

极端干旱区疏叶骆驼刺叶绿素荧光对人工水分干扰的响应特征

王明慧¹, 马晓东^{1*}, 张瑞群¹, 李卫红², 朱成刚²

(1 新疆师范大学 生命科学学院, 新疆特殊环境物种多样性应用与调控重点实验室, 乌鲁木齐 830054; 2 荒漠与绿洲生态国家重点实验室, 乌鲁木齐 830011)

摘 要: 选取塔里木河下游天然植被恢复示范区的疏叶骆驼刺(*Alhagi sparsifolia* Shap.)为研究对象, 测定每年引水灌溉2次(每次 $0.42\text{ m}^3/\text{m}^2$)、1次和不灌溉(CK)处理下疏叶骆驼刺的实际光化学量子产量(Φ_{PSII})、电子传输速率(ETR)和光化学猝灭系数(q_p)等叶绿素荧光参数及其叶水势变化, 探讨疏叶骆驼刺对人工水分干扰的叶绿素荧光响应特征。结果表明: (1) 随着灌溉量的减少, 疏叶骆驼刺叶水势呈显著降低的趋势, 并在CK下达到最低。(2) 同期疏叶骆驼刺 q_p 、 Φ_{PSII} 、 ETR 、最大光量子产量(F_v/F_m)、叶绿素含量和光饱和点均随着灌溉量的减少呈先增加后降低的趋势, 非光化学淬灭系数(NPQ)和调节性能量耗散(Y_{NPQ})则呈先降低后增加的趋势。(3) 与每年1次灌溉量处理相比, 不灌溉和每年2次的灌溉量处理下疏叶骆驼刺发生了光抑制, 光能捕获效率与光化学反应能量下降, 热耗散能力提高。研究认为, 灌溉量过高(每年2次, $0.84\text{ m}^3/\text{m}^2$)或不灌溉均会限制疏叶骆驼刺光化学效率和光活性, 适时适量的(春季灌水1次, $0.42\text{ m}^3/\text{m}^2$)水分补给更有利于疏叶骆驼刺适应干旱胁迫并维持正常光合生长。

关键词: 灌溉; 叶绿素荧光; 疏叶骆驼刺; 水势; 光抑制; 叶绿素含量

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Response Characteristics of Chlorophyll Fluorescence of *Alhagi sparsifolia* to Different Irrigation Regimes in the Extremely Arid Area

WANG Minghui¹, MA Xiaodong^{1*}, ZHANG Ruiqun¹, LI Weihong², ZHU Chenggang²

(1 Key Laboratory of Species Diversity Application and Control in Xinjiang, College of Life Sciences, Xinjiang Normal University, Urumqi 830054, China; 2 State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China)

Abstract: The experiment was conducted with *Alhagi sparsifolia* of the natural vegetation area in fllower reaches of Tarim River to investigate the change of the chlorophyll fluorescence parameters such as actual photochemical efficiency of PS II (Φ_{PSII}), electron transport rate(ETR) and photochemical quenching index (q_p) and leaf water potential under 2 times/year, 1 times/year irrigation regimes ($0.42\text{ m}^3/\text{m}^2$ of every time) and no irrigation(CK), and to discuss the impact of the different irrigation regimes on the chlorophyll fluorescence characteristics. The conclusions were as following: (1) With decreasing irrigation regimes, the leaf water potential of *A. sparsifolia* significantly decreased, and was the least under CK. (2) The q_p , Φ_{PSII} , ETR , the maximal photochemical efficiencies of PSII(F_v/F_m), chlorophyll SPAD value and the light satura-

收稿日期: 2014-04-15; 修改稿收到日期: 2014-07-14

基金项目: 国家自然科学基金项目(41261103); 新疆师范大学研究生科技创新基金项目(20131208)

作者简介: 王明慧(1991—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事植物生态方面的研究。E-mail: 907009956@qq.com

* 通信作者: 马晓东, 博士, 硕士生导师, 主要从事植物生态方面的研究。E-mail: mxd1107@126.com

tion point of *A. sparsifolia* were initially increased with the decreasing irrigation regimes and then it decreased. Whereas, the non-photochemical quenching (NPQ) and the yield for dissipation by down-regulation (Y_{NPQ}) of *A. sparsifolia* were also reduced first with decreasing irrigation regimes and then it improved. (3) *A. sparsifolia* under CK and 2 times/year irrigation regimes suffered inhibitory effect which declined its light utilization capability and photochemical reaction. However the heat dissipation ability was improved. As a result, excessive amount of irrigation (2 times/year, $0.84 \text{ m}^3/\text{m}^2$) or no water supply (CK) could restrict the photochemical efficiency and photosynthetic activity of *A. sparsifolia*. The right time and the moderate water supply (supply water once in the spring, $0.42 \text{ m}^3/\text{m}^2$) was more conducive to *A. sparsifolia* to adapt to drought stress and maintain normal growth photosynthesis.

Key words: irrigation; chlorophyll fluorescence; *Alhagi sparsifolia* Shap.; water potential; photoinhibition; chlorophyll content

塔里木河下游地处极端干旱区,其荒漠河岸植被群落主要依靠人工生态输水维系。但由于下游断流河道每年人工输水量十分有限,水分仍是下游河岸植被分布和生长的主要限制因素^[1]。为不断提高水分利用效率,促进荒漠河岸植被在自我维持的基础上实现更新恢复最大化,我们在塔里木河下游英苏断面建立了面积为 33.33 hm^2 的天然植被恢复示范区。该区域主要是以河道人工缺口的主动引水漫溢形式进行水分补给,且在水分补给的过程中产生了明显的生态效益,主要天然植被迅速恢复,其中不仅有胡杨 (*Populus euphratica* Oliv.)、多枝柽柳 (*Tamarix ramosissima* Ledeb.)、刚毛柽柳 (*Tamarix hispida* Willd.) 等优势乔灌木,而且以疏叶骆驼刺 (*Alhagi sparsifolia* Shap.) 为优势种的草本植物也大量地更新和繁殖,这对进一步促进人工恢复区荒漠植被群落结构完整和稳定贡献巨大。

疏叶骆驼刺属豆科骆驼属的一种,是塔里木河下游荒漠河岸生态系统中广泛分布的具有优良防风固沙功能的优势草本植物种,非常耐干旱与盐碱^[2]。然而,由于下游断流河道生态输水在持续时间和总量上都十分有限,疏叶骆驼刺利用种子进行天然更新过程受抑制程度明显,下游很多区域该物种仍然是植株稀疏,衰退显著^[3]。长期以来,干旱区骆驼刺的相关问题一直是国内外学者研究的热点之一。目前,研究主要集中在水分干扰对疏叶骆驼刺根系生长、植被组成及再生、群落生态结构和渗透调节等方面^[2-7]。虽然在水分对疏叶骆驼刺光合生理方面的影响也进行了不少研究,但主要是集中在反映光合特性“表观性”的气体交换生理特性方面^[7-9]。如朱军涛等研究表明随着灌溉量的增加疏叶骆驼刺的叶片气孔导度值 (G_s) 升高,蒸腾速率 (T_r) 和胞间 CO_2 浓度 (C_i) 增大,对光能的利用程度和效率在增加^[7]。而关于水分干扰下疏叶骆驼刺叶绿素荧光特征的相

关研究很少。

叶绿素荧光能够间接反映植物光合机构内的状态变化,进而指示植物体内部的生理机制,被誉为测定植物光合作用快速、无损伤的探针^[10-11]。研究表明,水分胁迫会显著影响植物的叶绿素荧光参数。干旱胁迫下,阿那豆 (*Piptadenia moniliformes* Benth.) 光系统 II (PS II) 的光化学猝灭系数 (q_p)、实际光化学量子产量 (Φ_{PSII}) 和电子传输速率 (ETR) 降低,非光化学猝灭系数 (NPQ) 升高,光合能力降低^[12];水分胁迫使棉叶麻疯树 (*Jatropha ossypifolia* Linn.) q_p 和 Φ_{PSII} 降低,而 NPQ 升高,发生光抑制,光合活性降低^[13];干旱胁迫下甜菜 (*Beta vulgaris* L.) 最大光量子产量 (F_v/F_m) 和 q_p 下降幅度小,PS II 反应中心的开放程度受到影响较小,PS II 发生不可逆转的损害^[14]。为在天然植被恢复区探究不同强度人工漫溢下疏叶骆驼刺生理响应规律,本试验采用叶绿素荧光技术,结合植物体水势等监测数据,对塔里木河下游不同灌溉条件下的疏叶骆驼刺叶绿素荧光特征进行了研究,旨在阐明水分干扰强度对该植物种光合活性和光能利用能力的影响,为塔里木河下游群落恢复和重建中草本植物的生态作用研究提供参考依据。

1 研究地区概况与方法

1.1 研究区概况

研究区位于塔里木河下游英苏断面天然植被恢复示范区(图 1),地处塔克拉玛干沙漠和库鲁克沙漠之间,属典型的极端干旱温带大陆气候,区域内荒漠河岸林生态系统极为脆弱和不稳定。研究区年均降水量 $17.4 \sim 42.0 \text{ mm}$,年潜在蒸发量 $2\,500 \sim 3\,000 \text{ mm}$,气候极度干燥,风沙危害严重。全年太阳辐射 $5\,692 \sim 6\,360 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$,每年的日照时间在 $2\,780 \sim 2\,980 \text{ h}$,年均 $\geq 10^\circ\text{C}$ 积温在 $4\,040 \sim 4\,300$

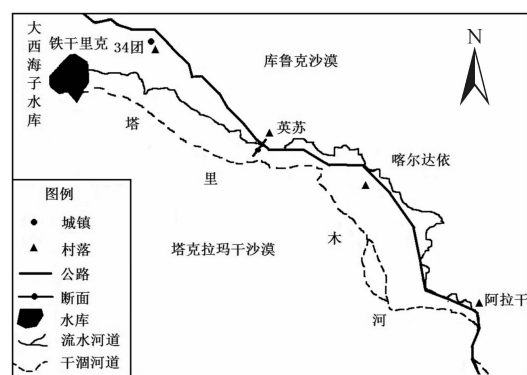


图1 塔里木河下游研究区位置示意图

Fig. 1 Location of the study sections along the lower reaches of the Tarim River

℃,日平均气温 13~7℃。由于近年下游断流河道人工输水过程有限,大部分地区地下水位在 5~6 m 以下,生境沙化以及由地下水维系的植物群落退化仍较明显,以疏叶骆驼刺等为主的草本植物更新困难,并呈斑块状分布^[1]。

1.2 试验处理

本研究选取塔里木河下游英苏断面天然植被恢复示范区为研究地点,在示范区内建立 3 个灌水试验处理,分别标记为 A、B 和 C 样地,样地间隔 100 m,避免相互水分干扰。每个处理 3 次重复,每次重复面积 222.2 m²。在 4~10 月植物主要生长季内,A 样地分别在 4 月底和 7 月初各引水灌溉 1 次,B 样地仅在 4 月底引水灌溉 1 次,C 样地为不灌溉对照(CK)。每次灌溉量为 0.42 m³/m²,用小型抽水泵(70 m³/h)按工作时间精确控制给水量,并于夜间用胶管对试验地直接给水。实施人工引水灌溉后,于 8 月中旬植物生长旺季对不同处理样地的疏叶骆驼刺叶绿素荧光日变化进行监测。试验区域属极端干旱区,降水对疏叶骆驼刺生长影响极小。

1.3 叶绿素荧光数据的采集与处理

于实施人工灌溉处理后的 8 月中旬,分别在 A、B 和 C 样地每个重复中随机选取 20 株基茎、冠幅和株高相近且健康的疏叶骆驼刺,于晴好的天气下,采用便携式调制叶绿素荧光仪(MINI PAM)野外实地测定叶绿素荧光数据。每日于 8:00~20:00 每隔 2 h 测定 1 次光适应下最大荧光值 F_m' 和稳态荧光值 F_s ,每个时段重复 6 次,并于采样当天凌晨 4:00 测量暗适应整夜的叶片 F_0 和 F_m 。光适应下初始荧光值(F_0')、实际光化学效率(Φ_{PSII})、潜在最大光化学量子效率(F_v/F_m)、光化学猝灭系数(q_p)和非光化学猝灭系数(NPQ)等参数可以通过以下公式计算

求得^[15-16]。

$$F_0' = 1 / (1/F_0 - 1/F_m + 1/F_m')$$

$$\Phi_{PSII} = (F_m' - F_s) / F_m'$$

$$F_v/F_m = (F_m - F_0) / F_m$$

$$NPQ = F_m / F_m' - 1$$

$$q_p = (F_m' - F_s) / (F_m' - F_0')$$

$$Y_{NPQ} = 1 - \Phi_{PSII} - 1 / [NPQ + 1 + q_p \times F_0' / (F_m / F_0 - 1)]$$

1.4 叶片水势和叶绿素 SPAD 值的测定

在疏叶骆驼刺叶绿素荧光参数测定的同时,进行每株叶片水势和叶绿素 SPAD 值的测量。其中,使用露点水势仪(HR-33T)测定疏叶骆驼刺叶片的清晨水势和午间水势,测量时选取冠层中部健康叶片,并通过微伏电压值与 -7.5 的比值计算被测叶片的水势值;使用手持叶绿素仪测定疏叶骆驼刺完全伸展开叶片的叶绿素 SPAD 值。

1.5 土壤含水量的测定

土壤含水量的测定采用人工土钻分层取样法,分别在 3 个样地每个重复中各钻取 3 个土壤剖面,每个剖面采集 0~5、5~15、15~30、30~50、50~80、80~120、120~170 cm 土层土样,每层 3 个重复用烘干法(105℃)烘至恒重,称重后计算土壤含水量。

1.6 数据处理

使用 SPSS 17.0 软件对试验数据进行统计分析,采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和 LSD 多重比较对数据差异显著性进行检测($P < 0.05$),并应用 Excel 软件进行数据处理和制图。

2 结果与分析

2.1 不同灌溉处理下样地土壤水分特征

图 2 显示,不同灌溉处理下,各样地 0~80 cm 土壤含水量差异显著($P < 0.05$),A、B 和 C 样地的土壤含水量平均值分别是 5.24%、2.81%和 0.73%,但 A、B 样地的土壤含水量在土层深度超过 80 cm 后迅速降低,并于土壤深度降至 C 样地水平。A、B、C 样地 80~170 cm 土壤含水量平均值分别是 0.85%、0.81%和 0.90%,其间差异不显著($P > 0.05$),且土壤含水量总体很低(图 2)。即引水灌溉处理只明显影响 0~80 cm 土层含水量。

2.2 不同灌溉处理对疏叶骆驼刺叶片水势和叶绿素的影响

清晨和正午水势的变化能够反映植物的水分亏缺状况,可用来判断植物受到干旱胁迫的程度及其

抗旱能力^[17-18]。由图 3 可知,疏叶骆驼刺清晨和正午叶片水势在 A、B 和 C 三种灌溉处理条件下均差

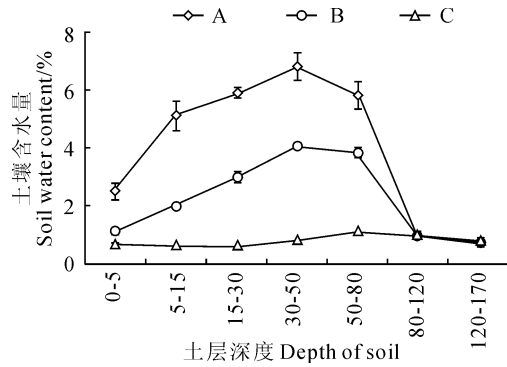
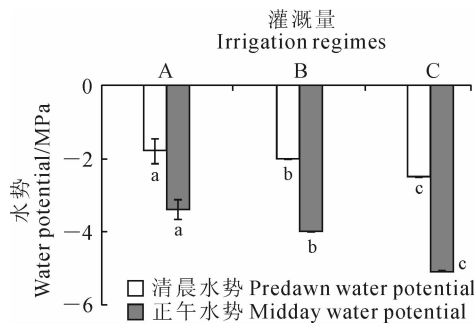


图 2 不同灌溉量处理下样地土壤含水量

A. 4 月底和 7 月初各灌溉 1 次,灌溉总量 $0.84 \text{ m}^3/\text{m}^2$;
B. 4 月底灌溉 1 次,灌溉总量 $0.42 \text{ m}^3/\text{m}^2$; C. 不灌溉,对照;下同

Fig. 2 Soil water content of sites with different irrigation regimes

A. Irrigation once in the late April and early July, the total irrigation regimes of $0.84 \text{ m}^3/\text{m}^2$; B. Irrigation once in the late April, the total irrigation regimes of $0.42 \text{ m}^3/\text{m}^2$;
C. No irrigation, control; The same as blow



异显著 ($P < 0.05$), 且有随着灌溉量的减少而逐渐降低的趋势。其中, C 样地疏叶骆驼刺叶水势在清晨时分别比 A 和 B 样地显著降低 38.9% 和 25.0%, 在正午时则分别显著低了 50% 和 27.5%。说明 C 样地疏叶骆驼刺在清晨时即表现出较强的水分亏缺现象, 在正午时的吸水效率更高且受到的干旱胁迫程度最强。另外, 叶绿素是截获光能的主要色素, 其衰减是植物在逆境条件下的一种反应^[8]。由图 3 可知, 疏叶骆驼刺叶绿素 SPAD 值在 B 灌溉量处理下最高 (74 ± 1.89), 并分别比 A 和 C 处理显著高出 13.4% 和 13.8% ($P < 0.05$), 而 A 和 C 处理间差异不显著 ($P > 0.05$)。表明 B 灌溉量更有利于疏叶骆驼刺叶绿素的合成和积累。

2.3 不同灌溉处理对疏叶骆驼刺叶片 F_v/F_m 和 F_v/F_0 的影响

植物最大光量子产量 (F_v/F_m) 能衡量 PS II 在光合作用过程中潜在最大光能转换效率, 其在非逆境条件下变化极小, 但在植物受到胁迫时明显下降; F_v/F_0 代表 PS II 的潜在活性, 也是研究植物胁迫的重要参数^[15,19]。由图 4 可知, 疏叶骆驼刺 F_v/F_m 和

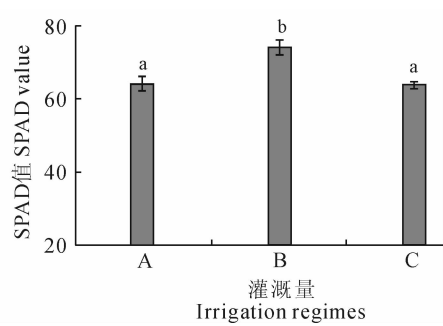


图 3 不同灌溉量条件下疏叶骆驼刺叶片水势和叶绿素 SPAD 值(平均值±标准误)

不同小写字母表示不同灌溉量间在 0.05 水平上的差异显著;下同

Fig. 3 The leaf water potential and SPAD value of *A. sparsifolia* with different irrigation regimes(mean±SE)

Different letters represent significant difference between different irrigation regimes at 0.05 level. The same as below

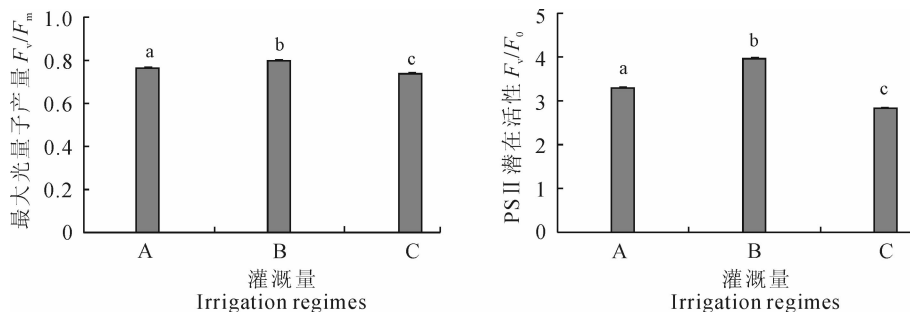


图 4 不同灌溉量条件下疏叶骆驼刺的最大光量子产量和 PS II 潜在活性(平均值±标准误)

Fig. 4 Maximum photochemical yield and potential photosynthetic activity of *A. sparsifolia* with different irrigation regimes(mean±SE)

F_v/F_0 在 3 种灌溉处理间的差异均显著 ($P < 0.05$), 且 B 处理疏叶骆驼刺 F_v/F_m (0.80) 和 F_v/F_0 (3.96) 均显著高于 A 和 C 处理; 与 B 灌溉处理相比, A 灌溉处理条件下 F_v/F_m 和 F_v/F_0 分别下降了 4.5% 和 17.4%, 而 C 灌溉处理条件下则分别下降了 7.4% 和 28.4%。以上结果表明水分过多(引水灌溉 2 次/年)或过少(CK)均会使疏叶骆驼刺 PS II 原初光能转换效率下降, 潜在活性中心受损, 从而抑制疏叶骆驼刺叶片光合作用的原初反应, 但水分亏缺对疏叶骆驼刺 PS II 胁迫程度更强。

2.4 不同灌溉处理下光强对疏叶骆驼刺 Φ_{PSII} 和 ETR 的影响

实际光量子产量 (Φ_{PSII}) 是 PS II 反应中心部分关闭情况下的实际光能捕获的效率, 反映叶片用于光合电子传递的能量占所吸收光能的比例^[20]。图 5 显示, 随着光合有效辐射 (PAR) 的增强, 不同灌溉处理下疏叶骆驼刺的 Φ_{PSII} 均呈逐渐下降趋势, 但 C 处理疏叶骆驼刺 Φ_{PSII} 下降幅度明显比 A 和 B 处理大, 且 B 处理疏叶骆驼刺的 Φ_{PSII} 整体比水分较高的 A 处疏叶骆驼刺高; 当 PAR 低于 $300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, A 和 C 处理疏叶骆驼刺 Φ_{PSII} 随 PAR 的变化趋势基本一致, 当 PAR 高于 $300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 随着光合辐射的增强, C 样地疏叶骆驼刺 Φ_{PSII} 下降的幅度相对于 A 样地更大, 且整体低于 A 样地疏叶骆驼刺。表明 C 样地疏叶骆驼刺的光化学效率最低。

ETR 是光合系统的非循环光合电子传递速率, 反映实际光强下的表观电子传递效率^[10]。不同灌溉处理下, 疏叶骆驼刺非循环光合电子传递速率 (ETR) 均随着 PAR 升高而呈上升的变化趋势, 并在处理间表现出较大的差异, 且初始拟合曲线斜率基本一致 (图 5)。其中, 当 PAR 低于 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 3 种灌溉处理下的疏叶骆驼刺 ETR 变化趋势基本一致; 而当 PAR 高于 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, B 样地疏叶骆驼刺的 ETR 上升幅度大于 A 和 C 样地的疏叶骆驼刺, 且其具有最高的最大电子传递速率 ($E_{\max}$) 和半饱和光强 (I_k)。说明 B 样地疏叶骆驼刺具有较高电子传递效率、光能利用能力和光饱和点。

2.5 不同灌溉处理下光强对疏叶骆驼刺 q_p 、 NPQ 和 Y_{NPQ} 的影响

植物的叶绿素荧光猝灭包括光合作用引起的光化学猝灭 (q_p) 和热耗散引起的非光化学猝灭 (NPQ), 而光化学猝灭反映的是 PS II 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额^[10]。疏叶骆驼刺的 q_p 值在 3 种灌溉处理下均随着光合有效辐射 (PAR) 的增大而显著下降, 且当 PAR 大于 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, B 灌溉处理下疏叶骆驼刺的 q_p 下降幅度明显小于 A 和 C 处理疏叶骆驼刺; 同期处理间比较而言, B 处理疏叶骆驼刺 q_p 明显高于 A 和 C 处疏叶骆驼刺 (图 6)。这说明 B 灌溉处理更有利于提高 PS II 反应中心开放部分的比例, 将更多的光

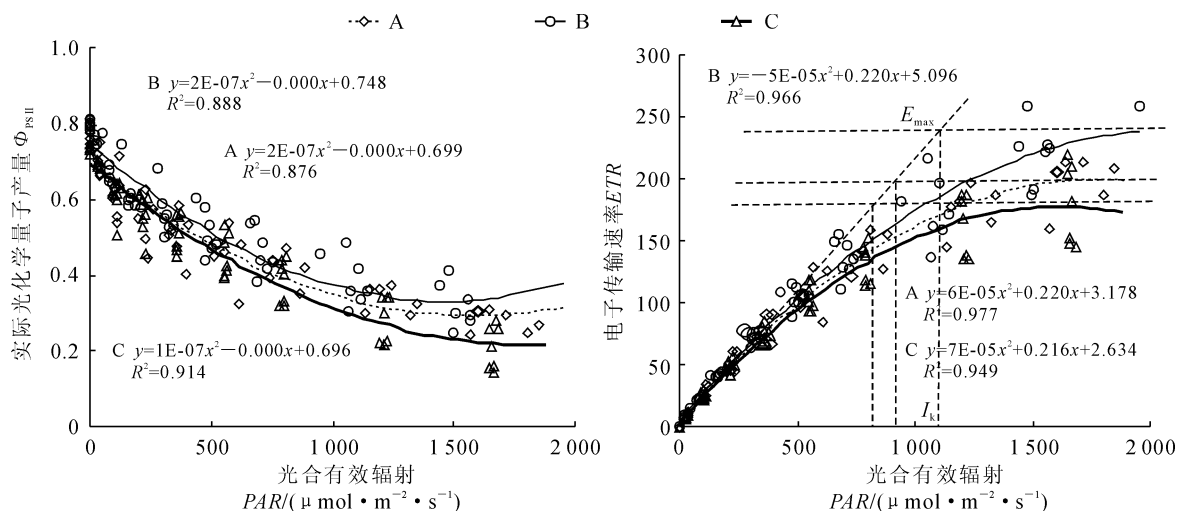


图 5 不同灌溉条件下光合有效辐射对疏叶骆驼刺 PS II 实际光量子产量和电子传递速率的影响

$E_{\max}$ 表示最大电子传递速率; I_k 反映植物对强光的耐受能力

Fig. 5 The effects of PAR on actual photochemical efficiency of PS II and electron transport rate of *A. sparsifolia* with different irrigation regimes

$E_{\max}$ represents maximum electron transport rate; I_k represents tolerance ability of plants to strong light

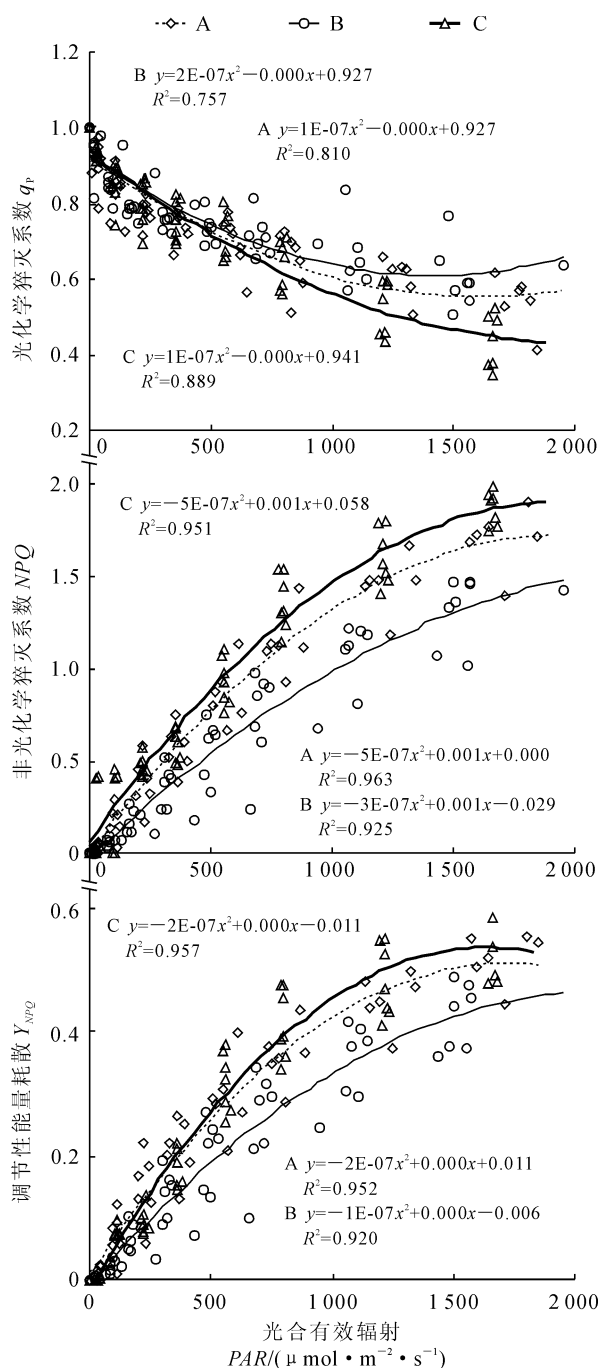


图6 不同灌溉条件下光合有效辐射与疏叶骆驼刺光化学猝灭、非光化学猝灭和调节性能量耗散的关系

Fig. 6 The relationship between PAR and photochemical quenching, non-photochemical quenching, the yield for dissipation by down-regulation of *A. sparsifolia* with different irrigation regimes

能用于推动光合电子传递,从而提高光合电子传递能力。

非光化学猝灭是反映植物通过热耗散的方式缓解过剩的光能以避免光损伤的能力^[15]。在本试验中,各灌水处理疏叶骆驼刺的 NPQ 均随着光强的

增强而呈升高的趋势,但不同灌溉处理下疏叶骆驼刺 NPQ 上升的幅度存在显著差异。其中,当 PAR 大于 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, C 样地疏叶骆驼刺的 NPQ 值开始显著高于 A 和 B 处理,而 B 样地疏叶骆驼刺 NPQ 整体又明显低于 A 处理(图 6)。这表明 C 样地疏叶骆驼刺受到的干旱胁迫程度较大,其在强光照下把吸收的光能较多地转化成热能而耗散掉,相对用在光化学反应上的能量较少。

调节性能量耗散 Y_{NPQ} 是衡量植物接受光强过剩程度和 PS II 光保护的重要指标^[21]。由图 6 可知,不同灌溉处理下疏叶骆驼刺的 Y_{NPQ} 均随着有效光辐射的增加呈上升趋势,但 C 样地疏叶骆驼刺 Y_{NPQ} 随 PAR 上升的幅度显著高于 A 和 B 样地。表明 C 样地疏叶骆驼刺在强光照下具有较强的光保护能力。

3 讨论

光合作用是对水分胁迫比较敏感的生理过程,当植物处于水分胁迫的逆境中,其光合作用会受到明显抑制,而光合作用的降低往往是水分胁迫能够导致植物叶绿素含量降低和对植物的叶绿素荧光参数产生影响的结果^[12,22-23]。

塔里木河下游属极端干旱气候区,降雨少蒸发强烈,土壤水分决定了植物水势的变化趋势,而植物水势是衡量植物水分状况的重要指标之一^[18,24]。本研究中,随着灌溉量减少,疏叶骆驼刺清晨和正午水势明显下降,水分状况变差,且以未补水样地疏叶骆驼刺吸收水分较少,水分亏缺更明显,这与解婷婷等^[25]的研究结果一致。这主要是 0~80 cm 处土壤含水量随着灌溉量的减少而显著降低,而疏叶骆驼刺根系多集中在 80 cm 以内^[4],其水势受浅层土壤含水量影响较大。而且本研究中春季灌溉 1 次处理下疏叶骆驼刺水势明显比对照组高,但李向义等研究表明夏季一次性灌溉对当地疏叶骆驼刺水分状况的恢复作用不显著^[26]。这可能与本研究的灌溉时间在春季且灌溉强度较大有关。春季气温较低,植株受干旱胁迫程度低,根系的生长速率较快,有利于水分状况的恢复^[27]。

叶绿素是植物在光合作用过程中进行光能吸收和传递的重要功能物质,其衰减是植物在逆境条件下的一种反应^[23]。已有研究表明,土壤水分较多或较少都会导致植物叶绿素含量的下降^[8],本研究结果与之一致。在本研究中年灌溉 2 次处理和不灌溉对照疏叶骆驼刺的叶绿素含量均比年灌溉 1 次处理

低。这可能是土壤水分过多时,枝叶生长旺盛,叶绿素被稀释,而导致其含量降低^[8];还可能是逆境下植物体内活性氧大量产生,破坏了叶绿体的结构,使叶绿素的合成减少,导致叶绿素含量降低,从而减少叶片对光能的捕获,降低过剩光能对光合机构的破坏^[28-29];也可能是干旱胁迫影响了叶绿素的合成,促进叶绿素的分解,从而使叶绿素的含量降低^[30]。

水分胁迫常常会使植物的 PS II 光能捕获效率和电子传递速率发生显著降低,而强光合有效辐射常常会与水分胁迫相互叠加而加重彼此胁迫程度^[31]。朱成刚等研究表明,强光会使因地下水位下降而诱发的干旱胁迫程度加剧,胡杨的 Φ_{PSII} 和 ETR 显著下降^[21]。本研究中,1 次/年灌溉处理条件下疏叶骆驼刺的 Φ_{PSII} 和 ETR 均高于不灌溉对照和 2 次/年灌溉处理疏叶骆驼刺,且该处理下疏叶骆驼刺的光饱和点和耐受高光强的能力也均比对照和 2 次/年灌溉处理高;对照和 2 次/年灌溉处理疏叶骆驼刺的 Φ_{PSII} 和 ETR 均随 PAR 的增加而降低,但在高光强下对照疏叶骆驼刺荧光参数值降低的幅度均比 2 次/年灌溉处理大,表明过高(2 次/年)或过低(对照)的土壤含水量对疏叶骆驼刺光能转化效率和潜在光合能力均有抑制作用,但对照疏叶骆驼刺的光合碳同化能力更弱,受胁迫的抑制程度更强,这与马东辉^[32]和杨顺强等^[33]的‘水分过高或过低均会抑制植物的光合活性’的研究结果相似。这可能是因为在对照和 2 次/年灌溉处理下,疏叶骆驼刺的叶绿体结构受损,叶绿素含量降低,PS II 活力下降,对光能的捕获效率降低,电子传递和光合磷酸化受抑制^[29];还有可能是由于 2 次/年灌溉样地具有相对较高的植被盖度,植被冠层经常会出现遮阴引起的光环境变化现象。在遮阴作用下,疏叶骆驼刺叶片 RuBP 羧化酶含量降低,光合系统中间产物酶系减少,限制了对 CO_2 摄取和传递电子的能力^[34];对照处理疏叶骆驼刺受到的干旱胁迫程度较强,水分亏缺更严重,从而影响到光化学作用下由水裂解释放出的电子数量,并直接影响光合作用电子传递链的连续性,从而降低了电子传递速率和光合作用能量的供应^[19]。

光化学猝灭系数在一定程度上反映了 PS II 反应中心的开放程度^[10],即光化学猝灭系数 q_p 越大,植物的光合活性越强;非光化学猝灭以热耗散的形式消耗过剩光能,从而防止过剩光能对光合机构的

破坏,提高植物的抗逆性^[20],是植物保护 PS II 免受光抑制和光氧化的重要机制^[12-13]。很多研究表明,过多或过少的土壤含水量均会对植物的光化学猝灭系数产生不同程度的影响^[12-13,35],这与本研究结果一致。对照和 2 次/年灌溉处理下疏叶骆驼刺的光化学猝灭系数 q_p 随着光合有效辐射的增加而显著下降,且在高光强时段较低;而非光化学猝灭 NPQ 则随着光合有效辐射的增加而显著升高,且始终保持较高的水平。这表明灌溉量过多或无水分补给均能使疏叶骆驼刺 PS II 反应中心的开放比例降低,电子传递能力降低,吸收的光能较多地转化为热耗散,从而减少过剩光能对光合机构的破坏。同时,调节性能量耗散 Y_{NPQ} 随着光合有效辐射增加而增加的变化趋势与 NPQ 基本一致,进一步证实对照和 2 次/年灌溉样地处疏叶骆驼刺产生了光能过剩现象,并以热耗散的形式耗散掉,从而启动光保护机制。

当植物处于胁迫生长条件下,其最大光量子产量 F_v/F_m 会显著降低,这是表示光抑制程度的良好指标和探针。裴斌等研究表明,沙棘(*Hippophae rhamnoides* Linn.)在严重干旱胁迫作用下的 F_v/F_m 值大幅下降,热耗散功能受到抑制^[36]。本研究中,不同灌溉量处理下疏叶骆驼刺的 F_v/F_m 差异显著,2 次/年灌溉处理和对照处理疏叶骆驼刺 F_v/F_m 值均明显小于 1 次/年灌溉,再次证明过高或过低的土壤含水量均使疏叶骆驼刺发生了光抑制。这可能是这两种条件下疏叶骆驼刺 PS II 反应中心受到了损伤,影响了其电子传递速率,从而导致光合能力急剧下降^[37]。

综上所述,本研究表明:随着灌溉量的减少,疏叶骆驼刺叶水势呈现显著降低的趋势,并在对照组达到最低值,同时其 q_p 、 Φ_{PSII} 、 ETR 、 F_v/F_m 、叶绿素含量和光饱和点呈先增加后降低的趋势,而 NPQ 和 Y_{NPQ} 则随着灌溉量的减少呈先降低后增加的趋势;与 1 次/年灌溉量处理下疏叶骆驼刺相比,对照和 2 次/年灌溉量处理下疏叶骆驼刺光能捕获效率与光化学反应能量下降,热耗散能力提高,进而来缓解光能过剩带来的损伤,实现光保护。所以,在试验地区,灌溉量过高(2 次/年, $0.84 \text{ m}^3/\text{m}^2$)或无给水过程(CK)均会限制疏叶骆驼刺光化学效率和光能捕获效率,适时适量的(春季给水 1 次, $0.42 \text{ m}^3/\text{m}^2$)水分补给更有利于疏叶骆驼刺适应干旱胁迫并维持正常光合生长。

致谢:感谢中国科学院新疆生态与地理研究所荒漠与绿洲生态国家重点试验室在试验过程中给予的帮助。

参考文献:

- [1] CHEN Y N, LI W H, XU C C, *et al.* Desert riparian vegetation and groundwater in the lower reaches of the Tarim River basin[J]. *Environmental Earth Sciences*, 2014, 1—12.
- [2] ZENG F J, SONG C, GUO H F, *et al.* Responses of root growth of *Alhagi sparsifolia* Shap. (Fabaceae) to different simulated groundwater depths in the southern fringe of the Taklimakan Desert, China[J]. *Journal of Arid Land*, 2013, 5(2): 220—232.
- [3] ZHANG L Y (张立运), MAIMAITI (买买提), ANNIWAER (安尼瓦尔), *et al.* The response to morphological characteristics and community structures of *Alhagi sparsifolia* Shap. under summer irrigation[J]. *Arid Zone Research (干旱区研究)*, 1995, 12(4): 34—40 (in Chinese).
- [4] ZENG F J, LU Y, GUO H F, *et al.* Ecological characteristics of *Alhagi sparsifolia* Shap. seedling roots under different irrigation treatments[J]. *Russian Journal of Ecology*, 2012, 43(3): 196—203.
- [5] GUI D W, ZENG F J, LIU Z, *et al.* Root characteristics of *Alhagi sparsifolia* seedlings in response to water supplement in an arid region, Northwestern China[J]. *Journal of Arid Land*, 2013, 5(4): 542—551.
- [6] GUO H F, ZENG F J, ARNDT S K, *et al.* Influence of floodwater irrigation on vegetation composition and vegetation regeneration in a Taklimakan Desert oasis[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2008, 53(2): 156—163.
- [7] ZHU J T (朱军涛), LI X Y (李向义), ZHANG X M (张希明), *et al.* Effect of irrigation on photosynthetic physiology characteristics and osmolytes of *Alhagi sparsifolia* [J]. *Journal of Desert Research (中国沙漠)*, 2009, 29(4): 697—702 (in Chinese).
- [8] ZHANG X L (张晓蕾), ZENG F J (曾凡江), LIU B (刘 波), *et al.* Effects of different soil moisture treatments on the photosynthesis and dry matter accumulation of *Alhagi sparsifolia* seedlings[J]. *Arid Zone Research (干旱区研究)*, 2010, 27(4): 649—655 (in Chinese).
- [9] XING W J (邢文娟), ZENG F J (曾凡江), LEI J Q (雷加强), *et al.* The water and photosynthetic physiological characteristics of *Alhagi sparsifolia* Shap. in different groundwater level conditions[J]. *Journal of Xinjiang Normal University (新疆师范大学学报)*, 2008, 27(2): 87—91 (in Chinese).
- [10] GENTY B, BRIANTAIS J M, BAKER N R. The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence[J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1989, 990(1): 87—92.
- [11] LICHTENTHALER H K, BABANI F, LANGSDORF G. Chlorophyll fluorescence imaging of photosynthetic activity in sun and shade leaves of trees[J]. *Photosynthesis Research*, 2007, 93: 235—244.
- [12] SOUZA B D, MEIADO M V, RODRIGUES B M. Water relations and chlorophyll fluorescence responses of two leguminous trees from the Caatinga to different watering regimes[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2010, 32(2): 235—244.
- [13] TEZARA W, MARÍN O, RENGIFO E, *et al.* Photosynthesis and photoinhibition in two xerophytic shrubs during drought[J]. *Photosynthetic*, 2005, 43(1): 37—45.
- [14] LI G L, WU H X, SUN Y Q, *et al.* Response of chlorophyll fluorescence parameters to drought stress in sugar beet seedlings[J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2013, 60(3): 337—342.
- [15] ZHANG SH R (张守仁). A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance[J]. *Chinese Bulletin of Botany (植物学通报)*, 1999, 16(4): 444—448 (in Chinese).
- [16] OXBOROUGH K, BAKER N R. Resolving chlorophyll fluorescence images of photosynthetic efficiency into photochemical and non-photochemical components—calculation of q_p and F_v'/F_m' without measuring F_0' [J]. *Photosynthesis Research*, 1997, 54(2): 135—142.
- [17] MREMA A F, GRANHALL U, SENNERBY-FORSSE L. Plant growth, leaf water potential, nitrogenase activity and nodule anatomy in *Leucaena leucocephala* as affected by water stress and nitrogen availability[J]. *Trees*, 1997, 12(1): 42—48.
- [18] SOBRADO M A, TURNER N C. A comparison of the water relations characteristics of *Helianthus annuus* and *Helianthus petiolaris* when subjected to water deficits[J]. *Oecologia*, 1983, 58(3): 309—313.
- [19] KRAMER D M, JOHNSON G, KIIRATS O, *et al.* New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes[J]. *Photosynthesis Research*, 2004, 79(2): 209—218.
- [20] BILGER W, BJÖRKMAN O. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis* [J]. *Photosynthesis Research*, 1990, 25(3): 173—185.
- [21] ZHU CH G (朱成刚), CHEN Y N (陈亚宁), LI W H (李卫红), *et al.* Effect of drought stress on photochemical efficiency and dissipation of excited energy in photosystem II of *Populus euphratica* [J]. *Chinese Bulletin of Botany (植物学报)*, 2011, 46(4): 413—424 (in Chinese).

- nese).
- [22] RAMANJULU S, SREENIVASULU N, SUDHAKAR C. Effect of water stress on photosynthesis in two mulberry genotypes with different drought tolerance[J]. *Photosynthetica*, 1998, **35**(2): 279—283.
- [23] 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**(2): 34—42.
- [24] MA X D(马晓东), WANG M H(王明慧), LI W H(李卫红), *et al.* The morphological and physiological responses of *Tamarix ramosissima* seedling to different irrigation methods in the extremely arid area[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2013, **33**(19): 6 081—6 087 (in Chinese).
- [25] XIE T T(解婷婷), ZHANG X M(张希明), SHAN L SH(单立山), *et al.* Effect of irrigation volume on the water physiological characters and growth of *Tamarix ramosissima* shelter belts along the Tarim Desert Highway[J]. *Arid Zone Research* (干旱区研究), 2008, **25**(6): 802—807 (in Chinese).
- [26] LI X Y, ZHANG X M, ZENG F J, *et al.* Water relations on *Alhagi sparsifolia* in the Southern Fringe of Taklamakan Desert[J]. *Acta Botanica Sinica*, 2002, **44**(10): 1 219—1 224.
- [27] WEI J(魏 疆), ZHANG X M(张希明), MA W D(马文东), *et al.* Seedling growth dynamics of *Tamarix austromongolica* and its acclimation strategy in hinterland of desert[J]. *Arid Land Geography* (干旱区地理), 2007, **30**(5): 666—673 (in Chinese).
- [28] AGASTIAN P, KINGSLEY S J, VIVEKANANDAN M. Effect of salinity on photosynthesis and biochemical characteristics in mulberry genotypes[J]. *Photosynthetica*, 2000, **38**(2): 287—290.
- [29] CHEN G X, LIU S H, ZHANG C J, *et al.* Effects of drought on photosynthetic characteristics of flag leaves of a newly-developed super-high-yield rice hybrid[J]. *Photosynthetica*, 2004, **42**(4): 573—578.
- [30] LI W(李 伟), CAO K F(曹坤芳). Effects of drought stress on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in seedlings of *Terminthia paniculata* grown under different light level[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2006, **26**(2): 266—275 (in Chinese).
- [31] REMORINI D, MELGAR J C, GUIDI L, *et al.* Interaction effects of root-zone salinity and solar irradiance on the physiology and biochemistry of *Olea europaea* [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, **65**(23): 210—219.
- [32] MA D H(马东辉), ZHAO CH X(赵长星), WANG Y F(王月福), *et al.* Effects of nitrogen fertilizer rate and post-anthesis soil water content on photosynthetic characteristics in flag leaves and yield of wheat[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2008, **28**(10): 4 896—4 901 (in Chinese).
- [33] YANG SH Q(杨顺强), REN G X(任广鑫), YANG G H(杨改河), *et al.* Effects of water-stress on osmoregulation substances and chlorophyll fluorescent parameter for forage grass[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2007, **27**(9): 1 826—1 832 (in Chinese).
- [34] SYVERTSEN J P, SMITH M L. Light acclimation in citrus leaves. II. CO₂ assimilation and light, water, and nitrogen use efficiency[J]. *American Society for Horticultural Science*, 1984, **109**(6): 812—817.
- [35] HAUPT-HERTING S, FOCK H P. Oxygen exchange in relation to carbon assimilation in water-stressed leaves during photosynthesis [J]. *Annals of Botany*, 2002, **89**(7): 851—859.
- [36] PEI B(裴 斌), ZHANG G C(张光灿), ZHANG SH Y(张淑勇), *et al.* Effects of soil drought stress on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities in *Hippophae rhamnoides* Linn. seedlings[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2013, **33**(5): 1 386—1 396 (in Chinese).
- [37] ZIVCAK M, BRESTIC M, BALATOVA Z, *et al.* Photosynthetic electron transport and specific photoprotective responses in wheat leaves under drought stress[J]. *Photosynthesis Research*, 2013, **117**: 529—546.