

干旱和盐胁迫对冰菜生长及光合特性的影响

练冬梅, 李 洲, 姚运法, 张少平, 林碧珍, 洪建基, 赖正锋

(福建省农业科学院亚热带农业研究所 福建漳州 363005)

摘要: 为探讨冰菜生长和光合特性在干旱和盐胁迫下的响应和适应能力, 以3叶1心的冰菜幼苗为研究对象, 设置对照(60%土壤持水量, CK)、中度干旱胁迫(40%土壤持水量, D)、盐胁迫(60%土壤持水量, 0.6%土壤含盐量, S)、旱盐胁迫(40%土壤持水量, 0.6%土壤含盐量, DS)4个处理, 测定35 d后的冰菜生长、生理特性、光合特性指标, 分析干旱、盐胁迫和旱盐胁迫对冰菜的影响。结果表明, 与CK相比, S处理的冰菜生长最佳, D处理冰菜生长最差; D处理极显著增加冰菜叶片MDA含量, DS处理极显著提高了冰菜叶片POD、CAT、APX活性和Pro含量; S处理显著提高了冰菜叶片的 P_n 、 T_s 、 G_s 、 C_i 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 F_m/F_o , 提高了冰菜的光合效率, DS处理的 P_n 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 F_m/F_o 与CK无显著差异。单一中度干旱胁迫抑制冰菜植株的生长, 单一适量盐胁迫更有利于冰菜植株的生长, 旱盐互作对冰菜在NaCl作用下通过调节抗氧化酶活性、渗透调节物质及光合效能来适应干旱逆境, 表现出一定的适应性。试验结果为冰菜种植提供了理论指导。

关键词: 冰菜; 干旱胁迫; 盐胁迫; 旱盐胁迫; 生长; 生理特性; 光合特性

中图分类号: S649

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2023)04-118-06

Effect of drought and saline stress on the growth and photosynthetic characteristics of *Mesembryanthemum crystallinum* Linn.

LIAN Dongmei, LI Zhou, YAO Yunfa, ZHANG Shaoping, LIN Bizhen, HONG Jianji, LAI Zhengfeng

(Subtropical Agriculture Research Institute, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Zhangzhou 363005, Fujian, China)

Abstract: In order to investigate the response and adaptability of growth and photosynthetic characteristics of *Mesembryanthemum crystallinum* Linn. under drought and salt stress, and to further reveal the mechanism of drought and salt tolerance of *M. crystallinum*. The seedling of *M. crystallinum* was used as experimental material set up four treatment: contrast (CK: 60% maximum soil water holding capacity), moderate drought stress (D: 40% maximum soil water holding capacity), salt stress (S: 60% maximum soil water holding capacity and soil salinity 0.6%), dry salt co-stress (DS: 40% of the soil maximum water holding capacity and 0.6% salt content). The growth, physiological characteristics of *M. crystallinum* were measured after 35 days, and the effects of drought and salt stress on *M. crystallinum* were analyzed. The results indicated that the growth of *M. crystallinum* in treatment S was the best. The growth of *M. crystallinum* in treatment D was the worst. Treatment D significantly increased MDA content in *M. crystallinum* leaves, leading to the largest degree of membrane lipid oxidation. Treatment DS respectively significantly increased POD, CAT, APX and Pro contents. Treatment S significantly increased P_n , T_s , G_s , C_i , F_v/F_m , F_v/F_o , F_m/F_o of *M. crystallinum* leaves, and increased photosynthetic efficiency of *M. crystallinum*. There was no significant difference between treatment DS and CK in P_n , F_v/F_m , F_v/F_o , F_m/F_o . Single moderate drought stress inhibited the growth of *M. crystallinum*, and its normal physiological metabolism and photosynthesis were seriously affected. Single appropriate amount of salt stress is more beneficial to the growth of *M. crystallinum*, the interaction of drought and salt had little effect on the growth of *M. crystallinum*. Under NaCl, drought-salt stress showed certain adaptability by adjusting antioxidant enzyme activity, osmotic regulatory substances and photosynthetic efficiency to adapt to drought stress. Therefore, salt water should be properly poured in the planting of *M. crystallinum*. The results of this experiment provide theoretical guidance for *M. crystallinum* planting.

Key words: *Mesembryanthemum crystallinum*; Drought stress; Salt stress; Drought-salt stress; Growth; Physiological Character; Photosynthetic traits

收稿日期: 2022-06-17; 修回日期: 2022-10-26

基金项目: 福建省农业科学院东西部协作项目 (DKBF-2022-06)

作者简介: 练冬梅, 女, 助理研究员, 主要从事特色蔬菜研究。E-mail: woshildm1987@163.com

通信作者: 赖正锋, 男, 副研究员, 主要从事特色蔬菜研究。E-mail: 346127549@qq.com

冰菜 (*Mesembryanthemum crystallinum* Linn.) 为番杏科 (Aizoaceae) 日中花属草本植物, 又名冰叶日中花, 是一种兼性景天酸代谢植物 (crassulacean acid metabolism, CAM)^[1-2]。冰菜具有一定耐旱性, 轻度干旱胁迫 (基质持水量为 60%), 冰菜生长状况最佳, 中度干旱胁迫 (基质持水量为 40%), 冰菜的生长受到抑制^[2]; 在 20.0%~40.0% 海水及低于 400 mmol·L⁻¹ NaCl 下均具有极强的耐盐性^[3-4], He 等^[5]研究表明, 冰菜叶片的脯氨酸、抗坏血酸和总酚类化合物含量随海水浓度的增加而增加, 且表现出较高的光合效率; Klaus 等^[6]研究表明, 在盐胁迫下, 冰菜从 C₃ 光合作途径转变为 CAM 途径, 从而最大限度地减少水分流失, 并保证在缺水、土壤盐渍的情况下成功繁殖。目前, 对冰菜干旱和盐胁迫方面的研究主要集中在单一胁迫的生长^[2,7]、生理代谢变化^[3-4,8]、光合特性^[5]、营养品质^[5]、基因水平方面^[9-10], 而关于旱盐互作对冰菜生长发育及光合特性影响的研究罕见报道。冰菜是一种设施大棚和露地均可生产的特色蔬菜, 由于施肥施药不合理, 土壤盐渍化严重, 旱盐胁迫时有发生, 研究冰菜对旱盐胁迫的响应, 对指导冰菜种植具有重要意义。笔者以冰菜幼苗为试验材料, 采用基质盆栽试验, 对其进行干旱胁迫和盐胁迫单一和双重处理, 探索干旱和盐胁迫对冰菜生长发育及光合特性的影响, 以期对冰菜规范化栽培提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料

水晶冰菜种子由福建省农业科学院亚热带农业研究所提供, 属于印度冰菜类型。盆土基质购买自众耕 (厦门) 农业科技有限公司, 基质的 pH 值 5.7, 有机质含量 (w , 后同) 44.9%, 碱解氮含量 337.6 mg·kg⁻¹, 有效磷含量 660.6 mg·kg⁻¹, 速效钾含量 8771 mg·kg⁻¹。每盆装土量 120 g, 持水量为 100% 时浇水量为 400 mL。脯氨酸 (Pro)、丙二醛 (MDA)、过氧化物酶 (POD)、过氧化氢酶 (CAT)、抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 试剂盒均购自北京索莱宝科技有限公司。

1.2 试验设计

试验于 2021 年 12 月在福建省农业科学院亚热带农业研究所智能气候箱中进行。冰菜种子经 0.05% 高锰酸钾消毒 20 min, 流水冲洗数次, 将种子放置在干净的基质中培养至 3 叶 1 心, 选择生长一致的幼苗种植于装有基质的花盆中, 每盆 1 株, 白

天 26 °C/12 h, 夜间 16 °C/12 h, 湿度 70%。试验设置 2 个干旱水平 (60% 和 40%) 和 2 个盐分水平 (0 和 0.6%) (表 1), 即对照 (60% 土壤持水量, CK)、中度干旱胁迫 (40% 土壤持水量, D)、盐胁迫 (60% 土壤持水量, 0.6% 土壤含盐量, S)、旱盐胁迫 (40% 土壤持水量, 0.6% 土壤含盐量, DS)。干旱胁迫参照李树和^[2]的方法进行划分; 盐胁迫参照施海涛^[11]的方法进行划分, 以水溶解 NaCl, 施入量按照土壤含盐量 0.6% 计算。试验采用完全随机处理, 每个处理 10 株, 3 次重复, 共 120 盆。水分控制采用 WET 土壤三参数速测仪, 每日用 1/2 Hoagland 营养液补充损失的水分, 培养冰菜 35 d, 冰菜可采食时进行各项指标测定。

表 1 试验设计

处理	持水量/%	含盐量/%
正常浇水 (CK)	60	0
干旱胁迫 (D)	40	0
盐胁迫 (S)	60	0.60
旱盐胁迫 (DS)	40	0.60

1.3 测定方法

1.3.1 生长指标测定 用直尺测定株高和株幅; 游标卡尺测定茎粗; 电子天平测定地上部和地下部鲜质量。每处理测定 3 次重复。根冠比=地下部鲜质量/地上部鲜质量。

1.3.2 生理指标测定 选取植株展开心叶下第 3~4 叶 0.1 g 置于离心管中液氮速冻, 参照索莱宝试剂盒方法, 用紫外可见分光光度计 (上海精科 L5S) 测定过氧化物酶 (POD)、过氧化氢酶 (CAT)、抗坏血酸过氧化物酶 (APX)、脯氨酸 (Pro)、丙二醛 (MDA) OD 值。并参照试剂盒说明书计算各生理指标含量, 每处理设 3 次重复。

1.3.3 叶片光合气体交换参数测定 选取植株展开心叶下第 3~4 叶, 使用便携式光合作用仪 GFS-3000 测定光合气体交换参数: 净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r)、气孔导度 (G_s)、胞间 CO₂ 浓度 (C_i)。测定时间为 08:00—11:30, 测定光照度为 800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 流速为 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$, CO₂ 浓度为 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。每处理设 3 次重复。

1.3.4 叶片叶绿素荧光参数测定 选取植株展开心叶下第 3~4 叶, 用手持式叶绿素荧光仪 (FluorPenFP 110/s) 测定叶片叶绿素荧光参数。将叶片表面擦净, 测定前将叶片暗适应 15 min 后测定初始荧光 (F_0), 再以饱和脉冲光测定最大荧光 (F_m) 和可变荧光 (F_v), 并计算光系统 II (photo-

system II, PSII)的最大量子产额(F_v/F_m)、最大光合潜能(F_v/F_0)、电子传输活性(F_m/F_0)。测定时间为08:00—11:30,每个处理设3次重复。

1.4 数据处理

采用 DPS 7.05 进行二因素试验统计分析,采用 Microsoft Excel 2007 进行数据处理和制作图表。

2 结果和分析

2.1 干旱和盐胁迫对冰菜生长的影响

干旱和盐胁迫引起了冰菜生长上的差异,由表

2~3 可知,与 CK 相比,处理 D 显著抑制了冰菜的地上部鲜质量,处理 DS 显著抑制了冰菜的株高,处理 S 显著增加了冰菜的茎粗,为 CK 的 1.23 倍,且极显著增加了株幅、分枝数和地上部鲜质量,分别为 CK 的 1.67 倍、14.15 倍和 1.97 倍;各处理间的根冠比均无显著差异。说明处理 S 的冰菜长势最好。土壤干旱水平显著影响冰菜株高、株幅、分枝数和地上部鲜质量,对茎粗、地下部鲜质量和根冠比的影响不显著;土壤盐分水平显著影响冰菜株幅、分枝数和地上部鲜质量,对株高、茎粗、地

表 2 干旱和盐胁迫对冰菜农艺性状的影响

处理	株高/cm	株幅/cm	茎粗/mm	分枝数	地上部鲜质量/g	地下部鲜质量/g	根冠比
CK	2.5±0.50 aAB	14.5±1.04 bB	4.08±0.19 bA	0.33±0.58 bB	15.3±0.90 bB	0.50±0.13 abA	3.3±0 aA
D	2.1±0.44 abAB	12.4±0.40 bB	4.40±0.35 abA	0.00±0 bB	9.2±0.21 cB	0.33±0.15 bA	3.6±0 aA
S	2.7±0.50 aA	24.2±2.57 aA	5.01±0.34 aA	4.67±2.52 aA	30.1±5.96 aA	0.63±0.15 aA	2.1±0 aA
DS	1.5±0.00 bB	14.2±0.74 bB	4.03±0.59 bA	0.00±0 bB	14.6±0.62 bcB	0.41±0.02 abA	2.8±0 aA

注:表中数据为平均值±SD,同列数字后不同小写字母表示不同处理在 0.05 水平差异显著;不同大写字母表示不同处理在 0.01 水平差异显著。下同。

表 3 旱盐互作对冰菜农艺性状影响的方差分析

变异来源	株高	株幅	茎粗	分枝数	地上部鲜质量	地下部鲜质量	根冠比
干旱	10.62*	51.85***	2.08 NS	11.25*	38.02***	7.04 NS	1.06 NS
盐分	0.81 NS	47.36***	1.43 NS	8.45*	33.03***	2.06 NS	3.29 NS
干旱×盐分	2.54 NS	21.97**	8.09*	8.45*	7.20*	0.18 NS	0.06 NS

注:***、**、*分别表示在 0.001、0.01 和 0.05 水平差异显著,NS 表示差异不显著。表中数值为 F 值。下同。

下部鲜质量和根冠比的影响不显著;冰菜的株幅、茎粗、分枝数和地上部鲜质量受干旱和盐分互作的影响。

2.2 干旱和盐胁迫对冰菜生理特性的影响

由表 4~5 可知,与 CK 相比,各处理均引起冰菜 POD、CAT、APX 活性和 Pro、MDA 含量增加,说明各处理均增加了冰菜叶片抗氧化酶活性、渗透调节能力、细胞膜质过氧化程度。D 处理极显著增加冰菜叶片 CAT 活性和 Pro 和 MDA 含量,分别

为 CK 的 2.57 倍、7.14 倍、4.84 倍,说明 D 处理引起冰菜叶片细胞膜质过氧化最严重。S 处理极显著增加了冰菜叶片 CAT 活性,为 CK 的 4.3 倍。DS 处理极显著增加了冰菜叶片 POD、CAT、APX 活性和 Pro 含量,分别为 CK 的 2.20 倍、7.27 倍、8.41 倍、4.88 倍,说明 DS 处理更能增强冰菜的自我修复功能。土壤干旱和盐分水平显著影响冰菜的 POD、CAT、APX 活性和 Pro、MDA 含量;除 POD 活性外,CAT、APX 活性和 Pro、MDA 含量受干旱和盐分互作的影响。

表 4 干旱和盐胁迫对冰菜生理特性的影响

处理	POD 活性/($U \cdot g^{-1} \cdot min^{-1}$)	CAT 活性/($U \cdot g^{-1} \cdot min^{-1}$)	APX 活性/($U \cdot g^{-1} \cdot min^{-1}$)	ρ (Pro)/($\mu g \cdot mL^{-1}$)	b (MDA)/($nmol \cdot g^{-1}$)
CK	713.3±214.0 bB	115.3±31.07 dD	0.066±0.02 bB	29.1±5.82 cC	8.5±1.6 bB
D	737.1±250.5 bB	296.1±34.13 cC	0.131±0.08 bB	207.9±25.3 aA	41.1±13.7 aA
S	1 046.2±148.5 bAB	490.4±33.44 bB	0.185±0.06 bB	36.0±2.29 cC	12.1±4.4 bB
DS	1 569.3±123.5 aA	838.5±43.59 aA	0.549±0.07 aA	142.0±30.28 bB	13.7±1.1 bB

表 5 旱盐互作对冰菜生理特性影响的方差分析

变异来源	POD 活性	CAT 活性	APX 活性	Pro 含量	MDA 含量
干旱	6.15*	162.96***	35.75***	152.52***	16.63**
盐分	27.91***	490.57***	55.86***	6.55*	8.01*
干旱×盐分	5.12 NS	16.29**	17.24**	9.96*	13.67**

2.3 干旱和盐胁迫对冰菜光合气体交换参数的影响

由图1和表6可知,冰菜干旱和盐胁迫处理35 d后,与CK相比,D处理冰菜叶片 P_n 、 T_r 和 G_s 较CK极显著降低73.9%、55.7%和46.8%。S处理冰菜叶片 P_n 较CK显著提高52.6%, T_r 和 G_s 较CK极

显著提高168.9%和205.0%,说明盐胁迫增强冰菜叶片的光合作用。DS处理冰菜叶片 T_r 和 G_s 较CK显著降低24.6%和27.2%。D、S、DS处理冰菜叶片 C_i 均较CK显著提高41.3%、41.7%和46.2%。土壤干旱和盐分水平显著影响冰菜 P_n 、 T_r 、 G_s 、 C_i ;除 P_n 外,冰菜 T_r 、 G_s 、 C_i 受干旱和盐分互作的影响显著。

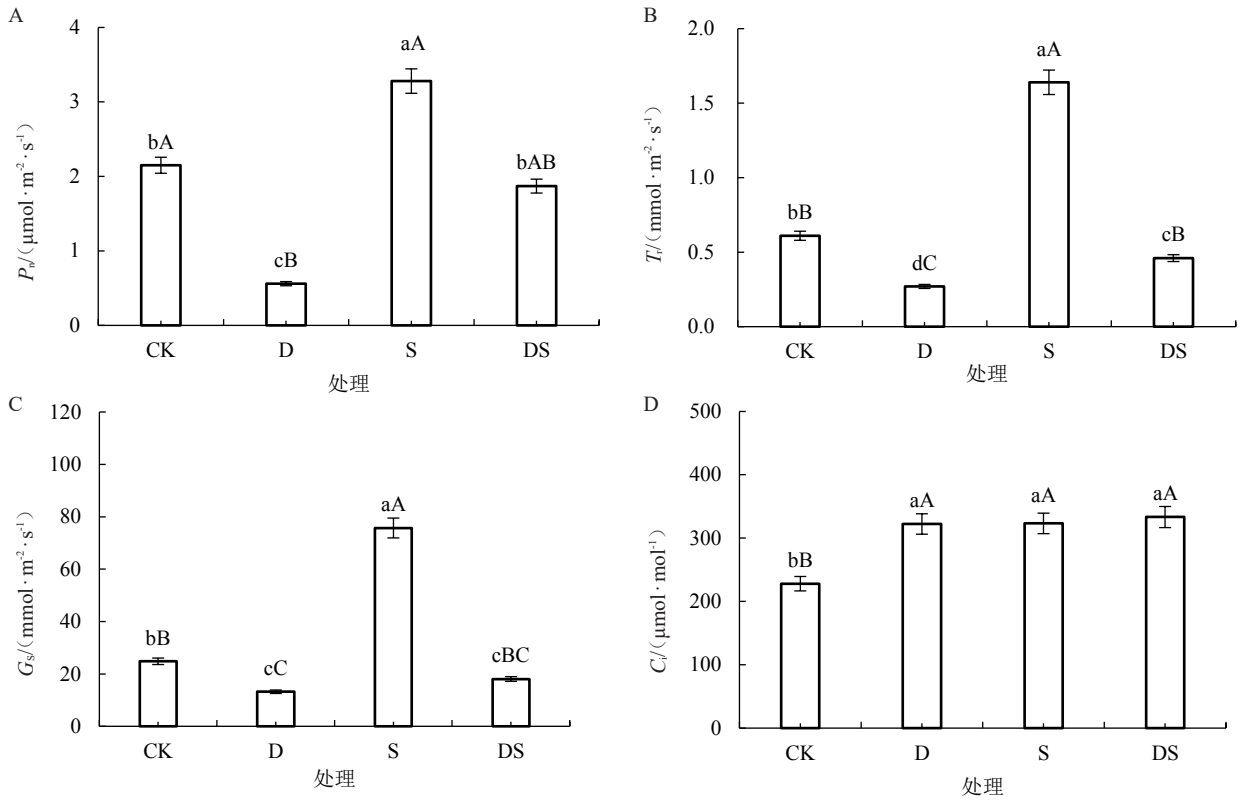


图1 干旱和盐胁迫对冰菜光合气体交换参数的影响

表6 早盐互作对冰菜光合特性影响的方差分析

变异来源	P_n	T_r	G_s	C_i	F_v/F_m	F_v/F_o	F_m/F_o
干旱	19.20**	392.19***	393.49***	28.58***	5.47*	8.46*	4.95 NS
盐分	11.62**	248.76***	254.80***	29.62***	8.28*	10.73*	8.10*
干旱×盐分	0.03 NS	119.16***	173.72***	18.64**	0.50 NS	1.50 NS	0.39 NS

2.4 干旱和盐胁迫对冰菜叶绿素荧光参数的影响

由表6和表7可知,土壤干旱水平显著影响冰菜 F_v/F_m 、 F_v/F_o ,对 F_m/F_o 不显著;盐分水平显著影响冰菜 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 F_m/F_o ,但早盐互作对冰菜叶绿素荧光参数无显著影响。与CK相比,D处理冰菜叶

片 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 F_m/F_o 较CK降低3.1%、7.2%、4.8%,说明D处理抑制了冰菜光合作用。S处理 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 F_m/F_o 较CK增加1.5%、19.6%、3.7%,说明最大量子产额、最大光合潜能和电子传输活性较强。DS处理 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 F_m/F_o 与CK差异不显著,说明

表7 干旱和盐胁迫对冰菜叶绿素荧光参数的影响

处理	F_o	F_m	F_v	F_v/F_m	F_v/F_o	F_m/F_o
CK	21 247.3±272.3 bB	62 475.0±432.1 bB	41 227.7±549.6 bB	0.66±0.005 abAB	1.94±0.05 bAB	2.94±0.05 abAB
D	17 711.3±158.8 dC	49 564.0±273.0 dD	31 852.7±187.2 dD	0.64±0.002 bB	1.80±0.02 bB	2.80±0.02 bB
S	25 513.7±418.8 aA	77 823.7±817.1 aA	52 310.0±1110.2 aA	0.67±0.008 aA	2.32±0.25 aA	3.05±0.07 aA
DS	19 125.3±836.6 cC	56 751.7±381.4 cC	37 626.3±1209.6 cC	0.66±0.017 aAB	1.97±0.15 bAB	2.97±0.15 aAB

冰菜在 NaCl 作用下通过调节光合作用来适应干旱逆境。

3 讨论与结论

干旱胁迫和盐胁迫在一定意义上都属于渗透胁迫,盐胁迫还存在盐离子毒害作用^[12],这两种胁迫既相似又存在差异,目前已有对一些植物进行了单一胁迫和双重胁迫的研究分析^[13-14]。干旱和盐胁迫均引起了植物生长、生理代谢、光合特性参数的变化。

从生长方面,Levitt^[15]认为生物量是植物对盐胁迫反应的综合体现,也是体现植物耐盐性的直接指标之一。在本试验中,D 处理显著抑制了冰菜的地上部鲜质量,说明 D 处理对冰菜抑制明显。S 处理显著增加了冰菜的茎粗,极显著增加了株幅、分枝数、地上部鲜质量,明显加速了冰菜的生长,这与徐微风等^[3]和李广鲁等^[4]的研究结果一致,适量盐胁迫促进冰菜生长发育。处理 DS 冰菜地上部鲜质量与 CK 无显著差异,说明早盐互作降低了干旱对冰菜生长胁迫影响的程度。

在生理代谢方面,当植物受到干旱、盐胁迫时会产生一系列生理生化代谢物变化,包括细胞抗氧化酶、渗透调节物质和膜脂过氧化产物的变化。POD、CAT、APX 均具有清除 H₂O₂ 毒害的作用^[16];当植物生理性缺水时,植物体内 Pro 含量增加,可以防止细胞脱水,降低有毒离子含量^[17];逆境条件下植物产生的 MDA 含量高,说明植物细胞膜脂质过氧化程度高,细胞膜受到的伤害严重^[18]。在本试验中,各处理均引起冰菜叶片抗氧化酶(POD、CAT、APX)活性和渗透调节物质(Pro)、膜脂过氧化产物(MDA)含量提高,其中,D 处理冰菜叶片的 POD、CAT、APX 活性虽提高,对清除活性氧起到一定作用,但 MDA 对冰菜细胞膜产生的毒害影响更大,影响冰菜生长。DS 处理极显著提高冰菜叶片 POD、CAT、APX 活性和 Pro 含量,说明早盐互作更能增强冰菜自我修复功能。

在光合特性方面,光合作用是植物生长发育的基础^[19],光合气体交换参数 P_n 、 T_r 、 G_s 、 C_i 反映光合作用的表现性,而叶绿素荧光参数 F_o 、 F_m 、 F_v 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 F_m/F_o 更能反映光合作用的内在变化^[20],叶绿素荧光是一种用来研究植物的光合作用的非损伤探针^[21]。冰菜作为兼性 CAM 植物,与 C₃ 和 C₄ 光合途径对比,CAM 将水的利用率提高了 5 倍^[22]。单一干旱胁迫不能诱导冰菜产生 CAM 途径^[23],但干旱耦

合盐胁迫能够诱导冰菜产生 CAM 途径^[1]。在本试验中,D 处理冰菜的光合作用受到极显著抑制,降低了叶片 P_n 、 G_s 和 T_r ,也降低了冰菜 PSII 原初光能转化效率和潜在活性。S 处理显著增强了冰菜的光合作用,DS 处理冰菜 P_n 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 和 F_m/F_o 与 CK 无显著差异,说明冰菜在 NaCl 作用下通过调节光合作用来适应干旱逆境,这与黄玮等^[24]和陈成升等^[25]的研究结论类似。气孔是植物与外界环境进行水分和 CO₂ 交换的重要通道^[26],Farquhar 等^[27]提出,若 C_i 随 G_s 的降低而降低则为气孔限制,若 G_s 降低而 C_i 不变或上升则为非气孔限制,笔者的试验中,D、DS 处理冰菜叶片的 G_s 较 CK 下降,但 C_i 较 CK 上升,说明非气孔限制是冰菜叶片 P_n 下降的主要原因。

综上所述,与对照(60%土壤含水量)相比,盐胁迫(60%土壤含水量,0.6%土壤含盐量)下冰菜生长最佳。早盐互作对冰菜在 NaCl 作用下通过调节细胞抗氧化酶活性、渗透调节物质含量及光合效能来适应干旱逆境,表现出一定的适应性。本试验结果为冰菜规范化栽培提供了理论依据。

参考文献

- [1] BOHNERT H J, CUSHMAN J C. The ice plant cometh: Lessons in abiotic stress tolerance[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2000, 19(3): 334-346.
- [2] 李树和,王宁,赵倩,等.干旱胁迫对水晶冰菜生长的影响[J]. *天津农学院学报*, 2020, 27(3): 35-38.
- [3] 徐微风,覃和业,刘姣,等.冰菜在不同浓度海水胁迫下的氧化胁迫和抗氧化酶活性变化[J]. *江苏农业学报*, 2017, 33(4): 775-781.
- [4] 李广鲁,胡增辉,冷平生.冰叶日中花对 NaCl 胁迫的生理响应[J]. *北京农学院学报*, 2015, 30(1): 64-70.
- [5] HE J, NG O W J, QIN L. Salinity and salt-priming impact on growth, photosynthetic performance, and nutritional quality of edible *Mesembryanthemum crystallinum* L. [J]. *Plants*, 2022, 11(3): 332.
- [6] WINTER K, ZIEGLER H. Induction of crassulacean acid metabolism in *Mesembryanthemum crystallinum* increases reproductive success under conditions of drought and salinity stress[J]. *Oecologia*, 1992, 92(4): 475-479.
- [7] ATZORI G, DE VOS A C, VAN R M, et al. Effects of increased seawater salinity irrigation on growth and quality of the edible halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* L. under field conditions[J]. *Agricultural Water Management*, 2017, 187: 37-46.
- [8] COSENTINO C, FISCHER-SCHLIEBS E, BERTL A, et al. Na⁺/H⁺ antiporters are differentially regulated in response to NaCl stress in leaves and roots of *Mesembryanthemum crystallinum*[J]. *New Phytologist*, 2010, 186(3): 669-680.
- [9] 练冬梅,赖正锋,姚运法,等.冰菜盐胁迫下的转录组分析[J].

- 热带亚热带植物学报,2019,27(3):279-284.
- [10] KONG W W, YOO M J, ZHU D, et al. Molecular changes in *Mesembryanthemum crystallinum* guard cells underlying the C₃ to CAM transition[J]. *Plant Molecular Biology*, 2020, 103(6):653-667.
- [11] 施海涛. 植物逆境生理学实验指导[M]. 北京:科学出版社, 2016:103.
- [12] 曹齐卫, 李利斌, 孔素萍, 等. 不同黄瓜品种幼苗对等渗 Mg(NO₃)₂ 和 NaCl 胁迫的生理响应[J]. *应用生态学报*, 2015, 26(4):1171-1178.
- [13] 张冠初, 史晓龙, 慈敦伟, 等. 干旱和盐胁迫对花生干物质积累及光合特性的影响[J]. *核农学报*, 2019, 33(5):999-1005.
- [14] 郑庆柱, 谭海运, 高雪, 等. 干旱、盐胁迫及盐旱复合胁迫对青稞幼苗生理生化特性的影响[J]. *江苏农业科学*, 2020, 48(1):97-103.
- [15] LEVITT J. Responses of plants to environmental stresses[M]. 2nd ed. New York: Academic Press, 1980:365-434.
- [16] NOORI M, AZAR A M, SAIDI M, et al. Evaluation of water deficiency impacts on antioxidant enzymes activity and lipid peroxidation in some tomato (*Solanum lycopersicum* L.) lines[J]. *Indian Journal of Agricultural Research*, 2018, 52(3):228-235.
- [17] SINGH M, KUMAR J, SINGH S, et al. Roles of osmoprotectants in improving salinity and drought tolerance in plants: A review[J]. *Reviews in Environmental Science and Biotechnology*, 2015, 14(3):407-426.
- [18] KWON S Y, JEONG Y J, LEE H S, et al. Enhanced tolerance of transgenic tobacco plants expressing both superoxide dismutase and ascorbate peroxidase in chloroplasts against methyl viologen-mediated oxidative stress[J]. *Plant Cell and Environment*, 2002, 25(7):873-882.
- [19] 王彬, 田正凤, 应彬彬, 等. 高温胁迫对樟树光合性能的影响[J]. *浙江农林大学学报*, 2019, 36(1):47-53.
- [20] 李涛. 群体密度对高等植物光合功能的影响及调控机制[D]. 北京:北京林业大学, 2015.
- [21] 荆培培, 任红茹, 杨洪建, 等. 盐胁迫对2个不同盐敏感性水稻品种(系)叶片光合特性与产量的影响[J]. *作物杂志*, 2020(1):67-75.
- [22] NOBEL P S. Physicochemical and environmental plant physiology[M]. Los Angeles: Academic Press, 2005.
- [23] HE J, CHUA E L, QIN L. Drought does not induce crassulacean acid metabolism (CAM) but regulates photosynthesis and enhances nutritional quality of *Mesembryanthemum crystallinum*[J]. *PLoS One*, 2020, 15(3):1-21.
- [24] 黄玮, 李志刚, 乔海龙, 等. 旱盐互作对盐地碱蓬生长及其渗透调节物质的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2008, 16(1):173-178.
- [25] 陈成升, 谢志霞, 刘小京. 旱盐互作对冬小麦幼苗生长及其抗逆生理特性的影响[J]. *应用生态学报*, 2009, 20(4):811-816.
- [26] ZHENG Y P, XU M, HOU R X, et al. Effects of experimental warming on stomatal traits in leaves of maize (*Zea mays* L.)[J]. *Ecology and Evolution*, 2013, 3(9):3095-3111.
- [27] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33:317-345.