

水盐梯度下克里雅河流域芦苇光合响应特征

刘卫国, 邹 杰

(新疆大学 资源与环境科学学院; 新疆绿洲生态重点实验室, 乌鲁木齐 830046)

摘 要: 选择新疆克里雅河流域地下水埋深不同的样点芦苇为材料, 采用 Li-6400 便携式光合系统仪对各样点芦苇的光合响应特征进行实地测定, 探讨其适应干旱胁迫和盐胁迫环境的光合机理。结果显示: (1) 在干旱区, 当地下水位大于 2 m 时, 芦苇的光饱和点、表观量子效率、光呼吸速率随地下水位的下降显著降低, 而水分利用效率却随着地下水位的下降呈上升趋势; 随着地下水位的下降, 芦苇的羧化效率、最大净光合速率、 CO_2 饱和点显著下降, 水分利用效率随之增大; 1.6 m 地下水位的芦苇相对于 2.7 m 地下水位下芦苇的最大净光合速率、光饱和点、光补偿点、暗呼吸速率分别下降 19.98%、40.61%、37%、74.56%。(2) 在盐胁迫下芦苇的光合参数整体低于受干旱胁迫的参数; 盐胁迫下的芦苇水分利用效率大于受干旱胁迫环境。(3) 与陆生环境下的芦苇相比, 渍水条件下芦苇的最大净光合速率、光饱和点、光补偿点分别下降 41.32%、14.56%、55.55%。研究表明, 提高空气 CO_2 供应量可降低水分利用效率从而缓解芦苇盐胁迫伤害, 并且可通过调节气孔开闭程度显著增加水生芦苇最大净光合速率, 这种变化是植物自身对环境因素变化的生理性反馈和适应性选择对策的结果。

关键词: 水分梯度; 芦苇; 水盐胁迫; 光合响应

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Reed Photosynthetic Response under Water-salt Stress in Keriya River Watershed

LIU Weiguo, ZOU Jie

(College of Resources and Environment Science, Xinjiang University, Xinjiang Key Laboratory of Oasis Ecology, Urumqi 830046, China)

Abstract: The aim of this field experiment was to find out the photosynthetic response of reed along the water table gradient in Keriya river watershed using Li-6400 portable photosynthesis system. The results showed that: (1) When water table was 2 m below, reed showed a decreasing light saturation point (LSP) and a increasing light compensation point (LCP), suggesting the reduction of potential in the use of light intensity. Meanwhile the decreases in maximum net photosynthetic rate (A_{\max}), light respiration (LR), CO_2 saturation point (CSP), carboxylation efficiency and apparent quantum efficiency were observed with decreasing water table ($P < 0.05$), while water use efficiency (WUE) tended to increase. (2) Under salt stress, the photosynthetic parameters were all lower than that under water stress with A_{\max} 19.98%, LSP 40.61%, LCP 37% and dark respiration (RD) 74.56% lower, respectively. Reed WUE under salt stress was lower than that under drought stress. (3) Compared with reed at dry land, water logged plant showed decreases in A_{\max} , LSP and LCP with 41.32%, 14.56%, 55.55% lower, respectively. We also found that atmospheric CO_2 enrichment can improve reed salt tolerance through decrease in plant WUE under salt stress, and the A_{\max} of water logged plant. It can be concluded that in arid area, reed has developed counter

收稿日期: 2013-08-12; 修改稿收到日期: 2013-12-22

基金项目: 国家自然科学基金新疆联合项目(U1138303); 国家自然科学基金项目(31260112)

作者简介: 刘卫国(1972—), 男, 副教授, 主要从事绿洲生态学研究。E-mail: wgliuxj@126.com

mechanisms in response to long-term drought and salt stress.

Key words: water table gradient; reed; water-salt stresses; photosynthetic response

光合作用是绿色植物生长发育和产量形成的生理基础及生产力高低的决定性因素,同时也是全球碳循环及其他物质循环的最重要环节。 CO_2 是绿色植物光合作用的底物,其浓度的增高将有助于光合产物的增加^[1-2]。目前,大气中的 CO_2 浓度正以每年 $1.9 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 的速度增加,预计到 2100 年将达 $700 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ^[3]。水分是决定干旱区植被地理分布和限制作物产量的主要因素^[4],荒漠植物长期生长在夏季炎热高温、长年干旱缺水的恶劣环境中,植物通过自身调节最大限度地适应外界缺水以及高光照条件的变化,来保护光合机构的功能^[2]。干旱区地形封闭,盐分没有外泄条件;降雨量稀少,使聚集到土壤表层的盐分不易淋溶;而蒸发极为强烈,有利于溶解在地下水中的盐分不断向地表聚集^[5]。生长在其地表的植物会遭受盐胁迫,在长期盐胁迫环境中,植物体内的主要生理过程会受到影响,如净光合速率、水分利用效率、气孔导度、蒸腾速率等发生变化。近年来,有关植物光合作用和环境因子之间关系的研究很多^[6-8],但是对于干旱区植物光合作用研究多集中在室内或田间控制实验条件下^[9-11],而野外实地观测较少,尤其是在干旱区不同水盐条件下的研究更重要。

芦苇(*Phragmites communis*)作为新疆于田县整个地区的主要经济植物,也是当地牧业主要饲草。由于芦苇具有耐寒、抗旱、抗高温、抗倒伏、笔直、株高、梗粗、叶壮等特点,而且成活率高、生命力强、生长速度快、易管理、适应环境能力强,所以它可以作为防风固沙、改良土壤植物之首选。因此,本实验通过对克里雅河流域不同地下水埋深下芦苇的净光合速率、气孔导度和水分利用效率的光响应特性和 CO_2 响应特性进行研究,分析各地下水埋深条件下芦苇适应干旱胁迫和盐胁迫环境的光合机理,为指导当地合理利用芦苇资源、改善当地生态环境提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

克里雅流域位于塔克拉玛干沙漠南缘,地势南高北低,南北高差 3 500 m。自南向北形成高山、戈壁、沙漠等地貌单元,属暖温带内陆干旱荒漠气候,南部山区冷凉,属于半湿润气候区,而中部平原为暖

温干旱气候区,北部是暖温极端干旱沙漠气候区。该区域气候的主要特点是:昼夜温差大,热量资源丰富,光照充足,降水稀少,蒸发量大,春夏多风沙和浮尘等灾害天气。多年平均气温为 11.6°C ,多年平均降水量 47.7 mm,蒸发量是 2 432.1 mm,北部沙漠地带降水量仅为 12 mm,多年平均相对湿度 42%,大于 10°C 积温 $4\ 208.1^\circ\text{C}$,年日照总数为 2 769.5 h,日照率为 62%,平原区年总辐射量为 $143 \text{ cal}/\text{cm}^2$,是辐射高值区,大部分灌区多年平均无霜期为 213 d。平原绿洲年平均风速 1.8 m/s,风速以春季最大,平均 2.2 m/s,秋冬季最小,平均为 1.4 m/s,春季盛行东北风。植物多以荒漠性为主,植物种类较少且植被群落结构简单,主要以芦苇、胡杨(*Populus euphratica*)、柽柳(*Tamarix chinensis*)等植物为主。

1.2 样地选择

于 2012 年的 5 月中旬,沿着整个流域方向设置 3 条样带,在每个样带中间隔近 5~10 km 设置一个样区共 8 个,研究区内共设置 24 个小样区。然后根据所有样点的地下水埋深、水分梯度与土壤水分、盐分胁迫、土壤理化属性等因子考虑,并结合样点的群落及微环境特征等要素选取了 6 个样点作为本实验监测对象。其中,以 3 个样地芦苇作为水平方向上水分梯度的研究对象,样点分别为 16 号点(Ⅱ)、7 号点(Ⅲ)、23 号点(Ⅰ),地下水位分别为 1.2~1.6 m、2.5~2.8 m、2.7~3.4 m(HOBO 近一年监测结果)。同时,选择克里雅河岸以西约 3 km 处沙丘为垂直方向水分梯度样地,沙丘底部是自然湖,水面距离沙丘顶部的垂直高度大约为 6 m。分别选择湖水中芦苇(Ⅳ)、沙丘中部芦苇(Ⅴ)、沙丘顶部芦苇(Ⅵ)作为垂直梯度水分的研究对象。

1.3 测定方法

于 2012 年的 7 月至 8 月中旬,选择晴朗天气在自然状况下用美国 Li-COR 公司生产的 Li-6400 便携式光合系统分析仪测定芦苇的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和胞间二氧化碳浓度(C_i)。

光合- CO_2 响应(P_n - CO_2)曲线测定采用自动程序运行, CO_2 浓度由 Li-6400 的 CO_2 泵控制。光合有效辐射(PAR)设定为 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,样品室 CO_2 浓度(C_s)设定为 60、80、100、200、300、400、

600、800、1 000、1 200、1 400、1 600、1 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 共 13 个梯度水平。

光合-光强响应测定在光诱导的基础上,利用 Li-6400 便携式光合测定仪,设置成自然 CO_2 浓度条件($390 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),红蓝光源设置有效光合辐射梯度为 1 800、1 600、1 400、1 200、1 000、800、600、400、200、100、80、60 和 0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,利用自动测量程序进行光合-光强(P_n -PAR)响应的测定。以上测定均选择芦苇第 2 片完全展开叶的中部进行,测定时保持叶片自然角不变。测定在北京时间 11:00~13:00 进行,并在测定过程中重复 3 次。

1.4 模型模拟及统计分析

P_n - CO_2 响应曲线为植物光合作用对光响应直角双曲线修正模型进行模拟,其表达式为:

$$P_n = a(1 - bC_i)C_i / (1 + cC_i) - R_p^{[12]}$$

式中, P_n 为净光合速率, C_i 为胞间 CO_2 浓度, a 是 CO_2 响应曲线的初始羧化效率, b 和 c 为系数, R_p 为光呼吸速率。

P_n -PAR 响应曲线为植物光合作用对光响应直角双曲线修正模型进行模拟,其表达式为:

$$P_n = \alpha(1 - \beta I)I / (1 + \gamma I) - R_d^{[12]}$$

式中, P_n 为净光合速率, α 是光响应曲线的初始斜率, β 和 γ 为系数, I 为光合有效辐射, R_d 为暗呼吸速率。

水分利用率(WUE)由下式计算得出:

$$WUE = P_n / T_r^{[13]}$$

采用 SPSS 19.0 进行模型模拟和方差分析,Excel 2007 软件进行数据统计分析和作图,采用单因素方差分析(One-way ANOVA)和最小显著差数法(LSD 法)进行方差分析和差异显著性比较($\alpha = 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 样点水分和盐分分布梯度特征

本文为野外实地观测,3 个样点是从芦苇的生态型(水生、陆生和沙生)来考虑,另 3 个样点是从地下水位会影响到植物的干旱、盐渍化及中间过渡区考虑。在实验前对各样点间土壤表层理化特征值进行分析(表 1)。结果显示,样点 IV(水生芦苇)的土壤全盐含量最小(0.893 g/kg),样点 II(16 号点)土壤全盐含量最高(60.754 g/kg),整个样点间含盐量从大到小依次为:II > VI(沙生芦苇) > III(7 号点) > V(陆生芦苇) > I(23 号点) > IV;样点 IV 土壤含 Na^+ 最低(0.125 g/kg),样点 II 土壤含 Na^+ 最高(20.002 g/kg),整个样点间土壤含 Na^+ 从大到小依次为 II > VI > III > I > V > IV。

所有样点分布中盐渍土全盐含量最高,且与其他各样点差异性显著。这验证了在干旱区,当地下水位在 0~2 m 时地表土壤严重积盐,芦苇表征主要受盐胁迫伤害;当地下水位大于 2 m 时,芦苇主要表征受干旱胁迫伤害。进一步分析土壤理化属性与最大净光合速率间的相关性,结果发现:地下水位与土壤全盐、 HCO_3^- 、 Cl^- 、 SO_4^{2-} 、 Ca^{+2} 、 Na^+ 、 K^+ 含量有着较高的相关性,相关系数依次为 -0.964 9、-0.784 71、-0.962 1、-0.981 9、-0.967 8、-0.964 7、-0.957 9;而与土壤有机质含量相关系数为 0.560 2,同时与样点间的其它土壤属性间相关水平比较低,故除水分和盐分以外的土壤因素对本实验不会产生较大的影响。

另外,利用 Li-6400 可设置系统的特点进行环境条件设置,在实验时随机选择目标植物中部向阳面的叶片,3 次重复,每次测量记录 3 组稳定的数据。每次测量都采用相同的控制条件(如叶室内的

表 1 不同样点土壤理化指标

Table 1 The soil characteristics of the different samples in the experiment(g/kg)

样点 Sample	pH(1:5)	全盐 Total salt	HCO_3^-	Cl^-	SO_4^{2-}	Ca^{+2}	Na^+	K^+	有机质 Organic matter	全 N Total N
I	7.85	1.721	0.163	0.568	0.398	0.210	0.269	0.08	3.526	0.17
II	10.78	60.754	0.116	32.305	5.115	1.201	20.002	1.338	1.950	0.098
III	8.44	3.362	0.191	1.078	0.914	0.250	0.802	0.079	1.485	0.098
IV	8.87	0.893	0.34	0.146	0.117	0.065	0.125	0.042	6.449	0.325
V	8.52	2.138	0.156	0.501	0.712	0.215	0.231	0.269	4.874	0.255
VI	8.19	8.583	0.139	3.089	2.322	0.840	2.011	0.126	2.268	0.118

注: I~III 为水平方向样点,其地下水位分别 2.7~3.4 m、1.2~1.6 m、2.5~2.8 m; IV~VI 为垂直方向样点,其分别位于湖中、沙丘中部和沙丘顶部,依次代表水生、陆生和沙生芦苇。下同。

Note: I~III for horizontal samples, the underground water level was 2.7~3.4 m, 1.2~1.6 m, 2.5~2.8 m, respectively; IV~VI for vertical samples are located in the middle of the lake, sand dunes and top of the sand dune, in turn, on behalf of aquatic and terrestrial and deserted reed. The same as below.

温度、光强和 CO₂ 等环境因子)下进行光响应及 CO₂ 响应曲线实验;同时,光合测定时选取晴朗、风小等外界环境,以此来降低光照、风速和温度等因子对实验的影响,确保其它因子的影响降低到最低程度。

2.2 不同水分条件下芦苇叶片光合参数的光响应特征曲线

2.2.1 净光合速率 光合-光响应曲线反映植物净光合速率随光合有效辐射变化的规律。由图 1, A、B 可知,各样点芦苇叶片净光合速率均随着光合辐射强度的增加而呈增大趋势,其增加速率表现为低

光合辐射强度增加快,且增加到一定光合辐射强度时,净光合速率到达最大值,即光饱和点。水平梯度上,Ⅰ点与Ⅲ点芦苇间的最大净光合速率表现差异不显著,但均显著大于Ⅱ点芦苇,其大小顺序均为Ⅲ点>Ⅰ点>Ⅱ点。相对Ⅲ点芦苇而言,则Ⅰ和Ⅱ点芦苇最大净光合速率分别下降了 7.7%和 19.98%,则表明Ⅲ点芦苇在研究区内长势最好,而Ⅱ点地下水水位较其它两点低,但土壤含盐高,表明了研究区内芦苇盐胁迫较干旱胁迫危害大。在垂直水平梯度上,3 种芦苇最大净光速率均显著差异,其大小顺序均为Ⅴ>Ⅵ>Ⅳ。相对陆生芦苇,沙生芦苇与水生

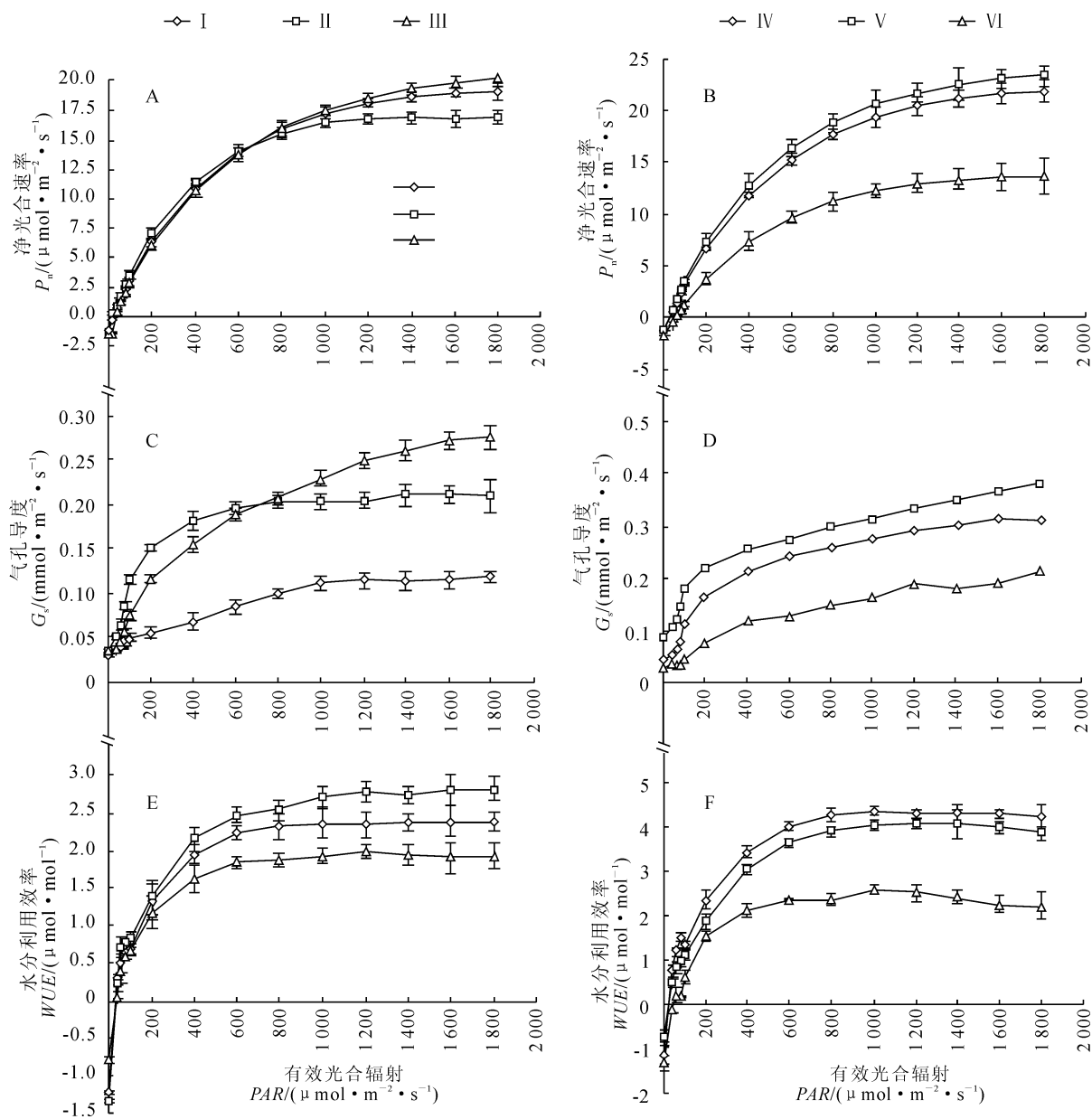


图 1 不同样点芦苇光合-光有效辐射响应曲线
Fig. 1 P_n-PAR curve of photosynthetic response of reed different samples

芦苇最大净光合速率分别下降了 5.88% 和 41.32%; 而相对水生芦苇而言沙生芦苇、陆生芦苇都有较大幅度的增加, 则表明在研究区内充足的水分会抑制最大净光合速率, 反之, 在水分匮乏的环境中芦苇以提高自身最大净光合速率以减少干旱胁迫危害。

2.2.2 气孔导度 芦苇的气孔导度均随着有效光合辐射增加而呈现不同幅度的上升趋势(图 1, C、D)。其中, 水平水分梯度上, III 点芦苇的气孔导度能在较高光合有效辐射下持续增加, 表明该点芦苇适应较高的外部光强; 而 II 点芦苇在较低的光合有效辐射下气孔导度趋平稳状态; 而 I 点芦苇气孔导度受干旱胁迫影响显著小于 II 和 III 点芦苇。同时, 垂直水平梯度上, 芦苇气孔导度大小顺序为 $V > VI > IV$, 且 IV 芦苇的气孔导度显著小于其它 2 种生态型的芦苇。

2.2.3 水分利用效率 各样点芦苇叶片的水分利用效率随着光合有效辐射的增大而增加(图 1, E、F)。芦苇水分利用效率的高低取决于气孔对光合作用和蒸腾作用的控制过程。其中, 对于水平梯度上而言, 3 个样点(I~III)的芦苇水分利用效率都表现相近的上升趋势, 且 II 点芦苇具有较高水分利用效率, III 点芦苇水分利用效率较低及叶片水分散失较快; 垂直梯度上, 水生芦苇(IV)的水分利用效率显著低于沙生芦苇(VI)和陆生芦苇(V), VI 芦苇在水分垂直梯度上水分利用效率最高, 验证了 VI 芦苇的抗旱能力强于 IV 芦苇和 V 芦苇。

2.3 不同水分条件下芦苇叶片二氧化碳响应曲线

2.3.1 净光合速率 光合- CO_2 响应曲线反映了植物光合速率随 CO_2 浓度变化的规律。由图 2, A、B 可知, 各样点芦苇叶片的净光合速率均随着 CO_2 浓度增加而呈上升趋势。因为 CO_2 浓度的增加意味着光合作用的供应原料增加, 而 CO_2 浓度的增加又会抑制羧化酶的加氧活性, 进而抑制光合作用的光呼吸, 二者共同作用促进了净光合速率的提高; 但当 CO_2 浓度提高到一定程度后, 净光合速率增大的趋势会逐渐减弱并趋于平缓, 直至达到净光合速率饱和和状态。水平梯度上, 3 样点最大净光合速率间为显著性差异, 其大小顺序为 III 点 $>$ II 点 $>$ I 点; 与 III 点相比, II 点的最大净光合速率降低了 12.67%, I 点降低了 20.56%。从垂直梯度上, 最大净光合速率之间均显著性差异; 其大小顺序为 $IV > V > VI$; 与 IV 芦苇相比, VI 芦苇的最大净光合速率降低了 36.31%, V 芦苇降低了 23.97%; 这表明随着 CO_2 浓度增加, 导致植物干旱胁迫危害加重, 干旱生境中

的芦苇表现最为严重。

2.3.2 气孔导度 气孔是植物体与大气进行气体交换的门户, 是陆地植物不可或缺的器官。气孔的开闭会影响植物的蒸腾、光合、呼吸等生理过程^[14]。由图 2, C、D 可知, 不同水分条件下芦苇叶片气孔导度均随着 CO_2 浓度的上升, 总体体现为降-升-降的趋势。在水平梯度上, 3 个样点芦苇的气孔导度对 CO_2 响应间差异显著, 其顺序为 III 号点 $>$ II 号点 $>$ I 号点。在垂直梯度上, 气孔导度依次为 $IV > V > VI$ 。干旱条件下, 气孔阻力在所有阻力中占主导地位, 干旱导致气孔限制, 使得气孔开放程度减弱^[15]。芦苇的气孔导度在 CO_2 浓度趋近与环境 CO_2 浓度时最大, 这是芦苇对当地 CO_2 浓度及光照、温度等因子长期适应及耦合的结果。外界 CO_2 浓度的升高会导致细胞间 CO_2 浓度增加, 而气孔对胞间 CO_2 浓度增加非常敏感, 植物通过调节气孔开闭及气孔导度来降低胞间 CO_2 浓度, 这种调节机制是植物自身对环境因素变化的生理性反馈和适应性对策的结果。

2.3.3 水分利用效率 不同水分梯度下的芦苇水分利用率均随着 CO_2 浓度的上升而逐渐增加(图 2, E、F)。环境随着 CO_2 浓度增加, 芦苇气孔导度减小, 并伴随着蒸腾速率的降低^[16], 同时使得光合作用的底物增加, 植物的光合速率也呈增加趋势。高 CO_2 浓度下水分利用效率的提高是光合速率的提高和蒸腾速率降低的共同作用结果。其中, 在水平梯度下, II 点的芦苇的水分利用效率最低, I 点芦苇水分利用效率最高; 在垂直梯度下 IV 芦苇的水分利用效率最低, VI 芦苇的水分利用效率最高。这与前人研究相吻合, 由湿到干生境下不同水分供应等级, 如从湿地、滩地、固定沙丘至流动沙丘, 植物光合作用和蒸腾作用呈减弱趋势, 而水分利用效率则呈上升趋势^[17]。

由图 2, E、F 中同时可以看出, 芦苇的水分利用效率随着 CO_2 浓度的增加而又呈趋于平稳的趋势, 即水分利用效率可达饱和点及达到最大水分利用效率。I 点芦苇、沙生芦苇水分利用效率随 CO_2 浓度增加表现出线性增加, 即干旱胁迫下的芦苇水分利用效率随着 CO_2 浓度增加而增加。沙生芦苇、I 点芦苇的气孔导度随着 CO_2 浓度增加而关闭程度最大。理论上讲, CO_2 的扩散阻力是水蒸气的 0.64 倍^[18]。气孔导度发生变化时, 蒸腾速率对气孔导度有更大的依赖性, 因此随着气孔导度的下降, 虽然光合速率和蒸腾速率都下降, 但蒸腾速率下降得比光

合速率快,即水分损失的影响比例大于其对光合速率的影响,导致水分利用效率升高。

2.4 不同水分条件下芦苇叶片光和二氧化碳响应特征参数

2.4.1 光响应参数 利用双曲线修正模型计算出不同水分梯度下芦苇的光响应参数具体见表 2。其中,在水平梯度上,Ⅲ点与Ⅱ点芦苇表观量子效率差异不显著且均显著大于Ⅰ点芦苇;Ⅰ点与Ⅲ点芦苇间的最大净光合速率、光饱和点、光补偿点、暗呼吸速率的差异表现不显著,但均显著大于Ⅱ点芦苇。相对Ⅲ点芦苇而言,则Ⅰ和Ⅱ点芦苇最大净光合速率分别下降了 7.7%和 19.98%,光饱和点分别下降了 23.95%和 40.61%,光补偿点分别下降了 13.5%和 37%,暗呼吸速率分别下降了 67.33%和 74.56%,

进一步表明 7 号点芦苇在研究区内长势最好。

另外,在垂直梯度上,Ⅵ点芦苇与Ⅴ点芦苇暗呼吸速率无显著差异,且均显著小于Ⅳ点芦苇;3 种芦苇其余光合参数均存在显著差异。其中,表观量子效率、最大净光合速率、光饱和点均表现为 $V > VI > IV$,且相对Ⅴ点芦苇而言,Ⅵ点芦苇与点Ⅳ芦苇表观量子效率分别下降了 9.1%和 36.36%,最大净光合速率分别下降了 5.88%和 41.32%,光饱和点分别下降了 8.01%和 14.56%;光补偿点大小顺序为 $IV > VI > V$,Ⅵ点芦苇、Ⅴ点芦苇光补偿点分别比Ⅳ点芦苇下降了 49.27%和 55.55%。

2.4.2 CO_2 响应参数 由直角双曲线模型可计算出不同水分梯度下芦苇的 CO_2 响应参数,详见表 3。其中,在水平梯度上,芦苇的羧化效率大小顺序为Ⅲ

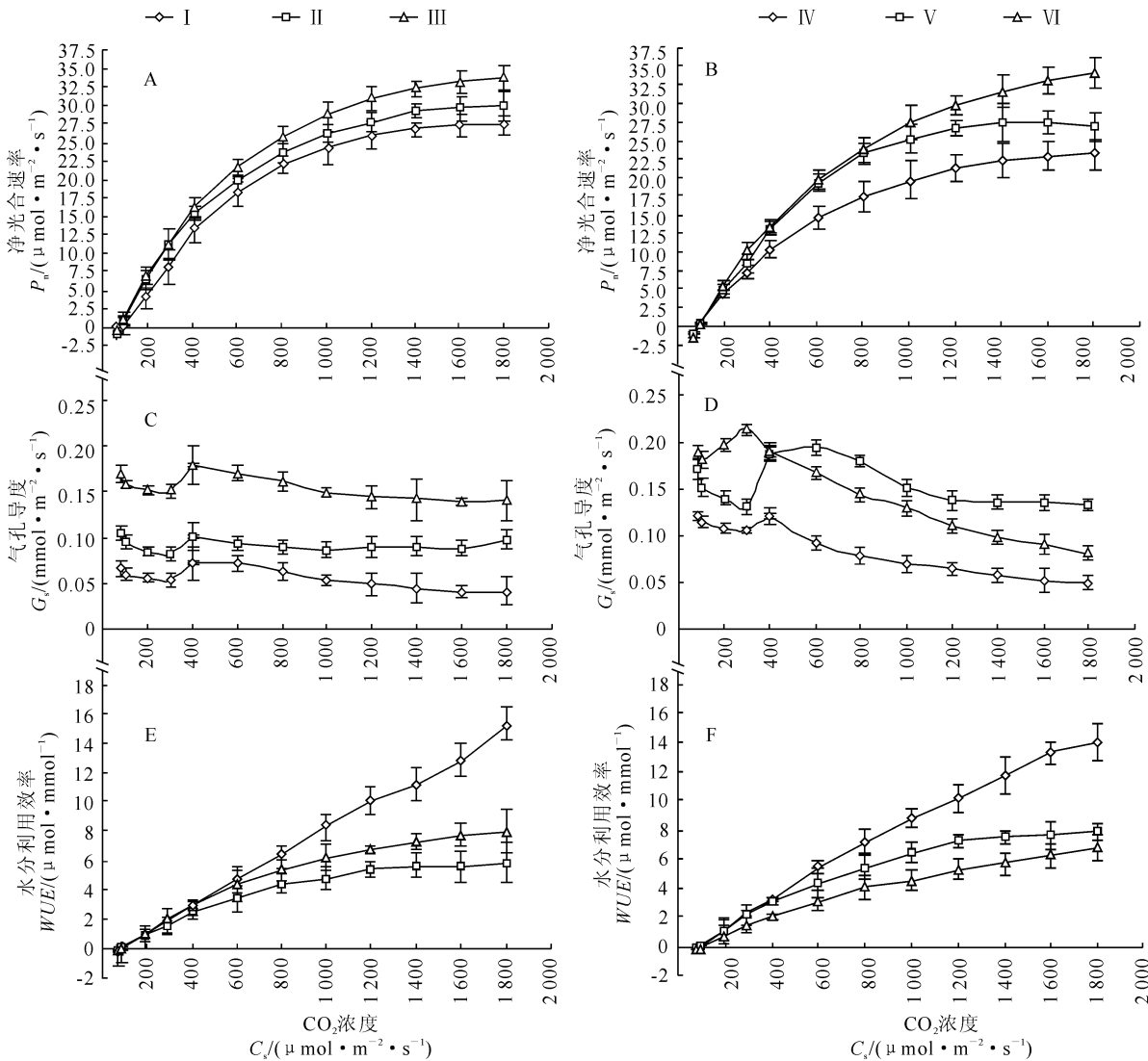


图 2 不同样点芦苇叶片光合- CO_2 响应曲线

Fig. 2 P_n - CO_2 curve of photosynthetic response of reed different samples

表 2 不同样点芦苇叶片的光合响应特征参数

Table 2 Photosynthetic response parameters in leaves of reed different samples

样地 Sample	表观量子效率 AQY	最大净光合率 $P_{nmax}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	光饱和点 $LSP/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	光补偿点 $LCP/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	暗呼吸速率 $R_d/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$
Ⅵ	0.05±0.008b	21.91±0.2b	1904.61±11.21b	26.02±0.60b	1.23±0.01b
V	0.055±0.004 5a	23.28±0.35a	2070.53±4.96a	22.8±0.31c	1.26±0.01b
Ⅳ	0.035±0.000 2c	13.66±0.5c	1769.11±2.33c	51.29±2.02a	1.79±0.04a
I	0.049±0.002b	19.08±0.3a	1881.52±187.9a	27.54±0.57a	1.31±0.7a
Ⅱ	0.053±0.001a	16.54±0.16b	1469.25±54.74b	20.06±0.65b	1.02±0.51b
Ⅲ	0.05±0.002a	20.67±1.69a	2473.98±181.35b	31.84±4a	4.01±0.23a

注:同列不同小写字母表示样点间在 0.05 水平存在显著性差异;下同。

Note: Different small letters in the same column meant significant difference among samples at 0.05 level. The same as below.

表 3 不同样点芦苇叶片的 CO₂ 响应特征参数Table 3 CO₂ response parameters in leaves of reed different samples

样地 Sample	羧化效率 CE $/(\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	最大净光合速率 P_{nmax} $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	CO ₂ 饱和点 CSP $/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	CO ₂ 补偿点 CCP $/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	光呼吸速率 R_p $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$
Ⅵ	0.147±0.004a	23.14±0.13c	1 018.88±14.6c	80.97±0.65c	9.83±0.41
V	0.136±0.01b	27.62±0.57b	1 145.83±58.14b	79.13±0.22b	9.23±0.2
Ⅳ	0.13±0.01c	36.33±0.63a	2 023.58±11.9a	88.3±0.95a	9.73±0.38
Ⅲ	0.157±0.031a	34.34±0.49a	1 875.7±186.87a	70.84±0.82b	9.42±0.15
Ⅱ	0.15±0.09a	29.99±0.59b	1 518.19±157.2b	74.00±0.76b	9.09±0.32
I	0.11±0.07b	27.28±0.08c	1 326.67±34.77b	92.79±2.2a	8.8±0.65

点>Ⅱ点>Ⅰ点,且Ⅰ点芦苇与前两个样点芦苇差异性达显著水平($P<0.05$);芦苇的最大净光合速率表现为Ⅲ点>Ⅱ点>Ⅰ点,且其间差异性显著($P<0.05$),Ⅱ和Ⅰ点分别比Ⅲ点显著降低了 12.67%和 20.56%;芦苇的 CO₂ 饱和点表现为Ⅲ点>Ⅱ点>Ⅰ点,而其 CO₂ 补偿点却表现相反,且最大值点均与其余两点差异性显著($P<0.05$);3 个样地芦苇之间的光呼吸速率差异性不显著。

另外,从垂直梯度上分析,除光呼吸速率外,其余参数在芦苇类型之间差异性均达到显著水平。其中,芦苇羧化效率大小顺序为Ⅵ>V>Ⅳ,最大净光合速率大小顺序却为Ⅳ>V>Ⅵ,沙生和陆生芦苇的最大净光合速率分别较水生芦苇显著降低了 36.31%和 23.97%;CO₂ 饱和点大小顺序也表现为Ⅳ>V>Ⅵ,沙生(Ⅵ)和陆生(V)芦苇分别较水生(Ⅳ)芦苇显著降低了 49.65%和 43.38%;CO₂ 补偿点大小顺序为Ⅳ>Ⅵ>V,且其间存在显著性差异。

综合以上分析可知,克里雅河不同水分条件下的芦苇在地下水埋深大于 2 m 时,随地下水位的下降,芦苇的光合生理各项指标均呈下降趋势,主要遭受干旱胁迫;当地下水位上升到 2 m 时,达到了盐渍胁迫的警戒水位,芦苇遭受盐胁迫且危害程度远大于干旱胁迫;在渍水条件下,芦苇各项光合生理指标也呈下降趋势,说明渍水条件并不是芦苇生长的

最佳的环境^[22]。随着 CO₂ 浓度增加,芦苇通过降低水分利用效率来缓解所遭受盐胁迫程度;同时,水生芦苇在高 CO₂ 浓度下,其以提高最大净光合速率来减弱渍水环境下的胁迫危害,这表明芦苇在胁迫下,可通过调节气孔开闭程度和最大净光合速率等活性以抵御胁迫危害,这也是植物自身对极端环境变化的生理性反馈和适应性选择的结果。

3 结论与讨论

从误差分析可得,CO₂ 响应曲线的结果误差整体在 0.001 5~2.5 之间且平均误差为 0.632,其中净光合速率的误差最大(0.02~2.5);光响应曲线的结果误差整体在 0.001 1~1.8 之间且平均误差为 0.251,其中净光合速率的误差也最大(0.01~1.8)。误差分析得出误差主要来自仪器的系统误差,这表明野外观测结果是精确的,其结果分析具有科学说服力。

光合作用是一个复杂的生理过程,环境因子(光照、水分、温度、CO₂ 浓度等)及其植物自身都会影响植物这一生理特性。本研究发现:不同水分梯度下芦苇净光合速率光响应曲线中,Ⅰ点芦苇与Ⅲ点芦苇最大净光合速率、光饱和点、光补偿点、暗呼吸速率差异不显著且均显著大于Ⅱ点芦苇,水分利用效率在水平水分梯度上表现为Ⅱ点芦苇最高,Ⅰ点

高于Ⅲ点。即芦苇水平梯度上光响应各参数并没有完全表现随地下水位变化的规律。究其原因,在干旱区随着地下水位的上升,植物生理的胁迫危害从干旱胁迫为主过渡为盐胁迫为主。在盐胁迫下,叶片的各种色素蛋白复合体中极为重要的组分——叶绿素含量减少,这由于 NaCl 提高了叶绿素酶的活性,促进叶绿素降解,导致叶绿素含量减少、降解和破坏,削弱了叶绿体对光能的吸收能力^[20]。Ⅱ点芦苇在盐胁迫环境中最大净光合速率、光饱和点均显著下降,表明植物遭受一定程度的盐胁迫时,水分利用效率会提高^[21]。一,由于盐胁迫导致芦苇叶片气孔导度下降,且净光合速率下降的速度滞后于蒸腾速率下降的速度,使水分利用效率有所提高;二,是芦苇在盐胁迫时能够积累脯氨酸和可溶性糖等渗透调节物质,主动降低渗透势,提高渗透调节能力,防止水分散失,抵御盐胁迫环境。因此,本实验得出 2 m 是干旱区芦苇遭受盐胁迫的地下水埋深阈值,当地下水位低于 2 m 时,芦苇即遭受盐胁迫。

同时,研究结果显示:芦苇净光合速率- CO_2 响应的光合特征参数表观初始羧化效率、表观暗呼吸速率和最大净光合速率随着地下水位深度的变化表现出差异性。表明地下水埋深越深,芦苇的初始羧化效率、 CO_2 饱和点、 CO_2 饱和点对应的最大的净光合速率、 CO_2 补偿点越低;不同水分梯度下,芦苇气孔导度的开闭程度跟地下水埋深成反比,且芦苇气孔导度随 CO_2 浓度的增加而减小。有学者认为原因是:(1)高浓度 CO_2 使质膜透性增加,导致钾离子泄漏,消除质膜内外的溶质势梯度;(2) CO_2 使细胞内溶质 pH 下降,产生酸化效应,进而减少植物与大气之间的气体交换,使气孔导度下降;另,大气 CO_2 浓度升高后植物叶片气孔导度平均下降 22%^[16]。而 Wheeler 的研究表明,在短暂 CO_2 浓度升高条件下的气孔抑制可以随着 CO_2 浓度的回复而得以恢复,这是植物生理复合或相互作用的机制的结果^[14]。芦苇的水分利用率随着 CO_2 浓度的增加而增加,这与前人的研究结果一致^[23]。而水分利用效率随 CO_2 浓度的响应程度受地下水埋深影响,水平水分条件下,Ⅰ点地下水埋深最深;垂直水分条件下,沙丘顶部地下水埋深最深可达 10 以上,2 个

样点芦苇的水分利用效率随着 CO_2 浓度的增加急剧上升。而 WUE 越高表明植物的节水能力越强,耐旱性越强^[24-25]。在一定干旱胁迫下,这有利于芦苇在水分有限的环境下生存。在 CO_2 响应过程中,Ⅱ点芦苇最大净光合速率大于Ⅰ点芦苇,水分利用效率小于Ⅱ点,说明 CO_2 浓度的增加可以改变Ⅱ点芦苇受胁迫程度。这与伍维模等研究结论相一致^[25]。 CO_2 浓度的提高有利于提高盐渍土壤上植物的抗性,消除盐胁迫的不利影响,有利于增加植物光合作用和产量。

总之,在荒漠植物群落中植物芦苇通过提高自身叶片的水分利用效率以抵御极端干旱的生境,以提高自身最大净光合速率以减少干旱胁迫危害;而盐渍化生境中的植物群落的芦苇通过维持平稳的气孔导度趋状态,是以较低的最大净光合速率、光饱和点、光补偿点、暗呼吸速率等光合生理特征来适应干旱环境。表明随着 CO_2 浓度增加,导致植物干旱胁迫危害加重,干旱生境中的荒漠植物群落表现最为严重。干旱导致群落植物叶片气孔限制,使得气孔开放程度减弱,通过调节气孔开闭及气孔导度来降低胞间 CO_2 浓度,同时以提高植物的水分利用效率,以适应环境;在高 CO_2 浓度环境,盐生植物以降低其水分利用效率适应环境,而群落中的其他植物如怪柳、胡杨和白刺等是否也表现这一特性是需进一步探讨。

克里雅流域位于塔克拉玛干沙漠南缘,沙漠已侵入克里雅河边缘,且于田县地区平均地下水埋深较浅,土壤盐渍化现象严重。居民与农田区植被覆盖率较高,但受到不同程度的干旱胁迫和盐胁迫。在这样一个绿洲与荒漠交错的复杂环境中研究当地主要植被光合作用显得很迫切。芦苇种植作为当地人民经济收入的一大来源又是当地的优势群落,同时也是防风固沙的主要形式;具有广阔生态幅的芦苇,能够适应不同的环境,其对该地区生态系统稳定有着决定性作用。在外界不同胁迫下,其表现出不同的表观特征和不同的生理代谢特征,其通过内部物质积累、物质代谢、物质循环等机理来适应环境的机制仍需深入研究。

参考文献:

- [1] KANG S Z,ZHANG F C,HU X T,*et al.* Benefits of CO_2 enrichment on crop plants are modied by soil water status[J]. *Plant Soil*,2002, 238(1):412-417.

- [2] WANG L J, YU H R, FANG Q X, *et al.* Responses of water use efficiency of nine plant species to light and CO₂ and it's modeling[J]. *Acta Ecological Sinica*, 2008, **28**(2): 525—533.
- [3] IPCC. Summary for policy makers of the synthesis report of the IPCC fourth assessment report[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2007: 37.
- [4] NIJS I, FERRIS R, BLUM H. Stomatal regulation in a changing climate: A field study using free air temperature increase (FATI) and free air CO₂ enrichment (FACE)[J]. *Plant Cell and Environment*, 1997, **20**(8): 1 041—1 050.
- [5] 樊自立, 乔 木, 李和平. 新疆绿洲盐渍化耕地的水盐动态类型及改良分区[C]//全国会员代表大会暨第七届海峡两岸土壤肥科学术研讨会论文集, 北京: 中国农业大学出版社, 2008: 281—286.
- [6] JIN Z X(金则新), KE SH SH(柯世省). The photosynthetic characteristics of the main species of the *Heptacodium miconioides* community in Tiantai Mountain of Zhe jiang Province, China[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2002, **22**(10): 1 645—1 652(in Chinese).
- [7] KE SH SH(柯世省), JIN Z X(金则新), CHEN X T(陈贤田). Photo-ecological characteristics of six broad-leaved species including heptacodium miconioides in the Tiantai Mountains in the Zhejiang Province[J]. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2002, **26**(3): 363—3712(in Chinese).
- [8] SU J D(苏军德), GOU X H(勾晓华), CAO Z Y(曹宗英). Diurnal course of photosynthesis and relationship with the eco-physiological factors of Qilian Juniper[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2011, **31**(5): 1 011—1 017(in Chinese).
- [9] MA Q L(马全林), WANG J H(王继和), JI Y F(纪永富). Photosynthesis-physiological characteristics of *Haloxylon ammodendron* under different soil moisture grades[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2003, **23**(12): 2 120—2 126(in Chinese).
- [10] MA F J(马富举), LI D D(李丹丹), CAI J(蔡 剑). Responses of wheat seedlings root growth and leaf photosynthesis to drought stress [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2012, **23**(3): 724—730(in Chinese).
- [11] SU H(苏 华), LI Y G(李永庚), SU B Y(苏本营). Effects of groundwater decline on photosynthetic characteristics and stress tolerance of *Ulmus pumila* in Hunshandake Sandy Land, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2012, **36**(3): 177—186(in Chinese).
- [12] YE Z P(叶子飘). A review on modeling of responses of photosynthesis to light and CO₂[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2010, **34**(6): 727—740(in Chinese).
- [13] XU D Q. Photosynthesis efficiency[M]. Shanghai: Shanghai Academic Press, 2002: 123—131.
- [14] WHEELER R M, MACKOWIAK C L, YORIO N C, *et al.* Effect of CO₂ on stomatal conductance: Do stomata open at very high CO₂ concentration[J]. *Annals of Botany*, 1999, **83**(3): 243—251.
- [15] DRAKE B G, GONZLEZ-MELER M A. More efficient plants: a consequence of rising atmospheric CO₂[J]. *Ann Review Plant Physiology*, 1997, **48**(6): 609—639.
- [16] AINSWORTH EA, ROGERS A. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising[CO₂]: Mechanisms and environmental interactions[J]. *Plant Cell and Environment*, 2007, **30**: 258—270.
- [17] JIANG G M(蒋高明), HE W M(何维明). Species and habitat-variability of photosynthesis, transpiration and water use efficiency of different plant species in Maowusu Sand Area[J]. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 1999, **41**(10): 1 114—1 124(in Chinese).
- [18] ZHAO P(赵 平), ZENG X P(曾小平), PENG SH L(彭少麟). Daily variation of gas exchange, stomatal conductance and water use efficiency in summer leaves of *Ormosia pinnata*[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), 2000, **8**(1): 35—42(in Chinese).
- [19] FAN Z L(樊自立). Assessment and prediction of developing trend of soil salinization of cultivated land in west China[J]. *Arid Land Geography* (干旱区地理), 2002, **25**(2): 97—102(in Chinese).
- [20] ZHANG Q D(张其德), WEN X G(温晓刚), LU C M(卢从明). Effects of CO₂ doubling on some photosynthetic functions of spring wheat under salt stress[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2000, **24**(3): 308—311(in Chinese).
- [21] CHEN J M(陈健妙), ZHENG Q S(郑青松), LIU ZH P(刘兆普). Growing and photosynthetic response of *Jatropha curcas* L. seedlings to salt stress[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2009, **29**(3): 1 356—1 365(in Chinese).
- [22] XIE T(谢 涛), YANG ZH F(杨志峰). Effects of water stress on photosynthetic parameters of *Phragmites australis* in estuarine wetland of Yellow River Delta[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2009, **20**(3): 562—568(in Chinese).
- [23] ZHOU H H(周洪华), CHEN Y N(陈亚宁), LI W H(李卫红). Photosynthesis of *Populus euphratica* olive and its response to CO₂ concentration and high temperature in arid environment[J]. *Acta Ecological Sinica* (生态学报), 2009, **29**(6): 2 798—2 810(in Chinese).
- [24] XIA J B(夏江宝), ZHANG G C(张光灿), LIU G(刘 刚). Light response of *Wisteria sinensis* leaves physiological parameters under different soil moisture conditions[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2007, **18**(1): 30—34(in Chinese).
- [25] WU W M(伍维模), LI ZH J(李志军), LUO Q H(罗青红). Effects of soil water stress on light response curves of photosynthesis of *Populus euphratica* and *Populus pruinosa*[J]. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 2007, **43**(5): 30—35(in Chinese).