

外源 H₂S 处理对盐碱胁迫下垂丝海棠 幼苗生理特性的影响

赵婷¹, 杨建宁², 吴玉霞¹, 张瑞¹, 刘兵¹, 张夏焱¹, 高立杨¹, 王延秀^{1*}

(¹甘肃农业大学园艺学院, 兰州 730070; ²天水市麦积区果品产业局, 甘肃天水 741000)

摘要:【目的】研究外源喷施硫化氢(H₂S)对盐碱胁迫下垂丝海棠幼苗光合及生理特性的影响。【方法】采用盆栽试验法,对8叶龄垂丝海棠幼苗共设6个处理,即清水浇灌(CK₁)、盐碱胁迫处理(CK₂)、盐碱胁迫+0.1 mmol·L⁻¹NaHS喷施处理(T₁)、盐碱胁迫+0.2 mmol·L⁻¹NaHS喷施处理(T₂)、盐碱胁迫+0.3 mmol·L⁻¹NaHS喷施处理(T₃)、盐碱胁迫+0.4 mmol·L⁻¹NaHS喷施处理(T₄),测定各处理的叶绿素含量、光合特性、荧光参数、抗氧化酶活性、相对电导率及渗透调节物质含量,并进行相关与主成分分析。【结果】随盐碱胁迫时间的延长,叶绿素a(Chl a)、叶绿素b(Chl b)、叶绿素a+b(Chl a+b)、净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、初始荧光(F₀)、光化学淬灭系数(qP)均呈下降趋势;胞间CO₂浓度(C_i)、调节性能量耗散(Y(NPQ))、非调节性能量耗散(Y(NO))、相对电导率(REC)均呈上升趋势;脯氨酸(Pro)、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)均呈先升后降的趋势;相比CK₂,外源H₂S处理下各指标的上升和下降均有所减小,并具有浓度效应,呈现出随浓度升高先上升后下降的趋势;胁迫30 d时,各处理组的REC相比对照分别下降了22.16%、37.92%、20.92%、13.54%;Pro分别降低了17.99%、24.48%、16.58%、8.39%,表明H₂S处理具有浓度效应。T₂处理下Chl a、Chl b、Chl a+b、P_n、G_s、T_r、F₀及qP下降最少,且显著高于CK₂,低于CK₁;Y(NPQ)、Y(NO)、REC上升幅度最大;Pro、SOD、POD变化最明显。相关性分析结果表明,P_n与G_s、T_r、F₀、qP呈正相关,P_n与REC、C_i、Y(NO)、Y(NPQ)呈负相关。对上述指标标准化进行主成分分析,提取特征值>1的2个主成分,其特征值分别为14.783和2.781,方差贡献率分别为82.128%和15.452%,累计方差贡献率达到97.58%。依据主成分得分排序,外源H₂S对垂丝海棠盐碱胁迫缓解能力由高到低为:CK₁>T₂>T₁>T₃>T₄>CK₂。【结论】0.2 mmol·L⁻¹的外源H₂S可更好改善盐碱胁迫下垂丝海棠的光合能力、提高抗氧化酶活性、增加生物膜的稳定性,从而起到缓解盐碱胁迫的作用。

关键词: 苹果砧木;垂丝海棠;H₂S;盐碱胁迫;光合特性;叶绿素荧光;主成分分析

中图分类号:S661.1

文献标志码:A

文章编号:1009-9980(2020)08-1156-12

Effects of exogenous H₂S treatment on physiological characteristics of salt-alkali stressed seedling of *Malus halliana*

ZHAO Ting¹, YANG Jianning², WU Yuxia¹, ZHANG Rui¹, LIU Bing¹, ZHANG Xiayi¹, GAO Liyang¹, WANG Yanxiu^{1*}

(¹College of Horticulture, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, Gansu, China; ²Tianshui Maiji District Fruit Industry Bureau, Tianshui 741000, Gansu, China)

Abstract: 【Objective】The loess plateau production area in northwest China is the dominant production area of apple in China. Due to the abundant sunshine and large temperature difference between day and night, the area of apple cultivation has been expanding continuously. According to statistics, the saline-alkali land area accounts for 1/5 of the total arable land in China, while the saline-alkali area in the inland northwest is larger, accounting for more than 13% of the total saline-alkali area. Therefore, in order to improve fruit quality, plant stress resistance and physiological metabolism, it is particularly important

收稿日期:2020-03-03 接受日期:2020-05-20

基金项目:国家自然科学基金(31960581)

作者简介:赵婷,女,在读硕士研究生,主要从事果树栽培生理研究。Tel:18893912742,E-mail:1456653277@qq.com

*通信作者 Author for correspondence. Tel:13919489161,E-mail:wangxy@gsau.edu.cn

to choose appropriate exogenous substances to alleviate salt stress. In this study, the effects of exogenous hydrogen sulfide (H₂S) on photosynthesis and physiological characteristics of *Malus halliana* seedlings with 8 mature leaves grown under saline-alkali stress were studied by spraying different concentrations of H₂S. 【Methods】 The experiment adopted potted seedlings of *M. halliana* at 8-leaf age and irrigated with water or saline water (100 mmol · L⁻¹ NaCl + NaHCO₃ solution, saline-alkali stress). A total of 6 treatments were applied, namely, water irrigation (CK₁), saline-alkali stress (CK₂), saline-alkali stress + 0.1mmol · L⁻¹ NaHS spraying (T₁), saline-alkali stress + 0.2mmol · L⁻¹ NaHS spraying (T₂), saline-alkali stress + 0.3mmol · L⁻¹ NaHS spraying (T₃), and saline-alkali stress + 0.4mmol · L⁻¹ NaHS spraying (T₄). The saline water was sprayed onto the seedlings at 500 mL per pot, and NaHS solution was sprayed to the leaves at 18:00 every day. During the stress treatment, 500 mL of clean water was irrigated regularly from 17:00 to 18:00 every 5 days, and various indicators were measured and analyzed at 0 d, 10 d, 20 d and 30 d after stress treatment. Chlorophyll content, photosynthetic characteristics, fluorescence parameters, antioxidant enzymes, membrane leakage and osmotic regulating substances were determined and their correlations were analyzed. 【Results】 The results showed that with the extension of salt stress time, chlorophyll a, chlorophyll b, chlorophyll a + b, net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r), the initial fluorescence (F_0), and the coefficient of photochemical quenching (qP) decreased. Inter-cellular CO₂ concentration (C_i), regulatory energy dissipation ($Y(NPQ)$), non-regulatory energy dissipation ($Y(NO)$), and relative conductivity (REC) increased. Proline (Pro), superoxide dismutase (SOD) and peroxidase (POD) increased initially but declined later. Compared with CK₂, the increase or decline in each parameter was smaller under exogenous H₂S treatments. At 30 days under stress, the REC in treatment groups decreased by 13.54% to 37.92% and Pro decreased by 8.39% to 24.48%. H₂S treatment had a concentration effect. Under T₂ treatment, Chl a, Chl b, Chl a+b, P_n , G_s , T_r , F_0 , and qP had the lowest decrease, and were significantly higher than CK₂ but lower than CK₁. $Y(NPQ)$, $Y(NO)$ and REC increased the most. The changes in Pro, SOD and POD were the most obvious. Correlation analysis showed that P_n was positively correlated with G_s , T_r , F_0 , and qP , while negatively correlated with REC, C_i , $Y(NO)$ and $Y(NPQ)$. The above parameters were standardized, and principal component analysis was conducted to extract two principal components with a characteristic value of 14.783 and 2.781, respectively. The variance contribution rate was 82.128% and 15.452%, respectively. According to the ranking of principal component scores, the ability of exogenous H₂S to alleviate salt-alkali stress in *M. halliana* from high to low was CK₁ > T₂ > T₁ > T₃ > T₄ > CK₂. 【Conclusion】 Exogenous H₂S reduced the decrease of photosynthesis and the degradation of chlorophylls caused by saline-alkali stress in the seedlings of *M. halliana*. It effectively alleviates the oxidative damage caused by saline-alkali stress, and reduces membrane damage under stress. Exogenous H₂S at 0.2 mmol · L⁻¹ was found to be most effective to improve the photosynthetic capacity, increase antioxidant enzyme activity and promote stability of membrane of *M. sinensis* under saline-alkali stress.

Key words: Apple stock; *Malus halliana*; H₂S; Saline-alkali stress; Photosynthetic characteristics; Chlorophyll fluorescence; Principal component analysis

苹果(*Malus domestica* Borkh.)是世界温带落叶果树中最重要的树种,我国西北黄土高原产区是我国苹果的最优势产区,也是世界最大的苹果生产基地,但该地区 pH 8.2 的黑垆土以及生产中长期偏施肥导致土壤盐碱化面积逐年扩大、盐碱化程度日

趋加剧,严重影响果实产量及品质形成与提升^[1-2]。盐碱胁迫会引起植物细胞中活性氧含量增加,离子平衡失调,渗透调节能力降低,代谢产物积累,影响其光合潜能及植株的正常生长。

硫化氢(H₂S)被认为是继 NO、CO 之后的第三

种气体信号分子,参与多种植物的生理过程,并且参与抵抗重金属、盐、干旱及高温等逆境胁迫,在植物非生物胁迫的应答中发挥了非常重要的作用^[3-4]。郑州元等^[5]研究表明,外源 H₂S 通过提高加工番茄幼苗叶片的光合色素含量和光合电子传递效率,有效地缓解盐胁迫对加工番茄叶片 PS II 的伤害,增强其抗盐性。Mostofa 等^[6]和 Shan 等^[7]在对水稻、玉米的研究中还发现 H₂S 能够通过调节盐胁迫下抗氧化酶活性、维持细胞内氧化还原平衡和离子平衡来缓解由盐胁迫引起的氧化损伤,进而提高玉米和水稻幼苗对盐胁迫的适应能力。孙晓莉等^[8]对板栗的研究发现,适宜浓度的 NaHS 可以增强干旱胁迫下幼苗叶绿素合成能力,从而缓解叶绿素含量的下降,提高板栗幼苗的抗旱性。Christou 等^[9]在对草莓的研究表明,NaHS 预处理可以通过提高叶片叶绿素荧光、气孔导度和相对含水量,减少离子渗透和膜脂过氧化来提高草莓幼苗抗高温胁迫的能力。王鸿蕉等^[10]对白菜的研究结果显示,4 °C 冷胁迫下,外源 H₂S 处理可以通过诱导上调白菜幼苗光合作用相关基因表达量和提升净光合速率,进而提高其光合作用强度,同时外源 H₂S 处理促进渗透调节物质积累,调节叶片细胞的渗透性,减少水分的丧失,为细胞代谢提供相对稳定的环境,进而促进冷胁迫下白菜幼苗的生长。Zhang 等^[11]研究结果表明,NaHS 处理增强了铜胁迫下小麦种子中淀粉酶和酯酶活性,减少了过氧化氢和丙二醛的积累。H₂S 作为第三种气体信号分子的生理作用在越来越多的植物中被发现,然而气体信号分子的研究大部分集中在蔬菜^[12]、茶树^[13]和主要的粮食作物^[14-15]上,而在木本植物苹果上的生理响应特性还不清楚。

垂丝海棠原产于甘肃河西走廊干旱、盐碱生境,是一种抗寒、耐旱、耐盐碱的苹果砧木资源^[16]。本试验在盐碱胁迫的基础上,进一步对垂丝海棠实生苗进行不同浓度梯度的外源 H₂S 喷施处理,旨在探讨外源 H₂S 对盐碱胁迫下垂丝海棠幼苗生理特性的响应,为西北盐碱地苹果的栽培生产提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 材料

试验于 2019 年 1—8 月在甘肃农业大学避雨棚(E 103°34', N 36°10')中进行,选取生长一致的垂

丝海棠 8 叶龄幼苗 18 株,移入 3.5 kg 盛装基质(20%蛭石,20%珍珠岩,60%泥炭)、质量为 0.65 kg 的花盆(内径 25 cm,深 38 cm)中,每盆一株,并置于甘肃农业大学园艺学院避雨棚中进行统一管理 30 d。定期除草,浇水。

1.2 试验处理

选取长势基本一致、无病虫害的垂丝海棠 8 龄幼苗进行试验,设 100 mmol·L⁻¹ NaCl + NaHCO₃ 溶液为盐碱胁迫^[17]。试验共设 6 个处理,即清水浇灌(CK₁)、盐碱胁迫处理(CK₂)、盐碱胁迫+0.1 mmol·L⁻¹ NaHS 喷施处理(T₁)、盐碱胁迫+0.2 mmol·L⁻¹ NaHS 喷施处理(T₂)、盐碱胁迫+0.3 mmol·L⁻¹ NaHS 喷施处理(T₃)、盐碱胁迫+0.4 mmol·L⁻¹ NaHS 喷施处理(T₄)。其中 NaHS 溶液以叶片喷施的方式于每日 18:00 喷施,每盆均匀喷施 50 mL,每隔 3 d 喷施 1 次,共喷施 3 次。且每个处理 3 个重复,每个重复 1 盆。盐碱胁迫处理次日开始计算胁迫时间,胁迫处理期间,每隔 5 d 于 17:00—18:00 定期浇灌 500 mL 清水(水分刚好不外渗),于胁迫 0、10、20、30 d 进行各项指标的测定和分析。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 光合、荧光及叶绿素含量的测定 具体方法如下。

(1)光合参数:采用便携式光合仪(LI-6400, LICOR, Linco ln, NE, USA),于胁迫 0、10、20、30 d 早上 9:00—11:00,选取向阳枝条上的成熟叶片测定其净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、胞间 CO₂(C_i)、气孔导度(G_s),每个处理选取 3 株,光合仪系统控制叶片温度 25 °C,测定系统采用开放式气路,自然光源,光合有效辐射为 400~600 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,叶室内空气流量设定为 500 mL·min⁻¹,室内 CO₂ 浓度为(385±10) $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ 。

(2)荧光参数:采用 IMAG-ING-PAM 叶绿素荧光成像仪测定荧光参数,与光合参数测定同步,经 30 min 暗处理,测定初始荧光(F_0)、非调节性能量耗散 Y(NO)、光化学猝灭系数(qP)的变化、调节性能量耗散 Y(NPQ),并用 Imaging Win Geg E software (Walz, Ef-feltrich, Germany)软件(Walz, Effeltrich, 德国)分析数据。

(3)叶绿素含量:采集胁迫至 0、10、20、30 d 的叶片,用蒸馏水擦洗表面污物并去除叶脉部分,称取 0.2 g 新鲜样品剪碎于试管,加入 10 mL 80%丙酮浸

提 24 h。测定在波长 665 nm、649 nm 下的吸光度。将测定得到的吸光值代入公式,据此即可得到叶绿素 a(Chl a)和叶绿素 b(Chl b)含量,二者之比为叶绿素 a/b(Chl a/b),二者之和为叶绿素 a+b(Chl a+b)^[18]。

1.3.2 生理指标的测定 于胁迫后 0、10、20、30 d,取植株中上部功能性叶片,剪掉叶脉并洗净磨碎,用于相关指标的测定。相对电导率(REC)采用电导仪法^[19]测定,游离脯氨酸含量采用酸性茚三酮法^[20]测定,SOD 酶活性采用氮蓝四唑光还原法^[19]测定,POD 酶活性采用愈创木酚法^[21]测定。

1.4 数据处理与分析

用 Excel 2013 及 Origin 8.0 进行数据处理及作图,并用 SPSS 22.0 进行方差分析和主成分分析。统计分析采用单因素 ANOVA 的 LSD 比较处理间差异显著性($\alpha=0.05$)。

2 结果与分析

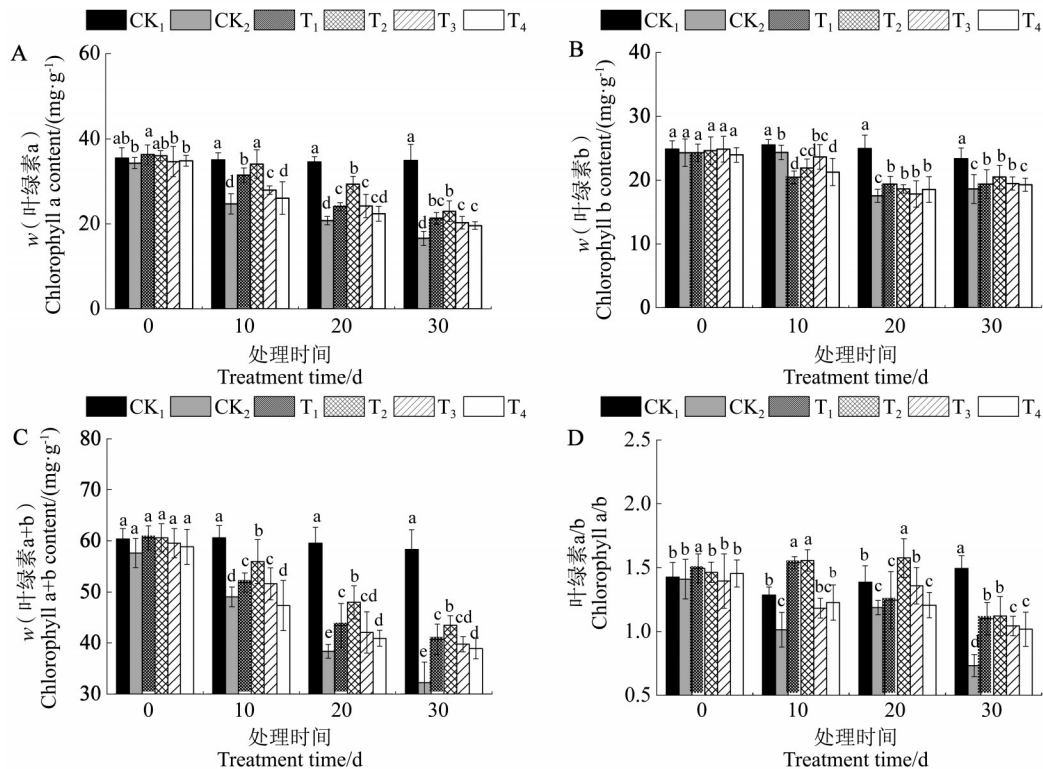
2.1 盐碱胁迫下外源 H₂S 对垂丝海棠叶片光合色素含量的影响

由图 1-A 可以看出,随处理时间的延长,各处

理下的 Chl a 均呈下降趋势;而随着 H₂S 浓度的增加,垂丝海棠叶片 Chl a 呈先升后降的趋势,在 T₂ 处理达到峰值,显著高于 CK₂ 低于 CK₁。胁迫至 10 d 时,各处理组的 Chl a 出现明显的下降。胁迫至 30 d 时,不同浓度 H₂S 处理下的 Chl a 含量最低,分别为 21.31 (T₁)、22.96(T₂)、20.29(T₃)、19.61 mg·g⁻¹(T₄),且不同浓度 H₂S 处理下的 Chl a 显著高于 CK₂ (16.60 mg·g⁻¹),相比 CK₂ 依次提高了 28.37%(T₁)、38.31%(T₂)、22.23%(T₃)、18.13%(T₄)。

由图 1-B 可知,随胁迫时间的延长,所有处理的 Chl b 呈降一升的趋势,胁迫至 20 d 时,各 H₂S 处理下 Chl b 含量降到最低,分别为 19.36(T₁)、18.63 (T₂)、17.83(T₃)、18.54 mg·g⁻¹(T₄),且随 H₂S 浓度的增加呈先降后升的趋势,各处理显著低于 CK₁ (24.94 mg·g⁻¹),高于 CK₂ (17.54 mg·g⁻¹),相比于 CK₂ 依次增加了 10.38%(T₁)、6.21%(T₂)、1.65%(T₃)、5.70%(T₄)。

图 1-C 可得,在盐碱胁迫下,各处理的 Chl a+b 含量的变化趋势与 Chl a 的变化趋势相同,胁迫至 30 d 时,不同浓度 H₂S 处理下的 Chl a+b 含量达到最低,分别为 40.68 (T₁)、43.46 (T₂)、39.75 (T₃)、



不同小写字母表示在 $p < 0.05$ 水平上差异显著。下同。

Different small letters indicate significant difference at $p < 0.05$. The same below.

图1 外源H₂S处理对盐碱胁迫下垂丝海棠叶片光合色素含量的影响

Fig. 1 Effect of exogenous H₂S treatment on photosynthetic pigment content in leaves of salt-alkali-stressed *M. halliana*

38.89 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ (T_4), 且各 H_2S 处理下的 Chl a+b 的含量均显著高于 CK_2 (32.21 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$), 相比于 CK_2 依次上升了 26.29%、34.93%、23.41%、20.74%。

在盐碱胁迫下, 各处理的 Chl a/b 变化均随胁迫时间的延长呈降—升—降的趋势 (1-D)。胁迫至 30 d 时, 不同浓度 H_2S 处理下的 Chl a/b 含量达最低值, 分别为 1.10 (T_1)、1.12 (T_2)、1.04 (T_3)、1.01 (T_4), 且各 H_2S 处理下的 Chl a/b 的含量显著高于 CK_2 (0.73), 相比于 CK_2 依次提高了 50.51%、53.24%、42.67%、39.18%。

2.2 盐碱胁迫下外源 H_2S 对垂丝海棠叶片光合特性的影响

从图 2-A 可以看出, 随处理时间的延长, 垂丝海棠叶片的 P_n 呈持续降低的趋势, 胁迫至 30 d 时, 不同浓度 H_2S 处理下 P_n 降至最低, 分别为 11.20 (T_1)、14.27 (T_2)、12.27 (T_3)、10.53 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (T_4), 均显著高于盐碱胁迫 (CK_2) 处理 (8.16 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 显著低于 CK_1 (20.73 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 相较于 CK_2 , P_n 分别提高了 37.14% (T_1)、74.69% (T_2)、50.20% (T_3)、28.98% (T_4)。由此可见, 外源 H_2S 对盐胁迫下 P_n 的下降具有缓解作用。

由图 2-B 可得, 随胁迫时间的延长, 垂丝海棠

叶片的 G_s 与 P_n 趋势相同, 胁迫至 10 d, G_s 出现明显的下降。胁迫至 30 d 时, 各 H_2S 处理降至最小值分别为 0.061 (T_1)、0.068 (T_2)、0.06 (T_3)、0.062 $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (T_4), 显著高于 CK_2 (0.045 $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 且相较于 CK_2 , G_s 分别增加了 35.29% (T_1)、50.74% (T_2)、46.33% (T_3)、38.25% (T_4)。

在盐碱胁迫下, 随着时间的延长, 垂丝海棠叶片的 C_i 呈逐渐升高的趋势 (图 2-C)。胁迫至 10 d 时, C_i 出现明显的上升。胁迫至 30 d 时, 各 H_2S 处理下 C_i 值达到最大, 分别为 643.67 (T_1)、619.00 (T_2)、654.00 (T_3)、686.00 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ (T_4), 显著低于 CK_2 (712.00 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), 显著高于 CK_1 (464.00 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), 与 CK_2 相比, $T_1 \sim T_4$ 依次降低了 9.59%、13.06%、8.15%、3.65%。说明 H_2S 能显著抑制盐碱胁迫下 C_i 的升高。

图 2-D 表明, 在胁迫下, 随着时间的延长, 垂丝海棠叶片的 T_r 呈下降的趋势。胁迫至 10 d 时, T_r 出现明显的下降, 胁迫至 30 d 时, 各 H_2S 处理下 T_r 达到值达到最小, 分别为 2.4 (T_1)、2.8 (T_2)、2.6 (T_3)、2.4 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (T_4)。显著高于 CK_2 (2.2 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 显著低于 CK_1 (3.8 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 相较 CK_2 , 各处理组下的 T_r 依次增加了 7.35%、25.00%、16.18%、

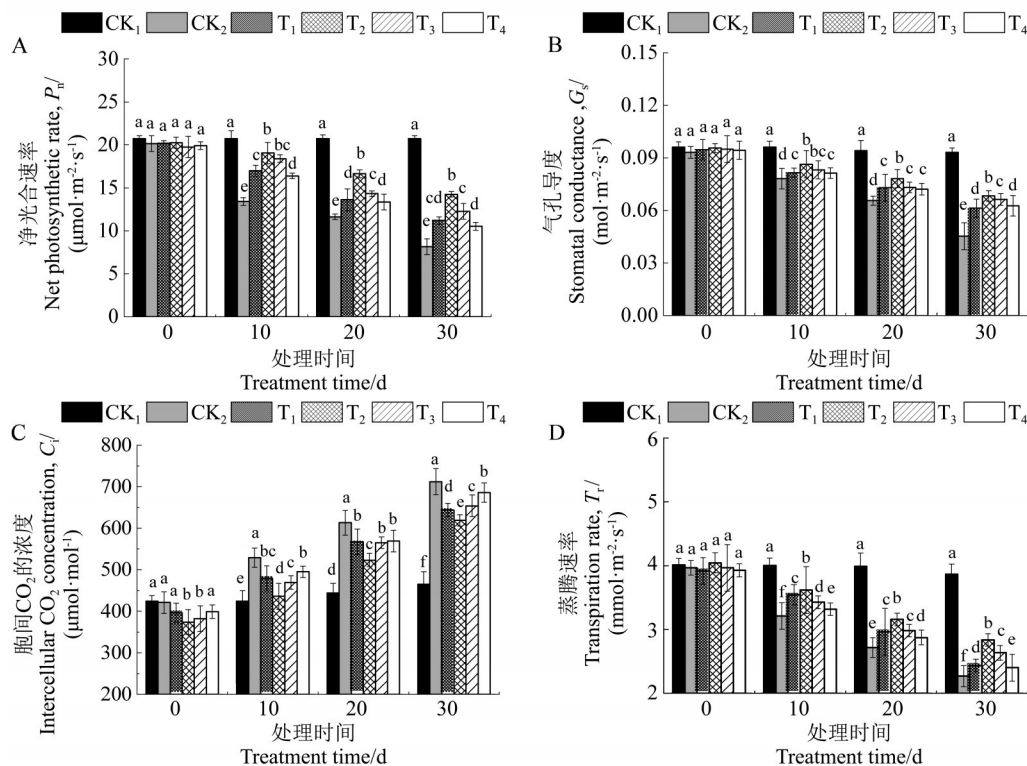


图 2 外源 H_2S 处理对盐碱胁迫下垂丝海棠叶片 P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_r 的影响

Fig. 2 Effects of exogenous H_2S treatment on P_n , G_s , C_i and T_r in leaves of saline-alkali-stressed *M. halliana*

5.88%。说明 H₂S 延缓了盐碱胁迫下 *T_i* 的下降。

2.3 盐碱胁迫下外源 H₂S 对垂丝海棠叶片荧光参数的影响

由图 3-A 可知,随盐碱胁迫时间的延长,*F₀* 逐渐下降,胁迫至 10 d 时,*F₀* 出现明显下降,各处理组显著高于 CK₂,低于 CK₁。胁迫至 30 d 时,随着 H₂S 浓度的增加,*F₀* 呈先升高后降低的趋势,各 H₂S 处理下的 *F₀* 分别为 0.122(T₁)、0.139(T₂)、0.116(T₃)、0.102(T₄),显著高于 CK₂,显著低于 CK₁ (*p* < 0.05),T₂ 处理时达到最大值,且相较于 CK₂,T₁~T₄ 处理下的 *F₀* 依次增加了 30.71%、48.93%、24.29%、9.29%。

由图 3-B 可知,随胁迫时间的延长,*qP* 呈逐渐下降的趋势。胁迫至 30 d 时,随着 H₂S 浓度的增加,*qP* 呈先升高后降低的趋势,T₂ 处理时达到最大值,T₁~T₄ 处理下 *qP* 值分别为 0.46(T₁)、0.48(T₂)、0.45(T₃)、0.43(T₄),均显著高于 CK₂(0.41),显著低于 CK₁(0.66),且相较于 CK₂ 依次增加了 11.39%、15.49%、7.49%、3.21%。

图 3-C 表明,随胁迫时间的延长,Y(NO) 呈上升趋势,胁迫至 10 d 时,叶片的 Y(NO) 较 0 d 出

现明显的上升。胁迫至 30 d 时,随着 H₂S 浓度的增加,Y(NO) 呈先升高后降低的趋势,T₁~T₄ 处理下 Y(NO) 值分别为 0.46(T₁)、0.41(T₂)、0.48(T₃)、0.51(T₄),在 T₂ 处理时达到最低值,T₁~T₄ 的 Y(NO) 值相比 CK₂ 分别降低了 15.99%、24.99%、11.47%、6.37%。

从图 3-D 可以看出,Y(NPQ) 随胁迫时间的延长呈逐渐上升的趋势,胁迫至 10 d 时,叶片的 Y(NPQ) 呈现明显的上升趋势。胁迫至 30 d 时,随着 H₂S 浓度的增加,Y(NPQ) 呈降-升的趋势,T₁~T₄ 处理下 Y(NPQ) 分别为 0.57(T₁)、0.55(T₂)、0.56(T₃)、0.59(T₄),T₂ 处理时达到最低值,相比 CK₂,各 H₂S 处理组下的 Y(NPQ) 分别降低了 11.89%、14.63%、14.02%、8.75%。

2.4 盐碱胁迫下外源 H₂S 对垂丝海棠叶片 REC 和 Pro 含量的影响

由图 4-A 可得,随着盐碱胁迫时间的延长,所有处理的 REC 呈逐渐升高的趋势,胁迫至 20 d 时,各 H₂S 处理下垂丝海棠叶片 REC 含量出现明显提升,胁迫至 30 d 时,H₂S 处理下的 REC 值达到最大,分别为 36.45(T₁)、29.07(T₂)、37.03(T₃)、41.24(T₄),

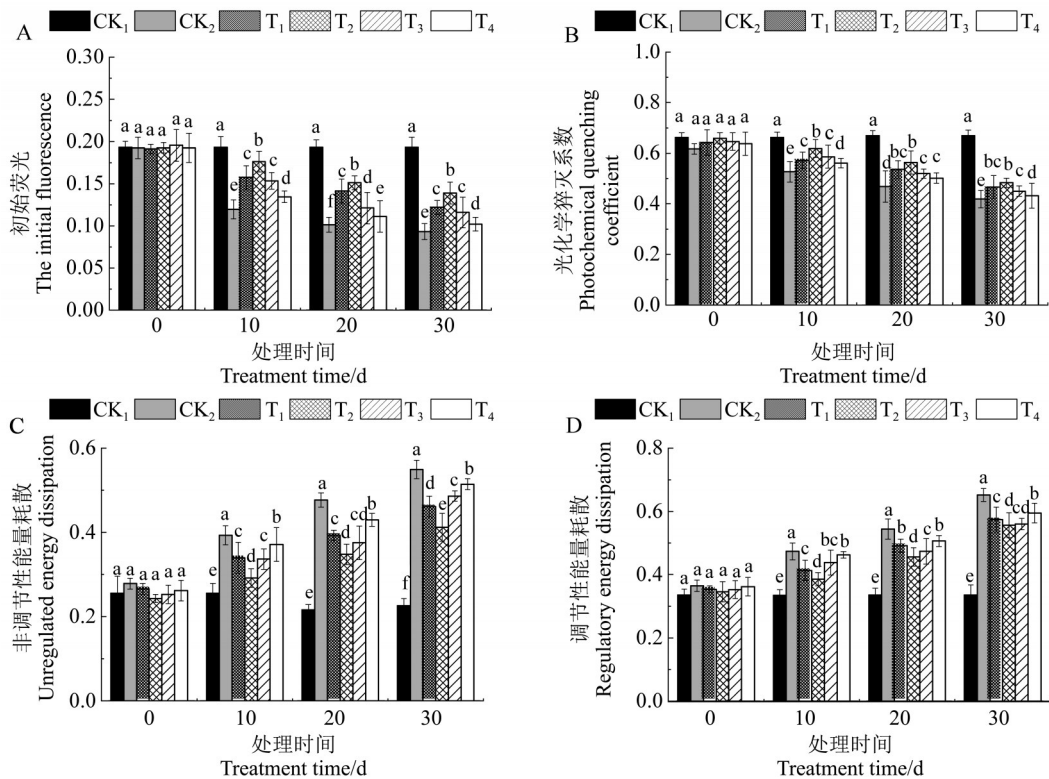


图3 外源H₂S处理对盐碱胁迫下垂丝海棠叶片 *F₀*、*qP*、Y(NPQ)、Y(NO) 的影响
 Fig. 3 Effects of exogenous H₂S treatment on the contents of *F₀*, *qP*, Y(NPQ) and Y(NO) in the leaves of saline-alkali stressed *M. halliana*

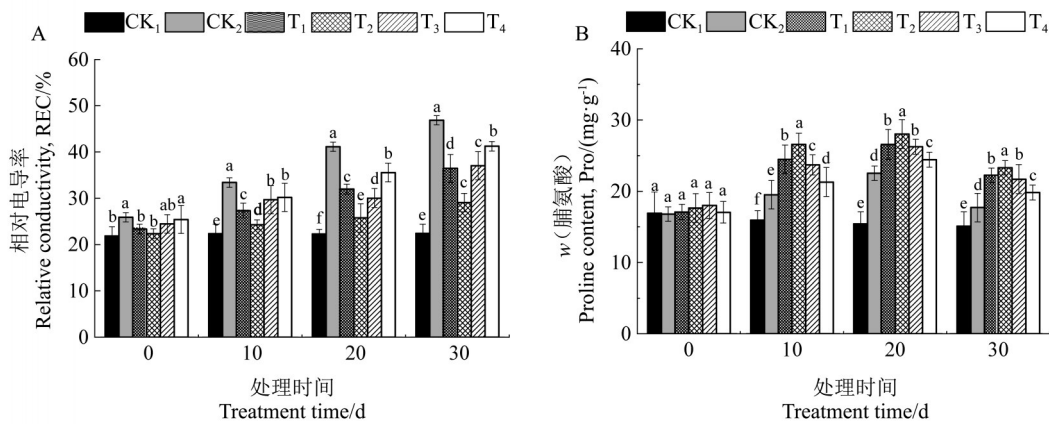


图 4 外源 H₂S 处理对盐碱胁迫下垂丝海棠叶片 REC、Pro 含量的影响

Fig. 4 Effects of exogenous H₂S treatment on REC and Pro contents in leaves of *M. halliana*

且 T₁、T₂、T₃、T₄ 显著高于 CK₁，显著低于 CK₂ ($p < 0.05$)，且随 H₂S 浓度的升高，各处理呈先降低后升高的趋势，T₂ 处理达到最低值，相比 CK₂，各 H₂S 处理下 REC 含量分别下降了 22.16%、37.92%、20.92%、13.54%。

图 4-B 表明，随胁迫时间的延长，脯氨酸 (Pro) 含量呈先升后降的趋势，CK₁ 基本无变化 (图 4-B)。胁迫至 10 d 时，H₂S 处理下垂丝海棠叶片 Pro 含量出现明显上升，且显著高于 CK₂。胁迫至 20 d 时，H₂S 处理下的 Pro 达到最大值，分别为 22.24 (T₁)、23.31 (T₂)、21.68 (T₃)、19.83 mg·g⁻¹ (T₄)，显著高于 CK₁ (15.08 mg·g⁻¹)，低于 CK₂ (17.70 mg·g⁻¹)，随 H₂S 浓度的增加，各 H₂S 处理呈先升后降的趋势，T₂ 处理最大，且与 CK₂ 相比，各 H₂S 处理下 Pro 含量分别降低了 17.99%、24.48%、16.58%、8.39%。

2.5 盐碱胁迫下外源 H₂S 对垂丝海棠叶片抗氧化酶活性的影响

由图 5-A 可得，随着盐碱胁迫时间的延长，叶

片的 SOD 活性呈先升高后降低的趋势，CK₁ 基本不变，在胁迫 10 d 时，SOD 活性均呈上升趋势，各处理中 T₁、T₄ 达到最大值，分别为 353.17、341.01 U·g⁻¹；胁迫至 20 d 时，SOD 的 T₂、T₃ 处理达到峰值，分别为 437.05、389.77 U·g⁻¹，且随着 H₂S 浓度的增加，SOD 活性均呈先升后降的趋势。胁迫至 30 d 时，SOD 活性下降，各个处理均显著高于 CK₂ ($p < 0.05$)，且各处理下的 SOD 活性分别比 CK₂ 增加了 6.05%、29.42%、12.34%、7.12%。

从图 5-B 可以看出，随胁迫时间的延长，叶片的 POD 活性均呈先升后降的趋势，在胁迫 10 d 时，POD 活性均呈上升趋势，各处理中 T₃、T₄ 达到最大值，分别为 179.33、156.00 U·g⁻¹。胁迫至 20 d 时，T₁、T₂ 处理达到峰值，分别为 192.00、213.33 U·g⁻¹，且随着 H₂S 浓度的增加，POD 活性均先升后降。胁迫至 30 d 时，POD 活性均下降，各处理组均显著高于 CK₂ ($p < 0.05$)，相比 CK₂，不同浓度 H₂S 处理下的 POD 活性分别增加了 43.14%、65.42%、31.71%、

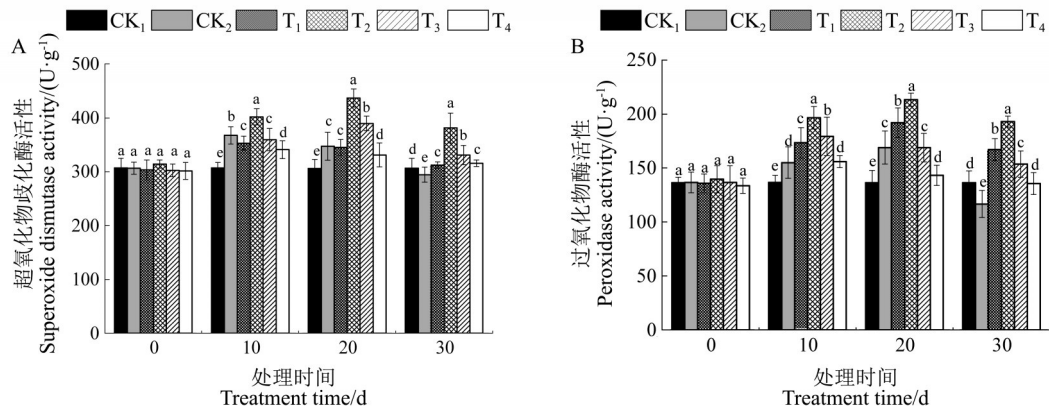


图 5 外源 H₂S 处理对盐碱胁迫下垂丝海棠叶片 SOD、POD 活性的影响

Fig. 5 Effect of exogenous H₂S treatment on SOD and POD activities in leaves of *M. halliana* under salt and alkali stress

16.29%。

2.6 盐碱胁迫下不同浓度外源H₂S对垂丝海棠生理效应的综合评价

为综合评价盐碱胁迫下不同浓度外源H₂S对垂丝海棠的作用机制,将相关的18个指标进行相关分析与主成分分析。由表1可以看出,P_n与G_s、

T_r、F₀、qP呈正相关,P_n与REC、C_i、Y(NO)、Y(NPQ)呈负相关。表明可以用P_n、G_s、T_r、F₀、qP、REC、C_i、Y(NO)、Y(NPQ)等指标来评价外源H₂S对垂丝海棠在盐碱胁迫下的缓解程度。

对上述指标标准化,对负相关指标数值进行1-X处理,进行主成分分析,提取特征值>1的2个

表1 不同处理下垂丝海棠各项指标的相关性分析

Table 1 Correlation analysis of various indexes of *M. halliana* under different treatments

	P _n	Chl a	Chl b	Chl a+b	Chl a/b	SOD	POD	Pro	REC	G _s	C _i	T _r	F ₀	qP	Y(NO)	Y(NPQ)
P _n	1															
Chl a	0.981**	1														
Chl b	0.888*	0.891*	1													
Chl a+b	0.987**	0.993**	0.983**	1												
Chl a/b	0.755	0.653	0.728	0.580	1											
SOD	0.174	0.007	0.079	0.086	0.144	1										
POD	0.191	0.069	0.083	0.153	0.266	0.876*	1									
Pro	-0.409	-0.523	-0.522	-0.436	-0.291	0.692	0.792	1								
REC	-0.959**	-0.914*	-0.822*	-0.841*	-0.942**	-0.392	-0.456	0.155	1							
G _s	0.977**	0.958**	0.951**	0.982**	0.981**	0.149	0.185	-0.364	-0.932**	1						
C _i	-0.985**	-0.995**	-0.987**	-0.989**	-0.950**	-0.047	-0.121	0.479	0.933**	-0.953**	1					
T _r	0.986**	0.982**	0.993**	0.971**	0.910*	0.059	0.046	-0.543	-0.907*	0.947**	-0.983**	1				
F ₀	0.887*	0.786	0.985**	0.982**	0.944**	0.13	0.199	-0.42	-0.957**	0.843*	-0.595	0.677	1			
qP	0.963**	0.993**	0.985**	0.972**	0.914*	-0.065	-0.005	-0.592	-0.879*	0.924**	-0.990**	0.982**	0.978**	1		
Y(NO)	-0.986**	-0.993**	-0.991**	-0.987**	-0.946**	-0.093	-0.158	0.458	0.945**	-0.946**	0.997**	-0.980**	-0.998**	-0.986**	1	
Y(NPQ)	-0.878*	-0.792	-0.879*	-0.687	-0.551	0.03	-0.026	0.536	0.894*	-0.870*	0.686	-0.582	-0.870*	-0.885*	0.576	1

注:*表示在0.05水平上显著相关,**表示在0.01水平上显著相关。下同。

Note: * indicates significant difference at 0.05, ** indicates significant difference at 0.01. The same below.

主成分,其特征值分别为14.783和2.781(表2),方差贡献率分别为82.128%和15.452%,累计方差贡献率达到97.58%,符合分析要求。第一主成分(PC1)综合了Chl含量、REC、P_n、C_i、G_s、T_r、F₀、qP等指标的信息,第二主成分(PC2)综合了SOD、POD、Pro指标的信息。

对上述两个主成分代表的指标进行总得分排

表2 主成分分析方差解释

Table 2 Total variance explained

指标	特征值	方差贡献率	累计方差贡献率
Item	Eigen values	Proportion of variance/%	Cumulative variance/%
PC1	14.783	82.128	82.128
PC2	2.781	15.452	97.580

注:PC1-2 分别指1-2主成分。下同。

Note: PC1-2. The first-second principal components, respectively. The same below.

名,F1、F2分别代表第一、第二主成分。综合得分(F)是每个主成分得分与对应贡献率的乘积之和,即:F=F1×82.128%+F2×15.452%。由表3可知,垂丝海棠在不同处理下的综合得分分别为-0.142 2(T₁)、0.410 0(T₂)、-0.173 3(T₃)、-0.493 4(T₄)、-0.015 2(CK₂)。因此,盐碱胁迫下不同浓度外源H₂S对垂丝海棠生理特性的缓解效应依次为:T₂、T₁、T₃、T₄、CK₂。

3 讨论

植物生长对盐碱胁迫非常敏感,盐碱胁迫会严重影响植物的生长发育,引起植物生物量减少,因此生理指标可作为评估盐碱胁迫程度和植物耐盐碱能力的重要参考指标^[5]。叶绿素是一种重要的光合色素,其含量可以衡量植物耐盐碱性^[22-23]。有

表3 垂丝海棠在不同处理下的综合得分排名

Table 3 Comprehensive score ranking of different treatments

处理 Treatment	综合得分排名 Composite scores ranking		综合得分(F) Composite score (F)	综合得分排名 Composite scores ranking
	PC1-1(F1)	PC2-1(F2)		
T ₁	-0.239 41	0.352 10	-0.142 216 153	2
T ₂	0.190 07	1.643 40	0.410 038 858	1
T ₃	-0.268 06	0.303 27	-0.173 291 036	3
T ₄	-0.535 27	-0.347 98	-0.493 376 415	4
CK ₂	-1.020 16	-1.147 76	-1.015 188 880	5

研究表明植株叶片在高盐胁迫下,细胞中有害离子含量增加,叶绿素与叶绿体蛋白的结合变得松弛,叶绿素被分解^[24]。黄茵等^[13]在茶树幼苗研究中发现喷施外源 H₂S 增加了叶绿素含量。本试验中,通过施加不同浓度的外源 H₂S 垂丝海棠幼苗的 Chl a、Chl b、Chl a + b 含量相比 CK₂ 有不同程度的上升,说明外源 H₂S 对盐碱胁迫下垂丝海棠叶片叶绿素含量有一定的缓解作用,并且缓解程度随浓度变化。植物生长通过光合作用产物的积累实现,光合系统的正常运转是植物生长发育的保障^[25]。大量研究表明,气孔限制和非气孔限制都会引起 P_n 下降^[26]。如果 C_i 和 G_s 同时下降,说明气孔限制是光合速率下降的主要原因;如果 G_s 下降,而 C_i 维持不变甚至上升,则说明叶肉细胞同化能力降低等非气孔因素是光合速率下降的主要原因^[27]。本试验中,相比对照,盐碱胁迫下垂丝海棠 P_n、G_s、T_r 显著下降而 C_i 显著上升,表明在 100 mmol·L⁻¹NaCl+NaHCO₃ 胁迫下非气孔限制是 P_n 降低的主要原因,这与孙丽敏等^[28]在拟南芥上的研究结果不一致。有研究表明非气孔限制已成为促使光合速率降低的主要因子,这可能是由于高盐胁迫导致细胞中盐离子的大量累积,破坏叶绿体结构,造成叶片光合器官损伤、叶绿素含量降低、叶肉细胞光合活性下降^[29]。而通过喷施 H₂S 后,胁迫下垂丝海棠的 P_n、G_s、T_r 均显著提升,而 C_i 显著下降,且随着喷施 H₂S 浓度的增加 P_n、G_s、T_r 呈先升后降的趋势,在 T₂ 时达到最高;而 C_i 呈先降低后升高的趋势,在 T₂ 时最低,说明 H₂S 可以缓解盐胁迫下垂丝海棠叶片光合作用速率,且只有在适宜浓度下,才能最大程度地缓解盐胁迫下光合作用的下降,这与 Chen 等^[30]的研究结果一致,认为 H₂S 在植物光合代谢中发挥着重要作用。

叶绿素荧光参数代表 PS II 反应中心光合量子转换和光化学效率,可以反映植物光合作用强弱及

生长状态,是研究环境胁迫对植物光合作用影响的重要参数^[31]。F₀ 是初始荧光,是 PS II 反应中心处于完全开放时的荧光产量,它与叶绿素的浓度有关,一般认为,PS II 天线的热耗散增加导致 F₀ 降低。qP 代表 PS II 反应中心的开放程度,反映了电子传递情况。本试验研究表明,在胁迫 30 d 时,外源 H₂S 提高了盐碱胁迫下垂丝海棠叶片的 F₀、qP。外源 H₂S 增大了盐碱胁迫下的 F₀ 值,这可能与外源 H₂S 对叶绿素作用效果有关,这与符姿^[32]在茶树上的研究结果不一致。qP 反映了 PSII 吸收光能用于光化学电子传递的份额,qP 愈大,即 PS II 电子传递活性愈大^[33]。本试验表明,盐碱胁迫下 qP 显著低于 CK₁,Y(NPQ)、Y(NO) 显著高于 CK₁,说明盐碱胁迫下外源 H₂S 提高了 qP,降低了盐碱胁迫下叶片的 Y(NPQ)、Y(NO) 值,这可能是由于外源 H₂S 增强了盐碱胁迫下 PS II 电子传递活性和通过热耗散实现的光保护机制。然而这是一个复杂的过程,H₂S 在这个过程中是如何具体作用的仍需进一步研究。

细胞膜对于维持胞内代谢环境的稳定具有重要的意义。盐胁迫可增强细胞膜透性,导致其功能受到损伤,细胞内的电解质外渗,相对电导率升高。植物相对电导率是反映植物受到盐碱伤害和细胞膜是否稳定的一个重要生理指标^[34]。本试验研究表明,随胁迫时间的延长,REC 呈升高趋势,是由于盐碱胁迫使膜透性增大,导致溶质外渗,电解质渗透率增大^[35]。在盐碱胁迫的基础上喷施 H₂S 后,REC 含量显著降低,且随着 H₂S 浓度的增加,REC 呈先降后升的趋势,说明外源 H₂S 对盐胁迫引起的膜透性变化有保护作用,从而降低 REC 值,过高浓度的 H₂S 对 REC 缓解作用降低,这可能与高浓度的 H₂S 产生的渗透胁迫有关,这个结果与李永生等^[36]在玉米中的研究结论相似。大量研究表明,脯氨酸作为植物体内一种重要的渗透调节物质,其积累通

常被认为是植物抗逆性提高的表现^[21]。试验研究表明随盐碱胁迫时间的延长,脯氨酸含量呈升高趋势,前期脯氨酸含量升高,说明垂丝海棠可以通过积累渗透调节物质来抵抗盐碱胁迫,这与 Esmailpour 等^[37]和 Li 等^[38]在黄瓜和玉米上的研究结果一致。在盐碱胁迫下喷施 H₂S,脯氨酸含量显著提高,说明 H₂S 处理能进一步促进盐胁迫下脯氨酸的积累,且不同浓度 H₂S 对脯氨酸含量的积累效果不同。有研究表明在正常环境下植物体内活性氧的产生与清除处于动态平衡,当植物遭受逆境胁迫时,这种动态平衡就会被打破。而 SOD、POD 在清除超氧自由基、过氧化物、过氧化氢等方面具有重要作用^[39]。本试验研究表明,随盐碱胁迫时间的延长,SOD、POD 呈先升后降的趋势,可能是由于植物在初期会启动防御体系,增强 SOD、POD 等抗氧化酶活性,及时清除活性氧,但若胁迫持续或加剧,蛋白分解大于合成,酶活性下降,植物氧化伤害加剧^[40],从而导致 SOD、POD 先升后降。在胁迫下喷施外源 H₂S 后 SOD、POD 含量显著提高,表明 H₂S 处理能够增强 SOD、POD 活性,从而增强植物抗氧化系统的防御能力,维持细胞内氧化还原平衡的稳定,进而在一定程度上缓解盐胁迫引起的氧化损伤。

H₂S 对盐碱胁迫下垂丝海棠的影响较为复杂,是多个指标相互作用的结果,通过相关性分析和主成分分析可以了解多个指标间是否相关、相关性性质及密切程度。本试验以垂丝海棠 18 个指标为依据,进行相关性和主成分分析,结果表明植株的 P_n 与 G_s 、 T 表现出极显著正相关。光合速率与气孔导度达到了极显著正相关,可能是由于叶片气孔导度对光合作用影响很大,而施加外源 H₂S 增大了这种影响,另外从净光合速率和蒸腾速率的极显著正相关可看出,H₂S 的施加增大了蒸腾作用对植物叶片养分输送的力度,因此在一定程度上提高了光合速率^[5]。 P_n 与 Chl 含量呈显著正相关,是由于叶绿素为位于叶绿体内的光合色素,直接参与光合作用中光能的吸收、传递、分配和转化等过程,因此,叶绿素含量的多少直接影响光合作用的强弱^[41]。 P_n 与 F_0 呈显著正相关,与 qP 表现出极显著正相关,而初始荧光值与叶绿素含量和浓度有关^[42]。 P_n 与 C_i 呈极显著负相关,光合速率与胞间浓度呈极显著负相关,说明光合作用的增强引起了水稻叶片胞间 CO₂

浓度的降低。 P_n 与 REC 呈极显著负相关,这可能是由于植物细胞在逆境条件下透性变化和细胞膜受到损伤,电解质渗透率是损伤的重要指标。主成分分析结果表明,第一、第二主成分方差贡献率分别为 82.128% 和 15.452%。累计方差贡献率达到 97.58%,符合分析要求。从主成分分析结果可以得出在 H₂S 浓度为 0.2 mmol·L⁻¹ 时综合得分最高。

4 结 论

外源 H₂S 缓解盐碱胁迫下垂丝海棠幼苗光合作用的降低、叶绿素含量的降解及盐碱胁迫造成的氧化损伤,维持抗氧化酶系统的稳定,降低胁迫下膜透性损害,维护细胞膜的结构和功能,且具有一定的浓度效应。适宜浓度的外源 H₂S 能更好地改善盐碱胁迫下垂丝海棠的光合能力、提高抗氧化酶活性、增加生物膜稳定性,从而达到缓解盐碱胁迫的效应。

参考文献 References:

- [1] 张唤,黄立华,李洋洋,王鸿斌,梁正伟. 东北苏打盐碱地种稻研究与实践[J]. 土壤与作物,2016,5(3):191-197.
ZHANG Huan, HUANG Lihua, LI Yangyang, WANG Hongbin, LIANG Zhengwei. Research and experience of rice planting in saline-sodic soil in Northeast China[J]. Soil and Crops, 2016, 5 (3):191-197.
- [2] 张瑞,贾旭梅,朱祖雷,张夏焱,赵通,郭爱霞,刘兵,高立杨,王延秀. ‘烟富六号’苹果在不同砧木上响应盐碱胁迫的光合及生理特性[J]. 果树学报,2019,36(6):718-728.
ZHANG Rui, JIA Xumei, ZHU Zulei, ZHANG Xiayi, ZHAO Tong, GUO Aixia, LIU Bing, GAO Liyang, WANG Yanxiu. Photosynthesis and physiological characteristics of ‘Yanfu 6’ apple under saline-alkali stress on different rootstocks[J]. Journal of Fruit Science, 2019, 36(6):718-728.
- [3] 田雲,蒋景龙,李丽,余妙,任绪明. 信号分子硫化氢调控植物抗逆性研究进展[J]. 核农学报,2017,31(11):2279-2287.
TIAN Yun, JIANG Jinglong, LI Li, YU Miao, REN Xuming. Research advances in plant stress resistance regulated by signal molecule hydrogen sulfide[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2017, 31(11):2279-2287.
- [4] 董靖. 外源硫化氢对盐胁迫下草木樨种子萌发及幼苗生理的影响[D]. 泰安:山东农业大学,2018.
DONG Jing. Effects of exogenous hydrogen sulfide on seed germination and seedling physiology of sweet clover under salt stress[D]. Taian: Shandong Agricultural University, 2018.
- [5] 郑州元,林海荣,崔辉梅. 外源硫化氢对盐胁迫下加工番茄幼苗光合参数及叶绿素荧光特性的影响[J]. 核农学报,2017,31(7):1426-1435.

- ZHENG Zhouyuan, LIN Hairong, CUI Huimei. Effect of exogenous hydrogen sulfide on photosynthesis parameters and chlorophyll fluorescence characteristics of processing tomato seedlings under NaCl stress[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2017, 31(7):1426-1435.
- [6] MOSTOFA M G, DAISUKE S, MASAYUKI F, TRAN L P. Hydrogen sulfide regulates salt tolerance in rice by maintaining Na⁺/K⁺ balance, mineral homeostasis and oxidative metabolism under excessive salt stress[J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 1055.
- [7] SHAN C, LIU H, ZHAO L, WANG X. Effects of exogenous hydrogen sulfide on the redox states of ascorbate and glutathione in maize leaves under salt stress[J]. Biologia Plantarum, 2014, 58(1):169-173.
- [8] 孙晓莉, 张鑫荣, 田寿乐, 沈广宁, 许林. 外源硫化氢处理对板栗幼苗干旱胁迫抗性的影响[J]. 北方园艺, 2017(15):7-12.
SUN Xiaoli, ZHANG Xinrong, TIAN Shoule, SHEN Guangning, XU Lin. Effect of exogenous hydrogen sulfide on resistance of drought stress of chestnut seedlings[J]. The Northern Horticulture, 2017(15):7-12.
- [9] CHRISTOU A, FILIPPOU P, MANGANARIS G A, FOTOPOULOS V. Sodium hydrosulfide induces systemic thermotolerance to strawberry plants through transcriptional regulation of heat shock proteins and aquaporin[J]. BMC Plant Biology, 2014, 14(1):42.
- [10] 王鸿燕, 张丽萍, 刘志强, 刘旦梅, 金竹萍, 裴雁曦. 外源硫化氢对冷胁迫下白菜幼苗生长和光合作用的影响[J]. 西北植物学报, 2015, 35(4):780-786.
WANG Hongjiao, ZHANG Liping, LIU Zhiqiang, LIU Danmei, JIN Zhuping, PEI Yanxi. Influence of H₂S on growth and photosynthesis of *Brassica rapa* var. *pekinensis* under chilling stress [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2015, 35(4):780-786.
- [11] ZHANG H, TANG J, LIU X P. Hydrogen sulfide promotes root organogenesis in *Ipomoea batatas*, *Salix matsudana* and *Glycine max*[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2009, 51(12):1086-1094.
- [12] 周超凡, 吴帼秀, 李婷, 毕焕改, 李清明, 艾希珍. 外源 H₂S 对低温下日光温室黄瓜光合作用及抗氧化系统的影响[J]. 园艺学报, 2016, 43(3):462-472.
ZHOU Chaofan, WU Guoxiu, LI Ting, BI Huangai, LI Qingming, AI Xizhen. Effect of exogenous hydrogen sulfide on photosynthesis and antioxidant system of cucumber leaves under low temperature in solar-greenhouse[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2016, 43(3):462-472.
- [13] 黄蕾, 郭莎莎, 陈良超, 肖斌. 外源硫化氢对盐胁迫下茶树抗氧化特性的影响[J]. 植物生理学报, 2017, 53(3):497-504.
HUANG Han, GUO Shasha, CHEN Liangchao, XIAO Bin. Effects of exogenous hydrogen sulfide on the antioxidant characteristics of tea plant (*Camellia sinensis*) under salt stress[J]. Plant Physiology Journal, 2017, 53(3):497-504.
- [14] DUAN B B, MA Y H, JIANG M R, YANG F, NI L, LU W. Improvement of photosynthesis in rice (*Oryza sativa* L.) as a result of an increase in stomatal aperture and density by exogenous hydrogen sulfide treatment[J]. Plant Growth Regulation, 2015, 75(1):33-44.
- [15] 何庆元, 向仕华, 吴萍, 李正鹏, 王松华, 祝嫦娥, 张晓红. 硫化氢对盐胁迫条件下大豆抗氧化酶活性的影响[J]. 大豆科学, 2015, 34(3):427-431.
HE Qingyuan, XIANG Shihua, WU Ping, LI Zhengpeng, WANG Songhua, ZHU Changwei, ZHANG Xiaohong. Effects of hydrogen sulfide alleviates salt stress in soybean (*Glycine max*) antioxidative system[J]. Soybean Science, 2015, 34(3):427-431.
- [16] 石晓昀. 3个苹果砧木对长期水分胁迫的响应特性[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2017.
SHI Xiaoyun. Response characteristics of three apple rootstocks to long-term water stress[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2017.
- [17] 朱燕芳. 混合盐碱胁迫下苹果砧木的抗性生理和蛋白组学分析[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2018.
ZHU Yanfang. Resistance physiology and proteomic analysis of apple rootstocks under mixed salt-alkaline stress[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2018.
- [18] 贾婷婷, 常伟, 范晓旭, 宋福强. 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):1337-1347.
JIA Tingting, CHANG Wei, FAN Xiaoxu, SONG Fuqiang. 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):1337-1347.
- [19] KAWAGUCHI S, KITANO T, ITO K, MINAKATE A. Sodium ion activity and electrical conductivity of poly (maleic acid) and poly (isobutylene-alt-maleic acid) in aqueous salt-free solution[J]. Macromolecules, 1991, 24(23):6335-6339.
- [20] REDILLAS M C F R, PARK S H, LEE J W, KIM Y S, JEONG J S, JUNG H, BANG S W, HAHN T R, KIM J K. Accumulation of trehalose increases soluble sugar contents in rice plants conferring tolerance to drought and salt stress [J]. Plant Biotechnology Reports, 2012, 6(1):89-96.
- [21] 山雨思, 代欢欢, 何潇, 辛正琦, 吴能表. 外源茉莉酸甲酯和水杨酸对盐胁迫下颠茄生理特性和次生代谢的影响[J]. 植物生理学报, 2019, 55(9):1335-1346.
SHAN Yusi, DAI Huanhuan, HE Xiao, XIN Zhengqi, WU Nengbiao. Effects of exogenous methyl jasmonate and salicylic acid on physiological characteristics and secondary metabolism of *Atropa belladonna* under NaCl stress[J]. Plant Physiology Journal, 2019, 55(9):1335-1346.
- [22] 徐呈祥, 刘友良, 马艳萍. 硅对盐胁迫下库拉索芦荟叶绿素荧光参数和叶绿体超微结构的影响[J]. 园艺学报, 2007, 34(4):979-984.
XU Chengxiang, LIU Youliang, MA Yanping. Effects of silicon on parameters of chlorophyll fluorescence and ultrastructure of chloroplast in *Aloe vera* L. under salt stress[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2007, 34(4):979-984.
- [23] 李辛, 赵文智. 荒漠区植物雾冰藜光合特性对混合盐碱胁迫的响应[J]. 生态学报, 2018, 38(4):1183-1193.
LI Xin, ZHAO Wenzhi. Response of various salt-alkaline mixed stresses on the photosynthetic characteristics of *Bassia dasyphylla* in a desert region[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(4):1183-1193.

- [24] 杜中军,翟衡,潘志勇,解秀芹. 盐胁迫下苹果砧木光合能力及光合色素的变化[J]. 果树学报, 2001, 18(4):200-203.
DU Zhongjun, ZHAI Heng, PAN Zhiyong, XIE Xiuqin. Changes of photosynthetic capacity and photosynthetic pigment of apple stock under salt stress[J]. Journal of Fruit Science, 2001, 18(4):200-203.
- [25] 卞凤娥,孙永江,牛彦杰,杜远鹏,翟衡. 高温胁迫下根施褪黑素对葡萄叶片叶绿素荧光特性的影响[J]. 植物生理学报, 2017, 53(2):257-263.
BIAN Feng'e, SUN Yongjiang, NIU Yanjie, DU Yuanpeng, ZHAI Heng. Effect of root-applied melatonin on photosystem II in grape leaves under heat stress[J]. Plant Physiology Journal, 2017, 53(2):257-263.
- [26] 刘馨,游诗尧,周海霞,祁娟霞,张雪艳. 钙离子浓度对NaCl胁迫下嫁接黄瓜幼苗光合与荧光特性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2018, 36(4):193-199.
LIU Xin, YOU Shiyao, ZHOU Haixia, QI Juanxia, ZHANG Xueyan. Effects of calcium ion concentration on photosynthetic and fluorescence characteristics of grafted cucumber seedlings under NaCl stress[J]. Agricultural Research in Arid Areas, 2018, 36(4):193-199.
- [27] MAFAKHERI A, SIOSEMARDEH A, BAHRAMNEJAD B, STRUIK P C, SOHRABI Y. Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars[J]. Australian Journal of Crop Science, 2010, 4(8):580-585.
- [28] 孙丽敏,金竹萍,钱嘉航,裴雁曦. 干旱胁迫下H₂S信号增强植物叶片的光合作用[J]. 中国细胞生物学学报, 2017, 39(12):1583-1591.
SUN Limin, JIN Zhuping, QIAN Jiahang, PEI Yanxi. H₂S enhanced photosynthesis in response to drought stress[J]. Chinese Journal of Cell Biology, 2017, 35(12):1583-1591.
- [29] YANG X, CHEN X, GE Q, LI B, TONG Y P, ZHANG A M, LI Z S, KUANG T Y, LU C M. Tolerance of photosynthesis to photoinhibition, high temperature and drought stress in flag leaves of wheat: A comparison between a hybridization line and its parents grown under field conditions[J]. Plant Science, 2006, 171(3):389-397.
- [30] CHEN J, WU F H, WANG W H, ZHENG C J, LIN G H, DONG X J, HE J X, PEI Z M, ZHENG H L. Hydrogen sulphide enhances photosynthesis through promoting chloroplast biogenesis, photosynthetic enzyme expression, and thiol redox modification in *Spinacia oleracea* seedlings[J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(13):4481-4493.
- [31] BOWLER C. Superoxide dismutase and stress tolerance[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1992, 43:83-116.
- [32] 符姿. 外源H₂S对干旱胁迫下茶树种子萌发及幼苗生理特性的影响[D]. 合肥:安徽农业大学, 2018.
FU Zi. Effects of exogenous hydrogen sulfide on seeds germination and seedlings physiological characteristics of tea (*Camellia sinensis*) under drought stress[D]. Hefei: Anhui Agricultural University, 2018.
- [33] 刘兵,贾旭梅,朱祖雷,张瑞,赵通,王延秀. 盐碱胁迫对垂丝海棠光合作用及渗透调节物质的影响[J]. 西北植物学报, 2019, 39(9):1618-1626.
LIU Bing, JIA Xumi, ZHU Zulei, ZHANG Rui, ZHAO Tong, WANG Yanxiu. Effect of saline-alkali on photosynthesis and osmotic regulation substances of *Malus halliana* Koehne[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2019, 39(9):1618-1626.
- [34] 李雅男,袁素霞,徐雷锋,杨盼盼,冯亚言,HIR Y P,明军. 百合在NaHCO₃胁迫下的生理响应机制[J]. 园艺学报, 2016, 43(6):1126-1140.
LI Yanan, YUAN Suxia, XU Leifeng, YANG Panpan, FENG Yayan, HIR Y P, MING Jun. The physiological response of lily to NaHCO₃ stress[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2016, 43(6):1126-1140.
- [35] 任艳芳,何俊瑜,杨军,韦愿娟. 外源H₂O₂对盐胁迫下小白菜种子萌发和幼苗生理特性的影响[J]. 生态学报, 2019, 39(20):7745-7756.
REN Yanfang, HE Junyu, YANG Jun, WEI Yuanjuan. Effects of exogenous hydrogen peroxide on seed germination and physiological characteristics of pakchoi seedlings (*Brassica chinensis* L.) under salt stress[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(20):7745-7756.
- [36] 李永生,方永丰,李玥,慕平,王芳,张同祯,闫慧萍,王威,张金文,王汉宁. 外源硫化氢对PEG模拟干旱胁迫下玉米种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 核农学报, 2016, 30(4):813-821.
LI Yongsheng, FANG Yongfeng, LI Yue, MU Ping, WANG Fang, ZHANG Tongzhen, YAN Huiping, WANG Wei, ZHANG Jinwen, WANG Hanning. Effects of exogenous hydrogen sulfide on seed germination and seedling growth under PEG stimulated drought stress in maize[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2016, 30(4):813-821.
- [37] ESMAILPOUR B, GHASSEMIGOLEZANI K, KHOEI F R, GREGORIAN V, TOORCHI M. The effect of NaCl priming on cucumber seedling growth under salinity stress[J]. Journal of Food Agriculture & Environment, 2006, 44(2):347-349.
- [38] LI Z G, DING X J, DU P F. Hydrogen sulfide donor sodium hydrosulfide-improved heat tolerance in maize and involvement of proline[J]. Journal of Plant Physiology, 2013, 170(8):741-747.
- [39] KRAUSE G H, WEIS E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1991, 42(1):313-349.
- [40] 艾力江·麦麦提,齐曼·尤努斯,公勤. NaCl胁迫对尖果沙枣实生苗膜脂过氧化与抗氧化酶系的影响[J]. 果树学报, 2008, 25(4):531-536.
Alejandro·Maimati, Zaman·Yunus, GONG Qin. Effects of NaCl stress on lipid peroxidation and activity of antioxidant enzymes in *Elaeagnus oxycarpa*[J]. Journal of Fruit Science, 2008, 25(4):531-536.
- [41] SHENG M, TANG M, CHEN H, YANG B, ZHANG F F, HUANG Y H. Influence of arbuscular mycorrhizae on photosynthesis and water status of maize plants under salt stress[J]. Mycorrhiza, 2008, 18(6/7):287-296.
- [42] 蔺经,杨青松,王中华,李晓刚,常有宏. 梨杂种苗童区和成年区叶片光合荧光特征及超微结构研究[J]. 果树学报, 2011, 28(5):750-754.
LIN Jing, YANG Qingsong, WANG Zhonghua, LI Xiaogang, CHANG Hong. Photosynthetic fluorescence characteristics and ultrastructure of juvenile zone and adult zone in pear hybrid seedlings[J]. Journal of Fruit Science, 2011, 28(5):750-754.