

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica



第33卷 第5期 Vol.33 No.5 2013

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报 (SHENTAI XUEBAO)

第33卷 第5期 2013年3月 (半月刊)

目 次

前沿理论与学科综述

- 氮沉降对森林土壤有机质和凋落物分解的影响及其微生物学机制 王晶苑, 张心昱, 温学发, 等 (1337)
工业大麻对重金属污染土壤的治理研究进展 梁淑敏, 许艳萍, 陈 裕, 等 (1347)
最佳管理措施评估方法研究进展 孟凡德, 耿润哲, 欧 洋, 等 (1357)
灌木年轮学研究进展 芦晓明, 梁尔源 (1367)

个体与基础生态

- 华北落叶松夜间树干液流特征及生长季补水格局 王艳兵, 德永军, 熊 伟, 等 (1375)
土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响 裴 斌, 张光灿, 张淑勇, 等 (1386)
湖北石首麋鹿昼间活动时间分配 杨道德, 李竹云, 李鹏飞, 等 (1397)
三种杀虫剂亚致死浓度对川硬皮肿腿蜂繁殖和搜寻行为的影响 杨 桦, 杨 伟, 杨春平, 等 (1405)

种群、群落和生态系统

- 三沙湾浮游动物生态类群演替特征 徐佳奕, 徐兆礼 (1413)
滇西北高原纳帕海湿地湖滨带优势植物生物量及其凋落物分解 郭绪虎, 肖德荣, 田 昆, 等 (1425)
安徽新安江干流滩涂湿地草本植物区系及物种多样性 杨文斌, 刘 坤, 周守标 (1433)
湿地芦苇根结合好气细菌群落时空分布及其与水质因子的关系 熊 薇, 郭逍宇, 赵 霖 (1443)
三种温带树种叶片呼吸的时间动态及其影响因子 王兆国, 王传宽 (1456)
不同土壤水分条件下杨树人工林水分利用效率对环境因子的响应 周 洁, 张志强, 孙 阁, 等 (1465)
不同生态区域沙地建群种油蒿的钙组分特征 薛苹苹, 高玉葆, 何兴东 (1475)
藏北高寒草甸植物群落对土壤线虫群落功能结构的影响 薛会英, 胡 锋, 罗大庆 (1482)
铜尾矿废弃地土壤动物多样性特征 朱永恒, 沈 非, 余 健, 等 (1495)
环丙沙星对土壤微生物量碳和土壤微生物群落碳代谢多样性的影响 马 驿, 彭金菊, 王 芸, 等 (1506)
基于生态水位约束的下辽河平原地下水生态需水量估算 孙才志, 高 翳, 朱正如 (1513)

景观、区域和全球生态

- 佛山市高明区生态安全格局和建设用地扩展预案 苏泳娴, 张虹鸥, 陈修治, 等 (1524)
不同护坡草本植物的根系特征及对土壤渗透性的影响 李建兴, 何丙辉, 谌 芸 (1535)
京沪穗三地近十年夜间热力景观格局演变对比研究 孟 丹, 王明玉, 李小娟, 等 (1545)
窟野河流域河川基流量变化趋势及其驱动因素 雷泳南, 张晓萍, 张建军, 等 (1559)
模拟氮沉降条件下木荷幼苗光合特性、生物量与 C、N、P 分配格局 李明月, 王 健, 王振兴, 等 (1569)
铁炉渣施加对稻田甲烷产生、氧化与排放的影响 王维奇, 李鹏飞, 曾从盛, 等 (1578)

资源与产业生态

- 食用黑粉菌侵染对茭白植株抗氧化系统和叶绿素荧光的影响 闫 宁, 王晓清, 王志丹, 等 (1584)

- 佛手低温胁迫相关基因的差异表达 陈文荣,叶杰君,李永强,等 (1594)
美洲棘薺马对不同蔬菜寄主的偏好性 朱亮,石宝才,官亚军,等 (1607)
茉莉酸对棉花单宁含量和抗虫相关酶活性的诱导效应 杨世勇,王蒙蒙,谢建春 (1615)
造纸废水灌溉对毛白杨苗木生长及养分状况的影响 王烨,席本野,崔向东,等 (1626)
基于数据包络分析的江苏省水资源利用效率 赵晨,王远,谷学明,等 (1636)

研究简报

- 太岳山不同郁闭度油松人工林降水分配特征 周彬,韩海荣,康峰峰,等 (1645)
基于 TM 卫星影像数据的北京市植被变化及其原因分析 贾宝全 (1654)
薇甘菊萎焉病毒感染对薇甘菊光合特性和 4 种酶活性的影响 王瑞龙,潘婉文,杨娇瑜,等 (1667)
第七届现代生态学讲座、第四届国际青年生态学者论坛通知 (I)
中、美生态学会联合招聘国际期刊主编 (i)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 338 * zh * P * ¥ 90.00 * 1510 * 34 * 2013-03



封面图说:美丽的油松松枝——油松又称红皮松、短叶松。树高可达 30m,胸径达 1m。其树皮下部灰褐色,裂成不规则鳞块;针叶 2 针一束,暗绿色,较粗硬;球果卵形或卵圆形,长 4—7cm,有短柄,与枝几乎成直角。油松适应性强,根系发达,树姿雄伟,枝叶繁茂,有良好的保持水土和美化环境的功能,是中国北方广大地区最主要的造林树种之一,在华北地区无论是山区或平原到处可见,人工林很多,一般情况下在山区生长最好。在山区生长的油松,多在阴坡、半阴坡,土壤湿润和较肥沃的地方。

彩图及图说提供:陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201209281358

裴斌,张光灿,吴芹,徐志强,徐萍.土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响.生态学报,2013,33(5):1386-1396.

Pei B, Zhang G G, Zhang S Y, Wu Q, Xu Z Q, Xu P. Effects of soil drought stress on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities in *Hippophae rhamnoides* Linn. seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(5): 1386-1396.

土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和 抗氧化酶活性的影响

裴斌,张光灿*,张淑勇,吴芹,徐志强,徐萍

(山东省土壤侵蚀与生态修复重点实验室/山东农业大学林学院/国家林业局泰山森林生态站,泰安 271018)

摘要:在半干旱黄土丘陵区,采用盆栽控水试验,通过测定3年生沙棘苗木在8个土壤水分梯度下的光合速率、叶绿素荧光、抗氧化酶活性等光合生理生化指标,探讨沙棘叶片光合作用在土壤干旱逐渐加重过程中的变化过程、机制及其与土壤水分的定量关系。结果表明:(1)土壤相对含水量(RWC)在38.9%—70.5%范围内,随干旱胁迫加重,沙棘的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)明显下降,而气孔限制值(L_s)显著上升,即 P_n 下降主要是由气孔限制造成的;当 $RWC < 38.9\%$ 时,干旱胁迫继续加剧, P_n 和 L_s 都降低,而 C_i 显著上升,即 P_n 下降的主要原因已经转变为非气孔因素的限制。(2)土壤适度水分胁迫能够提高沙棘叶片的水分利用效率(WUE),维持沙棘 P_n 和 WUE 处于较高水平的 RWC 范围为58.6%—82.9%和48.3%—70.5%。(3)土壤干旱加重过程中,沙棘的最大荧光(F_m)、PS II最大光化学效率(F_v/F_m)、PS II实际光化学效率 Φ_{PSII} ,光化学猝灭(qP)均表现出逐渐降低的趋势,而初始荧光(F_0)显著升高,非光化学猝灭(NPQ)则表现出先上升后下降的趋势; RWC 在38.9%—70.5%的范围内,热耗散是沙棘重要光保护机制; $RWC < 38.9\%$ 时,PS II受到损伤,电子传递受阻。(4)土壤干旱加重过程中,沙棘叶片的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性表现出先升高后降低的趋势,丙二醛(MDA)含量则表现出逐级递增趋势;土壤干旱程度在 RWC 为48.3%—70.5%时,对沙棘叶片的抗氧化酶系统活性有诱导作用;而土壤干旱到严重胁迫($RWC < 38.9\%$)时,沙棘叶片的抗氧化酶系统损伤,抗氧化酶活性下降,细胞膜遭到破坏。土壤干旱程度在 RWC 为48.3%—70.5%时,沙棘叶片可以通过热耗散和酶活性调节协同作用,稳定光合机构的正常功能, P_n 下降的主要原因是气孔限制;而干旱到严重胁迫($RWC < 38.9\%$)时,PS II系统和抗氧化酶系统损伤,是光合作用发生非气孔限制的主要原因。在半干旱黄土丘陵区,沙棘生长所允许的最大土壤水分亏缺在 RWC 为38.9%,维持沙棘具有较高 WUE 和 P_n 的土壤水分阈值为 RWC 在58.6%—70.5%之间。

关键词:沙棘;干旱胁迫;气体交换;叶绿素荧光;抗氧化酶活性

Effects of soil drought stress on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities in *Hippophae rhamnoides* Linn. seedlings

PEI Bin, ZHANG Guangcan*, ZHANG Shuyong, WU Qin, XU Zhiqiang, XU Ping

Shandong Provincial Key Laboratory of Soil Erosion and Ecological Restoration, Forestry College of Shandong Agricultural University, Taishan Forest Eco-station of State Forestry Administration, Taian Shandong, 271018, China

Abstract: Water deficit is one of the major limiting factors in vegetation recovery and reconstruction in loess hilly region in semi-arid area. *Hippophae rhamnoides* Linn. is one of the common trees grown in this region. However, the mechanisms for the decline of photosynthesis in leaves of *Hippophae rhamnoides* Linn. under water stress are not very clear. The objective of this study is to investigate the processes and mechanisms of drought stress on photosynthesis and the relationship between

基金项目:国家重点基础研究发展计划(973计划)项目(2012CB416904);国家自然科学基金资助项目(30872003)

收稿日期:2012-09-28; 修订日期:2013-01-09

*通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhgc@sdau.edu.cn

photosynthesis and soil water content, which will help us to further understand the photosynthetic characteristics of *Hippophae rhamnoides* Linn. under water stress and to guide cultivation in the loess hilly region. The gas exchange, chlorophyll fluorescence and antioxidant enzyme activities in leaves of three-year-old *Hippophae rhamnoides* Linn. grown in pots were tested under 8 different soil water treatments. The results showed that: (1) When relative soil water content (*RWC*) was 70.5%, the net photosynthetic rate (P_n) was maximal. When *RWC* was between 38.9% and 70.5%, P_n , stomatal conductance (G_s) and intercellular CO₂ concentration (C_i) significantly decreased with increasing drought stress, meanwhile, stomatal limitation (L_s) significantly increased, indicating that stomatal limitation was responsible for reduction in P_n . When *RWC* was lower than 38.9%, P_n and L_s decreased and C_i increased with increasing drought stress, showing that the main reason for restricting P_n had turned into non-stomatal limitation. Turning point of *RWC* from stomatal to non-stomatal limitation was 38.9% for leaf photosynthesis. (2) Moderate water stress can improve the water use efficiency (*WUE*). When *RWC* was between 58.6% and 82.9%, P_n was maintained at a high level, and when *RWC* was between 48.3% and 70.5%, the *WUE* was maintained high. (3) The maximal fluorescence (F_m), maximal photochemical efficiency (F_v/F_m) of PSII, actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}) and photochemical quenching (qP) all showed declining trends under continuous drought stress, while minimal fluorescence (F_o) increased significantly, non photochemical quenching (*NPQ*) increased and then decreased. When *RWC* was between 38.9% and 70.5%, thermal energy dissipation was the significant photoprotective mechanism. And *RWC* lower than 38.9% caused the inhibition of photosynthetic electron transport and damage of PSII. (4) The activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT) increased and then decreased with the deepening of drought stress, while malondialdehyde (MDA) contents increased continuously. These showed that the activities of the antioxidant enzyme were activated in the region where *SWC* were from 48.3% to 70.5%. Under severe water stress (*RWC*<38.9%), the antioxidant enzyme system was damaged, the activities of the antioxidant enzymes declined and cell membrane was destroyed. These results implied that: the function of photosynthetic apparatus in *Hippophae rhamnoides* Linn. seedling leaves was maintained by a synergistic effect of thermal energy dissipation and regulating the antioxidant enzymatic activity jointly in the region where *SWC* were from 48.3% to 70.5%, and the decreased P_n were mainly due to stomatal limitations through stomatal regulation. Major non-stomatal limitation responsible for reduction in P_n was associated with the impairment of PS II and antioxidant enzyme system under severe water stress (*RWC*<38.9%). *RWC* 38.9% was the soil water maximum deficit level allowed in the semiarid loess hilly region for *Hippophae rhamnoides* Linn., and *RWC* from 58.6% to 70.5% was economy water threshold value maintaining the largest *WUE* and the highest P_n .

Key Words: *Hippophae rhamnoides* Linn.; drought stress; gas exchange; chlorophyll fluorescence; antioxidant enzyme activity

植物光合作用是地球上最重要的化学反应过程^[1],光合作用效率是植物生产力和作物产量高低的决定性因素^[2]。光合作用对环境因子的响应高度敏感,干旱胁迫是植物经常遭受的逆境形式,对植物光合作用过程有着重要的影响,植物受到干旱胁迫时光合作用被限制,净光合速率下降^[3]。迄今为止,对于逆境下植物光合作用限制因素的研究较多,但取得结果和结论还存在一定的差别^[4]。例如,在干旱胁迫下植物光合作用水平下降的原因,有的研究结果是气孔因素(气孔关闭引起CO₂供应受阻)为主^[5],或是非气孔因素(叶肉细胞光合活性下降)为主^[6],也有的认为是气孔与非气孔因素共同作用的结果^[7]。综合分析不同的研究结果表明,水分胁迫环境下植物光合速率下降的主要原因,是气孔限制还是非气孔限制抑或是两者的共同作用,不仅与试验植物的种类、年龄、生长状况等有关,而且与试验处理方式(水分胁迫强度和时间)以及测定指标等有关^[7-11]。另外,干旱环境抑制植物光合作用的机理比较复杂,涉及到诸多生理、生化与生态因子的影响。因此,必须在具体的试验条件下同时进行气体交换参数以及叶绿素荧光参数测定^[12],并参考光合作用过程中发

生的一系列生理生化指标特别是抗氧化酶活性的变化情况^[13-15],才可能对土壤干旱逆境下不同植物光合作用的抑制机理有更加深入系统和客观准确的认识。

沙棘为胡颓子科沙棘属落叶灌木或小乔木,具有抗逆能力强,适应性广的特点,是我国黄土高原等干旱半干旱地区植被恢复重建中常用的生态与经济树种。迄今为止,关于水分胁迫下沙棘光合作用的研究多见于光合生理参数日变化特征^[16-18]以及生理生化特性^[19-20]等方面报道,对沙棘在干旱胁迫下光合作用光响应特征、叶绿素荧光动力学特征以及与抗氧化酶活性协同作用的研究较少,据此探讨沙棘光合作用的抑制机理及其与土壤水分定量关系的研究尚未见报道。而且,已有的研究多是基于少数几个土壤水分亏缺程度(如轻度胁迫、中度胁迫和重度胁迫)下的试验结果^[17-18],还缺乏在土壤干旱逐渐加剧过程中对多土壤水分梯度下光合作用的连续观测研究。因此,沙棘在干旱胁迫下光合作用下降的过程、机制及其与土壤水分的定量关系等诸多生理学问题还不十分清楚。为此,在半干旱黄土丘陵区,以沙棘3年生苗木为试料,采用盆栽控水试验,测定了土壤干旱加剧过程中8个水分梯度下沙棘叶片光合作用的气体交换、叶绿素荧光、抗氧化酶活性等生理生化参数的变化。研究目的:1)探讨沙棘在土壤干旱逐渐加重过程中叶片光合作用的变化过程;2)揭示沙棘光合作用对土壤水分胁迫的响应机制及其与土壤水分的定量关系。为深入了解沙棘的光合生理生态特征、指导沙棘在黄土高原等干旱缺水地区的合理栽培提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

试验地位于山西省吕梁山西麓的方山县峪口镇土桥沟流域(北纬37°36'58",东经110°02'55"),为黄河中游黄土丘陵沟壑区。流域内最高海拔1446 m,平均海拔1200 m左右。属暖温带大陆性季风气候,多年平均降水量416 mm,且年内分配不均,6—9月份降水占全年的70%以上。多年平均蒸发量达1857.7 mm,最大蒸发出现在4—6月,明显大于同期降水,干燥度1.3,年平均大气相对湿度为50%,表现出典型的北方严重春旱的特征。多年平均气温7.3℃,极端最高温35.6℃(1980-05-29),极端最低温-25.3℃(1980-01-30);年无霜期140 d,日照总时数2496 h;多年平均≥10℃的活动积温2819.7℃。地表为新生代第四纪马兰黄土(厚度20—100 m),土壤为中壤质黄绵土,有黄土母质直接发育形成,层次过渡不明显,质地均匀;试验区平均土壤容重1.20 g/cm³,田间持水量23.0%左右,土壤pH值8.0—8.4。该流域属森林草原灌丛植被区,乔木树种主要有刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、白榆(*Ulmus pumila*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)、侧柏(*Platycladus orientalis*);灌木主要有黄刺玫(*Rosa xanthina*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、大果榆(*Ulmus macrocarpa*);草本植物以菊科和禾本科为主,菊科蒿属居多。

1.2 试验材料与水分控制

选用生长健壮、无病虫害、生长势基本一致的3年生沙棘苗木为供试材料。2010年3月进行苗木盆栽培育(共栽植6盆,每盆1株),每个花盆(内径38 cm,深45 cm)装相同野外大田土20 kg,至7月份进行土壤水分处理和光合作用观测。用环刀法测得盆栽土壤容重在1.20 g/cm³左右、田间持水量为23.4%。在田间环境条件下(盆长期埋于土壤中,使盆内土壤与田间土壤同温),采用人工给水后通过自然耗水的方法获取盆栽土壤水分梯度。即选取生长健壮的盆栽苗3株(3盆),试验观测前2 d充分浇水使土壤水分饱和,以后不再浇水使其自然干旱。采用烘干法测定土壤重量含水量(GWC%),根据GWC与田间持水量(FC%)的比值求得土壤相对含水量(RWC%)。干旱处理2 d后获得初期土壤水分含量(GWC为22.5%,RWC为96.2%),进行第1次光合作用测定。依据D-最优化法则和以往观测经验,以后每隔2 d获取一个土壤水分含量共获取8个土壤水分含量系列。GWC分别为22.5%、19.4%、16.5%、13.7%、11.3%、9.1%、7.2%和6.1%,RWC分别为96.2%、82.9%、70.5%、58.6%、48.3%、38.9%、30.8%和26.1%。试验期间为防止降雨对土壤水分连续消耗的干扰,采用搭建简易遮雨棚的方法,防止雨水进入土壤水分控制区。

1.3 测定内容与方法

1.3.1 光合作用光响应过程测定

在每一试验植株中部选3片生长健壮的成熟叶片,应用英国PPS公司生产的CIRAS-2型光合作用系统,

在晴朗的天气下测定不同土壤水分下光合作用的光响应过程。每个土壤水分处理水平下测定1d,时间在8:30—11:00之间,在每一植株上测定标记过的同一叶片,每个叶片重复3次记录,取平均值进行分析。测定时使用大气CO₂浓度((380±6.0) μmol/mol),大气温度24—26℃之间,相对湿度(60±4.0)%左右。利用LED光源控制光合有效辐射强度(PAR, μmol·m⁻²·s⁻¹)在1800、1600、1400、1200、1000、800、600、400、250、150、100、50、20、0 μmol·m⁻²·s⁻¹。每个光照强度下控制测定时间为120 s。仪器自动记录净光合速率(P_n , μmol·m⁻²·s⁻¹)、蒸腾速率(T_r , mmol·m⁻²·s⁻¹)、气孔导度(G_s , mmol·m⁻²·s⁻¹)、胞间CO₂浓度(C_i , μmol/mol)等光合作用参数,叶片水分利用效率(WUE, μmol/mmol)和气孔限制值(L_s)分别用公式计算: $WUE = P_n / T_r$ ^[21], $L_s = 1 - C_i / C_a$ ^[22],其中 C_a 为空气CO₂浓度(μmol/mol)。

1.3.2 叶绿素荧光参数测定

叶绿素荧光参数观测与光响应曲线测定同步进行。应用脉冲调制式荧光系统(FMS2.02型,英国Hansatech公司)测定不同土壤水分梯度下沙棘叶片叶绿素荧光动力学参数。在自然光下活化40min,测定光合有效辐射强度(PAR)为1000 μmol·m⁻²·s⁻¹下的叶片实际荧光产量(F_s),随后加一个强闪光(5000 μmol·m⁻²·s⁻¹,脉冲时间0.7s),测定光下最大荧光(F_m'),同时将叶片遮光,关闭作用光5s后暗适应3s,再打开远红光5s后测定光下最小荧光(F_o')。叶片暗适应30min后测定初始荧光(F_o),随后加一个强闪光(5000 μmol·m⁻²·s⁻¹,脉冲时间0.7s),测定最大荧光(F_m),其中 F_o 和 F_m 为凌晨天亮前的测定值。按Rohacek^[23]公式计算PSⅡ的最大光化学效率 $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$;PSⅡ的实际光化学效率 $\Phi_{PSII} = (F_m' - F_s)/F_m'$;光化学猝灭系数 $qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$;非光化学猝灭系数 $NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$ 。

1.3.3 抗氧化酶活性和丙二醛含量测定

采用氮蓝四唑法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性^[24],以抑制NBT光化学还原的50%为一个酶活性单位(U);采用愈创木酚显色法测定过氧化物酶(POD)活性^[25],以每分钟内470nm下的光密度(D470nm)变化0.10为一个酶活性单位(U);采用紫外吸收法测定过氧化氢酶(CAT)活性^[25],以1min内A₂₄₀降低0.1为一个酶活性单位(U);丙二醛(MDA)含量的测定采用双组分光光度法^[26]。

1.4 数据处理

采用Excel2003计算试验数据并作图,不同处理间的数据(结果)差异显著性等分析采用单因素方差分析(One-way AVOVO)和Duncan多重比较(SPSS18.0)。

2 结果与分析

2.1 不同土壤水分下沙棘叶片气体交换参数的光响应

在各种土壤水分条件下,沙棘叶片光合速率(P_n)随着光合有效辐射强度(PAR)的增大在达到光饱和点(LSP)前表现出类似的规律(图1),即先直线式快速升高然后曲线式缓慢升高。此后,在土壤相对含水量(RWC)为38.9%—82.9%的范围内, P_n 稳定在较高水平且随PAR增大的变化不大,即同一土壤水分下LSP对应的 P_n 与PAR为1800 μmol·m⁻²·s⁻¹(试验最大光强)时的 P_n 没有显著差异($P>0.05$);但超出此RWC范围时, P_n 则表现出随PAR增大而明显下降的趋势,即同一土壤水分下LSP对应的 P_n 与PAR为1800 μmol·m⁻²·s⁻¹时的 P_n 差异显著($P<0.05$)。说明过高或过低的土壤水分均会引起沙棘叶片在高光强下光合作用水平的下降。沙棘叶片蒸腾速率(T_r)和水分利用效率(WUE)随着PAR的增大表现出和 P_n 类似的响应规律。另外, P_n 、 T_r 和WUE对RWC都表现出明显的阈值响应(图1),即在一定的RWC范围内, P_n 、 T_r 以及WUE随着RWC的增加逐渐增大,达到最大值后又随RWC的继续增加而减小。 P_n 达到最大时对应的RWC为70.5%; T_r 最大时对应的RWC大于 P_n 对应的值,为82.9%;WUE最大时对应的RWC则小于 P_n 对应的值,为58.6%。维持沙棘叶片 P_n 处于较高水平的RWC范围为58.6%—82.9%,维持WUE处于较高水平的RWC范围为48.3%—70.5%。

沙棘叶片气孔导度(G_s)对PAR的响应变化趋势与 P_n 基本一致,但在RWC<38.9%严重的干旱胁迫时, G_s 随光强增大的变化不明显,说明植物气孔基本上失去了调节作用,导致出现对光强变化的响应不敏感。沙

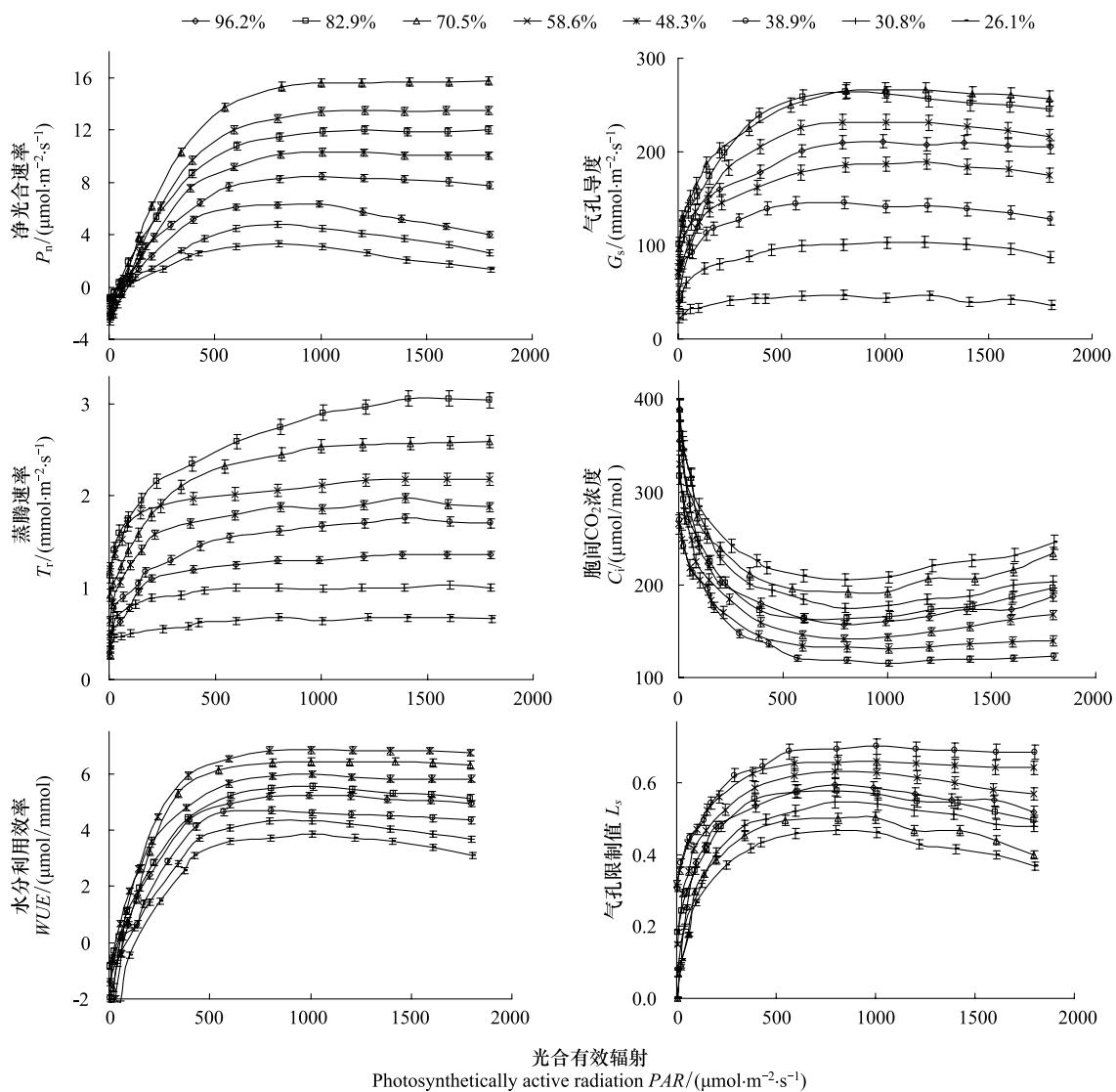


图1 土壤水分胁迫下沙棘叶片光合光响应曲线

Fig.1 Light response curves of net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), water use efficiency (WUE), stomatal conductance (G_s), intercellular CO_2 concentration (C_i), and stomatal limitation values (L_s) of *Hippophae rhamnoides* Linn. under soil drought stress
每个值是平均值和标准误

棘光合作用的胞间 CO_2 浓度(C_i)和气孔限制值(L_s)的光响应变化趋势相反。同一光强下, G_s 随着 RWC 的增加而逐渐增大,当 RWC>82.9% 时开始出现明显的下降。RWC 在 38.9%—70.5% 的范围内,随着 RWC 的降低, C_i 明显下降但 L_s 明显上升;当 RWC<38.9% 时,随着 RWC 的降低, L_s 明显下降而 C_i 显著上升(图 1)。这表明随着土壤干旱的加剧,沙棘叶片 P_n 下降的主要原因发生了由气孔因素向非气孔因素的转变^[27],发生转变的土壤水分临界值大约在 RWC 为 38.9%。

2.2 水分胁迫对沙棘叶片叶绿素荧光参数的影响

初始荧光(F_o)是 PS II 反应中心全部开放时的荧光水平,PS II 天线的热耗散增加常导致 F_o 的降低,而 PS II 反应中心的破坏或可逆失活则引起 F_o 的增加。因此可根据 F_o 的变化推测反应中心的状况和可能的光保护机制^[28]。最大荧光(F_m)是 PS II 反应中心处于完全关闭时的荧光产量,可反映通过 PS II 的电子传递情况^[29],同时强光下 F_m 降低也是光抑制的一个特征。PS II 的最大光化学效率(F_v/F_m)的大小反映了 PS II 反应中心内原初光能的转换效率,是反映光抑制程度的良好指标^[30]。研究发现(图 2),随着土壤含水量的降

低, F_m 、 F_v/F_m 以及 Φ_{PSII} 均呈现出下降的趋势, 而 F_o 则呈现上升的趋势。方差分析结果显示, 当 $RWC > 38.9\%$ 时, 各水分梯度下 F_o 没有显著差异 ($P > 0.05$), 超出此范围则出现大幅度的升高, 表明 PS II 反应中心发生了破坏或可逆失活。 $RWC 70.5\%$ 时, F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 最大, 随着土壤含水量的降低, Φ_{PSII} 从 $RWC 58.6\%$ 开始出现明显下降, 而 F_v/F_m 和 F_m 从 $RWC 48.3\%$ 开始出现明显下降, Φ_{PSII} 的下降幅度要大于 F_v/F_m 的下降幅度, 表明此时光抑制现象已经产生。当 $RWC < 38.9\%$ 时, 各土壤水分梯度下的 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 以及 F_m 较 $RWC 70.5\%$ 均出现明显下降, 都维持在较低的水平且差异不显著, 由此推测, 此时沙棘叶片已发生光氧化破坏, PS II 反应中心的光合电子传递活性受到抑制。

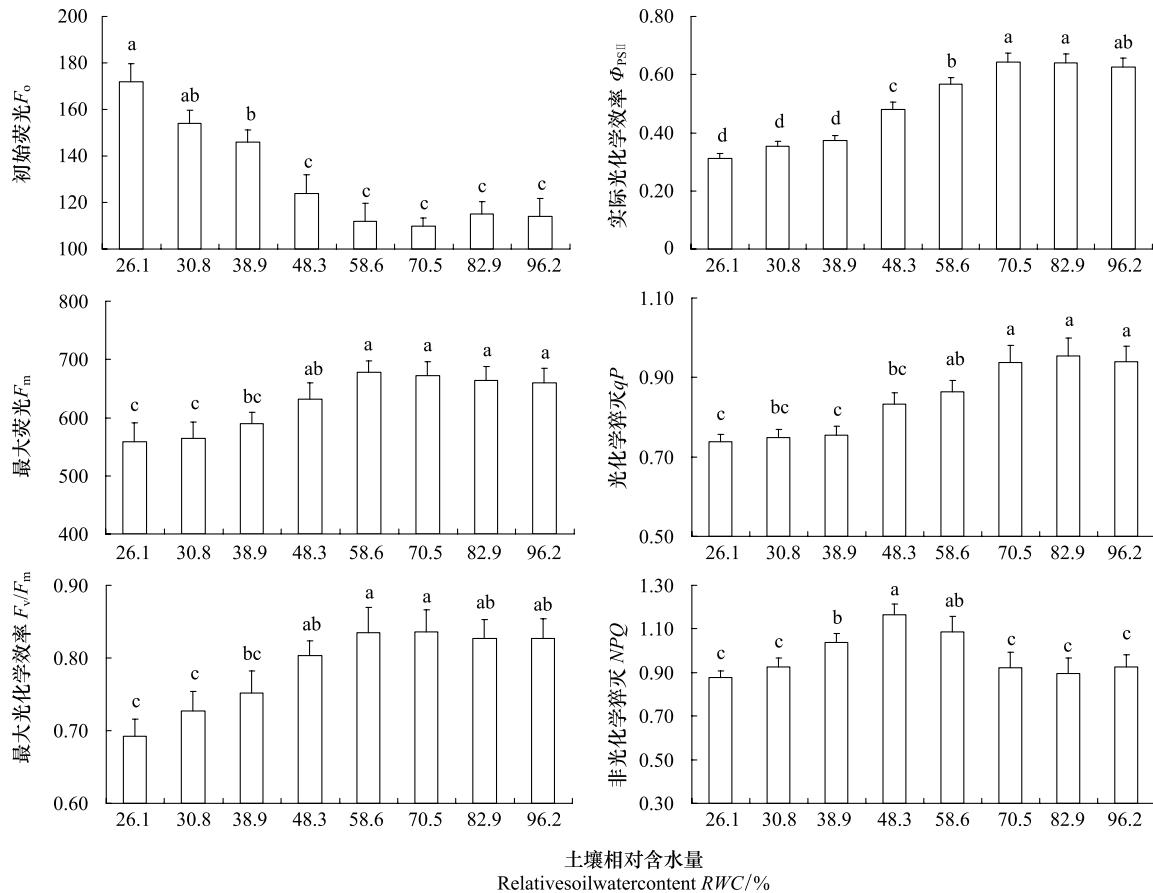


图 2 水分胁迫下沙棘叶片叶绿素荧光参数的变化

Fig. 2 Changes of minimal fluorescence (F_o), maximal fluorescence (F_m), maximal photochemical efficiency (F_v/F_m), actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}), photochemical quenching (qP) and non photochemical quenching (NPQ) of *Hippophae rhamnoides* Linn. under soil drought stress

不同字母表示差异显著 ($P=0.05$); 每个值是平均值和标准误

光化学猝灭 (qP) 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, 一定程度上反映了 PS II 反应中心的开放程度, 其值越大, 说明 PSII 的电子传递活性越高^[31]。非光化学猝灭 (NPQ) 是 PS II 天线色素吸收的以热的形式耗散掉的部分^[32], 是对光合机构的一种自我保护机制, 表征 PSII 反应中心对天线色素吸收过量光能后的热耗散能力及光合机构的损伤程度。研究发现(图 2), 随着 RWC 的逐渐降低, qP 表现出下降的趋势, 而 NPQ 则表现出先上升后下降的趋势。 $RWC 70.5\%$ 时 qP 最大, 随着 RWC 的逐渐降低 qP 开始逐渐下降, $RWC 48.3\%$ 时出现明显的降低, 方差分析差异显著 ($P < 0.05$); $RWC < 48.3\%$ 时, 各土壤水分点下 qP 维持在较低水平且变化不大, 表明土壤水分对沙棘 PS II 反应中心的电子传递活性有较大的影响, 严重的干旱胁迫导致 qP 的显著降低, PSII 的电子传递活性下降。随着 RWC 的逐渐降低, NPQ 在干旱胁迫初期开

始上升,在 RWC 48.3% 时达到最大值,表明适度的水分胁迫可增加沙棘叶片 PS II 天线色素的热耗散,在一定程度上缓解水分胁迫对光合作用的影响,RWC<48.3% 时 NPQ 又开始下降,与 RWC 48.3% 相比,RWC<38.9% 的水分条件下 NPQ 显著下降,表明此时 PS II 受到破坏,热耗散能力下降。

2.3 水分胁迫对沙棘叶片抗氧化酶活性和丙二醛的影响

超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)等抗氧化酶类,是植物活性氧清除系统中重要的酶,能维持活性氧自由基产生与清除系统的平衡,丙二醛(MDA)是脂质过氧化作用的主要产物之一,其含量的高低在一定程度上反映脂膜过氧化作用水平和膜结构的受害程度。研究结果(图3)表明,RWC 在 70.5% 到 96.2% 的范围内,各土壤水分梯度下的 SOD、POD、CAT 活性以及 MDA 含量均没有显著差异($P>0.05$);随着土壤含水量的降低,SOD、POD 和 CAT 活性均表现出先升高后降低的趋势,且都在 RWC 48.3% 时达到最大值,与 RWC 70.5% 时相比分别增加了 38.9%、25.7% 和 19.3%。表明在土壤干旱相对较轻(48.3% < RWC < 70.5%)时,沙棘叶片的 SOD、POD 和 CAT 活性升高,起到保护光合作用机构免受或减轻干旱伤害的作用;但干旱加剧到严重胁迫(RWC<38.9%)时,SOD、POD 和 CAT 的活性发生明显的降低,即沙棘叶片抗氧化系统活力开始下降。3 种抗氧化酶(SOD、POD 和 CAT)相比,干旱胁迫使 SOD 的活性提高幅度较大,其次是 POD 和 CAT,表明 SOD 对干旱胁迫反应更敏感,是沙棘适应干旱胁迫的主要抗氧化酶。随着土壤水分含量的降低,MDA 呈现出逐级递增的趋势;在 RWC 26.1% 时出现最大值(是 RWC 70.5% 时的 2 倍),表明此时沙棘叶片抗氧化系统活性下降,活性氧的产生超出了细胞的清除能力,导致活性氧大量积累,活性氧引起光合色素严重降解和膜脂过氧化,破坏了光合机构膜系统。

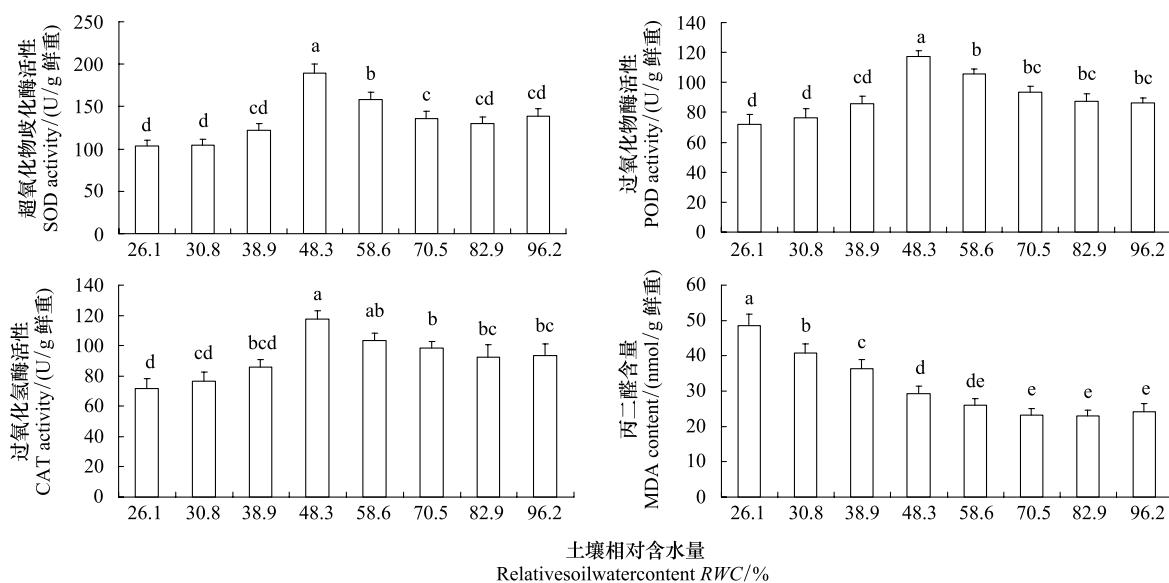


图 3 水分胁迫下沙棘叶片抗氧化酶活性和丙二醛含量的变化

Fig.3 Changes of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT) activities and malondialdehyde (MDA) contents of *Hippophae rhamnoides* Linn. under soil drought stress

不同字母表示差异显著($P=0.05$);每个值是平均值和标准误

3 讨论

水分胁迫下植物光合作用的变化一直是人们研究的重点。通常影响植物光合作用的因素可分为气孔因素和非气孔因素,前者指水分胁迫导致气孔导度下降, CO_2 进入叶片受阻而使光合下降,后者指叶肉细胞的光合活性下降。Farquhar 和 Sharkey^[33]认为,引起光合速率降低的气孔和非气孔限制因素可以根据叶片胞间 CO_2 浓度(C_i)和气孔限制值(L_s)的变化方向来判断,其中 C_i 是关键因子。只有光合速率下降伴随着 C_i 降低和 L_s 升高时,才可以认为光合速率(P_n)的下降主要是受气孔限制所致;反之,如果 P_n 下降的同时 C_i 升高或

者不变,同时 L_s 降低,则光合作用的主要限制因素是非气孔因素,即叶肉细胞光合活性的下降。本研究发现(图1),土壤相对含水量(RWC)在38.9%—70.5%的范围内,随着土壤水分减少 P_n 降低,同时 C_i 明显下降和 L_s 显著上升,说明此时沙棘叶片光合作用水平降低主要是由气孔限制因素造成的;当RWC<38.9%时,干旱胁迫继续加剧,沙棘的 P_n 和 L_s 都降低,而 C_i 却显著上升,说明 P_n 下降的主要原因已经由气孔因素转变为非气孔因素,沙棘叶片光合机构受到伤害。由此认为,RWC 38.9%为沙棘叶片光合作用气孔与非气孔因素限制的转折点,也是半干旱黄土丘陵区沙棘生长所允许的土壤水分最大亏缺程度。

在水分胁迫环境下,植物可以通过合理协调碳同化和水分消耗之间的关系,从而调节叶片水分利用效率(WUE)的变化,是植物抗旱策略的重要组成部分^[34]。本研究发现(图1),沙棘叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)和水分利用效率(WUE)对土壤水分都表现出明显的阈值响应,WUE达到最大值时对应的RWC(58.6%)要小于 P_n 达到最大值时对应的RWC(70.5%),也就是说,RWC 70.5%是 P_n 的最适土壤含水量,当RWC在58.6%左右时,气孔部分关闭, P_n 、 T_r 都开始下降,但 T_r 下降幅度要大于 P_n 的下降速率,从而导致WUE增加,即适度水分胁迫能够提高沙棘叶片的WUE。对冬小麦^[35]、山杏^[36]、辽东楤木^[37]等较多植物的研究也有类似的规律。当RWC<58.6%时, P_n 和WUE都开始随RWC的降低而下降。维持沙棘叶片 P_n 处于较高水平的RWC范围为58.6%—82.9%,维持WUE处于较高水平的RWC范围为48.3%—70.5%。由此认为,在半干旱黄土丘陵区,沙棘生长适宜的土壤水分阈值范围在RWC为58.6%—70.5%,此土壤水分阈值能保证沙棘叶片同时获得较大的光合作用水平和水分利用效率,符合干旱缺水地区植物生长和生产以高效用水为核心的栽培管理原则^[7,38]。有相关研究称之为WUE与 P_n 协调的“高效水阈值”^[38]或“经济水阈值”^[7]。

叶绿素荧光参数在测定植物光合作用过程中光系统对光能的吸收、传递、耗散、分配等方面具有独特的作用,与反映光合作用“表观性”的光合气体交换参数相比更具有反映光合作用“内在性”的特点。目前,叶绿素荧光作为快速、灵敏和无损伤地研究光合作用机理的探针,已被较多的研究应用于探测干旱等逆境胁迫对农作物光合作用的影响过程与机理^[39-40],但针对沙棘等生态经济树种的相关研究还相对较少。本研究中(图2),在土壤干旱相对较轻(48.3%<RWC<70.5%)时,随着土壤含水量的降低,PSⅡ最大光化学效率(F_v/F_m),PSⅡ实际光化学效率(Φ_{PSII}),光化学猝灭(qP)均表现出逐渐降低的趋势,但初始荧光(F_0)并未发生显著的变化,非光化学猝灭(NPQ)则逐渐升高。表明此时沙棘光合作用的光破坏防御机制有效启动,天线色素捕获的光能向PSⅡ反应中心传递的效率下降,同时热耗散能力增加,减少了反应中心过剩光能的积累,保护光合机构免受破坏。但在土壤干旱到严重胁迫(RWC<38.9%)时, F_0 显著升高, NPQ 开始下降, F_v/F_m 和 Φ_{PSII} (即CO₂同化的能量表征^[41])都大幅降低,表明此时沙棘叶片PSⅡ系统受到一定程度的损伤,热耗散功能受到抑制,由此推测PSⅡ光系统损伤是 P_n 下降的非气孔限制的原因之一。在沙棘叶绿素荧光参数与土壤水分的定量关系方面,当RWC 70.5%时,沙棘叶片 F_m 、 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 qP 都达到最大值,表明RWC为70.5%时最有利于沙棘光合作用光反应过程的进行,这与沙棘 P_n 在RWC为70.5%时达到最大值的结果一致(图1);当RWC<38.9%时,沙棘的PSⅡ受到破坏,反应中心的光合电子传递活性受到抑制,这与沙棘光合作用发生非气孔限制的RWC临界值为38.9%的结果一致(图1)。

植物抗氧化酶系统活性的变化及膜脂过氧化作用已经广泛用于植物对逆境反应机理的研究。在干旱逆境下,植物碳同化过程减弱以及PSⅡ的活性降低,导致激发能上升而引发能量过剩,植物体内活性氧的产生与清除间的平衡被打破,自由基在体内大量积累,造成膜脂过氧化作用加剧,引起膜脂过氧化物产物(MDA)增加,从而降低植物叶片的光合能力^[42]。近年来有研究发现,干旱胁迫引起烟草、玉米等植物体内活性氧自由基代谢失调而引发的生物膜结构与功能的破坏,是光合作用非气孔限制的主要原因^[43,15]。本研究结果表明(图3),在土壤干旱相对较轻(48.3%<RWC<70.5%)时,沙棘叶片的抗氧化酶系统启动,SOD、POD和CAT等抗氧化酶活性显著升高,自由基清除能力增强,从而起到保护光合作用机构的作用;由此结合沙棘叶片荧光参数对土壤水分变化的响应关系(图2),可以认为此时PSⅡ光能转化和活性氧代谢协同发挥作用,共同稳定了光合作用机构的功能。但当土壤干旱到严重胁迫(RWC<38.9%)时,沙棘光合作用的抗氧化酶活性发生了

明显下降,MDA 急剧升高;表明此时沙棘叶片的抗氧化酶系统受到损伤,活性氧的产生超出了系统的清除能力导致其大量积累而引起生物膜结构和功能的破坏。由此认为,当土壤发生严重水分胁迫时,沙棘叶片抗氧化酶系统损伤和 PS II 系统的损伤一样,也是沙棘光合作用发生非气孔限制的重要原因。干旱胁迫影响玉米(郑单 958)苗期光合作用的研究^[15]也得出了类似的结果。

4 结论

(1) 当土壤干旱程度在 RWC 为 48.3%—70.5% 时,沙棘光合作用降低的主要原因是气孔因素的限制,即叶片气孔开度减小导致的 CO₂ 供应受阻;此时,沙棘叶片主要通过减少光捕获、热耗散和酶活性调节的协同作用,稳定光合作用机构的功能,适应和抵御土壤干旱环境。

(2) 当土壤水分在 RWC 为 58.6%—70.5% 范围,沙棘叶片可以通过气孔导度调节,较好地协调碳同化和蒸腾耗水之间的关系,保持较高的光合速率和水分利用效率。即在半干旱黄土丘陵区,维持沙棘同时具有较高光合速率和水分利用效率的土壤水分阈值在 RWC 为 58.6%—70.5%。

(3) 当土壤发生严重水分胁迫(RWC<38.9%)时,沙棘光合作用的主要限制因素由气孔限制转变为非气孔限制,表现为 PS II 系统和抗氧化酶系统受到损伤。即在半干旱黄土丘陵区,沙棘生长所允许的土壤水分最大亏缺程度在 RWC 为 38.9% 左右。

References:

- [1] Pan R C. Plant Physiology. 5th ed. Beijing: Higher Education Press, 2004: 56-57.
- [2] Xu D Q. Photosynthetic Efficiency. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 2002: 163-167.
- [3] Li J Y, Blake T J. Effects of repeated cycles of dehydration-rehydration on gas exchange and water use efficiency of seedlings. Journal of Beijing Forestry University, 1999, 21(3): 1-8.
- [4] Lawson T, Oxborough K, Morison J L, Baker N R. The responses of guard and mesophyll cell photosynthesis to CO₂, O₂, light, and water stress in a range of species are similar. Journal of Experimental Botany, 2003, 54(388): 1743-1752.
- [5] Teskey R O, Fites J A, Samuelson L J, Bongarten B C. Stomatal limitations to net photosynthesis in *Pinus taeda* L. under different environmental conditions. Tree Physiology, 1986, 2(1/2/3): 131-142.
- [6] Liu M Y, Chen P Y. Effects of stomatal and nonstomatal factors on wheat photosynthesis under water stress. Plant Physiology Communications, 1990, (4): 24-27.
- [7] Zhang S Y, Zhang G C, Gu S Y, Xia J B, Zhao J K. Critical responses of photosynthetic efficiency of goldspur apple tree to soil water variation in semiarid loess hilly area. Photosynthetica, 2010, 48(4): 589-595.
- [8] Lu C M, Zhang Q D, Kuang T Y. The mechanism for the inhibition of photosynthesis in rice by water stress. Acta Agronomica Sinica, 1994, 20(5): 601-606.
- [9] Flexas J, Medrano H. Drought-inhibition of photosynthesis in C₃ plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. Annals of Botany, 2002, 89(2): 183-189.
- [10] Wu F Z, Bao W K, Li F L, Wu N. Effects of water stress and nitrogen supply on leaf gas exchange and fluorescence parameters of *Sophora davidii* seedlings. Photosynthetica, 2008, 46(1): 40-48.
- [11] Liu J C, Zhong Z C, He Y J. Influence of drought stress on the gas exchange of *Cupressus funebris* endl seedlings of different ages in the limestone area of chongqing china. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(9): 3601-3608.
- [12] Cui X Y, Song J F, Zhang Y H. Some photosynthetic characteristics of *Fraxinus mandshurica* seedlings grown under different soil water potentials. Acta Phytoecologica Sinica, 2004, 28(6): 794-802.
- [13] Fu S L, Zhou Y B, He X Y, Chen W. Effects of drought stress on photosynthesis physiology of *populus pseudo-simonii*. Chinese Journal of Applied Ecology, 2006, 17(11): 2016-2019.
- [14] Sun J K, Zhang W H, Lu Z H, Liu X C. Effects of drought stress on gas exchange characteristics and protective enzyme activities in *Elaeagnus angustifolia* and *Grewia bilobag. don var. Parviflora* seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(3): 1330-1340.
- [15] Zhang R H, Zheng Y J, Ma G S, Zhang X H, Lu H D, Shi J T, Xue J Q. Effects of drought stress on photosynthetic traits and protective enzyme activity in maize seedling. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(5): 1303-1311.
- [16] Ruan C J, Li D Q. Study on several hydrological and ecological characteristics of *Hippophae rhamnoides* in the loess hilly region. Forest Research, 2002, 15(1): 47-53.

- [17] Gao L, Yang J, Liu R X. Effects of soil moisture levels on photosynthesis, transpiration, and moisture use efficiency of female and male plants of *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis*. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(11) : 6025-6034.
- [18] Cai H X, Wu F Z, Yang W Q. Effects of drought stress on the photosynthesis of *Salix paraquiesia* and *Hippophae rhamnoides* seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(9) : 2430-2436.
- [19] Ruan C J, Xie Q L. Effect of soil moisture on survival rate of *Hippophae rhamnoides* L. and its stress-resistance physiological characteristics. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2002, 8(4) : 341-345.
- [20] Han R L, Li L X, Liang Z S. Seabuckthorn relative membrane conductivity and osmotic adjustment under drought stress. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2003, 23(1) : 23-27.
- [21] Nijs I, Ferris R, Blum H, Hendrey G, Impens I. Stomatal regulation in a changing climate: a field study using free air temperature increase (FATI) and free air CO₂ enrichment (FACE). *Plant Cell Environment*, 1997, 20(8) : 1041-1050.
- [22] Berry J A, Downton W J S. Environmental regulation of photosynthesis. In Govindjee ed. *Photosynthesis*, Vol. II. New York: Academic Press, 1982 : 263-342.
- [23] Rohacek K. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning and mutual relationships. *Photosynthetica*, 2002, 40(1) : 13-29.
- [24] Zheng B S. Modern plant physiological and biochemical research techniques. Beijing: Meteorological Press, 2006 : 91-92.
- [25] Sun Q, Hu J J. Plant physiological research techniques. Yangling: Northwest Agriculture and Forestry University Press, 2005 : 167-170.
- [26] Hao J J, Kang Z L, Yu Y. Plant physiology experiments. Beijing: Chemical Industry Press, 2006 : 159-160.
- [27] Xu D Q. Some problems in stomatal limitation analysis of photosynthesis. *Plant Physiology Communications*, 1997, 33(4) : 241-244.
- [28] Krause G H. Photoinhibition of photosynthesis: an evaluation of damaging and protective mechanisms. *Physiologia Plantarum*, 1988, 74 : 566-574.
- [29] Zhang S R. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, 16(4) : 444-448.
- [30] Xu D Q, Zhang Y Z, Zhang R X. Photoinhibition of photosynthesis in plants. *Plant Physiology Communications*, 1992, 28(4) : 237-243.
- [31] Guo C F, Sun Y, Tang Y H, Zhang M Q. Effect of water stress on chlorophyll fluorescence in leaves of tea plant (*Camellia sinensis*). *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2009, 17(3) : 560-564.
- [32] Gilmore A M, Yamamoto H Y. Zeaxanthin formation and energy dependent fluorescence quenching in pea chloroplasts under artificially mediated linear and cyclic electron transport. *Plant Physiol*, 1991, 96(2) : 635-643.
- [33] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol*, 1982, 33 : 317-345.
- [34] Steduto P, Katerji N, Puertos-Molina H, Unlu M, Mastrorilli M, Rana G. Water-use efficiency of sweet sorghum under water stress conditions: Gas-exchange investigations at leaf and canopy scales. *Field Crops Research*, 1997, 54(2/3) : 221-234.
- [35] Heitholt J J. Water use efficiency and dry matter distribution in nitrogen- and water-stressed winter wheat. *Agronomy Journal*, 1989, 81(3) : 464-469.
- [36] Xia J B, Zhang G C, Sun J K, Liu X. Threshold effects of photosynthetic and physiological parameters in *Prunus sibirica* to soil moisture and light intensity. *Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(3) : 322-329.
- [37] Chen J, Zhang G C, Zhang S Y, Wang M J. Response processes of *Araia elata* photosynthesis and transpiration to light and soil moisture. *Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(6) : 1185-1190.
- [38] Zhang G C, Xia J B, Shao H B, Zhang S J. Grading woodland soil water productivity and soil bioavailability in the semi-arid loess plateau of China. *Clean-Soil, Air, Water*, 2012, 40(2) : 148-153.
- [39] Massacci A, Nabiev S M, Pietrosanti L, Nematov S K, Chernikova T N, Thor K, Leipner J. Response of photosynthesis apparatus of cotton to the onset of drought stress under field conditions by gas change analysis and chlorophyll fluorescence imaging. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2008, 46(2) : 189-195.
- [40] Efeoglu B, Ekmekci Y, Cicek N. Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery. *South African Journal of Botany*, 2009, 75(1) : 34-42.
- [41] Sinsawat V, Leipner J, Stamp P, Fracheboud Y. Effect of heat stress on the photosynthetic apparatus in maize (*Zea mays* L.) grown at control or high temperature. *Environmental and Experimental Botany*, 2004, 52(2) : 123-129.
- [42] Sohrabi Y, Heidari G, Weisany W, Golezani K G, Mohammadi K. Changes of antioxidative enzymes, lipid peroxidation and chlorophyll content in chickpea types colonized by different *Glomus* species under drought stress. *Symbiosis*, 2012, 56(1) : 5-18.
- [43] Li G Y, Li Z W, Zhen H J. Research advance on physiological and biochemical responses in tobacco under water stress. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2007, 23(9) : 298-301.

参考文献：

- [1] 潘瑞炽. 植物生理学. 5 版. 北京: 高等教育出版社, 2004: 56-57.
- [2] 许大全. 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 163-167.
- [3] 李吉跃, Terence J. Blake. 多重复干旱循环对苗木气体交换和水分利用效率的影响. 北京林业大学学报, 1999, 21(3): 1-8.
- [6] 刘孟雨, 陈培元. 水分胁迫条件下气孔与非气孔因素对小麦光合的限制. 植物生理学通讯, 1990, (4): 24-27.
- [8] 卢从明, 张其德, 匡廷云. 水分胁迫抑制水稻光合作用的机理. 作物学报, 1994, 20(5): 601-606.
- [11] 刘锦春, 钟章成, 何跃军. 水分胁迫对重庆石灰岩地区不同龄级柏木幼苗气体交换的影响. 生态学报, 2007, 27(9): 3601-3608.
- [12] 崔晓阳, 宋金凤, 张艳华. 不同土壤水势条件下水曲柳幼苗的光合作用特征. 植物生态学报, 2004, 28(6): 794-802.
- [13] 付士磊, 周永斌, 何兴元, 陈玮. 干旱胁迫对杨树光合生理指标的影响. 应用生态学报, 2006, 17(11): 2016-2019.
- [14] 孙景宽, 张文辉, 陆兆华, 刘新成. 沙枣和孩儿拳头幼苗气体交换特征与保护酶对干旱胁迫的响应. 生态学报, 2009, 29 (3): 1330-1340.
- [15] 张仁和, 郑友军, 马国胜, 张兴华, 路海东, 史俊通, 薛吉全. 干旱胁迫对玉米苗期叶片光合作用和保护酶的影响. 生态学报, 2011, 31 (5): 1303-1311.
- [16] 阮成江, 李代琼. 黄土丘陵区沙棘林几个水分生理生态特征研究. 林业科学研究, 2002, 15(1): 47-53.
- [17] 高丽, 杨劼, 刘瑞香. 不同土壤水分条件下中国沙棘雌雄株光合作用、蒸腾作用及水分利用效率特征. 生态学报, 2009, 29 (11): 6025-6034.
- [18] 蔡海霞, 吴福忠, 杨万勤. 干旱胁迫对高山柳和沙棘幼苗光合生理特征的影响. 生态学报, 2011, 31(9): 2430-2436.
- [19] 阮成江, 谢庆良. 土壤水分对沙棘成活率及抗逆生理特性的影响. 应用与环境生物学报, 2002, 8(4): 341-345.
- [20] 韩蕊莲, 李丽霞, 梁宗锁. 干旱胁迫下沙棘叶片细胞膜透性与渗透调节物质研究. 西北植物学报, 2003, 23(1): 23-27.
- [24] 郑炳松. 现代植物生理生化研究技术. 北京: 气象出版社, 2006: 91-92.
- [25] 孙群, 胡景江. 植物生理学研究技术. 杨凌: 西北农林科技大学出版社, 2005: 167-170.
- [26] 郝建军, 康宗利, 于洋. 植物生理学实验技术. 北京: 化学工业出版社, 2006: 159-160.
- [27] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题. 植物生理学通讯, 1997, 33(4): 241-244.
- [29] 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.
- [30] 许大全, 张玉忠, 张荣锐. 植物光合作用的光抑制. 植物生理学通讯, 1992, 28(4): 237-243.
- [31] 郭春芳, 孙云, 唐玉海, 张木清. 水分胁迫对茶树叶叶绿素荧光特性的影响. 中国生态农业学报, 2009, 17(3): 560-564.
- [36] 夏江宝, 张光灿, 孙景宽, 刘霞. 山杏叶片光合生理参数对土壤水分和光照强度的阈值效应. 植物生态学报, 2011, 35(3): 322-329.
- [37] 陈建, 张光灿, 张淑勇, 王梦军. 辽东栎木光合和蒸腾作用对光照和土壤水分的影响过程. 应用生态学报, 2008, 19(6): 1185-1190.
- [43] 李国芸, 李志伟, 甄焕菊. 水分胁迫条件下烟草生理生化响应研究进展. 中国农学通报, 2007, 23(9): 298-301.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 33, No. 5 March, 2013 (Semimonthly)
CONTENTS

Frontiers and Comprehensive Review

- The effect of nitrogen deposition on forest soil organic matter and litter decomposition and the microbial mechanism WANG Jingyuan, ZHANG Xinyu, WEN Xuefa, et al (1337)
Advances and the effects of industrial hemp for the cleanup of heavy metal pollution LIANG Shumin, XU Yanping, CHEN Yu, et al (1347)
A review for evaluating the effectiveness of BMPs to mitigate non-point source pollution from agriculture MENG Fande, GENG Runzhe, OU Yang, et al (1357)
Progresses in dendrochronology of shrubs LU Xiaoming, LIANG Eryuan (1367)

Autecology & Fundamentals

- The characteristics of nocturnal sap flow and stem water recharge pattern in growing season for a *Larix principis-rupprechtii* plantation WANG Yanbing, DE Yongjun, XIONG Wei, et al (1375)
Effects of soil drought stress on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities in *Hippophae rhamnoides* Linn. seedlings PEI Bin, ZHANG Guangcan, ZHANG Shuyong, et al (1386)
Diurnal activity time budget of Père David's deer in Hubei Shishou Milu National Nature Reserve, China YANG Daode, LI Zhuyun, LI Pengfei, et al (1397)
Sublethal effects of three insecticides on the reproduction and host searching behaviors of *Sclerodermus sichuanensis* Xiao (Hymenoptera: Bethyidae) YANG Hua, YANG Wei, YANG Chunping, et al (1405)

Population, Community and Ecosystem

- Seasonal succession of zooplankton in Sansha Bay, Fujian XU Jiayi, XU Zhaoli (1413)
Biomass production and litter decomposition of lakeshore plants in Napahai wetland, Northwestern Yunnan Plateau, China GUO Xuhu, XIAO Derong, TIAN Kun, et al (1425)
The flora and species diversity of herbaceous seed plants in wetlands along the Xin'anjiang River from Anhui YANG Wenbin, LIU Kun, ZHOU Shoubiao (1433)
Spatial-temporal variation of root-associated aerobic bacterial communities of *phragmites australis* and the linkage of water quality factors in constructed wetland XIONG Wei, GUO Xiaoyu, ZHAO Fei (1443)
Temporal dynamics and influencing factors of leaf respiration for three temperate tree species WANG Zhaoguo, WANG Chuankuan (1456)
Environmental controls on water use efficiency of a poplar plantation under different soil water conditions ZHOU Jie, ZHANG Zhiqiang, SUN Ge, et al (1465)
An analysis of calcium components of *Artemisia ordosica* plant on sandy lands in different ecological regions XUE Pingping, GAO Yubao, HE Xingdong (1475)
Effects of alpine meadow plant communities on soil nematode functional structure in Northern Tibet, China XUE Huiying, HU Feng, LUO Daqing (1482)
Soil fauna diversity of abandoned land in a copper mine tailing area ZHU Yongheng, SHEN Fei, YU Jian, et al (1495)
Effects of ciprofloxacin on microbial biomass carbon and carbon metabolism diversity of soil microbial communities MA Yi, PENG Jinju, WANG Yun, et al (1506)
Estimation of ecological water demands based on ecological water table limitations in the lower reaches of the Liaohe River Plain, China SUN Caizhi, GAO Ying, ZHU Zhengru (1513)

Landscape, Regional and Global Ecology

- The ecological security patterns and construction land expansion simulation in Gaoming SU Yongxian, ZHANG Hong'ou, CHEN Xiuzhi, et al (1524)
Root features of typical herb plants for hillslope protection and their effects on soil infiltration LI Jianxing, HE Binghui, CHEN Yun (1535)

- The dynamic change of the thermal environment landscape patterns in Beijing, Shanghai and Guangzhou in the recent past decade ...
..... MENG Dan, WANG Mingyu, LI Xiaojuan, et al (1545)
- Change trends and driving factors of base flow in Kuye River Catchment
..... LEI Yongnan, ZHANG Xiaoping, ZHANG Jianjun, et al (1559)
- Photosynthetic characteristics, biomass allocation, C, N and P distribution of *Schima superba* seedlings in response to simulated
nitrogen deposition LI Mingyue, WANG Jian, WANG Zhenxing, et al (1569)
- Effect of iron slag adding on methane production, oxidation and emission in paddy fields
..... WANG Weiqi, LI Pengfei, ZENG Congsheng, et al (1578)
- Resource and Industrial Ecology**
- Antioxidative system and chlorophyll fluorescence of *Zizania latifolia* Turcz. plants are affected by *Ustilago esculenta* infection
..... YAN Ning, WANG Xiaoqing, WANG Zhidan, et al (1584)
- Analysis of cold-regulated gene expression of the Fingered Citron (*Citrus medica* L. var. *sarcodactylis* Swingle)
..... CHEN Wenrong, YE Jiejun, LI Yongqiang, et al (1594)
- Hosts preference of *Echinothrips americanus* Morgan for different vegetables ... ZHU Liang, SHI Baocai, GONG Yajun, et al (1607)
- Induction effects of jasmonic acid on tannin content and defense-related enzyme activities in conventional cotton plants
..... YANG Shiyong, WANG Mengmeng, XIE Jianchun (1615)
- Effects of irrigation with paper mill effluent on growth and nutrient status of *Populus tomentosa* seedlings
..... WANG Ye, XI Benye, CUI Xiangdong, et al (1626)
- Water use efficiency of Jiangsu Province based on the data envelopment analysis approach
..... ZHAO Chen, WANG Yuan, GU Xueming, et al (1636)
- Research Notes**
- Characteristics of precipitation distribution in *Pinus tabulaeformis* plantations under different canopy coverage in Taiyue Mountain
..... ZHOU Bin, HAN Hairong, KANG Fengfeng, et al (1645)
- Driving factor analysis on the vegetation changes derived from the Landsat TM images in Beijing JIA Baoqun (1654)
- Effects of *Mikania micrantha* wilt virus infection on photosynthesis and the activities of four enzymes in *Mikania micrantha* H. B. K.
..... WANG Rui long, PAN Wanwen, YANG Jiaoyu, et al (1667)

《生态学报》2013 年征订启事

《生态学报》是由中国科学技术协会主管,中国生态学学会、中国科学院生态环境研究中心主办的生态学高级专业学术期刊,创刊于1981年,报道生态学领域前沿理论和原始创新性研究成果。坚持“百花齐放,百家争鸣”的方针,依靠和团结广大生态学科研工作者,探索自然奥秘,为生态学基础理论研究搭建交流平台,促进生态学研究深入发展,为我国培养和造就生态学科研人才和知识创新服务、为国民经济建设和发展服务。

《生态学报》主要报道生态学及各分支学科的重要基础理论和应用研究的原始创新性科研成果。特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评价和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大16开本,300页,国内定价90元/册,全年定价2160元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路18号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

编辑部主任 孔红梅 执行编辑 刘天星 段 靖

生态学报

(SHENTAI XUEBAO)

(半月刊 1981年3月创刊)

第33卷 第5期 (2013年3月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 33 No. 5 (March, 2013)

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路18号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	王如松
主 管	中国科学技术协会
主 办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路18号 邮政编码:100085
出 版	科学出版社 地址:北京东黄城根北街16号 邮政编码:100717
印 刷	北京北林印刷厂
发 行	科学出版社 地址:东黄城根北街16号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局
国 外 发 行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京399信箱 邮政编码:100044
广 告 经 营	京海工商广字第8013号
许 可 证	

Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn
Editor-in-chief	WANG Rusong
Supervised by	China Association for Science and Technology
Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
Domestic	All Local Post Offices in China
Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 90.00 元