

胡杨和灰胡杨叶绿素荧光特性对 地下水位的生态响应

王海珍^{1,2}, 陈加利¹, 韩路^{1,2}

(1. 塔里木大学植物科学学院, 新疆阿拉尔 843300;

2. 新疆生产建设兵团塔里木盆地生物资源保护利用重点实验室, 新疆阿拉尔 843300)

摘要: 选取塔里木河上游不同地下水位的样地作为研究点, 利用便携式调制叶绿素荧光仪测定了不同地下水位下胡杨、灰胡杨的叶绿素荧光特性和 PS II 光合活性。结果表明: 随地下水位下降, 胡杨、灰胡杨表现光合电子传递速率 (ETR)、实际光化学量子效率 (Φ_{PSII})、光化学猝灭系数 (qP)、光化学速率 (PCR)、最大荧光 (F_m) 和 PS II 潜在光合活性等参数普遍降低; 而非光化学猝灭系数 (NPQ)、调节性能量耗散量子产量 (Y_{NPQ})、非调节性能量耗散量子产量 (Y_{N0})、叶片光合功能相对限制值 (PED) 和光系统间激发能分配不平衡偏离系数 ($\beta/\alpha - 1$) 显著升高, 但其最大光化学量子产量 (F_v/F_m) 总体处于相对适宜状态 (> 0.815)。表明两树种 PS II 光合活性随地下水位下降而降低, 光能捕获效率与光化学反应能量下降, 耐受强光能力减弱, 获取过剩光能程度和 PS II 受损风险增加。但两树种可通过良好的抗逆性和自我调节机制, 增强热耗散来缓解光能过剩带来的损伤, 从而使 PS II 未发生不可逆损伤, 保持其较高的光合效率。比较不同地下水位下胡杨和灰胡杨的叶绿素荧光参数发现, 胡杨 PS II 反应中心活性与光化学效率较高、耐旱性较强, 表明胡杨对荒漠干旱环境的适应性强于灰胡杨。

关键词: 胡杨; 灰胡杨; 叶绿素荧光参数; 地下水位; 生态响应

中图分类号: Q948.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-7601(2013)03-0166-07

Ecological responses of chlorophyll fluorescence characteristics of *Populus euphratica* and *Populus pruinosa* to groundwater level in upper reaches of Tarim River

WANG Hai-zhen^{1,2}, CHEN Jia-li¹, HAN Lu^{1,2}

(1. College of Plant Science, Tarim University, Alar, Xinjiang 843300, China; 2. Xinjiang Production & Construction Corps Key Laboratory of Protection and Utilization of Biological Resources in Tarim Basin, Alar, Xinjiang 843300, China)

Abstract: In attempt to explore the correlation between Chlorophyll fluorescence characteristics of *Populus euphratica* and *Populus pruinosa* to groundwater level, Chlorophyll fluorescence characteristics and PS II photosynthetic activities of *Populus euphratica* and *Populus pruinosa* under different groundwater depths in the upper reaches of Tarim River were measured with a portable fluorometer. The results showed that photosynthetic electron transportation rate (ETR), actual photochemical efficiency of PS II in the light (Φ_{PSII}), photochemistry quenching (qP), photochemical rate (PCR), maximal fluorescence (F_m) and potential photosynthetic activity (F_v/F_o) of two tree species were decreased, while non-photochemistry quenching (NPQ), yield for dissipation by down-regulation (Y_{NPQ}), yield of other non-photochemical losses (Y_{N0}), relative limitation of photosynthesis (PED), and deviation from full balance between PS I and PS II ($\beta/\alpha - 1$) were increased remarkably with decreasing groundwater level. Their maximal photochemical efficiencies of PS II (F_v/F_m) were maintained at an optimal value (> 0.815). The results showed the PS II photosynthetic activity, photochemical efficiency and photochemical reaction energy of two tree species declined with the increasing groundwater depth, whereas the ability to withstand high light intensity were decreased, which would result in greater excess of excited energy and increasing the potential risk of light injury. However, two species employed the stress-resistance and self-regulation

收稿日期: 2012-12-14

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30960033, 31260058); "973" 前期研究专项 (2012CB426507)

作者简介: 王海珍 (1971—), 女, 甘肃成县人, 副教授, 主要从事植物生理生态学研究。E-mail: whzzky@163.com。

mechanism to enhance heat dissipation and alleviate injury on PS II. Thus, two species could keep higher photosynthetic efficiency in desert arid environment. The comparison of chlorophyll fluorescence parameters of *P. euphratica* and *P. pruinosa* indicated that, at different groundwater depths, *P. euphratica* had higher PS II photosynthetic activity, photochemical efficiency and drought-resistance ability, which indicated that *P. euphratica* had a better ecological adaptation mechanism to desert environment than *P. pruinosa*. Currently, the desert dominant species grow normally at 5 m groundwater level in the upper reaches of Tarim River.

Keywords: *Populus euphratica*; *Populus pruinosa*; chlorophyll fluorescence parameters; groundwater level; ecological adaptation mechanism

干旱荒漠区植被在恶劣的生存条件下,常常经受各种环境胁迫的影响^[1],而水分尤其是地下水及其有效性被认为是影响植物生理、生长、分布、存活及植被演替的关键限制因子^[2]。同时,伴随极端干旱区夏季高强度光辐射、高温共同叠加会加剧干旱胁迫程度,抑制光合作用光反应中心的光能吸收与转换、电子传递、光合磷酸化和暗反应等过程,甚至会引起植物光系统发生不可逆损伤^[3]。因此,荒漠植物在长期进化和适应过程中形成了多种抵御和减轻强光、干旱胁迫的防御机制,植物可通过提高碳同化能力来有效利用所吸收的光能,以热的形式耗散过剩光能或通过光呼吸、Mehler反应、 H_2O-H_2O 循环、环式电子传递维持光合电子传递消耗过剩激发能^[4],从而使植物能够在低水多变环境中得以生存、繁衍和发展。不同植物在各自的进化历程中形成了各自独特的方式来减轻强光伤害,植物可能采用以上的一种方式,也可能是几种方式并用^[5]。荒漠植物采取何种方式,我们对之尚缺乏必要的了解。

塔里木盆地地处欧亚大陆腹地,是我国典型的极端干旱荒漠区。胡杨(*Populus euphratica*)与灰胡杨(*Populus pruinosa*)是塔里木盆地荒漠生态系统的主要建群种,已成为抵御风沙、遏制沙化、维护区域生态平衡、保护生物多样性和保障绿洲农牧业生产的重要屏障。过去50 a,人类掠夺式的水土资源开发和利用,造成河流断流与地下水位下降,加剧了荒漠植被生存环境的干旱胁迫程度^[6],造成生态系统退化。为此,学者针对建群种对环境胁迫和地下水位变化、干旱胁迫下的生理生态响应机理进行了较为广泛的研究^[1-3,6-11]。地下水是多数荒漠区植被生存所依赖的最为重要的水分来源,也是胡杨生存与生长的先决条件^[7],荒漠建群种的光合生理过程和其它代谢生理与地下水位变化、强光诱发的干旱胁迫关系密切^[1,7-11]。因此,本文研究地下水位动态对荒漠建群种——胡杨、灰胡杨PS II光化学效率和激能耗散及光系统健康状况的影响,探讨建群种光化学特性对于干旱胁迫的响应规律和应对策略,揭示胡杨、灰胡杨对不同地下水位诱发干旱胁迫的

生理生态响应机制,旨在为荒漠区建群种保护与植被恢复提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区设于新疆塔里木河上游阿瓦提县原始胡杨林内,39°40'N,80°25'E,海拔992.62 m,属暖温带干旱荒漠气候,四季分明,光热资源丰富。年平均日照时数2 729.0 h,年太阳辐射能604.57 $\text{kJ}\cdot\text{cm}^{-2}$,年平均气温10.4℃,≥10℃的积温4 138℃,极端最高温度39.4℃,极端最低温度-25.0℃,无霜期205 d左右。绿洲处于极端的大陆性气候地区,形成了昼夜温差较大的特点。该区年平均降水量50.4 mm,年平均蒸发量1880.0 mm,相对湿度56%,干燥度12~19。风沙灾害频繁,春、夏季多大风天气,是该地区风沙危害的主要季节。土壤质地为沙土,总盐量0.137%,pH 7.8,有机质含量0.88%。该区胡杨与灰胡杨成条带或斑块分布,大多呈纯林,部分两者混生,林下主要有怪柳(*Tamarix chinensis*)、黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)、铃铛刺(*Halimodendron halodendron*)、芦苇(*Phragmites communis*)、甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)、西北天门冬(*Asparagus persicus*)等植物。整个林分处于中龄阶段,群落组成简单。

1.2 研究材料

本文以塔里木河上游荒漠河岸林建群种——胡杨、灰胡杨为试材,研究二者叶绿素荧光参数对不同地下水位的生态响应机制差异。根据植被组成、长势与地下水位分别选取3个样区(I、II、III区,地下水位分别为5.0 m、3.5 m和2.5 m),每个样区各设一个胡杨、灰胡杨样方(20 m×20 m),每木检尺,选择胸径或年龄相近、生长正常,无病虫害的标准木测定胡杨、灰胡杨叶绿素荧光参数。

1.3 叶绿素荧光参数测定

8月中旬,选择晴朗无云的天气,沿地下水位梯度上6个样方内随机选择标准木向阳面新梢上的倒3、4位健康成熟叶(挂牌标记)作为待测叶片,重复10~15次。用PAM-2100(Walz, Germany)便携式脉

冲调制式叶绿素荧光仪测定 F_0 (初始荧光)、 F_m (最大荧光)、 F_v/F_m (PS II 最大光化学量子产量), 测定前叶片经过一夜充分暗适应, 于次日清晨 6:00 至 7:00 测定 ($PAR < 20 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 暗适应下的相关参数。自 8:00 ~ 20:00 每间隔 2 h 测定光适应下叶绿素荧光参数日变化。光适应下初始荧光 (F_0')、光适应下最大荧光 (F_m')、PS II 实际光化学量子效率 (Φ_{PSII})、表观光合电子传递速率 (ETR)、光化学速率 (PCR)、光化学猝灭系数 (qP) 和 qL (qL 用于计算调节性能量耗散量子产量与非调节性能量耗散量子产量)、非光化学猝灭系数 (NPQ)、调节性能量耗散量子产量 (Y_{NPQ}) 和非调节性能量耗散量子产量 (Y_{NO})、叶片光合功能的相对限制 (PED) 及光系统间激发能分配不平衡偏离系数 ($\beta/\alpha - 1$), 其中 β 为 PS II 激发能分配系数, α 为 PS I 激发能分配系数, 以上参数通过公式计算得出^[12-15]。

1.4 土壤含水量的测定

在植物生长季, 于 7 ~ 8 月在 6 块样地内分别用土钻取土 (20 cm 一层), 用烘干法测定每层土壤含水量。

1.5 数据处理

利用 SAS6.12 软件对数据进行方差分析, 并运用 Duncan 法对显著性差异进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 土壤含水量变化特征

3 个不同地下水位条件下, 土壤含水量 (θ_w) 随土层深度增加而增加, 表层 θ_w 均不超过 10%, 特别是 I 区表层 θ_w 低于 1%, 远低于其它样区 (图 1)。I 区 0 ~ 150 cm 的 θ_w 变化不大, 均低于 3%, 随土壤深度增加而增长加快, 至 320 cm 处 θ_w 已达 33.62%。II、III 区 θ_w 随土层深度增加而增长较快, 150 cm 深度时已分别达到 25.51%、36.16%。表明地下水位直接影响土壤含水量, 地下水位越深, 土壤含水量越低。

2.2 胡杨、灰胡杨暗适应叶片叶绿素荧光参数对地下水位的响应

充分暗适应下胡杨、灰胡杨叶片初始荧光 (F_0) 随地下水位下降而上下波动、整体变幅不大 (表 1)。最大荧光 (F_m) 总体表现出随地下水位下降而降低; 地下水位下降对灰胡杨 F_m 的影响大于胡杨。不同地下水位下两树种暗适应下叶片可获取光能的能力 ($1/F_0 - 1/F_m$) 无显著差异。 F_v/F_0 和 F_m/F_0 分别代表 PS II 潜在活性与电子传输活性^[1]。两树种 F_v/F_0 和 F_m/F_0 均随地下水位下降而明显降低, I 区胡杨 F_v/F_0 和 F_m/F_0 值分别比 III 区降低了 16.31% 与 13.76%, 灰胡杨分别降低了 14.61% 与 12.27%。PS II 最大光化学量子产量 (F_v/F_m) 是衡量其 PS II 在光合作用过程中潜在最大光能转换效率的参数^[1], 也常被作为光抑制或者其它胁迫条件下对 PS II 复合体伤害的度量^[14]。胡杨与灰胡杨 F_v/F_m 的变化趋势与 F_v/F_0 一致, I 区分别比 III 区降低了 2.91% 与 2.65%。但在相同地下水位条件下, 胡杨 F_v/F_0 、 F_m/F_0 和 F_v/F_m 值均高于灰胡杨。方差分析表明, 胡杨 I、II 区 F_v/F_0 、 F_m/F_0 和 F_v/F_m 均与 III 区达显著差异水平, 灰胡杨仅在 I 与 III 区间达显著差异水平。两树种 F_v/F_m 均随地下水位下降而降低, 但均维持在 0.815 以上, 表明地下水位下降抑制了两树种的光合功能, 而 < 5 m 地下水位两树种仍能保持较高的 PS II 光化学活性。

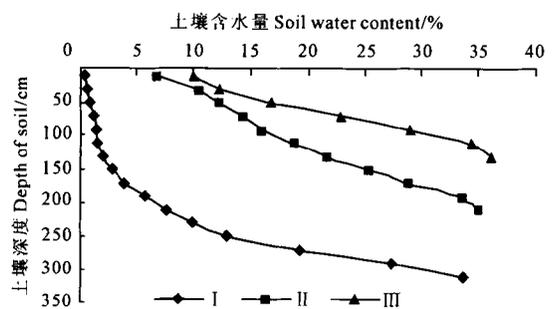


图 1 试验样区土壤含水量变化

Fig. 1 The change of soil water content of experimental area

表 1 胡杨、灰胡杨暗适应叶片叶绿素荧光参数对地下水位的响应

Table 1 The chlorophyll fluorescence parameters of dark-adapted leaves of *P. euphratica* and *P. pruinosa* at different groundwater level

树种 Tree species	样地 Survey site	F_0	F_m	F_v/F_0	F_m/F_0	F_v/F_m	$1/F_0 - 1/F_m$
胡杨 <i>P. euphratica</i>	I	0.264ab(a)	1.465c(a)	4.539c(b)	5.539c(b)	0.819c(b)	3.115ab(a)
	II	0.292a(a)	1.630ab(a)	4.589c(b)	5.589c(b)	0.821c(b)	2.851b(a)
	III	0.273ab(a)	1.756a(a)	5.423a(a)	6.423a(a)	0.843a(a)	3.137ab(a)
灰胡杨 <i>P. pruinosa</i>	I	0.290a(a)	1.587bc(b)	4.471c(b)	5.471c(b)	0.817c(b)	2.844b(a)
	II	0.252b(b)	1.474c(b)	4.865b(ab)	5.865b(ab)	0.829b(ab)	3.329a(a)
	III	0.285a(ab)	1.778a(a)	5.236a(a)	6.236a(a)	0.839a(a)	2.997ab(a)

注: 括号中字母表示同一树种在不同地下水位间差异性。

Note: Letters in parentheses represent significant difference of the same species at different groundwater levels.

2.3 胡杨、灰胡杨叶绿素荧光参数日变化对地下水位的响应

不同地下水位胡杨、灰胡杨表观光合电子传递速率(ETR)日变化均为单峰型,均随 PAR 增大而升高,在 8:00~10:00 中低光强阶段差异不显著;随着 PAR 、 T_a 升高, ETR 均于 14:00 达到峰值,与 PAR 同步,之后随 PAR 减弱而下降,接近清晨水平(图 2)。不同地下水位胡杨 ETR 峰值均高于灰胡杨,其 I、II、III 区 ETR 分别比灰胡杨高 4.11%、5.13% 和 13.86%。同时,随地下水位下降,两树种 ETR 在 $1\ 500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时达到饱和(图 2)。这意味着 PS II 反应中心部分关闭或失活,过剩的能量只能通过非光化学猝灭形式耗散。实际光化学量子效率(Φ_{PSII})是 PS II 反应中心部分关闭情况下的实际 PS II 光能捕获效率,反映叶片用于光合电子传递的能量占所吸收光能的比例^[10]。不同地下水位胡杨、灰胡杨 Φ_{PSII} 日变化均呈“V”字型。清晨随着 PAR 、 T_a 的升高, Φ_{PSII} 随之下降,至 16:00 到达最低点,之后 Φ_{PSII} 随着 PAR 减弱而逐渐回升。不同地下水位胡杨 Φ_{PSII} 谷值均高于灰胡杨,其 I、II、III 区 Φ_{PSII} 分别比灰胡杨高 17.24%、10.56% 和 6.28%,表明干旱胁迫下胡杨 PS II 反应中心受抑制程度轻,仍能保持较高的光能捕获效率光能转化效率及光合电子传递能力,为暗反应的光合同化积累提供较多能量(ATP、NADPH + H⁺),有助于促进光合碳同化的高效运转和有机物的积累,利于其在干旱荒漠环境下生存。同时,不同地下水位 Φ_{PSII} 日变化说明两树种光合作用在夏季中午强太阳辐射和高温下受到光抑制,但光合机构未发生不可逆的光破坏,下午随着光强和温度的下降,其光合功能逐渐得到恢复。但地下水位越深,两树种发生光抑制程度越重,且灰胡杨所受光抑制程度明显高于胡杨。

胡杨与灰胡杨光化学猝灭(qP)和非光化学猝灭(NPQ)日变化有明显差异,且两树种的 NPQ 日变幅明显大于 qP (图 2)。 qP 日变化与 Φ_{PSII} 相似呈“V”型,一天中最低值出现在 16:00 时; NPQ 日变化与 ETR 相似呈倒“V”型,16:00 出现峰值。不同地下水位下胡杨各时间段 qP 值与谷值均高于灰胡杨,其 I、II、III 区 qP 分别比灰胡杨高 10.99%、7.03%、5.17%,表明干旱胁迫下胡杨 PS II 反应中心开放比例与所捕获的光量子转化成化学能的效率及光能利用率均高于灰胡杨,且受正午强光、高温等因素的影响小于灰胡杨。两树种 NPQ 变化与 qP 正相反,随地下水位下降而升高。表明干旱胁迫降低了两树种吸收光能用于光化学反应的比例,但通过迅

速增加非辐射能量热耗散来减轻光合机构的压力,保护光合机构免受损伤。同时,两树种 NPQ 对地下水位的响应略有不同,主要表现在胡杨 NPQ 的日变幅、峰值高于灰胡杨。从 1 天 NPQ 对时间的积分面积来看,胡杨 1 天的积分面积(38.55)大于灰胡杨(34.92),而且地下水位越深,积分面积越大(41.63 > 31.88),表明胡杨通过主动增强非辐射热耗散来抵御强光、干旱的能力强于灰胡杨,降低了光抑制发生程度,并可推测胡杨对强光的耐受阈值(光饱和点)要高于灰胡杨。

PS II 反应中心吸收的光量子主要通过三个途径进行转化与耗散。即光化学途径转化能量(Y_{II})、PS II 调节性能量耗散(Y_{NPQ})和非调节性能量耗散(Y_{NO})^[15]。不同地下水位胡杨、灰胡杨 Y_{NPQ} 的日变化与 NPQ 较相似呈倒“V”字型,其随 PAR 的上升迅速升高,至 16:00 达峰值;且随地下水位下降,上升幅度增加。不同地下水位胡杨 Y_{NPQ} 分别比相应灰胡杨高 3.70%、4.71%、4.37%,反映出胡杨主动耗散过剩激发能、保护 PS II 反应中心免遭伤害的能力强于灰胡杨。 Y_{NO} 的日变化与 Y_{NPQ} 相似,随 PAR 的上升而升高,至 16:00 达峰值,随后下降。两树种 Y_{NO} 随地下水位下降而上升,地下水位越深其上升较高。不同地下水位胡杨 Y_{NPQ} 高于灰胡杨,而 Y_{NO} 低于灰胡杨。表明胡杨的能量分配方式更有利于其能量用于光化学反应和对自身光系统反应中心的保护。

2.4 胡杨、灰胡杨光适应叶片叶绿素荧光参数与吸收光能分配对地下水位的响应

胡杨、灰胡杨光适应叶片表观光合电子传递速率(ETR)、PS II 实际光化学量子效率(Φ_{PSII})、光化学猝灭系数(qP)和光化学速率(PCR)均随地下水位的下降而降低,非光化学猝灭系数(NPQ)、光合功能相对限制值(PED)和光系统间激发能分配不平衡偏离系数($\beta/\alpha - 1$)则反之升高(表 2)。两树种激发能分配给 PS I 的份额(α)随地下水位下降而减少,分配给 PS II 的份额(β)则逐渐增加,使激发能分配由状态 2 向状态 1 转换,导致 $\beta/\alpha - 1$ 逐渐增大。地下水位越深,叶绿素荧光参数变幅越大。两树种叶绿素荧光参数对地下水位的响应存在差异。随地下水位下降,灰胡杨 ETR 、 qP 和 PCR 降低幅度大于胡杨,而胡杨 NPQ 增加幅度明显高于灰胡杨,反映出胡杨通过调整能量分配,能更好适应日趋干化的荒漠环境。方差分析表明,不同地下水位间胡杨、灰胡杨的 ETR 、 PED 、 NPQ 、 PCR 及 $\beta/\alpha - 1$ 的差异均达显著水平。相同地下水位下胡杨与灰胡杨 Φ_{PSII} 、

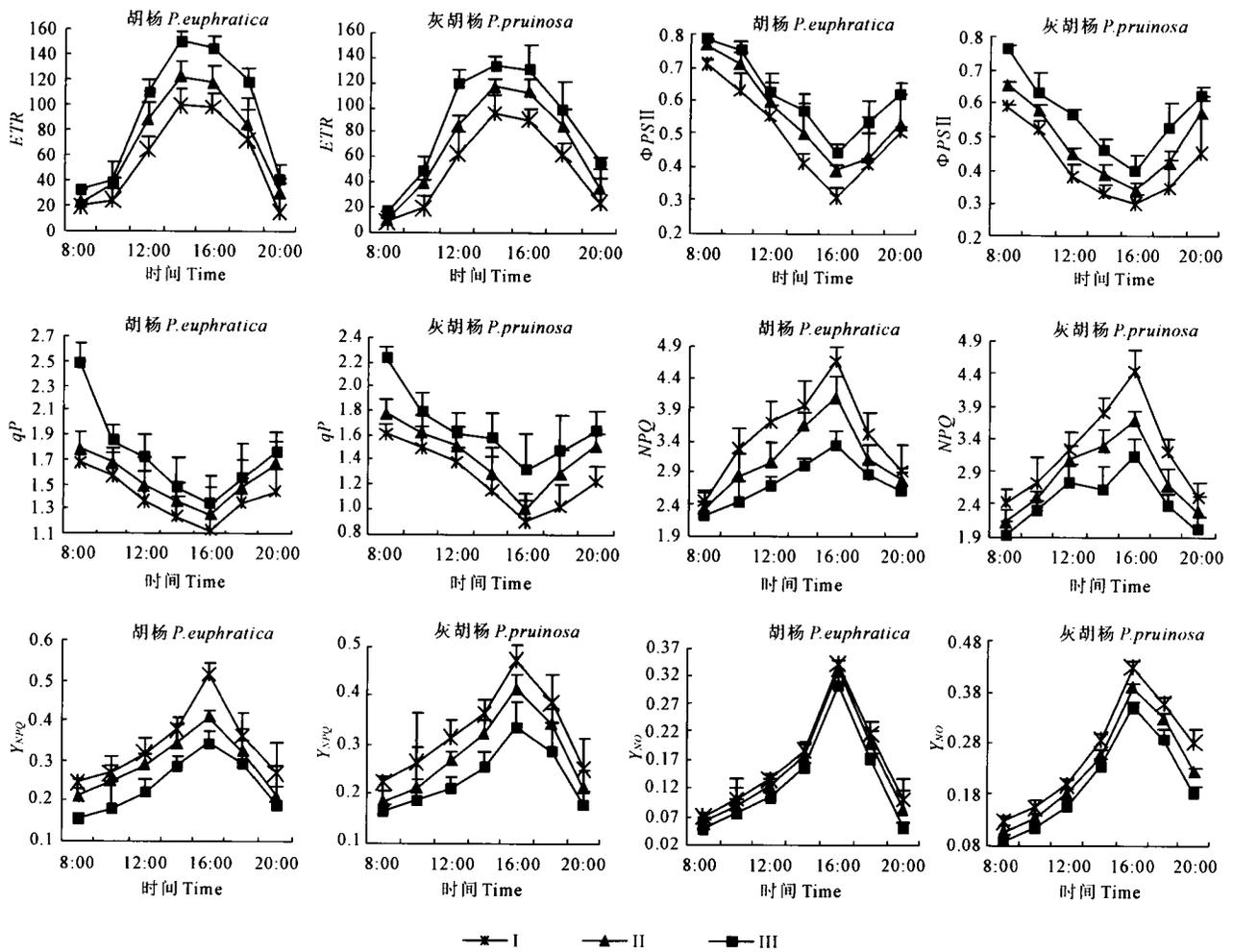


图 2 不同地下水位胡杨、灰胡杨 PS II 实际光化学量子效率 (Φ_{PSII})、表观光合电子传递速率 (ETR)、光化学猝灭系数 (qP)、非光化学猝灭系数 (NPQ)、调节性能量耗散 (Y_{NPQ}) 与非调节性能量耗散 (Y_{NO}) 日变化

Fig.2 Diurnal change of photosynthetic electron transportation rate (ETR), actual photochemical efficiency of PS II in the light (Φ_{PSII}), photochemistry quenching (qP), non-photochemistry quenching (NPQ), the yield for dissipation by down-regulation (Y_{NPQ}) and yield of other non-photochemical losses (Y_{NO}) of *P. euphratica* and *P. pruinosa* under different groundwater levels

表 2 胡杨、灰胡杨叶绿素荧光参数平均值与吸收光能分配对地下水位的响应
Table 2 The chlorophyll fluorescence parameters and absorbed light allocation of *P. euphratica* and *P. pruinosa* under different groundwater level

树种 Tree species	样地 Survey site	ETR	Φ_{PSII}	qP	NPQ	Y_{II}	Y_{NPQ}	Y_{NO}	PED	PCR	$\beta/\alpha - 1$
胡杨 <i>P. euphratica</i>	I	56.66c	0.510b	1.395b	3.505a	0.502c	0.336a	0.162a	0.395a	540.4c	0.384a
	II	72.19b	0.565ab	1.533b	3.118b	0.560b	0.289ab	0.151a	0.325b	671.4b	0.345b
	III	91.81a	0.626a	1.746a	2.734c	0.618a	0.239b	0.143a	0.255c	831.4a	0.314c
灰胡杨 <i>P. pruinosa</i>	I	52.14c	0.435b	1.257c	3.181a	0.415c	0.324a	0.261a	0.500a	399.5c	0.474a
	II	69.61b	0.511ab	1.432b	2.807b	0.486b	0.276ab	0.238b	0.414b	518.9b	0.405ab
	III	86.49a	0.589a	1.660a	2.445c	0.566a	0.229b	0.205c	0.318c	713.4a	0.245c

注: 同列不同小写字母表示不同地下水位间差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: Different letters in the same column meant significant difference under different groundwater levels at 0.05 level.

NPQ 与 PCR 间差异均达显著水平, 而 ETR 、 qP 、 $\beta/\alpha - 1$ 和 PED 间无显著差异。胡杨、灰胡杨 Y_{NPQ} 和 Y_{NO} 均随地下水位下降而增加, Y_{II} 却相反。不同地

下水位胡杨 Y_{NPQ} 平均值高于灰胡杨, 而灰胡杨 Y_{NO} 平均值高于胡杨; 相同地下水位下两树种的 Y_{NPQ} 、 Y_{NO} 差异均不显著。不同地下位两树种 PS II 反应中

心吸收光能转化与耗散比例不同,胡杨 I 区 Y_{II} : Y_{NPQ} : Y_{NO} = 50%:34%:16%;灰胡杨 I 区 Y_{II} : Y_{NPQ} : Y_{NO} = 42%:32%:26%,表明灰胡杨在荒漠逆境下自我调节能力弱于胡杨,光系统易遭受损伤。综合分析表明,塔里木河上游不同地下水位条件下胡杨、灰胡杨 PS II 反应中心未发生不可逆损伤,两树种在 3 种地下水位下均能保持较高的光合能力,但两树种生态适应性存在差异。

3 讨论

地下水是干旱区植被赖以生存的关键因子,其控制着植被分布与群落演替。地下水位越深,植株生长状况越差,且直接影响植物的生理生态过程。地处干旱、半干旱地区的植物,由于干旱胁迫常常会使其 PS II 光能捕获效率和电子传递速率发生显著降低^[16]。塔里木荒漠生态关键种——胡杨、灰胡杨 ETR 、 Φ_{PSII} 随着地下水位下降而降低,地下水位越深,其下降幅度越大,表明地下水位下降是引发干旱胁迫的诱因,且引发光抑制增强。同时,土壤水分有效性与地下水位降低所引发的水分胁迫与强光、高温叠加共同加剧干旱胁迫程度,反映胡杨、灰胡杨叶绿素荧光特性对地下水位下降诱发的干旱胁迫响应与 PAR 有关。随 PAR 增强,地下水位下降,胡杨、灰胡杨 PS II 光能捕获效率和电子传递效率则显著降低。表明随着地下水位降低,植物吸水相对困难,由此水裂解释放的电子随之减少而影响到光合电子传递,降低了光合电子传递速率、光能捕获与光合作用能量的供应,并且影响光合磷酸化以及暗反应的有关酶活性,最终导致光合活性与光合能力降低。同时,随着水分限制的增加,高温、强光、低湿等环境进一步抑制胡杨、灰胡杨光合机能,导致光合速率降低。不同地下水位下胡杨 ETR 、 Φ_{PSII} 均高于灰胡杨,表明干旱胁迫下胡杨 PS II 反应中心仍能保持较高的光能捕获效率与光合电子传递能力,其生态适应性强于灰胡杨。荧光猝灭是植物体内光合量子效率调节的一个重要方面,它分为光化学猝灭(qP)和非光化学猝灭(NPQ)两类。相同地下水位下胡杨 qP 、 NPQ 、 PCR 均值高于灰胡杨,而 PED 低于灰胡杨。两树种 $\beta/\alpha - 1$ 系数随地下水位的下降而升高,分配给 PS I 的激发能降低,分配给 PS II 的激发能增高,增大了 PS II 反应中心损伤风险。此外,地下水位降低可能通过抑制天线磷酸化使状态转换受阻,引起光系统间在激发能分配方面的不平衡与电子传递的不协调,导致 ETR 、 Φ_{PSII} 和 qP 下降、叶片暗反应受阻,光合效率降低。灰胡杨 PS II 反应中心

受损伤程度与光合功能受抑制程度均明显高于胡杨。研究还发现随地下水位下降,胡杨 Y_{II} 和 Y_{NPQ} 高于灰胡杨,而 Y_{NO} 却低于灰胡杨。表明荒漠干旱逆境下胡杨能量分配策略优于灰胡杨,这是胡杨适应荒漠逆境而形成的保护机制。

叶绿素荧光参数分析有助于探明光合机构受逆境胁迫伤害的部位和程度。一些学者研究发现,干旱胁迫会使植物叶绿素荧光中 F_m 、 F_v/F_o 、 F_m/F_o 和 F_v/F_m 降低, F_o 升高^[1,7,9,17-18]。认为 F_o 的增加被认为是 PS II 反应中心发生不可逆或可逆失活的结果,而 F_o 的降低与非辐射能量耗散增加有关; F_m 值下降与在逆境下供体侧放氧复合体(OEC)失活有关或是由天线色素降解造成^[17]。目前,表观量子效率(AQY)、 F_v/F_m 、 F_m 这三个指标的下降被认为是植物发生光抑制的首要条件^[9]。通常在非胁迫条件下 F_v/F_m 的变化极小,基本保持在 0.83,胁迫条件下该参数明显下降^[19],其变化程度可以反映出植物抵抗逆境胁迫的能力^[17]。研究结果显示,地下水位下降诱发的干旱胁迫使胡杨、灰胡杨 F_o 升高, F_m 、 F_v/F_o 、 F_m/F_o 、 $1/F_o - 1/F_m$ 和 F_v/F_m 降低,表明地下水位降低造成两树种 PS II 反应中心部分失活或伤害,抑制了光合作用的原初反应,降低了 PS II 原初光能转化效率和 Q_A 的氧化态数量,使 PS II 潜在活性和电子传输能力受损,降低了 PCR 、 ETR 、 qP 和光合电子由 PS II 反应中心向 Q_A 、 Q_B 及 PQ 库传递能力,导致 NPQ 、 Y_{NPQ} 、 Y_{NO} 增大和 PED 升高,光合效率下降。同时,由地下水位下降引发胡杨、灰胡杨 F_v/F_m 均未发生显著降低(表 2),且均能保持相对适宜状态(>0.815),这说明胡杨、灰胡杨 PS II 原初光化学效率随地下水位下降而降低,但 PS II 未因干旱胁迫和强光而受到不可逆的损伤,且在白天受到的胁迫干扰到夜晚可以得到有效恢复,这是两树种长期对逆境适应形成的良好抗性及其适应机制。蒲光兰等报道,干旱胁迫条件下, F_o 、 F_m 、 F_v/F_o 和 F_v/F_m 等降低与植物抗旱性综合评定指标存在显著相关性,可作为植物抗旱性评定指标^[20]。相同地下水位下两树种间 F_v/F_m 均无显著差异,但胡杨 F_v/F_m 高于灰胡杨,表明荒漠干旱环境下胡杨 PS II 受损伤程度轻,其比灰胡杨有更高的光合适应性和耐旱能力,这与李志军等报道结果一致^[9]。但在夏季高光强与低水多变环境下两树种 ETR 、 Φ_{PSII} 、 qP 和 PCR 下降, NPQ 、 PED 、 Y_{NO} 、 Y_{NPQ} 上升,说明两树种均已发生了一定程度的光抑制。随地下水位降低,两树种 PS II 原初光能转化效率、光合电子传递速率与 PS II 光化学效率的下

降,将导致电子产生与利用不平衡,引起多余光能耗散而产生活性氧物质,会对 PS II 产生不可逆转的损伤。至于两树种的光合器官如何在干旱、高温、强光下将过剩光能耗散掉,即是否有其他特殊的光保护机制,如依赖叶黄素循环的能量耗散,PS II 电子循环、光呼吸、反应中心功能的下调与修复和活性氧清除系统等,还有待于进一步深入研究。

4 结 论

1) 地下水位下降是引发干旱胁迫的诱因且引发荒漠植物光抑制增强。地下水位下降致使胡杨、灰胡杨 F_v/F_o 、 F_m/F_o 、 F_v/F_m 和 $1/F_o - 1/F_m$ 降低,但两树种 F_v/F_m 仍能维持相对适宜状态且 PS II 反应中心未受到不可逆损伤。不同地下水位胡杨 F_v/F_m 均高于灰胡杨,反应于干旱荒漠环境下胡杨抗干旱能力强于灰胡杨。

2) 地下水位下降导致胡杨、灰胡杨 PS II 光能捕获效率、电子传递能力及光合效率降低。不同地下水位胡杨 ETR 、 Φ_{PSII} 高于灰胡杨,反映胡杨 PS II 反应中心活性和光能转换效率较高,生态适应性强于灰胡杨。

3) 不同地下水位胡杨 qP 、 NPQ 、 PCR 、 Y_{II} 、 Y_{NPQ} 均高于灰胡杨,而 PE_D 、 $\beta/\alpha - 1$ 、 Y_{No} 低于灰胡杨,反映出胡杨通过维持相对较高的耐光阈值、光化学速率、光化学反应能量比例和光能利用率来提高光合效率,同时调整能量分配策略以增强热耗散过剩激发能来减轻 PS II 和电子传递链的过分还原而保护光合机构,减轻逆境对其的损伤,实现植株的自我保护。这是胡杨适应荒漠逆境而形成的一种自我反馈调节与保护机制。

参 考 文 献:

[1] 朱成刚,李卫红,马建新,等.塔里木河下游地下水位对柽柳叶绿素荧光特性的影响[J].应用生态学报,2010,21(7):1689-1696.

[2] 赵广东,刘世荣,马全林.沙木蓼和沙枣对地下水位变化的生理生态响应 I.叶片养分、叶绿素、可溶性糖和淀粉的变化[J].植物生态学报,2003,27(2):228-234.

[3] Centritto M. Photosynthetic limitations and carbon partitioning in cherry in response to water deficit and elevated CO₂[J]. Agriculture, Ecosystems and Environment, 2005, 106:233-242.

[4] 程明,李志强,姜闯道,等.青稞的光合特性及光破坏防御机制[J].作物学报,2008,34(10):1805-1811

[5] 姜闯道,高辉远,邹琦,等.叶角、光呼吸和热耗散协同作用减轻大豆幼叶光抑制[J].生态学报,2005,25(2):319-325.

[6] Chen Y N, Zilliacus H, Li W H, et al. Ground-water lever affects plant species diversity along the lower reaches of the Tarim River[J]. Journal of Arid Environments, 2006,66:231-246.

[7] 曾凡江,张希明,李向义,等.塔克拉玛干沙漠南缘柽柳和胡杨水势季节变化研究[J].应用生态学报,2005,16(8):1389-1393.

[8] 韩伟,海米提·依米提,李利,等.胡杨和灰杨的叶绿素荧光参数及茎水势对塔克拉玛干沙漠腹地生境的响应[J].中国沙漠,2011,31(6):1472-1478.

[9] 李志军,罗青红,伍维模,等.干旱胁迫对胡杨和灰叶胡杨光合作用及叶绿素荧光特性的影响[J].干旱区研究,2009,26(1):45-52.

[10] 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.

[11] 王海珍,韩路,徐雅丽,等.胡杨异形叶叶绿素荧光特性对高温的响应[J].生态学报,2011,31(9):2444-2453.

[12] Oxborough K, Baker N R. Resolving chlorophyll a fluorescence images of photosynthetic efficiency into photochemical and non-photochemical components-calculation of qP and F_v'/F_m' without measuring F_o' [J]. Photosynthesis Research, 1997,54:135-142.

[13] Braun G, Malkin S. Regulation of the imbalance in light excitation between photosystem II and photosystem I by cations and by the energized state of the thylakoid membrane[J]. Biochimica et Biophysica Acta, 1990,1017:79-90.

[14] Demmig-Adams B, Adams W W III, Barker D H, et al. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation[J]. Physiologia Plantarum, 1996,98(2):253-264.

[15] Kramer D M, Johnson G, Kiirats O, et al. New fluorescence parameters for the determination of Q_A redox state and excitation energy fluxes[J]. Photosynthesis Research, 2004,79:209-218.

[16] Hamerlynck E P, Huxman T E. Ecophysiology of two Sonoran Desert evergreen shrubs during extreme drought[J]. Journal of Arid Environments, 2009,73:582-585.

[17] 李磊,李向义,林丽莎,等.塔克拉玛干沙漠南缘 9 种禾本科牧草光系统 II 特性[J].应用生态学报,2011,22(10):2599-2603.

[18] 郝敬虹,易阳,尚庆茂,等.干旱胁迫下外源水杨酸对黄瓜幼苗膜脂过氧化和光合特性的影响[J].应用生态学报,2012,23(3):717-723.

[19] Efeoglu B, Ekmekci Y, Cicek N. Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery[J]. South African Journal of Botany, 2009,75(1):34-42.

[20] 蒲光兰,周兰英,胡学华,等.干旱胁迫对太阳杏叶绿素荧光动力学参数的影响[J].干旱地区农业研究,2005,23(3):44-48.