



### 盐胁迫对食用型向日葵现蕾期叶片光合性能与冠层结构的影响

董睿潇, 王永庆, 王鑫博, 李玉义, 王希全, 张宏媛, 宋佳, 于茹, 逢焕成, 王婧

### Effects of salt stress on photosynthetic characteristics and canopy structure of edible sunflower leaves at budding stage

DONG Ruixiao, WANG Yongqing, WANG Xinbo, LI Yuyi, WANG Xiquan, ZHANG Hongyuan, SONG Jiashen, YU Ru, PANG Huancheng, and WANG Jing

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.12357/cjea.20230227>

### 您可能感兴趣的其他文章

#### Articles you may be interested in

#### 向日葵芽苗期离子对复合盐胁迫的响应

Ion response of sunflower at sprouting stage to mixed salt stress

中国生态农业学报(中英文). 2017, 25(5): 720–729

#### 基于FvCB模型的盐胁迫下紫花苜蓿幼苗光合特性的研究

Photosynthetic characteristics of alfalfa seedlings under salt stress based on FvCB model

中国生态农业学报(中英文). 2021, 29(3): 540–548

#### 扩行距、缩株距对春玉米冠层结构及产量的影响

Effects of line-spacing expansion and row-spacing shrinkage on canopy structure and yield of spring corn

中国生态农业学报(中英文). 2018, 26(3): 397–408

#### 荫蔽栽培与亏缺灌溉对干热区小粒咖啡生长和冠层结构的影响

Effects of shade cultivation and deficit irrigation on the growth and canopy structure of *Coffea arabica* L. in dry-hot region

中国生态农业学报(中英文). 2019, 27(10): 1537–1545

#### 玉米与赤霉素对向日葵列当种子萌发、防除以及对后茬作物向日葵生长的影响

Effect of maize and gibberellic acid on sunflower broomrape germination, control and growth in sunflower field

中国生态农业学报(中英文). 2018, 26(11): 1672–1681

#### 干旱区膜下滴灌向日葵农田蒸散发特征

Evapotranspiration characteristics of mulched drip-irrigated sunflower farmland in arid region

中国生态农业学报(中英文). 2019, 27(8): 1195–1204



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

DOI: 10.12357/cjea.20230227

董睿潇, 王永庆, 王鑫博, 李玉义, 王希全, 张宏媛, 宋佳坤, 于茹, 逢焕成, 王婧. 盐胁迫对食用型向日葵现蕾期叶片光合性能与冠层结构的影响[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2024, 32(1): 141-152

DONG R X, WANG Y Q, WANG X B, LI Y Y, WANG X Q, ZHANG H Y, SONG J S, YU R, PANG H C, WANG J. Effects of salt stress on photosynthetic characteristics and canopy structure of edible sunflower leaves at budding stage[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2024, 32(1): 141-152

## 盐胁迫对食用型向日葵现蕾期叶片光合性能与冠层结构的影响\*

董睿潇, 王永庆, 王鑫博, 李玉义, 王希全, 张宏媛, 宋佳坤, 于茹, 逢焕成, 王婧\*\*

(北方干旱半干旱耕地高效利用全国重点实验室/中国农业科学院农业资源与农业区划研究所 北京 100081)

**摘要:** 为探究不同程度盐胁迫对现蕾期食用型向日葵(下称“食葵”)光合作用的影响,测定分析轻度(全盐量  $1.00 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , LS)、中度(全盐量  $2.68 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , MS)和重度(全盐量  $4.93 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , HS)盐胁迫下,现蕾期食葵不同叶位叶片的光合性能和冠层结构参数。结果表明,盐胁迫降低了食葵叶片的净光合速率( $P_n$ ),其中MS和HS处理的 $P_n$ 最大值较LS分别降低5.09%和38.69%,并减少了具有较高光合速率的叶片数量。盐胁迫降低了食葵顶叶的 $P_n$ ,MS、HS处理的食葵顶叶 $P_n$ 最大值较LS分别降低8.08%、14.66%。LS处理的光合速率受到气孔和非气孔双重因素的影响,而MS、HS处理主要受非气孔因素的影响。盐胁迫改变了食葵的株型,LS处理的冠层结构呈宝塔型,而MS和HS处理的冠层结构分别呈平展型和圆柱体型。盐胁迫会减小食葵总叶面积和主要功能叶面积,其中HS处理的总叶面积较LS、MS处理分别降低56.03%、47.74%,HS处理的最大单叶面积较LS、MS处理分别降低38.71%、49.46%;同时HS处理叶倾角最大值与LS、MS处理相比分别提高30.92%、14.59%。总之,盐胁迫会明显降低食葵主要功能叶片的光合性能和叶面积,并使其冠层结构由伸展型向收缩型变化,进而抑制植株正常生长。

**关键词:** 食用型向日葵; 盐胁迫; 光合速率; 冠层结构

中图分类号: S156.4

## Effects of salt stress on photosynthetic characteristics and canopy structure of edible sunflower leaves at budding stage\*

DONG Ruixiao, WANG Yongqing, WANG Xinbo, LI Yuyi, WANG Xiquan, ZHANG Hongyuan, SONG Jiashen, YU Ru, PANG Huancheng, WANG Jing\*\*

(State Key Laboratory of Efficient Utilization of Arid and Semi-arid Arable Land in Northern China / Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

\* 国家重点研发计划项目(2021YFD1901002)、内蒙古自治区科技计划项目(2022YFDZ0067, 2021GG0065)和中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(Y2021YJ20)资助

\*\* 通信作者: 王婧, 主要研究方向为盐碱障碍耕地改良。E-mail: wangjing02@caas.cn

董睿潇, 主要研究方向为盐碱地障碍耕地改良。E-mail: 82101212106@caas.cn

收稿日期: 2023-04-27 接受日期: 2023-09-12

\* This study was supported by the National Key Research and Development Program (2021YFD1901002), Inner Mongolia Autonomous Region Science and Technology Planning Project (2022YFDZ0067, 2021GG0065) and the Fundamental Research Funds for Central Non-profit Scientific Institution of China (Y2021YJ20).

\*\* Corresponding author, E-mail: wangjing02@caas.cn

Received Apr. 27, 2023; accepted Sep. 12, 2023

**Abstract:** To explore the effects of the degree of salt-stress on the photosynthesis of edible sunflowers (hereafter referred to as “edible sunflower”) at the budding stage, the photosynthetic characteristics of the leaves and their canopy structures were obtained after three degrees of salt stress classed as lower (LS), medium (MS), and higher (HS) total dissolved solids values (1.00, 2.68, and 4.93  $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , respectively). The results showed that the three salt stress treatments dramatically decreased the net photosynthetic rate ( $P_n$ ) of the leaves and reduced the number of leaves with high  $P_n$ . When compared with that in the LS treatment, the maximum  $P_n$  in the MS and HS treatments decreased by 5.09% and 38.69%, respectively. In addition, salt stress reduced the  $P_n$  of the top leaves. The maximum  $P_n$  values of the top leaves in the MS and HS treatments were 8.08% and 14.66% lower than those in the LS treatment, respectively. The  $P_n$  of all leaves was mainly affected by the synergistic effects of stomatal and non-stomatal factors in the LS treatment, whereas it was mainly affected by non-stomatal factors in the MS and HS treatments. Salt stress also changed the plant type of the edible sunflowers. The canopy structure of LS treatment had a pagoda shape; however, the canopy structures of MS and HS treatments were flat and cylindrical, respectively. Salt stress reduced the total and main functional leaf areas of edible sunflower. Compared with the LS and MS treatments, the total leaf area of the HS treatment decreased by 56.03% and 47.74%, respectively; the maximum single leaf area of the HS treatment also decreased by 38.71% and 49.46%, respectively. Contrarily, the maximum leaf inclination angle of the HS treatment increased by 30.92% and 14.59% compared to those of the LS and MS treatments, respectively. Concludingly, salt stress significantly reduced the photosynthetic performance and leaf area of the main functional leaves of edible sunflowers, causing the canopy structure to change from extended to contracted, thereby inhibiting normal plant growth.

**Keywords:** Edible sunflower; Salt stress; Photosynthetic rate; Canopy structure

我国盐渍土分布广泛,总面积约为 1300 万  $\text{hm}^2$ ,且还在持续增加<sup>[1]</sup>。盐碱胁迫已经成为影响作物产量和品质的主要障碍因素之一。盐碱胁迫对作物的危害包括离子毒害、渗透胁迫、氧化损伤、高 pH 伤害、代谢紊乱等,会严重抑制作物生长发育,造成作物光合作用减弱<sup>[2-3]</sup>,并最终影响作物产量。从光合生理生态和株型角度探讨作物对盐碱胁迫的响应特点,对于深入揭示盐碱地栽培作物的耐盐碱机理,降低作物盐害并加速其生态恢复具有重要意义。

食用向日葵 (*Helianthus annuus* L., 以下简称“食葵”)抗旱、耐盐碱,强适应性<sup>[4]</sup>,是黄河上中游地区盐渍土主要种植作物之一。现蕾期是决定食葵结实率和产量的关键生育期,极易受到盐胁迫的影响。前人研究认为,盐胁迫会导致食葵生理和生长特性受到不利影响,其中受影响最严重的是与产量关系密切的光合作用<sup>[5]</sup>。土壤盐分诱导的渗透胁迫会导致气孔快速关闭以保持水分,造成  $\text{CO}_2$  利用率的降低和碳同化的减少<sup>[6]</sup>。随着盐分水平的提高和盐胁迫持续时间的延长,离子过量积累会导致过量的活性氧 (ROS) 产生,引起光合器官的氧化损伤,同时伴随光合电子传递受到抑制<sup>[7]</sup>,最终造成食葵光合能力降低。曾文治<sup>[8]</sup>研究发现,土壤盐分对向日葵全生育期的净光合速率、蒸腾速率和气孔导度等光合参数有抑制作用,光合参数随盐分水平的提高而降低。凌云鹤<sup>[9]</sup>研究表明,盐胁迫下,向日葵的叶绿素含量明显下降,盐胁迫阻碍了叶绿素的合成。

冠层结构可决定截获的光合有效辐射能,是影响食葵光合速率和光能有效利用率的重要因素。提

高不同冠层中叶面积指数 (LAI) 和叶角分布的协同效应可以有效提高食葵的光合作用<sup>[10]</sup>。盐胁迫对食葵的冠层结构参数有不利影响。马韬等<sup>[11]</sup>研究发现,盐胁迫下,营养生长期食葵的叶面积指数受到抑制,且盐分水平越高,抑制效应越显著。陈泽彬<sup>[12]</sup>研究表明,现蕾期食葵的叶面积和叶片数随盐胁迫程度的增加而降低,其中叶面积对盐胁迫的响应更敏感。

内蒙古河套灌区是食用向日葵主产区之一,同时其盐渍化耕地面积较大。深入研究不同程度盐胁迫下食葵的光合生理特性,有利于阐明食葵对盐碱环境适应的生态学机制。目前,关于河套灌区盐胁迫下食葵不同叶位叶片光合速率变化以及冠层结构的研究相对缺乏。本研究旨在揭示不同程度盐胁迫下食葵不同叶位叶片光合速率变化的原因及机理,进一步了解盐胁迫下食葵对环境的响应程度和耐盐程度,以为盐渍化土壤资源合理高效利用提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验设计

试验地点在内蒙古河套灌区五原县城南乡美丰村食葵种植田内。土壤质地为砂壤土,平均容重为  $1.46\sim 1.54\text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$ ,现蕾期土壤平均水分含量为 21.24%,田间整个生育期地下水埋深 0.7~2.6 m。供试品种为美国杂交食葵品种“LD5009”。

试验设置轻度盐胁迫 (LS)、中度盐胁迫 (MS) 和重度盐胁迫 (HS) 3 个盐分处理,每个处理重复 3 次,共 9 个处理小区,小区面积为  $36\text{ m}^2$ ,随机区组排列。3 个处理现蕾期 0~20 cm 土层土壤含盐量平

均值分别为  $1.00 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、 $2.68 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$  和  $4.93 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$  (表 1)。食葵于 2019 年 6 月 2 日播种, 9 月 25 日收获。采用点播器人工点播, 穴口覆砂, 穴距 40 cm, 行距 60 cm, 种植密度约为  $44\,000 \text{ 株}\cdot\text{hm}^{-2}$ 。生育期田间管理措施与当地农户一致。

表 1 不同处理土壤的盐分含量  
Table 1 Salt content of soil in different treatments

处理 Treatment	电导率 Electrical conductance ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ )	全盐量 Total salt ( $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ )	pH
LS 轻度盐胁迫 Light salt stress	313	1.00	7.92
MS 中度盐胁迫 Moderate salt stress	839	2.68	7.84
HS 重度盐胁迫 Heavy salt stress	1542	4.93	9.10

## 1.2 测定内容和方法

本研究于食葵现蕾期 (2019 年 7 月 23 日) 在各小区采用五点取样法取 0~20 cm 土层土壤样品, 用四分法留取混合样, 自然风干并除去根系、植物残体等, 研磨过 2 mm 筛, 用电导率仪和 pH 计分别测定土壤 pH 和 EC, 再根据公式  $S=EC_{1:5}\times 0.064\times 5\times 10/1000$ <sup>[13]</sup> ( $EC_{1:5}$  表示利用水土比 1:5 浸提液测定的电导率), 计算土壤含盐量。

采用美国 LI-COR 公司生产的 LI-6400 型便携式光合测定系统在食葵现蕾期内 (2019 年 7 月 23 日), 选择晴朗无风的天气于 9:00—11:00 进行光合参数的测定。每个处理小区选取长势相对一致的植株 5 棵, 每株叶片由上向下依次编号测定, 每片叶读取数据 5 次, 取平均结果。测定参数为: 净光合速率 ( $P_n$ ,  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )、光合有效辐射 (PAR,  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )、叶片温度 (TL,  $^{\circ}\text{C}$ )、蒸腾速率 ( $T_r$ ,  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )、细

胞间隙  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ ,  $\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ) 和气孔导度 ( $G_s$ ,  $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )。光合作用的气孔限制值 ( $L_s$ ) 按 Berry 等<sup>[14]</sup> 的公式计算。

叶绿素采用 SPAD-502 型叶绿素仪测定。叶面积 (LA) 按长宽系数法测定。叶倾角 (LI) 通过直尺测量叶片自然状态下的水平长度和垂直长度, 根据三角函数求得。

顶叶是植株冠层顶部出现的第一片完全功能叶。采用美国 LI-COR 公司生产的 LI-6400 型便携式光合测定系统于 8:00、10:00、12:00、14:00、16:00、18:00 分 6 次测定不同盐分水平下现蕾期食葵顶叶的光合日变化及当天各环境因子的变化。每个处理小区选取长势相对一致的植株 5 棵, 对顶叶进行挂牌标记用于测定, 每片顶叶读取数据 5 次, 取平均结果。

## 1.3 数据处理

初始数据在 Excel 2019 中进行处理和绘图, 采用 SPSS 23.0 对数据进行统计分析, 利用单因素方差分析 (ANOVA) 进行显著性检验, 采用 Duncan 法进行多重比较 ( $P<0.05$ )。

## 2 结果与分析

### 2.1 盐胁迫程度对不同叶位叶片光合特性的影响

#### 2.1.1 对不同叶位叶片净光合速率 ( $P_n$ ) 的影响

由图 1 可知, 现蕾期食葵单株叶片的  $P_n$  总体随叶位 (从上往下, 下同) 呈先升后降的趋势, 不同程度盐胁迫下, 食葵现蕾期最大光合功能叶均在中上位。LS 处理峰值出现在从上往下第 5 位叶片, 且第 4~16 位叶片始终保持较高的光合速率; MS 处理峰值出现

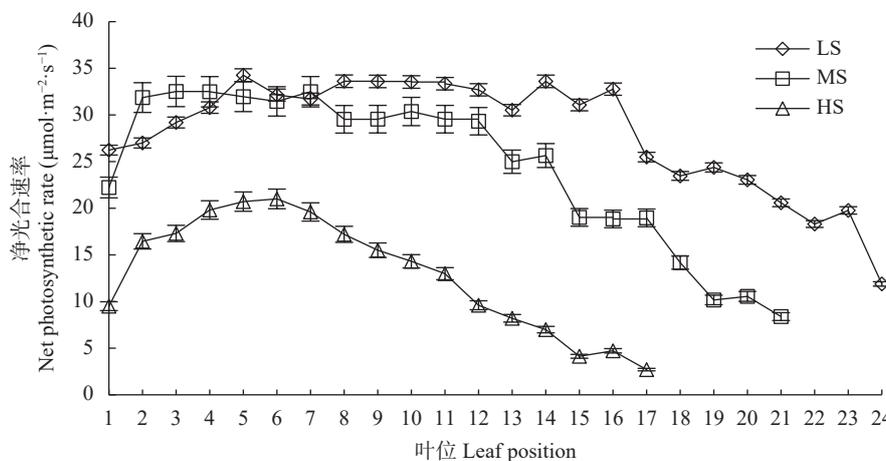


图 1 不同盐分水平下食葵现蕾期不同叶位叶片的净光合速率

Fig. 1 Net photosynthetic rate of sunflower leaves at different positions at budding stage under different salinity levels

LS: 轻度盐胁迫; MS: 中度盐胁迫; HS: 重度盐胁迫。LS: light salt stress; MS: moderate salt stress; HS: heavy salt stress.

在第 7 位叶片,第 2~7 位叶片光合速率较高;HS 处理峰值出现在第 6 片叶,第 4~7 位叶片表现出高光合速率,其中 MS 和 HS 处理的最大净光合速率比 LS 处理分别降低 5.09% 和 38.69%。LS 处理除上部嫩叶外,成熟叶片的光合速率均高于 MS 处理,但差异不显著,二者均极显著高于 HS 处理 ( $P<0.01$ )。这说明盐胁迫会降低食葵叶片的净光合速率,并影响高光合功能叶的数量,盐胁迫越重,食葵的高光合功能叶越少。其中,重度盐碱对食葵叶片光合能力的负面效应极显著高于轻中度盐碱,这可能与食葵的耐盐能力密切相关。

### 2.1.2 对不同叶位叶片叶绿素含量的影响

不同盐分处理下,现蕾期单株食葵上部叶片叶

绿素含量低,中部叶片含量高,变化相对平稳(图 2)。中部叶片是食葵进行光合作用、形成光合产物的重要部位。LS 处理中上位叶片叶绿素含量由上往下逐渐上升,最大值出现在第 23 位叶片;MS 处理与 LS 处理类似,其叶绿素含量最大值出现在从上往下第 17 位叶片;HS 处理上位和下位叶片叶绿素含量较低,中位叶片含量较高,最大值出现在从上往下第 10 位叶片。MS 与 HS 处理的中位叶片叶绿素含量差异不显著,却均高于 LS 处理,其中 MS 和 HS 处理的叶绿素最大值较 LS 处理分别提高 6.84% 和 11.11%。盐胁迫提高了食葵叶片的叶绿素含量,这可能是食葵受到盐胁迫而形成的应对策略。

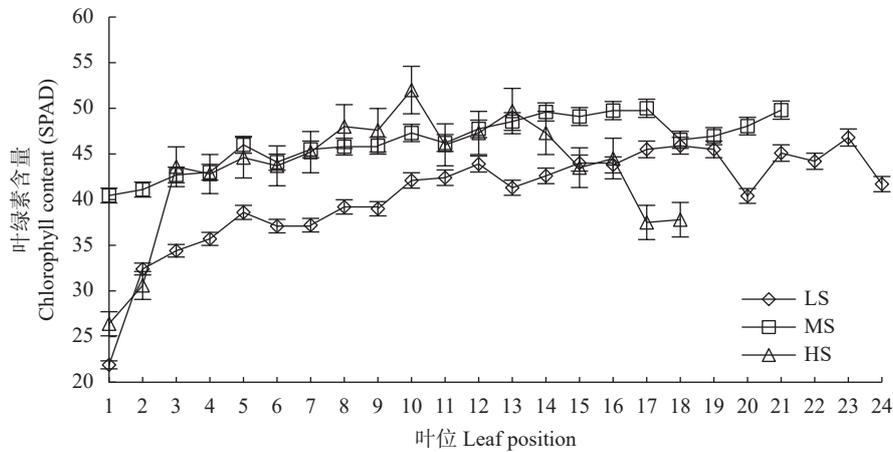


图 2 不同盐分水平下食葵现蕾期不同叶位叶片的叶绿素含量

Fig. 2 Chlorophyll content of sunflower leaves at different positions at budding stage under different salinity levels

LS: 轻度盐胁迫; MS: 中度盐胁迫; HS: 重度盐胁迫。LS: light salt stress; MS: moderate salt stress; HS: heavy salt stress.

### 2.1.3 对不同叶位叶片光合参数的影响

由图 3 可知,不同盐分处理下,现蕾期食葵单株叶片的气孔导度 ( $G_s$ ) 随叶位的增加均呈先升后降的趋势。不同点在 LS 处理上位叶较高,后波动下降,而 MS 和 HS 处理中位叶较高,后逐渐降低。不同盐分处理下,食葵不同叶位叶片胞间  $CO_2$  浓度 ( $C_i$ ) 均表现为中位叶相对稳定,上下位叶降低。不同叶位叶片蒸腾速率 ( $T_r$ ) 的变化在各盐分处理之间存在差异,具体表现为:LS 处理上位叶较高,中下位叶逐渐降低,MS 处理上中位叶变化平缓,下位叶较低,HS 处理呈先升后降的趋势,中位叶较高。不同叶位叶片气孔限制值 ( $L_s$ ) 变化为:各处理均为上位叶和下位叶较高,中位叶较低。另外,由于相互遮阴,各处理均为上位叶光合有效辐射 (PAR) 总体较大,下位相邻叶片光合有效辐射差异极大,这也说明各处理相邻叶片各因子存在差异,应与叶片遮阴关系密切。

### 2.1.4 不同叶位叶片净光合速率 ( $P_n$ ) 与各因子的相关性分析

在不同盐分水平下,影响现蕾期食葵不同叶位叶片  $P_n$  的因素不同。由表 2 可知,各盐分处理不同叶位叶片净光合速率与  $G_s$ 、 $C_i$ 、 $T_r$ 、PAR、 $LA$  呈正相关,与  $TL$ 、 $L_s$  呈负相关,但其相关程度和相关系数并不相同。

LS 处理与  $T_r$ 、 $G_s$ 、 $L_s$ 、 $TL$ 、 $C_i$ 、PAR 呈极显著或显著相关,其中与  $TL$ 、 $L_s$  呈显著负相关,说明轻度盐胁迫下,不同叶位叶片光合速率主要受气孔因素与非气孔因素协同作用;MS 处理与  $T_r$ 、 $LA$ 、 $G_s$ 、 $L_s$ 、 $C_i$  呈极显著 ( $P<0.01$ ) 或显著 ( $P<0.05$ ) 相关,说明中度盐胁迫下,不同叶位叶片光合速率主要受非气孔因素作用;HS 处理与  $T_r$ 、 $TL$ 、 $G_s$ 、 $L_s$ 、 $LA$ 、 $C_i$  呈极显著 ( $P<0.01$ ) 或显著 ( $P<0.05$ ) 相关,说明重度盐胁迫下,不同叶位叶片光合速率主要是非气孔因素主导。

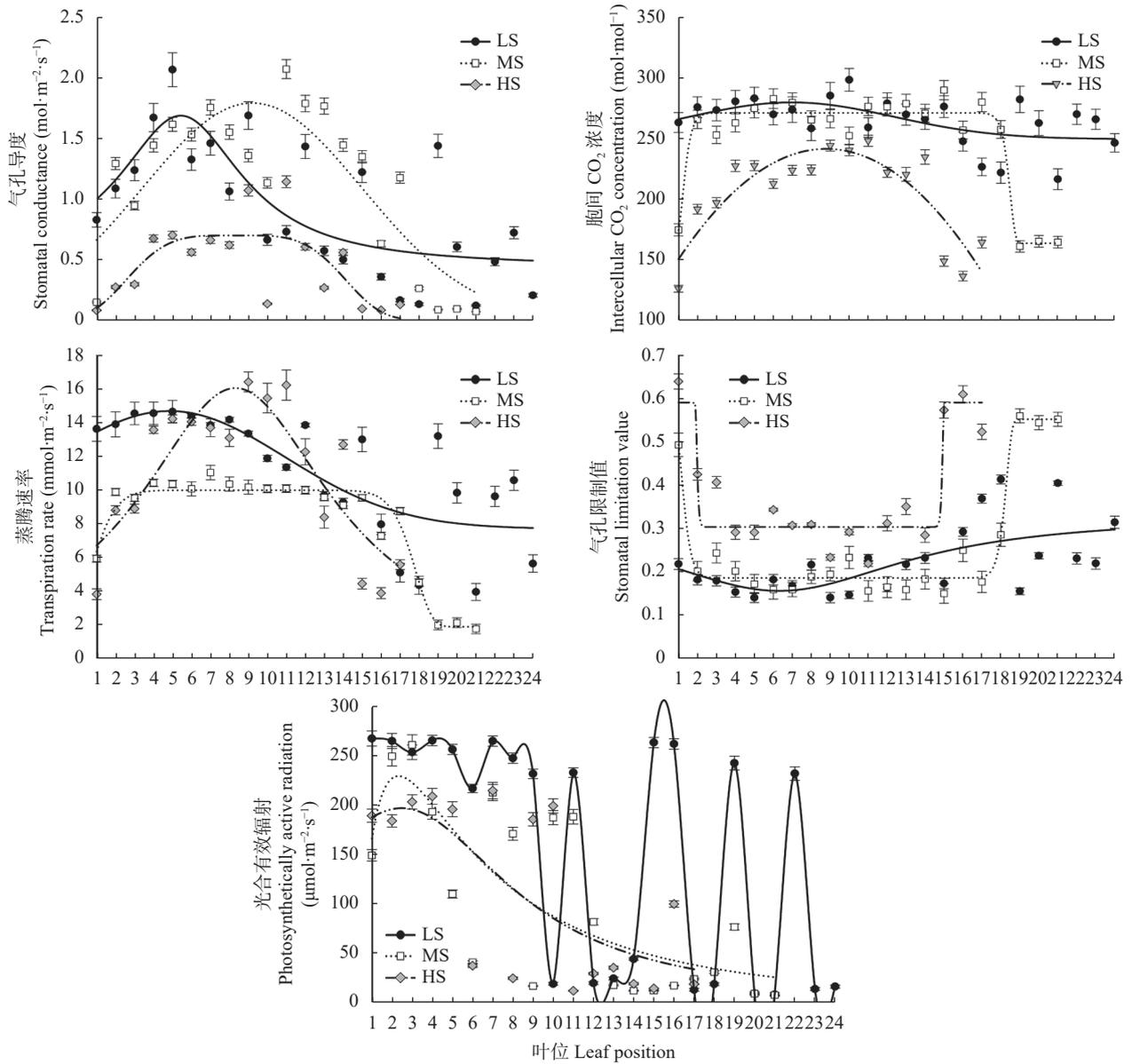


图 3 不同盐分水平下食葵现蕾期不同叶位叶片光合速率影响因子变化

Fig. 3 Changes in the influencing factors of photosynthetic rate of sunflower leaves at different positions at budding stage under different salinity levels

LS: 轻度盐胁迫; MS: 中度盐胁迫; HS: 重度盐胁迫。LS: light salt stress; MS: moderate salt stress; HS: heavy salt stress.

表 2 不同盐分水平下食葵现蕾期叶片净光合速率与各因素之间的相关系数

Table 2 Correlation coefficients between net photosynthetic rate and its affecting factors of sunflower leaves at budding stage under different salinity levels

处理 Treatment	气孔导度 Stomatal conductance ( $G_s$ )	胞间CO <sub>2</sub> 浓度 Intercellular CO <sub>2</sub> concentration ( $C_i$ )	蒸腾速率 Transpiration rate ( $T_r$ )	叶温 Leaf temperature (TL)	光合有效辐射 Photosynthetically active radiation (PAR)	气孔限制值 Stomatal limitation value ( $L_s$ )	叶面积 Leaf area (LA)
LS	0.819**	0.666*	0.920**	-0.675*	0.637*	-0.795*	0.367
MS	0.865**	0.639*	0.922**	-0.532	0.472	-0.767*	0.889*
HS	0.911**	0.745*	0.984**	-0.921**	0.140	-0.803**	0.701*

LS: 轻度盐胁迫; MS: 中度盐胁迫; HS: 重度盐胁迫。\*表示在 $P<0.05$ 水平显著相关, \*\*表示在 $P<0.01$ 水平显著相关。LS: light salt stress; MS: moderate salt stress; HS: heavy salt stress. \* means significant correlation at  $P<0.05$  level, and \*\* means significant correlation at  $P<0.01$  level.

从各因子与  $P_n$  的相关性可以看出, 盐胁迫对食葵光合的影响具体表现在 3 个方面: 1) 盐胁迫造成食葵根部吸水困难, 致使蒸腾速率下降, 各叶片光合作用随之下降; 2) 还会造成食葵叶面积下降, 尤其是中度和重度盐胁迫下, 食葵光合叶面积减小, 光合能力下降; 3) 盐胁迫越重, 气孔因素在光合中的主导作用越低。

## 2.2 盐胁迫程度对顶叶光合特性的影响

### 2.2.1 不同盐胁迫下顶叶净光合速率 ( $P_n$ ) 及各影响因子日变化

顶叶不存在遮蔽现象, 能够充分接受太阳光的辐射, 光合功能完全。另外, 顶叶较为幼嫩, 对盐胁迫的响应更为敏感, 研究顶叶  $P_n$  的日变化有助于揭示不同程度盐胁迫下食葵的光合生理特性。图 4 为不同盐分处理下现蕾期食葵顶叶净光合速率及各因

子的日变化特征。由图 4a 可知, LS 处理的  $P_n$  日变化为单峰曲线, 主要呈先升后降的趋势; MS、HS 处理的  $P_n$  日变化为双峰曲线, 说明中度、重度盐胁迫对食葵的光合能力产生较大影响, 加重了食葵“光合午睡”现象。此外, 盐胁迫也会推迟  $P_n$  最高值出现的时间, LS、MS 处理的  $P_n$  最高值出现在上午 10:00, 而 HS 处理的  $P_n$  最高值出现在中午 12:00。另外, 随着盐胁迫的加重, 多数时段食葵顶叶的  $P_n$  值显著降低, 其中, 与 LS 相比, MS、HS 处理的食葵顶叶  $P_n$  最大值分别降低 8.08%、14.66%。

气孔是水分、氧气和二氧化碳进出叶片的主要通道, 控制叶片与大气之间的气体交换, 对植物光合、呼吸和蒸腾作用都起到一定的调节作用<sup>[15]</sup>。气孔导度反映了气孔张开程度的大小。由图 4b 可知,  $G_s$  日变化特征随盐胁迫程度的不同而不同。LS 处理的

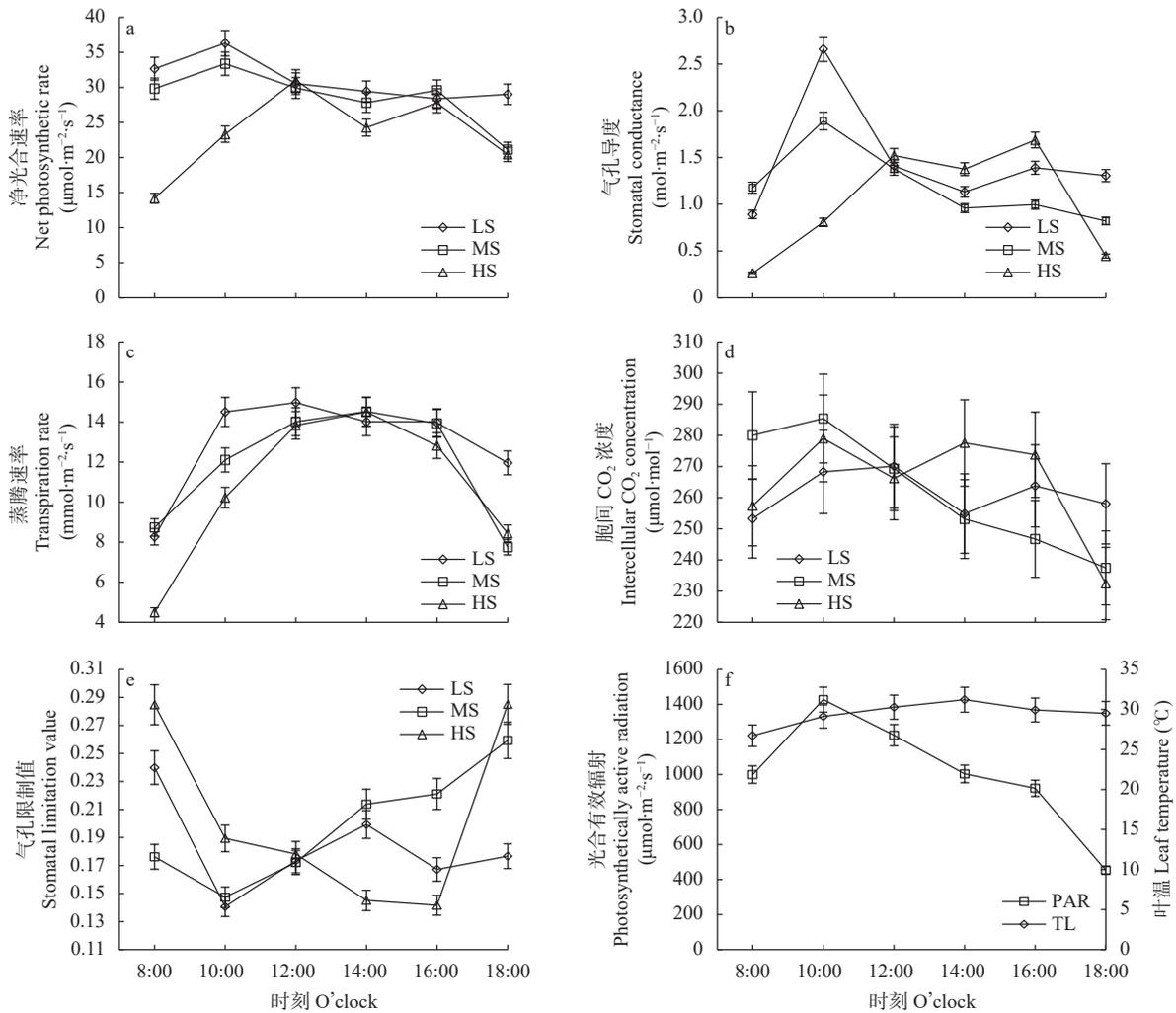


图 4 不同盐分水平下食葵现蕾期顶叶净光合速率及各因子的日变化特征

Fig. 4 Daily changes of photosynthetic rate and its affecting factors of the top leaves of sunflower at budding stage under different salinity levels

LS: 轻度盐胁迫; MS: 中度盐胁迫; HS: 重度盐胁迫。LS: light salt stress; MS: moderate salt stress; HS: heavy salt stress.

$G_s$  与  $P_n$  变化趋势相似, 在 10:00 达到峰值, 其后在 14:00 降至谷底值, 16:00 后又缓慢上升, 这可能是由于 12:00—14:00 时间段内的光照强度与外界温度较高, 蒸腾速率加快, 植株为防止水分散失过多而关闭气孔。MS 处理的  $G_s$  峰值也出现在 10:00, 但显著低于 LS 处理 ( $P<0.05$ ), 正午及之后逐渐降低。HS 处理的  $G_s$  值从上午开始逐渐增长, 到中午时达到一定的高度, 在 16:00 达到峰值, 之后急剧下降。从以上处理的日变化可知, 不同盐分水平对气孔开度产生的影响不同, 最终导致其对光合速率的影响不同。

由图 4c 可知, 不同盐分处理  $T_r$  日变化均为先递增后递减的单峰曲线, 处理间差异较为显著 ( $P<0.05$ )。LS 处理的  $T_r$  最大值出现在 12:00, MS 和 HS 处理的  $T_r$  最大值出现在 14:00。LS、HS 处理早上数值低于晚上, MS 处理早上数值高于晚上。除 8:00 和 14:00 外, LS 处理的  $T_r$  值均高于 MS 和 HS 处理, 除 18:00 外, MS 处理的  $T_r$  值均高于 HS 处理。这说明盐胁迫降低了食葵根系的吸水能力, 盐胁迫加重使得不同时段叶片的蒸腾量逐渐减小。但正午时, 由于温度较高, 3 个处理之间差异不显著。

由图 4d 可知, LS 处理的  $C_i$  日变化呈双峰曲线, 在 12:00 达最大值, 在 14:00 达最小值。MS 处理  $C_i$  的变化趋势为先升后降, 在 10:00 达最大值, 在 18:00 达最小值。HS 处理  $C_i$  的变化趋势为先增后减, 再增

再减, 在 10:00 达最大值, 在 18:00 达最小值。MS 处理的  $C_i$  值在上午 8:00—12:00 高于其他盐分处理, HS 处理在下午 14:00—16:00 高于其他盐分处理。

图 4e 中  $L_s$  的趋势是先降后升, LS、MS 处理均在上午 10:00 降至谷底, 之后开始上升, LS 处理在 14:00 后又开始下降, MS 处理则持续上升。HS 处理的  $L_s$  值在上午高于其他处理, 其后缓慢下降, 至 16:00 达最小值, 在 14:00 至 16:00 时段低于其他处理, 随后迅速上升, 18:00 又高于其他处理。

在图 4f 中, PAR 和 TL 呈先升后降的单峰曲线, PAR 在 10:00 左右达最大值, 随后逐渐下降。TL 在午后 14:00 达最大值, 随后缓慢下降。从  $G_s$ 、 $C_i$ 、 $L_s$  等因子的日变化对  $P_n$  的影响来看, 在不同时段不同盐分处理下,  $P_n$  的主要限制因子不同。

由以上分析可以得出, 各盐分处理  $P_n$  日变化的不同可能是由  $P_n$  对温度和光合有效辐射响应的不同造成的。

## 2.2.2 顶叶净光合速率 ( $P_n$ ) 与各影响因子的相关性分析

不同盐分处理下影响现蕾期食葵顶叶净光合速率日变化的因素不同。基于 SPSS 软件, 利用皮尔逊 (Pearson) 简单相关系数分析各因素与  $P_n$  变化趋势。由表 3 可知, 不同盐分处理的顶叶  $P_n$  在多数时候与  $G_s$ 、 $T_r$ 、 $L_s$  呈正相关, 多数时候与  $C_i$ 、TL、PAR 呈

表 3 不同盐分水平下食葵现蕾期顶叶净光合速率 ( $P_n$ ) 与各因素相关系数比较

Table 3 Comparison of correlation coefficients between net photosynthetic rate ( $P_n$ ) and various factors in the top leaves of sunflower at budding stage under different salinity levels

处理 Treatment	时刻 O'clock	气孔导度 Stomatal conductance ( $G_s$ )	胞间CO <sub>2</sub> 浓度 Intercellular CO <sub>2</sub> concentration ( $C_i$ )	蒸腾速率 Transpiration rate ( $T_r$ )	叶温 Leaf temperature (TL)	光合有效辐射 Photosynthetically active radiation (PAR)	气孔限制值 Stomatal limitation value ( $L_s$ )
LS	8:00	0.710*	0.575	0.632	-0.742*	-0.572	-0.597
	10:00	0.999**	0.988**	-0.961**	-0.995**	0.983**	-0.996**
	12:00	0.914**	-0.680	0.990**	-0.902**	-0.978**	0.174
	14:00	1.000**	0.732*	0.992**	-0.999**	-0.901**	-0.997**
	16:00	0.826**	-0.098	0.649	0.540	-0.684	-0.479
	18:00	0.696*	-0.778*	0.934**	0.714*	-0.945**	0.603
MS	8:00	-0.900**	-0.931**	-0.910**	0.751*	-0.436	0.930**
	10:00	0.196	-0.995**	-0.964**	-0.310	-0.898*	0.996**
	12:00	0.975**	0.791*	0.986**	-0.955**	0.930**	-0.924**
	14:00	0.915**	-0.357	0.936**	-0.111	-0.255	-0.512
	16:00	0.947**	-0.707*	0.603	-0.143	-0.740*	0.453
	18:00	0.910**	0.599	0.904**	0.881*	0.843*	-0.669*
HS	8:00	-0.569	-0.988**	-0.300	0.411	-0.177	0.976**
	10:00	0.661*	-0.875*	-0.801*	-0.521	-0.458	0.165
	12:00	-0.902**	0.927**	0.971**	-0.910**	-0.978**	-0.928**
	14:00	-0.325	-0.967**	0.968**	0.952**	0.296	0.959**
	16:00	0.890*	0.858*	0.846*	-0.186	-0.865*	-0.854*
	18:00	0.935**	-0.994**	0.943**	0.950**	-0.929**	0.969**

LS: 轻度盐胁迫; MS: 中度盐胁迫; HS: 重度盐胁迫。\*表示在 $P<0.05$ 水平显著相关, \*\*表示在 $P<0.01$ 水平显著相关。LS: light salt stress; MS: moderate salt stress; HS: heavy salt stress. \* means significant correlation at  $P<0.05$  level, and \*\* means significant correlation at  $P<0.01$  level.

负相关,但其相关程度及时间并不相同。此外,  $P_n$  与 TL、PAR、 $L_s$  的相关性在不同盐分处理之间有较大差异,而且因盐分水平不同其相关性甚至相反。出现这种现象的原因是食葵受到盐胁迫而形成自发调节的适应性。

另外,从各处理  $P_n$  与 PAR 和 TL 的相关关系来看,LS 处理的  $P_n$  仅在 10:00 与 PAR 呈正相关,在 8:00—14:00 与 TL 呈负相关,这说明 LS 处理的  $P_n$  在强光和低温条件下会变高。MS 处理的  $P_n$  在 12:00 和 18:00 与 PAR 呈正相关,在 10:00—16:00 与 TL 呈负相关,这说明 MS 处理的  $P_n$  在强光和高温条件下降低。HS 处理几乎全天与 PAR 呈负相关,在 10:00—12:00 与 TL 呈负相关,这说明 HS 处理的  $P_n$  在高温和强光、弱光条件下都会降低。

进一步用相关系数来分析不同盐分处理下各时段食葵光合作用主要受到哪些因素的影响(表 4)。结果表明,LS 处理下,各时段  $P_n$  变化气孔因素占主导地位,个别时段各因素协同作用;MS 处理下,14:00 时段,气孔因素占主导地位,其余时段气孔因素与非气孔因素协同作用;HS 处理下,气孔和非气孔因素协同作用。

### 2.3 盐胁迫程度对株型冠层结构的影响

#### 2.3.1 对不同叶位叶片叶面积的影响

由图 5 可知,不同盐分处理下,现蕾期食葵单株不同叶位叶片的叶面积主要呈先升后降的趋势。LS 处理峰值在第 13 位叶,上位叶和下位叶面积均较小,中位叶面积较大,呈宝塔型冠层结构;MS 处理峰值在第 6 位叶,除顶部嫩叶外,上部位叶面积较大,中下部叶面积明显减小,下部叶面积直线下降,呈平展型冠层结构;HS 处理峰值在第 7 位叶,各叶之间差异

表 4 食葵现蕾期不同盐分水平下不同时段光合作用的主要影响因子

Table 4 The major impact factors of photosynthesis of sunflower at different periods under different salinity levels at budding stage

处理 Treatment	时刻 O'clock	影响因子 Impact factor	
LS	8:00	$G_s, TL$	
	10:00	$G_s, C_i, T_r, TL, PAR, L_s$	
	12:00	$G_s, TL, T_r, PAR$	
	14:00	$G_s, C_i, T_r, TL, PAR, L_s$	
	16:00	$G_s$	
	18:00	$G_s, C_i, T_r, TL, PAR$	
	MS	8:00	$G_s, C_i, T_r, TL, L_s$
		10:00	$C_i, T_r, PAR, L_s$
12:00		$G_s, C_i, T_r, TL, PAR, L_s$	
14:00		$G_s, T_r$	
16:00		$G_s, C_i, PAR$	
18:00		$G_s, T_r, TL, PAR, L_s$	
HS	8:00	$C_i, L_s$	
	10:00	$G_s, C_i, T_r$	
	12:00	$G_s, C_i, T_r, TL, PAR, L_s$	
	14:00	$C_i, T_r, TL, L_s$	
	16:00	$G_s, C_i, T_r, PAR, L_s$	
	18:00	$G_s, C_i, T_r, TL, PAR, L_s$	

LS: 轻度盐胁迫; MS: 中度盐胁迫; HS: 重度盐胁迫。TL: 叶片温度;  $T_r$ : 蒸腾速率;  $C_i$ : 细胞间隙 $CO_2$ 浓度;  $G_s$ : 气孔导度;  $L_s$ : 气孔限制值; PAR: 光合有效辐射。LS: light salt stress; MS: moderate salt stress; HS: heavy salt stress. TL: leaf temperature;  $T_r$ : transpiration rate;  $C_i$ : intercellular  $CO_2$  concentration;  $G_s$ : stomatal conductance;  $L_s$ : stomatal limitation value; PAR: photosynthetically active radiation.

较小,呈圆柱体型冠层结构。HS 处理的总叶面积较 LS、MS 处理分别降低 56.03%、47.74%。此外,盐胁迫降低了食葵单叶面积和主要功能叶面积。除上部叶片外,HS 处理的单叶面积均显著低于 LS 和 MS 处理,其中 HS 处理的最大单叶面积较 LS、MS 处理分别降低 38.71%、49.46%。由此可见,盐胁迫

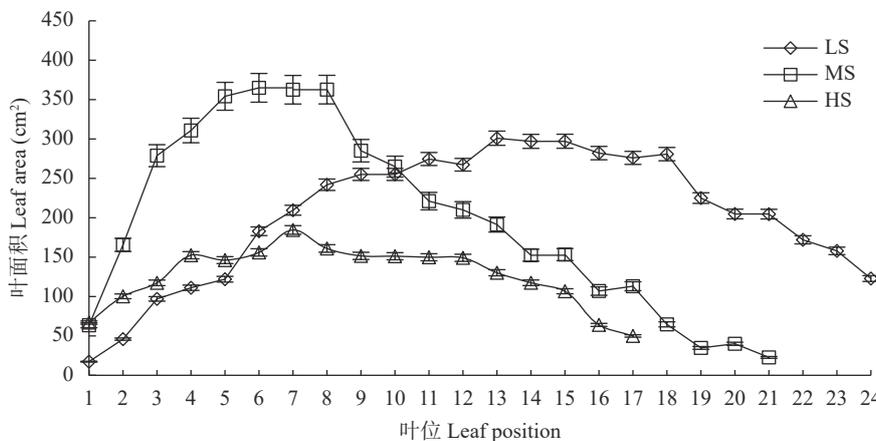


图 5 不同盐分水平下食葵现蕾期不同叶位叶片的叶面积

Fig. 5 Leaf area of sunflower leaves at different positions at budding stage under different salinity levels

LS: 轻度盐胁迫; MS: 中度盐胁迫; HS: 重度盐胁迫。LS: light salt stress; MS: moderate salt stress; HS: heavy salt stress.

降低了食葵总叶面积和光合功能叶面积,使食葵冠层结构由伸展向收缩变化,导致食葵光合能力下降。

### 2.3.2 对不同叶位叶片叶倾角的影响

不同盐分处理下,现蕾期食葵单株不同叶位叶片叶倾角主要呈先降后升的趋势,上部叶片和下部叶片的叶倾角大,中部叶片叶倾角小(图 6)。LS、MS、HS 处理都是从上往下第 1 位叶的叶倾角最大,不同盐分处理之间存在差异,LS 处理第 1 位与最后 1 位叶片叶倾角差异不显著。MS 和 HS 处理第 1 位

与最后 1 位叶片叶倾角差异显著。平均叶簇倾斜角即叶片与水平面的夹角,值越大,叶片越直立,值越小,叶片越平伸。3 种处理上位叶和下位叶的叶片较直立,而中位叶的叶片较为平伸。除第 14 位叶片外,HS 处理的叶倾角均高于 LS 处理,除第 14~17 位叶片外,MS 处理的叶倾角均高于 LS 处理。HS 处理的叶倾角最大值与 LS、MS 处理相比分别提高 30.92%、14.59%。由此可见,盐胁迫增大了食葵叶片的叶倾角,从而降低了对光的截获能力和光能利用效率。

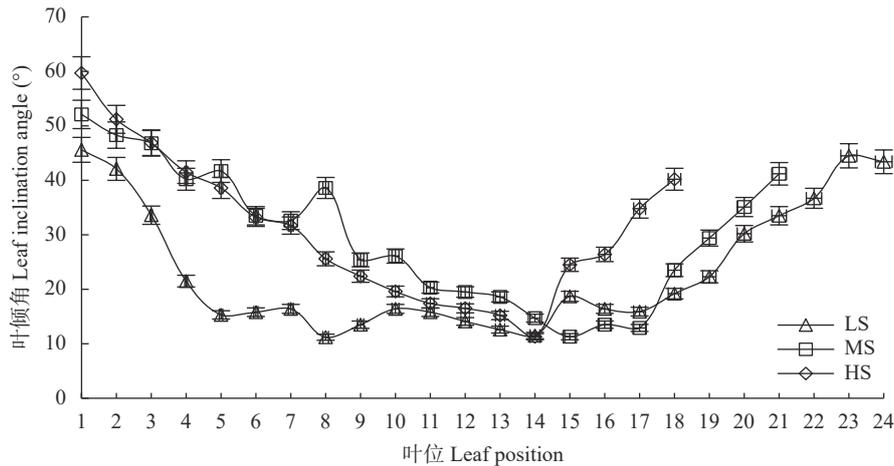


图 6 不同盐分水平下食葵现蕾期不同叶位叶片的叶倾角

Fig. 6 Leaf inclination angle of sunflower leaves at different positions at budding stage under different salinity levels

LS: 轻度盐胁迫; MS: 中度盐胁迫; HS: 重度盐胁迫。LS: light salt stress; MS: moderate salt stress; HS: heavy salt stress.

## 3 讨论

### 3.1 盐分对不同叶位叶片功能发挥的影响

光合作用是植物受盐胁迫影响的主要生理过程之一。其中,净光合速率是表征光合系统功能的直接指标<sup>[16]</sup>。试验结果表明,随着盐胁迫的加重,现蕾期食葵不同叶位叶片的净光合速率总体呈下降趋势,这与张俊莲等<sup>[17]</sup>研究结果相一致。本研究发现,不同盐分处理下食葵现蕾期叶片的净光合速率( $P_n$ )随叶位均呈先升后降的趋势,最高值通常出现在中部叶片,上部和下部叶片 $P_n$ 值较低。这与徐惠风等<sup>[18]</sup>的研究结果相一致,主要是因为上部为新生叶,发育不充实,光合功能未建成,下部叶片叶龄长,趋于衰老,光合能力有所下降。不同节位叶片发育的不平衡性造成 $P_n$ 及其光合生理指标如蒸腾速率、气孔导度等均呈波动性单峰变化,在植物生长进程中具有普遍性。

目前,关于盐胁迫下食葵气孔和非气孔限制对光合作用影响的研究结果并不一致<sup>[19]</sup>,这可能与盐胁迫的强度、持续时间和土壤基本性质等因素有关。本试验发现,盐胁迫下多数叶位叶片的胞间 $CO_2$ 浓

度相对平稳,受气孔导度和气孔限制值变化的影响较小,这说明气孔限制不是影响食葵光合速率的唯一因素。另外,本试验还发现气孔与非气孔限制对光合作用的影响与盐胁迫水平有关,轻度盐胁迫下各叶位叶片的光合速率主要受气孔因素和非气孔因素的协同作用;中、重度盐胁迫下,主要受非气孔因素作用,这与郑国琦等<sup>[20]</sup>的研究结果类似,这可能是因为轻度盐胁迫下,低浓度盐分可能通过渗透胁迫或者刺激植物形成化学信号引起气孔导度降低而使 $CO_2$ 供应减少,进而导致净光合速率下降<sup>[21]</sup>。盐胁迫加重使气孔扩散的阻抗增加,核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶(Rubisco)活性和底物1,5-二磷酸核酮糖(RuBP)再生能力降低,活性氧过度积累等破坏光合系统的结构和功能,非气孔限制占据主导地位,进而对光合速率产生不利影响<sup>[20]</sup>。

叶绿素是影响植物光合作用的关键因素之一。本研究发现,在盐胁迫加重的情况下,现蕾期食葵不同叶位叶片的叶绿素含量提高,这与Santos<sup>[22]</sup>研究结果相一致,可能是高盐胁迫诱导叶绿素降解酶的活性降低所致,但与Manivannan等<sup>[23]</sup>、Foyer<sup>[24]</sup>研究

结果不一致。这可能与食葵的耐盐性有关,通过提高叶绿素含量减轻盐胁迫对光合速率的不利影响,是一种保护策略,同时这也说明叶绿素并不是盐胁迫造成食葵光合速率下降的主要因素。此外,食葵在盐胁迫下,是否通过降低叶面积以增加叶绿素含量,还有待进一步论证。

### 3.2 盐分对顶叶光合功能的影响

顶叶是食葵冠层顶部第一片完全发育、功能健全的叶片,也是食葵主要光合功能叶。研究结果显示,盐胁迫使同一时段食葵顶叶净光合速率降低,这与孔东等<sup>[25]</sup>的研究结果一致。本研究发现,LS处理的顶叶 $P_n$ 日变化为单峰曲线,而MS、HS处理的 $P_n$ 日变化为双峰曲线,这说明中、重度盐胁迫下会加重食葵的“光合午睡”现象,但中、重度盐胁迫出现午睡现象的原因不同。试验结果显示,中度盐胁迫下,午间温度过高,空气湿度降低,蒸腾作用强烈,叶片出现缺水现象导致气孔部分关闭,造成 $CO_2$ 供给不足进而降低净光合速率<sup>[26]</sup>;重度盐胁迫下,食葵的气孔导度在午间降低,但胞间 $CO_2$ 浓度却升高并出现峰值,可能是由于光合酶活性受到高温抑制进而限制光合功能<sup>[27]</sup>。

现蕾期食葵顶叶的蒸腾速率、气孔导度、胞间 $CO_2$ 浓度等的日变化总体上与光合速率相似,表现出盐胁迫下净光合速率主要受气孔限制影响的规律,这符合Farquhar等<sup>[28]</sup>的气孔限制理论结果。试验结果表明,LS在10:00—12:00时段胞间 $CO_2$ 浓度并没有随气孔导度下降而降低,而是受到非气孔限制的影响;MS在此时间段 $P_n$ 下降是由于气孔限制,这可能由于LS处理对光照和温度的敏感性更强烈,由于光合有效辐射增强和温度升高对光合系统的活性产生抑制作用,产生非气孔抑制现象<sup>[29]</sup>。

HS在12:00—14:00时段内的光合速率和气孔导度逐渐降低,而胞间 $CO_2$ 浓度却升高,应是高温导致叶片光合酶的活性受抑制,合成过程受阻,造成胞间 $CO_2$ 积累,导致非气孔限制并降低光合速率。而16:00—18:00时段,光合有效辐射减弱,光合消耗 $CO_2$ 量减少,气孔开度随之降低,导致气孔限制。这一研究结果与韩瑞锋等<sup>[30]</sup>研究结果相似。总之,盐胁迫下气孔限制是影响不同时段叶片光合速率的主要因素,而非气孔限制是影响不同叶位叶片光合速率的主导因素。

### 3.3 盐分对株型结构的影响

冠层结构影响光在植株不同层次的分布情况、不同叶位叶片对光的截获能力以及相应的光合有效

面积<sup>[31]</sup>,直接影响光合作用。盐胁迫会影响根系吸水能力和叶片生长,最终改变植株冠层结构。叶面积是表征植物冠层结构最常用的参数之一,影响叶片对光能的捕获量和冠层光能利用效率。试验结果表明,盐胁迫会减小食葵总叶面积和主要功能叶面积,这与马韬等<sup>[11]</sup>研究结果一致,一方面可能是盐胁迫造成生理干旱,叶片缺水,在形态上表现为叶面积的下降;另一方面是盐胁迫减少了光合产物向叶的分配,影响叶片伸展速度,降低了光合叶面积<sup>[32]</sup>。此外,也可能是食葵的一种抗盐策略,通过减小叶面积来降低蒸腾,减少由质流引起的盐分离子积累,叶片形态变化是植物应对土壤盐胁迫的响应<sup>[5]</sup>。

研究发现,盐胁迫下食葵不同叶位叶片的叶面积均先升后降,这可能与植物适应盐胁迫并实现光合作用最大化表达有关,通过调节不同叶位叶片的生长速率,促使主要光合功能叶形成较大的叶面积,更有效利用光能<sup>[33]</sup>。

叶倾角也是表征食葵冠层结构的一个重要参数,是影响光截留和冠层光合作用的重要因素<sup>[34]</sup>。本研究发现,不同盐水平下现蕾期食葵不同叶位的叶倾角分布呈现出一致的变化规律,上部和下部叶倾角较大,中部叶倾角较小,这与徐昭<sup>[35]</sup>发现的盐渍土食葵现蕾期上挺下垂的冠层结构一致。上部叶片叶倾角大,叶片较直立,利于更多光线到达中下部冠层<sup>[31]</sup>,这种变化使得冠层内的光分布更加均匀,提高光拦截能力<sup>[36]</sup>。中部叶片叶倾角小,叶片较平展,对光的截获能力较强,从而有效提高食葵对光的利用率和光合能力。此外,研究发现,重度盐胁迫导致食葵叶片倾角增大,这可能是由于盐胁迫加剧了食葵的光抑制,食葵为减少潜在损害而调整叶片角度<sup>[37]</sup>。

研究还发现,LS处理现蕾期食葵呈宝塔型冠层结构,MS处理呈平展型冠层结构,HS处理呈圆柱体型冠层结构,盐胁迫使食葵冠层结构由伸展向收缩变化,光合功能叶面积减小,轻度、中度盐胁迫下食葵叶倾角数值相对较小,其冠层结构更为合理,光能截获效率相对较高,群体光合势相对较大,叶片光合能力相对较强<sup>[38]</sup>。

## 4 结论

1) 盐胁迫降低了现蕾期食葵各叶位叶片的净光合速率,其中中度、重度盐胁迫处理的净光合速率最大值较轻度盐胁迫分别降低5.09%、38.69%;同时,盐胁迫也减少了高净光合速率单叶的数量,即减少了高光合功能叶片。轻度盐胁迫处理下,不同叶

位叶片的光合速率主要受气孔因素和非气孔因素协同作用; 中度和重度盐胁迫处理下, 主要受非气孔因素影响。随着盐胁迫程度的加重, 影响光合作用的因素由气孔限制逐步转向非气孔限制, 但叶绿素不是导致光合速率下降的主要因素。

2) 盐胁迫降低了现蕾期食葵顶叶的净光合速率。中度、重度盐胁迫处理的食葵顶叶  $P_n$  最大值较轻度盐胁迫分别降低 8.08%、14.66%。盐胁迫加重了食葵的“光合午睡”现象, 光合能力受到抑制。轻度盐胁迫处理下, 各时段顶叶  $P_n$  变化主要受气孔因素主导; 中度、重度盐胁迫处理下, 主要受气孔因素与非气孔因素协同作用。

3) 轻度盐胁迫处理食葵呈宝塔型冠层结构, 中度盐胁迫处理呈平展型冠层结构, 重度盐胁迫处理呈圆柱体型冠层结构, 盐胁迫使食葵冠层结构由伸展向收缩变化。盐胁迫会减小食葵总叶面积和主要功能叶面积, 其中重度盐胁迫处理的总叶面积较轻度、中度盐胁迫处理分别降低 56.03%、47.74%, 重度盐胁迫处理的最大单叶面积较轻度、中度盐胁迫处理分别降低 38.71%、49.46%; 同时重度盐胁迫处理的叶倾角最大值与轻度、中度盐胁迫处理相比分别提高 30.92%、14.59%。

## 参考文献 References

- [1] 黄晶, 孔亚丽, 徐青山, 等. 盐渍土壤特征及改良措施研究进展[J]. 土壤, 2022, 54(1): 18–23  
HUANG J, KONG Y L, XU Q S, et al. Progresses for characteristics and amelioration measures of saline soil[J]. Soils, 2022, 54(1): 18–23
- [2] 杨春武, 李长有, 张美丽, 等. 盐、碱胁迫下小冰麦体内的 pH 及离子平衡[J]. 应用生态学报, 2008, 19(5): 1000–1005  
YANG C W, LI C Y, ZHANG M L, et al. pH and ion balance in wheat-wheatgrass under salt- or alkali stress[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2008, 19(5): 1000–1005
- [3] REHMAN S, ABBAS G, SHAHID M, et al. Effect of salinity on cadmium tolerance, ionic homeostasis and oxidative stress responses in conocarpus exposed to cadmium stress: implications for phytoremediation[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, 171: 146–153
- [4] 李素萍. 食用型向日葵杂种优势及配合力研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2006  
LI S P. The study on heterosis and combining ability in confection sunflower[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2006
- [5] MUNIRA S, HOSSAIN M, ZAKARIA M, et al. Evaluation of potato varieties against salinity stress in Bangladesh[J]. *International Journal of Plant & Soil Science*, 2015, 6(2): 73–81
- [6] YANG X L, LI Y Y, CHEN H B, et al. Photosynthetic response mechanism of soil salinity-induced cross-tolerance to subsequent drought stress in tomato plants[J]. *Plants*, 2020, 9(3): 363
- [7] MILLER G, SUZUKI N, CIFTCI-YILMAZ S, et al. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2010, 33(4): 453–467
- [8] 曾文治. 向日葵水、氮、盐耦合效应及其模拟[D]. 武汉: 武汉大学, 2015  
ZENG W Z. Research and simulation for the coupling effects of water, nitrogen, and salt on sunflower[D]. Wuhan: Wuhan University, 2015
- [9] 凌云鹤. 银叶向日葵响应盐胁迫的形态及生理机制的初步研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019  
LING Y H. Preliminary study on the morphology and physiological mechanism of silver leaf sunflower in response to salt stress[D]. Yangling: Northwest A & F University, 2019
- [10] LONG S P, ZHU X G, NAIDU S L, et al. Can improvement in photosynthesis increase crop yields?[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2006, 29(3): 315–330
- [11] 马韬, 曾文治, 伍靖伟, 等. 不同施氮量下盐渍农田向日葵冠层生长与辐射利用规律[J]. 农业机械学报, 2020, 51(12): 292–303  
MA T, ZENG W Z, WU J W, et al. Sunflower canopy development, radiation absorption and use efficiency at different nitrogen application rates in saline fields[J]. *Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery*, 2020, 51(12): 292–303
- [12] 陈泽彬. 盐胁迫对向日葵产质量及相关性状的影响研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2013  
CHEN Z B. Study on the impact of yield and quality with related properties of sunflower under salt stress[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2013
- [13] PANG H C, LI Y Y, YANG J S, et al. Effect of brackish water irrigation and straw mulching on soil salinity and crop yields under monsoonal climatic conditions[J]. *Agricultural Water Management*, 2010, 97(12): 1971–1977
- [14] BERRY J A, DOWNTON W J S. Environmental regulation of photosynthesis[M]//Photosynthesis. Amsterdam: Elsevier, 1982: 263–343
- [15] RIVELLI A R, LOVELLI S, PERNIOLA M. Effects of salinity on gas exchange, water relations and growth of sunflower (*Helianthus annuus*)[J]. *Functional Plant Biology*, 2002, 29(12): 1405–1415
- [16] MUNNS R, JAMES R A, LÄUCHLI A. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(5): 1025–1043
- [17] 张俊莲, 陈勇胜, 武季玲, 等. 向日葵对盐逆境伤害的生理反应及耐盐性研究[J]. *中国油料作物学报*, 2003, 25(1): 45–49  
ZHANG J L, CHEN Y S, WU J L, et al. Physiological responses and salt-tolerance of sunflower (*Helianthus annuus*) under salt stress injury[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2003, 25(1): 45–49
- [18] 徐惠凤, 金研铭, 徐克章. 向日葵不同节位叶片光合特性及其与产量关系的研究[J]. *吉林农业大学学报*, 2001, 23(1):

- 6-9  
XU H F, JIN Y M, XU K Z. Photosynthetic characteristics of sunflower leaves at different node positions and their relations to yield[J]. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2001, 23(1): 6-9
- [19] TEZARA W, LAWLOR D W. Effects of water stress on the biochemistry and physiology of photosynthesis in sunflower[M]//MANT A, ROBINSON C. Photosynthesis: From Light to Biosphere. Dordrecht: Springer Netherlands, 1995: 3589-3592
- [20] 郑国琦, 许兴, 徐兆楨, 等. 盐胁迫对枸杞光合作用的气孔与非气孔限制[J]. *西北农业学报*, 2002, 11(3): 87-90  
ZHENG G Q, XU X, XU Z Z, et al. The effect of salt stress on the stomatal and non-stomatal limitation of photosynthesis of wolf berry[J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2002, 11(3): 87-90
- [21] JAMES R A, RIVELLI A R, MUNNS R, et al. Factors affecting CO<sub>2</sub> assimilation, leaf injury and growth in salt-stressed durum wheat[J]. *Functional Plant Biology*, 2002, 29(12): 1393
- [22] SANTOS C V. Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves[J]. *Scientia Horticulturae*, 2004, 103(1): 93-99
- [23] MANIVANNAN P, JALEEL C A, SANKAR B, et al. Growth, biochemical modifications and proline metabolism in *Helianthus annuus* L. as induced by drought stress[J]. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 2007, 59(2): 141-149
- [24] FOYER C H. Reactive oxygen species, oxidative signaling and the regulation of photosynthesis[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2018, 154: 134-142
- [25] 孔东, 史海滨, 李延林, 等. 不同盐分条件下油葵光合日变化特征研究[J]. *干旱地区农业研究*, 2005, 23(1): 111-115  
KONG D, SHI H B, LI Y L, et al. Studies on photosynthetic rate of oil sunflower under difference salt stresses[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2005, 23(1): 111-115
- [26] 杨晓益, 张超, 王文梅, 等. 扁核木光合特性的研究[J]. *中国生态农业学报*, 2008, 16(4): 909-913  
YANG X P, ZHANG C, WANG W M, et al. Photosynthetic characteristics of *Prinsepla uniflora* Batal[J]. *Chinese Journal of Eco-agriculture*, 2008, 16(4): 909-913
- [27] 吾木提汗·卡克木, 海利力·库尔班, 陈其军, 等. 盐胁迫条件下骆驼刺与绿豆光合日变化特征及午休现象的成因[J]. *干旱区研究*, 2012, 29(6): 1039-1045  
UMETHAN K, HALIL K, CHEN Q J, et al. Study on daily change and midday depression of photosynthesis of *Alhagi pseudoalhagi* *Vigna radiata* under salt stress[J]. *Arid Zone Research*, 2012, 29(6): 1039-1045
- [28] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33: 317-345
- [29] YANG H M, ZHANG X Y, ZHAO L A. Stomatal control partly explains different photosynthetic characteristics in *Helianthus laetiflora* and *H. annuus*[J]. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 2009, 37(1): 33-39
- [30] 韩瑞锋, 李建明, 胡晓辉, 等. 甜瓜幼苗叶片光合变化特性[J]. *生态学报*, 2012, 32(5): 1471-1480  
HAN R F, LI J M, HU X H, et al. Research on dynamic characteristics of photosynthesis in muskmelon seedling leaves[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(5): 1471-1480
- [31] ORT D R, MERCHANT S S, ALRIC J, et al. Redesigning photosynthesis to sustainably meet global food and bioenergy demand[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(28): 8529-8536
- [32] 谷艳芳, 丁圣彦, 李婷婷, 等. 盐胁迫对冬小麦幼苗干物质分配和生理生态特性的影响[J]. *生态学报*, 2009, 29(2): 840-845  
GU Y F, DING S Y, LI T T, et al. Effects of saline stress on dry matter partitioning and ecophysiological characteristics of winter wheat seedlings[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(2): 840-845
- [33] WU X H, FAN W L, DU H Q, et al. Estimating crown structure parameters of moso bamboo: leaf area and leaf angle distribution[J]. *Forests*, 2019, 10(8): 686
- [34] ANDERSON M C, DENMEAD O T. Short wave radiation on inclined surfaces in model plant communities[J]. *Agronomy Journal*, 1969, 61(6): 867-872
- [35] 徐昭. 水肥调控对盐渍化灌区向日葵冠层结构和光合性能的影响研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2016  
XU Z. Study on the impact of water and fertilizer regulation on sunflower canopy structure and photosynthetic characteristics in salinization irrigation district[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2016
- [36] NIINEMETS Ü. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance[J]. *Ecological Research*, 2010, 25(4): 693-714
- [37] MEDINA E. Mangrove physiology: the challenge of salt, heat, and light stress under recurrent flooding[J]. *Ecosistemas de Manglar en América Tropical*, 1999: 109-126
- [38] 刘星, 曹红霞, 廖阳, 等. 滴灌模式对苹果光合特性、产量及灌溉水利用的影响[J]. *中国农业科学*, 2021, 54(15): 3264-3278  
LIU X, CAO H X, LIAO Y, et al. Effects of drip irrigation methods on photosynthetic characteristics, yield and irrigation water use of apple[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2021, 54(15): 3264-3278