1 磷水平对不同磷效率基因型苗期光合生理的影响

磷是植物体内许多重要化合物的主要成分,参与植物的光合和呼吸过程,糖的合成、转化、降解大

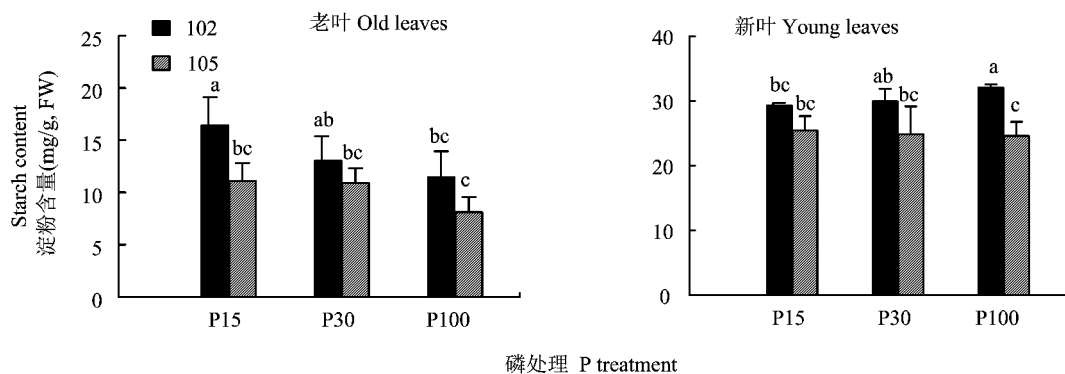


图6 磷水平对甘蓝型油菜苗期老叶和新叶淀粉含量的影响

Fig. 6 Effects of P levels on the content of starch in old and young leaves in different genotypes

[注(Note):图中柱上不同字母表示差异达5%显著水平 Different letters above the bars mean significant at 5% level.]

多是在磷酸化后才起作用的。因此,供磷水平显著影响植物叶片的叶绿素含量和光合速率^[9-13]。本研究结果表明,与 P100 处理相比,P15 处理下甘蓝型油菜两个基因型叶片的净光合速率显著降低(图 2),且叶片叶绿素含量也显著下降(图 3),表明低磷胁迫显著抑制了叶片光合作用。在 P100 处理下,两个基因型的净光合速率没有显著差异,但在 P30 和 P15 处理下,磷高效基因型 102 的净光合速率显著高于磷低效基因型 105(图 2),表明低磷胁迫对基因型 102 的影响小于基因型 105。由于低磷胁迫下,较高的净光合速率对于维持植物生长具有重要意义,因此可以认为,磷高效基因型 102 的净光合速率较高是其耐低磷能力较强的原因之一。研究还看出,在 P30 和 P15 处理下,磷高效基因型 102 的地上部干重、磷累积量及叶片无机磷含量显著高于磷低效基因型 105(表 1、图 1),表明磷高效基因型 102 从土壤中吸收较多的磷,使体内维持较高的无机磷含量并参与了光合进程及光合产物的运输和代谢,因此其光合作用强于磷低效基因型 105。

据报道,低磷条件下耐低磷植物品种能通过改善叶片组织结构来提高植物的光合作用^[14-15],其原因可能是叶片中较多的无机磷保证了气孔密度较大,气孔蒸腾加强,促进了磷从根部向上运转及磷的被动吸收,从而提高了叶片的光合速率。本研究表明,磷高效基因型 102 在 P15 及 P30 处理下的蒸腾速率和气孔导度均显著高于磷低效基因型 105(图 2),表明较高的叶片无机磷含量促进了气孔打开,提高了气孔导度和蒸腾速率,从而提高了净光合速率。但磷对不同磷效率甘蓝型油菜叶片组织结构的影响与光合作用的关系仍不清楚,尚需进一步研究。

磷作为底物或调节物直接参与光合作用的各个

环节,包括光能吸收、同化力的形成、卡尔文循环、同化产物的运输以及对一些关键性酶的活性起调节作用等^[16]。Quick 等^[17]和 Lal 等^[18]认为,光合作用底物 CO₂ 由大气与叶片之间的边界层向光合羧化位点的传输,经历了气孔和细胞原生质及叶绿体胞浆传导两个过程。因此,导致净光合速率下降的因素主要包括:1)气孔因素,主要受气孔数量、气孔孔径和气孔开度等的影响;2)非气孔因素,主要受内部的酶活性和光合组分控制。很多研究表明,缺磷引起不同植物叶片净光合速率下降的原因是有差异的^[19-21]。本研究表明,与 P100 与 P30 处理相比,低磷(P15)处理下两个基因型的叶片蒸腾速率、胞间 CO₂ 浓度及气孔导度均显著下降(图 2),表明缺磷条件下甘蓝型油菜净光合速率下降主要是由气孔因素引起的。然而,前期研究显示,低磷导致油菜不同生育期及其它一些植物净光合速率下降是由气孔和非气孔因素共同作用造成的^[22-24]。由于条件限制,本研究未得到不同磷水平下两个油菜基因型叶片 RuBPcase 活性变化的结果,因此,非气孔因素对甘蓝型油菜低磷胁迫下净光合速率下降的影响需要进一步研究。

3.2 磷效率对光合作用和碳水化合物分配的影响

磷充足条件下,植物光合作用产生的磷酸丙糖能快速与细胞质中的无机磷进行交换,并在细胞质中转化为蔗糖通过韧皮部运输到新生器官和根系。然而在缺磷条件下,植物体内的无机磷浓度不断降低,因此植物的净光合速率也显著下降;同时,叶绿体中的磷酸丙糖与细胞质中 Pi 的交换也会受到影响,导致磷酸丙糖在叶绿体中累积并转化为非磷酸化碳水化合物如淀粉等。本研究结果看出,与磷低效基因型 105 相比,磷高效基因型 102 在 P15 处理

下新叶和老叶中无机磷含量均较高,且蔗糖含量也高于基因型 105(图 5),表明磷高效基因型 102 老叶中较高的 Pi 含量能使叶绿体中的磷酸丙糖转化为较多蔗糖运往幼嫩器官。Zou 等^[25]和李永夫等^[26]的研究表明,在磷缺乏条件下,磷高效基因型能将更多的蔗糖转运到根部,保证根系的生长,从而有利于植株从低磷环境中吸收更多磷素。由于条件限制,本研究并未获得根系碳水化合物含量的结果,但由蔗糖能从老叶向新叶运输这一现象,我们推测,磷高效基因型 102 也能将部分蔗糖运到根系,增加其耐低磷胁迫的能力。研究还看出,在 P15 处理下,磷高效基因型 102 老叶中淀粉含量显著高于磷低效基因型 105(图 6),这可能是由于磷高效基因型在该处理下生长状况较好,净光合速率较高,导致其碳同化速率较高,因此产生较多的碳水化合物。

3.3 磷利用效率与光合作用

植物具有较高的磷利用效率,一般表现为:1) 将根系吸收的磷转移分配到代谢旺盛的营养器官或生殖器官的能力强^[27]; 2) 某些酶活性的增强加快了体内磷的再利用进程,从而提高了磷利用效率^[28]; 3) 体内碳的净同化速率较高,由于成熟叶中的无机磷参与了光合产物的运输和代谢,因此碳净同化速率较高的植物也能提高磷利用效率。然而,植物体内碳的净同化速率是指光合作用获得的碳与呼吸作用及根系分泌物损失的碳的差值。尽管本研究表明,磷高效基因型 102 具有较高的净光合速率,能产生较多的碳,但缺磷条件下两个基因型根系呼吸作用的强弱及根系有机酸分泌量差异并未明确,因此其体内碳的净同化速率大小尚不能确定。该因素对于磷利用效率的贡献尚需进一步研究。

4 结论

低磷处理下甘蓝型油菜两个基因型叶片净光合速率、叶绿素含量、叶片蒸腾速率、胞间 CO₂ 浓度及气孔导度均显著下降,推测缺磷条件下甘蓝型油菜净光合速率下降主要由气孔因素引起。磷高效基因型 102 具有较高的磷吸收效率,体内无机磷含量较高,由于无机磷参与了光合进程及光合产物的运输和代谢,因此其光合作用强于磷低效基因型 105,产生较多的碳水化合物运输到幼嫩组织或根系,保证了植物正常生长。

参考文献:

[1] Rao I M. The role of phosphorus in photosynthesis[A]. Pessaraki

M(ed.). Handbook of photosynthesis[M]. New York: Marcel Dekker, 1996. 173-194.

- [2] Khamis S, Chailous S, Lamze T. CO₂ assimilation and partitioning of carbon in maize plants deprived of orthophosphate[J]. J. Exp. Bot., 1990, 41: 1619-1625.
- [3] Mollier A, Pellerin S. Maize root system growth and development as influenced by phosphorous deficiency[J]. J. Exper. Bot., 1999, 50: 487-497.
- [4] Pieters A J, Paul M J, Lawlor D W. Low sink demands limits photosynthesis under Pi deficiency[J]. J. Exper. Bot., 2001, 52: 1083-1091.
- [5] 张海伟,黄宇,叶祥盛,徐芳森. 甘蓝型油菜重组自交系苗期磷效率的评价[J]. 作物学报,2008,34(12): 2152-2159.
- Zhang H W, Huang Y, Ye X S, Xu F S. Evaluation of phosphorus efficiency in rapeseed (*Brassica napus* L.) recombinant inbred lines at seedling stage[J]. Acta Agron. Sin., 2008, 34(12): 2152-2159.
- [6] 郑炳松. 现代植物生理生化研究技术[M]. 北京: 气象出版社,2006. 42.
- Zheng B S. Modern plant physiology and biochemistry research technique[M]. Beijing: China Meteorology Press, 2006. 42.
- [7] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京: 中国农业出版社,1999. 74-75.
- Bao S D. The method of the soil and agriculture chemical analysis [M]. Beijing: China Agricultural Press, 1999. 74-75.
- [8] Jungk A, Barber S A. Plant age and the phosphorus uptake characteristics of trimmed and untrimmed corn root systems[J]. Plant Soil, 1975, 42: 227-239.
- [9] 郭程瑾,李宾兴,王斌,等. 不同磷效率小麦品种的光合特性及其生理机制[J]. 作物学报,2006,32(18): 1209-1217.
- Guo C J, Li B X, Wang B *et al.* Photosynthetic characteristics and relative physiological mechanism of wheat cultivars with different phosphorus efficiencies[J]. Acta Agron. Sin., 2006, 32(18): 1209-1217.
- [10] Fredeen A L, Rao I M, Terry N. Influence of phosphorus nutrition on growth and carbon partitioning in *Glycine max* [J]. Plant Physiol., 1989, 89: 225-230.
- [11] Dietz K J, Foyer C. The relationship between phosphate status and photosynthesis in leaves: Reversibility of the effects of phosphate deficiency on photosynthesis[J]. Planta, 1986, 167: 376-381.
- [12] 郭延平,陈屏昭,张良诚,张上隆. 不同供磷水平对温州蜜柑叶片光合作用的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2002,8(2): 186-191.
- Guo Y P, Chen P Z, Zhang L C, Zhang S L. Effects of different phosphorus nutrition levels on photosynthesis in satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc.) leaves[J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 2002, 8(2): 186-191.
- [13] 潘晓华,刘水英,李锋,李木英. 低磷胁迫对不同水稻品种幼苗光合作用的影响[J]. 作物学报,2003,29(5): 770-774.
- Pan X H, Liu S Y, Li F, Li M Y. Effect of low phosphorus stress on leaf photosynthesis in the seedlings of different rice

- (*Oryza sativa* L.) cultivars [J]. *Acta Agron. Sin.*, 2003, 29 (5): 770-774.
- [14] 王秀荣, 严小龙, 卢仁骏. 磷素营养对菜豆叶片解剖结构的影响[J]. *华南农业大学学报*, 1999, 20(1): 57-62.
Wang X R, Yan X L, Lu R J. Effects of P nutrition on the leaf anatomic structure of common beans [J]. *J. South China Agric. Univ.*, 1999, 20(1): 57-62.
- [15] 刘厚诚, 陈国菊, 陈日远, 等. 缺磷胁迫下不同长豇豆品种幼苗的解剖结构[J]. *植物资源与环境学报*, 2004, 13(1): 48-52.
Liu H C, Chen G J, Chen R Y *et al.* Anatomical structures of seedlings of *Vigna unguiculata* ssp. *sesquipedalis* cultivars under phosphorus-deficiency stress [J]. *J. Plant Resour. Environ.*, 2004, 13(1): 48-52.
- [16] Terry N, Tao I M. Nutrient and photosynthesis: iron and phosphorus as case studies [A]. Porter J R, Lawlor D W (eds.). *Plant growth: interaction with nutrition and environment* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. 54-59.
- [17] Quick W P, Chaves M M, Wendler R *et al.* The effect of water stress on photosynthetic carbon metabolism in four species grown under field conditions [J]. *Plant Cell Environ.*, 1992, 15: 25-35.
- [18] Lal A, Ku M S B, Edwards G E. Analysis of inhibition of photosynthesis due to water stress in the C3 species *Hordeum vulgare* and *Vicia faba*: Electron transport, CO₂ fixation and carboxylation capacity [J]. *Photosyn. Res.*, 1996, 49: 57-69.
- [19] Rao I M, Terry N. Leaf phosphate status, photosynthesis, and carbon partitioning in sugar beet. I. Changes in growth, gas exchange, and Calvin cycle enzymes [J]. *Plant Physiol.*, 1989, 90: 814-919.
- [20] Lauer M J, Pallardy S G, Blevins D G, Randall D. Whole leaf carbon, exchange characteristics of phosphate deficient soybean [J]. *Plant Physiol.*, 1989, 91: 848-854.
- [21] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1982, 33: 317-323.
- [22] 余利平, 田立荣, 张春雷, 等. 低磷胁迫对油菜不同生育期叶片光合作用的影响 [J]. *中国农学通报*, 2008, 24(12): 232-236.
Yu L P, Tian L R, Zhang C L *et al.* Effects of low phosphorus stress on photosynthesis of rapeseed leaves in different periods [J]. *Chin. Agric. Sci. Bull.*, 2008, 24(12): 232-236.
- [23] Brooks A. Effects of phosphorus nutrition on ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase activation, photosynthetic quantum yield and amounts of some Calvin-cycle metabolites in spinach leaves [J]. *Aust. J. Plant Physiol.*, 1986, 13: 221-237.
- [24] Jacob J, Lawlor D W. Dependence of photosynthesis of sunflower and maize leaves on phosphate supply, ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activity, and ribulose-1, 5-bisphosphate pool size [J]. *Plant Physiol.*, 1992, 98: 801-807.
- [25] Zou C Q, Li J Y, Li Z S *et al.* Photosynthate distribution in wheat varieties differing in phosphorus efficiency [J]. *Comm. Soil Sci. Plant Anal.*, 2002, 33: 3767-3777.
- [26] 李永夫, 罗安程, 魏兴华, 姚旭国. 水稻利用难溶性磷酸盐的基因型差异及其与根系分泌物活化特性的关系 [J]. *中国水稻科学*, 2006, 20(5): 493-498.
Li Y F, Luo A C, Wei X H, Yao X G. Genotypic variation of rice in utilization of sparingly soluble phosphate and its relationship with mobilization characteristic of root exudation [J]. *Chinese J. Rice Sci.*, 2006, 20(5): 493-498.
- [27] Schachtman D P, Reid R J, Ayling S M. Phosphorus uptake by plants: from soil to cell [J]. *Plant Physiol.*, 1998, 116: 447-453.
- [28] Goldstein A H. Phosphate starvation inducible metabolism in *Leuca leucom*. I. Excretion of acid phosphatase by tomato [J]. *Plant Physiol.*, 1988, 87: 711-715.