

地上生物量负向扰动对干旱荒漠区补植沙拐枣幼株光化学过程的影响

朱成刚¹, 李卫红^{1*}, 马建新¹, 马晓东²

(1. 中国科学院新疆生态与地理研究所 荒漠与绿洲生态国家重点实验室, 新疆 乌鲁木齐 830011;

2. 新疆师范大学生命科学与化学学院, 新疆 乌鲁木齐 830054)

摘要:本研究通过试验模拟了不同强度的地上生物量刈割扰动(对照, 30%, 50%和 70%), 并监测了试验沙拐枣幼株的光化学特性, 旨在研究补植灌木人工刈割作为饲草过程中, 地上生物量负向扰动对沙拐枣幼株光系统 II (PS II) 光化学过程的影响。结果显示, 扰动强度与幼株光化学过程的响应并非简单线性关系; 扰动 30% 地上生物量的幼株表现出最高的 PS II 光化学效率与光合能力; 高强度地上生物量负向扰动下, 虽然幼株能通过自身调节机制保证 PS II 的正常功能与完整性, 并能在光化学过程被抑制时通过热耗散消耗多数过剩刺激能, 使过剩刺激份额保持稳定, 但是高强度的扰动(>50%) 将降低幼株光合能力, 电子传递速率及光化学效率与活性, 并最终影响幼株的正常生长。

关键词:光合作用; 光化学效率; 光化学淬灭; 非光化学淬灭; 激能耗散

中图分类号: S665.101; Q945.11 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-5759(2013)02-0281-09

荒漠河岸林是干旱区荒漠独特且脆弱的河岸生态系统, 它给区域内植物与动物保持高生物多样性提供了重要的生境^[1], 并为荒漠绿洲提供了天然的防沙屏障^[2,3]。沿着中国最大的内陆河—塔里木河流域发育的荒漠河岸林生态系统就是其中最典型的一个。但是在近五十年来人类活动(主要为中上游不合理的水土开发)扰动的压力下, 塔里木河下游地表水文过程被很大地改变, 造成下游荒漠河岸林生态系统严重退化^[4,5]。为恢复这一区域的荒漠河岸林生态系统, 近五年来在塔里木河下游实施了包括生态围栏封育及灌木补植等措施的生态植被恢复工程, 希望能够加速退化的生态系统的恢复重建。头状沙拐枣 (*Calligonum caput-medusae*) 就是生态恢复区内补植的一种沙生灌木。

沙拐枣是一种 C₄ 光合类型的灌木, 蓼科 (Polygonaceae), 沙拐枣属 (*Calligonum*)^[6], 有超过 60 个种分布遍及亚洲中西部、欧洲南部以及非洲北部, 是干旱荒漠区重要的优势植物种^[7-9]。头状沙拐枣因为其生长迅速, 耐干旱、盐碱及沙埋的特性被从新疆北部引入, 作为生态植被恢复区的先锋框架物种。虽然恢复区进行了围栏封育, 但是居住在封育区内贫困的当地牧民的山羊仍然会对适口性较好的补植沙拐枣幼株进行啃咬取食。

考虑到植物的生长冗余及补偿机理, 我们提出并尝试在对补植恢复区进行严格封育的同时, 通过人工刈割采集部分补植灌木地上生物量作为牧民饲草的措施。但是, 刈割的合适比例以及刈割对补植沙拐枣幼株地上生物量的负向扰动会对幼株造成怎样的影响还不清楚, 尤其是对幼株关键生理过程的影响, 如光合作用。光合作用是与植物生长密切相关且对环境变化响应敏感的一种重要的植物生理代谢过程^[10,11], 对环境的改变有敏感的反应, 特别是光系统 II (PS II) 常常因外界环境变化导致的胁迫而使光化学效率下降, 并引发光抑制甚至光氧化损伤, 结果可能损伤光合器官, 并最终影响植物的生长甚至生存^[12-14]。以往在刈割对植物的影响研究中, 主要集中于刈割期^[15,16]和刈割强度^[17]对牧草产量和品质、生物量及生长性状、生长速率及根系发育等方面^[18,19], 而在极端干旱区的恶劣环境中, 刈割对补植灌木幼株关键生理过程的影响尚有一些不了解的地方, 本研究以此为切入点, 通过控制试验, 设置了不同比例的地上生物量刈割扰动, 研究分析了不同强度刈割造成的地上生物量负向扰动对

收稿日期: 2012-03-28; 改回日期: 2012-07-26

基金项目: 国家自然科学基金项目 (No. 41101533, No. 91025025) 资助。

作者简介: 朱成刚 (1976-), 男, 江苏铜山人, 博士。E-mail: zhuchg@ms.xjb.ac.cn

* 通讯作者。E-mail: liwh@ms.xjb.ac.cn

沙拐枣幼株 PS II 光化学效率和活性的影响,以及这种影响是否会对幼株光系统造成损伤,旨在从能量转换与代谢的角度去认识地上生物量负向扰动对补植幼株光合生理过程的影响。希望借此研究为将来塔里木河下游植被恢复区的管理及相关保育措施提供有用的信息。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于塔里木河下游(39°8′~41°45′ N, 85°42′~89°17′ E) 塔克拉玛干沙漠和库鲁克沙漠之间, 试验布设在塔里木河下游英苏的生态恢复示范区内。整个区域属典型的极端干旱温带大陆性气候, 年均降水量小于 50 mm, 潜在蒸发量约为 2 700 mm, 多风且干燥, 全年太阳辐射介于 5 692~6 360 MJ/m², 年日照时数 2 780~2 980 h, 年积温 (>10℃) 为 4 040~4 300℃, 日平均气温 13~17℃^[20]。由于近 40 年的干流河道断流, 无天然地表水到达下游, 塔里木河下游荒漠河岸林生态系统退化严重, 植物衰败, 沙丘活化。2007 年在英苏施工并建设的生态恢复示范区, 旨在通过人工补植先锋框架灌木物种与本土优势灌木物种, 加速退化生态系统的恢复。

1.2 试验材料

本试验所用植物为两年生头状沙拐枣幼株, 头状沙拐枣是一种根系较为发达的沙生灌木, 垂直根系可以深扎到 2 m 以下, 水平根在地下约 20 cm 以下发出, 水平根与主垂直根呈近 90°相交, 可以发育多层, 可延伸超过 3 m, 最长可以达到近 30 m。成株多高于 2 m, 冠幅 150~220 cm, 每年 5 月开花结果, 叶退化, 光合作用主要通过同化枝进行, 为 C₄ 型光合作物。因为含有较丰富的粗蛋白质和较低的粗纤维, 无氮浸出物丰富, 头状沙拐枣是干旱区家畜喜食的一种作物。

1.3 实验设计与数据收集

试验共设计 3 个地上生物量刈割扰动比例, 30%, 50% 和 70%, 并设无干扰对照, 在 2010 年 5 月下旬及 6 月中旬对试验植株分别进行控制比例的地上生物量剪除, 剪除主要以绿色生物量为主, 按幼株冠幅进行大致比例的刈割, 每个干扰比例设 10 个重复。随后经过约 2 周的生长恢复, 在夏季最炎热的 7 月初对不同比例扰动植株的光化学特征进行测定与研究。测定选取幼株冠层顶端无遮阴同化枝进行。

表征沙拐枣光化学特性的叶绿素荧光数据采用便携式叶绿素荧光仪 (MINI-PAM, WALZ, 德国) 在 2010 年 7 月初进行野外实地测定。测量光选用光强 < 0.1 μmol/m² · s 的红光, 饱和脉冲由内置卤光灯提供, 光强 > 10 000 μmol/m² · s, 作用时间 0.8 s。测量于每日 8:00—20:00 连续进行, 间隔 2 h。测量时随机选取各试验样本沙拐枣同化枝, 进行不同时段稳态荧光 F_s 和光适应下最大荧光 F_m' 的测定, 每个处理每个时段重复 20 次, 沙拐枣同化枝暗适应下的初始荧光 F_o 和最大荧光 F_m 值于每天黎明前 5:30 和正午 12:00 黑布遮光暗适应 20 min 后分别测定, 重复 10 次。光适应下初始荧光 F_o'、光适应下实际光化学效率 Φ_{PSII} (effective photochemical efficiency of PS II in the light-adaptation leaves)、电子传递速率 ETR (electron transportation rate)、暗适应下潜在最大光化学效率 F_v/F_m (maximal photochemical efficiency of PS II in the dark-adaptation leaves)、光化学淬灭系数 qP (photochemical quenching coefficient)、非光化学淬灭 NPQ (non-photochemistry quenching), 调节性能量耗散量子产量 Y_(NPQ) (the yield for dissipation by down-regulation) 通过公式计算得出, 计算公式分别如下:

$$F_o' = \frac{F_o}{(F_v/F_m + F_o/F_m')} \quad [21] \quad (1)$$

$$\Phi_{PSII} = \frac{(F_m' - F_s)}{F_m'} \quad [22] \quad (2)$$

$$ETR = \frac{(F_m' - F_s)}{F_m'} \times PAR \times 0.5 \times 0.84 \quad (3)$$

$$F_v/F_m = \frac{(F_m - F_o)}{F_m} \quad (4)$$

$$qP = \frac{F_m' - F_s}{F_m' - F_o'} \quad [23] \quad (5)$$

$$NPQ = (F_m/F_m') - 1 \quad [24] \quad (6)$$

$$Y_{(NPQ)} = 1 - \Phi_{PSII} - \frac{1}{\left(NPQ + 1 + qP \times \frac{F_o'}{F_s(F_m/F_o - 1)} \right)} \quad [25] \quad (7)$$

沙拐枣光系统 II (PS II) 所捕获光能被分配至光化学反应的份额 (P)、热耗散份额 (D) 和既无法用于光化学也无法用于热耗散的过剩活化能份额 (X) 分别由以下经验公式计算得出。

$$P = (F_v'/F_m') \times qP^{[26]} \quad (8)$$

$$D = 1 - (F_v'/F_m') \quad (9)$$

$$X = (F_v'/F_m') \times (1 - qP) \quad (10)$$

对试验植株叶绿素含量的取样与光化学特性的测定同步进行, 野外取样后用纱布包裹后浸入液氮中保存至实验室分析。叶绿素含量采用分光光度法测定^[27], 用体积比为 2 : 1 的丙酮一无水乙醇混合液配成 95% 的溶液作为叶绿素提取液; 将保鲜同化枝样品用二次去离子水洗净, 滤纸吸干表面水分; 取样剪碎后称取 0.2 g 放入 50 mL 试管内, 加入配制好的提取液 25 mL, 取 3 个重复; 将试管加塞放置于 25℃ 的恒温箱内遮光提取叶绿素 24 h; 用具有波长自动校准功能, 波长精度较高的双光速分光光度计, 以提取溶剂作为空白, 分别测定叶绿素提取液在 645 和 663 nm 下的吸光度 A_{645} 和 A_{663} , 用修正的 Arnon 公式计算叶绿素含量:

$$\text{Chl a} = 12.63A_{663} - 2.59A_{645} \quad (11)$$

$$\text{Chl b} = 22.88A_{645} - 4.67A_{663} \quad (12)$$

$$\text{Chl a} + \text{Chl b} = 8.04A_{663} + 20.29A_{645} \quad (13)$$

测得叶绿素含量单位为 mg/L, 通过换算后得出每克鲜叶叶绿素含量 (mg/g)。

1.4 数据处理

所得数据均利用 SPSS 13.0 软件进行统计分析。通过方差分析 (ANOVA) 和 Pearson 相关系数评价检验对比数据差异是否显著以及不同因子间的相关关系; 应用 Sigmaplot 9.0 和 Excel 等软件进行数据处理和制图。其中实际光化学效率 Φ_{PSII} 和光化学淬灭系数 qP 与光合有效辐射 PAR 的关系曲线由三参数的单调指数递减函数 (single, three parameter exponential decay function) 拟合而成; 非光化学淬灭 NPQ、调节性能量耗散量子产量 $Y_{(NPQ)}$ 与 PAR 的关系曲线由三参数的单调指数上升函数 (single, three parameter exponential rise function) 拟合而得。

2 结果与分析

2.1 地上生物量扰动对补植沙拐枣幼株光化学效率和光化学活性的影响

试验显示: 并非所有比例的地上生物量负向扰动都会对沙拐枣幼株的光化学效率产生负面影响, 相反的, 扰动 30% 的沙拐枣幼株表现出更高的最大光化学效率 (表 1)。但是随着地上生物量 (主要是绿色部分) 扰动比例的增加, 沙拐枣幼株的最大光化学效率开始下降。在黎明前, 扰动 30% 地上生物量植株的 F_v/F_m 显著高于 50% 和 70% 处理植株, 至正午, 虽然各处理植株的 F_v/F_m 均出现显著下降, 且各扰动试验组间的差异性减小, 但是扰动 30% 的植株 F_v/F_m 仍高于 70% 处理植株 4.05%。光系统 II (PS II) 潜在活性 (F_v/F_o) 的最高值, 无论在黎明前或者正午, 均出现在扰动 30% 沙拐枣幼株中, 随着扰动比例的增加, PS II 潜在活性也会随之下降, 扰动 70% 的幼株 PS II 潜在活性较扰动 30% 的幼株和对照分别下降了 14.12% 和 7.94%。

为了更好地说明扰动下沙拐枣幼株的光化学效率, 根据试验结果计算并拟合了不同强度扰动下的沙拐枣幼株光适应下的有效光化学效率 Φ_{PSII} 随 PAR 的变化特征 (图 1)。结果显示, Φ_{PSII} 随 PAR 的变化趋势与地上生物量扰动强度并非简单的线性关系, 扰动 30% 的沙拐枣幼株保持着最高的 Φ_{PSII} , 对照组与扰动 50% 的试验组幼株的 Φ_{PSII} 随 PAR 的升高表现出基本一致的下降趋势, 而最低的 Φ_{PSII} 出现在高强度扰动试验组 (扰动 70%)。虽然各试验组之间的差异并不显著, 但是结果已经说明, 增大的地上生物量负向扰动强度会降低幼株的 PS II 光化学效率。对照及刈割扰动 30%, 50% 和 70% 地上生物量的幼株平均有效光化学效率分别为 0.632, 0.645, 0.632 和 0.606, 刈割 70% 的幼株有效光化学效率分别比对照和刈割 30% 幼株下降了 4.11% 和 6.44%。

表 1 不同强度地上生物量扰动下沙拐枣幼株 PS II 的最大光化学效率与潜在活性
 Table 1 The maximal photochemical efficiency and potential activity of PS II in *C. caput-medusae* seedlings under different disturbance intensity of aboveground biomass

处理 Treatment	F_v/F_m			F_v/F_o		
	黎明前 Predawn	正午 Midday	平均 Average	黎明前 Predawn	正午 Midday	平均 Average
CK	0.80±0.011 a	0.77±0.030 b	0.78±0.026	4.03±0.269 a	3.31±0.481 b	3.67±0.491
30%	0.82±0.010 ac	0.79±0.003 bc	0.80±0.016	4.21±0.277 ac	3.55±0.062 bc	3.88±0.408
50%	0.79±0.016 ad	0.77±0.018 b	0.78±0.020	3.82±0.386 ad	3.31±0.307 b	3.56±0.431
70%	0.79±0.014 ad	0.74±0.024 bd	0.77±0.027	3.78±0.300 ad	3.01±0.362 bd	3.40±0.499

表中的数值为 10 次重复的平均值±标准误 (n=10), 数值后面不同的小写字母表示不同试验组间或不同测量时段间差异显著 (P<0.05)。Values are means±SE of 10 replicates (n=10), and values followed by the different lowercase letters indicate significant (P<0.05) differences between treatments and different periods of time of surveys. 下同 The same below.

2.2 生物量扰动对幼株电子传递速率的影响

对所有幼株光系统 II 的光合电子传递速率监测显示 (图 2), 各试验组幼株光合电子传递速率 ETR 随 PAR 增大呈基本一致的增加趋势, 在高光强时段差异相对变大, 但总体差异不显著。各试验组幼株平均 ETR 大小顺序依次为刈割扰动 30% (342.37) > 50% (306.69) > CK (298.65) > 70% (298.21) 幼株。

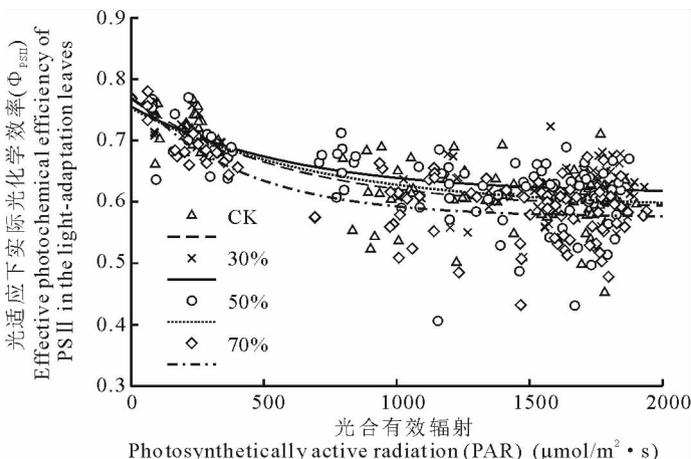


图 1 不同地上生物量扰动强度下沙拐枣幼株 PS II 光适应下有效光化学效率 (Φ_{PSII}) 特征

Fig. 1 The characteristics for effective photochemical efficiency of PS II in the light-adaptation leaves (Φ_{PSII}) of *C. caput-medusae* seedlings under different disturbance intensity of aboveground biomass

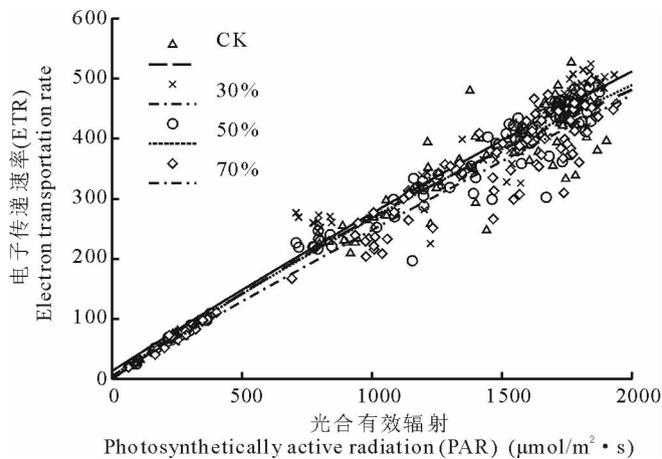


图 2 不同地上生物量扰动强度下沙拐枣幼株的电子传递速率 (ETR) 特征

Fig. 2 The characteristics of electron transport rate (ETR) of *C. caput-medusae* seedlings under different disturbance intensity of aboveground biomass

2.3 光化学淬灭特征与光系统吸收光能的分配

从沙拐枣幼株的光化学淬灭系数与光合有效辐射的关系拟合曲线可以看出 (图 3a), 沙拐枣幼株光化学淬灭系数随着光合有效辐射强度的增加在减少, 但是不同扰动试验组幼株的减少趋势并不一致。在低光强时段 (PAR<500 μmol/m²·s), 各不同处理的沙拐枣幼株的光化学淬灭随光强呈基本一致的变化趋势。但是随着光强的进一步增大, 不同强度地上生物量扰动下沙拐枣幼株的光化学淬灭系数的差异开始逐渐显著, 其中刈割扰动 30% 地上生物量的沙拐枣幼株与对照组幼株在高光强时段分别有着最高和最低的 qP, 对照与 30%, 50%, 70% 各扰动比例幼株平均 qP 分别为 0.82, 0.86, 0.84 和 0.83, 各处理幼株 qP 随 PAR 的下降幅度依次是 CK > 70% > 50% > 30%。

不同强度地上生物量扰动下沙拐枣幼株的非光化学淬灭(NPQ)和调节性能量耗散量子产量($Y_{(NPQ)}$)与光合有效辐射强度(PAR)关系曲线表现出较为一致的变化趋势(图 3b, c)。对照与 70%地上生物量扰动幼株的曲线较为接近,而扰动 30%与 50%的沙拐枣幼株的变化曲线较为接近。随着光强的增大,未干扰幼株表现出最大的 NPQ 与 $Y_{(NPQ)}$,而扰动 30%的沙拐枣幼株在高光强时段却有着最低的 NPQ 与 $Y_{(NPQ)}$ 。未扰动幼株的 NPQ 与 $Y_{(NPQ)}$ 平均显著高出扰动 30%幼株 27.78% 和 25%($P < 0.05$)。

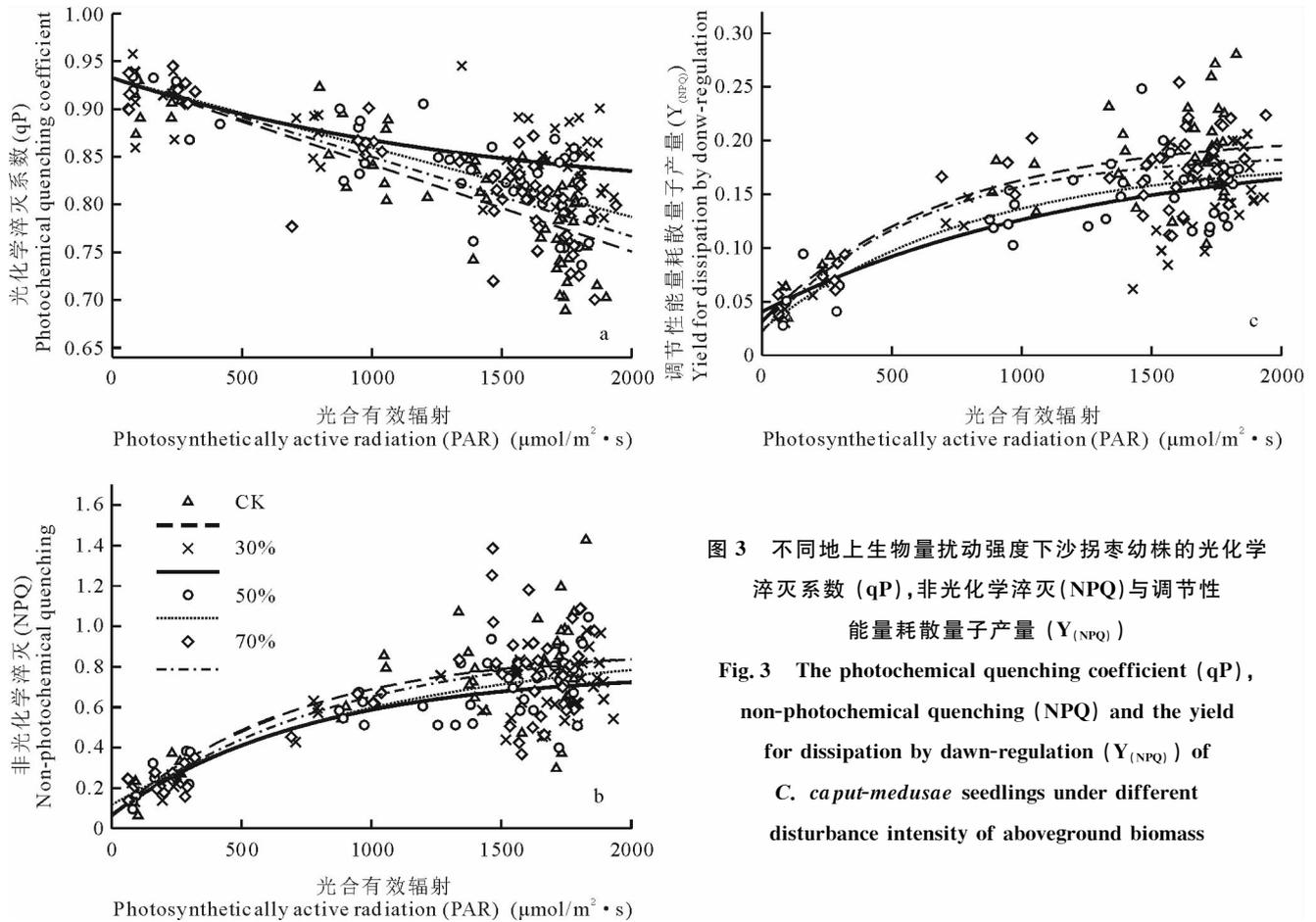


图 3 不同地上生物量扰动强度下沙拐枣幼株的光化学淬灭系数 (qP), 非光化学淬灭 (NPQ) 与调节性能量耗散量子产量 ($Y_{(NPQ)}$)

Fig. 3 The photochemical quenching coefficient (qP), non-photochemical quenching (NPQ) and the yield for dissipation by dawn-regulation ($Y_{(NPQ)}$) of *C. caput-medusae* seedlings under different disturbance intensity of aboveground biomass

对所有试验沙拐枣幼株 PS II 所吸收的光能能量配额进行估算结果显示 (表 2), 随着光强的增大, 从黎明到正午, 所有沙拐枣幼株将 PS II 吸收的光能应用到光化学反应的份额 (P) 显著减少, 同时以热的形式耗散的能量份额 (D) 以及过剩的激化能份额 (X) 显著增大, P 表现出与 D、X 的负相关关系。除了正午时段扰动 30% 的沙拐枣幼株的 P 和 D 分别显著高于和低于其他处理外, 其余时段各试验组幼株间能量分配份额无显著差距 ($P > 0.05$)。扰动 30% 的幼株整体表现出更高的光合活性与光化学效率, 无论全天还是高光强时段, 其对捕获光能的利用效率相对最高, 能将超过 65% 的激化能用于光化学作用。未扰动植株与扰动 70% 植株有着相对最低的 P 和相对最高的 D 与 X。

2.4 地上生物量扰动对补植灌木幼株光合色素含量的影响

叶绿素是植物主要的捕光色素, 也是决定植物光能捕获效率最直接的一个因素。对未干扰沙拐枣幼株及不同比例生物量扰动幼株的同化枝叶绿素含量分析可以看出 (表 3), 随着扰动比例的增大, 沙拐枣幼株同化枝中叶绿素 a、叶绿素 b 含量以及叶绿素总量均呈上升趋势, 而叶绿素 a/b 则是先增加后降低, 扰动 30% 幼株有着最高的叶绿素 a/b 值。在叶绿素组成中叶绿素 a 含量始终显著高于叶绿素 b, 但是在实验过程中, 叶绿素 b 随着扰动比例的增大, 增加幅度要显著大于叶绿素 a。扰动 70% 地上生物量的沙拐枣幼株同化枝叶绿素 a 含量较对照增加了 21.41%, 而叶绿素 b 则增加了 41.64%。

表 2 不同地上生物量扰动强度下沙拐枣幼株 PS II 吸收的光能分配用于光化学反应的份额 (P), 用于热耗散份额 (D) 与过剩的激能份额 (X)

Table 2 The fractions of the excitation energy absorbed by PS II in *C. caput-medusae* seedlings allocated to PS II photochemistry (P), thermal dissipation (D) and excess excitation energy (X) under different disturbance intensity of aboveground biomass

处理 Treatment	P (%)			D (%)			X (%)		
	黎明 Dawn	正午 Midday	平均 Average	黎明 Dawn	正午 Midday	平均 Average	黎明 Dawn	正午 Midday	平均 Average
CK	68.37±1.89 a	56.83±1.73 d	62.60±3.09	25.17±1.53 b	30.65±1.77 e	27.91±1.46	6.46±1.14 c	12.52±1.79 g	9.49±1.62
30%	69.18±0.99 a	62.06±0.71 h	65.62±1.90	24.64±0.60 b	26.61±0.66 f	25.62±0.53	6.19±0.85 c	11.33±0.68 g	8.76±1.37
50%	68.12±1.62 a	58.58±2.20 d	62.85±2.28	25.74±1.15 b	29.01±1.73 e	27.58±0.87	6.14±1.62 c	12.41±1.19 g	9.57±1.68
70%	66.50±1.92 a	57.12±3.08 d	61.81±2.51	25.75±2.00 b	29.99±2.34 e	27.17±1.13	7.75±0.40 c	12.89±0.95 g	11.02±1.37

表中的数值是 20 个重复的平均值±标准误 (n=20)。Values are means±SE of twenty replicates (n=20)。

3 讨论

大多数高等植物的生长主要依靠其地上绿色部分进行的光合作用,而刈割对补植灌木地上生物量的扰动主要集中于这一部分,这势必将影响到补植灌木幼株的光合作用与生长,尤其是对光合作用中光能的捕获与代谢将产生直接的影响。试验结果显示,地上生物量的扰动对沙拐枣幼株光合作用的影响与扰动强度并非简单线性关系,扰动 30% 的沙拐枣幼株表现出高于对照的最高的光化学效率与活性。这是因为在正常情况下,植物冠层完全暴露在阳光下的叶(同化枝)会捕获超出其光化学过程能够利用的光能,这些过剩的能量常常导致光系统反应中心的钝化甚至光抑制,进而引起光系统 II 的效率下降并影响到整个光合作用过程^[21,23]。而对地上生物量绿色部分的少量扰动,适当地减少了光合面积,降低了植株对光能的捕获,这有可能在一定程度上缓解植株能量过剩产生的电子压力,并使光系统以更高的效率工作。一般来讲,因为胁迫或基因型差异光合能力较低的植物,在相同的光环境中总是表现出较低的光化学光能利用份额(P)和较高的吸收光能热耗散份额(D),并表现出较低的 Φ_{PSII} 和 F_v/F_m ^[28-30]。而扰动 30% 的沙拐枣幼株表现出相对更高的 P, qP, F_v/F_m 和相对更低的 D, NPQ 说明,扰动 30% 的植株有着更高的光合能力。

但是,随着地上生物量扰动强度的增大,更大比例的光合面积的下降对沙拐枣幼株光化学过程的负面影响逐渐增强,光系统 II 的光化学效率与活性降低,光合能力减弱。这是因为增大的地上生物量扰动直接影响到了与植物生长及光合作用过程密切相关的物质与能量的供应与需求。对沙拐枣幼株地上生物量的高比例扰动会直接大幅度降低整个植株捕光系统份额,减弱植株对光能的捕获量,进而直接降低了用于光合作用的能量供应。叶绿素含量随着扰动比例的增大而增加,正是幼株为捕获更多光能而表现出的生理响应,但是叶绿素组成格局在高比例扰动下更倾向于能够捕获高能蓝紫光的叶绿素 b,使得叶绿素 a/b 值下降,这指示了光能利用效率与能力的减弱。表现为在早晚光强相对较低的时段,高于 50% 扰动比例的沙拐枣幼株有着相对更低的 Φ_{PSII} , F_v/F_m 与 P 值。因为地上生物量的减少直接降低了幼株对过剩光能的热耗散能力,尤其在正午高光强时段,加之地上生物量扰动对光合器官的直接减少及对 CO₂ 获取的影响会抑制光合作用,并降低光合作用对能量的需求与实际消耗,所以即使高扰动下幼株捕获的光能总额在减少,但是过剩光能的份额 (X) 较对照并未减少,甚至在 70% 扰动下还有所增加。

下降的光合能力与光系统 II 效率和活性会导致电子的产生与利用上的不平衡,并改变光量子效率,而由此引

表 3 不同地上生物量扰动强度下沙拐枣幼株同化枝内叶绿素含量

Table 3 The chlorophyll content in foliage branch of *C. caput-medusae* seedlings under different disturbance intensity of aboveground biomass

处理 Treatment	叶绿素 a	叶绿素 b	叶绿素 a 和 b	叶绿素 a/b
	Chlorophyll a (mg/g)	Chlorophyll b (mg/g)	Chlorophyll a+b (mg/g)	Chlorophyll a/b
CK	0.788 3	0.275 2	1.063 5	2.864 0
30%	0.812 2	0.282 8	1.095 0	2.871 8
50%	0.845 1	0.297 2	1.142 3	2.842 9
70%	0.957 1	0.389 8	1.346 9	2.455 3

发的过剩的激化能在 PS II 反应中心与天线上的耗散可能会产生一些活性氧物质^[31,32]。这些物质可能会对植株产生氧化胁迫,损伤光系统与细胞膜脂以及引起酶失活^[33,34]。在本试验中,虽然高强度的地上生物量扰动造成了沙拐枣幼株光系统 II 光化学效率与活性的降低,并降低了植株的光合能力,但是反映植物光系统 II 健康状况的 F_v/F_m 总体处于相对适宜的数值,黎明前的值保持在 0.79~0.80,虽然到正午出现不同程度的下降,但是经过夜晚能够有效恢复。说明高强度地上生物量扰动所造成的沙拐枣幼株光系统 II 效率的下降更多的是一种光保护调节机制,并没有发生因为光抑制而造成的光系统损伤。分析也显示,虽然高强度地上生物量扰动能够造成了幼株 PS II 能量代谢的不平衡,但是 P 与 D 显著的负相关关系和 P 与 D 的回归曲线(图 4)说明,当 PS II 吸收的光能用于光化学的份额被抑制时,超过 75% 的过剩能量可以通过热的形式耗散,这保证了受干扰幼株 PS II 过剩能量能保持在一个相对稳定的状态,不至于损伤光合器官。

4 结论

刈割造成的地上生物量负向扰动会影响到沙拐枣幼株的光化学过程,并在一定程度上会造成沙拐枣幼株 PS II 能量代谢的失衡。但是刈割对补植灌木沙拐枣幼株地上生物量的扰动强度与其对植株光化学过程的影响并非简单的线性关系。适度的低强度扰动不会对沙拐枣幼株的光化学过程造成负面影响,反而会在一定程度上提升幼株的 PS II 光化学效率、活性以及光合能力。因此在每年春、夏季通过人工对生态恢复区补植沙拐枣灌木地上生物量进行部分剪除(不大于 30%)作为禁牧恢复区附近牧民家畜的饲料是可行的。

随着地上生物量刈割扰动强度的增大,其对沙拐枣幼株光化学过程的负面影响逐渐加剧。虽然幼株能够在自身调节机制下保持高强度扰动下植株光系统的正常功能,但是高强度地上生物量的负向扰动将会影响到沙拐枣幼株能量与物质的代谢,并因降低幼株的光化学效率、潜在活性与光能利用能力而影响整个植株的光合作用,进而影响到植株的正常生长。因此,在生态植被恢复区内无管理的任意放牧必须严格禁止,刈割比例也不宜超过 50%。

参考文献:

- [1] Thevs N. Tugay vegetation in the middle reaches of the Tarim River: vegetation types and their ecology[J]. Archives of Nature Conserv and Landscape Research, 2005, 44: 64-84.
- [2] Gries D, Foetzki A, Arndt S K, et al. Production of perennial vegetation in an oasis-desert transition zone in NW China-allo-metric estimation, and assessment of flooding and use effects[J]. Plant Ecology, 2005, 181: 23-43.
- [3] Thomas F M, Foetzki A, Arndt S K, et al. Water use by perennial plants in the transition zone between river oasis and desert in NW China[J]. Basic and Applied Ecology, 2006, 7: 253-267.
- [4] Chen Y N, Zilliacus H, Li W H, et al. Ground-water level affects plant species diversity along the lower reaches of the Tarim River, Western China[J]. Journal of Arid Environment, 2006, 66: 231-246.
- [5] Hao X M, Li W H, Huang X, et al. Assessment of the groundwater threshold of desert riparian forest vegetation along the middle and lower reaches of the Tarim River, China[J]. Hydrological Process, 2010, 24: 178-186.
- [6] Wang R Z. C_4 plants in the deserts of China: occurrence of C_4 photosynthesis and its morphological functional types[J]. Photosynthetica, 2007, 45: 167-171.
- [7] Singh G. Influence of soil moisture and gradient on growth and biomass production of *Calligonum polygonoides* in Indian des-

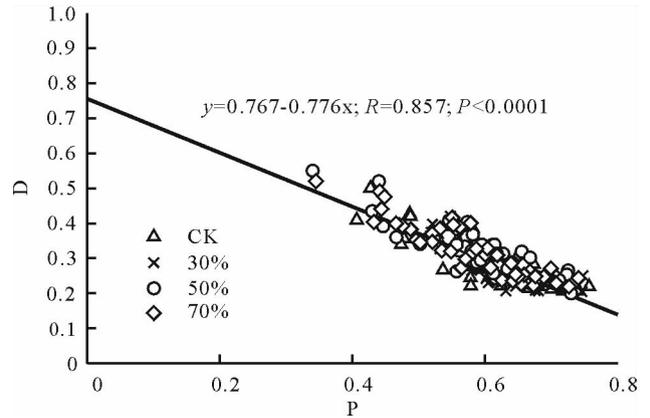


图 4 放牧扰动下沙拐枣幼株 PS II 吸收光能用于光化学过程的份额 (P) 与热耗散份额 (D) 的关系
Fig. 4 The relationship between the fractions of using in photochemistry (P) and thermal dissipation (D) of the energy absorbed by the PS II antennae of *C. caput-medusae* under disturbance of grazing

- ert affected by surface vegetation[J]. *Journal of Arid Environment*, 2004, 56: 541-558.
- [8] Dhief A, Gorai M, Aschi-Smiti S, *et al.* Comparative phenological and water potential patterns of three *Calligonum* species in the eastern Great Erg of Tunisia[J]. *Flora*, 2009, 204(8): 581-592.
- [9] 邱真静, 李毅, 种培芳. PEG 胁迫对不同地理种源沙拐枣生理特性的影响[J]. *草业学报*, 2011, 20(3): 108-114.
- [10] Lambers H, Chapin F S, Pons T L. *Photosynthesis in Plant Physiological Ecology*[M]. New York Inc: Springer-verlag, 1998: 8-50.
- [11] 朱成刚, 李卫红, 马建新, 等. 塔里木河下游地下水位对怪柳叶绿素荧光特性的影响[J]. *应用生态学报*, 2010, 21(7): 1689-1696.
- [12] 莫亿伟, 郭振飞, 谢江辉. 温度胁迫对柱花草叶绿素荧光参数和光合速率的影响[J]. *草业学报*, 2011, 20(1): 96-101.
- [13] Hamerlynck E P, Huxman T E. Ecophysiology of two sonoran desert evergreen shrubs during extreme drought[J]. *Journal of Arid Environment*, 2009, 73: 582-585.
- [14] Mathur S, Allakhverdiev S I, Jajoo A. Analysis of high temperature stress on the dynamics of antenna size and reducing side heterogeneity of photosystem II in wheat leaves (*Triticum aestivum*)[J]. *Biochimicaet Biophysica Acta*, 2011, 1807: 22-29.
- [15] 霍成君, 韩建国, 洪洪曾, 等. 刈割期及留茬高度对混播草地产草量及品质的影响[J]. *草地学报*, 2001, 9(4): 257-264.
- [16] 丁成龙, 顾洪如, 许能祥, 等. 不同刈割期对多花黑麦草产量及品质的影响[J]. *草业学报*, 2011, 20(6): 186-194.
- [17] 章家恩, 刘文高, 陈景青, 等. 不同刈割强度对牧草地上部和地下部生长性状的影响[J]. *应用生态学报*, 2005, 16(9): 1740-1744.
- [18] 郭正刚, 刘慧霞, 王彦荣. 刈割对紫花苜蓿根系生长影响的初步分析[J]. *西北植物学报*, 2004, 24(2): 215-220.
- [19] 张永亮, 胡自强, 赵海新, 等. 刈割对混播当年生物量及再生速率的影响[J]. *草地学报*, 2004, 4: 308-312.
- [20] Liu J Z, Chen Y N, Chen Y J, *et al.* Degradation of *Populus euphratica* community in the lower reaches of the Tarim River, Xinjiang, China[J]. *Journal of Environmental Sciences*, 2005, 17(5): 740-747.
- [21] Oxborough K, Baker N R. Resolving chlorophyll fluorescence images of photosynthetic efficiency into photochemical and non-photochemical components—calculation of qP and F_v/F_m without measuring F_o' [J]. *Photosynthesis Research*, 1997, 54: 135-142.
- [22] Genty B, Briantais J M, Baker N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence[J]. *Biochimicaet Biophysica Acta*, 1989, 990: 87-92.
- [23] Schreiber U, Schliwa U, Bilger W. Continuous recording of photochemical and non-photochemical fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer[J]. *Photosynthesis Research*, 1986, 10: 51-62
- [24] Bilger W, Björkman O. Temperature dependence of violaxanthin deepoxidation and non-photochemical fluorescence quenching in intact leaves of *Gossypium hirsutum* L. and *Malva parviflora* L. [J]. *Planta*, 1991, 184: 226-234.
- [25] Kramer D M, Johnson G, Kiirats O, *et al.* New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes[J]. *Photosynthesis Research*, 2004, 79: 209-218.
- [26] Demmig-Adams B, Adams III W W, Barker D H, *et al.* Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation[J]. *Plant Physiology*, 1996, 98: 253-264.
- [27] 张志良, 瞿伟菁. *植物生理学实验指导(第三版)*[M]. 北京: 高等教育出版社, 2003.
- [28] Kato M C, Hikosaka K, Hirotsu N, *et al.* The excess light energy that is neither utilized in photosynthesis nor dissipated by photoprotective mechanisms determines the rate of photoinactivation in photosystem II[J]. *Plant Cell Physiology*, 2003, 44: 318-325.
- [29] Gamon J A, Serrano L, Surfus J S. The photochemical reflectance index: an optical indicator of photosynthetic radiation use efficiency across species, functional types, and nutrient levels[J]. *Oecologia*, 1997, 112: 492-501.
- [30] Guo J, Trotter C M. Estimating photosynthetic light-use efficiency using the photochemical reflectance index: variations among species[J]. *Functional Plant Biology*, 2004, 31: 255-265.
- [31] Peltzer D, Dreyer E, Polle A. Differential temperature dependencies of antioxidative enzymes in two contrasting species: *Fagus sylvatica* and *Coleus blumei*[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2002, 40: 141-50.
- [32] Zhuang L, Chen Y N. Physiological responses of three contrasting plant species to groundwater level changes in an arid envi-

ronment[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2006, 48(5): 520-526.

- [33] Bowler C, Van Montagu M, Inze D. Superoxide dismutase and stress tolerance[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 1992, 43: 83-116.
- [34] Foyer C H, Lelandais M, Kunert K J. Photooxidative stress in plants[J]. *Physiologia Plantarum*, 1994, 92: 696-717.

Effects of defoliation disturbance of aboveground biomass on photochemical process of reforested *Calligonum caput-medusae* saplings in arid desert

ZHU Cheng-gang¹, LI Wei-hong¹, MA Jian-xin¹, MA Xiao-dong²

(1. State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China; 2. Xinjiang Normal University, Urumqi 830054, China)

Abstract: The effect of artificial disturbance on aboveground biomass of two years old *Calligonum caput-medusae* saplings was studied using different disturbance intensity (CK, 30%, 50% and 70%) and assessing photochemical processes in PS II of reforested shrub saplings. Saplings in the 30% disturbed group had the highest photochemical efficiency of PS II and photosynthetic capacity. Most of the surplus absorbed energy by PS II of experimental saplings could be dissipated as heat when the fraction of absorbed light utilized in PS II photochemistry was inhibited, thus the excess excitation energy maintained a stable status. The saplings under high intensity disturbance could maintain the normal function of PS II by series regulation and photoprotection mechanisms. However, high intensity disturbance of aboveground biomass (more than 50%) reduced the photosynthetic capacity, electron transport rate and the efficiency and activity of PS II thus inhibiting the growth of saplings.

Key words: photosynthesis; photochemical efficiency; photochemical quenching; non-photochemical quenching; excitation energy dissipation