

等渗 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 NaCl 胁迫对黄瓜叶片叶绿体超微结构及光合特性的影响

童 辉 张振兴 李 斌 王军伟 郭世荣*

(南京农业大学园艺学院, 农业部南方蔬菜遗传改良重点开放实验室, 江苏南京 210095)

摘 要: 采用营养液栽培, 以盐敏感型的黄瓜品种津春 2 号为试材, 研究了等渗 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 NaCl 胁迫对黄瓜幼苗叶绿体超微结构、叶片叶绿素含量、光合特性和叶绿素荧光参数的影响。结果表明: 两种盐胁迫均降低了黄瓜叶片叶绿素含量, 且 NaCl 胁迫后下降的幅度大于 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫。 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫后, 叶绿体大部分与细胞壁脱离, 基粒片层数减少; 等渗的 NaCl 胁迫后, 叶绿体结构变形, 基粒片层膨胀、松散, 片层之间界限模糊, 嗜糖颗粒明显增多。 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫后净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、PS II 最大潜在光化学效率 (F_v/F_m)、PS II 实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 和光化学淬灭系数 (qP) 下降的幅度均小于 NaCl 胁迫。 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下植株的胞间 CO_2 浓度 (C_i) 呈下降趋势, 而 NaCl 胁迫下 C_i 呈上升趋势。综上所述, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫主要通过气孔限制引起 P_n 下降; 而 NaCl 胁迫严重破坏了叶绿体超微结构, 主要通过非气孔因素限制引起 P_n 下降。

关键词: 黄瓜; 盐胁迫; 光合作用; 叶绿素荧光; 叶绿体超微结构

中图分类号: S642.2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-6346 (2012) 18-0160-06

Effects of Iso-osmotic $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ and NaCl Stress on Chloroplast Ultra-structure and Photosynthesis in Cucumber leaves

TONG Hui, ZHANG Zhen-xing, LI Bin, WANG Jun-wei, GUO Shi-rong*

(College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Key Laboratory of Southern Vegetable Crop Genetic Improvement, Ministry of Agriculture, Nanjing 210095, Jiangsu, China)

Abstract: Taking nutrient solution as culture method, and salt sensitive cucumber (*Cucumis sativus* L.) cultivar 'Jinchun No. 2' as material, this experiment studies the effects of iso-osmotic $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ and NaCl stress on cucumber seedlings' chloroplast ultra-structure, chlorophyll content, photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters. The results indicated that the chlorophyll content was decreased by both salt stress, and the decreasing degree of NaCl stress was bigger than that of $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ stress. The ultra-structural analysis showed that under $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ stress, most of the chloroplasts were out of the cell wall and the numbers of grana thylakoid were decreased; whereas under NaCl stress the structure of chloroplast displayed deformation, and the grana lamellae became inflation, the hungry particles increased significantly. The net photosynthesis rate (P_n), stomatal conductance (G_s), PS II photochemical quantum yield (F_v/F_m), PS II actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}) and

收稿日期: 2012-06-10; 接受日期: 2012-07-30

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目 (2009CB119000), 国家自然科学基金项目 (31272209), 现代农业产业技术体系建设专项资金项目 (CARS-25-C-03), 江苏省农业三新工程资助项目 [SX (2011) 289]

作者简介: 童辉, 女, 硕士研究生, 专业方向: 设施蔬菜逆境生理, E-mail: 2009104066@njau.edu.cn

* 通讯作者 (Corresponding author): 郭世荣, 教授, 博士生导师, 专业方向: 设施园艺与无土栽培, E-mail: srguo@njau.edu.cn

photochemical quenching (qP) were all decreased by salt stress. However, the decreasing degree of $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ stress was less than that of NaCl stress. Intercellular CO_2 concentration (C_i) was decreased by $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ stress, while was increased by NaCl stress. Thus, we concluded that the stomatal limitation was a dominate factor causing Pn decrease under $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ stress and non-stomatal factor was a dominate factor causing Pn reduction under NaCl stress.

Key words: Cucumber; Salt stress; Photosynthesis; Chlorophyll fluorescence; Chloroplast ultra-structure

土壤盐渍化是目前农业生产中的严峻问题,随着设施园艺的快速发展,设施内土壤次生盐渍化程度不断加重,其中, NO_3^- 和 Ca^{2+} 分别是设施土壤中积累最多的阴离子和阳离子(童有为和陈淡飞,1991;薛继澄等,1995)。蒋廷惠等(2006)报道,盐渍化导致连作障碍的特征为土壤中 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 的过量积累。而 NaCl 则是内陆和滨海地区土壤中的主要盐分。在盐胁迫下,植物的光合作用会受到明显的影响。盐胁迫对光合作用的影响大致有3种途径:渗透胁迫、离子伤害和碳水化合物积累造成反馈抑制(李军等,2007)。不同的盐分种类对光合作用的影响机理和影响程度不同。黄瓜(*Cucumis sativus* L.)遭受盐害时生长受抑制与光合能力降低有关(杨立飞,2007)。本试验采用营养液培养的方法,以盐敏感的黄瓜品种津春2号为试材,研究了等渗条件下 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 NaCl 胁迫对黄瓜幼苗光合作用、叶绿素荧光参数和叶绿体超微结构的影响,从光合角度比较两种盐对黄瓜幼苗造成的伤害机理,为设施栽培的进一步发展提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试材及处理

试验于2011年9~11月在南京农业大学玻璃温室中进行。以盐敏感的黄瓜品种津春2号为材料,种子由天津科润黄瓜研究所提供。选取饱满、整齐一致的种子在55℃下温汤浸种、催芽。待种子发芽后播于装有石英砂的育苗盘中育苗,昼温22~28℃、夜温16~18℃,自然光照。子叶展开后浇1/2剂量的山崎黄瓜配方营养液。幼苗二叶一心时,挑选整齐一致的植株定植于装有1个剂量的日本山崎黄瓜配方营养液的水培槽中,调节营养液pH值为 6.5 ± 0.1 ,EC值为 $2.2 \sim 2.5 \text{ mS} \cdot \text{cm}^{-1}$,气泵间歇通气($40 \text{ min} \cdot \text{h}^{-1}$)。预培养至幼苗三叶一心时,将黄瓜幼苗分成3组,设置如下处理:(1)对照(CK),正常营养液栽培;(2)正常营养液+ $84 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ 栽培;(3)正常营养液+ $56 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ca}(\text{NO}_3)_2$ 栽培;处理盐浓度由前期预备试验筛选所得。为防止盐激, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 NaCl 分2次平均加入。渗透势均为 -49.2 MPa 。每处理3次重复,处理7d后进行各项指标的测定,测定第3叶位叶片(最主要的功能叶片)的光合参数及叶绿素荧光参数,同时取相同叶位的功能叶测定叶绿素含量。

1.2 测定方法

1.2.1 光合参数的测定 在处理的第7天9:00~11:30,用便携式光合测定系统(Li-6400, USA)进行光合参数的测定,叶室温度为 $(25 \pm 1)^\circ\text{C}$,光量子通量密度(PFD)为 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, CO_2 浓度为 $(380 \pm 10) \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,相对湿度(RH)为60%~70%。净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)由光合测定系统直接读出。

1.2.2 叶绿素荧光参数的测定 叶绿素荧光参数采用PAM-2100调制荧光仪测定。叶片经30 min充分暗适应后,把测量光纤末端安装到叶夹上,打开叶夹遮光片后运行自动测定程序Run3。由最大荧光(F_m)、初始荧光(F_0)、稳态荧光产量(F_s)、光适应条件下最大荧光(F_m')、光适应条件

下最小荧光 (F_0') 计算 PS II 最大潜在光化学效率 (F_v/F_m)、PS II 实际光化学效率 (Φ_{PSII}) (Yield)、光化学淬灭系数 (qP)、非光化学淬灭系数 (qN)。

$$\Phi_{PSII} = (F_m' - F_s) / F_m'$$

$$F_v/F_m = (F_m - F_0) / F_m;$$

$$qP = (F_m' - F_s) / (F_m' - F_0')$$

$$qN = 1 - (F_m' - F_0') / (F_m - F_0)$$

1.2.3 叶绿素含量的测定 参照沈其伟 (1988) 的方法提取叶绿素。叶片剪碎, 取 0.05 g 放入 10 mL 混合提取液 (乙醇: 丙酮: 水为 4.5: 4.5: 1) 中, 于黑暗条件下浸提 24 h, 以提取液为对照调零, 取浸提液在分光光度计上分别测定 OD_{663} 、 OD_{645} 值, 按以下公式计算叶绿素含量及 Chla/Chlb。

$$\text{叶绿素 a} = (12.7 \times OD_{663} - 2.69 \times OD_{645}) \times V / (1000 \times W);$$

$$\text{叶绿素 b} = (22.9 \times OD_{645} - 4.68 \times OD_{663}) \times V / (1000 \times W);$$

$$\text{叶绿素总量} = (20.21 \times OD_{645} + 8.02 \times OD_{663}) \times V / (1000 \times W);$$

其中, V 为提取液的体积; W 为所取样品的鲜质量。

1.2.4 叶片透射电镜样品的取样与制备 取功能叶 (与光合测定的叶位相同) 用刀片沿叶片中部主脉两侧切取 1~2 mm 小块, 立即浸入 2.5% 戊二醛溶液 (pH 7.4) 中, 真空抽气使之完全下沉, 4 °C 下固定 24 h, 1% 锇酸固定 4 h, 0.1 mol · L⁻¹ 磷酸缓冲液清洗 3 次, 经不同浓度梯度的乙醇脱水, 环氧树脂浸透和包埋, 然后切片, 厚度 8 nm, 经醋酸双氧铀-柠檬酸铅双重染色后, 利用日立 H-7650 型透射电子显微镜观察超微结构并拍照。

1.3 数据分析

采用 Excel 2003 软件制作图表, SAS 软件进行数据单因素方差分析, 数据显著性差异运用 Duncan's 新复极差法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 等渗 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 NaCl 胁迫对黄瓜幼苗叶片叶绿素含量的影响

从表 1 可以看出, 在 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 NaCl 胁迫下, 叶绿素 a、叶绿素 b 和叶绿素总含量均显著降低, 并且 NaCl 胁迫下降的幅度较 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫大; NaCl 胁迫下, Chla/Chlb 值显著上升, 表明叶绿素 b 含量的下降程度大于叶绿素 a; 而 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下, Chla/Chlb 值较对照略有下降, 但差异不显著。

表 1 等渗 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 NaCl 胁迫对黄瓜幼苗叶片叶绿素含量的影响

处理	叶绿素 a/mg · g ⁻¹ (FW)	叶绿素 b/mg · g ⁻¹ (FW)	叶绿素总含量/mg · g ⁻¹ (FW)	叶绿素 a/叶绿素 b
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	2.94 ± 0.27 b	1.01 ± 0.10 b	3.94 ± 0.36 b	2.92 ± 0.06 b
NaCl	2.54 ± 0.07 c	0.83 ± 0.02 c	3.38 ± 0.09 c	3.06 ± 0.04 a
CK	3.86 ± 0.19 a	1.31 ± 0.08 a	5.17 ± 0.27 a	2.95 ± 0.03 b

注: 表中同列数据后不同小写字母表示差异显著 ($\alpha = 0.05$)。

2.2 等渗 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 NaCl 胁迫对黄瓜幼苗叶片叶绿体超微结构的影响

如图 1 所示, 对照条件下, 叶绿体呈凸透镜形状, 具双层被膜, 叶绿体内类囊体平行排列, 方向一致, 类囊体腔小而扁平, 基粒片层和基质片层结构完整、层次清晰、排列整齐、致密。 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫后, 叶绿体大部分与细胞壁脱离, 且基粒的片层数减少; NaCl 胁迫后, 黄瓜叶片叶绿体超微结构发生明显变化, 类囊体排列紊乱、基粒片层膨胀、片层之间界限模糊, 嗜银颗粒增多。

2.3 等渗 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 NaCl 胁迫对黄瓜幼苗叶片光合作用的影响

从图 2-A、B 可以看出, 两种盐胁迫均导致黄瓜叶片的净光合速率和气孔导度急剧下降, $56 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 $84 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$ 胁迫后, 其净光合速率较对照分别下降了 22.60% 和 33.44%, 而气孔导度较对照分别下降了 59.66% 和 75.81%。两种盐胁迫对黄瓜叶片胞间 CO_2 浓度产生了不同的影响, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫显著降低了黄瓜叶片的胞间 CO_2 浓度, 而 NaCl 胁迫显著提高了黄瓜叶片的胞间 CO_2 浓度 (图 2-C)。表明两种盐胁迫造成净光合速率下降的原因可能不同, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫使净光合速率下降可能是由气孔限制引起的, 而 NaCl 胁迫使净光合速率下降可能是由非气孔限制所致。等渗的 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 NaCl 胁迫下, 黄瓜叶片蒸腾速率变化趋势 (图 2-D) 与气孔导度相似, 蒸腾速率分别比对照降低了 32.77% 和 62.30%, 蒸腾速率下降程度均小于各自气孔导度的下降程度。

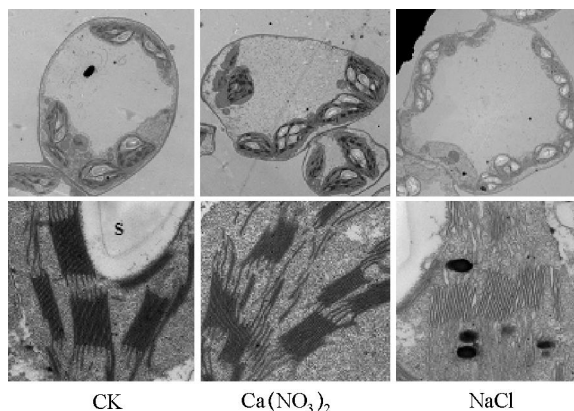


图 1 等渗 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 NaCl 胁迫对黄瓜叶片叶绿体超微结构的影响

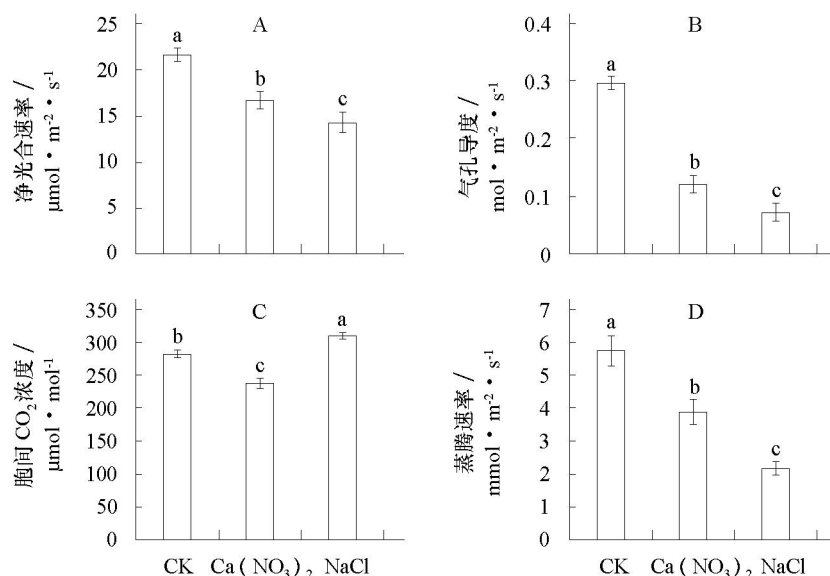


图 2 等渗 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 NaCl 胁迫对黄瓜幼苗叶片光合作用的影响

图柱上不同小写字母表示差异显著 ($\alpha=0.05$), 下图同。

2.4 等渗 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 NaCl 胁迫对黄瓜幼苗叶片叶绿素荧光参数的影响

F_v/F_m 代表 PS II 最大潜在光化学效率, 比值的大小可以衡量叶片光合产物的形成和积累。从图 3-A 可以看出, $56 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫后, 黄瓜叶片的 F_v/F_m 较对照略有下降, 但差异不显著, 而 $84 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$ 胁迫后叶片的 F_v/F_m 呈显著下降趋势, 表明 NaCl 胁迫显著抑制了黄瓜叶片的光能转换效率。

图 3-B、C 所示, Φ_{PSII} 、 qP 在两种盐胁迫下均显著降低, 并且在 NaCl 胁迫下下降的幅度较 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫大。同时, 盐胁迫还使 qN 显著升高, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 NaCl 胁迫下 qN 分别比对照升高了 25.87% 和 37.13% (图 3-D)。

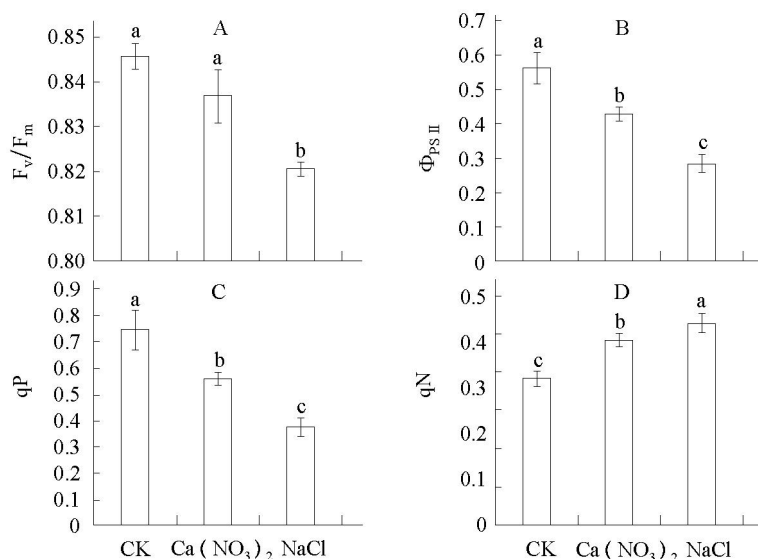


图3 等渗 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 NaCl 胁迫对黄瓜幼苗叶片叶绿素荧光参数的影响

3 结论与讨论

光合色素含量是反映光合强度的重要生理指标。研究表明,当植物受到盐胁迫时,各种生理过程都会受到影响,直接或间接地影响到叶绿素的含量。植物在盐胁迫下叶绿素含量下降,可能是由于叶绿素酶活性增强促使叶绿素分解,或由于叶细胞中叶绿素与叶绿体蛋白间结合变得松弛,使更多的叶绿素遭到破坏(Rao & Rao, 1981)。因此,叶绿素含量下降可以看成是植株受害后的重要生理反应,从其下降幅度可以比较其受害程度。本试验结果表明,两种盐处理均使叶绿素含量比对照有所下降,且 NaCl 处理下降的幅度较大。这与史庆华等(2004)在番茄上的试验结果一致。而李青云等(2006)报道钙盐胁迫的草莓叶片叶绿素含量下降幅度要大于钠盐胁迫。这可能与试验中所用的植物材料不同有关。

一般认为导致光合速率降低的因子包括气孔限制和非气孔限制,综合分析净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)的变化才能评判气孔限制和非气孔限制(许大全, 2002)。Farquhar 和 Sharkey (1982)认为,逆境条件下,当植物叶片的 G_s 与 C_i 同时下降时, P_n 下降主要是由气孔限制引起的,如果 P_n 的降低伴随着 C_i 升高,光合作用的主要限制因素则是非气孔因素。本试验中, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫后, P_n 、 G_s 和 C_i 同时下降,而 NaCl 胁迫后, P_n 、 G_s 显著下降, C_i 显著增加,说明硝酸钙胁迫导致 P_n 的下降源于气孔限制; NaCl 胁迫导致 P_n 的下降源于非气孔限制,这与王丽萍等(2012)在嫁接黄瓜上的研究结果一致。

叶绿素荧光参数中 F_v/F_m 的下降表明盐胁迫使 PS II 反应中心受到了损伤,植株受到了光抑制(卢从明等, 1993)。本试验中, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下的 F_v/F_m 值略有下降但与对照无显著差异,表明本试验条件下 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫未造成 PS II 反应中心损伤,从叶绿体超微结构图中也可以看出, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下基粒片层数目减少,但片层垛叠整齐,排列紧密,未见有解体现象出现。而等渗 NaCl 胁迫后叶片的 F_v/F_m 显著下降,且 NaCl 胁迫下叶绿体结构变化剧烈,叶绿体超微结构松散、变形,基粒片层膨胀、片层之间界限模糊,嗜饿颗粒增多,表明光反应中心受到严重破坏。这可能是因为 NaCl 胁迫后,高浓度的 Na^+ 和 Cl^- 在叶绿体中积累,对光合酶系统产生了毒害,使捕光色素蛋白复合体和反应中心蛋白复合体受到损伤,导致转能效率降低(Seemann & Sharkey, 1986)。

$\Phi_{\text{PS II}}$ 反映了 PS II 反应中心部分关闭情况下的实际 PS II 光能捕获的效率, 与碳同化反应的强度密切相关。 $\Phi_{\text{PS II}}$ 的降低阻止了植株同化力 (NADPH、ATP) 的形成, 从而影响了植物对碳的固定和同化 (朱进和别之龙, 2007)。光化学淬灭系数 qP 是对原初电子受体质体醌 QA 氧化态的一种量度, 代表 PS II 反应中心开放部分的比例, 可以反映光合电子链的电子传递速率, qP 越大, 还原态 QA 重新氧化形成 QA 的量越大, 即 PS II 的电子传递活性越大 (Huner et al., 1993)。两种盐处理均导致黄瓜叶片 $\Phi_{\text{PS II}}$ 和 qP 的大幅度下降, 表明电子由 PS II 的氧化侧向 PS II 反应中心的传递受到了抑制, 且 NaCl 胁迫对其抑制程度较 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫大。而非光化学淬灭系数 qN 则反映了 PS II 天线色素吸收的光能中不能用于光化学电子传递而以热的形式耗散的那部分光能, 较高的 qN 有助于耗散过剩的激发能, 对光合机构起一定的保护作用 (Havaux et al., 1991)。本试验中, 两种盐胁迫下 qN 上升, 说明用于进行光合作用的电子减少, 以热或其他形式耗散的光能增加, 这与 $\Phi_{\text{PS II}}$ 的下降是吻合的。

综上所述, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫主要通过渗透胁迫使黄瓜叶片发生生理干旱, 通过气孔限制引起光合速率的下降; 而 NaCl 胁迫破坏了叶绿体超微结构, 使 PS II 反应中心受损, 主要通过非气孔因素降低光合速率。

参考文献

- 蒋廷惠, 占新华, 薛继澄. 2006. 植物对土壤高量硝酸钙积累的反应与温室生理障碍机理浅析. 土壤通报, 37 (3): 37-42.
- 李军, 高新昊, 郭世荣, 张润花, 王旭. 2007. 外源亚精胺对盐胁迫下黄瓜幼苗光合作用的影响. 生态学杂志, 26 (10): 1595-1599.
- 李青云, 葛会波, 胡淑明, 王惠英. 2006. 钠盐和钙盐胁迫对草莓光合作用的影响. 西北植物学报, 26 (8): 1713-1717.
- 卢从明, 张其德, 匡廷云. 1993. 水分胁迫对小麦叶绿素 a 荧光诱导动力学的影响. 生物物理学报, 9 (3): 453-457.
- 沈其伟. 1988. 测定叶绿素含量的混合液提取法. 植物生理学通讯, (3): 62-64.
- 史庆华, 朱祝军, Al-aghabary K, 钱琼秋. 2004. 等渗 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 NaCl 胁迫对番茄光合作用的影响. 植物营养与肥料学报, 10 (2): 188-191.
- 童有为, 陈淡飞. 1991. 温室土壤次生盐渍化的形成和治理途径研究. 园艺学报, 18 (2): 159-162.
- 王丽萍, 郭世荣, 孙锦, 田婧, 阳燕娟, 何立中. 2012. $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 NaCl 胁迫下耐盐砧木嫁接黄瓜光合特性及碳同化关键酶基因表达分析. 南京农业大学学报, 35 (3): 31-36.
- 许大全. 2002. 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社: 167-184.
- 薛继澄, 李家金, 毕德义, 马爱军, 程平娥. 1995. 保护地栽培土壤硝酸盐积累对辣椒生长和锰含量的影响. 南京农业大学学报, 18 (1): 53-57.
- 杨立飞. 2007. 利用耐盐砧木培育的嫁接黄瓜耐盐生理生化特性研究 [博士论文]. 南京: 南京农业大学.
- 朱进, 别之龙. 2007. 盐胁迫对 3 种黄瓜砧木幼苗光合特性的影响. 园艺学报, 34 (6): 1418-1424.
- Farquhar G D, Sharkey T D. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology, 33: 317-345.
- Havaux M, Strasser R J, Greppin H. 1991. A theoretical and experimental analysis of the qP and qN coefficients of chlorophyll fluorescence quenching and their relation to photochemical and non photochemical event. Photosynthesis Research, 27: 41-45.
- Huner N P A, Öquist G, Hurry V M, Krol M, Falk S, Griffith M. 1993. Photosynthesis, photo inhibition and low temperature acclimation in cold tolerant plants. Photosynthesis Research, 37: 19-39.
- Rao G G, Rao G R. 1981. Pigment composition & chlorophyllase activity in pigment pea (*Cajanus indicus* Spreng) & gingelly (*Seamun indicum* L.) under NaCl salinity. Indian J Exp Biol, 19: 768-770.
- Seemann J R, Sharkey T D. 1986. Salinity and nitrogen effects on photosynthesis, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase and metabolite pool sizes in *Phaseolus vulgaris* L. Plant Physiol, 82: 555-560.