

NaCl 胁迫对苦豆子幼苗光合机构 及生物量积累的影响

程 达^{1,3}, 卫丹丹^{2,4}, 冷淞凝⁵, 郑延海^{1*}, 杨兴洪², 蒋高明^{1,3}

(1 中国科学院植物研究所, 植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; 2 山东农业大学, 作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018; 3 中国科学院大学, 北京 100049; 4 忻州师范学院, 山西忻州 034099; 5 中国农业大学烟台研究院, 山东烟台 264670)

摘 要: 该研究通过测定盐生药用植物苦豆子幼苗气体交换、叶绿素荧光参数及生长指标, 研究了中度 (200 mmol/L NaCl) 和重度 (400 mmol/L NaCl) 盐胁迫对其生长特性的影响, 探讨盐生植物对盐化环境的生理响应机制。结果显示: (1) 中度盐胁迫 1 d 后, 苦豆子幼苗光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、蒸腾速率 (T_r) 及胞间二氧化碳浓度 (C_i) 显著低于对照, 随着胁迫时间延长, P_n 下降显著, 而气体交换参数降低不明显, C_i 值甚至有上升趋势; 重度盐胁迫处理 1 d 后, 苦豆子气体交换值出现了显著降低, 随着胁迫时间延长, 降低程度增大; 中度盐胁迫导致苦豆子光合速率出现下降的原因是由气孔因素和非气孔因素共同作用的结果, 而重度盐胁迫下, P_n 的下降主要是非气孔因素引起的。(2) 处理 1 d 后, 相对于对照组, 中度和重度盐胁迫下的苦豆子幼苗最大光化学效率 (F_v/F_m)、光化学猝灭系数 (qP)、实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 出现了不同程度的降低, 而重度盐胁迫下降低更加显著; 处理 5 d 后, 中度盐胁迫荧光参数变化不明显, 但重度盐胁迫处理下降显著。(3) 随着胁迫程度的加重, 幼苗含水量及生长指标 (株高、根长、干重) 降低幅度加大, 以致严重抑制了植株生长。研究表明, 盐生植物苦豆子对盐胁迫的耐受性也有一定限度, 其在 200 mmol/L NaCl 胁迫下植株光合作用受到轻微抑制, 但能维持正常生长, 而在 400 mmol/L NaCl 胁迫下光合生理受到严重抑制, 且随着胁迫时间的延长, 受到伤害程度加重, 甚至死亡。

关键词: 盐胁迫; 苦豆子; 气体交换; 叶绿素荧光参数; 生物量

中图分类号: Q945.78

文献标志码: A

Effects of NaCl Stress on Photosynthetic Apparatus and Biomass Accumulation of *Sophora alopecuroides* Seedlings

CHENG Da^{1,3}, WEI Dandan², LENG Songning⁵,
ZHENG Yanhai^{1*}, YANG Xinghong², JIANG Gaoming^{1,3}

(1 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; 2 State Key Laboratory of Crop Biology, Shandong Agricultural University, Taian, Shandong 271018, China; 3 University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 4 Xinzhou Teachers College, Xinzhou, Shanxi 034099, China; 5 Yantai Research Institute of China Agricultural University, Yantai, Shandong 264670, China)

Abstract: Effects of moderate (200 mmol/L NaCl) and severe (400 mmol/L NaCl) salt stress on the growth characteristics of *Sophora alopecuroides* were studied by measuring gas exchange, chlorophyll fluorescence

收稿日期: 2017-06-20; 修改稿收到日期: 2017-09-25

基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (31170367, 41471441); 阿拉善 (中科) 适用新技术研究院项目 (201305)

作者简介: 程 达 (1989—), 女, 在读博士研究生, 主要从事苦豆子耐盐性生理生态研究。E-mail: piscscsd@126.com

* 通信作者: 郑延海, 副研究员, 主要从事植物逆境生理生态学、荒漠生态学研究。E-mail: zhengyh@ibcas.ac.cn

parameters and growth indexes. The results showed: (1) one day after moderate salt stress, significant decreases were measured in photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r) and intercellular carbon dioxide concentration (C_i) of *S. alopecuroides* seedlings. Five days after moderate salt stress, slight decrease occurred in P_n while slight increase was measured in C_i . However, one day after severe stress, significant decreases were measured in gas exchange of *S. alopecuroides*, with it getting worse along with longer time stress. The reason for the decrease of photosynthetic rate of *S. alopecuroides* was due to the combined effect of stomatal factors and non-stomatal factors. The decrease of P_n was mainly caused by non-stomatal factors under severe salt stress. (2) The maximum photochemical efficiency (F_v/F_m), photochemical quenching coefficient (qP), actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}) decreased in different levels. The decrease was more significant in severe salt stress than in moderate salt stress treatment. The change of fluorescence parameters was not obvious under moderate salt stress, while it was significant under severe salt stress along with the prolongation of stress time. (3) With the aggravation of salt stress, water content and growth indicators (plant height, root length, dry weight) were markedly decreased, leading to a serious inhibition in plant growth. The results showed that the tolerability of halophytes to salt stress was also limited. The growth of *S. alopecuroides* was slightly inhibited under 200 mmol/L NaCl stress while it was seriously damaged under 400 mmol/L NaCl stress.

Key words: salt stress; *Sophora alopecuroides*; gas exchange; chlorophyll fluorescence; biomass parameters

中国西北荒漠地区(内蒙古阿拉善、新疆等地区)气候干旱,部分地区年均降雨量不足 40 mm,而年蒸发量在 3 000 mm 以上^[1],造成湖泊干涸、地下水位下降、土地盐渍化加重,不仅使农业生产受到严重的影响,天然植被也日渐稀疏,成为中国沙尘暴主要源区之一^[2]。苦豆子(*Sophora alopecuroides* L.)是该地区草地退化后常见优势草本植物,其根系发达,耐干旱、盐碱、抗风沙,在荒漠和沙性土壤上具有极强的防风抗蚀能力^[3]。苦豆子是一种盐生植物,也是提取药用成分苦参碱的主要原料之一,对区域经济发展和生态保护具有重要意义。

光合作用是植物对盐胁迫最为敏感的生理代谢过程之一^[4]。研究认为:盐胁迫造成植物光合速率的降低,首先表现为盐渍环境增强了气孔和叶肉细胞对 CO_2 传输的阻力,从而导致叶绿体内可利用的 CO_2 量减少,其次表现为盐胁迫对植物光合系统结构的破坏^[5]。盐胁迫会抑制光系统 II (PS II) 的反应,一般表现为叶绿素荧光参数最大光化学效率(F_v/F_m)、光化学猝灭系数(qP)、实际光化学效率(Φ_{PSII})等指标的下降和非光化学猝灭系数(qN)的上升,而且 qN 对 NaCl 的反应比 qP 更加敏感,这主要是由于 NaCl 胁迫会破坏叶片中的离子平衡及细胞结构,导致叶绿素含量和光合酶活性下降^[6-8],甚至会导致植株死亡。

但是,以上关于盐胁迫对植物生理生态响应机制的研究,多集中在小麦等甜土植物上,而关于盐生植物对土壤盐渍化的生理应答机制的报道相对较

少。因此,本研究采用室内控制实验,模拟苦豆子生长的盐生环境,分别测定不同盐浓度下植株的光合参数、荧光参数及生长量等指标,考察盐生植物对盐化环境的生理响应机制,对深入探讨荒漠土壤盐渍化条件下,植物物种多样性下降而苦豆子等盐生植物种群扩散加剧的现象具有理论指导意义。

1 材料和方法

1.1 实验材料

实验材料为取自内蒙古阿拉善盟的野生苦豆子种子。将外形饱满、大小均匀的苦豆子种子经 65% H_2SO_4 处理 20 min 破除硬实,用蒸馏水洗净后放入培养箱中进行种子萌发,7 d 后将出芽一致的种子移栽至盛有石英砂的花盆中,每盆 5 株,在温室内浇 Hoagland 营养液进行培养,苦豆子实生苗生长 35 d(三叶一心)时,分别用 200 mmol/L(中度胁迫)和 400 mmol/L(重度胁迫)NaCl 处理幼苗(在 Hoagland 营养液中每天递增 50 mmol/L NaCl 至目标浓度),以 Hoagland 营养液为对照,每个处理 6 次重复。平均日/夜温度维持在 16~26 °C 和 10~16 °C,平均光周期是 14 h,光通量密度(PPFD)为 300 $\mu mol/(m^2 \cdot s)$ 。分别在处理后的第 1 天和第 5 天上午 9:00~11:00,选取第 3 片完全展开叶片测定各项生理指标,并在第 5 天收获测量其生长指标。

1.2 测定指标及方法

1.2.1 气体交换参数 净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间二氧化碳浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)等

参数采用 CIRAS-2 型便携式光合系统(PP Systems, Norfolk, UK)进行测定。在测量时,光合有效辐射通量密度为 $300\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ (内置光源),空气相对湿度为 70%,叶片温度为 $25\ ^\circ\text{C}$,叶室气体流量为 $200\ \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$,叶室中 CO_2 浓度为 $380\ \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。同时,用 16×40 倍显微镜观测对照组及不同处理组的苦豆子叶片下表皮细胞的气孔形态,并用测微尺量取气孔长度、宽度,计算气孔开度(长 \times 宽)。各组叶片选取苦豆子幼苗自上而下第 3 片叶,每组观察选取 10 个视野,每视野观察 1 次。

1.2.2 叶绿素荧光参数 参考 Kooten 和 Snel 的方法^[9],采用脉冲调制式便携荧光仪(FMS-2, Hansatech, UK)测定叶绿素荧光参数,叶片经暗适应 25 min 后首先用弱测量光测定初始荧光(F_0);随后给一个强闪光($6\ 000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,脉冲时间 17 s)测得最大荧光(F_m),然后在自然光下适应 20 min,当荧光基本稳定时测定稳态荧光(F_s),之后再加一次强闪光($6\ 000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,脉冲时间 17 s),记录光适应下的最大荧光(F_m'),同时将叶片遮光,暗适应 3 s 后打开远红光,5 s 后测定 F_0' ,然后根据如下公式计算出其他参数。

最大光化学效率: $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$;

光化学猝灭系数: $qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_0')$;
非光化学猝灭系数: $qN = 1 - (F_m' - F_0')/(F_m - F_0)$;
实际光化学效率: $\Phi_{PSII} = (F_m' - F_s)/F_m'$;

1.2.3 植株含水量及生长参数 测量收获后的苦豆子株高、根长,用分析天平称取鲜重(FW)。将称过鲜重的植株装入纸袋中,放入 $100\sim 105\ ^\circ\text{C}$ 烘箱内杀青 10 min,然后在 $70\sim 80\ ^\circ\text{C}$ 下烘至恒重。取出纸袋和材料,放入干燥器中冷却至室温,称干重(DW),并计算植株相对含水量。

相对含水量(%) = $(FW - DW)/FW \times 100\%$

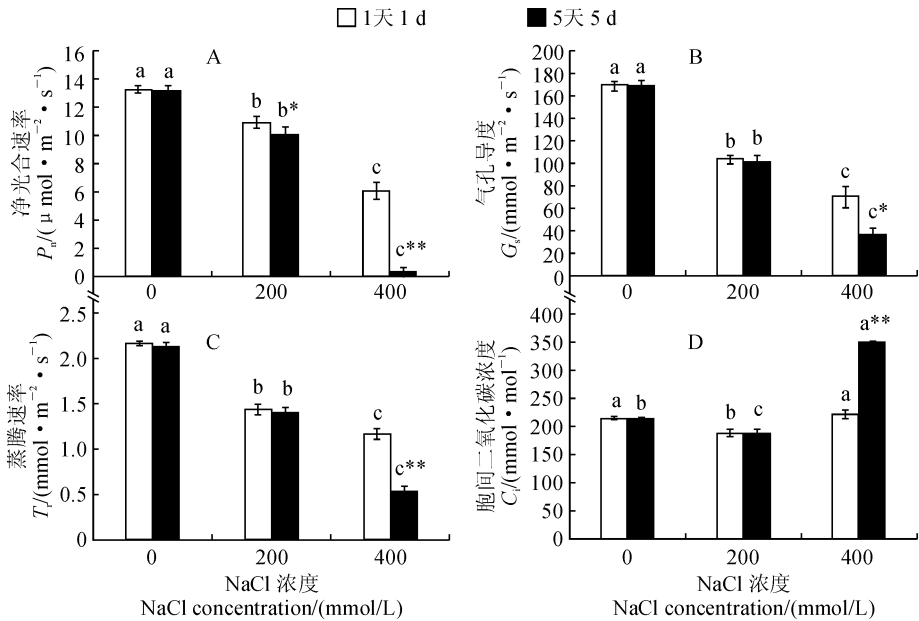
1.3 数据分析

采用 Excel 2010 和 SPSS Statistics22.0 进行数据处理和统计分析。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫对苦豆子叶片光合气体交换参数和气孔形态的影响

由图 1, A 可知,在盐胁迫处理第 1 天,苦豆子叶片净光合速率(P_n)在 200 mmol/L (中度)和 400 mmol/L NaCl(重度)胁迫下比对照组分别显著降低 18%和 54.9%;在处理第 5 天,中度和重度盐胁迫下



* 和 * * 分别表示相同盐分浓度下处理天数间在 0.05 和 0.01 水平存在显著性差异,而同期内不同小写字母表示盐分处理间在 0.05 水平存在显著差异;下同

图 1 盐胁迫不同时间对苦豆子净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和胞间 CO_2 浓度(C_i)的影响
The * and * * within same concentration indicate significant differences between two treatment stages at 0.05 and 0.01 level, respectively, while the different lower case letters within same day stand for significant differences among salt concentrations at 0.05 level; The same as below
Fig.1 Effects of salt stress on photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r), intercellular CO_2 concentration (C_i) of *S. alopecuroides* at different time points

苦豆子叶片 P_n 相对于第 1 天又下降了 12.8% 和 96.2%。从图 1,B~D 可知,处理第 1 天时,苦豆子叶片气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)在 200 mmol/L NaCl 胁迫下比对照组显著下降了 38.7% 和 34%,在 400 mmol/L NaCl 胁迫时分别显著降低了 59% 和 45.1%;同期叶片胞间二氧化碳浓度(C_i)在中度盐胁迫下比对照组下降了 12.5%,而在重度胁迫下则升高了 2.1%。在处理第 5 天时,叶片 G_s 、 E 值在中度胁迫下相比第 1 天分别下降了 6.8%、8.5%,在重度胁迫下则分别下降了 49.3%、56.8%;而同期的 C_i 值比第 1 天却分别上升了 5.2% 和 59.6%。另外,图 2 显示,随着盐浓度增加,苦豆子叶片气孔长度、宽度及开度均呈现缩小的趋势。在 200 和 400 mmol/L NaCl 溶液处理下气孔长度分别比对照降低 18.9% 和 65.5%,气孔宽度分别比对照显著降低 41.2% 和 88.2%,同时,气孔开度相比对照组显著下降 53.8% 和 97.8%。可见,盐胁迫导致苦豆子叶片保卫细胞失水,引起气孔开度减小甚至关闭,表现为气孔导度、蒸腾速率均发生不同程度的下降,净光合速率也随之下降。

2.2 盐胁迫对苦豆子叶片叶绿素荧光参数的影响

从图 3,A 可以看出,中度和重度盐胁迫苦豆子

叶片的最大光化学效率(F_v/F_m)在处理第 1 天时分别比对照组降低 0.6% 和 5.5%,在处理第 5 天时分别比处理第 1 天降低了 1.2% 和 3.8%。由图 3,B 可知,盐胁迫处理第 1 天时,苦豆子叶片的光化学猝灭系数(qP)分别比对照组降低 11.5%(中度)和 17.5%(重度);在处理第 5 天时,中度盐胁迫下苦豆子叶片 qP 相对于处理第 1 天下降了 3.9%,而重度盐胁迫下 qP 值比处理第 1 天显著降低 11.7%。在盐胁迫处理下的实际光化学效率(Φ_{PSII})值与 qP 值变化规律基本一致(图 3,C)。图 3,D 的变化趋势与 Φ_{PSII} 恰好相反:在处理第 1 天时,200 mmol/L NaCl 处理的苦豆子叶片非光化学猝灭系数(qN)比对照组显著高 44.5%,400 mmol/L NaCl 处理时,显著高 47.9%;相对于处理第 1 天时,中度盐胁迫 5 d 后的 qN 升高 2.9%,同样重度盐胁迫第 5 天时, qN 显著升高 21.1%。

2.3 盐胁迫对苦豆子植株含水量及生长参数的影响

如图 4,A~C 所示,随着 NaCl 浓度的升高,苦豆子幼苗的株高、根长、鲜重、干重含水量均呈现不同程度的降低。在 200 mmol/L NaCl 溶液处理下,株高、根长分别比对照下降了 4.4% 和 1.2%;鲜重、

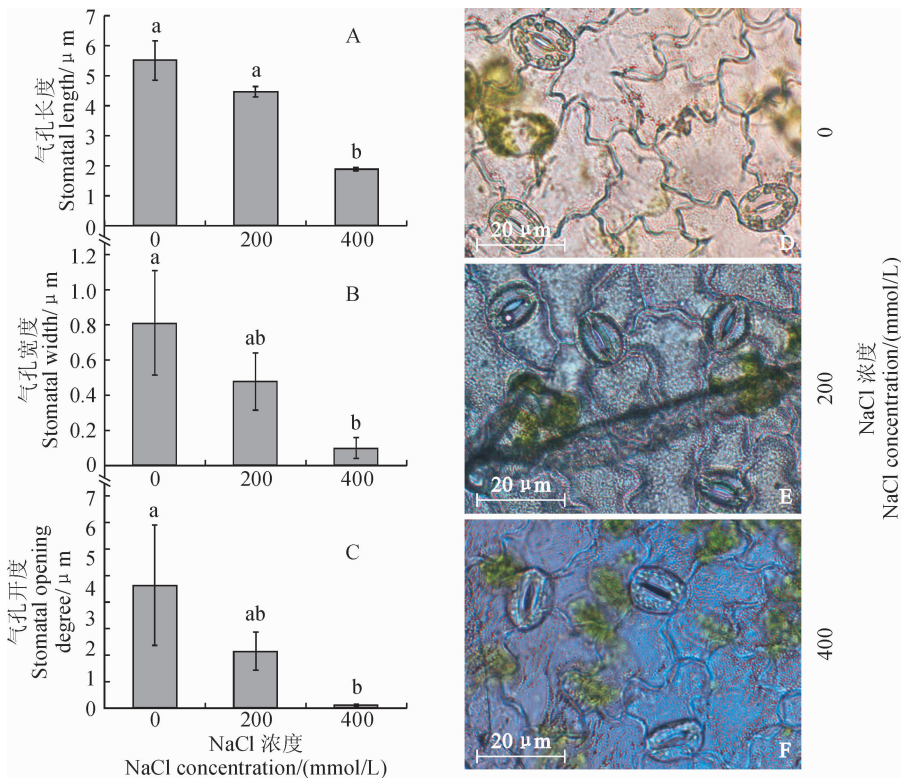


图 2 不同浓度盐胁迫对叶片表皮气孔长度、宽度、开度及形态的影响
Fig. 2 Effect of different salt stress treatments on the stomatal length, width, opening degree and morphology of leaf epidermis

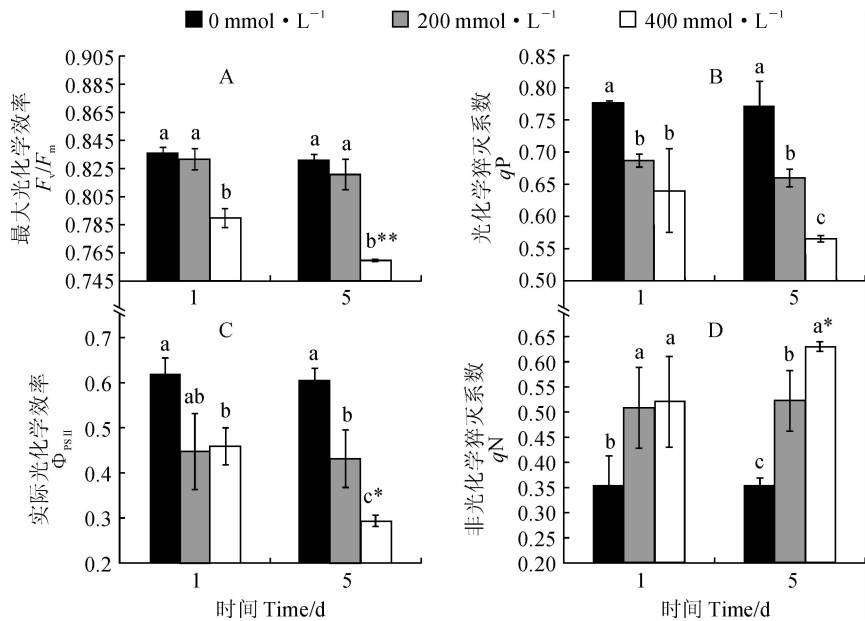
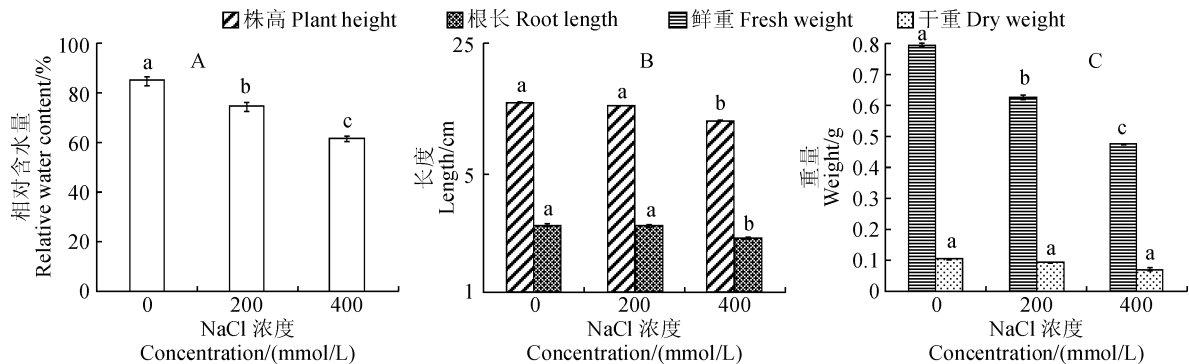


图 3 盐胁迫不同时间对苦豆子最大光化学效率(F_v/F_m)、光化学猝灭系数(q_P)、实际光化学效率(Φ_{PSII})及非光化学猝灭系数(q_N)的影响

Fig. 3 Effect of salt stress on the initial light energy conversion efficiency (F_v/F_m), photochemical quenching coefficient (q_P), actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}), and photochemical quenching coefficients (q_N) of *S. alopecuroides* at different time points



不同小写字母表示不同盐分浓度间在 0.05 水平存在显著性差异

图 4 不同浓度 NaCl 处理下苦豆子株高、根长、鲜重、干重及相对含水量的变化

The different lower case letters indicate significant differences among three salt concentrations at 0.05 level

Fig. 4 The plant height, root length, fresh weight, dry weight and relative water content of *S. alopecuroides* seedling under different concentrations of NaCl

干重分别从 0.80 g、0.11 g 降到 0.63 g、0.10 g，下降了 21.3% 和 9%，含水量降低了 12.5%。在 400 mmol/L NaCl 溶液处理下，株高、根长分别下降了 22% 和 16%，鲜重、干重分别下降了 40.3% 和 31.4%，相对含水量降低了 27.5%。随着盐胁迫程度的加重，苦豆子植株的生长受到的抑制也更加严重。

3 讨 论

盐胁迫是抑制植物生长的主要环境因子之一，主要表现为降低植物的光合速率，进而阻碍植物的

生长发育^[10-11]。本实验中的中度盐胁迫(200 mmol/L NaCl)使苦豆子叶片气孔开度下降,说明此时苦豆子叶片净光合速率(P_n)的降低受气孔因素影响;在中度盐胁迫时,叶片气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)均降低,且 G_s 降低程度远高于 C_i 的下降程度,说明此时叶片光合速率的降低很可能还和非气孔因素有关,这可能是与盐胁迫对叶绿素含量以及碳同化关键酶活性的影响有关;在重度盐胁迫(400 mmol/L NaCl)时,叶片 G_s 值降低, C_i 值却升高,说明 P_n 的降低是由非气孔因素决定的。这

些结果与非盐生植物对盐胁迫的伤害的反应一致,在盐胁迫初期植物光合速率的降低主要受气孔因素影响,而在盐胁迫加重后非气孔因素影响更加显著^[12-13],所以,盐生植物对盐胁迫的耐受力也是有限的,超过其耐受临界值也会受到严重的伤害。

叶绿素荧光技术是无损条件下探测叶片光合机构损伤程度的有效工具,广泛应用于逆境胁迫的相关研究中。首先,最大光化学效率(F_v/F_m)是反映 PS II 光抑制程度的常用指标^[14],代表天线色素将吸收的光能向 PS II 转化的潜在活性和 PS II 原初光能转换效率^[15-17]。本研究中,苦豆子幼株在中度和重度盐胁迫下,叶片 F_v/F_m 值均显著降低,这可能是由于无活性的 PS II 反应中心比值上升,PS II 光化学效率下降造成的^[18]。盐处理浓度越高,胁迫时间越长,苦豆子幼株叶片 F_v/F_m 值下降幅度越大(图 3,A),这可解释为植株在低盐胁迫时会产生适应反应,植物自身的光合系统能够进行自我修复^[19],但高盐胁迫会导致反应中心破坏,造成不可恢复伤害。其次,实际光化学效率(Φ_{PSII})代表 PS II 非环式电子传递效率,反映 PS II 反应中心在有部分关闭情况下的实际原初光能捕获效率^[20]。本研究的中、重度盐胁迫均导致苦豆子幼苗叶片的 Φ_{PSII} 下降(图 3,C),光能转化效率降低,表明暗反应碳同化积累的能量减少,进而影响幼苗的物质积累与生长。再次,光化学猝灭系数(qP)反映的是 PS II 反应中心开放程度,而非光化学猝灭反映的是 PS II 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分^[21-22]。本研究中,苦豆子植株在受到不同程度的盐胁迫时,叶片处于“开放”状态的 PS

II 反应中心数量减少, qP 相应地降低。而非光化学猝灭系数(qN)出现了不同程度的升高,说明植株热耗散增加。此结果表明,当苦豆子植株受到中度盐胁迫时,PS II 反应中心天线转化效率降低,此时可能通过热耗散来避免光合机构造成失活或破坏,可以对光合机构起一定的保护作用。

另外,本研究的中度盐胁迫并未对苦豆子植株含水量、株高、根长、生物量造成显著影响,但重度盐胁迫造成苦豆子了生长参数的显著降低(图 4),说明 200 mmol/L NaCl 胁迫对苦豆子幼苗生长有轻度的抑制作用,而 400 mmol/L NaCl 胁迫对其生长造成了严重的伤害,基本不能生长。这可能由于盐胁迫对植物造成的是一种生理性干旱,植物不能充分利用土壤中的水分^[23]。植物在水分供应不足的情况下,光合碳同化能力也会有显著的下降,进而抑制植物的生长^[24]。因此,盐生植物对盐胁迫的耐受力也是相对的,不同的盐生植物都仅具有一定的耐盐能力,超过其耐受临界值同样也会对其产生生理伤害,甚至抑制其生长发育。

综上所述,苦豆子对中度盐胁迫具有较好的耐受力,但重度盐胁迫会降低叶片气孔导度,影响 PS II 反应中心光能转化效率,甚至破坏光合系统结构,降低叶片的光合效率,进而抑制苦豆子幼苗的生长发育与物质积累。根据这一结论,我们可以大胆推测,随着荒漠区土壤盐渍化程度的日益加重,野生苦豆子的耐盐力需逐步提高,否则,这类盐中生植物可能会被淘汰,而由高度耐盐的植物所取代。实验结果对研究荒漠区植物多样性变化和生态修复具有重要的意义。

参考文献:

[1] 韩海涛,胡文超,司建华,等.阿拉善地区气候时空变化规律研究[J].干旱区资源与环境,2008,**22**(12): 89-92.
HAN H T, HU W C, SI J H, *et al.* Study on the temporal and spatial variation of climate in Alashan area[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2008,**22**(12): 89-92.

[2] 司马义,巴拉提,马刘峰.NaCl 胁迫对光果甘草和苦豆子种子萌发的影响[J].种子,2012,**31**(3): 23-27.
SI MA Y, BARATI, MA L F. Effects of NaCl stress on seed germination of *Glycyrrhiza glabra* L. and *Sophora alopecuroides* L[J]. *Seeds*, 2012,**31**(3): 23-27.

[3] 纪 瑛,蔺海明,陈 垣,等.施氮对苦豆子生物量及生物碱积累的影响[J].草业学报,2008,**17**(3): 40-46.
JI Y, LIN H M, CHEN Y, *et al.* Effects of nitrogen applica-

tion on the biomass and alkaloid accumulation of *Sophora alopecuroides* [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2008, **17** (3): 40-46.

[4] 张美月,陶秀娟,樊建民,等.磷和丛枝菌根真菌对盐胁迫草莓光合作用的影响[J].河北农业大学学报,2009,**32**(4): 71-75.
ZHANG M Y, TAO X J, FAN J M *et al.* Effects of phosphorus and arbuscular mycorrhizal fungi on photosynthesis of strawberry under salt stress [J]. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 2009,**32**(4): 71-75.

[5] 朱新广,张其德.NaCl 对光合作用影响的研究进展[J].植物学通报,1999,**16**(4): 332-338.
ZHU X G, ZHANG Q D. Studies on the effects of NaCl on photosynthesis[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999,**16**(4):

332-338.

[6] FLEXAS J, BOTA J, LORETO F, *et al.* Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C₃ plants [J]. *Plant Biology*, 2004, **6**(3): 269-279.

[7] 牛书丽, 蒋高明. 豆科植物在中国草原生态系统中的地位及其生理生态研究[J]. 植物学通报, 2004, **21**(1): 9-18.

NIU S L, JIANG G M. Study on the position and physiological ecology of legumes in Chinese grassland ecosystem [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2004, **21**(1): 9-18.

[8] BRUNING B, ROZEMA J. Symbiotic nitrogen fixation in legumes: Perspectives for saline agriculture[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2013, **92**: 134-143.

[9] KOOTEN O, SNEL J F H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology[J]. *Photosynthesis Research*, 1990, **25**(3): 147-150.

[10] KALAJI H M, BOSA K, KOSCIELNIAK J, *et al.* Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO₂ assimilation of two Syrian barley landraces[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2011, **73**: 64-72.

[11] YAN K, CHEN P, SHAO H, *et al.* Responses of photosynthesis and photosystem II to higher temperature and salt stress in Sorghum[J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2012, **198**(3): 218-225.

[12] 颜 坤, 陈小兵, 张立华. 盐胁迫对甜高粱光合作用和光合机构的影响[C]//农业环境与生态安全——第五届全国农业环境科学学术研讨会论文集, 2013.

[13] LORETO F, CENTRITTO M, CHARTZOULAKIS K. Photosynthetic limitations in olive cultivars with different sensitivity to salt stress[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2003, **26**(4): 595-601.

[14] BJORKMAN O, DEMMIG B. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins[J]. *Planta*, 1987, **170**(4): 489-504.

[15] JAMIL M, LEE K J, KIM J M, *et al.* Salinity reduced growth PS2 photochemistry and chlorophyll content in radish [J]. *Scientia Agricola*, 2007, **64**(2): 111-118.

[16] TANG Y, WEN X, LU Q, *et al.* Heat stress induces an aggregation of the light-harvesting complex of photosystem II in spinach plants [J]. *Plant Physiology*, 2007, **143** (2): 629-638.

[17] BALOUCHI H R. Screening wheat parents of mapping population for heat and drought tolerance, detection of wheat genetic variation[J]. *International Journal of Biological and Life Sciences*, 2010, **7**(2): 62-72.

[18] 徐 凯, 郭延平, 张上隆. 不同光质对草莓叶片光合作用和叶绿素荧光的影响[J]. 中国农业科学, 2005, **38** (2): 369-375.

XU K, GUO Y P, ZHANG S L. Effects of different light regimes on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of strawberry leaves[J]. *Scientia Agriculture Sinica*, 2005, **38** (2): 369-375.

[19] 冯建灿, 胡秀丽, 毛训甲. 叶绿素荧光动力学在研究植物逆境生理中的应用[J]. 经济林研究, 2002, **20**(4): 14-18.

FENG J C, HU X L, MAO X J. Application of chlorophyll fluorescence dynamics to plant physiology in adverse circumstance[J]. *Economic Forest Research*, 2002, **20**(4): 14-18.

[20] 苏秀荣, 王秀峰, 杨凤娟, 等. 硝酸根胁迫对黄瓜幼苗叶片光合速率, PSII 光化学效率及光能分配的影响[J]. 应用生态学报, 2007, **18**(7): 1 441-1 446.

SU X R, WANG X F, YANG F J, *et al.* Effects of nitrate stress on photosynthetic rate, photochemical efficiency of PS II and light energy allocation in cucumber seedling leaves[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, **18**(7): 1 441-1 446.

[21] 赵会杰, 邹 琦. 叶绿素荧光分析技术及其在植物光合机理研究中的应用[J]. 河南农业大学学报, 2000, **34** (3): 248-251.

ZHAO H, ZOU Q. Chlorophyll fluorescence analysis technique and its application to photosynthesis of plant[J]. *Journal of Henan Agricultural University*, 2000, **34** (3): 248-251.

[22] 赵丽英, 邓西平, 山 仑. 渗透胁迫对小麦幼苗叶绿素荧光参数的影响[J]. 应用生态学报, 2005, **16**(7): 1 261-1 264.

ZHAO L Y, DENG X P, SHAN L. Effects of osmotic stress on chlorophyll fluorescence parameters of wheat seedling[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, **16**(7): 1 261-1 264.

[23] 赵雅洁, 李 周, 宋海燕, 等. 喀斯特地区土壤厚度降低和水分减少对两种草本植物混种后光合的影响[J]. 草业科学, 2017, **34**(7): 1 475-1 486.

ZHAO Y J, LI Z, SONG H Y, *et al.* Effect of decline in soil depth and water resource on the photosynthesis of two grasses under mixed plantation in Karst regions[J]. *Pratacultural Science*, 2017, **34**(7): 1 475-1 486.

[24] 王碧霞, 黎云祥, 丁春邦, 等. 葎草幼苗的生理生化特征对盐胁迫的响应[J]. 西北植物学报, 2017, **37**(2): 321-329.

WANG B X, LI Y X, DING C B. Physiological and biochemical responses of *Humulus scandens* seedlings to NaCl stress [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2017, **37** (2): 321-329.

(编辑:裴阿卫)