

Na₂CO₃胁迫下星星草幼苗叶片 PS II 光能利用和耗散与培养基质渗透势的关系

王建波^{1,2}, 孙国荣^{1,2*}, 陈 刚^{1,2}, 曹文钟³, 梁建生^{1,2}, 余政哲⁴, 陆兆华⁵

(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. 大庆石油学院 化学化工系, 大庆 163318; 4. 中国科学院生态环境研究中心, 北京 100085;

5. 中国矿业大学恢复生态研究所, 北京 100083)

摘要: 用荧光动力学的方法研究了碱性盐 Na₂CO₃ 胁迫下星星草幼苗叶片 PS II 光能利用和耗散与培养基质渗透势的关系。结果发现在大于 -4 bar 的胁迫下, PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m)、PS II 潜在光化学效率 (F_v/F_o)、PS II 实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 以及开放的 PS II 反应中心有效光化学效率 (F_v'/F_m') 的变化不大; 然而在小于 -4 bar Na₂CO₃ 胁迫下, F_v/F_m 、 F_v/F_o 和 F_v'/F_m' 均随着渗透势的增大而增大, 而 Φ_{PSII} 、电子传递速率 (ETR)、光化学速率、捕光色素吸收的光能被用于热耗散的相对份额及热耗散速率则随着渗透势的增大而减小。这些研究结果说明星星草幼苗在 Na₂CO₃ 胁迫所导致的不同的渗透胁迫下 (小于 -4 bar 和大于 -4 bar) 其过剩光能的耗散机制可能不同, 大于 -4 bar 的胁迫下可能存在精细的渗透调节机制, 而在高强度的 Na₂CO₃ 所导致的渗透胁迫下具有与其它植物不同的保护机制, 可能通过两条途径耗散过剩的光能, 一方面通过增加捕光色素吸收的光能被用于热耗散的相对份额及热耗散速率; 另一方面通过增大 Φ_{PSII} 、光化学速率、 ETR , 增强假循环式光合磷酸化过程, 而由此引起的活性氧的增加则通过体内较高活性的保护酶系统来清除, 以保护光合器官免受过剩光能的损伤。

关键词: 星星草; Na₂CO₃ 胁迫; 渗透势; 叶绿素荧光动力学; PS II 光能利用; PS II 光能耗散

文章编号: 1000-0933(2006)01-0115-07 中图分类号: Q143, Q945, Q948 文献标识码: A

The relationship between light energy utilization and dissipation of PS II of *Puccinellia tenuiflora* seedlings and osmotic potential of culture solution under Na₂CO₃ stress

WANG Jian-Bo^{1,2}, SUN Guo-Rong^{1,2*}, CHEN Gang^{1,2}, CAO Wen-Zhong³, LIANG Jian-Sheng^{1,2}, YU Zheng-Zhe⁴, LU Zhao-Hua⁵

(1. College of Biosciences and Biotechnology, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; 2. Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology of Jiangsu Province, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; 3. Chemistry and Chemical Engineering College, Daqing Petroleum Institute, Daqing 163318, China; 4. Research Center for Eco-environmental Science, CAS, Beijing 100085, China; 5. Institute of restoration Ecology, China University of Mining and Technology, Beijing 100083, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(1): 115~121.

Abstract: Method of fluorescence induction kinetics was used to investigate the relationship between light energy utilization and dissipation of PS II of *Puccinellia tenuiflora* seedlings and osmotic potential of culture solution under Na₂CO₃ stress. It was found that the changes of maximal photochemical efficiency of PS II (F_v/F_m), potential photochemical efficiency (F_v/F_o), actual photochemical efficiency of PS II in the light (Φ_{PSII}) and photochemical efficiency of PS II in the light (F_v'/F_m') were not obvious in an osmotic potential higher than -4 bar. At the same time, F_v/F_m , F_v/F_o , F_v'/F_m' increased along with the osmotic potential lower than -4 bar; nevertheless Φ_{PSII} , electron transfer

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30270234)

收稿日期: 2005-02-02; 修订日期: 2005-07-24

作者简介: 王建波(1977~), 女, 黑龙江人, 硕士生, 主要从事植物生理生态学研究. E-mail: wangjianbo1977@163.com

* 通讯作者 Author of correspondence. E-mail: sjgr_sun@163.com.cn

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

Received date: 2005-02-02; **Accepted date:** 2005-07-24

Biography: WANG Jian-Bo, Master candidate, mainly engaged in plant physiology and ecology. E-mail: wangjianbo1977@163.com

rate (ETR), photochemical efficiency, heat dissipation and heat dissipation rate decreased. The results showed that the dissipation mechanism of surplus of light energy of *P. tenuiflora* seedlings may be various in different osmotic potential induced by Na_2CO_3 stress (lower than -4 bar and higher than -4 bar), and there may be a refined osmotic regulation mechanism under osmotic potential higher than -4 bar. Furthermore, in high osmotic stress induced by Na_2CO_3 , the safeguard mechanism of *P. tenuiflora* was different from that of other plants, they dissipated surplus light energy via two approach: increasing light energy absorbed by light-harvesting pigment that used in heat dissipation and heat dissipation rate; increasing ΦPSII , ETR and photochemical efficiency, and building up fake circulate photosynthetic phosphorylation, which resulted in the augment of active oxygen eliminated by antioxidant enzymes system. In this way do *P. tenuiflora* protect photosynthetic apparatus from the damage of surplus of light energy.

Key words: *Puccinellia tenuiflora*; Na_2CO_3 stress; osmotic potential; chlorophyll fluorescence kinetics; light energy utilization of PS II; light energy dissipation of PSII

星星草(*Puccinellia tenuiflora*)是一种盐碱耐性较强的禾本科牧草,天然分布于我国东北、华北及西北的盐渍草甸上,经人工种植后能够在碱斑地上生长发育,对盐碱土壤具有改良作用^[1-9]。近年来在盐碱草地改良和植被恢复实践中得到大面积推广应用,在星星草抗盐碱生理生态学机制方面进行了大量的研究工作^[7-15]。但是对于盐胁迫下星星草幼苗光合作用的影响方面的研究工作涉及较少^[16,17]。研究光合作用对盐胁迫的响应,对于阐明盐胁迫对植物的伤害机理和提高作物的抗盐性是十分必要的。叶绿素荧光动力学是近年来在光合作用机理研究中发展起来的一种新型、快速、简便、精确且整体无损伤检测植物光合作用生理状况的新技术^[8]。目前,植物体内叶绿素荧光动力学,在植物抗性生理学、生态学及农业方面的应用都有一些研究^[9],但对其与植物抗(耐)盐性关系^[20-23]的研究不是很多,而且以往的研究多以中性盐 NaCl 为主。但实际上,在自然界的致害盐中,除了以 NaCl 为主的中性盐外,还有以 Na_2CO_3 和 NaHCO_3 为主的碱性盐。因此,本文研究了碱性盐 Na_2CO_3 胁迫下,星星草幼苗叶片 PS II 光能利用和耗散与培养基质渗透势的关系(因植物培养基质中渗透势的变化能很好的反映植物所受盐胁迫的大小),以期更好的揭示其叶片的叶绿素荧光动力学与其碱性盐抗性的关系。

1 材料与方法

1.1 材料培养和胁迫处理

星星草种子由大庆市畜牧局草原站提供,用容积为 600ml 的塑料盆装满珍珠岩,加住 Hoagland 培养液至珍珠岩表面湿润,然后将星星草种子均匀撒在其上,于人工气候箱中培养,昼/夜温度为 $25^\circ\text{C}/20^\circ\text{C}$,光照 65lx,相对湿度 75%。待幼苗长到 2 叶期以上(50d)进行盐胁迫处理。将幼苗分为 7 组,分别用漏斗加 0, 12, 24, 36, 48, 60, 72ml 10% Na_2CO_3 至珍珠岩底层,并补充相应容量的 Hoagland 培养液至原湿润程度,使 7 组塑料盆中 Na_2CO_3 溶液浓度相应为 0, 0.2%, 0.4%, 0.6%, 0.8%, 1.0%, 1.2%。

1.2 测定方法

渗透势测定 在盐胁迫处理 7d 后,采用 5520 型蒸压计渗压计(Hansatech 公司)测定星星草培养基质的渗透势。

叶绿素荧光动力学参数的测定 在盐胁迫处理 7d 后,采用 FMS2 型便携式调制荧光分析仪(Hansatech 公司)参照冯玉龙等^[2]的方法测定叶片叶绿素荧光,叶片暗适应 5min 后用弱测量光测定初始荧光(F_0),随后给一个强闪光($5000\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 脉冲时间 0.7s)测得最大荧光(F_m),当荧光产量从 F_m 快降回到 F_0 时(5s),打开作用光($400\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$),当荧光恒定时(150s),测得稳态荧光(F_s);加上一个强闪光($5000\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 脉冲时间 0.7s)后荧光上升到能化类囊体最大荧光(F_m');关闭作用光使叶片暗适应 3s 后,打开远红光,5s 后测得能化类囊体最小荧光(F_0')。按照以上测量步骤编程后,测得以下参数:可变荧光(F_v)= $F_m - F_0$ 、光系统 II(PS II)最大光化学效率(F_v/F_m)、PS II 有效光化学量子效率(F_v'/F_m')、光化学猝灭系数(qP)= $(F_m' - F_s)/(F_m' - F_0)$ 、非光化学猝灭系数(qNP)= $(F_m - F_m')/(F_m - F_0)$ 、电子传递速率(ETR)由仪器自动给出;通过计算得出光系统 II 的潜在光化学效率(F_v/F_0)= $F_v'/F_m' \times qP \times PED$ (其中 PED 为光下光合功能相对限

制值 $L = 1 - (qP \times F_v' / F_m') / 0.83$ 、光化学速率(PR) = $F_v' / F_m' \times qP \times PED$ 、捕光色素吸收的光能被用于热耗散的相对份额(HD) = $1 - F_v' / F_m'$ 、热耗散速率(HDR) = $(1 - F_v' / F_m') \times PED$ 。

1.3 试验数据的处理 用 Sigmaplot 2000 统计软件进行相关分析并作图。

2 结果分析

2.1 星星草培养基质的渗透势与 Na₂CO₃ 胁迫强度的关系

星星草培养基质的渗透势和 Na₂CO₃ 浓度呈极显著的负相关关系(图 1), 即随着 Na₂CO₃ 浓度的增加呈现线性减小的趋势, 说明 Na₂CO₃ 胁迫强度的变化可以从培养基质的渗透势的变化反映出来。

2.2 星星草幼苗叶片 F_v / F_m 、 F_v / F_o 与培养基质渗透势的关系

F_v / F_m 、 F_v / F_o 值常用于度量植物叶片 PS II 原初光能转化效率和 PS II 潜在活性, 是表明光化学反应状况的两个重要参数^[20]。在不同浓度的 Na₂CO₃ 胁迫下, 星星草幼苗叶片 F_v / F_m 、 F_v / F_o 和星星草的培养基质渗透势呈非线性关系(图 2), 即渗透势在小于 -4bar 左右时, F_v / F_m 、 F_v / F_o 随着培养基质渗透势的增大而增大; 而当渗透势大于 -4bar 时变化却不大。

2.3 星星草幼苗叶片 $\Phi PS II$ 、 ETR 与培养基质渗透势的关系

$\Phi PS II$ 是 PS II 的实际光化学量子效率, 它和非循环式电子传递的量子产量密切相关, 表示光系统 II 反应中心受到环境胁迫时, 存在部分反应中心关闭情况下的实际原初光能转化效率, 与星星草幼苗培养基质渗透势呈极显著的非线性关系(图 3a): 即渗透势在小于 -4bar 左右时, $\Phi PS II$ 随着渗透势的增大而减小; 而在大于 -4bar 左右时, $\Phi PS II$ 变化却不大。星星草幼苗叶片的电子传递速率(ETR) 和星星草培养基质渗透势也呈极显著的非线性关系, 大致趋势随着培养基质渗透势的增大而呈现减小的趋势(图 3b)。

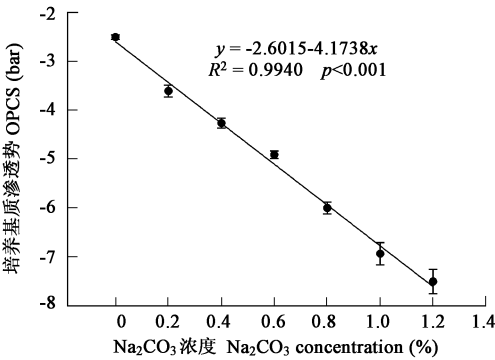


图 1 Na₂CO₃ 胁迫强度和星星草培养基质渗透势的关系

Fig.1 Relationship between Na₂CO₃ concentration and osmotic potential of culture solution

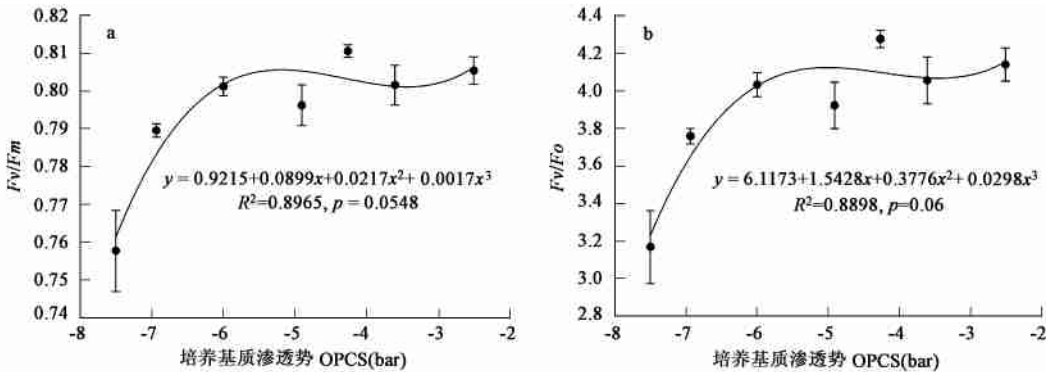


图 2 星星草培养基质的渗透势和幼苗叶片 F_v / F_m 、 F_v / F_o 的关系

Fig.2 Relationship between osmotic potential of culture solution and F_v / F_m (a); F_v / F_o (b) in leaves of seedlings of *P. tenuiflora*

2.4 星星草幼苗叶片荧光猝灭与培养基质渗透势的关系

qP 为荧光光化学淬灭效率, 反映的是 PS II 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额, 要保持较高的光化学淬灭就要使 PS II 反应中心处于“开放”状态, 所以光化学淬灭又在一定程度上反映了 PS II 反应中心的开放程度^[27]。在不同浓度的 Na₂CO₃ 胁迫下, 星星草幼苗叶片 qP 和星星草培养基质渗透势呈显著的非线性关系(图 4a), 即培养基质渗透势在小于 -4bar 左右时, qP 随着渗透势的增大呈现快速减小的趋势; 而在

大于-4bar 左右时, qP 几乎没有什么变化。说明当发生较高的渗透胁迫时, 星星草 PS II 反应中心的开放程度随着培养基质渗透胁迫的增大而呈增大的趋势, 这与上面 $\Phi PS II$ 的结果相一致。

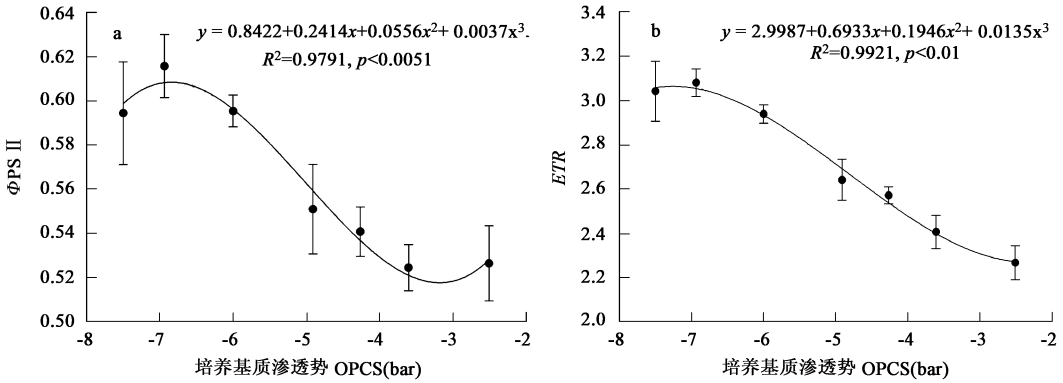


图3 星星草培养基质的渗透势和幼苗叶片 $\Phi PS II$ 、ETR 的关系

Fig. 3 Relationship between osmotic potential of culture solution and $\Phi PS II$ (a); ETR (b) in leaves of seedlings of *P. tenuiflora*

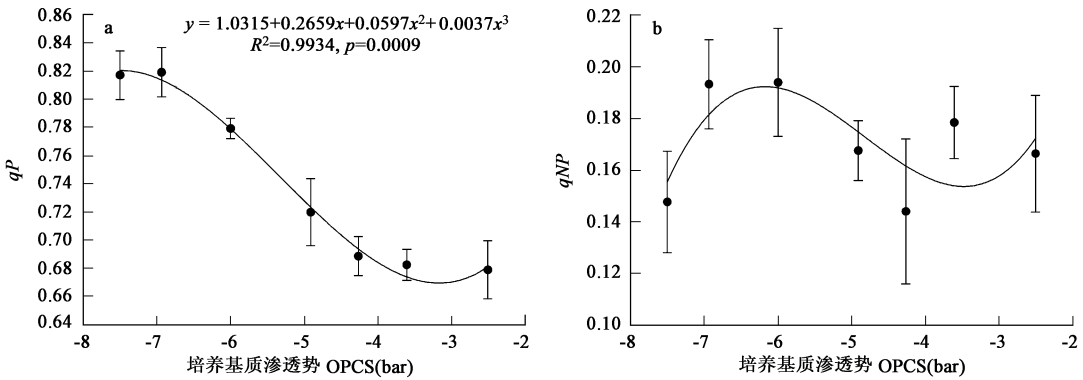


图4 星星草培养基质的渗透势和幼苗叶片 qP 、 qNP 的关系

Fig. 4 Relationship between osmotic potential of culture solution and qP (a); qNP (b) in leaves of seedlings of *P. tenuiflora*

非光化学淬灭系数 qNP 值大小反映的是 PS II 反应中心对天线色素吸收过量光能后的热耗散能力及光合机构的损伤程度, 是一种保护机制^[26,28,29], 这里 qNP 和培养基质的渗透势二者关系不显著, 培养基质渗透势在小于-6bar 左右时, qNP 随着渗透势的增大而呈现增加的趋势; 但是在-6bar < OPCS < -4bar 时, 则随着渗透势的增大呈现减小的趋势; 渗透势在大于-4bar 左右时 qNP 却没有什么变化(图 4b)。光系统通过提高非辐射性热耗散可以消耗 PSII 吸收的过多光能, 从而起到保护 PSII 反应中心免受因吸收过多光能而引起的光氧化伤害。

2.5 星星草幼苗叶片 Fv'/Fm' 、光化学速率(PR)与培养基质渗透势的关系

Fv'/Fm' 指类囊体活化时 PS II 固有效率, 反映开放的 PS II 反应中心原初光能转化效率^[29]。 Fv'/Fm' 随培养基质渗透势的变化同 Fv/Fm 的变化相似, 也呈非线性的关系(图 5a)。星星草幼苗叶片的光化学速率和星星草叶片的培养基质渗透势呈极显著的非线性关系, 即培养基质渗透势在小于-4bar 左右时, 光化学速率随着渗透势的增大而减小; 但是在大于-4bar 左右时, 光化学速率变化的幅度很小(图 5b)。

2.6 星星草幼苗叶片捕光色素热耗散与培养基质渗透势的关系

在不同浓度的 Na_2CO_3 胁迫下, 星星草幼苗叶片的捕光色素吸收的光能被用于热耗散的相对份额(HD)与星星草培养基质渗透势呈显著的非线性关系(图 6a); 相应地, 星星草幼苗叶片热耗散速率(HDR)与培养基质渗透势呈极显著的非线性关系(图 6b), 即随着培养基质渗透势的增大, HD 和 HDR 呈逐渐减小的趋势。

3 讨论

盐胁迫包括渗透胁迫和离子胁迫, 其中渗透胁迫所引起的主要胁迫是细胞脱水, 植物生长在盐渍土壤

中,吸水困难或根本不能吸水,从而导致生理干旱^[24]。而植物培养基质的渗透势的变化能很好的反映植物生长环境中所受胁迫程度的大小。以纯水为对照(纯水的渗透势为 0),一般来说溶液的渗透势是负值,所以渗透势的绝对值越大,说明渗透胁迫越严重。

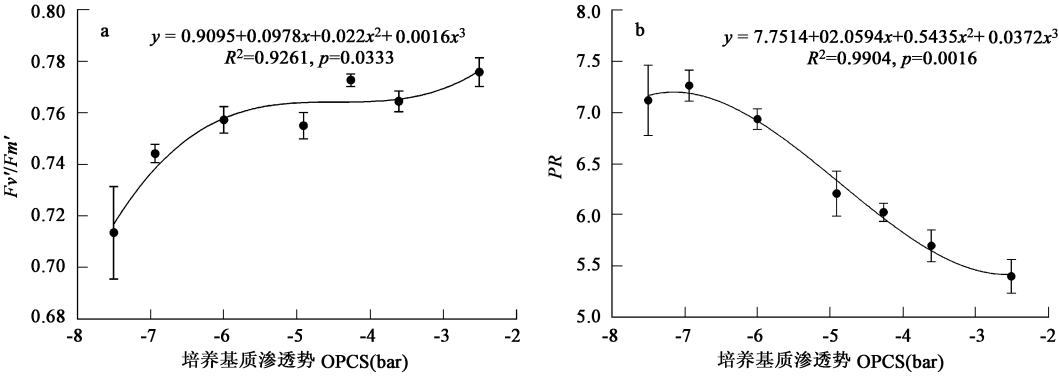


图5 星星草培养基质的渗透势和幼苗叶片 F_v'/F_m' 、PR 的关系

Fig. 5 Relationship between osmotic potential of culture solution and F_v'/F_m' (a); PR (b) in leaves of seedlings of *P. tenuiflora*

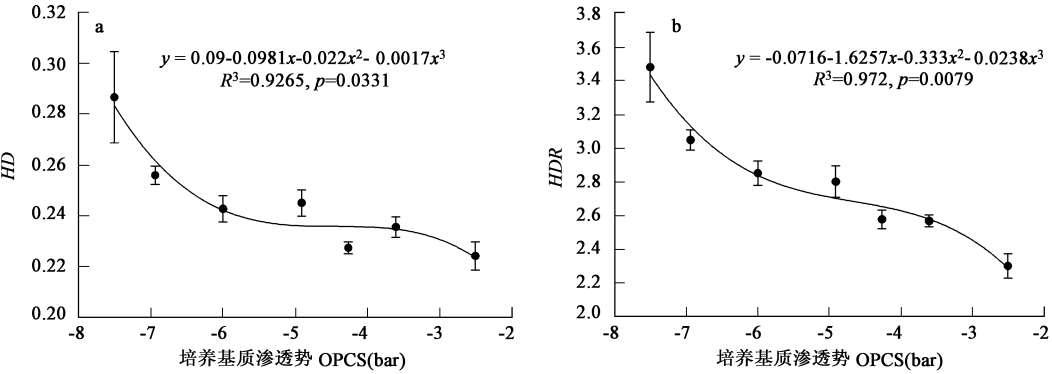


图6 星星草培养基质的渗透势和幼苗叶片 HD、HDR 的关系

Fig. 6 Relationship between osmotic potential of culture solution and HD (a); HDR (b) in leaves of seedlings of *P. tenuiflora*

在大于-4bar左右的胁迫下,星星草幼苗叶片的 F_v/F_m 、 F_v/F_o (图2)、 $\Phi\text{PS II}$ (图3a)以及 F_v'/F_m' (图5a)的变化不大。这些研究结果说明在较低的盐胁迫下(大于-4bar左右)星星草幼苗可能存在精细的渗透调节机制,使其光合电子传递过程能顺利进行。Tuffersl 等曾经比较了在不同土壤盐分下生长的耐高盐的红树林(*Avicennia marina*)的光合行为,发现其在高盐条件下 PS II 量子产量,电子传递速率(ETR)以及最大光化学量子效率(F_v/F_m)显著增加^[31], Congming Lu 等研究了在盐胁迫下的 *Suaeda salsa*, 结果发现盐胁迫对于 $\Phi\text{PS II}$ 、 F_v/F_m 、 qP 和 NPQ 没有影响,表明 *S. salsa* 的 PS II 对高盐有一定的忍耐力^[32]。本实验表明,在小于-4bar左右的胁迫下,星星草幼苗叶片 F_v/F_m 、 F_v/F_o (图2)以及 F_v'/F_m' (图5a)随着渗透势的增加而呈增加的趋势;而 $\Phi\text{PS II}$ 、ETR(图3)、光化学速率(图5a)、捕光色素吸收的光能被用于热耗散的相对份额及热耗散速率(图6)随着渗透势的增加而快速减小。而从另一个角度说,也就是随着渗透胁迫的增加 $\Phi\text{PS II}$ 、ETR、光化学速率、捕光色素吸收的光能被用于热耗散的相对份额及热耗散速率呈现快速增加的趋势, F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 F_v'/F_m' 却呈减小的趋势。这说明星星草幼苗在高强度 Na_2CO_3 胁迫下(小于-4bar左右)可能具有与其它植物不同的保护机制,可能通过两条途径耗散过剩的光能,一方面通过增加捕光色素吸收的光能被用于热耗散的相对份额及热耗散速率;另一方面通过增大 $\Phi\text{PS II}$ 、ETR、光化学速率,增强假循环式光合磷酸化过程,而由此引起的活性氧的增加则通过体内较高活性的保护酶系统来清除,以保护光合器官免受过剩光能的损伤。

植物对于环境胁迫的最初反应就是非辐射能量耗散的增加,即 qNP 的增加,通过这种方式植物避免了由

于辐射能量的吸收和利用不平衡所导致的伤害。在无盐胁迫下的配子体中 qP 减小 qNP 却增加; 然而, 在盐胁迫下的配子体中, 盐胁迫后 qP 减小, 而 qNP 变化却不显著^[30]。在星星草培养基质的渗透势大于-4bar 左右的胁迫下, 其幼苗叶片的 qP 、 qNP 相对比较稳定, 在小于-4bar 左右, qP 随着渗透势的增大逐渐减小, 但是在-6bar< OPCS<-4bar 时, qNP 则随着渗透势的增大呈现减小的趋势(即随着渗透胁迫的增强 qNP 也增强); 而在小于-6bar 左右时 qNP 却随着渗透势的增大而增大(即随着渗透胁迫的增强 qNP 呈现减小的趋势)。这表明在中等渗透胁迫下(-6bar< OPCS<-4bar), 星星草幼苗叶片 PS II 的潜在热耗散能力较强, 可以在较高的光强下, 有效地避免或减轻因 PS II 吸收过多光能而引起的光抑制和光氧化, 从而起到保护 PS II, 使之免受或减轻光抑制和光破坏的作用; 而在高浓度盐所造成的渗透胁迫下, 星星草的 PS II 潜在热耗散能力随之降低, 因此对于星星草幼苗来说, 盐胁迫所导致的不同渗透胁迫下其过剩光能的耗散机制可能不同, 这可能也是星星草能够在高盐的环境中生长的一个重要条件, 而且暗示着星星草幼苗在盐胁迫所造成的不同强度渗透胁迫下存在着不同的方式以调节光能吸收与利用之间的平衡。

References:

- [1] Li J X, Sun G R, Yan X F. The study of physiological ecology in Songnen grassland. Northeast Forestry University Press, 1996.
- [2] Yan X F, Sun G R. The study of physiological ecology of *Puccinellia tenuiflora*. Science Press, 2000.
- [3] Sun G R, Yan X F, et al. Effect of sodium carbonate domestication on progressive on alkaline resistance of seedlings of *Puccinellia tenuiflora*. Journal of Wuhan Botanical Research, 1996, 14: 67~70.
- [4] Tang C S. The research of growth and domestication of *Puccinellia tenuiflora*. Grass Land of China, 1980, (4): 13~18.
- [5] Yue Z H, Sun G R, Yan X F. The effect on humus and some enzymes' activity in alkali soil by different ameliorative ways. Bulletin of Botanical Research, 2003, 23 (2): 211~214.
- [6] Li J X, Ma Y, Fu X L. The study of meliorating alkaline soil by planting *Puccinellia tenuiflora*. Grassland of China, 1985, (2): 53~55.
- [7] Sun G R, Guan Y, Yan X F. Effect of sodium carbonate stress on amino acid contents of *Puccinellia tenuiflora* seedlings. Bulletin of Botanical Research, 2000, 20(1): 69~72.
- [8] Sun G R, Yan X F, Li J. Effects of the growth of cultivated *Puccinellia tenuiflora* on physical characteristics of alkali soil. Acta Agrestia Sinica, 2002, 10 (2): 118~123.
- [9] Sun G R, Yan X F, Li J. Effects of the growth of cultivated *Puccinellia tenuiflora* on physical characteristics of alkali soil. Acta Agrestia Sinica, 2002, 10 (3): 179~184.
- [10] Yan X F, Sun G R, et al. Diurnal changes of photosynthesis and transpiration of manually planting *Puccinellia tenuiflora*. Bulletin of Botanical Research, 1995, 15(2): 252~255.
- [11] Yan X F, Sun G R, Xiao W. The relationships between diurnal changes of photosynthesis and transpiration of *Puccinellia tenuiflora* and the climate factors. Bulletin of Botanical Research, 1996, 16(4): 477~484.
- [12] Yan X F, Sun G R, Xiao W. Seasonal changes of photosynthetic and transpiration characters of *Puccinellia tenuiflora*. Bulletin of Botanical Research, 1996, 16(3): 340~345.
- [13] Yan X F, Sun G R, Xiao W. The relationship between seasonal changes of photosynthesis and transpiration of *Puccinellia tenuiflora* and the climate factors. Bulletin of Botanical Research, 1997, 17(3): 325~331.
- [14] Yan X F, Sun G R, Xiao W. A comparative study on photosynthetic abilities of different grown years. Acta phytocologica sinica, 1998, 22(3): 231~236.
- [15] Yan X F, Sun G R, Li J, Xiao W. Changes of several osmotica in *Puccinellia tenuiflora* seedling under alkali salt stress. Bulletin of Botanical Research, 1999, (3): 347~355.
- [16] Sun G R, Yan X F. Effect of salt stress on photosynthetic characters of seedlings of *Puccinellia tenuiflora*. Bulletin of Botanical Research, 1996, 16(3): 346~350.
- [17] Sun G R, Yan X F, Xiao W. Preliminary study on physiological mechanism of saline-alkali tolerance of *Puccinellia tenuiflora*. Journal of Wuhan Botanical Research, 1997, 15(2): 162~166.
- [18] Liu J R, Yi Y J, Zhang C D, et al. The in vivo chlorophyll fluorescence induction kinetics and its application in study of salt resistance physiology. Journal of Qufu Normal University, 1997, 23 (4): 80~83.
- [19] Lin S Q, Xu C H, Zhang Q D, et al. Some application of chlorophyll fluorescence kinetics to plant stress physiology phytoecology and agricultural modernization. Chinese Bulletin of Botany, 1992, 9(1): 1~16.

- [20] Liu J Y, Yi Y J, Zhang Q D. Effects of salt stress on chlorophyll a fluorescence induction kinetics in wheat leaves with different salt tolerance. Chinese Bulletin of Botany, 1998, 15 (2): 46~ 49.
- [21] Liang H Y, Li H P, Zheng J B, *et al.* Effect of NaCl stress on photosystem II functions in *Populus nigra* leaves. Hebei Journal of Forestry and Orchard Research, 2000, 15 (6): 101~ 104.
- [22] Zhu X G, Zhang Q D, Kuang T Y. Damage to photosynthetic functions of wheat by NaCl results mainly from its ionic effect. Chinese Bulletin of Botany, 2000, 17(4): 360~ 365.
- [23] Zhu X G, Zhang Q D, Kuang T Y. Effects of NaCl stress on light utilization and dissipation of PS II, Acta Biophysica Sinica, 1999, 15 (4): 787~ 791.
- [24] Greenway H, Munns R. The mechanics of salt tolerance in non-Halophytes. Ann. Rev. Plant Physiol, 1980, 31: 149~ 190
- [25] Feng Y L, Feng Z L, Cao K F. The Protection Against Photodamage in *Amonum villosum* Lour. Acta Phytophysiological Sinica, 2001, 27(6): 483~ 488
- [26] Zhang S Y. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. Chinese Bulletin of Botany, 1999, 16(4): 444~ 448
- [27] Peterson R B, Sivak M N, Walker D A. Relationship between steady-state fluorescence yield and photosynthetic efficiency in spinach leaf tissue. Plant Physiol, 1998, 88: 158~ 163
- [28] Johnson G N, Young A J, Scholes J D. The dissipation of excess excitation energy in British plant species. Plant Cell and Environment, 1993, 16: 673~ 679
- [29] Bader M R, Ruusk A S, Nakano H. Electron flow to oxygen in higher plants and algae: rates and control of direct photoreduction (Mehler reaction) and rubiscoo oxygenase. Biological Sciences, 2000, 1402: 1433~ 1445
- [30] Li X P, Ong B L. Tolerance of gametophytes of *Acrostichum aureum* (L.) to salinity and water stress. Photosynthetica, 1997, 34: 21~ 30.
- [31] Tuffersl A, Naidoo G, Willert D. Low salinities adversely affect photosynthetic performance of the mangrove, *Avicennia marina*. Wetlands Ecology and Management, 2001, 9: 225~ 232.
- [32] Congming Lu a, nwei Qiu a, Qingtao Lu a, Baoshan Wang b, Tingyun Kuang. Does salt stress lead to increased susceptibility of photosystem II to photoinhibition and changes in photosynthetic pigment composition in halophyte *Suaeda salsa* grown outdoors. Plant Science, 2002, 163: 1063~ 1068

参考文献:

- [1] 李景信, 孙国荣, 阎秀峰. 松嫩盐碱草地植物生理生态学研究. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1996.
- [2] 阎秀峰, 孙国荣. 星星草生理生态学研究. 北京: 科学出版社, 2000.
- [3] 孙国荣, 阎秀峰, 那守海, 李景信. 碳酸钠逐级驯化对星星草幼苗抗碱性的影响. 武汉植物学研究, 1996, 14: 67~ 70.
- [4] 唐超世. 星星草栽培驯化的研究. 中国草原, 1980, (4): 13~ 18.
- [5] 岳中辉, 孙国荣, 阎秀峰. 不同改良方法对盐碱土壤腐殖质及几种酶活性的影响. 植物研究, 2003, 23: 211~ 214.
- [6] 李景信, 马义, 傅喜林. 种植星星草改良碱斑地的研究. 中国草原, 1985, (2): 53~ 55.
- [7] 孙国荣, 关, 阎秀峰. Na₂CO₃ 胁迫对星星草幼苗游离氨基酸含量的影响. 植物研究, 2000, 20: 69~ 72.
- [8] 孙国荣, 阎秀峰, 李晶. 星星草的生长对碱化土壤物理性质的影响. 草地学报, 2002, 10: 118~ 123.
- [9] 孙国荣, 阎秀峰, 李晶. 星星草的生长对碱化土壤化学性质的影响. 草地学报, 2002, 10: 179~ 184.
- [10] 阎秀峰, 孙国荣, 李敬兰, 李景信. 人工种植星星草的光合蒸腾日变化. 植物研究, 1995, 15: 252~ 255.
- [11] 阎秀峰, 孙国荣, 肖玮. 星星草光合蒸腾日变化与气候因子的关系. 植物研究, 1996, 16(4): 477~ 484.
- [12] 阎秀峰, 孙国荣, 肖玮. 星星草光合蒸腾的季节变化. 植物研究, 1996, 16: 340~ 345.
- [13] 阎秀峰, 孙国荣, 肖玮. 星星草光合蒸腾季节变化与气候因子的关系. 植物研究, 1997, 17: 325~ 331.
- [14] 阎秀峰, 孙国荣, 肖玮. 生长不同年数星星草光合能力的比较研究. 植物生态学报, 1998, 22: 231~ 236.
- [15] 阎秀峰, 孙国荣, 李晶, 肖玮. 碱性盐胁迫下星星草幼苗中几种渗透调节物质的变化. 植物研究, 19: 347~ 355.
- [16] 孙国荣, 阎秀峰. 盐胁迫对星星草幼苗光合特性的影响. 植物研究, 1996, 16: 346~ 350.
- [17] 孙国荣, 阎秀峰, 肖玮. 星星草耐盐碱生理机制的初步研究. 武汉植物学研究, 1997, 15: 162~ 166.
- [18] 刘家尧, 衣艳君, 张承德, 闫志佩. 活体叶绿素荧光诱导动力学及其在植物抗盐生理研究中的应用. 曲阜师范大学学报, 1997, 23: 80~ 83.
- [19] 林世青, 许春辉, 张其德, 徐黎, 毛大璋, 匡廷云. 叶绿素荧光动力学在植物抗性生理学、生态学和农业现代化中的应用. 植物学通报, 1992, 9: 1~ 16.
- [20] 刘家尧, 衣艳君, 张其德. 盐胁迫对不同抗盐性小麦叶片荧光诱导动力学的影响. 植物学通报, 1998, 15: 46~ 49.
- [21] 梁海永, 李会平, 郑均宝, 杨敏生, 王进茂. NaCl 胁迫对欧洲黑杨组培植株叶片光系统 II 功能的影响. 河北林果研究, 2000, 15: 101~ 104.
- [22] 朱新广, 张其德, 匡廷云. NaCl 对小麦光合功能的伤害主要是由离子效应造成的. 植物学通报, 2000, 17: 360~ 365.
- [23] 朱新广, 张其德, 匡廷云. NaCl 胁迫对 PS II 光能利用和耗散的影响. 生物物理学报, 1999, 15: 787~ 791.
- [25] 冯玉龙, 冯志立, 曹坤芳. 砂仁叶片光破坏的防御. 植物生理学报, 2001, 27(6): 483~ 488.
- [26] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. 植物学通报, 1999, 16: 444~ 448.