

三峡库区消落带芦苇 (*Phragmites communis* (reed)) 的光合生理响应和叶绿素荧光特性

冯大兰¹, 刘 芸^{2,*}, 钟章成³, 杨 娟¹, 谢 君²

(1. 西南大学农学与生物科技学院, 三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 400716; 2. 西南大学资源环境学院, 三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 400716; 3. 西南大学生命科学学院, 三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 400715)

摘要:模拟三峡库区消落带土壤含水量变化特征, 设置了 T1 (淹水超过土壤表面 2cm)、T2 (土壤含水量为田间持水量的 70% ~ 100%)、T3 (土壤含水量为田间持水量的 40% ~ 60%) 3 个不同处理组, 用嘉陵江江水灌溉芦苇 (*Phragmites communis* (reed)), 研究了三峡库区不同消落带带位土壤不同含水量条件下芦苇穗期的光合生理生态响应机理和适应对策。结果表明, 土壤不同含水量对芦苇植株光合色素、叶片气体交换参数、资源利用效率以及叶绿素荧光参数有不同影响。其中, T1 的光合色素含量最低, T3 的类胡萝卜素含量最高。在 T1 条件下, 芦苇表现出较低的光能利用率 (*LUE*)、 CO_2 利用率 (*CUE*)、净光合速率 (*Pn*)、电子传递速率 (*ETR*) 和光化学荧光猝灭系数 (*qP*), 但与其它耐水淹植物相比, T1 条件下的穗期芦苇仍具有较高的光合速率 ($17.067 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 说明芦苇具有较强的耐水淹能力。在 T2 和 T3 条件下, 芦苇具有较高的光能利用率 (*LUE*)、 CO_2 利用率 (*CUE*)、净光合速率 (*Pn*)、电子传递速率 (*ETR*) 和光化学荧光猝灭系数 (*qP*)。水分利用效率 (*WUE*) 大小顺序为 $\text{T3} > \text{T1} > \text{T2}$ 。虽然 T1 的 PSII 有效光化学量子产量 ($F'v/F'm$) 最高, T2 的光化学荧光猝灭系数 (*qP*) 最大, 而 T3 的电子传递效率 (*ETR*) 和非光化学淬灭系数 (*NPQ*) 最高, 表明在高光强和高温条件下, T3 具有较强的热耗散能力, 能有效保护光合机构, 因而光合速率最高 ($20.47 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。研究证实芦苇不仅具有耐水湿的特点, 还具有耐旱性, 芦苇适合作为三峡库区消落带植被恢复建设禾本科先锋物种。

关键词:三峡库区; 消落带; 芦苇; 穗期; 土壤含水量; 光合生理响应; 叶绿素荧光特性

文章编号: 1000-0933(2008)05-2013-09 中图分类号: Q945, Q948 文献标识码: A

Photosynthesis and chlorophyll II fluorescence parameters of the reed (*Phragmites communis*) grown in the hydro-fluctuation belt of Three Gorges Reservoir Area

FENG Da-Lan¹, LIU Yun^{2,*}, ZHONG Zhang-Cheng³, YANG Juan¹, XIE Jun²

1 Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), College of Agronomy and Biological Science and Technology, Southwest China University, Chongqing 400716, China

2 College of Resources and Environment, Southwest China University, Chongqing 400716, China

3 School of Life Science, Southwest China University, Chongqing 400715, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(5): 2013 ~ 2021.

Abstract: After research on soil moisture contents of the hydro — fluctuation belt in Three Gorges Reservoir Area, three

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30370279); 三峡库区生态环境教育部重点实验室自由探索研究基金资助项目(2007); 重庆市自然科学基金资助项目(CSTC, 2007BB7376)

收稿日期:2007-12-14; **修订日期:**2008-03-14

作者简介:冯大兰(1976 ~), 女, 重庆双桥人, 硕士, 主要从事植物生理生态研究. E-mail: Fengdalan19780611@126.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liuyun19970205@163.com

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30370279); Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), Natural Science Foundation of Chongqing (No. CSTC, 2007BB7376)

Received date: 2007-12-14; **Accepted date:** 2008-03-14

Biography: FENG Da-Lan, Master, mainly engaged in physiology and plant ecology. E-mail: Fengdalan19780611@126.com

different types of water treatment were applied to the reed (*Phragmites communis*) to determine its photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters. The treatments T1 (with soil being complete submerged 2cm), T2 (with soil water content being 70 % to 100 % of field capacity), T3 (with soil water content 40% to 60 % of field capacity) simulated the conditions in the hydro-fluctuation belt. The content of photosynthetic pigment, leaf gas exchange parameters, apparent resources use efficiency and chlorophyll fluorescence parameters of the reed (*Phragmites communis*) were clearly different for the three treatments. The T1-plants (i. e. the flooded plants) had the lowest content of photosynthetic pigment, while the T3-plants (i. e. the dry-treatment' plants) had the highest carotenoids. The T1-plants had the lowest apparent light use efficiency (*LUE*), apparent CO₂ use efficiency (*CUE*), net photosynthetic rate (*Pn*), electron transport rate (*ETR*) and lowest photochemical quenching (*qP*). However, compared to other plant species, known to have high tolerance to inundation, the flooded reed (*Phragmites communis*) had still a higher net photosynthetic rate ($17.067 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). This indicates that reed also has a high tolerance to inundation. The T2- and T3-plants had, compared to the T1-plants, a high light use efficiency (*LUE*), CO₂ use efficiency (*CUE*) and net photosynthetic rate (*Pn*), electron transport rate (*ETR*) and photochemical quenching (*qP*). The water use efficiency (*WUE*) of T3-plants was the highest, while that of the T2-plants was the lowest; In the T1-treatment the plants had the highest photochemical quantum efficiency of photo-system II ($F'v/F'm$), while for the T2-treatment the highest photochemical quenching (*qP*) was found. The T3-plants had the highest electron transport rate (*ETR*) and non- photochemical quenching (*NPQ*), which indicated that under the high temperature and photosynthetic active radiation condition, those plants were able to protect photosynthetic structures by increasing respiration and thermal dissipation, and hence maintaining a high photosynthetic rate ($20.47 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). It was also demonstrated that the reed (*Phragmites communis*) could not only tolerate water submersion and wet condition but also endure drought. Therefore, The reed (*Phragmites communis*) could be a precedent species for restoration and rehabilitation of vegetation in the hydro-fluctuation belt of Three Gorges reservoir region.

Key Words: Three Gorges Reservoir Area; hydro-fluctuation belt; reed (*Phragmites communis*); heading stage; soil moisture content; photosynthetic physio-response; chlorophyll fluorescence parameters

三峡库区消落带是指因三峡水库运行期间水文调度引起的库区水位变化,在库区流域两岸周边形成的一段特殊生态环境区域,是库区泥沙、有机物、化肥和农药进入水库的最后一道屏障,是库区陆地生态系统与水生生态系统之间的过渡性生态系统,起着承上启下的关键作用,是生态环境十分脆弱的地带^[1,2]。熊平生^[3] 2004 年报道,库区每年约 5.4 亿 t 泥沙入库,而嘉陵江几年的平均输沙量为 1240 万 t;加上库区山大坡陡,土壤浅薄,移民上山增加产沙量近 1000 万 ~ 1200 万 t^[4]。据调查,2004 年库区两岸农田地表径流入库污染负荷总量达 2494 万 t,其中 SO₂ 410 万 t, COD 62.4 万 t, BOD 57.8 万 t, TN 12.7 万 t, TP 0.66 万 t;大量 N、P 的入库,必将引起局部水域藻类的爆发^[5]。2007 年云阳境内澎溪河出现了严重的“水华”事件就是很好的证明。因此,如何治理三峡库区消落带,使之发挥生态屏障功能,对于保护好三峡库区生态环境、三峡工程效益的发挥、长江上游地区经济可持续发展和长江中下游地区城市生活和生产的用水质量至关重要。

以植被恢复为主要手段进行三峡库区消落带治理,与其他物理、化学及工程的方法相比,具有成本低、能耗小、治理效果好,对环境扰动小,有利于整体生态环境改善的优点。然而,三峡库区消落带因水位周期性常年变化,使得土壤含水量呈现出从轻度干旱状态到全水淹状态的一系列梯度性变化,具有复杂性、多变性和复合性的一系列梯度土壤水分变化特征^[6]。因此筛选适应消落带特殊环境条件的植物种类,成为三峡库区消落带生态环境治理的关键。长期观察发现,芦苇(*Phragmites communis* (reed))作为三峡库区江(河)及其支流江岸消落带自然生长的禾本科植物,对江(河)岸土壤水分含量周期性变化(干旱环境到水淹环境)具有较强的适应能力,但是,由于库区居民长期以芦苇作柴禾及开荒种地,芦苇越来越少,而其它种类植物又很难在这种特殊生境生存并发展成为优势种,致使沿江(河)岸裸露,这是造成库区水土流失及水污染严重的主要原因

之一。而芦苇在净化污水和防止水土流失等方面起着非常重要的作用^[2]。Schulz 等^[7]发现,经过芦苇湿地的污水中 TP 从 68.5% 减少到 49.0%, TN 从 41.8% 减少到 20.6%;尹澄清等^[8]表明,白洋淀湖周水陆交错带中芦苇群落和群落间的小沟都能有效地截流陆源营养物质。米自由等^[9]认为,三峡库区生态环境建设面临的突出问题是泥沙淤积严重,而农区陡坡开垦,顺坡耕种是导致水土流失的重要原因,人工种草则是解决库区泥沙淤积的正确选择。遗憾的是,芦苇在三峡库区消落带治理中并未受到应有的重视,没有人对其在库区的生长习性、生态功能等进行深入研究,对其适应环境变化的机理并不清楚,更无从评估其在三峡库区特殊环境中的生态价值,因而对能否利用芦苇进行消落带治理缺乏科学依据。本研究选用嘉陵江边常见芦苇为材料,通过模拟三峡库区消落带土壤水分含量变化,测定不同土壤水分状况下芦苇光合速率和叶绿素荧光特性的变化,研究土壤水分含量变化对穗期(需水关键期)芦苇光合速率和叶绿素荧光特性的影响,初步探索穗期芦苇对生境中水分变化的反应和适应机制,为深入研究芦苇的生态功能打下基础,也为三峡库区消落带植被恢复的种类筛选提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究材料

在 2006 年 4 月末从长江的重要支流嘉陵江江岸选取不同消落带带位的芦苇当年生匍匐茎分蘖芽若干作为研究对象。将生长基本一致的匍匐茎分蘖芽混栽入若干塑料桶(内径为 53cm,高 63cm)中,每桶 50 株。盆内土层厚度 45cm,土壤取自嘉陵江边 135~155m 水位。具体取样方法:选择 5 个有代表性的取样点,划出长 20m,宽 0.2m 的矩形,掀开约 0.5cm 后的表土(主要为去掉表土杂物),在每个样点划之字型取土(深 20cm 左右),运回实验场地后将所有土样混合均匀装入准备好的塑料桶。将上述桶栽芦苇置于西南大学三峡库区生态环境教育部重点实验室生态实验基地(大棚实验地)内培养,整个实验过程均用嘉陵江江水灌溉。当芦苇幼苗长至第三片叶完全展开时,选择长势基本一致的 12 盆芦苇苗作为实验材料。

1.2 实验方法

为模拟消落带土壤含水量的变化,经过实地考察、预备实验及参考李昌晓等^[10]的实验设计,将实验用苗分成 3 组,每组 3 桶,分别设水淹处理(淹水超过土壤表面 2cm,以 T1 表示)、土壤湿润处理(土壤含水量为田间持水量的 70%~100%,以 T2 表示)、轻度干旱处理(土壤含水量为田间持水量的 40%~60%,以 T3 表示) 3 个处理组。T1 组在本实验中为植株根基部土壤全部淹没,淹水超过土壤表面 2cm,当桶内水面低于淹没土壤 2cm 时,即开始补水至超过土壤表面 2cm^[11]。T2 组土壤含水量为田间持水量的 70%~100%(土壤含水量采用称质量法测定),6:00 至 20:00 期间每隔 2h 检查 1 次土壤水分情况,如发现土壤表面低于 70% 即开始补水。T3 组土壤含水量为田间持水量的 40%~60%,植株心叶在晴天 13:00 左右出现萎蔫,17:00 左右恢复正常^[12,13]。

1.3 气体交换参数测定

利用 LI-6400 便携式光合测定分析仪(美国 Li-COR 公司生产)进行测定。测定部位:在植株第二片完全展开叶的中部进行测定(此时的叶片尚未下披)。测定时间在 9:00~11:00 进行,重复 3 次。测定时,通过 Li-6400CO₂钢瓶,控制 CO₂浓度在 380 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,温度 25℃,相对湿度 60%,光合有效辐射(PAR)通过自制的卤钨灯(灯与材料之间用有机玻璃流动水槽滤过红外光部分)控制在 1000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,测定净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO₂浓度(C_i)等气体交换参数。

此外,对水分利用效率(WUE)= P_n/T_r ^[14]、表观光能利用效率(LUE_{app})= P_n/PAR ^[15,16]、表观 CO₂利用效率= P_n/C_i ^[17]进行考察。

1.4 叶绿素荧光参数的测定

利用 LI-6400 便携式光合测定分析仪(美国 Li-COR 公司生产)进行测定,采用荧光叶室测定 PSII 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_0),然后给一个饱和脉冲光(6000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,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

($1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 每隔 30s, 照射 1 次饱和脉冲光($6000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 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_0' 。远红光照射结束后, 重新打开光化学光, 开始新的一个循环的测量。根据以上数据计算可变荧光 ΔFv ($Fv = Fm - F_0$)、PSII 最大光化学效率 (Fv/Fm) 和电子传递速率 ETR ($ETR = (F_m' - F_s) / F_m' \times PAR \times 0.5 \times 0.84$)^[18,19]。同时, 测定光化学荧光猝灭系数 (qP)、非光化学猝灭系数 (NPQ)。

1.5 光合色素含量的测定

采用浸提法^[20]用 752 紫外分光光度计(中国上海棱光生产)测定叶片单位鲜重的叶绿素、类胡萝卜素含量, 用于叶绿素提取的叶片作为测定光合指标的叶片。每种处理测定 3 株, 重复 3 次。

1.6 统计分析

数据统计分析和绘图采用 Microsoft Excel 和 SPSS13.0 软件结合进行。土壤田间持水量对芦苇穗期叶片气体交换参数、光合色素含量、叶绿素荧光参数的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)检验光合色素、光合和叶绿素荧光特性的差异。

2 结果与分析

2.1 土壤田间持水量对芦苇穗期光合色素的影响

土壤不同含水量显著影响芦苇的光合色素。T2 的光合色素含量最高, 与 T1 以及 T3 均有极显著差异(表 1)。叶绿素 a 中 T2 分别高出 T1 的 54.2% 和 T3 的 29.41%; 叶绿素 b 中 T2 分别高出 T1 的 60% 和 T3 的 15.7%。随土壤含水量减少, 叶片类胡萝卜素含量增加。T3 的类胡萝卜素含量最高, 分别高出 T1 的 38.57% 和 T2 的 15.7%。T1、T2 和 T3 的叶绿素 a/b 分别为 3.88、3.40、2.87。但 T1、T2 和 T3 叶绿素与类胡萝卜素的比值都大于 3:1。

表 1 土壤不同含水量对芦苇穗期光合生理特性影响的方差分析结果

Table 1 The results of ANOVA of the effects of different soil moisture content on the photosynthetic physio-characteristics of *Phragmites communis* (reed)

参数 Parameter	T1	T2	T3
叶绿素 a(鲜质量) chl a(FW) ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	$1.09 \pm 0.009\text{c}$	$2.38 \pm 0.012\text{a}$	$1.68 \pm 0.014\text{b}$
叶绿素 b(鲜质量) chl b(FW) ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	$0.28 \pm 0.080\text{c}$	$0.70 \pm 0.017\text{a}$	$0.59 \pm 0.017\text{b}$
叶绿素 a/b chl (a/b) ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	$3.88 \pm 0.123\text{a}$	$3.40 \pm 0.099\text{b}$	$2.872 \pm 0.104\text{c}$
叶绿素(a+b)(鲜质量) chl(a+b)(FW) ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	$2.04 \pm 0.054\text{c}$	$3.68 \pm 0.027\text{a}$	$2.84 \pm 0.023\text{b}$
类胡萝卜素(鲜质量) car(FW) ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	$0.43 \pm 0.011\text{c}$	$0.59 \pm 0.023\text{b}$	$0.70 \pm 0.004\text{a}$
叶绿素/类胡萝卜素 chl(a+b)/car	$4.73 \pm 0.055\text{b}$	$6.23 \pm 0.052\text{a}$	$4.05 \pm 0.034\text{c}$
净光合速率 P_n ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$17.07 \pm 0.620\text{b}$	$19.97 \pm 1.22\text{a}$	$20.47 \pm 2.150\text{a}$
蒸腾速率 Tr ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$2.01 \pm 0.073\text{b}$	$2.90 \pm 0.092\text{a}$	$2.31 \pm 0.256\text{b}$
胞间 CO_2 浓度 C_i ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$93.80 \pm 2.36\text{a}$	$66.47 \pm 2.29\text{c}$	$75.17 \pm 8.950\text{b}$
气孔导度 G_s ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$0.11 \pm 0.003\text{a}$	$0.12 \pm 0.004\text{a}$	$0.12 \pm 0.008\text{a}$
水分利用效率(WUE), water use efficiency ($\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$)	$8.48 \pm 0.023\text{b}$	$6.90 \pm 0.475\text{c}$	$8.87 \pm 0.207\text{a}$
光能利用效率(LUE), light use efficiency ($\text{mmol} \cdot \text{mmol}^{-1}$)	$0.017 \pm 0.001\text{b}$	$0.020 \pm 0.001\text{a}$	$0.021 \pm 0.002\text{a}$
CO_2 利用效率(CUE), CO_2 use efficiency ($\text{mmol}^{-1} \cdot \text{mol}^{-1}$)	$0.18 \pm 0.002\text{b}$	$0.30 \pm 0.080\text{a}$	$0.28 \pm 0.032\text{a}$

表中 a、b、c 表示 $P=0.05$ 水平差异, FW 表示鲜质量条件下测量值 T1 with soil being complete submerged 2cm; T2 with soil water content being 70 % to 100 % of field capacity; T3 with soil water content 40% to 60 % of field capacity; a, b and c refer to different significance levels at 0.05 level, FW refers to fresh weight

2.2 土壤田间持水量对芦苇穗期气体交换参数的影响

从表 1 可以看出, 土壤不同含水量能显著影响芦苇的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)、胞间 CO_2 浓度(C_i)。

芦苇穗期的净光合速率 P_n 变化趋势为: $T3 > T2 > T1$, T1 与 T3 有极显著差异($P=0.003 < 0.01$), 与 T2

有显著差异($P=0.01$),而 T2 与 T3 无显著差异,T3 较 T2 高 2.50%,较 T1 高 19.92%(表 1)。

土壤不同含水量条件下芦苇穗期的 T_r ,T2 均大于 T1 和 T3,且 T2 与 T1 和 T3 之间差异显著,而 T1 与 T3 无显著差异。与 T_r 结果相反,胞间 CO_2 浓度 C_i 却表现为 T1 的平均值最大,比 T2 和 T3 分别高 41.11% 和 24.79%,且处理之间存在显著差异(表 1)。

土壤不同含水量对芦苇穗期的 G_s 无显著影响,其变化趋势为:T3 > T2 > T1,T3 略高于 T2,上升幅度仅为 3.69%,比 T1 高 19.92%(表 1)。

2.3 土壤田间持水量对芦苇穗期资源利用效率的影响

从表 1 可以看出,土壤不同含水量能显著影响芦苇的水分利用效率(WUE)、 CO_2 利用效率(CUE)和光能利用效率(LUE)。

土壤不同含水量对芦苇穗期水分利用效率(WUE)的影响显著,T2 的 WUE 最低,T2 与 T1 和 T3 之间有极显著差异($P=0.000 < 0.01$),T1 与 T3 差异显著($P=0.018 < 0.05$)。

芦苇穗期的表观光能利用效率(LUE)变化趋势为 T3 > T2 > T1,T1 与 T2 和 T3 之间有显著差异,但是 T2 与 T3 之间无显著差异($P=0.634 > 0.05$)(表 1)。

T1 的表观 CO_2 利用效率(CUE)最低,且与 T2 和 T3 之间有极显著差异($P=0.000$),而 T1 与 T3 之间无显著差异(表 1)。

2.4 土壤田间持水量对芦苇穗期叶绿素荧光参数的影响

2.4.1 芦苇叶片 F_0 变化

如图 1A,土壤不同含水量均能显著影响芦苇穗期叶片初始荧光(F_0),T3 的 F_0 最高,与 T2 和 T1 之间存在极显著差异,T1 与 T2 之间差异不明显。

2.4.2 芦苇叶片 F_v/F_m 、 F_v'/F_m' 的变化

从图 1B 可以知道,土壤不同含水量对芦苇穗期叶片中 PSII 最大光化学效率(F_v/F_m)的影响不显著;T1 的 PSII 有效光化学量子产量(F_v'/F_m')最高,T3 有所降低,与 T1 和 T2 之间存在显著差异,但 T1 与 T2 之间不存在显著差异($P=0.641$)。

2.4.3 芦苇叶片 ETR 的变化

芦苇穗期叶片的电子传递速率(ETR)在土壤不同含水量条件下受到显著的影响(如图 1C),T2 的 ETR 最高,比 T1 高 27.78%,比 T3 高 25.01%,且与 T1 和 T3 之间有显著差异。

2.4.4 芦苇叶片的 qP 和 NPQ 的变化

土壤不同含水量显著影响了芦苇穗期叶片的光化学荧光猝灭系数(qP)和非光化学猝灭系数(NPQ),从图 1D 可以看到,T2 的 qP 最高,处理之间存在显著差异,对 NPQ 而言,T1 与 T3 之间有显著差异,而 T2 与 T1 和 T3 之间差异不显著。

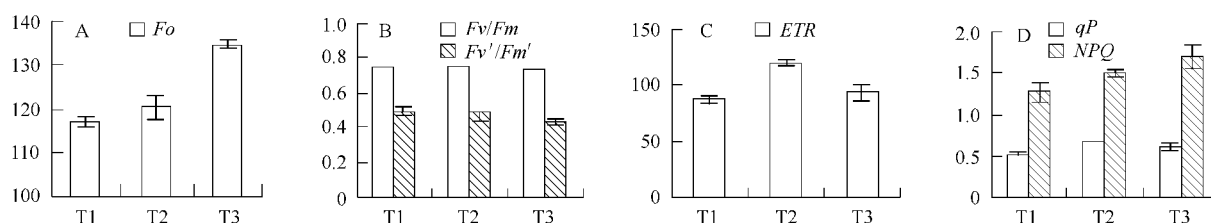


图 1 土壤不同含水量对芦苇穗期叶绿素荧光参数的影响(平均值 ± 标准误)

Fig. 1 The effects of chlorophyll fluorescence parameters of *Phragmites communis* under different soil moisture content (average ± SE)

F_0 :初始荧光 Initial fluorescence; ETR:电子传递速率 Electron transport rate; F_v/F_m : PSII 最大光化学效率 Potential efficiency of primary conversion flight energy of PS II; F_v'/F_m' : PSII 有效光化学量子产量 Actual efficiency of primary conversion of light energy of PSII; qP :光化学荧光猝灭系数 Photochemical quenching coefficient; NPQ :非光化学猝灭系数 Non-photochemical quenching coefficient; Legend (T1, T2, T3) is the same as Table 1

3 结论与讨论

土壤不同含水量显著影响穗期芦苇的光合色素含量。本实验中,各处理芦苇叶片的光合色素含量以 T2 的最高,T3 次之,T1 最小。说明芦苇在穗期以土壤含水量在 70% ~ 100% 范围内对其光合色素合成最有利。植物的光合作用受植物叶片光合色素含量高低的影响。叶绿体色素在光合作用过程中不仅对光能的吸收、传递和转换具有重要作用,而且在环境变化过程中能动态地调整它们之间的比例关系,合理地分配和耗散光能,保证光合系统的正常运转^[21,22]。本实验芦苇穗期的净光合速率变化趋势与类胡萝卜素含量变化趋势一致,而不与总叶绿素含量高低一致(表 1)。类胡萝卜素除了有吸收传递光能的作用外,还可在强光下逸散能量,具有使叶绿素免遭伤害的光保护作用^[23]。三峡库区消落带芦苇穗期正值九月强光高温,此时的类胡萝卜素正好发挥了光保护作用。可见,影响光合速率大小的不只是光合色素的绝对含量多少,还与叶绿体色素含量的比例是否适当有关^[24]。本实验条件下,T3 具有最大的光能利用效率和净光合效率,说明具有较强的光保护能力对穗期芦苇尤其重要,该结果也暗示芦苇具有较强的耐干旱的能力。

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。有研究表明,宽叶独行菜对水淹环境具有较强的水淹耐受性,它在水淹处理 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%^[25]。罗芳丽等^[26]通过对野古草耐水淹能力研究并与其它耐水淹植物比较,发现野古草水淹 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 、 $7.51 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $9.15 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,认为野古草与一些耐淹物种相比其光合能力受水淹影响较小。本实验条件下,穗期芦苇(处理 90d 后)T1 的光合效率为 $17.067 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,较野古草半淹 60d 的光合效率高出 17.7%,说明淹水土壤下生长的芦苇仍能保持较高的光合效率,具有较强的耐水淹能力。

在一定范围内,提高光强可增加植物的光合速率,然而,植物往往不能将所吸收的光能全部用于光合固碳。植物 WUE 是一个较为稳定的衡量碳固定与水分消耗比例的良好指标^[27]。本实验条件下,T2 具有最强的蒸腾速率,但 T3 具有最高的水分利用效率,这与宋丽萍^[28]研究结果即随着水分胁迫增加水分利用率增高一致,说明在三峡库区消落带,干旱土壤中生长的芦苇(T3)是通过提高水分利用效率来应对干旱缺水的环境。

正常情况下,植物叶片叶绿素吸收的光能主要通过光合电子传递、叶绿素荧光发射和热耗散 3 种途径来消耗,这 3 种途径之间存在着此消彼长关系,光合作用和热耗散的变化会引起荧光的相应变化。因此,可以通过对荧光的观测来探究植物光合作用和热耗散的情况^[29]。光化学猝灭(qP)反映的是 PSII 天线色素吸收光能用于光化学电子传递的份额,光化学猝灭又在一定程度上反映了 PS II 反应中心的开放程度,非光化学猝灭 NPQ 反映的是 PSII 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分,热耗散是植物保护 PSII 的重要机制^[30]。本实验条件下,T1 的 $F'v/F'm$ 最高,T2 的 qP 最高,但 T1 和 T2 的光合速率却不是最高,T3 的 NPQ 最高,即热耗散能力最强,这与 T3 的类胡萝卜素最高,能有效保护叶绿素一致。可见,芦苇穗期处在高光强高温的环境条件下,此时增强自身的保护机制对于提高光合效率显得尤为重要。该结果一方面说明水分供应是否充足是穗期芦苇保持正常生理代谢的关键,因为芦苇具有发达的通气组织,具有耐水淹的能力,充足甚至过饱和的土壤水分条件有利于芦苇的光合作用正常进行;相反,高光强、高温的环境条件加上干旱,则有助于增强芦苇生理代谢的抗逆功能,T3 条件下的芦苇通过增强自身的热耗散能力及水分利用效率来达到适应环境的目的。

此外,非胁迫条件下 Fv/Fm 的变化极小,不受物种和生长条件的影响,胁迫条件下该参数明显下降^[31,32]。Qiu^[33] 和 Lu^[34] 指出在轻度水分胁迫下 Fv/Fm 和 $F'v/F'm$ 下降的幅度较小,随着水分胁迫程度的增加 Fv/Fm 和 $F'v/F'm$ 下降的速度加快;苏培玺^[35] 研究也表明,在干旱条件下,光系统 II 光化学效率(Fv/Fm)明显降低。在水胁迫期间维持生长期正常光照会提高玉米黄质的光保护作用,即提高天线叶绿体中热耗散的速率,从而降低 PS II 光化学效率(Fv/Fm),水胁迫能引起 F_0 上升和 Fv 下降,它们的变化程度可以用来鉴别植物的不同抵抗或忍耐干旱能力^[30]。本实验条件下,T3 的 F_0 较 T1、T2 高,而 Fv/Fm 和 $F'v/F'm$ 较 T1、T2 低,该结果暗

示 T3 条件相对 T1 和 T2 条件来说是穗期芦苇的逆境条件(干旱),而土壤水分饱和(T2)及过饱和(T3)是芦苇生长较为正常的环境条件。该结果同时也说明,芦苇适应高温高光强及干旱条件,是通过提高水分利用效率、热耗散能力及 CO₂ 利用效率来维持较高的光能利用力和净光合效率,以达到适应逆境和维持正常生长的目的。

土壤水分变化将影响植物光合生理生态响应特性,而不同的植物则表现出不同的适应能力^[36~39]。本实验选取三峡库区支流嘉陵江江岸消落带自然生长的芦苇作为研究材料,研究证实该芦苇对江、河流自然水位涨落表现出一定的适应能力,其生长对土壤水分含量变化具有较高的可塑性,能随生境变化始终保持较高的光合能力、耐水淹能力和耐干旱能力。因此,在三峡库区消落带治理中,芦苇可作为三峡库区消落带植被恢复建设的禾本科先锋物种。

References:

- [1] Diao C T, Huang J H. A preliminary study on land resources of the Water-level-fluctuation Zone in the Three-Gorges reservoir. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 1999, 8(1): 75—80.
- [2] Feng D L, Liu Y, Zhong Z C. Study of the present situation and countermeasures of Water-level-fluctuating Zone in Three Gorges Reservoir region. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2006, 22(6): 378—381.
- [3] Xiong P S, Xie S Y, Xie J N. View on the marsh of the the Three Gorge Reservoir. *Territory & Natural Resources Study*, 2004, (4): 60—62.
- [4] Xiong P S, Xie S Y, Mo X X. The characteristics of soil erosion and ways of ecologic restoration in Three Gorges Reservoir of Changjiang River. *Research of Soil and Water Conservation*, 2006, 13(2): 272—273.
- [5] Su W C. Main ecological and environmental problems of water-level-fluctuation zone (WLFZ) in Three Gorges reservoir and their controlling measure. *Journal of Yangtze River Scientific Research Institut*, 2004, 21(2): 32—34.
- [6] Shi X H. Eutropication and phosphorus release of soil in drawdown area of Three Gorges reservoir. *Soil and Fertilizers*, 2004, 1: 40—44.
- [7] Schulz C, Gelbrecht J, Rennert B. Treatment of rainbow trout farm effluents in constructed wetland with emergent plants and subsurface horizontal water flow. *Aquaculture*, 2003, 217(1-4): 207.
- [8] Ying C Q, Lan Z W, Yan W J. Retention of allochthonous nutrients by ecotones of Baiyangdiao Lake. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1995, 6(1): 76—80.
- [9] Mi Z Y, Li C F. Artificial grass-planting is the requirement of ecological security among the Three-Gorges Dam Territory. *Pratacultural Science*, 2002, 19(4): 74—76.
- [10] Li C X, Zhong Z C, Liu Y. Effects of soil water change on photosynthetic characteristics of *Taxodium distichum* seedling in the hydro-fluctuation belt of the Three Gorges Reservoir Area. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(8): 1953—1958.
- [11] Bragina T V, Martinovich L I, Rodionova N A, et al. Ethylene-induced activation of xylanase in adventitious roots of maize as a response to the stress effect of root submersion. *Applied Biochemistry and Microbiology*, 2001, 37(6): 618—621.
- [12] Hu X S, Wang S J. A review of studies on water stress and drought tolerance in tree species. *Scientia Silvae Sinicae*, 1998, 34(2): 77—88.
- [13] Hu Z S, Xu C Q, Fu R S. Physiological response for *Castaneda henrys* seedling under water stress and the action of 6-BA. *Journal of Fujian Forestry College*, 2000, 20(3): 1—4.
- [14] Nijs I, Ferris R, Blum H. Stomata regulation in a changing climate: A field study using free air temperature increase (FATI) and free air CO₂ enrichment. *Plant Cell and Environment*, 1997, 20: 1041—1050.
- [15] Long S P, Baker N R, Raines C A. Analyzing the responses of photosynthetic CO₂ assimilation to long term levation of atmospheric CO₂ concentration. *Vegetation*, 1993, 104/105: 33—45.
- [16] Penuelas J, Filella I, Llusia J, et al. Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the Mediterranean trees *Quercus ilex* and *Philly realatifohá*. *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49(319): 229—238.
- [17] He W M, Ma F Y. Effects of water gradient on fluorescence characteristics and gas exchange in *Sabina vulgaris* seedlings. *Acta Phytoecological Sinica*, 2000, 24(5): 630—634.
- [18] 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.
- [19] Demmig-Adams B, Adams III WW. Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. *Planta*, 1996, 198: 460—470.
- [20] Li H S, Sui Q, Zhao S J, *et al.* Experimental principle and technology of plant physiology and biochemistry. Beijing: Higher Education Press, 2000. 134—138.
- [21] Scholes J D, Press M C, Zipperlen S W. Differences in light energy utilization and dissipation between dipterocarp rainforest tree seedlings. *Oecologia*, 1997, 109: 41—48.
- [22] Ronzhina D A, Nekrasova G F, P'yankov V I. Comparative characterization of the pigment complex in emergent, floating and submerged leaves of hydrophytes. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2004, 51(1): 21—27.
- [23] Liu Y, Zhong Z C, Marinus J. A. werger, *et al.* Effects of a-NAA and UV-B radiation on photosynthetic pigments and activities of protective enzymes in *Trichosanthes Kirilowii* Maxim leaves. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(1): 8—13.
- [24] Pan R C, Wang X J, Li N H. Plant physiology. Beijing: Higher Education Press, 2004. 64—68.
- [25] Chen H J, Quails 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.
- [26] Luo F L, Wang L, Zeng B, *et al.* Photosynthetic responses of the riparian plant *Arundinella anomala* Steud in Three Gorges reservoir region as affected by simulated flooding. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(11): 3602—3609.
- [27] Zheng S X, Shang G Z P. Comparison of leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters in eight broad-leaved tree species. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(4): 1080—1087.
- [28] Song L P, Cai T J, Yu X L. Influence of water stress on the photosynthetic and physiological characteristic of *Acanthopanax senticosus* seedlings. *Science of Soil and Water Conservation*, 2007, 5(2): 91—95.
- [29] Rohacek K. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning and mutual relationships. *Photosynthetica*, 2002, 40(1): 13—29.
- [30] Cheng Y Z, Li X P, Xia L, *et al.* The application of chlorophyll fluorescence technique in the study of responses of plants to environmental stresses. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 1995, 3(4): 79—86.
- [31] Xu D Q, Zhang Y Z, Zhang R X. Photoinhibition of photosynthesis in plant. *Plant Physiology Communications*, 1992, 28(4): 237—243.
- [32] Zhang S R. A discussion on Chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their Significance. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, 16(4): 444—448.
- [33] Qiu B S, Zhang A H, Liu Z L, *et al.* Studies on the photosynthesis of the terrestrial cyanobacterium *Nostoc flagelliforme* tP subjected to desiccation and subsequent rehydration. *Phycologia*, 2004, 43(5): 521—528.
- [34] Lu C M, Zhang J H. Effects of water stress on photosystem II photochemistry and its thermostability in wheat plants. *Journal of Experimental Botany*, 1999, 50(336): 1199—1206.
- [35] Su P Y, Yan Q D. Photosynthetic characteristics of C4 desert species *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum* under different moisture conditions. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(1): 75—82.
- [36] Anderson P H, Pezeshki S R. The effects of intermittent flooding on seedlings of three forest species. *Photosynthetica*, 1999, 37(4): 543—552.
- [37] Simone O D, Junk W J, Schmidt W. Central Amazon flood plain forests: Root adaptations to prolonged flooding. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2003, 50(6): 848—855.
- [38] Liu Y, Zhong Z C, Long Y, *et al.* Effects of a-NAA and UV-B radiation on the growth and transpiration of *Trichosanthes Kirilowii* Seedling. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27(4): 454—458.
- [39] Li C X, Zhong Z C. Photosynthetic physio-response of *Glyptostrobus pensilis* seedlings to mimic soil water changes in the hydro-fluctuation belt of the Three Gorges Reservoir Area. *Journal of Beijing Forestry University*, 2007, 29(3): 23—28.

参考文献:

- [1] 刁承泰, 黄京鸿. 三峡水库水位涨落带土地资源的研究. *长江流域资源与环境*, 1999, 8(1): 75—80.

- [2] 冯大兰,刘芸,钟章成.三峡库区消落带现状与对策研究.中国农学通报,2006,22(4):378~381.
- [3] 熊平生,谢世友,谢金宁.初探三峡水库湿地面临的问题及其对策.国土与自然资源研究,2004,(4):60~62.
- [4] 熊平生,谢世友,莫心祥.长江三峡库区水土流失及其生态治理措施.水土保持研究,2006,13(2):272~273.
- [5] 苏维词.三峡库区消落带的生态环境问题及其调控.长江科学学院院长报,2004,21(2):32~34.
- [6] 石孝洪.三峡水库消落区土壤磷素释放与富营养化.土壤肥料,2004,1:40~44.
- [8] 尹澄清,兰智文,晏维金.白洋淀水陆交错带对陆源营养物质的截留作用初步研究.应用生态学报,1995,6(1):76~80.
- [9] 米自由,李传富.人工种草是三峡库区生态安全的需要.草业科学,2002,19(4):74~76.
- [10] 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):1953~1958.
- [12] 胡新生,王世绩.树木水分胁迫生理与耐旱性研究进展及展望.林业科学,1998,34(2):77~88.
- [13] 胡哲森,许长钦,傅瑞树.锥栗幼苗对水分胁迫的生理响应及6-BA的作用.福建林学院学报,2000,20(3):1~4.
- [17] 何维明,马风云.水分梯度对沙地柏幼苗荧光特征和气体交换的影响.植物生态学报,2000,24(5):630~634.
- [20] 李合生,孙群,赵世杰,等.植物生理生化实验原理和技术.北京:高等教育出版社,2000.134~138.
- [23] 刘芸,钟章成,Marinus J A werger,等.a-NAA和UV-B辐射对栝楼幼苗光合色素及保护酶活性的影响.生态学报,2003,23(1):8~13.
- [24] 潘瑞炽,王小青,李娘辉.植物生理学(第5版).北京:高等教育出版社,2004.66~68.
- [26] 罗芳丽,王玲,曾波,等.三峡库区岸生植物野古草(*Arundinella anomala* Steud)光合作用对水淹的响应.生态学报,2006,26(11):3602~3609.
- [27] 郑淑霞,上官周平.8种阔叶树种叶片气体交换特征和叶绿素荧光特性比较.生态学报,2006,26(4):1080~1087.
- [28] 宋丽萍,蔡体久,喻晓丽.水分胁迫对刺五加幼苗光合生理特性的影响.中国水土保持科学,2007,5(2):91~95.
- [30] 陈贻竹,李晓萍,夏丽,等.叶绿素荧光技术在植物环境胁迫研究中的应用.热带亚热带植物学报,1995,3(4):79~86.
- [31] 许大全,张玉忠,张荣铎.植物光合作用的光抑制.植物生理学通讯,1992,28(4):237~243.
- [32] 张守仁.叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论.植物学通报,1999,16(4):444~448.
- [35] 苏培玺,严巧娣.C4荒漠植物梭梭和沙拐枣在不同水分条件下的光合作用特征.生态学报,2006,26(1):75~82.
- [38] 刘芸,钟章成,龙云,等.a-NAA和UV-B辐射对栝楼幼苗生长及蒸腾作用的影响.植物生态学报,2003,27(4):454~458.
- [39] 李昌晓,钟章成.模拟三峡库区消落带土壤水分变化条件下水松幼苗的光合生理响应.北京林业大学学报,2007,29(30):23~28.