

# 盐碱胁迫对水稻苗期光系统 II 性能的影响

张云鹤, 高大鹏, 王晓蕾, 邵玺文, 郭丽颖, 黄金睿, 耿艳秋\*  
(吉林农业大学, 长春 130118)

**摘要:**【目的】阐明盐碱胁迫下水稻幼苗的光合生理响应机制。【方法】以长白 9 号和白粳 1 号为供试材料, 设置 0、40、80 和 120 mmol/L 共 4 个物质的量浓度混合盐碱 (NaCl:Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>:Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>:NaHCO<sub>3</sub>=1:9:1:9) 处理, 通过 JIP-test 分析快速叶绿素荧光诱导动力学曲线, 探究混合盐碱胁迫下水稻幼苗叶片光系统 II 的变化。【结果】盐碱物质的量浓度在 0~80 mmol/L 时, 2 个品种水稻幼苗的叶绿素荧光动力学曲线为典型的 OJIP 曲线, 相同时间点各处理的荧光强度从 J 点开始出现明显差异。盐碱物质的量浓度升高到 120 mmol/L 时, 2 个品种的 OJIP 曲线从 J 点开始到 P 点逐渐趋于平缓, 并且与 CK 相比 I 点和 P 点荧光强度显著下降。长白 9 号和白粳 1 号的盐碱物质的量浓度与性能指数  $PI_{ABS}$ 、量子产额 ( $\phi_{E_0}$ 、 $\phi_{R_0}$ 、 $\psi_{E_0}$ )、供体侧性能指数 ( $W_K$ ) 和受体侧性能指数 ( $V_J$ ) 之间存在极显著的非线性关系。随着盐碱物质的量浓度的增加, 长白 9 号和白粳 1 号的水稻幼苗的地上部含水率、叶片叶绿素 a 量、叶片叶绿素 b 量、地上部干物质、最大光化学效率 ( $F_V/F_M$ )、量子产额与效率 ( $\phi_{E_0}$ 、 $\phi_{R_0}$ 、 $\psi_{E_0}$ ) 和性能指数  $PI_{ABS}$  等参数逐渐减小, 同时供体侧性能指数 ( $W_K$ )、受体侧性能指数 ( $V_J$ ) 和热耗散比率 ( $\phi_{D_0}$ ) 逐渐递增。2 个水稻品种的地上部含水率、叶片叶绿素量以及叶绿素荧光参数随着盐碱物质的量浓度的升高, 变化幅度逐渐增大。【结论】盐碱胁迫严重损伤供/受体侧性能, 尤其是受体侧性能  $V_J$ , 使水稻幼苗 PSII 的电子传输受阻, 量子产额下降, 降低光系统 II 性能, 水稻叶片发生光抑制, 降低叶片的光能利用率, 水稻幼苗干物质积累受到抑制, 导致水稻幼苗的生长发育受到抑制。且盐碱物质的量浓度与 PSII 性能指数  $PI_{ABS}$ 、 $V_J$ 、 $W_K$  以及量子产额之间存在极显著的非线性关系。

**关键词:** 水稻; 盐碱混合胁迫; 光系统 II

中图分类号: S311

文献标志码: A

doi: 10.13522/j.cnki.ggps.2022002

OSID:



张云鹤, 高大鹏, 王晓蕾, 等. 盐碱胁迫对水稻苗期光系统 II 性能的影响[J]. 灌溉排水学报, 2022, 41(9): 52-60, 92.

ZHANG Yunhe, GAO Dapeng, WANG Xiaolei, et al. Effects of Soil Salinity on Photosystem II of Rice Seedlings[J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2022, 41(9): 52-60, 92.

## 0 引言

【研究意义】土壤盐碱化是全球农业面临的主要环境胁迫之一, 也是影响植物生长和发育的重要因素<sup>[1]</sup>。我国盐碱土约为 9 913 万  $hm^2$ , 其中松嫩平原苏打盐碱地面积达到 373 万  $hm^2$ , 是世界三大盐碱地之一<sup>[2]</sup>。苏打盐碱胁迫对植物产生多方面的影响, 例如阻止植物吸收和转运养分, 抑制光合作用的电子传递, 损伤光合器官等使植物生长受到抑制, 严重时导致植物死亡<sup>[3-5]</sup>。

水稻是我国主要的粮食作物之一, 种植面积约占全球谷类作物种植面积的 1/3<sup>[6-7]</sup>。同时水稻也是盐敏感作物, 盐碱胁迫对水稻的所有生长阶段都能造成胁迫, 尤其是在水稻苗期和生殖生长期<sup>[8-9]</sup>。光合作用是植物维持生命活动最重要的基础生理活动<sup>[10]</sup>。叶绿素荧光可以作为研究盐碱胁迫与光合作用关系的内在探针, 叶绿素荧光参数能够更快、更明显的反映逆

境胁迫对植物光合作用以及生长发育的影响<sup>[11]</sup>。因此基于叶绿素荧光动力学曲线以及荧光参数, 分析水稻在盐碱胁迫下光系统 PSII 电子传递效率和能量分配比率, 有助于深入理解水稻光吸收和光保护机制。【研究进展】盐碱胁迫影响植物叶绿素合成和光合能力, 破坏光系统 II 的反应中心和光合电子传递链, 电子传递受阻, 碳同化遭到限制, 原初光能转化效率及其潜在活性下降, 影响植物光合作用的正常进行, 导致地上部干物质和产量的降低, 且随着胁迫程度的增大, 抑制作用显著增加<sup>[12-15]</sup>。与 CK 相比, 盐碱胁迫下植物叶片叶绿素量、初始荧光 ( $F_0$ )、PSII 原初光化学效率 ( $F_V/F_M$ )、PSII 潜在活性 ( $F_V/F_0$ )、光化学猝灭系数 ( $qP$ ) 和实际光化学效率 ( $\Phi_{PSII}$ ) 等指标显著下降, 而非光化学猝灭系数 ( $NPQ$ ) 则显著增加<sup>[16]</sup>。李旭新等<sup>[17]</sup>研究发现低浓度 NaCl 处理对黄连木叶片的光合特性没有显著影响, 而高浓度的 NaCl 处理则显著降低了叶片的色素量和净光合速率, 光系统 II 反应中心部分失活, 电子供/受体侧性能受到抑制, 导致黄连木叶片光合能力下降, 同时类胡萝卜素量升高, 用以缓解过剩的光能对反应中心的破坏。【切入点】叶绿素荧光诱导动力学是研究光系统 II 中电子传

收稿日期: 2022-04-24

基金项目: 吉林省科技发展计划项目 (20210509032RQ)

作者简介: 张云鹤, 女, 硕士研究生, 主要从事作物优质高产高效理论与技术研究。E-mail: 15834839000@163.com

通信作者: 耿艳秋, 女, 副教授, 主要从事作物优质高产高效理论与技术研究。E-mail: ccgyq@163.com

递链性能的高度敏感和非侵入性的有力工具。它可以反映光系统II中供体侧性能、受体侧性能和反应中心电子氧化还原状态,以及植物的抗逆性和受伤害的程度<sup>[17-20]</sup>。目前对于盐碱胁迫下水稻幼苗PSII的研究主要集中在荧光猝灭等方面,而对光合电子传递链的还原动力学、能量分配比率等研究尚不明确。【拟解决的关键问题】为此,本研究以长白9号和白粳1号2个耐盐碱品种为供试材料,设置0、40、80、120 mmol/L物质的量浓度的混合盐碱胁迫,利用JIP-test分析水稻幼苗叶片的快速叶绿素荧光诱导动力学曲线,从而探究盐碱胁迫对水稻幼苗叶片光系统II中电子传递链和光化学效率的影响。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料与处理

试验选取长白9号(耐盐碱品种)和白粳1号(耐盐碱品种)为供试材料,于2021年在吉林农业大学水稻栽培实验室内进行。试验采用水培法,水稻种子经过5%的NaClO消毒10 min,去离子水冲洗3次。然后在温度为30℃、光照条件为48 h(光)/48 h(暗)的人工气候箱中进行萌发。种子发芽后转移至1/2营养液中培养,3 d后转入全营养液中培养。营养液根据国际水稻研究所(IRRI)配方配置<sup>[21]</sup>。每天09:00—10:00调节营养液酸碱度(pH值≈5.5),每3天更换1次营养液。光周期为14 h(光)/10 h(暗),昼夜温度为27℃/22℃,相对湿度65%。培养1个月后进行盐碱胁迫。盐碱胁迫比例按照NaCl:Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>:Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>:NaHCO<sub>3</sub>=1:9:1:9<sup>[22]</sup>的比例配置0、40、80 mmol/L和120 mmol/L物质的量浓度处理,其中以0 mmol/L为对照(CK)。处理7 d后取样测定。

### 1.2 测定项目

#### 1.2.1 植株地上部含水率与地上部干质量:

采用烘干法测定植株含水率。处理7 d后取长势均匀一致的3株幼苗,洗净,吸干表面水分,称鲜质量,105℃杀青30 min,80℃烘干至恒质量后称质量,得到幼苗地上部干质量。

植株含水率(%)=(鲜质量-干质量)/鲜质量×100%<sup>[23]</sup>

#### 1.2.2 叶绿素量

采用乙醇:丙酮=1:1的方法进行测定<sup>[24]</sup>。

#### 1.2.3 叶绿素荧光诱导动力学曲线

使用植物效率分析仪M-PEA(Hansatech,英国),选择生长一致的植株,对其叶片暗处理30 min后进行快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的测定,每个处理重复20次<sup>[25]</sup>。将OJIP曲线进行O-P点和O-J点标准化,其中O点是20 us,K点是300 us,J点是2 ms,P点是荧光最大值对应的时刻。

O-P点标准化:  $V_{O-P} = (F_t - F_0) / (F_m - F_0)$ ,

O-J点标准化:  $V_{O-J} = (F_t - F_0) / (F_J - F_0)$ ,

式中:  $F_t$ 为暗适应后光照 $t$ 时间时得荧光强度;  $F_0$ 为暗适应后的最小荧光强度;  $F_m$ 为暗适应后的最大荧光强度;  $F_J$ 为2 ms时J点的荧光强度。

### 1.3 数据分析

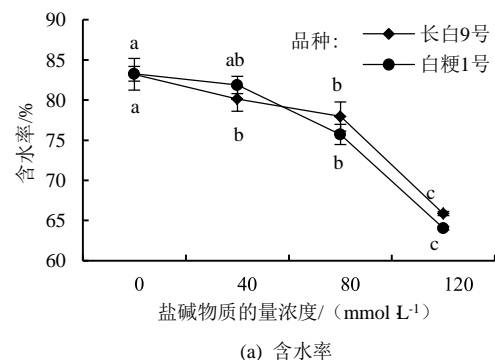
试验数据使用Excel 2019进行整理分析,使用Excel 2019、Origin Pro 2017作图,使用SPSS 25.0软件进行单因素方差分析,并利用新复极差法对数据进行差异显著性分析( $p < 0.05$ )。

## 2 结果与分析

### 2.1 盐碱胁迫对水稻幼苗地上部含水率及地上部干质量的影响

由图1可知,长白9号和白粳1号的地上部含水率变化趋势基本相似,均随盐碱物质的量浓度的增加逐渐下降。盐碱物质的量浓度为40、80、120 mmol/L时,长白9号的地上部含水率与CK相比分别下降3.7%、6.3%、20.8%,白粳1号则分别与CK相比下降1.7%、9.1%、23.1%。盐碱物质的量浓度为40 mmol/L时长白9号地上部含水率的降幅高于白粳1号,然而随着盐碱物质的量浓度的升高长白9号地上部含水率的降幅则低于白粳1号。盐碱物质的量浓度为40 mmol/L时,白粳1号的地上部含水率下降幅度较小,与CK相比差异不显著。盐碱物质的量浓度升高到120 mmol/L时,长白9号和白粳1号的地上部含水率显著降低。

长白9号和白粳1号2个品种的水稻幼苗地上部干物质积累量表现出相似的趋势,即盐碱胁迫显著抑制水稻幼苗的地上部干物质积累,并且随着盐碱物质的量浓度的增加抑制程度加剧。与CK相比,长白9号在盐碱物质的量浓度为40 mmol/L时与CK差异不显著,下降幅度为14.8%,其余各盐碱处理均与CK差异显著。白粳1号各盐碱物质的量浓度处理均与CK存在显著差异,降幅分别为32.8%、49.6%、54.9%。白粳1号各处理降幅均高于长白9号,说明白粳1号水稻幼苗地上部干物质积累受盐碱胁迫抑制作用更强。



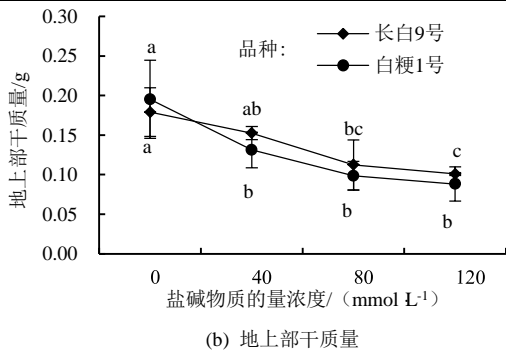


图1 盐碱胁迫下水稻幼苗地上部含水率及地上部干物质的变化

Fig.1 Changes in above-ground water content and above-ground dry matter of rice seedlings under salinity stress

## 2.2 盐碱胁迫对水稻幼苗叶片叶绿素 a 量和叶绿素 b 量的影响

由图 2 可知,随着盐碱物质的量浓度的增加,2 个水稻品种的叶片叶绿素量变化趋势一致均呈下降趋势。盐碱物质的量浓度为 120 mmol/L 时,长白 9 号和白粳 1 号的叶片叶绿素 a 量与 CK 相比降幅分别为 49.4% 和 50.0%。白粳 1 号的降幅略高于长白 9 号,且 2 个品种的叶片叶绿素 a 量均与 CK 差异显著。与叶片叶绿素 a 量相比,长白 9 号和白粳 1 号 2 个水稻品种的叶片叶绿素 b 量在各盐碱物质的量浓度处理下,降幅较小。盐碱物质的量浓度为 40 mmol/L 时,长白 9 号和白粳 1 号的叶片叶绿素 b 量与 CK 均无显著差异。盐碱物质的量浓度为 40、80、120 mmol/L 时,长白 9 号和白粳 1 号的叶片叶绿素 b 量分别下降 3.9%、10.3%、37.7% 和 7.1%、15.3%、43.7%,其中白粳 1 号叶片叶绿素 b 量下降幅度高于长白 9 号。

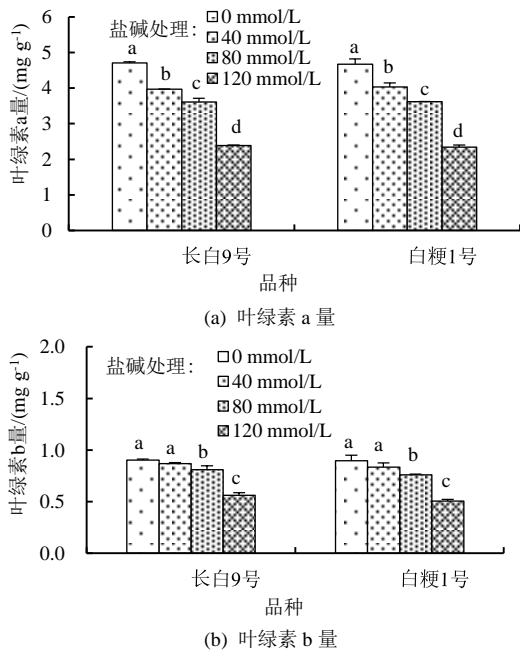
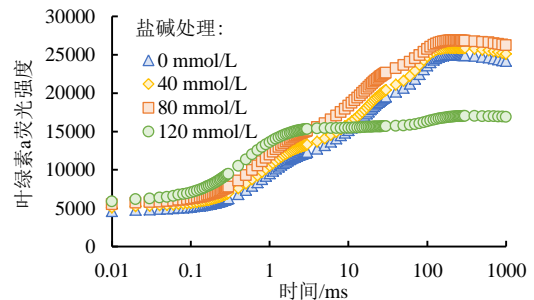


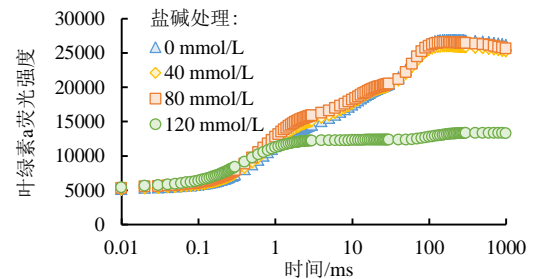
图2 盐碱胁迫下水稻幼苗叶片叶绿素 a 量和叶绿素 b 量的变化  
Fig.2 Changes in chlorophyll a content and chlorophyll b content of rice seedling leaves under salinity stress

## 2.3 盐碱胁迫对水稻幼苗叶片原始 OJIP 曲线的影响

由图 3 可知,盐碱物质的量浓度在 0~80 mmol/L 时,长白 9 号和白粳 1 号的 OJIP 曲线变化趋势基本相同。随着盐碱物质的量浓度的增加,2 个水稻品种在 20 us 时的 O 点荧光强度差异不大,但在 2 ms 时的 J 点荧光强度逐渐上升。当盐碱物质的量浓度达到 120 mmol/L 时,长白 9 号和白粳 1 号的 OJIP 曲线从 J 点到 P 点的荧光值逐渐趋于稳定,并且与 CK 相比荧光强度显著下降。盐碱物质的量浓度为 120 mmol/L 时白粳 1 号 OJIP 曲线的下降程度高于长白 9 号,说明高盐碱物质的量浓度对白粳 1 号的抑制程度大于长白 9 号。



(a) 长白 9 号叶绿素 a 荧光强度



(b) 白粳 1 号叶绿素 a 荧光强度

图3 盐碱胁迫下水稻幼苗叶片原始 OJIP 曲线的变化

Fig.3 Changes in the original OJIP curve of rice seedling leaves under saline stress

## 2.4 盐碱胁迫对水稻幼苗叶片标准 OJIP 曲线和 J 点相对可变荧光 $V_j$ 的影响

对原始 OJIP 曲线进行标准化后得到相对应的 OJIP 荧光曲线(图 4(a)、图 4(b)),根据  $\Delta V_j = V_{t(\text{treated})} - V_{t(\text{control})}$  对 2 个品种的 O-P 点进行差异标准化得到 2 幅趋势相似的单峰曲线(图 4(c)、图 4(d))。由标准化 OJIP 曲线可以看出,随着盐碱物质的量浓度的升高,长白 9 号和白粳 1 号的 OJIP 曲线上各点荧光数值均有不同程度的变化,其中 2 ms 时 J 点荧光强度上升幅度最大。对 J 点进一步分析(图 4(e))显示,2 个水稻品种受到盐碱胁迫时,  $V_j$  均有所增加,增加幅度随着盐碱物质的量浓度的增加而增大。与 CK 相比,盐碱物质的量浓度为 40、80、120 mmol/L 时,长白 9 号和白粳 1 号的可变荧光  $V_j$  的增幅分别为 5.9%、20.2%、137.8% 和 12.0%、17.8%、111.5%。除

盐碱物质的量浓度为 40 mmol/L 的处理外，长白 9 号 而白粳 1 号各处理的  $V_j$  值均与 CK 之间达到显著差异  
其余各处理的  $V_j$  值与 CK 之间均达到显著差异水平。 水平。

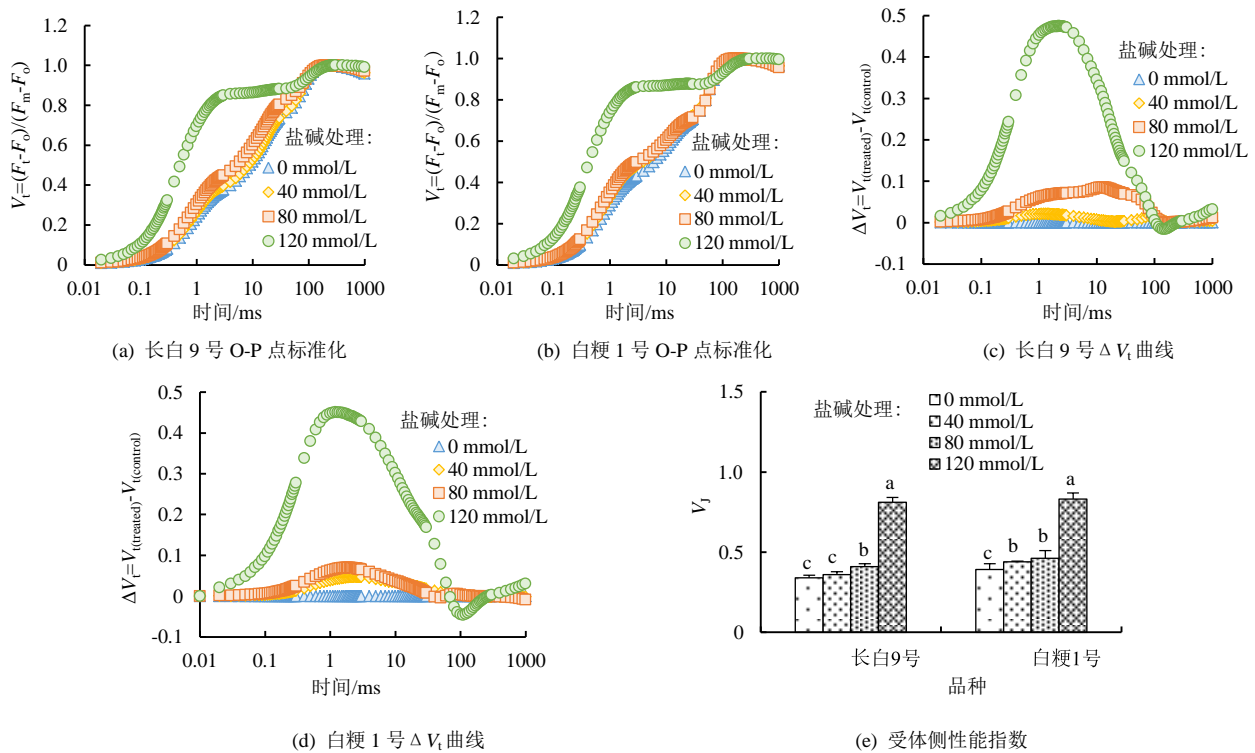


图 4 盐碱胁迫下水稻幼苗叶片标准 OJIP 曲线、 $\Delta V_j = V_{j(treated)} - V_{j(control)}$  与 J 点相对可变荧光  $V_j$  (E) 的变化

Fig.4 Changes in standard OJIP curves,  $\Delta V_j = V_{j(treated)} - V_{j(control)}$  and J-point relative variable fluorescence  $V_j$  (E) of rice seedling leaves under

2.5 盐碱胁迫对水稻幼苗叶片标准 O-J 曲线和 K 点相对可变荧光 ( $W_K$ ) 的影响

对 O-J 段进行标准化后得到相对应的荧光曲线 (图 5 (a)、图 5 (b))。根据标准化曲线显示，盐碱胁迫使 K 点出现峰值。随着盐碱物质的量浓度的增加，标准曲线上 K 点的荧光强度逐渐上升。对 K 点进一步分析 (图 5 (c)) 显示，2 个水稻品种在受到盐碱胁迫时， $W_K$  均有所增加，增加幅度随着盐碱物质的

量浓度的增加而增大。与 CK 相比，盐碱物质的量浓度为 40、80、120 mmol/L 时，长白 9 号和白粳 1 号的  $W_K$  增加幅度分别为 7.9%、11.7%、77.6%和 2.2%、8.3%、86.1%。盐碱物质的量浓度在 40 mmol/L 时，2 个品种的  $W_K$  增加幅度较小，与 CK 相比不存在显著差异。盐碱物质的量浓度在 120 mmol/L 时，长白 9 号和白粳 1 号  $W_K$  增加幅度较大，与 CK 之间差异显著，且白粳 1 号的降幅高于长白 9 号。

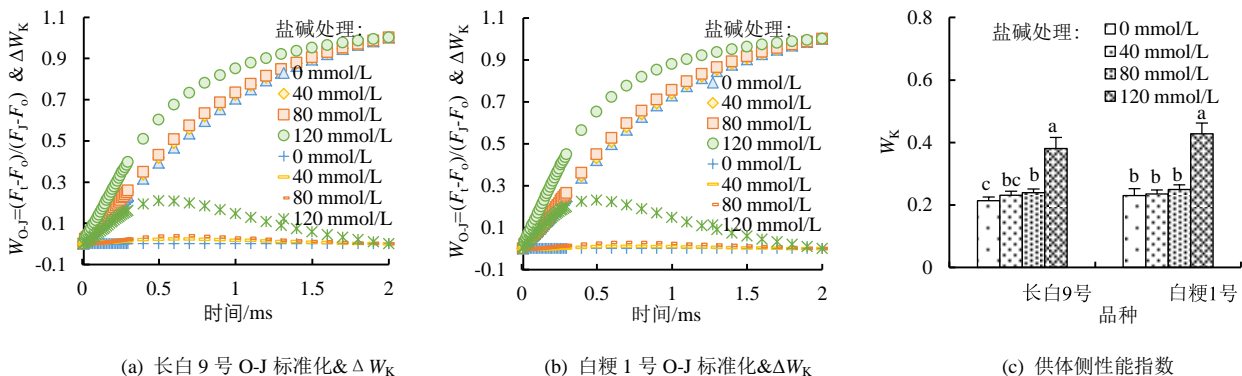


图 5 盐碱胁迫下水稻幼苗叶片标准 O-J 曲线、K 点相对可变荧光  $W_K$  的变化

Fig.5 Changes in standard O-J curve and K points relative to variable fluorescence  $W_K$  of rice seedling leaves under salinity stress

2.6 盐碱胁迫对水稻幼苗叶片性能指数  $PI_{ABS}$  的影响

由图 6 可知，随着盐碱物质的量浓度的增加，长白 9 号和白粳 1 号的水稻幼苗叶片的光合性能指数  $PI_{ABS}$  呈逐渐下降趋势，盐碱物质的量浓度越大，下降幅度越大。盐碱物质的量浓度在 40、80、120 mmol/L

时，长白 9 号和白粳 1 号的  $PI_{ABS}$  与 CK 相比，分别下降 20.9%、42.3%、97.6%和 23.6%、34.6%、98.1%，白粳 1 号在高盐碱物质的量浓度处理下叶片性能指数受到的抑制程度大于长白 9 号。白粳 1 号的  $PI_{ABS}$  在各盐碱物质的量浓度处理下均与 CK 存在显著差异。

盐碱物质的量浓度在 40~80 mmol/L 之间,  $PI_{ABS}$  下降幅度较小, 与 CK 不存在显著差异。长白 9 号各盐碱物质的量浓度处理下的  $PI_{ABS}$  下降幅度均较大, 与 CK 差异显著。

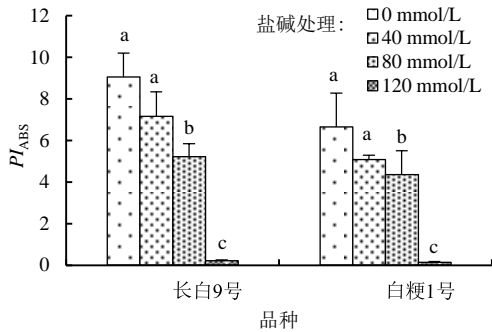


图 6 盐碱胁迫下以吸收光能为基础的性能指数  $PI_{ABS}$  的变化

Fig.6 Changes in performance index  $PI_{ABS}$  based on absorbed light energy under salinity stress

## 2.7 盐碱胁迫对水稻幼苗叶片量子产额与效率的影响

由表 1 可以看出, 随着盐碱物质的量浓度的增加, 2 个水稻品种的  $F_V/F_M$ 、 $F_V/F_O$  的变化趋势基本一致即均呈下降趋势。盐碱物质的量浓度为 40 mmol/L 时缓慢下降。盐碱物质的量浓度升高到 120 mmol/L 时, 长白 9 号和白粳 1 号的  $F_V/F_M$ 、 $F_V/F_O$  均显著下降, 下降幅度分别为 21.7%、56.0% 和 27.5%、62.7%, 白粳 1 号的  $F_V/F_M$ 、 $F_V/F_O$  下降幅度均高于长白 9 号。盐碱胁迫使 2 个品种的  $\phi_{E_0}$ 、 $\phi_{R_0}$  和  $\psi_{E_0}$  均有所减小,

表 1 盐碱胁迫下水稻幼苗叶片最大光化学效率 ( $F_V/F_M$ )、PSII 潜在活性 ( $F_V/F_O$ ) 以及量子产额与效率的变化

Table 1 Changes in maximum photochemical efficiency ( $F_V/F_M$ ), potential PSII activity ( $F_V/F_O$ ), and quantum yield and efficiency of rice seedling leaves under salinity stress

品种	盐碱物质的量浓度/(mmol·L <sup>-1</sup> )	$F_V/F_M$	$F_V/F_O$	$\phi_{E_0}$	$\psi_{E_0}$	$\phi_{R_0}$	$\phi_{D_0}$
长白 9 号	0	0.808±0.004a	4.326±0.116a	0.536±0.014a	0.663±0.016a	0.218±0.011a	0.192±0.004b
	40	0.797±0.008a	4.060±0.194b	0.513±0.018b	0.643±0.017a	0.213±0.012a	0.203±0.008b
	80	0.787±0.004a	3.833±0.100b	0.468±0.015c	0.595±0.018b	0.158±0.011b	0.213±0.004b
	120	0.633±0.047b	1.902±0.423c	0.122±0.012d	0.194±0.031c	0.079±0.014c	0.367±0.047a
白粳 1 号	0	0.801±0.012a	4.197±0.281a	0.490±0.032a	0.611±0.036a	0.237±0.021a	0.199±0.012b
	40	0.797±0.006a	4.108±0.163a	0.451±0.002b	0.565±0.005b	0.223±0.013a	0.203±0.006b
	80	0.792±0.014a	4.012±0.340a	0.430±0.041b	0.542±0.047b	0.228±0.033a	0.208±0.014b
	120	0.581±0.074b	1.567±0.455b	0.101±0.017c	0.175±0.039c	0.074±0.014b	0.419±0.074a

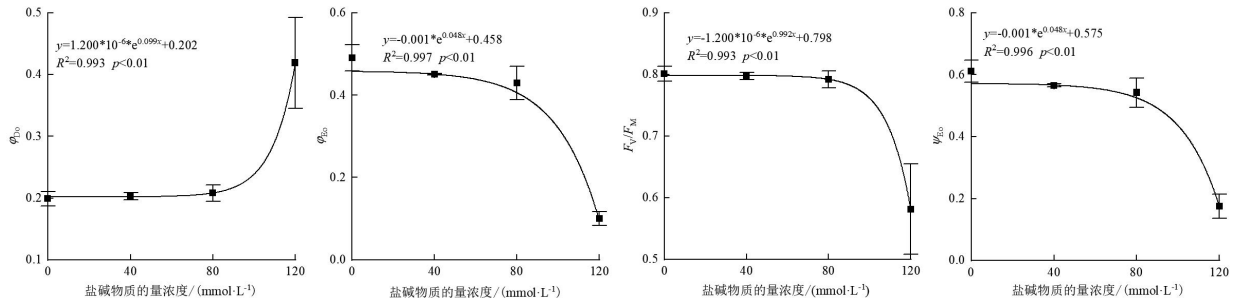
注 同一列数据的不同小写字母表示不同处理之间的差异显著 ( $P<0.05$ )。

## 2.8 盐碱胁迫与水稻幼苗叶片叶绿素荧光参数的相关性

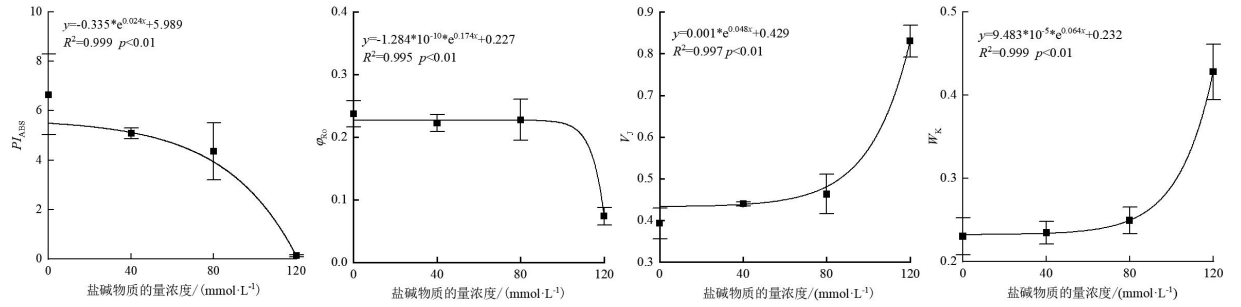
为了进一步研究盐碱胁迫与水稻幼苗叶片的性能指数、量子产额与效率、供体侧和受体侧性能指数的关系。分析比较了长白 9 号和白粳 1 号在不同浓度盐碱胁迫下,  $PI_{ABS}$ 、 $F_V/F_M$ 、 $\phi_{R_0}$ 、 $\psi_{E_0}$ 、 $\phi_{D_0}$ 、 $\phi_{E_0}$ 、 $V_J$  以及  $W_K$  的变化趋势。如图 7 所示, 盐碱物质的量浓度与水稻幼苗叶片性能指数 ( $PI_{ABS}$ )、最大光化学

减小幅度随着盐碱物质的量浓度的增加而增大,  $\phi_{D_0}$  则相反。 $\phi_{E_0}$  为用于电子传递的量子产额。40、80、120 mmol/L 盐碱物质的量浓度使长白 9 号和白粳 1 号的  $\phi_{E_0}$  与 CK 相比减小了 4.3%、12.7%、77.2% 和 8.0%、12.2%、79.4%。 $\phi_{R_0}$  反映 PSI 受体侧末端电子受体还原的量子效率。长白 9 号的  $\phi_{R_0}$  在盐碱物质的量浓度 40 mmol/L 时下降幅度较小差异不显著, 其余处理与 CK 差异均显著。白粳 1 号的  $\phi_{R_0}$  仅 120 mmol/L 盐碱物质的量浓度处理与 CK 差异显著。 $\psi_{E_0}$  为由活性反应中心捕获的单个激子驱动除  $Q_A$  外的电子传递的效率。盐碱物质的量浓度为 40、80、120 mmol/L 时, 长白 9 号和白粳 1 号的  $\psi_{E_0}$  与 CK 相比降低了 3.0%、10.3%、70.7% 和 7.5%、11.3%、71.4%。长白 9 号的  $\psi_{E_0}$  下降幅度较小, 盐碱物质的量浓度为 40 mmol/L 时与 CK 相比差异不显著。白粳 1 号下降幅度较大, 各处理盐碱物质的量浓度均与 CK 达到差异显著水平。 $\phi_{D_0}$  反映用于热耗散的量子比率。盐碱物质的量浓度为 40 mmol/L 和 80 mmol/L 时, 长白 9 号和白粳 1 号的  $\phi_{D_0}$  增加缓慢, 与 CK 相比不存在显著差异。盐碱物质的量浓度升高到 120 mmol/L 时, 长白 9 号和白粳 1 号的  $\phi_{D_0}$  与 CK 相比差异显著, 增加幅度分别为 91.1% 和 110.6%。综上所述, 高盐碱物质的量浓度胁迫下白粳 1 号水稻幼苗叶片的量子产额与效率受到的抑制程度略高于长白 9 号。

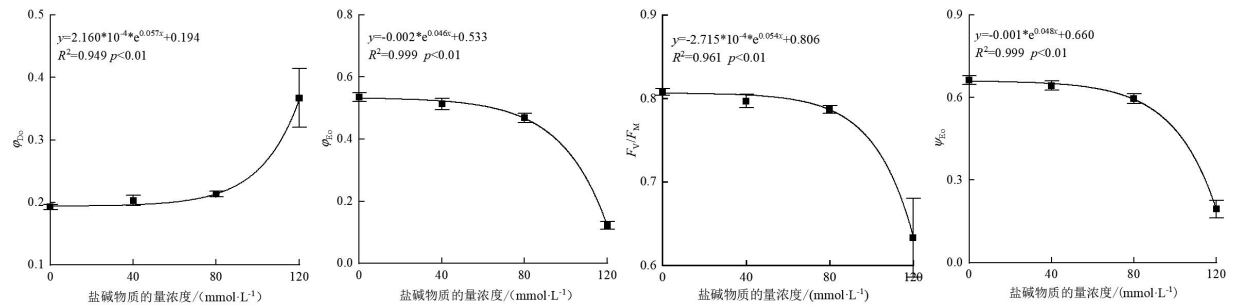
效率 ( $F_V/F_M$ )、量子产额与效率 ( $\phi_{R_0}$ 、 $\psi_{E_0}$ 、 $\phi_{E_0}$ )、热耗散的比率 ( $\phi_{D_0}$ ) 以及供/受体侧性能指数 ( $V_J/W_K$ ) 均呈极显著的非线性关系 ( $p<0.01$ )。随着盐碱物质的量浓度的增加  $PI_{ABS}$ 、 $\phi_{P_0}$ 、 $\phi_{R_0}$  及  $\psi_{E_0}$  均呈减小的趋势, 而  $\phi_{D_0}$ 、 $V_J$  和  $W_K$  则相反, 且盐碱物质的量浓度由 80 mmol/L 升高到 120 mmol/L 时, 各参数的曲线斜率显著增加。



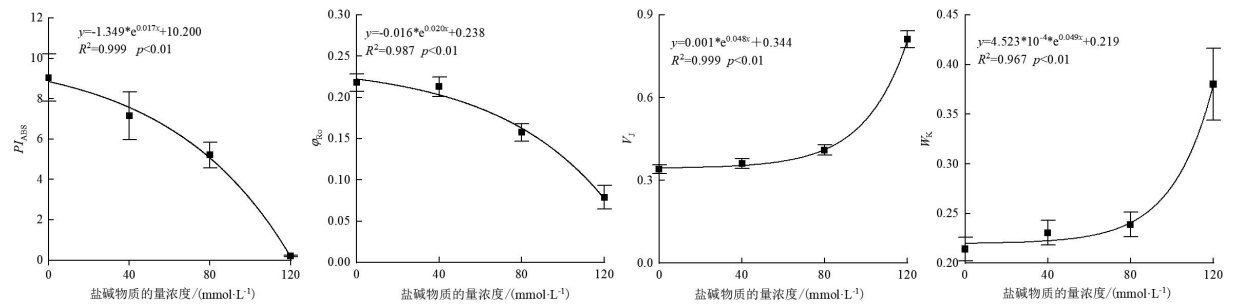
(a) 白稈 1 号用于热耗散的量子比率 (b) 白稈 1 号用于电子传递的量子产额 (c) 白稈 1 号最大光化学效率 (d) 白稈 1 号电子传递的效率



(e) 白稈 1 号性能指数 (f) 白稈 1 号 PSI 受体侧末端电子受体还原的量子效率 (g) 白稈 1 号受体侧性能指数 (h) 白稈 1 号供体侧性能指数



(i) 长白 9 号用于热耗散的量子比率 (j) 长白 9 号用于电子传递的量子产额 (k) 长白 9 号最大光化学效率 (l) 长白 9 号电子传递的效率



(m) 长白 9 号性能指数 (n) 长白 9 号 PSI 受体侧末端电子受体还原的量子效率 (o) 长白 9 号受体侧性能指数 (p) 长白 9 号供体侧性能指数

图 7 盐碱物质的量浓度与供/受体侧性能指数 ( $V_j/W_K$ )、电子传递量子产额与效率 ( $\phi_{R_0}$ ,  $\psi_{E_0}$ ,  $\phi_{D_0}$ )、热耗散的比率 ( $\phi_{D_0}$ )、性能指数 ( $PI_{ABS}$ ) 及最大光化学效率 ( $F_V/F_M$ ) 的关系

Fig.7 Relationship between the concentration of substances and the performance index of the donor/acceptor side ( $V_j/W_K$ ), the quantum yield and efficiency of electron transfer ( $\phi_{R_0}$ ,  $\psi_{E_0}$ ,  $\phi_{D_0}$ ), the ratio of heat dissipation ( $\phi_{D_0}$ ), the performance index ( $PI_{ABS}$ ) and the maximum photochemical efficiency ( $F_V/F_M$ )

### 3 讨论

叶绿素是植物进行光合作用的重要物质,同时叶绿素量还可以反映植物的耐盐碱能力以及植物叶片对光能的吸收和利用情况<sup>[26]</sup>。本研究表明,随着盐碱

物质的量浓度的升高,2 个水稻品种的地上部含水率、叶片叶绿素 a 量、叶绿素 b 量以及地上部干物质积累均逐渐降低。这与高显颖<sup>[47]</sup>的研究结果一致,这可能是盐碱胁迫使水稻幼苗产生渗透胁迫,导致植株吸水困难,地上部含水率下降,同时抑制叶绿素的合成或



促进了叶绿素的降解,且盐碱物质的量浓度越大,对水稻幼苗的抑制作用越显著<sup>[27]</sup>。此外,为缓解渗透胁迫,植物细胞内积累过量的 $\text{Na}^+$ 和 $\text{Cl}^-$ ,能提高叶绿素酶活性、破坏叶绿体结构,促进叶绿素降解,导致类囊体膜上叶绿素量降低,色素蛋白复合体的功能受到抑制<sup>[28-29]</sup>。

叶绿素荧光动力学曲线的3个上升阶段,即O-J、J-I、I-P分别反映了电子传输链的3个不同的还原过程。本研究表明,随着盐碱物质的量浓度的增加,原始OJIP曲线各点差异明显。盐碱物质的量浓度升高到120 mmol/L时,曲线发生明显变形,I点和P点的荧光强度显著降低,原因可能是由于高物质的量浓度盐碱胁迫对水稻幼苗光系统II性能造成损伤,使反应中心失活或降解。从原始曲线(图3)可以看出,随着盐碱物质的量浓度的增加,J点荧光强度逐渐增加。同时标准OJIP曲线上(图4)J点相对可变荧光(受体侧性能指数) $V_j$ 也逐渐增大,说明盐碱胁迫可能抑制了电子从 $Q_A$ 向受体侧 $Q_B$ 的传递效率,D1蛋白受到损伤,降低受体侧性能<sup>[30]</sup>。植物在遭受干旱、高温等逆境胁迫时荧光动力学上K点会发生突变,K点的上升( $W_K$ 增加),表明胁迫降低了PSII供体侧电子传递的能力<sup>[31]</sup>,这可能与放氧复合体OEC遭受破坏有关<sup>[32]</sup>。本研究显示,除J点荧光强度上升外,K点相对可变荧光(供体侧性能指数) $W_K$ 也显著增加,这与Zhang等<sup>[33]</sup>的研究结果一致。可能是由于放氧复合体OEC遭受破坏以及供体侧电子传递受到抑制<sup>[32]</sup>。已有研究表明,盐胁迫下高粱幼苗叶片的 $V_j$ 和 $W_K$ 都显著增加,PSII供/受体侧性能受限<sup>[34]</sup>。这与本研究结果一致。此外,本研究中 $V_j$ 的增加幅度明显大于 $W_K$ ,说明在盐碱胁迫下水稻幼苗受体侧电子传递受到的伤害大于供体侧。原因可能是受体侧的D1蛋白是盐碱胁迫作用的敏感点<sup>[33]</sup>,受体侧的电子传递受到抑制时会阻碍PSII光合电子传递链中次级电子供体酪氨酸残基Z的氧化态( $Z^+$ )的积累,进而抑制PSII供体侧的电子传递<sup>[35]</sup>。

盐碱胁迫使植物含水率和叶绿素量下降,导致植物的光合作用和光能吸收受到抑制<sup>[33]</sup>。研究表明,盐胁迫会降低光化学效率和电子传递效率,增加热耗散,降低植物的光合作用效率<sup>[36]</sup>。 $F_v/F_M$ 表示最大光化学效率, $F_v/F_M$ 降低表明植物处于生理修复状态,比如植物在水分、温度、盐胁迫等逆境胁迫<sup>[37-39]</sup>。此外, $F_v/F_M$ 的下降也可能是由于非光化学猝灭引起的<sup>[14]</sup>。 $F_v/F_0$ 表示捕获光能与热耗散能量的比值和PSII潜在活性,它的下降说明植物发生光抑制<sup>[40]</sup>。 $F_v/F_0$ 和 $F_v/F_M$ 值的变化可以表示植物对逆境胁迫的反应<sup>[17, 41]</sup>。本研究表明,随着盐碱胁迫物质的量浓度的升高,

$F_v/F_0$ 和 $F_v/F_M$ 逐渐降低,且本研究中的 $F_v/F_M$ 低于0.80~0.85的参考值,说明盐碱胁迫降低水稻幼苗PSII光能转化效率,光合原初反应过程受到抑制,光合机构的光能转化能力下降,水稻幼苗处于生理修复状态。孙文君等<sup>[11]</sup>研究表明,随着盐分物质的量浓度的增加,最大光化学效率( $F_v/F_M$ )、最大荧光( $F_m$ )以及最小荧光( $F_0$ )等参数降低,PSII反应中心受损逐渐加重,最终导致植物生长受到抑制,这与本试验结果一致。 $\phi_{E_0}$ 、 $\psi_{E_0}$ 及 $\phi_{D_0}$ 能够直接或间接的反映光系统II的能量分配状况<sup>[42]</sup>。 $\phi_{E_0}$ 代表吸收光能用于 $Q_A^-$ 以后的电子传递的能量比例, $\psi_{E_0}$ 代表捕获光能用于 $Q_A^-$ 以后的电子传递的能量比例, $\phi_{D_0}$ 代表用于非光化学猝灭的最大量子产额<sup>[43]</sup>, $\phi_{R_0}$ 表示PSI受体侧末端电子受体还原的量子效率<sup>[44]</sup>。本研究显示,随着盐碱物质的量浓度的升高, $\phi_{E_0}$ 、 $\phi_{R_0}$ 及 $\psi_{E_0}$ 均逐渐降低,而 $\phi_{D_0}$ 则呈增加趋势。并且随着盐碱物质的量浓度的增加, $\phi_{E_0}$ 、 $\phi_{R_0}$ 、 $\psi_{E_0}$ 和 $\phi_{D_0}$ 的变化幅度逐渐增大。说明盐碱胁迫对2个水稻品种光系统II的能量分配造成显著影响,吸收的光能用于非光化学猝灭的比例显著增加,用于 $Q_A^-$ 以后的电子传递的能量比例显著下降,导致PSI末端电子受体还原的量子产额减少,PSII反应中心的能量通量遭到破坏。并且随着盐碱物质的量浓度的升高,变化幅度逐渐增大。

JIP测试中,性能指数 $PI_{ABS}$ 能够反映植物光合机构的整体状态,是对PSII反应中心复合物的光合作用活动的3个主要功能步骤(光能吸收、激发能量捕获和激发能量转化为电子传输)的综合测量<sup>[45]</sup>。已有研究表明,盐胁迫引起的离子胁迫和渗透胁迫,使小麦叶片的 $PI_{ABS}$ 下降<sup>[46]</sup>。这与本研究基本一致。盐碱物质的量浓度越高,2个水稻品种的光合性能指数下降幅度越大,此外,盐碱物质的量浓度与性能指数 $PI_{ABS}$ 、 $\phi_{P_0}$ 、 $\phi_{R_0}$ 、 $\psi_{E_0}$ 、 $\phi_{D_0}$ 、 $\phi_{E_0}$ 、 $V_j$ 以及 $W_K$ 之间存在极显著的非线性关系。说明盐碱物质的量浓度与水稻幼苗PSII的破坏并不是简单的线性关系,盐碱物质的量浓度越高,对PSII的抑制越严重。

## 4 结论

1) 混合盐碱胁迫抑制水稻幼苗的干物质积累,使叶绿素量下降,PSII性能受损,产生光抑制。混合盐碱胁迫损伤水稻幼苗PSII供/受体侧性能,尤其是受体侧性能( $V_j$ ),阻碍水稻幼苗电子传输,同时破坏PSII反应中心的能量通量( $\phi_{E_0}$ 、 $\phi_{R_0}$ 、 $\psi_{E_0}$ 、 $\phi_{D_0}$ ),降低光系统II的整体性能,导致水稻幼苗的生长发育受到抑制。

2) 长白9号和白粳1号均为耐盐碱品种,因此混合盐碱胁迫对水稻幼苗叶绿素荧光参数及生理指

标影响基本相似, 但白粳 1 号在高盐碱物质的量浓度下的光系统 II 受损程度要略大于长白 9 号。

3) 混合盐碱物质的量浓度与水稻幼苗 PSII 性能参数之间存在极显著的非线性关系。低物质的量浓度混合盐碱胁迫水稻幼苗叶片受到的抑制较小, PSII 受损较轻。当混合盐碱胁迫浓度升高到 120 mmol/L 时, 较高的混合盐碱物质的量浓度使光系统 II 反应中心受到严重损伤, 显著降低叶片的光能利用率, 最终导致植株生长受到抑制。

#### 参考文献:

- [1] YE Xiaoxue, WANG Hao, CAO Xiuling, et al. Transcriptome profiling of puccinellia tenuiflora during seed germination under a long term saline-alkali stress[J]. BMC Genomics, 2019, 20(1): 1-17.
- [2] 牛东玲, 王启基. 盐碱地治理研究进展[J]. 土壤通报, 2002, 33(6): 449-455.  
NIU Dongling, WANG Qiji. Research progress on saline-alkali field control[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2002, 33(6): 449-455.
- [3] 刘奕斌, 于洋, 方军. 盐碱胁迫及植物耐盐碱分子机制研究[J]. 土壤与作物, 2018, 7(2): 201-211.  
LIU Yimei, YU Yang, FANG Jun. Saline alkali stress and molecular mechanism of saline alkali tolerance in plants[J]. Soils and Crops, 2018, 7(2): 201-211.
- [4] 逯亚玲. 外源水杨酸处理和 NaCl 胁迫对紫花苜蓿种子萌发及幼苗生长的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2018.  
LU Yaling. Effects of salicylic acid and NaCl on seed germination and seedling physiological of Alfalfa[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2018.
- [5] XU Meijia, WANG Hai, SVETLA S, et al. Comparative physiological responses and adaptive strategies of apple *Malus halliana* to salt, alkali and saline-alkali stress[J]. Scientia Horticulturae, 2019, 245: 154-162.
- [6] 吕丙盛. 水稻 (*Oryza sativa* L.) 应对盐碱胁迫的生理及分子机制研究[D]. 吉林: 中国科学院研究生院, 2014.  
LYU Bingsheng. Physiological and molecular mechanisms in response to saline-alkaline stress in rice (*Oryza sativa* L.)[D]. Jilin: Graduate School of Chinese Academy of Sciences, 2014.
- [7] WANG Hao, TAKANO Tetsuo, LIU Shenkui. Screening and evaluation of saline alkaline tolerant germplasm of rice (*Oryza sativa* L.) in soda saline alkali soil[J]. Agronomy, 2018, 8(10): 205.
- [8] SINGH D P, SARKAR R K. Distinction and characterisation of salinity tolerant and sensitive rice cultivars as probed by the chlorophyll fluorescence characteristics and growth parameters[J]. Functional Plant Biology, 2014, 41(7): 727-736.
- [9] SUN Jian, XIE Dongwei, ZHANG Enyuan, et al. QTL mapping of photosynthetic related traits in rice under salt and alkali stresses[J]. Euphytica, 2019, 215(9): 1-14.
- [10] 朱晓军, 杨劲松, 梁永超, 等. 盐胁迫下钙对水稻幼苗光合作用及相关生理特性的影响[J]. 中国农业科学, 2004, 37(10): 1 497-1 503.  
ZHU Xiaojun, YANG Jinsong, LIANG Yongchao, et al. Effects of exogenous calcium on photosynthesis and its related physiological characteristics of rice Seedlings under salt stress[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2004, 37(10): 1 497-1 503.
- [11] 孙文君, 江晓慧, 付媛媛, 等. 盐胁迫对棉花幼苗叶片叶绿素荧光参数的影响[J]. 灌溉排水学报, 2021, 40(7): 23-28, 121.  
SUN Wenjun, JIANG Xiaohui, FU Yuanyuan, et al. The effects of salt stress on chlorophyll fluorescence of cotton seedling leaves[J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2021, 40(7): 23-28, 121.
- [12] 贾婷婷, 常伟, 范晓旭, 等. 盐胁迫下 AM 真菌对沙枣苗木光合与叶绿素荧光特性的影响[J]. 生态学报, 2018, 38(4): 1 337-1 347.  
JIA Tingting, CHANG Wei, FAN Xiaoxu, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics in elaeagnus angustifolia seedlings under salt stress[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(4): 1 337-1 347.
- [13] ZHANG Huihui, SHI Guangliang, SHAO Jieyu, et al. Photochemistry and proteomics of mulberry (*Morus alba* L.) seedlings under NaCl and NaHCO<sub>3</sub> stress[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2019, 184: 109 624.
- [14] 豆昕桐, 王英杰, 王华忠, 等. 耐盐和盐敏感型小麦品种对 NaCl 胁迫的生理响应及耐盐性差异[J]. 生态学报, 2021, 41(12): 4 976-4 992.  
DOU Xintong, WANG Yingjie, WANG Huazhong, et al. Physiological response and tolerance difference of two wheat varieties to NaCl stress[J]. Acta Ecologica Sinica. 2021, 41(12): 4 976-4 992.
- [15] 张浩, 吴子龙, 付伟, 等. 外源脱落酸对 NaCl 盐胁迫下玉米幼苗生长、气孔特征及光合性能的影响[J]. 生态学报, 2021, 40(7): 2 005-2 015.  
ZHANG Hao, WU Zilong, FU Wei, et al. Effects of exogenous abscisic acid (ABA) on the growth, stomatal traits, and photosynthesis of maize seedlings under NaCl stress[J]. Chinese Journal of Ecology, 2021, 40(7): 2 005-2 015.
- [16] SHI Congcong, YANG Fan, LIU Zihao, et al. Uniform water potential induced by salt, alkali, and drought stresses has different impacts on the seedling of hordeum jubatum: from growth, photosynthesis, and chlorophyll fluorescence[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 733 236.
- [17] 李旭新, 刘炳响, 郭智涛, 等. NaCl 胁迫下黄连木叶片光合特性及快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的变化[J]. 应用生态学报, 2013, 24(9): 2 479-2 484.  
LI Xuxin, LIU Bingxiang, GUO Zhitao, et al. Effects of NaCl stress on photosynthesis characteristics and fast chlorophyll fluorescence induction dynamics of Pistacia chinensis leaves[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013, 24(9): 2 479-2 484.
- [18] KALAJI H M, GOVINDJEE, BOSHA K. et al. Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO<sub>2</sub> assimilation of two Syrian barley landraces[J]. Environmental and Experimental Botany, 2011, 73: 64-72.
- [19] FASEELA P, PUTHUR J T. Chlorophyll a fluorescence changes in response to short and long term high light stress in rice seedlings[J]. Indian Journal of Plant Physiology, 2017, 22(1): 30-33.
- [20] KALAJI H M, JAJOO A, OUKARROUM A, et al. Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2016, 38(4): 1-11.
- [21] 徐春梅, 陈丽萍, 王丹英, 等. 低氧胁迫对水稻幼苗根系功能和氮代谢相关酶活性的影响[J]. 中国农业科学, 2016, 49(8): 1 625-1 634.  
XU Chunmei, CHEN Liping, WANG Danying, et al. Effects of low oxygen stress on the root function and enzyme activities related to nitrogen metabolism in roots of rice seedlings[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2016, 49(8): 1 625-1 634.
- [22] SHI Decheng, SHENG Yanmin. Effect of various salt alkaline mixed stress conditions on sunflower seedlings and analysis of their stress factors[J]. Environmental and Experimental Botany, 2005, 54(1): 8-21.
- [23] YANG J Y, ZHENG W, TIAN Y, et al. Effects of various mixed salt alkaline stresses on growth, photosynthesis, and photosynthetic pigment concentrations of Medicago ruthenica seedlings[J]. Photosynthetica, 2011, 49(2): 275-284.
- [24] 徐晓雪. 高粱幼苗对碱胁迫的生理响应及代谢组学研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2020.  
XU Xiaoxue. Physiological responses and metabonomics of sorghum seedlings to alkali stress[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2020.
- [25] 张玉豪, 姚素梅, 孟丽, 等. 滴灌条件下土壤基质势对红豆杉幼苗叶绿素荧光特性和生长的影响[J]. 灌溉排水学报, 2020, 39(6): 19-25.



- ZHANG Yuhao, YAO Sumei, MENG Li, et al. The effects of soil matrix potential on fluorescence characteristics of chlorophyll and growth of *taxus chinensis* seedlings under drip irrigation[J]. *Journal of Irrigation and Drainage*, 2020, 39(6): 19-25.
- [26] 荆培培, 任红茹, 杨洪建, 等. 盐胁迫对 2 个不同盐敏感性水稻品种(系)叶片光合特性与产量的影响[J]. *作物杂志*, 2020, 36(1): 67-75.
- JING Peipei, REN Hongru, YANG Hongjian, et al. Effects of saline stress on leaf photosynthesis characteristics and grain yield of two rice cultivars (Lines)[J]. *Crops*, 2020, 36(1): 67-75.
- [27] WANG Yingnan, WEI Guangjie, PENG Xiaoyuan, et al. Physiological adaptive strategies of oil seed crop *Ricinus communis* early seedlings (cotyledon vs. true leaf) under salt and alkali stresses: From the growth, photosynthesis and chlorophyll fluorescence[J]. *Frontiers in plant science*, 2019, 9: 1 939.
- [28] THU HOAI N T, SHIM I S, KOBAYASHI K, et al. Accumulation of some nitrogen compounds in response to salt stress and their relationships with salt tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings[J]. *Plant Growth Regulation*, 2003, 41(2): 159-164.
- [29] 王璠, 於丽华, 赵慧杰, 等. 不同时期 NaCl 胁迫对甜菜生长及光合作用的影响[J]. *作物杂志*, 2021(4): 99-104.
- WANG Gang, YU Lihua, ZHAO Huijie, et al. The effects of NaCl stress on growth and photosynthesis of sugar beet at different growth stages[J]. *Crops*, 2021(4): 99-104.
- [30] OUKARROUM A, SCHANSKER G, STRASSER R J. Drought stress effects on photosystem I content and photosystem II thermotolerance analyzed using Chl a fluorescence kinetics in barley varieties differing in their drought tolerance[J]. *Physiologia Plantarum*, 2009, 137(2): 188-199.
- [31] FARHAT N, KOUAS W, BRAUN H P, et al. Stability of thylakoid protein complexes and preserving photosynthetic efficiency are crucial for the successful recovery of the halophyte *Cakile maritima* to high salinity[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 166: 177-190.
- [32] GUO Yanjing, LU Yuping, GOLTSEV V, et al. Comparative effect of tenuazonic acid, diuron, bentazone, dibromothymoquinone and methyl viologen on the kinetics of Chl a fluorescence rise OJIP and the MR820 signal[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 156: 39-48.
- [33] ZHANG Huihui, LI Xin, CHE Yanhui, et al. A study on the effects of salinity and pH on PSII function in mulberry seedling leaves under saline alkali mixed stress[J]. *Trees*, 2020: 34: 693-706.
- [34] 张会慧, 龙静泓, 王均睿, 等. 不同种类盐胁迫对高粱幼苗生长及叶片光合机构功能的影响[J]. *生态学杂志*, 2019, 38(1): 161-172.
- ZHANG Huihui, LONG Jinghong, WANG Junrui, et al. Effects of different salt stress conditions on growth of sorghum seedlings and function of leaf photosynthetic apparatus[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2019, 38(1): 161-172.
- [35] 金立桥, 车兴凯, 张子山, 等. 高温、强光下黄瓜叶片 PSII 供体侧和受体侧的伤害程度与快速荧光参数  $W_k$  变化的关系[J]. *植物生理学报*, 2015, 51(6): 969-976.
- JIN Liqiao, CHE Xingkai, ZHANG Zishan, et al. The relationship between the changes in  $W_k$  and different damage degree of PSII donor side and acceptor side under high temperature with high light in cucumber[J]. *Plant Physiology Journal*, 2015, 51(6): 969-976.
- [36] 束胜. 外源腐胺缓解黄瓜幼苗盐胁迫伤害的光合作用机理[D]. 南京: 南京农业大学, 2012.
- SHU Sheng. Study on photosynthetic mechanism of exogenous putrescine on alleviating salinity injury of cucumber seedlings[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2012.
- [37] 李英浩, 刘景辉, 赵宝平, 等. 干旱胁迫下腐殖酸对燕麦叶绿素荧光特性的调控效应[J]. *灌溉排水学报*, 2020, 39(4): 26-33.
- LI Yinghao, LIU Jinghui, ZHAO Baoping, et al. Regulatory effect of humic acid on chlorophyll fluorescence characteristics of oat under drought Stress[J]. *Journal of Irrigation and Drainage*, 2020, 39(4): 26-33.
- [38] 刘思汐. 增施钾肥与返青期干旱锻炼对小麦花后干旱胁迫的缓解效应[D]. 南京: 南京农业大学, 2019.
- LIU Sixi. Potassium application and drought priming during regreening stage alleviating post anthesis drought stress of wheat (*Triticum aestivum*)[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2019.
- [39] 王文杰, 李文馨, 祖元刚, 等. 紫茎泽兰茎和叶片色素及叶绿素荧光相关参数对不同温度处理的响应差异[J]. *生态学报*, 2009, 29(10): 5 424-5 433.
- WANG Wenjie, LI Wenxin, ZU Yuangang, et al. Differences in pigments and chlorophyll fluorescence parameters between stems and leaves of *Eupatorium adenophorum* under different temperature treatments[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(10): 5 424-5 433.
- [40] 王正航, 武仙山, 吕小平, 等. 小麦旗叶叶绿素含量及荧光动力学参数与产量的灰色关联度分析[J]. *作物学报*, 2010, 36(2): 217-227.
- WANG Zhenghang, WU Xianshan, CHANG Xiaoping, et al. Chlorophyll content and chlorophyll fluorescence kinetics parameters of flag leaf and their gray relational grade with yield in wheat[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2010, 36(2): 217-227.
- [41] 侯维海, 王建林, 胡单, 等. 花后干旱对西藏青稞叶片水势, 光合生理, 籽粒表型和产量的影响[J]. *中国农业科学*, 2018, 51(14): 2 675-2 688.
- HOU Weihai, WANG Jianlin, HU Dan, et al. Effects of drought in post flowering on leaf water potential, photosynthetic physiology, seed phenotype and yield of hulless barley in tibet plateau[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2018, 51(14): 2 675-2 688.
- [42] 坚天才, 吴宏亮, 康建宏, 等. 氮素缓解春小麦花后高温早衰的荧光特性研究[J]. *中国农业科学*, 2021, 54(15): 3 355-3 368.
- JIAN Tiancai, WU Hongliang, KANG Jianhong, et al. Fluorescence characteristics study of nitrogen in alleviating premature senescence of spring wheat at high temperature after anthesis[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2021, 54(15): 3 355-3 368.
- [43] 陈锋, 田纪春, 孟庆伟, 等. 短期高温胁迫对高产小麦品种灌浆后期旗叶光系统 II 功能的影响[J]. *应用生态学报*, 2006, 17(10): 1 854-1 858.
- CHEN Feng, TIAN Jichun, MENG Qingwei, et al. Effects of short term high temperature stress on flag leaf photosystem II functions of high yielding wheat at late grain filling stage[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(10): 1 854-1 858.
- [44] 杨鑫, 张启超, 孙淑云, 等. 水深对苦草生长及叶片 PSII 光化学特性的影响[J]. *应用生态学报*, 2014, 25(6): 1 623-1 631.
- YANG Xin, ZHANG Qichao, SUN Shuyun, et al. Effects of water depth on the growth of *Vallisneria spiralis* and photosynthetic system II photochemical characteristics of the leaves[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, 25(6): 1 623-1 631.
- [45] VAN HEERDEN P D R, STRASSER R J, KRUGER G H J. Reduction of dark chilling stress in  $N_2$  fixing soybean by nitrate as indicated by chlorophyll a fluorescence kinetics[J]. *Physiologia Plantarum*, 2004, 121(2): 239-249.
- [46] MEHTA P, JAJOO A, MATHUR S, et al. Chlorophyll a fluorescence study revealing effects of high salt stress on Photosystem II in wheat leaves[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2010, 48(1): 16-20.
- [47] 高显颖. 不同浓度盐碱胁迫对水稻生长及生理生态特性影响[D]. 长春: 吉林农业大学, 2014.
- GAO Xianying. Effect of saline alkali stress on growth and physiological ecology of rice in different concentrations[D]. Changchun: Jilin Agriculture University, 2014.