

# 塔里木河下游地下水位对怪柳叶绿素 荧光特性的影响\*

朱成刚<sup>1,2</sup> 李卫红<sup>1\*\*</sup> 马建新<sup>1,2</sup> 马晓东<sup>1,3</sup>

(<sup>1</sup> 中国科学院新疆生态与地理研究所/中国科学院绿洲生态与荒漠环境重点实验室, 乌鲁木齐 830011; <sup>2</sup> 中国科学院研究生院, 北京 100049; <sup>3</sup> 新疆师范大学, 乌鲁木齐 830054)

**摘 要** 选取塔里木河下游3处地下水埋深>6 m的监测井位作为研究点,结合典型生态监测断面的地下水位监测数据,分析不同地下水埋深处怪柳的叶绿素荧光特性和光系统的光合活性。结果表明:随着地下水埋深加大和干旱胁迫加剧,怪柳叶片的实际光化学效率、电子传输速率和光化学猝灭等参数普遍下降;非光化学猝灭和调节性能量耗散量子产量等参数显著升高,而最大光量子产量总体处于相对适宜状态。干旱胁迫下怪柳的PSII光合活性随地下水埋深增大而下降,捕获光能的过剩程度加剧,发生光抑制的几率增大,其自身良好的抗旱性和自我调节机制,使光系统II尚未发生显著光损伤。

**关键词** 叶绿素荧光 地下水位 荧光猝灭 光化学效率 塔里木河

**文章编号** 1001-9332(2010)07-1689-08 **中图分类号** Q948.112 **文献标识码** A

**Effects of groundwater level on chlorophyll fluorescence characteristics of *Tamarix hispida* in lower reaches of Tarim River.** ZHU Cheng-gang<sup>1,2</sup>, LI Wei-hong<sup>1</sup>, MA Jian-xin<sup>1,2</sup>, MA Xiaodong<sup>1,3</sup> (<sup>1</sup>Key Laboratory of Oasis Ecology and Desert Environment, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China; <sup>2</sup>Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; <sup>3</sup>Xinjiang Normal University, Urumqi 830054, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2010, 21(7): 1689–1696.

**Abstract:** Based on the monitoring data of groundwater level at the typical sections in lower reaches of Tarim River, three survey plots nearby the ecological monitoring wells with groundwater depths > 6 m were selected to investigate the chlorophyll fluorescence characteristics of *Tamarix hispida* and its photosynthetic activity of PSII under effects of different groundwater depths. With increasing groundwater depth, the chlorophyll fluorescence parameters such as actual photochemical efficiency of PS II in the light ( $\Phi_{PSII}$ ), electron transport rate ( $ETR$ ), and photochemistry quenching ( $q_P$ ) of *T. hispida* decreased, while the non-photochemistry quenching ( $q_N$ ,  $NPQ$ ) and the yield for dissipation by down-regulation ( $Y_{NPQ}$ ) increased remarkably, and the maximal photochemical efficiency of PSII ( $F_v/F_m$ ) maintained an optimum value. All the results suggested that the PSII photosynthetic activity of *T. hispida* under drought stress declined with increasing groundwater depth, and the greater excess energy could result in more risk of photo-inhibition. However, the good adaptability and drought tolerance of *T. hispida* could make its PSII not seriously damaged, though the drought stress actually existed.

**Key words:** chlorophyll fluorescence; groundwater level; fluorescence quenching; photochemical efficiency; Tarim River.

干旱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。近年来,随着全球气候的变化,极端天气出现的频率增加,加之人类不合理的水土

开发,多数干旱区生态系统面临着退化加剧的威胁,干旱区内植被的生存状况受到各种环境胁迫的影响。塔里木河下游荒漠河岸林生态系统地处极端干旱区,极低的降水量(<50 mm)和高出几十倍的潜在蒸发量(>2500 mm)使生态环境十分脆弱,地下水(土壤水)成为塔里木河下游大多数植被赖以生存的重要水分来源<sup>[1]</sup>。然而20世纪中后期以来,塔

\* 国家自然科学基金项目(40871059)、国家“十一五”科技支撑计划项目(2006BAC01A03-1)和“西部之光”人才培养计划项目(XBBS200804)资助。

\*\* 通讯作者。E-mail: liwh@ms.xjb.ac.cn

2009-11-26 收稿,2010-04-29 接受。

里木河上游地区大规模的水土开发,严重干扰了干流水资源的时空分布,造成塔里木河下游河道长期断流,地下水位急剧下降<sup>[2-3]</sup>,干旱已经成为影响塔里木河下游植被正常生理过程的一种主要环境胁迫,严重威胁着这一区域内植物的生存.

怪柳(*Tamarix hispida*)是怪柳科怪柳属多年生灌木,非常耐干旱与盐碱,是塔里木河下游干旱区荒漠生态系统中广泛分布的具有优良防风固沙功能的优势植物种之一,对维持整个荒漠生态系统、保护绿洲免于风沙危害起着重要作用<sup>[4-5]</sup>.研究发现,在塔里木河下游荒漠河岸林生态系统,植被群落结构与组成及种群结构特征对地下水位的变化十分敏感<sup>[2]</sup>.怪柳的水势及其叶片中丙二醛、超氧化物歧化酶、过氧化物酶、脱落酸以及可溶性糖、游离脯氨酸等物质含量与地下水位变化诱发的干旱胁迫关系密切<sup>[6-8]</sup>.叶绿素荧光能反映光合作用“内在性”,可以对被测植物 PSII 活性进行无损伤、快速测定,常被用作进行不同植物对各种环境胁迫响应的生理生态研究<sup>[9-10]</sup>.从能量转换的角度去探寻干旱胁迫下怪柳的光合作用,是本研究区怪柳光合特性研究中重要的一环,而目前有关该区域怪柳叶绿素荧光特性的研究尚未见报道.本文选取塔里木河下游典型生态监测井作为研究点,以怪柳光合作用过程中 PSII 能量转换和代谢为切入点,从叶绿素荧光的角度探寻不同地下水位对怪柳光合活性及光系统健康状况的影响机理,旨在为这一区域生态植被恢复提供基础资料.

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于塔里木河下游(39°8′—41°45′ N, 85°42′—89°17′ E),地处塔克拉玛干沙漠和库鲁克沙漠之间,所选的3个生态监测井位于塔里木河下游的中部和下部区段.整个区域属典型的极端干旱温带大陆气候,区内荒漠河岸林生态系统物种生境的脆弱性和不稳定性较强.研究区年均降水量17.4~42.0 mm,潜在蒸发量约2700 mm,多风且干燥,全年太阳辐射5692~6360 MJ·m<sup>-2</sup>,每年的日照时间在2780~2980 h,>10℃年积温在4040℃~4300℃,日平均气温在13℃~17℃<sup>[11]</sup>.由于河道断流,无地表水到达下游,地下水位持续下降,塔里木河下游的荒漠河岸林生态系统退化严重,怪柳群落逐渐斑块化,呈不均匀的条带、斑块状分布.目前,塔里木河下游的怪柳主要由地下水(土壤水)维系

其生存.

### 1.2 研究方法

**1.2.1 数据测量点位的选择** 塔里木河下游河岸两侧的地下水主要由河道来水补给,受多年断流和近年来生态输水的影响,塔里木河下游河岸两侧的地下水在横向上表现出距离河道越远,地下水位越深的规律<sup>[12-13]</sup>.研究显示,塔里木河流域怪柳在地下水位埋深低于4 m时,怪柳已经开始受到干旱胁迫<sup>[1,9]</sup>.本文选取塔里木河下游中部及下部区段地下水位在6 m以下的3个监测井作为数据的采集测量点(表1),选取每个监测井附近的怪柳进行叶绿素荧光全天定时活体测量.

**1.2.2 数据采集与处理** 试验过程中,每个调查点处的气温(*T*)、相对湿度(*RH*)等气象参数由数字微气象站(澳大利亚,ICT)从8:00—20:00连续测定,每10 min自动读取并记录一次气象数据.土壤含水量采用铝盒称量法,在野外土壤剖面不同设计深度取样,称鲜量后置于烘箱内105℃烘干24 h称量计算而得.

叶绿素荧光数据采用便携式调制叶绿素荧光仪(MINI PAM,德国WALZ公司)于2008年8月中旬晴好天气的8:00—20:00进行野外实地荧光参数测定,间隔2 h.测量时,选取每个监测井位周边长势相当的成年怪柳3~5丛进行活体测定.每次测量选取数量相当的簇状叶片,尽量摊开使其均匀分布夹于叶夹内,每个时段每个参数选取冠层中上部无遮荫且受光方向相同的枝条重复测定15次.测量光选用光强<0.1 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>的红光,饱和脉冲由内置卤光灯提供,光强>10000 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,作用时间0.8 s,在每个选取的固定时段进行怪柳叶片光适应下稳态荧光(*F<sub>s</sub>*)和光适应最大荧光(*F<sub>m</sub>*′)的测定;怪柳叶片暗适应下的初始荧光(*F<sub>0</sub>*)和最大荧光(*F<sub>m</sub>*)值于每天黎明前6:00和正午12:00黑布遮光暗适应20 min后分别测定.光适应下初始荧光(*F<sub>0</sub>*′)、实际光化学量子效率(*Φ<sub>PSII</sub>*)、非循环电子传输速率(*ETR*)、潜在最大光化学量子产量(*F<sub>v</sub>*/*F<sub>m</sub>*)、

表1 数据采集处距河道距离及地下水位  
Tab. 1 Distance from river course to survey sites and groundwater levels

调查点 Survey site	距河道距离 Distance from river course (m)	地下水位 Groundwater level (m)
E <sub>4</sub>	550	6.36
G <sub>5</sub>	800	7.48
E <sub>5</sub>	850	8.44

基于不同模型的光化学猝灭系数( $q_p$  主要描述光合作用过程中用以光化学反应的捕获光能份额和  $q_L$  主要用经典公式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( $q_N$  和  $NPQ$  为对环境变化响应敏感性不同的两个非光化学猝灭系数)、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  $Y_{NO}$  均通过公式计算得出,算式分别为:

$$F_o' = F_o / (F_v / F_m + F_o / F_m')^{[14]}$$
$$\Phi_{psII} = (F_m' - F_s) / F_m'$$
$$ETR = \Phi_{psII} \times PAR \times 0.5 \times 0.84$$
$$F_v / F_m = (F_m - F_o) / F_m$$
$$q_p = (F_m' - F) / (F_m' - F_o')$$
$$q_L = q_p \times F_o' / F$$
$$q_N = 1 - (F_m' - F_o') / (F_m - F_o)$$
$$NPQ = F_m / F_m' - 1$$
$$Y_{NPQ} = 1 - \Phi_{psII} - 1 / [NPQ + 1 + q_L(F_m / F_o - 1)]^{[15]}$$
$$Y_{NO} = 1 / [NPQ + 1 + q_L(F_m / F_o - 1)]$$

1.3 数据处理

所得数据均利用 SPSS 13.0 软件进行统计分析.通过单因素方差分析 (one-way ANOVA)、LSD 多重比较和 Pearson 相关系数评价检验对比数据差异是否显著以及不同因子间的相关关系;应用 Sigmaplot 9.0 和 Excel 软件进行数据处理和制图.

2 结果与分析

2.1 塔里木河下游不同地下水位处土壤水分特征

调查发现,不同地下水位调查点 0 ~ 200 cm 土壤以沙土和粘土、粘质壤土为主,其中  $E_4$  井 100 ~ 140 cm 土壤为粘土, $E_5$  井 60 cm 以下的土壤以粘土和粘质壤土为主,其余为沙土.各调查点地表以下 60 cm 的土壤含水量无显著差异 ( $P>0.05$ ),普遍小于 1%;60 ~ 200 cm 土壤含水量差异显著 ( $P<0.05$ ),但土壤含水量总体很低(图 1),其中沙土含水量多低于 5%,粘土和粘质壤土低于 15%.土壤含水量的差异主要由土壤质地的差异造成.各处 0 ~ 200 cm 土壤含水量与地下水埋深并无显著相关 ( $P>0.05$ ).

2.2 光强对不同地下水位处怪柳实际光化学量子效率和电子传输速率的影响

不同光合有效辐射 ( $PAR$ ) 下,地下水位下降对怪柳的 PSII 非循环电子传输速率 ( $ETR$ ) 和实际光化学量子效率 ( $\Phi_{psII}$ ) 有明显的影响(图 2).当  $PAR<800 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$  时,不同地下水位调查点的怪柳  $\Phi_{psII}$  均随  $PAR$  升高呈下降趋势;当  $PAR>$

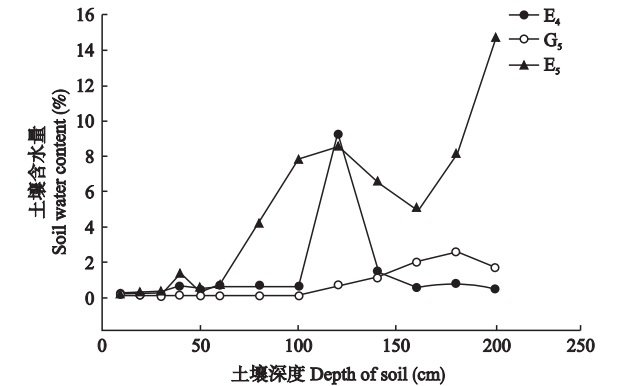


图 1 不同地下水位调查点的土壤含水量  
Fig. 1 Soil water content of survey plots with different ground-water levels.

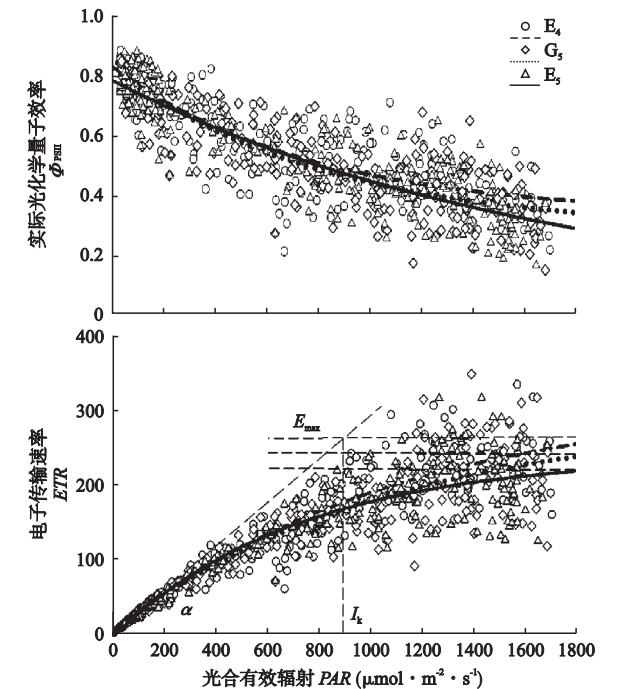


图 2 不同调查点光合有效辐射对怪柳 PSII 实际光化学量子效率和电子传输速率的影响  
Fig. 2 Effects of  $PAR$  on  $\Phi_{psII}$  and  $ETR$  of *Tamarix hispida* at different survey plots.

$\Phi_{psII}$ :光适应下 PSII 实际光化学量子效率 Actual photochemical efficiency of PS II in the light; $ETR$ :电子传输速率 Electron transport rate; $PAR$ :光合有效辐射 Photosynthetic active radiation; $E_{max}$ :最大电子传输速率 Maximum electron transport rate; $I_k$ :半饱和光强 Semi-saturation radiation intensity; $\alpha$ :初始斜率 Initial slope.

$800 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ,各调查点怪柳的  $\Phi_{psII}$  出现差异,地下水位较深的  $E_5$  井处怪柳的  $\Phi_{psII}$  下降幅度最大,而地下水位相对较浅的  $E_4$  井怪柳的  $\Phi_{psII}$ 、 $ETR$  和最大电子传输速率 ( $E_{max}$ ) 在高光强下更高,并且随着地下水位下降,各调查点怪柳的  $E_{max}$  逐渐下降;半饱和光强 ( $I_k$ ) 逐渐降低.各调查点怪柳的  $ETR$ - $PAR$  拟合曲线的初始斜率基本一致.

2.3 不同地下水位处柽柳叶绿素荧光参数日变化

由图 3 可以看出,不同地下水位调查点柽柳的实际光化学量子效率( $\Phi_{\text{PSII}}$ )和光化学猝灭( $q_p$ )日变化趋势较一致. 8:00,随着  $PAR$ 、气温( $T$ )及空气饱和和水汽压差( $VPD$ )的快速增加,柽柳的  $\Phi_{\text{PSII}}$  和  $q_p$  显著降低,在 16:00 到达最低点,之后,随着  $T$ 、 $VPD$  和  $PAR$  的下降而逐渐回升. 在 10:00—14:00 高光强时段,不同地下水位柽柳的  $\Phi_{\text{PSII}}$  和  $q_p$  差异显著

( $P<0.05$ ).  $E_4$  井处柽柳的  $\Phi_{\text{PSII}}$  和  $q_p$  平均分别比  $G_5$  和  $E_5$  井柽柳高 9.56%、15.47% 和 3.7%、6.97%. 各调查点柽柳的  $ETR$  随着  $PAR$  的增大显著升高,在 8:00—10:00 的中低光强时段差异不显著( $P>0.05$ );随着  $PAR$ 、 $T$  和  $VPD$  的升高, $ETR$  在 12:00 达到峰值, $E_4$  井柽柳  $ETR$  分别比  $G_5$  和  $E_5$  井柽柳高 6.97% 和 27.41%. 地下水位较浅处柽柳的  $ETR$  全天保持更高的状态(图 3).

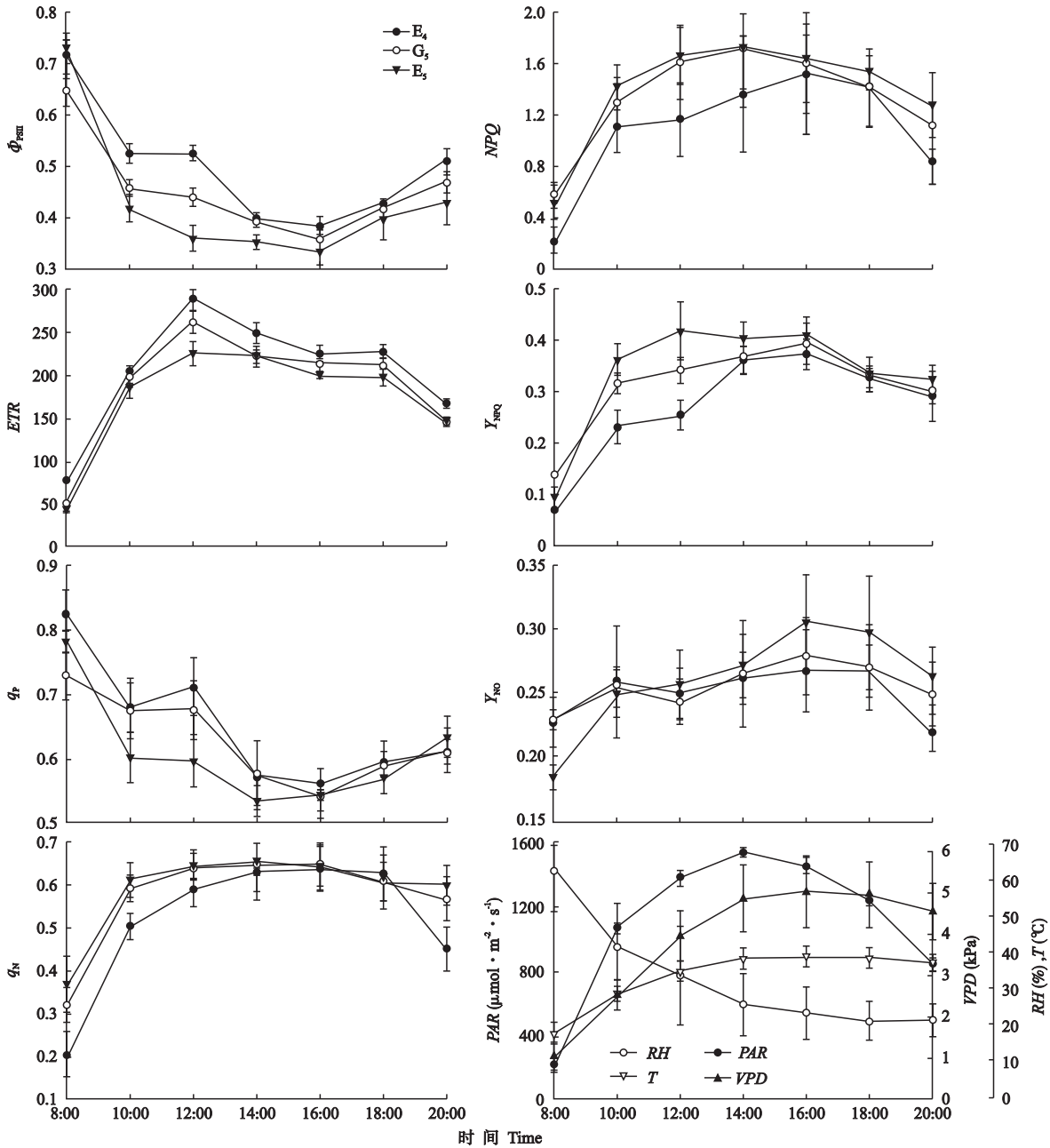


图 3 不同地下水位处柽柳叶绿素荧光参数日变化  
Fig. 3 Diurnal change of chlorophyll fluorescence parameters of *Tamarix hispida* at different groundwater levels (mean±SE).  
 $\Phi_{\text{PSII}}$ : 光适应下 PSII 实际光化学量子效率 Actual photochemical efficiency of PSII in the light;  $ETR$ : 电子传递速率 Electron transport rate;  $q_p$ : 光化学叶绿素荧光猝灭系数 Photochemical ChlF quenching index;  $q_N$ 、 $NPQ$ : 非光化学叶绿素荧光猝灭系数 Non-photochemical ChlF quenching index;  $Y_{\text{NPQ}}$ : 调节性能量耗散量子产量 Yield for dissipation by down-regulation;  $Y_{\text{NO}}$ : 非调节性能量耗散量子产量 Yield of other non-photochemical losses;  $PAR$ : 光合有效辐射 Photosynthetic active radiation;  $T$ : 气温 Temperature of air;  $VPD$ : 空气饱和和水汽压差 Vapor press deficit of air;  $RH$ : 相对湿度 Relative humidity.



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<sup>[16-17]</sup>. 从各调查点怪柳的非光化学猝灭系数( $q_N$ 、 $NPQ$ )日变化趋势可以看出(图3),随着  $PAR$ 、 $T$ 、 $VPD$  增大、 $q_P$  降低,各处怪柳的  $q_N$ 、 $NPQ$  显著升高,在 10:00—18:00 高光强时段始终保持较高状态,且  $E_4$  井处怪柳  $q_N$ 、 $NPQ$  分别低于  $E_5$  井怪柳 13.27% 和 27.72%. 16:00—18:00 是全天  $T$  和  $VPD$  最高的时段,各调查点怪柳的  $q_N$ 、 $NPQ$  值较接近.

调节性能量耗散量子产量( $Y_{NPQ}$ )是衡量植物接受光强过剩程度和 PSII 光保护的重要指标;非调节性能量耗散量子产量( $Y_{NO}$ )是衡量植物 PSII 光损伤的重要指标. 数据分析显示,不同地下水水位调查点怪柳的  $Y_{NPQ}$  日变化趋势与  $NPQ$  较一致(图3),随  $PAR$  的升高显著上升,且随着地下水水位下降,上升幅度增大,为  $E_4 < G_5 < E_5$ . 其中在 10:00—16:00 时段的差异显著( $P < 0.05$ ),16:00 以后,各调查点怪柳的  $Y_{NPQ}$  值较接近; $Y_{NO}$  随着  $PAR$  升高迅速上升,至 10:00—14:00 变化缓慢,且各处怪柳间差异不显著( $P > 0.05$ ,图3),14:00 之后,随着  $T$  和  $VPD$  增大,各调查点怪柳的  $Y_{NO}$  差异显著,且  $E_5$  井怪柳的  $Y_{NO}$  上升迅速,在 16:00 到达峰值,分别比  $G_5$ 、 $E_4$  怪柳高 7.83% 和 13.89%. 说明地下水越深, $Y_{NO}$  值越大.

2.4 不同地下水水位处怪柳的 PSII 潜在光合活性变化

植物最大光化学量子产量( $F_v/F_m$ )是衡量其 PSII 在光合作用过程中潜在最大光能转换效率的参数. $F_v/F_o$  和  $F_m/F_o$  分别代表 PSII 的潜在活性与电子传递活性. 由图4可以看出,不同地下水水位处怪柳的  $F_v/F_m$  差异不显著( $P > 0.05$ ),黎明前怪柳的  $F_v/F_m$  在 0.83 ~ 0.85,至中午, $F_v/F_m$  均出现不同程度

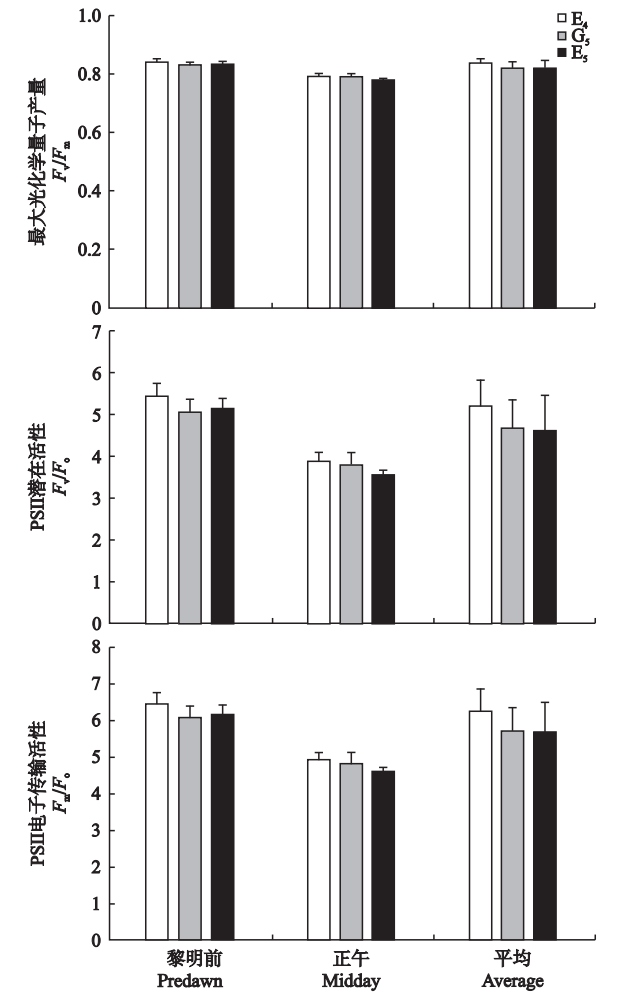


图4 不同地下水水位处怪柳的最大光量子产量、PSII 潜在光合活性和 PSII 电子传递活性

Fig.4 Maximum quantum yield, potential photosynthetic activity and electronic transportation activity of *Tamarix hispida* at different groundwater levels (mean±SE).

的下降,其中  $E_5$  井怪柳的降幅最大,较黎明前下降了 7.03%; $F_v/F_m$  全天平均值在 0.82 ~ 0.84,差异

表2 不同地下水水位处怪柳的叶绿素荧光参数平均值

Tab.2 Daily mean of chlorophyll fluorescence parameters of *Tamarix hispida* at different groundwater levels

调查点 Survey site	$\Phi_{PSII}$	$ETR$	$F_v/F_m$	$F_v/F_o$	$F_m/F_o$	$q_P$	$q_N$	$NPQ$	$Y_{NPQ}$	$Y_{NO}$	SWC (%)	GWL (m)
$E_4$	0.49	206.14	0.84	5.22	6.22	0.65	0.52	1.10	0.26	0.25	1.25	6.36
$G_5$	0.45	187.62	0.82	4.68	5.68	0.64	0.59	1.35	0.30	0.26	0.68	7.48
$E_5$	0.42	176.11	0.82	4.67	5.67	0.64	0.59	1.41	0.32	0.27	4.45	8.44

叶绿素荧光参数数据为每个测量日 8:00—20:00 共 7 个时段数值的平均值. 土壤含水量为每个调查点 0 ~ 200 cm 土壤平均含水量 Data of chlorophyll fluorescence parameters represented average value of seven periods from 8:00 to 20:00. Data of soil water content represented average value of thirteen layers from surface to depths of 2 meters.  $\Phi_{PSII}$ : 光适应下 PSII 实际光化学量子效率 Actual photochemical efficiency of PSII in the light;  $ETR$ : 电子传递速率 Electron transport rate;  $F_v/F_m$ : PSII 最大光化学量子产量 Maximum photochemical efficiency of PSII;  $F_v/F_o$ : PSII 潜在光合活性 Potential photosynthetic activity of PSII;  $F_m/F_o$ : PSII 电子传递活性 Electron transport activity of PSII;  $q_P$ : 光化学猝灭系数 Photochemical quenching index;  $q_N$ ,  $NPQ$ : 非光化学猝灭系数 Non-photochemical quenching index;  $Y_{NPQ}$ : 调节性能量耗散量子产量 Yield for dissipation by down-regulation;  $Y_{NO}$ : 非调节性能量耗散量子产量 Yield of other non-photochemical losses; SWC: 调查点 0 ~ 200 cm 平均土壤含水量 Soil water content mean at depths 0 ~ 200 cm of survey plots; GWL: 地下水水位 Groundwater level;  $PAR$ : 光合有效辐射 Photosynthetic active radiation;  $T$ : 气温 Temperature of air;  $VPD$ : 空气饱和和水汽压差 Vapor press deficit of air;  $RH$ : 相对湿度 Relative humidity.  $E_4$ ,  $G_5$ ,  $E_5$ : 调查点编号 Survey sites. 下同 The same below.

表 3 不同地下水位处怪柳的叶绿素荧光参数与其环境因子的相关系数  
Tab.3 Correlation coefficient between environmental factors and chlorophyll fluorescence parameters of *Tamarix hispida* at different groundwater levels

调查点 Survey site		$\Phi_{PSII}$	$ETR$	$q_P$	$q_N$	$NPQ$	$Y_{NPQ}$	$Y_{NO}$	$F_v/F_m$	$F_v/F_o$	$F_m/F_o$
E <sub>4</sub>	PAR	-0.905 **	0.939 **	-0.775 *	0.979 **	0.955 **	0.887 **	0.771 *	-	-	-
		0.005	0.002	0.041	0.000	0.001	0.008	0.043			
	T	-0.931 **	0.769 *	-0.923 **	0.901 **	0.869 *	0.966 **	0.478	-	-	-
		0.002	0.043	0.003	0.006	0.011	0.000	0.278			
	VPD	-0.925 **	0.710	-0.928 **	0.870 *	0.841 *	0.961 **	0.462	-	-	-
		0.003	0.074	0.003	0.011	0.018	0.001	0.296			
	RH	0.897 **	-0.664	0.931 **	-0.831 *	-0.807 *	-0.941 **	-0.389	-	-	-
		0.006	0.104	0.002	0.020	0.028	0.002	0.389			
	G <sub>5</sub>	-0.954 **	0.947 **	-0.703	0.958 **	0.998 **	0.967 **	0.768 *	-	-	-
		0.001	0.001	0.078	0.001	0.000	0.000	0.044			
	T	-0.924 **	0.769 *	-0.838 *	0.901 **	0.839 *	0.909 **	0.783 *	-	-	-
		0.003	0.043	0.019	0.006	0.018	0.005	0.038			
E <sub>5</sub>	VPD	-0.893 **	0.704	-0.876 **	0.843 *	0.799 *	0.867 *	0.795 *	-	-	-
		0.007	0.078	0.010	0.017	0.031	0.011	0.033			
	RH	0.873 *	-0.670	0.836 *	-0.840 *	-0.739	-0.847 *	-0.769 *	-	-	-
		0.010	0.099	0.019	0.018	0.058	0.016	0.043			
	PAR	-0.950 **	0.973 **	-0.969 **	0.936 **	0.984 **	0.949 **	0.839 *	-	-	-
		0.001	0.000	0.000	0.002	0.000	0.001	0.018			
	T	-0.916 **	0.831 *	-0.902 **	0.894 **	0.883 **	0.849 *	0.938 **	-	-	-
		0.004	0.021	0.005	0.007	0.008	0.016	0.002			
	VPD	-0.862 *	0.770 *	-0.866 *	0.830 *	0.831 *	0.781 *	0.930 **	-	-	-
		0.013	0.043	0.012	0.021	0.020	0.038	0.002			
	RH	0.861 *	-0.745	0.844 *	-0.840 *	-0.805 *	-0.774 *	-0.927 **	-	-	-
		0.013	0.055	0.017	0.018	0.029	0.041	0.003			
	GWL	-0.999 *	-0.996	-0.887	0.887	0.957	0.989	0.999 *	-0.925	-0.900	-0.900
		0.024	0.057	0.305	0.305	0.188	0.093	0.028	0.248	0.287	0.287
	SWC	-0.734	-0.698	-0.374	0.374	0.537	0.657	0.787	-0.455	-0.400	-0.400
		0.475	0.508	0.756	0.756	0.639	0.544	0.423	0.699	0.738	0.738

\*  $P<0.05$ ; \*\*  $P<0.01$ . 每个环境因子所对应的 2 行数据分别表示相关系数(上行)和显著性水平(下行) The data corresponding to each environmental factors indicated correlation coefficient (upper) and significant level (down), respectively.

不显著( $P>0.05$ ), 总体处于较为适宜的水平. 随着地下水位下降,  $F_v/F_o$  与  $F_m/F_o$  呈明显的下降趋势.  $E_4$  井处怪柳相应参数的日平均值分别高出  $G_5$  井 11.54% 和 9.51%, 而  $E_5$  井怪柳的  $F_v/F_o$  和  $F_m/F_o$  在正午最低, 分别低于  $E_4$  井处怪柳 8.2% 和 6.42%.

2.5 怪柳叶绿素荧光参数与环境因子间的相关关系

由表 2 可以看出, 随地下水位下降, 怪柳的  $\Phi_{PSII}$ 、 $ETR$ 、 $F_v/F_m$ 、 $F_v/F_o$ 、 $F_m/F_o$  和  $q_P$  表现出不同程度的降低, 而  $q_N$ 、 $NPQ$ 、 $Y_{NPQ}$  和  $Y_{NO}$  表现出不同程度的升高. 相关分析显示(表 3),  $\Phi_{PSII}$  和  $Y_{NO}$  与地下水位显著相关( $P<0.05$ ), 其余叶绿素荧光参数与地下水位相关性不显著( $P>0.05$ ), 但相关系数均在 0.85 以上. 各荧光参数与其相应的调查点 0~200 cm 土壤含水量基本不存在相关性; 怪柳的各叶绿素荧光参数均与  $PAR$  显著相关, 除  $ETR$  和  $Y_{NO}$  外, 其余荧

光参数还与  $T$ 、 $VPD$  和  $RH$  显著相关( $P<0.05$ ). 随着地下水位下降,  $ETR$  和  $Y_{NO}$  对环境气象因子的敏感程度增加, 由原来的仅与  $PAR$  显著相关到与  $T$ 、 $VPD$  及  $RH$  均显著相关, 且相关性显著水平提高.

3 讨论

干旱胁迫会明显地影响植物叶绿素荧光参数<sup>[18-19]</sup>. 怪柳能够通过深根系获取地下水或毛管水来满足自身需水<sup>[20-21]</sup>. 生长在塔里木河下游地区的多年生植物的主要生存水源来自于地下水(土壤水), 地下水位下降是这一区域植物受到干旱胁迫加剧的主要诱因.

在塔里木河下游河岸两侧, 随着远离河道, 地下水埋深加大, 地下水有效性降低, 很难影响到浅层土壤含水量. 在地下水位低于 6 m 时, 0~200 cm 土壤含水量极低, 且与地下水位关系不大. 怪柳的叶绿素荧光参数与 0~200 cm 土壤含水量也基本不相

关.这说明在地下水位较深的情况下,怪柳难以从表层土壤获取生存所需的水分,200 cm 以上浅层土壤水分含量对怪柳等深根系植物的生理活性影响较小.

地下水是控制干旱区植被分布及其演替的关键因子<sup>[22-23]</sup>,影响植物的生理过程.本研究中,干旱区怪柳的叶绿素荧光参数对地下水位的变化十分敏感.随着地下水位的降低,怪柳叶片的 PSII 实际光化学量子效率和非循环电子传递速率显著降低.这是地下水有效性降低诱发的干旱胁迫程度加剧的结果,而其与强光合有效辐射叠加将会加剧干旱胁迫程度<sup>[24]</sup>.因为伴随着光辐射强度的增大,气温升高,空气相对湿度降低,怪柳生理需水增大,光化学作用下由水裂解释放的电子随之减少而影响到光合作用过程中电子传递链的连续性,并且干旱胁迫会使光合作用中磷酸盐活性酶活性降低,通过改变叶绿体膜磷通量来降低叶绿体内磷浓度,限制 ATP 的合成,影响光合磷酸化和 PCR 循环<sup>[25-26]</sup>,最终使怪柳的光合速率显著降低,说明随着地下水位的下降,怪柳耐高强度辐射的能力下降,这是整体光合能力下降的必然结果.同时,地下水位的下降会使怪柳叶绿素荧光参数对环境因子的变化更敏感.这是干旱胁迫下植物对环境变化的响应和自我调节机制,同时也加剧了怪柳在经受极端天气时光合生理过程及光系统受损的危险.

地下水位较深处怪柳的光化学猝灭随光合有效辐射的增加显著下降,并且在高光强时段的光化学猝灭较低;而非光化学猝灭也随光合有效辐射增加大幅增长,且全天保持相对更高的值.这是因为随着地下水位的下降,干旱胁迫的程度加剧,怪柳的光合速率大大降低,用于光合作用的捕获光能份额减少,而通过热耗散降低过剩的激化能带来的压力是怪柳适应干旱环境的自我保护机制.同时,随着地下水位的下降,怪柳的调节性能量耗散量子产量与非调节性能量耗散量子产量均随之升高,说明怪柳在光合有效辐射较高的时段,随光合能力的下降,PSII 捕获的光能过剩程度加剧,可能诱发光抑制而发生光损伤的几率增大.但在高光照下,怪柳迅速升高的非光化学猝灭和调节性能量耗散量子产量,使怪柳能够以热耗散的方式消耗其 PSII 天线色素捕获的不能用于光合的过剩能量.这对于保护怪柳免受或减少因干旱胁迫及高光照造成的光系统损伤有重要意义.这从光合作用内在性方面解释了干旱区怪柳干旱抗逆性的机理.

一些控制试验发现,干旱胁迫会使植物叶绿素荧光中  $F_m$  降低、 $F_o$  升高,从而导致  $F_v/F_m$  显著降低<sup>[27-28]</sup>,但本研究结果显示,地下水位下降诱发的干旱胁迫对塔里木河下游不同地下水位处怪柳叶片  $F_v/F_m$  的影响不显著.其原因可能有两个:一是不同物种对胁迫的抗逆性不同,一些对环境抗逆性较好的植物对逆境的适应性在一定程度上会影响并钝化其生理参数对环境胁迫的响应;二是控制试验多用植株幼苗,而幼苗对逆境的适应与驯化能力与成株有所区别,即使同一物种,其幼苗比野外成株对环境胁迫更敏感.本文测得塔里木河下游怪柳  $F_v/F_m$  黎明前及日平均值处于一个相对适宜的水平(0.82 ~ 0.85),说明在 6 ~ 8.44 m 地下水埋深情况下,怪柳虽然受到干旱胁迫,但凭借长期对不利环境的适应形成了良好的干旱抗逆性及其适应机制,其 PSII 并未因干旱胁迫和高光照而受到不可逆的损伤,总体光合器官性能良好,怪柳在白天受到的胁迫干扰到夜晚可以得到有效恢复.这是干旱区植物在夏季干旱时保持光合器官性能的一个证据<sup>[29]</sup>.但是,怪柳在干旱胁迫和高光照下已经发生了不同程度的光能过剩现象,随地下水位的下降发生光损伤的几率增大;怪柳叶片 PSII 活性和光合能力下降,导致电子的产生与利用不平衡,光化学量子效率发生明显变化,从而引起额外的光能在 PSII 中心和天线的耗散并由此可能产生多种活化氧物质<sup>[30]</sup>.这些将对怪柳的光系统形成潜在威胁,以致对其 PSII 产生不可逆转的损害.

## 参考文献

- [1] Chen YN, Wang Q, Ruan X, *et al.* Physiological response of *Populus euphratica* to artificial water-recharge of the lower reaches of Tarim River. *Acta Botanica Sinica*, 2004, **46**: 1393-1401
- [2] Chen YN, Zilliacus H, Li WH, *et al.* Ground-water level affects plant species diversity along the lower reaches of the Tarim River, Western China. *Journal of Arid Environments*, 2006, **66**: 231-246
- [3] Liu YB, Chen YN, Deng MJ. Saving the "Green Corridor" recharging groundwater to restore riparian forest along the lower Tarim River, China. *Ecological Restoration*, 2007, **25**: 112-117
- [4] Zhuang L, Chen YN. Physiological response of *Tamarix ramosissima* under water stress along the lower reaches of Tarim River. *Chinese Science Bulletin*, 2006, **51**: 1123-1129
- [5] Thomas FM, Foetzi A, Arndt SK, *et al.* Water use by perennial plants in the transition zone between river oasis and desert in NW China. *Basic and Applied Ecology*,

- 2006, **7**: 253–267
- [6] Zhuang L, Chen YN. Physiological responses of three contrasting plant species to groundwater level changes in an arid environment. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2006, **48**: 520–526
  - [7] Chen YN, Wang Q, Li WH, *et al.* Rational groundwater table indicated by the eco-physiological parameters of the vegetation: A case study of ecological restoration in the lower reaches of the Tarim River. *Chinese Science Bulletin*, 2006, **51**: 8–15
  - [8] Fu A-H (付爱红), Chen Y-N (陈亚宁), Li W-H (李卫红). Stems water potential of *Tamarix ramosissima* Lbd. and influencing factors in the lower reaches of Tarim River, Xinjiang. *Arid Land Geography* (干旱区地理), 2007, **30**(1): 108–114 (in Chinese)
  - [9] Liu S (刘爽), Wang Q-C (王庆成), Liu Y-L (刘亚丽), *et al.* Effects of soil acidity on *Pinus resinosa* seedlings photosynthesis and chlorophyll fluorescence. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2009, **20**(12): 2905–2910 (in Chinese)
  - [10] Zhang K (张昆), Wan Y-S (万勇善), Liu F-Z (刘凤珍), *et al.* Response of photosynthetic characteristics of peanut seedlings leaves to low light. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2009, **20**(12): 2985–2999 (in Chinese)
  - [11] Chen YN, Li WH, Chen YP, *et al.* Physiological response of natural plants to the change of groundwater level in the lower reaches of Tarim River, Xinjiang. *Progress in Natural Science*, 2004, **14**: 975–983
  - [12] Chen YN, Zhang XL, Zhu XM, *et al.* Analysis on the ecological benefits of the stream water conveyance to the dried-up river of the lower reaches of Tarim River, China. *Science in China Series D*, 2004, **7**: 1053–1064
  - [13] Li W-H (李卫红), Chen Y-J (陈永金), Chen Y-P (陈亚鹏), *et al.* Effects of ecological stream water transfusion on groundwater level and quality in the lower reaches of the Tarim River. *Resources Science* (资源科学), 2006, **28**(5): 157–162 (in Chinese)
  - [14] Oxborough K, Baker NR. Resolving chlorophyll fluorescence images of photosynthetic efficiency into photochemical and non-photochemical components-calculation of  $q_p$  and  $F_v/F_m$  without measuring  $F_o'$ . *Photosynthesis Research*, 1997, **54**: 135–142
  - [15] Kramer DM, Johnson G, Kiirats O, *et al.* New fluorescence parameters for the determination of  $Q_A$  redox state and excitation energy fluxes. *Photosynthesis Research*, 2004, **79**: 209–218
  - [16] Bilger W, Fisahn J, Brummet W, *et al.* Violaxanthin cycle pigment contents in potato and tobacco plants with genetically reduced photosynthetic capacity. *Plant Physiology*, 1995, **108**: 1479–1486
  - [17] Bohmek GR, Willei MC. The xanthophyll cycle of *Mantoniella squamata* violaxanthin into antheranthin but not to leaxanthin: Consequences for the mechanism of enhanced non-photochemical energy dissipation. *Planta*, 1998, **205**: 613–621
  - [18] Dou X-Y (窦新永), Wu G-J (吴国江), Huang H-Y (黄红英). Responses of *Jatropha curcas* L. seedlings to drought stress. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2008, **19**(7): 1425–1430 (in Chinese)
  - [19] Ke S-S (柯世省), Jin Z-X (金则新). Effects of water stress and temperature on gas exchange and chlorophyll fluorescence of *Sinocalycanthus chinensis* leaves. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2008, **19**(1): 43–49 (in Chinese)
  - [20] Cleverly JR, Smith SD, Sala A, *et al.* Invasive capacity of *Tamarix ramosissima* in a Mojave desert floodplain: The role of drought. *Oecologia*, 1997, **111**: 12–18
  - [21] Devitt DA, Piorkowski JM, Smith SD, *et al.* Plant water relations of *Tamarix ramosissima* in response to the imposition and alleviation of soil moisture stress. *Journal of Arid Environments*, 1997, **36**: 527–540
  - [22] Pang ZH, Huang TM, Chen YN. Diminished groundwater recharge and circulation relative to degrading riparian vegetation in the middle Tarim River, Xinjiang Uygur, western China. *Hydrological Processes*, 2009, **24**: 147–159
  - [23] Hamerlynck EP, Huxman TE. Eco-physiology of two Sonoran Desert evergreen shrubs during extreme drought. *Journal of Arid Environments*, 2009, **73**: 582–585
  - [24] Sofo A, Dichio B, Montanaro G. Shade effect on photosynthesis and photo-inhibition in olive during drought and rewatering. *Agricultural Water Management*, 2009, **96**: 1201–1206
  - [25] Haupt-Herting S, Fock HP. Oxygen exchange in relation to carbon assimilation in water-stressed leaves during photosynthesis. *Annals of Botany*, 2002, **89**: 851–859
  - [26] Tezara W, Mitchell VJ, Driscoll SD, *et al.* Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature*, 1999, **1401**: 914–917
  - [27] Efeoglu B, Ekmekci Y, Cicek N. Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery. *South African Journal of Botany*, 2009, **75**: 34–42
  - [28] Hu X-H (胡学华), Pu G-L (蒲光兰), Xiao Q-W (肖千文), *et al.* Effects of water stress on chlorophyll fluorescence in leaves of plum (*Prunus salicina* Lindl.). *Chinese Journal of Eco-Agriculture* (中国生态农业学报), 2007, **15**(1): 75–77 (in Chinese)
  - [29] Siam AMJ, Radoglou KM, Noitsakis B. Physiological and growth responses of three Mediterranean oak species to different water availability regimes. *Journal of Arid Environments*, 2008, **72**: 583–592
  - [30] Peltzer D, Dreyer E, Polle A. Differential temperature dependencies of antioxidative enzymes in two contrasting species. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2002, **40**: 141–150

作者简介 朱成刚,男,1976年生,博士研究生.主要从事干旱区生态恢复及生理生态学研究. E-mail: zcg197614@sina.com

责任编辑 李凤琴