

霍氏假单胞菌 M11 与巨大芽孢杆菌 M28 对低肥力胁迫下玉米光合特性调控机制的比较

马佳^{1#}, 李孟凯^{1,2#}, 贾楠¹, 王旭¹, 彭杰丽¹, 魏露露¹, 王浩², 胡栋^{1*}

1 河北省农林科学院农业资源环境研究所, 河北省肥料技术创新中心, 河北 石家庄

2 东北农业大学 生命科学学院, 黑龙江 哈尔滨

马佳, 李孟凯, 贾楠, 王旭, 彭杰丽, 魏露露, 王浩, 胡栋. 霍氏假单胞菌 M11 与巨大芽孢杆菌 M28 对低肥力胁迫下玉米光合特性调控机制的比较[J]. 微生物学报, 2026, 66(3): 1236-1258.

MA Jia, LI Mengkai, JIA Nan, WANG Xu, PENG Jieli, WEI Lulu, WANG Hao, HU Dong. Comparison of the regulatory mechanisms of photosynthetic characteristics in maize by *Pseudomonas huaxiensis* M11 and *Bacillus megaterium* M28 under low fertility stress[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2026, 66(3): 1236-1258.

摘要:【目的】探究霍氏假单胞菌 M11 与巨大芽孢杆菌 M28 对土壤低肥力胁迫下玉米光合特性的调控作用及生理机制差异。【方法】开展盆栽试验, 设置正常土壤对照(control check, CK)、低养分处理(low nutrient treatment, LNT)及低养分接种处理(M11+LNT、M28+LNT)。于玉米抽雄期测定土壤养分、植株生长指标、气体交换参数、叶绿素荧光特性及快速叶绿素荧光诱导动力学(O-J-I-P chlorophyll a fluorescence transient, OJIP)曲线, 于成熟期测定产量。【结果】M11 显著提高了土壤有效磷、速效钾和有机质含量, 降低了电导率; M28 显著提升了土壤全氮含量。2 种接种处理均能显著促进玉米生长, 提高株高、叶面积、SPAD 值及生物量; 极显著提升净光合速率(net photosynthetic rate, P_n)、气孔导度(stomatal conductance, G_s)、蒸腾速率(transpiration rate, T_r)和水分利用效率(water use efficiency, WUE), 降低胞间 CO_2 浓度(intercellular CO_2 concentration, C_i)。荧光参数显示最小荧光(minimal fluorescence, F_0)降低, 最大光化学效率(maximum quantum yield of PSII, F_v/F_m)、实际光化学量子产量(actual quantum yield of PSII, Φ_{PSII})、表观光合电子传递速率(electron transport rate, ETR)、光化学淬灭系数(photochemical quenching, qP)和基于激发能压力的光化学淬灭系数(fraction of open PSII centers based on excitation energy, qL)显著提高, 非光化学淬灭系数(non-photochemical quenching, NPQ)无显著变化。OJIP 曲线表明接种处理未出现 K 点, J 点荧光降低, I 点和 P 点荧光提高, 相对可变荧光的差异动力学 ΔV_i 分析证实菌株同步优化光系统 II (photosystem II, PSII) 供体侧与受体侧的电子传递, I-P 相振幅增大表明光系统 I (photosystem I, PSI) 活性增强。快速叶绿素荧光诱导动力学分析(junction-intermediate-peak test, JIP-test)参数显示,

资助项目: 国家重点研发计划(2022YFD1901302-4)

This work was supported by the National Key Research and Development Program of China (2022YFD1901302-4).

[#]These authors contributed equally to this work.

*Corresponding author. E-mail: donghu1983@163.com

Received: 2025-10-13; Accepted: 2025-11-13; Published online: 2025-12-01

接种处理显著提高了以吸收光能为基础的性能指数(performance index based on absorbed light energy, PI_{ABS})、以单位面积为基础的性能指数(performance index on a cross-section basis, PI_{CS})、捕获的激子将电子传递到电子传递链中超过 Q_A 的其他电子受体的概率(probability that a trapped exciton moves an electron into the electron transport chain beyond Q_A , Ψ_o)、电子传递的量子产额(quantum yield for electron transport, ϕ_{Eo})和单位反应中心捕获的用于电子传递的能量(electron transport flux per RC, ET_o/RC)、降低了单位反应中心耗散的能量(dissipated energy flux per cross-sectional area, DI_o/RC)和用于热耗散的量子比率(quantum ratio for dissipated energy, ϕ_{Do})。最终, M11 和 M28 处理使玉米鲜重较 LNT 组分别显著提高 30.61% 和 22.64%。干重分别提高 26.68% 和 23.41%。【结论】M11 主要通过提高土壤有效磷、速效钾含量直接优化能量代谢与气孔运动; 而 M28 主要通过提升土壤全氮含量, 侧重于稳定光合机构结构。二者共同保护光合机构完整性并优化光系统电子传递效率, 显著增强了低肥力胁迫下玉米的光合性能与产量, 为微生物菌剂在绿色增产中的应用提供了理论支持。

关键词: 低肥力胁迫; 玉米; 霍氏假单胞菌; 巨大芽孢杆菌; 光合作用

Comparison of the regulatory mechanisms of photosynthetic characteristics in maize by *Pseudomonas huaxiensis* M11 and *Bacillus megaterium* M28 under low fertility stress

MA Jia^{1#}, LI Mengkai^{1,2#}, JIA Nan¹, WANG Xu¹, PENG Jieli¹, WEI Lulu¹, WANG Hao², HU Dong^{1*}

1 Hebei Fertilizer Technology Innovation Center, Institute of Agro-Resources and Environment, Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Shijiazhuang, Hebei, China

2 College of Life Sciences, Northeast Agricultural University, Harbin, Heilongjiang, China

Abstract: [Objective] To compare the regulatory effects and underlying physiological mechanisms of *Pseudomonas huaxiensis* M11 and *Bacillus megaterium* M28 on the photosynthetic characteristics of maize subjected to low soil fertility stress. **[Methods]** A pot experiment was implemented with four treatments: normal soil control (CK), low nutrient treatment (LNT), and bacterial inoculation under LNT conditions (M11+LNT, M28+LNT). At the tasseling stage, measurements were taken for soil nutrients, plant growth indices, gas exchange parameters, chlorophyll fluorescence characteristics, and the fast chlorophyll a fluorescence induction kinetics (O-J-I-P chlorophyll a fluorescence transient, OJIP curve). Yield components were assessed at physiological maturity. **[Results]** Inoculation with M11 significantly increased the content of available phosphorus, available potassium, and organic matter, while reducing the electrical conductivity in soil. M28 significantly enhanced the total nitrogen content. Both bacterial treatments significantly promoted maize growth, increasing the plant height, leaf area, SPAD value, and biomass. Moreover, they highly significantly enhanced the net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r), and water use efficiency (WUE), while reducing

the intercellular CO₂ concentration (C_i). Chlorophyll fluorescence analysis revealed a decrease in minimal fluorescence (F_o) and increases in the maximum photochemical efficiency (F_v/F_m), actual photochemical quantum yield of PSII (Φ_{PSII}), apparent photosynthetic electron transport rate (ETR), photochemical quenching (qP), and the fraction of open PSII centers based on excitation energy (qL), with no significant change in non-photochemical quenching (NPQ). The OJIP curves indicated the absence of a K-step in inoculated plants, a decrease in fluorescence at the J-step, and increases at the I-step and P-step. The differential kinetic curves of relative variable fluorescence (ΔV_t analysis) confirmed that both strains synchronized the optimization of electron transport on both the donor and acceptor sides of photosystem II (PSII). The increased amplitude of the I–P phase suggested enhanced photosystem I (PSI) activity. Junction-intermediate-peak test (JIP-test) parameters demonstrated that inoculation significantly enhanced the performance index based on absorbed light energy (PI_{ABS}), the performance index on a cross-section basis (PI_{CS}), the probability that a trapped exciton moves an electron into the electron transport chain beyond Q_A (Ψ_o), the quantum yield for electron transport (ϕ_{Eo}), and the electron transport flux per reaction center (ET_o/RC). Conversely, dissipated energy flux per cross-sectional area (DI_o/RC) and quantum ratio for dissipated energy (ϕ_{Do}) decreased. Consequently, compared with the LNT group, the M11 and M28 treatments resulted in significant increases of 30.61% and 22.64% in maize fresh weight and 26.68% and 23.41% in dry weight, respectively. **[Conclusion]** *P. huaxiensis* M11 primarily enhances photosynthetic performance by increasing soil available phosphorus and potassium content, directly optimizing energy metabolism and stomatal movement, whereas *B. megaterium* M28 mainly acts by elevating soil total nitrogen content, focusing on stabilizing the structure of the photosynthetic apparatus. Together, they protect the integrity of photosynthetic apparatus and optimize the electron transport efficiency of photosystems, significantly improving the photosynthetic performance and yield of maize under low fertility stress. These findings provide a theoretical basis for the targeted application of microbial inoculants in sustainable agricultural production.

Keywords: low fertility stress; maize; *Pseudomonas huaxiensis*; *Bacillus megaterium*; photosynthesis

土壤作为人类生存与发展不可或缺的核心资源，其质量状况直接关系到农业生产的可持续性。长期以来，受连续单一栽培制度^[1]和不科学施肥管理的影响，土壤物理结构及养分空间分布发生明显改变，主要表现为土壤容重上升、耕作层变薄、养分在表层聚集，以及水、肥、气、热等因子间的协调关系减弱^[2]。此类变化引发土壤功能退化和根系生态环境劣化，已成为制约作物高产稳产和农业可持续发展的主要限制因素。光合作用是作物产量形成与生长发育

的核心生理过程，对氮、磷等养分的供应状况极为敏感^[3]。已有研究证实，除气候因素外，土壤中的矿质元素含量，尤其是氮、磷、钾含量显著影响光合性能，具体体现在叶绿素生物合成、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度、蒸腾速率和净光合速率等关键指标上^[4-6]。在代谢方面，光合碳代谢为氮代谢提供能量与碳架，而植株体内的氮营养状态则反馈调节碳氮代谢的平衡^[7]。适量施氮可增强光合能力，从而协同满足碳、氮代谢对能量的双重需求^[8]。磷元素在光合碳固定

中也发挥关键作用^[9]。目前, 低肥力胁迫农田普遍存在有效磷匮乏或处于低磷胁迫状态, 这种条件会明显抑制作物叶片的正常生长, 减少叶绿素含量, 阻碍光合产物的积累, 导致叶面积缩小, 并在花生等作物中引发碳同化受阻和光抑制现象^[10]。

植物的光合能力直接体现了其捕获和利用光能的效率, 是决定植株生长状况和产量的关键因素^[11]。在光合作用机制研究中, 叶绿素荧光分析技术作为一种“内在探针”, 相较于气体交换等表观指标, 能够更本质地揭示光系统内部的生理状态^[12]。通过高强度激发光诱导获得的叶绿素 a 快速荧光动力学(O-J-I-P chlorophyll a fluorescence transient, OJIP)曲线, 能够完整反映光系统 II (photosystem II, PSII)的生理状态。该曲线可揭示 PSII 在类囊体膜上的光化学反应过程、能量转化效率及反应中心复合体结构完整性。该曲线包含 O、J、I、P 等特征相位, 各相位对应的荧光强度及变化形态可用于解析光合电子传递链的效率及其能量分配模式, 进而实现对植物光合性能的无损评估^[13]。

华北平原地势辽阔, 是我国小麦和玉米等主粮作物的核心种植区域。玉米兼具粮食、饲料和工业原料等多重用途, 对国家粮食安全具有显著的战略价值。根据农业农村部《“十四五”全国种植业发展规划》, 截至 2021 年, 全国玉米种植产量为 27 255 万 t^[14], 截至 2023 年, 种植面积达到约 4 200 万 hm²^[15]。作为我国夏玉米最集中的产区, 华北在玉米生产中占据关键地位^[16]。然而, 该地区低肥力胁迫土壤占比较高, 限制了单产水平的提升, 已成为制约玉米产量增长的主要因素。在此背景下, 促进作物健壮生长成为提高玉米产量的关键途径之一。长期以来, 化学肥料在保障粮食生产中发挥了不可替代的作用, 但近年来化肥的过量投入与不合理施用现象日益突出, 不仅带来环境污染风险, 也给农业生态系统造成压力^[1]。因此, 推动绿色、可持续的农业生产方式转型已成为保

障国家粮食安全与提升农民收益的迫切需求。

近年来, 研究表明有益根际微生物在缓解环境胁迫对作物生长的不利影响方面具有重要作用。例如, Velivelli 等^[17]指出, 根际促生菌(plant growth-promoting rhizobacteria, PGPR)和丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)能够通过促进作物对多种营养元素的吸收, 改善植株健康状况, 进而提高作物产量。Bashan 等^[18]的研究进一步揭示, 解磷细菌通过合成葡萄糖酸和柠檬酸等有机酸, 使其羟基和羧基螯合磷结合阳离子(如 Ca²⁺、Fe³⁺和 Al³⁺), 或通过释放质子(H⁺)降低土壤 pH, 从而将不溶性磷转化为可被植物吸收的有效形态, 这一过程不仅改善了土壤理化性质, 也有助于作物增产。He 等^[19]的研究也证实, 接种假单胞菌(*Pseudomonas* sp.) M30-35 和芽孢杆菌(*Bacillus* sp.) WM13-24 可显著提高黑麦草的地上部生物量、叶绿素含量、全氮与全磷含量, 并增强其在干旱胁迫下的光合能力。此外, 接种 AMF 也被证明能够提高叶绿素含量、改善光合性能, 同时促进保护性物质积累与渗透调节能力, 从而缓解低温对玉米和大麦的胁迫伤害^[20-21]。鉴于低肥力胁迫土壤常因营养匮乏导致作物光合效率低下和产量受限, 因此筛选既能改良土壤理化性质又能提升作物光合作用的根际促生微生物已成为当前研究的关键切入点。本实验室前期研究发现, 霍氏假单胞菌(*Pseudomonas huaxiensis*) M11 具有解磷固氮的生防特性, 巨大芽孢杆菌(*Bacillus megaterium*) M28 具有固氮、产吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)的特性。为验证这 2 种菌株在植物体内的实际促生效果, 本研究通过盆栽试验评估了它们在低肥力胁迫下对玉米生长发育的改善作用。然而, 其具体的生理与分子水平作用机制尚不明确。本研究将主要探讨 M11 和 M28 对低肥力胁迫下玉米生长发育和光合作用影响的不同, 以期明确和比较 2 种菌株缓解玉米在低肥力胁迫下光合障碍的关键生理机制, 旨在为玉米高产栽培及优化

养分管理技术提供理论基础和技术指导。

1 材料与amp;方法

1.1 菌株和培养条件

P. huaxiensis M11 和 *B. megaterium* M28 为本实验室保存菌种，具有显著促生和提高植物抗性的作用。菌株 M11 和 M28 的菌悬液制备：将 2 株菌株分别接种于 LB 固体培养基(含胰蛋白胨 10.0 g/L，酵母提取物 5.0 g/L，氯化钠 10.0 g/L，琼脂 15.0–20.0 g/L，pH 7.0–7.2)，30 °C 恒温培养 48 h 进行活化。之后挑取形态良好的单菌落转接至 LB 液体培养基，在 30 °C、200 r/min 条件下振荡培养约 12–16 h，获得活菌浓度为 1×10^9 CFU/mL 的菌悬液备用。玉米种子选用‘郑单 958’。

1.2 盆栽试验设计

试验于 2024 年在河北省农林科学院农业资源环境研究所智能温室完成。选取籽粒饱满、大小均匀的玉米种子进行表面消毒：先用 75% 乙醇浸泡 1 min，再用 5% 次氯酸钠溶液处理 2 min，之后用无菌水反复冲洗 7–8 次，最后用无菌滤纸吸干表面水分。将种子播于填充基质的育苗盘中，待幼苗生长至三叶期时选取长势均匀的健康苗进行移栽。试验采用直径 32 cm、高 25 cm 的花盆，每盆装土壤 10 kg。共设置 4 组处理：(1) 对照组(control check, CK)，土壤取自河北省农林科学院农业资源环境研究所大棚，为营养元素正常的土壤(38°05'63"N, 114°44'02"E, 海拔 52.1 m)；(2) 低养分处理(low nutrient treatment, LNT)，土壤取自河北省石

家庄市藁城区低肥力胁迫土壤(38°05'95"N, 114°76'28"E, 海拔 53.7 m)；(3) 低养分处理+浇灌菌液 M11 (M11+LNT)；(4) 低养分处理+浇灌菌液 M28 (M28+LNT)。2 种土壤的营养元素基本信息见表 1。每处理设置 10 盆，每盆定植 1 株，重复 3 次。M11+LNT 和 M28+LNT 处理组于移栽当天在每株玉米根部浇灌 10 mL 菌悬液，CK 和 LNT 组浇灌等量清水。所有植株置于人工气候室中培养，设定温度为 25 °C，光周期为 12 h 光照/12 h 黑暗。30 d 后以相同方式对 M11+LNT 组和 M28+LNT 组进行第二次菌液追加。指标测定：于玉米抽雄期进行植株表型与生理指标测定。使用叶绿素仪(Konica Minolta 公司)测定功能叶片的叶绿素相对含量(soil and plant analyzer development value, SPAD 值)；株高定义为从茎基部至植株自然最高点的垂直高度；茎粗为地上部茎基段的直径；第三片真叶的长度和最大宽度分别记录为叶长与叶宽。之后将植株按地上部和根系分开，分别称取鲜重；样品置于电热恒温鼓风干燥箱(上海智城分析仪器制造有限公司)中经 105 °C 杀青 15 min，再将温度设置为 70 °C 烘至恒重，冷却后测定干重。

1.3 土壤养分的测定

在玉米生长至抽雄期时小心地将整株根系取出，轻柔抖落附着于根表的松散土壤即根围土。准确称取 10 g 样品，装入无菌采样袋中，将所得土样过 2 mm 筛，均匀平铺于洁净报纸上，于室内条件下自然风干。风干后的土样用于土壤理化性质的系统测定。土壤有机质含量采用重铬酸钾氧化-外加热法测定；全氮含量使用凯氏定氮法进行测定；全磷含量采用酸消解-

表1 本研究所用土壤基本理化性质

Table 1 Soil basic physicochemical properties of this study

处理 Treatments	全氮 Total nitrogen (g/kg)	有机质 Organic matter (g/kg)	水解性氮 Alkaline hydrolyzable nitrogen (mg/kg)	有效磷 Available phosphorus (mg/kg)	速效钾 Available potassium (mg/kg)	pH
LNT	0.16	4.00	13.00	7.28	24.67	8.78
CK	1.45	18.17	68.60	27.19	150.00	7.27

电感耦合等离子体发射光谱法(acid digestion-inductively coupled plasma optical emission spectrometry, ICP-OES)分析;速效磷含量通过碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法测定;速效钾含量采用乙酸铵浸提-原子吸收分光光度法测定;碱解氮含量应用碱解扩散法进行定量;土壤电导率(electrical conductivity, EC)和 pH 值分别按水土比 5:1 和 2.5:1 浸提后,分别使用电导率仪和 pH 酸度计[梅特勒-托利多仪器(上海)有限公司]进行测定^[22]。

1.4 光合参数的测定

于玉米生长至抽雄期时采用便携式光合测定系统(PP System 公司)对该时期植株自上而下第 3 片完全展开叶片的气体交换参数进行系统测定,包括净光合速率(net photosynthetic rate, P_n)、蒸腾速率(transpiration rate, T_r)、气孔导度(stomatal conductance, G_s)、胞间 CO_2 浓度(intercellular CO_2 concentration, C_i)、水分利用效率(water use efficiency, WUE)以及水汽压差(vapour pressure deficit, VPD)。测定过程中叶室参数设置:光合有效辐射(photosynthetically active radiation, PAR)为 $1\ 600\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, CO_2 浓度为 $360\ \mu\text{mol}/\text{mol}$,光源为 LED^[23]。每个试验组均进行 3 次独立重复测量。

1.5 荧光参数的测定

采用便携式光合仪(Li-COR 公司)对玉米叶片叶绿素荧光参数进行测定。测定前,将植株于黑暗环境中适应一整夜,选取生长状况良好且长势均匀的第 3 片完全展开叶作为测试对象。首先关闭作用光,施加饱和脉冲光,光强为 $8\ 000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,依次获取暗适应下的最小荧光(minimal fluorescence, F_0)与最大荧光(maximal fluorescence, F_m)以及最大光化学效率(maximum quantum yield of PSII, F_v/F_m)。随后,在光环境下活化 1 h,根据实际环境光强度设定活化光强,于 $600\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 的光照条件下测定光适

应状态下的最小荧光(light-adapted minimal fluorescence, F_0')、最大荧光(light-adapted maximal fluorescence, F_m')、非光化学淬灭系数(non-photochemical quenching, NPQ)、实际光化学量子产量(actual quantum yield of PSII, Φ_{PSII})、表观光合电子传递速率(electron transport rate, ETR)、光化学淬灭系数(photochemical quenching, qP)和基于激发能压力的光化学淬灭系数(fraction of open PSII centers based on excitation energy, qL)。

1.6 快速叶绿素荧光诱导动力学(OJIP)曲线的测定

分别将不同处理的玉米幼苗完全展开功能叶进行 20–30 min 的暗适应处理。利用便携式光合仪测定该叶片的 OJIP 曲线。测定时避开主叶脉区域,通过强度为 $3\ 000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 的脉冲红光诱导叶片荧光,信号采集时间自 $2\ \mu\text{s}$ 起至 1 s 结束。每个处理设 3 次重复。以对数时间为横轴,依据光合测定系统自动输出的不同时刻荧光强度值绘制 OJIP 曲线。将曲线在各时间区间的荧光信号标准化为相对可变荧光,应用零一归一法进行处理:将起始点 O (0 ms) 处的相对荧光设为 0,分别将 J 点(2 ms)、I 点(30 ms)和 P 点(1 000 ms)的相对荧光值标定为 1,以此实现标准化。参照 Li 等^[24]提出的方法,计算标准可变荧光(standardized variable fluorescence at time t , V_t)、相对可变荧光(difference in relative variable fluorescence, ΔV_t),以及参数 I 相到 P 相之间的带面积(band area between the I and P steps, W_{I-P})、I–P 带面积的差值(difference in the band area between the I and P steps, ΔW_{I-P})、O 相到 K 相之间的带面积(band area between the O and K steps, W_{O-K})、O–K 带面积的差值(difference in the band area between the O and K steps, ΔW_{O-K})。其中,在任意时间点 t 的标准可变荧光(standardized variable fluorescence at time t , V_t)计算如公式(1)所示。

$$V_t=(F_t-F_o)/(F_m-F_o) \quad (1)$$

式中： F_t 表示暗适应样品在光照时间为 t 时的荧光强度， F_o 为PSII反应中心处于完全开放状态时的最小荧光值(即 $t=0$ 时的荧光)， F_m 代表OJIP曲线中P点所对应的最大荧光强度。

K点处的相对可变荧光(relative variable fluorescence at the K-step, V_K)计算如公式(2)所示。

$$V_K=(F_K-F_o)/(F_m-F_o) \quad (2)$$

式中： F_K 为OJIP荧光动力学曲线在300 μ s时间点(K点)的荧光数值。

J点处的相对可变荧光(relative variable fluorescence at the J-step, V_J)计算如公式(3)所示。

$$V_J=(F_J-F_o)/(F_m-F_o) \quad (3)$$

式中： F_J 为OJIP曲线在2 ms处(J点)的荧光测量值。

K点的可变荧光占J点与基础荧光之差的比列参数(fluorescence kinetic parameter at the K-step, W_K)表达计算如公式(4)所示。

$$W_K=(F_K-F_o)/(F_J-F_o) \quad (4)$$

依据Strasser等^[25-26]、李鹏民等^[27]建立的分析框架，计算快速叶绿素荧光诱导动力学分析(junction-intermediate-peak test, JIP-test)各项荧光参数。

1.7 籽粒产量

玉米达到成熟期后，各处理随机采集10个玉米穗作为样本，测定每穗的质量为鲜重。样本经自然风干处理后，再测定每穗的质量为干重。

1.8 数据统计与分析

数据处理与统计分析分别采用Microsoft Excel 2016和SPSS 22.0软件完成。其中，显著性差异检验通过单因素方差分析(one-way ANOVA)并结合Duncan's多重比较方法进行，设定显著性水平为 $P<0.05$ 。绘图使用GraphPad Prism 8和Origin 2021进行绘制。

2 结果与分析

2.1 土壤养分含量

LNT处理的土壤养分贫瘠，各养分含量极显著低于CK组($P<0.01$)，pH和EC值则显著高于CK组(表2)。与LNT处理组相比，M11+LNT和M28+LNT处理对土壤养分指标产生了明显的积极影响，其中M11+LNT处理组变化更为显著。M11+LNT处理显著提升了土壤中的全磷、有机质、有效磷和速效钾含量($P<0.05$)，相较于LNT处理组增幅分别达到12.76%、18.05%、23.12%和50.88%，其中速效钾的提高尤为突出，表明M11菌株在促进钾元素有效性方面具

表2 不同处理对土壤养分含量的影响

Table 2 Effects of different treatments on soil nutrient content

处理 Treatments	全氮 Total nitrogen (g/kg)	全磷 Total phosphorus (g/kg)	有机质 Organic matter (g/kg)	水解性氮 Alkaline hydrolyzable nitrogen (mg/kg)	有效磷 Available phosphorus (mg/kg)	速效钾 Available potassium (mg/kg)	pH	电导率 Electrical conductivity (μ s/cm)
M11+LNT	0.29±0.04c	0.75±0.05b	5.08±0.11b	25.21±1.84b	34.72±2.79a	71.17±9.07b	7.99±0.20a	125.00±24.02b
M28+LNT	0.32±0.02b	0.71±0.04bc	4.40±0.39c	20.94±4.65b	22.12±5.75bc	55.17±8.08c	7.89±0.11ab	137.67±25.58b
LNT	0.26±0.02c	0.66±0.03c	4.31±0.12c	20.48±5.18b	16.42±3.36c	47.17±6.51c	8.30±0.13a	205.33±28.58a
CK	1.52±0.05a	1.15±0.09a	19.07±0.50a	74.64±4.35a	28.42±2.44ab	151.17±9.50a	7.45±0.40b	103.67±11.59b

不同小写字母表示不同处理之间的差异达显著水平($P<0.05$)。

Means followed by different lowercase letters are significantly different according to Duncan's test ($P<0.05$).

有显著作用。另一方面, M11+LNT 处理还使土壤电导率显著降低了 39.12%, 说明土壤盐分状况得到改善, 可能更有利于作物根系生长和养分吸收。此外, 尽管全氮和水解性氮含量在处理上也呈上升趋势, 但其差异未达显著水平 ($P>0.05$)。M28+LNT 处理则显著提高了土壤的全氮含量, 其他理化指标虽然也有提高, 但变化不显著 ($P>0.05$)。

2.2 玉米生理指标

低肥力胁迫处理显著降低了玉米的株高、

叶长、叶宽以及干重和鲜重(图 1)。与 CK 相比, LNT 处理的玉米株高、叶长和叶宽分别下降了 43.13%、38.35% 和 37.63%。与 LNT 处理相比, M11+LNT 处理的玉米株高、叶长和叶宽分别提高了 38.63%、24.42% 和 21.26%, 而 M28+LNT 处理仅株高达到显著差异 ($P<0.05$), 提高了 33.68%。LNT 处理显著降低了玉米叶片的相对叶绿素含量 ($P<0.05$), M11+LNT 处理相比 LNT 处理显著提高了玉米叶片的相对叶绿素含量 30.36% ($P<0.05$), 而 M28+LNT 未达到显著差异 ($P>0.05$)。与对照相比, LNT 处理极显著地降低

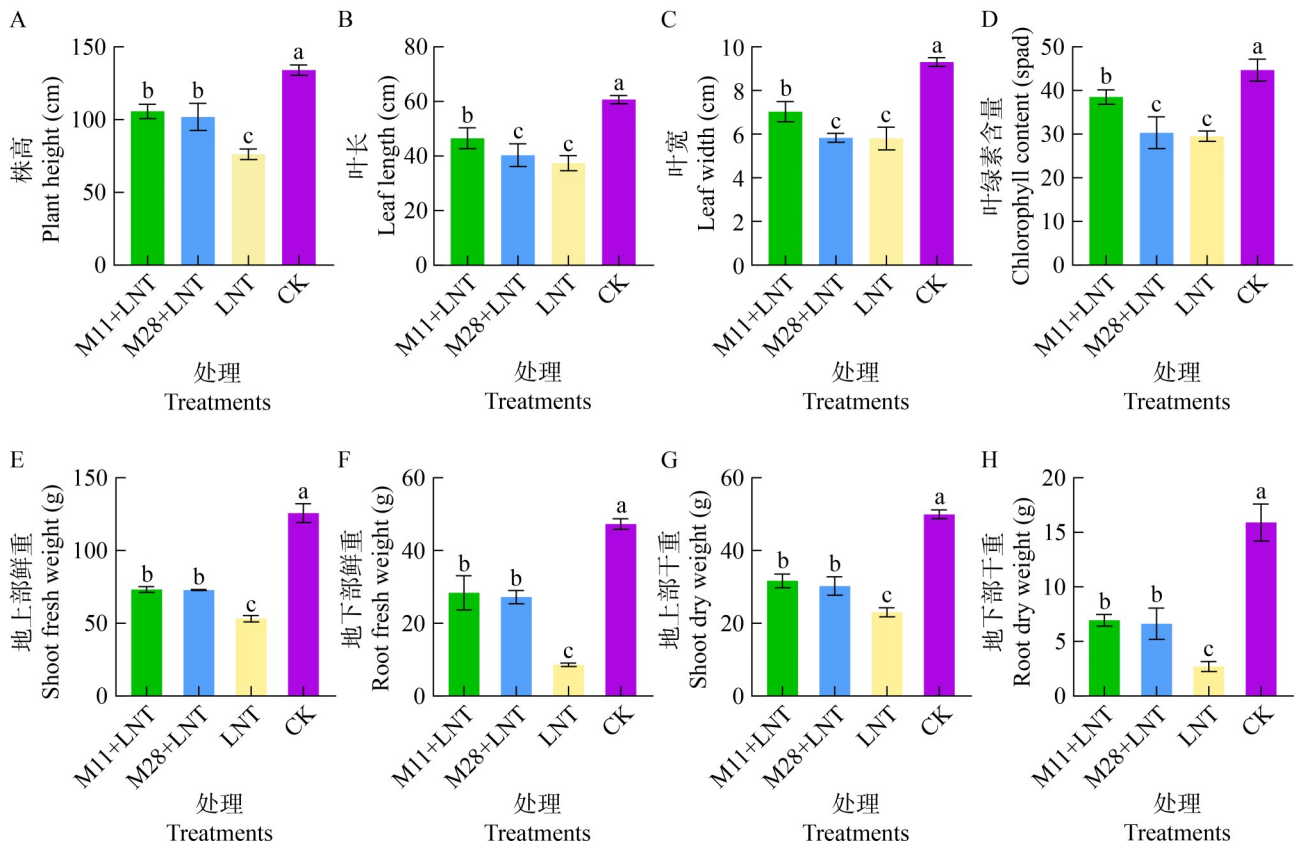


图1 不同处理对抽雄期玉米植株生理指标的影响。A: 株高; B: 叶长; C: 叶宽; D: 叶绿素含量; E: 地上部鲜重; F: 地下部鲜重; G: 地上部干重; H: 地下部干重。图中柱体上方的不同小写字母表示不同处理间在 $P<0.05$ 水平差异显著。下同。

Figure 1 Effects of different treatments on physiological indices of maize plants at the tasseling stage. A: Plant height; B: Leaf length; C: Leaf width; D: Chlorophyll content; E: Shoot fresh weight; F: Root fresh weight; G: Shoot dry weight; H: Root dry weight. Different lowercase letters above the columns indicated that there was significant difference among different treatments at $P<0.05$. The same below.

了玉米植株地上部和地下部的干重和鲜重，分别比 CK 降低了 57.70%、81.83%、53.89% 和 83.02% ($P < 0.01$)，而 M11+LNT 和 M28+LNT 处理均能显著提高玉米植株的干重和鲜重。低肥力胁迫下，M11+LNT 和 M28+LNT 处理有效缓解了玉米生长发育所受的限制，促进了玉米的生长。

2.3 玉米光合生理特性

与对照组相比，LNT 处理显著降低了玉米叶片的 P_n 、 T_r 、WUE 及 G_s ， C_i 和 VPD 则显著提高，玉米的光合作用受到限制(图 2)。接种菌株的处理组显著改善了玉米植株的光合特性，M11+LNT 处理组的效果尤为显著，光合参数达到与对照相同的水平。与 LNT 处理组相比，

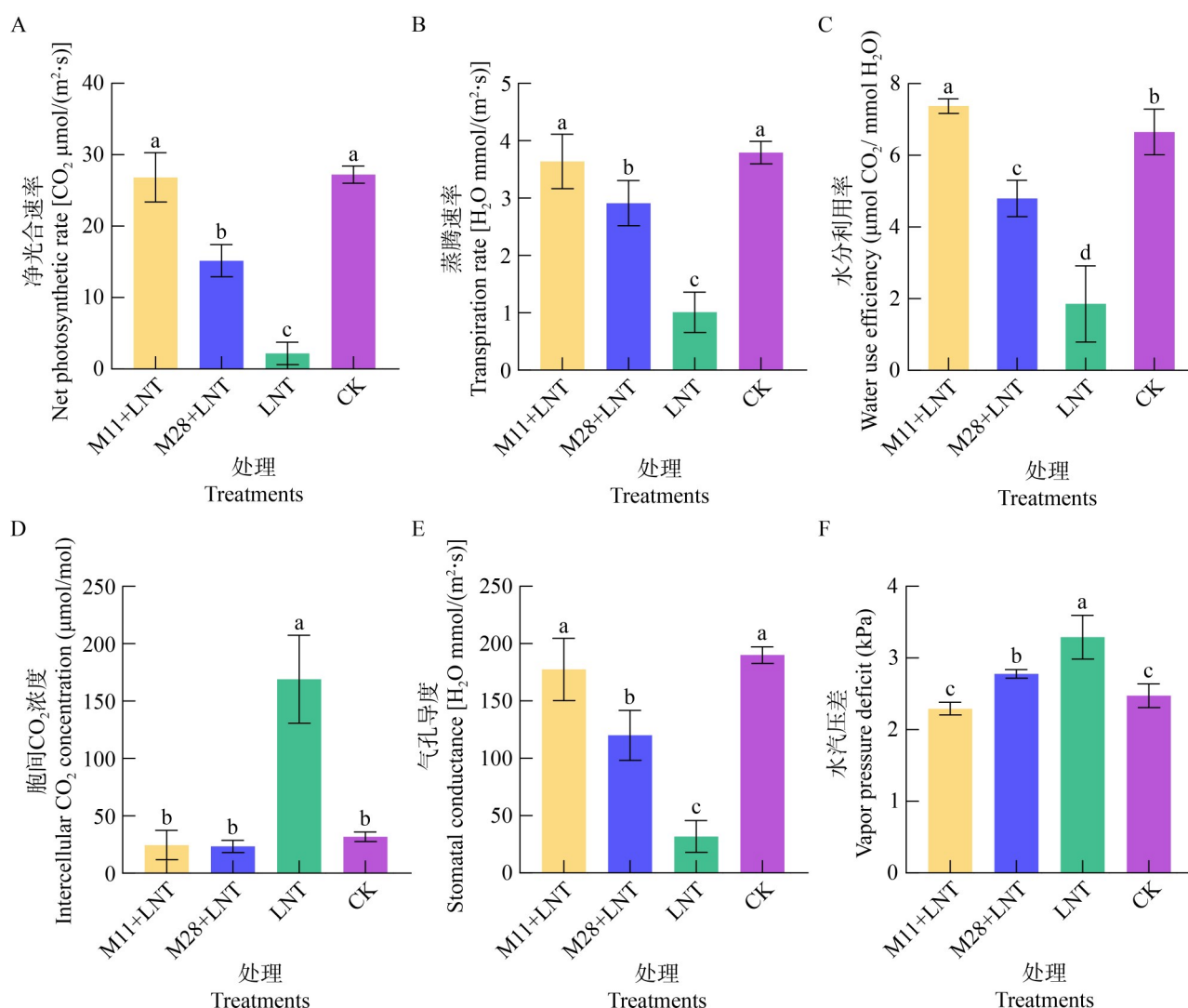


图2 不同处理对抽雄期玉米植株光合参数的影响。A: 净光合速率; B: 蒸腾速率; C: 水分利用率; D: 胞间 CO_2 浓度; E: 气孔导度; F: 水汽压差。

Figure 2 Effects of different treatments on the photosynthetic parameters of maize plants at the tasseling stage. A: Net photosynthetic rate; B: Transpiration rate; C: Water use efficiency; D: Intercellular CO_2 concentration; E: Stomatal conductance; F: Vapour pressure deficit.

M11+LNT 处理使玉米叶片的 P_n 、 T_r 、WUE 及 G_s 均出现显著上升($P<0.05$), 其提高幅度依次达到 11.29 倍、2.61 倍、2.97 倍和 4.58 倍。与此同时, C_i 和 VPD 则显著下降, 降低比例分别为 85.46% 和 30.29%, 与对照组持平。这一现象说明, 接种 M11 菌株有助于减少低肥力胁迫条件下玉米叶片的水分蒸腾损失, 同时增强叶片对 CO_2 的同化能力, 从而整体提升玉米的光合性能。与 LNT 相比, M28+LNT 处理 P_n 、 T_r 、WUE 及 G_s 均显著提升, 但提升幅度显著低于 M11+LNT 处理, 且 C_i 和 VPD 也显著下降, 仅 C_i 值与 M11+LNT 处理组水平相当。

2.4 玉米叶片叶绿素荧光参数

与对照组相比, LNT 处理对 PSII 性能产生了抑制作用。 F_o 显著提高了 31.18%, 表明 PSII 天线色素系统受到一定程度的损伤。 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、ETR 以及 qP 和 qL 均显著降低, 表明 PSII 反应中心的潜在活性和光能转化能力减弱(图 3)。M11+LNT 和 M28+LNT 处理的荧光参数变化趋势一致, F_o 分别显著降低了 27.65% 和 28.50%, 表明 PSII 天线色素系统的损伤减少或能量耗散降低, 反映了光合机构的完整性得到改善。 F_v/F_m 均显著提高, 说明 PSII 反应中心的潜在活性和光能转化能力增强。在光适应条件下, M11+LNT 和 M28+LNT 处理组的 Φ_{PSII} 、ETR 以及 qP 和 qL 均表现出极显著的提升, 两者增幅一致, 均比对照提高了 36.46%–71.75% ($P<0.01$)。这一结果表明, 在光照环境中 PSII 反应中心用于光化学反应的能量比例大幅增加, 线性电子传递速率加快, 反应中心的开放程度更高, 光合作用运行效率显著提升。此外, NPQ 与对照组相比无显著差异, 说明 M11 和 M28 处理在显著提升光能利用效率的同时, 并未额外增加植株的热耗散机制, 暗示其光合性能的改善并非通过增强光保护机制实现, 而是直接优化了光化学反应过程本身。

2.5 OJIP 曲线分析

2.5.1 原始 OJIP 曲线

通过对 OJIP 曲线的分析发现, 对照组的玉米叶片均表现出典型的 OJIP 曲线特征, 包含 O、J、I、P 4 个关键相点, 这表明其 PSII 的基本功能框架完整。然而, 4 组处理在荧光强度及曲线形态上存在显著差异(图 4A)。LNT 处理导致原始 OJIP 曲线发生明显变形, LNT 组的玉米叶片在 O 点(F_o)的荧光值始终高于其他 3 组处理, I 点上升缓慢且 P 点的叶绿素荧光强度显著降低($P<0.05$), 并出现 K 点。与 LNT 处理相比, M11+LNT 和 M28+LNT 处理的玉米叶片的 F_o 值显著下降, 未出现 K 点, I 点和 P 点的叶绿素荧光强度均得到提高。M11+LNT 处理与对照组的 OJIP 曲线变化趋势一致, F_m 值略高于对照; M28 处理的 OJIP 曲线整体趋势低于对照组。

2.5.2 标准 OJIP 曲线

对原始 OJIP 荧光动力学曲线进行标准化处理后, 得到了标准化 OJIP 曲线, 该曲线能更清晰地揭示 PSII 中能量捕获与电子传递的细节特征。与对照组相比, LNT 组植株的标准 OJIP 曲线呈现出典型的胁迫响应模式: 其 O、J 和 I 点的荧光强度均呈增加趋势(图 4B)。其中, J 点显著升高, 反映出 Q_B 及其下游电子受体的还原受阻, PSII 受体侧的电子传递过程受到明显抑制; 同时, O–J 阶段的显著上升进一步证实了电子在 Q_A 处发生积累, 光合线性电子传递链的启动效率降低。其中, 对照组在标准化曲线上出现了明显的 K 峰, 且其荧光强度逐渐上升, 这是 PSII 供体侧受损的标志性特征。K 峰的出现通常与放氧复合物(oxygen evolving complex, OEC)的失活或功能障碍直接相关, 表明水裂解过程受到破坏, 无法及时向 PSII 反应中心提供电子。此外, LNT 组的 P 点荧光强度下降, 且显著低于对照组, 说明其 PSII 的最大光能转化能力受损。相比之下, M11+LNT 和 M28+LNT 处理的标准 OJIP 曲线与对照组趋势一致, 有效缓解了

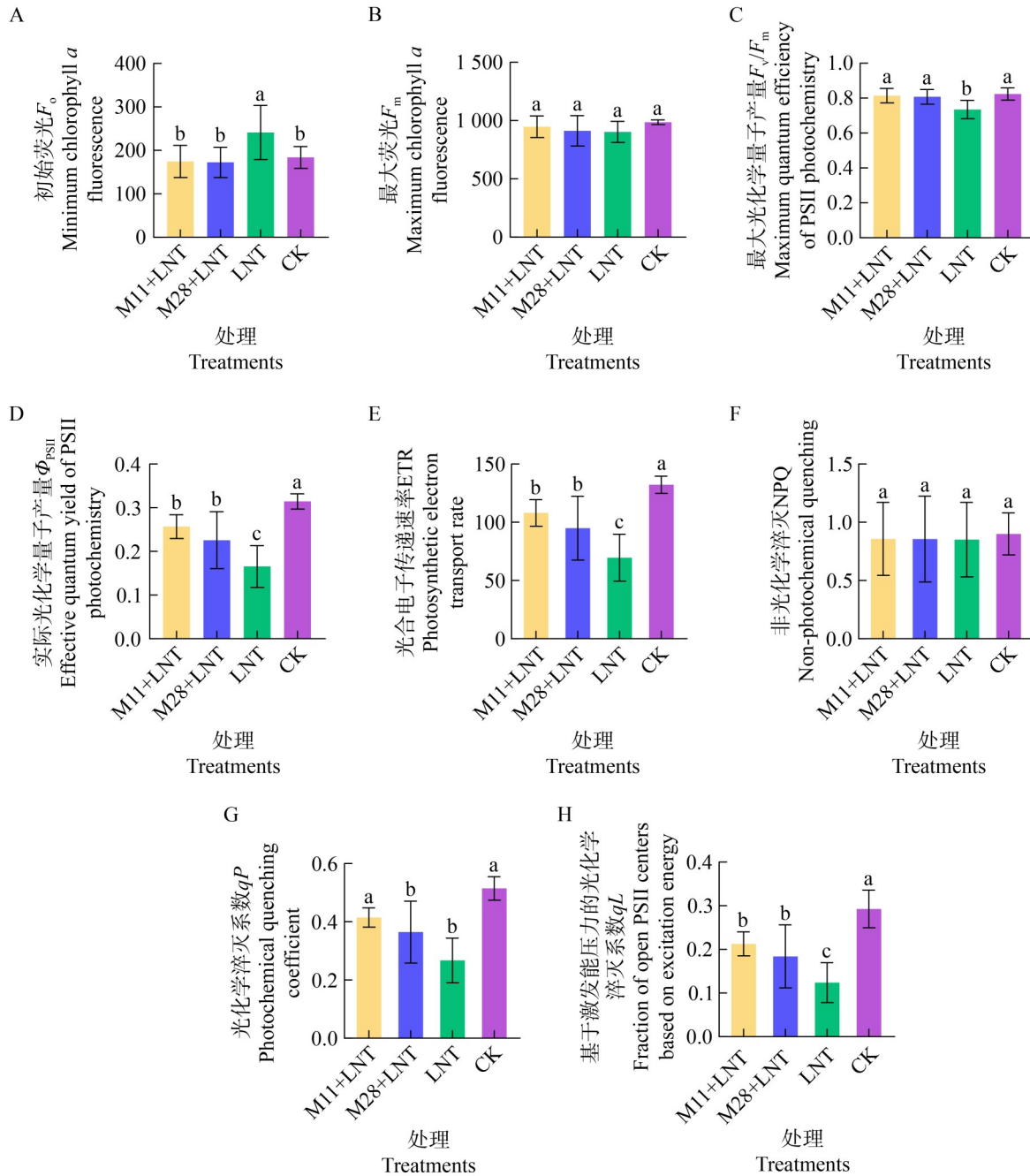


图3 不同处理对抽雄期玉米叶片叶绿素荧光参数的影响。A: 初始荧光; B: 最大荧光; C: 最大光化学量子产量; D: 实际光化学量子产量; E: 光合电子传递速率; F: 非光化学淬灭; G: 光化学淬灭系数; H: 基于激发能压力的光化学淬灭系数。

Figure 3 Effects of different treatments on chlorophyll fluorescence parameters in maize leaves at the tasseling stage. A: Minimal fluorescence; B: Maximal fluorescence; C: Maximum quantum yield of PSII; D: Actual quantum yield of PSII; E: Electron transport rate; F: Non-photochemical quenching; G: Photochemical quenching; H: Fraction of open PSII centers based on excitation energy.

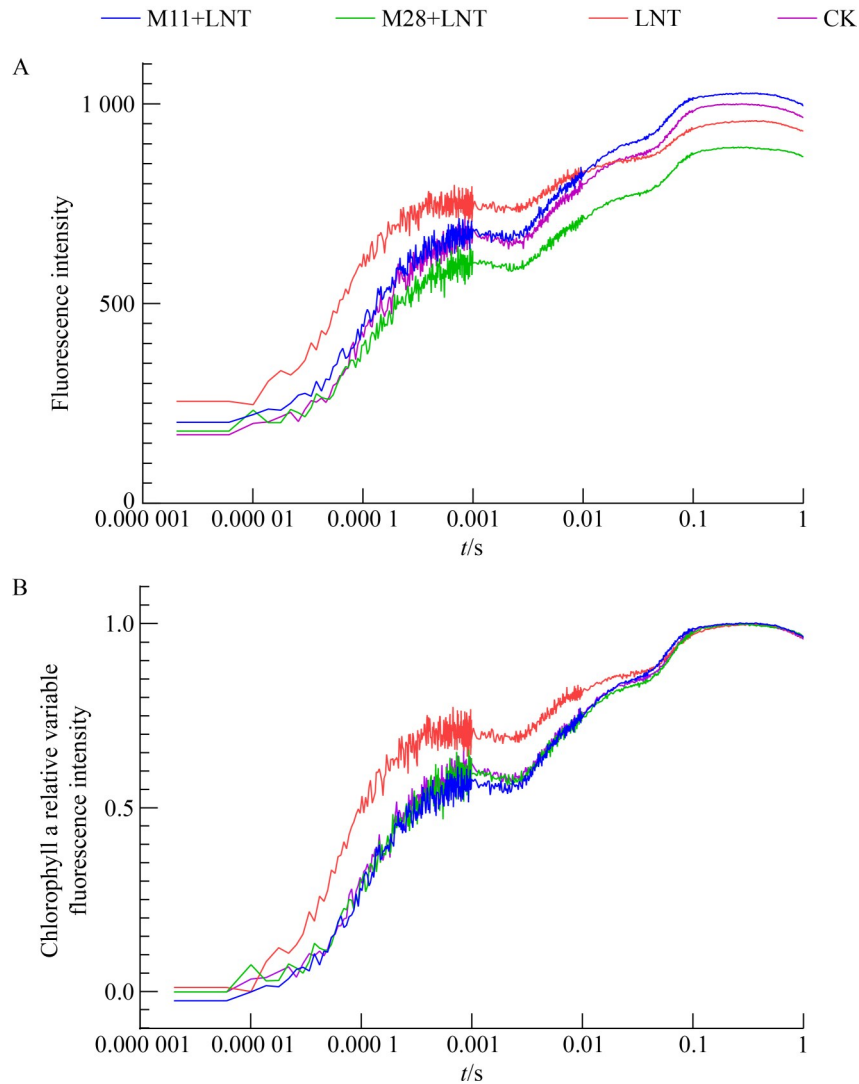


图4 不同处理对玉米叶片OJIP曲线和标准OJIP曲线的影响。A: 玉米叶片OJIP曲线; B: 玉米叶片标准OJIP曲线。

Figure 4 Effects of different treatments on the OJIP curves and standard OJIP curves in maize leaves at the tasseling stage. A: The OJIP curves in maize leaves; B: The standard OJIP curves in maize leaves.

土壤低肥力胁迫下营养贫瘠带来的不利影响, 显著降低了胁迫引起的J点升高, 维持了受体侧电子传递的顺畅; 同时抑制了K峰的出现, 表明OEC功能得到保护, PSII供体侧的稳定性增强; 此外, 还提高了I点和P点的荧光强度, 反映出电子传递的能力增强, 整体光化学性能和能量转化效率得到显著改善。

2.5.3 相对可变荧光的差异动力学 ΔF_t 曲线以及标准化荧光差值 ΔF_t

为了更清晰地揭示有益菌处理对玉米PSII原初光化学反应过程的影响, 本研究以LNT组为基准, 计算了其他3组处理在不同时间点的标准化荧光差值(ΔF_t)。通过对图5A中 ΔF_t 曲线的分析, 可以直观地辨别4组处理在电子传递链功能上的细微差异。结果表明, M11+LNT、

M28+LNT 处理和对照组变化趋势相似, 但与 LNT 组在荧光诱导曲线的 O-J 相的 ΔV_t 值存在较大差异, 说明 M11+LNT 和 M28+LNT 处理显著改变了 PSII 反应中心最初的激发能捕获和电子转移过程。M11+LNT 和 M28+LNT 处理在 K 点和 J 点附近显著降低了相对可变荧光强度, 且降幅均达到显著水平 ($P < 0.05$)。如图 5B 所示, K 点 ΔV_t 的显著下降表明, M11+LNT 和 M28+LNT 处理有效缓解了 OEC 供体侧的潜在损伤, 保障了水分裂解功能的高效运行; 而 J 点 ΔV_t 的降低则意味着 PSII 受体侧 Q_A^- 至 Q_B 的电子传递更加顺畅, 电子在 Q_A 处的积累减少, 从而减轻了受体侧的抑制压力。正是由于 K 点和 J 点荧光的显著降低, 使得 M11+LNT 和 M28+LNT 处理在整个 K-J 相能够将相对可变荧光强度维持在一个较低的水平, 这反映出从 PSII 供体侧到受体侧的早期电子传递过程更为高效, 能量阻滞和耗散得以减少。此外, 在 I 点附近, M11+LNT 和 M28+LNT 处理的相对可变荧光强度也始终低于 LNT 组 ($\Delta V_t < 0$)。I 点荧光与 PQ 库的还原状态

及电子传递至光系统 I (photosystem I, PSI) 的效率有关, 该点的降低进一步表明 M11+LNT 和 M28+LNT 处理促进了下游电子传递链的电子流通能力, 使得电子能够更快速地超越 Q_A 和 Q_B , 向 PSI 及最终电子受体输送。通过 ΔV_t 分析, 从动力学角度证实了接种 M11 和 M28 通过同步优化 PSII 供体侧和受体侧功能, 有效增强了线性电子传递链的整体效率, 从而提升了玉米植株的光合性能。

2.5.4 PSI 末端电子受体

在叶绿素荧光动力学分析中, $W_{O-I} \geq 1$ 部分的 I-P 相位振幅是反映 PSI 含量和活性的重要指标, 该参数与 PSI 受体侧末端电子受体库的规模及还原状态密切相关。通常, I-P 相振幅减小表明 PSI 受体侧电子向下游传递的过程受阻, 电子受体库可用性降低或受到抑制, 从而导致 PSI 功能下降。如图 6 所示, LNT 组的 I-P 相振幅在所有处理中为最小, 说明玉米叶片 PSI 受体侧末端的电子受体库严重受限, 造成 PSI 活性受到显著抑制, 可能影响烟酰胺腺嘌呤二核苷酸

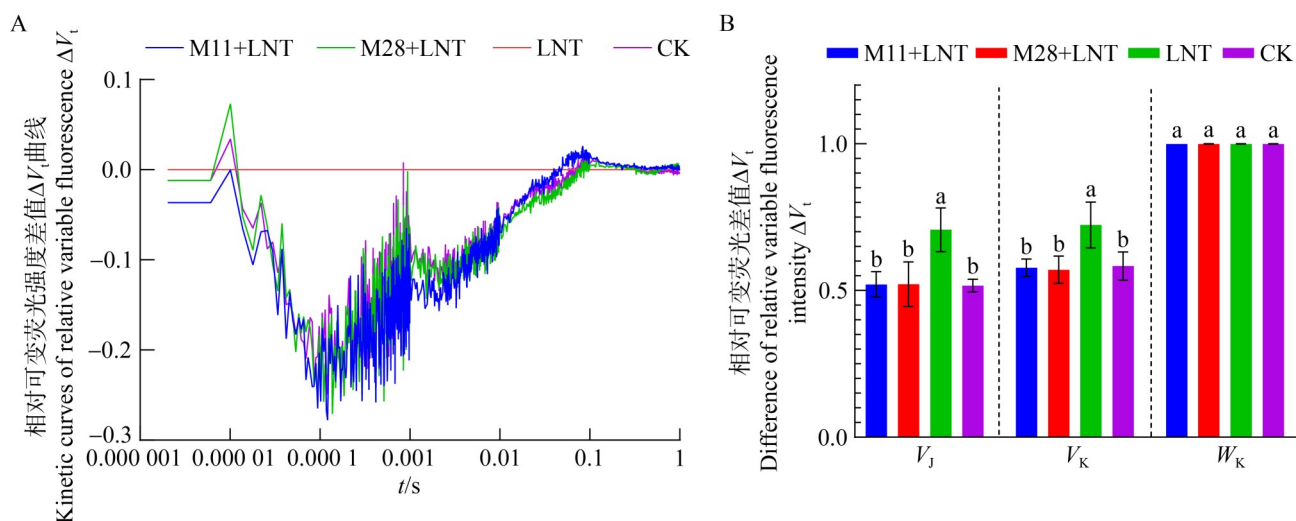


图5 不同处理对玉米叶片相对可变荧光的差异动力学 ΔV_t 曲线和相对可变荧光差值 ΔV_t 的影响。A: 相对可变荧光的差异动力学 ΔV_t 曲线; B: 相对可变荧光差值 ΔV_t 。

Figure 5 Effects of different treatments on the differential kinetic curves of relative variable fluorescence ΔV_t and difference of relative variable fluorescence intensity ΔV_t in maize leaves at the tasseling stage. A: Differential kinetic curves of relative variable fluorescence ΔV_t ; B: Difference of relative variable fluorescence intensity ΔV_t .

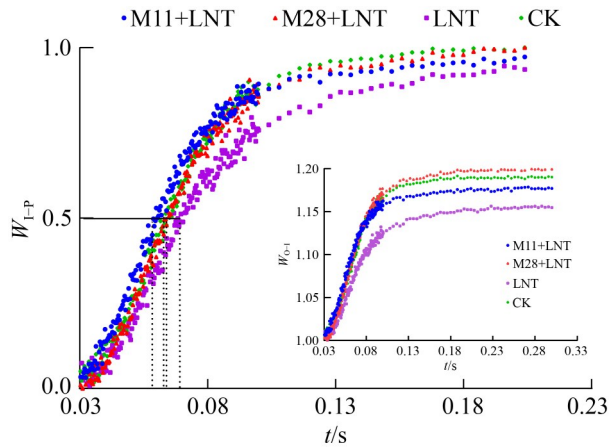


图6 不同处理对玉米叶片O-I和I-P相荧光差异动力学的影响

Figure 6 Effects of different treatments on the fluorescence difference kinetics of the O-I and I-P phases in maize leaves.

磷酸(nicotinamide adenine dinucleotide phosphate hydrogen, NADPH)的生成和碳同化效率。相比之下, M11+LNT 处理、M28+LNT 处理和对照组变化趋势一致, 显著增大了 $W_{O-I} \geq 1$ 部分 I-P

相的振幅, 表明 M11 和 M28 菌株能够有效缓解 PSI 受体侧电子积累的状况, 增强末端电子受体库的接受能力。这说明 M11+LNT 和 M28+LNT 处理不仅改善 PSII 的电子供应能力, 也优化了 PSI 下游的电子流路径, 从而保障光合电子传递链从 PSII 至 PSI 的整体运行效率, 提升叶片在光能利用与转化方面的性能。

ΔW_{O-K} 值可用于评估类囊体膜间的能量传递状态。当该指标为正值时通常表示类囊体之间的能量传递过程存在阻碍; 而为负值时则表明光合膜系统结构完整, 能量能够高效地在单位间传递。如图 7 所示, 以 LNT 组为基准, 其他 3 组处理的玉米叶片其 ΔW_{O-K} 值整体表现为负值, 说明该处理促进了类囊体间的能量传递, 维持了光合膜结构的完整性。然而, 在 0.02-0.04 ms 的时间区间内, 3 组处理 ΔW_{O-K} 出现短暂正值, 提示该时段内能量传递曾出现轻微受阻。低肥力胁迫的贫瘠条件下, 玉米叶片 PSII 天线系统之间的能量连通性受到明显抑制。经 M11 和 M28 处理后, 类囊体膜间的能量

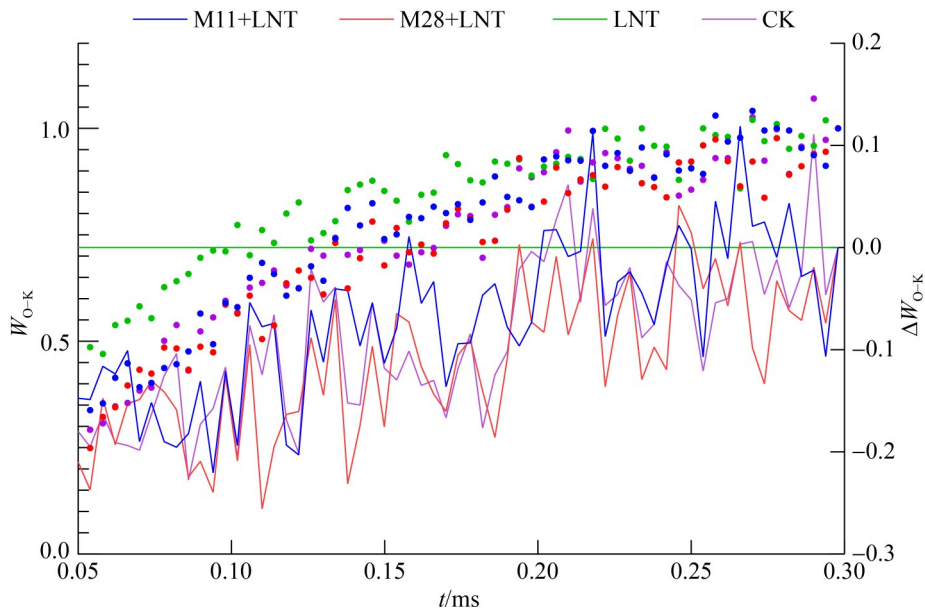


图7 不同处理对玉米叶片O-K相荧光差异动力学的影响

Figure 7 Effects of different treatments on the fluorescence difference kinetics of the O-K phase in maize leaves.

连接性得到显著增强，表明该处理可有效缓解不良环境所导致的光合功能损伤，提升光能利用效率。

2.6 玉米叶片 JIP-test 参数

为解析玉米叶片 PSII 的生理状态，本研究对 OJIP 曲线进行了 JIP-test 参数分析，并将各参数以对照组为基准进行归一化处理以比较不同处理间的相对差异。如图 8 所示，LNT 组的多个荧光参数与对照相比发生显著变化： F_0 、 V_J 、相对荧光曲线的初始斜率 (approximated initial slope of the fluorescence transient, M_0)、单位反应中心吸收的光能(absorption flux per reaction center, ABS/RC)、单位反应中心耗散的能量

(dissipated energy flux per reaction center, DI_0/RC)、用于热耗散的量子比率(quantum ratio for dissipated energy, φ_{D_0})、单位横截面积吸收的光能(absorption flux per cross-sectional area, ABS/CS_0)、单位横截面积的热耗散能量(dissipated energy flux per cross-sectional area, DI_0/CS_0)及单位面积有活性反应中心的数量(number of reaction centers per unit area, RC/CS_0)均显著升高；而单位反应中心捕获的用于电子传递的能量(electron transport flux per reaction center, ET_0/RC)、最大光化学效率(maximum quantum yield for primary photochemistry, φ_{P_0})、捕获的激子将电子传递到电子传递链中超过 Q_A 的其他电子受体的概率(probability that a trapped exciton moves an electron into the electron

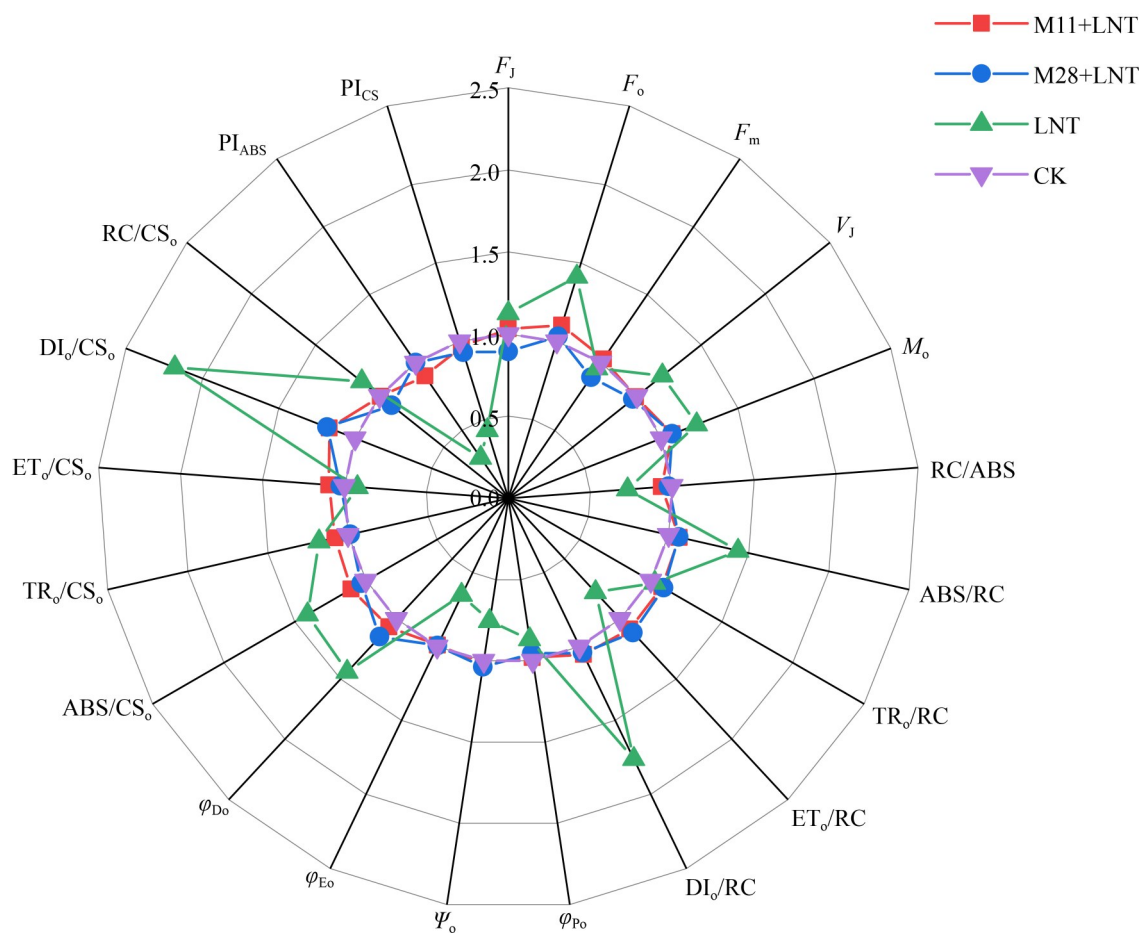


图8 不同处理对玉米叶片JIP-test荧光参数的影响

Figure 8 Effects of different treatments on fluorescence parameters of JIP-test in maize leaves.

transport chain beyond Q_A , Ψ_o)、电子传递的量子产额(quantum yield for electron transport, ϕ_{Eo})、单位横截面电子传递的量子产额(quantum yield for electron transport flux per cross-sectional area, ET_o/CS_o)、以吸收光能为基础的性能指数(performance index on absorption basis, PI_{ABS})和以单位面积为基础的性能指数(performance index on cross section basis, PI_{CS})则显著降低, 且各参数偏离幅度较大, 表明其在能量分配方面与对照组存在显著差异。M11+LNT 处理和 M28+LNT 处理的荧光参数都围绕在对照组附近, 说明接种 M11 和 M28 的玉米叶片叶绿素吸收、捕获和传递光能的能力未受到低肥力胁迫的抑制。

在电子传递方面, 参数 M_o 代表 OJIP 曲线初始斜率, 反映 PSII 反应中心 Q_A 的还原速率。M11 和 M28 处理使 M_o 值较 LNT 组显著降低 13.02% 和 13.01%, 表明 Q_A 再氧化能力增强, 反应中心开放程度提高, 有助于提升电子传递启动效率。同时, M11+LNT 处理组的 ET_o/RC 及 ET_o/CS_o 也分别较 LNT 组显著提高 39.54% 和 18.82%, M28+LNT 处理组分别提高了 43.14% 和 11.11%, 说明 PSII 下游电子传递能力增强, 更多光能用于推动线性电子流。 F_o 值常作为 PSII 反应中心完整性的指标, 其升高通常暗示反应中心受损或失活。本研究中 M11+LNT 处理的 F_o 和 V_j 均显著下降, 降幅分别达 21.89% 与 17.31%, M28+LNT 分别达 26.87% 和 19.04%; 同时, M11+LNT 处理组反映 PSII 综合性能的性能指数 PI_{ABS} 和 PI_{CS} 也分别提高到 LNT 组的 2.02 倍和 1.22 倍, M28+LNT 则提高 2.35 倍和 1.14 倍。这些结果说明 M11 和 M28 的接种有效减轻了低肥力胁迫对 PSII 反应中心的损伤, 有助于维持其光化学活性。

在能量耗散方面, M11+LNT 和 M28+LNT 处理组的 DI_o/RC 和 DI_o/CS_o 均显著低于 LNT

组, 反映热耗散的能量比例下降; 而 M11+LNT 处理组代表电子传递效率的参数 Ψ_o 和 ϕ_{Eo} 分别上升 33.71% 和 51.92%, M28 处理组分别上升 37.08% 和 52.14%。这表明用于光化学反应的能量分配比例提高。此外, M11+LNT 和 M28+LNT 处理组热耗散的量子产额 ϕ_{Do} 也大幅降低, DI_o/RC 降幅达 40.08% 和 40.84%。M11 和 M28 处理优化了光能在 PSII 中的分配比例, 减少无效热耗散, 促进光合电子传递, 从而提高了光能利用效率。

2.7 成熟期玉米的生物量

如图 9 所示, 成熟期玉米产量均表现为 CK 组 > M11+LNT 组 > M28+LNT 组 > LNT 组。M11+LNT 和 M28+LNT 处理的 10 穗玉米鲜重分别为 1.90 kg 和 1.78 kg, 较 LNT 组分别提高了 30.61% 和 22.64%, 干重分别提高了 26.68% 和 23.41%。

3 讨论

我国低肥力胁迫土壤分布广泛, 其产能提升对保障国家粮食安全、推动农业可持续发展

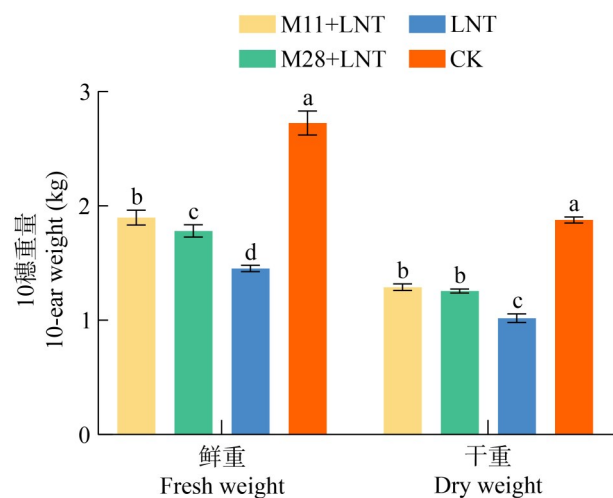


图9 不同处理对成熟期玉米产量的影响

Figure 9 Effects of different treatments on maize yield at the mature stage.

具有重要战略意义。据《2019年全国耕地质量等级情况公报》^[28]显示,低肥力胁迫土壤面积约占全国耕地总面积的68.76%,显示出巨大的增产潜力与提升空间。玉米作为我国北方主要的粮食作物,其生产状况直接关系到国家粮食供给安全、农业生态稳定及区域经济发展,一直是农业科研关注的重点领域。本研究以河北省藁城区东南部的典型贫瘠耕地土壤为研究对象,该区域土壤肥力低下,玉米产量长期处于较低水平。庞党伟等^[29]研究表明,改良土壤肥力不仅有助于提高作物产量,还在固碳减排、应对气候变化等方面发挥积极作用。然而,当前研究多集中于土壤物理化学性质的改良与培肥,关于低肥力胁迫土壤条件对作物光合生理机制影响的系统性研究仍较为缺乏。因此,探讨贫瘠土壤环境下作物光合性能响应特征与调控途径,对挖掘低肥力胁迫土壤产能潜力、确立针对性改良策略具有重要理论价值与实践意义。

低肥力胁迫土壤普遍存在养分贫瘠问题,主要表现为氮、磷、钾等关键矿质元素含量偏低,严重制约作物正常生长。这类土壤环境易导致作物干物质积累量减少、总叶面积缩小及叶绿素含量下降,进而抑制作物生物量与产量的形成^[30]。Adams等^[31]研究指出,在磷素胁迫条件下,植物光合产物输出受阻与生物量增长受限可引发光合作用的反馈抑制。孙志宇等^[32]的研究进一步表明,亚低磷胁迫会显著抑制花生功能叶片的 P_n 、 T_r 与 G_s ,从而导致其光合能力全面下降。玉米作为C4作物,具备较高的光能利用效率和二氧化碳同化能力,其光合性能的维持对产量形成至关重要。卢怡宁等^[15]研究发现,适量施氮能够提高土壤养分有效性,为碳氮矿化提供底物,促进有效养分的释放,从而为玉米生长发育和光合作用提供持续的营养供应。Lu等^[33]在山东棕壤上的研究表明,施氮

量约 185 kg/hm^2 可通过提高净光合速率、增加叶绿素含量、优化穗粒数和千粒重等途径显著提升玉米籽粒产量。因此,探索提升土壤氮磷钾供应能力并增强作物光合效率的途径是实现玉米高产的重要研究方向。本研究通过利用低肥力胁迫土壤种植玉米,分别接种*P. huaxiensis* M11和*B. megaterium* M28,发现施加有益菌能够有效缓解由土壤营养胁迫引起的光合抑制现象。接种玉米植株的根际土壤氮磷钾含量均有不同程度的提高,光合特性分析表明,接种处理极大提升了 P_n 、 G_s 、 T_r 和WUE,这与熊伟仡等^[34]的研究结果一致。同时,接种处理显著优化了PSII的功能状态,表现为 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、ETR及 qP 、 qL 的显著提高,同时未引起NPQ的增强,这与在干旱^[35]或低温^[36]胁迫下启动NPQ光保护机制的研究发现不同。当作物光合速率提升,但NPQ不变时说明有益菌对光合性能的保护机制源于光化学反应效率的提升,而非热耗散机制的激活。

PSII是光保护机制的主要作用位点,OJIP曲线能够灵敏地反映PSII反应中心在原初光化学反应过程中的状态变化,为进一步探究M11和M28菌株对玉米PSII反应中心活性、电子传递效率及光保护能力的生理机制,本研究比较了不同处理条件下叶片OJIP荧光动力学的差异。该曲线在胁迫条件下会出现明显的K相,各相位特征与PSII不同功能组分的活性密切相关^[37]。M11+LNT和M28+LNT处理的 F_o 值均显著低于LNT处理, F_o 的降低通常意味着PSII天线色素的光能捕获效率更高,或非辐射能量耗散减少,反映出接种处理可能增强了反应中心的稳定性或开放比例,这与Kalaji等^[38]在胁迫生理研究中提出的 F_o 变化反映了PSII基础状态的观点一致。接种处理的J点荧光强度低于LNT组,说明接种处理减轻了电子传递在 Q_B 之后的受阻情况,PSII受体侧的电子传递能力更

强, Q_A^- 能更有效地将电子向下游传递, 这一发现与 Strasser 等^[26]关于 J 点荧光与电子传递效率负相关的理论阐释相符。尤为重要的是, 接种处理未出现明显的 K 点。K 点的出现通常与 OEC 损伤或供体侧功能障碍密切相关, M11+LNT 和 M28+LNT 处理未出现 K 峰, 表明其成功保护了 PSII 的供体侧, 维持了 OEC 的正常功能, 确保了水裂解过程的持续进行, 这与 Zhang 等^[39]研究结果一致, 也支持了 Chen 等^[40]关于微生物增效剂可缓解光抑制、维持 OEC 稳定的结论。接种处理的 I 点和 P 点的荧光强度始终显著高于 LNT 组。I 点的升高表明电子传递超越 Q_A^- 后, 库侧电子容量及传递效率更高, 类似于 Govindjee^[41]所描述的 PSII-PSI 间电子链通畅的表现; 而 P 点的显著提升则直接证明接种处理植株的 PSII 具有更高的最大光能转化潜力和光化学活性, 这与 Živčák 等^[42]报道中 F_m 升高反映光化学能力增强的结论相一致。综上所述, 接种 M11 和 M28 通过保护 OEC 功能、促进线性电子传递, 全面增强了 PSII 的运行效率, 从而帮助玉米更好地适应低肥力胁迫的贫瘠环境。

通过对原始数据进行标准化处理得到的 ΔV 动力学曲线, 可更清晰地识别胁迫条件下 PSII 反应中心的细微变化^[43]。Zhang 等^[39]研究证实, V_K 的增大与 OEC 损伤密切相关, 表明水裂解过程受限, 向 PSII 反应中心传递的电子数减少; 而 V_I 升高则暗示电子从 Q_A 到 Q_B 的传递受阻, 导致 Q_A 过度积累, 进而降低线性电子传递效率。本研究结果显示, 分别接种 M11 和 M28 后, 玉米叶片未出现明显的 K 相, 且 V_I 和 V_K 值均显著下降, 表明该菌株能够有效减轻营养胁迫对 PSII 供体侧和受体侧电子传递的抑制。值得注意的是, 接种处理还使 $W_{0-1} \geq 1$ 区段的振幅显著增加, 说明 PSI 末端电子受体的还原能力增强, PSI 与 PSII 之间的协调性得到改善, 促进了电子在光合链上的传递。石嘉琦等^[44]研究发现, 高温胁迫下合理施氮可以提高黄瓜叶片 PSII 的 OEC 活性, 促进能量传递, 减缓 PSI 受

体侧末端电子受体库的抑制, 促进叶片光合作用的有序进行。类似地, 本研究中 M11 和 M28 菌株不仅提高了 OEC 活性, 增强了 PSII 的稳定性, 还通过优化 2 个光系统间的电子流分配, 从而提高光能利用效率, 这一机制与 Jain 等^[45]在植物-微生物互作研究中观察到的光合协调增强现象相符。此外, 菌株处理对 PSI 功能的促进作用也支持了 Kalaji 等^[38]提出的观点, 即光合性能的整体提升依赖于 PSII 和 PSI 的协同优化。

为阐明 M11 和 M28 改善玉米光合作用的内在机理, 本研究利用 OJIP 曲线衍生的 JIP-test 参数综合评价了 PSII 反应中心在光能吸收、转化及电子传递等环节的功能特性。电子传递方面, M_0 、 Ψ_0 和 ϕ_{E_0} 等参数可作为 PSII 供体侧功能的重要指标。 M_0 值上升通常意味着 Q_A 还原速率提高, 致使还原型 Q_A^- 积累增多; Ψ_0 与 ϕ_{E_0} 的降低则显示电子超越 Q_A 后的传递过程受到抑制^[46]。本研究中接种处理的玉米叶片 M_0 值明显低于 LNT 组, Ψ_0 和 ϕ_{E_0} 则显著上升, 表明 M11 和 M28 均能减轻 PSII 供体侧的受损程度, 改善能量在反应中心之间的配置, 这与 Strasser 等^[26]提出的“能量流理论”中关于 PSII 功能可塑性的观点一致。 ET_0/RC 与 ET_0/CS_0 的提升, 连同 I-P 阶段振幅的增加, 共同说明 M11+LNT 和 M28+LNT 处理有助于推动 PSII 至 PSI 的电子转移, 强化了 2 个光系统之间的协同作用, 类似现象在 PGPR 促进作物光合性能的研究中也有报道^[47]。在能量耗散方面, 接种处理的 DI_0/RC 、 DI_0/CS_0 和 ϕ_{D_0} 值均显著下降, 伴随初始荧光 F_0 的降低, 反映出以热能形式耗散的光能减少, 表明光合机构更有效地将光能用于光化学反应, 这一结果与 Zhang 等^[48]在研究微生物调控光保护机制中的发现相符。与此同时, 代表 PSII 综合性能的光合性能指数 PI_{ABS} 和 PI_{CS} 均明显提高, 说明 M11+LNT 和 M28+LNT 处理提升了叶片将光能转化为化学能的速率和效益, 增强了光能利用效率, 降低了光抑制发生概率。非光化学淬灭系数 qP 的升高, 表明菌株促使光合机

构在 2 个光系统之间实现了更有效的能量再分配, 加强了光保护能力^[49]。Φ_{PSII} 的显著提高, 进一步支持了 M11 和 M28 主要通过优化电子传递链功能以全面提高叶片光合能力的作用模式, 这与 Živčák 等^[42]强调电子传递效率是限制光合作用的关键因素的观点相一致。

M11 通过显著提升土壤磷钾有效性, 可能更直接地调控了光合作用中的能量代谢、气孔运动与碳同化等关键生理过程。能量代谢方面, 磷作为 ATP 和 NADPH 的重要组成部分, 其有效性的提升直接促进了光合同化力的形成^[50], 本研究中 M11+LNT 处理组 P_n 的显著提升印证了这一机制; 同时, 钾离子作为气孔开闭的主要调节因子, 其有效性的增加显著改善了 G_s , 为 CO₂ 的充分供应创造了条件。在碳同化方面, 磷不仅是卡尔文循环中 RuBisCO、3-磷酸甘油酸激酶等关键酶的必需辅因子, 还直接参与光合产物的转运与转化, 这与孙志宇等^[32]在花生研究中发现的磷胁迫导致碳同化受阻的结论相呼应。此外, 钾通过调节叶片渗透势和保卫细胞膨压, 进一步优化了 C_i 与 WUE 的协同关系^[51]。与 M11 菌株主要提升磷钾有效性不同, M28 对土壤全氮含量的显著提升可能使其调控光合作用的生理路径更侧重于影响叶绿素的生物合成与光合蛋白的含量。氮素是构成叶绿素分子和光合机构如 PSII 反应中心 D1 蛋白、RuBisCO 大亚基等关键蛋白的核心元素^[52]。本研究结果显示, 尽管 M28+LNT 处理对 SPAD 值的提升未达显著水平, 但其促进了 F_v/F_m 、Φ_{PSII} 等反映 PSII 光能转化效率的核心参数的恢复, 这表明 M28 可能通过改善植株氮素营养, 保障了光合机构的生物合成与组装, 从而维持了 PSII 较高的内在活性与稳定性。这一机制与刘鹏等^[3]关于氮素高效利用直接关系玉米光合性能的论述相符, 也印证了卢怡宁等^[15]提出的氮素供应通过促进碳氮代谢为光合作用提供物质基础的观点。M28 处理下, 虽然气体交换参数的

提升幅度不及 M11, 但其可以使 PI_{ABS} 和 φ_{E_o} 恢复到对照水平, 这进一步说明其作用核心可能在于优化光系统单元的结构完整性及其内部电子传递效率, 而非直接驱动气孔开放或碳同化酶的瞬时活化。M11 菌株通过改善磷钾营养直接激活了从光能捕获到碳固定的光合过程, 而 M28 菌株可能主要通过增强光合作用的光能捕获与转化系统的产能效率来间接支持碳同化。图 10 系统阐明了两者分别主导的“磷钾活化-能量驱动”与“氮素促进-结构稳定”2 条调控通路, M11 和 M28 分别从优化 PSII 供体侧与受体侧功能、增强电子传递链通量及稳定 PSI 活性等方面, 缓解了低肥力胁迫对光合电子传递链的阻碍, 避免了辐射耗散, 促进高效的光化学反应。这些结果为根际促生菌通过差异化营养调控策略改善作物光合性能提供了新证据。尽管本研究明确了菌株 M11 与 M28 在低肥力胁迫下的显著缓解效果, 但这些菌株在正常养分土壤条件下是否表现出相同的促生潜力, 其功能是胁迫特异性还是广谱性的, 仍是一个值得深入探究的科学问题。未来的研究将通过增设“正常土壤+接菌”处理组, 进一步界定这些菌株的功能属性, 为微生物菌剂的精准推广提供更全面的理论依据。

4 结论

P. huaxiensis M11 通过改善土壤磷、钾有效性, 而 *B. megaterium* M28 则是通过提高土壤全氮含量优化土壤养分条件, 为植株营造了更有利的根际环境, 进而显著提升叶片光合性能。M11 和 M28 提高光合作用主要体现在光合电子传递方面, 未出现的 K 点和降低的 J 点以及 I-P 相振幅的增大显著优化了 PSII 供体侧与受体侧功能。JIP-test 参数 PI_{ABS}、PI_{CS}、φ_{E_o} 和 Ψ_o 的上升以及 DI_o/RC 的下降说明 M11 和 M28 优化了光能分配, 减少非光化学耗散, 增强光化学效率。

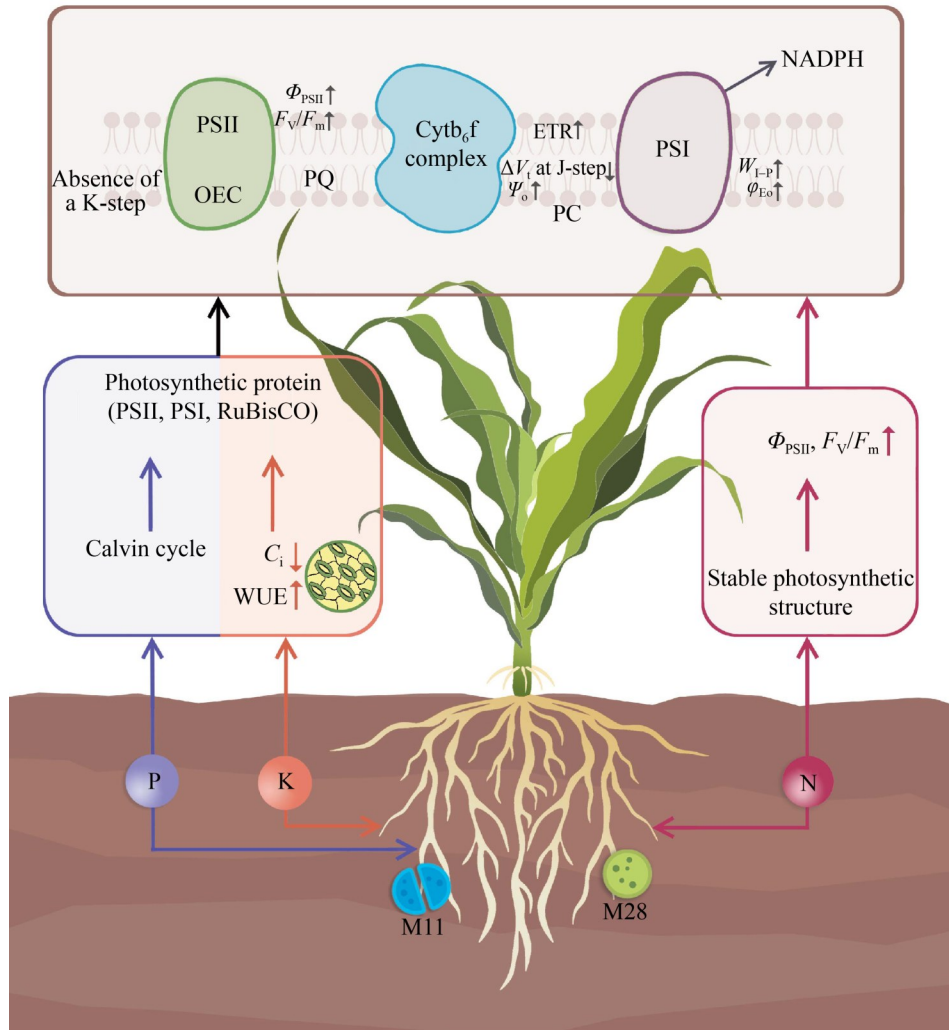


图10 M11和M28提升低肥力胁迫下玉米光合性能的核心作用通路

Figure 10 Key pathway for M11 and M28 in enhancing maize photosynthetic performance under low-fertility stress.

作者贡献声明

马佳：撰写文章、数据分析和经费支持；李孟凯：数据检测与分析处理；贾楠：绘制图片；王旭：提供部分试剂；彭杰丽：语言润色；魏露露：协助实验操作；王浩：方案优化；胡栋：审阅文章、数据解释及稿件审核与修订。

作者利益冲突公开声明

作者声明不存在任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

参考文献

[1] ZHAO SC, LI KJ, ZHOU W, QIU SJ, HUANG SW, HE P. Changes in soil microbial community, enzyme activities and organic matter fractions under long-term straw return in north-central China[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2016, 216: 82-88.

[2] SUN L, WANG SL, ZHANG YJ, LI J, WANG XL, WANG R, LYU W, CHEN NN, WANG Q. Conservation agriculture based on crop rotation and tillage in the semi-arid Loess Plateau, China: effects on crop yield and soil water use[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2018, 251: 67-77.

[3] 刘鹏, 董树亭, 李少昆, 张吉旺. 高产玉米氮素高效利用[J]. 中国农业科学, 2017, 50(12): 2232-2237.

LIU P, DONG ST, LI SK, ZHANG JW. High nitrogen use

- efficiency of high-yielding maize[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2017, 50(12): 2232-2237 (in Chinese).
- [4] 刘军, 齐广平, 康燕霞, 马彦麟, 银敏华, 李晓敏, 栗志. 不同灌溉处理下紫花苜蓿光合特性、叶绿素荧光参数及生物量的变化[J]. *草地学报*, 2019, 27(6): 1569-1576. LIU J, QI GP, KANG YX, MA YL, YIN MH, LI XM, LI Z. Photosynthetic characteristics, chlorophyll fluorescence parameters and biomass of alfalfa under different irrigation treatments[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2019, 27(6): 1569-1576 (in Chinese).
- [5] 李娟, 彭镇华, 高健, 陈媛文. 干旱胁迫下黄条金刚竹的光合和叶绿素荧光特性[J]. *应用生态学报*, 2011, 22(6): 1395-1402. LI J, PENG ZH, GAO J, CHEN YW. Photosynthetic parameters and chlorophyll fluorescence characteristics of *Pleioblastus kongosensis* f. *aureostriatus* under drought stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, 22(6): 1395-1402 (in Chinese).
- [6] 王进斌, 谢军红, 李玲玲, Eunice Essel, 彭正凯, 邓超超, 沈吉成, 颜健辉. 氮肥运筹对陇中旱农区玉米光合特性及产量的影响[J]. *草业学报*, 2019, 28(1): 60-69. WANG JB, XIE JH, LI LL, ESSEL E, PENG ZK, DENG CC, SHEN JC, XIE JH. Effects of nitrogen management on photosynthetic characteristics and yield of maize in arid areas of central Gansu, China[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2019, 28(1): 60-69 (in Chinese).
- [7] 张元帅, 冯伟, 张海艳, 齐双丽, 衡亚蓉, 郭彬彬, 李晓, 王永华, 郭天财. 遮阴和施氮对冬小麦旗叶光合特性及产量的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2016, 24(9): 1177-1184. ZHANG YS, FENG W, ZHANG HY, QI SL, HENG YR, GUO BB, LI X, WANG YH, GUO TC. Effects of shading and nitrogen rate on photosynthetic characteristics of flag leaves and yield of winter wheat[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2016, 24(9): 1177-1184 (in Chinese).
- [8] HENDRICKS S, ZECHMEISTER-BOLTENSTERN S, KANDELER E, SANDÉN T, DIAZ-PINES E, SCHNECKER J, ALBER O, MILOCZKI J, SPIEGEL H. Agricultural management affects active carbon and nitrogen mineralisation potential in soils[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2022, 185(4): 513-528.
- [9] SHI QW, PANG JY, YONG JWH, BAI CM, PEREIRA CG, SONG QB, WU D, DONG QP, CHENG X, WANG F, ZHENG JL, LIU YF, LAMBERS H. Phosphorus-fertilisation has differential effects on leaf growth and photosynthetic capacity of *Arachis hypogaea* L.[J]. *Plant and Soil*, 2020, 447(1): 99-116.
- [10] 索炎炎, 张翔, 司贤宗, 李亮, 余琼, 余辉. 施用磷和钙对花生生长、产量及磷钙利用效率的影响[J]. *作物杂志*, 2021(1): 187-192. SUO YY, ZHANG X, SI XZ, LI L, YU Q, YU H. Effects of phosphorus and calcium applications on the growth, yield, and phosphorus and calcium use efficiency of peanut[J]. *Crops*, 2021(1): 187-192 (in Chinese).
- [11] DONGSANSUK A, LÜTZ C, NEUNER G. Effects of temperature and irradiance on quantum yield of PSII photochemistry and xanthophyll cycle in a tropical and a temperate species[J]. *Photosynthetica*, 2013, 51(1): 13-21.
- [12] YAN K, SHAO HB, SHAO CY, CHEN P, ZHAO SJ, BRESTIC M, CHEN XB. Physiological adaptive mechanisms of plants grown in saline soil and implications for sustainable saline agriculture in coastal zone[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2013, 35(10): 2867-2878.
- [13] BRESTIC M, ZIVCAK M, KALAJI HM, CARPENTIER R, ALLAKHVERDIEV SI. Photosystem II thermostability *in situ*: environmentally induced acclimation and genotype-specific reactions in *Triticum aestivum* L.[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, 57: 93-105.
- [14] 高飞, 翟涛. 收入保险助力玉米大豆带状复合种植推广之思路[J]. *中国保险*, 2022(8): 61-64. GAO F, ZHAI T. Income insurance aids in the promotion of corn-soybean strip intercropping: approaches and insights[J]. *China Insurance*, 2022(8): 61-64 (in Chinese).
- [15] 卢怡宁, 谷晓博, 杜娅丹, 李晓雁, 延廷霖, 赵彤彤. 保护性耕作和施氮促进土壤碳氮矿化提高玉米光合特性和产量[J]. *中国农业科学*, 2025, 58(15): 3051-3063. LU YN, GU XB, DU YD, LI XY, YAN TL, ZHAO TT. Conservation tillage and nitrogen application promote soil carbon and nitrogen mineralization and improve maize photosynthetic characteristics and yield[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2025, 58(15): 3051-3063 (in Chinese).
- [16] 李燕青, 唐继伟, 车升国, 温延臣, 孙文彦, 赵秉强. 长期施用有机肥与化肥氮对华北夏玉米 N₂O 和 CO₂ 排放的影响[J]. *中国农业科学*, 2015, 48(21): 4381-4389. LI YQ, TANG JW, CHE SG, WEN YC, SUN WY, ZHAO BQ. Effect of organic and inorganic fertilizer on the emission of CO₂ and N₂O from the summer maize field in the North China Plain[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2015, 48(21): 4381-4389 (in Chinese).
- [17] VELIVELLI SL, LOJAN P, CRANENBROUCK S, de BOULOIS HD, SUAREZ JP, DECLERCK S, FRANCO J, PRESTWICH BD. The induction of ethylene response factor 3 (ERF3) in potato as a result of co-inoculation with *Pseudomonas* sp. R41805 and *Rhizophagus irregularis* MUCL 41833-a possible role in plant defense[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2015, 10(2): e988076.
- [18] BASHAN Y, KAMNEV AA, DE-BASHAN LE. Tricalcium phosphate is inappropriate as a universal selection factor for isolating and testing phosphate-solubilizing bacteria that enhance plant growth: a proposal for an alternative procedure[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2013, 49(4): 465-479.
- [19] HE AL, NIU SQ, YANG D, REN W, ZHAO LY, SUN YY, MENG LS, ZHAO Q, PARÉ PW, ZHANG JL. Two PGPR strains from the rhizosphere of *Haloxylon ammodendron* promoted growth and enhanced drought tolerance of ryegrass[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 161: 74-85.
- [20] HAJIBOLAND R, JOUDMAND A, ALIASGHARZAD N, TOLRÁ R, POSCHENRIEDER C. Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate low-temperature stress and increase freezing resistance as a substitute for acclimation treatment in barley[J]. *Crop & Pasture Science*, 2019,

- 70(3): 218-233.
- [21] KASCHUK G, KUYPER TW, LEFFELAAR PA, HUNGRIA M, GILLER KE. Are the rates of photosynthesis stimulated by the carbon sink strength of rhizobial and arbuscular mycorrhizal symbioses[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(6): 1233-1244.
- [22] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 1999: 106-195.
LU RK. Analytical Methods of Soil and Agricultural Chemistry[M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 1999: 106-195 (in Chinese).
- [23] 郭娅, 任昊, 王洪章, 张吉旺, 赵斌, 任佰朝, 刘鹏. 高温干旱复合胁迫抑制夏玉米光系统II性能降低籽粒产量[J]. *中国农业科学*, 2024, 57(21): 4205-4220.
GUO Y, REN H, WANG HZ, ZHANG JW, ZHAO B, REN BZ, LIU P. High temperature and drought combined stress inhibited photosystem II performance and decreased grain yield of summer maize[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2024, 57(21): 4205-4220 (in Chinese).
- [24] LI Q, CHEN LS, JIANG HX, TANG N, YANG LT, LIN ZH, LI Y, YANG GH. Effects of manganese-excess on CO₂ assimilation, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, carbohydrates and photosynthetic electron transport of leaves, and antioxidant systems of leaves and roots in citrus grandis seedlings[J]. *BMC Plant Biology*, 2010, 10: 42.
- [25] STRASSER RJ, SRIVASTAVA A, TSIMILLI-MICHAEL M. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples[J]. *Probing photosynthesis: Mechanisms, Regulation and Adaptation*, 2000: 445-483.
- [26] STRASSER RJ, TSIMILLI-MICHAEL M, SRIVASTAVA A. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient[M]//Chlorophyll a Fluorescence: a Signature of Photosynthesis. Dordrecht: Springer Netherlands, 2004: 321-362.
- [27] 李鹏民, 高辉远, Reto J. Strasser. 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.
LI PM, GAO HY, STRASSER RJ. Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study[J]. *Acta Physiologica Sinica*, 2005, 31(6): 559-566 (in Chinese).
- [28] 张坪, 朱建军. 数字素养对粮农耕地质量保护技术采纳行为的影响研究[J]. *云南农业大学学报(社会科学)*, 2025, 19(1): 21-28.
ZHANG P, ZHU JJ. Study on the influence of digital literacy on the adoption behavior of cultivated land quality protection technology in food and agriculture[J]. *Journal of Yunnan Agricultural University (Social Science)*, 2025, 19(1): 21-28 (in Chinese).
- [29] 庞党伟, 陈金, 唐玉海, 尹燕桦, 杨东清, 崔正勇, 郑孟静, 李勇, 王振林. 玉米秸秆还田方式和氮肥处理对土壤理化性质及冬小麦产量的影响[J]. *作物学报*, 2016, 42(11): 1689-1699.
PANG DW, CHEN J, TANG YH, YIN YP, YANG DQ, CUI ZY, ZHENG MJ, LI Y, WANG ZL. Effect of returning methods of maize straw and nitrogen treatments on soil physicochemical property and yield of winter wheat[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2016, 42(11): 1689-1699 (in Chinese).
- [30] WANG ZT, LIU L, CHEN Q, WEN XX, LIU Y, HAN J, LIAO YC. Conservation tillage enhances the stability of the rhizosphere bacterial community responding to plant growth[J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2017, 37(5): 44.
- [31] ADAMS WW, MULLER O, COHU CM, DEMMIG-ADAMS B. May photoinhibition be a consequence, rather than a cause, of limited plant productivity[J]. *Photosynthesis Research*, 2013, 117(1): 31-44.
- [32] 孙志宇, 刘欣悦, 张思威, 马明珠, 白蕊, 刘欢, 易伯涛, 韩晓日, 刘轶飞. 外源钙缓解花生亚低磷光合障碍的机制[J]. *植物营养与肥料学报*, 2022, 28(6): 1055-1066.
SUN ZY, LIU XY, ZHANG SW, MA MZ, BAI R, LIU H, YI BT, HAN XR, LIU YF. Exogenous calcium alleviates phosphorus deficiency-induced photosynthetic inhibition in peanut (*Arachis hypogaea*)[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2022, 28(6): 1055-1066 (in Chinese).
- [33] LU F, HU PP, LIN ML, YE X, CHEN LS, HUANG ZR. Photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure responses of citrus leaves to copper toxicity induced by Bordeaux mixture in greenhouse[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(17): 9835.
- [34] 熊伟亿, 徐开未, 刘明鹏, 肖华, 裴丽珍, 彭丹丹, 陈远学. 不同氮用量对四川春玉米光合特性、氮利用效率及产量的影响[J]. *中国农业科学*, 2022, 55(9): 1735-1748.
XIONG WY, XU KW, LIU MP, XIAO H, PEI LZ, PENG DD, CHEN YX. Effects of different nitrogen application levels on photosynthetic characteristics, nitrogen use efficiency and yield of spring maize in Sichuan Province[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2022, 55(9): 1735-1748 (in Chinese).
- [35] OAKLEY CG, SAVAGE L, LOTZ S, LARSON GR, THOMASHOW MF, KRAMER DM, SCHEMSKE DW. Genetic basis of photosynthetic responses to cold in two locally adapted populations of *Arabidopsis thaliana*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(3): 699-709.
- [36] 马佳, 彭杰丽, 贾楠, 王旭, 王占武, 胡栋. 低温胁迫下链霉菌 TOR3209 对番茄叶绿素荧光特性和叶黄素循环的影响[J]. *中国农业科学*, 2024, 57(22): 4522-4540.
MA J, PENG JL, JIA N, WANG X, WANG ZW, HU D. Effects of *Streptomyces* sp. TOR3209 on chlorophyll fluorescence characteristics and xanthophyll cycle in tomato plants under cold stress[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2024, 57(22): 4522-4540 (in Chinese).
- [37] CHEN K, ZHANG MN, ZHU HH, HUANG MY, ZHU Q, TANG DY, HAN XL, LI JL, SUN J, FU JM. Ascorbic acid alleviates damage from heat stress in the photosystem II of tall fescue in both the photochemical and thermal phases[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1373.
- [38] KALAJI HM, GOVINDJEE, BOSHA K, KOŚCIELNIAK J, ŻUK-GOŁASZEWSKA K. Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO₂ assimilation of two Syrian barley landraces[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2011, 73: 64-72.

- [39] ZHANG HH, LI X, CHE YH, WANG Y, LI MB, YANG RY, XU N, SUN GY. A study on the effects of salinity and pH on PSII function in mulberry seedling leaves under saline-alkali mixed stress[J]. *Trees*, 2020, 34(3): 693-706.
- [40] CHEN T, NOMURA K, WANG XL, SOHRABI R, XU J, YAO LY, PAASCH BC, MA L, KREMER J, CHENG YT, ZHANG L, WANG N, WANG ET, XIN XF, HE SY. A plant genetic network for preventing dysbiosis in the phyllosphere[J]. *Nature*, 2020, 580(7805): 653-657.
- [41] GOVINDJEE. A role for a light-harvesting antenna complex of photosystem II in photoprotection[J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(8): 1663-1668.
- [42] ŽIVČÁK M, BRESTIČ M, OLŠOVSKÁ K, SLAMKA P. Performance index as a sensitive indicator of water stress in *Triticum aestivum* L. [J]. *Plant, Soil and Environment*, 2008, 54(4): 133-139.
- [43] ZHANG ZS, LI G, GAO HY, ZHANG LT, YANG C, LIU P, MENG QW. Characterization of photosynthetic performance during senescence in stay-green and quick-leaf-senescence *Zea mays* L. inbred lines[J]. *PLoS One*, 2012, 7(8): e42936.
- [44] 石嘉琦, 刘宇庆, 王艳玲, 杨再强. 施氮对高温胁迫下黄瓜果期荧光特性的影响[J]. *华北农学报*, 2022, 37(2): 84-95.
SHI JQ, LIU YQ, WANG YL, YANG ZQ. Effects of nitrogen application on fluorescence characteristics of cucumber in fruit growth stage under high temperature stress[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2022, 37(2): 84-95 (in Chinese).
- [45] JAIN A, SINGH A, SINGH S, SINGH V, SINGH HB. Comparative proteomic analysis in pea treated with microbial consortia of beneficial microbes reveals changes in the protein network to enhance resistance against *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2015, 182: 79-94.
- [46] KHALID A, AMBREEN S, SHAHZADI AK, HUSSAIN N, MANZOOR A, ATHAR HUR, ZAFAR ZU, ASHRAF M. Proline-induced changes in cellular redox balance by modulating photosystem-II, photosystem-I, and activities of antioxidants in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under salinity stress[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2025, 44(8): 4705-4726.
- [47] BACKER R, ROKEM JS, ILANGUMARAN G, LAMONT J, PRASLICKOVA D, RICCI E, SUBRAMANIAN S, SMITH DL. Plant growth-promoting rhizobacteria: context, mechanisms of action, and roadmap to commercialization of biostimulants for sustainable agriculture[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1473.
- [48] ZHANG XH, HAN CZ, GAO HM, CAO YP. Comparative transcriptome analysis of the garden *Asparagus* (*Asparagus officinalis* L.) reveals the molecular mechanism for growth with arbuscular mycorrhizal fungi under salinity stress[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 141: 20-29.
- [49] KOBLÍŽEK M, KAFTAN D, NEDBAL L. On the relationship between the non-photochemical quenching of the chlorophyll fluorescence and the Photosystem II light harvesting efficiency. a repetitive flash fluorescence induction study[J]. *Photosynthesis Research*, 2001, 68(2): 141-152.
- [50] WANG Y, CHEN YF, WU WH. Potassium and phosphorus transport and signaling in plants[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021, 63(1): 34-52.
- [51] KHOKHAR A, SHARMA V, SINGH MJ, YOUSUF A, SANDHU PS, KUMAR V, BHAT MA. Effect of potassium and magnesium application on growth, yield and nutrient uptake of rainfed maize in the sub-montaneous region of Punjab, India[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2022, 45(14): 2202-2212.
- [52] ZHONG C, CAO XC, BAI ZG, ZHANG JH, ZHU LF, HUANG JL, JIN QY. Nitrogen metabolism correlates with the acclimation of photosynthesis to short-term water stress in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018, 125: 52-62.