

水盐胁迫对不同品种棉花苗期 光合和荧光参数的影响

忠智博^{1,2}, 王淑虹³, 何帅^{1,2}, 李云霞^{1,2}, 石聪⁴, 张峥⁵

(1. 新疆农垦科学院农田水利与土壤肥料研究所, 新疆 石河子 832000; 2. 农业农村部西北绿洲节水农业重点实验室, 新疆 石河子 832000; 3. 新疆兵团勘测设计院集团股份有限公司, 新疆 石河子 832000; 4. 石河子大学农学院, 新疆 石河子 832000; 5. 塔里木大学农学院, 新疆 阿拉尔 843300)

摘要:以新疆小海子灌区主栽棉花品种‘塔河2号’、‘新陆中56号’、‘新陆中87号’为试验对象,采用完全随机盆栽试验,设置不同程度土壤盐分胁迫(S1:3 g·kg⁻¹、S2:4.5 g·kg⁻¹、S3:6 g·kg⁻¹)和不同灌水上下限,以田间持水量为标准(W1:灌水上限为60%、灌水下限为50%;W2:灌水上限为70%、灌水下限为60%;W3:灌水上限为80%、灌水下限为70%),对棉花叶绿素SPAD值、光合和荧光参数进行分析。结果表明:S1处理在0~30 cm土层返盐程度最大值为27.44%,S2处理和S3处理分别为68.44%和64.39%;棉花苗期除最大电子传递产量以外,所有光合和叶绿素荧光参数与品种之间的相关性都表现为差异极显著($P<0.01$),而土壤盐分主要对 G_s 、 T_r 和 Φ_{PSII} 、 qP 、 $Y(N0)$ 、 α 、 ETR_{max} 、 IK 产生显著影响,灌水下限仅对 Φ_{PSII} 、 $Y(N0)$ 影响显著($P<0.05$);‘塔河2号’品种在W3S1处理下的棉花 G_s 显著大于W3S2处理92.1%,‘新陆中56号’品种棉花 P_n 和 G_s 在W1S1处理下显著低于其他处理19.2%~68.2%,‘新陆中87号’品种棉花S1处理和S3处理下的W3灌水处理,其 G_s 和 T_r 较其他灌水处理显著增加39.4%~53.1%和10.6%~20.8%。因此,‘塔河2号’品种棉花对盐分处理更加敏感,‘新陆中56号’品种棉花在低盐土壤中,50% θ (田间持水量)的土壤含水率会显著降低光合参数的提升,‘新陆中87号’品种棉花在W3灌水处理下更有利于生长。

关键词:水盐胁迫;棉花;光合作用;叶绿素荧光;苗期

中图分类号:S562; S311; Q945.78 文献标志码:A

Effects of water and salt stress on photosynthetic and fluorescence parameters of different cotton varieties at seedling stage

ZHONG Zhibo^{1,2}, WANG Shuhong³, HE Shuai^{1,2}, LI Yunxia^{1,2}, SHI Cong⁴, ZHANG Zheng⁵

(1. Institute of Farmland Water Conservancy and Soil-fertilizer, Xinjiang Academy of Agricultural Reclamation Sciences, Shihezi, Xinjiang 832000, China; 2. Key Laboratory of Northwest Oasis Water-Saving Agriculture, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, P.R. China, Shihezi, Xinjiang 832000, China; 3. XPCC Surveying & Designing Institute Group Co., Ltd., Shihezi, Xinjiang 832000, China; 4. College of Agriculture, Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832000, China; 5. College of Agriculture, Tarim University, Alaer, Xinjiang 843300, China)

Abstract: Using the main cotton varieties ‘Take 2,’ ‘Xinluzhong 56,’ and ‘Xinluzhong 87’ from the Xiaohaizi irrigation area in Xinjiang, this study set water amounts as the standard for irrigation (W1: upper limit 60%, lower limit 50%; W2: upper limit 70%, lower limit 60%; W3: upper limit 80%, lower limit 70%). The SPAD values, photosynthetic rates, and fluorescence parameters were analyzed under varying levels of soil salinity stress (S1: 3 g·kg⁻¹, S2: 4.5 g·kg⁻¹, S3: 6 g·kg⁻¹) and different irrigation thresholds. The results showed that the maximum value of 0~30 cm soil salt return was 27.44% for S1 treatment, 68.44% for S2 and 64.39% for S3 treatment. In addition to the maximum yield of electron transfer at the cotton seedling stage, all the correlations between photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters showed significant differences ($P<0.01$). However, soil sa-

收稿日期:2024-01-15

修回日期:2024-05-26

基金项目:新疆生产建设兵团财政科技计划资助项目(2021AB009);国家重点研发计划项目(2021YFD1900805-06);新疆农垦科学院院级科研项目(2023YJ006);新疆农垦科学院院士人才项目(2024YSRC03)

作者简介:忠智博(1994-),男,新疆塔城人,助理研究员,主要从事节水灌溉理论与技术研究。E-mail:zhong2933@126.com

通信作者:何帅(1976-),男,山东文登人,副研究员,主要从事农业节水与土壤改良研究。E-mail:xjshzhs@163.com

linity mainly produced significant effects on G_s , T_r and Φ_{PSII} , qP , $Y(N0)$, α , ETR_{max} , and IK . The lower limit of irrigation only had significant effects on Φ_{PSII} and $Y(N0)$. The G_s of 'Tahe 2' cotton were significantly greater by 92.1% in W3S1 treatment than that of W3S2 treatment, and the P_n and G_s of 'Xinluzhong 56' were significantly lower than W1S1 treatment by 19.2%~68.2% under S1 and S3 treatments. W3 irrigation treatment in cotton 'Xinluzhong 87' and T_r increased by 39.4%~53.1% and 10.6%~20.8% compared with other irrigation treatments. Therefore, 'Tahe 2' cotton was more sensitive to salt treatment. The moisture content of 'Xinluzhong 56' cotton in the soil of 50% θ (field water capacity) fields significantly reduced the improvement of photosynthetic parameters. 'Xinluzhong 87' cotton was more conducive to growth under W3 irrigation treatment.

Keywords: water and salt stress; cotton; photosynthesis; chlorophyll fluorescence; seedling stage

新疆地处内陆干旱地区,盐碱化土壤分布广泛,现有盐渍化耕地 233.07 万 hm^2 ,占新疆耕地总面积的 37.7%^[1],是全国主要的盐渍土壤分布区^[2],因地制宜发展耐盐作物对于维持农业生产至关重要^[3]。棉花作为耐盐作物之一,在新疆盐碱地区广泛种植,但干旱胁迫和盐胁迫严重制约新疆棉产业的发展^[4],尤其当干旱和盐胁迫同时存在时,会比单一胁迫造成更多的产量损失^[5]。研究认为,幼苗阶段是作物耐盐性鉴定的关键期^[6],合理的灌溉制度和适宜的土壤含盐量对棉花幼苗生长产生积极影响,而不合理地利用水资源进行棉花生产会加剧土壤盐碱化^[7]。随着土壤盐度增加,植株吸收水分的能力显著降低,从而导致生长速度下降^[8],对棉花的生长和生理产生显著抑制作用^[9]。这主要表现在光合作用方面,由于棉花产量与品质的形成是光合作用的结果^[10],较高的冠层光合速率能为植物生长发育提供良好的物质基础^[11]。然而,盐胁迫可以在任何发育阶段对光合机构造成不可逆损害^[12],苗期则尤为关键。目前,在水盐调控方面,针对光合作用提升已经开展部分研究,有研究认为,合理控制地下水深度可以有效降低土壤含盐量,从而提升净光合作用^[13],而在淡水资源有限的地区,采用适宜盐度处理的微咸水进行灌溉也能提高净光合速率^[14],同时,优化施肥对盐胁迫下棉花叶片光合特性的提升具有调控作用^[15],且随着农业系统的多元发展,新型节水型灌溉决策支持系统可以显著改善叶片光合作用^[16]。但是不同的棉花品种对干旱和盐胁迫的响应存在差异^[17],在棉花苗期更应该关注品种差异性,选择耐盐的棉花品种是保证盐碱地区植棉产量稳定的关键^[18]。因此,如何有效地筛选抗旱耐盐品种成为当前的热门研究趋势,有研究采用水培试验筛选抗旱品种,确定典型指标用于评价抗旱性^[19],还有研究通过动态干旱和复水处理调节作物的抗旱性,从而提高水分利用效率^[20]。本文将从品种、灌水下限和土壤初始含盐量三方面入手,

研究苗期不同品种棉花在水盐胁迫下的光合响应,这对于揭示棉花的耐盐特性以及确保棉花高产稳产都具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

试验于 2022 年 5—7 月在新疆农垦科学院华宇农业园进行,该试验点位于新疆石河子市,属典型的温带大陆性气候,无霜期为 168~171 d, $\geq 0^\circ C$ 的活动积温为 4023 $^\circ C$ ~4118 $^\circ C$,年降水量为 125.0~207.7 mm 之间。为便于控制灌水,本研究选择在温棚内开展盆栽试验。试验土壤取自南疆小海子灌区,土壤盐分类型为氯化物-硫酸盐型。在自然晾干后碾碎过 2 mm 筛,并装入 70 cm \times 40 cm \times 50 cm 的方盆,按每盆 160 kg 装土,土壤容重为 1.48 g \cdot cm $^{-3}$,田间持水率为 18.27%。根据原状土平均含量确定全盐含量。

1.2 试验设计

试验采用完全区组盆栽试验,试验对象为新疆小海子灌区主栽棉花品种'塔河 2 号'^[21](P1)、'新陆中 56 号'^[22](P2)、'新陆中 87 号'^[23](P3),根据《新疆灌区土壤盐渍化及改良治理模式》全国土壤盐渍化分级标准对比表^[24],设置土壤盐分处理 3 个水平,分别为 S1:3 g \cdot kg $^{-1}$ 、S2:4.5 g \cdot kg $^{-1}$ 、S3:6 g \cdot kg $^{-1}$;灌水处理设置 3 个水平,以土壤含水率达到田间持水率的百分比为灌水上、下限,分别为 W1(50% $\theta_{\text{田持}}$ ~60% $\theta_{\text{田持}}$)、W2(60% $\theta_{\text{田持}}$ ~70% $\theta_{\text{田持}}$)和 W3(70% $\theta_{\text{田持}}$ ~80% $\theta_{\text{田持}}$),达到灌水下限后进行灌溉。根据设定的灌水上、下限计算灌水定额,计算公式如下:

$$M = 10 \times \gamma \times H \times p \times (\theta_{\text{上}} - \theta_{\text{下}})$$

式中, M 为灌水定额 (mm); γ 为土壤容重 (g \cdot cm $^{-3}$); H 为土壤计划湿润层厚度,苗期取 40 cm; p 为湿润比,取 0.7; $\theta_{\text{上}}$ 为灌水上限, $\theta_{\text{下}}$ 为灌水下限。

具体灌水处理见表 1,共计 9 个处理,每个处理 4 次重复,共计 36 个盆栽。

试验于2022年5月11日播种并灌入出苗水 $360\text{m}^3 \cdot \text{hm}^{-2}$,每盆棉花播种2行,行间距为16 cm,株距为10 cm,每行6穴,每穴3粒,播种深度2~3 cm。灌溉方式为滴灌,选取16 mm PE管与耐特菲姆压力补偿PCJ滴头人工组装使用,滴头流量 $2.0\text{L} \cdot \text{h}^{-1}$ 。后续根据土壤含水率确定灌溉时间,达到试验设置灌水下限即进行灌水。其他农艺措施与大田相同。

1.3 测定项目及方法

(1)叶绿素SPAD值:6月29日,采用日本柯尼卡美能达SPAD-502叶绿素仪测定叶片的叶绿素SPAD值,每个处理各选3株具有代表性植株进行测定,苗期采用主茎叶倒四叶。

(2)光合参数:7月3日,采用美国LI-COR公司LI-6400光合测定系统,获取净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r),设置气体流速为 $500\ \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$, $3\text{ cm} \times 2\text{ cm}$ 叶室LED红蓝光光源,光合有效辐射为 $1\ 800\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。选择晴朗无云的天气进行测定,在12:00选取各处理棉花的功能叶进行测定。

(3)叶绿素荧光参数:7月3日,采用便携式调制叶绿素荧光仪PAM-2500测定棉花功能叶片的叶绿素荧光参数,测定时,采用暗适应夹具对叶片进行暗适应处理30 min。通过慢速动力学参数获取PSII的最大光合量子产量 F_v/F_m 、PSII的实际光合量子产量 Φ_{PSII} 、光化学淬灭系数 qP 、非光化学淬灭系数 NPQ 、调节性能量耗散的量子产量 $Y(NPQ)$ 、非调节性能量耗散的量子产量 $Y(N0)$ 。通过对快速光曲线进行拟合,得到最大电子传递的产量 $F_v/F_m \times ETR\ \text{factor}/2$ 、最大光合效率 α 、最大电子传递速率 ETR_{max} 和最小饱和光强 I_K 。

(4)土壤含盐量:出苗水灌入后,连续观测0~30 cm土层平均土壤含水率,直至达到设定的灌水下限含水率后,进行土壤样品采集,取土深度为0~30 cm,每10 cm一层,共3层,即为控制灌水前土壤含盐量。

1.4 数据分析

试验数据采用Excel 2010和SPSS 25.0统计分析,对不同指标先得出各重复测定值,再利用不同重复的值进行方差分析,如果显著差异($P < 0.05$),则进行Duncan比较。

2 结果与分析

2.1 不同处理下盐分分布情况

不同处理在控制灌水前的土壤盐分分布情况如图1所示,各土层深度的盐分均表现为 $S3 > S2 >$

$S1$ 。且除 $S1$ 处理的0~10 cm土层外,土壤含盐量均高于初始值,其中, $S1$ 处理在10~20 cm和20~30 cm土层的盐分高于初始值14.44%和27.44%, $S2$ 处理在0~10、10~20、20~30 cm土层含盐量分别高于初始值4.52%、27.41%和68.44%, $S3$ 处理在上述不同土层深度的土壤含盐量分别高于初始值9.50%、38.22%和64.39%。可以看出,在出苗水至第一次控制灌水期间,盐分在不同土层均产生积聚或返盐,且初始盐分越高,返盐程度越重。

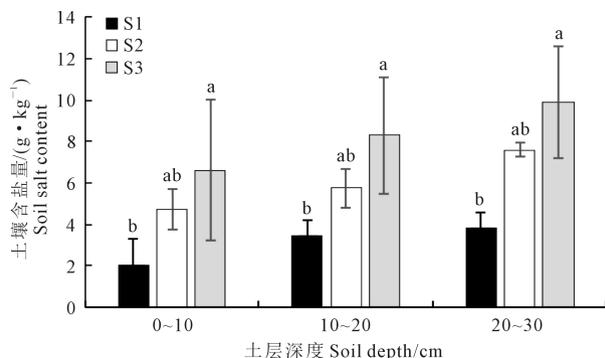
2.2 水盐胁迫对不同品种棉花苗期叶绿素SPAD值的影响

如图2所示,同一盐分处理下,不同品种棉花叶绿素SPAD值在不同灌水处理下均无显著差异,但‘新陆中87号’品种棉花的叶绿素SPAD值在 $W3S2$ 处理下显著高于 $W1S3$ 和 $W3S3$ 处理12.72%、14.14%,同时发现 $S1$ 、 $S2$ 和 $S3$ 处理的叶绿素SPAD最大值分别出现在 $W1$ 、 $W3$ 和 $W2$ 处理。‘塔河2号’和‘新陆中56号’品种在 $S1$ 处理时, $W3$ 处理的

表1 灌水处理

Table 1 Irrigation treatment

盐分处理 Salt treatment	灌水处理 Irrigation treatment	灌水下限/% Lower limit of irrigation	灌水上限/% Upper limit of irrigation	灌水次数 Frequency of irrigation
S1	W1	9.14	10.96	3
	W2	10.96	12.79	3
	W3	12.79	14.62	4
S2	W1	9.14	10.96	2
	W2	10.96	12.79	3
	W3	12.79	14.62	3
S3	W1	9.14	10.96	2
	W2	10.96	12.79	3
	W3	12.79	14.62	3



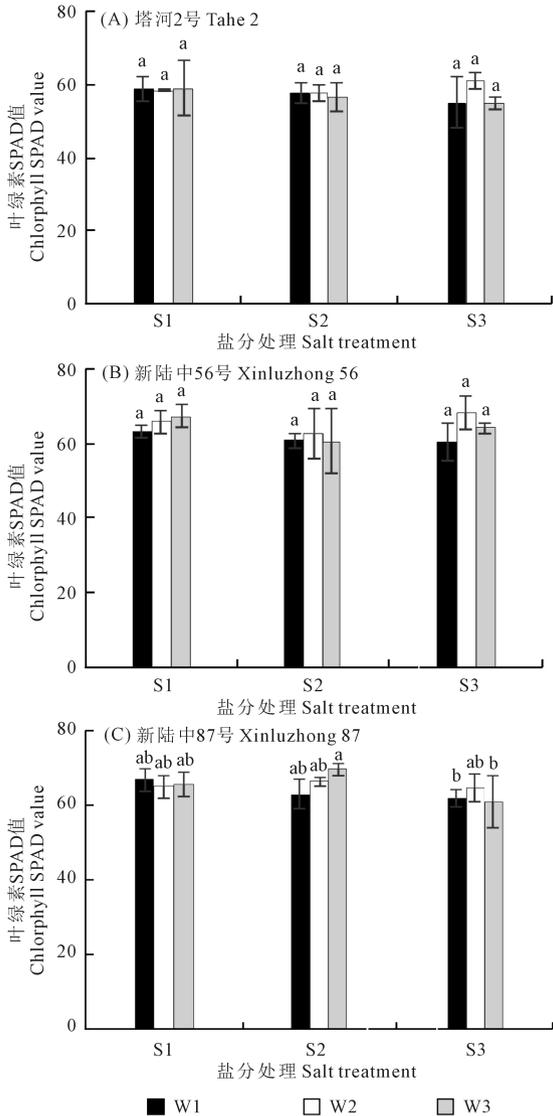
注:不同字母表示在同一土层深度下处理间差异显著($P < 0.05$)。

Note: Different letters indicate significant differences between treatments at the same soil depth ($P < 0.05$).

图1 不同处理的盐分分布情况

Fig.1 Salt distribution under different treatments

叶绿素 SPAD 值均为最大值,而 S2 处理和 S3 处理的叶绿素 SPAD 值在 W2 处理出现最大值。综上所述可以看出,相同盐分处理下,不同品种棉花对灌水下限的响应存在差异,分析原因,可能是‘塔河 2 号’和‘新陆中 56 号’对土壤水分较为敏感,低盐状态下较高的灌水下限更有利其生长。但当盐分增大到 $6 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时,叶绿素 SPAD 值降低,3 个品种响应特征一致,在高盐环境下,需要适当降低灌水下限。



注:不同字母表示在同一盐分下不同灌水处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: Different letters indicate significant differences ($P < 0.05$) between different irrigation treatments under the same salt content.

图 2 水盐胁迫对不同品种棉花苗期叶绿素 SPAD 值的影响
Fig.2 Effects of water-salt stress on chlorophyll SPAD values at the seedling stage of different varieties of cotton

而同一灌水处理下,随着土壤含盐量增大,3 个品种棉花的叶绿素 SPAD 值都在 W1 处理下逐渐减小。‘塔河 2 号’和‘新陆中 56 号’在 W3 处理下都表现为 S1 处理最高。而‘新陆中 87 号’在 W2 和 W3 处理下表现为 S2>S1>S3。综上所述,当灌水下限较低时,随着土壤盐分增大,叶绿素 SPAD 值逐渐减小;‘新陆中 87 号’在较高的灌水下限条件下, $4.5 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 的土壤盐分仍能提升叶绿素 SPAD 值,但 $6 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 的土壤盐分仍然抑制叶绿素 SPAD 值的增加。

2.3 水盐胁迫对不同品种棉花苗期光合参数的影响

各处理对不同品种棉花光合参数的影响如图 3 所示,‘塔河 2 号’品种棉花 P_n 在 W1S1 和 W3S1 处理下较 W3S3 处理分别显著提高 23.3% 和 26.2%; G_s 在 W1S3、W3S1 处理下显著较 W3S2 处理分别显著提高 85.0% 和 92.1%,且 W3S1 处理高于 W3S3 处理 62%; C_i 在 W1S3 处理显著高于 W3S3 处理 40%; T_r 在 W3S3 处理时显著低于其他处理;‘新陆中 56 号’品种棉花 P_n 在 W1S2、W2S1、W2S3、W3S1、W3S2 处理较 W1S1 处理增加 19.2% ~ 29.9%; G_s 在 W2S3、W3S1 处理较 W1S1 处理分别增加 59.1% 和 68.2%; C_i 在 W3 灌水水平下, S1 处理和 S3 处理较 S2 处理分别增加 14.8% 和 13%; T_r 在 W1 和 W2 处理时均表现为 S3>S2>S1, W3 处理下不同盐分处理间两两对比表现为无显著差异。‘新陆中 87 号’品种棉花 P_n 在 W2 和 W3 灌水水平下, S3 处理均显著高于其他处理; G_s 在 S1 处理和 S3 处理时的 W3 灌水处理较 W1 和 W2 处理增加 39.4% ~ 53.1%, S2 处理 G_s 在不同灌水处理间无显著差异; C_i 在 W3 处理时表现为 S3>S1>S2, 且 W3S3 处理显著高于 W1 和 W2 灌水处理下的所有盐分处理; T_r 在 S1 处理和 S3 处理时的 W3 灌水处理较 W1 和 W2 处理增加 10.6% ~ 20.8%。

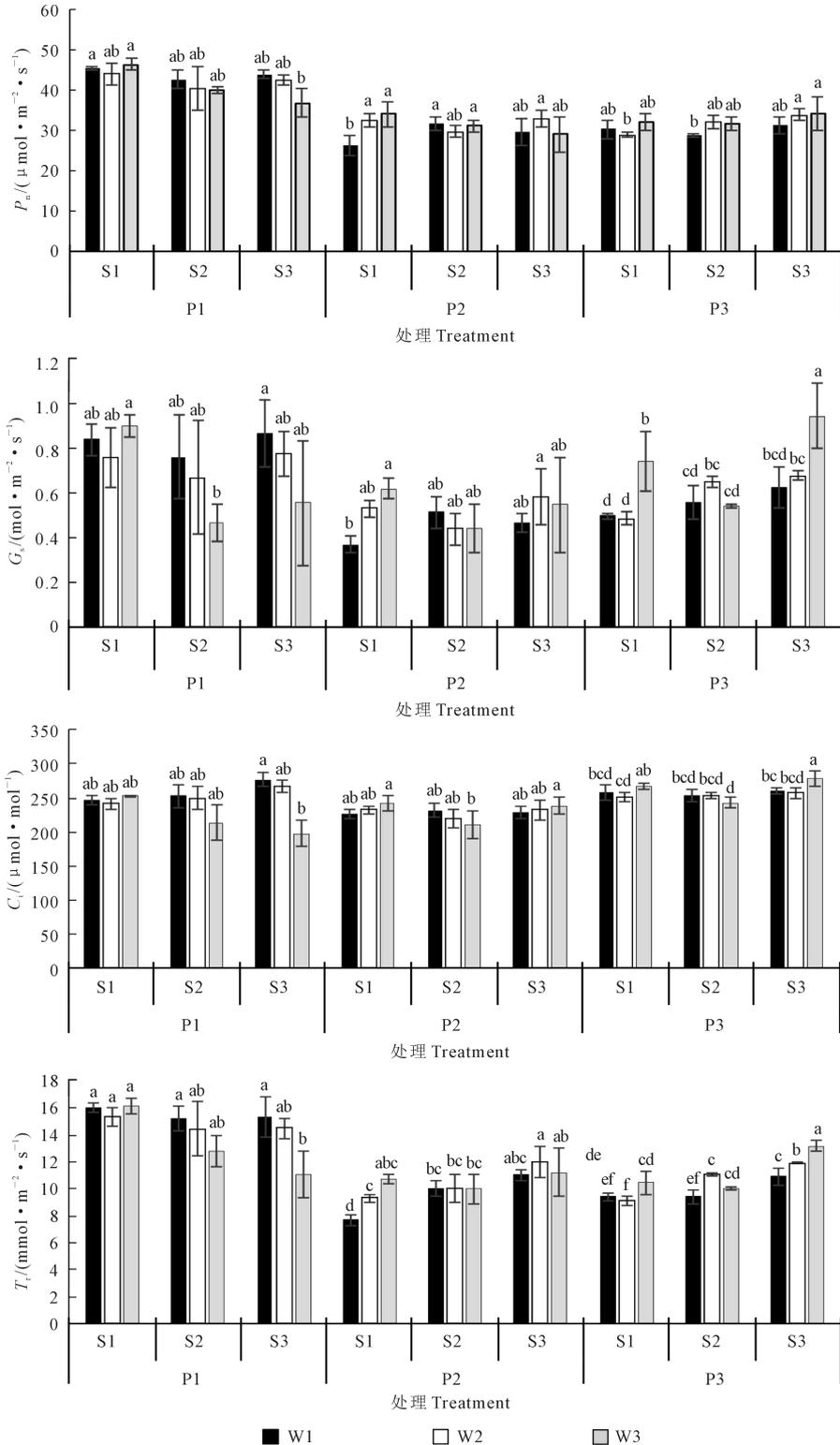
综上所述,不同品种棉花苗期光合参数对水盐的响应存在差异,‘塔河 2 号’品种棉花在相同灌水处理时, S1 处理更能提升光合产能,而在相同盐分处理时, W1 灌水处理优于其他处理;‘新陆中 56 号’和‘新陆中 87 号’品种棉花在 W1S1 处理的光合参数相对较低。

2.4 棉花苗期光合参数方差分析及交互作用分析

由表 2 可以看出,不同品种棉花苗期 P_n 、 G_s 、 C_i 和 T_r 均存在极显著差异,4 个指标都可作为品种筛选的有效因子,但在不同灌水下限和土壤盐分情况下,其单一作用和交互作用对同一品种的各项指标

的影响是不同的。其中,土壤盐分对气孔导度 G_s 和蒸腾速率 T_r 影响也是显著的,而灌水对各项指标的影响未出现显著差异。受品种、土壤盐分的影响,品种×盐分、品种×灌水和灌水×盐分交互作用下, G_s

和 T_r 均表现为差异显著,可作为不同品种棉花水盐调控的关键参数指标。而仅考虑品种和灌水两个因素时, C_i 也可作为参比指标,仅考虑品种和盐分两个因素时, P_n 也可作为参比指标。



注:不同字母表示同一品种在不同水盐处理下差异显著($P < 0.05$)。下同。

Note: Different letters indicate significant differences in the same variety under different water and salt treatments ($P < 0.05$). The same below.

图 3 水盐胁迫对不同品种棉花光合参数的影响

Fig.3 Effects of water-salt stress on photosynthetic parameters of different varieties of cotton

2.5 水盐胁迫对不同品种棉花苗期叶绿素荧光慢速动力学参数的影响

图 4 为水盐胁迫对不同品种棉花苗期叶绿素荧光慢速动力学参数的影响。‘塔河 2 号’品种棉花叶片 PS II 的最大光化学效率 F_v/F_m 在不同灌水处理下的 S1 处理都高于其他盐分处理, W1S1、W2S1 处理较 W3S2、W3S3 处理增加 2.33%~2.62%; 叶片 PSII 的实际光合量子产量 Φ_{PSII} 在不同灌水处理下, S1 和 S2 处理较 S3 处理增加 16.33%~51.19%; 光化

学淬灭系数 qP 在不同灌水处理时, S1 和 S2 处理高于 S3 处理; 不同处理的非光化学淬灭系数 NPQ 和调节性能量耗散的量子产量 $Y(NPQ)$ 间无显著差异; 非调节性能量耗散的量子产量 $Y(N0)$ 在不同灌水处理下 S3 处理高于 S1 和 S2 处理。‘新陆中 56 号’品种棉花叶片 PS II 的最大光化学效率 F_v/F_m 在 W2S3 处理较 W1S1、W2S2、W3S1 处理分别增加 5.94%、6.53%、10.38%; 叶片 PSII 的实际光合量子产量 Φ_{PSII} 和非光化学淬灭系数 NPQ 在不同灌水处

表 2 棉花苗期光合参数与品种、灌水和盐分处理的相关性分析 (F 值)

Table 2 Correlation analysis of photosynthetic parameters and cultivar, irrigation and salt treatment at cotton seedling stage

处理 treatment	P_n /($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	G_s /($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	C_i /($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	T_r /($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
品种 Variety	119.94**	19.30**	9.98**	91.68**
灌水 Water	0.47	0.34	1.30	0.37
盐分 Salinity	1.23	4.68*	2.01	3.86*
品种×灌水 Variety×Water	2.41	4.49**	2.81*	5.19**
品种×盐分 Variety×Salinity	3.15*	2.65*	0.09	9.11**
灌水×盐分 Sater×Salinity	2.35	3.41*	1.66	2.57*

注: * 和 ** 分别表示差异显著 ($P<0.05$) 和极显著 ($P<0.01$), 下同。

Note: * and ** represent significant ($P<0.05$) and highly significant ($P<0.01$), respectively, the same below.

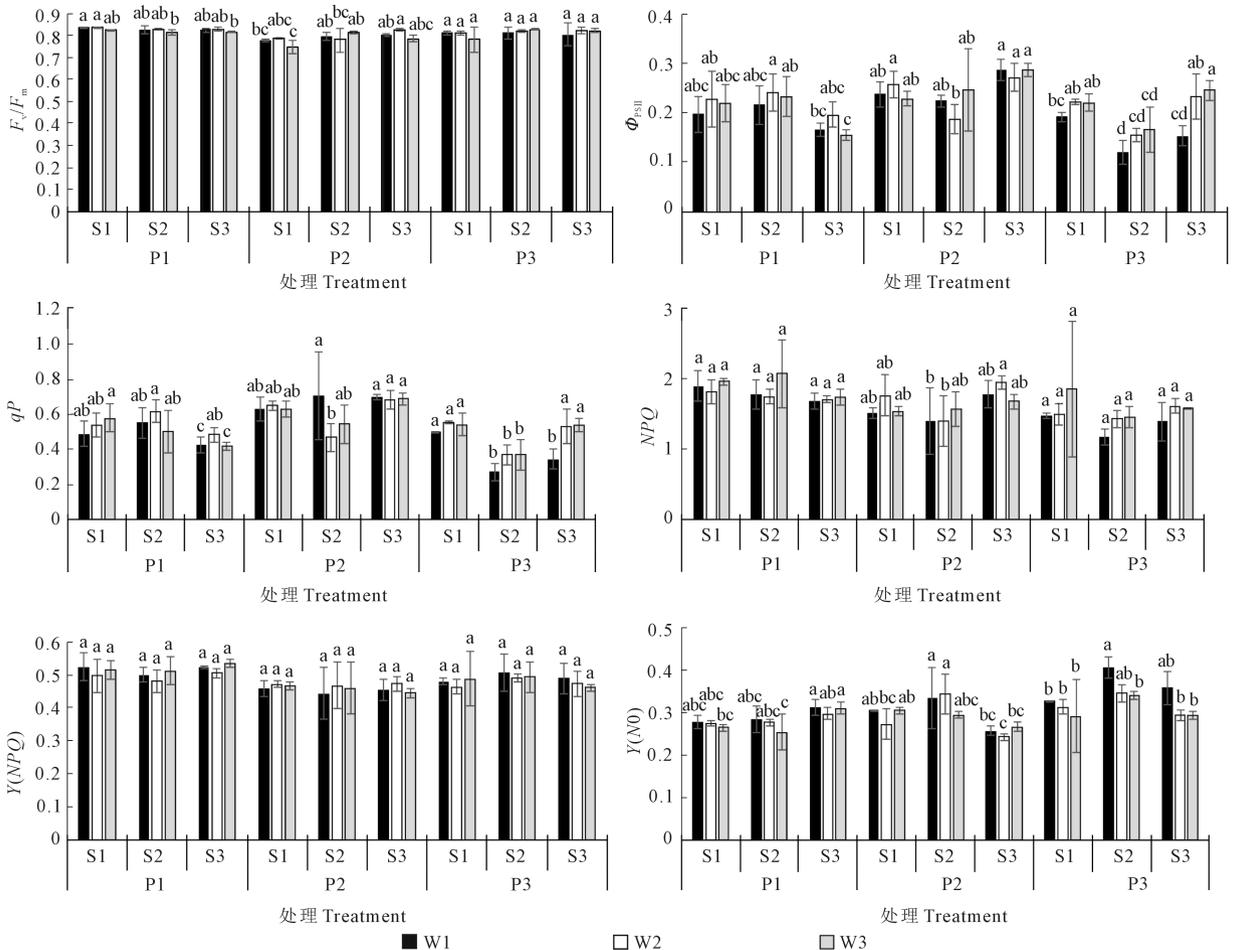


图 4 水盐胁迫对不同品种棉花苗期叶绿素荧光慢速动力学参数的影响

Fig.4 Effects of water-salt stress on slow kinetic parameters of chlorophyll fluorescence in different varieties of cotton

理下,S3 处理高于 S1 和 S2 处理;光化学淬灭系数 qP 在 S2 处理下表现为 W1 处理较 W2、W3 处理分别增加 51.28% 和 30.47%;不同处理的调节性能量耗散量子产量 $Y(NPQ)$ 间均无显著差异;非调节性能量耗散的量子产量 $Y(N0)$ 在 W2S2 处理下显著高于其他处理,且在不同灌水处理下 S2 处理都高于其他盐分处理。‘新陆中 87 号’品种棉花叶片 PSII 的最大光化学效率 F_v/F_m 、非光化学淬灭系数 NPQ 、调节性能量耗散的量子产量 $Y(NPQ)$ 在不同处理下无显著性差异;叶片 PSII 的实际光合量子产量 Φ_{psII} 和光化学淬灭系数 qP 在不同灌水处理下表现为 S2 处理低于其他盐分处理;非调节性能量耗散的量子产量 $Y(N0)$ 在 W1S2 处理下较 W1S1、W2S1、W2S3 处理分别增加 24.00%、29.72%、38.39%,且显著高于 W3 处理。

综上所述,‘塔河 2 号’品种棉花叶绿素荧光慢速动力学参数在 S1 处理下显著优于 S2 和 S3 处理,灌水处理间无显著差异。‘新陆中 56 号’品种棉花各项参数在 S3 处理下优于其他盐分处理;‘新陆中 87 号’品种棉花各项参数在 S2 处理表现为最低,S1 处理和 S3 处理之间差异不显著,在 W1 处理下表现为最低,W2 处理和 W3 处理之间差异不显著。调节性能量耗散量子产量 $Y(NPQ)$ 在不同水盐处理间均无显著差异,非调节性能量耗散的量子产量 $Y(N0)$ 能较好地体现出处理间的差异性。

2.6 水盐胁迫对不同品种棉花苗期叶绿素荧光快速曲线拟合参数的影响

图 5 为水盐胁迫对不同品种棉花苗期叶绿素荧光快速曲线拟合参数的影响。‘塔河 2 号’品种棉

花叶片的最大电子传递产量 $F_v/F_m \times ETR \text{ factor}/2$ 在 W3S3 处理下显著低于其他处理,最大光合效率 α 、最大电子传递速率 ETR_{max} 、最小饱和光强 I_k 间均无显著差异。‘新陆中 56 号’品种棉花叶片的最大电子传递产量 $F_v/F_m \times ETR \text{ factor}/2$ 在 W2 处理下,S3 处理显著高于 S1 和 S2 处理;最大光合效率 α 和 ETR_{max} 均表现为 S3 处理高于其他盐分处理;最小饱和光强 I_k 在 S1 和 S3 处理下无显著差异,但都高于 S2 处理。‘新陆中 87 号’品种棉花叶片的最大电子传递的产量 $F_v/F_m \times ETR \text{ factor}/2$ 在不同处理下无显著差异;最大光合效率 α 在 W1 灌水处理下表现为 S2 处理显著高于 S1 处理 18.77%,且分别高于 W2S1、W3S1 处理 15.63% 和 20.33%;最大电子传递速率 ETR_{max} 在 W3 处理高于其他灌水处理,且在 W3 灌水处理下,S3 处理分别高于 S1 和 S2 处理 9.00% 和 39.16%。最小饱和光强 I_k 在不同盐分处理下都表现为 W3>W2>W1,W2 和 W3 处理下不同盐分处理之间无显著差异。

综上所述,‘塔河 2 号’品种棉花叶绿素荧光快速动力学参数在 W3S3 处理下低于或显著低于其他处理;‘新陆中 56 号’品种棉花各项参数在 S3 处理下显著优于其他盐分处理,不同灌水处理间无显著差异;‘新陆中 87 号’品种棉花在 W3 处理下优于其他灌水处理,而 S3 处理也较优于其他盐分处理。

2.7 棉花苗期荧光参数方差分析及交互作用分析

由表 3 可以看出,单因素条件下,除最大电子传递的产量 $F_v/F_m \times ETR \text{ factor}/2$ 之外,品种对棉花苗

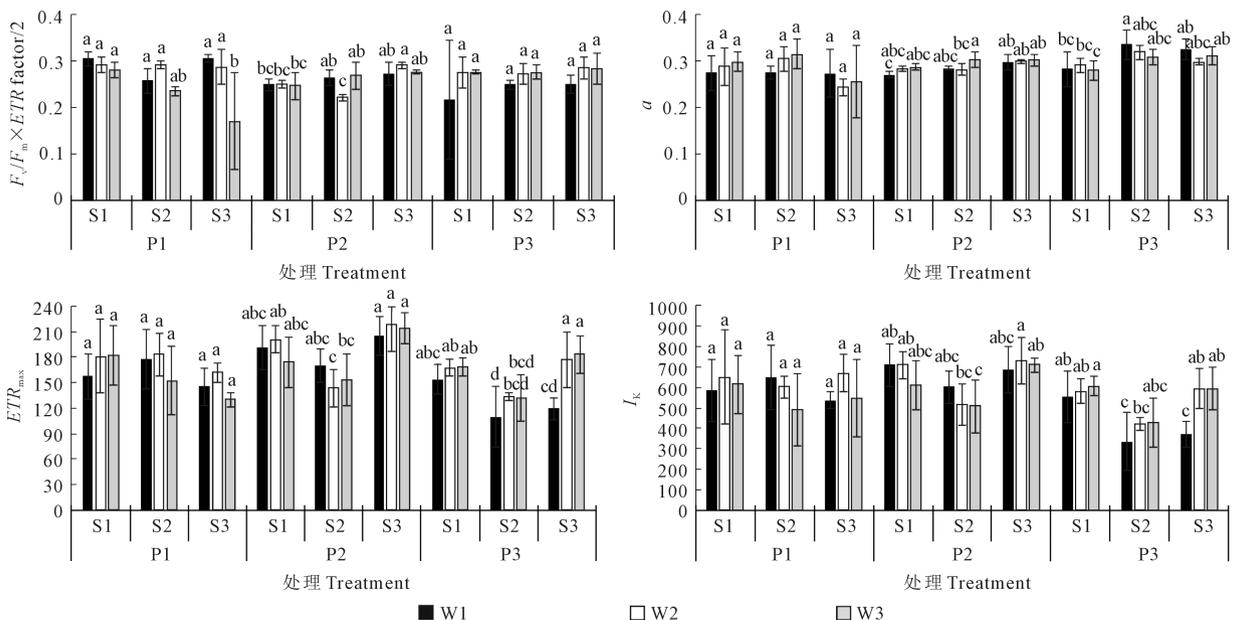


图 5 水盐胁迫对不同品种棉花苗期叶绿素荧光快速曲线拟合参数的影响

Fig.5 Effects of water-salt stress on the rapid curve fitting parameters of different varieties of cotton

期叶片的叶绿素荧光参数均有极显著影响;不同灌水下限仅对叶片 PSII 实际光合量子产量 Φ_{PSII} ($P < 0.05$) 和非调节性能量耗散的量子产量 $Y(N0)$ ($P < 0.01$) 影响显著;不同土壤盐分对 Φ_{PSII} 和最大光合效率 α 影响显著 ($P < 0.05$), 对光化学淬灭系数 qP 、 $Y(N0)$ 、最大电子传递速率 ETR_{max} 和最小饱和光强 I_K 影响极显著 ($P < 0.01$)。而考虑到交互作用可以看出, 品种×灌水和品种×盐分都对 Φ_{PSII} 和 qP 影响显著, 仅考虑品种×灌水的交互作用时, $F_v/F_m \times ETR$

factor/2 也可作为参比指标, 仅考虑品种×盐分的交互作用时, $Y(N0)$ 、 α 、 ETR_{max} 也可作为参比指标。水盐交互作用对各荧光参数均无显著影响。

综上所述, 棉花苗期叶绿素荧光参数受品种影响较大, 其次是土壤盐分和灌水下限。同时发现, 叶片 Φ_{PSII} 和 $Y(N0)$ 受品种、土壤盐分和灌水下限的影响显著, 叶片 Φ_{PSII} 和 qP 受交互作用影响差异显著。因此, 以上 3 个叶绿素荧光参数可作为不同品种棉花水盐调控的关键参数。

表 3 棉花苗期叶绿素荧光参数与品种、灌水和盐分处理间的相关性分析 (F 值)

Table 3 Correlation analysis of chlorophyll fluorescence parameters with cultivar, irrigation and salt treatment in cotton seedling stage

因素 Factor	F_v/F_m	Φ_{PSII}	qP	NPQ	$Y(NPQ)$	$Y(N0)$	$F_v/F_m \times ETR \text{ factor}/2$	α	ETR_{max}	I_K
品种 Variety	19.12**	21.95**	36.97**	8.62**	9.6**	17.83**	0.38	5.45**	13.33**	10.45**
灌水 Water	1.67	4.17*	0.97	1.85	0.16	6.04**	1.33	0.34	2.47	1.37
盐分 Salinity	2.47	4.48*	6.23**	1.94	0.01	7.60**	0.39	3.17*	6.90**	7.33**
品种×灌水 Variety×water	0.13	2.66*	4.07**	0.92	0.80	1.75	4.57**	0.83	2.08	1.72
品种×盐分 Variety×salinity	2.38	11.60**	8.39**	2.16	0.82	8.48**	2.25	3.48*	6.17**	1.58
灌水×盐分 Water×salinity	2.38	0.72	1.26	0.57	0.13	1.11	1.16	0.77	0.80	1.17

3 讨论

抗旱耐盐品种可以通过作物表型特征、叶绿素荧光和光合特性进行鉴定, 有研究认为干旱对棉花花铃期 P_n 、 G_s 、 qP 、 Φ_{PSII} 和 NPQ 产生显著影响^[25], 然而存在土壤盐分胁迫因子时, 光合参数也与盐胁迫程度关系密切^[26]。棉花苗期作为耐盐关键期, 更需综合分析不同品种棉花叶绿素荧光和光合参数对水盐胁迫的响应特征。研究发现, 仅考虑单一因素时, 不同品种棉花苗期光合参数 P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_r 和叶绿素荧光参数 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 qP 、 NPQ 、 $Y(NPQ)$ 、 $Y(N0)$ 、 α 、 ETR_{max} 、 I_K 差异性极为显著, 而土壤盐分主要对 G_s 、 T_r 和 Φ_{PSII} 、 qP 、 $Y(N0)$ 、 α 、 ETR_{max} 、 I_K 产生显著影响, 灌水下限仅对 Φ_{PSII} 和 $Y(N0)$ 影响显著, 由此发现, 棉花苗期叶绿素荧光和光合参数受品种影响较大, 其次是土壤盐分, 最后是灌水下限。但以往探究干旱胁迫对光合特性的影响多以蕾期为初始阶段进行水分胁迫处理^[27], 还需要强化棉花苗期灌水调控的作用, 充分探究盐碱地棉田盐分积聚或返盐时间节点。

研究表明, 棉花冠层光合速率随着干旱胁迫程度的加深而明显降低^[11], 这与盐胁迫的影响是一致的, 随着盐分增加, 光合参数均呈下降趋势^[28]。然而在生产实践或试验中, 品种、土壤盐分和灌水同

时对作物产生影响, 不同品种棉花对盐胁迫的生理响应存在显著差异^[29]。本研究发现, 不同光合参数对交互作用的响应是不同的, 所有交互作用对 G_s 和 T_r 均存在显著影响, 而在品种×灌水作用下, C_i 也可作为参比指标, 在品种×盐分作用下, P_n 也可作为参比指标。而分析叶绿素荧光参数时, 需要分别探究快速动力学参数和慢速动力学参数。其中, 慢速动力学参数 Φ_{PSII} 和 qP 受品种×灌水和品种×盐分作用的影响较为显著。仅考虑品种×灌水作用时, 快速动力学参数 $F_v/F_m \times ETR \text{ factor}/2$ 也可作为参比指标。仅考虑品种×盐分作用时, 慢速动力学参数 $Y(N0)$ 和快速动力学参数 α 、 ETR_{max} 可作为参比指标。

有研究认为, 随土壤盐分水平的升高, 棉花功能叶的蒸腾速率和净光合速率均下降^[30]。当盐分浓度达到 $150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 引发光合电子传递受阻, 棉花叶片受到光抑制, 导致叶片的光能利用效率显著降低^[31]。这与本试验结论存在差异, 由于光合参数与基因型抗性密切相关^[32], 不同品种棉花的光合和叶绿素荧光参数对土壤盐分的响应特征不一致, 具体表现为‘塔河 2 号’品种棉花在 $3 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土壤盐分下, 棉花功能叶的各项荧光参数都显著优于 $4.5 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和 $6 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土壤盐分水平测定结果, 而‘新陆中 56 号’和‘新陆中 87 号’却在 $6 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$

盐分水平下表现为较优。因此,还需针对不同棉花品种进行光合和叶绿素荧光参数的深入分析,进一步明确不同品种棉花对盐胁迫的响应特征。

4 结 论

1)棉花出苗水至第一次控制灌水期间,盐分在不同土层均产生积聚或返盐,且初始盐分越高,返盐程度越重。

2)‘塔河二号’品种棉花在50%灌水下限时,随着土壤盐分增大,叶绿素 SPAD 值、光合参数以及叶绿素荧光参数显著降低;‘新陆中 56 号’和‘新陆中 87 号’品种棉花在高盐环境下,采用高频次灌溉,更有利于光合产能提升。

3)棉花苗期光合和叶绿素荧光参数受品种影响较大,其次是土壤盐分,最后是灌水下限。

4)气孔导度 G_s 和蒸腾速率 T_r 、PSII 的实际光合量子产量 Φ_{PSII} 、光化学淬灭系数 qP 和非调节性能量耗散的量子产量 $Y(N0)$ 可作为不同品种棉花水盐调控的关键参数指标。

参 考 文 献:

- [1] 张龙. 近二十年新疆灌区盐碱地变化情况分析 and 对策研究[J]. 水资源开发与管理, 2020, (6): 72-76.
ZHANG L. Analysis and countermeasure research on saline-alkali land change in Xinjiang irrigation area in recent 20 years[J]. The Global Seabuckthorn Research and Development, 2020, (6): 72-76.
- [2] 刘芳婷, 范文波, 张金玺, 等. 盐分对棉花光合特性及根际土壤 CO_2 浓度的影响[J]. 水土保持学报, 2019, 33(1): 206-212.
LIU F T, FAN W B, ZHANG J X, et al. Effects of salinity on photosynthetic characteristics of cotton and CO_2 concentration in rhizosphere soils[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2019, 33(1): 206-212.
- [3] CHINNUSAMY V, JAGENDORF A, ZHU J K. Understanding and improving salt tolerance in plants[J]. Crop Science, 2005, 45: 437-448.
- [4] ANWAR M, SALEEM M A, DAN M, et al. Morphological, physiological and molecular assessment of cotton for drought tolerance under field conditions[J]. Saudi Journal of Biological Sciences, 2022, 29(1): 444-452.
- [5] ABDELRAHEEM A, ESMAEILI N, O'CONNELL M, et al. Progress and perspective on drought and salt stress tolerance in cotton[J]. Industrial Crops and Products, 2019, 130: 118-129.
- [6] 冯棣, 张俊鹏, 孙池涛, 等. 不同生育阶段盐分胁迫对棉花生长和水分生理指标的影响[J]. 生态学杂志, 2014, 33(5): 1195-1199.
FENG D, ZHANG J P, SUN C T, et al. Responses of cotton growth and water physiological indices to salt stress at different growing stages [J]. Chinese Journal of Ecology, 2014, 33(5): 1195-1199.
- [7] MASSACCI A, NABIEV S M, PIETROSANTI L, et al. Response of the photosynthetic apparatus of cotton (*Gossypium hirsutum*) to the onset of drought stress under field conditions studied by gas-exchange analysis and chlorophyll fluorescence imaging[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2008, 46(2): 189-195.
- [8] 刘铎, 丛日春, 党宏忠, 等. 柳树幼苗渗透调节物质对中、碱性钠盐响应的差异性[J]. 生态环境学报, 2014, (9): 1531-1535.

- LIU D, CONG R C, DANG H Z, et al. Comparative effects of salt and alkali stresses on plant physiology of willow[J]. Ecology and Environment Sciences, 2014, (9): 1531-1535.
- [9] HOU J X, ZHANG J R, LIU X Z, et al. Effect of biochar addition and reduced irrigation regimes on growth, physiology and water use efficiency of cotton plants under salt stress[J]. Industrial Crops and Products, 2023, 198: 116702.
- [10] 张国伟, 张雷, 唐明星, 等. 土壤盐分对棉花功能叶气体交换参数和叶绿素荧光参数日变化的影响[J]. 应用生态学报, 2011, 22(7): 1771-1781.
ZHANG G W, ZHANG L, TANG M X, et al. Diurnal variation of gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters of cotton functional leaves under effects of soil salinity[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2011, 22(7): 1771-1781.
- [11] 李冬旺, 张永江, 刘连涛, 等. 干旱胁迫对棉花冠层光合、光谱和荧光的影响[J]. 棉花学报, 2018, 30(3): 242-251.
LI D W, ZHANG Y J, LIU L T, et al. Responses of canopy photosynthesis, spectral indices and solar-induced chlorophyll fluorescence in cotton under drought stress [J]. Cotton Science, 2018, 30(3): 242-251.
- [12] ZAHRA N, AL HINAI M S, HAFEEZ M B, et al. Regulation of photosynthesis under salt stress and associated tolerance mechanisms[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2022, 178: 55-69.
- [13] ZHANG H, LI D S, ZHOU Z G, et al. Soil water and salt affect cotton (*Gossypium hirsutum* L.) photosynthesis, yield and fiber quality in coastal saline soil[J]. Agricultural Water Management, 2017, 187: 112-121.
- [14] REN F T, YANG G, LI W J, et al. Yield-compatible salinity level for growing cotton (*Gossypium hirsutum* L.) under mulched drip irrigation using saline water[J]. Agricultural Water Management, 2021, 250: 106859.
- [15] JU F Y, PANG J L, HUO Y Y, et al. Potassium application alleviates the negative effects of salt stress on cotton (*Gossypium hirsutum* L.) yield by improving the Ionic homeostasis, photosynthetic capacity and carbohydrate metabolism of the leaf subtending the cotton boll[J]. Field Crops Research, 2021, 272: 108288.
- [16] CHEN X P, QI Z M, GUI D W, et al. Responses of cotton photosynthesis and growth to a new irrigation control method under deficit irrigation[J]. Field Crops Research, 2022, 275: 108373.
- [17] 汪保华, 王亚峰, 谢晓玲, 等. 盐胁迫下棉花叶绿素荧光参数的变化[J]. 湖北农业科学, 2014, (7): 1509-1512.
WANG B H, WANG Y F, XIE X L, et al. Variation of chlorophyll fluorescence parameters of cotton under salt stress[J]. Hubei Agricultural Sciences, 2014, (7): 1509-1512.
- [18] 吴晓东, 王巍, 金路路, 等. 盐胁迫对棉花光合作用和生理指标的影响[J]. 中国棉花, 2013, 40(6): 24-26.
WU X D, WANG W, JIN L L, et al. The effects of salt stress on photosynthesis and physiological indexes of cotton varieties[J]. China Cotton, 2013, 40(6): 24-26.
- [19] ZOU J, HU W, LI Y X, et al. Screening of drought resistance indices and evaluation of drought resistance in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2020, 19(2): 495-508.
- [20] HE J Q, HU W, ZHU H H, et al. Changes in cotton water use efficiency and its mechanism during drought and subsequent rehydration [J]. Environmental and Experimental Botany, 2023, 209: 105285.
- [21] 李琴, 李代阔, 徐安阳, 等. 棉花新品种塔河 2 号的选育及栽培技术要点[J]. 中国棉花, 2020, 47(10): 30, 41.
LI Q, LI D K, XU A Y, et al. Breeding and cultivation techniques of a new cotton variety, Tahe 2 [J]. China Cotton, 2020, 47(10):

- 30, 41.
- [22] 陈文. 新陆中 56 号栽培管理技术[J]. 农村科技, 2014, (4): 3-3, 4.
CHEN W. Xinluzhong no.56 cultivation and management technology [J]. Rural Science & Technology, 2014, (4): 3-3, 4.
- [23] 王霞, 孙春梅, 郭良哲, 等. 新陆中 87 号及高产栽培技术要点[J]. 中国种业, 2021, (3): 96-98.
WANG X, SUN C M, GUO L Z, et al. Xinzhong 87 and key points of high yield cultivation technology [J]. China Seed Industry, 2021, (3): 96-98.
- [24] 乔木, 田长彦, 王新平, 等. 新疆灌区土壤盐渍化及改良治理模式[M]. 乌鲁木齐: 新疆科学技术出版社, 2008.
QIAO M, TIAN C Y, WANG X P, et al. Soil salinization and improvement treatment model in Xinjiang irrigation area[M]. Urumqi: Xinjiang Science and Technology Press, 2008.
- [25] 罗宏海, 张亚黎, 张旺锋, 等. 新疆滴灌棉花花铃期干旱复水对叶片光合特性及产量的影响[J]. 作物学报, 2008, (1): 171-174.
LUO H H, ZHANG Y L, ZHANG W F, et al. Effects of rewatering after drought stress on photosynthesis and yield during flowering and boll-setting stage of cotton under-mulch-drip irrigation in Xinjiang [J]. Acta Agronomica Sinica, 2008, (1): 171-174.
- [26] 朱延凯, 王振华, 李文昊. 不同盐胁迫对滴灌棉花生理生长及产量的影响[J]. 水土保持学报, 2018, 32(2): 298-305.
ZHU Y K, WANG Z H, LI W H. Effects of different salt stress on physiological growth and yield of cotton under drip irrigation [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2018, 32(2): 298-305.
- [27] 胡启瑞, 吉春容, 李迎春, 等. 膜下滴灌棉花蕾期干旱胁迫对光合特性及产量的影响[J]. 生态环境学报, 2023, 32(6): 1045-1052.
HU Q R, JI C R, LI Y C, et al. Effects of drought stress on photosynthetic characteristics and yield of cotton at bud stage under mulched drip irrigation [J]. Ecology and Environment Sciences, 2023, 32(6): 1045-1052.
- [28] 杨莹攀, 孙文君, 付媛媛, 等. 水盐胁迫对早熟棉花品种“中棉 619”幼苗生长的影响[J]. 灌溉排水学报, 2021, 40(5): 39-45.
YANG Y P, SUN W J, FU Y Y, et al. The effects of water and salt stresses on growth of seedlings of cotton variety zhongmian 619 [J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2021, 40(5): 39-45.
- [29] 石婧, 刘东洋, 张风华. 不同品种(品系)棉花对盐胁迫的生理响应及耐盐性评价[J]. 江苏农业学报, 2020, 36(4): 828-835.
SHI J, LIU D Y, ZHANG F H. Physiological responses of different cotton cultivars (strains) to salt stress and salt tolerance evaluation [J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2020, 36(4): 828-835.
- [30] 张雷, 张国伟, 孟亚利, 等. 盐分条件下棉花相关生理特性的变化及水分胁迫指数模型的构建[J]. 中国农业科学, 2013, (18): 3768-3775.
ZHANG L, ZHANG G W, MENG Y L, et al. Changes of related physiological characteristics of cotton under salinity condition and the construction of the cotton water stress index [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2013, (18): 3768-3775.
- [31] 孙文君, 江晓慧, 付媛媛, 等. 盐分胁迫对棉花幼苗叶片叶绿素荧光参数的影响[J]. 灌溉排水学报, 2021, 40(7): 23-28, 121.
SUN W J, JIANG X H, FU Y Y, et al. The effects of salt stress on chlorophyll fluorescence of cotton seedling leaves [J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2021, 40(7): 23-28, 121.
- [32] 王庆惠, 杨嘉鹏, 向光荣, 等. 盐胁迫对不同基因型棉花苗期光合特性和养分吸收的影响[J]. 中国农业科技导报, 2018, 20(5): 9-15.
WANG Q H, YANG J P, XIANG G R, et al. Effects of salt stress on root morphology and physiological characteristics of potted cotton at seedling stage [J]. Journal of Agricultural Science And Technology, 2018, 20(5): 9-15.

(上接第 146 页)

- [30] 许猛, 袁亮, 李伟, 等. 复合氨基酸肥料增效剂对新疆棉花生长、产量和养分利用的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2018, (4): 87-92.
XU M, YUAN L, LI W, et al. Effects of the compound amino acid fertilizer synergist on growth and nutrients use of cotton in Xinjiang [J]. Soil and Fertilizer Sciences in China, 2018, (4): 87-92.
- [31] 戈慧敏, 郭震宇. 甘氨酸与尿素配施对桃树光合作用、糖代谢及果实品质的影响[J]. 江苏农业科学, 2023, 51(12): 121-127.
GE H M, GUO Z Y. Influences of glycine combined with urea on photosynthesis, sugar metabolism and fruit quality of peach [J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2023, 51(12): 121-127.
- [32] FENG X X, AN Y Y, GAO J J, et al. Photosynthetic responses of canola to exogenous application or endogenous overproduction of 5-aminolevulinic acid (ALA) under various nitrogen levels [J]. Plants (Basel), 2020, 9(11): 1419.
- [33] 章春芳, 王兴鹏, 杨志坚, 等. 鼠李糖脂在治理盐碱地土壤以及提高盐碱地棉花产量中的应用; CN202110694977.8 [P]. 2021-06-22.
- [34] 王晋, 王新宇, 沈渊博, 等. 番茄果实叶绿体发育调控及其应用的研究进展[J]. 园艺学报, 2022, 49(12): 2669-2682.
WANG J, WANG X Y, SHEN Y B, et al. Regulation of chloroplast development in tomato fruit and its application [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2022, 49(12): 2669-2682.
- [35] 丁彤彤, 李朴芳, 曹丽, 等. 干旱胁迫下不同基因型小麦干物质转运对产量形成的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2021, 39(6): 62-72.
DING T T, LI P F, CAO L, et al. Effects of dry matter translocation on yield formation of wheat with different genotypes under drought stress [J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2021, 39(6): 62-72.
- [36] CAO X H, ISLAM M N, ZHONG S Y, et al. Drying kinetics, antioxidants, and physicochemical properties of litchi fruits by ultrasound-assisted hot air-drying [J]. Journal of Food Biochemistry, 2020, 44(1): e13073.
- [37] 曹小艳, 汤璐, 李百健, 等. 氨基酸螯合中微量元素肥料改善葡萄品质的研究[J]. 土壤通报, 2009, 40(4): 880-883.
CAO X Y, TANG L, LI B J, et al. Effect of amino acid chelated middle-micro element fertilizer on quality of grape [J]. Chinese Journal of Soil Science, 2009, 40(4): 880-883.
- [38] STRAND A, ZRENNER R, TREVANION S, et al. Decreased expression of two key enzymes in the sucrose biosynthesis pathway, cytosolic fructose-1,6-bisphosphatase and sucrose phosphate synthase, has remarkably different consequences for photosynthetic carbon metabolism in transgenic *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Journal, 2000, 23(6): 759-770.
- [39] SEMINARIO A, SONG L, ZULET A, et al. Drought stress causes a reduction in the biosynthesis of ascorbic acid in soybean plants [J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1042.