

Na₂CO₃ 胁迫对星星草叶肉细胞超微结构的影响

韦存虚^{1,2}, 王建军^{1,2}, 王建波^{1,2}, 周卫东³, 孙国荣^{1,2*}, 梁建生^{1,2}

(1. 扬州大学 生物科学与技术学院, 扬州 225009; 2. 扬州大学 江苏省作物遗传生理重点实验室, 扬州 225009;
3. 扬州大学 测试中心, 扬州 225009)

摘要:利用透射电镜技术对 Na₂CO₃ 胁迫下星星草叶肉细胞超微结构进行了观察。结果表明:未胁迫的叶肉细胞排列疏松,各种细胞器结构完整,叶绿体含少量淀粉粒和脂质球。轻度盐胁迫(2g/L, 4g/L Na₂CO₃)对叶肉细胞超微结构影响较小。中度盐胁迫(6g/L, 8g/L Na₂CO₃)引起叶肉细胞超微结构的变化,叶绿体类囊体肿胀,基粒紊乱,不含淀粉粒,脂质球数量增加,叶绿体由原来的梭形或椭球形变成圆球状;部分线粒体嵴消失,出现晶体结构;中央大液泡破裂;核逐渐降解。高度盐胁迫(10g/L, 12g/L Na₂CO₃)下,叶绿体片层结构消失,脂质球数量增加,体积变大,被大量的膜片层所包围,叶绿体内、外膜消失,叶肉细胞中看不到叶绿体的存在;膜片层包围线粒体;叶肉细胞中可见大量的泡状结构和膜片层,叶肉细胞死亡。上述结果表明,细胞器特别是叶绿体膜结构的破坏与盐胁迫叶肉细胞最终死亡密切相关。

关键词:星星草; Na₂CO₃ 胁迫; 叶肉细胞; 超微结构

文章编号:1000-0933(2006)01-0108-07 中图分类号:Q143, Q248, Q942.4, Q945, Q948 文献标识码:A

Effects of Na₂CO₃ stress on the ultrastructure of mesophyll cells in *Puccinellia tenuiflora*

WEI Cun-Xu^{1,2}, WANG Jian-Jun^{1,2}, WANG Jian-Bo^{1,2}, ZHOU Wei-Dong³, SUN Guo-Rong^{1,2*}, LIANG Jian-Sheng^{1,2}

(1. College of Bioscience and Biotechnology, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; 2. Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology of Jiangsu Province, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; 3. Center of Surveying, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(1): 108~114.

Abstract: The ultrastructural changes of mesophyll cells in *Puccinellia tenuiflora* occurred during suffering from Na₂CO₃ stress, were observed using transmission electron microscopy. The results showed that under the normal condition, mesophyll cells arranged loosely, various organelles were morphologically integrated, some starch grains and electron-dense globules (plastoglobulus) were presented in chloroplasts. No alteration of ultrastructure was found by mild Na₂CO₃ (2g/L, 4g/L Na₂CO₃) stress. While under moderate Na₂CO₃ (6g/L, 8g/L Na₂CO₃) stress, the most conspicuous change was the swelling of the thylakoid membranes, disorganization of grana, a marked increase in the number of plastoglobulus, and no starch grains in chloroplasts with the shape of spheroid. The breakdown of cristae and appearance of certain crystal structure were observed in some mitochondria. The ultrastructure of cell nuclei and vacuole became degraded. Under severe Na₂CO₃ (10g/L, 12g/L Na₂CO₃) stress, the chloroplast membrane and the lamellar structure were almost disorganized with a mass of plastoglobulus, mitochondria became disintegrated, the whole mesophyll cells was full of vesicular multicycle-like membrane structures and degraded. These results indicated that the injury in membrane structure of various organelles, especially chloroplast, was closely associated with the eventual death of mesophyll cells.

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30270234)

收稿日期:2004-12-26; **修订日期:**2005-03-18

作者简介:韦存虚(1973~),男,安徽临泉人,博士,副教授,主要从事植物细胞结构与功能研究. E-mail: yuzwcx@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: sunguorong2002@yahoo.com.cn

Foundation item:National Natural Science Foundation of China (No. 30270234)

Received date:2004-12-26; **Accepted date:**2005-03-18

Biography:WEI Cun-Xu, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in plant cell structure and function. E-mail: yuzwcx@yahoo.com.cn

Key words: *Puccinellia tenuiflora*; Na_2CO_3 stress; mesophyll cells; ultrastructure

盐胁迫对植物造成的主要危害是离子毒害、渗透胁迫和营养不平衡^[1]。盐胁迫下植物细胞内 Na^+ 、 Cl^- 和其它离子如 K^+ 、 Ca^{2+} 运输的动态平衡被破坏, 细胞内过量的 Na^+ 还可以破坏体内活性氧产生与清除系统之间的动态平衡, 启动膜脂过氧化或膜脂脱酯化作用, 破坏膜脂和膜蛋白, 从而影响膜结构^[2,3]。在胁迫的研究中, 历来研究最多的器官是叶片, 这是由于叶片的组织结构对生境条件的反应最为敏感^[4], 叶片光合作用对盐胁迫非常敏感, 尤其是叶绿体对盐胁迫更为敏感。星星草 (*Puccinellia tenuiflora*) 是一种盐碱耐性较强的禾本科牧草, 属碱茅属多年生草本植物, 能够在碱斑土壤上生长发育^[5]。近年来, 盐胁迫对星星草的影响, 大多限于星星草耐盐机理方面的研究^[5~9], 而对星星草超微结构变化却很少探讨。本研究观察了 Na_2CO_3 胁迫下星星草叶肉细胞超微结构的变化, 以期为它们在盐胁迫下出现的生理变化和耐盐性提供形态学依据。

1 材料和方法

1.1 材料培养

用长 20cm 宽 13cm 的塑料盆装 2/3 体积的珍珠岩, 加 600ml 的 Hoagland 培养液至其表面湿润, 将星星草种子均匀地播撒其上, 于室内培养。待幼苗长至 2 叶期时, 用浓度为 0、2、4、6、8、10、12g/L 的 Na_2CO_3 溶液于 8:00 处理, 处理时用漏斗将溶液加至塑料盆底部, 处理 7d 后取幼苗倒第 2 叶片中部进行透射电镜样品制备。

1.2 透射电镜样品制备与观察

取下的样品迅速放到 2.5% 戊二醛、4% 多聚甲醛、1% 丹宁酸前固定液 (0.1mol/L, pH 7.2 磷酸钠缓冲液配制) 中, 真空泵抽气使材料下沉, 然后更换新的前固定液, 0~4℃ 固定 2d。用相同的缓冲液洗涤 5 次, 再以 1% 四氧化锇 (缓冲液同前) 室温后固定 2.5h。随后用上述缓冲液洗涤 3 次, 丙酮逐级脱水, Epon 812 环氧树脂包埋。超薄切片机切片, 切片厚度约 700Å, 切片经醋酸双氧铀和柠檬酸铅染色, 飞利蒲 Tecnai 12 透射电子显微镜观察并拍照。

2 实验结果

2.1 未胁迫的叶肉细胞超微结构

正常情况下, 星星草叶肉细胞排列疏松, 结构完整, 外面是一层细胞排列紧密的表皮层 (图 1)。叶肉细胞中的叶绿体紧贴细胞壁分布, 呈梭形或长椭球形 (图 1、图 2)。叶绿体被膜和类囊体结构清楚, 基粒或基质片层与叶绿体长轴方向平行排列 (图 2、图 3)。叶绿体内含少量淀粉粒, 并且具有少量的高电子密度的小球形脂质球 (图 3)。中央液泡膜完整, 液泡充盈呈膨胀状态, 与周围的细胞质紧密相贴 (图 2)。细胞核明显可见, 细胞核核膜清晰, 内部的染色质均匀分布 (图 2)。线粒体呈比较规则的球形或椭球形, 在细胞质基质中少量分布, 双层被膜结构完整, 峰清晰可见, 呈随机排列 (图 4)。

2.2 盐胁迫对叶绿体超微结构的影响

轻度盐 (2~4g/L Na_2CO_3) 胁迫, 叶绿体结构正常, 基本不受影响, 表现了星星草对盐碱胁迫的耐性 (图 5)。随着盐胁迫强度的提高, 叶绿体结构受到不同程度的影响 (图 6~图 14)。中度盐 (6~8g/L Na_2CO_3) 胁迫下, 叶绿体基粒类囊体膨胀, 间质片层空间增大 (图 6), 不含淀粉粒 (图 7)。基粒排列紊乱, 随机分布于叶绿体中; 脂质球增多, 散布于基粒之间, 此时部分叶绿体形状开始发生变化, 由原来的梭形或椭球形变成球形 (图 8)。高度盐 (10~12g/L Na_2CO_3) 胁迫, 脂质球进一步增多, 且体积变大, 但紊乱的基粒仍可观察到, 叶绿体外膜仍保持完整 (图 9)。有些叶绿体基粒解体消失, 取而代之的是膜系统开始增加, 许多单层膜环绕包裹脂质球, 脂质球体积增加, 叶绿体内、外膜逐渐解体, 导致脂质球释放到细胞基质中 (图 10~图 12); 有些叶肉细胞中的叶绿体被破坏, 叶绿体形状不能辨认, 叶肉细胞中充满膜结构包裹的脂质球 (图 13、图 14); 有些叶肉细胞中到处可见脂质球被多层膜结构层层包裹 (图 15、图 16), 同时也观察到不含脂质球的多层膜结构 (图 17)。

2.3 盐胁迫对线粒体超微结构的影响

轻度盐胁迫对线粒体的影响较小。中度盐胁迫时, 一小部分线粒体开始发生变化, 主要表现为线粒体峰

消失,基质中出现晶体结构(图 18、图 19,白色箭头所示),也观察到有致密的线状结构(图 18、图 19,黑色箭头所示),大部分线粒体结构仍保持完整。高度盐胁迫,线粒体被膜结构所包围,最终降解消失(图 20)。

2.4 盐胁迫对细胞核超微结构的影响

中度盐胁迫下,染色质高度凝缩(图 7),随着盐胁迫强度的增加,细胞核解体,有些叶肉细胞可以观察到细胞核残体的存在(图 21)。

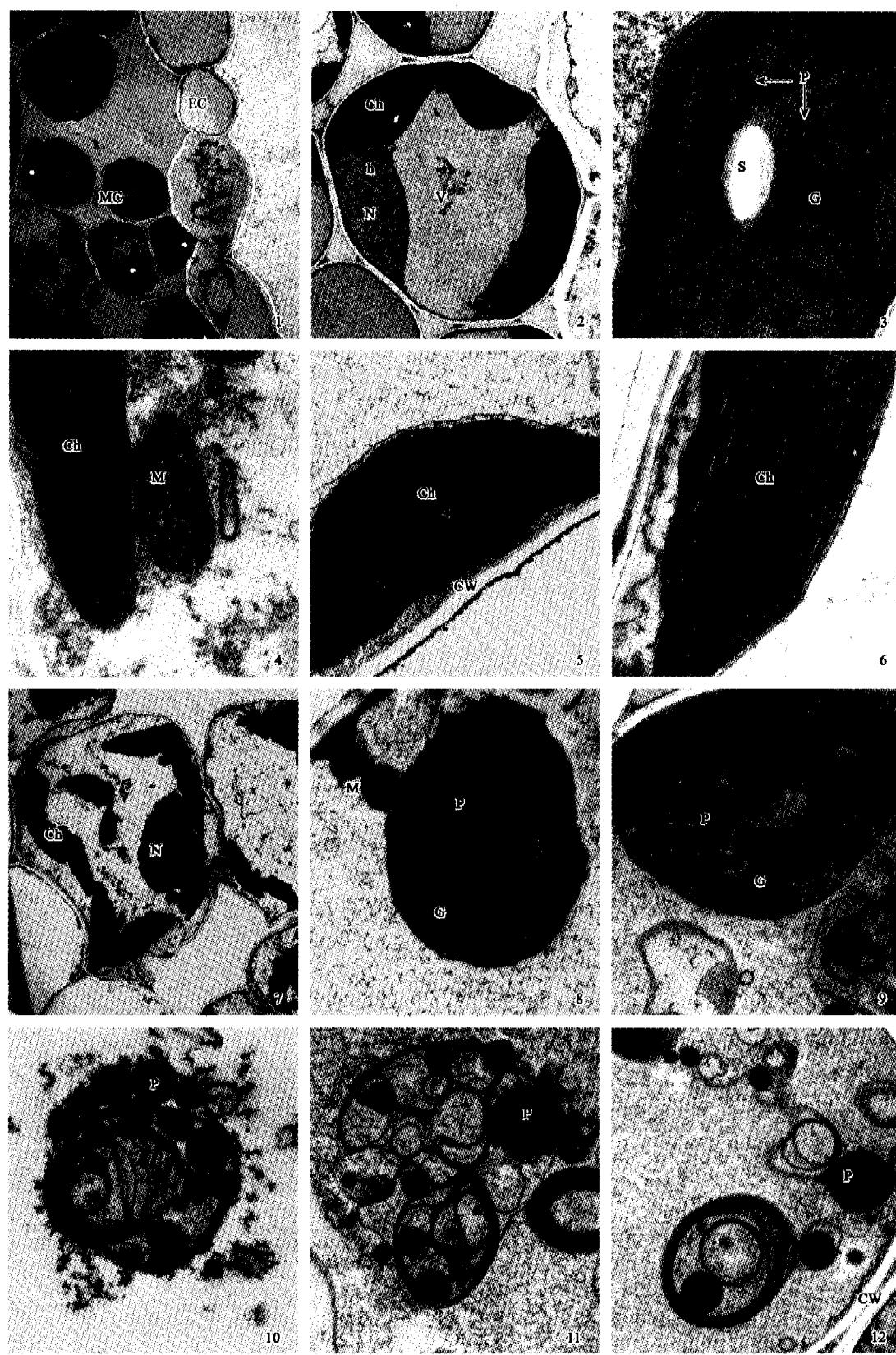
2.5 盐胁迫对液泡和膜系统的影响

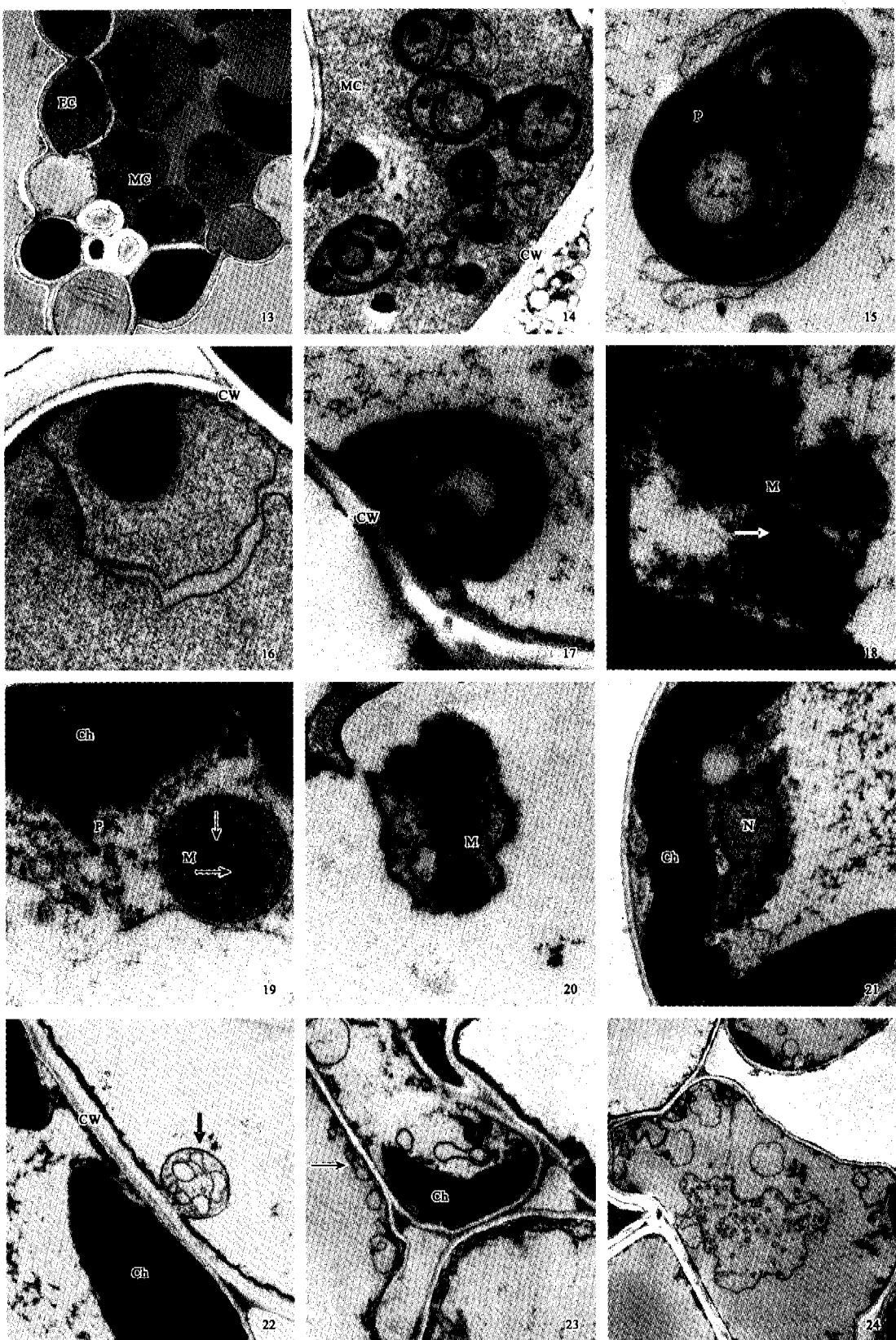
中度盐胁迫后,液泡膜破裂,有些叶绿体位于细胞中央(图 7)。细胞质膜局部发生内陷,并包含泡状结构(图 22,黑色箭头所示)。在叶肉细胞中产生许多大小不等的次级囊泡,主要位于细胞质膜附近,可能是质膜内陷造成的(图 23,黑色箭头所示)。高度盐胁迫后,细胞质中产生许多膜状结构,观察到有多层膜同心排列的髓鞘状结构存在(图 17)。也观察到有些叶肉细胞被泡状结构所充满,看不到叶绿体等细胞器(图 24),表明液泡和内膜系统在叶肉细胞器降解过程中起了重要作用。

3 讨论

盐胁迫可以对植物产生多方面的影响,如质膜透性增加,脂质过氧化作用增强,脯氨酸含量增加^[1~9],而盐胁迫对星星草叶肉细胞超微结构的影响未见报道。本文的结果表明,星星草在低强度的盐胁迫下,叶肉细胞超微结构基本不受影响,这与它对盐碱耐性较强,能够在碱斑土壤上生长发育相一致^[5]。在中、高强度的盐胁迫下,星星草叶肉细胞受到不同程度的伤害,尤其以叶绿体的表现较明显。叶绿体是植物细胞产生活性氧的一个重要细胞器,在正常情况下,叶绿体内活性氧的产生和清除处于动态平衡状态,叶绿体内的 SOD 可将超氧阴离子自由基歧化为 H₂O₂,此后 H₂O₂ 的清除主要是通过 AsA-GSH 循环途径^[10,11]。叶绿体是对盐胁迫最敏感的细胞器,盐胁迫造成了叶绿体中 H₂O₂ 的积累,H₂O₂ 是强氧化剂,可通过 Haber-Weiss 反应产生攻击力更强的羟自由基,启动膜脂过氧化,破坏膜脂和膜蛋白,从而影响膜结构^[12,13]。因此,盐生植物在适应盐胁迫上,叶绿体是最重要的细胞器之一,据报道其结构的变化随盐浓度的不同而不同^[14,15],低盐浓度下,叶绿体的变化不明显;随着盐浓度的升高,叶绿体结构开始出现不同程度的破坏。当盐浓度达到一定的程度后,叶绿体结构完全变形,基粒和基质类囊体结构膨胀,分不清边缘。随着盐胁迫的继续增大,叶绿体的整个类囊体系统逐渐膨大、基粒消失,叶绿体内脂质球增多,叶绿体从正常的椭圆形膨胀成球形,最后,内、外膜逐步瓦解。本研究也得到类似的结果。叶绿体中脂质球数目多、体积大和类囊体等的变化是衰老叶细胞和病叶细胞中普遍存在的现象^[16,17]。脂质球由大量的蛋白质和脂类物质构成,通常认为,脂质球是类囊体降解以及脂质类的降解物聚集的结果,其出现作为细胞膜结构和色素瓦解的积累产物^[18],叶绿体类囊体膜的破坏导致大量的脂和蛋白质的积累,进而形成脂质球^[17]。而脂质球的产生还可提高细胞质浓度、降低渗透势、保证水分和无机盐类营养的吸收,所以脂质球增多的现象又成了碱茅的抗盐标志^[14,19]。本文的结果表明,叶绿体内、外膜在高浓度的盐胁迫下才降解消失,这可能也是星星草能耐高盐的一种原因,因为叶绿体内、外膜的破坏,将导致叶绿体功能完全丧失,而内、外膜不破坏,当盐胁迫解除后,叶绿体仍能恢复其光合作用。

通过对不同浓度盐胁迫下的叶肉细胞超微结构的观察,发现星星草叶肉细胞的细胞器对盐胁迫的敏感性和耐受性是不同的。所有细胞器都能耐受轻度盐胁迫,但对中度盐胁迫,却表现出不同程度的伤害。叶绿体是盐胁迫最敏感的细胞器,其次是液泡和细胞核对盐胁迫较为敏感,对盐胁迫不敏感的细胞器是线粒体和内膜系统,也是对盐胁迫较为耐受的细胞器。线粒体在叶片衰老过程中消失较晚,认为这与叶片的呼吸作用有关,在叶片衰老后期,仍需要线粒体呼吸提供能量来转移营养物质^[17]。中度盐胁迫下,星星草叶肉细胞中有一小部分线粒体降解消失,出现结晶。Farrants 通过结晶学和计算机辅助图像分析技术证实了线粒体内晶体包涵体的存在,并认为线粒体 DNA 基因发生突变,可导致线粒体呼吸链中的蛋白质表达异常,进而造成蛋白质或酶的异常堆积,表现为电镜下形态各异的类结晶包涵体特征^[20]。由于叶肉细胞此时仍具有一定的活性,包括其它细胞器的降解仍需要线粒体提供能量,因此大部分线粒体仍具有完整的结构,直至高度盐胁迫才完全降解消失。





图版说明

Ch 叶绿体; CW 细胞壁; EC 表皮细胞; G 叶绿体基粒; M 线粒体; MC 叶肉细胞; N 细胞核; P 脂质球; S 淀粉粒; V 液泡

图 1~4: 未经 Na_2CO_3 处理的叶肉细胞, 图 1 示叶片表皮细胞和叶肉细胞的排列, 图 2 示叶肉细胞的结构, 图 3 为叶绿体放大, 示基粒和基质片层, 图 4 示叶肉细胞内的线粒体结构 (图 1. $\times 1600$; 图 2. $\times 3500$; 图 3. $\times 30000$; 图 4. $\times 23000$)

图 5. $4\text{g/L } \text{Na}_2\text{CO}_3$ 处理的叶肉细胞, 示叶绿体结构 $\times 16000$

图 6~7: 6g/L Na_2CO_3 处理的叶肉细胞, 图 6 示叶绿体基粒类囊体膨胀, 间质片层空间增大, 图 7 示叶绿体不含淀粉粒 (图 6. $\times 16000$; 图 7. $\times 2600$)

图 8. 8g/L Na_2CO_3 处理的叶肉细胞, 示叶绿体形状发生变化 $\times 16000$

图 9~11: 10g/L Na_2CO_3 处理的叶肉细胞, 图 9 示叶绿体基粒紊乱, 脂质球增多, 图 10~11 示叶绿体内外膜和基粒解体, 膜系统增加 (图 9. $\times 16000$; 图 10. $\times 16000$; 图 11. $\times 16000$)

图 12~17: 12g/L Na_2CO_3 处理的叶肉细胞, 图 12 示环状膜片层环绕包裹脂质球, 图 13~14 示叶肉细胞充满膜结构包裹的脂质球, 叶绿体破坏, 图 15~17 示叶肉细胞中的环状膜片层结构 (图 12. $\times 11600$; 图 13. $\times 2600$; 图 14. $\times 8100$; 图 15. $\times 23000$; 图 16. $\times 14000$; 图 17. $\times 23000$)

图 18~19: 8g/L Na_2CO_3 处理的叶肉细胞, 示线粒体嵴消失, 基质中出现晶体结构 (图 18. $\times 29000$; 图 19. $\times 23000$)

图 20: 12g/L Na_2CO_3 处理的叶肉细胞, 示膜结构包围线粒体 $\times 23000$

图 21~23: 8g/L Na_2CO_3 处理的叶肉细胞, 图 21 示叶肉细胞中的核残体, 图 22 示叶肉细胞质膜内陷, 图 23 示叶肉细胞内的次级囊泡 (图 21. $\times 6400$; 图 22. $\times 8100$; 图 23. $\times 4000$)

图 24: 12 g/L Na_2CO_3 处理的叶肉细胞, 示细胞被泡状结构充满 $\times 4000$

Explanation of Plate

Ch chloroplast; CW cell wall; EC epidermal cell; G granum; M mitochondrion; MC mesophyll cell; N nucleus; P plastoglobule; S starch grain; V: vacuole

Figs.1~4: Electron micrographs of normal mesophyll cells; Fig.1 showed the arrangement of epidermal cells and mesophyll cells; Fig.2 showed the structure of mesophyll cell; Fig.3 was the magnification of chloroplast, showing the granum and stroma lumen; Fig.4 showed the structure of mitochondrion (Fig.1. $\times 1600$; Fig.2. $\times 3500$; Fig.3. $\times 30000$; Fig.4. $\times 23000$)

Fig.5: Electron micrograph of mesophyll cell affected by 4g/L Na_2CO_3 , showing the structure of chloroplast; $\times 16000$

Figs.6~7: Electron micrographs of mesophyll cells affected by 6g/L Na_2CO_3 ; Fig.6 showed the swelling of the thylakoid membranes. Fig.7 showed the chloroplast without starch grains. (Fig.6. $\times 16000$; Fig.7. $\times 2600$)

Fig.8: Electron micrograph of mesophyll cell affected by 8g/L Na_2CO_3 , showing the deformation of chloroplast, $\times 16000$

Fig.9~11: Electron micrographs of mesophyll cells affected by 10g/L Na_2CO_3 ; Fig.9 showed the chloroplast with disorganization of grana and a marked increase in the number of plastoglobulus; Figs.10~11 showed the chloroplast membrane and lamellar structure almost disorganized with a marked increase in multicycle-like membrane. (Fig.9. $\times 16000$; Fig.10. $\times 16000$; Fig.11. $\times 16000$)

Figs.12~17: Electron micrographs of mesophyll cells affected by 12g/L Na_2CO_3 ; Fig.12 showed the plastoglobulus around by multicycle-like membrane structure; Figs.13~14 showed the chloroplast disorganized with many plastoglobulus around by multicycle-like membrane structure; Figs.15~17 showed the multicycle-like membrane structure. (Fig.12. $\times 11600$; Fig.13. $\times 2600$; Fig.14. $\times 8100$; Fig.15. $\times 23000$; Fig.16. $\times 14000$; Fig.17. $\times 23000$)

Figs.18~19: Electron micrographs of mesophyll cells affected by 8g/L Na_2CO_3 , showing the breakdown of cristae and appearance of certain crystal structure in mitochondria (Fig.18. $\times 29000$; Fig.19. $\times 23000$)

Fig.20: Electron micrograph of mesophyll cell affected by 12g/L Na_2CO_3 , showing the mitochondrion around by membrane structure. $\times 23000$

Figs.21~23: Electron micrographs of mesophyll cells affected by 8g/L Na_2CO_3 ; Fig.21 showed the cell nuclei degraded; Fig.22 showed the invagination of plasma membrane; Fig.23 showed the secondary vesicles. (Fig.21. $\times 6400$; Fig.22. $\times 8100$; Fig.23. $\times 4000$)

Fig.24: Electron micrograph of mesophyll cell affected by 12g/L Na_2CO_3 , showing the cell full of vesicular structures. $\times 4000$

References:

- [1] Nublat A, Desplans J, Casse F, et al. *Sas1*, an *Arabidopsis* mutant overaccumulating sodium in the shoot, shows deficiency in the control of root radial transport of sodium. *Plant Cell*, 2001, 13: 125~137.
- [2] Niu X, Bressan R A, Hasegawa P M. Ion homeostasis in NaCl stress environment. *Plant Physiol*, 1995, 109: 735~742.
- [3] Sun X F, Liu Y L, Chen Q. Recent progresses in studies on salinity tolerance in cotton. *Acta Gossypii Sinica*, 1998, 10(3): 118~124.
- [4] Gong M, Ding N C, He Z Y, et al. Correlation between lipid preoxidation damage and ultrastructural changes of mesophyll cells in barley and wheat seedlings during salt stress. *Acta Botanica Sinica*, 1989, 31(11): 841~846.
- [5] Yan Y F, Sun G R. Study of physiological ecology of *Puccinellia tenuiflora*. Beijing: Science Press, 2000.
- [6] Yin S J, Shi D C, Yan H. Main strain responses in the plants of *Puccinellia tenuiflora* (Griseb.) scribn et merr. to alkaline (Na_2CO_3) stress. *Acta Prataculturae Sinica*, 2003, 12 (4): 51~57.
- [7] Yan S G, Baker D A. Adaptive responses of *Puccinellia tenuiflora* to salinity and osmotic stress. *Acta Prataculture Sinica*, 1994, 3(3): 43~51.

- [8] Sun G R, Guan Y, Yan X F. Effect of Na_2CO_3 stress on defensive enzyme system of *Puccinellia tenuiflora* seedlings. *Acta Agrestia Sinica*, 2001, 9(1): 34~38.
- [9] Wang P, Li J D, Eo Y L. Studies on the adaptability and tolerance of *Puccinellia tenuiflora* to salinity in the salinized grassland in songnen plain. *Acta Agrestia Sinica*, 1997, 5(2): 80~84.
- [10] Cheeseman J M. Mechanism of salinity tolerance in plants. *Plant Physiol*, 1988, 87: 547~550.
- [11] Asada K. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annu. Rev. Plant Physiol Plant Mol. Biol.*, 1999, 50: 601~639.
- [12] Lin Z F, Li S S, Lin G Z, et al. Superoxide dismutase activity and lipid peroxidation in relation to senescence of rice leaves. *Acta Botanica Sinica*, 1984, 26(6): 605~615.
- [13] Jiang M Y, Yang W Y, Xu J. Active oxygen damage effect of chlorophyll degradation in rice seedlings under osmotic stress. *Acta Botanica Sinica*, 1994, 36(4): 289~295.
- [14] Jia H X, Zhao M R. A study on the ultrastructure of chloroplasts of typical saline plants. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 1990, 10(1): 70~72.
- [15] Magistad O C. Plant growth relations on saline and alkaline soils. *Bot. Rev.*, 1945, 11: 181~230.
- [16] Wittenbach V A, Ackerson R C, Ciaquiata R T, et al. Changes in photosynthesis ribulose bisphosphate carboxylase, proteolytic activity and ultrastructure of soybean leaves during senescence. *Crop Sci.*, 1980, 20: 225~231.
- [17] Crawford S A, Wildens S. Ultrastructural aspects of damage to leaves of *Eucalyptus camaldulensis* by the psyllid *cardiaspina retator*. *Micron*, 1996, 27: 359~366.
- [18] Butler R D, Simon E W. Ultrastructural aspects of senescence in plants. In: Strehler R L ed. *Advances on Gerontological Research*. London: Academic Press, 1971, 3: 73~129.
- [19] Zheng W J, Wang X L, Shen Y Y. A study on the ultrastructure of assimilative organs of some plants in saline habitat. *Journal of Chinese Electron Microscopy Society*, 1999, 18(5): 507~512.
- [20] Farrants G W, Hovmoller S, Stadhouders A M. Two types of mitochondrial crystals in diseased human skeletal muscle fibers. *Muscle Nerve*, 1988, 11: 45~55.

参考文献:

- [3] 孙小芳, 刘友良, 陈沁. 植物耐盐性研究进展. *棉花学报*, 1998, 10(3): 118~124.
- [4] 龚明, 丁念诚, 贺子义, 等. 盐胁迫下大麦和小麦叶片脂质过氧化伤害与超微结构变化的关系. *植物学报*, 1989, 31(11): 841~846.
- [5] 阎秀峰, 孙国荣. 星星草生理生态学研究. 北京: 科学出版社, 2000.
- [6] 尹尚军, 石德成, 颜宏. 碱胁迫下星星草的主要胁变反应. *草业学报*, 2003, 12(4): 51~57.
- [8] 孙国荣, 关堇, 阎秀峰. 盐胁迫对星星草保护酶系统的影响. *草地学报*, 2001, 9(1): 34~38.
- [9] 王苹, 李建东, 欧勇玲. 松嫩平原盐碱化草地星星草的适应性及耐盐生理特性的研究. *草地学报*, 1997, 5(2): 80~84.
- [12] 林植芳, 李双顺, 林桂珠, 等. 水稻叶片衰老与超氧化物歧化酶活性及脂质过氧化作用的关系. *植物学报*, 1984, 26(6): 605~615.
- [13] 蒋明义, 杨文英, 徐江. 渗透胁迫下水稻幼苗中叶绿体降解的活性氧损伤作用. *植物学报*, 1994, 36(4): 289~295.
- [14] 贾恢先, 赵蔓蓉. 典型盐地植物叶绿体超微结构的研究. *西北植物学报*, 1990, 10(1): 70~72.
- [19] 郑文菊, 王勋陵, 沈禹颖. 几种盐地生植物同化器官的超微结构研究. *电子显微学报*, 1999, 18(5): 507~512.