

盐胁迫对植物光合 - 水分关系的影响研究

周 丹

浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江 金华
Email: 2286008453@qq.com

收稿日期: 2021年4月7日; 录用日期: 2021年5月8日; 发布日期: 2021年5月18日

摘 要

随着环境恶化, 盐胁迫日益成为一个全球问题。盐胁迫影响植物的水分运输和光合作用过程, 导致植株生长缓慢甚至死亡。植物在盐胁迫下水分运输效率降低, 造成光合作用原料之一水供应不足, 引起光合作用受抑制。光合作用受抑制导致植物碳同化量积累不够不足以维持植物生长, 从而影响植物的生长和发育。总结盐胁迫对植物的水分状况和光合作用的影响及作用机制, 为探究植物在盐胁迫下的适应机制提供参考, 对植物在盐渍化土壤中更好地生长发育提供理论基础。

关键词

盐胁迫, 光合作用, 水分运输

Effects of Salt Stress on Photosynthesis and Water in Plants

Dan Zhou

College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang
Email: 2286008453@qq.com

Received: Apr. 7th, 2021; accepted: May 8th, 2021; published: May 18th, 2021

Abstract

With the deterioration of the environment, salt stress is becoming a global problem. Salt stress affects water transport and photosynthesis of plants and causes slow growth and even death of plants. Under salt stress, water transport efficiency of plants is reduced, resulting in insufficient water supply as one of the raw materials for photosynthesis, resulting in inhibition of photosynthesis. Inhibited photosynthesis leads to insufficient accumulation of carbon assimilation in plants,

which is insufficient to maintain plant growth, thus affecting plant growth and development. In this paper, the effects of salt stress on water status and photosynthesis of plants and their mechanisms of action were summarized to provide reference for exploring the adaptation mechanism of plants under salt stress, and to provide a theoretical basis for better growth and development of plants in salt-retarded soil.

Keywords

Salinity, Photosynthesis, Water Transport

Copyright © 2021 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

植物在生长过程中难免会受到环境或生物方面的胁迫，盐胁迫是影响植物生长和产量的重要环境因子之一[1]。在干旱和半干旱地区，随着农业的扩张，密集灌溉和施肥，高蒸发率会导致水中溶解的盐在土壤中逐步积累，并增加次生盐渍化。植物的生长发育和光合作用是受盐胁迫影响的主要过程[2]。光合作用受限制的同时，盐胁迫也会影响叶片水分运输和渗透调节过程。国内外有关盐胁迫对植物影响的研究主要集中在抗氧化保护、活性氧对细胞结构完整性的破坏、植株的盐离子毒害和营养亏缺等方面[3] [4] [5]。本文从盐胁迫影响植物形态、光合作用和水力结构等方面[6] [7]进行综述，为今后探究植物在盐胁迫下水分运输与光合作用之间的耐盐机理提供参考。

2. 盐胁迫的主要作用机制

土壤的盐渍化是部分农作物面临的主要环境问题[8]，是一个世界性的资源和生态问题，已经成为当前限制植物生长发育和农业发展的重要因素[9]。其中，渗透胁迫是由于高盐分浓度降低了土壤水势，导致根系细胞吸水能力下降而引起的生理干旱[10] [11]。根系细胞生长在高盐浓度中会吸收并积累过量的盐离子，其生物膜的完整性将遭受破坏并引发细胞代谢紊乱，即形成离子胁迫[12] [13]。根系吸收过量的盐离子，不仅使其遭受单盐毒害，也会降低对其他营养元素的吸收，从而造成植物营养不均，影响植物生长发育[14]。盐胁迫破坏植物细胞中 Na^+/K^+ 平衡，植物在盐胁迫下往往会吸收和积累过量的 Na^+ ，从而减少了对 K^+ 的吸收。当 Na^+/K^+ 的值过高，会引起细胞质和液泡内 Na^+ 的含量过量，而 K^+ 的含量严重不足，引发离子失衡，从而干扰了细胞酶促反应，抑制植物的生长[15]。 Na^+ 过量积累，也可能置换细胞质膜上的 Ca^{2+} ，从而降低细胞膜的稳定性[16]。植物体内高浓度盐分也将产生大量的含氧化合物，使参与代谢的酶过氧化从而失活或变性，紊乱细胞的代谢[17]。不同植物通过不同机制响应盐胁迫的各个阶段，不同机制对植物的影响因素取决于诸多因素，包括物种、基因型、植株年龄、离子强度、盐碱化溶液的组成以及相关的器官。

3. 盐胁迫对植物生长发育的影响

3.1. 盐胁迫对植物生长发育在时间差异上的影响

植物在盐胁迫下不同时间尺度有着不同的发展特征。为了理解这些对盐度响应的的时间差异，Munns

提出了“盐度两阶段生长响应”的概念。接触盐度后，第一阶段的生长下降很快(几分钟内)发生，这种反应是由于外部的渗透作用降低了植物吸收水分的能力，引起细胞与水之间关系的改变。叶片生长速度短暂下降后，逐渐恢复直至达到一个新的稳定状态，但生长速度也取决于根外的盐浓度[18]。第二个阶段较第一个阶段缓慢，响应时间可能需要几天、几周或几个月的时间，这与植物盐积累并引起老叶盐中毒相关。这种盐毒性会导致叶片死亡，减少叶片光合作用的总面积，最终植物光合产物的供应减少，影响维持生长所需的整体碳平衡。叶片损伤和死亡可能是由于叶片中的高盐负荷超过了液泡中盐分隔的能力，导致细胞质中的盐积累到有毒水平[18]。叶片死亡会减少光合作用的总叶面积，当新叶的生成速度大于老叶的死亡速度，植物可以积累足够的有机物维持自身生长，而当老叶的死亡速度大于新叶的生成速度时，植株将不能维持自身生长。因此，盐敏感和耐盐植物的初始生长下降是由于根外介质中盐的渗透作用，而在第二个阶段，盐敏感的物种将无法阻止盐在叶片中积累到有毒水平[2]。

3.2. 盐胁迫对植物生长发育在不同器官上的影响

盐胁迫显著影响植物的表观形态特征及内部解剖结构。作为植物整个生长过程中的重要器官，根系会合成一些生命活性物质，并通过蒸腾作用运输到地上部分，因此，根系担当着植物地上与地下各部分物质及信息交换的至关重要的角色。根系形态参数一定程度上反映根系的生长发育状况，根长、表面积等形态学参数可以反映根系吸收水分和养分的强度和范围。多数研究表明，根系在盐胁迫下受到显著影响，表现在根系总长、表面积和体积等参数显著降低[19][20]，但也有研究发现盐胁迫促进侧根发育[21]。盐度导致的枝条生长减少通常表现为叶面积减少和枝条发育不良[22]。植物遭受盐胁迫后，叶片会慢慢变黄甚至出现灼烧症状[3]，植株整体生长缓慢，甚至死亡。文卿琳等人认为随着盐溶液浓度增高，海岛棉幼苗根、茎和叶均受到显著抑制，其根冠比和总干重均下降[23]。Basyuni等发现低浓度盐促进根系长度及其数量，但随盐分浓度增加，这种促进作用减弱[24]。李群等也发现芦苇在水盐胁迫下通过比叶面积减小来适应盐碱含量的变化[25]。植物在盐胁迫下其形态建成和生长过程均会受到影响，与此同时植物也将通过调节自身生理生化过程以适应逆境保护自身。通过盐胁迫下植物的形态结构这种表观特征，探究盐胁迫下植物的光合与水分之间的关系，进一步了解盐胁迫下植物的耐盐碱机理。

4. 盐胁迫对植物水分状况的影响

4.1. 盐胁迫对植物水分运输能力的影响

尽管盐胁迫对植物产生诸多不利影响，但植物长期生长在盐胁迫下，其水力特性即向叶片持续输送水分的能力也会适应逆境，以更好保护自身[26]。在土壤-植物-空气连续体(Soil-Plant-Atmosphere Continuum, SPAC)中，植物根系吸收的水分既可以用于植物的生长发育，也可以因蒸腾作用而流失[27]。根是植物吸收水分的主要部位，根系水力学不仅决定了植株的吸水强度，还决定了植株内部的水势梯度[28]。植物茎的木质部结构提供了一个低阻力的水流通道以使水分可以长距离运输，进而使植物可以更好地适应环境。

植物导水率即植物水分传导能力，是表征植物吸收及运输水分能力大小的重要参数[29]。盐胁迫会通过改变植物的水分和离子的热力学平衡，导致根际水势降低，根系吸水困难，加之根系吸收面积降低、吸收能力减弱及水传导性下降，引起根系吸水能力的进一步降低，导致根系向地上部供应的水分减少[30]。根系在盐胁迫下吸水困难，引起植物遭受二次胁迫即水分胁迫。在根系水分供应不足的情况下，植物仍存在蒸腾拉力，增大了木质部水柱的张力，当张力超过一定限度后，空气会进入导管形成气穴，随着气穴程度的增加则形成栓塞，故降低了植物体内的水分传导能力[31]。叶片水分状况受到木质部水分供应限

制后, 其水势会降至膨压丧失点之下, 膨压丧失严重又会反过来阻碍植物水分的获取[29] [32]。

盐胁迫影响植物的水分传导效率, 反过来植物木质部也具有一定的自我调节能力, 可以通过其木质部水分传导效率的可调节范围来适应逆境。苹果幼苗的水分传导效率受到抑制, 主要是根系吸水困难, 其水分传导能力较弱不能满足叶片蒸腾消耗的水分, 从而引起了其木质部发生栓塞降低了整个植株的水分传输效率[33]。目前认为木质部结构影响植物的水分运输能力, 通过导管长度、导管的管壁的厚度和纹孔大小、数量等方面[34]。

4.2. 盐胁迫对植物渗透调节物质的影响

植物可通过增强质膜内水通道蛋白和渗透调节物质的含量, 以减缓渗透胁迫从而降低根系对水分的吸收, 以便更好地使植物适应一定程度的盐胁迫。渗透调节物质中脯氨酸是一种有较强水溶性的氨基酸, 在细胞质中改变其渗透压和防脱水, 降低细胞的渗透势[35]。李旭芬等人发现盐胁迫导致番茄的水分运输严重受阻, 表现在根系渗透势和水力学导度严重降低, 从而引起了叶片含水量和水势等不同程度的降低, 与此同时叶片的游离氨基酸和脯氨酸的质量分数均显著升高($P < 0.05$) [36]。周洪华等人发现胡杨茎的木质部比导率、自然栓塞程度(PLC)和导管壁的机械支持力随着水分胁迫的加剧呈显著增加趋势[34]。盐胁迫导致植物水分供应不足后, 植物水力结构也会发生相应变化来适应逆境, 以缓解逆境对植物的不利影响。探究盐胁迫条件下, 植物的水分运输能力和渗透调节能力可以分析植物对逆境的响应, 对植物的水力结构响应盐胁迫和受损伤植物更好地恢复具有重要意义。

5. 盐胁迫对植物光合作用的影响

5.1. 盐胁迫对植物气孔因素的影响

光合作用是植物正常生长必不可少的环节, 是植物生长、生物量生产和产量所需的有机碳和能量的来源。研究表明, 盐胁迫下植物的气孔、光合色素、PS II 光化学系统和叶绿体超微结构等方面都会发生变化[37] [38] [39] [40]。目前, 盐胁迫主要是从气孔因素和非气孔因素来影响光合作用。多数情况下, 盐胁迫降低钾离子含量, 引起叶片失水或脱落酸含量的升高等会导致气孔在植物遭受盐胁迫后表现为气孔关闭[41]。气孔关闭导致胞间二氧化碳浓度降低, 进而引起净光合速率等光合参数值降低。

5.2. 盐胁迫对植物非气孔因素的影响

非气孔限制因素主要有光合膜蛋白的减少、光合器官结构受损和光合色素含量的减少等。叶绿体在盐胁迫环境下是最快作出反应的结构之一, 会随盐胁迫时间延长而在叶肉细胞中的排列紊乱, 发生类囊体内腔膨大, 叶绿体双层膜部分损坏等现象, 直接导致叶绿素含量下降, 甚至会在光合作用受到抑制时, 直接影响叶绿体 PS II 过程[42] [43] [44]。叶绿素是植物光合作用的集光色素, 可以捕获光能和进行电子传递, 因此叶绿素含量的降低会直接导致植物对光能的捕获能力降低, 从而使植物的光合能力随盐浓度的增加而下降。有研究认为盐胁迫下, 植物叶绿素含量降低主要是由于叶绿素 a 含量降低引起, 叶绿素 a 含量的降低也就是被光能激发的分子变少, 导致植物的光合能力受抑制[45]。植物在盐胁迫下会降低对 Mg^{2+} 的吸收, 而 Mg^{2+} 是叶绿素分子的重要组成部分, 导致叶绿素降解和光化学效率的降低等[46], 盐胁迫下植物光合作用的降低可能与此有关联。叶绿素荧光是研究盐胁迫光合效率的重要参数, 直接反映植物对胁迫环境的响应[47]。

5.3. 盐胁迫下植物气孔和非气孔因素的变化

在盐胁迫下, 不同物种光合速率下降的影响因素是不一致的, 与胁迫时间和胁迫浓度也有关, 气孔

因素和非气孔因素往往也协调发展,处于动态的变化之中。乌凤章等发现 $50 \text{ m}\cdot\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 NaCl 处理对蓝莓的净光合速率没有明显影响,随着盐浓度的增加,越橘幼苗叶片的净光合速率、气孔导度和蒸腾速率明显呈下降趋势[48]。孟诗原等认为随盐胁迫时间延长,西南卫矛叶片净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和水分利用效率在盐处理下均出现明显下降趋势[49]。秦红艳等发现盐胁迫对植物叶绿素荧光的影响通常表现为 PS II 最大量子效率、光化学淬灭系数和 PS II 实际的光量子效率等荧光参数的下降和非光化学淬灭系数的上升,以此适应逆境并进行自我保护[50]。Kwon 认为引起香石竹光合作用速率下降的原因与气孔导度有关[51]。张娟发现引起不同物种光合速率降低的主导因素不同,如白蜡和菠菜等物种的光合速率降低是气孔因素占据主导作用,然而引起另一些物种如大麦和玉米则主要是非气孔限制因素[52]。葛江丽则认为引起植物光合速率降低的不同因素主要与胁迫时间有关[53]。植物光合速率降低的主要影响因素暂未得到统一认识,因此研究植物光合作用对盐胁迫的适应及响应,可有助于对植物逆境下生存策略的认识,以便更好地筛选出高抗盐性植物及培育新耐盐植物。

6. 植物光合水分对盐胁迫的适应策略

水分作为植物光合作用的原料之一,其吸收、运输和蒸腾过程与植物光合作用是相互协作的关系。蒸腾作用是植物叶片打开气孔吸收大气中二氧化碳并消耗水分的被动过程,不仅可以使叶片获得从根系吸收的养分和水分,还可以给叶片降温,是植物的生长发育过程中密不可分的环节。植物在盐胁迫环境下,土壤水中的盐浓度高于根系中的盐浓度,也就是土壤的渗透势高于根系的渗透势,引起对根系的水分供应不足而发生渗透胁迫。植物处于缺水情况下叶片气孔导度和开尔文循环直接受到抑制而影响植物光合能力[54],同时水分亏缺也会引起木质部的气穴化和水分传导能力的下降[55]。气孔不光是植物进行光合作用的重要器官,还与蒸腾作用密切联系,对植物水分向上运输起到很大的作用,因此是植物的通气系统。气孔的开闭可以调控经由气孔进出的 CO_2 分子和水汽分子,因而小而数目多的气孔可为植物的高速蒸腾耗水提供条件。气孔密度和大小是树种长期适应自然环境的结果,其目的是既能有效防止水分丧失,又不至于阻碍光合作用。尽管气孔对 CO_2 分子和水汽分子有重要意义,能维持蒸腾消耗的水分和碳固定之间的稳定,但是 CO_2 和水汽在气孔的扩散不是严格同步的。这是因为叶片通过调节气孔开度、大小和数量等可以使碳固定达到最大,另一方面积累过高的光合产物也会作出反馈,抑制其气孔行为,进而影响植物的水分利用效率[56]。气孔关闭和减少蒸腾是植物防止叶片水势下降到有害水平的主要机制。植物的蒸腾作用降低水势后,水分可以从木质部移动到叶片组织中,而木质部压力降低形成一个压力梯度,也可引起水分从土壤到根部再到叶片的传输[57]。除此之外,叶肉细胞表面积和叶片单位气孔面积也和水分传输能力有关[58],并且叶肉细胞表面积和叶片单位气孔面积是单位叶面积最大光合能力的两个重要决定因素。

7. 结语与展望

植物在轻度盐胁迫下具有一定自我调节能力,通过协调导管输水来调节木质部的导水率,气孔也通过有限水分丧失来换取最大二氧化碳同化量,以提高植物对盐胁迫的适应性。但随着盐胁迫的增加,根系发生的渗透胁迫会引起幼苗生理干旱,导致木质部水分传导效率的可调节范围逐渐变小,进一步导致植物光合作用能力下降,最终影响植物的生长发育。今后,除了开展盐胁迫的不同浓度对植物光合水分关系的机理研究,还应该进一步有如下探究。

- 1) 进一步对植物各部分器官中盐离子浓度进行探究,以明确离子对植物所造成的损伤。

- 2) 进一步探究渗透胁迫、离子毒害或氧化胁迫等方面对植物的伤害作用,以更好地了解植物在盐胁迫下的作用机制,从而更好地适应盐胁迫以保护自身。

参考文献

- [1] 张会慧. 北方桑树叶片光化学机构对盐碱的响应机理及其肥料效应研究[D]: [博士学位论文]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2014.
- [2] Munns, R., James, R.A. and Lauchli, A. (2006) Approaches to Increasing the Salt Tolerance of Wheat and Other Cereals. *Journal of Experimental Botany*, **57**, 1025-1043. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj100>
- [3] 顾亮. 盐胁迫对蓝莓生长及生理特性的影响[D]: [硕士学位论文]. 烟台: 烟台大学, 2018.
- [4] 乌凤章, 朱心慰, 胡锐锋, 王贺新, 陈英敏. NaCl 胁迫对 2 个蓝莓品种幼苗生长及离子吸收、运输和分配的影响[J]. *林业科学*, 2017, 53(10): 40-49.
- [5] 吴运荣, 林宏伟, 莫肖蓉. 植物抗盐分子机制及作物遗传改良耐盐性的研究进展[J]. *植物生理学报*, 2014, 50(11): 1621-1629.
- [6] Parida, A.K. and Das, A.B. (2005) Salt Tolerance and Salinity Effects on Plants: A Review. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **60**, 324-349. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2004.06.010>
- [7] Bethke, P.C. and Drew, M.C. (1992) Stomatal and Nonstomatal Components to Inhibition of Photosynthesis in Leaves of *Capsicum annuum* during Progressive Exposure to NaCl Salinity. *Plant Physiology*, **99**, 219-226. <https://doi.org/10.1104/pp.99.1.219>
- [8] 贾亚雄, 李向林, 袁庆华, 万里强, 孟芳. 披碱草属野生种质资源苗期耐盐性评价及相关生理机制研究[J]. *中国农业科学*, 2008, 41(10): 2999-3007.
- [9] Estan, M.T., Martinez-Rodriguez, M.M., Perez-Alfocea, F., Flowers, T.J. and Bolarin, M.C. (2005) Grafting Raises the Salt Tolerance of Tomato through Limiting the Transport of Sodium and Chloride to the Shoot. *Journal of Experimental Botany*, **56**, 703-712. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri027>
- [10] 张玉鑫, 刘芳, 康恩祥, 陈年来. NaCl 胁迫下甜瓜幼苗离子吸收特性研究[J]. *植物营养与肥料学报*, 2008, 14(3): 533-539.
- [11] Aroca, R. and Ruiz-Lozano, J.M. (2012) Regulation of Root Water Uptake under Drought stress Conditions. In: Aroca R., Ed., *Plant Responses to Drought Stress*, Springer, Berlin, Heidelberg, 113-127. https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0_4
- [12] 陆艳, 叶慧君, 耿守保, 黄增荣, 隆小华, 刘兆普. NaCl 胁迫对菊芋幼苗生长和叶片光合作用参数以及体内离子分布的影响[J]. *植物资源与环境学报*, 2010, 19(2): 86-91.
- [13] Tester, M. and Davenport, R. (2003) Na⁺ Tolerance and Na⁺ Transport in Higher Plants. *Annals of Botany*, **91**, 503-527. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg058>
- [14] 张金林, 李惠茹, 郭姝媛, 王锁民, 施华中, 韩庆庆, 等. 高等植物适应盐逆境研究进展[J]. *草业学报*, 2015, 24(12): 220-236.
- [15] Zhu, G.L. (1983) Determination of Free Proline in Plants. *Plant Physiology Communications*, **1**, 35-37.
- [16] 陈健妙, 掷青松, 刘兆普, 隆小华, 刘联. 麻疯树(*Jatropha curcas* L.)幼苗生长和光合作用对盐胁迫的响应[J]. *生态学报*, 2009, 29(3): 1356-1365.
- [17] Liu, S., Wang, W., Li, M., Wan, S. and Sui, N. (2017) Antioxidants and Unsaturated Fatty Acids Are Involved in Salt Tolerance in Peanut. *Acta Physiologiae Plantarum*, **39**, Article No. 207. <https://doi.org/10.1007/s11738-017-2501-y>
- [18] Munns, R. (2002) Comparative Physiology of Salt and Water Stress. *Plant Cell & Environment*, **25**, 239-250. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00808.x>
- [19] 姚静, 施卫明. 盐胁迫对番茄根形态和幼苗生长的影响[J]. *土壤*, 2008, 40(2): 279-282.
- [20] Srinivasrao, Ch., Benzioni, A., Eshel, A. and Waisel, Y. (2004) Effects of Salinity on Root Morphology and Nutrient Acquisition by Faba Beans (*Vicia faba* L.). *Journal of the Indian Society of Soil Science*, **52**, 184-191.
- [21] He, X.J., Mu, R.L., Cao, W.H., Zhang, Z.G., Zhang, J.S. and Chen, S.Y. (2010) AtNAC2, a Transcription Factor Downstream of Ethylene and Auxin Signaling Pathways, Is Involved in Salt Stress Response and Lateral Root Development. *Plant Journal*, **44**, 903-916. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02575.x>
- [22] Lauchli, A. and Grattan, S. (1990) Plant Responses to Saline and Sodic Conditions, Agricultural Salinity Assessment and Management. In: Wallender, W.W. and Tanji, K.K., Eds., *Agricultural Salinity Assessment and Management*, American Society of Civil Engineers, Reston, 169-205. <https://doi.org/10.1061/9780784411698.ch06>
- [23] 文卿琳, 阿曼古丽·肉孜. 盐胁迫对海岛棉种子萌发的影响[J]. *中国种业*, 2008(1): 39-41.
- [24] Basyuni, M., Keliat, D.A., Lubis, M.U., Manalu, N.B., Syuhada, A., Wati, R., et al. (2018) Growth and Root Development of Four Mangrove Seedlings Under Varying Salinity. *IOP Conference Series: Earth and Environmental*

- Science*, **130**, Article ID: 012027. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/130/1/012027>
- [25] 李群, 赵成章, 赵连春, 王建良, 张伟涛, 姚文秀. 秦王川盐沼湿地芦苇比叶面积与叶片热耗散的关联性分析[J]. 植物生态学报, 2017, 41(9): 985-994.
- [26] Hacke, U.G., Sperry, J.S., Pockman, W.T., Davis, S.D. and McCulloh, K.A. (2001) Trends in Wood Density and Structure Are Linked to Prevention of Xylem Implosion by Negative Pressure. *Oecologia*, **126**, 457-461. <https://doi.org/10.1007/s004420100628>
- [27] Brereton, C.M.H. (1983) *Water Relations of Plants*. Academic Press, Pittsburgh.
- [28] Maurel, C., Simonneau, T. and Sutka, M. (2010) The Significance of Roots as Hydraulic Rheostats. *Journal of Experimental Botany*, **61**, 3191-3198. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq150>
- [29] 杨启良, 张富仓, 刘小刚, 戈振扬. 植物水分传导的研究进展[C]/中国农业工程学会. 全国农业水土工程第六届学术研讨会论文集. 昆明: 云南大学出版社, 2010: 10.
- [30] Rodriguez, P., Dell'amico, J., Morales, D., Sánchez Blanco, M.J. and Alarcón, J.J. (2000) Effects of Salinity on Growth, Shoot Water relations and Root Hydraulic Conductivity in Tomato Plants. *Journal of Agricultural Science*, **128**, 439-444. <https://doi.org/10.1017/S0021859697004309>
- [31] Baker, D.A. (1980) Water Flow in Plants. *Biochemical Society Transactions*, **8**, 234. <https://doi.org/10.1042/bst0080234a>
- [32] 张树斌, 张教林, 曹坤芳. 季节性干旱对白皮乌口树(*Tarenna depauperata* Hutchins)水分状况、叶片光谱特征和荧光参数的影响[J]. 植物科学学报, 2016, 34(1): 117-126.
- [33] 杨启良, 张富仓. 根区不同灌溉方式对苹果幼苗水流阻力的影响[J]. 应用生态学报, 2009, 20(1): 128-134.
- [34] 周洪华, 李卫红. 胡杨木质部水分传导对盐胁迫的响应与适应[J]. 植物生态学报, 2015, 39(1): 81-91.
- [35] 袁云香, 何博聆. 不同条件对芦苇渗透调节物质含量变化的影响[J]. 北方园艺, 2019(2): 77-82.
- [36] 李旭芬, 石玉, 李斌, 侯雷平, 邢国明, 张毅. CO₂加富对盐胁迫下番茄幼苗生长和渗透调节特性的影响[J]. 西北农业学报, 2019, 28(8): 1309-1316.
- [37] 朱新广, 张其德. NaCl 对光合作用影响的研究进展[J]. 植物学通报, 1999, 16(4): 332.
- [38] 孙仁国, 赵桂琴, 胡凯军, 满元荣. 盐胁迫对燕麦地上干物质积累及灌浆期光合特性的影响[J]. 中国草地学报, 2010, 32(5): 15-20.
- [39] 刘志萍, 徐寿军, 张凤英, 包海柱, 孟繁昊. NaCl 胁迫对大麦幼苗生长及光合特性的影响[J]. 大麦与谷类科学, 2014(4): 1-7.
- [40] 束胜, 郭世荣, 孙锦, 袁颖辉, 袁凌云. 盐胁迫下植物光合作用的研究进展[J]. 中国蔬菜, 2012(18): 53-61.
- [41] Cramer, G.R. and Quarrie, S.A. (2002) Abscisic Acid Is Correlated with the Leaf Growth Inhibition of Four Genotypes of Maize Differing in Their Response to Salinity. *Functional Plant Biology*, **29**, 111-115. <https://doi.org/10.1071/PP01131>
- [42] Barhoumi, Z., Djebali, W., Chaibi, W., Abdelly, C. and Smaoui, A. (2007) Salt Impact on Photosynthesis and Leaf Ultrastructure of *Aeluropus littoralis*. *Journal of Plant Research*, **120**, 529-537. <https://doi.org/10.1007/s10265-007-0094-z>
- [43] Zhang, R.H., Li, J., Guo, S.R. and Tezuka, T. (2009) Effects of Exogenous Putrescine on Gas-Exchange Characteristics and Chlorophyll Fluorescence of NaCl-Stressed Cucumber Seedlings. *Photosynthesis Research*, **100**, 155-162. <https://doi.org/10.1007/s11120-009-9441-3>
- [44] Rapacz, M. (2007) Chlorophyll a Fluorescence Transient during Freezing and Recovery in Winter Wheat. *Photosynthetica*, **45**, 409-418. <https://doi.org/10.1007/s11099-007-0069-2>
- [45] 王标, 虞木奎, 孙海菁, 成向荣, 单奇华, 方炎明. 盐胁迫对不同种源麻栎叶片光合特征的影响[J]. 应用生态学报, 2009, 20(8): 1817-1824.
- [46] Chen, H.X., Li, W.J., An, S.Z. and Gao, H.-Y. (2004) Characterization of PS II Photochemistry and Thermostability in Salt-Treated *Rumex* Leaves. *Journal of Plant Physiology*, **161**, 257-264. <https://doi.org/10.1078/0176-1617-01231>
- [47] Bussotti, F., Gerosa, G., Digrado, A. and Pollastrini, M. (2020) Selection of Chlorophyll Fluorescence Parameters as Indicators of Photosynthetic Efficiency in Large Scale Plant Ecological Studies. *Ecological Indicators*, **108**, Article ID: 105686. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105686>
- [48] 乌凤章. NaCl 胁迫对高从越橘幼苗生长和光合生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2015, 35(11): 2258-2265.
- [49] 孟诗原, 王倩, 韦业, 凌春辉, 张瑛, 王华田, 等. 盐胁迫对西南卫矛生长及光合特性的影响[J]. 山东大学学报(理学版), 2019, 54(7): 26-34.

- [50] 秦红艳, 艾军, 许培磊, 王振兴, 赵滢, 杨义明, 等. 盐胁迫对山葡萄叶绿素荧光参数及超微结构的影响[J]. 西北植物学报, 2013, 33(6): 1159-1164.
- [51] Kwon, O.K., Mekapogu, M. and Kim, K.S. (2019) Effect of Salinity Stress on Photosynthesis and Related Physiological Responses in Carnation (*Dianthus caryophyllus*). *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, **60**, 831-839. <https://doi.org/10.1007/s13580-019-00189-7>
- [52] 张娟, 姜闯道, 平吉成. 盐胁迫对植物光合作用影响的研究进展[J]. 农业科学研究, 2008, 29(3): 74-80.
- [53] 葛江丽, 石雷, 谷卫彬, 唐宇丹, 张金政, 姜闯道, 等. 盐胁迫条件下甜高粱幼苗的光合特性及光系统 II 功能调节[J]. 作物学报, 2007, 33(8): 1272-1278.
- [54] Oliveira, G. and Peuelas, J. (2005) Effects of Winter Cold Stress on Photosynthesis and Photochemical Efficiency of PS II of the Mediterranean *Cistus albidus* L. and *Quercus ilex* L. *Plant Ecology*, **175**, 179-191. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-4876-x>
- [55] Tyree, M.T. and Sperry, J.S. (1989) Vulnerability of Xylem to Cavitation and Embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **40**, 19-38. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.40.060189.000315>
- [56] 王建林, 于贵瑞, 房全孝, 姜德锋, 齐华, 王秋凤. 不同植物叶片水分利用效率对光和 CO₂ 的响应与模拟[J]. 生态学报, 2008, 28(2): 525-533.
- [57] Balling, A. and Zimmermann, U. (1990) Comparative Measurements of the Xylem Pressure of *Nicotiana* Plants by Means of the Pressure Bomb and Pressure Probe. *Planta*, **182**, 325-338. <https://doi.org/10.1007/BF02411382>
- [58] Sack, L. and Frole, K. (2006) Leaf Structural Diversity Is Related to Hydraulic Capacity in Tropical Rain Forest Trees. *Ecology*, **87**, 483-491. <https://doi.org/10.1890/05-0710>