

盐度对滨海修复种海马齿生长及荧光参数的影响

刘炜¹, 常佳楠¹, 张建琳¹, 刘金林¹, 秦玉涛², 钟逸云¹, 郜晓峰¹, 邢浩¹,
夏利花², 孙彬¹, 何培民^{1*}

(1. 上海海洋大学海洋生态与环境学院, 上海 201306; 2. 国家海洋局东海环境监测中心, 上海 200137)

摘要: 为探究海马齿(*Sesuvium portulacastrum*)生长的适宜盐度和适宜区域, 利用恒温培养箱, 模拟人工生态浮床进行水培, 对其在不同盐度培养液中的生长情况和荧光参数进行测定。结果表明, 海马齿在 0~15‰盐度下生长状况良好, 且 10‰盐度的海水对其生长具有促进作用, 相对生长率和荧光参数在盐度 5‰和 20‰以上均会受到抑制; 盐胁迫会导致海马齿的光能利用率下降, 调节性能量耗散上升, 电子传递效率下降, 从而影响植物光合作用; 当盐度达到 30‰造成植物死亡。在温度适宜条件下, 海马齿具有良好的生态修复潜力和海水蔬菜开发前景, 0~15‰盐度水域可以成为其修复工程的应用区域, 10‰盐度能够促进海马齿生长, 有利于海水蔬菜的培育。

关键词: 海马齿; 叶绿素荧光动力学; 盐胁迫; 生态修复; 海水蔬菜

doi: 10.11926/jtsb.4297

Effect of Salinity on Growth and Fluorescence Parameters of Coastal Restoration Species *Sesuvium portulacastrum*

LIU Wei¹, CHANG Jia-nan¹, ZHANG Jian-lin¹, LIU Jin-lin¹, QIN Yu-tao², ZHONG Yi-yun¹,
GAO Xiao-feng¹, XING Hao¹, XIA Li-hua², SUN Bin¹, HE Pei-min^{1*}

(1. College of Marine Ecology and Environment, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2. East China Sea Environmental Monitoring Center, State Oceanic Administration, Shanghai 200137, China)

Abstract: To explore the appropriate salinity and appropriate region of *Sesuvium portulacastrum* growth, the growth and chlorophyll fluorescence parameters were measured simulated artificial ecological floating bed for hydroponics in constant temperature incubator. The results showed that the growth of *S. portulacastrum* was well at 0–15‰ salinity conditions, and seawater with 10‰ salinity promoted its growth. The relative growth rate and fluorescence parameters were inhibited when the salinity was 5‰ and above 20‰. The light energy utilization and electron transfer efficiency of *S. portulacastrum* decreased under salt stress, and regulatory energy dissipation increased, thus affecting photosynthesis. When salinity reached 30‰, *S. portulacastrum* death finally. Therefore, *S. portulacastrum* had a good potential for ecological restoration and marine vegetables development at the appropriate temperature, the salinity of 0–15‰ water area could be the restoration application area, while 10‰ salinity could promote its growth and cultivation of marine vegetables.

Key words: *Sesuvium portulacastrum*; Chlorophyll fluorescence kinetics; Salt stress; Ecological restoration; Marine vegetable

收稿日期: 2020-08-20 接受日期: 2020-10-12

基金项目: 国家重点研发计划项目(2016YFC1402103); 上海市海洋局科研项目(沪海科 2015-2)资助

This work was supported by the National Key Research and Development Program (Grant No. 2016YFC1402103); and the Project for Scientific Research of Shanghai Oceanic Administration (Grant No. 2015-2).

作者简介: 刘炜(1995~), 男, 硕士研究生, 主要研究水域生态修复与植物生理学。E-mail: m18855998610@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: pmhe@shou.edu.cn

海马齿属(*Sesuvium*)是分布于我国福建、海南、广东、台湾中南部及澎湖列岛海岸的草本植物^[1],与红树林伴生,具有广盐性^[2],对于构成红树林生态系统具有重要意义,隶属于番杏科(*Aizoonaceae*),是生长在海边沙地和河流入海口滩涂地带的多肉植物,因其根系发达,繁殖能力快,具备较强的氮、磷吸收能力,并能吸附悬浮颗粒物以提升透明度,常被用于生态修复,特别是近岸污染水体的治理^[3],与生态浮床结合更是具有景观效果的海域生态修复创新举措。海马齿生态浮床既能够对营养盐、重金属离子、悬浮颗粒物进行去除,应用于河口地区、近岸海域等广泛区域,还具备较高的生态安全和景观构建价值^[4-5]。除水域外,海马齿还应用于盐渍化土壤和废弃矿区的生态修复,但高盐环境会对植物造成伤害甚至造成植物死亡,研究不同盐度下的海马齿相对生长率和荧光参数变化,揭示盐度对植物生长及光合作用的光反应影响,能够确定海马齿生态修复的应用区域,优化利用海马齿进行生态修复,提升水域生态环境修复工程效率^[6]。

海马齿属植物有 8 种,我国仅 1 种,即 *S. portulacastrum*,对海马齿的研究,多集中在其耐盐机制和重金属离子去除能力方面^[7]。我国早期研究主要以 NaCl 单盐对海马齿进行浇灌,探究细胞膜上的离子通道;但海水主要为复盐形式,杨成龙等^[8]利用海水浇灌,研究其生理特性,采用的是土培方式;李卫林等^[6]则采用水培方式探究盐度对海马齿生长的影响。李卫林并没有控制温度条件,采用的是室温,已有研究表明温度对植物生长具有重要影响,适宜的温度会促进植物的生长,过冷或过热则会抑制植物生长。因此本实验在恒温状态下用海水培养,探讨海马齿对不同盐度生境的适应性,揭示不同盐度条件下海马齿的生长状况和光合作用中的光反应变化,为海马齿生态浮床技术的生态修复应用和海水蔬菜的开发与栽培提供理论支撑。

1 材料和方法

1.1 材料和试验设计

海马齿培养液采用等量固态霍格兰营养盐,溶于由盐卤和纯水配制而成的梯度溶液中,分别配制 0、5‰、10‰、15‰、20‰、25‰和 30‰共 7 个盐度梯度的霍格兰营养液,营养盐引起的盐度变化小于 0.5‰。依据李卫林等^[6]的研究,0 为淡水(对照),

0~10‰为低盐度,10‰~20‰为中盐度,25‰~30‰为高盐度。

取生长旺盛、长势均匀的海马齿(*Sesuvium portulacastrum*),从上向下数 4 个茎节,移除下方 2 个茎节叶片,自来水清洗 3 次,再用去离子水清洗 3 次,然后用全霍格兰营养液培养海马齿 3 d,至生根后,自来水清洗 3 次,用饱和 $\text{Ca}(\text{ClO})_2$ 溶液消毒 5 min,再用去离子水清洗 3 次,定植在载体上(聚乙烯泡沫板)。在塑料盆内加入不同盐度霍格兰营养液 3 L,每个载体上定植 5 株海马齿,使载体漂浮在盆中,模拟生态浮床。

根据预试验结果设置海马齿的最适温度和最适光照,每组设置 5 个重复,将栽有海马齿的 7 个盆放置在恒温光照培养箱,控制光照强度为 $300 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,昼夜光暗 12 h/12 h,箱内气温为 $(25 \pm 1)^\circ\text{C}$,每 3 d 测 1 次盐度,以纯水补充蒸发量以维持盐度,每周换 1 次营养液,培养 35 d 后,取相同位置叶片待测。

1.2 方法

试验前测定植株的高度(H_1)、鲜质量(W_1),试验结束后再次测定植株的高度(H_2)、主根数(S)、鲜质量(W_2),量取根长(L),从相对生长率(RGR)和增长株高(H)判断植物的生长状态,主根数和根长判断植物根系活力和发育状况。 $\text{RGR} = (W_2 - W_1)/W_1$; $H = H_2 - H_1$ 。

1.3 叶绿素含量的测定

叶绿素含量的测定参考 Jeffrey 等^[9]与叶济宇^[10]的方法,取 0.1 g 叶片研磨后,用 10 mL 80%丙酮浸泡萃取,在低温避光的条件下放置 24 h,差速离心后取上清液,用分光光度计在波长 663、664、645 和 647 nm 处测定吸光值,按下式计算叶绿素(Chl)含量(mg/g), $\text{Chl a} = (11.93\text{OD}_{664} - 1.93\text{OD}_{647})V/(W \times 1000)$; $\text{Chl b} = (20.36\text{OD}_{647} - 5.50\text{OD}_{664})V/(W \times 1000)$; $\text{Chl a} + \text{b} = (20.2\text{OD}_{645} + 8.02\text{OD}_{663})V/(W \times 1000)$;式中, V 为提取液体积(mL), W 为叶片质量(g)。

1.4 叶绿素荧光参数的测定

本文采用光谱段来判断植物光合作用是否遭受胁迫^[10]。当植物遭受逆境胁迫时,光反应 II 系统的功能受到影响,PS II 原初光能转换效率受到抑制,导致光能过剩,需要散热机制保护光合系统^[11],

所以叶绿素荧光参数是常用来评估植物光合系统功能和受逆境胁迫效应的重要方法^[12]。

叶绿素荧光参数测定使用德国 Dual-PAM-100 仪进行。在恒温培养箱昼夜交替时取叶片,经 20 min 暗处理后,将叶片放入测量皿中,测定叶绿素荧光参数,包括最大光能转化效率(F_v/F_m)、初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、实际光化学量子产量[Y(II)]、非调节性能量耗散的量子产量[Y(NO)]、非光化学淬灭系数(NPQ)、最大电子传递效率(ETR_{max})、光化学淬灭系数(qP)。

1.5 数据处理

采用 Excel 2013 软件对数据进行预处理,采用 SPSS 19.0 进行单因素方差分析和相关性分析,显著性水平为 $P<0.05$ 。采用 Duncan 法进行多重比较,采用 Graphad Prism 7 绘图。

2 结果和分析

2.1 相对生长率和生长指标

试验进行 35 d 后结束,与对照相比,盐度 25‰ 和 30‰ 处理,短期内海马齿出现明显的“泌盐”现象,叶片出现白色颗粒盐。在长期盐度 30‰ 水培后,海马齿完全丧失调节能力,茎开始发黑萎蔫,内部出现中空,并保存大量液体以维持渗透势,但根系长期处于高渗透压状态,难以完成无机盐离子运输,最终植株萎蔫死亡。盐度 30‰ 处理的仅有 2 株能生根,但极短,其他植株根系未发生或脱落。

由图 1 可见,盐度 10‰ 处理的植株相对生长率最高,叶片数增加,株高增长,干物质积累量较高,

说明适度盐度会促进干物质积累和生长速率。株高增长最快的是淡水培养(对照),茎节距离伸长快,但根系发育极显著低于盐度 5‰~15‰ 培养($P<0.01$),鲜质量增加量低于盐度 5‰~15‰ 海水培养条件,说明适宜盐度会促进根系发育,因此,中低盐度处理使根系发达,其相对生长率也较对照更高。

盐度 20‰ 处理的根长较对照更高,但相对生长率较低,株高增长量显著下降($P<0.05$),推断植株遭受盐胁迫,植株通过更发达的根系维持生长以抵御胁迫。

2.2 叶绿素含量

对照叶片的 Chl a+b、Chl a 和 Chl b 含量均为最高。随盐度增加,叶片的 Chl a+b、Chl a 和 Chl b 含量都呈现先下降后上升再下降的变化趋势,说明中盐度(15‰~20‰)可促进海马齿叶片 Chl a 和 Chl b 的合成,有利于光合作用(图 2)。Chl a 和 Chl b 含量在不同盐度间没有显著差异,且 Chl a/b 也没有显著差异,说明盐度变化并没有改变植株叶绿素的组成。盐度 20‰ 处理与对照的 Chl a+b 含量差异显著($P<0.05$),说明此时植株开始受到盐胁迫,总叶绿素含量下降,高盐影响了光合色素的含量,对光合作用产生影响。

2.3 叶绿素荧光参数

通过 Dual-PAM-100 仪的慢速光合曲线拟合,得出叶绿素荧光参数,其中最大电子传递效率(ETR_{max})通过快速光合曲线拟合获得(图 3)。

最大光能转化效率(F_v/F_m)反映植物 PS II 光合中心内禀光能转换效率^[13],是评价植物逆境胁迫的重

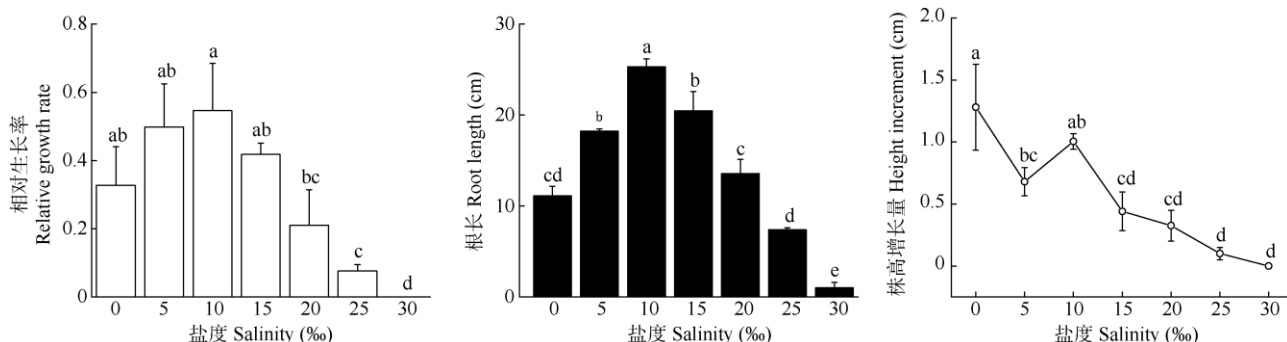


图 1 不同盐度处理的海马齿相对生长率、根长和株高增长量。柱上不同字母表示差异显著($P<0.05$)。下同。

Fig. 1 Relative growth rate, root length and height increment of *Sesuvium portulacastrum* under different salinity. Different letters upon column indicate significant difference at 0.05 level. The same is following Figures.

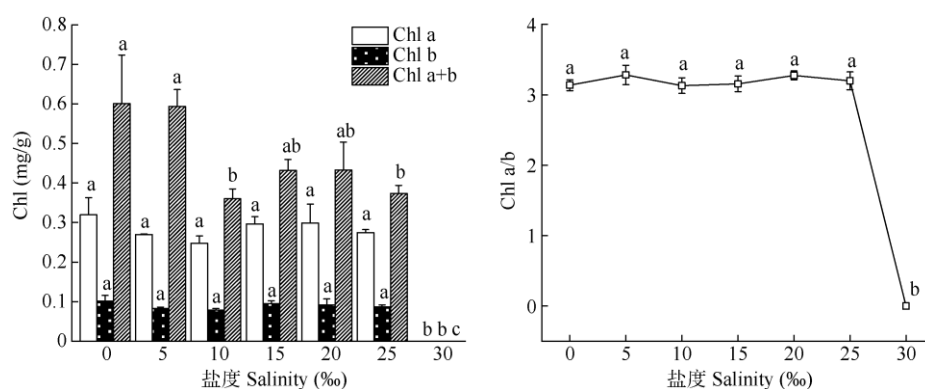


图 2 不同盐度下马海齿叶片的 Chl 含量和 Chl a/b 的变化

Fig. 2 Changes in chlorophyll contents and Chl a/b in leaves of *Sesuvium portulacastrum* under different salinity

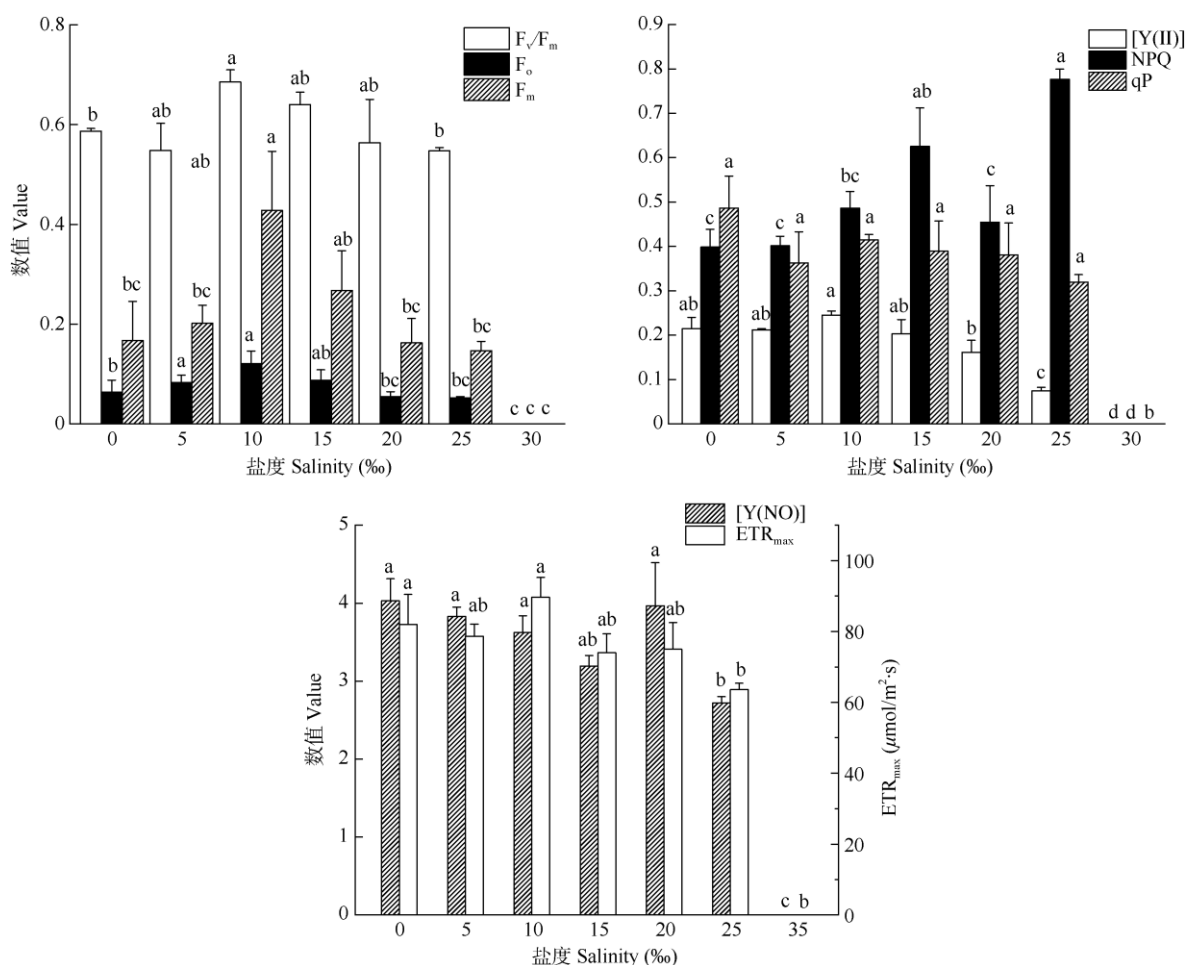


图 3 不同盐度下马海齿叶片的叶绿素含量荧光参数变化。F_v/F_m: 最大光能转化效率; F₀: 初始荧光; F_m: 最大荧光; [Y(II)]: 实际光化学量子产量; [Y(NO)]: 非调节性能量耗散的量子产量; NPQ: 非光化学淬灭系数; ETR_{max}: 最大电子传递效率; qP: 光化学淬灭系数。

Fig. 3 Changes in chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Sesuvium portulacastrum* under different salinity. F_v/F_m: Maximum photochemical efficiency; F₀: Minimal fluorescence; F_m: Maximal fluorescence; [Y(II)]: Actual photochemical quantum yield; [Y(NO)]: Non-regulatory energy dissipation; NPQ: Non-photochemical quenching coefficient; ETR_{max}: Maximum electron transfer efficiency; qP: Photochemical quenching coefficient.

要指标。盐度 25‰处理的光能转换效率最低，盐度 10‰处理的最高，说明适宜的盐度有利于提高海

齿的 PS II 光合反应转换效率。盐度 25‰处理的光能转换效率与对照的差异不显著，可能是盐度 25‰

使植株遭受盐胁迫, 植株的自身补偿效应达到最大限度, 随盐度的进一步增加最终死亡。

盐度 10‰处理的初始荧光(F_0)和最大荧光(F_m)均最大, 而盐度 25‰处理的最小, F_0 在中低盐度(5‰~20‰)时表现良好, 在淡水和高盐时显著降低($P<0.05$); F_m 在中盐度(10‰~15‰)处理时表现良好, 低盐度、高盐度和淡水处理的均出现抑制。

实际光量子产量[Y(II)]在淡水和盐度为 5‰~15‰时未受到抑制, 且较高, 但随盐度增加, 在盐度 20‰和盐度 25‰处理时显著下降, 并且在盐度 30‰时植株出现萎蔫死亡。非调节性能量耗散的量子产量[Y(NO)]是衡量植物非调节性能量耗散的量子产量, 其值越小, 说明植物对光能的利用越强。水培条件下盐度 15‰处理的[Y(NO)]较低, 但与低盐度处理间没有显著差异($P>0.05$); 盐度 20‰处理的最高, 且光能利用率较低, 说明产生的过剩光能可能对自身造成伤害; 盐度 25‰处理的显著低于其他处理的($P<0.05$), 说明此时的光能利用率最强, 揭示了植物可能存在对抗盐胁迫的其他机制, 使[Y(NO)]维持在稳定水平。

植物在接受光能后, 叶绿素会进行激发态与稳定态切换, 从而散发出三类能量, 分别用于转化为化学能(用于干物质的积累)、热能(以热传递的方式消耗)和叶绿素荧光(叶绿素吸收蓝光转为激发态, 能量跃迁时产生的光子)。光化学淬灭系数(qP)是衡量光能转化为化学能的系数, 非光化学淬灭系数(NPQ)是衡量光能转化为热消耗的系数。从图 3 可见, qP 在各盐度处理间没有显著差异, 但随盐度上升不断下降, 说明植物化学能转化能力在不断下降; NPQ 则反映出海马齿在盐度 25‰时的热耗散最大, 与[Y(NO)]变化相似。

最大电子传递效率(ETR_{max})反映植物在光合作用中的电子传递效率。盐度 10‰处理的 ETR_{max} 和对照间无显著差异, 但与盐度 25‰处理的有显著差异($P<0.05$), 揭示了电子传递效率受到高盐胁迫的影响; 盐度 5‰~25‰处理间的 ETR_{max} 无显著差异, 说明合适的盐度能促进最大电子传递效率的提高。

3 结论和讨论

有研究表明海马齿能够忍耐 30‰以上的盐度^[6], 但存活率较低; 也有研究表明, 30 g/L 的 NaCl 盐胁迫已经超出海马齿根系正产生生理活动的阈值。本

试验条件下, 30‰盐度约为 27.6 g/L 的 NaCl 溶液, 由于恒温培养箱内水的蒸发量较大, 造成盐度 30‰培养液在短期内盐度上升, 约 35‰, 达到了海马齿正常生理活动的阈值, 植物的抗盐胁迫系统完全紊乱崩溃, “泌盐”机制也难以维持植物生存, 所以盐度 30‰处理的海马齿植株全部萎蔫死亡; 由于海马齿分布广泛, 也可能是因为种质不同, 抗盐胁迫的极限略有差异, 出现盐度 30‰组全部死亡的结果。

海马齿作为盐生植物, 在盐度 10‰时的各生长指标均为最高, 仅株高生长量较淡水培养的低, 说明适当的盐度能够促进海马齿的生长和发育, 特别是根系的发育, 反映了海马齿具有作为近海、河口水体生态修复种的潜力。海马齿在 5‰和大于 20‰盐度中的生长会受到抑制, 在盐度 5‰的相对生长量比盐度 10‰的低, 可能是因为复盐中的大量 Cl^- 对生长产生了抑制作用。有研究表明, 在一定 Na^+ 浓度范围内, Cl^- 具有促进盐生植物生长的作用, 但在无或低 Na^+ 时, 则会产生抑制作用^[12]。低盐度时因为较低的 Na^+ 浓度, Cl^- 产生了抑制作用, 当盐度约为 10‰时则产生促进作用, 然而当盐度持续升高, Na^+ 浓度增加, 则导致植物对 K^+ 、 Mg^{2+} 、 Ca^{2+} 吸收下降, Na^+ 、 Cl^- 积累产生毒害作用^[14], 水体渗透势增加, 植株吸水困难, 打破了能量平衡, 最终造成植物体的死亡^[15]。植物体在遭受盐胁迫时, 首先是根系遭到胁迫, 根系活力下降, 根系粗壮, 分根较少, 抗氧化活性提升^[16]; 进而吸水能力下降, 气孔关闭, 光合作用下降^[17], 最终导致有机物质积累减少, 在表现上显示为对根长、株高、鲜重的抑制。

高盐海水培养会对植物产生复盐胁迫。复盐胁迫对植物的伤害分为原初盐害和次生盐害, 次生盐害主要是离子胁迫, 会引起光合作用降低^[18-19]。本试验结果表明, 复盐胁迫下, 叶片的叶绿体被破坏, 叶绿素含量下降, 但叶绿素的组成并没有发生变化。这可能是叶绿素含量下降并不显著, 某种调节机制缓解了离子毒害并诱导合成了特异性蛋白, 进而促进了叶绿素的合成^[20], 这也反映出海马齿根系在高盐逆境下仍能够有效吸收 Mg^{2+} 等与光合作用相关的离子, 维持光合色素的含量^[21], 但由于气孔关闭和呼吸作用加剧, 植物生长仍受到显著抑制。依据叶绿素荧光参数的各项指标发现, 适度复盐处理, 植物的 PS II 光合系统效率会增加。盐度达 20‰时, 海马齿的光能转化虽无显著变化, 但实际光量

子产量略有下降,非调节性能量耗散的量子产量增大,电子传递效率有提升。盐度达 25‰ 时,前述指标均迅速下降。结合生长指标,海马齿在盐度 20‰ 时受到胁迫,会启动某种特殊补偿机制对自身光合系统进行补偿,主要是产生过剩光能以维持光能转化效率和提升电子传递效率,并通过某种机制对过剩光能进行再利用或抵御过剩光能损害,但当盐度达 25‰ 时则超出补偿极限,热耗散显著增加,光能利用率显著下降,调节机制丧失。因此,植物在遭受盐胁迫时,能够通过增加热耗散从而提高光能利用,降低过剩光能带来的伤害,维持光合系统不受损害,这暗示了植物面临复盐胁迫时,植物激素参与了调节,降低盐胁迫效应^[22-23]。

本试验前通过温度梯度和光诱导试验确定了海马齿最适生长的温度和光照,并在该试验条件下进行。近年来常将水生植物应用于富营养化水体的净化^[24],海马齿具有作为滨海生态修复种的潜力,其生态浮床适宜生长于盐度为 0~15‰ 的水域,具有较高的相对增长率,可以通过收割植物移除水体中的营养盐。在盐度 10‰ 时,海马齿具有最高相对增长率,可以获得最大产出,其作为广东及东南亚国家喜食的蔬菜,也具有良好的海水蔬菜开发前景。依据海马齿的自然分布状况,海马齿大规模生产应用仍面临扩大栽培区域的难题,低温抑制生长成为当前亟待攻克的关键,物理手段中保温材料的应用一定程度上提供了解决思路,而对植物抗寒基因挖掘从而扩大其作为红树伴生植物的生存区域将成为新的研究方向。

参考文献

- [1] TANG C L, KE P, LU D Q, et al. Flora Reipublicae Popularis Sinicae, Tomus 26 [M]. Beijing: Science Press, 1996: 93–158.
唐昌林, 柯平, 鲁德全, 等. 中国植物志, 第 26 卷 [M]. 北京: 科学出版社, 1996: 93–158.
- [2] ZHOU Y. Regulation mechanism of plasma membrane Na^+/H^+ antiporter of *Sesuvium portulacastrum* L. [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2015.
周扬. 海马齿细胞膜 Na^+/H^+ 逆转运蛋白功能的调控机理 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2015.
- [3] YANG F, YANG M F, ZHENG S H, et al. Study on the *in-situ* remediation effects of *Sesuvium portulacastrum* ecological floating beds in Dongshan Bay [J]. J Fisheries Res, 2019, 41(3): 225–233. doi: 10.14012/j.cnki.fjisc.2019.03.006.
- [4] TANG T H. Purification effect, mechanism and engineering demonstration of *Myriophyllum aquaticum* floating bed for eutrophic water [D]. Suzhou: Suzhou University Science and Technology, 2019.
汤同欢. 粉绿狐尾藻浮床对富营养水体的净化效果、机制研究及工程示范 [D]. 苏州: 苏州科技大学, 2019.
- [5] YAN T L, ZHONG C R, LIU Q, et al. Effects of Pb and Zn on the growth and physiological response of *Sesuvium portulacastrum* [J]. Guihaia, 2015, 35(5): 668–672. doi: 10.11931/guihaia.gxzw201307017.
严廷良, 钟才荣, 刘强, 等. 海马齿对重金属 Pb、Zn 胁迫的生长及生理生化响应 [J]. 广西植物, 2015, 35(5): 668–672. doi: 10.11931/guihaia.gxzw201307017.
- [6] LI W L, LUO D L, YANG F, et al. Effects of salinity on growth, physiology and biochemistry of hydroponic *Sesuvium portulacastrum* [J]. J Xiamen Univ (Nat Sci), 2019, 58(1): 63–69. doi: 10.6043/j.issn.0438-0479.201803036.
李卫林, 罗冬莲, 杨芳, 等. 盐度对水培海马齿生长和生理生化因子的影响 [J]. 厦门大学学报(自然科学版), 2019, 58(1): 63–69. doi: 10.6043/j.issn.0438-0479.201803036.
- [7] FENG J X, LIN Y Y, YANG Y, et al. Tolerance and bioaccumulation of combined copper, zinc, and cadmium in *Sesuvium portulacastrum* [J]. Mar Poll Bull, 2018, 131: 416–421. doi: 10.1016/j.marpolbul.2018.04.049.
- [8] YANG C L, DUAN R J, LI R M, et al. The physiological characteristics of salt-tolerance in *Sesuvium portulacastrum* L. [J]. Acta Ecol Sin, 2010, 30(17): 4617–4627.
杨成龙, 段瑞军, 李瑞梅, 等. 盐生植物海马齿耐盐的生理特性 [J]. 生态学报, 2010, 30(17): 4617–4627.
- [9] JEFFREY S W, HUMPHREY G F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c_1 and c_2 in higher plants, algae and natural phytoplankton [J]. Biol Phy Pfln, 1975, 167(2): 191–194. doi: 10.1016/S0015-3796(17)30778-3.
- [10] YE J Y. Arnon calculation methods in chlorophyll content test [J]. Plant Physiol Commun, 1985(6): 69. doi: 10.13592/j.cnki.ppj.1985.06.028.
叶济宇. 关于叶绿素含量测定中的 Arnon 计算公式 [J]. 植物生理学通讯, 1985(6): 69. doi: 10.13592/j.cnki.ppj.1985.06.028.
- [11] SHANGGUAN Z P, SHAO M G, DYCKMANS J. Effects of nitrogen nutrition and water deficit on net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in winter wheat [J]. J Plant Physiol, 2000, 156(1): 46–51. doi: 10.1016/S0176-1617(00)80271-0.
- [12] SONG J, SHI G W, GAO B, et al. Waterlogging and salinity effects on two *Suaeda salsa* populations [J]. Physiol Plant, 2011, 141(4): 343–351.

- doi: 10.1111/j.1399-3054.2011.01445.x.
- [13] LI M H, HU Z H, YANG Y P, et al. Influence of enhanced UV-B radiation on chlorophyll fluorescence characteristics of soybean [J]. Environ Sci, 2009, 30(12): 3669–3675. doi: 10.3321/j.issn:0250-3301.2009.12.037.
- 李茂涵, 胡正华, 杨燕萍, 等. UV-B 辐射增强对大豆叶绿素荧光特性的影响 [J]. 环境科学, 2009, 30(12): 3669–3675. doi: 10.3321/j.issn:0250-3301.2009.12.037.
- [14] FLOWERS T J, GAUR P M, GOWDA C L L, et al. Salt sensitivity in chickpea [J]. Plant Cell Environ, 2010, 33(4): 490–509. doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.02051.x.
- [15] LIAO Y, PENG Y G, CHEN G Z. Research advances in plant salt-tolerance mechanism [J]. Acta Ecol Sin, 2007, 27(5): 2077–2089. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2007.05.049.
- 廖岩, 彭友贵, 陈桂珠. 植物耐盐性机理研究进展 [J]. 生态学报, 2007, 27(5): 2077–2089. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2007.05.049.
- [16] CHEN J M, FENG Y F, LI Y H, et al. Effects of salt stress on the root activity and the total antioxidant capacity of *Sesuvium portulacastrum* [J]. J Quanzhou Norm Univ, 2016, 34(2): 10–13. doi: 10.3969/j.issn.1009-8224.2016.02.003.
- 陈景明, 冯永丰, 李裕红, 等. 盐胁迫对海马齿根系活力及总抗氧化能力的影响 [J]. 泉州师范学院学报, 2016, 34(2): 10–13. doi: 10.3969/j.issn.1009-8224.2016.02.003.
- [17] LIN C C, KAO C H. Effect of NaCl stress on H₂O₂ metabolism in rice leaves [J]. Plant Growth Regul, 2020, 30(2): 151–155. doi: 10.1023/A:1006345126589.
- [18] ZHU J K. Plant salt tolerance [J]. Trends Plant Sci, 2001, 6(2): 66–71. doi: 10.1016/S1360-1385(00)01838-0.
- [19] DEINLEIN U, STEPHAN A B, HORIE T, et al. Plant salt-tolerance mechanisms [J]. Trends Plant Sci, 2014, 19(6): 371–379. doi: 10.1016/j.tplants.2014.02.001.
- [20] GAN H H, ZHAO S, GAO M Y, et al. Effect of salicylic acid on photosynthesis and ion distribution of *Ulmus pumila* seedlings under NaCl stress [J]. Acta Bot Boreali-Occid Sin, 2020, 40(3): 478–489. doi: 10.7606/j.issn.1000-4025.2020.03.0478.
- 甘红豪, 赵帅, 高明远, 等. 外源水杨酸对 NaCl 胁迫下白榆幼苗光合作用及离子分配的影响 [J]. 西北植物学报, 2020, 40(3): 478–489. doi: 10.7606/j.issn.1000-4025.2020.03.0478.
- [21] LIN J. Effects of salt stress on the photosynthesis characteristics of *Elaeagnus moorcroftii* Wall. ex Schlecht [D]. Ji'nan: Shandong Normal University, 2017: 1–85.
- 林静. NaCl 胁迫对大果沙枣光合特性的影响 [D]. 济南: 山东师范大学, 2017: 1–85.
- [22] AHMAD R, LIM C J, KWON S Y. Glycine betaine: a versatile compound with great potential for gene pyramiding to improve crop plant performance against environmental stresses [J]. Plant Biotechnol Rep, 2012, 7(1): 49–57. doi: 10.1007/s11816-012-0266-8.
- [23] JIANG Y J, QIU Y P, HU Y R, et al. Heterologous expression of *AtWRKY57* confers drought tolerance in *Oryza sativa* [J]. Front Plant Sci, 2016, 7: 145. doi: 10.3389/fpls.2016.00145.
- [24] XU L, CHEN S Y, XIE D S, et al. Purification of eutrophic water by native aquatic plants [J]. J Trop Subtrop Bot, 2019, 27(6): 642–648. doi: 10.11926/jtsb.4047.
- 徐蕾, 陈思宇, 谢东升, 等. 乡土水生植物对富营养化水体的净化效果研究 [J]. 热带亚热带植物学报, 2019, 27(6): 642–648. doi: 10.11926/jtsb.4047.