

李周康,吕光辉,龚雪伟,等. 不同生活型植物吸收凝结水后水分及荧光生理差异[J]. 江苏农业科学,2020,48(2):123-130.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2020.02.022

不同生活型植物吸收凝结水后水分及荧光生理差异

李周康^{1,3}, 吕光辉^{2,3}, 龚雪伟⁴, 何学敏^{2,3}, 侯珠峰^{1,3}, 白志强⁵

(1. 新疆大学资源与环境科学学院,新疆乌鲁木齐 830046; 2. 新疆大学干旱生态环境研究所,新疆乌鲁木齐 830046;
3. 绿洲生态教育部重点实验室,新疆乌鲁木齐 830046; 4. 中国科学院沈阳应用生态研究所,辽宁沈阳 110016;
5. 新疆林业科学院森林生态研究所,新疆乌鲁木齐 830002)

摘要:为明确干旱区荒漠典型不同生活型植物对凝结水的吸收,以梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)和对节刺(*Horaninowia ulicina*)为研究对象,通过野外原位凝结水模拟试验,综合分析不同生活型植物光合器官的水分变化及荧光生理响应。结果表明,梭梭、沙拐枣和对节刺这3种植物都具有吸收凝结水的能力,逆向水势梯度正是其吸收凝结水的物质基础。对于利用深层土壤水或地下水的中深根系植物梭梭、沙拐枣与利用浅层土壤水的浅根系植物对节刺而言,吸收冠层凝结水的现象证明部分荒漠植物已经进化出了“多面下注”的水分利用策略。CK处理下,3种植物在暗适应下沙拐枣与对节刺初始的荧光(F_0)差异显著($P < 0.05$);ZG1处理下,光适应与暗适应下3种植物的 F_0' 、 F_m' 、 F_s 差异性一致,且具体表现为梭梭分别与对节刺、沙拐枣差异显著($P < 0.05$);ZG2处理下,梭梭的 F_0' 与沙拐枣、对节刺均有显著差异,而对于 F_m' 与 F_s 值,3种植物并无显著差异。梭梭ZG1处理下植株的 F_0 和 F_m 较CK植株降低,而ZG2植株则显著提高($P < 0.05$),沙拐枣ZG2植株的 Φ_{PSII} 显著低于CK植株($P < 0.05$),对节刺在光适应下各荧光参数如 F_0' 、 F_m' 、 F_s 差异性变化规律一致,具体表现为CK植株与ZG1和ZG2均有显著差异($P < 0.05$)。

关键词:荒漠植物;生活型植物;凝结水;荧光参数;水势

中图分类号: Q945;S184 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2020)02-0123-08

干旱荒漠最显著的特征是降水极端稀少而输入又不确定,这使得生活在此环境中的生物长期处于干旱胁迫之中^[1]。水作为荒漠生态系统中的主要限制因子,任何补充性的水资源,如凝结水、土壤吸附水、雾等都可能对干旱区生态系统产生积极的作用^[2-3]。在降水量充沛的地区,水汽凝结量与降水量相比是微不足道的,但在干旱、半干旱区,凝结水却是非常重要的水资源^[4]。

过去人们认为高等植物吸收水分主要依靠根系,不能到达植物根区的水分输入就不可能被利用,凝结水不能作为植物的水源^[5-6]。因此对于一些草本或者木本植物生长所需水分来源的认识还依旧停留在土壤水或深层地下水阶段。然而随着

研究的不断深入,发现自然界中部分植物在进化过程中产生了叶片吸收利用凝结水的生长策略,这使得凝结水成为这些植物的另一项水分来源。随后有学者发现,加利福尼亚北部红树林的植株叶片不仅吸收凝结水而且对凝结水的吸收比例达到34%,并且可以通过叶片气孔捕获叶片周围的大气水汽^[7-8];热带山地云雾森林中紫茉莉(*Myrsine umbellata*)能够通过叶片角质层或毛状体吸收凝结水,但不同物种间水分吸收略有差异^[9-10]。对植物凝结水吸收方面的研究最早主要集中在热带和暖温带地区的乔木或一年生草本,随后国内部分学者对温带荒漠干旱区中的草本植物展开了研究。庄艳丽等通过人工模拟凝结水梯度证明,温带荒漠区一年生草本雾冰藜(叶片被毛)能够吸收冠层凝结水,主要用于地上部分的生长,而无毛植物沙米在不同的凝结水梯度下未表现出明显差异^[11]。刘志东等对艾比湖地区的研究表明,凝结水可以显著提高短命植物狭果鹤虱披毛叶片的水势及净光合速率^[12]。国内外学者对植物叶片吸收凝结水的研究

收稿日期:2018-10-16

基金项目:国家自然科学基金(编号:41571034)。

作者简介:李周康(1994—),男,河南周口人,硕士研究生,主要从事植物生理学方面的研究。E-mail:1256172657@qq.com。

通信作者:白志强,高级工程师,主要从事森林生态学方面的研究。

E-mail:13999829959@163.com。

说明在一定条件下凝结水可被草本或木本植物利用。

对于干旱区植物而言,不同生活型植物不同的根系生长对策使得其对水分的利用也不尽相同,它们的水分利用情况不仅可以反映荒漠植物水分吸收的来源,还能反映基于水分吸收而进化出的生长策略。Boucher 等发现,人工模拟凝结水显著增加了白松(*Pinus strobus* L.)幼苗水势、气孔导度,促进了幼苗根系生长^[13]。Wang 等研究发现,超旱生植物琵琶柴叶片表皮在低湿条件下水分吸收鳞片的中空管是收缩的,中央开口很小,而在高湿条件下水分吸收鳞片中间的倒置圆锥孔逐渐扩大,形成一个中央开口,基底细胞升起水分吸收鳞片的盖子,促使水分以毛细管流的形式覆盖角质层^[14]。上述研究说明凝结水对植物的影响不仅体现在形态上还有生理上,过去人们常常通过植物叶片气体交换参数来反映植物的光合生理状况,却鲜有探讨植物凝结水吸收后的叶片内光量子的传递机理,而叶绿素荧光技术能更直观地反映植物光合有效辐射量、光化学量子效率等,这些指标有助于了解可能会对光合作用产生抑制的某些环境条件以及植物吸收凝结水过程中水分及荧光参数之间的联系。

上述研究中荒漠植物叶片对凝结水的吸收为本研究提供了思路。在干旱区,植被为了生存对水分具有较高的依赖性,为了获取生长所需的水分,大部分荒漠植物将根部深深扎入土壤。目前,对植物吸收凝结水的研究多集中在单一物种的层次上,而通过野外原位控制试验研究不同生活型植物对凝结水的利用却较为稀少。基于此,本研究在艾比湖湿地国家级自然保护区温带荒漠区内,针对 3 种不同生活型植物——梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)、对节刺(*Horaninowia ulicina*),研究其光合器官吸收凝结水的能力以及吸收凝结水后叶片光量子传递及荧光生理特点,旨在探究凝结水在不同生活型荒漠植物体中的动态变化特征及光化学生理过程,这有助于加深对荒漠植物干旱胁迫适应的理解。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

艾比湖湿地国家级自然保护区(82°36'E ~ 83°50'E, 44°30'N ~ 45°09'N)位于新疆维吾尔自治区境内(图 1),是准噶尔盆地西部最低洼地和水盐

汇集中心^[15],总面积 2 670.85 km²。年均气温 5℃,多年平均降水量为 107 mm,潜在蒸发量为 1 315 mm,降水量年内分配不均,夏多冬少,气候极端干燥,属典型温带大陆性干旱气候。区内典型地带性土壤为灰漠土、灰棕漠土和风沙土,隐域性土壤为盐(盐渍化)土、草甸土和沼泽土。不同的土地类型影响着旱生、超旱生、沙生、盐生、湿生、水生等植物群落的形成。艾比湖湿地自然保护区植物区系属古北界蒙新区北疆荒漠区准噶尔荒漠小区。区内植被可分为 5 个植被类型、8 个植被亚型、17 种群系。典型群落为胡杨(*Populus euphratica*)群落、盐爪爪(*Kalidium foliatum*)群落、白麻(*Poa cynosuroides*)群落、梭梭群落、沙拐枣以及对节刺群落。

1.2 样方设置及植物选取

2017 年 8 月在艾比湖湿地国家级自然保护区东大桥管护站以北 2 km 处设置 1 个 300 m × 300 m 样方,并在其中选取生境相似的梭梭、沙拐枣以及对节刺群落,在 3 种群落中选取成熟健康、个体大小相同的梭梭、沙拐枣、对节刺植株各 3 株作为供试植株,并进行标记。其中梭梭、沙拐枣、对节刺分别为乔木、灌木、一年生草本。

1.3 试验方法

1.3.1 野外原位控制试验 为了降低土壤养分、盐碱度和质地等差异对原位试验造成的影响,在供试植株选取时,利用土壤温湿度测定仪和土壤 pH (IQ150)原位测定仪显示的数据作为参考,选择生长环境较为接近的植株作为样株,每种植物分别选取 3 株。利用铁条和螺丝拼装成一个便携式、可拆卸的金属结构框架,在试验开始前,用聚乙烯塑料薄膜覆被包裹成一个底部开口的控制箱并拼装 2 个控制箱。由于 3 种植株生活型的差异,金属框架设置为 2 种规格,即适用于梭梭和沙拐枣的 1.2 m × 1.2 m × 1.8 m (长 × 宽 × 高)大型控制箱和适用于对节刺的 1.2 m × 0.6 m × 0.6 m (长 × 宽 × 高)小型控制箱。

在植物的生长季内于 2017 年 8 月 2—5 日,每日 22:00(京时)至次日 06:00,每隔 2 h 对梭梭、沙拐枣、对节刺分别进行野外原位控制试验。具体操作如下:使用控制箱将每种植物当中的 2 棵植株在遮盖后进行凝结水处理并记为 ZG1、ZG2,而未进行遮盖及凝结水处理的植物作为对照植株并记为 CK(图 2)。但是为了排除植物可能吸收利用加湿沉降的凝结水和冠下土壤空气间的地气水热交换,在

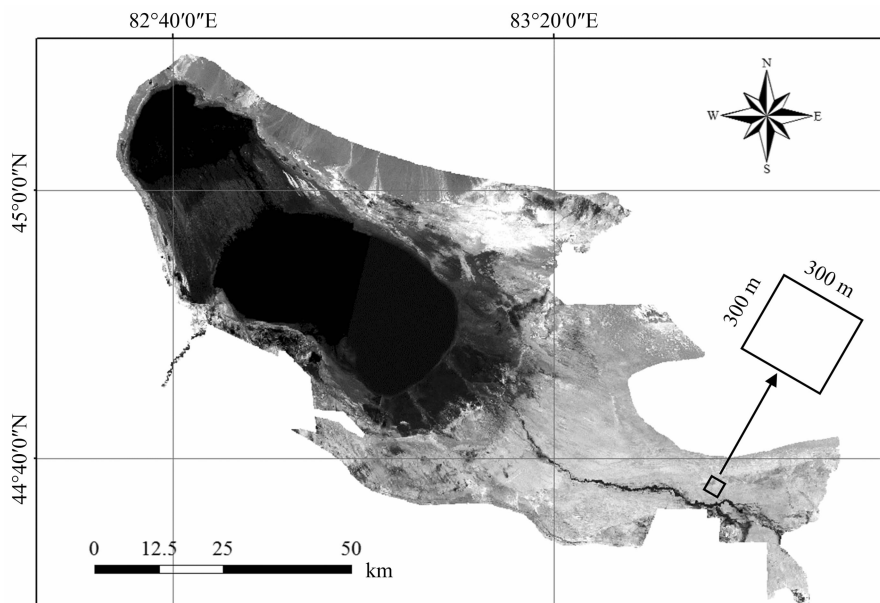


图1 研究区示意

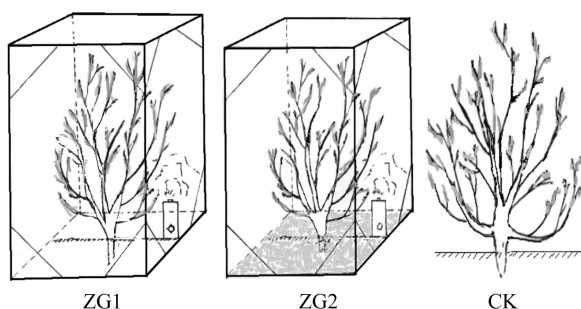


图2 野外原位控制试验示意图

ZG2 植株底部与土壤接触的表面覆盖聚乙烯薄膜。在 ZG1、ZG2 内各放入 1 台超声波加湿器 (JSQ - A50U1, BEAR, CHN) 用于人工模拟凝结水, 加湿器的设计容量为 5 L, 额定输出功率为 25 W, 额定加湿量 280 mL/h, 加湿器中所盛液体为当地地下水 (当地植物水分来源主要是地下水^[16])。

1.3.2 水势及含水率的测定 原位控制试验开始后, 分别在 22:00、00:00、02:00、04:00、06:00 采集 ZG1、ZG2 和 CK 植株上的新鲜同化枝 (叶片)、二级枝条样品。所有采样留下的断口均使用实验室封口膜 (PM - 996, Parafilm, USA) 密封以防止水分渗入。每次采集完成后迅速带回, 并用露点水势仪 (WP4C, DECAGON, USA) 测定样品水势。而含水率样品在测得鲜质量之后带回实验室在烘箱内 105 ℃ 烘 24 h 之后称量干质量。

$$\text{含水率} = \frac{(\text{鲜质量} - \text{干质量})}{\text{鲜质量}} \times 100\%。$$

1.3.3 叶绿素荧光参数测定 经过一晚 (充分暗适应) 凝结水处理后, (黎明前) 使用便携式光合测定系统 (LI - 6400XT, LI - COR, USA), 对 ZG1、ZG2 和 CK 植株光合器官进行叶绿素荧光参数测定, 每个样株测定东、西、南、北 4 个方向记为 4 个重复。具体测定参数如下: 测定最小初始荧光 (F_o)、暗适应下最大荧光 (F_m)、光合系统 II (PS II) 的最大光化学效率 (F_v/F_m) 等暗适应下叶绿素荧光参数; 将荧光叶室内活化光强度设置成与外界条件相同, 活化时间 1 h, 测定光下最小荧光 (F_o')、光下最大荧光 (F_m')、PS II 反应中心的激发能捕获效率 (F_v'/F_m')、稳态荧光 (F_s)。其他荧光参数均由以上荧光参数计算得出, 具体计算公式如下:

$$F_v/F_m \text{ (光化学量子效率)} = (F_m - F_o)/F_m;$$

$$F_v'/F_m' \text{ (PS II 反应中心的激发能捕获效率)} = (F_m' - F_o')/F_m';$$

$$\Phi_{PSII} \text{ (实际光化学效率)} = (F_m' - F_s)/F_m';$$

$$q_P \text{ (光化学淬灭系数)} = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o');$$

$$q_N \text{ (非光化学淬灭系数)} = 1 - (F_m' - F_o')/(F_m - F_o);$$

$$ETR \text{ (电子传递效率)} = PPFD \times \Phi_{PSII} \times 0.5 \times 0.85。$$

1.3.4 数据处理 利用单因素方差分析 (one - way ANOVA) 比较同一指标不同处理间的差异显著性 ($\alpha = 0.05$), 方差齐时多重比较采用 LSD 检验, 方差不齐时多重比较采用 Dunnett's - T3 方法检验, 显著性水平统一设置为 $\alpha = 0.05$, 以上分析方法均在 SPSS 17.0 软件中完成, 并利用 Excel 2013 辅助

作图。

2 结果与分析

2.1 凝结水处理下不同生活型植物光合器官水势变化

从图 3 可以看出,在模拟冠层凝结水的 2 种处理方式下,梭梭同化枝的水势在 22:00—06:00 期间总体变化表现为先降低后增加的趋势,而二级枝条的水势变化则表现为先增加后降低的趋势。在试验期间,ZG1 处理下二级枝条水势极大值和同化枝极小值比 ZG2 处理中水势值提前 2 h(24:00)达到。ZG1 梭梭在 22:00 时同化枝水势大于二级枝条水势,出现逆向水势梯度;ZG2 梭梭在 22:00—24:00 和 06:00 这 2 段时期内同化枝水势大于二级枝条水势;CK 梭梭的二级枝条水势变化在 22:00—06:00 期间总体表现为先增加后降低再增加的趋势。

ZG1 沙拐枣的同化枝与二级枝条的水势总体呈现出“N”形的变化趋势。ZG2 沙拐枣同化枝水势变化趋势为先降低再增加然后再下降,二级枝条水势变化呈现出了“M”形的变化趋势。试验期间,ZG1 沙拐枣在 22:00—02:00 期间同化枝水势大于二级

枝条水势,出现逆向水势梯度;ZG2 沙拐枣在 22:00 和 02:00—06:00 这 2 段时期内同化枝水势大于二级枝条水势,出现逆向水势梯度;CK 沙拐枣在 22:00—02:00 这一时期内,二级枝条水势整体都大于同化枝水势,并未出现逆向水势梯度。

ZG1 对节刺叶片水势的在 22:00—06:00 呈现出“N”形的变化趋势。ZG2 对节刺叶片与枝条水势变化在 22:00—06:00 都呈现先增加后降低的趋势。叶片水势极小值 -6.43 MPa 出现在 22:00,极大值 -3.16 MPa 出现在 04:00;枝条水势极小值 -4.97 MPa 出现在 22:00,极大值 -3.97 MPa 出现在 02:00。ZG1 对节刺在 22:00—23:00 时叶片水势大于枝条水势;ZG2 对节刺在 04:00—06:00 这一时间段,叶片水势大于枝条水势;CK 对节刺叶片与枝条水势变化在 22:00—06:00 都呈“W”形的变化规律,且任意时刻叶片水势都小于枝条水势。

2.2 在凝结水处理下不同生活型植物光合器官含水率变化

从图 4 可以看出,在 2 种凝结水处理方式下的梭梭含水率在 22:00—06:00 期间总体变化呈现增加趋势,但增长幅度较为平缓。ZG1 梭梭的同化枝

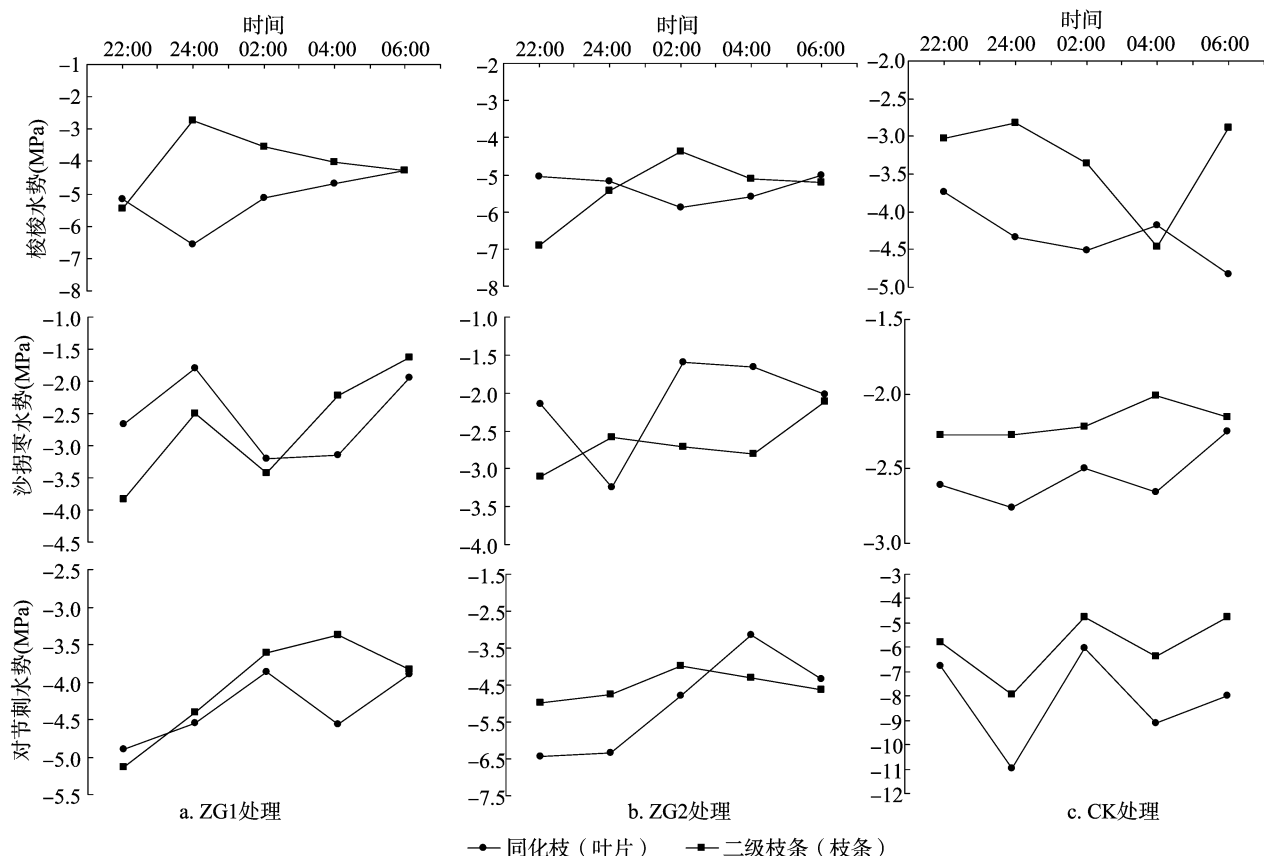


图3 凝结水处理下不同生活型植物光合器官水势变化

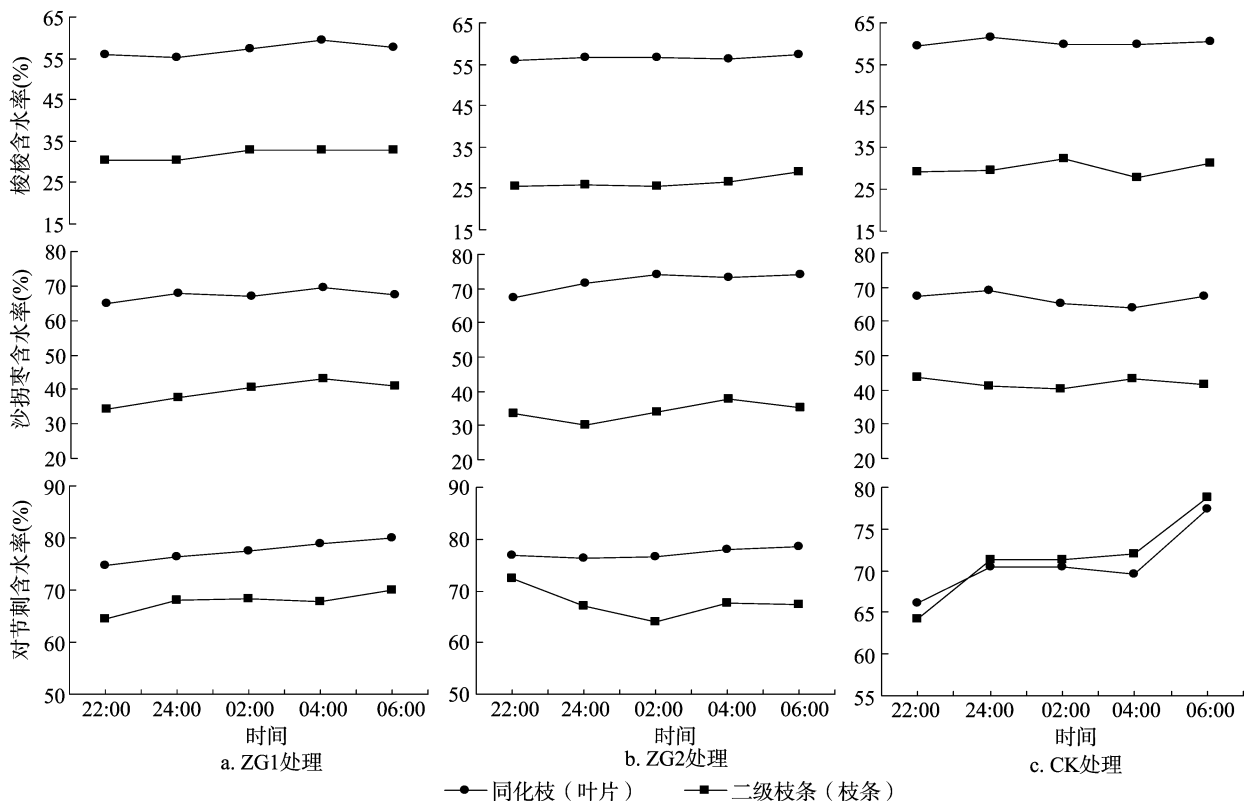


图4 凝结水处理下不同生活型植物光合器官含水率变化

与二级枝条含水率在 22:0—04:00 都呈现增加的趋势,然而同化枝含水率在 04:00 以后开始降低且含水率整体变化稳定在 55% 左右,二级枝条含水率整体变化稳定在 30% 左右。ZG2 梭梭同化枝与二级枝条含水率在 22:00—06:00 期间偶有波动,但二者含水率整体变化分别稳定在 55% 和 25% 左右。ZG1、ZG2 和 CK 植株同化枝含水率在任意时刻都明显高于二级枝条含水率。

ZG1 沙拐枣同化枝与二级枝条含水率在 22:00—04:00 期间都呈现出增加的趋势,并在 04:00 同时达到峰值,在之后的 2 h 二者同时降低。ZG1 沙拐枣同化枝含水率整体变化稳定在 65% 左右,二级枝条含水率整体变化稳定在 40% 左右。ZG2 沙拐枣同化枝含水率在 22:00—06:00 期间总体呈现增长趋势,含水率整体变化稳定在 70% 左右,二级枝条含水率在 22:00—06:00 期间偶有波动且最终稳定在 30% 左右。在 22:00—06:00 期间 ZG1、ZG2 和 CK 的同化枝含水率在任意时刻都高于二级枝条含水率。

ZG1 对节刺叶片与枝条含水率在 22:00—04:00 期间总体呈现增长趋势,二者含水率整体变化分别稳定在 78% 和 65% 左右,可知叶片含水率显

著高于枝条含水率。ZG2 对节刺叶片在 22:00—06:00 期间总体呈现增加的趋势,含水率整体变化稳定在 77% 左右;枝条含水率在 22:00—02:00 开始下降并在 02:00 达到最低点,02:00—04:00 开始增加,04:00—06:00 有轻微的下趋势。CK 对节刺叶片与枝条在 22:00—06:00 总体呈现增长的趋势,只是在 24:00—04:00 这一时期增长趋势趋于平缓。

2.3 在凝结水处理下不同生活型植物叶绿素荧光差异

CK 处理中,沙拐枣、对节刺在暗适应下初始荧光(F_0)有显著差异($P < 0.05$),对节刺最大荧光(F_m)值显著高于沙拐枣,在光适应下 3 种植物的最小荧光(F_0')、稳态荧光(F_s)、最大光化学量子产量(F_v/F_m)、有效光化学量子产量(F_v'/F_m')、实际光化学效率(Φ_{PSII})、光化学淬灭系数(q_p)、非光化学淬灭系数(q_n)、电子传递效率(ETR)等荧光参数的差异性具体表现为沙拐枣分别与梭梭、对节刺呈显著差异($P < 0.05$),且梭梭与对节刺彼此间无显著差异,而最大荧光(F_m')则无显著差异。ZG1 处理中,梭梭、沙拐枣和对节刺在暗适应下的 F_0 与 F_m 值均无显著差异,而在光适应与暗适应下 3 种植物

的 F_o' 、 F_m' 、 F_s 差异性一致,且具体表现为梭梭分别与对节刺、沙拐枣呈显著差异($P<0.05$)。3 种植物的 F_v'/F_m' 、 Φ_{psII} 、ETR 彼此间都存在显著差异($P<0.05$)。ZG2 处理中,在暗适应下 3 种植物的 F_o 与 F_m 值差异性规律一致,梭梭的 F_o 与 F_m 值显著高于沙拐枣($P<0.05$);在光适应下梭梭的 F_o' 与沙拐枣、对节刺均有显著差异,而对于 F_m' 与 F_s 值,3 种植物并无显著差异(表 1)。

2.4 在凝结水处理下不同生活型植物光合荧光差异

从表 1 及表 2 中可知,对梭梭而言,ZG1 凝结水

处理下植株的 F_o 和 F_m 较之 CK 植株其值降低,而 ZG2 植株则显著提高($P<0.05$),此外,ZG1 植株的 F_m' 较之 CK 植株显著增长,但 ZG2 与 ZG1 和 CK 并无显著差异。沙拐枣 ZG1 植株较之 CK 植株, F_o 和 F_m 显著提高,而 F_v'/F_m 值显著小于 CK 植株,ZG2 植株的 Φ_{psII} 显著低于 CK 植株($P<0.05$)。不论处理如何,在暗适应下对节刺的 F_o 和 F_m 都无显著差异,在光适应下各荧光参数如 F_o' 、 F_m' 、 F_s 差异性变化规律一致,具体表现为对节刺 CK 植株与 ZG1 和 ZG2 均有显著差异。对节刺有无凝结水处理,其 F_v'/F_m 、 F_v'/F_m' 、 q_P 、 q_N 等参数均无显著性差异。

表 1 在凝结水处理下不同生活型植物叶绿素荧光参数

处理	植物	F_o	F_m	F_o'	F_m'	F_s
CK	梭梭	190.14 ± 27.66abB	761.29 ± 128.44abB	231.87 ± 18.22aA	404.74 ± 42.40aB	320.74 ± 30.16aA
	沙拐枣	89.53 ± 3.15bB	432.51 ± 15.67bB	134.80 ± 16.83bA	410.83 ± 55.25aA	222.62 ± 21.72bA
	对节刺	218.03 ± 28.89aA	843.72 ± 119.22aA	234.34 ± 7.19aA	432.26 ± 22.45aA	351.49 ± 18.12aA
ZG1	梭梭	169.05 ± 16.38aB	730.30 ± 65.19aB	325.95 ± 29.50aA	680.76 ± 78.56aA	484.26 ± 56.34aA
	沙拐枣	155.51 ± 13.68aA	712.80 ± 45.61aA	114.53 ± 15.75bA	290.76 ± 50.92bA	182.08 ± 25.79bA
	对节刺	186.37 ± 24.55aA	790.42 ± 105.35aA	169.22 ± 15.99bB	292.15 ± 29.65bB	229.34 ± 22.87bB
ZG2	梭梭	299.42 ± 36.29aA	1 185.04 ± 145.73aA	276.33 ± 43.32aA	497.23 ± 91.24aAB	369.78 ± 70.57aA
	沙拐枣	145.61 ± 20.28bAB	635.79 ± 86.68bAB	127.12 ± 20.96bA	391.67 ± 62.06aA	287.40 ± 52.69aA
	对节刺	194.39 ± 6.50abA	781.53 ± 37.15abA	170.76 ± 13.78bB	297.27 ± 24.37aB	249.01 ± 20.47aB

注:同列数据后不同小写字母表示同一凝结水处理下不同生活型植物间参数值间差异显著($P<0.05$);同列数据后不同大写字母表示同一植物不同凝结水处理下参数值间差异显著($P<0.05$)。下同。

表 2 在凝结水处理下不同生活型植物光合荧光差异

处理	植物	F_v/F_m	F_v'/F_m'	Φ_{psII}	q_P	q_N	ETR
CK	梭梭	0.75 ± 0.01aA	0.42 ± 0.04bA	0.20 ± 0.02bB	0.49 ± 0.03bA	1.75 ± 0.13aA	56.18 ± 5.97bB
	沙拐枣	0.55 ± 0.02bB	0.67 ± 0.00aA	0.45 ± 0.02aA	0.67 ± 0.03aA	0.28 ± 0.04cB	123.87 ± 6.64aA
	对节刺	0.74 ± 0.01aA	0.46 ± 0.02bA	0.19 ± 0.02bB	0.41 ± 0.06bA	0.66 ± 0.06bA	51.26 ± 5.78bAB
ZG1	梭梭	0.77 ± 0.01aA	0.52 ± 0.01bA	0.29 ± 0.01bA	0.56 ± 0.03aA	2.07 ± 0.06aA	79.08 ± 4.07bA
	沙拐枣	0.34 ± 0.02bA	0.60 ± 0.02aA	0.36 ± 0.03aAB	0.61 ± 0.03aA	0.69 ± 0.06bA	99.82 ± 7.52aAB
	对节刺	0.76 ± 0.00aA	0.42 ± 0.02cA	0.21 ± 0.00cA	0.52 ± 0.03aA	0.78 ± 0.04bA	58.73 ± 1.31cA
ZG2	梭梭	0.75 ± 0.01aA	0.43 ± 0.03bA	0.26 ± 0.02aAB	0.61 ± 0.07aA	1.77 ± 0.09aA	70.92 ± 4.24aAB
	沙拐枣	0.40 ± 0.06bAB	0.68 ± 0.00aA	0.28 ± 0.03aB	0.41 ± 0.05bB	0.43 ± 0.11cAB	76.73 ± 9.14aB
	对节刺	0.75 ± 0.01aA	0.40 ± 0.02bA	0.17 ± 0.01bA	0.43 ± 0.05abA	0.82 ± 0.05bA	46.33 ± 2.68bB

3 讨论

3.1 凝结水对不同生活型植物水势及含水率的影响

3.1.1 同种植物不同处理间水势及含水率的影响
植物水势是反映植物水分亏缺的敏感指标^[17]。凝结水处理方式下同种植物的水势变化有所不同。ZG1 梭梭植株的二级枝条比 ZG2 植株的二级枝条要提前 2 h 达到最大值,其水势的增加规律与占东霞等的研究结果^[18]一致。梭梭在 3 种处理下都出现同化枝水势大于二级枝条水势,呈现逆向水势梯

度,这证明了梭梭具有吸收冠层凝结水的能力^[19]。梭梭同化枝不断的通过气孔吸收水分,经由逆向水势梯度将适度的水分运输至二级枝条,在这一过程中,二级枝条水势不断增加而同化枝水势不断降低,此时,光合器官保持一定的水分亏缺用来维持一定的吸水能力。但是,ZG2 梭梭水势提高的进程与 ZG1 梭梭比较为缓慢,原因可能是由于 ZG2 处理中聚乙烯薄膜阻隔了梭梭冠下土壤与空气间的地热水汽交换使得凝结水积累,ZG2 箱中空气湿度会比 ZG1 更早达到饱和,ZG2 箱内空气湿度较早的饱和及叶片胞间渗透势的变化间接影响到了植株的

气孔导度^[11],气孔导度受到抑制降低又会使得梭梭同化枝吸收及运输至二级枝条的水分含量降低。梭梭 ZG1 和 ZG2 在二级枝条水势达到最大值后,会继续通过二级枝条来补给植株的茎,甚至可能是根,在这个过程中,二级枝条的水势由于水分的补给输出开始降低,而同化枝水势则继续保持对冠层凝结水的吸收来满足植物体内逆向水势梯度中的水分供给。

植物光合器官对冠层凝结水的吸收一般与光合器官表面的微形态结构与化学特性有关^[20]。龚雪伟研究发现,梭梭同化枝表面覆有角质层,可以帮助植物吸收凝结水^[19],而且黏液细胞^[21]和吸湿性的大气沉降^[22]可以激活气孔,进而允许水分通过气孔进入叶肉细胞,而沙拐枣同化枝在适应荒漠环境的过程中进化出角质层、栅栏组织、黏液细胞、含晶细胞、薄壁细胞等解剖学特征^[23]。因此,可以推断沙拐枣 ZG1 与 ZG2 植株在凝结水处理后均出现逆向水势梯度现象,原因可能要基于一定的解剖学基础。

研究认为,艾比湖湿地自然保护区内藜科和蓼科等一年生浅根系植物,为提高生存能力,保证水分持续供应,采取了多头下注的策略,即利用不同来源的水分^[16],而在人工模拟冠层凝结水试验下,对节刺 ZG1 和 ZG2 植株表现出的吸收冠层凝结水这一现象进一步验证了上述观点。由于夜晚荒漠气温降低,ZG1 箱内的凝结水会凝结沉降在土壤表面成为土壤水的组成部分^[24],而浅根植物则会通过根压吸收根系周围的水分,因此,在 22:00—06:00 的大部分时间内对节刺的二级枝条水势大于叶片水势的原因可能是由于根系吸收水分,经由木质部导管运输至枝条所致。

3.1.2 同一处理下不同生活型植物水势及含水率的影响 凝结水处理过的 3 种植物在 06:00 这一时刻,无论是同化枝(叶片)还是二级枝条(枝条),其水势值都逐渐趋于相同,这可能是因为临近日出,植物体内的各项生理活动开始恢复以响应不断增强的光合辐射,光合作用开始复苏,蒸腾拉力逐渐增大,水分通过根部经由木质部不断输送至叶片。梭梭、沙拐枣与对节刺在凝结水处理后均出现了逆向水势梯度,植株表现出了吸收冠层凝结水的现象,而未进行凝结水处理的沙拐枣和对节刺则未出现逆向水势梯度。植物本身的遗传与植物易获得水分的空间分布位置决定了植物根系的构型及生

长方式。对于利用深层土壤水或地下水的中深根系植物梭梭、沙拐枣与利用浅层土壤水的浅根系植物对节刺而言,吸收冠层凝结水的现象证明部分荒漠植物已经进化出了“多面下注”的水分利用策略来应对复杂恶劣的荒漠环境,因此推断干旱区不同生活型荒漠植物可能均会吸收利用凝结水。

3.2 不同生活型植物对凝结水的荧光生理响应

F_0 、 F_m 分别表示 PS II 反应中心完全张开与完全关闭时的荧光产量。 F_0 上升表明 PS II 反应中心受到破坏或失活。ZG1 梭梭 F_0 上升,但 F_v/F_m 并未下降,推测其并未受到光抑制。 F_v/F_m 反映了植物潜在最大光能转化效率,在健康生理状态下,绝大多数高等植物的 F_v/F_m 在 0.80~0.85,本研究 3 种植物在不同处理下 F_v/F_m 值都小于 0.80。而当 F_v/F_m 下降时,代表植物受到了胁迫,同一植物不同凝结水处理下,ZG1 处理沙拐枣的 F_v/F_m 较 CK 显著降低了 38.20%,而在 ZG2 处理下 3 种植物 F_v/F_m 值与 CK 均无显著差异($P < 0.05$),因此推断覆膜处理后,遮盖箱内地气之间水热交换对 3 种植物的光合机构并未造成破坏,但这 3 种植物的胁迫状态也并未因凝结水处理就迅速改变,ZG1 沙拐枣受胁迫程度甚至在加剧,3 种植物受胁迫状态可能是干旱区部分植物的常态,即便是经过了 8 h 的夜晚凝结水供应也并未改变,而 3 种植物体内水势及含水量变化说明植物可能在通过吸收凝结水不断缓解受胁迫程度^[25],植物通过叶片吸收的凝结水的确可以改善自身受胁迫程度,但如何使根系获取足够的水分来供应植株生长可能才是有效缓解干旱胁迫的关键所在。

Φ_{PSII} 反映了光合机构目前的实际光能转换效率,即电子在 PS II 与 PS I 之间的传递情况。ZG1 梭梭在凝结水处理后其 Φ_{PSII} 显著升高($P < 0.05$),说明凝结水对梭梭植株的光合及生长有着重要作用,而在这个过程中 ZG2 梭梭的 Φ_{PSII} 则无显著增长,说明此时 ZG2 梭梭可能受到了一定的光抑制。但 ZG2 梭梭 q_P 值较 CK、ZG1 大,而 q_P 反映了 PS II 原初电子受体 QA 的氧化还原状态,其值越大,说明 PS II 电子传递活性越大,同时它也可以反映 PS II 捕获的光子能量用于光化学反应的能力^[26]。沙拐枣 ZG1 与 ZG2 的 Φ_{PSII} 较 CK 降低,且后者呈显著性降低($P < 0.05$),这说明 ZG2 沙拐枣的电子传递受到抑制,凝结水会影响到植株光合机构。

q_N 表示叶片捕获的光能中用于非辐射能量耗

散的量,3 种植物在凝结水处理后 q_N 较 CK 都升高。可见凝结水处理后,光合器官吸收的光能大部分以热量的形式耗散,以保护光合机构免受过剩光能破坏。

ETR 反映实际光强条件下的表观电子传递效率,被认为与内在光合能力有相关性^[27],本试验仅有沙拐枣 ZG2 凝结水处理 ETR 值较 CK 显著降低,可能是由于 ZG2 较高的饱和含水率抑制了光电子传递,使实际光能转换效率较低,导致 PS II 开放反应中心数目减少,引起有效光量子产量的下降,从而导致光合电子传递效率的显著降低^[28]。

参考文献:

- [1] Schwinning S, Sala O E, Loik M E, et al. Thresholds, memory, and seasonality: understanding pulse dynamics in arid/semi-arid ecosystems[J]. *Oecologia*, 2004, 141(2): 191–193.
- [2] Zangvil A. Six years of dew observations in the Negev Desert, Israel [J]. *Journal of Arid Environments*, 1996, 32(4): 361–371.
- [3] 秦璐. 不同盐生境下盐穗木群落凝结水形成机制及其生态效应[D]. 乌鲁木齐:新疆大学, 2014.
- [4] 蒋瑾, 王康富, 张维静. 沙地凝结水及在水分平衡中作用的研究[J]. *干旱区研究*, 1993(2): 1–9.
- [5] Malek E, McCurdy G, Giles B. Dew contribution to the annual water balances in semi-arid desert valleys [J]. *Journal of Arid Environments*, 1999, 42(2): 71–80.
- [6] Munne-Bosch S. Direct foliar absorption of rainfall water and its biological significance in dryland ecosystems [J]. *Journal of Arid Environments*, 2010, 74(3): 417–418.
- [7] Dawson T E. Fog in the California redwood forest: ecosystem inputs and use by plants [J]. *Oecologia*, 1998, 117(4): 476–485.
- [8] Limm E B, Dawson T E. *Polystichum Munitum* (Dryopteridaceae) varies geographically in its capacity to absorb fog water by foliar uptake within the redwood forest ecosystem [J]. *American Journal of Botany*, 2010, 97(7): 1121–1128.
- [9] Eller C B, Lima A L, Oliveira R S. Foliar uptake of fog water and transport belowground alleviates drought effects in the cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae) [J]. *New Phytologist*, 2013, 199(1): 151–162.
- [10] Eller C B, Lima A L, Oliveira R S. Cloud forest trees with higher foliar water uptake capacity and anisohydric behavior are more vulnerable to drought and climate change [J]. *New Phytologist*, 2016, 211(2): 489–501.
- [11] 庄艳丽, 赵文智. 荒漠植物雾冰藜和沙米叶片对凝结水响应的模拟实验[J]. *中国沙漠*, 2010, 30(5): 1068–1074.
- [12] 刘志东, 吕光辉, 张雪妮, 等. 叶片被毛对干旱区短命植物狭果鹤虱生理生态特征的影响[J]. *干旱区研究*, 2017, 34(5): 1101–1108.
- [13] Boucher J F, Munson A D, Bernier P Y. Foliar absorption of dew influences shoot water potential and root growth in *Pinus strobus* seedlings [J]. *Tree Physiology*, 1995, 15(12): 819–823.
- [14] Wang X H, Xiao H L, Cheng Y B, et al. Leaf epidermal water-absorbing scales and their absorption of unsaturated atmospheric water in *Reaumuria soongorica*, a desert plant from the northwest arid region of China [J]. *Journal of Arid Environments*, 2016, 128: 17–29.
- [15] 陈蜀江, 侯平, 李文华, 等. 新疆艾比湖湿地自然保护区综合科学考察[M]. 乌鲁木齐:新疆科学技术出版社, 2006.
- [16] 马辉英, 杨晓东, 吕光辉, 等. 新疆艾比湖湿地自然保护区荒漠优势种体内的水分来源[J]. *生态学报*, 2017, 37(3): 829–840.
- [17] 付爱红, 李卫红, 陈亚宁. 极端干旱区多枝怪柳茎水势变化影响因素分析[J]. *中国沙漠*, 2012, 32(3): 730–736.
- [18] 占东霞, 庄丽, 王仲科, 等. 准噶尔盆地南缘干旱条件下胡杨、梭梭和怪柳水势对比研究[J]. *新疆农业科学*, 2011, 48(3): 544–550.
- [19] 龚雪伟. 荒漠木本植物光合器官吸收冠层凝结水机理探究: 基于分子、细胞和生理视角[D]. 乌鲁木齐:新疆大学, 2017.
- [20] Wang X H, Xiao H L, Ren J, et al. An ultrasonic humidification fluorescent tracing method for detecting unsaturated atmospheric water absorption by the aerial parts of desert plants [J]. *Journal of Arid Land*, 2016, 8(2): 272–283.
- [21] Zimmermann D, Westhoff M, Zimmermann G, et al. Foliar water supply of tall trees: evidence for mucilage-facilitated moisture uptake from the atmosphere and the impact on pressure bomb measurements [J]. *Protoplasma*, 2007, 232(1/2): 11–34.
- [22] Burkhardt J. Hygroscopic particles on leaves: nutrients or desiccants? [J]. *Ecological Monographs*, 2010, 80(3): 369–399.
- [23] 齐月, 潘伯荣. 沙拐枣属植物同化枝和子叶的解剖学研究[J]. *西北植物学报*, 2010, 30(3): 512–518.
- [24] Hill A J, Dawson T E, Shelef O, et al. The role of dew in Negev Desert plants [J]. *Oecologia*, 2015, 178(2): 317–327.
- [25] Limm E B, Simonin K A, Bothman A G, et al. Foliar water uptake: a common water acquisition strategy for plants of the redwood forest [J]. *Oecologia*, 2009, 161(3): 449–459.
- [26] Richardson A D, Berlyn G P. Spectral reflectance and photosynthetic properties of *Betula papyrifera* (Betulaceae) leaves along an elevational gradient on Mt. Mansfield, Vermont, USA [J]. *American Journal of Botany*, 2002, 89(1): 88–94.
- [27] 许大全. 光合作用学[M]. 北京:科学出版社, 2013.
- [28] 王恒方, 周耀治, 秦璐, 等. 凝结水对盐穗木 (*Halostachys caspica*) 叶绿素荧光参数及水分利用效率的影响[J]. *干旱区研究*, 2017, 34(5): 1124–1132.