

盐胁迫对蛋白核小球藻光系统I (PSI) 和光系统II (PSII) 的影响同步监测分析*

陈飞^{1,2} 王淑智^{1,2} 潘响亮^{1**}

¹中国科学院新疆生态与地理研究所环境污染与生态修复实验室 乌鲁木齐 830011

²中国科学院大学 北京 100049

摘要 采用叶绿素荧光技术分析盐胁迫对蛋白核小球藻光系统I (PSI) 和光系统II (PSII) 的影响及其机理. 小球藻在BG11培养基中培养, 培养基中NaCl的浓度梯度为0、0.2、0.4、0.6、0.8、1 mol/L, 在处理72 h后测定其叶绿素荧光参数. 试验发现, 蛋白核小球藻PSII最大潜在量子产量 (F_v/F_o)、质体库 ($F_v/2$)、潜在光化学效率 (F_v/F_m) 随盐浓度的升高呈下降趋势, NaCl的浓度为1 mol/L时, 其分别降低了43.9%、70.5%和70.3%; PSII有效量子产量 ($Y(II)$)、PSII光化学淬灭 (q_p) 随着有效辐射强度 (PAR) 的升高而逐渐降低, 并在400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以后趋于稳定; 而电子传递速率 (ETR(II)), ETR(I)、非光化学淬灭 (q_N 和NPQ) 随着有效辐射强度 (PAR) 的升高先升高后逐渐降低, 最后趋于稳定. 综上所述, 盐胁迫下蛋白核小球藻PSII的电子传递速率和光化学量子效率降低, PSII复合体受到破坏, 最终导致其光化学效率降低; PSI由于受到盐胁迫, 其光化学反应速率降低; 本研究结果对进一步研究盐胁迫对藻类光合作用的影响机制具有重要意义. 图7 参29

关键词 蛋白核小球藻; 盐胁迫; 光系统II (PSII); 光系统I (PSI); 电子传递速率; 光化学反应速率
CLC Q945.78

Synchronous analysis of the effects of NaCl stress on photosystems I (PSI) and II (PSII) activities of *Chlorella pyrenoidosa**

CHEN Fei^{1,2}, WANG Shuzhi^{1,2} & PAN Xiangliang^{1**}

¹Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China

²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract Salt stress is a common phenomenon in the environment but its effects on photosystems II (PSII) and I (PSI) of algae are still not well understood. This study aimed to elucidate the effects of salt stress on the electron transport chain from PSII to PSI. *Chlorella pyrenoidosa* was cultivated in BG11 medium. NaCl concentration in the medium was set as 0, 0.2, 0.4, 0.6, 0.8 and 1 mol/L. Seventy two hours after salt stress, PSII and PSI activities were synchronously monitored using the DUAL-PAM 100 chlorophyll fluorometer. The results showed that salt stress reduced the potential PSII photochemical efficiency (F_v/F_o), plastoquinone storeroom ($F_v/2$) and PSII maximal photochemical efficiency (F_v/F_m). The actual photochemical efficiency of PSII ($Y(II)$) and photochemical quench (q_p) of the *C. pyrenoidosa* tended to decrease as the photosynthetically active radiation (PAR) increased. With increasing PAR, electronic transfer rate (ETR(II), ETR(I)) and non-photochemistry quench (q_N , NPQ) of the *C. pyrenoidosa* first increased to the maximum and then decreased to a stable value. The results indicated that salt stress may impair the PSII complexes of *C. pyrenoidosa*, reduce its electronic transfer efficiency and photochemical quantum efficiency, and decrease PSI photochemical reaction rate.

Keywords *Chlorella pyrenoidosa*; salt stress; photosystem II (PSII); Photosystem I (PSI)

中国是土壤盐碱化危害最为严重的国家之一, 根据国家统计局资料显示, 1997年我国盐碱化面积约有 $7.7 \times 10^6 \text{ hm}^2$ [1-2]. 目前, 由于环境污染加剧、全球气候变暖和农业上化肥使用不当等因素的影响, 土壤盐碱化日趋严重, 使自然界中的藻

类经常遭受不同浓度的盐胁迫. 盐胁迫会影响藻类等生物的生理生长, 如酶活性、碳氮代谢、光合作用等 [3-5]. 近年来, 已有很多关于盐胁迫对藻类光合作用的影响的研究, 但其影响机制还不是很清楚. 光合生物体光系统II (PSII) 对生存环境的变化非常敏感, 而快速叶绿素荧光技术能够快速反映PSII的光化学变化 [6-8], 因此被广泛用于生物对环境各种胁迫的研究 [9], 要更全面地了解盐胁迫对藻类的影响, 还需要研究光系统I (PSI) 在盐胁迫下的变化 [10]. 随着科学技术的进步,

收稿日期 Received: 2014-10-18 接受日期 Received: 2015-01-23

*国家自然科学基金项目 (U1120302) 资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (U1120302)

**通讯作者 Corresponding author (E-mail: xiangliangpan@163.com)

可在活体中进行PSII、PSI活性的测定,使得越来越多的人开始关注PSII、PSI的研究^[11]。过去多数的研究主要集中在环境胁迫对PSII的影响,而研究环境胁迫对PSI的影响较少。因此,我们以常用的蛋白核小球藻为试验材料,应用叶绿素荧光技术,研究盐胁迫对蛋白核小球藻PSII、PSI的影响及其机理。盐胁迫包括脱水和离子积累,是各种环境胁迫中最常见的一种,而它对藻类光合作用的影响也是多方面的,包括对CO₂的吸收、运输和固定的影响,对光能的吸收、转化及电子传递的影响,它还可能影响藻类对原初产物的利用、转运和分配^[12]。本研究重点探讨盐胁迫对光能的吸收、转化和电子传递的影响,希望能为以后进一步研究盐胁迫对藻类光系统的影响打下基础。

1 材料与方法

1.1 材料与生长条件

实验材料蛋白核小球藻 (*Chlorella pyrenoidosa*) 藻种 (FACHB 9) 购自中国科学院水生生物研究所淡水藻种库。取一个5 L的锥形瓶,倒入3 L的BG11培养基,接入蛋白核小球藻,在25 °C,光照强度为30 μmol m⁻² s⁻¹下培养^[13]。每天取少量藻液使用紫外可见分光光度计 (UV2800型,上海Unico公司) 测定D_{680 nm}来反映生物量^[14],用D_{680 nm} > 0.8的小球藻进行后续处理。

1.2 NaCl处理

取18个50 mL的锥形瓶,一次加入30 mL上述藻液,其中NaCl的浓度梯度为0、0.2、0.4、0.6、0.8、1 mol/L,每个样做3个平行,没有加入NaCl溶液的样品作为对照组,30 μmol m⁻² s⁻¹下培养^[15]。在处理72 h后测定其叶绿素荧光参数。

1.3 叶绿素荧光测量仪器

试验中采取连续激发式荧光仪 (FL3500, PSI, 捷克) 进行叶绿素参数的测定。

1.4 数据处理

实验数据用Origin 8.0和SigmaPlot 10.0软件进数据处理和作图。所有结果为3次重复的平均值,并给出标准偏差。用Microsoft Excel 2007对不同处理组的叶绿素荧光参数进行单因素方差分析,显著性水平为P < 0.05。

2 结果与讨论

F_v/F_m 值在叶绿素荧光值的分析中是最常使用的参数^[16-18],反映的是当所有PSII反应均处于开放状态时的量子产量,即PSII反应中心的内禀光能转换效率,因此 F_v/F_m 被称为最大光化学量子产量或最大光能转化效率。藻类在正常的生长条件下 F_v/F_m 的值基本不变化,约为0.65^[19],但受到环境胁迫时,该值明显降低^[20],这种变化含有两层含义:PSII反应中心的光化学损伤 (伴随 F_0 的上升) 和系统提高热耗散 (伴随 F_0 的猝灭),而后者就是藻类在环境胁迫条件下的自我保护机制^[16],所以该值能很好地反映藻类生长环境是否良好。Nirupama等认为,正常光合作用下,Q_A会将电子经过NAPD、Q_B和质体醌PSI最终传递给CO₂而被氧化,此时 F_v/F_m 保持较高。而在盐胁迫条件下,PSII向PSI之间的电子传递受到阻

碍,使得限制了Q_A的再氧化,则 F_v/F_m 会下降。从本研究的结果 (图1) 来看, F_v/F_m 在经过0.2、0.4 mol/L NaCl处理后,与对照组之间在P < 0.05水平的差异不显著。随着盐浓度的升高, F_v/F_m 逐渐降低,在经过0.6、0.8、1 mol/L NaCl处理后,各处理组在P < 0.05水平差异显著,分别下降了17.85%、32.14%、43.94%。上述结果表明盐胁迫使蛋白核小球藻PSII的光化学活性和能量转化效率降低,这可能是由于盐胁迫阻断了Q_A到Q_B的电子传递,从而在PSII反应中心形成较多的非还原性Q_B,导致PSII反应中心放氧活性的降低^[21]。

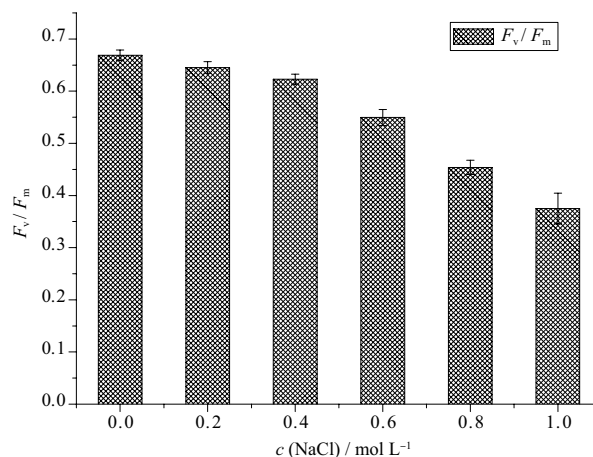


图1 盐胁迫对最大潜在量子产量 (F_v/F_m) 的影响。

Fig. 1 Effect of salt stress on F_v/F_m of *Chlorella pyrenoidosa*.

图2显示了PSII相对量子产量的变化情况,随着PAR强度的升高而下降,且下降幅度逐渐减小,最后趋于饱和。这反映了较强的PAR下光合作用活性受到暗反应的限制,结果导致光系统II的部分反应中心关闭。Y(II)表示PSII的实际光能转化效率,从本研究的结果 (图2) 可以看出,盐胁迫不改变蛋白核小球藻Y(II)随有效辐射光强的变化趋势,但明显降低了Y(II)的测定值,且盐浓度越高,处理效果越明显。当PAR达到221 μmol m⁻² s⁻¹时,各处理组在P < 0.05水平差异显著。Y(II)的降低,反映了盐胁迫对蛋白核小球藻细胞同化能力 (NADPH, ATP) 的遏制^[22],从而影响其对CO₂的吸收利用。

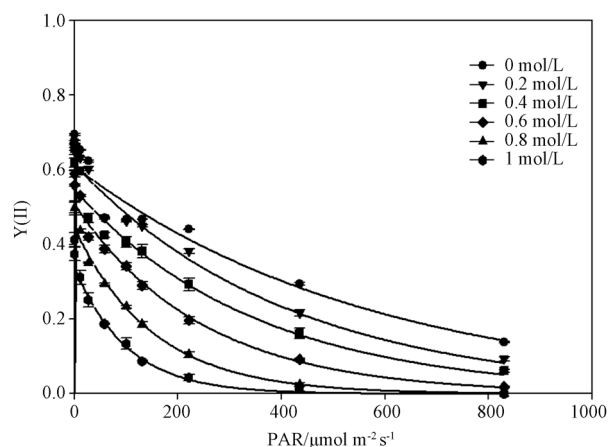


图2 盐胁迫对Y(II)的影响。

Fig. 2 Effect of salt stress on Y(II) of *Chlorella pyrenoidosa*.

$F_v/2$ 代表质体醌库^[23],图3A反映了盐胁迫对蛋白核小

球藻 $F_v/2$ 的影响,随着盐浓度增加, $F_v/2$ 呈降低趋势.在0.4、0.6、0.8、1 mol/L的NaCl处理后,各处理组的 $P < 0.05$ 水平的差异显著,质体库的活性分别降低了20.61%、40.61%、59.67%、70.49%,相对于量子产量来说,盐胁迫对质体库的影响更为严重.

如图3B所示, F_v/F_o 表示的是PSII的潜在活性^[24],盐胁迫引起了 F_v/F_o 的显著下降.在0.6、0.8、1 mol/L的NaCl处理后,与对照组之间在 $P < 0.05$ 水平差异显著.PSII的潜在活性分别下降了39.6%、58.91%、70.3%, F_v/F_o 与 F_v/F_m 有相似的变化趋势,但 F_v/F_o 对盐胁迫更敏感.

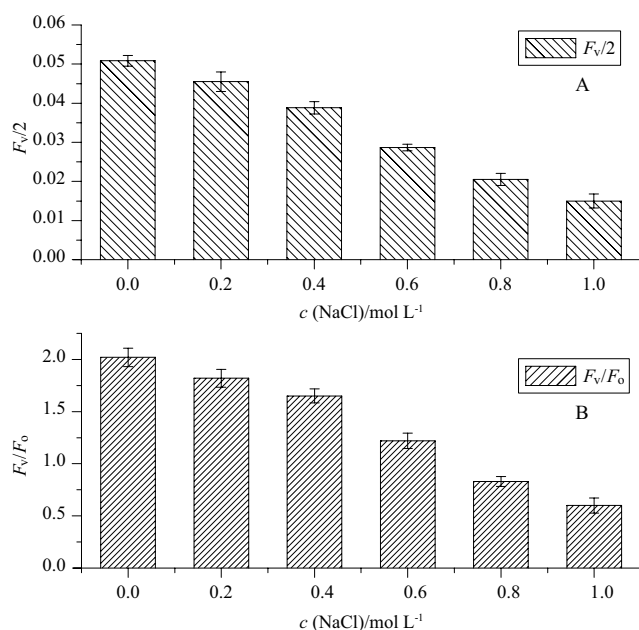


图3 盐胁迫对 $F_v/2$ 和 F_v/F_o 的影响.

Fig. 3 Effect of salt stress on $F_v/2$ and F_v/F_o of *Chlorella pyrenoidisa*.

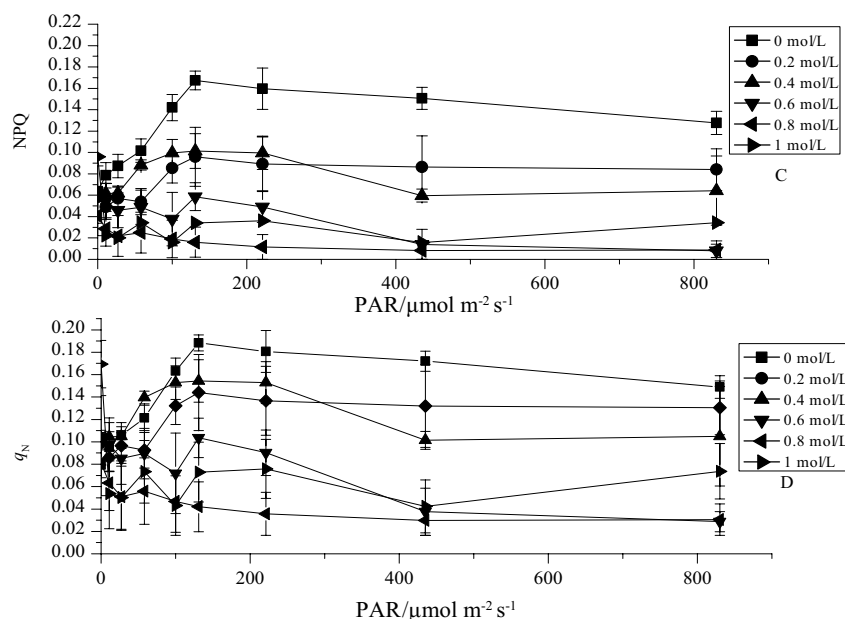


图4 盐胁迫对非光化学淬灭(q_N 、NPQ)的影响.

Fig. 4 Effect of salt stress on non-photochemical quenching of *Chlorella pyrenoidisa*.

NPQ和 q_N 表示的是非光化学淬灭,反映的是PSII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^[25].与 q_N 相比,NPQ更能准确地反应无性系的非光化学淬灭的情况^[20].图4表示了NPQ和 q_N 在盐胁迫下的变化情况($P < 0.05$),但由于非光化学淬灭的测量受温度影响较大,导致测量结果易产生波动.在0.2、0.4、0.6、0.8 mol/L的NaCl胁迫下,NPQ和 q_N 的变化趋势都是先升高后降低,最后趋于稳定,这说明在盐胁迫条件下,蛋白核小球藻可以通过提高热耗散来保护PSII系统,以免受到更大的伤害.

q_P 代表叶绿素荧光的光化学淬灭,反映的是PSII天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额,即开放的PSII反应中心通过原初光化学反应达到关闭的能力^[26],也代表着PSII原初电子受体 Q_A 的还原状态,即PSII反应中心开放部分的比例,它由 Q_A 重新氧化还原形成^[24, 27].图5表示了 q_P 在盐胁迫下呈降低趋势,且盐浓度越高,处理效果越明显,各暴露组之间的变化趋势基本一致.有效辐射强度为 $221 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时,各处理组在 $P < 0.05$ 水平差异显著.而随着PAR的增加, q_P 逐渐降低,各暴露组之间的变化趋势基本一致.在 $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以后趋于稳定,说明蛋白核小球藻在盐胁迫下,开放的PSII反应中心比例下降,还原态 Q_A 逐渐积累,影响光合作用的正常进行.

由图6可知,随着PAR(光合有效辐射)的增加,在较弱的PAR下,电子传递速率和PAR基本呈线性关系;在较强的PAR下,线性关系不复存在,并且电子传递速率会达到饱和.蛋白核小球藻ETR(II)光响应曲线呈先上升后降低的变化趋势,这说明在较低光照条件可以提高PSII的光化学速率,而在高强度光照条件下则会抑制光化学速率.在0.2、0.4、0.6、0.8、1 mol/L的NaCl胁迫下,达到光饱和点时的光合有效辐射分别是435、435、221、221、100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,此时各暴露组的ETR(II)与对照组相比分别降低了20.6%、40.45%、64.79%、79.77%、89.89%,从图中也可以发现随着盐浓度的增加,蛋白

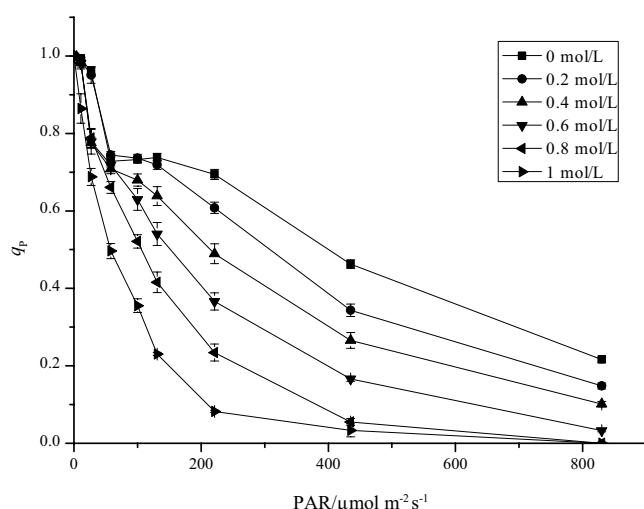


图5 盐胁迫对光化学猝灭 (q_p) 的影响。

Fig. 5 Effect of salt stress on photochemical quenching of *Chlorella pyrenoidisa*.

核小球藻的ETR(II)显著降低,有效辐射强度为221 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时,各处理组与对照组在 $P < 0.05$ 水平差异显著。由图7可知,ETR(I)随着PAR增加的变化趋势与ETR(II)相同。以上结果说明盐胁迫降低了蛋白核小球藻PSII和PSI的电子传递速率,抑制了PSII和PSI的光化学反应速率。

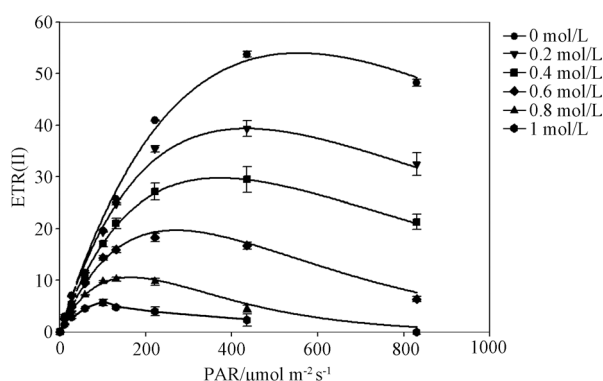


图6 盐胁迫对PSII电子传递速率的影响。

Fig. 6 Effect of salt stress on ETR(II) of *Chlorella pyrenoidisa*.

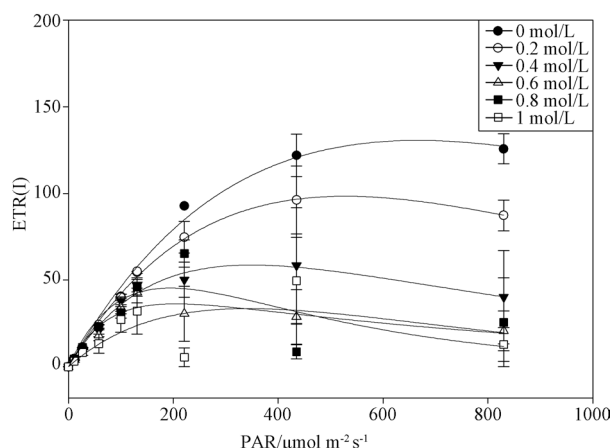


图7 盐胁迫对PSI电子传递速率的影响。

Fig. 7 Effect of salt stress on ETR(I) of *Chlorella pyrenoidisa*.

3 结论

本研究发现:对于PSII而言,随着盐浓度的升高, F_v/F_m 和 F_v/F_o 明显下降,这说明蛋白核小球藻的PSII受到损伤,而ETR(II)降低,说明PSII的光化学反应速率降低;经过盐胁迫后, F_v/F_o 显著下降,这可能是导致Y(II)下降的原因;在盐胁迫条件下, q_p 显著下降,而NPQ和qN的变化趋势都是先明显升高后降低,最后趋于稳定。这说明在盐胁迫条件下,蛋白核小球藻PSII的激发能分配方式发生了改变,蛋白核小球藻通过提高热耗散消耗光捕获蛋白复合物(LHCII和LHCI)来保护PSII系统,虽然需要消耗更多的能量,但在胁迫状态下,却可以避免对光合器官的破坏^[28-29],这是蛋白核小球藻在进行光合作用时自我保护的一种机制,与前人的研究结果相一致。对于PSI而言,盐胁迫使得ETR(I)降低,说明盐胁迫抑制了PSI的光化学反应速率。

总之,盐胁迫使得蛋白核小球藻PSII的电子传递速率和光化学量子效率降低,PSII复合体受到破坏,最终导致其光化学效率降低。而PSI由于受到盐胁迫,其光化学反应速率降低。但要全面了解盐胁迫对藻类光合作用影响的机理,还有待进一步研究。

参考文献 [References]

- 1 李小刚,曹靖,李凤民.盐化及钠质化对土壤物理性质的影响[J].土壤通报,2004,35(1):64-72 [Li XG, Cao J, Li FM. Influence of salinity and organic matter on some physical properties of salt-affected soils [J]. Chin J Soil Sci, 2004, 35 (1): 64-72]
- 2 杨少辉,季静,王罡,宋英今.盐胁迫对植物影响的研究进展[J].分子植物育种,2006,4(3):139-142 [Yang SH, Ji J, Wang G, Song YJ. Effects of salt stress on plants [J]. Mol Plant Breeding, 2006, 4 (3): 139-142]
- 3 Masojedek J, Torzillo G, Kopecký J, Kobližek M, Nidziaci L, Komenda J, Lukavská A, Sacchi A. Changes in chlorophyll fluorescence quenching and pigment composition in the green alga *Chlorococcum* sp. grown under nitrogen deficiency and salinity stress [J]. J Appl Phycol, 2000, 12 (3-5): 417-426]
- 4 Macler BA. Salinity effects on photosynthesis, carbon allocation, and nitrogen assimilation in the red alga, *Gelidium coulteri* [J]. Plant Physiol, 1988, 88 (3): 690-694]
- 5 刘志礼,李鹏云.NaCl胁迫对螺旋藻生长及抗氧化酶活性的影响[J].植物学通报,1998,15(3):43-47 [Liu ZL, Li PY. The effects of NaCl stress on antioxidase activities and growth of *Spirulina maxima* [J]. Chin Bull Bot, 1998, 15 (3): 43-47]
- 6 Chen HX, Li WJ, An SZ, Gao HY. Characterization of PSII photochemistry and thermostability in salt-treated *Rumex* leaves [J]. J Plant Physiol, 2004, 161 (3): 257-264]
- 7 Pan XL, Zhang DY, Chen X, Li L, Mu GJ, Li L, Bao AM, Liu J, Zhu HS, Song WJ. Effects of short-term low temperatures on photo-system II function of samara and leaf of *Siberian maple* (*Acer ginnala*) and subsequent recovery [J]. J Arid Land, 2009, 1 (1): 57-63]
- 8 Pan XL, Chen X, Zhang DY, Wang JL, Deng CN, Mu GJ, Zhu HS. Effect of chromium (VI) on photosystem II activity and heterogeneity

- of *Synechocystis* sp. (Cyano-phyta): studied with *in vivo* chlorophyll fluorescence tests [J]. *J Phycol*, 2009, **45** (2): 386-394
- 9 Pan XL, Deng CN, Zhang DY, Wang JL, Mu GJ, Chen X. Toxic effects of amoxicillin on the photosystem II of *Synechocystis* sp. characterized by a variety of *in vivo* chlorophyll fluorescence tests [J]. *Aquatic Toxicol*, 2008, **89** (4): 207-213
 - 10 魏显珍, 王淑智, 潘响亮. 盐胁迫对喜钙念珠藻生理活性的影响及钙的胁迫缓解效应[J]. 应用与环境生物学报, 2013, **19** (4): 655-662 [Wei XZ, Wang SZ, Pan XL. Alleviating effects of calcium on salt-stress-induced Inhibition of physiological activities in *Nostoc calcium* Breb [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2013, **19** (4): 655-662]
 - 11 Huang W, Zhang SB, Cao KF. The different effects of chilling stress under moderate light intensity on photosystem II compared with photosystem I and subsequent recovery in tropical tree species [J]. *Photosynth Res*, 2010, **103** (3): 175-182
 - 12 张娟, 姜闯道, 平吉成. 盐胁迫对植物光合作用影响的研究进展[J]. 农业科学研究, 2008, **29** (3): 74-80 [Zhang J, Jiang CD, Ping JC. Research advances about the effects of salt stress on photosynthesis of plant [J]. *J Agric Sci*, 2008, **29** (3): 74-80]
 - 13 张晓玥, 王艳, 张玉柱, 苏畅, 蒋质波, 周亚峰. 铜绿微囊藻和小球藻室内竞争实验研究[J]. 水生态学杂志, 2009, **2** (6): 138-140 [Zhang XY, Wang Y, Zhang YZ, Su C, Jiang ZB, Zhou YF. *Microcystis aeruginosa* and *Chlorella* indoor competition experiment research [J]. *Reservoir Fish*, 2009, **2** (6): 138-140]
 - 14 季祥, 张智慧, 张雪艳, 蔡禄. 小球藻培养条件的优化[J]. 安徽农业科学, 2009, **37** (34): 16763-16764, 16834 [Ji X, Zhang ZH, Zhang XY, Cai L. Optimization of culture conditions of *Chlorella vulgaris* [J]. *J Anhui Agric Sci*, 2009, **37** (34): 16763-16764, 16834]
 - 15 王淑智, 李利, 张道勇, 潘响亮. NaCl与Cd对小球藻光系统II(PSII)活性的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2011, **17** (6): 839-846 [Wang SZ, Li L, Zhang DY, Pan XL. Effects of NaCl and Cd on photosystem II activity of *Chlorella pyrenoidosa* [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2011, **17** (6): 839-846]
 - 16 陈贻竹, 李晓萍, 夏丽, 郭俊彦. 叶绿素荧光技术在植物环境胁迫研究中的应用[J]. 热带亚热带植物学报, 1995, **3** (4): 79-86 [Chen YZ, Li XP, Xia L, Guo JY. The application of chlorophyll fluorescence technique in the study of plants to environmental stress [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 1995, **3** (4): 79-86]
 - 17 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J]. 植物学通报, 1999, **16** (4): 444-448 [Zhang SR. A discussion on chlorophyll II fluorescence kinetics parameters and their significance [J]. *Chin Bull Bot*, 1999, **16** (4): 444-448]
 - 18 赵会杰, 邹琦, 于振文. 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 HJ, Zou Q, Yu ZW. Chlorophyll fluorescence analysis technique and its application to photosynthesis of plant [J]. *J Henan Agric Univ*, 2000, **34** (3): 248-251]
 - 19 Kolber Z, Zehr J, Falkowski P. Effects of growth irradiance and nitrogen limitation on photosynthetic energy conversion in photosystem II [J]. *Plant Physiol*, 1988, **88** (3): 923-929
 - 20 陈建明, 俞晓平, 程家安. 叶绿素荧光动力学及其在植物抗逆生理研究中的应用[J]. 浙江农业学报, 2006, **18** (1): 51-55 [Chen JM, Yu XP, Cheng JA. The application of chlorophyll fluorescence kinetics in the study of physiological responses of plants to environmental stresses [J]. *ACTA Agric Zhejiangensis*, 2006, **18** (1): 51-55]
 - 21 Willekens H, Van Camp W, Van Montagu M, Inze D, Langebartels C, Sandermann Jr H. Ozone, sulfur dioxide, and ultraviolet B have similar effects on mRNA accumulation of antioxidant genes in *Nicotiana glauca* L. [J]. *Plant Physiol*, 1994, **106** (3): 1007-1014
 - 22 梁英, 冯力霞, 田传远, 王帅. 高温胁迫对盐藻和塔胞藻叶绿素荧光动力学的影响[J]. 中国水产科学, 2007, **14** (6): 961-968 [Liang Y, Feng LX, Tian CY, Wang S. Effects of high temperature stress on chlorophyll fluorescence kinetics of *Dunaliella salina* and *Pyramimonas* sp. [J]. *J Fish Sci China*, 2007, **14** (6): 961-968]
 - 23 凌旌瑾. 环境胁迫对蛋白核小球藻生长和光合作用的影响[D]. 上海: 华东师范大学, 2009 [Ling JJ. The influence of environmental stress on the growth and photosynthesis of *Chlorella pyrenoidosa* [D]. Shanghai: East China Normal University, 2009]
 - 24 Kooten O, Snel JFH. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology [J]. *Photosynth Res*, 1990, **25** (3): 147-150
 - 25 李晓, 冯伟, 曾晓春. 叶绿素荧光分析及应用进展[J]. 西北植物学报, 2006, **26** (10): 2186-2196 [Li X, Feng W, Zeng XC. Advances in chlorophyll fluorescence analysis and its uses [J]. *Acta Bot Bor-Occid Sin*, 2006, **26** (10): 2186-2196]
 - 26 Krause GH, Weis E. Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology [J]. *Photosynth Res*, 1984, **5** (2): 139-157
 - 27 Harbinson J, Genty B, Baker NR. Relationship between the quantum efficiencies of photosystems I and II in pea leaves [J]. *Plant Physiol*, 1989, **90** (3): 1029-1034
 - 28 Badger MR, von Caemmerer S, Ruuska Si R, Nakano H. Electron flow to oxygen in higher plants and algae: rates and control of direct photoreduction (Mehler reaction) and rubisco oxygenase [J]. *Philosoph Trans R Soc B BiolSci*, 2000, **355** (1402): 1433-1445
 - 29 许祥明, 叶和春, 李国凤. 植物抗盐机理的研究进展[J]. 应用与环境生物学报, 2000, **6** (4): 379-387 [Xu XM, Ye CH, Li GF. Progress in research of plant tolerance to salting stress [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2000, **6** (4): 379-387]