

土壤逐渐干旱条件下玉米和构树光合特性的变化

周英^{1,2}, 吴沿友^{1,*}, 李海涛³, 苏跃³, 罗亮^{1,2}

(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, 北京 100049;
3. 贵州农业职业学院, 贵州 清镇 551400)

摘要: 在气候和喀斯特地形地貌的影响下, 一些喀斯特地区依旧处在日益严重和频发的干旱情况中, 这会对植物的光合特性和叶绿素荧光特性产生严重的影响。本文以喀斯特地区两种土壤(粉砂质壤土(Ld)和粉砂质粘壤土(Lc))和两种植物(玉米(*Zea mays* L.)和构树(*Broussonetia Papyrifera* (Linn.) L'Hér. ex Ven.))为研究对象, 研究了在逐渐干旱的条件下构树和玉米叶片的光合参数和叶绿素荧光变量的变化规律。研究结果表明, 干旱胁迫期间, 两种植物的净光合速率(A)、蒸腾速率(E)和气孔导度(gsw)均逐渐降低, 胞间CO₂浓度(Ci)后期显著上升, 水分利用效率(WUE)均表现为先上升后下降的趋势。在相同土壤中玉米的WUE高于构树, 不同土壤中同种植物的最大WUE均为Ld高于Lc。玉米在两种土壤条件下的初始荧光(Fo)随时间的变化呈现前期先降低, 中期稳定, 后期再快速升高的趋势, 最大光化学效率(Fv/Fm)的变化趋势与Fo相反。构树的Fo则只存在先下降后升高两个阶段, 其Fv/Fm的变化趋势也与Fo相反。同时根据叶片A、gsw和Ci的变化趋势判别出气孔限制和非气孔限制分别是干旱前中期和后期影响玉米和构树光合特性的主要因素, 且Lc和Ld中玉米的两种限制的交替时间节点分别为第10天和第9天, 构树为第10天和第7天, 当超过这个时间点, 植物即使复水光合作用也无法回升, 也可称此节点为调亏灌溉点。本研究可为了解喀斯特地区植物对干旱环境的适应性和用水特征以及田间水分管理提供科学依据。

关键词: 喀斯特; 土壤; 玉米; 构树; 光合参数; 叶绿素荧光参数; 干旱胁迫

中图分类号: S152.7+5 **文献标识码:** A **文章编号:** 1672-9250(2024)03-0365-10 **DOI:** 10.14050/j.cnki.1672-9250.2023.51.017

全球气候变化为广大地区创造了干旱胁迫条件, 且由于降水、蒸散、温度和持水量分布不均等因素造成了干旱的不可预测性^[1-2], 如一次饱和降水后随即干旱一段时间的情况时有发生, 这一现象进一步加剧了世界各地各种农业系统中的缺水问题, 其中, 喀斯特石漠化地区在降水偏少的年份或旱季, 耕地无水灌溉, 更易形成大面积干旱。因此, 水资源限制和农业用水利用率低成为岩溶、干旱半干旱等地区作物灌溉、生产与植被恢复的关键制约因素^[3-4], 但如果仅以增加供水这种费时费力的方式来解决我国农业用水的紧张状态是不现实的^[5]。在这种淡水资源日益短缺和干旱问题频发的局势下, 如何做到更有效的节水灌溉和提高水资源的综合利用效率的研究日益受到重视^[6-7]。此外, 在某些情况下, 即使根区有足够的水分, 植物也不能从土壤中吸收水分, 这种现象被称为生理干旱或伪干旱^[8-9]。

土壤主要是由矿物质和生物构成, 根据粒径大小可分为黏土、壤土和砂土三大类。水分储存在土壤非饱和带被称为土壤水^[10]。储存在土壤中的水分对植物的生长过程起着至关重要的作用, 且植物的各项生理代谢活动都离不开水的参与^[11]。由于土壤种类繁多, 且不同的土壤具有不同的物理性质和化学组分, 为了适应不同或不利的生长条件, 植物往往通过在生长形态和生理上发生改变来使它们能适应环境的变化以获得生存的机会^[12]。

许多研究致力于评估干旱对植物水分的影响^[13-16]。大量研究都表明植物对干旱胁迫最直接的响应是气孔关闭和净光合速率下降^[4, 17-19], 但是对生理生态影响的程度会有所区别, 这与植物对干旱作出响应的因素(如生长阶段、生存环境、干旱严重程度和持续时间等)有关。同样, 环境胁迫会影响植物吸收光合有效辐射的能力, 从而改变热耗

收稿日期: 2022-12-14; 改回日期: 2023-05-11

基金项目: 贵州省科技厅扶持计划项目(2021)YB453; 国家自然科学基金项目(U1612441-2); 贵州省科技创新人才项目(2016)5672。

第一作者简介: 周英(1996-), 女, 硕士研究生, 主要研究方向为植物与水分的关系。email: zhouying@mail.gyg.ac.cn。

* 通讯作者: 吴沿友(1966-), 男, 博士, 研究员, 研究方向为植物的喀斯特适生性。email: wuyanyou@mail.gyg.ac.cn。

散、发射磷光和叶绿素荧光这三条吸收能量部分的路径^[20-21],其中高温和干旱胁迫是通过影响光收集复合物、反应中心的能量流状态和PSII的供体和受体来导致荧光参数发生改变^[22-23]。因此,一个荧光瞬态就能揭示植物光合器官的热损伤程度,并可以提供大量有关PSII的生理信息。

玉米(*Zea mays* L.)和构树(*Broussonetia papyrifera* (Linn.) L'Hér. ex Ven.)作为喀斯特地区最为常见且典型的两种植物。玉米是重要的粮食作物和饲料作物,而构树是很好的饲料作物,其韧皮纤维是造纸的高级原料,其根和种子可入药,树液可治皮肤病。两种植物的经济价值较高,但当前干旱缺水已经成为威胁其作物管理和生产稳定性的主要因素^[24-25]。同时玉米和构树的光合作用类型不同,分别为C₄和C₃类型,且构树为喀斯特地区适生植物,对喀斯特地区生态系统增强固碳增汇的能力有重要作用。目前的研究中,对土壤逐渐干旱下玉米的水分利用状态、光合特性和荧光特性随时间的变化过程的研究较多^[26-27],最直观响应为气孔导度和净光合速率的下降,但动态变化过程和植物土壤水分条件适宜性和最低阈值方面的研究还有所欠缺,而构树在逐渐干旱下的光合作用过程方面的研究很少。另外,喀斯特不同土壤条件下同种植物的光合特性和荧光特性随干旱时间的响应是否有很大变化也鲜少有人关注,C₄和C₃植物在同种土壤逐渐干旱时所呈现的变化过程和响应机制是否不一样也值得探究。因此,研究玉米和构树这两种植物对土壤逐渐干旱的响应是十分必要的。

为了充分评估喀斯特地区典型植物对不同土壤干旱的适应能力以及理解土壤-植被之间的相互作用^[17,28],并且秉持着“因地制宜”,“适地”种植的理念来实现喀斯特地区生态环境与经济的协同发展。本文以玉米和构树作为试验材料,研究了在不同土壤生境中两种植物的光合特性在逐渐干旱条件下的动态变化规律,对其过程进行了机理解释和分析,可为喀斯特地区作物生长和田间土壤水分的

管理,以及在气候变化背景下制定抗旱措施提供一定的科学助力。

1 材料与方法

1.1 实验材料

(1) 土壤

土壤样品均取自0~20 cm的表层土,采集于贵州省清镇市站街镇附近(26°33'N, 106°24'E; 26°34'N, 106°25'E),属于耕地中的旱地土。采集的两种土壤样品的理化性质如表1所示,根据国际制土壤质地分类表以粒径分布进行分类得出,土样1为粉砂质壤土(Ld),土样2为粉砂质粘壤土(Lc)。

(2) 植物

以构树幼苗(落叶乔木)与萃甜628玉米幼苗(作物)为研究对象。

1.2 植物逐渐干旱实验设计

土壤样品采集后将其带回实验室磨细,去除杂物,装入实验盆中模拟不同土壤生境,实验盆尺寸为高20.5 cm,底部直径18.5 cm。由于两种土壤质地不同,装盆的土量以体积一致为标准,均装至盆高17 cm处。选择长势良好的构树与玉米幼苗,分别于2022年1月2日和1月20日将其分别栽植至两种土壤培养盆中,每盆3株进行正常浇水培养。于3月18日选取同期培养,株高40 cm左右的表2中的空白组和实验组以60 mm/h的雨强进行降雨,待降雨1 h后,土壤充分吸水饱和,立即停止降雨,等底层渗漏结束后将其移至温室做连续干旱处理,温室条件为白天温度23~27 °C,夜晚15~18 °C,光照强度为35 000±1 000 Lux,连续监测植物叶片光合参数、叶绿素荧光参数和土壤含水量,监测对象选取冠层上方、深绿色、主茎上的第一片完全展开叶,测定至叶片萎蔫。每种植物设置4个重复。

1.3 主要测定项目及方法

(1) 土壤含水量

土壤含水量(体积比)每天上午7:00~8:00采用Hydro Probe II便携式土壤水分采集仪插入土壤

表1 两种典型土壤的理化性质

Table 1 Physical properties of the two typical soils

土样 编号	土壤 类型	pH	容重/ (g/cm ³)	总孔隙 度/%	粒径分布/%			田间持 水量/%	全碳含量/ (mg/g)	全氮含量/ (mg/g)
					<0.002 mm	0.002~ 0.02 mm	0.02~ 2 mm			
土样1	Ld	6.83±0.01	1.26±0.04	52.58±0.02	8.07±0.47	49.91±5.19	42.02±5.03	23.59±0.05	8.15±0.07	1.1±0.14
土样2	Lc	7.84±0.04	1.28±0.04	51.53±0.02	16.12±0.53	61.45±3.27	22.43±3.74	24.35±0.05	32.4±0.28	2.25±0.07

注:数值表示为3次重复的平均值±SD。

表2 实验设计

Table 2 Design of experiments

空白组	Ld-全土
	Lc-全土
实验组	Lc-玉米
	Ld-玉米
	Lc-构树
	Ld-构树

10 cm 左右处进行测定。

(2) 土壤蒸发量及植物蒸散量测定

裸土的土壤蒸发量(E)和植物蒸散量(ET)为使用称重的方式测定的24 h变化量。时间间隔为早8点与次日8点。蒸散量是由植物的蒸腾量(T)和土壤蒸发量(E)组成,T和E在正常情况下很难区分。一般情况下,植物蒸腾量可以根据蒸散量和土壤蒸发量之间的差值进行计算^[29]。黑色塑料地膜可以有效的阻碍土壤水分蒸发,有保水作用。因此,我们采用黑色塑料地膜对实验盆中除植物部分进行覆膜,仅以植物接触光照测定得出T,无覆膜状态时测定的值为ET,则该植物覆盖下的裸土的土壤蒸发量 $E = ET - T$ 。

(3) 叶片气体交换参数

干旱胁迫期间,采用 Li-6800 便携式光合作用测量系统(LI-COR Inc., USA)于降雨次日开始每天上午8:30~11:30于温室内监测植物叶片的气体交换参数,以室内的空调、新风循环系统、温度计、光照计等仪器和设备时刻监控和调节来尽量避免外界条件变化的影响。测定时流速为 $500 \mu\text{mol/s}$,叶片温度 25°C ,相对湿度为 $50\% \sim 60\%$,叶室光量子强度为 $1500 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, CO_2 浓度为 $400 \pm 5 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 。气体交换参数包括净光合速率 $A (\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}))$ 、蒸腾速率 $E (\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}))$ 、气孔导度 $g_{\text{sw}} (\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}))$ 和胞间 CO_2 浓度 $C_i (\mu\text{mol}/\text{mol})$ 参数。其中叶片的瞬时水分利用效率 WUE 为净光合速率与蒸腾速率的比值,单位为 $\mu\text{mol}/\text{mmol}$ 。

(4) 叶绿素荧光参数

叶绿素荧光参数利用 Li-6800 荧光叶片室连接到 Li-6800 便携式光合作用系统进行测量,矩形闪光设置为 $8000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的红光,持续时间为 1000ms ,输出频率为 100Hz 。于降雨次日开始每天夜晚植物暗适应 40min 后测定叶片的叶绿素初始荧光(F_0)和 PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)。

1.4 数据处理

所有数据均利用 Excel 2010 进行统计学分析,并采用软件 IBM SPSS 18.0 进行单因素方差分析和多重比较(LSD法、邓肯法),图形绘制采用 Origin 2019 软件。

2 结果与分析

2.1 两种常见植物在不同土壤中的蒸散量

从表3可知,Ld中构树的蒸散量与其他三组差异性显著($P < 0.05$)。用黑色塑料膜测定的蒸腾量与蒸发量,发现同种植物的蒸腾量在不同土壤中差异不显著,但同种土壤中构树的蒸腾量显著大于玉米($P < 0.05$)。两种土壤全土的蒸发量显著大于有玉米和构树栽植时的土壤蒸发量($P < 0.05$),原因为植物的叶片生长重叠会覆盖土壤,避免土壤受到全方位的光照直射,从而减少了土壤的蒸发量。两种土壤的蒸发量差别不显著,但总体均为 Lc 小于 Ld。

2.2 逐渐干旱处理过程中土壤含水量的变化

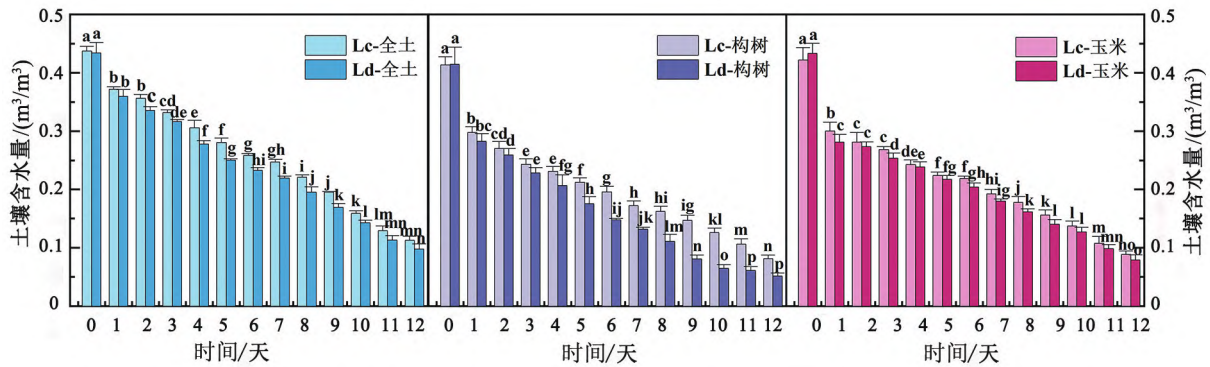
由图1中可知,在全土和两种植物栽植的情况下,两种土壤的土壤含水量随干旱时间的延长均呈现逐渐降低的趋势,且总体上 Lc 的含水量下降速度弱于 Ld。干旱处理前期的土壤含水量下降幅度大于后期,遵循土壤水分胁迫程度越强,胁迫时间越长,下降速率越缓的规律。从两种土壤的全土和玉米栽植时的含水量变化中发现,Lc与Ld的含水量在逐渐干旱的前期和后期差异并不显著,但在中期差异显著($P < 0.05$),而构树栽植的土壤

表3 不同土壤中植物的蒸散量

Table 3 Plant evapotranspiration from different soils

实验组别	蒸散量/mL	蒸腾量/mL	蒸发量/mL	蒸腾量占蒸散量的比值/%
Ld-全土	-	-	$126.36 \pm 5.32a$	-
Lc-全土	-	-	$121.16 \pm 8.10a$	-
Lc-玉米	$161.58 \pm 5.33c$	$64.24 \pm 5.72bc$	$97.34 \pm 9.24bc$	39.76
Ld-玉米	$168.96 \pm 5.35bc$	$62.66 \pm 8.01c$	$106.3 \pm 6.07bc$	37.09
Lc-构树	$170.42 \pm 7.38b$	$74.3 \pm 3.95a$	$96.12 \pm 10.40c$	43.6
Ld-构树	$180.16 \pm 6.37a$	$71.8 \pm 4.93ab$	$108.36 \pm 8.11b$	39.85

注:数值为5次重复的平均值 \pm SD,-表示无数据,同一指标小写字母不同表示差异显著($P < 0.05$)。蒸散量、蒸腾量和蒸发量均为实验盆中(每盆3株植物)的24小时变化量,试验盆尺寸和装盆土量见1.2部分。



数值表示为4次重复的平均值 \pm SD,小写字母不同表示差异显著($P < 0.05$)

图1 土壤含水量随干旱时间的变化

Fig. 1 Changes in soil water content with time of drought

含水量在中后期差异十分显著($P < 0.05$),这些都说明了本实验中两种土壤的质地对土壤含水量变化存在显著的影响。有植物栽植时的土壤含水量变化大于全土,这主要是由于除土壤蒸发外还存在作物蒸腾和生长耗水。此外,同种土壤中,栽植玉米的土壤含水量高于构树,说明构树比玉米更耗费水分,这与测定的蒸散量的结果是吻合的。

2.3 逐渐干旱处理过程中植物光合参数的变化

由于两种土壤的失水速度不同,两种植物对土壤水分变化的敏感性也不同,且两种植物蒸散量不一致(表3),从而导致植物受到土壤水分胁迫和发生萎蔫的时间均不一致。逐渐干旱实验中玉米在Lc和Ld中的萎蔫时间分别为12天和11天;构树萎蔫时间分别为12天和9天,与表3中蒸散量大小和图1中土壤含水量变化的结果是一致的。土壤水分下降对植物气体交换速率的影响也不相同,图2为两种土壤逐渐干旱过程中玉米和构树叶片光合参数随时间的变化过程,可知随着干旱时间延长,土壤水分逐渐降低,两种植物的A、E、 g_{sw} 的变化趋势基本一致,均为逐渐降低的趋势,且具有干旱前期下降速率快,后期下降缓慢的特点。与A相比,E、 g_{sw} 对土壤水分下降更为敏感,其在水分较高时降低速率更高。 C_i 在前期呈现上下波动的状态,但在后期随干旱时间呈现上升的趋势直至萎蔫,玉米的 C_i 在Lc和Ld中的上升时间节点分别为第10天和第9天;构树的 C_i 上升时间节点分别为第10天和第7天。

在图2i和图2j中,两种土壤中玉米和构树的WUE在逐渐干旱过程中均呈现先上升,后缓慢下降的趋势。前期的WUE均随土壤含水量的降低而升

高,同时气孔导度降低(图2g,图2h),结合表1前期土壤含水量高于田间持水量,说明降雨饱和后进行干旱处理的前期土壤孔隙中留存水分过多,引起了植物叶片气孔关闭,从而导致光合作用减小。在Lc中培养的玉米和构树在逐渐干旱处理过程中所表现出的最大WUE分别为 $8.58 \mu\text{mol}/\text{mmol}$ 和 $6.51 \mu\text{mol}/\text{mmol}$,时间节点都为干旱处理的第四天,此时土壤含水量分别为 0.2428 和 $0.2302 \text{ m}^3/\text{m}^3$;在Ld中玉米和构树的最大WUE为 $8.79 \mu\text{mol}/\text{mmol}$ 和 $6.68 \mu\text{mol}/\text{mmol}$,时间节点分别为第四天和第三天,节点土壤含水量分别为 0.239 和 $0.2286 \text{ m}^3/\text{m}^3$,说明在两种土壤中玉米的WUE均高于构树。此外,两种植物在Ld中的最大WUE均高于Lc,而WUE随干旱时间的变化幅度为Ld条件大于Lc条件。

总体来看,植物叶片的A、E、 g_{sw} 、WUE在受到干旱胁迫严重时均降至最小值,这说明了干旱胁迫严重时抑制了玉米和构树的光合作用。

2.4 逐渐干旱处理过程中植物荧光参数的变化

F_o 指光系统II的反应中心处于完全开放处的荧光产率^[30],在图3中,随着干旱时间的延长,土壤含水量的不断减少,玉米的 F_o 在两种土壤条件下随时间的变化均呈现三个阶段:前期先降低,中期稳定生存一段时间,后期再快速升高。Ld条件下,三个阶段时间段分别为1~2天、2~9天和9~11天,Lc条件下,三个阶段的时间段分别为1~2天、2~9天和9~12天。构树的 F_o 则只存在两个阶段,先下降后升高直至萎蔫, F_o 最小值分别为 190.83 和 197.59 ,出现的时间节点分别第三天和第六天,最大值均出现在后期萎蔫时期,这说明土壤含水量降低到一定程度时, F_o 会开始大幅度上升。同时可发

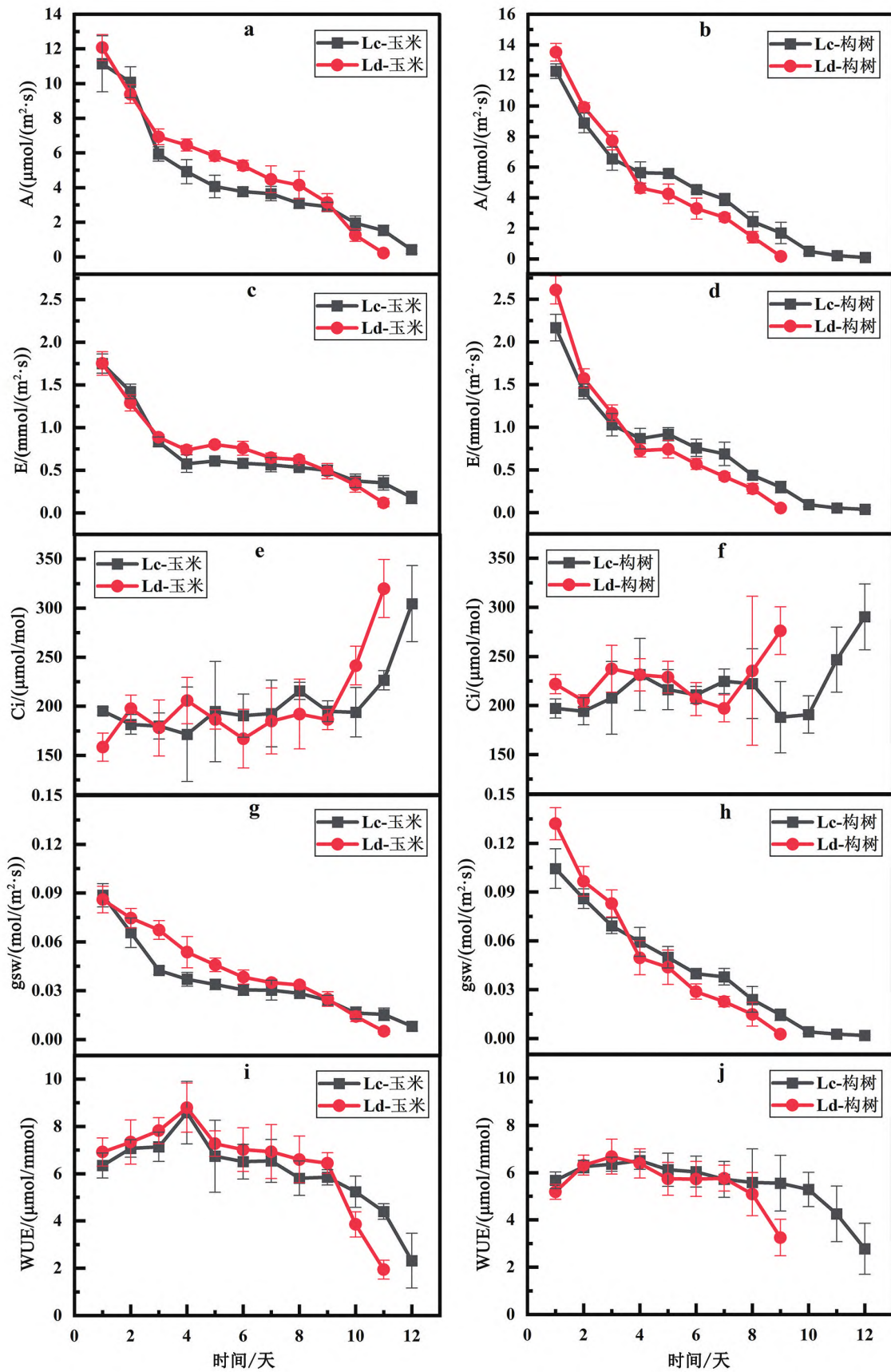


图 2 两种土壤中植物的光合参数随干旱时间的变化

Fig. 2 Changes in photosynthetic parameters of plants in two soils with the duration of drought

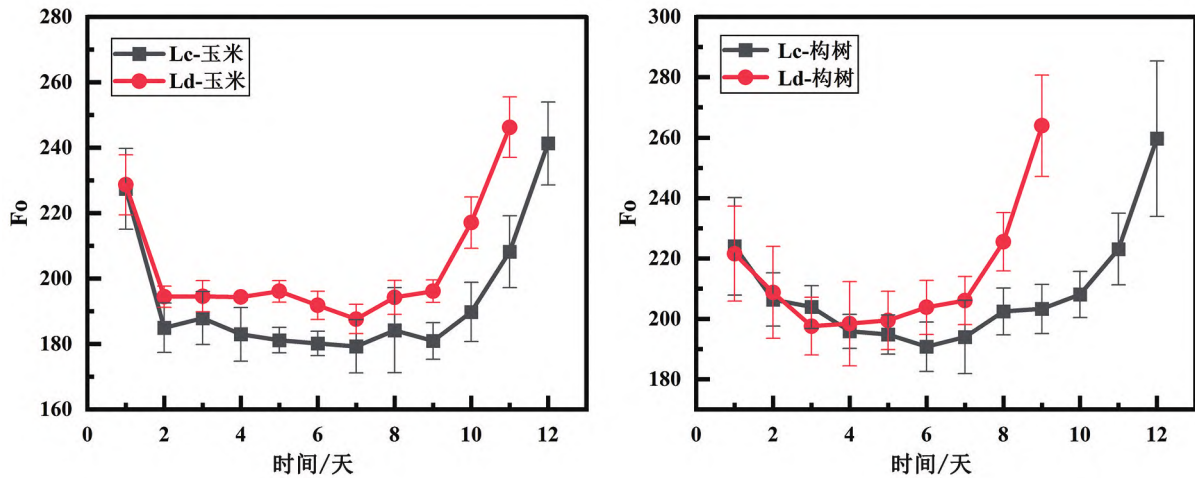


图3 两种土壤中植物的 Fo 随干旱时间的变化

Fig. 3 Changes in Fo of plants in two soils with the duration of drought

现,Ld 条件中玉米和构树的 Fo 值均高于 Lc 条件,且两种植物的 Fo 值在后期的增长速率也为 Ld 条件高于 Lc 条件,这可能与土壤的物理或化学物质组成相关。

F_v/F_m 为 PSII 反应中心的最大光化学效率,值的大小说明了植物对光能的利用效率,是测量光抑制程度的优良指标^[31],非胁迫和胁迫条件下该数值分别表现为比较稳定和出现明显的下降^[32-34]。在图 4b 中,玉米在两种土壤条件下的 F_v/F_m 随干旱时间的变化也呈现为三个阶段:前期先升高,中期稳定生存一段时间,后期再快速下降,而构树的 F_v/F_m 则只存在先升高后下降的两个阶段。Lc 和 Ld 环境中的两种植物在干旱前中期的 F_v/F_m 值差异性并不显著 ($P>0.05$),但两种植物在后期 F_v/F_m 的下降速率均为 Ld 大于 Lc,且差异性显著。我们推测干旱后期 F_v/F_m 的快速下降是因为玉米和构树的叶片受到了光氧化的破坏,PSII 反应中心的开放比例降低,从而抑制 PSII 的电子传递能力。

3 讨论

土壤干旱是制约植物生长发育的常见主要因素之一,但植物具有减少资源利用和调节生长的能力,且其应对干旱的机制也各不相同^[35-36],其中最常见的是逃避策略,是指植物通过减少气孔蒸腾损失、降低光合作用效率和增加成熟根系的水分吸收来保持较高的水势^[37]。本研究中喀斯特地区两种常见的经济植物(玉米和构树)在两种常见土壤(Lc 和 Ld)中均使用逃避策略来适应干旱胁迫。两种植物在两种土壤培养条件中的光合参数和荧光

参数变化趋势相近,不同的是,玉米和构树在 Lc 中存活的时间都稍长于 Ld,且 Lc 的土壤失水速度慢于 Ld,说明了 Lc 的生长条件和保存水分的能力要优于 Ld。同时因为玉米和构树分别为 C_4 和 C_3 植物,在喀斯特地区土壤逐渐干旱的条件下,玉米可以通过 C_4 途径改善 CO_2 供应和利用强光下产生的 ATP 推动磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEP)与 CO_2 的结合,从而提高强光、高温下的光合速率,在干旱时玉米可以部分地收缩气孔孔径,减少蒸腾失水,而光合速率降低的程度就相对较小,从而提高水分在玉米中的利用率,以此来应对长时间的干旱情况。构树作为 C_3 木本植物,在应对喀斯特干旱逆境时,仅以 C_3 途径作为手段是不够的,但该种植物为喀斯特适生植物,其在遭受喀斯特逆境后会升高叶片中的碳酸酐酶活力,从而引起气孔导度减小或关闭,以此来减少蒸腾和防止植物进一步脱水;同时会将细胞内的 HCO_3^- 转化成水和 CO_2 ,以应对因气孔导度减小或关闭所造成水分和 CO_2 不足,在喀斯特逆境下进行光合碳还原^[38]。

由土壤含水量的数据可知,玉米和构树在两种土壤中含水量均在干旱处理初期 2~4 天仍超过田间持水量,即此时段土壤水分过多,会在一定程度上影响植物的光合作用,如 A、E、gsw 的快速下降(图 2a~d,图 2g~h)、WUE 前期的升高(图 2i~j)、Fo 和 F_v/F_m 前期分别下降和升高(图 3 和图 4)。由于土壤中存留的水分过多,会造成土壤孔隙通气不良,引起植物根部缺氧进而产生 ABA,从而根系生长和生活会受到抑制,韧皮部运输减弱导致叶

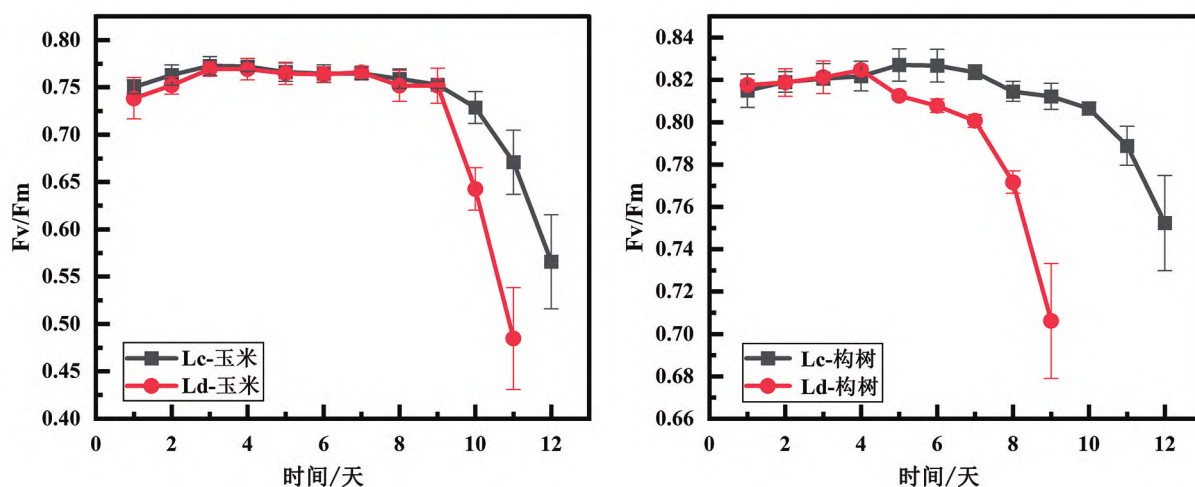


图4 两种土壤中植物的Fv/Fm随干旱时间的变化

Fig. 4 Changes in Fv/Fm of plants in two soils with the duration of drought

中 ABA 积累致使气孔关闭^[26]。也有研究表明土壤含水量过多时会导致根系水力导度降低,从而使叶水分亏缺造成叶膨压损失产生 ABA 引起气孔关闭^[39-40]。当植物处在干旱处理的中后期时,土壤水分逐步亏缺,植物的 A、E、 g_{sw} 继续下降, C_i 增大,这与田琳等^[41]对不同生育期水分胁迫的夏玉米(苏玉 20 和郑单 958)的光合特性研究中的结果一致。

逐渐干旱处理中期,土壤水分处于轻度亏缺,植物的 A、E、 g_{sw} 均下降,但荧光参数 F_o 和 F_v/F_m 在中期存在一段稳定生存状态(图 2 和图 3),且两种植物在该阶段的 WUE 值均较高(图 2i~j),这种现象说明,植物通过生理调节来增加对水分的利用效率,从而适应不利的干旱条件,以此可以判断该阶段植物并没有受到损伤或者不可逆的失活,仅只是因为气孔限制而降低了蒸腾和光合效率;但随着水分的严重亏缺,光合效率持续降低,且荧光参数 F_o 和 F_v/F_m 分别表现为急速上升和急速下降,说明两种植物在该时段难以适应土壤水分的减少,已经无法通过生理调节来适应此时干旱的环境,由此可知该阶段主要原因为非气孔限制,这可能与植物叶片受到损伤或者不可逆的失活有关,如参与光合作用代谢物质合成的受损、叶片结构受损、Rubisco 羧化效率下降等^[42-44]。同时 Farquhar 等^[45]和高慧娟等^[46]的研究表明, C_i 可以用于判别气孔限制和非气孔限制,其区别在于 g_{sw} 减小后叶肉细胞如果仍在活跃的进行光合作用, C_i 应显著下降,则为典型的气孔限制;如果光合能力显著下降,使其利用 CO_2

的能力降低,从而 C_i 升高,则为典型的非气孔限制。因此,根据图 2e 和图 2f 中玉米和构树的 C_i 在后期呈现升高的趋势可以得到干旱胁迫严重时为非气孔限制,轻度干旱时为气孔限制的结论,即 Lc 和 Ld 中的玉米的第 10 天和第 9 天,构树的第 10 天和第 7 天分别为气孔限制和非气孔限制的交替时间节点,当超过这个时间点,植物即使复水光合作用也无法回升,也可称此节点为调亏灌溉点。

荧光参数 F_o 可以反映电子在 PSII 的运输^[47], F_v/F_m 与 PSII 初级光化学活性呈正相关^[48],由玉米和构树的 F_o 呈现干旱前期下降和后期升高, F_v/F_m 呈前期升高和后期下降趋势,且随着干旱胁迫程度的加深, F_o 和 F_v/F_m 分别在上升幅度和下降幅度上越显著,说明水分过多或缺水干旱都能使该两种植物 PSII 反应中心受到损伤或失活,从而抑制了其反应中心的光合电子转移活性,这与 Lang 等^[49]和周朝彬等^[50]的研究结果一致。玉米在两种土壤中的 F_v/F_m 最大值分别为 0.7727 和 0.7694;构树的 F_v/F_m 最大值则分别为 0.8270 和 0.8246,植物在不同土壤中的 F_v/F_m 最大值差异较小,只是达到最大值的时间有所差别,说明在两种土壤中构树和玉米的生理状态相似,都能通过生理代谢调节到最优状态,只是由于两种土壤的粒径,孔隙度等物理性质和植物的生长耗水以及蒸散有所差别,进而导致两种土壤中植物的 F_o 和 F_v/F_m 存在不同的后期变化状态。

4 结论

随着干旱时间延长,土壤水分逐渐降低,两种

植物的 A 、 E 、 g_{sw} 均逐渐降低, C_i 后期呈现上升的趋势, WUE 则均呈现先上升、后下降的趋势。相同土壤中玉米的 WUE 高于构树, 不同土壤中同种植物的最大 WUE 均为 L_d 高于 L_c , 而两种植物的 WUE 随干旱时间的变化幅度为 L_d 条件大于 L_c 条件。玉米在两种土壤条件下的 F_o 随时间变化呈现前期降低、中期稳定、后期再快速升高的趋势, F_v/F_m 的变化趋势则与 F_o 相反。构树的 F_o 则只存在先下降后升高两个阶段, 其 F_v/F_m 的变化趋势也与 F_o 相反。

通过植物在喀斯特地区土壤和逐渐干旱条件下光合作用的变化过程以及机理解释和分析, 揭示了构树与玉米在两种土壤中的光合特性与荧光特性随水分条件的变化特点, 且根据叶片 A 、 g_{sw} 和 C_i 的变化趋势判别出气孔限制和非气孔限制分别是干旱前中期和后期影响玉米和构树光合特性的主要因素。这些结果对了解植物对干旱胁迫的适应性和提高水分的利用率有重要意义, 并可在一定程度上指导喀斯特地区的田间水分管理和农业灌溉。

参 考 文 献

- [1] Passioura J B, Angus J F. Improving productivity of crops in water-limited environments[J]. *Advances in Agronomy*, 2010, 106: 37-75.
- [2] DeVincentis A J. Scales of sustainable agricultural water management[M]. University of California, Davis, 2020.
- [3] 胡林生. 壤土和壤质黏土中油菜和诸葛菜水分利用的研究[D]. 镇江: 江苏大学, 2016.
- [4] 陈志成, 王志伟, 王荣荣, 等. 不同土壤水分条件下珍珠油杏的光合光响应特征[J]. *西北植物学报*, 2012, 32(10): 2102-2107.
- [5] 高雪梅. 中国农业节水灌溉现状, 发展趋势及存在问题[J]. *天津农业科学*, 2012, 18(1): 54-56.
- [6] Gude V G. Desalination and water reuse to address global water scarcity[J]. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, 2017, 16(4): 591-609.
- [7] Gleick Peter H, Heather C. Freshwater scarcity[J]. *Annual Review of Environment and Resources*, 2021, 46: 319-348.
- [8] Daryanto S, Wang L X, Jacinthe P A. Global synthesis of drought effects on cereal, legume, tuber and root crops production: a review[J]. *Agricultural Water Management*, 2017, 179: 18-33.
- [9] Salehi-Lisar S Y, Bakhshayeshan-Agdam H. Agronomic crop responses and tolerance to drought stress[J]. *Agronomic Crops*, 2020, 3: 63-91.
- [10] Seneviratne S I, Corti T, Davin E L, et al. Investigating soil moisture-climate interactions in a changing climate: a review[J]. *Earth-Science Reviews*, 2010, 99(3/4): 125-161.
- [11] 解婷婷. 塔里木沙漠公路防护林植物水分生理生态特性对灌溉量的响应[D]. 乌鲁木齐: 中国科学院生态与地理研究所, 2008.
- [12] Xing D K, Xu X J, Wu Y Y, et al. Leaf density: a method for rapid determination of water requirement information in *Brassica napus* L. [J]. *Journal of Plant Interactions*, 2018, 13(1): 380-387.
- [13] Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, et al. Plant drought stress: effects, mechanisms and management[J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2009, 29(1): 185-212.
- [14] Damm A, Paul-Limoges E, Haghighi E, et al. Remote sensing of plant-water relations: an overview and future perspectives[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2018, 227: 3-19.
- [15] Wang C, Fu B J, Zhang L, et al. Soil moisture-plant interactions: an ecohydrological review[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2019, 19(1): 1-9.
- [16] Flexas J, Carriquí M, Nadal M. Gas exchange and hydraulics during drought in crops: who drives whom? [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(16): 3791-3795.
- [17] 刘吉利, 赵长星, 吴娜, 等. 苗期干旱及复水对花生光合特性及水分利用效率的影响[J]. *中国农业科学*, 2011, 44(3): 469-476.
- [18] Ammar A, Ben Aissa I, Mars M, et al. Comparative physiological behavior of fig (*Ficus carica* L.) cultivars in response to water stress and recovery[J]. *Scientia Horticulturae*, 2020, 260: 108881.
- [19] Khaleghnezhad V, Yousefi A R, Tavakoli A, et al. Concentrations-dependent effect of exogenous abscisic acid on photosynthesis, growth and phenolic content of *Dracocephalum moldavica* L. under drought stress[J]. *Planta*, 2021, 253(6): 1-18.
- [20] Liu M, Qi H, Zhang Z, et al. Response of photosynthesis and chlorophyll fluorescence to drought stress in two maize cultivars[J]. *African Journal of Agricultural Research*, 2012, 7(34): 4751-4760.
- [21] Mathobo R, Marais D, Steyn J M. The effect of drought stress on yield, leaf gaseous exchange and chlorophyll fluorescence of dry beans (*Phaseolus vulgaris* L.) [J]. *Agricultural Water Management*, 2017, 180: 118-125.
- [22] Kalaji H M, Jajoo A, Oukarroum A, et al. Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2016, 38(4): 102.
- [23] Guan K Y, Berry J A, Zhang Y G, et al. Improving the monitoring of crop productivity using spaceborne solar-induced fluorescence[J]. *Global Change Biology*, 2016, 22(2): 716-726.
- [24] Lobell D B, Roberts M J, Schlenker W, et al. Greater sensitivity to drought accompanies maize yield increase in the U. S. Midwest[J]. *Science*, 2014, 344(6183): 516-519.

- [25] Ben-Ari T, Adrian J, Klein T, et al. Identifying indicators for extreme wheat and maize yield losses[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2016, 220: 130-140.
- [26] 张文丽, 张彤, 吴冬秀, 等. 土壤逐渐干旱下玉米幼苗光合速率与蒸腾速率变化的研究[J]. *中国生态农业学报*, 2006, 14(2): 72-75.
- [27] Nikolaeva M K, Maevskaya S N, Voronin P Y. Photosynthetic CO₂/H₂O gas exchange and dynamics of carbohydrates content in maize leaves under drought[J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2017, 64(4): 536-542.
- [28] Wang J, Fu B J, Jiao L, et al. Age-related water use characteristics of *Robinia pseudoacacia* on the Loess Plateau[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2021, 301/302: 108344.
- [29] Unkovich M, Baldock J, Farquharson R. Field measurements of bare soil evaporation and crop transpiration, and transpiration efficiency, for rainfed grain crops in Australia: a review[J]. *Agricultural Water Management*, 2018, 205: 72-80.
- [30] Baker N R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 89-113.
- [31] 任作利, 王振华, 张继峰, 等. 弱光胁迫对滴灌玉米叶绿素荧光及生长特性的影响[J]. *玉米科学*, 2020, 28(4): 96-104.
- [32] 李晓, 冯伟, 曾晓春. 叶绿素荧光分析及应用进展[J]. *西北植物学报*, 2006, 26(10): 2186-2196.
- [33] Malnoë A. Photoinhibition or photoprotection of photosynthesis? Update on the (newly termed) sustained quenching component qH[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2018, 154: 123-133.
- [34] Zhu L L, Wen W, Thorpe M R, et al. Combining heat stress with pre-existing drought exacerbated the effects on chlorophyll fluorescence rise kinetics in four contrasting plant species[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(19): 10682.
- [35] Osakabe Y, Osakabe K, Shinozaki K, et al. Response of plants to water stress[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 86.
- [36] Bielach A, Hrtyan M, Tognetti V B. Plants under stress: involvement of auxin and cytokinin[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2017, 18(7): 1427.
- [37] Dobra J, Motyka V, Dobrev P, et al. Comparison of hormonal responses to heat, drought and combined stress in tobacco plants with elevated proline content[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2010, 167(16): 1360-1370.
- [38] 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.
- [39] Zhang J H, Davies W J. ABA in roots and leaves of flooded pea plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1987, 38(4): 649-659.
- [40] Castonguay Y, Nadeau P, Simard R R. Effects of flooding on carbohydrate and ABA levels in roots and shoots of alfalfa[J]. *Plant, Cell & Environment*, 1993, 16(6): 695-702.
- [41] 田琳, 谢晓金, 包云轩, 等. 不同生育期水分胁迫对夏玉米叶片光合生理特性的影响[J]. *中国农业气象*, 2013, 34(6): 655-660.
- [42] Flexas J, Bota J, Galmés J, et al. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress[J]. *Physiologia Plantarum*, 2006, 127(3): 343-352.
- [43] 闫伟明. 黄土区植物生长与土壤水分协同关系及土壤水分有效性评价[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2017.
- [44] Sarabi B, Fresneau C, Ghaderi N, et al. Stomatal and non-stomatal limitations are responsible in down-regulation of photosynthesis in melon plants grown under the saline condition: application of carbon isotope discrimination as a reliable proxy[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 141: 1-19.
- [45] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33(1): 317-345.
- [46] 高慧娟, 陈年来, 黄海霞, 等. 甜瓜光合特性对土壤水分条件的响应[J]. *甘肃农业大学学报*, 2010, 45(5): 72-78.
- [47] Demmig B, Winter K, Krüger A, et al. Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves: a possible role of the xanthophyll cycle in the dissipation of excess light energy[J]. *Plant Physiology*, 1987, 84(2): 218-224.
- [48] Stirbet A, Lazár D, Kromdijk J, et al. Chlorophyll a fluorescence induction: can just a one-second measurement be used to quantify abiotic stress responses? [J]. *Photosynthetica*, 2018, 56(1): 86-104.
- [49] Lang Y, Wang M, Xia J B, et al. Effects of soil drought stress on photosynthetic gas exchange traits and chlorophyll fluorescence in *Forsythia suspensa*[J]. *Journal of Forestry Research*, 2018, 29(1): 45-53.
- [50] 周朝彬, 宋于洋, 王炳举, 等. 干旱胁迫对胡杨光合和叶绿素荧光参数的影响[J]. *西北林学院学报*, 2009, 24(4): 5-9.

Changes in Photosynthetic Characteristics of *Zea mays* L. and *Broussonetia Papyrifera* (Linn.) L'Hér. ex Ven. under Progressive Soil Drought

ZHOU Ying^{1,2}, WU Yanyou¹, LI Haitao³, SU Yue³, LUO Liang^{1,2}

(1. State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang 550081; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049; 3. Guizhou Vocational College of Agriculture, Qingzhen Guizhou 551400)

Abstract: Under the influence of climate and karst topography, some karst areas are still experiencing increasingly severe and frequent drought conditions, seriously impacting the photosynthetic and chlorophyll fluorescence properties of plants. In this study, two soils (silty loam (Ld) and silty clay loam (Lc)) and two plant species (*Zea mays* L. and *Broussonetia papyrifera* (Linn.) L'Hér. ex Ven.) in the karst area were taken to study the changes in photosynthetic parameters and chlorophyll fluorescence variables in brachycardia and maize leaves under progressive drought conditions. The results showed that during drought stress, the net photosynthetic rate (A), transpiration rate (E) and stomatal conductivity (gsw) of both plants decreased gradually, the intercellular CO₂ concentration (Ci) increased significantly during the late stage, and the water use efficiency (WUE) first increased and then decreased. The WUE of *Zea mays* L. was higher than that of *Broussonetia papyrifera* (Linn.) L'Hér. ex Ven. in the same soil, and the maximum WUE of the same plant species in different soils was higher in Ld than in Lc. The initial fluorescence (Fo) of *Zea mays* L. under both soil conditions decreased firstly during the early stage, stabilizing during the middle stage, and then increased rapidly during the late stage. The maximum photochemical efficiency (Fv/Fm) showed an opposite trend to that of Fo. In comparison, Fo of *Broussonetia papyrifera* (Linn.) L'Hér. ex Ven. only decreased during the early stage and then increased, and its Fv/Fm trend was also opposite to that of Fo. According to the trend of leaf A, gsw and Ci, stomatal restriction and non-stomatal restrictions were identified as the main factors affecting the photosynthetic characteristics of *Zea mays* L. and *Broussonetia papyrifera* (Linn.) L'Hér. ex Ven. in the pre-middle and late drought period, respectively. Moreover, the alternating time nodes of the two types of restriction in Lc and Ld were day 10 and day 9 for *Zea mays* L. and day 10 and day 7 for *Broussonetia papyrifera* (Linn.) L'Hér. ex Ven. When these time points were exceeded, the plants could not recover from photosynthesis even after rehydration, this node can be referred as the point of deficit regulation irrigation. This study can deliver a scientific fundament for understanding the adaptability and water use characteristics of plants to arid environment and field water management in karst areas.

Key words: karst; soil; *Zea mays* L.; *Broussonetia papyrifera* (Linn.) L'Hér. ex Ven.; photosynthetic parameters; chlorophyll fluorescence parameters; stress of drought