

DOI:10.12403/j.1001-1498.20220230

# 渐进式干旱对辽东栎幼树光合特性的影响及敏感性分析

王丽敏<sup>1</sup>, 周帅<sup>2,3\*</sup>

(1. 山西林业职业技术学院, 山西 太原 030012; 2. 山西省林业与草原科学研究院, 山西 太原 030012;  
3. 山西农业大学, 山西 太谷 030800)

**摘要:** [目的] 探究辽东栎幼树叶片的 photosynthetic system 对土壤渐进式干旱的响应, 并筛选干旱敏感性指标。[方法] 采用盆栽渐进式干旱胁迫法, 对 2 年生辽东栎幼苗叶片的叶倾角、叶绿素荧光、光合作用等指标进行方差分析 (ANOVA) 和 LOESS 非线性拟合。[结果] 渐进式干旱对光合气体交换的影响最显著, 其次是叶倾角, 最后是光系统 II (PSII) 的电子传递和能量耗散。依据土壤相对含水量 (SRWC) 对光合特性的影响, 辽东栎幼树光合系统的干旱响应可划分为 4 个阶段: 第 1 阶段 (胁迫未发生,  $26\% > SRWC > 20\%$ ), 光合气体交换参数无下降; 第 2 阶段 (中度胁迫,  $20\% > SRWC > 14\%$ ), 气孔限制效应明显, 叶倾角降低至  $-14.0 \pm 1.7^\circ$ ; 第 3 阶段 (重度胁迫,  $14\% > SRWC > 8\%$ ), 叶片水分利用效率 (WUE) 显著下降, 叶倾角值降低至  $-43.2 \pm 10.3^\circ$ , 光合气体交换明显减少, 表明 SRWC 降低至 14% 是辽东栎幼树的灌溉临界值; 第 4 阶段 (极度胁迫,  $SRWC < 8\%$ ), PSII 的电子传递和能量耗散显著改变, 光合机构严重受损, 叶倾角值降低至  $-68.5 \pm 6.7^\circ$ , 表明 SRWC 降低至 8% 是辽东栎幼树叶片的致死临界值。基于叶倾角对土壤干旱的响应存在阶段性差异, 其可作为辽东栎幼树灌溉临界值的预警指标; PS II 单位面积有活性反应中心数量  $RC_O/CS$ 、单位反应中心吸收的能量  $ABS/RC$ 、单位反应中心以热能形式耗散的能量  $DI_O/RC$ 、叶片性能指数  $PI_{ABS}$  可作为叶片致死的预警指标。[结论] 本研究观察到辽东栎幼树叶片光合系统对土壤干旱的响应存在阶段性差异, 据此确定了灌溉临界值和反映土壤干旱的敏感性指标, 可以为辽东栎幼树高效灌溉策略的制定提供理论基础。

**关键词:** 干旱; 辽东栎; 土壤相对含水量; 光合作用; 叶绿素荧光; 叶倾角

**中图分类号:** Q945.11

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1001-1498(2023)03-0149-09

气候变化导致全球水分循环的改变, 重塑了大部分地区的土壤-植被-大气连续体, 增加了干旱发生的频率和持续时间<sup>[1]</sup>。目前, 干旱已成为多数地区植物主要遭受的环境胁迫<sup>[2]</sup>, 而研究干旱对植物的作用机理, 制定高效节水的灌溉策略成为当前人们的重要议题。

辽东栎 (*Quercus liaotungensis* Koidz.) 是我国华北中低山地带针阔叶混交林的建群树种<sup>[3]</sup>。随着气候变化加剧, 土壤干旱成为辽东栎, 尤其是辽

东栎幼树生长的主要限制因素之一<sup>[4]</sup>。光合作用对干旱胁迫有明显的响应, 其可以引发气孔限制 (SL) 或非气孔限制 (NSL), 亦或使 2 种限制的叠加出现, 植物表现出多种干旱响应, 例如: 在光合系统的结构方面, 气孔<sup>[5]</sup>、叶片表型特征<sup>[6]</sup> 及叶绿体等超微结构<sup>[7]</sup> 发生变化; 在光合系统与环境的物质交换方面, 气体交换参数<sup>[8]</sup> 和叶片含水量发生变化<sup>[9]</sup>; 在光合系统的能量流动方面, 用于抗氧化防御和非光化学猝灭的能量改变, 光能利用效率

收稿日期: 2022-05-05 修回日期: 2022-08-09

基金项目: 山西省林业重点研发计划专项 (LYCX202202)、山西林业职业技术学院 2021 科研教改项目 (20210206)

作者简介: 王丽敏, 硕士研究生, 助教。研究方向: 林木育种研究。电话: 13623661289 E-mail: 2455902304@qq.com

\* 通讯作者: 周帅, 博士在读, 工程师。研究方向: 林木育种研究。电话: 13623661289 E-mail: 505239941@qq.com

随之变动<sup>[10]</sup>。目前, 干旱胁迫对辽东栎幼树的表型生理特性、叶片气体交换、水分利用效率、木质部液流的影响已有研究报道<sup>[11-13]</sup>, 但对光合系统的影响机制仍然不清晰。

由于植物光合系统各组分对土壤干旱的敏感性不同<sup>[14]</sup>, 可以利用敏感性指标判断干旱程度。目前已有通过监测植物水势、叶绿素含量<sup>[15]</sup>、叶片反射光谱<sup>[16]</sup>、叶片颜色信息<sup>[17]</sup>、叶温<sup>[18]</sup>、叶倾角<sup>[19]</sup>和叶片叶绿素荧光<sup>[20]</sup>判断干旱胁迫程度的研究。现有研究证实, 叶倾角、叶片叶绿素荧光和光合气体交换参数均与植株含水量关联密切<sup>[21-23]</sup>, 但干旱胁迫下叶倾角与光合系统各组分之间的关联尚不清晰。鉴于此, 本研究采用盆栽渐进式干旱胁迫法, 以 2 年生辽东栎幼树为试材, 研究干旱胁迫对辽东栎光合作用的结构、物质交换、能量流动等方面的影响机制, 筛选干旱敏感性指标, 为辽东栎高效灌溉提供理论依据。

## 1 材料和方法

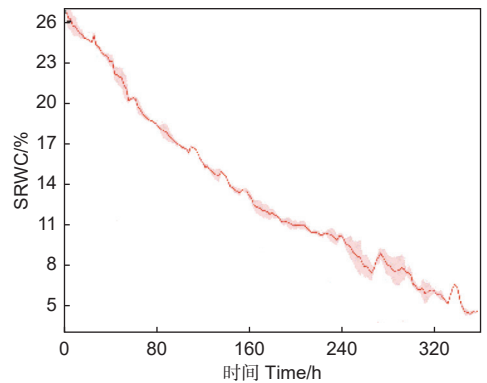
### 1.1 试验材料

辽东栎种子于 2018 年采自山西省临汾市三交村 (35°57'53.64" N, 112°4'35.76" E, 海拔 1 197 m), 在山西省林业科学与草原研究院阳曲试验基地 (38.0981° N, 112.7346° E, 海拔 961 m) 进行播种和培育。播种容器高 25 cm、上径 36 cm、下径 31 cm, 容积 26.6 L, pH 6.5~7.0。培养土为壤土, 水分特征按照《森林土壤水分-物理性质的测定》(LY/T1215-1999)测定并计算, 毛管孔隙度 45.7% ± 8.4%, 非毛管孔隙度 4.8% ± 1.4%, 总孔隙度 50.5% ± 7.1%, 土壤饱和含水量 29.9% ± 3.7%。2021 年 1 月选择 15 株生长状况良好、长势一致 (苗高 20 ± 5 cm, 地径 4.0 ± 0.5 mm) 的幼树, 带盆转移到人工气候室 [光照强度 350 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, 光照时间 10 h·d<sup>-1</sup>, 昼夜环境温度 (28 ± 2) °C / (22 ± 2) °C, 空气湿度 (50 ± 10) %], 进行 1 个月的环境适应, 期间采用与田间培养时相同的除草和浇水等管理措施。

### 1.2 试验设计

试验在人工气候室内进行, 环境参数不变。采用盆栽渐进式干旱胁迫法进行干旱处理, 即试验开始前 48 h, 将 15 株辽东栎幼树充分灌水, 达到土壤最大持水量, 然后停止浇水, 进行自然干旱处理。随机选取 5 株幼树, 在试验期间每 2 h 利用与电脑

相连的土壤湿度传感器 (ST-TR-EC, Sciento, 中国) 自动记录 1 次土壤相对含水率 (SRWC)。根据预试验结果, 当平均 SRWC 低于 5% 时, 叶片永久萎蔫, 此时试验停止 (图 1)。



注: 图示数据为 3 次重复的平均值和标准差

Notes: The data shown are the mean and standard deviation of 3 replicates

图 1 干旱处理期间根区土壤相对含水量 (SRWC) 的变化  
Fig. 1 Changes of soil relative water content (SRWC) in rooting zone under progressive drought conditions

### 1.3 指标测定

1.3.1 叶倾角测定 试验期间, 在每株上的半木质化枝上选择 1 片成熟、完整、无遮挡的叶片, 于每日 10:00, 采用数码相机 (H805, Forsafe, 中国) 在固定位置、镜头高度与叶柄基部相同的角度拍照。试验期间保持拍照植株的位置和角度不变。获得的图像采用 ImageJ 1.53c (National Institutes of Health, 美国) 测量叶倾角, 共计 30 个重复。测量步骤如下 (图 2):



注: 图中红色圆圈为叶柄基部, 红色虚线为基线, 红色实线为从叶尖到叶柄基部的连线, 图片左上角标记的数字为所测得的叶倾角

Notes: In the figure, the red circle is the base of the petiole, the red dotted line is the baseline, and the red solid line is the line from the tip to the base of the petiole. The number marked in the upper left corner of the figure is the measured leaf droop angle

图 2 叶倾角测量示意图

Fig. 2 Schematic diagram of leaf droop angle measurement

(1) 在试验开始时的照片中, 将通过叶柄基部的水平线确定为基线;

(2) 在其余照片中, 测量叶柄基部至叶尖的连线与基线之间的夹角, 即叶倾角;

当叶柄基部至叶尖的连线位于基线上部时, 叶倾角定义为正值; 位于基线下部时, 叶倾角定义为负值。

**1.3.2 叶绿素荧光指标测定** 每日 9:00 开始测定快速叶绿素荧光指标, 每株选取 1 片成熟、完整、无遮挡的叶片, 暗适应 15 min, 使用 Mini 调制式叶绿素荧光仪 (FluorPen FP110, Photon Systems Instruments, 捷克) 测量叶肉部分。测量脉冲光强度  $900 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (持续 30  $\mu\text{s}$ ), 饱和光强度  $2000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 光化光强度  $300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。根据获取的叶绿素荧光诱导动力学曲线计算: 暗适应后照光 150  $\mu\text{s}$  和 300  $\mu\text{s}$  时的相对荧光强度  $V_L$  和  $V_K$ 、光系统 II (PS II) 单位面积有活性反应中心数量  $\text{RC}_0/\text{CS}$ 、单位反应中心吸收的能量  $\text{ABS}/\text{RC}$ 、单位反应中心捕获的用于还原  $\text{Q}_A$  的能量  $\text{TR}_0/\text{RC}$ 、单位反应中心用于将电子从  $\text{Q}-\text{A}$  传递到  $\text{PQ}$  的能量  $\text{ET}_0/\text{RC}$ 、单位反应中心用于将电子从  $\text{Q}-\text{A}$  传递到  $\text{PSI}$  的能量  $\text{RE}_0/\text{RC}$ 、单位反应中心以热能形式耗散的能量  $\text{DI}_0/\text{RC}$ 、叶片性能指数  $\text{PI}_{\text{ABS}}$ 。计算方法参考文献<sup>[24-25]</sup>。

快速叶绿素荧光指标测定完成后, 选取同一叶片继续黑暗适应 15 min 后, 采用前述 Mini 调制式叶绿素荧光仪, 变更测量位置, 测定叶肉部分的稳态叶绿素荧光, 仪器参数设置不变。按照仪器内置的 NPQ2 程序 (光周期 200 s, 每隔 20 s 测量 1 次, 共 10 次; 暗周期 390 s, 每隔 60 s 测量 1 次, 共 7 次) 自动计算出最大量子产额  $\text{QY}_{\text{max}}$  和非光化学猝灭系数 NPQ。

**1.3.3 气体交换指标测定** 叶绿素荧光测定后, 在同一叶片采用光合仪 (LCpro-T, ADC, 英国) 测定气体交换参数。仪器参数为: 白色光源, 光强  $300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 开放气路, 空气流速  $200 \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$ , 环境  $\text{CO}_2$  浓度  $443 \pm 12 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ , 叶片温度  $25 \pm 0.2^\circ\text{C}$ 。测量开始后, 每隔 30 s 记录 1 次数据, 将 20 min 内的最大值记为光合速率  $\text{Pn}$ 、蒸腾速率  $\text{E}$ 、气孔导度  $\text{g}_s$  和胞间  $\text{CO}_2$  浓度  $\text{Ci}$ 。水分利用效率  $\text{WUE}$  由  $\text{Pn}$  与  $\text{E}$  的比值计算得出。

## 1.4 数据处理

依据各项指标测定时的 SRWC, 将数据分为 8 个分组:

$\text{SRWC} \geq 24.5\%$  (标记为 SRWC-26%),

$24.5\% > \text{SRWC} \geq 21.5\%$  (标记为 SRWC-

23%),

$21.5\% > \text{SRWC} \geq 18.5\%$  (标记为 SRWC-20%),

$18.5\% > \text{SRWC} \geq 15.5\%$  (标记为 SRWC-17%),

$15.5\% > \text{SRWC} \geq 12.5\%$  (标记为 SRWC-14%),

$12.5\% > \text{SRWC} \geq 9.5\%$  (标记为 SRWC-11%),

$9.5\% > \text{SRWC} \geq 6.5\%$  (标记为 SRWC-8%),

$\text{SRWC} < 6.5\%$  (标记为 SRWC-5%)。

采用方差分析和数据平滑统计指标间的差异和变化趋势, 数据平滑方式为 LOESS, 平滑阈值 0.7。以 SRWC 26% 分组作为对照 (CK)。使用 R 语言 4.0.2 (R Core Team, 2020) 和 Origin (Origin Lab Corporation, 2019) 进行数据分析和绘图。数据分析前利用 R 语言的 MASS 和 car 程序包对数据进行正态性和方差齐性检验, 必要时进行数据转换以满足数据分布的正态性要求, 对不满足方差齐性的指标采用 R 语言的 userfriendlyscience 程序包进行 Games-Howell 方差分析。

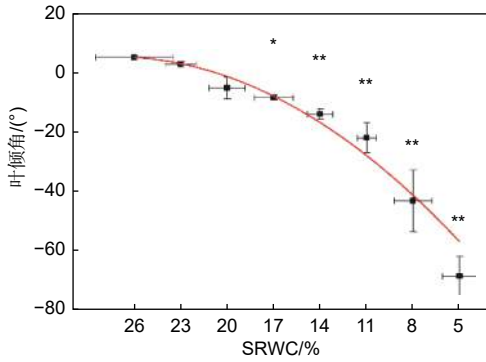
## 2 结果与分析

### 2.1 渐进式干旱对叶倾角的影响

随着 SRWC 下降, 叶倾角逐渐减小 ( $R^2=0.97$ ,  $P<0.001$ )。当 SRWC 下降至 17% 时, 叶倾角与对照相比显著减小 (从  $5.2^\circ \pm 0.4^\circ$  降低至  $-8.4^\circ \pm 0.7^\circ$ ), 当 SRWC 降至 5% 时, 叶倾角达到最小值 ( $-68.5^\circ \pm 6.7^\circ$ ) ( $P<0.01$ ) (见图 3)。

### 2.2 渐进式干旱对叶绿素荧光指标的影响

随着 SRWC 下降,  $V_K$ 、 $V_L$ 、 $\text{ABS}/\text{RC}$ 、 $\text{DI}_0/\text{RC}$  和  $\text{TR}_0/\text{RC}$  均呈增加趋势, 其中  $\text{ABS}/\text{RC}$  在 SRWC-5% 时显著增加到 CK 的 116.7%, 表明随着干旱程度加剧, 放氧复合体和 PSII 反应中心内的电子转移逐渐受到干扰, PS II 单位面积反应中心吸收、耗散和捕获的光能逐渐增加。 $\text{RC}/\text{CS}_0$ 、 $\text{ET}_0/\text{RC}$ 、 $\text{RE}_0/\text{RC}$  和  $\text{PI}_{\text{ABS}}$  均随 SRWC 下降而下降, 当 SRWC 为 5% 时,  $\text{RC}/\text{CS}_0$  和  $\text{PI}_{\text{ABS}}$  较 CK 分别显著减少了 20.2% 和 36.6%, 稳态叶绿素荧光指标  $\text{QY}_{\text{max}}$  随着 SRWC 降低而上升, 而 NPQ 随之先增后降, 均与 CK 无显著差异 (图 4)。



注: \*: 在 0.05 水平上差异显著。\*\*: 在 0.01 水平上差异显著。对照组 (CK) 为 SRWC26%。红线表示趋势线

Notes: \*: The difference is significant at the level of 0.05. \*\*: The difference is significant at the level of 0.01. The control group (CK) is SRWC 26%. The red line shows the trend line

图 3 渐进式干旱对叶倾角的影响

Fig. 3 Effects of progressive drought on leaf droop angle

### 2.3 渐进式干旱对气体交换参数的影响

随着 SRWC 降低,  $P_n$ 、 $E$ 、 $g_s$  和  $C_i$  先升高, 后逐渐降低。 $E$  和  $g_s$  在 SRWC-23% 时分别升高至 CK 的 134.6% ( $P < 0.01$ ) 和 138.6% ( $P < 0.05$ )。 $g_s$  从 SRWC-14% 开始显著降低,  $P_n$ 、 $E$  和  $C_i$  从 SRWC-11% 时开始显著降低。 $WUE$  随 SRWC 降低而减少, SRWC-8% 时极显著降低至 CK 的

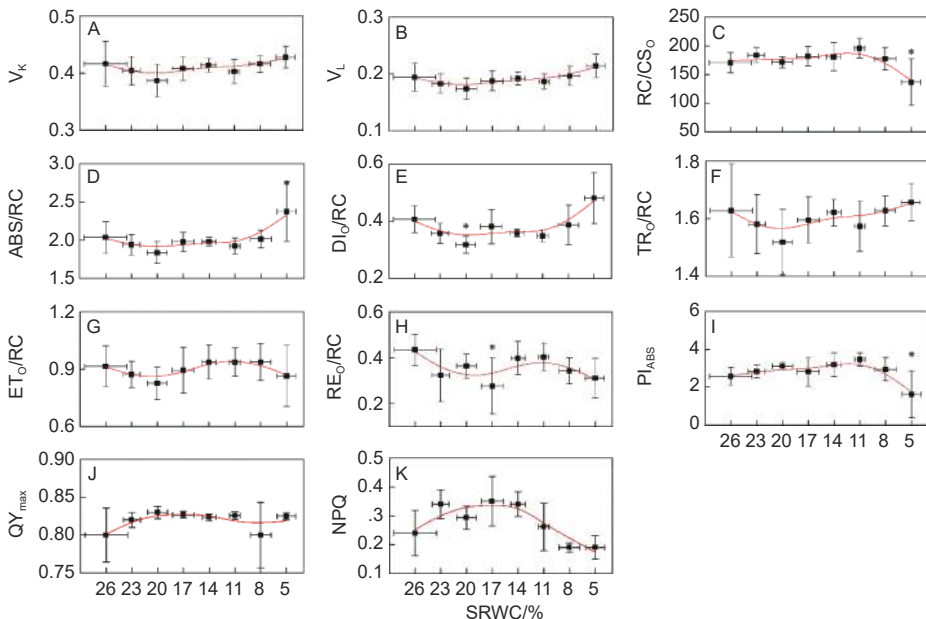
15.0% (图 5)。

## 3 讨论

本研究发现渐进式干旱过程中, 叶倾角在 SRWC 为 17% 时显著减小, 至 5% 达到最小值; 叶绿素荧光参数中 PSII 有活性的反应中心数量、PSII 与 PSI 之间的能量传递和 PSII 光化学活性逐渐下降, 但最大量子产额与非光化学猝灭所受影响较小; 气体交换参数在 SRWC 低于 20% 时开始受到影响, 低于 11% 时影响显著。

### 3.1 辽东栎幼树叶片光合系统的干旱响应

将不同土壤含水量对应的光合作用参数进行 [0, 1] 标准化 (图 6), 从光合机构的结构变化、物质交换、能量流动 3 方面分析辽东栎幼树叶片光合系统对干旱的响应, 发现其存在明显的 4 个阶段: 第 1 阶段 (26% > SRWC > 20%), 无胁迫发生,  $A$ 、 $E$ 、 $C_i$ 、 $g_s$  持续上升; 第 2 阶段 (20% > SRWC > 14%), 中度干旱胁迫,  $A$ 、 $E$ 、 $C_i$ 、 $g_s$  持续下降,  $WUE$  基本保持稳定; 第 3 阶段 (14% > SRWC > 8%), 重度干旱胁迫,  $WUE$ 、 $PI_{ABS}$ 、 $RE_0/RC$  开始大幅度下降。第 4 阶段 (SRWC < 8%), 极度干旱胁迫,  $A$ 、 $E$ 、 $C_i$ 、 $g_s$  趋近于 0。其响应机制如下所述。

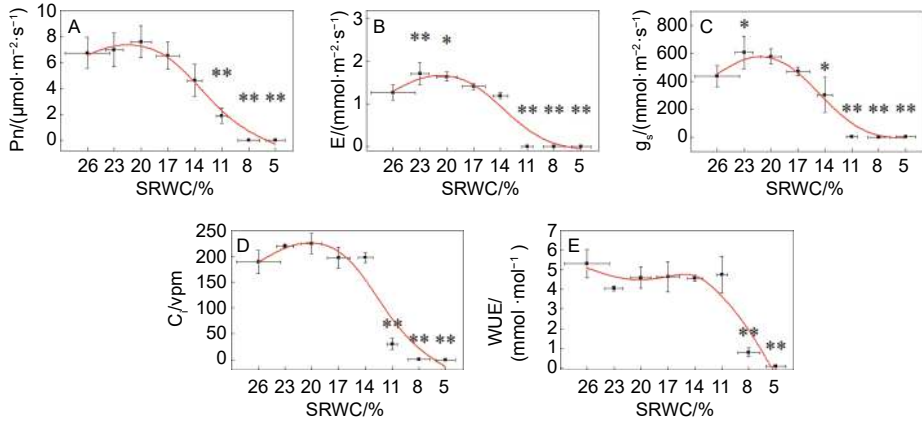


注: \*: 在 0.05 水平上差异显著; 对照 (CK) 组 SRWC 为 26%; 红线表示趋势线

Notes: \*: The difference is significant at the level of 0.05. Control group (CK) is SRWC 26%. The red line shows the trend line

图 4 渐进式干旱对叶绿素荧光参数的影响

Fig. 4 Effects of progressive drought on chlorophyll fluorescence parameters

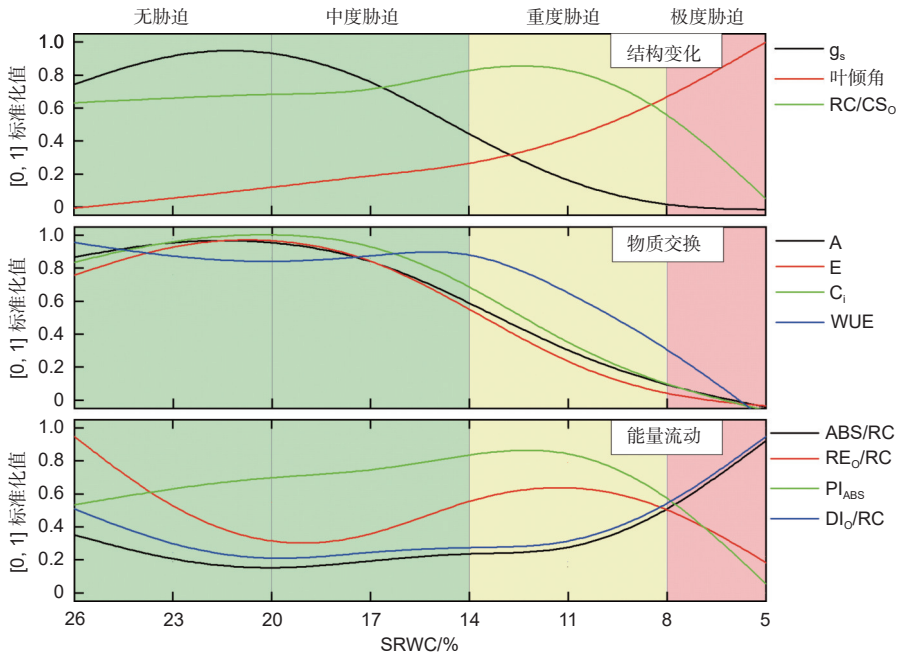


注: \*: 在 0.05 水平上差异显著; \*\*: 在 0.01 水平上差异显著; 对照 (CK): SRWC 为 26%; 红线表示趋势线

Notes: \*: The difference is significant at the level of 0.05. \*\*: The difference is significant at the level of 0.01. The control group (CK) is SRWC 26%. The red line shows the trend line

图 5 渐进式干旱对气体交换参数的影响

Fig. 5 Response of gas exchange parameters to progressive drought



注: 在干旱胁迫程度标准化处理过程中, 各参数变化趋势与对照差异显著 (参数最大值为 1, 最小值为 0)。数据平滑采用黄土非线性拟合, 平滑跨度为 0.7。绿色区域表示在这些阶段不需要灌溉, 黄色区域表示需要灌溉, 红色区域表示急需灌溉

Notes: In the standardized treatment of drought stress degree, the variation trend of each parameter was significantly different from the control group (maximum value was 1, minimum value was 0). Loess nonlinear fitting was adopted for data smoothing, and the smoothing span was 0.7. Green areas indicate that irrigation is not required during these phases, yellow areas indicate that irrigation is required, and red areas indicate that irrigation is urgently needed

图 6 辽东栎育苗干旱胁迫水平及灌溉方案

Fig. 6 Stress-levels scheme and irrigation schedule of *Q. liaotungensis* seedling cultivation

通常认为, 干旱胁迫会影响气孔开放程度、气体交换和 PS II 运行效率<sup>[26-28]</sup>。无干旱胁迫时, SRWC 下降导致了辽东栎幼树气孔导度 ( $g_s$ ) 和 PSII 光化学活性 ( $P_{i_{ABS}}$ ) 上升, 叶倾角和 PS II 单位面积有活性反应中心数量 ( $RC/CS_0$ ) 略有升

高, 虽然 PS II 单位面积反应中心吸收 ( $ABS/RC$ ) 和耗散的光能 ( $D_{i_0}/RC$ ) 下降, 但叶片光合能力仍然维持较高水平, 表明此阶段尚未发生干旱胁迫。此阶段还观察到, 单位反应中心用于将电子从 Q- A 传递到 PS I 的能量 ( $RE_o/RC$ ) 下降。已

有研究表明, 干旱胁迫会导致 PSI 受体侧的电子传递和量子产额下降<sup>[28]</sup>。鉴于此,  $RE_O/RC$  降低可能源于该参数对土壤含水量降低相对敏感。当感应到土壤含水量下降后, PSII 立即通过降低向 PSI 传输的电子效率, 以避免未及固定电子与氧分子结合形成活性氧 (ROS)<sup>[29]</sup>。

中度干旱胁迫时, 辽东栎幼树关闭的气孔增多, 但光合机构的能量流动未受明显影响, 仅阻碍了  $CO_2$  ( $P_n$  和  $C_i$ ) 和水 ( $E$ ) 的物质交换, 因此 WUE 仍维持较高水平。这一阶段的典型表现是  $g_s$  显著下降和 PSII 的正常运转, 这可能因为气孔限制被启动的 SRWC 阈值较非气孔限制高。该现象印证了前人关于气孔导度对干旱发生的敏感程度比叶绿素荧光参数高的论断<sup>[30]</sup>。此阶段还观察到 WUE 逐渐增加, 类似现象已有报道<sup>[31]</sup>, 可能由于作为一种相对温和的干旱胁迫反应, 自然状态下会频繁发生气孔关闭, WUE 对此已经脱敏。为了确保有充足的电子在 PSII 和 PSI 之间传递能量, 所以 WUE 不降反增。

重度干旱胁迫时, 尽管 PSII 的能量吸收 ( $ABS/RC$ ) 和热耗散 ( $DI_O/RC$ ) 开始增加, 但在能量传输方面, PSII 光化学活性 ( $PI_{ABS}$ ) 及传递到 PSI 受体侧的能量 ( $RE_O/RC$ ) 开始下降; 在物质交换方面, 水和  $CO_2$  的流通进一步受到抑制; 在结构方面,  $RC/CS_O$ 、叶倾角、 $g_s$  急剧减少。这一阶段主要的变化是光合机构结构和能量流通的改变, 源于非气孔降低了植物的光合能力。具体而言: 首先, 叶绿素荧光参数变化明显, 表明 PSII 结构遭到破坏<sup>[32]</sup>, 因为重度干旱导致 PSII 捕获的光能与  $CO_2$  还原利用的光能失衡, 多余的电子与氧分子结合形成 ROS, 极易造成类囊体膜上的蛋白复合物受损; 其次, WUE 开始下降, 这一现象可能与抗旱能力的种间差异有关; 第三, 叶片萎蔫逐渐加速, 主要由于水份缺乏致使细胞膨压下降。

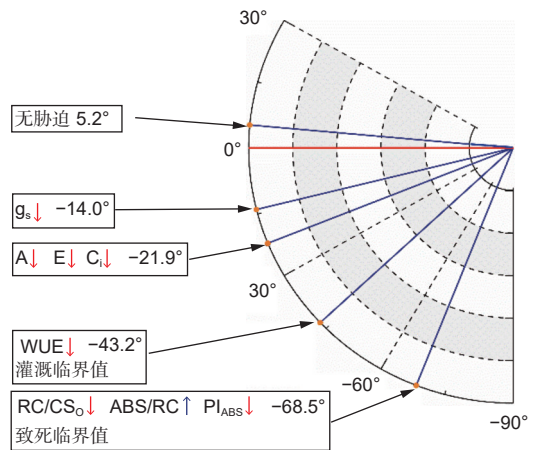
极度干旱胁迫时, 结构方面, 叶片迅速下垂,  $RC/CS_O$  和气孔导度趋近于零; 在物质交换方面, 叶片与环境间的  $H_2O$  和  $CO_2$  流动逐渐停止; 在能量方面, PSII 吸收和耗散的能量增加, 而能量传递却迅速下降至 0 ( $PI_{ABS}$  和  $RE_O/RC$ )。此阶段叶绿素荧光参数的变化最为明显, 反映出极度干旱胁迫对叶片光合机构造成了严重损伤, 导致 PSII 受体和供体侧的电子供应失衡。在此阶段还

观察到  $ABS/RC$  急速上升, Manaa 等人也发现了类似现象<sup>[33]</sup>, 这可能是植物的胁迫应激反应, 缓解 PSII 反应中心的大量关闭和电子转运速率的大幅下降。

在水分紧缺的情况下, 植株幼苗的耗水量减少, 可以维持较高的 WUE<sup>[34]</sup>。本研究发现, SRWC 介于 14% 至 26% 之间时, WUE、光合作用的固碳能力 ( $P_n$ ) 和 PSII 的光利用效率 ( $PI_{ABS}$ ) 均没有显著变化, 表明中度干旱对辽东栎幼树的水分利用效率和生产力没有明显影响。当缺少灌溉水时, 适度减少用水量仍然能获得较高的辽东栎幼树生长量。

### 3.2 干旱敏感性指标评价

辽东栎幼树叶倾角对土壤干旱的响应存在阶段性差异, 将叶倾角与光合参数的变化趋势匹配 (图 7), 可发现: 当叶倾角为  $-14.0^\circ \pm 1.7^\circ$  时, 气孔闭含量增加; 当叶倾角为  $-43.2^\circ \pm 10.3^\circ$  时, WUE 显著降低, 此时需要灌溉; 当叶倾角为  $-68.5^\circ \pm 6.7^\circ$  时, 光合机构受到严重破坏, 此时必须立即灌溉。通过叶倾角检测干旱胁迫程度的方法具有观测便捷、成本较低的优势, 但需要考虑拍照



注: 图中数值表示角度, 文本框中的文字表示光合系统发生显著变动时叶倾角的角度。蓝线表示叶片的下垂位置, 红线表示水平基线。红色和蓝色箭头分别表示此处该参数显著下降和上升

Notes: The value in the figure represents the angle, and the text in the text box represents the angle of the leaf droop angle when the photosynthetic system changes significantly. The blue line shows the drooping position of the leaf, and the red line shows the horizontal baseline. The red and blue arrows indicate significantly decrease and increase in this parameter, respectively

图 7 渐进式干旱对辽东栎光合作用影响的叶倾角预测模型

Fig. 7 Leaf droop angle prediction model for the effects of progressive drought on photosynthesis of *Q. liaotungensis*

时风速对叶倾角的干扰。

评估干旱胁迫程度的常用方法为监测 SRWC, 但测量程序繁琐费时。利用植物生理指标检测干旱胁迫具有测量速度快和结果精准的优势。已有研究将 ABS/RC<sup>[35]</sup>、DI<sub>0</sub>/RC<sup>[36]</sup>、RC/CS<sub>0</sub> 和 PI<sub>ABS</sub><sup>[37]</sup> 做为检测植物干旱胁迫程度的指标。我们的研究发现辽东栎幼树叶片的这些参数在重度和极端干旱胁迫下变化明显, 可作为严重干旱胁迫发生的预警指标。

## 4 结论

综上所述, 辽东栎幼树叶片遭受渐进式干旱胁迫时, 光合系统的气体交换变化最显著, 其次是叶倾角, 最后是 PSII 的电子传递和能量耗散。干旱胁迫下光合系统的响应可划分为 4 个阶段: (1) 无干旱胁迫, 叶片结构稳定, 物质交换正常; (2) 中度干旱胁迫, 叶倾角降低、气孔的结构开始闭合, 水和 CO<sub>2</sub> 的物质交换逐渐减少, 但尚能高效的利用土壤水分; (3) 重度干旱胁迫, 结构变化持续, 物质交换和能量流动受阻, 土壤水分利用效率降低; (4) 极度干旱胁迫, 光合系统的结构变化、物质交换和能量流通均趋于停止。据此, 本研究筛选出灌溉的预警指标—叶倾角, 以及叶片的致死预警指标—RC<sub>0</sub>/CS、ABS/RC、DI<sub>0</sub>/RC、PI<sub>ABS</sub>。这一结论可为制定辽东栎育苗的高效灌溉方案提供理论依据和数据支持。

## 参考文献:

- [1] NAUMANN G, ALFIERI L, WYSER K, *et al.* Global changes in drought conditions under different levels of warming[J]. *Geophysical Research Letters*, 2018, 45(7): 3285-3296.
- [2] TARDIEU F, SIMONNEAU T, MULLER B. The physiological basis of drought tolerance in crop plants: a scenario-dependent probabilistic approach[J]. *Annual review of plant biology*, 2018, 69(1): 733-759.
- [3] 王 巍, 李庆康, 马克平. 东灵山地区辽东栎幼苗的建立和空间分布[J]. *植物生态学报*, 2000, 24(5): 595-600.
- [4] 李宗善, 陈维梁, 韦景树, 等. 北京东灵山辽东栎树木生长对气候要素的响应特征[J]. *生态学报*, 2021, 41(1): 27-37.
- [5] 曹林青, 钟秋平, 罗 帅, 等. 干旱胁迫下油茶叶片结构特征的变化[J]. *林业科学研究*, 2018, 31(3): 136-143.
- [6] REICHGELT T, LEE W G. Geographic variation of leaf form among indigenous woody angiosperms in New Zealand[J]. *New Zealand Journal of Botany*, 2022, 60(2): 134-158.
- [7] 罗孟容, 梁文斌, 杨 艳, 等. 干旱胁迫对椴子光合作用及叶绿体超微结构的影响[J]. *经济林研究*, 2021, 39(03): 165-174.
- [8] QIN D W, CHEN W J, ZHONG L X, *et al.* Gas exchange and hydraulic function in seedlings of three basal angiosperm tree-species during water-withholding and re-watering[J]. *Global Ecology and Conservation*, 2021, 28: e01702.
- [9] SONG X, ZHOU G, HE Q. Critical leaf water content for maize photosynthesis under drought stress and its response to re-watering[J]. *Sustainability*, 2021, 13(13): 7218.
- [10] GUO Y Y, TIAN S S, LIU S S, *et al.* Energy dissipation and antioxidant enzyme system protect photosystem II of sweet sorghum under drought stress[J]. *Photosynthetica*, 2018, 56(3): 861-872.
- [11] 闫兴富, 邓晓娟, 王 静, 等. 种子大小和干旱胁迫对辽东栎幼苗生长和生理特性的影响[J]. *应用生态学报*, 2020, 31(10): 3331-3339.
- [12] YAN M J, YAMANAKA N, YAMAMOTO F, *et al.* Responses of leaf gas exchange, water relations, and water consumption in seedlings of four semiarid tree species to soil drying[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2010, 32(1): 183-189.
- [13] DU S, WANG Y L, KUME T, *et al.* Sapflow characteristics and climatic responses in three forest species in the semiarid Loess Plateau region of China[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2011, 151(1): 1-10.
- [14] 石耀辉, 周广胜, 蒋延玲, 等. 贝加尔针茅响应降水变化敏感指标及关键阈值[J]. *生态学报*, 2017, 37(8): 2620-2630.
- [15] 张金政, 张起源, 孙国峰, 等. 干旱胁迫及复水对玉簪生长和光合作用的影响[J]. *草业学报*, 2014, 23(1): 167-176.
- [16] BURNETT A C, SERBIN S P, DAVIDSON K J, *et al.* Detection of the metabolic response to drought stress using hyperspectral reflectance[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(18): 6474-6489.
- [17] LI H, YIN Z, MANLEY P, *et al.* Early drought plant stress detection with bi-directional long-term memory networks[J]. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing*, 2018, 84(7): 459-468.
- [18] RAMOS-GIRALDO P, REBERG-HORTON C, LOCKE A M, *et al.* Drought stress detection using low-cost computer vision systems and machine learning techniques[J]. *IT Professional*, 2020, 22(3): 27-29.
- [19] KENCHANMANE RAJU S K, ADKINS M, ENERSEN A, *et al.* Leaf Angle eXtractor: A high-throughput image processing framework for leaf angle measurements in maize and sorghum[J]. *Applications in plant sciences*, 2020, 8(8): e11385.
- [20] NI Z, LIU Z, HUO H, *et al.* Early water stress detection using leaf-level measurements of chlorophyll fluorescence and temperature data[J]. *Remote Sensing*, 2015, 7(3): 3232-3249.
- [21] BRIGLIA N, WILLIAMS K, WU D, *et al.* Image-based assessment of drought response in grapevines[J]. *Frontiers in plant science*, 2020, 11: 595.

- [22] SMART R E. Aspects of water relations of the grapevine (*Vitis vinifera*)[J]. American Journal of Enology and Viticulture, 1974, 25(2): 84-91.
- [23] 林 璟, 汤 响, 张纪涛, 等. 不同水势对黄瓜花后叶片气体交换及叶绿素荧光参数的影响[J]. 应用生态学报, 2015, 26 ( 7 ): 2030-2040.
- [24] 李鹏民, 高辉远. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2005, 31 ( 6 ): 559-566.
- [25] TSSIMILLI-MICHAEL M, STRASSER R J. In vivo assessment of stress impact on plant's vitality: applications in detecting and evaluating the beneficial role of mycorrhization on host plants[J]. Mycorrhiza, 2008, 3: 679-703.
- [26] TANKARI M, WANG C, MA H, *et al.* Drought priming improved water status, photosynthesis and water productivity of cowpea during post-anthesis drought stress[J]. Agricultural Water Management, 2021, 245: 106565.
- [27] ZHAO D, ZHANG X, FANG Z, *et al.* Physiological and transcriptomic analysis of tree peony (*Paeonia section Moutan* DC.) in response to drought stress[J]. Forests, 2019, 10(2): 135.
- [28] BI A, FAN J, HU Z, *et al.* Differential acclimation of enzymatic antioxidant metabolism and photosystem II photochemistry in tall fescue under drought and heat and the combined stresses[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7(403): 453.
- [29] GUHA A, SENGUPTA D, REDDY A R. Polyphasic chlorophyll a fluorescence kinetics and leaf protein analyses to track dynamics of photosynthetic performance in mulberry during progressive drought[J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 2013, 119: 71-83.
- [30] FLEXAS J, BARON M, BOTA J, *et al.* Photosynthesis limitations during water stress acclimation and recovery in the drought-adapted *Vitis* hybrid Richter-110 (*V. berlandieri* × *V. rupestris*)[J]. Journal of experimental Botany, 2009, 60(8): 2361-2377.
- [31] 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.
- [32] BANO H, ATHAR H R, ZAFAR Z U, *et al.* Linking changes in chlorophyll a fluorescence with drought stress susceptibility in mung bean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek][J]. Physiologia Plantarum, 2021, 172(2): 1244-1254.
- [33] MANAA A, GOUSSI R, DERBALI W, *et al.* Photosynthetic performance of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) after exposure to a gradual drought stress followed by a recovery period[J]. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics, 2021, 1862(5): 148383.
- [34] 王海珍, 梁宗锁, 韩蕊莲, 等. 辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 幼苗对土壤干旱的生理生态适应性研究[J]. 植物研究, 2005, 25 ( 3 ): 311-316.
- [35] RYBKA K, JANASZEK-MAŃKOWSKA M, SIEDLARZ P, *et al.* Machine learning in determination of water saturation deficit in wheat leaves on basis of Chl a fluorescence parameters[J]. Photosynthetica, 2019, 57(1): 226-230.
- [36] SOUSARAEI N, MASHAYEKHI K, MOUSAVIZADEH S J, *et al.* Screening of tomato landraces for drought tolerance based on growth and chlorophyll fluorescence analyses[J]. Horticulture, environment, and biotechnology, 2021, 62(4): 521-535.
- [37] ZHOU R, KAN X, CHEN J, *et al.* Drought-induced changes in photosynthetic electron transport in maize probed by prompt fluorescence, delayed fluorescence, P700 and cyclic electron flow signals[J]. Environmental and Experimental Botany, 2019, 158: 51-62.



# Effects and Sensitivity of Progressive Drought on Photosynthetic Characteristics of *Quercus liaotungensis* Seedlings

WANG Li-min<sup>1</sup>, ZHOU Shuai<sup>2,3</sup>

(1. Shanxi Forestry Vocational Technical College, Taiyuan 030012, Shanxi China; 2. Shanxi Academy of Forestry and Grassland Sciences, Taiyuan 030012, Shanxi China; 3. Shanxi Agricultural University, Taigu 030800, Shanxi China)

**Abstract:** [Objective] To investigate the response of photosynthetic system of leaves in *Quercus liaotungensis* seedlings under progressive drought and select drought sensitive indicators. [Method] Based on the progressive drought stress method in pots, we performed variance analysis (ANOVA) and LOESS non-linear fit on leaf droop angle, chlorophyll fluorescence, and photosynthesis of 2-year-old *Q. liaotungensis* seedlings. [Result] The results indicated that progressive drought had the most significant effect on photosynthetic gas exchange, followed by leaf droop angle and electron transfer and energy dissipation of PSII. According to the influence of soil relative water content (SRWC) to photosynthetic characteristics, the drought response of the photosynthetic system of *Q. liaotungensis* seedling could be classified into four stages: Stage I (no stress, 26% > SRWC > 20%), photosynthetic gas exchange parameters did not drop; Stage II (moderate stress, 20% > SRWC > 14%), the effect of stomatal restriction was evident and the leaf droop angle was lowered to  $-14.0 \pm 1.7^\circ$ ; Stage III (high stress, 14% > SRWC > 8%), the water use efficiency (WUE) of leaf and the gas exchange parameters decreased significantly, and the leaf droop angle was lowered to  $-43.2 \pm 10.3^\circ$ , which indicated that SRWC lowered to 14% was the irrigation water threshold values for *Q. liaotungensis* seedling; Stage IV (extreme stress, SRWC < 8%), the electron transport and energy dissipation of PSII changed significantly, the photosynthetic apparatus were severely damaged, the leaf droop angle was lowered to  $-68.5 \pm 6.7^\circ$  indicated that SRWC lowered to 8% was the lethal threshold for leaf of *Q. liaotungensis* seedling. Based on the stage differences in the leaf droop angle responses to soil drought, it could be used as the warning index of the irrigation water threshold value of *Q. liaotungensis* seedlings. The number of reaction centers per unit area in PSII ( $RC_O/CS$ ), the absorption flux per reaction center in PSII (ABS/RC), the flux of energy dissipated in processes other than trapping per active in PSII ( $DI_O/RC$ ), and the leaf performance index ( $PI_{ABS}$ ) could be used as warning indexes of the lethal threshold for leaf. [Conclusion] In this study, the stage differences of the photosynthetic system of *Q. liaotungensis* seedling's leaf response to soil drought were observed, therefore determining the irrigation water threshold values and sensitivity indicators reflecting soil drought, which provides a theoretical basis for developing an efficient irrigation strategy for *Q. liaotungensis* seedlings.

**Keywords:** drought; *Q. liaotungensis*; soil relative water content; photosynthesis; chlorophyll a fluorescence; Leaf droop angle

(责任编辑: 崔 贝)