

三种盐胁迫对互花米草和芦苇光合作用的影响

胡楚琦 刘金珂 王天弘 王文琳 卢山 周长芳*

南京大学生命科学学院医药生物技术国家重点实验室, 南京 210093

摘要 互花米草(*Spartina alterniflora*)的入侵给海岸带盐沼生态系统的结构和功能带来了显著影响。互花米草盐沼中的硫含量高于附近的土著芦苇(*Phragmites australis*)盐沼。为探讨硫元素对互花米草和芦苇竞争过程的可能影响及其作用机制,以50 mmol·L⁻¹的Na₂SO₄和Na₂S对互花米草和芦苇进行处理,分析处理前后5天内两种植物光合气体交换和叶绿素荧光指标变化的差异,实验另设等Na⁺浓度的NaCl处理作为比较。研究发现:Na₂S对互花米草和芦苇光合作用影响的差异最大,NaCl次之,Na₂SO₄最小。Na₂S处理后,互花米草净光合速率(P_n)出现显著上升,芦苇 P_n 值大幅度下降。互花米草的光饱和点(I_{sat})上升而芦苇的 I_{sat} 值无变化。表明Na₂S处理对互花米草的光合能力有促进作用,但对芦苇的光合能力有抑制作用。NaCl处理后互花米草 P_n 值也出现小幅上升,而芦苇 P_n 值略有下降。Na₂SO₄处理对互花米草和芦苇的 P_n 值均无显著影响。除Na₂SO₄处理的互花米草外,不同盐处理后的互花米草和芦苇非光化学淬灭(NPQ)均出现上升趋势。研究结果表明互花米草对环境硫胁迫的适应能力显著高于芦苇,暗示盐沼高硫环境尤其是硫化物有助于互花米草相对于芦苇的竞争,也很可能是其形成单一植被的重要原因之一。

关键词 生物入侵, 盐沼生态系统, 互花米草, 芦苇, 硫环境, 盐胁迫, 光合作用

引用格式: 胡楚琦, 刘金珂, 王天弘, 王文琳, 卢山, 周长芳 (2015). 三种盐胁迫对互花米草和芦苇光合作用的影响. 植物生态学报, 39, 92–103. doi: 10.17521/cjpe.2015.0010

Influence of three types of salt stress on photosynthesis in *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis*

HU Chu-Qi, LIU Jin-Ke, WANG Tian-Hong, WANG Wen-Lin, LU Shan, and ZHOU Chang-Fang*

State Key Laboratory of Pharmaceutical Biotechnology, School of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210093, China

Abstract

Aims The invasion of *Spartina alterniflora* has imposed significant influences on structure and functioning of coastal saltmarshes. The *Spartina* marsh has been found to contain relatively higher sulfur content than the adjacent native *Phragmites* marsh. This research is aimed to investigate if sulfur helps with *S. alterniflora* in competition over *Phragmites australis*.

Methods Seedlings of *S. alterniflora* and *P. australis* were grown in an imitated mesocosm on the campus of Nanjing University. Three common salts of the sea water, Na₂SO₄, Na₂S and NaCl were respectively added to the cultural medium. Light response curves of the plants before and during the four days of treatments were obtained by measuring gas exchange with varying light levels. Maximum quantum yield of photosynthesis II (PSII) and light induction curves were also measured by chlorophyll fluorescence analysis.

Important findings Among the three salts, Na₂S caused the greatest difference in the response of photosynthesis between *S. alterniflora* and *P. australis*, and Na₂SO₄ had the least effect. The Na₂S treatment significantly increased net photosynthetic rate (P_n) and light saturation point (I_{sat}) in *S. alterniflora*, but decreased P_n in *P. australis*. The NaCl treatment also increased P_n in *S. alterniflora* to a less degree and decreased P_n in *P. australis*. The Na₂SO₄ treatment had little effect on P_n in both *S. alterniflora* and *P. australis*. The non-photochemical quenching (NPQ) in *P. australis* were promoted by all three salts, whereas it was only affected by Na₂S and NaCl in *S. alterniflora*. Our results suggest that *S. alterniflora* has significantly greater tolerance to sulfate and sulfide than *P. australis*. Therefore, sulfuric compounds and especially sulfide in saltmarsh environments might benefit the competition of *S. alterniflora* over *P. australis*, which could contribute to the formation of the mono-specific vegetation of the invasive *S. alterniflora*.

Key words biological invasion, saltmarsh ecosystem, *Spartina alterniflora*, *Phragmites australis*, sulfur environment, salt stress, photosynthesis

Citation: Hu CQ, Liu JK, Wang TH, Wang WL, Lu S, Zhou CF (2015). Influence of three types of salt stress on photosynthesis in *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 92–103. doi: 10.17521/cjpe.2015.0010

生物入侵作为近年来全球生态环境变化的一个重要组成部分,对生态系统的结构与功能以及人类健康和经济的发展都产生了显著影响(Arim *et al.*, 2006)。外来物种通过种间竞争直接或间接地改变了被入侵地的生物多样性特征,使本地物种失去生存空间,影响区域元素的生物地球化学循环,并最终导致生态系统的退化与生态系统功能和服务的丧失,严重威胁区域生态安全(Belnap *et al.*, 2005; Hulme *et al.*, 2009)。

互花米草(*Spartina alterniflora*)是禾本科一种多年生草本植物,分布于海岸带平均海平面至平均高潮位之间的广阔滩面以及河口湾。该物种原产于南、北美洲的大西洋沿岸。在北美,从加拿大的魁北克到美国佛罗里达州及墨西哥湾均有分布;此外,也零星分布于南美洲的法属圭亚那至巴西沿岸。近年来,该物种在美国西海岸、澳大利亚、英国等多个国家和地区的入侵问题也时有报道(Daehler & Strong, 1996; Anttila *et al.*, 1998; An *et al.*, 2007; Renny-Byfield *et al.*, 2010)。鉴于互花米草在保滩护岸、促淤造陆和改良土壤等方面的突出价值,我国于1979年从美国引进了该物种。但由于其极强的适应性和扩散能力,此后的30多年中,该物种在发挥显著生态工程作用的同时,也带来了不少负面效应,如侵占了大量滩涂裸地,同中国土著滩涂植物芦苇(*Phragmites australis*)、海三棱藨草(*Scirpus × mariqueter*)等形成竞争等(Chung, 2006; Zhou *et al.*, 2009)。目前,互花米草已被列入我国首批外来入侵物种名单,从天津海河口到广西北海的沿海滩涂上都有互花米草的分布(陈中义等, 2004; 邓自发等, 2006; 王卿等, 2006)。

互花米草在全球大量盐沼生态系统中的成功入侵,除了与近年来人类活动干扰(包括有意引种和无意携带)的加剧有关外,也与该物种本身对盐沼特定环境的适应能力有关,如互花米草对于淹水胁迫的结构和生理学响应(古志钦和张利权, 2009; 袁琳等, 2010),互花米草对高盐环境的耐受性等(康浩等, 2009; 肖燕等, 2011)。近年来,越来越多的研究

还显示,互花米草对盐沼环境的响应优势除总盐度(常以NaCl模拟)外,似乎更体现于其对硫胁迫的适应。Seliskar等(2004)发现在所研究的5种盐生植物幼苗中,互花米草对硫化物的耐受性最强,而 $0.4\text{--}0.9\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的硫化物有助于互花米草对芦苇的竞争。Stribling (1997)的研究则显示互花米草对硫酸盐具有特殊的需求,其在低盐环境中对硫酸盐浓度的上升显示出正向反馈。我们前期的研究也显示互花米草滩涂中的硫储量高于附近的裸滩、芦苇滩和碱蓬(*Suaeda salsa*)滩(Zhou *et al.*, 2009),而且互花米草抗氧化系统在抵御硫胁迫过程中的响应能力强于芦苇(沈文燕等, 2011)。鉴于硫是除氯之外滩涂环境中另一主要阴离子成分,研究互花米草对高硫环境的适应机制对揭示其在该系统中的扩张过程具有重要意义。

光合作用是高等植物最基本的生理代谢之一。近年来以LI-COR、CIRAS为代表的光合气体交换检测手段以及以PAM为代表的叶绿素荧光分析手段日益成熟,已成为当前植物光合研究中的主流技术(蒋高明和朱桂杰, 2001; 梁霞等, 2006; 袁琳等, 2010)。作为 C_4 植物,互花米草的光合效率理论上优于 C_3 植物芦苇。我们的前期工作也证明,高盐环境下互花米草的净光合速率(P_n)显著高于芦苇(Zhou *et al.*, 2014)。但我们尚不清楚硫对两种植物光合作用的影响效果。国外仅有的文献也只报道了硫对互花米草的生长有促进现象,而均未涉及其内在的途径及机制(Stribling, 1997; Seliskar *et al.*, 2004)。本实验选取两种常见含硫化合物 Na_2SO_4 和 Na_2S 进行模拟研究。有关NaCl模拟研究的报道已经很多(朱新广和张其德, 1999; Zhou *et al.*, 2014),本实验也将设置等 Na^+ 摩尔浓度的NaCl进行比较。通过对有关光合气体交换参数和叶绿素荧光分析指标的解析,明确硫在互花米草和芦苇光合过程中是否存在不同效果,以期从光合生理学角度揭示盐沼环境对互花米草和芦苇竞争的影响途径,为全面理解互花米草的入侵机制提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 实验材料

互花米草和芦苇幼苗于4月初采自江苏盐城丹顶鹤国家自然保护区。前期研究得知,该地互花米草滩和芦苇滩中土壤总硫含量分别为($1\,145.9 \pm 109.2$) $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ 和(815.3 ± 14.9) $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$,海水盐度为2.95%–3.22% (Zhou *et al.*, 2009)。挖回的幼苗(株高10–15 cm,带5 cm左右根,不带原土)栽种于高18 cm、直径21 cm的营养钵中,每盆4–5株。以加拿大Fafard泥炭为基质,为模拟滩涂盐沼环境,栽种前先用1%盐度的人工海水淋透。实验材料安置于南京大学校园开放式模拟试验池中,采用自然光照及大气环境温度、湿度。每月定期浇灌Hoagland营养液,并补充人工海水以维持1%左右的盐度。

1.2 实验处理

于当年生长季7–8月,选取生长情况基本一致的互花米草和芦苇植株进行处理实验。前期工作已证明互花米草和芦苇均可耐受50 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 Na_2S ,更高剂量下芦苇将先行死亡,而两种植物对 Na_2SO_4 和 NaCl 的耐受性均优于 Na_2S (沈文燕等, 2011)。因此本实验分别以50 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 Na_2SO_4 、 Na_2S 或100 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 NaCl 溶液浇灌,每盆150 mL,每种处理各设3个重复。由于光响应曲线测定耗时较长,实验分批进行,每次只用同一试剂处理同种植物,各重复样本处理间隔1 h以上,以保证每一样本处理前后能间隔24 h准点测定。实验选取从顶端向下第3片充分伸展的叶片进行标记,在尚未加盐处理时先测定基础对照数值并记为day 0,盐处理后的4天内对相同叶片再次分析并依次记录为day 1–4。

1.3 测定方法

1.3.1 气体交换参数测定

利用CIRAS-II便携式光合作用测定系统(PP System, Hertfordshire, UK)测定植物的光响应曲线。由全自动红蓝光源(LED)控制0–2 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 测定光强,维持400 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2 浓度,测定温度28 $^{\circ}\text{C}$ 。待各项参数稳定后记录 P_n 值,绘制光响应曲线。利用双曲线修正模型和叶子飘的光合计算软件(4.1.1),获得最大净光合速率(P_{max})、初始量子效率(α)、光饱和点(I_{sat})和光补偿点(I_c) (叶子飘和于强, 2007, 2008)。

1.3.2 叶绿素荧光参数测定

利用超便携式调制叶绿素荧光仪MINI-PAM (WALZ, Effeltrich, Germany),在上述测定 CO_2 气体

交换参数叶片的相同位置进行测定。用叶夹暗适应30 min后,测定光系统II (PSII)最大量子产额 $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$ 。利用内置自动光源测定荧光诱导曲线,计算PSII实际量子产量 $\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_t)/F_m'$,光化学淬灭 $q_P = (F_m' - F_t)/(F_m' - F_o')$,非光化学淬灭 $NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$ 。式中, F_m' 、 F_t 分别为光适应过程中的饱和荧光值和实时荧光值, F_o' 为光适应过程中最小荧光值, F_m 、 F_o 分别为暗适应后最大荧光值和最小荧光值(Maxwell & Johnson, 2000)。

1.4 实验数据统计

利用SPSS 18.0数据分析软件对上述参数进行统计检验。采用单因素方差分析和Duncan检验比较样本间光响应曲线相关参数和叶绿素荧光参数差异的显著性,当 $p < 0.05$ 时认为差异显著。论文中所列数据均为平均值 \pm 标准误差, $n = 3$ 。采用OriginPro 8.5软件完成作图,为使图表清晰,图中省略误差线。

2 数据结果和分析

2.1 Na_2SO_4 处理对互花米草和芦苇光合作用的影响

2.1.1 Na_2SO_4 处理对互花米草和芦苇光响应曲线的影响

50 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 Na_2SO_4 处理后,互花米草光合气体交换呈先抑制后促进趋势。互花米草光响应曲线在 Na_2SO_4 处理后的第1–2天略有下降,但第3天即出现回升,至第4天超出处理前水平(图1A)。模型分析也显示, Na_2SO_4 处理后的第1–2天互花米草 P_{max} 较处理前下降了6%–7%,但第4天较处理前上升了11% (表1)。 Na_2SO_4 处理后互花米草 α 和 I_{sat} 的变化不存在统计显著性(表2, 表3)。但其 I_c 的下降显著,处理后第1天互花米草 I_c 较处理前下降了32% ($p < 0.05$),之后随着时间的延长有所回升,但至第4天仍低于处理前(表4)。

相同浓度的 Na_2SO_4 处理对芦苇光合气体交换略有抑制作用。处理后4天内芦苇光响应曲线较处理前变化不明显(图1B)。但模型分析仍可见处理后芦苇 P_{max} 下降了2%–9% (表1)。同互花米草相似, Na_2SO_4 处理后芦苇 α 和 I_{sat} 也无显著变化(表2, 表3),但 I_c 较处理前下降了17%–39% ($p < 0.05$, 表4)。

2.1.2 Na_2SO_4 处理对互花米草和芦苇荧光动力学参数的影响

实验浓度的 Na_2SO_4 处理后第2天互花米草 F_v/F_m 出现小幅下降($p < 0.05$, 表5),之后 F_v/F_m

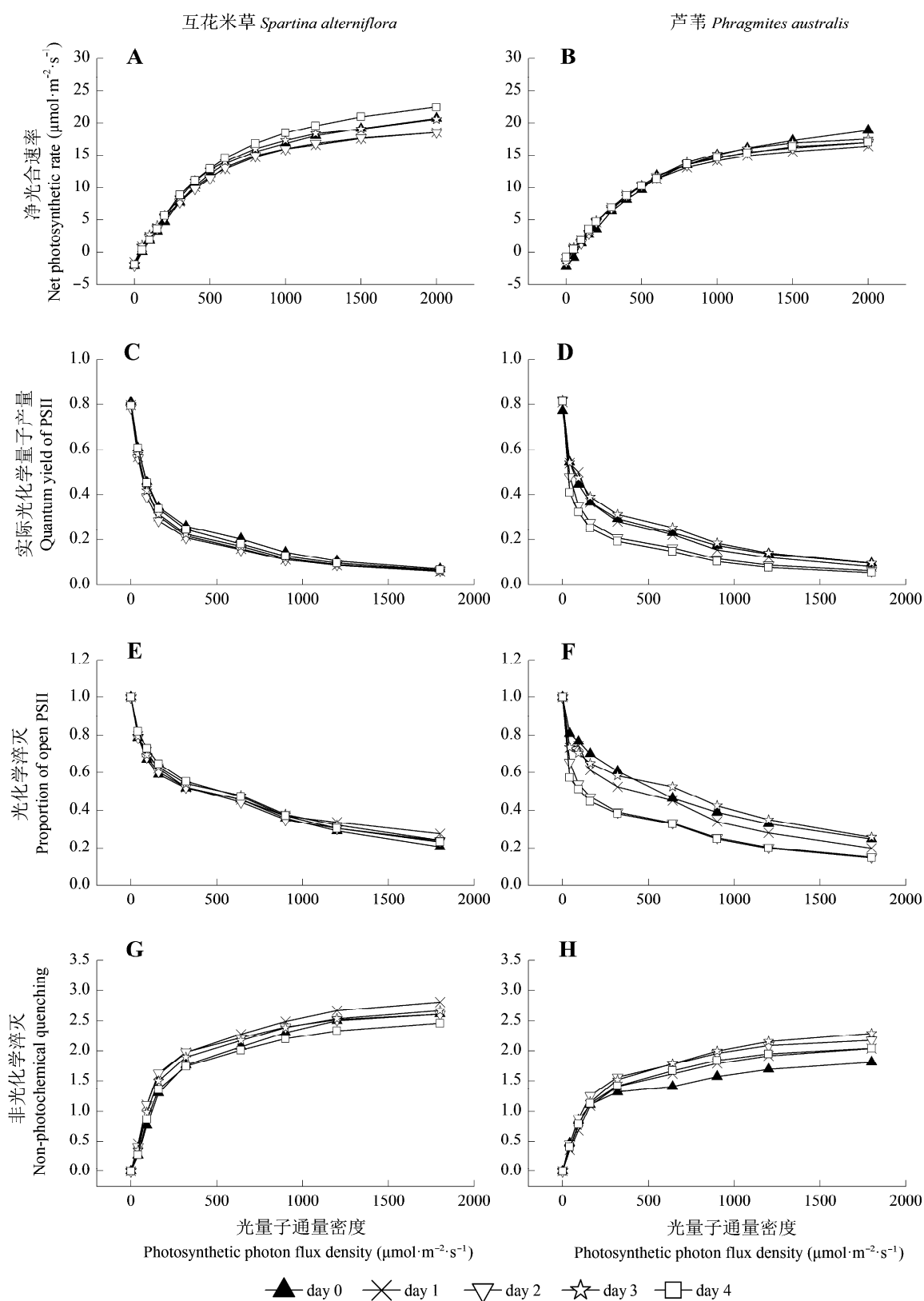


图1 Na_2SO_4 处理对互花米草和芦苇净光合效率(A、B)、实际光化学量子产量(C、D)、光化学淬灭(E、F)及非光化学淬灭(G、H)的影响。

Fig. 1 Influence of Na_2SO_4 on net photosynthetic rate (A, B), quantum yield of PSII (C, D), photochemical quenching (E, F) and non-photochemical quenching (G, H) in *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis*.

表1 不同盐处理对互花米草和芦苇最大净光合速率的影响($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) (平均值 \pm 标准误差, $n=3$)

Table 1 Influence of different salt treatments on maximum net photosynthetic rate in *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis* ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) (mean \pm SE, $n=3$)

处理后天数 Day after treatment	互花米草 <i>S. alterniflora</i>			芦苇 <i>P. australis</i>		
	Na ₂ SO ₄	Na ₂ S	NaCl	Na ₂ SO ₄	Na ₂ S	NaCl
0	19.92 \pm 1.44 ^a	21.25 \pm 0.58 ^a	16.53 \pm 1.33 ^a	17.89 \pm 1.90 ^a	17.98 \pm 2.50 ^a	15.65 \pm 0.24 ^a
1	18.43 \pm 1.30 ^a	23.61 \pm 1.67 ^{ab}	16.16 \pm 0.91 ^a	16.36 \pm 2.75 ^a	14.03 \pm 3.19 ^a	15.76 \pm 2.20 ^a
2	18.67 \pm 1.80 ^a	25.39 \pm 1.16 ^b	18.11 \pm 1.48 ^a	16.81 \pm 2.21 ^a	15.08 \pm 2.52 ^a	14.54 \pm 0.12 ^a
3	20.36 \pm 1.12 ^a	24.41 \pm 0.58 ^{ab}	19.33 \pm 1.42 ^a	17.47 \pm 2.27 ^a	13.54 \pm 2.43 ^a	13.07 \pm 1.44 ^a
4	22.07 \pm 2.05 ^a	26.11 \pm 0.43 ^b	17.60 \pm 1.31 ^a	16.93 \pm 2.42 ^a	11.64 \pm 3.81 ^a	12.42 \pm 1.07 ^a

同列数据间采用单因素方差分析和Duncan检验, 不同字母代表差异显著($p < 0.05$)。

One-way ANOVAs and Duncan tests were used within the same column of data; different letters indicate significant differences ($p < 0.05$).

表2 不同盐处理对互花米草和芦苇初始量子效率的影响(平均值 \pm 标准误差, $n=3$)

Table 2 Influence of different salt treatments on initial quantum yield in *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis* (mean \pm SE, $n=3$)

处理后天数 Day after treatment	互花米草 <i>S. alterniflora</i>			芦苇 <i>P. australis</i>		
	Na ₂ SO ₄	Na ₂ S	NaCl	Na ₂ SO ₄	Na ₂ S	NaCl
0	0.048 \pm 0.004 ^a	0.050 \pm 0.001 ^a	0.041 \pm 0.000 ^a	0.038 \pm 0.003 ^a	0.037 \pm 0.001 ^a	0.036 \pm 0.002 ^{ab}
1	0.047 \pm 0.002 ^a	0.045 \pm 0.002 ^{ab}	0.045 \pm 0.000 ^{ab}	0.039 \pm 0.001 ^a	0.026 \pm 0.005 ^a	0.038 \pm 0.002 ^{ab}
2	0.048 \pm 0.004 ^a	0.040 \pm 0.002 ^b	0.043 \pm 0.003 ^{ab}	0.039 \pm 0.004 ^a	0.028 \pm 0.005 ^a	0.034 \pm 0.003 ^a
3	0.054 \pm 0.002 ^a	0.042 \pm 0.003 ^{ab}	0.045 \pm 0.003 ^{ab}	0.038 \pm 0.003 ^a	0.030 \pm 0.006 ^a	0.041 \pm 0.001 ^b
4	0.050 \pm 0.001 ^a	0.046 \pm 0.003 ^{ab}	0.050 \pm 0.003 ^b	0.037 \pm 0.001 ^a	0.027 \pm 0.006 ^a	0.038 \pm 0.001 ^{ab}

同列数据间采用单因素方差分析和Duncan检验, 不同字母代表差异显著($p < 0.05$)。

One-way ANOVAs and Duncan tests were used within the same column of data; different letters indicate significant differences ($p < 0.05$).

表3 不同盐处理下互花米草和芦苇的光饱和点($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) (平均值 \pm 标准误差, $n=3$)

Table 3 Influence of different salt treatments on light saturation point in *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis* (mean \pm SE, $n=3$)

处理后天数 Day after treatment	互花米草 <i>S. alterniflora</i>			芦苇 <i>P. australis</i>		
	NaCl	Na ₂ SO ₄	Na ₂ S	NaCl	Na ₂ SO ₄	Na ₂ S
0	2 440.0 \pm 136.2 ^a	2 067.1 \pm 75.6 ^a	2 258.1 \pm 198.7 ^a	1 815.1 \pm 166.1 ^a	2 081.2 \pm 169.7 ^a	1 911.2 \pm 77.0 ^a
1	2 517.8 \pm 180.3 ^a	2 366.9 \pm 413.6 ^a	2 246.4 \pm 124.7 ^a	1 958.9 \pm 66.4 ^a	1 943.5 \pm 239.8 ^a	2 141.6 \pm 113.0 ^a
2	2 520.5 \pm 0.8 ^a	2 221.7 \pm 315.2 ^a	2 313.3 \pm 182.0 ^a	1 973.9 \pm 132.6 ^a	1 970.5 \pm 130.5 ^a	1 924.3 \pm 124.7 ^a
3	2 475.9 \pm 149.5 ^a	1 951.2 \pm 224.0 ^a	2 438.8 \pm 170.1 ^a	1 747.9 \pm 161.2 ^a	1 942.0 \pm 98.4 ^a	2 054.1 \pm 98.6 ^a
4	2 371.4 \pm 191.0 ^a	2 230.3 \pm 114.1 ^a	2 613.2 \pm 191.2 ^a	1 905.5 \pm 118.9 ^a	1 917.9 \pm 177.4 ^a	1 788.5 \pm 114.7 ^a

同列数据间采用单因素方差分析和Duncan检验, 不同字母代表差异显著($p < 0.05$)。

One-way ANOVAs and Duncan tests were used within the same column of data; different letters indicate significant differences ($p < 0.05$).

值与处理前差异不显著。Na₂SO₄处理对互花米草光适应条件下的荧光诱导曲线无显著影响, 处理后4天内, 互花米草 Φ_{PSII} 、 q_{P} 、 NPQ 较处理前均无明显变化(图1C、1E、1G)。

Na₂SO₄处理后第1天芦苇 $F_{\text{v}}/F_{\text{m}}$ 较处理前有所下降, 但差异不显著(表5), 其后第2天即恢复至处理前水平。光适应条件下的荧光诱导曲线显示, Na₂SO₄处理后芦苇 Φ_{PSII} 、 q_{P} 均出现一定程度的下降(图1D、1F), 而 NPQ 上升明显(图1H)。

2.2 Na₂S处理对互花米草和芦苇光合作用的影响

2.2.1 Na₂S处理对互花米草和芦苇光响应曲线的影响

实验中Na₂S处理较上述NaCl和Na₂SO₄处理对

互花米草和芦苇光合气体交换的影响更大。50 mmol·L⁻¹的Na₂S处理对互花米草光合气体交换具有正向促进作用, 处理后光响应曲线较处理前出现明显上升(图2A)。模型分析显示, Na₂S处理后4天内, 互花米草 P_{max} 值较处理前上升了11%–23% ($p < 0.05$, 表1)。期间互花米草 α 有所下降, 其中处理后第2天下降幅度较大, 较处理前下降了20% ($p < 0.05$, 表2)。处理后第2–4天互花米草 I_{sat} 有上升趋势, 其中第4天较处理前上升了16%, 但未达到统计显著性(表3)。 I_{c} 在处理第1天有所下降, 但第2天即显著上升($p < 0.05$), 第3–4天有所回落(表4)。

与互花米草相反, Na₂S处理对芦苇的光合气体交换具有明显的抑制作用。Na₂S处理后芦苇光响应

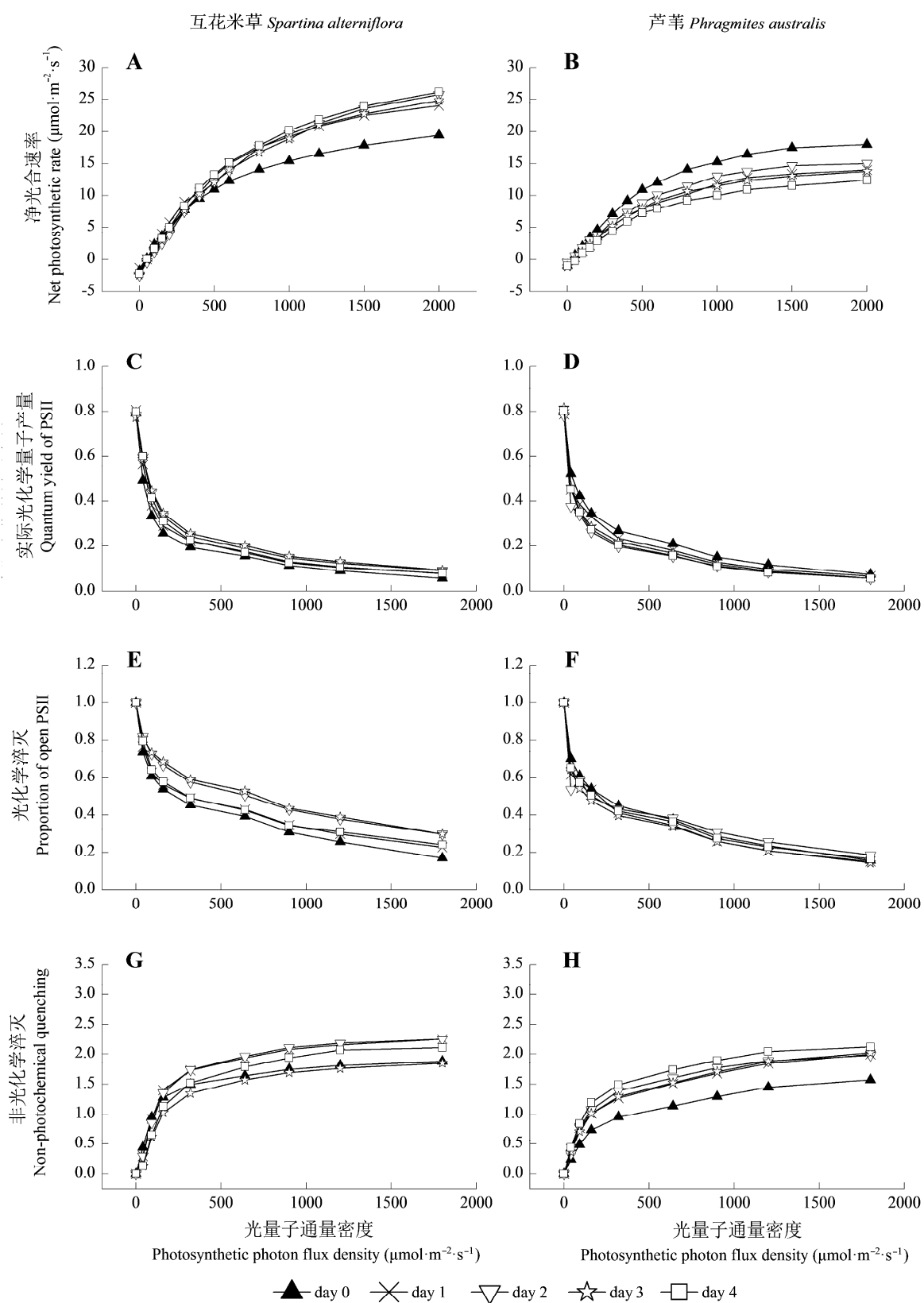


图2 Na_2S 处理对互花米草和芦苇净光合效率(A、B)、实际光化学量子产量(C、D)、光化学淬灭(E、F)及非光化学淬灭(G、H)的影响。

Fig. 2 Influence of Na_2S on net photosynthetic rate (A, B), quantum yield of PSII (C, D), photochemical quenching (E, F) and non-photochemical quenching (G, H) in *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis*.

表4 不同盐处理下互花米草和芦苇的光补偿点($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) (平均值 \pm 标准误差, $n = 3$)

Table 4 Influence of different salt treatments on light compensation point in *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis* (mean \pm SE, $n = 3$)

处理后天数 Day after treatment	互花米草 <i>S. alterniflora</i>			芦苇 <i>P. australis</i>		
	NaCl	Na ₂ SO ₄	Na ₂ S	NaCl	Na ₂ SO ₄	Na ₂ S
0	57.2 \pm 14.6 ^a	52.7 \pm 2.4 ^a	45.4 \pm 1.7 ^{ab}	37.6 \pm 6.9 ^a	52.4 \pm 3.1 ^a	33.0 \pm 14.8 ^a
1	33.7 \pm 3.1 ^b	35.9 \pm 4.4 ^b	39.0 \pm 1.9 ^a	25.1 \pm 7.8 ^a	34.5 \pm 2.9 ^b	29.5 \pm 11.1 ^a
2	30.8 \pm 2.4 ^b	42.3 \pm 1.5 ^{ab}	67.0 \pm 7.1 ^c	27.6 \pm 7.3 ^a	43.3 \pm 4.7 ^{ab}	27.7 \pm 13.9 ^a
3	26.1 \pm 0.9 ^b	43.2 \pm 6.8 ^{ab}	58.2 \pm 3.1 ^{bc}	46.7 \pm 5.5 ^a	42.3 \pm 6.8 ^{ab}	46.9 \pm 5.5 ^a
4	30.6 \pm 4.6 ^b	46.0 \pm 0.5 ^{ab}	53.6 \pm 4.3 ^{bc}	32.4 \pm 8.7 ^a	31.9 \pm 1.0 ^b	57.8 \pm 16.8 ^a

同列数据间采用单因素方差分析和Duncan检验, 不同字母代表差异显著($p < 0.05$)。

One-way ANOVAs and Duncan tests were used within the same column of data; different letters indicate significant differences ($p < 0.05$).

表5 不同盐处理对互花米草和芦苇暗适应下最大光化学效率的影响(平均值 \pm 标准误差, $n = 3$)

Table 5 Influence of different salt treatments on maximum quantum yield of PSII in *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis* (mean \pm SE, $n = 3$)

处理后天数 Day after treatment	互花米草 <i>S. alterniflora</i>			芦苇 <i>P. australis</i>		
	Na ₂ SO ₄	Na ₂ S	NaCl	Na ₂ SO ₄	Na ₂ S	NaCl
0	0.810 \pm 0.000 ^a	0.791 \pm 0.011 ^a	0.786 \pm 0.017 ^a	0.825 \pm 0.009 ^a	0.797 \pm 0.009 ^a	0.794 \pm 0.006 ^a
1	0.796 \pm 0.006 ^{ab}	0.806 \pm 0.007 ^a	0.810 \pm 0.001 ^a	0.809 \pm 0.003 ^a	0.788 \pm 0.034 ^a	0.811 \pm 0.010 ^a
2	0.784 \pm 0.008 ^b	0.783 \pm 0.016 ^a	0.813 \pm 0.005 ^a	0.823 \pm 0.007 ^a	0.781 \pm 0.043 ^a	0.808 \pm 0.014 ^a
3	0.800 \pm 0.005 ^{ab}	0.773 \pm 0.012 ^a	0.809 \pm 0.004 ^a	0.821 \pm 0.006 ^a	0.816 \pm 0.008 ^a	0.794 \pm 0.027 ^a
4	0.795 \pm 0.003 ^{ab}	0.798 \pm 0.006 ^a	0.809 \pm 0.003 ^a	0.814 \pm 0.011 ^a	0.804 \pm 0.020 ^a	0.812 \pm 0.009 ^a

同列数据间采用单因素方差分析和Duncan检验, 不同字母代表差异显著($p < 0.05$)。

One-way ANOVAs and Duncan tests were used within the same column of data; different letters indicate significant differences ($p < 0.05$).

曲线出现明显下降(图2B)。模型分析也显示, 随着处理时间的延长, 芦苇 P_{max} 值较处理前下降的幅度逐渐增大, 其中第4天 P_{max} 值仅为处理前的65% (表1)。Na₂S处理后, 芦苇 α 也有所下降(表2), I_{sat} 变化不明显(表3)。I_c在处理后的第1–2天略有下降, 但至第3–4天即明显上升, 其中处理后第4天I_c较处理前上升了75% (表4)。但由于同一浓度处理误差较大, 上述Na₂S所致芦苇 P_{max} 、 α 、 I_{sat} 、I_c在不同浓度处理组间变化不显著。

2.2.2 Na₂S处理对互花米草和芦苇荧光动力学参数的影响

Na₂S处理后第2–3天, 互花米草 F_v/F_m 较处理前有所下降, 但至第4天即恢复至处理前水平(表5)。光适应条件下的荧光诱导曲线显示, Na₂S处理后互花米草 Φ_{PSII} 无明显变化(图2C)。处理后第2–3天 q_P 出现较大幅度上升, 至第4天明显回落, 但仍高于处理前(图2E)。处理后NPQ也明显上升(图2G)。

同互花米草相似, Na₂S处理后第1–2天, 芦苇 F_v/F_m 值即有所下降, 至第3–4天回升(表5)。光适应条件下的荧光诱导曲线显示, Na₂S处理后芦苇 Φ_{PSII} 、 q_P 均未发生变化(图2D、2F)。Na₂S处理后第1天芦苇非光化学淬灭NPQ即出现明显上升, 之后至第4天

仍维持较高状态(图2H)。

2.3 NaCl处理对互花米草和芦苇光合作用的影响

2.3.1 NaCl处理对互花米草和芦苇光响应曲线的影响

研究显示, 100 mmol·L⁻¹的NaCl处理在短期内对互花米草光合气体交换有正向促进作用。互花米草光响应曲线在处理后的第2–4天有明显上升趋势(图3A)。经双曲线修正模型分析可知, 其 P_{max} 在处理后的第3天较处理前上升了17% (表1)。在处理后第4天 α 也有所提高($p < 0.05$, 表2)。NaCl处理后, 互花米草 I_{sat} 未发生变化(表3), 但I_c出现显著下降, 处理后4天内互花米草I_c仅为处理前的46%–59% ($p < 0.05$, 表4)。

100 mmol·L⁻¹的NaCl处理在短期内对芦苇光合气体交换有抑制作用。芦苇光响应曲线在处理后的第3–4天出现明显下降趋势(图3B)。由模型分析可知, 处理后的第2–4天, 芦苇 P_{max} 下降幅度随时间逐渐增大, 至第4天下降了21% (表1)。其 α 也出现一定波动($p < 0.05$), 但变化幅度不大(表2)。NaCl处理后, 芦苇的 I_{sat} 未见显著变化(表3)。I_c在处理后的第1–2内有所下降, 但在第3天又明显上升(表4)。由于样本内误差较大, 上述NaCl处理后芦苇 P_{max} 、 I_{sat} 、I_c在组

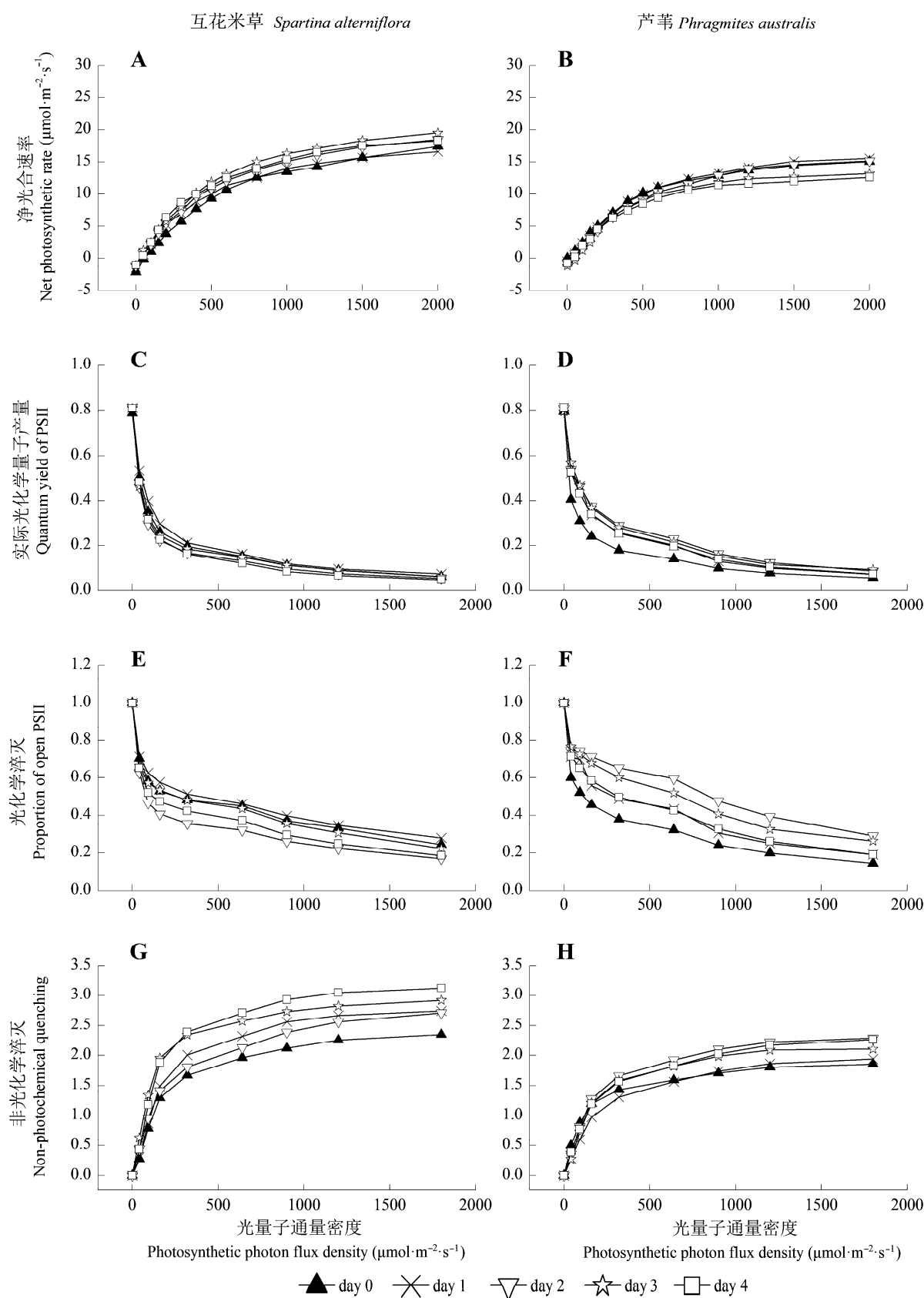


图3 NaCl处理对互花米草和芦苇净光合效率(A、B)、实际光化学量子产量(C、D)、光化学淬灭(E、F)及非光化学淬灭(G、H)的影响。

Fig. 3 Influence of NaCl on net photosynthetic rate (A, B), quantum yield of PSII (C, D), photochemical quenching (E, F) and non-photochemical quenching (G, H) in *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis*.

间无显著差异。

2.3.2 NaCl处理对互花米草和芦苇荧光动力学参数的影响

经充分暗适应后测定互花米草 F_v/F_m , 发现100 mmol·L⁻¹的NaCl处理后4天内, 该值较处理前有所上升(表5)。光适应条件下的荧光诱导曲线显示, 实验浓度的NaCl处理对互花米草 Φ_{PSII} 无显著影响(图3C), 但对互花米草 q_P 和 NPQ 影响较大。处理后的第2天互花米草 q_P 值出现较大幅度下降, 之后有所恢复(图3E)。 NPQ 值在处理第1天即出现明显上升, 至第4天变化幅度最大(图3G)。

NaCl处理后, 芦苇 F_v/F_m 值也出现小幅上升现象(表5)。光适应条件下的荧光诱导曲线显示, NaCl处理后的4天内, 芦苇 Φ_{PSII} 均略高于处理前(图3D)。其 q_P 在处理后的第2天出现大幅度上升, 之后逐渐回落, 但至第4天仍高于处理前(图3F)。NaCl处理后的第2–4天芦苇 NPQ 也呈现明显上升(图3H)。

3 讨论

互花米草作为海岸带盐沼湿地的一种入侵植物, 之所以能在大量滨海湿地迅速繁殖并形成单一植被, 与它对滩涂潮间带的高盐环境及持续水淹环境极强的适应性有关(Naidoo *et al.*, 1992; 古志钦和张利权, 2009; Kathilankal *et al.*, 2011)。本研究证明, 实验所涉及的3种盐中, Na₂S对互花米草和芦苇光合作用影响的差异最大。实验中50 mmol·L⁻¹的Na₂S可以显著提高互花米草的 P_n , 而明显降低芦苇的 P_n 。相同浓度的Na₂SO₄对两种植物整体的光合效率无显著影响。100 mmol·L⁻¹的NaCl也可以小幅度促进互花米草 P_n , 而对芦苇呈现抑制作用。该研究结果与本课题组前期关于两种植物抗氧化系统在硫胁迫过程中的响应差异及植物的整体生长情况相吻合(沈文燕等, 2011), 与Stribling (1997)和Seliskar等(2004)的研究结果也一致。鉴于有关NaCl对互花米草和芦苇生长影响的比较已经有很多研究(朱新广和张其德, 1999; Zhou *et al.*, 2014), 本文将Na₂SO₄和Na₂S对两种植物的影响效果与NaCl的影响效果进行比较, 也证实了Na₂S的影响程度大于NaCl。实验结果显示, Na₂S处理后, 互花米草的光合能力相对芦苇表现出了明显的耐硫优势: 互花米草 P_n 值出现显著上升, 同时芦苇 P_n 值大幅度下降; 互花米草的 I_{sat} 上升而芦苇的 I_{sat} 无变化, 这表明高S环境提高

了互花米草的光合能力, 同时抑制了芦苇的光合作用。而S是海水与盐沼生态系统中继Cl以外又一重要阴离子成分, 因而推测其在互花米草和芦苇的竞争过程中起了重要作用。

S是所有生物体的必需元素, S在生理、生化作用上与N相似, 在植物光合作用中的作用则主要表现为: 硫脂是叶绿体基粒片层的基本组分之一, 硫氧还蛋白半胱氨酸-SH在光合作用中传递电子, S也是铁硫蛋白(FeS)和铁氧还蛋白(Fd)的组分, 并参与光合电子传递。现有有关硫盐对植物影响的研究多集中于其损伤作用(Gao *et al.*, 2004; Armstrong & Armstrong, 2005; 朱英华等, 2008)。以往研究结果表明互花米草对环境中S较高的耐受能力可能与该植物本身具有特殊的硫代谢途径有关。互花米草是极少数可自主合成二甲基硫基丙酸盐(DMSP)而大量释放二甲基硫(DMS)气体的陆生植物之一(Kocsis *et al.*, 1998; Otte *et al.*, 2004; 周长芳等, 2009), 且能够通过根部对硫化物的氧化作用以及根际硫酸盐还原细菌的还原作用解除环境中硫化物的毒性(Carlson & Forrest, 1982; Klepac-Ceraj *et al.*, 2004; 方超等, 2007)。

光响应曲线和荧光动力学参数的分析结果表明: 两种不同硫元素形态对互花米草和芦苇的光合作用有非常大的影响差异。Na₂SO₄处理对互花米草和芦苇的 P_n 值均无显著影响。Na₂SO₄处理后, 互花米草的叶绿素荧光参数无明显变化, 而芦苇 Φ_{PSII} 和 q_P 值下降, NPQ 值上升。Na₂S处理后, 互花米草 P_n 值显著上升, 芦苇 P_n 值大幅度下降; 互花米草的 I_{sat} 和 q_P 上升而芦苇的 I_{sat} 值和 q_P 无变化, 同时芦苇的 NPQ 值上升趋势较互花米草更为明显(图2)。 q_P 与PSII的光化学反应有关, 反映了PSII原初电子受体QA的氧化还原状态。 q_P 值升高, 说明PSII电子传递活性增强。而 NPQ 值反映了PSII天线色素吸收过剩光能, 即不能用于光合电子传递而由热能耗散掉的光能部分。 NPQ 值升高表明逆境环境下, 植物采取了增加热耗散能力的非光化学淬灭机制进行自我保护。综上所述, 实验浓度的Na₂SO₄处理对互花米草没有明显影响, Na₂S处理则对其光合作用有明显的促进作用; Na₂SO₄处理对芦苇的光合能力略有损伤, 而Na₂S处理对芦苇则有非常明显的伤害。结果显示出的Na₂SO₄和Na₂S处理对互花米草和芦苇光合影响的巨大差异值得探讨。

除互花米草可以合成DMSP释放DMS外, Na_2SO_4 和 Na_2S 两种硫盐对互花米草和芦苇光合能力产生的不同影响也可能是由于其他多方面的原因: 细胞排出阴离子速率的差异, 两种植物硫代谢能力的不同及 H_2S 气体影响的差异。 SO_4^{2-} 和 S^{2-} 对同种植物的不同影响可能源于细胞中阴离子排出速率的不同。根据Pagter等(2009)的研究结果, SO_4^{2-} 比较容易从芦苇细胞中分泌出来, 因而相对 S^{2-} 来说, SO_4^{2-} 对芦苇的伤害较小。另一方面, 我们认为 S^{2-} 对两种植物光合作用影响的差异与硫代谢的具体过程有关。 S^{2-} 的毒害作用部分表现在可以与细胞色素aa3结合, 阻断电子传递, 进而抑制细胞呼吸作用。植物硫代谢过程中, 胞液和质体内的半胱氨酸合成酶-丝氨酸乙酰转移酶/乙酰丝氨酸裂解酶(SAT/OASTL)复合体可以清除游离的 S^{2-} , 催化其与乙酰丝氨酸反应合成重要中间产物半胱氨酸, 防止 S^{2-} 与细胞色素aa3结合(吴宇等, 2007)。而半胱氨酸合成酶复合体的活性与硫素供应及半胱氨酸衍生物相关, 因而我们认为相比于芦苇, 互花米草对 S^{2-} 的高耐受性很可能是由于其有着效率更高、活性更强的硫代谢过程, 因此可以更快速地解除游离 S^{2-} 的毒性, 这一点仍然需要进一步研究证实。此外, 实验过程中 Na_2S 处理后逐渐产生的 H_2S 气体对 C_3 和 C_4 植物光合反应的不同作用, 也可能是 Na_2S 对互花米草和芦苇光合作用有着不同效果的原因之一。 H_2S 作为植物体内的信号分子参与诱导气孔关闭过程, 施加一定浓度的外源 H_2S 则导致了植物气孔关闭(叶青等, 2011)。因而我们猜想: Na_2S 产生的 H_2S 诱导叶片气孔关闭后, 作为 C_3 植物的芦苇不能进行光合作用, 呼吸作用增强, 而作为 C_4 植物的互花米草仍然能利用叶片细胞间隙中含量较低的 CO_2 进行光合作用, 这可能是 Na_2S 处理下互花米草光合能力提高, 芦苇光合能力则明显降低的原因之一。

课题组在前期研究中发现 C_4 植物互花米草相对 C_3 植物芦苇在光合效率上的明显优势(Zhou *et al.*, 2014), 本实验中也显示互花米草的 I_{sat} 高于芦苇。加盐处理前互花米草 P_n 较芦苇相对较高, 但优势并不显著。事实上, 同一植物在3种盐处理的起始点(day 0)光合效率也存在较大差异。这可能与我们的实验周期较长(2个月), 其间植物生长状况可能发生较大变化有关。另外植物光合参数尤其是叶绿素荧光参数, 在同一批材料的不同重复样本之间可能也存在较大

差异。这正是我们实验设计时每次只用同一试剂处理一种植物, 并精确控制每隔24 h在同一片叶子进行多次测定的原因。课题组前期研究表明: 在连续几天内, 未加特殊处理的互花米草和芦苇样本生长指标不会出现显著变化, 因而可以推断本实验中处理前后5天内同一植物样本发生的变化基本源于盐处理的结果。

综上所述, 光合作用是植物一切生理代谢和生长的基础, 在海岸带滩涂盐沼生态系统3种常见钠盐 Na_2S 、 Na_2SO_4 和 NaCl 中, Na_2S 对互花米草和芦苇光合的影响差异最大, 该硫化物可能对互花米草在潮间带的竞争优势具有重要作用。

基金项目 国家自然科学基金(30970458)。

致谢 感谢井冈山大学叶子飘教授提供光合分析模型及计算软件, 感谢盐城丹顶鹤国家自然保护区在野外采样过程中给予的支持与帮助。

参考文献

- An SQ, Gu BH, Zhou CF, Wang ZS, Deng ZF, Zhi YB, Li HL, Chen L, Yu DH, Liu YH (2007). *Spartina* invasion in China: Implications for invasive species management and future research. *Weed Research*, 47, 183–191.
- Anttila CK, Daehler CC, Rank NE, Strong DR (1998). Greater male fitness of a rare invader (*Spartina alterniflora*, Poaceae) threatens a common native (*Spartina foliosa*) with hybridization. *American Journal of Botany*, 85, 1597–1601.
- Arim M, Abades SR, Neill PE, Lima M, Marquet PA (2006). Spread dynamics of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103, 374–378.
- Armstrong J, Armstrong W (2005). Rice: sulfide-induced barriers to root radial oxygen loss, Fe^{2+} and water uptake, and lateral root emergence. *Annals of Botany*, 96, 625–638.
- Belnap J, Phillips SL, Sherrod SK, Moldenke A (2005). Soil biota can change after exotic plant invasion: Does this affect ecosystem processes? *Ecology*, 86, 3007–3017.
- Carlson PR, Forrest J (1982). Uptake of dissolved sulfide by *Spartina alterniflora*: Evidence from natural sulfur isotope abundance ratios. *Science*, 216, 633–635.
- Chen ZY, Li B, Chen JK (2004). Ecological consequences and management of *Spartina* spp. invasions in coastal ecosystems. *Biodiversity Science*, 12, 280–289. (in Chinese with English abstract) [陈中义, 李博, 陈家宽 (2004). 米草属植物入侵的生态后果及管理对策. 生物多样性, 12, 280–289.]
- Chung C (2006). Forty years of ecological engineering with *Spartina* plantations in China. *Ecological Engineering*, 27,

- 49–57.
- Daehler CC, Strong DR (1996). Status, prediction and prevention of introduced cordgrass *Spartina* spp. invasions in pacific estuaries, USA. *Biological Conservation*, 78, 51–58.
- Deng ZF, An SQ, Zhi YB, Zhou CF, Chen L, Zhao CJ, Fang SB, Li HL (2006). Preliminary studies on invasive model and outbreak mechanism of exotic species, *Spartina alterniflora* Loisel. *Acta Ecologica Sinica*, 26, 2678–2686. (in Chinese with English abstract) [邓自发, 安树青, 智颖飙, 周长芳, 陈琳, 赵聪蛟, 方淑波, 李红丽 (2006). 外来种互花米草入侵模式与爆发机制. 生态学报, 26, 2678–2686.]
- Fang C, Zhao H, Zhou CF, Lu XM, Chen FF, Yang Q, An SQ (2007). The impact of *Spartina alterniflora* invasion on soil properties of coastal salt marsh in China. *Journal of Nanjing University (Natural Science)*, 43, 274–283. (in Chinese with English abstract) [方超, 赵晖, 周长芳, 陆霞梅, 陈奋飞, 杨茜, 安树青 (2007). 互花米草入侵对我国海岸盐沼土壤特性的影响. 南京大学学报(自然科学版), 43, 274–283.]
- Gao S, Tanji KK, Scardaci SC (2004). Impact of rice straw incorporation on soil redox status and sulfide toxicity. *Agronomy Journal*, 96, 70–76.
- Gu ZQ, Zhang LQ (2009). Physiological responses of *Spartina alterniflora* to long-term waterlogging stress. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 29, 876–881. (in Chinese with English abstract) [古志钦, 张利权 (2009). 互花米草对持续淹水胁迫的生理响应. 环境科学学报, 29, 876–881.]
- Hulme PE, Pysek P, Nentwig W, Vilà M (2009). Will threat of biological invasions unite the European Union? *Science*, 324, 40–41.
- Jiang GM, Zhu GJ (2001). Effects of natural high temperature and irradiation on photosynthesis and related parameters in three arid sandy shrub species. *Acta Phytocologica Sinica*, 25, 525–531. (in Chinese with English abstract) [蒋高明, 朱桂杰 (2001). 高温强光环境条件下3种沙地灌木的光合生理特点. 植物生态学报, 25, 525–531.]
- Kang H, Shi GY, Li JM (2009). Effects of NaCl stress on photosynthesis and parameters of *Spartina alterniflora*. *Guangxi Sciences*, 16, 451–454. (in Chinese with English abstract) [康浩, 石贵玉, 李佳枚 (2009). NaCl胁迫对互花米草光合作用及其参数的影响. 广西科学, 16, 451–454.]
- Kathilankal JC, Mozdzer TJ, Fuentes JD, McGlathery KJ, D'Odorico P, Zieman JC (2011). Physiological responses of *Spartina alterniflora* to varying environmental conditions in Virginia marshes. *Hydrobiologia*, 669, 167–181.
- Klepac-Ceraj V, Bahr M, Crump BC, Teske AP, Hobbie JE, Polz MF (2004). High overall diversity and dominance of microdiverse relationships in salt marsh sulphate-reducing bacteria. *Environmental Microbiology*, 6, 686–698.
- Kocsis MG, Nolte KD, Rhodes D, Shen TL, Gage DA, Hanson AD (1998). Dimethylsulfonylpropionate biosynthesis in *Spartina alterniflora*. *Plant Physiology*, 117, 273–281.
- Liang X, Zhang LQ, Zhao GQ (2006). A comparison of photosynthetic characteristics between *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis* under different CO₂ concentrations. *Acta Ecologica Sinica*, 26, 842–848. (in Chinese with English abstract) [梁霞, 张利权, 赵广琦 (2006). 芦苇与外来植物互花米草在不同CO₂浓度下的光合特性比较. 生态学报, 26, 842–848.]
- Maxwell K, Johnson GN (2000). Chlorophyll fluorescence—A practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51, 659–668.
- Naidoo G, McKee KL, Mendelssohn IA (1992). Anatomical and metabolic responses to waterlogging and salinity in *Spartina alterniflora* and *S. patens* (Poaceae). *American Journal of Botany*, 79, 765–770.
- Otte ML, Wilson G, Morris JT, Moran BM (2004). Dimethylsulphonylpropionate (DMSPP) and related compounds in higher plants. *Journal of Experimental Botany*, 55, 1919–1925.
- Pagter M, Bragato C, Malagoli M, Brix H (2009). Osmotic and ionic effects of NaCl and Na₂SO₄ salinity on *Phragmites australis*. *Aquatic Botany*, 90, 43–51.
- Renny-Byfield S, Ainouche M, Leitch IJ, Lim KY, Le Comber SC, Leitch AR (2010). Flow cytometry and GISH reveal mixed ploidy populations and *Spartina nonaploids* with genomes of *S. alterniflora* and *S. maritima* origin. *Annals of Botany*, 105, 527–533.
- Seliskar DM, Smart KE, Higashikubo BT, Gallagher JL (2004). Seedling sulfide sensitivity among plant species colonizing *Phragmites*-infested wetlands. *Wetlands*, 24, 426–433.
- Shen WY, Lu CM, Zhou CF (2011). Antioxidant systems of *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis* responded differently to environmental sulfur stress. *Journal of Fudan University (Natural Science)*, 50, 653–661. (in Chinese with English abstract) [沈文燕, 陆长梅, 周长芳 (2011). 互花米草和芦苇抗氧化系统在抵御硫胁迫过程中的响应差异. 复旦学报(自然科学版), 50, 653–661.]
- Stribling JM (1997). The relative importance of sulfate availability in the growth of *Spartina alterniflora* and *Spartina cynosuroides*. *Aquatic Botany*, 56, 131–143.
- Wang Q, An SQ, Ma ZJ, Zhao B, Chen JK, Li B (2006). Invasive *Spartina alterniflora*: Biology, ecology and management. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 44, 559–588. (in Chinese with English abstract) [王卿, 安树青, 马志军, 赵斌, 陈家宽, 李博 (2006). 入侵植物互花米草——生物学、生态学及管理. 植物分类学报, 44, 559–588.]
- Wu Y, Gao L, Cao MJ, Xiang CB (2007). Plant sulfur metabolism, regulation, and biological functions. *Chinese Bulletin of Botany*, 24, 735–761. (in Chinese with English abstract) [吴宇, 高蕾, 曹民杰, 向成斌 (2007). 植物硫营养代

- 谢、调控与生物学功能. 植物学通报, 24, 735–761.]
- Xiao Y, Tang JB, An SQ (2011). Responses of growth and sexual reproduction of *Phragmites australis* and *Spartina alterniflora* to salinity stress. *Chinese Journal of Ecology*, 30, 267–272. (in Chinese with English abstract) [肖燕, 汤俊兵, 安树青 (2011). 芦苇、互花米草的生长和繁殖对盐分胁迫的响应. 生态学杂志, 30, 267–272.]
- Ye Q, Hou ZH, Liu J, Liu RQ, Liu X (2011). H_2O_2 involvement in H_2S -induced stomatal closure of *Arabidopsis thaliana* L. *Plant Physiology Journal*, 47, 1195–1200. (in Chinese with English abstract) [叶青, 侯智慧, 刘菁, 刘瑞清, 刘新 (2011). H_2O_2 介导 H_2S 诱导的拟南芥气孔关闭. 植物生理学报, 47, 1195–1200.]
- Ye ZP, Yu Q (2007). Comparison of a new model of light response of photosynthesis with traditional models. *Journal of Shenyang Agriculture University*, 38, 771–775. (in Chinese with English abstract) [叶子飘, 于强 (2007). 一个光合作用光响应新模型与传统模型的比较. 沈阳农业大学学报, 38, 771–775.]
- Ye ZP, Yu Q (2008). Comparison of new and several classical models of photosynthesis in response to irradiance. *Journal of Plant Ecology* (Chinese Version), 32, 1356–1361. (in Chinese with English abstract) [叶子飘, 于强 (2008). 光合作用光响应模型的比较. 植物生态学报, 32, 1356–1361.]
- Yuan L, Zhang LQ, Gu ZQ (2010). Responses of chlorophyll fluorescence of an invasive plant *Spartina alterniflora* to continuous waterlogging. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 30, 882–889. (in Chinese with English abstract) [袁琳, 张利权, 古志钦 (2010). 入侵植物互花米草(*Spartina alterniflora*)叶绿素荧光对淹水胁迫的响应. 环境科学学报, 30, 882–889.]
- Zhou CF, An SQ, Deng ZF, Yin DQ, Zhi YB, Sun ZY, Zhao H, Zhou LX, Fang C, Qian C (2009). Sulfur storage changed by exotic *Spartina alterniflora* in coastal saltmarshes of China. *Ecological Engineering*, 35, 536–543.
- Zhou CF, An SQ, Zhao CJ, Fang C, Lu XM, Zhao H, Liu JN (2009). The influence of *Spartina alterniflora* invasion on emission of DMS and N_2O in coastal salt marsh. *Marine Sciences*, 33(2), 17–21. (in Chinese with English abstract) [周长芳, 安树青, 赵聪蛟, 方超, 陆霞梅, 赵晖, 刘静娜 (2009). 互花米草入侵对海岸盐沼二甲基硫及氧化亚氮气体释放的影响. 海洋科学, 33(2), 17–21.]
- Zhou CF, Shen WY, Lu CM, Wang HX, Xiao Y, Zhao YQ, An SQ (2014). Effects of salinity on the photosynthesis of two Poaceous Halophytes. *Clean-Soil, Air, Water*, doi: 10.1002/clen.201300840.
- Zhu XG, Zhang QD (1999). Advances in the research on the effects of NaCl on photosynthesis. *Chinese Bulletin of Botany*, 16, 332–338. (in Chinese with English abstract) [朱新广, 张其德 (1999). NaCl对光合作用影响的研究进展. 植物学通报, 16, 332–338.]
- Zhu YH, Tu NM, Xiao HQ, Guan GS, Wang H, Cai Q, Deng LC, Wei Y, Yi D, Huang ZC, Li HL (2008). Effects of sulfur nutrition on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of tobacco leaves. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 1000–1005. (in Chinese with English abstract) [朱英华, 屠乃美, 肖汉乾, 关广晟, 王辉, 蔡奇, 邓力超, 危跃, 易迪, 黄泽春, 李海林 (2008). 硫对烟草叶片光合特性和叶绿素荧光参数的影响. 生态学报, 28, 1000–1005.]

责任编辑: 赵 平 责任编辑: 李 敏