

两种桑科植物叶片光合及光呼吸对模拟干旱的响应

李环^{1,2}, 吴沿友¹

(1. 中国科学院地球化学研究所 环境地球化学国家重点实验室, 贵阳 550081;

2. 中国科学院大学 地球科学学院, 北京 100049)

摘要: 采用 150 g/L 的聚乙二醇 (Polyethylene glycol, PEG) 模拟干旱胁迫, 研究两种桑科植物 (构树和桑树) 的叶片光合及光呼吸特征对干旱胁迫的响应。对植物培养液的相关化学参数以及叶片的光合参数进行测定, 结果表明: 干旱对构树根系吸水能力的影响小于桑树的; 构树以中光合-低蒸腾-高水分利用率的模式适应干旱环境, 桑树以低光合-低蒸腾-高水分利用率的模式来应对干旱环境; 在模拟干旱环境下, 构树以稳定的羧化效率-高光呼吸速率-高光呼吸利用份额来适应外界胁迫, 而桑树以低羧化效率-低光呼吸速率-低光呼吸利用份额来应对外界胁迫。构树表现出对外界干旱胁迫更好的适应性, 这种适应机制可能与其较强的光呼吸作用及其碳酸氢根离子利用能力有关。这种“以碳换水”的机制可能是喀斯特适生植物适应岩溶干旱的又一个重要机制。

关键词: 聚乙二醇; 构树; 桑树; 干旱胁迫; 光合参数; 光呼吸

中图分类号: Q94 **文献标识码:** A **文章编号:** 1672-9250(2019)02-0141-10 **doi:** 10.14050/j.cnki.1672-9250.2019.02.025

中国南方喀斯特地区属于最大的碳酸盐岩碳库, 其碳循环路径与过程有别于其它陆地生态系统^[1]。植被作为陆地生态系统的主体在调节全球碳平衡、减少水土流失和维持全球气候稳定方面具有无法取代的作用^[2-3]。喀斯特地区的岩溶干旱、频繁的变水环境、石漠化及低营养等特征为该地区植被的生长及分布造成了重要的选择压力^[4]。适应喀斯特生态环境的植被(以下称喀斯特适生植物)形成了独特的形态特征和生理适应性以维持自身的最适生长状态。这类植物有别于非喀斯特地区的植物种类。通过喀斯特适生植物适应性的研究对于了解恶劣生境下植物适应机制的变化模式及其对喀斯特地貌与生态系统的影响具有重大意义。

干旱胁迫是制约植物生存和生长发育的关键因子^[5]。长期的干旱胁迫在形态结构、光合能力及代谢水平上严重影响着植物的生长^[6]。喀斯特适生植物经过长期的演化, 形成了一套适应这种干旱环境的机制^[7]。在形态结构方面, 喀斯特适生植物

通过最适的根冠比来维持最适的能量截获、蒸腾速率及能量消耗来实现最佳的水分利用效率^[7-8]。植物光合作用是地球上最重要的化学反应, 也是绿色植物对内外环境因子最敏感的生理过程之一, 能很好的反映周围生长环境对植物的胁迫程度, 其中对干旱胁迫最为敏感。植物光合生理不仅与陆地生态系统碳水循环等基本过程有着密不可分的关系^[9-10], 而且也是评估绿色植物生长及生理状况的一个基本指标, 在一定程度上能够反映植物在生长区的生存和竞争能力^[11]。植物不仅可以利用大气中的 CO₂ 进行光合作用, 也可以利用存储的碳酸氢根离子为原料进行光合作用^[12]。植物光合作用对光和 CO₂ 的响应曲线及其模拟的研究方法是研究植物光合生理与环境变化相互作用的重要手段^[13-18]。Baly^[19]的直角双曲线模型(RHM)和 Thornley^[20]的非直角双曲线模型(NHM)在模拟植物 CO₂ 响应曲线及光响应曲线方面被广泛应用^[21]。RHM 和 NHM 依据不同的光及 CO₂ 浓度模拟最佳的光合水平。RHM 模型里的初始羧化效率、羧化效

收稿日期: 2018-06-18, 改回日期: 2018-10-08。

基金项目: 贵州省自然科学基金项目(黔科合基础[2018]1175); 国家重点研发计划专题计划项目(2016YFC0502602); 国家自然科学基金项目(U1612441)。

第一作者简介: 李环(1988-), 女, 硕士研究生, 主要从事植物生理生态的研究。E-mail: 18893117826@163.com。

* 通讯作者: 吴沿友(1966-), 男, 研究员, 主要从事喀斯特生态学/生物地球化学研究。E-mail: wuyanyou@mail.gyig.ac.cn。

率、总呼吸、最大光合能力、 CO_2 饱和点及 CO_2 补偿点整体上可以反映植物同化有机碳机构的运转状态; NHM 模型中的表观量子效率、最大光合能力、暗呼吸速率、光补偿点及光饱和点是光合机构运转能力的一个体现^[22-23]。干旱胁迫不仅会使气孔导度明显下降,而且严重的干旱胁迫会影响到叶绿素水平,从而影响植物光合作用^[24-26]。

光呼吸是植物光合生理生化的一个重要过程,它起始于碳固定阶段的第一个酶,1,5-二磷酸核酮糖(RuBP)羧化/加氧酶的加氧反应,也是植物光合作用碳代谢的表观逆转反应^[27-28]。高叶绿素含量的植物具有竞争优势^[29-30];植物通过叶绿素吸收的光能远超出了植物生理代谢的需求,进而会产生光抑制,影响植物的正常生长^[31];而光呼吸消耗34%~46%的光反应阶段产生ATP来抵消了光抑制对植株产生的危害^[32];此外,光呼吸还能协调C、N同化,也展示了其对植物自身的益处^[33]。目前,虽有大量研究从分子水平上对光呼吸机理及过程进行了论述^[34-37],但光呼吸的大小和份额在响应干旱中的作用尚不清楚。前人研究认为构树相对桑树具有较高的稳定碳酸酐酶活力、较高的光能转化效率、较高的电子传递速率及高光合能力,在喀斯特大部分环境下都能正常的生长且长势良好,表现出对喀斯特环境更好的适应性^[38]。所以本文选择喀斯特适生植物(构树)为研究对象,测定其在模拟干旱环境下的光合参数,通过相关模型获取相关的光合特征参数及光呼吸特征值,以非喀斯特适生植物(桑树)为对照,探寻两种桑科植物对干旱胁迫的适应性。

1 材料和方法

1.1 植物培养

选取两种桑科植物构树(*Broussonetia papyrifera*, Bp)和桑树(*Morus alba*, Ma)为实验材料。构树被认为是喀斯特适生植物,而桑树则为喀斯特非适生植物^[7]。构树种子采集于中国科学院普定喀斯特生态系统观测研究站站内,桑树收集于江苏省宿迁市境内。首先在育苗盒内进行育苗,待小苗长出3~4片真叶时,筛选出大小均一的样本移栽到花钵(7 cm×7 cm×7.8 cm)里进行培养,每四个花钵放入一个花盆(31 cm×23 cm×8 cm)进行分组处理。而这些过程中的所有基质都是以一定比例混合均匀的珍珠岩和蛭石为材料。每天保持12

小时的光照,光照强度在 $400 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}^2)$,光照时的温度保持在 $26 \pm 1 \text{ }^\circ\text{C}$,晚上的温度在 $20 \pm 2 \text{ }^\circ\text{C}$,昼夜湿度在50%~60%。植株以1/4浓度的霍格兰营养液进行培养,实验前的供给量以植物的生长状态而定,处理时每隔一天为植株更换一次1 L的处理液。

1.2 干旱处理

本研究以PEG150 g/L进行干旱模拟,待到植物长出7~8片真叶时,在1/4霍格兰营养液基础上加入聚乙二醇(PEG6000),调制成 $\text{pH} = 6.7 \pm 0.1$ 的溶液。

1.3 光响应曲线及 CO_2 响应曲线的测定

在干旱处理的第八天对植株进行光合参数的测定,选择3株长势一致且健康的植株,选取第三片完全展开叶(从植株上部数)作为测量对象。在光照诱导1 h以后(8:00-9:00),使用便携式光合作用测定仪(LI-6400 LI-COR Inc, Lincoln NE USA)进行叶片气体交换测定。在测定过程中控制相应的光照强度、 CO_2 浓度和叶室温度。由于仪器自动测量时,会出现数值未稳定就强迫记录数值的现象,本实验全部光合参数均采用手动测量,以保证数据的准确性。

光合作用对光合有效辐射(Photosynthetically active radiation, PAR)变化的响应(光响应曲线)的测定:设置 CO_2 浓度为 $400 \mu\text{mol}/\text{mol}$,温度为 $25 \pm 2 \text{ }^\circ\text{C}$ 。设置光合有效辐射(PAR)梯度为:0、20、50、80、100、200、500、800、1 000、1 200、1 500、1 800和 $2 000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,分别记录干旱处理及对照下的桑树和构树的净光合速率(P_N , $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)、气孔导度(G_s , $\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)、胞间 CO_2 浓度(C_i , $\mu\text{mol}/\text{mol}$)、蒸腾速率(T_r , $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)等参数,利用光合模型拟合光响应曲线,得到相关光合参数,包括表观量子效率(AQE)、光补偿点(LCP, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)、最大净光合速率(A_{max} , $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)、光饱和点(LSP, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)、暗呼吸速率(R_d , $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)。

光合作用对 CO_2 浓度变化响应(CO_2 响应曲线)的测定:测量原理同光响应曲线的测定。设置光合有效辐射为 $1 000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, CO_2 注入系统提供的 CO_2 (Ca)梯度为:0、20、50、80、100、200、500、800、1 000、1 200、1 500和1 800 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 对选定植株进行测定。分别记录干旱处理及对照下的桑树和构树的气孔导度(G_s , $\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)、胞间 CO_2 浓

度(C_i , $\mu\text{mol}/\text{mol}$)、蒸腾速率(T_r , $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)等参数,利用光合模型拟合 CO_2 响应曲线,得到相关光合参数,包括初始羧化效率(a)、羧化效率(CE)、 CO_2 补偿点(CCP , $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)、最大净光合速率(B_{\max} , $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)、 CO_2 饱和点(CSP , $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)、总呼吸速率(R_t , $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)。

1.4 培养基相关参数及叶片水势等的测定

基质含水量(Matrix moisture content, M_{wc})的测定:采用重量比法进行测定。随机称量培养基质(a g)在 40°C 下进行烘干处理 48 h 后对烘干的培养基质进行称量(b g),在此定义 $M_{wc} = (a-b)/a$ 。

叶片水势(Leaf water potential, LWP)的测定:采用 Psypro 露点水势仪 C-52 探头进行水势的测定。选取植株的第三片完全展开叶对称的两个位置进行水势测定。

单位体积电导率(Unit volume conductivity, EC_a)的测定:采用 HANNA-HI8733 便携式电导率仪进行溶液电导率的测定。陈丽梅等人的研究表明电导率(EC)随浓度的增加而增加且成线性关系^[39],设定液体浓度 $C = k \times EC$, $C_1 = k \times EC_1$, EC_1 为剩余培养液的电导率, EC_2 为植物吸收的培养液的电导率。根据摩尔质量守恒定律, $C_2 = (CV - C_1V_1)/V_2 = K \times EC_2$, 则 $EC_2 = (V_1EC_1 - CV)/V_2$, 植物吸收的营养液的单位体积电导率 $EC_a = EC_2/V_2$ 。

营养液 pH 的测定:采用 pH 计法进行培养液 pH 的测定。培养液及处理液配置完成后,将 pH 计探头置于一侧液面下,用氢氧化钠标准液从另一侧滴定,边滴定边搅拌,使得最终的 $\text{pH} = 6.7 \pm 0.1$;第二天取出培养盆中剩余的营养液,用同样的方法进行 pH 的测定。

植物吸水量(Plant water absorption, L_a)的测定:采用体积比法进行测定。实验所用培养盆的面积 $S \approx 0.07 \text{ m}^2$, 4 个培养钵的面积 $S_1 \approx 0.02 \text{ m}^2$, 估算植株阴影面积在培养盆中的投影面积 $S_2 = 0.04 \text{ m}^2$, 则空白面积 $S_3 = 0.01 \text{ m}^2 = S/7$ 。通过实验所得 1/4 营养液在空白培养盆中的蒸发量为 $V_1 = 150 \text{ ml}$, PEG 处理的营养液在空白培养盆中的蒸发量为 $V_1' = 185 \text{ ml}$ 。实验中每次为植物提供的营养液为 $V = 1 \text{ L}$, 每次处理后剩余的营养液体积为 V_2 , 所以植物从 1/4 营养液培养盆中吸收的营养液为 $V_3 = V - V_1/7 - V_2$, 植株从 PEG 处理液中吸收的营养液体积为 $V_4 = V - V_1'/7 - V_2$, 定义 $L_a = V_3$, 或者 $L_a = V_4$ 。

1.5 植物叶片叶绿素及碳同位素值 $\delta^{13}\text{C}$ 的测定

叶绿素的测定:选取植物叶片 0.2 g 放入研钵

中,加入少量石英砂和碳酸钙粉末,加入 5 mL 95% 的乙醇研磨成浆状,研磨直至叶片变白,静置,过滤至棕色瓶容量瓶。以 95% 的乙醇为空白,分别在 663 nm、643 nm 和 652 nm 下测定吸光度,并计算叶绿素含量^[28]。

稳定碳同位素比值的测定:选取一片与测定光合作用同叶位的植物叶片,进行烘干、粉碎、过筛,最后称取一定量样品转化成可供质谱仪分析的 CO_2 气体;取用一部分纯化后的 CO_2 气体在 MAT-252 质谱仪上测定 $\delta^{13}\text{C}$ 值(中国科学院地球化学研究所)标准品采用国际标准物质(Pee Dee Belemnite, PDB)^[40]。测量误差小于 $\pm 0.1\text{‰}$, 其结果表示为:

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = [(R_{\text{样品}}/R_{\text{标准}}) - 1] \times 1000$$

式中 $R_{\text{样品}}$ 为样品中的 ^{13}C 与 ^{12}C 的比值; $R_{\text{标准}}$ 为标准物质中 ^{13}C 与 ^{12}C 的比值。

1.6 光响应及 CO_2 响应模型

1.6.1 直角双曲线模型

Baly 的直角双曲线模型(RHM) 经常被用来模拟植物光合作用对 CO_2 浓度的响应, RHM 模型的表达式如下:

$$P_N = \frac{aCiB_{\max}}{aCi + B_{\max}} - R_t$$

式中 P_N 为净光合值 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, a 为植物光合作用对 CO_2 响应曲线在 $C_i = 0$ 时的斜率,即 CO_2 响应曲线的初始斜率,也称为初始羧化效率, C_i 为胞间 CO_2 浓度($\mu\text{mol}/\text{mol}$)、 B_{\max} 为光强一定, CO_2 不定情况下的最大净光合速率($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)、 R_t 为总呼吸速率($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)。用直线方程拟合 CO_2 浓度 $\leq 200 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 的 CO_2 响应,获取的 CO_2 响应直线的初始斜率,即为 CE , 拟合方程与 X 轴的交点即为 CO_2 补偿点 CCP ($\mu\text{mol}/\text{mol}$), 与直线 $Y = P_{n_{\max}}$ 交点所对应的 X 轴数值即为 CO_2 饱和点 CSP ($\mu\text{mol}/\text{mol}$)^[41]。

1.6.2 非直角双曲线模型

Thornley 的直角双曲线模型(NHM) 被用来模拟叶片光合作用对有效光辐射强度的响应, NHM 的模型公式如下:

$$P_N = \frac{aI + A_{\max} - \sqrt{(aI + A_{\max})^2 - 4kaIA_{\max}}}{2k} - R_d$$

式中 P_N 为净光合值($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)、 I 为光量子通量密度($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)、 a 为表观量子效率,即光响应曲线在 $x = 0$ 时的斜率, A_{\max} 为最大净光合速率

($\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$) k 为代表曲线弯曲程度的曲角,取值 $[0, 1]$ R_d 为暗呼吸速率($\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$); 直线方程拟合弱光下($\leq 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)的光响应,获取的光响应曲线的初始斜率,即为 AQE , 拟合方程与 X 轴的交点即为光补偿点 LCP ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$), 与直线 $Y = Pn_{\text{max}}$ 交点所对应的 X 轴的数值即为光饱和点 LSP ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)^[41]。

1.7 数据分析

实验数据运用 Excel 进行录入及处理,运用 SPSS 软件建立模型及分析差异显著性,利用 Sigmpilot 软件作图。光呼吸及光呼吸份额依据吴沿友等的方法进行计算^[42]。

2 结果和讨论

2.1 培养液的基本特征的变化

喀斯特岩溶干旱是制约西南喀斯特地区发展的一个重要因素,同时也是限制植物生长发育的重要环境因子,可通过渗透胁迫对植物造成不可逆的伤害^[43-44]。本文通过研究两种桑科植物的培养基理化性质的差异来探讨两种植物对干旱胁迫的响应。植物吸水率(L_a)、pH 及单位体积电导率(EC_a) 在处理前后的变化如下表 1 所示。两种植物的空白对照组前后的 pH 差异并不显著,处理后的处理组的 $\text{pH} = 7.8 \pm 0.2$, 处理组的构树的 pH 要高于桑树。两种植物的 L_a 和基质含水量(M_{wc}) 因干旱胁迫而有所下降,而 EC_a 因干旱胁迫而升高。构树的 L_a 因干旱胁迫下降的幅度远小于桑树。培养液初始的单位体积电导率(EC) 在 $2.9 \pm 0.2 \text{ mS/m}$, 经过干旱处理,桑树的 EC_a 的上升幅度远大于构树。在模拟干旱条件下,培养构树的培养液中的单位体积电导率以及植物吸水率的变化幅度都明显小于培养桑树的培养液中的相应指标;表明干旱对构树根系吸水能力的影响小于桑树的。

表 1 培养基中营养液 pH、单位体积电导率及植物吸水量等的变化

Table 1 Changes in pH, unit volume conductivity and water lost quantity of the nutrient solution in the culture medium

指标	pH ^B	pH ^A	L_a	EC_a (mS/m)	M_{wc}
Bp^0	6.70 ± 0.20	6.68 ± 0.02^c	0.58 ± 0.01^b	3.87 ± 0.03^c	0.72 ± 0.01^a
Bp^1	6.70 ± 0.20	7.98 ± 0.02^a	0.4 ± 0.08^b	4.48 ± 0.05^a	0.66 ± 0.03^b
Ma^0	6.70 ± 0.20	6.52 ± 0.01^d	0.87 ± 0.06^a	3.03 ± 0.01^d	0.74 ± 0.01^a
Ma^1	6.70 ± 0.20	7.72 ± 0.03^b	0.32 ± 0.17^c	4.12 ± 0.04^b	0.66 ± 0.03^b

注: 利用最小差异显著性差异法(LSD)进行方差分析比较,同一列不同小写字母之间表示差异显著水平 $p < 0.05$; 表中 Bp^1 - 构树 PEG 处理, Bp^0 - 未用 PEG 处理的构树空白对照, Ma^1 - 桑树的 PEG 处理, Ma^0 - 未用 PEG 处理的桑树空白对照。pH^B 营养液处理前的 pH, pH^A 营养液处理后的 pH。 L_a = 植物水分吸收率, EC_a - 营养液中植物吸收那部分的单位体积电导率, M_{wc} - 培养基含水量。

2.2 干旱处理下两种桑科植物的光合特征

2.2.1 光响应曲线及 CO_2 响应曲线

本文通过实测值与模型(RHM 和 NHM) 的匹配,拟合出最佳的模拟值。通过 RHM 得出的模拟值与实测值达到了 0.97 以上的相关, NHM 的模拟值与实测值之间达到了 0.99 以上的相关。两种植物在两种处理环境下的光响应曲线图如图 1。

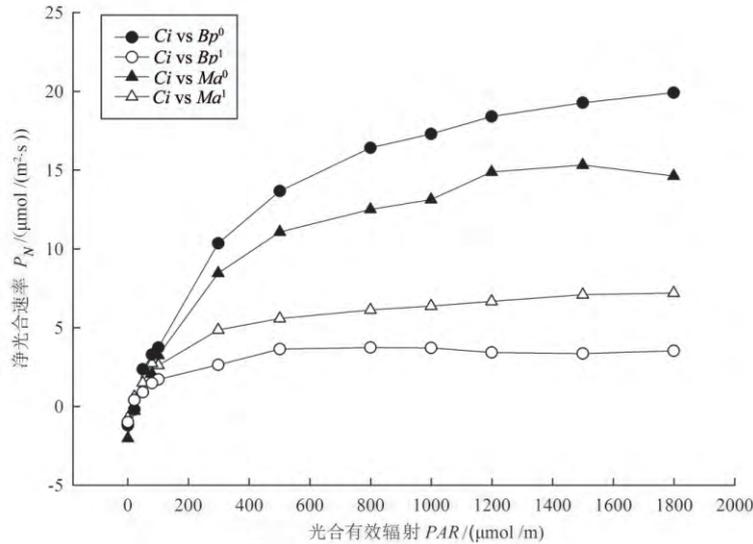
通过图 1 和图 2 的对比,发现两种桑科植物的光合能力在干旱处理(PEG) 下都受到了抑制。空白组的桑树的净光合速率略高于构树,受到干旱胁迫时,桑树的净光合速率急剧下降,整体上小于构树。

光响应及 CO_2 响应曲线能够反映光合机构对外界胁迫的响应关系。图 1 和图 2 中两种桑科植物在两种状态下的光合能力(A_{max} 、 B_{max}) 都因干旱胁迫而下降;桑树的光合能力下降的尤为明显,说明桑树对干旱的反应更为敏感。

2.2.2 两种桑科植物的光合参数及光呼吸特征值

干旱处理对光响应曲线及 CO_2 响应曲线相关参数的影响如表 2 所示,干旱胁迫使桑科植物的 CO_2 响应曲线的初始斜率(a) 和羧化效率(CE) 有明显的下降, CO_2 饱和点明显升高,总呼吸速率(R_t)、 CO_2 响应曲线的最大光合能力(B_{max})、表观量子效率(AQE)、光补偿点(LCP) 及暗呼吸速率都无明显的变化;构树的 CO_2 补偿点明显升高,桑树的 CO_2 补偿点变化不明显;两种桑科植物的光响应曲线的最大光合能力(A_{max}) 都有明显的下降,桑树的下降幅度大于构树,下降了 75.56%,而构树为 42.35%;桑树的光呼吸能力有明显的下降,下降幅度在 90.36%,光呼吸利用份额没有明显的变化,但也呈下降趋势;而构树的光呼吸及光呼吸份额都有增加。

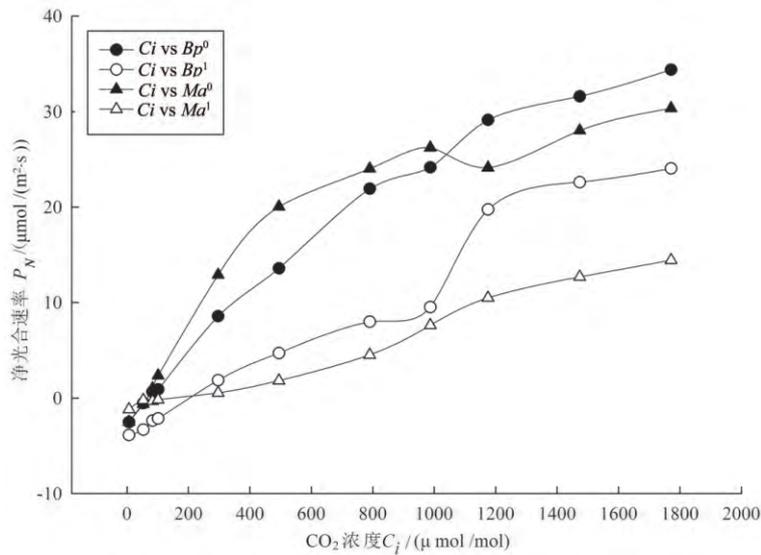
NHM 模型里的 AQE 代表植物在弱光下对光能的吸收、传递和利用的能力; Long 等的研究表明植



Bp^0 表示构树的空白对照; Bp^1 表示 PEG 处理的构树植株; Ma^0 表示桑树的空白对照; Ma^1 表示 PEG 处理的桑树植株

图 1 构树和桑树在 PEG 处理下的光响应曲线

Fig.1 The light response curves of *Broussonetia papyrifera* and *Morus alba* L. under the PEG treatment



Bp^0 表示构树的空白对照; Bp^1 表示 PEG 处理的构树植株; Ma^0 表示桑树的空白对照; Ma^1 表示 PEG 处理的桑树植株

图 2 构树和桑树在 PEG 处理下的 CO₂ 响应曲线

Fig.2 The CO₂ response curves of *Broussonetia papyrifera* and *Morus alba* L. under the PEG treatment

物正常的 AQE 范围在 $0.04 \sim 0.07$ ^[45]。虽然本实验中两种桑科植物的 AQE 在未受干旱胁迫时处在正常范围(0.05 左右),但在干旱胁迫下的两种植株的 AQE 都小于正常范围,表明两种植物的光能利用效率都受到干旱的抑制^[46]。 LSP 能够反映植物利用光强的能力,其值越大表明在强光下光合作用越不受抑制。 LCP 至 LSP 对应的光强范围可在一定程度上代表净光合作用的有效时长,叶片 P_N 随着

PAR 的增加而增加,当达到光饱和点时,增加幅度减少;两种桑科植物的光饱和点都因干旱胁迫有所提前,构树对照与处理间的差异不显著,桑树的两者差异显著,表明桑树在干旱胁迫下容易受到光强的抑制,光合有效时长会随着干旱胁迫强度和延长而缩短。 CCP 是了解和衡量光合作用和呼吸作用两种关系的一个重要的生理参数,在不同时期和环境下都有明显的变化^[47-49]。本研究中两种植物在

表2 桑科植物的相关光合参数

Table 2 Photosynthetic parameters of mulberry plants

参数	Bp^0	Bp^1	Ma^0	Ma^1
AQE	0.05 ± 0.01 ^a	0.03 ± 0.01 ^a	0.05 ± 0.01 ^a	0.02 ± 0.01 ^a
LCP	34.07 ± 5.15 ^a	10.61 ± 5.61 ^a	18.92 ± 15.04 ^a	21.54 ± 0.01 ^a
LSP	942.34 ± 73.64 ^b	782.97 ± 114.43 ^b	1180.58 ± 395.48 ^a	618.11 ± 113.32 ^b
A_{max}	45.41 ± 12.75 ^a	26.18 ± 9.23 ^{ab}	59.83 ± 22.57 ^a	14.62 ± 6.05 ^b
Rd	1.50 ± 0.42 ^a	0.25 ± 1.25 ^a	0.65 ± 0.59 ^a	0.69 ± 0.32 ^a
a	0.14 ± 0.09 ^a	0.12 ± 0.04 ^{ab}	0.19 ± 0.06 ^a	0.02 ± 0.03 ^b
CCP	56.23 ± 58.95 ^b	244.94 ± 24.53 ^a	58.22 ± 5.44 ^b	99.78 ± 40.41 ^b
CSP	679.11 ± 194.63 ^c	2635.38 ± 783.75 ^b	622.61 ± 139.40 ^c	3683.3 ± 494.27 ^a
Rt	7.56 ± 8.95 ^a	14.15 ± 0.00 ^a	8.19 ± 1.68 ^{ab}	1.43 ± 2.80 ^b
B_{max}	57.13 ± 1.65 ^a	60 ± 0.00 ^a	38.18 ± 2.10 ^b	26.28 ± 25.09 ^{ab}
Rp	6.05 ± 9.30 ^a	13.9 ± 1.35 ^a	7.78 ± 2.03 ^{ab}	0.75 ± 2.59 ^b
Sp	0.21 ± 0.16 ^b	0.55 ± 0.05 ^a	0.28 ± 0.06 ^b	0.12 ± 0.22 ^b

注: 利用最小差异显著性差异法进行方差分析比较, 同一列不同小写字母之间表示差异显著水平 $p < 0.05$; 表中 a -植物光合作用对 CO_2 响应曲线在 $C_i = 0$ 时的斜率, 即 CO_2 响应曲线的初始斜率, 也称为初始羧化效率; CE -羧化效率; CCP - CO_2 补偿点; CSP - CO_2 饱和点; Rt -总呼吸; B_{max} - CO_2 响应曲线中最大的光合值; AQE -表观量子效率; LCP -光补偿点; LSP -光饱和点; A_{max} -光响应曲线中的最大光合值; Rd -暗呼吸暗呼吸; Rp -光呼吸; Sp -光呼吸的份额 (Bp^1 - 构树 PEG 处理, Bp^0 - 未用 PEG 处理的构树空白对照, Ma^1 - 桑树的 PEG 处理, Ma^0 - 未用 PEG 处理的桑树空白对照)。

表3 两种桑科植物的净光合速率、蒸腾速率及水分利用效率等光合参数

Table 3 The net photosynthetic rate, transpiration rate and water use efficiency of mulberry plants

	C_i/C_a	P_N	T_r	WUE	G_s	Vpd
Bp^0	0.72 ± 0.00 ^b	11.07 ± 0.03 ^b	5.40 ± 0.00 ^a	2.05 ± 0.01 ^d	0.20 ± 0.00 ^b	2.39 ± 0.00 ^a
Bp^1	0.65 ± 0.00 ^c	5.58 ± 0.07 ^c	0.52 ± 0.07 ^c	10.68 ± 0.13 ^b	0.07 ± 0.00 ^c	0.67 ± 0.00 ^c
Ma^0	0.77 ± 0.00 ^a	13.68 ± 0.09 ^a	3.48 ± 0.00 ^b	3.93 ± 0.02 ^c	0.27 ± 0.00 ^a	1.12 ± 0.00 ^b
Ma^1	0.34 ± 0.00 ^d	3.63 ± 0.04 ^d	0.15 ± 0.00 ^d	24.96 ± 0.12 ^a	0.02 ± 0.00 ^d	0.56 ± 0.00 ^d

注: 利用最小差异显著性差异法进行方差分析比较, 同一列不同小写字母之间表示差异显著水平 $p < 0.05$; 表中 C_i/C_a -胞间 CO_2 浓度与大气 CO_2 浓度的比值, P_N -净光合速率, T_r -蒸腾速率, WUE -水分利用效率, G_s -气孔导度, Vpd -水汽压亏缺。

受到干旱胁迫时, CCP 均有所增加, 构树的 CCP 在原有基础上增加了 4.36 倍, 桑树在原有基础增加 1.71 倍, 增加幅度远小于构树。净光合速率也有明显的下降; 说明构树以高呼吸来应对干旱。

培养环境下的两种桑科植物的净光合速率 (P_N)、蒸腾速率 (T_r)、气孔导度 (G_s)、水汽压 (Vpd)、胞间 CO_2 与大气 CO_2 浓度的比值 (C_i/C_a) 都因干旱胁迫而显著下降 (表 3 所示), 桑树的 C_i/C_a 、 P_N 及 G_s 分别下降了 55.8%、73.46%、92.59%, 构树分别下降 9.7%、49.59%、65%, 下降幅度均小于桑树。两种桑科植物的 T_r 因干旱胁迫下降了 90% 以上, 表明外界干旱胁迫时, 两种植物都选择关闭叶片气孔, 减少蒸发量来应对干旱胁迫, 但这种应对策略只是暂时的避免了干旱胁迫的影响, 植物必须要有其他的生理机制进行配合才能维持正常的生长; 而两种植物的水分利用效率 (WUE) 在此状况下都有很大提升, 但桑树此时提升的幅度更大; Vpd 的变化与 C_i/C_a 、 P_N 及 G_s 一致。

光合作用是植物进行一切生理过程和生命活动的基础^[50-51]。它对不同的外界胁迫表现出不同的适应特征和应对机制^[52-53], 特别是对干旱胁迫极为敏感。在模拟干旱条件下, 构树的 P_N 和 G_s 下降的幅度明显小于桑树, 它的光合特征为中光合-低蒸腾-高水分利用率的模式, 而桑树的光合特征则为低光合-低蒸腾-高水分利用率的模式; 构树和桑树在干旱逆境下光合模式的差异反映了它们对干旱的适应性差异, 即构树比桑树对干旱更具有适应性。

准确分析光响应曲线、 CO_2 响应曲线及其参数是研究植物的光合生理生化及生态过程对环境变化响应的关键步骤^[5]。光呼吸就是植物生理生化中的一个重要参数, 它是植物光合生理生化的一个重要过程, 起始于碳固定阶段的第一个酶, 1,5-二磷酸核酮糖 (RuBP) 羧化/加氧酶的加氧反应, RuBP 通过加氧反应成两个磷酸乙醇酸。植物叶片的光呼吸大小不仅与植物本身的内禀特性有关, 而且还

受环境因素的影响,如大气 CO_2 浓度、温度、湿度和氮肥供应水平^[30]。因此运用光合生理特性和光呼吸份额的方法来研究两种桑科植物对干旱胁迫的响应及适应能力,对进一步研究及探讨喀斯特适生植物对喀斯特生境适应机制及喀斯特地区植被恢复显得尤为重要。通过研究喀斯特适生植物构树与非喀斯特适生植物桑树的光合参数及光呼吸特征,来探索光呼吸途径对植物适应喀斯特逆境-干旱的响应。虽然两种桑科植物的暗呼吸速率 (R_d) 在两种情况下的差异并不显著,但构树在干旱胁迫下的 R_d 相比于对照组下降了 83.33%。而桑树只有 4% 左右的变化。构树在两种生境下的总呼吸 (R_t) 并没有显著差异,但处理组相对于对照组 R_t 增加了 87.17%; 桑树的 R_t 反而减少了 82.54%。两种桑科植物的光呼吸速率 (R_p) 在两种情况下差异不显著,但构树因干旱胁迫 R_p 增加了 130%; 而桑树的 R_p 因干旱胁迫下降了 90.36%; 构树的初始羧化效率 (a) 并没有因为干旱胁迫而下降,而桑树的 a 因干旱胁迫而急剧下降,相比于对照下降了 89.47%; 干旱胁迫使构树的光呼吸份额 (S_p) 升高了 1.62 倍,桑树的 S_p 下降 57.14%。表明桑树通过限制光呼吸和总呼吸来应对干旱胁迫; 而构树通过降低暗呼吸、增加光呼吸来适应干旱胁迫。通过比较两种桑科植物的最大光合能力及 P_N , 发现构树应对干旱的能力强于桑树,而这种可能的机制是,构树在缺水时,气孔关闭,叶片的碳酸酐酶基因得以最大表达,构树通过利用碳酸氢根离子,改善了叶肉细胞间的水分和 CO_2 浓度; 由于细胞内部水分得到补充,叶片气孔再次张开,外界 CO_2 再次进入细胞。这种交替利用不同碳源的方式,使构树的羧化能力得以保持稳定。桑树遭受到干旱胁迫后利用碳酸氢根离子的能力有限,羧化效率和光呼吸能力急剧下降^[54]。

2.3 两种桑科植物叶片的相关生理指标

植物通过叶绿素 A (Chla) 及叶绿素 B (Chlb) 收集和传递光能,并将光能转化为化学能,同时 Chla、Chlb 的含量可以体现出植物的光合能力、发育阶段及营养状况,进而指示植被受环境胁迫的状况^[55]。而水势是反映植物水分亏缺或水分状况的一个直接指标,可用来确定植物受干旱胁迫的程度和抗旱能力高低^[56-57]。植物通常采用各种措施抵抗干旱胁迫,或通过自身修复能力减缓胁迫造成的危害^[58]。干旱胁迫条件下,植物叶片水势是最敏感的

指标之一^[59]。稳定碳同位素的比值 ($\delta^{13}\text{C}$) 是研究植物对环境变化响应的有效手段^[60]。总叶绿素含量 ($\text{Chl}(a+b)$)、叶片水势 (LWP)、叶片含水量 (RWC) 及叶片碳同位素值对干旱胁迫的响应如表 4,干旱处理使构树的总叶绿素含量 ($\text{Chl}(a+b)$) 及 LWP 有明显的下降,而 RWC 及 $\delta^{13}\text{C}$ 并未因外界干旱胁迫而有明显的变化。桑树的总叶绿素含量、 RWC 及 $\delta^{13}\text{C}$ 并未因干旱胁迫而有明显的变化。整体来看,两种桑科植物处理组的 LWP 都有明显的下降,构树的 LWP 在原基础上下降了 23.7%,桑树的 LWP 在原基础上下降了 18.4%。说明构树通过降低叶绿素含量及植物叶片水势来适应干旱环境,而桑树以稳定的 ($\text{Chl}(a+b)$)、 RWC 、 $\delta^{13}\text{C}$ 值及较低的 LWP 来应对外界干旱胁迫。

表 4 桑科植物叶绿素和叶片碳同位素等参数

Table 4 Chlorophyll and leaf carbon isotope parameters of mulberry plants

	$\text{Chl}(a+b)$	$LWP(\text{MPa})$	RWC	$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$
Bp^0	4.16±1.24 ^{ab}	-2.15±0.07 ^a	0.74±0.02 ^{ab}	-28.78±0.75 ^a
Bp^1	2.88±0.25 ^b	-2.66±0.18 ^b	0.73±0.02 ^b	-29.01±0.83 ^a
Ma^0	4.61±0.41 ^a	-2.39±0.22 ^{ab}	0.75±0.01 ^a	-28.57±0.48 ^a
Ma^1	4.96±0.54 ^a	-2.83±0.37 ^b	0.76±0.01 ^a	-28.12±0.38 ^a

注: 利用最小差异显著性差异法进行方差分析比较,同一列不同小写字母之间表示差异显著水平 $p < 0.05$; 表中 $\text{Chl}(a+b)$ -总叶绿素; LWP -叶片水势; RWC -叶片相对含水量; $\delta^{13}\text{C}$ -稳定碳同位素比值。

3 结论

干旱胁迫属于物理胁迫,干旱胁迫对构树根系吸水的影响小于桑树。桑树以低光合-低蒸腾-高水分利用率的模式应对干旱胁迫,构树则以中光合-低蒸腾-高水分利用率适应干旱环境。在模拟干旱环境下,构树以稳定的羧化效率-高光呼吸速率-高光呼吸利用份额来适应外界胁迫,而桑树以低羧化效率-低光呼吸速率-低光呼吸利用份额来应对外界胁迫。整体来看,构树表现出对干旱胁迫更好的适应性。构树的这种适应机制可能与其较强的光呼吸作用及其细胞内外不同碳源的利用能力有关,交替利用碳酸氢根离子和外界大气 CO_2 的策略及高光呼吸的生理机制,使构树维持了较高的光合能力和稳定的羧化效率。植物受到干旱胁迫时,通过关闭气孔减少蒸腾作用,维持内部高效的水分利用。构树内部特殊的生理机制在接收到干旱信号时开始运转,维持着内部光合机制的正常运转。细胞内部

的 CO₂ 通过再次打开的气孔通道释放到大气中，使得植物的表观呼吸速率明显提高。这种“以碳换水”的过程可能是喀斯特适生植物适应岩溶干旱的又一个重要机制。

参 考 文 献

- [1] 王世杰,刘再华,倪健,等. 中国南方喀斯特地区碳循环研究进展[J]. 地球与环境,2017,45(1): 2-9.
- [2] 方精云,朴世龙,贺金生,等. 近20年来中国植被活动在增强[J]. 中国科学(C辑:生命科学),2003,6.
- [3] 朴世龙,方精云. 1982-1999年我国陆地植被活动对气候变化响应的季节差异[J]. 地理学报,2003,58(1): 119-125.
- [4] 苏维词,杨汉奎. 贵州岩溶区生态环境脆弱性类型的初步划分[J]. 环境科学研究,1994,7(6): 35-41.
- [5] Li F L, Bao W K, Wu N. Effects of water stress on growth, dry matter allocation and water-use efficiency of a leguminous species, *Sophora davidii* [J]. *Agroforestry Systems*, 2009, 77(3): 193-201.
- [6] 安玉艳,梁宗锁,郝文芳. 杠柳幼苗对不同强度干旱胁迫的生长与生理响应[J]. 生态学报,2011,31(3): 716-725.
- [7] Wu Y Y, Liu C Q, Li P P, et al. Photosynthetic characteristics involved in adaptability to Karst soil and alien invasion of paper mulberry (*Broussonetia papyrifera*) (L.) Vent in comparison with mulberry (*Morus alba* L.) [J]. *Photosynthetica*, 2009, 47(1): 155-160.
- [8] Ni J, Luo D H, Xia J, et al. Vegetation in karst terrain of southwestern China allocates more biomass to roots [J]. *Solid Earth*, 2015, 6(3): 799-810.
- [9] Smith S D, Human T E, Zitzer S F, et al. Elevated CO₂ increases productivity and invasive species success in an arid ecosystem [J]. *Nature*, 2000, 408(6808): 79-82.
- [10] 李义博,宋贺,周莉,等. C₄植物玉米的光合-光响应曲线模拟研究[J]. 植物生态学报,2017,41(12): 1289-1300.
- [11] 云建英,杨甲定,赵哈林. 干旱和高温对植物光合作用的影响机制研究进展[J]. 西北植物学报,2006,26(3): 641-648.
- [12] 吴沿友. 喀斯特适生植物固碳增汇策略[J]. 中国岩溶,2011,30(4): 461-465.
- [13] 邓云鹏,雷静品,潘磊,等. 不同种源栓皮栎光响应曲线的模型拟合及参数比较[J]. 生态学杂志,2016,35(2): 387-394.
- [14] 叶子飘. 光响应模型在超级杂交稻组合-II 优明86中的应用[J]. 生态学杂志,2007,26(8): 1323-1326.
- [15] 李力,张祥星,郑睿,等. 夏玉米光合特性及光响应曲线的拟合[J]. 植物生态学报,2016,40(12): 1310-1318.
- [16] 夏官宣,张淑勇,张光灿,等. 黄土丘陵区土壤水分对黄刺玫叶片光响应特征参数的影响[J]. 生态学报,2016,36(16): 5142-5149.
- [17] Lobo F A, De Barros M P, Dalmagro H J, et al. Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel—a critical look at the models [J]. *Photosynthetica*, 2014, 51(3): 445-456.
- [18] dos Santos Junior U M, de Carvalho Goncalves J F, Fearnside P M. Measuring the impact of flooding on Amazonian trees: photosynthetic response models for ten species flooded by hydroelectric dams [J]. *Trees*, 2013, 27(1): 193-210.
- [19] Baly E C C. The kinetics of photosynthesis [J]. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 1935, 117(804): 218-239.
- [20] Thornley J H M. *Mathematical Models in plant physiology* [M], Academic Press(Inc.) London, Ltd, 1976.
- [21] 朱永宁,张玉书,纪瑞鹏,等. 干旱胁迫下3种玉米光响应曲线模型的比较[J]. 沈阳农业大学学报,2012,43(1): 3-7.
- [22] 惠红霞,许兴,李前荣. 外源甜菜碱对盐胁迫下枸杞光合功能的改善[J]. 西北植物学报,2003,23(12): 2137-2142.
- [23] 康华靖,陶月良,权伟,等. 植物光合 CO₂ 响应模型对光下(暗)呼吸速率拟合的探讨[J]. 植物生态学报,2014,38(12): 1356-1363.
- [24] Lawlor D W. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: Stomata vs. Metabolism and the role of ATP [J]. *Annals of Botany*, 2002, 89(7): 871-885.
- [25] Cooper K, Farrant J M. Recovery of the resurrection plant *Craterostigma wilmsii* from desiccation: protection versus repair [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53(375): 1805-1813.
- [26] 吴永波,薛建辉. 盐胁迫对3种白蜡幼苗生长与光合作用的影响[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版,2002,26(3): 19-22.
- [27] 叶子飘,王怡娟,王令刚,等. 大豆叶片光呼吸对光强和 CO₂ 浓度的响应[J]. 生态学杂志,2017,36(9): 2535-2541.
- [28] Betti M, Bauwe H, Busch F A, et al. Manipulating photorespiration to increase plant productivity: recent advances and perspectives for crop improvement [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(10): 2977-2988.
- [29] 顾骏飞,周振翔,李志康,等. 水稻低叶绿素含量突变对光合作用及产量的影响[J]. 作物学报,2016,42(4): 551-560.
- [30] 周振翔,李志康,陈颖,等. 叶绿素含量降低对水稻叶片光抑制与光合电子传递的影响[J]. 中国农业科学,2016,49(19): 3709-3720.
- [31] 许晓明,张荣铎,唐运来. 低叶绿素含量对突变体水稻吸收光能分配特性的影响[J]. 中国农业科学,2004,37(3): 339-343.

- [32] 汪义龙,夏莹萍,张洁,等. 根据光合作用能量代谢测定光呼吸的方法研究[J]. 植物生理学报, 2014, 50(8): 1248-1254
- [33] Busch F A, Sage R F, Farquhar G D. Plant increase CO₂ uptake by assimilating nitrogen via the photorespiratory pathway [J]. Nature Plant, 2018, 4(1): 46.
- [34] Hagemann M, Bauwe H. Photorespiration and the potential to improve photosynthesis [J]. Current Opinion Chemical Biology, 2016, 35: 109-116.
- [35] 张智胜,彭新湘. 光呼吸的功能及其平衡调控[J]. 植物生理学, 2016, 52(11): 1692-1702.
- [36] Cui L L, Lu Y, Li Y, et al. Overexpression of glycolate oxidase confers improved photosynthesis under high light and high temperature in rice [J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1165.
- [37] Hodges M, Deller Y, Keech O, et al. Perspectives for a better understanding of the metabolic integration of photorespiration within a complex plant primary metabolism network [J]. Journal of experimental botany 2016, 67(10): 3015-3026.
- [38] 吴沿友,梁铮,邢德科. 模拟干旱胁迫下构树和桑树的生理特征比较[J]. 广西植物, 2011, 31(1): 92-96.
- [39] 陈丽梅,程敏熙,肖晓芳,等. 盐溶液电导率与浓度和温度的关系测量[J]. 实验室研究与探索, 2010, 29(5): 39-42.
- [40] 陈拓,陈雄. 甘肃马街山平车前叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的海拔和时间差异[J]. 西北植物学报, 2000, 20(4): 672-675.
- [41] 叶子飘. 光合作用对光和 CO₂ 响应模型的研究进展[J]. 植物生态学报, 2010, 34(6): 727-740.
- [42] 吴沿友,饶森,张开艳,等. 一种定量测定植物光呼吸途径份额的方法: 中国, CN201620527771.5 [P]. 2016-12-14.
- [43] 帅进霖,陈恩波,姜跃丽. PEG6000 渗透胁迫对甜瓜幼苗叶片渗透调节物质及膜脂过氧化的影响[J]. 西北农业学报, 2010, 19(1): 182-185.
- [44] 郝福顺,崔香环,赵世领,等. 渗透胁迫对黑麦幼苗活性氧和抗氧化酶活性的影响[J]. 植物学通报, 2007, 24(5): 603-608.
- [45] Long S P, Humphries S, Falkowski P G. Photoinhibition of photosynthesis in nature [J]. Annual review of plant biology, 1994, 45(1): 633-662.
- [46] Zhu X G, Ort D R, Whitmarsh J, et al. The slow reversibility of photosystem II thermal energy dissipation on transfer from high to low light may cause large losses in carbon gain by crop canopies: a theoretical analysis [J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 55(400): 1167-1175.
- [47] Chandra R, Sirohi G S. Carbon dioxide compensation concentration in pea and sorghum as influenced by growth stage, nitrogen and moisture stress [J]. India Journal of Plant Physiology, 1983, 26(4): 331-336.
- [48] Lawlor D W, Fock H. Photosynthesis and photorespiratory CO₂ evolution of water-stressed sunflower leaves [J]. Planta, 1975, 126(3): 247-258.
- [49] Smith E W, Tolbert N E, San Ku H. Variables affecting the CO₂ compensation point [J]. Plant Physiology, 1976, 58(2): 143-146.
- [50] 张华,康雅茸,徐春华. 兰州银滩黄河湿地4种植物的光合特性[J]. 草业科学, 2016, 33(4): 622-634.
- [51] Rubio F C, Camacho F G, Sevilla J M, et al. A mechanistic model of photosynthesis in microalgae [J]. Biotechnology and Bioengineering, 2003, 81(4): 459-473.
- [52] Midgley G F, Aranibar J N, Mantlana K B, et al. Photosynthetic and gas exchange characteristics of dominant woody plant on a moisture gradient in an African savanna [J]. Global Change Biology, 2004, 10(3): 309-317.
- [53] 刘长成,刘玉国,郭柯. 四种不同生活型植物幼苗对喀斯特生境干旱的生理生态适应性[J]. 植物生态学报, 2011, 35(10): 1070-1082.
- [54] Wu Y Y, Xing D K. Effect of bicarbonate treatment on photosynthetic assimilation of inorganic carbon in two plant species of Moraceae [J]. Photosynthetica, 2012, 50(4): 587-594.
- [55] 蒋金豹,陈云浩,黄文江. 病害胁迫下冬小麦冠层叶片色素含量高光谱遥感估测研究[J]. 光谱学与光谱分析, 2007, 27(07): 1363-1367.
- [56] 王丁,姚健,杨雪,等. 干旱胁迫条件下6种喀斯特主要造林树种苗木叶片水势及吸水潜能变化[J]. 生态学报, 2011, 31(8): 2216-2226.
- [57] 单长卷,梁宗锁. 土壤干旱对刺槐幼苗水分生理特征的影响[J]. 山东农业大学学报(自然科学版), 2006, 37(4): 598-602.
- [58] Cooper K, Farrant J M. Recovery of the resurrection plant *Craterostigma wilmsii* from desiccation: protection versus repair [J]. Journal of Experimental Botany, 2002, 53(375): 1805-1813.
- [59] Zhu L H, van de Peppel A, Li X Y, et al. Changes of leaf water potential and endogenous cytokinins in young apple trees treated with or without paclobutrazol under drought conditions [J]. Scientia Horticulturae, 2004, 99(2): 133-141.
- [60] 颜侃,陈宗瑜,王娟,等. 不同生态区烤烟叶片温度碳同位素组成特征[J]. 生态学报, 2015, 35(11): 3846-3853.

The Responses of Leaf Photosynthesis and Photorespiration to the Simulated Drought by Two Moraceae Plants

LI Huan^{1,2}, WU Yanyou¹

(1. State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang 550081, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: The responses of photosynthetic and photorespiration characteristics of two plants of Moraceae (*Broussonetia papyrifera* and *Morus alba*.) to the drought stress were studied by applying 150 g/L polyethylene glycol (PEG) to simulate the arid environment. The relevant chemical parameters of the culture medium and the photosynthetic parameters of leaves were measured. The arid environment was found to have less effect on the water absorption capacity of *Broussonetia papyrifera* than that of *Morus alba*. The *Broussonetia papyrifera* adapted to the arid environment by moderate photosynthesis, low transpiration and high water use efficiency, while the *Morus alba* by low photosynthetic, low transpiration and high water use efficiency. In the simulated drought environment, the *Broussonetia papyrifera* adapted to external stress by stable carboxylation efficiency, high photosynthetic capacity, high photosynthetic capacity utilization share, while the *Morus alba* by low carboxylation efficiency, low light respiration rate and low light respiration utilization share. The mulberry tree showed a higher adaptive capacity to the external drought stress than *Morus alba*. This adaptive mechanism of *Broussonetia papyrifera* may be related to its higher photorespiration rate and the ability of utilizing bicarbonate ions. The “consuming carbon for water” mechanism may be an important mechanism for plants to adapt for the karst drought.

Key words: polyethylene glycol; *Broussonetia papyrifera*; *Morus alba*; drought stress; photosynthetic parameters; photorespiration.