DOI: 10.5846/stxb201711242104
玛丽娅·奴尔兰,刘卫国,霍举颂,李宏侠,张雨,刘建国,徐悦.旱生芦苇对地下水位变化的生态响应及适应机制.生态学报,2018,38(20): - .
Maria·Nurlan, Liu W G, Huo J S, Li H X, Zhang Y, Liu J G, Xu Y.Ecological response and adaptation mechanism of *Phragmites australis* to changes in groundwater level .Acta Ecologica Sinica,2018,38(20): - .

旱生芦苇对地下水位变化的生态响应及适应机制

玛丽娅·奴尔兰[1,2],刘卫国[1,2,*],霍举颂[1,2],李宏侠[1,2],张 雨[1],刘建国[1,2],徐 悦[1,2]
1 新疆大学资源与环境科学学院,乌鲁木齐 830046
2 绿洲生态教育部重点实验室,乌鲁木齐 830046

摘要:地下水作为干旱半干旱地区可利用水的主要存在形式,是影响植被生存的主要生态因子。通过人工模拟地下水位,探讨了旱生芦苇对不同地下水位的生态响应及适应机制。结果表明:(1)随地下水位的降低,旱生芦苇净光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(Gs)和胞间 CO_2浓度(Ci)均呈先增后减的变化趋势,其生长季均呈单峰曲线,以 7—8 月为峰值;(2)旱生芦苇叶绿素(Chl)含量随地下水位的降低呈先增后减的动态变化;(3)旱生芦苇脯氨酸(Pro)、可溶性糖(SS)和可溶性蛋白质(SP)含量随地下水位及其生长季的变化规律不一致,但三者在抑制干旱胁迫过程中存在相互补偿的关系;(4)随地下水位的降低,丙二醛(MDA)含量呈先增后减的变化趋势,且随生长季变化增加显著;超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)活性增加显著,且 SOD 比 CAT 对干旱胁迫反应更敏感,是适应干旱胁迫的主要抗氧化酶;(5)旱生芦苇生理因子对 Pn 的重要性大小顺序为 Gs>SP>Chl>Tr>Ci>SS。

关键词:旱生芦苇;地下水位;光合作用;渗透调节物质

Ecological response and adaptation mechanism of *Phragmites australis* to changes in groundwater level

Maria·Nurlan[1,2], LIU Weiguo[1,2,*], HUO Jusong[1,2], LI Hongxia[1,2], ZHANG Yu[1], LIU Jianguo[1,2], XU Yue[1,2]
1 *College of Resourse and Environment Sciences, Xinjiang University, Urumqi* 830046, *China*
2 *Key Laboratory of Oasis Ecology, Urumqi* 830046, *China*

Abstract: Groundwater, as the main form of available water in arid and semi-arid areas, is the primary ecological factor affecting the survival of vegetation. In this paper, the ecological response and adaptive mechanism of *Phragmites australis* under different groundwater levels were discussed using artificial simulation of groundwater levels. The results showed that with a decrease in groundwater level: (1) Net photosynthetic rate (Pn), transpiration rate (Tr), stomatal conductance (Gs), and intercellular CO_2concentration (Ci) tended to increase first and then decrease, and the growth season exhibited a single peaked curve, which peaked from July to August; (2) Chlorophyll (Chl) content increased first and then decreased; (3) The change in proline (Pro), soluble sugar (SS), and soluble protein (SP) content, the osmolytes of cells in *P. australis*, was inconsistent with the variation in groundwater levels and the growing season, but there was a mutual compensation relationship among them in the process of inhibiting drought stress; (4) Malon dialdehyde (MDA) content exhibited a trend of first increasing and then decreasing, and the growth season was significantly increased; superoxide (SOD) and catalase (CAT) activity increased significantly; and SOD was more sensitive than CAT to drought stress, which is the main antioxidant enzyme that adapts to drought stress; (5) For *P. australis*, the order of importance of its physiology factors to Pn was Gs > SP > Chl > Tr > Ci > SS.

基金项目:国家自然科学基金项目(31260112)
收稿日期:2017-11-24; **网络出版日期**:2018-00-00
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: wgliuxj@126.com

Key Words: *Phragmites australis*; groundwater level; photosynthesis; osmotic adjustment substance

受全球气候变暖及环境恶化的影响,水分已成为干旱半干旱区影响植物生长发育的重要因素[1]。而干旱区降水稀少,地下水作为植物生存所依赖的关键水源,其深浅成为限定植物获得水分的重要条件,从而对植物的光合生理特征具有重要影响[2-4]。干旱区缺水环境导致植物受到水分胁迫,使植物体内活性氧积累,从而造成氧化胁迫[5]。为了保护自身免受伤害,植物细胞合成抗氧化酶及渗透调节物质有效地清除活性氧[6]。有关水分胁迫抗性的研究已在灌木、乔木中广泛开展,但取得结果和结论还存在一定的差别[6-9]。

新疆阜康北沙窝位于古尔班通古特沙漠南缘,是我国典型的干旱荒漠区,沙区水资源严重稀缺,降水无法满足植物正常的生长需求[10-11],地下水补给成为植物用水的关键部分[12-14]。而旱生芦苇(*Phragmites australis*)作为干旱区特有的自然生禾本科植物,其强大的根系在削弱沙尘暴、保护绿洲农田、改良盐碱地等方面具有一定的生态价值[15];此外,旱生芦苇常作为造纸原料和优质饲草具有一定的经济价值[16]。研究其对地下水位变化的生态适应性动态变化规律,对揭示干旱生境下植物的生存策略具有重要意义。

目前,有关芦苇生理生态研究较多,Deegan BM[17]等发现水位波动对芦苇生长起促进作用;Pagter[18]等认为水分亏缺影响芦苇生长、光合等生理特性。以往的研究多集中于探讨湿地芦苇的生态适应性[18-21],而对旱生芦苇对地下水位变化的生态响应及适应机制的研究鲜有报道。因此,设计不同水位与植物光合生理特征之间的关系,可为深入探讨旱生芦苇对地下水位的生理生态特征响应机制提供基础数据。

基于以上,本文以旱生芦苇为研究对象,通过人工模拟四种地下水位梯度,在生长季不同阶段测定芦苇的生理指标,旨在探讨:(1)旱生芦苇对不同地下水位的生理生态适应机制;(2)不同地下水位旱生芦苇的生理特征的动态变化规律;(3)旱生芦苇生理指标间的相关性。以期探索荒漠植物对其土壤生长环境的适应性,为改善当地生态环境和植被恢复提供科学依据。

1 研究区与研究方法

1.1 研究区概况

本研究试验材料选取自新疆阜康北沙窝研究区,地处古尔班通古特沙漠(44°15′—46°50′N,84°50′—91°20′E)南缘。该区夏季炎热干燥,冬季寒冷,属典型的温带大陆性荒漠气候。年均气温 6—10℃,最热月均气温为 24—27℃,极端最高温达 40℃以上。降水主要集中于春冬季,普遍不超过 150 mm,荒漠腹地年降水量仅为 70—100 mm,年蒸发量却大于 2000 mm,干燥度很大[22]。该区沙生和耐旱植物种类较丰富,草本植物主要有芦苇(*P. australis*),灌木植被主要有梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、蛇麻黄(*Ephedra distachys*)、沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)、琵琶柴(*Reaumuria soongorica*)等。

1.2 试验设计

依据研究区水位调查(地下水位实测值范围:1.06—4.63 m),考虑实际可操作性和当地旱生芦苇的生长特性,地下水位设计了 1、2、3 m 和 4 m 共 4 个处理,每个处理 3 个重复。于试验地挖取 3 个水槽(长 5 m,宽 0.5 m,高 1 m),将底部密封且用水泥做防水处置,每个水槽之间相隔 3 m 以上,保证互相不遮挡阳光。选取长度分别为 1.2、2.2、3.2 m 和 4.2 m 的聚氯乙烯(PVC)管(直径为 40 cm)各 3 根,共计 12 根。将不同长度的 4 根 PVC 管设为一组,固定于水槽中(图 1)。将古尔班通古特沙漠原状土过筛,又进行 3 次洗盐后晒干再装入 PVC 管中,保证每个 PVC 管内土壤一致。在当地选择长势一致,无病虫害的 4 年生旱生芦苇幼苗 60 株移栽至 PVC 管内,每根 PVC 管内移栽 5 株。移栽后每隔 3 d 浇一次水,不施肥,直到所有旱生芦苇幼苗长出 2—3 片新叶后停止浇水,并开始往水槽中注水,水槽水位保持在 20 cm(隔 4 天浇次水)。试验从 2016 年 6 月开始,同年 9 月结束。试验期间每月中旬选择晴朗天气测定旱生芦苇光合及生理指标,在每个梯度下随机选取具有代表性的 3 株旱生芦苇,在每株中上部选取 3 片健康叶片作为试验材料进行光合测定。同时采集同一叶位叶片放入铝盒,并立即装入液氮罐带回,在实验室测定叶片叶绿素(Chl)、可溶性糖(SS)、可溶性蛋白质

(SP)、脯氨酸(Pro)、丙二醛(MDA)含量及超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)活性等生理指标,每一样品的各指标重复 3 次测量并求其平均值。

1.3　测定方法

1.3.1　气体交换参数的测定

在每月的中旬选择晴朗天气采用 Li-6400 便携式光合测定仪(Li-6400, Li-cor Inc, USA)测定芦苇的光合参数[净光合速率(Pn, μmol m^{-2} s^{-1})、蒸腾速率(Tr, mmol m^{-2} s^{-1})、气孔导度(Gs, mmol m^{-2} s^{-1})、胞间 CO_2 浓度(Ci, μmol m^{-2} s^{-1})]的变化。每次测定重复 3 次取值,并取 3 组叶片作组内重复。

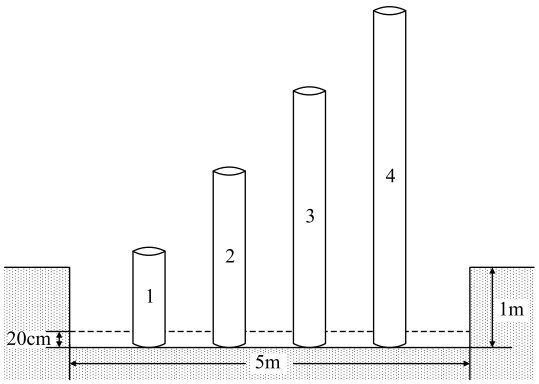

图 1　试验装置侧面示意图

Fig.1　Side view of the test device

虚线代表水槽中水面;1、2、3 和 4 分别代表地下水位 1、2、3 m 和 4 m

1.3.2　生理指标的测定

叶绿素含量的测定采用分光光度法[23]。采用硫酸苯酚法测定可溶性糖含量[24];可溶性蛋白质含量的测定采用考马斯亮蓝法[25];采用磺基水杨酸法测定叶片脯氨酸[26]。MDA 含量的测定采用双组分光光度法[27];SOD 活性测定采用氮蓝四唑法[27];CAT 活性测定采用紫外吸收法[27]。

1.4　统计分析方法

本文利用 SPSS 19.0 中的双因素方差分析(Two-way ANOVA)检验不同地下水位和生长季不同阶段以及两者交互作用对旱生芦苇生理特征的影响,并利用单因素方差分析(One-way ANOVA)和 LSD(Least-significant different)多重比较方法探讨旱生芦苇在不同地下水位及生长季不同阶段的差异,利用 CANOCO 5.0 中的冗余分析(RDA)以及 Pearson 相关分析探讨旱生芦苇生理因子对光合特征的影响。全文均采用 Origin 9.0 软件进行绘图。

2　结果与分析

2.1　不同地下水位和生长季不同阶段对旱生芦苇的影响

旱生芦苇光合生理参数均受地下水位和生长季极显著影响($P<0.01$),两者交互作用对 Pn 的影响不显著($P>0.05$),而对其他参数的影响均达到极显著水平($P<0.01$)(表 1)。对比地下水位和生长季因素 F 值发现,

表 1　不同地下水位和生长季不同阶段对旱生芦苇的影响的双因素方差分析

Table 1　Two-way ANOVA for the effects of different groundwater levels and different stages of growing season on *P. australis*

参数 Parameter	地下水位 Ground water level(W)	生长季 Growing season (S)	地下水位×生长季 W×S interaction
净光合速率 Pn/(μmol m^{-2} s^{-1})	39.032**	197.055**	1.773
蒸腾速率 Tr/(mmol m^{-2} s^{-1})	417.864**	192.699**	33.004**
气孔导度 Gs/(mmol m^{-2} s^{-1})	281.000**	354.909**	45.538**
胞间 CO_2 浓度 Ci/(μmol m^{-2} s^{-1})	316.025**	30.543**	8.709**
叶绿素含量 Chlorophyll content/(mg/g)	40.596**	9.138**	5.595**
可溶性糖含量 Soluble sugar content/(mg/g)	14.495**	256.343**	8.667**
脯氨酸含量 Proline content/(mg/g)	86.427**	250.762**	16.429**
可溶性蛋白质含量 Soluble protein content/(mg/g)	87.307**	116.368**	10.630**
MDA 含量 MDA content/(mmol/L)	20.102**	766.692**	8.894**
CAT 活性 CAT activity/(mg/min)	202.477**	198.428**	13.774**
SOD 活性 SOD activity/mg	52.271**	145.973**	7.687**

** 表示在 0.01 水平上显著

生长季变化对旱生芦苇 Pn、Gs 和 SS、Pro、SP、MDA 含量以及 SOD 活性变化的贡献大于地下水位差异,地下水位差异对旱生芦苇 Tr、Ci、Chl 含量和 CAT 活性贡献大于生长季的变化。

2.2 不同地下水位旱生芦苇光合参数的动态变化特征

旱生芦苇 Pn 总体上随地下水位的下降呈先增后减的变化趋势,其生长季动态变化趋势符合单峰曲线,以生长最旺盛的 8 月为峰值(图 2A)。生长季不同阶段 Pn 均表现为地下水位 2 m 大于其他 3 种水位,在地下水位 4 m 时达到最低值,其值随生长季的变化分别降低了 18.0%、14.6%、14.2%和 35.6%。6 月 Pn 较低,在 6.68—8.15 μmol m^{-2} s^{-1}之间,8 月 Pn 最高,为 10.30—12.01 μmol $m^{-2}s^{-1}$。

旱生芦苇 Tr 随地下水位的变化趋势及其生长季动态变化趋势均与 Pn 一致(图 2B)。6 月、8 月和 9 月 Tr 均在地下水位为 2 m 时最大,其他 3 种地下水位无显著差异(P>0.05);7 月 Tr 表现为 2 m 地下水位最大,4 m 地下水位最低,其值降低了 82.6%。

旱生芦苇 Gs 随地下水位的变化趋势及其生长季动态变化趋势均与 Pn 和 Tr 变化趋势相似(图 2C)。6 月,Gs 在地下水位 2 m 和 3 m 较大且无显著差异(P>0.05);7 月,Gs 在地下水位 2 m 最大,其他 3 种地下水位下差异不显著(P>0.05);8 月,Gs 表现为地下水位 2 m 大于 1 m,其他两种地下水位下差异不显著(P>0.05);

旱生芦苇 Ci 随地下水位的变化趋势及其生长季动态变化趋势均与 Pn、Tr 和 Gs 变化趋势相呼应(图 2D)。6 月 Ci 在 2 m 地下水位下最大,其他 3 种地下水位下差异不显著(P>0.05)。7 月 Ci 表现为 2 m 和 3 m 地下水位下较大且无显著差异(P>0.05)。8 月 Ci 在地下水位 2 m 最大,4 m 最小,其他两种无显著差异(P>0.05)。

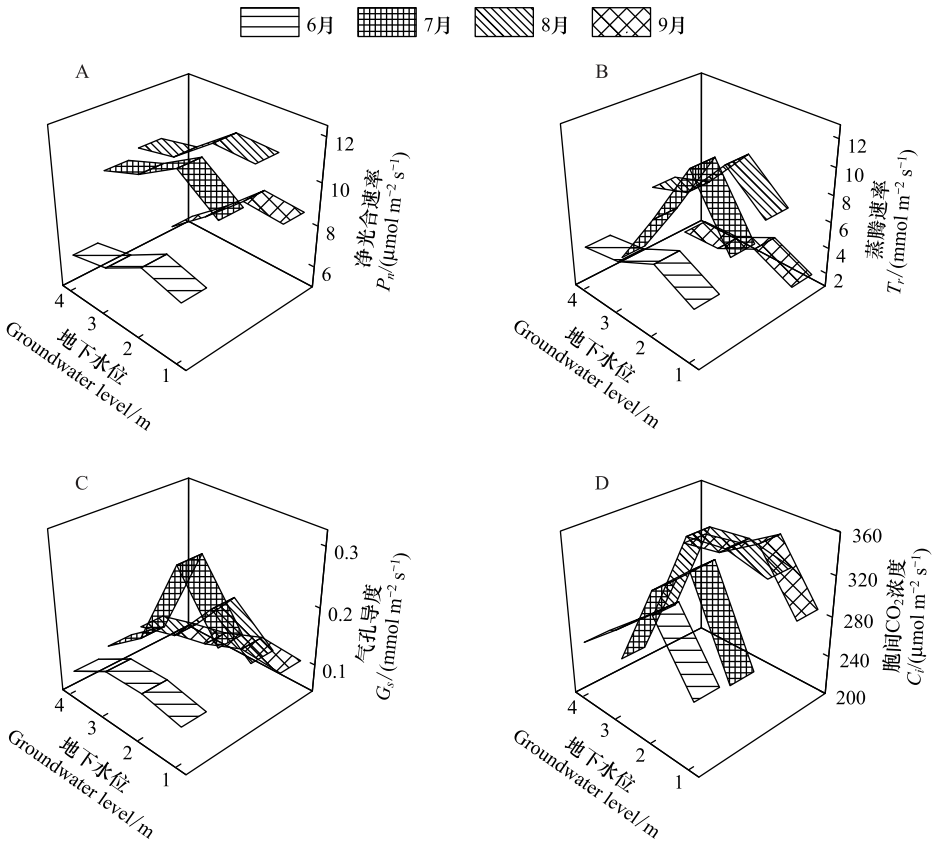

图 2 不同地下水位旱生芦苇光合参数动态变化特征

Fig.2 Dynamic characteristics of photosynthetic parameters of *P. australis* under different groundwater level

2.3 不同地下水位旱生芦苇 Chl 含量的动态变化特征

旱生芦苇 Chl 含量随地下水位的下降呈先增后减的变化趋势,但其随生长季变化的趋势则表现出较大的

差异(图 3)。不同地下水位 Chl 含量的变化规律均呈单峰曲线,以地下水位 2 m 为峰值。6 月和 9 月不同地下水位 Chl 含量均表现为 2 m>1 m>3 m>4 m,且 2 m 与 1 m 无显著差异(P>0.05),而与 3、4 m 差异性显著(P<0.05);7 月和 8 月 Chl 含量均表现为地下水位 2 m 最大,与其他 3 种地下水位差异性显著(P<0.05),而其他三者间无显著差异(P>0.05)。

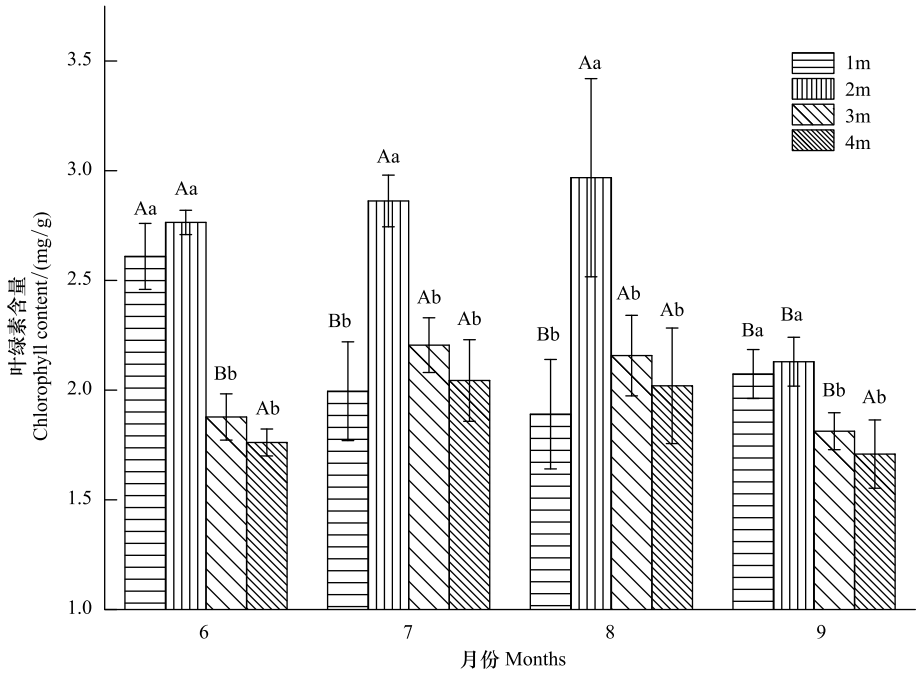

图 3　不同地下水位旱生芦苇叶绿素含量的动态变化特征

Fig.3　Dynamic characteristics of chlorophyll content in *P. australis* under different groundwater level

不同小写字母表示该变量在不同水位间差异显著(P<0.05),不同大写字母表示该变量在不同月份间差异显著(P<0.05)

2.4　不同地下水位旱生芦苇细胞渗透调节物质含量的动态变化特征

旱生芦苇叶片 Pro 含量随地下水位的下降呈先增后减变化趋势,在地下水位 2m 时达到最大值,但随生长季变化的动态特征各不相同(图 4)。6 月和 9 月 Pro 含量在地下水位为 2 m 时迅速积累达到最大值,且与其他地下水位差异性显著(P<0.05)。7 月不同地下水位 Pro 含量变化表现为地下水位 2 m 与 3 m 和 4 m 无显著差异(P>0.05),而与 1m 差异性显著(P<0.05)。8 月不同地下水位 Pro 含量呈 2 m>1 m>3 m>4 m 变化趋势,且不同地下水位差异性均显著(P<0.05)。6 月不同地下水位 Pro 含量最高且均与其他 3 个月差异性显著(P<0.05)。

旱生芦苇叶片 SS 含量随地下水位变化特征在生长季不同阶段表现出差异性,不同地下水位 SS 含量随生长季的动态变化呈增长趋势(图 4)。6 月不同地下水位 SS 含量呈快速增长趋势,在地下水位为 4 m 时达到最大值且与其他 3 个地下水位差异性显著(P<0.05)。7 月不同地下水位 SS 含量呈增长趋势并在地下水位 4 m 时最大,与地下水位 1 m 差异性显著(P<0.05)。8 月 SS 含量在地下水位为 1—2 m 时快速增加,地下水位为 3—4 m 时开始呈平缓下降趋势,不同地下水位无显著差异(P>0.05)。9 月不同地下水位 SS 含量变化呈单峰曲线且以地下水位 2、3 m 为峰值,与地下水位 1、4 m 差异性显著(P<0.05)。不同地下水位 SS 含量随生长季的动态变化呈增长趋势,在 9 月达到最大值且与其他 3 个月差异性显著(P<0.05)。

不同地下水位旱生芦苇 SP 含量的变化规律呈“V”型曲线,且以地下水位 2 m 为最低值;生长季变化趋势一致,也呈“V”型曲线(图 4)。6 月 SP 含量在地下水位为 2 m(最低值)时与其他三种地下水位差异性显著(P<0.05)。7 月不同地下水位 SP 含量变化呈 4 m>3 m>2 m>1 m 且差异性显著(P<0.05)。8、9 月 SP 含量在地下水位为 1m 时最大且与其他地下水位差异性显著(P<0.05)。地下水位为 1、2 m 时,6 月与 9 月 SP 含量

均无显著差异($P>0.05$),而与 7、8 月差异性显著($P<0.05$)。地下水位为 3、4 m 时,SP 含量随生长季变化差异性显著($P<0.05$)。

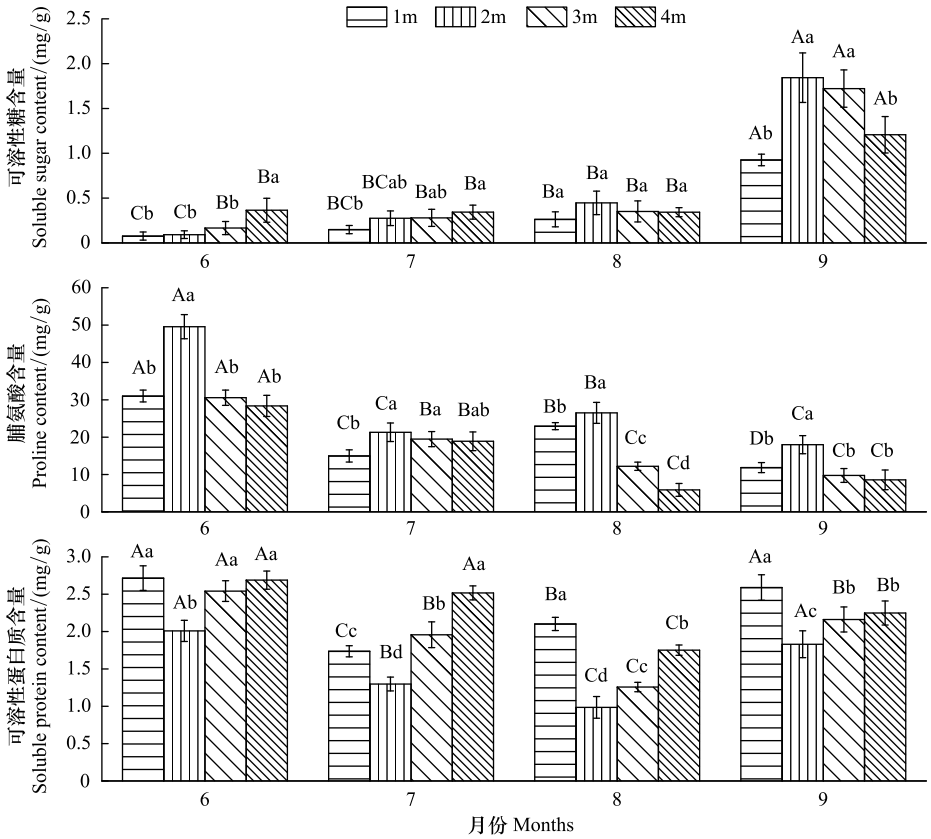

图 4 不同地下水位旱生芦苇细胞渗透调节物质含量的动态变化特征

Fig.4 Dynamic variation characteristics of Pro、SS and SP content of *P. australis* under different groundwater level

2.5 不同地下水位旱生芦苇叶片 MDA 含量和抗氧化酶活性的动态变化特征

旱生芦苇叶片 MDA 含量随地下水位的下降呈先增后减的变化趋势,在 2 时达到最大值;随生长季的变化,不同地下水位 MDA 含量呈增长趋势,并在 9 月达到最大值(图 5)。6 月不同地下水位 MDA 含量无显著差异($P>0.05$)。7 月 MDA 含量表现为地下水位 2 m 与 1 m 差异性显著($P<0.05$)。8、9 月 MDA 含量在地下水位 2 m 时均与其他地下水位差异性显著($P<0.05$)。地下水位为 2 m 时,MDA 含量随生长季动态变化差异性显著($P<0.05$)。

随地下水位的下降,旱生芦苇叶片 SOD 和 CAT 活性均升高(图 5)。6 月 SOD 活性表现为地下水位 1 m 与 2 m 无显著差异($P>0.05$),而 1、2 m 与 3、4 m 差异性显著($P<0.05$);CAT 活性表现为地下水位 4 m 与其他地下水位差异性显著($P<0.05$)。7、8 月 SOD 活性表现为 1、2 m 与 3、4 m 差异性显著($P<0.05$);CAT 活性表现为地下水位 4 m 与其他水位差异性显著($P<0.05$),地下水位 2 m 和 3 m 无显著差异($P>0.05$)。9 月不同地下水位 SOD 活性无显著差异($P>0.05$);而 CAT 活性表现为 1、2 m 和 3、4 m 差异性显著($P<0.05$)。2 种抗氧化酶相比,干旱胁迫使 SOD 的含量提高幅度较大,其次是 CAT,表明 SOD 对干旱胁迫反应更敏感,是旱生芦苇适应干旱胁迫的主要抗氧化酶。

2.6 旱生芦苇生理因子对光合特征的影响

旱生芦苇生理因子对光合特征影响的 RDA 分析表明,Chl 和 SP 是影响旱生芦苇光合作用的重要驱动力(图 6)。Pn 和 Gs 相关性最大,Gs 和 Chl 相关性最大。旱生芦苇生理因子对 Pn 的重要性大小顺序为 Gs>SP>Chl>Tr>Ci>SS。主要生理因子均与旱生芦苇光合特征呈显著相关(表 2),Tr、Gs、Ci、Chl 和 SOD 与 Pn 呈正相

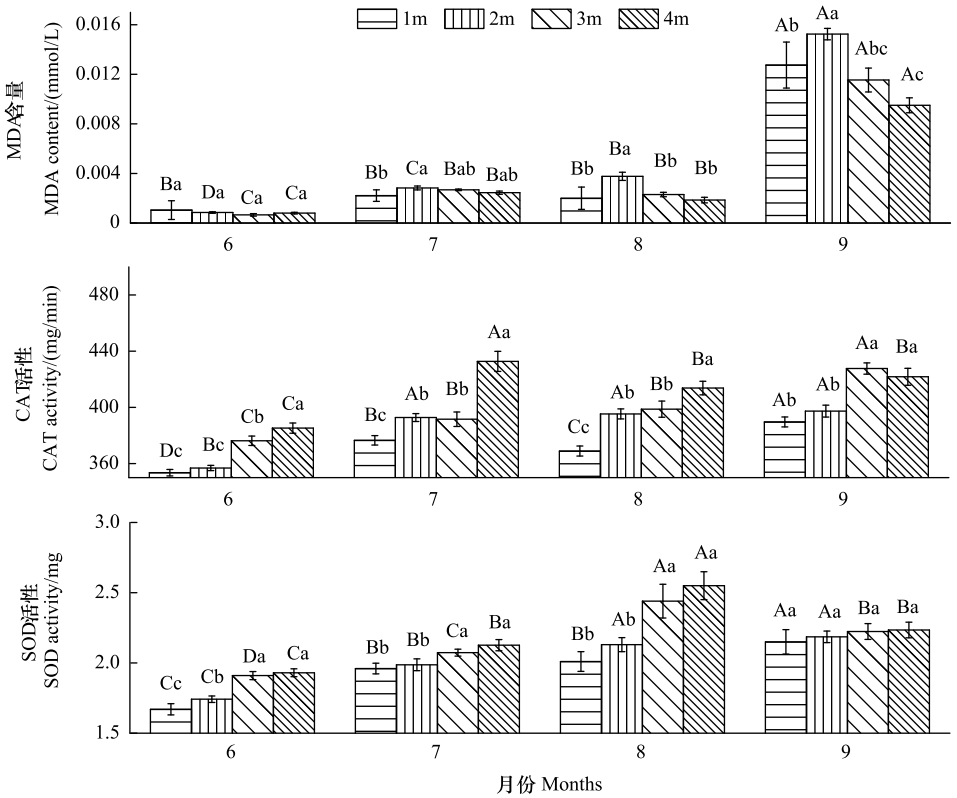

图 5　不同地下水位旱生芦苇叶片 MDA 含量和抗氧化酶活性的动态变化特征

Fig.5　Dynamic change characteristics of MDA content and SOD、CAT activity of *P. australis* under different groundwater level

关,而 SS、SP、Pro、MDA 和 CAT 却与之负相关;Pro、SOD、CAT 与光合特征相关性均没有达到显著水平。

3　讨论与结论

3.1　旱生芦苇对地下水位的光合响应特征

旱生芦苇作为古尔班通古特沙漠主要物种之一,其生长对沙漠生态环境起及其重要的作用。因此,探讨旱生芦苇适应极端干旱荒漠环境的生存条件和生理生态机制对保护珍稀濒危物种和促进区域生态恢复具有重要的意义。

光合作用是植物有机物质积累、生长发育的基础,受植物本身生理特性和环境因素的共同影响,其中地下水位的变化是影响光合生理过程的重要因素[28]。马赟花等[29]的研究结果显示浅水位抑制沙地芦苇的蒸腾光合作用。在本研究中,旱生芦苇光合指标在生长季不同阶段均随地下水位的下降而呈先增加后降低的变化趋势,在生长旺季(7 或 8 月)均达到了较大值(图 2)。旱生芦苇光合参数间均呈极显著的正相关(P<0.01)(表 2),表明随地下水位的降低,旱生芦苇通过自我调节降低 Gs 从而降低 Tr,以减少体内水分散失来应对土壤干旱,但同时也限制了 CO_2的吸收,导致 Ci 和 Pn 降低,这是旱生芦苇在长期进化过程中形成的一种自我保护方式。

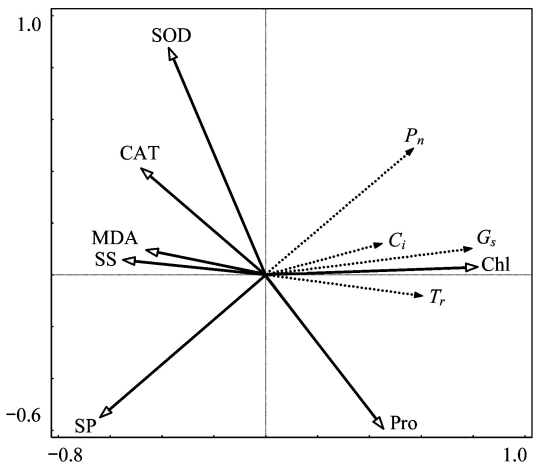

图 6　旱生芦苇生理因子对光合特征影响的 RDA 分析

Fig.6　RDA of physiological factors affecting photosynthetic characteristics in *P. australis*

已有研究表明旱生芦苇毛细根系在 30 cm 以内的土层分布密度最大,30—210 cm 根重密度呈现波动起

伏,210 cm 以下根系逐渐减少[30]。部分地下水可以通过土壤的毛细上升作用将水分补充到植物根系分布的土壤区,使植物获得水分。地下水位为 1 m 时,土壤水分较充足,使根系处于水涝状态,在这种胁迫条件下旱生芦苇表现出的适应性就是气孔关闭,导致 Gs、Ci 下降。气孔作为水蒸汽逸出植物体和二氧化碳进入植物体的通道,它的关闭使 Tr 下降,进而影响了光合速率。该研究结果在刘永贤、曾祥难等[31]对烟草叶片的研究中表现出相似的适应性。地下水位为 2 m 时,旱生芦苇光和参数均达到最大值,表明其在此地下水位能充分利用水分,保持较高的光合效率来适应荒漠逆境,可见适宜旱生芦苇生长的最佳地下水位是 2 m。地下水位在 2 m 之后,土壤根区获得水分较少,甚至无法获得地下水的补给,也直接导致 Pn 的下降[32],而 Pn 对 Gs 具有指示调节作用,光合作用处于优势时,Gs 增大,劣势时 Gs 减小[33-34]。

表 2 旱生芦苇各生理因子间的 Pearson 相关系数

Table 2 Pearson correlation coefficient between the physiological factors of *P. australis*

	Pn	Tr	Gs	Ci	Chl	SS	Pro	SP	MDA	CAT	SOD
Pn	1										
Tr	0.417**	1									
Gs	0.765**	0.632**	1								
Ci	0.327*	0.569**	0.454**	1							
Chl	0.464**	0.483**	0.562**	0.518**	1						
SS	−0.350*	−0.339*	−0.396**	0.239	−0.267	1					
Pro	−0.06	0.27	0.143	0.24	0.521**	−0.439**	1				
SP	−0.628**	−0.381**	−0.622**	−0.580**	−0.408**	0.067	0.178	1			
MDA	−0.281	−.302*	−0.318*	0.233	−0.202	0.929**	−0.461**	0.065	1		
CAT	−0.053	−0.257	−0.277	−0.183	−0.299*	0.552**	−0.676**	−0.085	0.431**	1	
SOD	0.215	−0.246	−0.19	0.018	−0.244	0.423**	−0.755**	−0.349*	0.362*	0.751**	1

*,** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上显著

蒸腾作用是植物体内水分和物质运输的主要动力,植物根系吸收的水分主要消耗于蒸腾作用,旱生芦苇通过降低叶片 Tr 来防止其脱水死亡,这是植物适应干旱胁迫的有效途径。本研究与谢涛等[35]的研究结果相似,他们发现随土壤水分的下降,淡水沼泽芦苇叶片 Tr 呈先增加后下降的趋势。本研究中,降雨主要集中在 6—8 月,7 月最高,为 26.7 mm,降雨补充到土壤中,使旱生芦苇根区土壤水分含量较高,致其 Pn、Tr 高于其他干旱月份。而 9 月降水仅有 0.3 mm,土壤极度干旱,由于缺水而使旱生芦苇生理活动下降。

3.2 旱生芦苇对地下水位的生理响应特征

前人大量研究了不同地下水位下植物 Chl 含量的变化。陈敏等[36]研究发现,随干旱胁迫的加剧,柽柳和芦苇叶片的 Chl 含量是不断减少的。曹昀等[37]研究表明在干旱胁迫下芦苇 Chl 含量降低。本研究中,随地下水位的下降,旱生芦苇 Chl 含量呈先增加后下降的变化趋势(图 3),该结果与邓春暖等[38]对湿地芦苇的研究结果相似。不同地下水位下 Chl 含量变化的差异可能与干旱胁迫的强度以及旱生芦苇自身的生理特性有关,在地下水位为 2 m 时 Chl 含量达到最大值,可能是由于旱生芦苇叶片的相对含水量降低,增加了每克叶干重和细胞数,使叶片 Chl 含量增加,是植物受到干旱胁迫时维持较高光合效率的一种生理适应机制[39]。而地下水位在 2 m 之后,旱生芦苇受干旱胁迫程度加强,叶绿体的片层结构受到损伤,Chl 含量减少,光合作用受到抑制,导致 Pn 有所下降。Chl 与 Pn、Tr、Gs、Ci 和 Pro 均呈极显著的正相关($P<0.01$)(表 2),表明随地下水位的下降而引起的 Chl 含量的变化直接影响了旱生芦苇的光合生理过程。同时 Chl 含量的减少降低了叶片对光能的捕获能力,从而减少了光合系统受到的光氧化破坏,是植物适应干旱胁迫的光保护调节机制。不同地下水位 Chl 含量随生长季的动态表现出差异,总体在 9 月出现最低值且不同地下水位间无显著差异,表明在生长后期旱生芦苇叶绿体受到损伤,地下水位的变化对其影响不大。

植物通过调节体内渗透调节物质的含量来适应干旱胁迫,其中 SS、SP 和 Pro 是非常重要的三种渗透调节物质[40]。何开跃等[41]研究表明,木兰科 5 树种在干旱胁迫下 SS 含量升高,增强了其抗旱能力。Campos

等[42]研究指出在干旱胁迫下 Pro 和 SS 的积累增加,能清除植物体内的活性氧,避免细胞膜质过氧化。本研究中,旱生芦苇 SP 含量与 Pn、Tr、Gs 和 Ci 均呈极显著负相关($P<0.01$)(表 2);SS 含量与 Pn 和 Tr 呈显著负相关($P<0.05$),与 Gs 呈极显著负相关($P<0.01$)。表明 SS 含量和 SP 含量的变化对抵御干旱危害的贡献较大,它们能较快地清除活性氧,共同稳定了光合作用机构的功能,维持较高 Pn。而 Pro 含量在地下水位≤2 m 时虽有增加,但地下水位在 2 m 之后呈下降的变化趋势(图 4)。SP 在地下水位为 2 m 之后快速积累,从而提高植物的抗旱能力,可见旱生芦苇叶片的 SS、SP 和 Pro 在抑制干旱胁迫过程中存在相互补偿的关系,这与陈敏等[36]的研究一致,他们指出塔里木河中游的 3 种植物(胡杨、柽柳和芦苇)通过积累 Pro 与 SS 来增强抗旱性,且二者在抑制干旱胁迫过程中存在相互补偿关系。

干旱胁迫导致植物膜脂过氧化,MDA 含量的变化反映了膜受伤害和膜脂过氧化的程度[43]。本研究中,地下水位在 2 m 时,MDA 含量积累并达到最大值(图 5),旱生芦苇所受到的膜脂过氧化作用加强,表明地下水位在 2 m 时芦苇叶片受到干旱胁迫,芦苇通过积累 MDA 来抑制干旱胁迫对其叶片细胞膜的伤害。而地下水位在 2 m 之后,芦苇叶片也遭受相对较高的氧化损伤,但与此同时芦苇为了生存,适应干旱环境,通过增强抗氧化酶 SOD 和 CAT 活性,有效的清除了超氧离子,抵御膜脂过氧化作用,减轻质膜受损,减少 MDA 增生,缓解了脂质过氧化过程,使叶片 MDA 的含量出现递减趋势,来抵御干旱胁迫,维持生长。这与龚春梅等[44]研究的芦苇在不同水分梯度上表现出来的抗氧化机理的结果一致。

3.3　旱生芦苇光合特征影响因子的比较

干旱环境对植物光合效率的抑制作用比较复杂,涉及到诸多生理生态因子,而且与实验植物的种类、生长状况以及处理方式密切相关[6,45-47]。RDA 分析(图 6)结果表明,Gs、Tr 、Ci 、Chl、SP 和 SS 是芦苇叶片 Pn 的主要影响因子,其对 Pn 的重要性大小顺序为 Gs>SP>Chl>Tr> Ci>SS。这表明旱生芦苇的 Pn 在气孔严格调控的基础之上,与叶片 SP、Chl、Tr、Ci 和 SS 存在紧密联系,Pn 的变化是一个比较复杂的生理过程,受植物自身生理和环境因子的共同影响[48]。然而,光合作用受生理因子的影响会随着植物种类、土壤条件、天气状况的不同而发生较大的变化。付为国等[49]研究发现湿地芦苇叶片 Pn 与 Tr 和 Gs 存在显著相关性;周洪华等[50]研究得出胡杨叶片 Pn 主要受到光合有效辐射和大气 CO_2浓度的影响。植物往往通过自身生理因素和外界环境因子共同影响光合作用,而本研究则着重探讨了植物自身生理因素对其光合特征的影响,今后的研究工作需要结合植物的生理因素及环境因子,进一步探讨影响植物光合作用的生态因子及其作用机理,以综合评价荒漠植物对干旱环境的适应机制。另外,自然环境中的环境因子往往通过复杂的相互作用共同对植物产生影响,而本试验只考虑了地下水位一种因素。土壤养分、温度、光强等因子也是影响旱生芦苇生长的重要因素,它们与水分之间如何共同对旱生芦苇产生影响,旱生芦苇对这些生态因子综合作用的适应性如何,都是值得进一步深入研究的内容。

3.4　结论

(1)随地下水位的降低,旱生芦苇光和参数(Pn、Tr、Gs 和 Ci)均呈先增后减的变化趋势,在地下水位为 2m 时均达到最大值,可见适宜旱生芦苇生长的最佳地下水位是 2 m。

(2)旱生芦苇通过 Chl 含量的变化来适应干旱胁迫以维持较高光合效率;Pro、SS 和 SP 含量在抑制干旱胁迫过程中存在相互补偿的关系;MDA 含量呈先增后减的变化趋势来抑制干旱胁迫对其叶片细胞膜的伤害;SOD 比 CAT 对干旱胁迫反应更敏感,是旱生芦苇适应干旱胁迫的主要抗氧化酶。

(3)旱生芦苇生理因子对 Pn 的重要性大小顺序为 Gs>SP>Chl>Tr>Ci>SS,表明 Pn 在气孔调控的基础之上,与叶片 SP、Chl、Tr、Ci 和 SS 存在紧密联系。

参考文献(References):

[1] 房玉林, 惠竹梅, 陈洁, 何建林, 张振文. 水分胁迫对葡萄光合特性的影响. 干旱地区农业研究, 2006, 24(2): 135-138.

[2] Máguas C, Rascher K G, Martins-Loução A, Carvalho P, Pinho P, Ramos M, Correia O, Werner C. Responses of woody species to spatial and temporal ground water changes in coastal sand dune systems. Biogeosciences, 2011, 8(12): 3823-3832.

[3] Horton J L, Kolb T E, Hart S C. Physiological response to groundwater depth varies among species and with river flow regulation. Ecological Applications, 2001, 11(4): 1046-1059.

[4] Miller G R, Chen X Y, Rubin Y, Ma S Y, Baldocchi D D. Groundwater uptake by woody vegetation in a semiarid oak savanna. Water Resources Research, 2010, 46(10): W10503.

[5] Souza R P, Machado E C, Silva J A B, Lagôa A M M A, Silveira J A G. Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery. Environmental and Experimental Botany, 2004, 51(1): 45-56.

[6] Flexas J, Medrano H. Drought-inhibition of photosynthesis in C_3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. Annals of Botany, 2002, 89(2): 183-189.

[7] Lawson T, Oxborough K, Morison J I L, Baker N R. Article the responses of guard and mesophyll cell photosynthesis to CO_2, O_2, light, and water stress in a range of species are similar. Journal of Experimental Botany, 2003, 54(388): 1743-1752.

[8] 韩刚, 赵忠. 不同土壤水分下 4 种沙生灌木的光合光响应特性. 生态学报, 2010, 30(15): 4019-4026.

[9] 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.

[10] Li X Y, Zhang X M, Zeng F J, Foetzki A, Thomas F M, Li X M, Runge M, He X Y. Water Relations on *Alhagi sparsifolia* in the Southern fringe of Taklamakan desert. Acta Botanica Sinica, 2002, 44(10): 1219-1224.

[11] 赵文智, 刘鹄. 荒漠区植被对地下水埋深响应研究进展. 生态学报, 2006, 26(8): 2702-2708.

[12] Rodriguez-Iturbe I. Ecohydrology: a hydrologic perspective of climate - soil - vegetation dynamies. Water Resources Research, 2000, 36(1): 3-9.

[13] 郭占荣, 刘花台. 西北内陆盆地天然植被的地下水生态埋深. 干旱区资源与环境, 2005, 19(3): 157-161.

[14] 樊自立, 陈亚宁, 李和平, 马英杰, 艾里西尔·库尔班, 阿布都米吉提. 中国西北干旱区生态地下水埋深适宜深度的确定. 干旱区资源与环境, 2008, 22(2): 1-5.

[15] 何玉惠, 赵哈林, 刘新平, 赵学勇. 科尔沁沙地典型生境下芦苇的生长特征分析. 中国沙漠, 2009, 29(2): 288-292.

[16] Kiviat E. Ecosystem services of *Phragmites* in North America with emphasis on habitat functions. AoB Plants, 2013, 5: plt008.

[17] Deegan B M, White S D, Ganf G G. The influence of water level fluctuations on the growth of four emergent macrophyte species. Aquatic Botany, 2007, 86(4): 309-315.

[18] Pagter M, Bragato C, Brix H. Tolerance and physiological responses of *Phragmites australis* to water deficit. Aquatic Botany, 2005, 81(4): 285-299.

[19] Yang Z F, Xie T, Liu Q. Physiological responses of *Phragmites australis* to the combined effects of water and salinity stress. Ecohydrology, 2014, 7(2): 420-426.

[20] Gorai M, Ennajeh M, Khemira H, Neffati M. Combined effect of NaCl-salinity and hypoxia on growth, photosynthesis, water relations and solute accumulation in *Phragmites australis* plants. Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 2010, 205(7): 462-470.

[21] Jampeetong A, Brix H. Effects of NaCl salinity on growth, morphology, photosynthesis and proline accumulation of *Salvinia natans*. Aquatic Botany, 2009, 91(3): 181-186.

[22] Hanganu J, Mihail G, Coops H. Responses of ecotypes of *Phragmites australis* to increased seawater influence: a field study in the Danube Delta, Romania. Aquatic Botany, 1999, 64(3/4): 351-358.

[23] 张立运, 陈昌笃. 论古尔班通古特沙漠植物多样性的一般特点. 生态学报, 2002, 22(11): 1923-1932.

[24] 高俊凤. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 2006.

[25] 刘家尧, 刘新. 植物生理学实验教程. 北京: 高等教育出版社, 2010.

[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, 2007.

[27] 郑炳松. 现代植物生理生化研究技术. 北京: 气象出版社, 2006.

[28] Sofo A, Dichio B, Montanaro G, Xiloyannis C. Photosynthetic performance and light response of two olive cultivars under different water and light regimes. Photosynthetica, 2009, 47(4): 602-608.

[29] 马赟花, 张铜会, 刘新平. 半干旱区沙地芦苇对浅水位变化的生理生态响应. 生态学报, 2013, 33(21): 6984-6991.

[30] 李修仓, 胡顺军, 李岳坦, 李雪梅. 干旱区旱生芦苇根系分布及土壤水分动态. 草业学报, 2008, 17(2): 97-101.

[31] 刘永贤, 曾祥难, 周晓, 农梦玲, 欧清华. 水涝胁迫对烟草生理生化特征影响的研究进展. 广西农学报, 2007, 22(1): 32-33, 38-38.

[32] 朱教君, 康宏樟, 李智辉, 王国臣, 张日升. 水分胁迫对不同年龄沙地樟子松幼苗存活与光合特性影响. 生态学报, 2005, 25(10): 2527-2533.

[33] 陈模舜, 柯世省, 倪琼琼. 田间珊瑚树净光合速率及生态因子的日变化. 四川师范大学学报: 自然科学版, 2004, 27(3): 298-302.

[34] 陶俊, 陈鹏, 佘旭东. 银杏光合特性的研究. 园艺学报, 1999, 26(3): 157-160.
[35] 谢涛, 杨志峰. 水分胁迫对黄河三角洲河口湿地芦苇光合参数的影响. 应用生态学报, 2009, 20(3): 562-568.
[36] 陈敏, 陈亚宁, 李卫红, 陈亚鹏. 不同地下水埋深柽柳、芦苇的生理响应. 干旱区地理, 2009, 32(1): 72-80.
[37] 曹昀, 王国祥, 张聃. 干旱对芦苇幼苗生长和叶绿素荧光的影响. 干旱区地理, 2008, 31(6): 862-869.
[38] 邓春暖, 章光新, 潘响亮. 干旱胁迫对莫莫格湿地芦苇叶片光合生理生态的影响机理研究. 湿地科学, 2012, 10(2): 136-141.
[39] Rosales-Serna R, Kohashi-Shibata J, Acosta-Gallegos J A, Trejo-López C, Ortiz-Cereceres J, Kelly J D. Biomass distribution, maturity acceleration and yield in drought-stressed common bean cultivars. Field Crops Research, 2004, 85(2/3): 203-211.
[40] 吕晋慧, 任磊, 李艳锋, 王玄, 赵夏陆, 张春来. 不同基因型茶菊对盐胁迫的响应. 植物生态学报, 2013, 37(7): 656-664.
[41] 何开跃, 李晓储, 黄利斌, 张永兵, 胡晓健. 干旱胁迫对木兰科 5 树种生理生化指标的影响. 植物资源与环境学报, 2004, 13(4): 20-23.
[42] De Campos M K F, De Carvalho K, De Souza F S, Marur C J, Pereira L F P, Filho J C B, Vieira L G E. Drought tolerance and antioxidant enzymatic activity in transgenic 'Swingle' citrumelo plants over-accumulating proline. Environmental and Experimental Botany, 2011, 72(2): 242-250.
[43] 裴斌, 张光灿, 张淑勇, 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.
[44] 龚春梅, 宁蓬勃, 王根轩, 魏小平, 贾亚宁. 沿绿洲-荒漠过渡带水分梯度分布的芦苇抗氧化保护机理. 草业学报, 2007, 16(4): 41-46.
[45] 卢从明, 张其德, 匡廷云, 王忠, 高煜珠. 水分胁迫抑制水稻光合作用的机理. 作物学报, 1994, 20(5): 601-606.
[46] 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.
[47] 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(*Cupressus funebris* Endl.)幼苗气体交换的影响. 生态学报, 2007, 27(9): 3601-3608.
[48] 郭天财, 王之杰, 王永华. 不同穗型小麦品种旗叶光合作用日变化的研究. 西北植物学报, 2002, 22(3): 000554-560.
[49] 付为国, 李萍萍, 卞新民, 吴沿友, 曹秋玉. 镇江北固山湿地芦苇光合日变化的研究. 西北植物学报, 2006, 26(3): 496-501.
[50] 周洪华, 陈亚宁, 李卫红, 陈亚鹏. 塔里木河下游胡杨气体交换特性及其环境解释. 中国沙漠, 2008, 28(4): 665-672.