

NaCl 胁迫下交替呼吸途径对叶绿素含量及其荧光特性的影响

芦丽娜, 谢佳佳, 王庆文, 石岱龙, 贾凌云, 冯汉青*

(西北师范大学 生命科学学院, 兰州 730070)

摘要:以菜豆幼苗作为试验材料, 分析了 NaCl 胁迫下交替呼吸对叶绿素含量以及叶绿素荧光特性变化特征的影响, 以探讨交替呼吸途径在逆境下的生理学作用以及植物在盐胁迫下光系统 II (PS II) 的调节作用机制。结果表明: (1) 随着 NaCl 胁迫浓度 (0、100、200、300 mmol/L) 的增高, 菜豆幼苗叶片叶绿素含量显著下降, 叶片光系统 II (PS II) 潜在最大光化学量子效率 (F_v/F_m)、光适应下最大光化学效率 (F_v'/F_m')、PS II 光适应下实际光化学效率 [$Y(II)$] 和光化学荧光猝灭 (qP) 与对照相比均显著性下降, 而非光化学猝灭 (NPQ) 较对照组显著增加, 同时交替呼吸容量在 NaCl 胁迫下也显著上升。 (2) 与单独 NaCl 胁迫相比, 在 NaCl 胁迫下施加交替呼吸的抑制剂水杨基氧肟酸 (SHAM) 会导致菜豆幼苗叶片叶绿素含量、 F_v/F_m 、 F_v'/F_m' 、 $Y(II)$ 和 qP 进一步显著下降、 NPQ 进一步显著增加。研究认为, NaCl 胁迫导致菜豆叶片光系统 II 光化学效率下降和光能耗散增加, 交替呼吸途径可有效缓解 NaCl 胁迫下菜豆叶绿素含量的减少以及光系统 II 光化学反应效率的下降。

关键词: 菜豆幼苗; 交替呼吸; 叶绿素含量; 叶绿素荧光; NaCl 胁迫

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Effect of Alternative Respiratory Pathway on Chlorophyll Content and Chlorophyll Fluorescence Characteristics under NaCl Stress

LU Lina, XIE Jiajia, WANG Qingwen, SHI Dailong, JIA Lingyun, FENG Hanqing*

(College of Life Sciences, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: By using the leaves of bean seedling, we studied the effects of alternative respiratory pathway on the chlorophyll content and the chlorophyll fluorescence characteristics under NaCl stress, to investigate the physiological effects of alternative respiratory pathways under stress and the regulation of photosystem II (PS II) in plants under salt stress. The results showed that: (1) the treatment of NaCl with increased concentration (0, 100, 200, 300 mmol/L) caused significant decrease of the chlorophyll content in bean seedling leaves. The ratio of F_v/F_m (the potential maximal photochemical efficiency of PS II), F_v'/F_m' (the maximum quantum efficiency of PS II photochemistry at illumination), $Y(II)$ (effective photochemical quantum yield of PS II photosynthetic), and qP (photochemical quenching coefficient). However, the levels of NPQ (non-photochemical quenching) were significantly decreased. Meanwhile, the capacity of the alternative respiratory pathway was increased significantly. (2) The NaCl-stressed leaves, which were pretreated with salicylhydroxamic acid (the specific inhibitor of the alternative respiratory pathway, SHAM), exhibited lower levels of chlorophyll content, F_v/F_m , F_v'/F_m' , $Y(II)$ and qP , but higher levels

收稿日期: 2017-02-20; 修改稿收到日期: 2017-05-07

基金项目: 国家自然科学基金 31560070; 甘肃省高等学校科研项目; 西北师范大学创新团队项目

作者简介: 芦丽娜 (1990—), 女, 硕士研究生, 主要从事植物生理生态研究。E-mail: 526276295@qq.com

* 通信作者: 冯汉青, 教授, 硕士生导师, 主要从事植物生理学研究。E-mail: fenghanq@nwnu.edu.cn

of NPQ than the leaves subjected to NaCl stress alone. These results suggested that NaCl stress can cause a decrease of the photochemical efficiency of photosystem II and an increase in dissipation of light energy in the bean leaves, and the alternate respiration pathway could play a role in alleviating the decreases of chlorophyll content and photochemical efficiency of photosystem II (PS II) under NaCl stress.

Key words: bean seedlings; alternative respiration; content of chlorophyll; chlorophyll fluorescence; NaCl stress

盐胁迫作为植物在自然环境中面临的主要胁迫因素之一^[1],会导致植物体内离子含量的不平衡^[2]、渗透压增加^[3]、水分缺失^[4]、氧化压力、生长繁殖水平下降乃至细胞死亡等^[1,5]。光合作用作为植物生长发育的基础^[6],决定了植物的能量吸收和有机物的积累,与植物生长、发育密切相关。而盐胁迫对植物最主要的影响之一是降低光合作用速率,减小同化物和能量供给,从而限制植物的生长发育^[7]。因此长期以来,盐胁迫对植物光合作用影响的研究始终是植物生理学^[8]和农学研究^[9]的重点问题。有研究表明,盐胁迫使植物吸收不到足够的水分和矿质营养,致使叶绿体超微结构改变,以及基粒的数量和质量下降,损伤色素蛋白复合体的功能;同时,盐胁迫还使叶绿素酶活性逐渐增强,加速叶绿素分解,导致叶绿素含量降低^[10-11]。最近研究发现,在盐胁迫下,细胞内 Na^+ 和 Cl^- 积累,导致叶绿体类囊体膜糖脂含量下降,不饱和脂肪酸的含量下降而饱和脂肪酸的含量上升,垛叠状态的类囊体膜的比例减少,从而降低了植物对光量子的有效吸收、传递和利用,使激发能不能迅速传递和转化,最终引起光反应效率的下降,并影响了植物的生长和发育^[12]。

线粒体作为呼吸作用主要场所,为细胞的生存、发育及相关的代谢活动提供了能量。在高等植物的线粒体呼吸途径中,除了细胞色素呼吸途径外,还存在着交替呼吸途径。它最早发现于天南星科植物佛焰花序开花时大量的产热现象,现已知它在高等植物以及许多真菌、藻类、酵母和原生动物中普遍存在^[13]。交替呼吸途径的运行,可以使电子绕过线粒体电子传递链中的复合物 III 和复合物 IV 两个 ATP 形成位点,从泛醌处分支,电子不需跨膜就能将分子氧还原成水。因此交替呼吸途径比细胞色素途径少了两个 ATP 形成位点,只能产生较少的 ATP,而将本应生成 ATP 的能量以热的形式释放^[13]。作为植物绿色细胞中主要的能量与物质代谢中心,叶绿体和线粒体之间具有密切的联系^[14-15]。叶绿体光化学反应所形成的还原性物质 NADPH 以苹果酸的形式通过苹果酸-草酰乙酸穿梭进入线粒体而被交替呼吸途径所消耗^[16-18],因此交替呼吸途径被认为

有利于消耗叶绿体内过量的还原性物质,并在防御植物光抑制中发挥重要作用^[19-20]。

研究发现,盐胁迫下拟南芥交替呼吸途径的增加能在一定程度上缓解盐胁迫所导致的电子渗漏和生长速率的下降^[21-22]。但是,关于交替呼吸途径能否调节盐胁迫对植物叶绿素含量以及光系统 II (PS II) 的影响,迄今报道较少。基于此,本实验以菜豆幼苗为材料,研究了 NaCl 胁迫下交替呼吸途径对植物叶绿素含量以及叶绿素荧光参数的影响,该研究有助于进一步认识交替呼吸途径在逆境下的生理学作用以及植物在盐胁迫下光系统 II (PS II) 的调节作用。

1 材料和方法

1.1 材料培养

本实验所用菜豆 (*Phaseolus vulgaris* L.) 品种为“农普 12 号”,种子来源于广州市农业科学院。种子经质量分数 1% NaClO 溶液表面消毒 10 min 处理后,用蒸馏水充分冲洗以除去残余的 NaClO 溶液。然后,将消毒处理后的种子置于覆盖有蒸馏水浸湿的多层纱布的培养皿中,于恒温培养箱在 28 ℃、空气湿度 50% 黑暗下进行萌发。选取萌发生长势一致的种子移栽到有 Hoagland 培养液的小锥形瓶内,每瓶 1 株。再置于上述条件下的恒温培养箱中黑暗培养,每 2 d 更换营养液 1 次保持培养介质充足,长至 8 d 获得实验用菜豆幼苗。

1.2 材料处理

选取 8 d 龄、长势一致的菜豆幼苗作为供试材料进行如下 2 个实验。(1) 实验 1: 用 Hoagland 培养液配制 0、100、200、300 mmol/L NaCl 溶液处理材料 12 h (培养箱中 28 ℃、空气湿度 50%、黑暗),之后给予 12 h 光强为 $(180 \pm 20) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 持续光照 (培养箱中 28 ℃、空气湿度 50%)。(2) 实验 2: 使用交替氧化酶的抑制剂 1 mmol/L 水杨基氧肟酸 (salicylhydroxamic acid, SHAM), 溶剂为体积分数 1% 乙醇,预处理喷洒叶片 4 h 后,用 100 mmol/L NaCl 溶液处理 12 h (培养箱中 28 ℃、空气湿度 50%、黑暗),再给予 12 h 光强为 (160 ± 20)

$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 持续光照(培养箱温度 $28\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、空气湿度 50%);并用体积比 1% 乙醇代替 1 mmol/L SHAM,且用 0 mmol/L NaCl 溶液进行处理作为对照,操作同上。

1.3 参数测定

1.3.1 叶绿素含量 叶绿素含量的测定采用 Arnon 的方法^[23]并略有修改。称取叶片材料 0.06 g ,剪碎,加入 3 mL 体积比 80% 丙酮提取液,暗处浸提过夜,摇匀后吸取叶绿素溶液用分光光度计分别在 663 和 645 nm 下测定吸光度,空白对照使用体积比 80% 丙酮。根据公式计算叶绿素含量。

1.3.2 叶绿素荧光参数 使用叶绿素荧光成像仪 IMAGING-PAM(Waltz, Germany)进行叶绿素荧光参数的测定。参照 Demmig-Adams 等^[24]的方法,测取地点在培养室,空气湿度 $(45\pm5)\%$,温度 $(25\pm3)\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。具体步骤如下:材料进行 30 min 暗适应后进行测量^[25]。连接仪器,仪器正常运行后,开始测得充分暗适应下初始荧光(F_0)和最大荧光(1_m);当所测材料在作用光的实时荧光(F_s)达到稳态后 20 s 打开饱和脉冲光,测得最大荧光(F_m');关闭光化光,在远红光下测光最小荧光(F_0')。根据以上参数计算出充分暗适应下 PS II 潜在最大光化学量子效率 $[F_v/F_m=(F_m-F_0)/F_m]$ 和光适应下最大光化学效率 $[F_v'/F_m'=(F_m'-F_0')/F_m']$,由仪器直接导出光适应下 PS II 的实际光化学效率 $[Y(\text{II})]$ 、光化学猝灭(qP)、非光化学猝灭(NPQ)等参数值^[26]。测量程序结束后导出记录。每组测定重复进行 4 次。

1.3.3 交替呼吸途径容量的检测 交替呼吸途径容量的测定参照 Clark 氧电极方法进行^[27]。将处理后的叶片置于测量杯中,并在测量杯中加入氰化钾,以抑制细胞色素呼吸途径,并利用 Clark 氧电极法测量细胞的耗氧速率,所得值即为细胞交替呼吸途径容量。所得数值为至少 3 次平行实验的平均值。

1.4 数据分析

采用 Excel 和 Origin 统计软件完成试验原始数据处理和制图,实验结果均用平均值 \pm 标准差表示。数据采用双尾总体 t 检验,检测在 0.05 水平上的差异显著性。

2 结果及分析

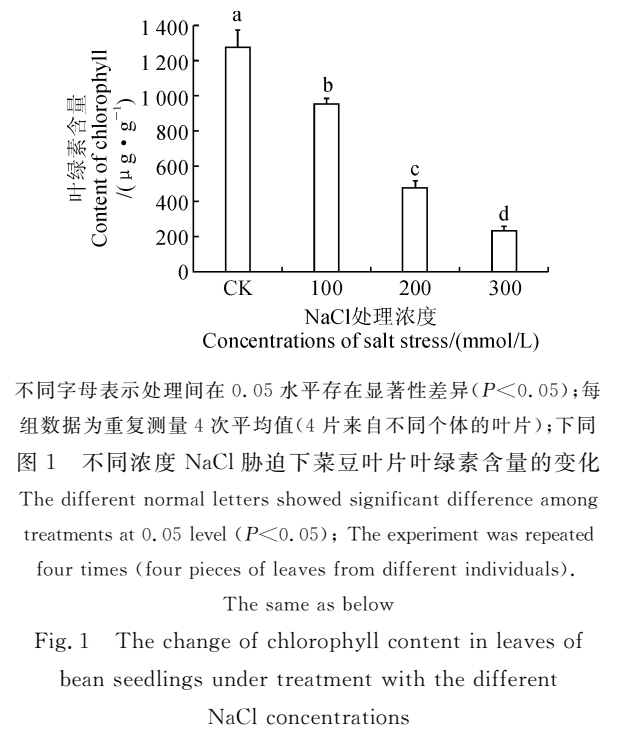
2.1 NaCl 胁迫对菜豆叶绿素含量的影响

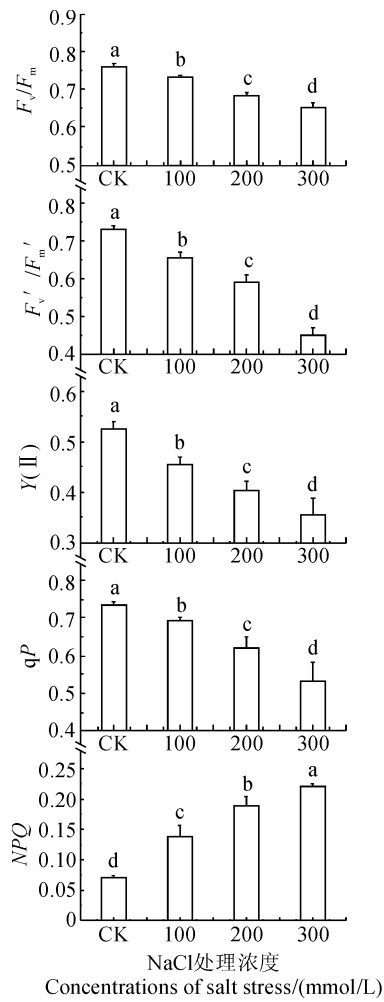
图 1 结果表明,与对照(CK)相比,随着 NaCl 胁迫浓度的升高,菜豆叶片的叶绿素含量呈逐渐显著

下降趋势,降幅依次为 25.18% 、 62.58% 和 81.67% ($P<0.05$)。即菜豆叶片叶绿素含量受到盐胁迫的显著抑制。

2.2 NaCl 胁迫对菜豆叶片叶绿素荧光参数的影响

F_v'/F_m' 代表光适应下叶片的最大光化学效率,反映了光系统 II (PS II) 反应中心捕获激发能的效率。 F_v/F_m 代表的是 PS II 潜在最大光化学效率,反映了暗适应下的植物叶绿体 PS II 潜在的最大光化学效率。由图 2 可知,与对照(CK)相比,随着 NaCl 胁迫浓度的升高,菜豆叶片 PS II 潜在最大光化学效率 F_v/F_m 和最大光化学效率 F_v'/F_m' 均逐渐显著下降, F_v/F_m 降幅分别为 3.64% 、 10.15% 、 14.43% ($P<0.05$),而 F_v'/F_m' 降幅分别为 10.58% 、 19.49% 、 38.59% ($P<0.05$)。同时, $Y(\text{II})$ 表示光化学能量转换的有效量子产量,也称作光适应下 PS II 的实际光化学效率; qP 代表光化学猝灭系数,表示 PS II 中处于开放状态的反应中心所占的比例,是反映光合作用反应中心开放程度的指标; NPQ 表示非光化学猝灭系数,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能的形式耗散掉的光能部分。图 2 表明,与对照(CK)相比,随着 NaCl 浓度的逐渐升高,菜豆叶片 $Y(\text{II})$ 和 qP 的值逐渐显著下降,而 NPQ 的值却逐渐显著上升。可见,在各浓度盐胁迫条件下,菜豆叶片所吸收的光能中用于光化学的比例在显著降低,且植株光系统 II 的开放性(或接受电子的能力)在显著下降,而以热的形式耗散





F_v/F_m . 潜在最大光化学效率; F_v'/F_m' . 最大光化学效率;
 $Y(II)$. 实际光化学效率; qP . 光化学淬灭系数; NPQ . 非光
化学淬灭系数

图2 不同浓度 NaCl 胁迫下菜豆叶片叶绿素
荧光参数的变化

F_v/F_m . The potential maximal photochemical efficiency of
PSII; F_v'/F_m' . The maximum quantum efficiency of PS II
photochemistry at illumination; $Y(II)$. Effective photochemical
quantum yield of PSII photosynthetic; qP . Photochemical
quenching coefficient; NPQ . Non-photochemical quenching
Fig.2 The chlorophyll fluorescence characteristics
of bean leaves under NaCl stress

掉的光能部分的比例且显著增加,光化学效率却显著降低。

2.3 NaCl 胁迫对菜豆叶片交替呼吸途径容量的影响

与对照相比,随着 NaCl 胁迫浓度的升高,各 NaCl 处理的菜豆叶片交替呼吸途径容量均呈显著上升趋势,虽在 300 mmol/L NaCl 处理时开始回落,但各盐胁迫处理间并没有显著性差异,仍然显著性高于对照(图 3)。即不同浓度盐胁迫均显著增加

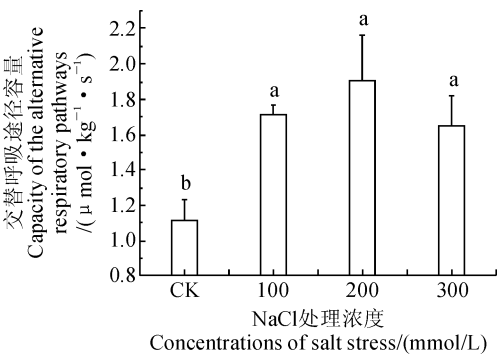
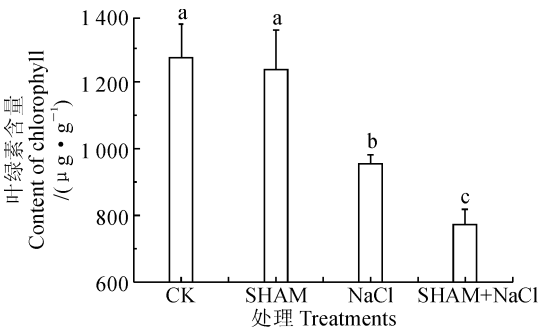


图3 NaCl 胁迫下菜豆叶片交替呼吸途径容量的变化
Fig.3 The capacity of the alternative respiratory
pathways of bean leaves under NaCl stress



CK₁, SHAM, NaCl 和 SHAM + NaCl 分别代表常温下对照(喷洒
1%乙醇)、单独喷洒 1 mmol/L SHAM 的乙醇溶液、100 mmol/L
NaCl 处理和 100 mmol/L NaCl 处理且喷洒 SHAM
图4 NaCl 胁迫下 SHAM 处理对菜豆叶片叶绿素
含量的影响
CK₁, SHAM, NaCl and SHAM + NaCl stand for control with
1% ethanol, spraying SHAM, NaCl (100 mmol/L) stress group
and NaCl (100 mmol/L) stress with SHAM treatment group.
at room temperature

Fig.4 The effects of SHAM treatment on chlorophyll
content of bean leaves under NaCl stress

了菜豆叶片交替呼吸途径容量。

2.4 交替呼吸对 NaCl 胁迫下菜豆叶片叶绿素含量的影响

NaCl 胁迫诱导了菜豆叶片的叶绿素含量(图 1)和叶绿素荧光水平(图 2)的显著下降。图 4 显示,菜豆叶片的叶绿素含量在单独抑制剂 SHAM 处理下并没有受到显著影响($P>0.05$),在单独 NaCl (100 mmol/L)胁迫下仍显著降低;与单独 NaCl (100 mmol/L)胁迫相比,在 NaCl (100 mmol/L)胁迫之前施加交替呼吸途径的抑制剂 SHAM,导致了菜豆叶片的叶绿素含量的进一步显著下降。这说明交替呼吸途径的抑制显著加剧了 NaCl 胁迫下菜豆叶片叶绿素含量的下降。

2.5 交替呼吸对 NaCl 胁迫下菜豆叶片叶绿素荧光参数的影响

前面结果表明,NaCl 胁迫诱导了菜豆叶片叶绿素荧光水平的显著降低(图 2),同时 NaCl 胁迫下交替呼吸的抑制会导致叶绿素含量进一步降低(图 4)。由图 5 可知,菜豆叶片叶绿素荧光参数在抑制剂 SHAM 单独处理下无显著变化,而单独 NaCl (100 mmol/L) 胁迫下 NPQ 显著升高,而其余荧光参数显著降低;与单独 NaCl (100 mmol/L) 胁迫相比,在 NaCl (100 mmol/L) 胁迫之前施加交替呼吸途径的抑制剂 SHAM,导致了菜豆叶片的 F_v/F_m 、 F_v'/F_m' 、 $Y(II)$ 和 qP 进一步显著下降,而 NPQ 则进一步显著上升。表明在 NaCl 胁迫下交替呼吸的抑制会使植物所吸收的光能中用于光化学的比例和植物光系统 II 的开放性(或接受电子的能力)程度进

一步降低,以及以热的形式耗散掉的光能部分的比例进一步增加。

3 讨 论

NaCl 胁迫会影响叶绿体的生理机能,从而引起光合作用和生长水平的下降,甚至植株死亡^[1-5]。而光系统 II (PS II) 为环境胁迫下光合机构受到损伤的原初位点之一,被认为在光合作用响应环境扰动和胁迫中起着关键作用^[28]。有研究表明,NaCl 胁迫会通过影响 PS II 捕光色素以及电子传递体的功能等多种方式,导致叶片中还还原力的积累,引起叶绿体光合机构的氧化损伤,从而引起植物光合作用的下降^[11]。也有研究显示,NaCl 胁迫损害了 PS II 的氧化侧放氧复合物的功能,使它向 PS II 反应中心提供电子的传递受阻,从而导致用于进行光合作用的电子减少、以热的形式耗散的光能增加、以及 PS II 对光能的利用率降低^[29]。最近研究发现,NaCl 胁迫阻碍 PS II 还原侧电子从原初电子受体质体醌 A (QA) 向质体醌 B (QB) 的传递,导致电子不能够正常地传递^[30]。在本研究中,NaCl 胁迫导致菜豆叶片叶绿素荧光参数 F_v/F_m 、 F_v'/F_m' 、 $Y(II)$ 、 qP 显著下降,并导致了 NPQ 显著上升。说明 NaCl 胁迫下,菜豆叶片 PS II 的容量下降,对光能的吸收和运行效率显著降低,且 PS II 接受电子和传递电子的能力下降,导致更多的光能无法被利用于光反应,以热的形式耗散掉的比例显著性增高。因此,NaCl 胁迫显著降低了光系统 II 对光能的利用率。

同时,叶绿素是植物的光合色素,具有吸收和传递光量子的功能,在一定范围内其含量多少直接影响光合作用的强弱^[31]。有研究表明,NaCl 胁迫使叶绿体超微结构改变,以及基粒的数量和质量下降,损伤了色素蛋白复合体的功能,同时使叶绿素酶活性逐渐增强,加速叶绿素分解,导致叶绿素含量降低^[10-11],从而影响叶绿体的发育和光合作用过程中光能的吸收和转换。也有研究发现,NaCl 胁迫引起叶片中 5-氨基酮戊酸(ALA)的合成前体谷氨酸含量下降^[32],进而引起 ALA 含量下降,最终限制了以 ALA 为合成前体的叶绿素的合成,从而导致 PS II 对光能利用率的降低^[33]。在本实验中,随着 NaCl 胁迫浓度的升高,菜豆叶绿素含量显著下降。因此,NaCl 胁迫所造成的叶绿素荧光参数的变化可能也与叶绿素含量的下降有关。

另外,在本研究中发现,随着 NaCl 胁迫浓度的增加,交替呼吸途径的容量也随之增大。有研究表

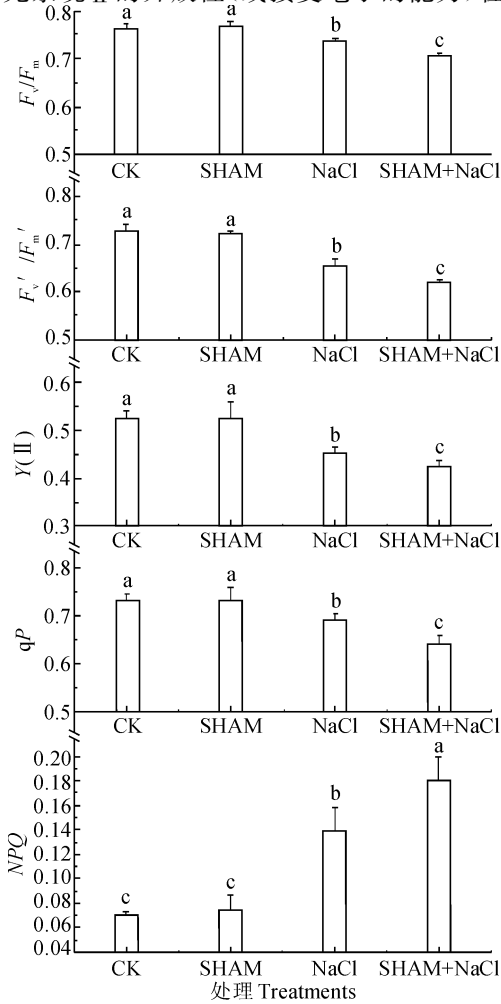


图 5 NaCl 胁迫下 SHAM 处理对菜豆叶片叶绿素荧光参数的影响

Fig. 5 The effects of SHAM treatment on chlorophyll fluorescence characteristics of bean leaves under NaCl stress

明,在高光强下,抑制交替呼吸途径后会导致植物叶片光合电子传递链的过度还原和光抑制程度的加剧^[34]。也有研究发现,高光强下交替呼吸途径容量的降低会引起 PS II 受体侧的过度还原, NADPH/ NADP 的比率增加,导致能量转移的减少,同时相应的引起供体侧的损伤和 e^{-1} 受体池尺寸的减小^[35]。在本实验中,与对照相比,施加交替呼吸的抑制剂 SHAM 并未引起菜豆叶片的叶绿素荧光参数水平的显著性变化,表明在非胁迫条件下交替呼吸途径的抑制并不会影响菜豆叶片的 PS II 活性;而与单独 NaCl 胁迫相比,在 NaCl 胁迫之前施加交替呼吸的抑制剂 SHAM,菜豆叶片的 F_v/F_m 、 F_v'/F_m' 、 $Y(II)$ 、 qP 水平进一步显著下降, NPQ 水平则进一步显著上升,这表明交替呼吸途径的抑制加剧了 NaCl 对 PS II 光合电子传递的抑制程度,造成了

更多还原力和更多的热耗散。因此,在 NaCl 胁迫条件下,交替呼吸途径有助于降低光系统 II 的过度还原和维持光系统 II 的正常运行。

最新研究发现,高光强下交替呼吸途径能够调节叶绿素合成^[36]。而本研究观察表明,在 NaCl 胁迫下交替呼吸途径的抑制导致了叶绿素含量的进一步下降,表明 NaCl 胁迫下交替呼吸途径也能够减少叶绿素的降解。因此,考虑到叶绿素对光系统 II 的影响,交替呼吸途径也可能通过调节叶绿素的含量而有助于在 NaCl 胁迫下光系统 II 的运行。

综上所述,NaCl 胁迫导致了菜豆叶片光系统 II 光化学效率的下降和叶绿素含量的减少,而交替呼吸途径可以缓解 NaCl 胁迫下光系统 II 光化学效率的下降和叶绿素含量的减少。

参考文献:

[1] MUNNS R, TESTER M. Mechanisms of salinity tolerance [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, **59** (1): 651-681.

[2] GADALLAH MAA. Effects of proline and glycinebetaine on Vicia Faba responses to salt stress[J]. *Biologia Plantarum*, 1999, **42**(2): 249-57.

[3] UNGAR IA. Salt tolerance of a coastal salt marsh grass[J]. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 2003, **34** (17-18): 2 595-2 605.

[4] LU C, QIU N, LU Q, *et al.* Does salt stress lead to increased susceptibility of photosystem II to photoinhibition and changes in photosynthetic pigment composition in halophyte Suaeda salsa, grown outdoors[J]. *Plant Science*, 2002, **163**(5): 1 063-1 068.

[5] HAMADA A, SHONO M, XIA T, *et al.* T isolation and characterization of a Na^{+}/H^{+} antiporter gene from the halophyte Atriplex gmelini[J]. *Plant Molecular Biology*, 2001, **46** (1): 35-42.

[6] 刘剑光, 肖松华, 吴巧娟, 等. 盐胁迫对棉种萌发及幼苗生长的影响[J]. *江苏农业科学*, 2010, (5): 124-125.

LIU J G, XIAO S H, WU Q J, *et al.* Effects of salt stress on cotton seed germination and seedling growth[J]. *Jiangsu Agricultural Science*, 2010, (5): 124-125.

[7] MUNNS R, JAMES RA, LAUCHLI A. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2006, **57**(5): 1 025-1 043.

[8] 杨晓慧, 蒋卫杰, 魏珉, 等. 植物对盐胁迫的反应及其抗盐机理研究进展[J]. *山东农业大学学报(自然科学版)*, 2006, **37**(2): 302-305.

YANG X H, JIANG W J, WEI M, *et al.* Review on plant re-

sponse and resistance mechanism to salt stress[J]. *Journal of Shandong Agricultural University* (Natural Science Edition), 2006, **37**(2): 302-305.

[9] 李彦, 张英鹏, 孙明, 等. 盐分胁迫对植物的影响及植物耐盐机理研究进展[J]. *中国农学通报*, 2008, **24** (1): 258-265.

LI Y, ZHANG Y P, SUN M, *et al.* Research advance in the effects of salt stress on plant and the mechanism of plant resistance[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2008, **24** (1): 258- 265.

[10] 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[J]. *植物学通报*, 1998, **15**(2): 46-49.

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[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1998, **15**(2): 46-49.

[11] RAO G G, RAO G R. Pigment composition and chlorophyllase activity in pigeon pea (*Cajanus indicus* Spreng) and Gingelly (*Sesamum indicum* L) under NaCl salinity[J]. *Indian Journal of Experimental Biology*, 1981, **19**: 768-770.

[12] MASLENKOVA L T, ZANEV Y, POPOVA L P. Adaptation to salinity as monitored by PS II oxygen evolving reactions in barley thylakoids[J]. *Plant Physiology*, 1993, **142** (5): 629-634.

[13] VANLERBERGHE G C, MCINTOSH L. Alternative Oxidase: from gene to function[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 1997, **48**(48): 703-734.

[14] PADMASREE K, PADMAVATHI L, RAGHAVENDRA AS. Essentiality of mitochondrial oxidative metabolism for photosynthesis: optimization of carbon assimilation and protection against photoinhibition[J]. *Critical Reviews in Bio-*

- chemistry and Molecular Biology*, 2002, **37**(2):71-119.
- [15] RAGHAVENDRA A S, PADAMASREE K. Beneficial interactions of mitochondrial metabolism with photosynthetic carbon assimilation[J]. *Trends in Plant Science*, 2003, **8**(11):546-553.
- [16] TCHERKEZ G, BOEXFONTVIEILLE E, MAHÉ A. Respiratory carbon fluxes in leaves[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2012, **15**(3):308-314.
- [17] HOEFNAGEL M H N, ATKIN O K, WISKICH J T. Interdependence between chloroplasts and mitochondria in the light and the dark[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, 1999, **1** **366**(3): 235-255.
- [18] NOGUCHI K, YOSHIDA K. Interaction between photosynthesis and respiration in illuminated leaves[J]. *Mitochondrion*, 2008, **8**(1):87-99.
- [19] YOSHIDA K, TERASHIMA I, NOGUCHI K. Up-Regulation of mitochondrial alternative oxidase concomitant with chloroplast over-reduction by excess light[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2007, **48**(4): 606.
- [20] ZHANG L T, GAO H Y, ZHANG Z S, *et al.* Multiple effects of inhibition of mitochondrial alternative oxidase pathway on photosynthetic apparatus in Rumex, K-1 leaves[J]. *Biologia Plantarum*, 2012, **56**(2): 365-368.
- [21] SMITH C A, MELINO V J, SWEETMAN C, *et al.* Manipulation of alternative oxidase can influence salt tolerance in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Physiology Plantarum*, 2009, **137**(4): 459-472.
- [22] WANG H, LIANG X, HUANG J, *et al.* Involvement of ethylene and hydrogen peroxide in induction of alternative respiratory pathway in salt-treated *Arabidopsis* calluses[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2010, **51**(10): 1 754-1 765.
- [23] ARNON D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*[J]. *Plant Physiology*, 1949, **24**(1): 1-15.
- [24] DEMMING-ADAMAS B, ADAMS W W. Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species[J]. *Planta*, 1996, **198**(3): 460-470.
- [25] 杨晓青, 张岁岐, 梁宗锁, 等. 水分胁迫对不同抗旱类型冬小麦叶绿素荧光参数的影响[J]. 西北植物学报, 2004, **24**(5): 812-816.
- YANG X Q, ZHANG S Q, LIANG Z S, *et al.* Effects of water stress on chlorophyll fluorescence parameters of different drought resistance winter wheat cultivars seedlings[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2004, **24**(5): 812-816.
- [26] LI X, FENG W, ZENG X. Advances in Chlorophyll Fluorescence analysis and its uses[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, **26**(10): 2 186- 2 196.
- [27] BINGHAM I J, FARRAR J F. Activity and capacity of respiratory pathways in barley roots deprived of inorganic nutrients[J]. *Plant Physiology & Biochemistry*, 1989, **27**(6): 847-854.
- [28] BAKER N R. A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis [J]. *Physiologia Plantarum*, 1991, **81**(81):563-570.
- [29] ALLAKHVERDIEV S I, SAKAMOTO A, NISHIYAMA Y, *et al.* Ionic and osmotic effects of NaCl-induced inactivation of Photosystems I and II in *Synechococcus* sp. [J]. *Plant Physiology*, 2000, **123**(3): 1 047-1 056.
- [30] 束 胜, 孙 锦, 郭世荣, 等. 外源腐胺对盐胁迫下黄瓜幼苗叶片PSⅡ光化学特性和体内离子分布的影响[J]. 园艺学报, 2010, **37**(7):1 065-1 072.
- SHU S, SUN J, GUO S R, *et al.* Effects of exogenous putrescine on PS II photochemistry and Ion distribution of cucumber seedlings under salt stress[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2010, **37**(7): 1 065-1 072.
- [31] 陈 悦. 植物光合机构的捕光调节[D]. 上海:中国科学院研究生院(上海生命科学研究院), 2007.
- [32] SANTOS C L V D, CALDEIRA G. Comparative responses of *Helianthus annuus* plants and calli exposed to NaCl: I. growth rate and osmotic regulation in intact plants and calli [J]. *Journal of Plant Physiology*, 1999, **155**(6):769-777.
- [33] SANTOS C V. Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves[J]. *Scientia Horticulturae*, 2004, **103**(1):93-99.
- [34] BARTOLI C G, GOMEZ F, GERGOFF G, *et al.* Up-regulation of the mitochondrial alternative oxidase pathway enhances photosynthetic electron transport under drought conditions[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2005, **56**(415): 1 269-1 276.
- [35] ZHANG L T, ZHANG Z S, GAO H Y, *et al.* Mitochondrial alternative oxidase pathway protects plants against photoinhibition by alleviating inhibition of the repair of photodamaged PS II through preventing formation of reactive oxygen species in Rumex K-1 leaves[J]. *Physiologia Plantarum*, 2011, **143**(4): 396-407.
- [36] ZHANG D W, YUAN S, XU F, *et al.* Light intensity affects chlorophyll synthesis during greening process by metabolite signal from mitochondrial alternative oxidase in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell & Environment*, 2015, **39**(1): 212-229.

(编辑:裴阿卫)