

DOI: 10.5846/stxb201605050864

师生波,刘克彪,张莹花,刘世增,康才周,李得禄.民勤沙生植物园 4 种云杉属植物光化学特性的趋同适应.生态学报,2017,37(15):5039-5048.

Shi S B, Liu K B, Zhang Y H, Liu S Z, Kang C Z, Li D L. Convergent adaptation of PS II photochemical characteristics of four spruce species growing in Minqin Desert Botanical Garden. Acta Ecologica Sinica 2017, 37(15):5039-5048.

民勤沙生植物园 4 种云杉属植物光化学特性的趋同适应

师生波^{1,2,*}, 刘克彪², 张莹花², 刘世增², 康才周², 李得禄²

1 中国科学院西北高原生物研究所,高原生物适应与进化重点实验室,西宁 810001

2 甘肃省治沙研究所,甘肃沙生植物工程技术研究中心,兰州 730070

摘要:采用叶绿素荧光图像分析手段,结合叶绿素含量和主枝生长量测定,研究了沙地云杉、青海云杉、蓝云杉、白扦 PS II 光化学效率和非光化学能量耗散的光响应特性及对稳态光强的适应性。结果表明:在相同生境和管理条件下,15a 苗龄的 4 种云杉属植物生长势态良好,均能适应民勤荒漠气候环境;蓝云杉针叶的叶绿素含量较高,而青海云杉的叶绿素 a、b 比值(Chl a/b)较低;4 种植物 PS II 光化学效率的光响应曲线相似,但蓝云杉 PS II 非光化学猝灭系数(NPQ)的光响应明显有别于其余 3 种;150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 低光强下 4 种植物间 NPQ 的差异与 PS II 最大光化学量子效率(F_v/F_m)一致,是内禀光合特性的反映;1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 高光强下的 NPQ 和 PS II 最大效率(F_v'/F_m')在 4 云杉属植物间没有差异,呈现光合生理的趋同适应。综合比较分析可知,蓝云杉和白扦在低光强具有略低的 PS II 非光化学猝灭能力,在高光强具有相对高的 PS II 运行效率(F_q'/F_m')。光驯化适应能力较大;沙地云杉和青海云杉具有几乎一致的 PS II 光化学和非光化学猝灭特性,其耐荫性和喜光性相近;4 种云杉属植物光合机构对干旱荒漠生境的驯化适应具有趋同性,可作为我国北方防护林建设和城市绿化的重要树种。

关键词:趋同适应;叶绿素荧光;光响应曲线;PS II 非光化学猝灭;云杉属植物

Convergent adaptation of PS II photochemical characteristics of four spruce species growing in Minqin Desert Botanical Garden

SHI Shengbo^{1,2,*}, LIU Kebiao², ZHANG Yinghua², LIU Shizeng², KANG Caizhou², LI Delu²

1 Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biology, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China

2 Gansu Desert Plant Engineering Technology Research Center, Gansu Desert Control Research Institute, Lanzhou 730070, China

Abstract: *Picea mongolica*, *Picea crassifolia*, *Picea pungens* and *Picea meyeri* are the four spruce species growing in Minqin Desert Botanical Garden (38°35' N, 102°58' E; 1378 m asl). In combination with the analysis of photosynthetic pigments in needles and annual growth of main branches, the chlorophyll fluorescence imaging of needles were performed with prepared protocols using CF imager to determine the PS II photochemical efficiency and non-photochemical energy dissipation, and their adaptability to steady-state light intensity. The results showed that, in the same habitat and management, the four spruce species seedlings aged 15 years exhibited similar good growth behavior and all adapted to desert climatic environment; the total chlorophyll contents were fairly higher in *P. pungens* while specific ratio of chlorophyll a to b (Chl a/b) was comparatively lower in *P. crassifolia*. Among the four species their photosynthetic response curves of

基金项目:国家自然科学基金项目(30670307,31460224);甘肃省基础研究创新群体项目(1506RJIA155);中央财政林业科技推广示范项目([2114]ZYTG12)

收稿日期:2016-05-05; 网络出版日期:2017-03-22

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sbshi@nwipb.cas.cn

<http://www.ecologica.cn>

PS II photochemical efficiency were similar, but *P. pungens* illustrated an obviously different photosynthetic response in PS II non-photochemical quenching coefficient (NPQ) from the other three. The consistent trend of NPQ irradiated with 150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ low actinic light for 10 min and PS II photochemical maximum quantum efficiency (F_v/F_m) adapted for 20 min in dark exhibited the intrinsic photosynthetic characteristics of the species. That nearly no dissimilarities among the four species in NPQ irradiated with 1 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ high actinic light and in PS II maximum efficiency (F_v'/F_m') done with low actinic light demonstrated their physiological expressions of convergent adaptation. Comprehensive comparative analysis indicates that *P. pungens* and *P. meyeri* have lower ability in PS II non-photochemical quenching in low light intensity, but a relatively higher PS II operating efficiency (F_q'/F_m') in high light intensity, thus a greater ability for light-acclimation; while *P. mongolica* and *P. crassifolia* share almost unanimously PS II photochemical and non-photochemical characteristics, and similar shade tolerance and light-demanding; the complete presentation of PS II photosynthetic physiological characteristics in the four species indicates their convergent adaptability to Minqin arid desert climate, so they are feasibly important tree species in the northern shelter forestry construction in China and in the urban greening in dry areas.

Key Words: convergent adaptation; chlorophyll fluorescence; photosynthetic response curve; PS II non-photochemical quenching; spruce species

云杉属 (*Picea*) 为松科 (*Pinaceae*) 常绿针叶乔木; 主要分布于北半球地区, 多生长在年平均温度 4—12℃、年降水量 400—900 mm、年相对湿度 60% 以上的高山地带或高纬度地区, 具有抗寒和耐荫的特性。全世界约有 40 种, 我国有 16 个种 9 个变种, 是云杉属植物分布最多的国家^[1]。甘肃沙生植物工程技术研究中心在民勤沙生植物园引种栽培了 7 种云杉属植物, 拟筛选可作为我国北方干旱区防护林建设及城市绿化的备选树种; 其中沙地云杉 (*Picea mongolica*)、青海云杉 (*Picea crassifolia*)、蓝云杉 (*Picea pungens*) 和白杉 (*Picea meyeri*) 呈现较好的生长势态, 能适应民勤干旱荒漠气候环境。有关 4 种云杉在形态特征、繁殖、生态特性、造林技术等方面的工作已有较多报道^[2-4]。李得禄等^[5]测定了不同水分梯度条件下青海云杉和沙地云杉的叶绿素荧光参数, 认为沙地云杉具有较强的抗旱性。郑红娟等^[6]研究了补充光照处理对 4 个种源蓝云杉生长的影响, 发现自然条件下补光可显著促进蓝云杉的生长和生物量增加; 引种驯化也表明 4 种耐荫性云杉属植物均呈现喜光的特性。然而, 荒漠生境中植物胁迫驯化的生理基础是什么? 尚缺乏足够了解。

长期在特定生境下生存的不同种类植物, 受综合生态因子的影响, 会形成相同或相似的适应特征和方式, 即发生趋同适应^[7]。刘建泉^[8]综述了荒漠植物的生态特性, 认为植物对生境的(趋同)适应可表现在形态、结构、生理等多方面; 能形成与其气候、土壤和逆境胁迫条件相适应的结构和机能, 表现出高度的趋同适应性^[9]。韩路等^[10]运用生态位测度指标和点格局法研究了新疆塔里木盆地荒漠绿洲过渡带的种群空间格局、空间关联性及其生态位特征, 发现生态过渡带内植物的种间生态位重叠普遍较高, 草本植物间尤为明显, 其分配格局反映了荒漠植物对旱化生境的趋同适应。分子系统学和生物地理学的研究表明, 青藏高原的垫状植物也是一类适应特殊生境的趋同进化植物^[11]。趋同适应一方面表现为生物各层次结构(细胞、器官等)与特定功能的相适应, 另一方面表现为形态结构和生理机能与特定生存环境的相适宜。然而, 迄今有关植物光合生理特性趋同适应方面的研究依然偏少, 直接证据尚不充足。

本文采用叶绿素荧光图像分析手段, 结合叶绿素含量等测定, 研究了沙地云杉、青海云杉、蓝云杉、白杉 4 种云杉属植物针叶光合机构的光化学特性。通过分析针叶 PS II 光化学效率的光响应特性, 及稳态高、低作用光强下 PS II 反应中心激发能的耗散规律, 探讨了 4 种耐荫植物对典型温带大陆性荒漠气候的趋同适应机理, 为干旱沙区生态屏障建设树种选择提供了理论数据和选择依据。

1 材料和方法

1.1 试验地概况与植物材料

4 种云杉属植物均栽植于民勤沙生植物园的松柏植物引种试验区。民勤沙生植物园位于巴丹吉林沙漠

东南缘, 腾格里沙漠西北部(102°58' E, 38°35' N, 海拔 1378 m), 是我国第一座具有荒漠特色的沙旱生植物园。当地多年平均气温为 7.4 °C, 最低温度 -28.8 °C, 最高温度 38.1 °C, 年平均降水量 110 mm, 蒸发量 2485 mm, $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 的有效积温 3248.8 °C, 干燥度 5.85, 年日照时数 2833.1 h, 属典型温带大陆性荒漠气候。试验区土壤为风沙土改良而成的沙壤土。

蓝云杉(*Picea pungens*)引自甘肃省小龙山林科所; 沙地云杉(*Picea mongolica*)、白扦(*Picea meyeri*)引自内蒙克什克腾旗; 青海云杉(*Picea crassifolia*)引自甘肃省天祝县。4 种云杉均栽植于松柏植物园区的云杉种植区, 生境和管理措施相同; 苗龄均为 15 a, 平均株高为(62.93±4.73) cm, 平均冠幅为(40.11±7.03) cm×(41.11±5.28) cm。

1.2 叶绿素荧光参数的测定

采用英国产 CF-imager 叶绿素荧光图像分析仪(Chlorophyll Fluorescence Imager, Technologica Ltd, UK)测定针叶的叶绿素荧光参数。2015 年 9 月初, 在云杉种植区各选 3 株标准株, 每株剪取当年生向阳枝条 1 枝, 选中部成熟健康针叶, 从基部剪取依次摆放在湿润垫片上并固定。叶绿素荧光测定试验共重复有 3 次, 第 3 次测定时 4 个云杉属植物均选取 14 根针叶, 成像并聚焦。依据实验目的运行预置程序, 测定暗适应及不同稳态作用光强时的叶绿素荧光图像, 并进行解析。测定期间室内气温维持在(18.0±1.0) °C, 室内空气湿度相对恒定。

1.2.1 测定程序

稳态 PS II 光化学效率测定: 4 种云杉属植物的针叶经准确暗适应 20 min 后, 测定 PS II 反应中心关闭时的最小叶绿素荧光产率(F_o)和开放状态的最大叶绿素荧光产率(F_m); 依次开启 150 和 1 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 低、高稳态作用光强, 每一光强辐照 10 min 后测定基础荧光产率(F_s)和最大荧光产率(F_m'); 测定 F_m 和 F_m' 的饱和脉冲光为 6 840 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 脉冲频率为 60 ms。

光响应曲线测定: 参照 Baker 和 Rosenqvist 方法^[12], 准确暗适应 20 min 后, 测定 4 种云杉针叶的 F_o 和 F_m ; 开启光响应曲线测定程序, 光强梯度设 50、100、150、200、300、500、800、1200、1 500、1 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; 依据基础荧光产率 F_s 的变化趋势, 50、100、150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 低光强下的平衡时间设为 3 min, 大于 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以后每一光强下的平衡时间定为 2 min; 测定 F_m 和 F_m' 的饱和脉冲光为 6 840 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 脉冲频率为 60 ms。

1.2.2 针叶定位及图像解析

在荧光图像的图形编辑框中, 定位并逐个分割 4 种云杉属植物的针叶, 解析各针叶荧光图像为叶绿素荧光参数数值。具体操作步骤见 CF Imager 使用手册。

1.2.3 PS II 反应中心光化学效率和非光化学猝灭的光响应分析

PS II 最大光化学量子效率(F_v/F_m)以准确暗适应 20 min 时的最小叶绿素荧光产率(F_o)和最大叶绿素荧光产率计算, 其中 $F_v = F_m - F_o$ 。各稳态作用光下 PS II 最大效率(F_v'/F_m')和 PS II 运行效率(F_q'/F_m')依照 Genty 等的公式^[13]分别由下式计算: $F_v'/F_m' = (F_m' - F_o')/F_m'$; $F_q'/F_m' = (F_m' - F_s)/F_m'$ 。PS II 效率因子(F_q'/F_v')和 PS II 非光化学猝灭系数(NPQ)依照 Bilger 和 Björkman 的公式^[14]计算: $F_q'/F_v' = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$; $\text{NPQ} = F_m/F_m' - 1$ 。以上各荧光参数计算中的 F_o' 以 Oxborough 和 Baker 经验公式^[15]估算: $F_o' = F_o/(F_v/F_m - F_o/F_m)$ 。

1.3 叶绿素含量的测定

叶绿素含量采用分光光度法测定。9:00 以前在园区剪取 4 种云杉的当年生向阳面小枝数个。用去离子水洗净表面灰尘, 取小枝中部针叶, 称取 100 mg 鲜叶, 立即浸入内含 10 mL 丙酮和乙醇混合提取液(丙酮:乙醇:水=4.5:4.5:1)的玻璃瓶中; 盖紧样品瓶盖, 置低温处避光浸提约 10 d 至叶片无色^[16]。每种云杉设 6 次重复, 叶绿素含量的测定与计算见朱广廉等^[17]。

1.4 年生长量测定

2015年9月中旬,在云杉种植区选4种云杉属植物的标准株各7株,用钢卷尺测定株高、冠幅;并由主枝顶端始,依次向下测定各年度主枝的连年生长量。

1.5 数据分析

数据经 Microsoft Excel 软件预处理后,采用 SPSS16.0 软件进行统计分析。种间差异采用单因素方差分析 (one-way ANOVA), 最小显著差异法 (LSD) 进行多重比较, 显著性水平为 $\alpha=0.05$ 。Microsoft Excel 软件制图, 图中数据为平均值, 垂直条表示标准差 (SD)。

2 结果与分析

2.1 4种云杉属植物的生长状况分析

图1表明,第11年移栽苗木后,第12年4种云杉属植物的主枝生长量略有降低,第13年除白扦外当年生长量均略有增高,其中沙地云杉第12年的主枝生长量显著低于11a和13a的 ($P<0.05$);从第14年起,生长量显著增加;第15年时蓝云杉生长量略大于沙地云杉的,青海云杉和白扦介于两者之间。

2.2 4种云杉属植物针叶的叶绿素含量差异

4种云杉属植物针叶的总叶绿素 (Chl)、叶绿素 a (Chl a) 和叶绿素 b (Chl b) 含量具有相似的相对变化趋势。图2显示,蓝云杉针叶的 Chl a 含量显著高于青海云杉的 ($P<0.05$), 而 Chl b 显著高于沙地云杉的 (图2) ($P<0.05$), 但总叶绿素 Chl 含量仅略高于其余3种云杉, 而无显著性差异 (图2)。图2表明,青海云杉针叶的叶绿素 a 和叶绿素 b 比值 (Chl a/b) 显著小于沙地云杉和蓝云杉的 ($P<0.05$)。

2.3 PS II 光化学效率及非光化学猝灭的光响应

4种云杉属植物针叶的 PS II 运行效率 (F_q'/F_m')、PS II 最大效率 (F_v'/F_m') 和 PS II 效率因子 (F_q'/F_v') 的光响应曲线变化趋势很相似。图3表明, F_q'/F_m' 在光强小于 $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 之前降低较快;在中等光强范围内,蓝云杉的 F_q'/F_m' 略高而青海云杉的略低。 F_v'/F_m' 在光强低于 $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 之前降低较快且在4种云杉属植物间略呈差异,此后渐趋平缓且无差异 (图3)。 F_q'/F_v' 亦呈降低趋势,但在光强低于 $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 之前几无降低,之后下降趋势明显,至光强大于 $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 后略有减缓;4种云杉属植物间蓝云杉略高青海云杉略低 (图3)。在较低光强范围内4种云杉属植物的 F_v'/F_m' 略呈差异,而 F_q'/F_v' 在中高光强范围内差异略明显, F_q'/F_m' 在中等光强范围内略有差异。说明,蓝云杉针叶的 PS II 反应中心光化学特性与青海云杉略有差异,沙地云杉和白扦介于两者之间。

图4表明,4种云杉属植物针叶的 PS II 反应中心非光化学猝灭系数 (NPQ) 随光强增加而升高。低于 $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 之前 NPQ 升高较快,此后略有减缓;在中等光强范围内,蓝云杉的 NPQ 较低,沙地云杉和青海云杉的较高,白扦介于其间且略近沙地云杉和青海云杉。4种云杉属植物间 NPQ 的光响应差异主要表现在中低光强范围;中高光强后不仅蓝云杉与其余3种植物的差异减少,而且沙地云杉、青海云杉和白扦之间的相对大小也略有不同。说明,蓝云杉针叶 PS II 反应中心过刺激能的非光化学猝灭能力与其余3种有较大差异, NPQ 较低而 PS II 运行效率 F_q'/F_m' 和效率因子 F_q'/F_v' 较高。

2.4 PS II 光化学效率和非光化学猝灭对高低稳态作用光强的响应

图5表明,尽管差异并不都显著,经20min暗适应后4种云杉属植物的 PS II 最大光化学量子效率

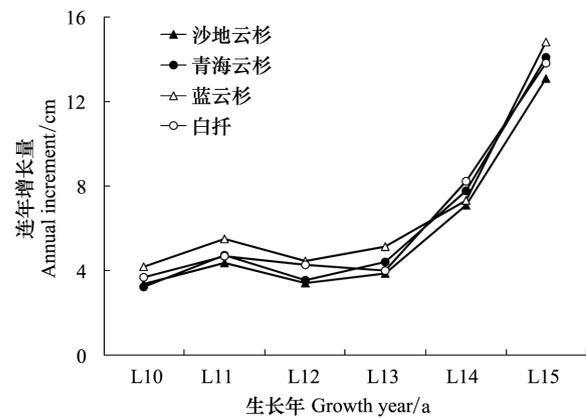


图1 沙地云杉、青海云杉、蓝云杉和白扦的连年生长量比较
Fig. 1 Comparison of annual increment parameter of main branch among four spruce species

L10、L11、L12、L13、L14、L15 分别为主枝连年生长的 10、11、12、13、14、15a; 图中各点数据为 7 次重复的平均值, 标准差较小, 未予标注

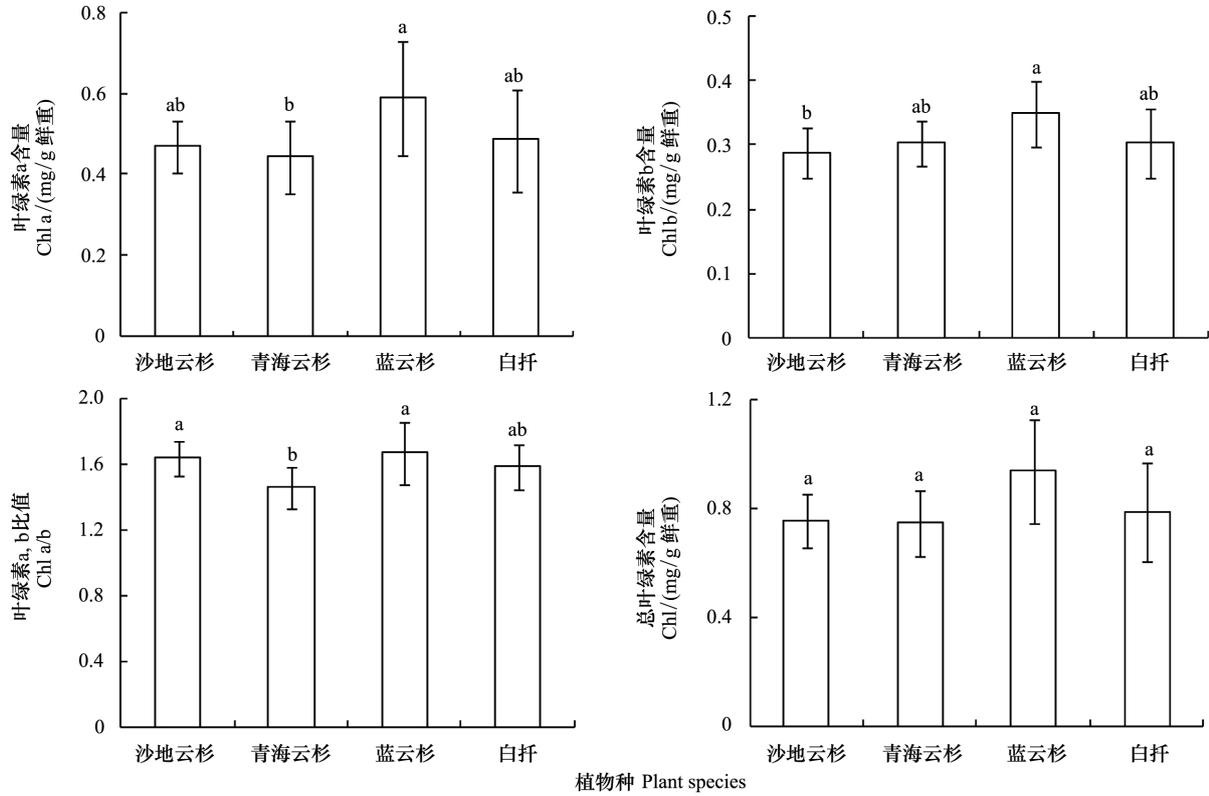


图 2 沙地云杉、青海云杉、蓝云杉和白扦针叶叶绿素含量和比值的差异

Fig.2 Differences of chlorophyll contents and its ratio among four spruce species

小写字母表示 4 云杉属植物间叶绿素的差异显著性 ($\alpha=0.05$), 各柱状图的数据为 6 次重复的平均值, 垂直条表示标准差

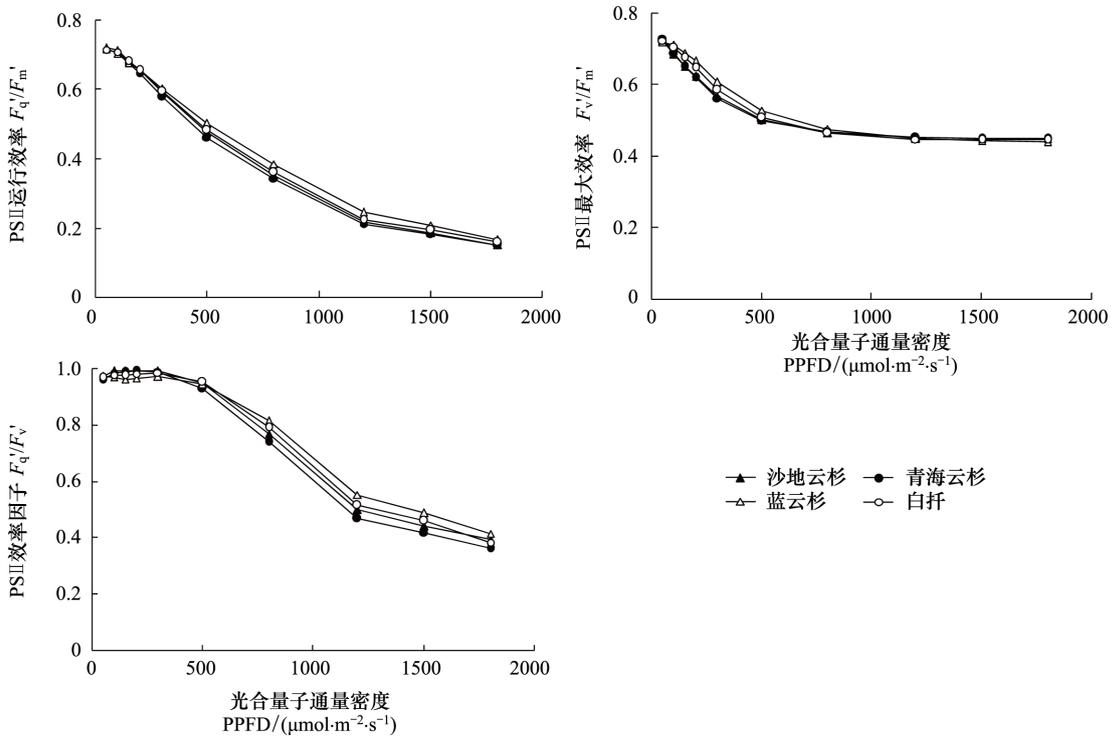


图 3 沙地云杉、青海云杉、蓝云杉和白扦针叶 PS II 运行效率 (F_q'/F_m')、最大效率 (F_v'/F_m') 和效率因子 (F_q'/F_v') 的光响应曲线

Fig.3 Photosynthetic response curves of PS II operation efficiency (F_q'/F_m'), maximum efficiency (F_v'/F_m') and efficient factor (F_q'/F_v') among four spruce species

图中各点数据为 14 根针叶的平均值 标准差较小, 未予标注

<http://www.ecologica.cn>

(F_v/F_m) 呈现青海云杉>沙地云杉>白扦>蓝云杉的变化趋势;150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 稳态低光强辐照 10 min 时 4 种云杉属植物间 PS II 非光化学猝灭系数(NPQ)的相对差异与 F_v/F_m 的相同,且蓝云杉的 NPQ 显著最低 ($P < 0.05$),青海云杉和沙地云杉的 NPQ 显著较高 ($P < 0.05$) (图 5);1 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 稳态高光强下 4 种云杉属植物的 NPQ 值均为 4.0 左右,且无显著差异(图 5)。显然,低稳态作用光强下的 NPQ 也具有种的内禀性;但在高光强下 4 种植物均呈现较高且几乎一致的热耗散猝灭能力,光合机构的非光化学能量耗散表现出趋同性。

图 6 表明,150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 低稳态作用光强辐照 10 min 后 4 种云杉属植物针叶的 PS II 运行效率 (F_q'/F_m')、PS II 最大效率 (F_v'/F_m') 和 PS II 效率因子 (F_q'/F_v') 都极显著大于 1 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 高稳态作用光强

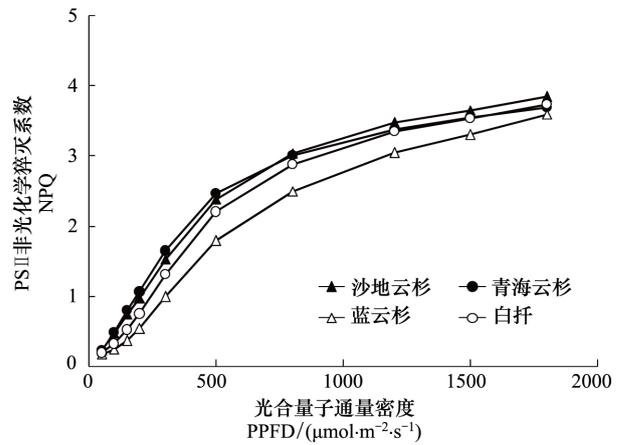


图 4 沙地云杉、青海云杉、蓝云杉和白扦针叶 PS II 非光化学猝灭系数 (NPQ) 的光响应曲线
Fig.4 Photosynthetic response curves of PS II non-photochemical quenching coefficient (NPQ) among four spruce species

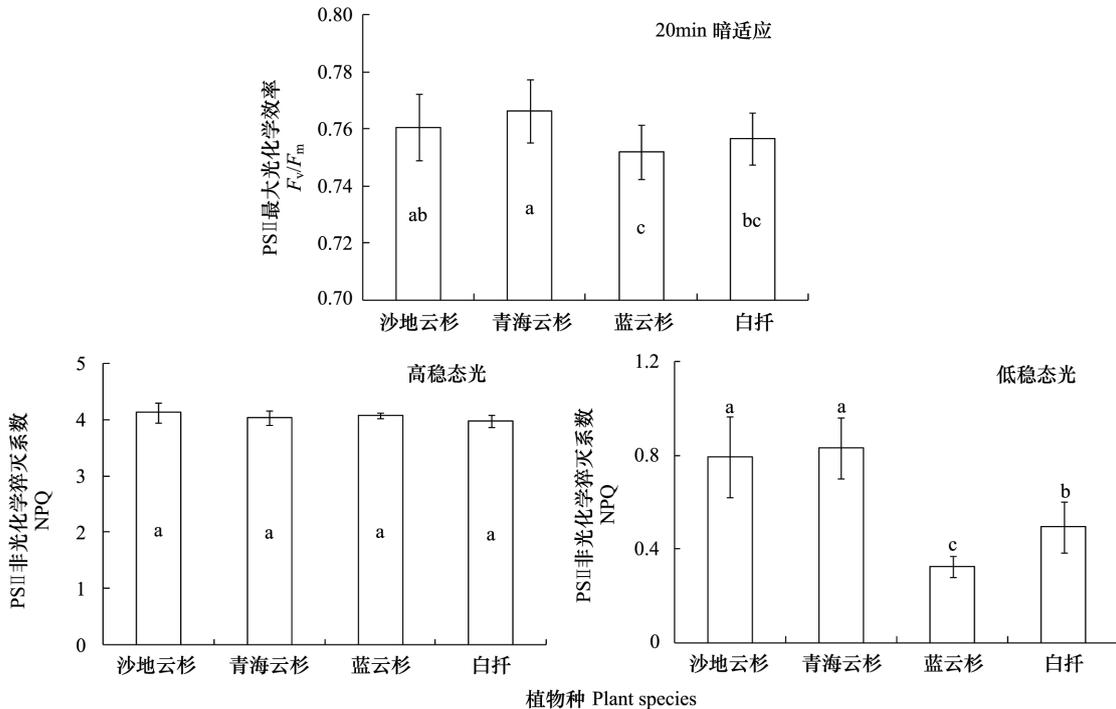


图 5 沙地云杉、青海云杉、蓝云杉和白扦针叶 PS II 最大光化学量子效率 (F_v/F_m) 及高低作用光强对 PS II 非光化学猝灭系数 (NPQ) 的影响

Fig.5 The maximum quantum efficiency of PS II photochemistry and PS II non-photochemical quenching coefficient (NPQ) from high and low actinic light among four spruce species

小写字母表示 4 种云杉属植物间叶绿素荧光参数的差异显著性 ($\alpha=0.05$),各柱状图的数据为 14 根针叶的平均值,垂直条表示标准差

下的 ($P < 0.001$)。低光强下,蓝云杉的 F_q'/F_v' 显著较小 ($P < 0.05$),白扦的 F_q'/F_v' 显著小于青海云杉和沙地云杉的且又显著大于蓝云杉的 ($P < 0.05$);高光强下青海云杉的 F_q'/F_v' 显著小于蓝云杉和白扦的 ($P < 0.05$),但沙地云杉与其余 3 种均无显著差异(图 6)。图 6 显示,低光强下蓝云杉的 F_v'/F_m' 显著较高,沙地云杉和青海云杉则显著较低 ($P < 0.05$);高光强下蓝云杉的 F_v'/F_m' 略低,而青海云杉的略高,4 种云杉属植物间无显著差

异,均值为 0.45。低光强下各云杉属植物的 F_q'/F_m' 无显著差异,而高光强下白扦的 F_q'/F_m' 显著较高,沙地云杉和青海云杉无差异且显著低于蓝云杉和白扦 ($P < 0.05$) (图 6)。显然,低稳态作用光强下 4 种云杉属植物针叶的 PS II 运行效率 F_q'/F_m' 呈现趋同性;而高光强下的 PS II 光化学效率均极显著小于低光强下的,且彼此略有差异。

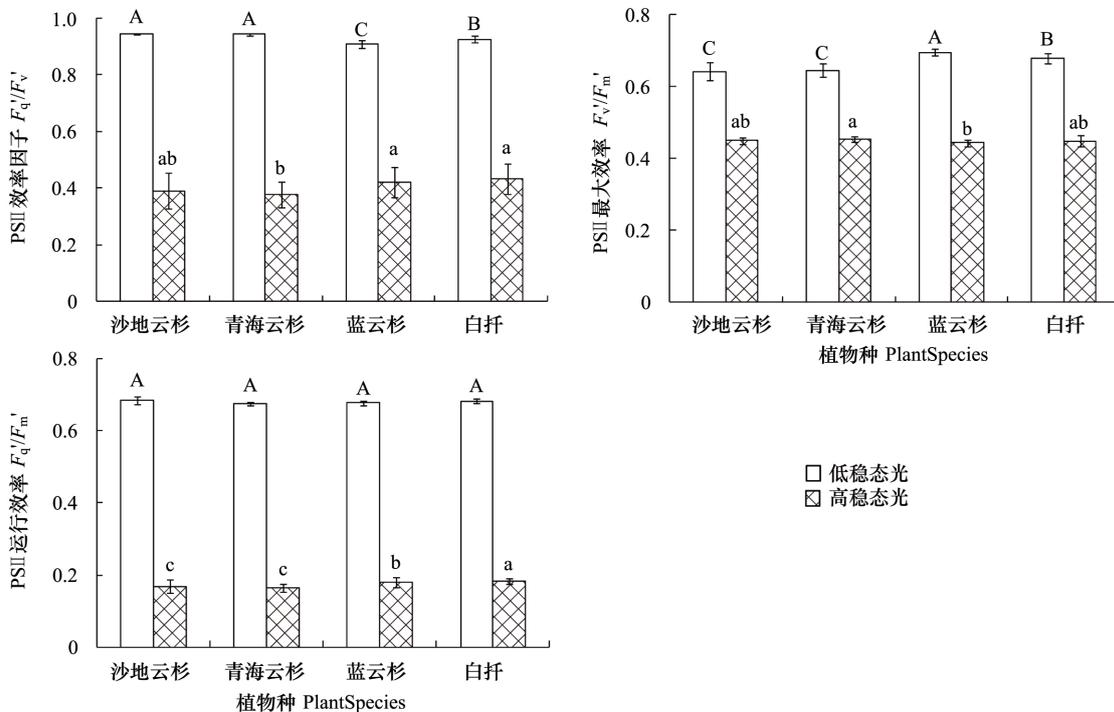


图 6 高低作用光强对 4 种云杉属植物针叶 PS II 运行效率 (F_q'/F_m')、最大效率 (F_v'/F_m') 和效率因子 (F_q'/F_v') 的影响

Fig.6 Effects of high and low actinic light on PS II operation efficiency (F_q'/F_m'), maximum efficiency (F_v'/F_m') and efficient factor (F_q'/F_v') in four spruce species 大写字母和小写字母分别表示低、高稳态作用光强下 4 种云杉属植物叶绿素荧光参数的差异显著性 ($\alpha = 0.05$) 各柱状图的数据为 14 根针叶的平均值,垂直条表示标准差

3 讨论

民勤沙生植物园的引种栽培试验证实,沙地云杉 (*P. mongolica*)、青海云杉 (*P. crassifolia*)、蓝云杉 (*P. pungens*)、白扦 (*P. meyeri*) 都能适应典型温带大陆性荒漠气候环境,栽培在沙壤土基质上的 15 龄苗木均呈现良好生长势态。4 种云杉属植物的连年生长量表明,蓝云杉具有相对较高的主枝生长量,而沙地云杉和白扦的生长量略低 (图 1);与祁生秀和陈艳在引种试验中与青海云杉的对比分析相一致^[4]。移栽会影响次年的主枝生长量,第 3 年时白扦仍呈现较低生长状态,表明该植物适应新环境的能力略低或生理功能的恢复较迟缓;而第 14 和 15 年的高生长量显然与移栽苗木后幼苗根系活力的逐渐恢复有关。

叶绿素 a、b 比值 (Chl a/b) 的大小与反应中心色素的比例高低有关^[18]。4 种云杉属植物的 Chl a/b 均较低,与一些学者的测定结果相符^[19],但是否为种属特性尚需证实。蓝云杉针叶的 Chl、Chl a 和 Chl b 均略高于其余 3 种植物的,且蓝云杉和沙地云杉的 Chl a/b 显著大于青海云杉的 ($P < 0.05$),可能是构成较高光化学效率维系和主枝高生长量的一个原因。青海云杉幼苗在栽培期间可观测到针叶色泽由嫩绿变为灰绿的现象,其相对较低的叶绿素含量和显著较低的 Chl a/b 很可能是对荒漠生境的驯化适应。

叶绿素荧光图像分析得到的诸多 PS II 光化学效率参数是评介光合机构 PS II 光化学活性的有力工具^[20]。PS II 运行效率 (F_q'/F_m') 与通过 PS II 反应中心的线性电子传递通量 (LEF) 密切相关,可快速反映光环境变化或其他环境因子改变时 PS II 反应中心的电荷分离状况^[21]。PS II 非光化学猝灭系数 (NPQ) 则表示光合机构

通过非辐射能量耗散方式祛除 PS II 反应中心过剩激发能积累的热耗散能力大小,是影响植物光合量子效率调节的重要方面^[22]。单因素方差分析表明 4 种云杉属植物的 F_q'/F_m' 在 $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 低稳态作用光下均无显著性差异,其数值约为 0.67;而在 $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 高稳态作用光下, NPQ 也无显著差异,其均值为 4.05。显然作为耐荫植物 4 种云杉属植物在低光强下的运行效率很一致,反映了光合机构对弱光环境的适应;而强光下高且一致的 NPQ 则意味着对过剩激发能的热耗散能力接近,均能抵御高光强的胁迫,是 4 种云杉属植物对民勤荒漠气候趋同适应的表现。

暗适应叶片的 PS II 最大光化学量子效率 (F_v/F_m) 是开放 PS II 反应中心潜在能量捕获效率的最佳估计。4 种云杉属植物经 20 min 暗适应后的 F_v/F_m 都较低,其均值为 0.76,低于一般中生植物^[22],可能与野外采集容器的低温储存运输有关,也不排除植物种属特性的可能。 $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 低光强下 4 种云杉属植物间 NPQ 与 F_v/F_m 的相对变化一致且差异明显,表明弱光下光合机构的非光化学猝灭具有内禀性,此结论与师生波等在青藏高原就不同小麦品种的对比分析一致^[23]。 F_v/F_m 和 NPQ 的这种内禀特性似与 4 种云杉属植物间 Chl 和 Chl a 含量的相对差异有关,可能 Chl 含量,尤其 Chl a 含量的高低影响着低光强下 PS II 反应中心的光量捕获效率。

叶绿素荧光参数的光响应曲线可快速反映植物光合功能对环境光强变化的应答。由图 3 可知 4 种云杉属植物针叶 PS II 光化学效率的光响应曲线具有非常相似的变化趋势,是光合机构对民勤干旱荒漠气候趋同适应的表现。4 种植物间 NPQ 的光响应在低光强范围内(图 4)与图 5 低光强下的相对差异完全一致;但高稳态光强下 NPQ 均为 4.0 左右,光响应的则略低且种间略有不同,这与两试验期间作用光强的平衡时间不同有关。光响应曲线测定时,本文依据不同光强下基础荧光产率 (F_s) 和最大荧光产率 (F_m') 的稳定趋势,将小于 $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 低光强的平衡时间设为 3 min,而将大于 $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光强以后的定为 2 min。此平衡时间远大于诸多叶绿素荧光参数的快速光响应测定^[24-25],各测定光强下的 F_s 已趋于稳定且 F_m' 也不再呈现较大变化;但不同植物光合机构的光合诱导时间不尽相同,可影响 PS II 反应中心光化学和非光化学量子效率的分配^[26-28],导致 PS II 运行效率 F_q'/F_m' 、PS II 最大效率 F_v'/F_m' 和 PS II 效率因子 F_q'/F_v' 的相对差异在两种测定中略有不同。 F_v'/F_m' 在光响应测定时,光强高于 $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 后渐趋平缓,均值接近 0.45(图 3); $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 高稳态作用光辐照 10 min 后 4 种云杉属的 F_v'/F_m' 无差异其均值也为 0.45(图 6),表明高光强下光合机构的 PS II 最大效率 F_v'/F_m' 较易达到稳定,趋同性显著。

生活在荒漠生境中的植物由于遭受相同的自然选择压力,在外部形态、内部结构、生活史特征、生理特性、次生代谢产物的合成以及大分子物质的诱导产生等诸多表型方面均表现出高度的趋同性^[29]。植物表型是遗传和环境两方面因素共同作用的结果,由于物种的遗传基础不同,因而在趋同适应过程中又各有特点,即适应的具体途径呈多样性。光响应曲线和不同光强下叶绿素荧光参数的相对变化反映了 4 种云杉属植物对光环境的响应和适应策略的细微差异。蓝云杉和白扦的耐荫性较强^[30-31],低稳态作用光照下呈现较低 NPQ 和较高 PS II 最大效率 F_v'/F_m' ;同时高稳态光强下相对较高的 F_q'/F_m' 也是 PS II 运行效率 F_q'/F_m' 维系的基础,表现出较强的喜光性。沙地云杉和青海云杉具有几乎一致的 PS II 光化学和非光化学猝灭特性,低稳态作用光强下 NPQ 相对较高,尽管 F_v'/F_m' 都较低,但 F_q'/F_v' 较高,可保证 F_q'/F_m' 的有效运行;而高稳态光强下 F_q'/F_m' 相对较低, NPQ 较高且与蓝云杉和白扦几无差异,因此沙地云杉和青海云杉也具有耐荫和喜光的特性^[32-36]。

荒漠植物常面临极度干旱、强光、高低温等逆境胁迫。为应对严酷的多变环境,植物形态结构与功能可产生一系列响应并形成特殊的抗逆机制。盐腺、表皮毛、角质层及表皮蜡质纹饰等作为荒漠植物常见的附属结构,在抗逆过程起着重要作用,是旱生荒漠植物在表皮细胞外形成的趋同适应结构^[37]。基于形态学和叶解剖结构的分析表明,珍稀濒危植物沙冬青、四合木、绵刺和半日花在生物学特性、生理功能、生态对策和繁育方式选择上所形成的与生存环境相适应的结构和机能,也是长期进化过程中趋同适应的表现^[9]。一般认为,生态适应总是趋向于与环境的协调,多表现为形态结构水平和生活史策略的趋同性^[29]。光合作用于绿色植物

利用光能将 CO_2 和水合成有机物,并产生氧气的生理过程,是植物体最基本的物质代谢和能量代谢。荒漠植物碳同化途径的趋同性随 C_4 途径的发现已得到普遍认同^[38];并证实 C_3 植物和 C_4 植物的区分并非是绝对的^[39],环境因子能导致 C_3 途径向 C_4 途径的转化。 C_4 植物以光合代谢途径的改变适应高温、强光及干燥的气候条件,多分布在热带、亚热带为中心的干旱地区^[40];而景天酸代谢途径植物(CAM)则借其对干燥条件的光合代谢途径和肉质形态的双重适应,主要分布在沙漠中^[41]。尽管高等植物中 C_4 和 CAM 光合碳同化途径的生态地理分布规律已表明此类植物是对干旱环境长期趋同适应的结果,但荒漠生境中强光是否会引引起光合机构激发能分配及过剩激发能耗散的趋同适应,即光胁迫驯化(light-stress acclimation)是否会导致 PS II 反应中心光化学特性的趋同性,尚未见有报道。本文以民勤荒漠气候条件下能维系正常生长势态的 4 种云杉属植物为材料,通过分析针叶 PS II 光化学效率的光响应特性,及比较稳态高、低作用光强下 PS II 反应中心激发能的分配与耗散,探讨了 4 种耐荫植物对典型温带大陆性荒漠气候的驯化适应。表明,PS II 反应中心最大效率 F_v'/F_m' 和 PS II 非光化学能量耗散的趋同适应是光合机构适应荒漠生境的主要方式。研究结果丰富了环境胁迫下生存对策的理论,并为荒漠植物抗逆机制研究提供了参考。

4 结论

尽管机理略有差异,4 种云杉属植物的光合机构都表现有较强的光胁迫驯化和表型可塑性(phenotypic plasticity),PS II 反应中心最大效率 F_v'/F_m' 和 PS II 非光化学能量耗散呈现较强的趋同适应特性。蓝云杉的 PS II 光化学和非光化学猝灭与其它 3 种云杉略有差异,耐荫性较强;青海云杉针叶的叶绿素含量较低且 Chl a/b 显著最低,可能缘于对民勤温带荒漠气候的一种驯化适应;低光强下白杉的 F_v'/F_m' 显著高于沙地云杉和青海云杉,而高光强下 F_q'/F_v' 和 F_q'/F_m' 都略高,是该种分布区域较广的光合生理基础;沙地云杉具有网络状发达根系,为防风固沙和防沙治沙的优选树种,耐荫且适宜于强光环境。高光强下 4 种云杉属植物均呈现高且一致的非光化学猝灭能力,显示了对干旱荒漠气候的趋同适应;而低光强下 PS II 运行效率 F_q'/F_m' 高且几乎一致,是耐荫性的光合生理表现。

致谢:感谢甘肃民勤荒漠草地生态系统国家野外科学观测研究站和甘肃省荒漠化与风沙灾害防治国家重点实验室(培育基地)为本实验提供便利条件;感谢甘肃省治沙研究所张大彪高级工程师和孙涛副研究员在实验实施等方面给予的帮助。

参考文献(References):

- [1] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志 第 7 卷. 北京: 科学出版社, 1978: 123-168.
- [2] 邹春静, 韩士杰, 徐文铎, 苏宝玲. 沙地云杉(*Picea mongolica*) 在中国的形成、分布和特性(英文). 林业研究, 2001, 12(3): 187-191.
- [3] 邹春静, 徐文铎, 靳牡丹, 宋晴. 干旱胁迫对沙地云杉生态型保护酶活性的影响. 干旱区研究, 2007, 24(6): 810-814.
- [4] 祁生秀, 陈艳. 美国蓝云杉引种试验初报. 青海农林科技, 2015, (3): 74-76.
- [5] 李得禄, 刘世增, 康才周, 严子柱, 满多清, 刘有军, 李银科. 水分胁迫下云杉属两种植物荧光参数特征研究. 干旱区资源与环境, 2015, 29(6): 117-121.
- [6] 郑红娟, 余海, 贾桂霞. 北美蓝云杉不同种源幼苗对光照敏感性的研究. 北方园艺, 2008, (3): 131-133.
- [7] 曹洪玉, 颜忠诚. 生物的辐射适应和趋同适应. 生物学通报, 2014, 49(9): 1-3.
- [8] 刘建泉. 荒漠植物生态特性浅析. 甘肃林业科技, 1991, 3: 40-45.
- [9] 刘果厚, 高润宇, 赵培英. 珍稀濒危植物沙冬青、四合木、绵刺和半日花等四种旱生灌木在环境胁迫下的生存对策分析. 内蒙古农业大学学报: 自然科学版, 2001, 22(3): 66-69.
- [10] 韩路, 王家强, 王海珍, 牛建龙, 于军. 塔里木荒漠绿洲过渡带主要种群生态位与空间格局分析. 植物科学学报, 2016, 34(3): 352-360.
- [11] 王玉金, 李小娟, 郝刚, 刘建全. 点地梅属的分子系统学、生物地理学和垫状形态的趋同进化. 植物分类学报, 2004, 42(6): 481-499.
- [12] Baker N R, Rosenqvist E. Application of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. Journal of Experimental Botany, 2004, 55(403): 1607-1621.

<http://www.ecologica.cn>

- [13] Genty B, Briantais J M, Baker N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects*, 1989, 990(1): 87-92.
- [14] Bilger W, Björkman O. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. *Photosynthesis Research*, 1990, 25(3): 173-185.
- [15] Oxborough K, Baker N R. Resolving chlorophyll a fluorescence images of photosynthetic efficiency into photochemical and non-photochemical components: calculation of q_P and F_v'/F_m' without measuring F_o' . *Photosynthesis Research*, 1997, 54(2): 135-142.
- [16] Shi S B, Shi R, Li M. Changes in photosynthesis of alpine plant *Saussurea superba* during leaf expansion. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2015, 37: 235.
- [17] 朱广廉, 钟海文, 张爱琴. 植物生理学实验. 北京: 北京大学出版社, 1990: 51-54.
- [18] 孙小玲, 许岳飞, 马鲁沂, 周禾. 植株叶片的光合色素构成对遮阴的响应. *植物生态学报*, 2010, 34(8): 989-999.
- [19] 衣宁, 赵文倩, 刘倩, 侯元同, 邱念伟. 油松新生叶与老叶光合功能的比较. *林业科技*, 2014, 39(6): 10-14.
- [20] 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.
- [21] Baker N R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis *in vivo*. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 89-113.
- [22] 许大全. 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 2002.
- [23] 师生波, 张怀刚, 师瑞, 李妙, 陈文杰, 孙亚男. 青藏高原春小麦叶片光合作用的光抑制及 PS II 反应中心光化学效率的恢复分析. *植物生态学报*, 2014, 38(4): 375-386.
- [24] 钱永强, 周晓星, 韩蕾, 孙振元, 巨关升. Cd^{2+} 胁迫对银芽柳 PS II 叶绿素荧光光响应曲线的影响. *生态学报*, 2011 31(20): 6134-6142.
- [25] Osório J, Osório M L, Correia P J, De Varennes A, Pestana M. Chlorophyll fluorescence imaging as a tool to understand the impact of iron deficiency and resupply on photosynthetic performance of strawberry plants. *Scientia Horticulturae*, 2014, 165: 148-155.
- [26] Murchie E H, Niyogi K K. Manipulation of photoprotection to improve plant photosynthesis. *Plant Physiology*, 2011, 155(1): 86-92.
- [27] Niyogi K K, Truong T B. Evolution of flexible non-photochemical quenching mechanisms that regulate light harvesting in oxygenic photosynthesis. *Current Opinion in Plant Biology*, 2013, 16(3): 307-314.
- [28] Yamori W, Hikosaka K, Way D A. Temperature response of photosynthesis in C_3 , C_4 , and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. *Photosynthesis Research*, 2014, 119(1): 101-117.
- [29] 马森, 李博, 陈家宽. 植物对荒漠生境的趋同适应. *生态学报*, 2006, 26(11): 3861-3869.
- [30] 王晓飞, 徐瑞琴. 蓝云杉引进栽培试验研究. *现代农业科技*, 2014, (22): 143-144.
- [31] 徐文铎. 内蒙古沙地白桦林的植物组成和生态环境调查. *沈阳农业大学学报*, 1987, 18(4): 19-24.
- [32] 徐文铎, 郑元润, 刘广田. 内蒙古沙地云杉生长与生态条件关系的研究. *应用生态学报*, 1993, 4(4): 368-373.
- [33] 郑元润, 张新时, 徐文铎. 沙地云杉种群调节的研究. *植物生态学报*, 1997, 21(4): 312-318.
- [34] 赵丽琼, 黄华国, 梁大双, 张晓丽. 甘肃大野口青海云杉种群的空间分布格局. *北京林业大学学报*, 2010, 32(4): 59-64.
- [35] 彭守璋, 赵传燕, 许仲林, 王超, 柳逸月. 黑河上游祁连山区青海云杉生长状况及其潜在分布区的模拟. *植物生态学报*, 2011, 35(6): 605-614.
- [36] 赵文英, 蒋明, 许娜. 7 个云杉树种 1 年生苗对补光的响应. *甘肃林业科技*, 2011, 36(1): 25-27, 39.
- [37] 马亚丽, 王璐, 刘艳霞, 兰海燕. 荒漠植物几种主要附属结构的抗逆功能及其协同调控的研究进展. *植物生理学报*, 2015, 51(11): 1821-1836.
- [38] Casati P, Fresco A G, Andreo C S, Drincovich M F. An intermediate form of NADP-malic enzyme from the C_3 C_4 intermediate species *Flaveria floridana*. *Plant Science*, 1999, 147(2): 101-109.
- [39] Sage R F. C_4 photosynthesis in terrestrial plants does not require Kranz anatomy. *Trends in Plant Science*, 2002, 7(7): 283-285.
- [40] Sage R F. The evolution of C_4 photosynthesis. *New Phytologist*, 2004, 161(2): 341-370.
- [41] Silva H, Edmundo A, Paola S. Anatomy of the photosynthetic tissue in ten taxa of *Opuntia* established to the Mediterranean arid zone of Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 2001, 74(2): 341-351.