

镉胁迫对构树氮分配以及光合作用的影响

柯 彤, 钱志良, 胡文涛*

华南农业大学林学与风景园林学院, 广东 广州

收稿日期: 2025年4月1日; 录用日期: 2025年5月19日; 发布日期: 2025年5月31日

摘 要

目前关于植物修复重金属的研究有很多, 但是探究构树在镉胁迫下如何分配土壤氮素的研究鲜有报道。为了研究镉胁迫对构树氮素分布以及光合作用的影响, 本实验将从种子萌发的构树开始培养, 对构树进行镉处理后, 比较构树间的光合作用差异, 以及构树可溶性蛋白和细胞膜蛋白含量的变化, 探究构树在镉胁迫下对氮素的分配, 为构树生态修复镉胁迫奠定基础。实验发现, 镉胁迫增加了氮素在叶片中的可溶性蛋白以及根系中的细胞膜蛋白的分配, 部分叶绿素荧光参数(Fv/Fm、qP、Fm)也有相应的变化。构树增加了用于细胞代谢以及光合作用的氮量, 进而维持构树正常进行光合作用, 促进构树在镉胁迫下正常生长。这为探究构树生态修复镉胁迫的机制奠定了基础。

关键词

构树, 镉胁迫, 叶绿素荧光, 氮素分配

Effects of Cadmium Stress on Nitrogen Allocation and Photosynthesis in *Broussonetia papyrifera*

Tong Ke, Zhiliang Qian, Wentao Hu*

College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou Guangdong

Received: Apr. 1st, 2025; accepted: May 19th, 2025; published: May 31st, 2025

Abstract

Numerous studies have focused on phytoremediation of heavy metals, but research investigating nitrogen allocation in *Broussonetia papyrifera* under cadmium (Cd) stress remains limited. To explore the effects of Cd stress on nitrogen distribution and related photosynthesis in *B. papyrifera*, this

*通讯作者。

study started from the seed germination of *B. papyrifera*, subjected the plant to cadmium treatment, analyzed the difference of photosynthesis of *B. papyrifera*, as well as the changes of the content of soluble protein and cell membrane protein, and investigated the distribution of nitrogen allocation in *B. papyrifera* under Cd stress, laying the foundation for ecological remediation of *B. papyrifera* under Cd stress. It was found that Cd stress increased nitrogen allocation to soluble proteins in leaves and cell membrane proteins in roots. However, certain chlorophyll fluorescence parameters (Fv/Fm, qP, Fm) were changed accordingly. *B. papyrifera* enhances nitrogen allocation to cellular metabolism and photosynthetic processes, thereby maintaining normal photosynthesis and promoting the normal growth of *B. papyrifera* under Cd stress. This study provides foundational insights into the mechanisms by which *B. papyrifera* mitigates Cd stress through ecological remediation.

Keywords

Broussonetia papyrifera, Cadmium Stress, Chlorophyll Fluorescence Parameters, Nitrogen Allocation

Copyright © 2025 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

构树(*Broussonetia papyrifera*), 桑科落叶乔木, 生长快, 容易繁殖, 广泛分布在我国南北方。构树耐旱耐寒, 还耐污染, 对气候和土壤适应性强, 生长快, 萌蘖力极强, 容易栽植成功, 因此构树常作为土壤修复的先锋树种[1][2]。构树浑身是宝, 其果实、叶、皮、树干均有食用和药用价值[3]。构树果实清香甘甜, 与草莓和桑葚相似, 构树树干、茎皮富含纤维, 木质结构疏松, 适于造纸, 也容易被动物所消化和微生物降解, 成为优质的饲料原料。构树叶片粗蛋白含量极高, 可达 20%~29% [4]。苜蓿以“牧草之王”著称, 含约 16%的蛋白质及 8%的矿物质。与苜蓿相比, 构树叶片蛋白含量更高, 生长快, 净含量更高, 可以作为苜蓿的优质替代品种进行培育, 发展成为主流的牲畜饲料与牧草。构树根系存在大量共生微生物, 其主要共生微生物与豆科植物类似, 表现出固氮植物的特征。这些共生微生物增强了构树对环境的适应能力, 并为构树生长提供了氮素等营养元素。

镉(Cadmium, Cd)是一种生物毒性极强的重金属。工业生产的废水不合理排放、化肥和农药的不合理使用使我国土壤遭受了严重的重金属污染[5]。其中, 镉在土壤中流动性小, 不易被微生物所分解, 通过生物链累积, 间接被人体吸收, 从而危害人体健康[6]-[8]。植物修复技术使用特定植物去降解、吸收、螯合土壤中的污染物质, 适用性广, 可持续性强, 十分适用于重金属修复[9][10]。过量的镉会损坏植物的细胞结构, 抑制植物的光合作用, 干扰植物的正常生理活动, 导致植物生长矮小甚至死亡[11]。有大量研究表明, 构树具有很强的开荒能力和逆境适应能力, 可以在多种尾矿、盐碱地以及贫瘠土壤生长, 能够富集镉、铅等多种重金属, 可以发展为修复南方重金属污染土壤生态环境的主要树种[12]-[14]。

氮代谢是植物两大基础代谢之一[15], 氮素的分配影响着植物整体的生长发育过程。氮素是植物需求量最大的矿质元素, 氮既是构成植物有机体的必要物质, 也构成了参与植物代谢的催化作用的物质。在自然界中, N 通常以气体 N_2 存在, 不能被植物直接吸收利用。植物能够吸收的 N 源通常是土壤中或水中的可溶性有机氮化物(尿素、氨基酸等)和无机氮化物(铵态氮 NH_4^+ 、硝态氮 NO_3^- 等)。氮被植物吸收后以不同形态存在于植物中, 一方面可以形成各种氨基酸、酶参与植物的生长代谢, 另一方面形成细胞壁等结构。大部分植物吸收的氮 50%被用于光合作用, 并分配到羧化系统、生物力能和捕光系统中[16]。叶片中

氮的分配能影响植物光合作用与氮的关系和对环境波动的适应,比如水稻在水分胁迫期间增加了非光合成分中的氮分配,这也许是生物力能或羧化作用中 N 分配减少打破了光能捕获、电子传输和能量利用之间的平衡。有大量研究表明,构树能够在贫瘠土壤中生长,并且能够富集多种重金属。目前很多研究大部分聚焦在构树的饲用价值以及构树在修复土壤方面的作用,构树在镉胁迫氮素的分配以及利用策略以及如何平衡维护光合作用与植物组织结构的需求存在空白。本实验着重研究镉胁迫对构树氮素分布的策略以及光合作用的影响。本研究将从种子萌发的构树开始培养,对构树进行镉处理后,比较构树间的光合作用差异,以及构树可溶性蛋白和细胞膜蛋白含量的变化,探究构树在镉胁迫下对氮素的分配,为构树生态修复镉胁迫奠定基础。

2. 方法

2.1. 植物材料

构树(*Broussonetia papyrifera*), 构树种子采自华南农业大学树木园自然生长的构树。

2.2. 构树培育与镉处理

选取 20 株生长状况相似的构树苗,共同培育 60 天,期间每株构树浇灌 1/2 MS 营养液,每次浇灌 100 ml,每星期浇一次。60 天后,20 株构树苗分成两组,每组 10 株,一组为镉处理组,每株浇 0.5 mmol CdCl₂ 溶液,每次 100 ml,4 天浇灌一次,共 3 次,14 d 后收样;另一组为非镉处理组,以同样的频率浇灌相同体积的水,14 d 后收样。

2.3. 收样准备

构树植株放入水中浸泡约十分钟,洗净植株根部多余基质,吸水纸吸干植株表面水分,将根叶分别剪碎后,放入 5 ml 离心管。冷冻干燥后,以 45 Hz 的研磨仪研磨约 2 min 至粉末状态,保存于-80℃ 冰箱。

2.4. 叶绿素荧光参数测定

在收样前用调制叶绿素荧光仪(Mini-Imaging-PAM, Walz, Germany)测量构树植株的叶绿素荧光参数。在进行测定之前,首先将构树植株进行 30 min 暗适应,之后,选取构树植株自上到下的第 5 片~6 片叶,测量暗适应参数初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、最小荧光(F'_0)、最大荧光(F_m')和稳态荧光(F')。利用下列公式,对 PSII 的实际量子产量($Y(II)$)、PSII 的绝对电子传递速率 $ETR(II)$ 、PSII 非调节性能量耗散的量子产量($Y(NO)$)、PSII 处调节性能量耗散的量子产量($Y(NPQ)$)、沼泽模型光化学淬灭系数(qP)、非光化学淬灭系数(qN)和湖泊模型光化学淬灭系数(qL)进行计算[17]。

$$Y(II) = (F_m' - F) / F_m'$$

$$Y(NO) = 1 / (NPQ + 1 + qL(F_m/F_0 - 1))$$

$$Y(NPQ) = 1 - Y(II) - 1 / (NPQ + 1 + qL(F_m/F_0 - 1))$$

$$qN = 1 - (F_m' - F'_0) / (F_m - F_0) = 1 - F_v' / F_v$$

$$qP = (F_m' - F) / (F_m' - F'_0)$$

$$qL = (F_m' - F) / (F_m' - F'_0) \times F'_0 / F = qP \times F'_0 / F$$

2.5. 可溶性蛋白含量和细胞膜蛋白含量测定

用 Takashima 等(2004)的方法测定可溶性蛋白含量和细胞膜蛋白含量[18]。

- 配制 0.1 mmol 磷酸缓冲液, 含 0.4 M 山梨糖醇, 10 mM NaCl, 2 mM MgCl₂, 5 mM 碘乙酸钠, 5 mM 苯甲基磺酰氟, 1% (w/v) 聚乙烯吡咯烷酮和 5 mM 二巯代苏糖醇。
- 称取根、叶各 0.1 g 样品置于 5 ml 离心管, 振荡摇匀后, 15,000 g 离心 30 min, 将上清液与沉淀分开。
- 上清液加入 10% (w/v) 三氯乙酸(TCA)溶液, 沉淀上清液中的蛋白, 所得的蛋白即为可溶性蛋白。
- 离心所得的沉淀中加入含有 3% (w/v) SDS 的磷酸缓冲液, 90℃加热 5 min, 4500 g 离心 10 min, 收集上清。重复四次, 收集上清液。上清液中加入 20% TCA 溶液, 沉淀蛋白, 所得蛋白即为细胞膜蛋白。
- 以牛血清蛋白为标样制作标准曲线, 采用茚三酮比色法测定蛋白含量[18], 所得标准曲线为 $y = 0.0071x + 0.0791$, $R^2 = 0.9723$ 。

3. 结果

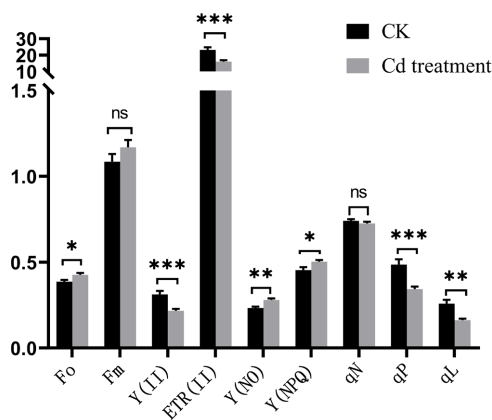
3.1. 构树的生长状况

与对照组相比, 镉处理两周后, 构树树干下部叶片有变黄和大量脱落的趋势(图 1), 但植株仍表现出良好的生长。说明构树对镉具有一定的耐受性。



Figure 1. Growth condition of *B. papyrifera*
图 1. 构树的生长状况

3.2. 叶绿素荧光参数



注: *表示差异显著, $P < 0.05$; **表示差异显著, $P < 0.01$; ***表示差异显著, $P < 0.001$, ns 表示表示差异不显著。下同。

Figure 2. Fluorescence parameters of the *B. papyrifera* leaves of the control group and the cadmium treatment group
图 2. 对照组与镉处理组构树叶片叶绿素荧光参数

如图 2 所示,镉胁迫显著下调了构树的 PSII 的实际量子产量($Y(II)$)、PSII 的绝对电子传递速率 $ETR(II)$ 、沼泽模型光化学淬灭系数(qP)和湖泊模型光化学淬灭系数(qL)。在镉胁迫下,构树的初始荧光(F_0)、PSII 非调节性能量耗散的量子产量($Y(NO)$)和 PSII 处调节性能量耗散的量子产量($Y(NPQ)$)显著上升,而最大荧光(F_m)和非光化学淬灭系数(qN)没有显著变化。

3.3. 植物可溶性蛋白含量

如图 3 所示,在镉胁迫下,构树叶片中的可溶性蛋白含量显著提高。根系中的可溶性蛋白没有明显变化。与非镉胁迫相比,构树叶片在镉胁迫下的可溶性蛋白含量提高了 45.5%。

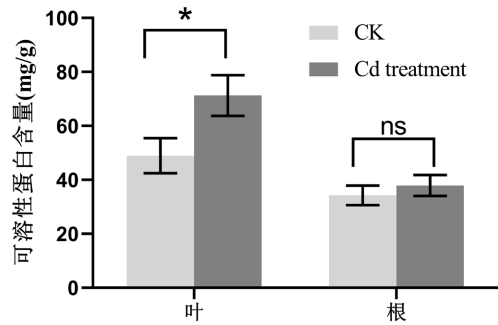


Figure 3. Soluble protein content of *B. papyrifera*
图 3. 构树的可溶性蛋白含量

3.4. 植物细胞膜蛋白含量

在镉胁迫下,构树根系中的细胞膜蛋白含量显著提高(图 4)。叶片中的细胞膜蛋白含量没有明显变化。与非镉胁迫相比,构树根系在镉胁迫下的细胞膜蛋白含量提高了 44.1%。

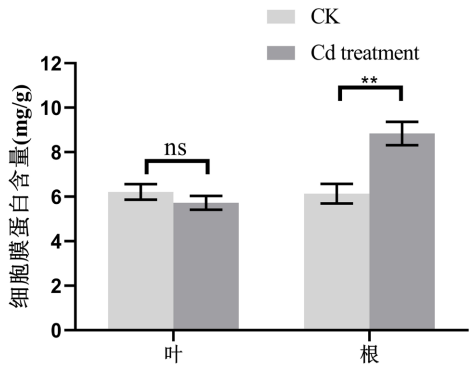


Figure 4. Membrane protein content of *B. papyrifera*
图 4. 构树的细胞膜蛋白含量

4. 结论

在本研究中,构树在镉胁迫下的叶绿素荧光参数、可溶性蛋白以及细胞膜蛋白中均存在差异。在镉胁迫下,构树增加了氮素在叶片中的可溶性蛋白以及根系中的细胞膜蛋白的分配,可能增加了用于细胞代谢以及光合作用的氮量,进而维持构树正常进行光合作用,促进构树在镉胁迫下正常生长。

5. 讨论与展望

叶绿素荧光可以反映植物对光能的吸收和利用情况。叶绿素荧光技术因为其快速、无损伤等特点,成为研究植物光合作用的重要技术手段。 F_v/F_m 反映了植物潜在的最大光化学潜力[19]。在正常情况下, F_v/F_m 变化极小,不受物种和生长环境的影响,但该参数在植物受到逆境胁迫下显著下降[20]-[22]。在本研究中,构树的 PSII 的实际量子产量($Y(II)$)即为 F_v/F_m 。在镉胁迫下,构树的 F_v/F_m 显著下降($p < 0.001$),说明构树受到了镉胁迫,镉胁迫显著影响了构树的光合作用。这在构树的外表上也有所体现。在镉胁迫下,构树基部的叶片大量脱落,且叶片呈现轻微下垂萎靡的姿态。 F_0 的增加可能是植物叶片 PSII 反应中心出现可逆的失活或出现不易逆转的破坏,也可能是植物叶片类囊体膜受到损伤,且增加量越多,说明类囊体膜受损程度就越严重[23]。这与我们的研究结果是一致的。在本研究中,构树的初始荧光也表现出显著增加,这说明构树在镉胁迫下内部的光合作用反应中心受到了损伤。叶绿素荧光光化学淬灭系数(qP)和非光化学淬灭系数(qN)是探讨光系统受损状况的指标[24]。大部分植物在干旱、高温等胁迫下,光化学淬灭系数和非光化学淬灭系数会下降。本实验中,光化学淬灭系数显著下降,PSII 非调节性能量耗散的量子产量($Y(NO)$)和 PSII 处调节性能量耗散的量子产量($Y(NPQ)$)显著上升,非光化学淬灭系数没有明显变化,这可能是构树在镉胁迫中,形成了一种适应机制,从而提高了光能的利用效率。

叶片蛋白根据其溶解特性及亚细胞定位可分为三大类:可溶性蛋白、细胞膜结合蛋白和细胞壁结构蛋白。其中,细胞壁结构蛋白通过与纤维素、半纤维素等多糖组分形成共价交联网络,在维持细胞形态完整性和机械抗性方面发挥重要作用[25]。可溶性蛋白中包括叶绿体基质和细胞质中的代谢相关酶系,如参与卡尔文循环的铁氧化还原蛋白、核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco),以及光呼吸途径的关键酶类。细胞膜蛋白则包含参与电子传递和光能捕获的色素蛋白复合体,例如高等植物以及一些藻类的类囊体膜的蛋白质复合物含有光反应所需的光合色素和电子传递链组分[26]。本研究显示,在镉胁迫条件下,构树叶片可溶性蛋白含量及根系细胞膜蛋白组分均呈现显著上调趋势($p < 0.05$)。这种蛋白组分变化表明植物可能通过调控氮素分配策略,将更多氮资源分配给光合作用相关酶系(可溶性蛋白)和光能转换系统(细胞膜蛋白)。从氮代谢效率角度分析,这种氮素分配优化可增强光合同化能力,确保碳代谢与能量代谢的协调运行,从而在重金属胁迫下维持细胞稳态[27]。值得注意的是,根系细胞膜蛋白的同步增加可能通过强化离子转运与信号转导系统,协同提升植株对镉毒害的耐受能力。

植物体内氮素同化系统由硝酸根(NO_3^-)同化与铵根(NH_4^+)同化两个核心代谢模块构成。氮素代谢始于根系对土壤中 NO_3^- 的吸收,经硝酸还原酶(Nitrate reductase, NR)催化生成亚硝酸根(NO_2^-)。随后, NO_2^- 通过特异性转运蛋白进入叶绿体基质,在亚硝酸还原酶(Nitrite reductase, NiR)作用下生成 NH_4^+ 。值得注意的是,中间代谢产物亚硝酸根和铵根的过量积累会引发细胞毒性效应,因此植物进化出严格的分区化调控机制—— NH_4^+ 生成后立即进入氮同化主途径。植物体内铵根(NH_4^+)的同化通过两条代谢途径协同完成:GS/GOGAT 循环为主途径,GDH 途径为辅助途径。在 GS/GOGAT 循环中,谷氨酰胺合成酶(GS)利用 ATP 将 NH_4^+ 与谷氨酸(Glu)结合生成谷氨酰胺(Gln),随后谷氨酰胺合成酶(GOGAT)将 Gln 的氨基转移至 α -酮戊二酸,重新生成两分子 Glu,实现氮素整合[28][29]。同时,谷氨酸脱氢酶(GDH)直接催化 α -酮戊二酸与 NH_4^+ 的可逆结合,该途径主要在碳源充足或逆境胁迫时发挥补充作用[30]。

关键酶(NiR、GS、GOGAT、GDH)的表达模式及活性动态受氮素供应水平、光信号和能量状态的精密调控。通过定量分析这些酶活性的变化,可解析植物氮素利用效率,并为评估其营养代谢状态提供重要的生化指标。例如 Zhu 等发现,与未放牧处理相比,轻度放牧和中度放牧显著提高了短花针茅叶片中硝酸还原酶(NR)、谷氨酰胺合成酶(GS)、谷氨酸草酰乙酸转氨酶(GOT)和谷氨酸丙酮酸转氨酶(GPT)的活性[31],同时提升了短花针茅根中 GS、GOT 和 GPT 的活性。然而,重度放牧则显著降低了短花针茅叶

片中 GS 的活性以及根中 NR 的活性。此外,短花针茅叶片和根中的 NR、GOT 和 GPT 活性与氮含量、可溶性蛋白、游离氨基酸和硝酸盐含量呈显著正相关。这些研究结果强调,轻度放牧和中度放牧有利于草地植物的氮同化过程,而重度放牧则可能对氮同化产生负面影响。通过同位素标记法、酶活性测定、氮同化关键基因的定量分析,可以解析植物在各种环境下对各类氮源的偏好,以及氮分配的利用策略。

本实验测定了构树叶片、根系的部分蛋白含量变化,没有对氮同化过程中的相关基因进行测定,氮分配过程中的具体利用策略以及利用效率还没有明确,未来应对构树在镉胁迫下氮同化过程中的关键基因进行定量分析,以揭示氮素重新分配的分子机制。

致 谢

感谢国家自然科学基金(32001289)的资助。

参考文献

- [1] Saito, K., Linquist, B., Keobualapha, B., Shiraiwa, T. and Horie, T. (2009) Broussonetia Papyrifera (Paper Mulberry): Its Growth, Yield and Potential as a Fallow Crop in Slash-and-Burn Upland Rice System of Northern Laos. *Agroforestry Systems*, **76**, 525-532. <https://doi.org/10.1007/s10457-009-9206-1>
- [2] Zhang, M., Fang, Y., Ji, Y., Jiang, Z. and Wang, L. (2013) Effects of Salt Stress on Ion Content, Antioxidant Enzymes and Protein Profile in Different Tissues of Broussonetia Papyrifera. *South African Journal of Botany*, **85**, 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2012.11.005>
- [3] Peng, X., Liu, H., Chen, P., et al. (2019) A Chromosome-Scale Genome Assembly of Paper Mulberry (*Broussonetia papyrifera*) Provides New Insights into Its Forage and Papermaking Usage. *Molecular Plant*, **12**, 661-677.
- [4] 蒋辉, 王华, 曹兵, 等. 构树营养价值分析及饲料技术研究进展[J]. 中国畜牧业, 2023(3): 46-47.
- [5] Xiao, X., Zhang, J., Wang, H., Han, X., Ma, J., Ma, Y., et al. (2020) Distribution and Health Risk Assessment of Potentially Toxic Elements in Soils around Coal Industrial Areas: A Global Meta-Analysis. *Science of the Total Environment*, **713**, Article ID: 135292. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135292>
- [6] 冉烈, 李会合. 土壤镉污染现状及危害研究进展[J]. 重庆文理学院学报(自然科学版), 2011, 30(4): 69-73.
- [7] Kim, J.H., Lee, J.Y., Seo, J.E., Jeong, J.Y., Jung, K.K., Yoon, H.J., et al. (2012) Lead, Cadmium and Mercury Levels in the 2010 Korean Diet. *Food Additives and Contaminants: Part B*, **5**, 260-264. <https://doi.org/10.1080/19393210.2012.703699>
- [8] Nishijo, M., Nogawa, K., Suwazono, Y., Kido, T., Sakurai, M. and Nakagawa, H. (2020) Lifetime Cadmium Exposure and Mortality for Renal Diseases in Residents of the Cadmium-Polluted Kakehashi River Basin in Japan. *Toxics*, **8**, Article No. 81. <https://doi.org/10.3390/toxics8040081>
- [9] 韦朝阳, 陈同斌. 重金属污染植物修复技术的研究与应用现状[J]. 地球科学进展, 2002(6): 833-839.
- [10] Ali, H., Khan, E. and Sajad, M.A. (2013) Phytoremediation of Heavy Metals—Concepts and Applications. *Chemosphere*, **91**, 869-881. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2013.01.075>
- [11] Grajek, H., Rydyński, D., Piotrowicz-Cieślak, A., Herman, A., Maciejczyk, M. and Wiecek, Z. (2020) Cadmium Ion-Chlorophyll Interaction—Examination of Spectral Properties and Structure of the Cadmium-Chlorophyll Complex and Their Relevance to Photosynthesis Inhibition. *Chemosphere*, **261**, Article ID: 127434. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.127434>
- [12] 张富运, 陈永华, 吴晓芙, 等. 8 种木本植物对矿渣中重金属的吸收与富集研究[J]. 环境科学与管理, 2014, 39(3): 168-170.
- [13] 张芳芳, 赵立伟, 王运良, 等. 7 种常用绿化树种在修复镉污染土壤中的应用初探[J]. 天津农业科学, 2019, 25(12): 33-36.
- [14] 刘国华. 南京幕府山构树种群生态学及矿区废弃地植被恢复技术研究[D]: [博士学位论文]. 南京: 南京林业大学, 2004.
- [15] 王新磊, 吕新芳. 氮代谢参与植物逆境抵抗的作用机理研究进展[J]. 广西植物, 2020, 40(4): 583-591.
- [16] 赵洪贤, 刘鹏, 史曼英, 等. 毛乌素沙地典型固沙植物黑沙蒿和赖草叶片氮分配对最大净光合速率的影响[J]. 植物生态学报, 2025, 49(3): 460-474.
- [17] Zhong, C., Jian, S., Huang, J., Jin, Q. and Cao, X. (2019) Trade-Off of Within-Leaf Nitrogen Allocation between

- Photosynthetic Nitrogen-Use Efficiency and Water Deficit Stress Acclimation in Rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Physiology and Biochemistry*, **135**, 41-50. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.11.021>
- [18] Takashima, T., Hikosaka, K. and Hirose, T. (2004) Photosynthesis or Persistence: Nitrogen Allocation in Leaves of Evergreen and Deciduous Quercus Species. *Plant, Cell & Environment*, **27**, 1047-1054. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01209.x>
- [19] 郑传坤, 刘晓真, 李卫国, 等. 丹江口水库隐头舟形藻的生长和光合荧光特性对不同氮素的响应[J]. 海洋湖沼通报(中英文), 2025, 47(1): 78-87.
- [20] 王丽燕, 赵可夫. 玉米幼苗对盐胁迫的生理响应[J]. 作物学报, 2005, 31(2): 264-266.
- [21] Li, X., Jiao, D.M., Liu, Y.L., *et al.* (2002) Chlorophyll Fluorescence and Membrane Lipid Peroxidation in the Flag Leaves of Different High Yield Rice Variety at Late Stage of Development under National Condition. *Acta Botanica Sinica*, **44**, 413-421.
- [22] 杨晓青, 张岁歧, 梁宗锁, 等. 水分胁迫对不同抗旱类型冬小麦幼苗叶绿素荧光参数的影响[J]. 西北植物学报, 2004, 24(5): 812-816.
- [23] 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(1): 51-55.
- [24] 史胜青, 袁玉欣, 杨敏生, 等. 水分胁迫对 4 种苗木叶绿素荧光的光化学淬灭和非光化学淬灭的影响[J]. 林业科学, 2004, 40(1): 168-173.
- [25] Buchanan, B.B. (1984) The Ferredoxin/Thioredoxin System: A Key Element in the Regulatory Function of Light in Photosynthesis. *BioScience*, **34**, 378-383. <https://doi.org/10.2307/1309730>
- [26] Anderson, J.M. (2005) Changing Concepts about the Distribution of Photosystems I and II between Grana-Appressed and Stroma-Exposed Thylakoid Membranes. In: Govindjee, Beatty, J.T., Gest, H. and Allen, J.F., Eds., *Discoveries in Photosynthesis*, Springer-Verlag, 729-736. https://doi.org/10.1007/1-4020-3324-9_65
- [27] Frosi, G., Barros, V.A., Oliveira, M.T., Santos, M., Ramos, D.G., Maia, L.C., *et al.* (2016) Symbiosis with AMF and Leaf Pi Supply Increases Water Deficit Tolerance of Woody Species from Seasonal Dry Tropical Forest. *Journal of Plant Physiology*, **207**, 84-93. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.11.002>
- [28] Lawlor, D.W. (2002) Carbon and Nitrogen Assimilation in Relation to Yield: Mechanisms Are the Key to Understanding Production Systems. *Journal of Experimental Botany*, **53**, 773-787. <https://doi.org/10.1093/jexbot/53.370.773>
- [29] Chow, F. (2012) Nitrate Assimilation: The Role of *in Vitro* Nitrate Reductase Assay as Nutritional Predictor. In: Najafpour, M.M., Ed., *Applied Photosynthesis*, InTech, 105-120. <https://doi.org/10.5772/26947>
- [30] Glevarec, G., Bouton, S., Jaspard, E., Riou, M., Cliquet, J., Suzuki, A., *et al.* (2004) Respective Roles of the Glutamine Synthetase/Glutamate Synthase Cycle and Glutamate Dehydrogenase in Ammonium and Amino Acid Metabolism during Germination and Post-Germinative Growth in the Model Legume Medicago Truncatula. *Planta*, **219**, 286-297. <https://doi.org/10.1007/s00425-004-1214-9>
- [31] Zhu, A., Liu, H., Wang, Y., Sun, H. and Han, G. (2021) Grazing Intensity Changed the Activities of Nitrogen Assimilation Related Enzymes in Desert Steppe Plants. *BMC Plant Biology*, **21**, Article No. 436. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-03205-0>