

盐生植物翅碱蓬的内生真菌多样性分析

钮旭光* 宋立超 韩梅 肖亦农

(沈阳农业大学 土地与环境学院 辽宁 沈阳 110161)

摘要: 【目的】对辽宁省盘锦市双台子河口国家自然保护区的盐生植物翅碱蓬(*Suaeda heteroptera* Kitag.)的内生真菌进行研究。【方法】利用传统分离方法对翅碱蓬的根、茎、叶组织进行分离和纯化,根据形态学和理化特征,并结合 rDNA-ITS 序列分析对菌种进行鉴定。【结果】共分离得到内生真菌 49 株,这些内生真菌分属于 13 个属,其中小丛壳菌属(*Glomerella*)、链格孢属(*Alternaria*)、毛盘孢属(*Colletotrichum*)和枝孢属(*Cladosporium*)为优势菌属。翅碱蓬的内生真菌分布具有一定的组织特异性,两种不同生境中的翅碱蓬内生真菌群落丰富度差异较小,相似度较高,但在某些种属上存在特异性。【结论】翅碱蓬体内含有丰富的内生真菌资源,其内生真菌具有很高的宿主特异性,而且其分布受生境影响。

关键词: 翅碱蓬, 盐生植物, 内生真菌, 多样性

Diversity of endophytic fungi of *Suaeda heteroptera* Kitag.

NIU Xu-Guang* SONG Li-Chao HAN Mei XIAO Yi-Nong

(College of Land and Environment, Shenyang Agricultural University, Shenyang, Liaoning 110161, China)

Abstract: [Objective] The populations of endophytic fungi from halophyte *Suaeda heteroptera* Kitag. grown in the salt flats in Shuangtaizi Estuary of Panjin, Liaoning province, China, were investigated. [Methods] Endophytic fungi were isolated and purified from the roots, stems and leaves of *Suaeda heteroptera* Kitag. with traditional method. Isolates were identified based on morphological, physiological and biochemical characteristics and rDNA-ITS

基金项目: 沈阳农业大学青年科学基金项目

*通讯作者: ✉: xuguang74@yahoo.com.cn

收稿日期: 2012-01-05; 接受日期: 2012-04-24

sequence analysis. **[Results]** Overall, 49 endophytic fungi strains were isolated and purified, these strains were classified into 13 different genera, in which *Glomerella*, *Alternaria*, *Colletotrichum* and *Cladosporium* were dominant genera. The distribution of endophytes of host plants have some degree of tissue preference, and though there was not significant difference of the abundance level in different habitats, habitat specificity of some endophytic fungi communities was presented. **[Conclusion]** Our results suggested that *Suaeda heteroptera* Kitag. have abundant resources of endophytic fungi, the species diversity of endophytic fungi communities is affected both by its host preference and by its different habitats.

Keywords: *Suaeda heteroptera* Kitag., Halophyte, Endophytic fungi, Diversity

植物内生真菌指寄生于植物的活组织内而不引起任何明显的负影响的真菌。多数植物与菌根真菌或内生真菌共生,真菌与植物的互作至少有4亿年的历史^[1]。内生真菌长期生活在植物体内的特殊环境中,并与宿主协同进化,可通过自身的代谢产物或借助信号转导作用对植物体产生影响,植物所处的环境,特别是一些逆境条件,也会影响内生真菌的数量、种类和活性。

生长于盐渍化土壤中的盐生植物(Halophyte)是盐渍生境中的天然植物类群。翅碱蓬(*Suaeda heteroptera* Kitag.),又名盐地碱蓬,是年生真盐生植物,广泛分布于我国滨海盐碱地上,具有耐盐碱、耐旱、耐涝等特性,种植翅碱蓬还可以降低土壤含盐量,增加土壤有机质含量^[2]。翅碱蓬既可生长在潮水经常浸没的潮间带,也可生长在内陆盐碱地。在潮间带生长的植株在整个生长期地上部分皆为紫红色,而在盐碱地生长的植株呈绿色,前者主要受高盐、缺氧及低温的影响,后者主要受盐和干旱的影响^[3]。在盐渍条件下,翅碱蓬体内积累大量 Na^+ 和 Cl^- ,造成了一个高盐的微环境,这些微环境中的微生物在与植物协同进化的过程中可能形成某些机制来提高宿主的抗逆性,这种由内生真菌所带来的抗逆性与其天然生境密切相关^[4]。除了天然的宿主植物,这些内生真菌也能定殖于其他植物,并提高其抗逆性^[4-5],

这表明其在农业生产上具有很好的应用前景。

目前国内外对盐碱地植物资源的研究主要集中在抗逆基因的克隆及相关基因的转化^[6-8],对其内生真菌的研究较为少见。为了深入了解内生真菌在其宿主-翅碱蓬体内的生态功能和作用机制,更好地挖掘和利用翅碱蓬内生真菌资源,我们在辽宁省双台子河口国家自然保护区分别选择了生长在两种不同生境的翅碱蓬作为研究对象,分析了它们的内生真菌区系、种类组成及其分布特点。

1 材料与方法

1.1 实验材料

盐碱地及潮间带生境翅碱蓬植株,于2008年7-10月采自辽宁省盘锦市双台子河口国家自然保护区的内陆盐碱地和滨海潮间带,取样地的化学特性如表1所示。取样方法参照Rughia的方法^[9],植物和土壤样品用灭菌工具取出后放入聚乙烯袋中,-4℃保存备用。

1.2 实验方法

1.2.1 内生真菌的分离与纯化:将翅碱蓬根、茎、叶清洗后用70%乙醇5 min,2% NaClO 20 min,70%乙醇5 min进行表面消毒处理,无菌水清洗3次,将最后一次无菌水冲洗液涂布在固体培养基

上培养,观察有无菌落产生,以检验表面消毒是否彻底。将表面消毒后的植物样品切成小段,放置在0.1×PDA培养基(稀释10倍的PDA,加入链霉素和青霉素抑制细菌),或分别添加2%、4%、6% NaCl、翅碱蓬茎叶汁液的0.1×PDA培养基上,28℃培养^[5]。待内生真菌长出菌丝后,将边缘菌丝切下转至0.1×PDA培养基上数次后获得纯培养菌株。

1.2.2 内生真菌的鉴定:采用形态学鉴定方法结合ITS序列分析进行。根据菌落培养特征和菌丝、孢子及产孢结构等的形态特征进行鉴定^[10]。ITS序列分析:用CTAB法提取待鉴定真菌的DNA,利用引物ITS4(5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3')和ITS5(5'-GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG-3')扩增序列,PCR产物回收,并送交上海生工生物工程公司进行测序,测得序列提交到GenBank,

并在<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>网站上进行序列分析,获得相似序列后用MEGA 4.0软件进行多序列比对,构建系统发育树。

1.2.3 数据分析:分离率(Isolation rate, IR)=(从样品组织块中分离到某一指定类型内生真菌的菌株数/全部样品组织块数)×100;相对频率(Relative frequency, RF)=某种内生真菌的菌株数/全部内生真菌菌株数×100;定殖率(Colonization Rate, CR)=能分离出内生真菌的样品组织块数/全部样品组织块数。多样性指数(Shannon index, H)=-∑_{i=1}^k P_i × ln P_i, k:某种植物内生真菌种类的总数;P_i:某种内生真菌的菌株数占全部内生真菌菌株数的百分比。相似性系数(Similarity coefficient, SC)=2j/(a+b), j:两个部位共同具有的内生真菌种类数; a:一部位内生真菌种类数; b:另一部位内生真菌种类数^[11]。

表1 取样土壤的基本化学性质

Table 1 Basal chemical properties of sampling soil

采样生境 Sampling habitats	有机质 Organic matter (g/kg)	全氮(N) Total nitrogen (g/kg)	全磷(P ₂ O ₅) Total phosphorus (g/kg)	Na ⁺ (g/kg)	Cl ⁻ (g/kg)	pH pH
盐碱地 Saline inland	12.93	1.08	1.03	1.4	1.9	8.8
潮间带 Intertidal zone	8.31	0.47	0.89	4.1	5.7	8.3

2 结果

2.1 翅碱蓬内生真菌的组成

从翅碱蓬组织中共分离到49株内生真菌,其中38株能产生孢子,通过菌落特征及显微观察,这38株真菌分别属于镰刀菌属(*Fusarium*)、小丛壳菌属(*Glomerella*)、链格孢属(*Alternaria*)、枝孢属(*Cladosporium*)、红酵母属(*Rhodotorula*)、茎点霉属(*Phoma*)、木霉属(*Trichoderma*)和毛盘孢属(*Colletotrichum*)等8个属。对不产孢的11株内生真菌提取DNA后进行ITS序列的扩增和分析,所得序列在NCBI上进行BLAST比对,结果表明,它们均起源于子囊菌,从GenBank上下载这些序

列的相关参考序列用于系统发育分析,选用*Rhizopus stolonifer*作为外类群,构建系统发育树。从系统发育树上可见(图1),11株不产孢内生真菌分别归类到毛盘孢属、小不整球壳属(*Plectosphaerella*)、肉座菌属(*Hypocrea*)、曲霉属(*Aspergillus*)、枝孢属、链格孢属、小光壳属(*Leptosphaerulina*)和匍柄霉属(*Stemphylium*)等8个属中。综合形态学和分子生物学鉴定结果,分离得到的内生真菌多属于子囊菌亚门(98%),个别属于担子菌亚门(2%)。其中以小丛壳菌属、链格孢属、毛盘孢属、枝孢属为优势类群,分别占总菌株数的28.6%、14.3%、14.3%和14.3%(表2)。

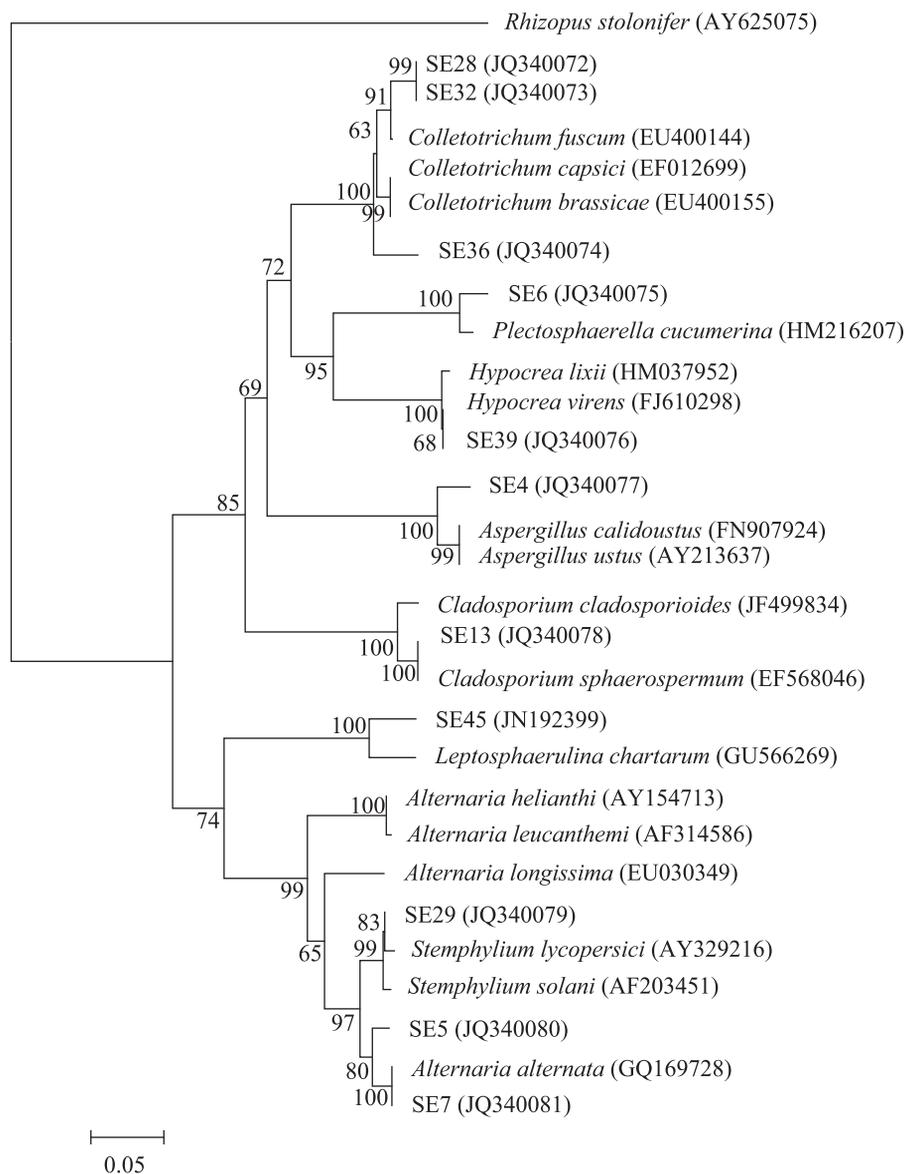


图 1 11 株内生真菌基于 ITS 序列的系统发育树

Fig. 1 Phylogenetic tree derived from ITS sequences of 11 endophytic fungi

注: *Rhizopus stolonifer* 作为外类群, 高于 50% 的 Bootstrap 值在图中显示. 节点处的数字是 Bootstrap 值, 括号中的数字是序列登录号.

Note: Using *Rhizopus stolonifer* as outgroup, numbers below the branches are the bootstrap support percentage > 50%. The numbers at the nodes are bootstrap values, The numbers in the brackets are accession numbers.

2.2 翅碱蓬内生真菌分布的差异性

2.2.1 内生真菌在翅碱蓬不同器官的分布(表 3):

翅碱蓬不同器官中均有内生真菌分布, 所得到的 49 株内生真菌中, 根中 27 株, 茎中 11 株, 叶中 11 株。经计算得出, 翅碱蓬总内生真菌的定殖率

为 40.9%, 根、茎、叶分别为 22.5%、9.2%、9.2%。根中分离到内生真菌 27 株分属于 11 个菌属, 茎中分离到内生真菌 11 株分属于 6 个属, 叶中分离到内生真菌 11 株分属于 7 个属, 翅碱蓬内生真菌多样性指数为 2.13, 其中根、茎、叶内生真

表 2 翅碱蓬内生真菌的类群组成
Table 2 The composition of endophytic fungi from the halophyte *Suaeda heteroptera* Kitag.

真菌属 Genus	分离率 Isolation rate (%)	相对频率 Relative frequency (%)
Dothideomycete		
<i>Cladosporium</i> spp.	5.8	14.3
<i>Leptosphaerulina</i> spp.	2.1	4.1
<i>Alternaria</i> spp.	5.8	14.3
<i>Trichoderma</i> spp.	0.8	2.0
<i>Hypocrea</i> spp.	0.8	2.0
<i>Fusarium</i> spp.	3.3	8.2
<i>Stemphylium</i> spp.	0.8	2.0
Eurotiomycetes		
<i>Aspergillus</i> spp.	0.8	2.0
Sordariomycetes		
<i>Plectosphaerella</i> spp.	1.7	4.1
<i>Glomerella</i> spp.	11.7	28.6
<i>Colletotrichum</i> spp.	5.8	14.3
Cystobasidiomycetes		
<i>Rhodotorula</i> spp.	0.8	2.0
Coelamycetes		
<i>Phoma</i> spp.	0.8	2.0

表 3 内生真菌在翅碱蓬植株内的分布情况
Table 3 Distribution of endophytic fungi in *Suaeda heteroptera* Kitag.

真菌属 Genus	分离率 Isolation rate (%)		
	根 Roots	茎 Stems	叶 Leaves
<i>Cladosporium</i> spp.	8.2	2.0	4.1
<i>Leptosphaerulina</i> spp.	2.0	0	2.0
<i>Alternaria</i> spp.	6.1	4.1	4.1
<i>Trichoderma</i> spp.	2.0	0	0
<i>Hypocrea</i> spp.	2.0	0	0
<i>Fusarium</i> spp.	6.1	2.0	0
<i>Stemphylium</i> spp.	2.0	0	0
<i>Aspergillus</i> spp.	2.0	0	0
<i>Plectosphaerella</i> spp.	2.0	2.0	0
<i>Glomerella</i> spp.	16.3	10.2	2.0
<i>Colletotrichum</i> spp.	6.1	2.0	6.1
<i>Rhodotorula</i> spp.	0	0	2.0
<i>Phoma</i> spp.	0	0	2.0

菌多样性指数分别为 1.49、0.6、0.75, 不同部位间内生真菌相似性系数分别为 0.706 (根 vs 茎)、0.556 (根 vs 叶)和 0.615 (茎 vs 叶)。可见, 翅碱蓬根中内生真菌的丰富度要远远超过茎和叶片, 而且根与茎的内生真菌相似性较高。其中, 根和茎的内生真菌的优势菌群均为小丛壳菌属, 而叶中的优势菌群为毛盘孢属。有些真菌类群表现出明显的器官(部位)特异性或偏好性, 如匍柄霉属、曲霉属、肉座菌属和木霉属只在根中有分布, 红酵母属和茎点霉属只在叶中有分布。

2.2.2 内生真菌在不同生境翅碱蓬体内的分布: 从群落多样性的 Shannon 指数来看, 盐碱地和潮间带翅碱蓬的内生真菌群落的丰富度相差很小, 两种生境中内生真菌相似性系数为 0.631, 相似性程度较高, 表明翅碱蓬内生真菌多样性受生境的影响比受植株基因型的影响小。此外, 从表 4 可以看出, 两种生境的翅碱蓬植株内的内生真菌在某些种属上存在特异性, 如木霉属、肉座菌属、匍柄霉属、曲霉属和小不整球壳属只在盐碱地翅碱蓬中分离到, 而红酵母属和茎点霉属只在潮间带翅碱蓬植株中有分布。

表 4 不同生境翅碱蓬内生真菌分布及群落生物多样性指数

Table 4 Compositon and diversity of endophytic fungi isolated from *Suaeda heteroptera* Kitag. in different habitats

真菌属 Genus	分离率 Isolation rate (%)	
	盐碱地 Saline inland	潮间带 Intertidal zone
<i>Cladosporium</i> spp.	4.2	1.7
<i>Leptosphaerulina</i> spp.	0.8	0.8
<i>Alternaria</i> spp.	3.3	2.5
<i>Trichoderma</i> spp.	0.8	0
<i>Hypocrea</i> spp.	0.8	0
<i>Fusarium</i> spp.	0.8	3
<i>Stemphylium</i> spp.	0.8	0
<i>Aspergillus</i> spp.	0.8	0
<i>Plectosphaerella</i> spp.	1.7	0
<i>Glomerella</i> spp.	8.3	3.3
<i>Colletotrichum</i> spp.	3.3	2.5
<i>Rhodotorula</i> spp.	0	0.8
<i>Phoma</i> spp.	0	0.8
定殖率 Colonization rate	25.8	15
Shannon 指数 Shannon index (H)	2.03	1.96
相似性系数 Similarity coefficient	0.631	

3 讨论

在植物内生真菌的研究中, 分离培养基的成分会在很大程度上影响获得的内生真菌群落组成^[12]。由于植物体组织成分比较复杂, 难于模拟, 因此常由于培养基不适合造成一些内生真菌人工分离培养的困难, 为尽量保持内生真菌的多样

性, 本实验尝试采用在 0.1×PDA 的基础上添加翅碱蓬茎叶汁液的培养基, 补充其内生真菌可能的特殊营养需求, 获得了较为丰富的内生真菌类群。

尽管地球上几乎所有的被子植物都有内生真菌^[13], 但翅碱蓬作为一种真盐生植物, 其高盐、低温或干旱的天然生境和植株自身对 Na⁺和 Cl⁻

的累积,使得其体内的环境并不适于微生物生存。但我们的研究表明,翅碱蓬体内也含有丰富的内生真菌类群,而且其他植物中常见的毛盘孢属、枝孢属、小丛壳菌属和镰刀菌属等内生真菌种属在翅碱蓬体内也有分布(表 2),表明一些真菌种属在长期的进化过程中已经适应了植物体内的内生生活。翅碱蓬的优势内生菌属包括小丛壳菌属、链格孢属、毛盘孢属和枝孢属,其中毛盘孢属在囊果碱蓬(*Suaeda fruticosa*)的叶中也是优势菌群^[14],而在印度的海滨碱蓬(*Suaeda maritima*)中也曾分离到枝孢属真菌^[15]。这与 Petrini 和 Carroll 的研究结果吻合,内生真菌群落尽管受宿主植物所处环境的影响,但在宿主科的水平上仍具有一定程度的专一性^[16]。值得注意的是,匍柄霉属和枝孢属等着色真菌(Pigmented fungi)在其他盐生植物中也曾见报道^[17-18],这些着色真菌可能在翅碱蓬等盐生植物的抗逆性中发挥重要的作用。而在翅碱蓬中未分离到囊果碱蓬和海滨碱蓬中的优势菌属壳格孢属(*Camarosporium*),这种内生真菌群落在宿主种的水平上的差异性、专一性特点与之前 Petrini 的研究结果一致,表明内生真菌的类群和分布可能受到其与宿主植物的专一性,互相识别、地理位置和气候环境等因素的影响。另外,我们在菌种鉴定时在形态学鉴定的基础上针对一些不产孢真菌进行了 ITS 序列分析,结果发现一些真菌序列与 NCBI 中序列的同源性低于 97%,表明这些内生真菌可能是已知菌属中的新种甚至更高的分类单元。

翅碱蓬内生真菌在各部位的分布表现出一定的差异,这充分体现在多样性指数上,这与他人的研究结果相吻合^[11,19-20]。所分离到的内生真菌中,根中的多样性明显高于茎、叶中,且各部位都含有各自特有的专一性菌群,造成这种差异性和专一性的原因可能是各器官组织结构和生理

代谢不同,也可能是环境因素对翅碱蓬各器官的影响不同。研究中也发现了一些在不同器官中共有的广布菌群,如枝孢属、链格孢属、毛盘孢属和小丛壳菌属在翅碱蓬的根、茎、叶都有分布,而且从数量上来看,其中的小丛壳菌属在翅碱蓬中也属于数量最多的优势类群。从各部位内生真菌的相似性系数来看,根和茎间的相似性较高,而根和叶间的相似性较低,体现出一定的组织差异性和专一性。尽管关于碱蓬属植物内生真菌的研究很少,但翅碱蓬体内无疑存在着丰富的内生真菌资源。

潮间带翅碱蓬主要受高盐、缺氧及低温的影响,而盐碱地翅碱蓬则主要受盐和干旱的影响^[3],这两种生境中的碱蓬植株所受胁迫既有相似处,又有区别。有研究表明,不同生境的翅碱蓬在对逆境的适应机理方面存在差异,主要体现在类囊体垛叠程度、对盐离子(尤其是 Cl^-)的积累或限制能力及叶片抗氧化系统的差异等^[21-22]。本研究中发现两种生境中内生真菌的多样性指数无明显差异,而且相似性程度较高,但盐碱地翅碱蓬的内生真菌定殖率明显高于潮间带翅碱蓬,而且各自的内生真菌类群组成有一定的差异性。这表明宿主植物生境上的差异可能在一定程度上影响其内生真菌的分布情况,这种内生真菌分布的差异也可能对宿主产生影响,Redman 等认为,逆境环境生长的植物的内生真菌能提高宿主的抗逆性^[4-5],这种作用与植物所处的天然生境密切相关。例如,地热环境植物体内分离的内生真菌能提高抗热性,高盐环境植物体内分离的内生真菌能提高耐盐性。而非胁迫环境分离的同种真菌则没有这些功能^[4],不同生境的翅碱蓬所受逆境胁迫不同,其内生真菌的类群组成也不同,其特异的内生真菌类群可能与宿主植物对不同逆境的耐受性有关,这仍需进一步对内生真菌在翅碱蓬的生长发育和抗逆性方面的作用进行测定。

参 考 文 献

- [1] Krings M, Taylor TN, Hass H, et al. Fungal endophytes in a 400-million-yr-old land plant: infection pathways, spatial distribution, and host responses[J]. *New Phytologist*, 2007, 174(3): 648–657.
- [2] 赵可夫, 范海, 江行玉, 等. 盐生植物在盐渍土壤改良中的作用[J]. *应用与环境生物学报*, 2002, 8(1): 31–35.
- [3] 王长泉, 赵吉强, 陈敏, 等. 盐地碱蓬甜菜红素苷的鉴定及环境因素对其积累的影响[J]. *植物生理与分子生物学学报*, 2006, 32(2): 195–201.
- [4] Rodriguez RJ, Henson J, Van Volkenburgh E, et al. Stress tolerance in plants via habitat-adapted symbiosis[J]. *The ISME Journal*, 2008, 2(4): 404–416.
- [5] Redman RS, Seehan KB, Stout RG, et al. Thermotolerance generated by plant/fungal symbiosis[J]. *Science*, 2002, 298(5598): 1581.
- [6] 李平华. 盐胁迫下盐地碱蓬液泡膜质子泵表达分析及过量表达 SsNHX1-VP1 对拟南芥耐盐性的影响[D]. 济南: 山东师范大学博士学位论文, 2003.
- [7] Inan G, Zhang Q, Li PH, et al. Salt cress. A Halophyte and cryophyte *Arabidopsis* relative model system and its applicability to molecular genetic analyses of growth and development of extremophiles[J]. *Plant Physiology*, 2004, 135(3): 1718–1737.
- [8] Kant S, Kant P, Raveh E, et al. Evidence that differential gene expression between the halophyte, *Thellungiella halophila*, and *Arabidopsis thaliana* is responsible for higher levels of the compatible osmolyte proline and tight control of Na⁺ uptake in *T. halophila*[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2006, 29(7): 1220–1234.
- [9] Idris R, Trifonova R, Puschenreiter M, et al. Bacterial communities associated with flowering plants of the Ni hyperaccumulator *Thlaspi goesingense*[J]. *Applied and Environment Microbiology*, 2004, 70(5): 2667–2677.
- [10] 魏景超. 真菌鉴定手册[M]. 上海: 上海科学出版社, 1979.
- [11] 胡克兴, 侯晓强, 郭顺星. 铁皮石斛内生真菌分布[J]. *微生物学通报*, 2010, 37(1): 37–42
- [12] Chapela IH. Fungi in healthy stems and branches of American beech and aspen: a comparative study[J]. *New Phytologist*, 1989, 113(1): 65–75.
- [13] Brundrett MC. Understanding the roles of multifunctional mycorrhizal and endophytic fungi[A]//Schulz BJE, Boyle CJC, Sieber TN, eds. *Microbial Root Endophytes*[M]. Berlin: Springer-Verlag, 2006: 281–293.
- [14] Fisher PJ, Petrini O. Location of fungal endophytes in tissues of *Suaeda fruticosa*: a preliminary study[J]. *Transactions of the British Mycological Society*, 1987, 89(2): 246–249.
- [15] Suryanarayanan TS, Kumaresan V. Endophytic fungi of some halophytes from an estuarine mangrove forest[J]. *Mycological Research*, 2000, 104(12): 1465–1467.
- [16] Petrini O, Carroll G. Endophytic fungi in foliage of some *Cupressaceae* in Oregon[J]. *Canadian Journal of Botany*, 1981, 59(5): 629–636.
- [17] Muhsin TM, Booth T. Fungi associated with halophytes of an inland salt marsh, Manitoba, Canada[J]. *Canadian Journal of Botany*, 1987, 65(6): 1137–1151.
- [18] Okane I. Taxonomy and ecology of endophytic fungi[J]. *Nippon Kin Gakkai Kaiho*, 2001, 42(3): 149–161.
- [19] 王涛, 游玲, 崔小龙, 等. 四川宜宾三种乔木内生真菌的多样性[J]. *微生物学通报*, 2009, 36(3): 339–344.
- [20] Tian XL, Cao LX, Tan HM, et al. Study on the communities of endophytic fungi and endophytic actinomycetes from rice and their antipathogenic activities *in vitro*[J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2004, 20(3): 303–309.
- [21] 高奔, 宋杰, 刘金萍, 等. 盐胁迫对不同生境盐地碱蓬光合及离子积累的影响[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(6): 671–677.
- [22] 岳晓翔. 不同表型盐地碱蓬叶片抗氧化系统的研究[D]. 济南: 山东师范大学硕士学位论文, 2008.