

三峡库区岸生植物野古草(*Arundinella anomala* Steud.)光合作用对水淹的响应

罗芳丽¹,王玲²,曾波^{1,*},叶小齐¹,陈婷¹,刘巅¹,张艳红¹,Arnd Kuhn³

(1. 西南大学三峡库区生态环境教育部重点实验室,西南大学重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室,

西南大学生命科学学院,重庆 400715;2. 重庆市辐射环境监督管理站,重庆 400015;

3. Institute Phytosphere, Research Center Juelich, 52425 Juelich, Germany)

摘要:为了阐明水淹对三峡库区岸生植物野古草光合作用的影响,模拟了三峡库区消落带水淹发生情况,考察了在不同水淹处理下野古草(*Arundinella anomala* Steud.)的光合及叶绿素荧光特性。实验设置了对照(不进行水淹,常规供水管理)、半淹(植株置于水中,植株地上部分一半被淹没)、水下0.5m(植株置于水中,植株顶部在水面下0.5m)、水下2m(植株置于水中,植株顶部在水面下2m)4个不同的水淹深度和0、20、40d和60d等4个不同的水淹时间处理,测定了在不同水淹深度和水淹时间处理下野古草的净光合速率、总叶绿素含量、PS的最大光化学效率、电子传递速率、表观量子效率、叶绿素利用效率与羧化效率。结果发现,在水淹前期,水淹对野古草的光合特性影响较小,直到水淹60d后,才对野古草的光合特性产生明显影响,且影响程度随水淹深度的不同而不同。野古草在水淹20d和水淹40d后,各水淹处理的净光合速率与对照相比无明显降低,其中水淹20d后,半淹处理的野古草叶片净光合速率比对照还高出16.1%。水淹60d后,水下0.5m和水下2m的净光合速率显著低于对照和半淹,其净光合速率分别为 $7.51\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和 $9.15\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。结果表明,水淹20d和40d对野古草的电子传递速率、表观量子效率和羧化效率没有影响。水淹处理60d后,与对照植株相比,半淹处理植株的电子传递速率、表观量子效率、叶绿素利用效率和羧化效率没有明显变化,但水下0.5m和水下2m处理植株的电子传递速率、表观量子效率、叶绿素利用效率和羧化效率有明显降低。在整个实验期间,半淹处理植株的净光合速率、电子传递速率、表观量子效率和羧化效率没有受到任何不利影响。尽管在水淹60d后水下0.5m和水下2m处理植株的净光合速率、电子传递速率、表观量子效率、叶绿素利用效率和羧化效率降低,但降低后的数值仍不低于甚至高于一些自然生长的未受水淹的植物物种。研究表明,野古草对水淹具有很好的耐受能力,是一种可以用于三峡库区消落区植被构建的优良植物物种。

关键词:三峡库区;野古草;水淹;光合响应

文章编号:1000-0933(2006)11-3602-08 中图分类号:Q948.1 文献标识码:A

Photosynthetic responses of the riparian plant *Arundinella anomala* Steud. in Three Gorges reservoir region as affected by simulated flooding

LUO Fang-Li¹, WANG Ling², ZENG Bo^{1,*}, YE Xiao-Qi¹, CHEN Ting¹, LIU Dian¹, ZHANG Yan-Hong¹, Arnd Kuhn³

(1. Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in Three Gorges Reservoir Region, School of Life Science, Southwest University, Chongqing 400715, China; 2. Chongqing Supervision Department of Radiation Environments, Chongqing 400015, China; 3. Institute Phytosphere, Research Center Juelich, 52425 Juelich, Germany). Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(11):3602~3609.

Abstract: To reveal the effects of flooding on the photosynthesis of riparian plant species *Arundinella anomala* Steud. in Three

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30440035;30500041)

收稿日期:2006-05-17; **修订日期:**2006-09-20

作者简介:罗芳丽(1981~),女,四川都江堰人,硕士生,主要从事植物生态学研究. E-mail: lfsl@swu.edu.cn

*通讯作者 Corresponding author. E-mail: bzeng@swu.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30440035;30500041)

Received date:2006-05-17; **Accepted date:**2006-09-20

Biography: LUO Fang-Li, Master candidate, mainly engaged in plant ecology. E-mail: lfsl@swu.edu.cn

Gorges reservoir region, a flooding simulation experiment was conducted and the photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *A. anomala* were analyzed. Four flooding-depth levels and four flooding durations were set in the experiment. Four flooding depth levels included: control, aboveground half-submerged (half of the aboveground of plant submerged in water), submerged with 0.5m water depth (top of plants 0.5m below water surface), submerged with 2m water depth (top of plants 2m below water surface). Four flooding durations included: 0 days, 20 days, 40 days and 60 days. The net photosynthetic rate (Pn), total chlorophyll content, maximal photochemical efficiency of PS_{II}, electron transport rate, apparent quantum yield, photosynthetic chlorophyll utilization efficiency and carboxylation efficiency of *A. anomala* plants were determined after 0 days, 20 days, 40 days and 60 days inundation treatments, respectively. It was shown that flooding did not have significant effects on photosynthetic characteristics of *A. anomala* subjected to inundation less than 60 days. After 20d and 40d inundation, Pn of plants subjected to treatments of three inundation depths did not decrease significantly as compared with Pn of control plants. The aboveground half-submerged plants after 20d inundation contrarily had 16.1% higher Pn than control plants. After 60d inundation, Pn of plants submerged with 0.5m water depth and plants submerged with 2m water depth decreased to $7.51\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ and $9.15\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, which was significantly lower than the Pn of control and aboveground half-submerged plants. In the experiment, it was found that inundation of 20d and 40d did not affect electron transport rate, apparent quantum yield and carboxylation efficiency. After inundation of 60d, the electron transport rate, apparent quantum yield, photosynthetic chlorophyll utilization efficiency and carboxylation efficiency of aboveground half-submerged *A. anomala* plants did not decrease as compared with control plants, but the electron transport rate, apparent quantum yield, photosynthetic chlorophyll utilization efficiency and carboxylation efficiency of plants submerged with 0.5m and 2m water depth decreased. During the whole experimental period, the net photosynthetic rate, electron transport rate, apparent quantum yield and carboxylation efficiency of half-submerged *A. anomala* plants were not affected by inundation. Although the net photosynthetic rate, the electron transport rate, apparent quantum yield, photosynthetic chlorophyll utilization efficiency and carboxylation efficiency of plants submerged with 0.5m and 2m water depth experienced inundation of 60d decrease, but they are still not lower than those of some plant species which do not experience inundation. Our work shows that as regards photosynthesis, *A. anomala* has high tolerance to inundation, it is a promising species for revegetation of riparian area in Three Gorge reservoir region.

Key words:Three Gorges reservoir region; *Arundinella anomala* Steud.; flooding; photosynthetic responses

三峡工程是世界上最大的水利工程,最高坝高181m,大坝全长2309m。根据三峡水库的运行调度方案,水库正常蓄水位175m,汛期防洪限制水位145m。在汛期6~9月份,水库一般维持在防洪限制水位(145m)运行。从10月初水库开始蓄水,水位逐渐升高,于10月末蓄水至正常蓄水位(175m)。12月至翌年4月份,水库尽量维持在较高水位,4月底以前水位最低不低于155m。野古草(*Arundinella anomala* Steud.)是一种多年生禾本科植物,在三峡库区江(河)及其支流江岸有自然分布,对成百上千年河流自然汛期水位涨落已有一定的适应能力。每年汛期来临时,野古草因江水上涨而被淹没,被淹时间和被淹深度随植物在河岸上垂直分布高度不同而异。经长期野外观察发现,三峡库区野古草对短期的自然汛期水淹有较强的耐受能力,但它能否耐受三峡库区成库以后长时间的水淹还有待进一步研究。

以往研究表明,水淹会对植物物种的光合及相关特性产生负面影响^[1~5],特别是对一些不耐淹的物种影响更大^[4,6]。水淹导致植物净光合速率下降的原因包括植物叶片气孔关闭^[2]、光合色素含量下降^[2,7]、PS_{II}光化学效率降低^[7]、Rubisco活性下降^[8]、电子传递速率降低^[9]、光合产物库需求量降低^[10]和光合产物运输减缓^[11]等。另一方面,由于植物的光合能力受光合产物需求的负反馈调节和光合产物库容量大小的影响^[12~16],水淹发生导致部分叶组织无法进行光合作用,植株未被水淹的叶组织其光合可能会增强。由于野古草能耐受三峡库区江河短期的自然汛期水淹,因而有可能短期水淹对植株的光合及相关特性的影响不明显,但在长期水淹条件下野古草的光合生产是否会受到相当影响尚无报道。本文对水淹条件下野古草的净光合速率、总叶绿素含量、PS_{II}的最大光化学效率、电子传递速率、表观量子效率、叶绿素利用效率和羧化效率进行研究,明确

水淹是否影响野古草的光合生产及可能的影响原因,以阐明耐淹植物野古草对水淹环境的光合适应机制。

1 材料和方法

(1) 实验材料 野古草(*A. anomala* Steud.)属多年生禾本科植物^[17],根系发达,耐瘠薄土壤,自然分布在三峡库区江(河)及其支流沿岸。每年汛期来临时,野古草因江水上涨而被淹没,被淹时间和被淹深度随植物在河岸上垂直分布高度不同而各异^[18]。

(2) 研究材料和地点 从长江的重要支流嘉陵江江岸选取野古草当年生分蘖苗作为研究对象。在2005年4月将生长基本一致的2000株分蘖苗移栽入花盆中,每盆3株。盆中央内径为25cm,高15cm,盆内土层厚度12cm。将所有实验植株置于西南大学三峡库区生态环境教育部重点实验室实验基地内培养,保证所有实验植株具有相同的土壤基质、光照条件和水分条件,并给予相同的除草等实验管理,2005年8月随机抽取200株进行水淹处理。

(3) 实验设计 将实验植株随机分成4组,分别进行如下处理:对照(不进行水淹,常规供水管理)、半淹(植株置于水中,植株地上部分一半被淹没)、水下0.5m(植株置于水中,植株顶部在水面下0.5m)、水下2m(植株置于水中,植株顶部在水面下2m)。每个处理30株,相同水淹处理植株放置于同一实验水池内,定期更换水池中的水,水淹从8月14日始至10月14日止。从水淹处理开始之日起算起,每过20d对不同处理的野古草的光合速率等指标进行测定,每个处理每次随机选取3株用于分析测定。

(4) 光合参数测定 将花盆从水中取出后第2天进行测定,使用LF6400光合分析仪(Licor)对植株从顶叶开始倒数第2或第3片叶进行测定,在 Pn -PFD响应曲线的测定过程中,叶室温度设为25℃,CO₂浓度控制在360μmol·mol⁻¹,使用系统的自动可调光源制作 Pn -PFD响应曲线,求得光量子通量密度(PFD, photon flux density)在1200μmol·m⁻²·s⁻¹时的净光合速率(Pn),对 Pn -PFD曲线0~200μmol·m⁻²·s⁻¹ PFD范围内的数据进行直线回归,求得该响应曲线的初始斜率为表观量子效率(AQY, apparent quantum yield)。使用LF6400便携式光合系统的可调CO₂供气系统在1200μmol·m⁻²·s⁻¹ PFD和25℃的叶室温度下制作 Pn -Ci响应曲线,对 Pn -Ci曲线0~250μmol·mol⁻¹ CO₂范围内的数据进行直线回归,求得该响应曲线的初始斜率为RuBP羧化效率(CE, carboxylation efficiency)。在光合测定前,先用饱和光对植物叶片进行30min光诱导。

(5) 叶绿素荧光参数的测定 使用LF6400光合分析仪(Licor)荧光叶室测定PS最大光化学效率(F_v/F_m)和电子传递速率(ETR)。将植株暗适应3h,用弱测量光测定初始荧光(F_o),然后给一个饱和脉冲光(6000μmol·m⁻²·s⁻¹,脉冲时间0.8s)测得最大荧光(F_m)。当饱和脉冲光结束后,打开光化学光(1200μmol·m⁻²·s⁻¹),每隔30s,照射1次饱和脉冲光(6000μmol·m⁻²·s⁻¹,脉冲时间为0.8s),测量 F_m ,关闭光化学光,同时打开远红光照射3s,测量 F_o 。远红光照射结束后,重新打开光化学光,开始新的一个循环测量。根据以上数据计算可变荧光 F_v ($F_v = F_m - F_o$)、PS最大光化学效率(F_v/F_m)和电子传递速率 ETR ($ETR = (F_m - F_s)/F_m \times PAR \times 0.5 \times 0.84$)^[19,20]。

(6) 光合色素含量的测定 采用浸提法^[21]用岛津2550分光光度计测定单位面积总叶绿素(Chls)含量,用于叶绿素提取的叶片为测定光合指标的叶片。叶绿素利用效率(PCUE, Photosynthetic chlorophyll utilization efficiency)=净光合速率(Pn)/单位面积总叶绿素含量。(7) 统计分析 利用统计分析软件spss12.0进行实验数据的处理和分析。水淹对野古草叶片净光合速率、总叶绿素含量、PS的最大光化学效率、电子传递速率、表观量子效率、叶绿素利用效率和羧化效率影响采用单因素方差分析(One-way ANOVA)。用Duncan多重比较(Duncan's multiple range test)检验不同水淹时间和不同水淹深度处理之间植株的光合和叶绿素荧光特性的差异。

2 结果

2.1 水淹对野古草净光合速率的影响

水淹深度对野古草净光合速率的影响随水淹时间的不同而不同(图1A)。野古草在水淹20d和水淹40d后,所有水淹处理植株的净光合速率与对照植株相比无明显降低,其中半淹处理植株在水淹20d后的净光合

速率显著高于对照植株,比对照植株增加了 16.1% (图 1A)。水淹 60d 后,对照植株和半淹处理植株的净光合速率显著高于水下 0.5m 和水下 2m 处理植株(图 1A)。水淹 60d 后,半淹、水下 0.5m 和水下 2m 植株的净光合速率分别为 14.5 、 $7.51 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和 $9.15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。

随着水淹处理时间的增加,野古草净光合速率会发生不同程度的降低(图 1B)。在水淹处理 40d 内,对照和半淹植株的净光合速率都无显著变化,处理 60d 后有降低,水下 0.5m 和水下 2m 植株在水淹 40d 和水淹 60d 后净光合速率出现不同程度的下降。水下 0.5m 植株在不同水淹时间的净光合速率分别为未淹时的 94.9% (水淹 20d)、65.1% (水淹 40d) 和 34.8% (水淹 60d) (图 1B)。水下 2m 植株在不同水淹时间的净光合速率分别为未淹时的 95.4% (水淹 20d)、78.1% (水淹 40d) 和 42.4% (水淹 60d) (图 1B)。

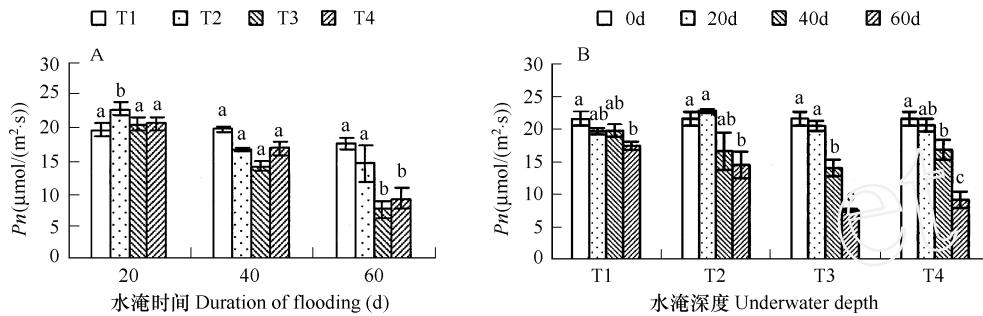


图 1 不同水淹深度和水淹时间下野古草净光合速率(±标准误)

Fig. 1 Net photosynthetic rate (mean ±SE) of *Arundinella anomala* Steud. subjected to different levels and durations of water submergence stress
T1 对照 Control; T2 半淹 Aboveground half-submerged; T3 水下 0.5m Submerged with 0.5m water depth; T4 水下 2m Submerged with 2m water depth
对每一水淹时间(A)和水淹深度(B)水平,标有不同字母的各处理之间有显著差异(显著性水平 $p = 0.05$) For each level of submergence duration (A) and submergence depths (B) of treatments, means of treatments with different letters are significantly different ($p = 0.05$); 下同 the same below

2.2 水淹对野古草叶片总叶绿素含量的影响

在水淹前期,水淹促进野古草叶片总叶绿素含量升高,在水淹后期,野古草叶片总叶绿素含量有不同程度的降低(图 2A)。水淹处理的植株总叶绿素含量在水淹 40d 之前都高于对照植株,在水淹 60d 后各水淹处理的植株总叶绿素含量都低于对照植株。水淹 40d 各水淹处理植株的总叶绿素含量与对照植株总叶绿素含量的比例为 147% (半淹)、128% (水下 0.5m) 和 121% (水下 2m)。水淹 60d 全淹处理植株的总叶绿素含量与对照植株的总叶绿素含量的比例为 68.3% (水下 2m) 和 77.1% (水下 0.5m)。

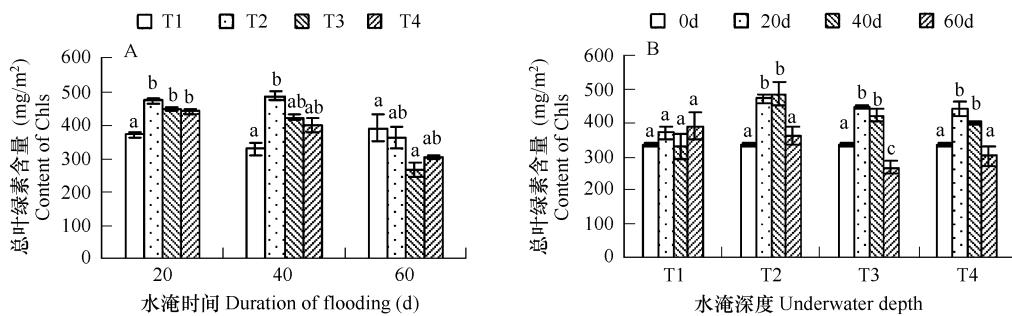


图 2 不同水淹深度和水淹时间下野古草叶片总叶绿素含量(±标准误)

Fig. 2 Total chlorophyll content (mean ±SE) of *Arundinella anomala* Steud. subjected to different levels and durations of water submergence stress

随着水淹时间延长,野古草叶片总叶绿素含量表现出先增加后降低的趋势(图 2B)。半淹、水下 0.5m 和水下 2m 处理植株在水淹 20d 和 40d 后总叶绿素含量都显著高于未淹时植株的总叶绿素含量,在水淹 60d 后水淹处理植株的总叶绿素含量都降低。半淹处理植株在不同水淹时间的总叶绿素含量与植株未淹时的总叶

绿素含量的比例分别为 141% (水淹 20d)、145% (水淹 40d) 和 108% (水淹 60d), 水下 0.5m 处理植株在不同水淹时间的总叶绿素含量与植株未淹时的总叶绿素含量的比例分别为 133% (水淹 20d)、126% (水淹 40d) 和 79.6% (水淹 60d), 水下 2m 处理植株在不同水淹时间的总叶绿素含量与植株未淹时的总叶绿素含量的比例分别为 132% (水淹 20d)、119% (水淹 40d) 和 89.8% (水淹 60d)。

2.3 水淹对野古草叶片 PS 的最大光化学效率的影响

在水淹前期, 野古草叶片能保持正常的最大光化学效率(图 3A)。水淹 20d 和 40d 后, 各水淹处理植株与对照植株叶片的 PS 的最大光化学效率差异不显著, 水淹 60d 后, 对照植株叶片 PS 的最大光化学效率显著高于水下 0.5m 和水下 2m 植株。水淹 60d 后, 半淹、水下 0.5m 和水下 2m 植株叶片 PS 的最大光化学效率与对照植株叶片 PS 的最大光化学效率相比分别下降了 4.5%、10.0% 和 10.8%。

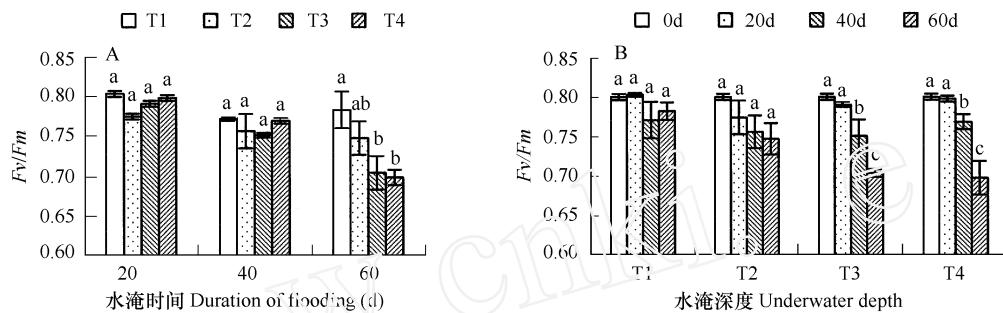


图 3 不同水淹深度和水淹时间下野古草叶片 PS 的最大光化学效率 (F_v/F_m) (±标准误差)

Fig. 3 Maximal photochemical efficiency (mean ±SE) of PS (F_v/F_m) of *Arundinella anomala* Steud. subjected to different levels and durations of water submergence stress

随着水淹时间的延长, 不同水淹深度处理下野古草叶片 PS 的最大光化学效率有不同程度的下降(图 3B)。各水淹处理时间对半淹植物叶片的 PS 的最大光化学效率无显著影响, 水淹 40d 和水淹 60d 后, 水淹 0.5m 和水淹 2m 对植物叶片的 PS 的最大光化学效率有不同程度的下降。水下 0.5m 处理植株在水淹 40d 和水淹 60d 后的 F_v/F_m 与未淹时相比, 分别下降了 6.1% 和 12%。水下 2m 处理植株在水淹 40d 和水淹 60d 后的 F_v/F_m 与未淹时相比, 分别下降了 3.9% 和 12.8%。

2.4 水淹对野古草电子传递速率、表观量子效率、叶绿素利用效率和羧化效率的影响

水淹 20d 后, 野古草叶片的电子传递速率、表观量子效率和叶绿素利用效率(*PCUE*)在 4 个不同的深度处理之间无明显差异(表 1)。

水淹 40d 后, 各处理的电子传递速率、表观量子效率和羧化效率之间无显著差异, 对照叶绿素利用效率高于水淹处理植株(表 1)。

水淹 60d 后野古草叶片的电子传递速率、表观量子效率、叶绿素利用效率和羧化效率随水淹深度的增加有不同程度的下降。对照和半淹处理植株的电子传递速率、表观量子效率和叶绿素利用效率显著高于水下 0.5m 和水下 2m 处理植株。水淹处理下野古草叶片的羧化效率与对照植株的比例分别是 92.6% (半淹)、42.4% (水下 0.5m) 和 57.1% (水下 2m) (表 1)。

3 讨论

在水淹条件下, 植物保持较高的光合速率和正常的光合特性是植物能耐受水淹的重要原因之一^[5]。野古草自然分布在三峡库区江(河)及其支流江岸, 对成百上千年河流自然汛期水位涨落已有一定的适应能力, 洪水淹没后, 可能仍能保持较高的光合能力。本文研究结果表明野古草的光合速率受水淹影响较小, 光合生产对水淹有较强的耐受性。水淹植株的光合速率在水淹 40d 之前均无明显降低, 在 60d 后各水淹处理植株光合速率出现不同程度的下降(图 1), 但下降后仍具有较高的光合速率。在水淹 60d 后, 半淹、水下 0.5m 和水下 2m 的光合速率分别为 14.5 、 $7.51 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和 $9.15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (图 1)。

表1 不同水淹条件下野古草光合生理特征(±标准误)

Table 1 Photosynthetic characteristics (mean ± SE) of *Arundinella anomala* Steud. subjected to different water submergence treatments

项目 Item	对照 Control	半淹 Aboveground half-submerged	水下 0.5m Submerged with 0.5m water depth	水下 2m Submerged with 2m water depth
水淹 20d Submerged for 20d				
电子传递速率 <i>ETR</i> ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	58.820 ±3.831a	52.940 ±6.848a	62.820 ±0.875a	50.134 ±4.368a
表观量子效率 <i>AQY</i> ($\mu\text{mol } \mu\text{mol}^{-1} (\text{photon})$)	0.058 ±0.001a	0.061 ±0.001a	0.056 ±0.004a	0.053 ±0.002a
叶绿素利用效率 <i>PCUE</i> ($\mu\text{mol mg}^{-1} \text{s}^{-1}$)	0.053 ±0.001a	0.048 ±0.002a	0.046 ±0.002a	0.047 ±0.001a
水淹 40d Submerged for 40d				
电子传递速率 <i>ETR</i> ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	89.417 ±2.515a	97.22 ±14.726a	89.820 ±4.262a	77.321 ±8.482a
表观量子效率 <i>AQY</i> ($\mu\text{mol } \mu\text{mol}^{-1} (\text{photon})$)	0.059 ±0.001a	0.055 ±0.002a	0.056 ±0.003a	0.054 ±0.001a
叶绿素利用效率 <i>PCUE</i> ($\mu\text{mol mg}^{-1} \text{s}^{-1}$)	0.061 ±0.005a	0.034 ±0.003b	0.035 ±0.003b	0.042 ±0.003b
羧化效率 <i>CE</i> ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	0.083 ±0.003a	0.084 ±0.012a	0.077 ±0.003a	0.083 ±0.009a
水淹 60d Submerged for 60d				
电子传递速率 <i>ETR</i> ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	90.940 ±12.55a	81.240 ±4.800a	38.090 ±2.230b	49.860 ±3.330b
表观量子效率 <i>AQY</i> ($\mu\text{mol } \mu\text{mol}^{-1} (\text{photon})$)	0.057 ±0.002a	0.056 ±0.006a	0.034 ±0.001b	0.037 ±0.001b
叶绿素利用效率 <i>PCUE</i> ($\mu\text{mol mg}^{-1} \text{s}^{-1}$)	0.041 ±0.002a	0.040 ±0.002a	0.028 ±0.002b	0.030 ±0.002b
羧化效率 <i>CE</i> ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	0.1015 ±0.018a	0.094 ±0.011ab	0.043 ±0.007c	0.058 ±0.011bc

电子传递速率 the electron transport rate (ETR), 表观量子效率 the apparent quantum yield (AQY), 叶绿素利用效率 (PCUE) the photosynthetic chlorophyll utilization efficiency (PCUE) 和羧化效率 the carboxylation efficiency (CE); 对每一水淹时间水平, 标有不同字母的各处理之间有显著差异(显著性水平 $p = 0.05$) For each level of submergence duration of treatments, means of treatments with different letters are significantly different ($p = 0.05$)

已有不少研究发现, 不耐淹的物种在遭受水淹胁迫时, 光合作用会受到严重的损害, 其净光合速率、蒸腾速率、气孔导度都随着淹水时间的延长和淹水深度的增加呈极显著下降。研究表明, 在水淹时间短于 50d, 小麦、赤柏和烟草等一些不耐淹物种仅水淹地下部分的情况下, 水淹将会使其净光合速率下降到对照的 0~25%^[4,6,22~24]。在本研究中, 水下 0.5m 和水下 2m 的野古草植株水淹 40d 后的净光合速率与对照净光合速率的比例为 71.1% 和 85.3%。水淹 60d 后, 水下 0.5m 和水下 2m 的野古草植株的净光合速率为对照的 43.2% 和 69.8% (图 1), 其与对照的比例也显著高于不耐淹的植物物种。本实验测定了两种不耐淹的禾本科植物马唐 (*Digitaria sanguinalis*) 和竹叶草 (*Oplismenus compositus*) 在水淹处理前后的光合表现。两种植物均只进行半淹处理, 水淹从 9 月 4 日始到 10 月 4 日止。水淹处理 1 个月后, 马唐的净光合速率为 $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 竹叶草的净光合速率为 $1.34 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 而野古草在经过 40d (水淹 20~60d) 的水淹后, 其净光合速率为 $14.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 与马唐和竹叶草相比, 仍具有较高的光合速率。3 种禾本科植物净光合速率下降的比例分别为: 马唐的净光合速率比 0d 降低了 100%, 竹叶草的净光合速率比 0d 降低了 80% (表 2), 而野古草在水淹 40d 后降低了 36% (图 1B), 这说明水淹对野古草的净光合速率的影响远小于对这两种不耐淹的禾本科植物的影响, 同时也说明野古草在经过连续 60d 的水淹处理后, 其净光合速率与马唐和竹叶草水淹后的净光合速率相比仍然较高。这表明, 在水淹处理后, 野古草与其它不耐淹的物种相比仍具有较强的光合能力。

与不耐淹物种相比, 水淹对野古草净光合速率的影响较小, 同时综合以往研究, 野古草与一些耐淹的植物物种相比, 在相同水淹时间和深度的处理下, 水淹对野古草的净光合速率的影响也显著小于其对耐淹物种如水紫树 (*Nyssa aquatica*)^[4] 的幼苗、香蒲 (*Typha domingensis*)^[3]、宽叶独行菜 (*Lepidium latifolium*)^[5]、牙买加克拉莎草 (*Cladium jamaicense*)^[3] 等的影响; 宽叶独行菜对水淹环境具有较强的水淹耐受性, 有研究表明, 它在水淹

表2 半淹处理下马唐、竹叶草水淹 30d 和野古草水淹 40d 后的净光合速率(平均值 ± 标准误)

Table 2 The photosynthetic rate (mean ± SE) of *Digitaria cruciata*, *Oplismenus compositus* (30d) and *Arundinella anomala* Steud. (40d) in the aboveground half-submerged treatment

物种 Species	处理前 Before treatment ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	处理后 After treatment ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
马唐 <i>Digitaria cruciata</i>	15.730 ±0.684	淹没死亡 (Died of inundation)
竹叶草 <i>Oplismenus compositus</i>	6.750 ±1.557	1.338 ±0.111
野古草 <i>Arundinella anomala</i> Steud.	22.8 ±0.361	14.5 ±2.031

处理42d后,淹水水面高出土壤1cm处理组的净光合速率为对照的56%~72%^[5],而半淹处理的野古草植株在水淹20d的净光合速率为对照的116%,水淹40d和水淹60d的净光合速率分别为对照的84.3%和82.9%(图1)。同时,野古草水淹后净光合速率也显著高于相同水淹深度和水淹时间处理后耐淹物种香根草(*Vetiveria zizanioides*)、水翁(*Cleistocalyx operculatus*)和落羽杉(*Taxodium distichum*)^[1,5,25,26]的光合速率。说明野古草与一些耐淹物种相比其光合能力受水淹影响较小。

叶绿素荧光检测可以灵敏快速地了解植物光合作用对外界环境因子的响应^[27],植物叶片PS的最大光化学效率(F_v/F_m)可以作为PS潜在光化学活性的度量,在非胁迫条件下该参数变化极小,不受物种和生长条件的影响,在胁迫条件下该参数明显下降,表明有功能的反应中心含量降低^[28];同时,研究发现,在类囊体受损伤时 F_v/F_m 的值会降低^[29,30]。水淹20d和水淹40d后,对照、半淹、水下0.5m和水下2m处理野古草叶片的 F_v/F_m 都无显著差异(图3),表明水淹20d和水淹40d后,4个不同的水淹深度处理对野古草叶片PS的功能性反应中心影响较小;水淹60d后,水下0.5m和水下2m植株叶片的 F_v/F_m 低于对照植株叶片(图3),表明长时间的水淹可能会影响野古草叶片PS的活性。

在水淹处理后,野古草叶片仍具有较高的电子传递速率、表观量子效率、叶绿素利用效率和羧化效率(表1)。在水淹20d和水淹40d后,各水淹处理植株的电子传递速率、表观量子效率、羧化效率都与对照植株无显著差异。在水淹60d后,各水淹处理植株的光合参数有不同程度的下降,但与正常环境下生长的一些禾本科植物的光合参数相比相差不大^[31~33]。这表明水淹处理后野古草仍具有较为正常的光合特性。

在水淹20d和水淹40d后,野古草的净光合速率与对照相比未出现下降,仍具有较高的光合速率,水淹植株表现出比对照高的叶绿素含量(图2A),同时水淹植株PS的最大光化学效率、电子传递速率、表观量子效率、叶绿素利用效率和羧化效率也较高(图3A,表1),说明在水淹前期,水淹对野古草叶片光合器官及其中Rubisco的活性影响较小。在水淹60d后,水下0.5m和水下2m处理植株的净光合速率低于对照和半淹处理植株(图1),水下0.5m和水下2m处理植株PS的最大光化学效率、电子传递速率、表观量子效率、叶绿素利用效率和羧化效率都显著低于对照和半淹植株(图3A,表1)。说明野古草净光合速率降低的主要原因是由于叶片PS有功能的反应中心被破坏^[34],同时也可能与叶片中Rubisco的活性和数量多少有关。

水淹导致植株部分叶组织无法进行光合作用而使植株的整体光合受到影响,植株未被水淹的叶组织的光合可能会增强。野古草叶片的净光合速率在水淹20d后,半淹的净光合速率显著高于对照、水下0.5m和水下2m,比对照高出16.1%(图1A)其原因可能是植物的光合能力受对光合产物需求的负反馈调节^[14~16],这可能与野古草叶片在水淹前期具有较高的叶绿素含量和光能利用效率有关。

根据本研究可以看出野古草就光合特性而言能很好地适应较长时间的水淹环境,研究表明,经过60d的水淹处理后,水下2m植株的光合特性较对照有一定程度的降低,但仍具有较高的光合生产能力,是其具有较高水淹耐受性的重要原因,可以考虑将野古草列为构建三峡库区消落带植被的物种之一,但野古草能否耐受三峡水库成库后更长时间的水淹将有待进一步深入研究。

References:

- [1] Li C X, Zhong Z C, Liu Y. Effect of soil water change on photosynthetic characteristics of *Taxodium distichum* seedlings in the hydro-fluctuation belt of the Three Gorges Reservoir Area. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(8): 1953~1959.
- [2] Bradford K J. Effect of soil flooding on leaf gas exchange of plants. *Plant Physiology*, 1983, 73: 475~479.
- [3] Pezeshki S R, DeLaune A D, Klude H K. Photosynthesis and growth responses of cattail (*Typha domingensis*) and sawgrass (*Cladium jamaicense*) to soil redox conditions. *Aquatic Botany*, 1996, 54: 25~35.
- [4] Gravatt D A, Kirby C J. Patterns of photosynthesis and starch allocation in seedlings of four bottomland hardwood tree species subjected to flooding. *Tree Physiology*, 1998, 18: 411~417.
- [5] Chen H J, Qualls R G, Blank R R, et al. Effect of soil flooding on photosynthesis, carbohydrate partitioning and nutrient uptake in the invasive exotic *Lepidium latifolium*. *Aquatic Botany*, 2005, 82: 250~268.
- [6] Pezeshki S R, Pardue J H. Leaf gas exchange and growth of flood-tolerant and flood-sensitive tree species under low soil redox conditions. *Tree Physiology*, 1996, 16: 453~458.
- [7] Mauchamp A, Mèhy M. Submergence-induced damage of photosynthetic apparatus in *Phragmites australis*. *Environment and Experimental Botany*, 2004,

- 51: 227~235.
- [8] Liao C T, Lin C H. Photosynthetic response of grafted bitter melon seedlings to flood stress. *Environment and Experimental Botany*, 1996, 36(2): 167~172.
- [9] Waldhoff D, Furch B, Junk W J. Fluorescence parameter, chlorophyll concentration, and anatomical features as indicators for flood adaptation of an abundant tree species in Central Amazonia: *Symeria paniculata*. *Environment and Experimental Botany*, 2002, 48: 225~235.
- [10] Wample R L, Thornton R K. Differences in the responses of sunflower (*Helianthus annuus*) subjected to flooding and drought stress. *Plant Physiology*, 1984, 61: 611~616.
- [11] Sij J W, Swanson C A. Effect of petiole anoxia on phloem transport in squash. *Plant Physiology*, 1973, 51: 368~371.
- [12] Krapp A, Hofmann B. Regulation of the expression of *rbcS* and other photosynthetic genes by carbohydrates: a mechanism for the 'sink regulation' of photosynthesis? *Plant Journal*, 1993, 3(6): 817~828.
- [13] Jeschke W D, Hilpert A. Sink-stimulated photosynthesis and sink-dependent increase in nitrate uptake: nitrogen and carbon relations of the parasitic association *Cuscuta reflexa*-*Ricinus communis*. *Plant, Cell and Environment*, 1997, 20: 47~56.
- [14] Bragina T V, Ponomareva Y V, Drozdova I S, et al. Photosynthesis and dark respiration in leaves of different ages of partly flooded maize seedlings. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2004, 51(3): 342~347.
- [15] Semikhatova O A. Maintenance respiration and plant adaptation. *Botanicheskij Zhurnal* (St. Petersburg), 2000, 85: 15~32.
- [16] Jeschke W D, Hilpert A. Sink-stimulated photosynthesis and sink-dependent increase in nitrate uptake: nitrogen and carbon relations of the parasitic association *Cuscuta reflexa*-*Ricinus communis*. *Plant, Cell and Environment*, 1997, 20: 47~56.
- [17] Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences. *Iconographia Cormophytorum Sinicorum*. Tomus V. Beijing: Science Press, 1976, 154.
- [18] Fu T F, Zeng B, Ye X Q, et al. The reproductive responses of *Arundinella hirta* individual to flooding. *Journal of Southwest China Normal University (Natural Science)*, 2005, 30(2): 325~328.
- [19] Genty B, Briantais J M. The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1989, 990: 87~92.
- [20] Demmig-Adams B, Adams WW. Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. *Planta*, 1996, 198: 460~470.
- [21] Zou Q. Guide book for plant physiology and biochemistry experiments. Beijing: Chinese Agriculture Press, 1995. 36~39.
- [22] Cai Y P, Tao H Q. Effects of soil waterlogging on several physiological characters of wheat leaf after flowering. *Plant Physiology Communication*, 2000, 36(2): 110~113.
- [23] Quan W W, Zhan Z Y, Xian M H. Studies on response to waterlogging and adaptive changes in sesame (*Sesamum indicum* L.). Effects of waterlogging and growth regulators on physiological traits of sesame genotype. *Chinese Journal of Oil Crop Science*, 2000, 22(2): 48~52.
- [24] Zeng S H, Liu F H, Qin P, et al. Effects of waterlogging on the photosynthesis of tobacco cultivars. *Guangxi Agricultural Sciences*, 2004, 35(4): 261~264.
- [25] Liu J X, Wang M M. Influence of waterlogging stress on the growth and photosynthesis of *Vetiveria zizanioides*. *Prata Cultural Science*, 2005, 22(7): 71~73.
- [26] Jing Y X, Chen Z P, Cheng H Q, et al. The relationship between photosynthetic character and adventitious roots in flooded *Cleistocalyx operculatus* seedlings. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2000, 8(4): 361~364.
- [27] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51: 659~668.
- [28] Krause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1991, 42: 313~349.
- [29] Li D H, Liu Y D. The effect of salt stress on some physiological and biochemical characteristics of *Nostoc sphaeroides* Kütz (cyanobacterium). *Acta hydrobiologica sinica*, 1999, 23(5): 414~419.
- [30] Krause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology. Interpretation signals. *Photosynthesis Research*, 1984, 5: 139~157.
- [31] Chen Y, Wang X H, Liao Y. Effect of flag leaf orientation on its photosynthetic capacity in rice. *Journal of plant physiology and molecular biology*, 2002, 28(5): 396~398.
- [32] Zhang C J, Chen G X, Shi D W. Effects of grain filling on photosynthesis of wheat flag leaves. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2005, 2: 18~21.
- [33] Jian H Y, Zou S Q. The photosynthetic characteristics in leaves of carpet grass *Axonopus compressus*. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2003, 23(2): 181~184.
- [34] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1982, 33: 317~345.

参考文献:

- [1] 李昌晓, 钟章成, 刘芸. 模拟三峡库区消落带土壤水分变化对落羽杉幼苗光合特性的影响. *生态学报*, 2005, 25(8): 1953~1959.
- [17] 中国科学院北京植物研究所. 中国高等植物图鉴 V. 北京:科学出版社, 1976, 154.
- [18] 付天文, 曾波, 叶小齐, 等. 野古草(*Arundinella hirta*)对水淹逆境的生殖响应. *西南师范大学学报(自然科学版)*, 2005, 30(2): 325~32.
- [21] 邹琦. 植物生理学与生物化学实验指导. 北京: 中国农业出版社, 1995, 36~39.
- [24] 曾淑华, 刘飞虎, 覃鹏, 等. 淹水对烟草光合作用影响初探. *广西农业科学*, 2004, 35(4): 261~264.
- [25] 刘金祥, 王铭铭. 淹水胁迫对香根草生长及光合生理的影响. *草业科学*, 2005, 22(7): 71~73.
- [26] 靖元孝, 陈兆平, 程惠青, 等. 淹水时水翁幼苗光合特性与不定根的关系. *热带亚热带植物学报*, 2000, 8(4): 361~364.
- [29] 李敦海, 刘永定等. 盐胁迫对葛仙米生理生化特性的影响. *水生生物学报*, 1999, 23(5): 414~419.
- [31] 陈悦, 王学华, 廖轶, 等. 水稻剑叶取向对其光合功能的影响. *植物生理与分子生物学学报*, 2002, 28(5): 396~398.
- [32] 张成军, 陈国祥, 施大伟, 等. 灌浆对小麦旗叶光合功能的影响. *河南农业科学*, 2005, 2: 18~21.
- [33] 蹇洪英, 邹寿青. 地毯草的光合特性研究. *广西植物*, 2003, 23(2): 181~184.