

DOI: 10.20103/j.stxb.202402050312

任羽飞, 封晓辉, 李静, 郭凯, 李伟柳, 吴玉洁, 刘小京. 遮荫对滨海盐碱地水盐运移及油葵生长和生理的影响. 生态学报, 2024, 44(19): 8636-8650.

Ren Y F, Feng X H, Li J, Guo K, Li W L, Wu Y J, Liu X J. Effects of shading on soil water and salt transport of coastal saline-alkali land and *Helianthus annuus* Linn. growth and physiology. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(19): 8636-8650.

## 遮荫对滨海盐碱地水盐运移及油葵生长和生理的影响

任羽飞<sup>1,2</sup>, 封晓辉<sup>1</sup>, 李静<sup>1,2</sup>, 郭凯<sup>1</sup>, 李伟柳<sup>1,2</sup>, 吴玉洁<sup>1,2</sup>, 刘小京<sup>1,2,\*</sup>

1 河北省土壤生态学重点实验室/中国科学院盐碱地资源高效利用工程实验室/中国科学院农业水资源重点实验室/中国科学院遗传与发育生物学研究所农业资源研究中心, 石家庄 050022

2 中国科学院大学, 北京 100049

**摘要:** 盐碱地是建设光伏的主要土地类型之一。盐碱地光伏系统中光伏组件的遮荫作用会改变局地微气候进而影响土壤水盐动态, 系统内作物的生长会受到遮荫和土壤盐分的双重胁迫, 阐明遮荫下盐碱地水盐动态和作物生理响应对指导盐碱地光伏农业开发利用具有重要意义。采用大田试验方法, 以油葵 (*Helianthus annuus* Linn.) 为试验对象, 分别设 0%、30%、60% 和 90% 遮荫水平, 探究遮荫对滨海盐碱地水盐动态及油葵生长特性、光合特性、叶片解剖结构、生物量、籽粒产量及品质的影响, 以揭示遮荫下滨海盐碱地水盐运移规律及作物生长和生理变化。结果表明, 与无遮荫相比, 遮荫能够显著增加滨海盐碱地油葵全生育期内土壤剖面含水量, 降低土壤剖面含盐量。遮荫会显著降低油葵净光合速率, 抑制茎粗和花盘的生长, 减少籽粒粗脂肪, 并提高籽粒粗蛋白。弱光下油葵自身会通过增加株高、提高光合色素含量、降低光合色素比值、提高光合酶活性、减小叶片厚度、改变碳同化产物分配方向等方式来促进光合作用。在遮荫率约为 30%—60% 时, 能够增加 18%—38% 的耕作层土壤含水量, 降低 6%—18% 的耕作层土壤含盐量, 并维持 15%—38% 的油葵生物量和 29%—55% 的油葵籽粒产量。以上结果表明, 遮荫能够改善滨海盐碱地水盐条件, 减轻作物盐胁迫, 但油葵作为喜光作物, 遮荫会显著抑制其光合作用, 影响籽粒产量和品质, 因此, 建议在光伏组件上限遮荫率约为 30%—60% 的盐碱地光伏系统内种植油葵, 以维持油葵的籽粒产量。

**关键词:** 油葵; 遮荫; 盐碱地; 水盐运移; 生长; 生理

## Effects of shading on soil water and salt transport of coastal saline-alkali land and *Helianthus annuus* Linn. growth and physiology

REN Yufei<sup>1,2</sup>, FENG Xiaohui<sup>1</sup>, LI Jing<sup>1,2</sup>, GUO Kai<sup>1</sup>, LI Weiliu<sup>1,2</sup>, WU Yujie<sup>1,2</sup>, LIU Xiaojing<sup>1,2,\*</sup>

1 Hebei Key Laboratory of Soil Ecology/Engineering Laboratory for Efficient Utilization of Saline Resources, Chinese Academy of Sciences/Center for Agricultural Resources Research, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Shijiazhuang 050022, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

**Abstract:** Saline-alkali land is one of the main land types for photovoltaic construction. In saline-alkali land photovoltaic system, the shading effect of photovoltaic modules affects soil water and salt dynamics by changing the microclimate, and crop growth is affected by both shading and soil salinity. The study of soil water and salt dynamics and physiological response of crops in saline-alkali land under shading has an important guiding significance for the development and utilization of saline-alkali land photovoltaic agriculture. In this study, *Helianthus annuus* Linn., a salt-tolerant and light-loving crop, was taken as the research object. The field experiment with four shading levels (0%, 30%, 60% and 90% shading) was designed to explore the effects of shading on the soil moisture content and soil salt content in 0—60 cm soil

**基金项目:** 国家重点研发计划项目 (2021YFD1900904, 2022YFD1900101); 河北省重点研发计划项目 (22326416D); 中国科学院盐碱地资源高效利用工程实验室 (KFJ-PTXM-017)

收稿日期: 2024-02-05; 网络出版日期: 2024-07-25

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xjliu@sjziam.ac.cn

layer and the height, stem diameter, disc diameter, single-leaf area, leaf photosynthetic gas exchange parameters, leaf photosynthetic pigment content, leaf photosynthetic enzyme activity, leaf anatomical structure, biomass, grain yield and grain quality of *Helianthus annuus* Linn. in coastal saline-alkali land, revealing the law of soil water and salt transport and crop growth and physiological changes in coastal saline-alkali land under shading. The results showed that the shading significantly increased the soil profile water content and decreased the soil profile salt content during the whole growth period of *Helianthus annuus* Linn. in coastal saline-alkali land, compared with no shading. Shading decreased the net photosynthetic rate, inhibited the growth of stem and flower disc, decreased crude fat content and increased crude protein content of *Helianthus annuus* Linn. Under low light, *Helianthus annuus* Linn. promoted photosynthesis by increasing plant height, increasing leaf photosynthetic pigment content, decreasing leaf photosynthetic pigment ratio, increasing the enzyme activities of ribulose-1,5-diphosphate carboxylase (Rubisco) and phosphoenolpyruvate carboxylase (PEPC) in leaves, reducing leaf thickness, and changing the allocation direction of carbon assimilation product. At the shading rate of about 30%—60%, it was able to increase the soil water content of the tillage layer by 18%—38%, reduce the soil salt content of the tillage layer by 6%—18%, and maintain 15%—38% biomass and 29%—55% grain yield of *Helianthus annuus* Linn. The above results indicated that shading could improve the water and salt conditions of coastal saline-alkali land and alleviate the salt stress of crops, but *Helianthus annuus* Linn. as a light-loving crop, shading could inhibit its photosynthesis and affect its grain yield and quality. Therefore, it is recommended to plant *Helianthus annuus* Linn. in saline-alkali land photovoltaic system with the upper shading rate of photovoltaic modules of about 30%—60% to maintain grain yield.

**Key Words:** *Helianthus annuus* Linn.; shading; saline-alkali land; soil water and salt transport; growth; physiology

我国盐碱地面积大、分布广,是重要的后备耕地资源。但受水资源和气候条件等因素制约,并不是所有的盐碱地都能在近期改造为耕地,据统计,我国盐碱地面积 9913 万  $\text{hm}^2$ , 各类可利用盐渍土约 3600 万  $\text{hm}^2$ , 其中近期具有农业利用前景的盐渍土面积仅约 670 万  $\text{hm}^2$ <sup>[1]</sup>, 这为在盐碱荒地发展光伏产业、生产绿色清洁能源提供了广阔空间。近年来,盐碱地光伏产业发展迅速,为“双碳”目标的实现提供了重要支撑,同时盐碱地光伏产业作为盐碱地综合利用的重要类型,各地也在积极探索盐碱地“农光互补”模式,确保在光伏电站正常发电的同时,满足植物生长和盐碱地有效利用的需求,以期为保障国家粮食安全、增加盐碱区农民收入发挥更大作用。

在盐碱地光伏系统,光伏组件的遮荫作用会改变地表辐射强度、辐射分配比例及下垫面陆面参数等特征<sup>[2]</sup>,使局地微气候发生变化,进而对土壤理化性质和作物生长产生影响。研究表明<sup>[3-4]</sup>,光伏电站内,地面上方覆盖的光伏组件能够有效减少地表对太阳辐射的吸收,减小风速,降低地表温度,增加空气相对湿度,进而减缓地表水分的蒸发,提高土壤保水和蓄水能力,且电站内土壤养分会显著增加,进一步为作物生长提供保障,有利于物种多样性和生物量的增加。Marrou 等人<sup>[5]</sup>发现光伏阵列间距为 1.6 m 和 3.2 m 时,与全光照控制处理相比,光伏板下日平均辐射比例在生菜作物周期分别降低 32% 和 48%,在小麦作物周期时分别降低 52% 和 37%,在黄瓜作物周期时分别降低 37% 和 62%。Gonocruz 等人<sup>[6]</sup>也发现在单晶硅光伏阵列下种植水稻,高度 3 m 的光伏板下阴影面积占面板下总面积的比例在 30% 至 39% 之间。另外,系统内作物的生长会受到光伏组件遮荫和土壤盐分的双重影响。研究表明,遮荫会对作物的生长发育及生理生化特性产生影响<sup>[7]</sup>,而盐胁迫会对作物产生离子毒害、渗透胁迫、氧化损伤等危害,遏制作物生长发育,使作物产量和品质下降<sup>[8]</sup>。张志刚等人<sup>[9]</sup>认为弱光盐胁迫处理能够增大辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 幼苗株高和叶面积,促进幼苗地上部的生长。张卫强等人<sup>[10]</sup>发现全光环境下,盐胁迫会显著降低银叶树 (*Heritiera littoralis*) 幼苗的光能转换效率和电子传递能力,但在遮荫条件下,盐胁迫对幼苗的光合作用效率无显著抑制作用。近年来,相关研究多集中在遮荫、盐分单一逆境对作物生长和生理的研究,有关遮荫与盐分双重逆境对作物生长和生理特性的研究鲜见报道。另外,盐碱区土壤水盐运移遵循“盐随水来,盐随水去”的规律,由于光伏组件遮荫能减少土

壤蒸散发进而影响土壤水盐动态,这是否能控制土壤盐渍化,目前国内外对此尚缺乏研究。因此,迫切需要加强盐碱地光伏系统内土壤水盐动态及对作物生长和生理的相关研究,揭示遮荫下盐碱地土壤水盐运移规律,阐明遮荫对盐碱地作物生长的影响机理,对指导盐碱地光伏农业开发利用具有重要意义。

油葵(*Helianthus annuus* Linn.)为油用向日葵的简称,籽粒含油量较高,是重要的油料作物,且其耐盐能力较强,在含盐量 4‰以下的盐碱地上可以正常生长,常被作为改良盐碱地的先锋作物<sup>[11]</sup>,同时,油葵也是典型的喜光植物,对光环境的变化较敏感。因此,本研究以油葵为试验对象,采用盐碱地大田遮光的方式,模拟盐碱地光伏系统环境,探究遮荫对滨海盐碱地水盐动态及油葵生长和生理特性的影响,揭示遮荫条件下滨海盐碱地土壤水盐运移规律,阐明遮荫对滨海盐碱地油葵生长的影响机理,以期为盐碱地光伏农业发展提供理论依据,为保障国家粮食安全和推动绿色清洁能源生产发挥重要作用。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地概况

试验地位于河北省沧州市海兴县小山乡(38°09'N, 117°33'E),属于半湿润大陆性气候,年平均气温 12.9℃,年平均降水量为 569 mm,年平均蒸发量 2095 mm,地下水位 0.8—2.5 m,地下水含盐量 7—22 g/L。土壤类型属于滨海盐土,盐分以 NaCl 为主,质地为粉质粘壤土,土壤含盐量高且年际变化波动较大。试验区初始土壤理化性质见表 1。

表 1 试验区初始土壤理化性质(2022 年 7 月 20 日测定)

Table 1 Physical and chemical properties of the initial soil in the experiment area (Measured on July 20, 2022)

土层 Soil layer/cm	pH	土壤含盐量 Soil salt content/ (g/kg)	有机质 Organic matter/ (g/kg)	全氮 Total nitrogen/ (mg/g)	速效钾 Available potassium/ (mg/kg)	速效磷 Available phosphorus/ (mg/kg)
0—20	8.23	3.14	8.74	0.802	372.764	19.24
20—40	8.21	3.31	6.22	0.629	250.91	11.96
40—60	8.25	3.62	6.08	0.659	318.67	8.78

### 1.2 试验设计

试验选用品种为 S998 的油用向日葵作为试验材料,选用市售的遮荫率约为 30% 的黑色遮阳网作为遮光材料。以盐碱地光伏系统中不同密度和高度的光伏阵列对地面的实际遮荫率为依据,通过增加遮阳网的层数来设置不同的遮荫环境,分别设 30% 遮荫水平 S30(一层遮荫,冠层上部光强为对照处理的 70%)、60% 遮荫水平 S60(二层遮荫,冠层上部光强为对照处理的 40%)、90% 遮荫水平 S90(三层遮荫,冠层上部光强为对照处理的 10%),对照(CK)为无遮荫自然光处理,共 4 个处理,每个处理 5 次重复,共 20 个小区,试验小区面积 3.5 m×3.5 m。2022 年 7 月 20 日播种油葵,行距 0.5 m、株距 0.5 m,等行距播种,播深 4—5 cm,种植密度为 40000 株/hm<sup>2</sup>。待幼苗长至三叶时(播种后 20 d)进行遮荫处理,每个处理小区四周每隔 1 m 深埋 1 根钢管,钢管高 1.6 m,顶端固定遮荫网,地上四面遮荫,定时通风,保证试验区光强均匀和通风良好。选取晴朗天气每隔两小时利用光合有效辐射计(SM206E-PAR, China)测定不同遮荫处理下的光合有效辐射值,如表 2 所示。所有处理在整地时,统一施磷酸二铵(总养分 N-P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>≥64.0%)作为基肥,施用量为 750 kg/hm<sup>2</sup>。油葵的种植采用雨养旱作模式,全生育期无灌溉。试验期间气象数据如图 1 所示。

### 1.3 数据收集与样品测定

#### 1.3.1 土壤样品采集与测定

选取油葵现蕾期(8 月 25 日)、开花期(9 月 10 日)、灌浆期(9 月 25 日)、成熟期(10 月 10 日)四个主要生育期,用自制不锈钢土钻在大田试验各小区两行油葵之间分别采集 0—20 cm、20—40 cm、40—60 cm 土样,每个处理 5 个重复,将土样带回实验室进行土壤含水量和含盐量的测定。土壤含水量采用烘干法测定,为质量

含水量。土样风干后磨碎过 2 mm 筛,以 1:5 的土水比提取土壤溶液上清液,用电导率仪 DDS-307 测定土壤电导率,根据 Guo 等人<sup>[12-13]</sup>的公式计算出土壤含盐量,计算方法如下。

$$EC_e = 5.95 EC_{1:5} + 0.935 \quad (R^2 = 0.986^{**}) \quad (1)$$

$$C_s = 0.535 \times EC_e + 0.203 \quad (R^2 = 0.986^{**}) \quad (2)$$

式中, $EC_{1:5}$ 是指以 1:5 的土水比测得的土壤电导率(dS/m); $EC_e$ 是指饱和溶液电导率(dS/m); $C_s$ 是指土层中可溶性盐浓度(g/kg)。

表 2 不同遮荫处理随时间变化的光合有效辐射值

Table 2 Photosynthetically active radiation (PAR) values at different shading treatments over time

时间 O'clock	光合有效辐射值 Photosynthetically active radiation value/ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )			
	CK	S30	S60	S90
9:00	1138±78.77	815±40.60(28%)	509±15.72(55%)	160±23.07(86%)
11:00	1302±17.52	891±24.44(32%)	602±53.26(54%)	196±14.22(85%)
13:00	1482±68.09	1008±98.02(32%)	660±53.87(55%)	252±27.19(83%)
15:00	1353±129.01	892±31.90(34%)	574±62.27(58%)	174±14.22(87%)

CK:无遮荫处理,no shading treatment;S30:30%遮荫处理,30% shading treatment;S60:60%遮荫处理,60% shading treatment;S90:90%遮荫处理,90% shading treatment;括号内数值表示某时间点该遮荫处理被削弱的光合有效辐射值占无遮荫处理的光合有效辐射值的百分比

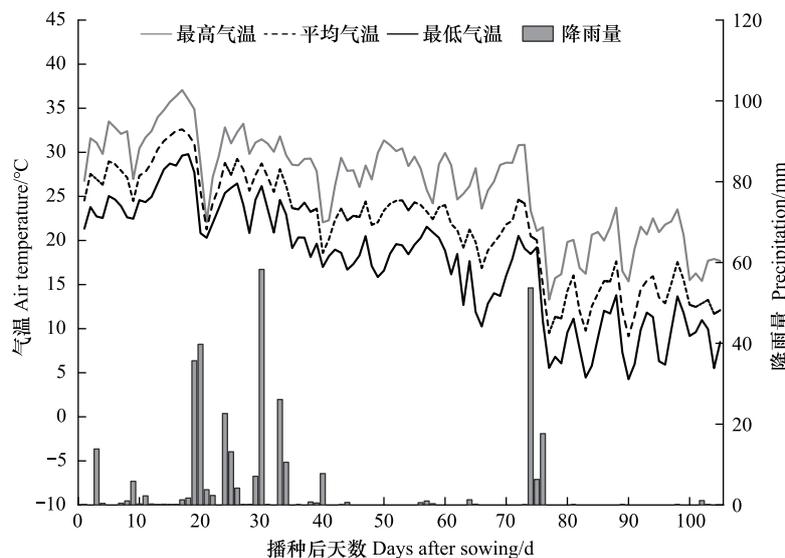


图 1 试验期间气象数据

Fig.1 Meteorological data during the grow season

### 1.3.2 生长指标测定

选取油葵现蕾期(8月25日)、开花期(9月10日)、灌浆期(9月25日)、成熟期(10月10日)四个主要生育期的正常生长的植株,分别测定油葵株高、茎粗、花盘直径和单叶叶面积。采用卷尺测定株高和花盘直径,采用游标卡尺测定茎粗,采用人工测量法测定单叶叶面积,并参照陈建忠等人<sup>[14]</sup>的公式进行计算,计算方法如下。每个处理 10 次重复。

$$\text{单叶面积}(\text{cm}^2) = \text{叶长}(\text{cm}) \times \text{叶宽}(\text{cm}) \times 0.6 \quad (3)$$

### 1.3.3 叶片光合气体交换参数测定

选择油葵开花期内(9月10日,75%植株的舌状花开放时,下同)的晴天 9:00—11:00,采用 LI-6400 便携式光合测定仪对叶片光合气体交换参数进行测定,设定光合有效辐射为  $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,气流速率为  $500 \mu\text{mol/s}$ ,通过  $\text{CO}_2$ 注入系统控制样本室  $\text{CO}_2$ 浓度为  $(400 \pm 1) \mu\text{mol/mol}$ ,环境相对湿度为 50%—60%,分别测定

叶片净光合速率 (Net photosynthetic rate,  $P_n$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度 (Intercellular  $\text{CO}_2$  concentration,  $C_i$ )、气孔导度 (Stomatal conductance,  $G_s$ ) 和蒸腾速率 (Transpiration rate,  $T_r$ ), 并计算叶片的瞬时水分利用效率 (Water use efficiency, WUE) 和气孔限制值 (Stomata limiting value,  $L_s$ ), 计算方法如下。每个处理 10 次重复。

$$\text{WUE} = P_n / T_r \quad (4)$$

$$L_s = 1 - C_i / C_a \text{ (环境 } \text{CO}_2 \text{ 浓度)} \quad (5)$$

### 1.3.4 叶片光合色素含量测定

选取油葵成熟期内 (10 月 10 日, 葵盘背部和茎秆开始变黄但叶片还未开始脱落时, 下同) 生长健康、完全展开的叶片, 擦拭干净, 带回实验室测定。采用乙醇丙酮法<sup>[15]</sup>, 利用紫外分光光度计测定 663 nm、645 nm 和 470 nm 下的光密度值, 计算叶绿素 a (Chla)、叶绿素 b (Chlb)、类胡萝卜素 (Car)、总叶绿素 (Chl(a+b))、叶绿素 a/b (Chla/b) 和类胡萝卜素/总叶绿素 (Car/Chl(a+b)) 值, 计算公式参照陈乾等人<sup>[16]</sup>的方法, 计算方法如下。每个处理 5 次重复。

$$\text{Chla} = (12.7 \times D_{663 \text{ nm}} - 2.69 \times D_{645 \text{ nm}}) \times V / (1000 \times W) \quad (6)$$

$$\text{Chlb} = (22.9 \times D_{645 \text{ nm}} - 4.68 \times D_{663 \text{ nm}}) \times V / (1000 \times W) \quad (7)$$

$$\text{Chl(a+b)} = (20.2 \times D_{645 \text{ nm}} + 8.02 \times D_{663 \text{ nm}}) \times V / (1000 \times W) \quad (8)$$

$$\text{Car} = (1000 \times D_{470 \text{ nm}} - 3.27 \times \text{Chla} - 104 \times \text{Chlb}) / 229 \times V / (1000 \times W) \quad (9)$$

式中, 单位为 mg/g;  $V$  是浸提液的最终体积, 单位为 mL;  $W$  为叶片鲜重, 单位为 g;  $D_{663 \text{ nm}}$ 、 $D_{645 \text{ nm}}$  和  $D_{470 \text{ nm}}$  分别为在波长 663 nm、645 nm 和 470 nm 处的光密度值。

### 1.3.5 叶片光合酶活性测定

选取油葵成熟期内生长健康、完全展开的功能叶, 置于液氮中保存, 后转移至  $-80^\circ\text{C}$  冰箱保存。在低温下称取 0.1 g 样本, 参照李雪等人<sup>[17]</sup>的样本预处理方法得到酶提取液, 核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶 (Ribulose-1,5-diphosphate carboxylase, Rubisco) 和磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶 (Phosphoenolpyruvate carboxylase, PEPC) 活性采用微量法测定。按照苏州科铭生物技术的试剂盒说明进行反应, 用紫外分光光度计在 340 nm 波长下测定吸光度值, 并以样本蛋白浓度为单位计算酶活性。每个处理 3 次重复。

### 1.3.6 叶片解剖结构测定

选取油葵成熟期内生长健康、完全展开的功能叶, 剪取叶片中部进行解剖结构的测定。将叶片浸泡于 FAA 固定液 (70% 乙醇: 福尔马林: 冰醋酸 = 90:5:5) 中, 用不同浓度的酒精 (75%—100%) 脱水, 用二甲苯进行透明处理。将叶片浸入石蜡  $56\text{—}58^\circ\text{C}$  包埋, 切片机切片, 切片厚度  $8\text{—}10 \mu\text{m}$ , 使用番红-固绿染色, 并用中性树脂密封制成永久载玻片。切片制成后用光学显微镜观察叶片解剖结构并拍摄图像, 利用 Image-pro-plus 6.0 软件测量叶片厚度、叶肉厚度、上表皮厚度、下表皮厚度、栅栏组织厚度和海绵组织厚度, 并计算细胞结构紧密度 (Cell structure tightness, CTR)、细胞结构疏松度 (Cell structure porosity, SR), 计算方法如下。每个处理 3 次重复。

$$\text{细胞结构紧密度 (CTR)} = \text{栅栏组织厚度} / \text{叶片厚度} \times 100\% \quad (10)$$

$$\text{细胞结构疏松度 (SR)} = \text{海绵组织厚度} / \text{叶片厚度} \times 100\% \quad (11)$$

### 1.3.7 生物量、籽粒产量及品质测定

油葵收获时 (10 月 22 日, 90% 花盘背面呈现黄色, 茎秆位置变黄, 中上部叶片退绿变黄时, 下同), 选取茎叶完整的植株, 将植株地上部分从基部剪去, 洗净按器官分开, 取叶片、茎秆、空花盘、籽粒于  $105^\circ\text{C}$  杀青 30 min,  $80^\circ\text{C}$  烘干至恒重, 分别称量各器官干重, 并计算各处理的总生物量及各器官干重占总生物量的百分比, 每个处理 5 次重复。油葵收获时, 按照试验小区人工收割全部花盘, 脱粒风干后称取籽粒产量, 并选取具有代表性且正常生长的花盘, 每盘摘取中间部位籽粒 100 粒, 测定籽粒的粗脂肪和粗蛋白, 粗脂肪测定采用索氏抽提法<sup>[18]</sup>, 粗蛋白质测定采用杜马斯燃烧法<sup>[19]</sup>。每个处理 3 次重复。

## 1.4 数据处理

所有数据均为平均值  $\pm$  标准误差, 采用 SPSS 22.0 软件 (IBM Corp., Armonk, NY, USA) 进行单因素方差分

析,采用 Waller-Duncan 检验差异显著性( $P=0.05$ ),并采用 Origin 2021 软件(Origin Lab Corp., Northampton, MA, USA)进行数据绘图。

## 2 结果与分析

### 2.1 遮荫对滨海盐碱地土壤水盐动态的影响

#### 2.1.1 土壤含水量

如图 2 所示,遮荫处理增加了油葵全生育期内 0—20 cm、20—40 cm 和 40—60 cm 土层的土壤含水量,且随遮荫程度的增加而增加。与 CK 相比,全生育期内 30%、60%和 90%遮荫处理的 0—20 cm 土层的平均土壤含水量分别增加了 17.50%、38.25%和 47.16%, 20—40 cm 土层的平均土壤含水量分别增加了 7.51%、8.55%、17.72%, 40—60 cm 土层的平均土壤含水量分别增加了 9.03%、12.72%、19.54%,以耕作层土壤含水量的提升幅度最大。

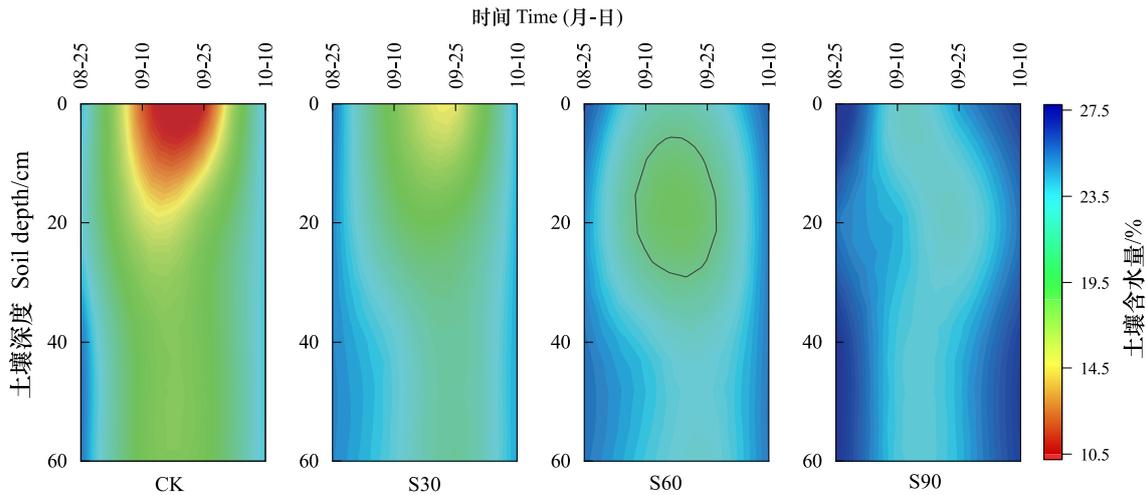


图 2 不同遮荫处理 0—60 cm 土壤水分时空分布图

Fig.2 Spatial and temporal distribution of soil moisture in 0—60 cm under different shading treatments

CK:遮荫处理;S30:30%遮荫处理;S60:60%遮荫处理;S90:90%遮荫处理

随生育期的推进,现蕾期(8月25日),0—60 cm 土层 CK、30%、60%和 90%遮荫处理的土壤含水量的平均值分别为 23.73、24.59、25.02、26.81。开花期(9月10日),0—60 cm 土层各处理土壤含水量整体呈降低趋势,降幅为 13.26—33.07%。灌浆期(9月25日),CK 和 30%遮荫处理不同深度土壤含水量较开花期均降低,分别平均降低 3.76%和 9.88%;60%和 90%遮荫处理 0—20 cm 土层土壤含水量较开花期略微升高,从 20 cm 深度向下逐渐降低。成熟期(10月10日),0—60 cm 土层各处理土壤含水量较灌浆期整体呈上升趋势,升幅为 11.69%—52.06%,与现蕾期各处理土壤含水量相接近。

随土层深度的增加,现蕾期和成熟期内,各处理土壤含水量的变化较小,可能与这两个时期降水量较大有关。开花期和灌浆期内,CK 和 30%遮荫处理土壤含水量呈增加趋势,60%遮荫处理土壤含水量以 40 cm 土层为拐点先降低后升高,而 90%遮荫处理土壤含水量在开花期内以 40 cm 土层为拐点先升高后降低,在灌浆期的土壤剖面含水量变化呈相反趋势。

#### 2.1.2 土壤含盐量

如图 3 所示,遮荫处理降低了油葵全生育期内 0—20 cm、20—40 cm 和 40—60 cm 土层的土壤含盐量,且随遮荫程度的增加其降低幅度越大。与 CK 相比,全生育期内 30%、60%和 90%遮荫处理的 0—20 cm 土层的平均土壤含盐量分别降低了 5.67%、18.35%和 26.72%, 20—40 cm 土层的平均土壤含盐量分别降低了 3.84%、28.28%、31.34%, 40—60 cm 土层的平均土壤含盐量分别降低了 0.92%、23.86%、24.20%。与试验初期相比,

0—20 cm、20—40 cm 和 40—60 cm 土层 CK 处理的土壤含盐量在成熟期分别升高了 36.90%、79.17% 和 13.40%，而 30%、60% 和 90% 遮荫处理的土壤含盐量在成熟期分别降低了 9.80%、6.46%、13.97%、19.04%、5.15%、15.00% 和 9.71%、11.68%、13.57%。

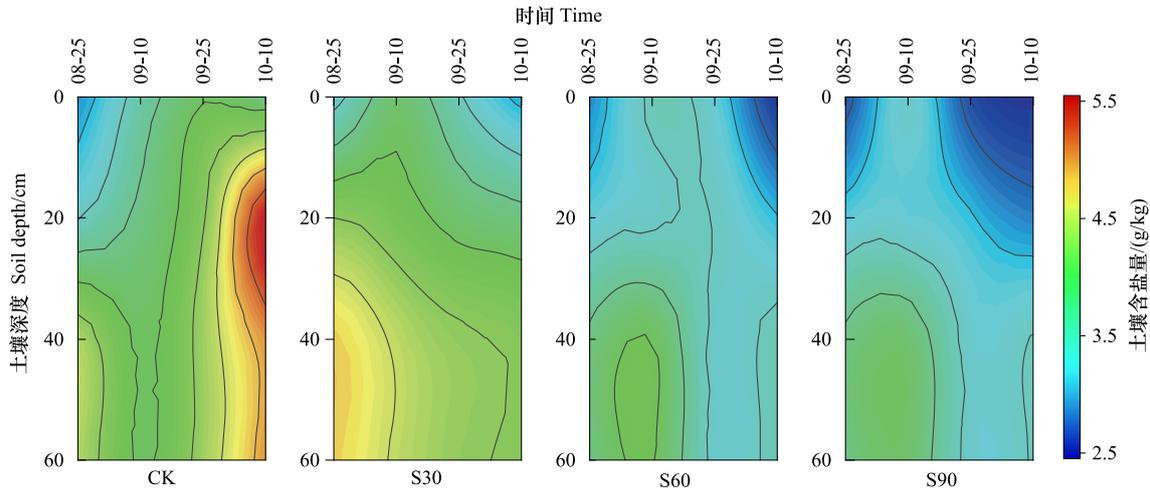


图3 不同遮荫处理 0—60 cm 土壤盐分时空分布图

Fig.3 Spatial and temporal distribution of soil salt in 0—60 cm under different shading treatments

随生育期的推进,现蕾期(8月25日),0—60 cm 土层 CK、30%、60% 和 90% 遮荫处理的土壤含盐量的平均值分别为 2.77、3.26、2.47、2.46,均低于试验区土壤的初始含盐量 3.36 g/kg。开花期(9月10日),CK 处理 0—40 cm 土层的土壤含盐量较现蕾期升高,从 40 cm 深度向下逐渐降低;30% 遮荫处理 0—20 cm 土层的土壤含盐量升高,从 20 cm 深度向下逐渐降低;60% 和 90% 遮荫处理不同深度土壤含盐量均升高,分别平均升高了 10.88% 和 10.01%。灌浆期(9月25日),CK 处理不同深度土壤含盐量较开花期均升高,平均升高了 13.09%;30%、60% 和 90% 遮荫处理不同深度的土壤含盐量均降低,分别平均降低了 9.43%、11.36% 和 14.63%。成熟期(10月10日),CK 和 30% 遮荫处理 0—20 cm 土层的土壤含盐量较灌浆期降低,从 20 cm 土层向下逐渐升高;60% 和 90% 遮荫处理不同深度的土壤含盐量均降低,分别平均降低了 11.45% 和 6.22%。

随土层深度的增加,现蕾期和灌浆期内,各处理土壤含盐量呈增加趋势;开花期内,CK 和 30% 遮荫处理的土壤含盐量呈增加趋势,60% 和 90% 遮荫处理的土壤含盐量以 40 cm 土层为拐点先降低后升高;成熟期内,CK 处理土壤含盐量以 40 cm 为拐点先升高后降低,各遮荫处理土壤含盐量则呈增加趋势。

## 2.2 遮荫对滨海盐碱地油葵生长特性的影响

如图 4 所示,油葵开花后,30% 和 60% 遮荫处理的株高较 CK 分别平均显著升高了 8.55% 和 9.61%,90% 遮荫处理则平均显著降低了 9.13%,且 30% 和 60% 遮荫处理间差异不显著。遮荫减小了全生育期内油葵的茎粗和花盘直径,且随遮荫程度增加其降低幅度越大。其中,与 CK 相比,30%、60% 和 90% 遮荫处理的茎粗分别平均减小了 7.66%、24.02% 和 54.64%,且 60% 和 90% 遮荫与 CK 处理间达显著差异,而花盘直径则分别平均显著减小了 16.69%、37.36% 和 61.27%。全生育期内 60% 和 90% 遮荫处理的油葵单叶叶面积较 CK 分别平均显著降低了 31.20% 和 70.13%,但 30% 遮荫与 CK 处理间无显著差异。

## 2.3 遮荫对滨海盐碱地油葵叶片光合特性的影响

### 2.3.1 遮荫对滨海盐碱地油葵叶片光合气体交换参数的影响

如表 3 所示,油葵遮荫后其净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、水分利用效率和气孔限制值均显著降低,但胞间  $\text{CO}_2$  浓度显著升高,且随遮荫程度增加其变化幅度越大。其中,与 CK 相比,30%、60% 和 90% 遮荫处理的净光合速率分别降低了 22.02%、40.58% 和 58.44%,气孔导度分别降低了 13.79%、37.93% 和 39.66%,蒸腾速

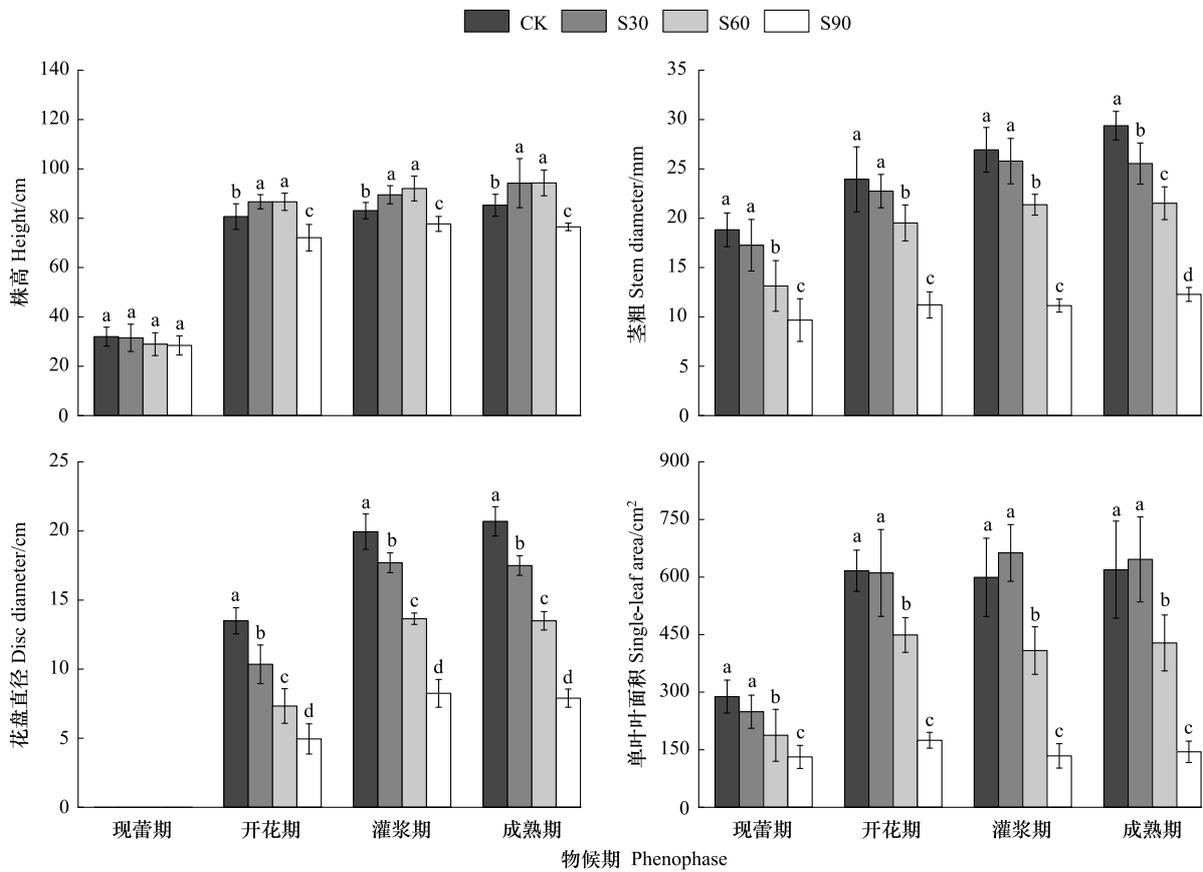


图 4 遮荫对滨海盐碱地油葵生长特性的影响

Fig.4 Effects of different shading treatments on growth characteristics of *Helianthus annuus* Linn. in coastal saline-alkali land

柱形图上方的线代表均值的标准差,不同小写字母表示不同遮荫处理间经 Waller-Duncan 检验差异显著,  $P < 0.05$

率分别降低了 9.64%、17.49%和 18.16%,水分利用效率分别降低了 9.55%、23.79%和 43.22%,气孔限制值分别降低了 20.59%、32.35%和 41.18%,但胞间  $CO_2$ 浓度分别升高了 10.08%、16.77%和 28.26%。

表 3 遮荫对滨海盐碱地油葵叶片光合气体交换参数的影响

Table 3 Effects of different shading treatments on photosynthetic gas exchange parameters of *Helianthus annuus* Linn. leaves in coastal saline-alkali land

处理 Treatment	净光合速率 Photosynthetic rate/ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	气孔导度 Stomatal conductance/ ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	胞间 $CO_2$ 浓度 Intercellular $CO_2$ concentration/ ( $\mu\text{mol/mol}$ )	蒸腾速率 Transpiration rate/ ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	水分利用效率 Water use efficiency/ ( $\mu\text{mol/mol}$ )	气孔限制值 Stomatal limitation
CK	28.56±1.12a	0.58±0.07a	264.69±8.67d	4.46±0.18a	5.97±0.66a	0.34±0.02a
S30	22.27±1.55b	0.50±0.05b	291.36±5.44c	4.03±0.11b	5.40±0.11b	0.27±0.01b
S60	16.97±1.12c	0.36±0.03c	309.08±4.67b	3.68±0.18c	4.55±0.28c	0.23±0.01c
S90	11.87±1.83d	0.35±0.07c	339.49±9.72a	3.65±0.30c	3.39±0.19d	0.20±0.02d

不同小写字母表示不同遮荫处理间经 Waller-Duncan 检验差异显著,  $P < 0.05$

### 2.3.2 遮荫对滨海盐碱地油葵叶片光合色素的影响

如图 5 所示,油葵遮荫后其叶片叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素和类胡萝卜素含量均显著增加,且随遮荫程度的增加表现为先升后降的趋势,以 60%遮荫处理的含量最高。其中,与 CK 相比,30%、60%和 90%遮荫处理的叶绿素 a 含量分别增加了 85.62%、116.57%和 27.34%,叶绿素 b 含量分别增加了 126.66%、137.21%和 20.24%,总叶绿素含量分别增加了 100.23%、126.70%和 18.93%,类胡萝卜素含量分别增加了 78.92%、

109.06%和 32.85%。油葵遮荫后的叶绿素 a/b 值和类胡萝卜素/总叶绿素值均降低,且随遮荫程度的增加其降低幅度越小,其中,30%遮荫处理的叶绿素 a/b 较 CK 显著降低了 24.10%,其他遮荫处理与 CK 间无显著差异;30%和 60%遮荫处理的类胡萝卜素/总叶绿素值较 CK 分别显著降低了 12.83%和 9.77%,90%遮荫处理与 CK 间无显著差异。

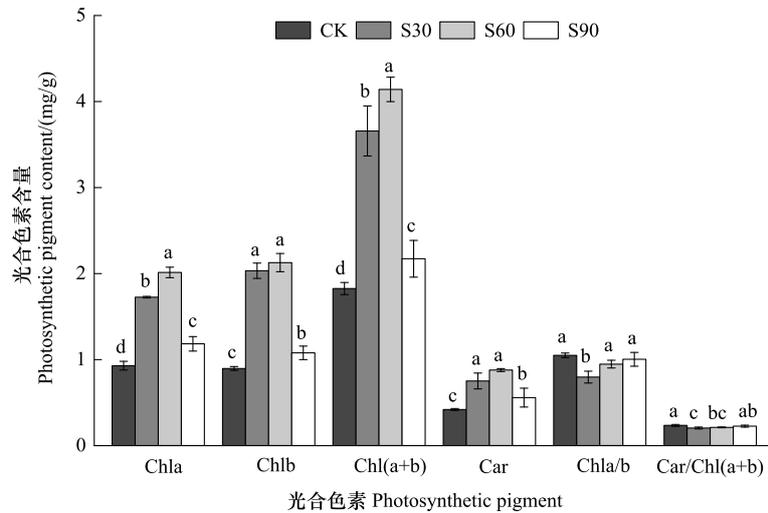


图 5 遮荫对滨海盐碱地油葵叶片光合色素的影响

Fig.5 Effects of different shading treatments on photosynthetic pigment of *Helianthus annuus* Linn. leaves in coastal saline-alkali land

Chla: 叶绿素 a; Chlb: 叶绿素 b; Chl(a+b): 总叶绿素; Car: 类胡萝卜素; Chla/b: 叶绿素 a/b; Car/Chl(a+b): 类胡萝卜素/总叶绿素; 柱形图上方的线代表均值的标准差,不同小写字母表示不同遮荫处理间经 Waller-Duncan 检验差异显著,  $P < 0.05$

### 2.3.3 遮荫对滨海盐碱地油葵叶片光合酶活性的影响

如图 6 所示,油葵遮荫后的 PEPC 活性和 Rubisco 活性均高于 CK,且随遮荫程度的增加而增加。其中,30%、60%和 90%遮荫处理的 PEPC 活性较 CK 分别升高了 24.13%、71.55%和 134.63%,且 60%和 90%遮荫处理与 CK 间均达显著差异;30%、60%和 90%遮荫处理的 Rubisco 活性较 CK 分别显著升高了 46.06%、115.44%和 159.06%。

### 2.4 遮荫对滨海盐碱地油葵叶片解剖结构的影响

如图 7 所示,遮荫会影响叶肉组织的分化与排列。全光照下,叶肉细胞数量较多且排列整齐,栅栏组织细胞表现为近等长且紧密,海绵组织主要由长圆形或圆形细胞构成;而遮荫处理下,叶肉细胞数量减少,细胞间隙增宽且排列不整齐,栅栏组织细胞表现为相互融合而变粗,长度缩短,海绵组织细胞多呈不规则形状。如表 4 所示,油葵叶片厚度、叶肉厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度和细胞结构紧密度(CTR)随遮荫程度的增加表现为先升后降的趋势,以 30%遮荫处理最大。其中,与 CK 相比,30%遮荫处理的油葵叶片厚度、叶肉厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度和细胞结构紧密度(CTR)分别显著增加了 32.47%、11.38%、10.51%、17.53%和 12.81%,但 60%和 90%遮荫处理分别显著减小了 16.12%、

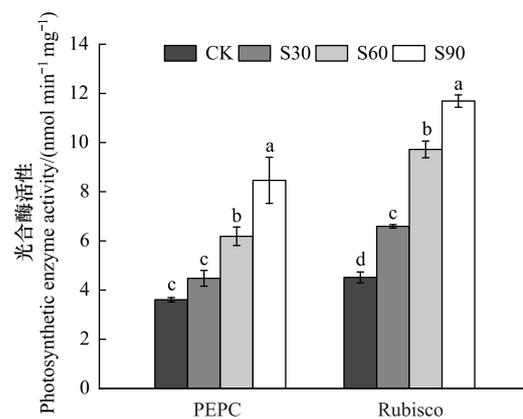


图 6 遮荫对滨海盐碱地油葵叶片光合酶活性的影响

Fig.6 Effects of different shading treatments on photosynthetic enzyme activity of *Helianthus annuus* Linn. leaves in coastal saline-alkali land

PEPC: 磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶; Rubisco: 核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶; 柱形图上方的线代表均值的标准差,不同小写字母表示不同遮荫处理间经 Waller-Duncan 检验差异显著,  $P < 0.05$

15.54%、19.83%、14.33%、7.22%和 16.82%、15.87%、20.82%、17.53%、12.97%。油葵叶片上、下表皮细胞均由单层细胞构成,遮荫后的上下表皮细胞厚度均显著低于 CK,且随遮荫程度的增加其降低幅度越大。其中,与 CK 相比,30%、60%和 90%遮荫处理下的上表皮厚度分别减小了 12.50%、24.53%和 25.29%,下表皮厚度分别减小了 17.65%、17.97%和 24.68%。细胞结构疏松度(SR)受遮荫的影响不显著。

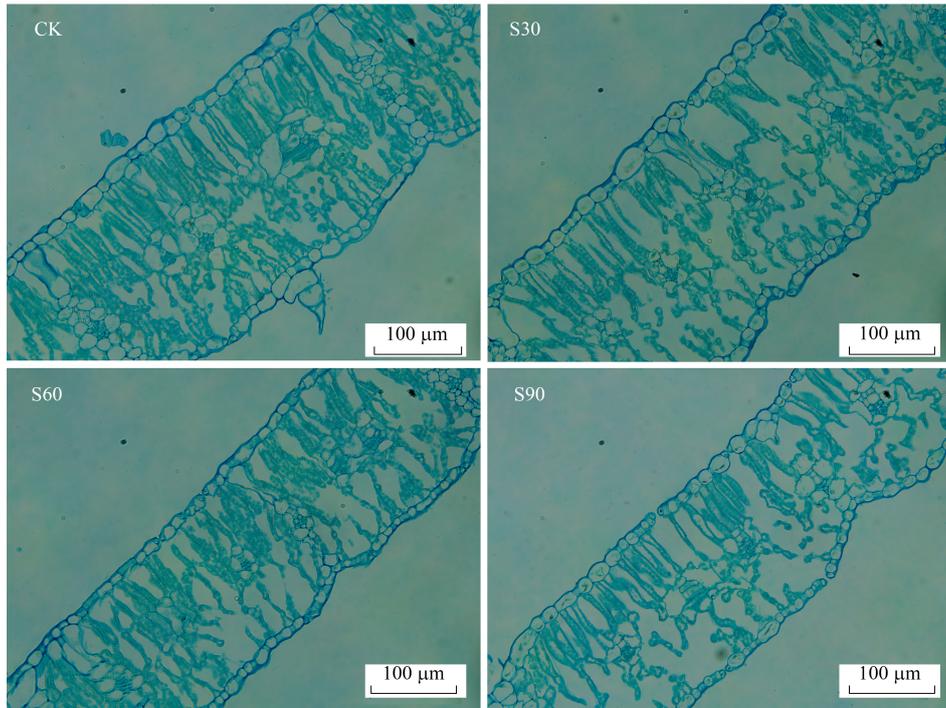


图 7 不同遮荫处理下滨海盐碱地油葵叶片解剖结构图

Fig.7 Anatomical structure of *Helianthus annuus* Linn. leaves under different shading treatments in coastal saline-alkali land (Scale bar = 100  $\mu\text{m}$ )

表 4 遮荫对滨海盐碱地油葵叶片解剖结构参数的影响

Table 4 Effects of different shading treatments on anatomical structure parameters of *Helianthus annuus* Linn. leaves in coastal saline-alkali land

处理 Treatment	叶片厚度 Leaf Thickness/ $\mu\text{m}$	叶肉厚度 Mesophyll thickness/ $\mu\text{m}$	上表皮厚度 Upper epidermal thickness/ $\mu\text{m}$	下表皮厚度 Lower epidermal thickness/ $\mu\text{m}$	栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness/ $\mu\text{m}$	海绵组织厚度 Spongy tissue thickness/ $\mu\text{m}$	细胞结构 紧密度 Cell structure tightness/%	细胞结构 疏松度 Cell structure porosity/%
CK	243.73 $\pm$ 10.14b	209.40 $\pm$ 10.93b	17.12 $\pm$ 1.79a	12.52 $\pm$ 1.32a	105.00 $\pm$ 7.39b	99.21 $\pm$ 6.91b	43.49 $\pm$ 2.94b	38.32 $\pm$ 4.21b
S30	322.87 $\pm$ 8.74a	233.23 $\pm$ 14.33a	14.98 $\pm$ 1.84b	10.31 $\pm$ 1.42b	116.04 $\pm$ 12.67a	116.60 $\pm$ 7.92a	49.06 $\pm$ 2.38a	40.70 $\pm$ 4.52ab
S60	204.44 $\pm$ 7.10c	176.85 $\pm$ 11.85c	12.92 $\pm$ 1.22c	10.27 $\pm$ 1.28b	84.18 $\pm$ 8.59c	84.99 $\pm$ 8.21c	40.35 $\pm$ 3.56c	43.67 $\pm$ 4.83a
S90	202.74 $\pm$ 6.73c	176.16 $\pm$ 4.83c	12.79 $\pm$ 1.55c	9.43 $\pm$ 1.22b	83.14 $\pm$ 8.91c	81.82 $\pm$ 7.69c	37.85 $\pm$ 3.15c	43.37 $\pm$ 2.88a

不同小写字母表示不同遮荫处理间经 Waller-Duncan 检验差异显著,  $P < 0.05$

## 2.5 遮荫对滨海盐碱地油葵地上部生物量分配的影响

如图 8 所示,油葵遮荫后的花盘、籽粒、叶片和茎的生物量均显著减小,其中,与 CK 相比,30%、60%和 90%遮荫处理的花盘生物量分别减小了 80.11%、94.29%和 99.38%,籽粒生物量分别减小了 42.42%、73.90%和 95.08%,叶片生物量分别减小了 27.01%、82.02%和 94.04%,茎生物量分别减小了 47.32%、87.97%和 94.52%。遮荫改变了油葵各器官生物量比,与 CK 相比,遮荫增加了油葵籽粒和叶片的生物量比,但减少了花盘生物量比,且 30%和 90%遮荫处理下的茎生物量比也增加。

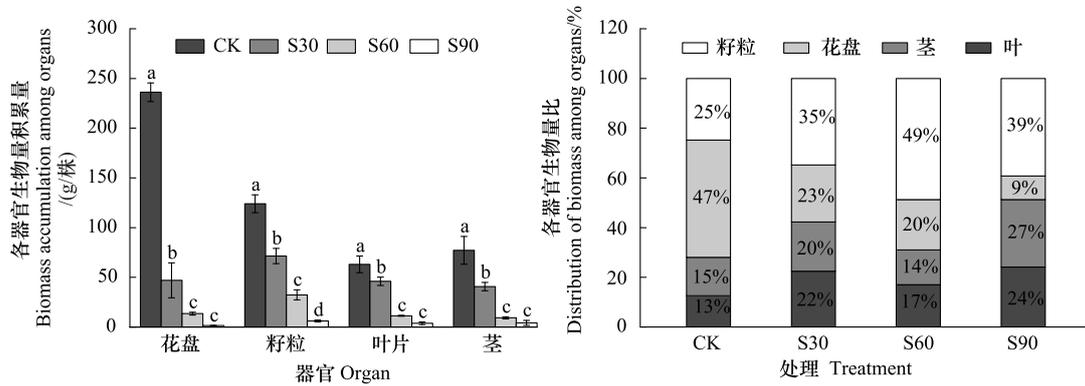


图8 遮荫对滨海盐碱地油葵地上部生物量分配的影响

**Fig.8** Effects of different shading treatments on aboveground biomass allocation of *Helianthus annuus* Linn. in coastal saline-alkali land  
柱形图上方的线代表均值的标准差,不同小写字母表示不同遮荫处理间经 Waller-Duncan 检验差异显著,  $P < 0.05$ ; 堆积柱状图上的百分数表示各器官占地上部生物量的百分比

## 2.6 遮荫对滨海盐碱地油葵生物量、产量及品质的影响

如表 5 所示,油葵遮荫后的总生物量、籽粒产量均显著降低,且随遮荫程度的增加其降低幅度越大。其中,与 CK 相比,30%、60% 和 90% 遮荫处理能够分别维持 37.72%、14.87% 和 3.09% 的总生物量和 54.45%、28.99% 和 6.14% 的籽粒产量。遮荫后的籽粒粗脂肪含量显著低于 CK,而籽粒粗蛋白含量高于 CK,且随遮荫程度的增加其变化幅度越大。其中,与 CK 相比,30%、60% 和 90% 遮荫处理的粗脂肪含量分别降低了 16.46%、32.28% 和 56.69%,粗蛋白含量分别增加了 5.66%、14.68% 和 23.35%,且 60% 和 90% 遮荫与 CK 处理间达显著差异。

表 5 遮荫对滨海盐碱地油葵生物量、籽粒产量及品质的影响

处理 treatment	总生物量 Total biomass/(kg/hm <sup>2</sup> )	籽粒产量 Grain yield/(kg/hm <sup>2</sup> )	粗脂肪 Crude fat/%	粗蛋白 Crude protein/%
CK	19750.53±1550.76a	1774.15±161.28a	44.89±3.48a	28.61±1.60c
S30	7450.93±586.30b	965.99±75.85b	37.50±2.90b	30.23±0.44c
S60	2936.00±772.33c	514.28±170.45c	30.40±2.14c	32.81±1.49b
S90	610.53±118.03d	108.85±26.24d	19.44±0.80d	35.29±0.70a

不同小写字母表示不同遮荫处理间经 Waller-Duncan 检验差异显著,  $P < 0.05$

## 3 讨论

### 3.1 遮荫对滨海盐碱地水盐动态的影响

土壤水盐动态即由于土壤中水盐运动而引起的土壤水分和土壤盐分随时间和空间的变化<sup>[20]</sup>。研究发现,与无遮荫相比,遮荫能够增加滨海盐碱地油葵全生育期内土壤剖面含水量,且随遮荫程度的增加而增加。分析其原因可能与遮荫改变局地微气候有关,遮荫会削弱到达地面和植被的太阳辐射,降低空气温度和土壤温度,增加空气相对湿度和土壤湿度,减少土壤水分蒸发和作物蒸腾,提高土壤保水和蓄水的能力,进而提高土壤含水量<sup>[21-22]</sup>。王涛等人<sup>[4]</sup>也发现相对于电站周边区域,光伏电站内遮荫区域的 0—20 cm、20—40 cm 和 40—60 cm 土层的土壤含水量分别增加了 30%、11% 和 4%,表明光伏电站的建设能增加土壤含水量。李少华等人<sup>[23]</sup>对高寒荒漠草原区光伏电厂下的土壤进行调查,发现光伏电板可以汇集雨水,提高土壤含水量,降低土壤蒸散发。但该结果可能因为气象条件、研究地点、采样时间等因素的差异而不同,Tanner 等人<sup>[24]</sup>发现莫哈韦沙漠的光伏电站在光伏电板的遮挡作用下其土壤含水率显著降低,这可能与当地属于极端干旱区,潜在

蒸发量大有关。

与遮荫相比,遮荫能够降低滨海盐碱地油葵全生育期内土壤剖面含盐量,且随遮荫程度的增加其降低幅度越大。在遮荫能够降低土壤蒸散发、增加土壤含水量的前提下,根据“盐随水来,盐随水去”的原理,土壤蒸散发量减少有利于降低土壤中可溶性盐离子随土壤水分蒸发到土壤表面的速率,减少盐分表聚,加之油葵根系发达能够从土壤中吸收水分,变土壤蒸发为作物蒸腾,进一步促进盐分淋洗,进而降低土壤含盐量。王涛等人<sup>[4]</sup>也发现光伏电站内遮荫区域的 0—20 cm、20—40 cm 和 40—60 cm 土层的土壤电导率较电站周边区域分别降低了 60.82%、46.62% 和 8.70%,表明光伏电板的遮挡作用能降低土壤盐分含量。

### 3.2 遮荫对滨海盐碱地油葵生长特性的影响

当外界光环境变弱时,会引起植物自身形态的改变,例如增加株高、减小地径增量等,表现出“细长”的形态特征,以争取获得更多的光照来维持自身的生长,称为植物的避荫反应<sup>[25-26]</sup>。30% 和 60% 遮荫会促进油葵株高生长,这与 Ruberti 等人认为增加株高可作为避荫措施的理论一致<sup>[27]</sup>,而 90% 遮荫则会产生抑制,可能是因为光能严重减少后,净光合速率降低,碳同化产物无法满足正常生长对物质和能量的需求,进而导致生长受抑;但茎粗和花盘直径对光照的反应与株高并不相同,各遮荫处理都抑制了油葵茎粗和花盘的直径,且随遮荫程度增加,抑制作用越明显,说明茎粗和花盘直径与光照强度的大小呈正相关。本研究发现 60% 和 90% 遮荫会显著减小叶面积,这与刘青青<sup>[28]</sup>、马天光等人<sup>[29]</sup>认为遮荫会增加叶面积以截获更多光能的结论相反,可能是因为油葵作为阳生植物,当光照强度小于其所能接受的光强阈值时会显著抑制叶片的正常生长,进而对光合作用、干物质积累等形成影响。

### 3.3 遮荫对滨海盐碱地油葵叶片光合特性的影响

光是植物进行光合作用最重要的、影响最明显的环境因素。遮荫环境下植物  $P_n$  降低的主要因素是“气孔限制”<sup>[30-31]</sup> 和“非气孔限制”<sup>[32-33]</sup>;主要表现为,当  $G_s$  和  $C_i$  同时降低时, $P_n$  下降的主导因素是气孔限制,而当  $G_s$  下降、 $C_i$  升高时, $P_n$  下降的主导因素是非气孔限制<sup>[33]</sup>。油葵遮荫后  $P_n$  的降低伴随着  $G_s$  的下降和  $C_i$  的上升,说明非气孔限制为  $P_n$  降低的主导因素,即可能是因为  $CO_2$  溶解度降低、Rubisco 对  $CO_2$  亲和力不足<sup>[9]</sup>,或者植物生化、营养、代谢等活动发生变化造成的<sup>[32]</sup>;其次, $G_s$  和  $T_r$  的下降表明遮荫会减少油葵叶片的气孔开张,降低叶肉细胞吸收  $CO_2$  和水分的利用效率,影响光合作用的进行<sup>[34]</sup>。

光合色素是植物光合作用捕获和利用光能来合成光合产物的重要物质。油葵遮荫后的叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素和类胡萝卜素含量均增加,且随遮荫程度的增加呈先升后降的趋势,在 60% 遮荫下含量最高,而叶绿素 a/b 值与类胡萝卜素/总叶绿素值均降低,表明遮荫下油葵叶片会通过增加单位叶面积的色素密度、降低色素比值来提高捕光能力,增加对弱光的利用率,但过度遮荫后光合色素含量会降低,可能是因为活性氧大量积累,造成叶绿素降解光合机构受损,对色素产生干扰<sup>[35]</sup>。类胡萝卜素除了参与光能捕获外,其含量增加还有利于减少叶绿素吸收过多所造成的光氧化伤害<sup>[36]</sup>,而更高比例的叶绿素 b 也能够促进吸收短波长的蓝紫光以增强对弱光的利用,使植物进一步适应弱光环境。

PEPC 和 Rubisco 是植物光合作用的关键酶。研究表明,影响作物光合速率的限制因子是 Rubisco 的活化量,即取决于 Rubisco 活化酶(RCA)对 Rubisco 的活化<sup>[37]</sup>,但高温可能会使 Rubisco 失活速率超过 RCA 的活化能力,影响 RCA 和 Rubisco 的结合过程,最终导致 Rubisco 活性下降<sup>[38]</sup>。通常认为,弱光会影响光合磷酸化和 RCA 的正常功能进而降低 Rubisco 活性<sup>[39]</sup>,但本研究发现,油葵遮荫后的 Rubisco 活性均显著高于 CK,且随遮荫程度的增加而增加,表明油葵叶片遮荫后的 Rubisco 活性对弱光的响应与  $P_n$  不具有-致性,可能是因为遮荫后,土壤盐分降低,油葵受到的盐胁迫减小,降低了活性氧对 Rubisco 的降解作用<sup>[40]</sup>,促进 RCA 对 Rubisco 的活化,也可能是因为遮荫后,空气温度和叶面温度降低,空气相对湿度升高,蒸腾作用下降,减缓了夏日光照强烈对油葵的高温与干旱胁迫,水分供应充足,有利于 RCA 和 Rubisco 的结合<sup>[41]</sup>,但具体原因仍需进一步的试验证明。PEPC 能够催化磷酸烯醇式丙酮酸(PEP)合成草酰乙酸,是  $C_4$  植物固定  $CO_2$  的关键酶,决定植物  $CO_2$  固定能力的强弱<sup>[42]</sup>。遮荫处理的 PEPC 活性均显著高于 CK,这有利于提高油葵叶片捕捉  $CO_2$

的能力,增加光合作用的原料,促进光合作用的进行<sup>[43]</sup>。但也有研究表明,PEPC 活性过高或过低对净光合速率的影响不大<sup>[42]</sup>。

### 3.4 遮荫对滨海盐碱地油葵叶片解剖结构的影响

叶片内部结构会随着光环境的变化做出改变策略。30%遮荫下油葵叶片厚度、叶肉厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度均显著增大,而上下表皮厚度减小,表明 30%遮荫下栅栏组织和海绵组织厚度共同增加是叶片变厚的主要原因,这可能是油葵在盐胁迫和弱光胁迫双重逆境下叶片结构的综合调控机制;60%和 90%遮荫下油葵叶片厚度、叶肉厚度、上下表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度均显著减小,表明 60%和 90%遮荫下栅栏组织厚度、海绵组织厚度和上下表皮厚度共同减小是叶片变薄的主要原因,而该变化在极端遮荫条件下,有利于辐射光穿透叶表皮到达叶肉组织,并能够将有限的同化产物用于维持叶面积的正常大小<sup>[44]</sup>,以增加光能的捕获,提高光能利用效率。其次,研究表明,栅栏组织的光合能力大于海绵组织的光合能力<sup>[45]</sup>。30%遮荫的细胞结构紧密度(CTR)显著增大,表明 30%遮荫下栅栏细胞的相对比例增加,海绵细胞相对比例降低,这是为了通过增加栅栏细胞进而提高叶绿体分布密度,增加受光面积<sup>[46]</sup>,是植物适应弱光的一种策略,而 60%和 90%遮荫则相反,可能是过度遮荫后叶肉细胞数量减少,栅栏组织细胞相互融合而变粗缩短,导致栅栏组织的相对比例减小,海绵组织的相对比例增大,进而降低光合能力。

### 3.5 遮荫对滨海盐碱地油葵生物量、籽粒产量及品质的影响

生物量的积累及产量和品质的形成是逆境对作物生长发育影响的最终表现。遮荫率约为 30%—60%时能够维持油葵 15%—38%的生物量和 29%—55%的籽粒产量,但在遮荫能改善盐碱地水盐条件的前提下,遮荫处理的生物量和产量随遮荫程度的增加仍不断下降,可能是因为光照强度降低后,油葵捕获到的光能减少,引起植物光合作用减弱,光合产物积累和运输受阻,光合碳同化产物分配方向改变,进而使单位面积上累积的生物量减少,籽粒产量降低,且油葵作为中度耐盐作物和喜光作物,盐胁迫对其生长发育的影响远小于弱光胁迫所带来的伤害。Gonocruz 等人<sup>[6]</sup>也发现农业光伏装置的遮阳率允许上限为 27%—39%时至少能够维持 80%的水稻产量。其次,本研究发现,遮荫会提高油葵叶片生物量比,且 30%和 90%遮荫下的茎生物量比也提高,表明在遮荫环境下油葵倾向于将更多光合产物运输到支持结构和运输结构,以提高其对光能的捕获和利用能力<sup>[47]</sup>;遮荫还会降低花盘生物量比,提高籽粒生物量比,表明油葵受到胁迫时会更多的碳同化产物分配给最短缺资源的器官,符合最佳分配理论。

遮荫会显著降低籽仁粗脂肪含量,这与李为萍等人<sup>[48]</sup>认为充足的土壤水分有利于籽仁粗脂肪合成的理论不一致,分析可能是因为遮荫显著抑制了油葵的光合作用,降低了油葵干物质的积累,进而影响籽粒的发育。研究表明<sup>[49]</sup>,油葵植株干物质含量与籽粒粗脂肪含量成正相关。遮荫能够显著提高籽仁粗蛋白的含量,这可能与遮荫条件下叶绿素 b 含量的相对提高有关。研究表明<sup>[50]</sup>,光照中的蓝紫光有利于蛋白质的累积,而叶绿素 b 含量增加能更有效地利用蓝紫光,促进氮素的合成,使全植株含氮量增加,运转到籽粒的氮素含量也明显增多,进而增加籽粒粗蛋白含量。粗脂肪和粗蛋白含量的变化也可能与遮荫显著增加土壤含水量有关,充足的水分有助于土壤中氮素有效化程度的提高,促进籽仁中氨基酸的合成,使籽粒中更多的可塑性物质转化为蛋白质<sup>[48]</sup>,进而增加籽粒粗蛋白含量,降低粗脂肪含量;但王立秋等人<sup>[51]</sup>认为高水分条件会促进籽粒淀粉的合成与积累,使籽粒淀粉含量增加,而相应的降低蛋白质含量,因此具体的原因仍需进一步的试验证明。

## 4 结论

遮荫能够显著增加滨海盐碱地油葵全生育期内土壤剖面含水量,降低土壤剖面含盐量,且随遮荫程度的增加其增水和抑盐作用越明显。遮荫显著降低滨海盐碱地油葵的净光合速率,抑制茎粗和花盘的生长,减少籽粒粗脂肪,但遮荫能够提高籽粒粗蛋白。弱光下油葵自身会通过增加株高、提高光合色素含量、降低光合色素比值、提高光合酶活性、减小叶片厚度、改变光合产物分配方向等方式来促进光合作用。在遮荫率约为 30%—60%时,能够增加 18%—38%的耕作层土壤含水量,降低 6%—18%的耕作层土壤含盐量,并维持

15%—38%的油葵生物量和 29%—55%的油葵籽粒产量。因此,建议在光伏组件上限遮荫率约为 30%—60%的盐碱地光伏系统内种植油葵,以充分发挥盐碱地光伏系统在有效利用土地和可持续能源生产方面的潜力。

**致谢:**中国科学院遗传与发育生物学研究所农业资源研究中心刘小京研究员、封晓辉副研究员和郭凯研究员对试验和写作给予帮助,中国科学院遗传与发育生物学研究所农业资源研究中心李静博士、李伟柳博士和吴玉洁博士帮助试验,特此致谢。

#### 参考文献(References):

- [ 1 ] 杨劲松,姚荣江,王相平,谢文萍,张新,朱伟,张璐,孙瑞娟. 防止土壤盐渍化,提高土壤生产力. 科学, 2021, 73(6): 30-34, 2, 4.
- [ 2 ] 田政卿,张勇,刘向,陈生云,柳本立,吴纪华. 光伏电站建设对陆地生态环境的影响:研究进展与展望. 环境科学, 2024, 45(1): 239-247.
- [ 3 ] 卢霞. 荒漠戈壁区光伏电站建设的环境效应分析——以酒泉市东洞滩百万千瓦光伏示范基地为例[D]. 兰州:兰州大学, 2013.
- [ 4 ] 王涛,王得祥,郭廷栋,张岗岗,赵世雄,牛怀诚,卢舜瑜,林虎. 光伏电站建设对土壤和植被的影响. 水土保持研究, 2016, 23(3): 90-94.
- [ 5 ] Marrou H, Guilioni L, Dufour L, Dupraz C, Wery J. Microclimate under agrivoltaic systems: is crop growth rate affected in the partial shade of solar panels? *Agricultural and Forest Meteorology*, 2013, 177: 117-132.
- [ 6 ] Gonocruz R A, Nakamura R, Yoshino K, Homma M, Doi T, Yoshida Y, Tani A. Analysis of the rice yield under an agrivoltaic system: a case study in Japan. *Environments*, 2021, 8(7): 65.
- [ 7 ] 易九红,张超凡,黄艳岚,周虹. 遮荫对作物产量和品质的影响及其生理响应研究进展. 作物研究, 2013, 27(1): 64-69.
- [ 8 ] 胡泽光,郭云汉,乌朝鲁门,刘俊梅,林琳,刘红霞,段海文,景宇鹏,张兰英,冯小慧. 植物对盐碱胁迫的适应机制及其耐盐碱能力提高途径. 现代农业, 2023, 48(3): 92-95.
- [ 9 ] 张志刚,尚庆茂. 辣椒幼苗叶片光合特性对低温、弱光及盐胁迫 3 重逆境的响应. 中国生态农业学报, 2010, 18(1): 77-82.
- [ 10 ] 张卫强,黄芳芳,甘先华,黄钰辉. 遮荫和盐分对银叶树幼苗光合特性与叶绿素荧光参数的影响. 生态环境学报, 2020, 29(3): 438-446.
- [ 11 ] 王静. 盐碱对黑龙江省向日葵生产的影响及高产栽培技术. 哈尔滨师范大学自然科学学报, 2012, 28(6): 62-65.
- [ 12 ] Guo K, Liu X J. Salt leaching process in coastal saline soil by infiltration of melting saline ice under field conditions. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2020, 75(4): 549-562.
- [ 13 ] Guo K, Liu X J. Reclamation effect of freezing saline water irrigation on heavy saline-alkali soil in the Hetao Irrigation District of North China. *CATENA*, 2021, 204: 105420.
- [ 14 ] 陈建忠. 向日葵叶面积调整系数. 中国油料, 1984, 6(1): 72-75.
- [ 15 ] 杨梦平. 不同光质 LED 光源对马铃薯组培苗光合色素含量的影响. 黑龙江农业科学, 2022(6): 27-30.
- [ 16 ] 陈乾,邓智文,黄丽婷,刘凯,荣俊冬,陈礼光,郑郁善. 遮荫对福建柏幼苗生理特性和叶绿素荧光特性的影响. 福建农林大学学报:自然科学版, 2021, 50(2): 223-229.
- [ 17 ] 李雪,刘娟,薛华龙,孙增光,王飞,尹飞,刘领,焦念元. 玉米和花生间作体系光合碳同化酶活性对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应特征. 西北植物学报, 2021, 41(7): 1210-1220.
- [ 18 ] 金凯,丁萍,蔡燕斌. 索氏抽提仪测定粗脂肪的方法研究. 现代食品, 2021(12): 199-201.
- [ 19 ] 韩博,金凯,张文娟,贺平丽,马曦. 凯氏定氮法与杜马斯燃烧法测定大豆粗蛋白的比较研究. 中国畜牧杂志, 2010, 46(23): 67-69.
- [ 20 ] 王遵亲,祝寿泉,俞仁培. 中国盐渍土. 北京:科学出版社, 1993.
- [ 21 ] 张文锦,陈常颂,张应根,张方舟,梁月荣,陈荣冰. 遮荫对夏暑乌龙茶品质的影响及其机理研究报告(续)——茶园遮荫生态效应研究. 茶叶科学技术, 2004, 45(2): 15-18, 14.
- [ 22 ] Amaducci S, Yin X Y, Colauzzi M. Agrivoltaic systems to optimise land use for electric energy production. *Applied Energy*, 2018, 220: 545-561.
- [ 23 ] 李少华,高琪,王学全,兰岚,杨占武. 光伏电厂干扰下高寒荒漠草原区植被和土壤变化特征. 水土保持学报, 2016, 30(6): 325-329.
- [ 24 ] Tanner K E, Moore-O'Leary K A, Parker I M, Pavlik B M, Hernandez R R. Simulated solar panels create altered microhabitats in desert landforms. *Ecosphere*, 2020, 11(4): e03089.
- [ 25 ] Fiorucci A S, Fankhauser C. Plant strategies for enhancing access to sunlight. *Current Biology: CB*, 2017, 27(17): R931-R940.
- [ 26 ] Casal J J. Photoreceptor signaling networks in plant responses to shade. *Annual Review of Plant Biology*, 2013, 64: 403-427.
- [ 27 ] Ruberti I, Sessa G, Ciolfi A, Possenti M, Carabelli M, Morelli G. Plant adaptation to dynamically changing environment: the shade avoidance response. *Biotechnology Advances*, 2012, 30(5): 1047-1058.

- [28] 刘青青, 马祥庆, 黄智军, 郭思, 王大洋, 王昌辉, 刘博. 光强对杉木幼苗形态特征和叶片非结构性碳含量的影响. 生态学报, 2019, 39(12): 4455-4462.
- [29] 马天光, 李向义, 林丽莎, 李磊, 李世民, 王波. 遮阴对骆驼刺叶性状和水分生理的影响. 生态学报, 2018, 38(23): 8466-8474.
- [30] Wu J W, Li J Y, Su Y, He Q, Wang J H, Qiu Q, Ma J W. A morphophysiological analysis of the effects of drought and shade on *Catalpa bungei* plantlets. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2017, 39(3): 80.
- [31] Cavatte P C, Oliveira A A G, Morais L E, Martins S C V, Sanglard L M V P, DaMatta F M. Could shading reduce the negative impacts of drought on coffee? A morphophysiological analysis. *Physiologia Plantarum*, 2012, 144(2): 111-122.
- [32] León-Sánchez L, Nicolás E, Nortes P A, Maestre F T, Querejeta J I. Photosynthesis and growth reduction with warming are driven by nonstomatal limitations in a Mediterranean semi-arid shrub. *Ecology and Evolution*, 2016, 6(9): 2725-2738.
- [33] Farooq M, Hussain M, Wakeel A, Siddique K H M. Salt stress in maize: effects, resistance mechanisms, and management. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 2015, 35(2): 461-481.
- [34] 邓秀秀, 施征, 肖文发, 曾立雄, 雷蕾. 干旱和遮阴对马尾松幼苗生长和光合特性的影响. 生态学报, 2020, 40(8): 2735-2742.
- [35] 郑雪燕. 遮阴处理对粗肋草生长、光合特性和养分质量分数的影响. 东北林业大学学报, 2022, 50(12): 31-36.
- [36] Demmig-Adams B, Adams W W III. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 1996, 1(1): 21-26.
- [37] 李卫芳, 王秀海, 王忠. 小麦旗叶 Rubisco 和 Rubisco 活化酶与光合作用日变化的关系. 安徽农业大学学报, 2006, 33(1): 30-34.
- [38] Crafts-Brandner S J, Salvucci M E. Rubisco activase constrains the photosynthetic potential of leaves at high temperature and CO<sub>2</sub>. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2000, 97(24): 13430-13435.
- [39] 姜振升, 孙晓琦, 艾希珍, 王美玲, 毕焕改, 王洪涛. 低温弱光对黄瓜幼苗 Rubisco 与 Rubisco 活化酶的影响. 应用生态学报, 2010, 21(8): 2045-2050.
- [40] Ishida H, Nishimori Y, Sugisawa M, Makino A, Mae T. The large subunit of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase is fragmented into 37-kDa and 16-kDa polypeptides by active oxygen in the lysates of chloroplasts from primary leaves of wheat. *Plant and Cell Physiology*, 1997, 38(4): 471-479.
- [41] 王焘, 郑国生, 邹琦. 小麦光合午休过程中 RuBPCase 活性的变化. 植物生理学通讯, 1996, 32(4): 257-260.
- [42] 周宝元, 丁在松, 赵明. PEPC 过表达可以减轻干旱胁迫对水稻光合的抑制作用. 作物学报, 2011, 37(1): 112-118.
- [43] 藏金萍, 赵艾佳, 赵亚林, 闫青地, 冯佳佳, 张海丽, 王凤茹, 董金皋. 油菜素内酯对玉米叶片捕光、CO<sub>2</sub>固定及有机物运输的影响. 中国农业科学, 2017, 50(21): 4228-4234.
- [44] 吕晋慧, 王玄, 冯雁梦, 李艳锋, 赵红霞, 王媛. 遮阴对金莲花光合特性和叶片解剖特征的影响. 生态学报, 2012, 32(19): 6033-6043.
- [45] 黄卫东, 吴兰坤, 战吉成. 中国矮樱桃叶片生长和光合作用对弱光环境的适应性调节. 中国农业科学, 2004, 37(12): 1981-1985.
- [46] Lee D W, Bone R A, Tarsis S L, Storch D. Correlates of leaf optical properties in tropical forest Sun and extreme-shade plants. *American Journal of Botany*, 1990, 77(3): 370.
- [47] 任羽飞, 封晓辉, 李静, 郭凯, 李伟柳, 吴玉洁, 刘小京. 遮阴对盐胁迫下油菜生长和光合生理的影响. 中国生态农业学报: 中英文, 2024, 32(4): 687-700.
- [48] 李为萍, 史海滨, 李仙岳, 闫建文, 郑倩, 徐昭. 水氮交互对油用向日葵粗脂肪及脂肪酸组分的影响. 中国油料作物学报, 2015, 37(6): 838-845.
- [49] 于海峰. 油用向日葵产量和品质形成及调控规律研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2010.
- [50] 任万军, 杨文钰, 张国珍, 朱霞, 樊高琼, 徐精文. 弱光对杂交稻氮素积累、分配与子粒蛋白质含量的影响. 植物营养与肥料学报, 2003, 9(3): 288-293.
- [51] 王立秋, 曹敬山, 靳占忠. 春小麦产量及其品质的水肥效应研究. 干旱地区农业研究, 1997, 15(1): 61-66.