

两种生境条件下6种牧草叶绿素含量及荧光参数的比较

李磊^{1,2,3} 李向义^{1,3*} 林丽莎^{1,3} 王迎菊^{1,2,3} 薛伟^{1,2,3}

¹中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011; ²中国科学院研究生院, 北京 100049; ³新疆策勒荒漠草地生态系统国家野外科学观测试验站, 新疆策勒 848300

摘要 昆仑山前山牧场海拔较高, 策勒绿洲海拔相对较低, 两者生境差异较大。以昆仑山前山牧场和策勒绿洲边缘两种不同生境条件下生长的6种牧草: 冰草(*Agropyron cristatum*)、无芒雀麦(*Bromus inermis*)、矮生高羊茅(*Festuca elata*)、披碱草(*Elymus dahuricus*)、红豆草(*Onobrychis pulchella*)及和田大叶(*Medicago sativa* var. *luxurians*)为试验材料, 研究了不同生境条件下牧草叶片叶绿素含量及叶绿素荧光动力学参数的变化情况。结果显示: (1)在两种生境条件下, 昆仑山前山牧场生境生长的牧草叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素的含量明显较高, 生长在策勒绿洲生境的牧草品种叶绿素a/b值较高; (2)昆仑山前山牧场生境牧草最大荧光、光系统II (PSII)最大光化学效率、PSII潜在活性和单位面积反应中心的数量的值明显高于策勒绿洲生境品种, 而初始荧光、单位反应中心吸收的光能、单位反应中心捕获的能量、单位反应中心耗散的能量、荧光诱导曲线初始斜率值则低于策勒绿洲生境品种。因此, 两种生境下环境因子发生了改变, 对牧草产生综合的胁迫作用; 策勒绿洲生境明显对牧草生长产生了抑制, 策勒绿洲生境牧草的色素含量降低以及PSII的机构遭到损坏, 导致反应中心一部分失活或裂解, 剩余有活性的反应中心的效率增加, 昆仑山生境则相对比较适宜牧草生长; 两种生境不同牧草叶绿素含量和叶绿素荧光参数的变化幅度不同。

关键词 叶绿素, 叶绿素荧光参数, 生境, 牧草

Comparison of chlorophyll content and fluorescence parameters of six pasture species in two habitats in China

LI Lei^{1,2,3}, LI Xiang-Yi^{1,3,*}, LIN Li-Sha^{1,3}, WANG Ying-Ju^{1,2,3}, and XUE Wei^{1,2,3}

¹Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Ürümqi 830011, China; ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; and ³Xinjiang Cele National Field Scientific Observation and Research Station of Desertification and Grassland Ecosystem, Cele, Xinjiang 848300, China

Abstract

Aims Qianshan Pasture in the Kunlun Mountains and Cele Oasis of China are different habitats with different elevations. We compared six pasture species in terms of chlorophyll (Chl) content and fluorescence parameters to investigate the effect of habitat on photosystem II (PSII).

Methods *Agropyron cristatum*, *Bromus inermis*, *Festuca elata*, *Elymus dahuricus*, *Onobrychis pulchella* and *Medicago sativa* var. *luxurians*, were grown in both sites. Leaf pigment content was measured by 95% ethanol method, and PSII chlorophyll fluorescence parameters were monitored by using a Plant Efficiency Analyzer (PEA).

Important findings The measured physiological parameters differed greatly in all six species growing in the two habitats. In Qianshan Pasture, all species showed obviously higher Chl a, Chl b and total Chl content, while those growing in Cele Oasis had higher Chl a/Chl b. Plants in Kunlun Mountains also had markedly higher maximum fluorescence yield (F_m), maximum photochemical efficiency of PSII (F_v/F_m), potential activity of PSII (F_v/F_o) and active reaction centers per cross-section (RC/CS_o), as well as lower minimum fluorescence yield (F_o), absorption flux per reaction center (ABC/RC), maximal trapping flux per reaction center (TR_o/RC), flux of dissipated excitation energy per reaction center (DI_o/RC) and initial slope of fluorescence intensity (M_o) than those in the Cele Oasis. These parameters also showed large differences in variation amplitude between habitats. The results indicated that environmental conditions in the Cele Oasis were stressful to pasture species. It decreased chlorophyll content

and inactivated PSII. The habitat in Kunlun Mountains was relatively favorable for these species.

Key words chlorophyll, chlorophyll fluorescence, habitat, pasture

植物的物质积累依靠光合作用。叶绿素荧光技术在研究中已得到广泛应用,光系统II (PSII)的结构和功能与叶绿素荧光参数之间的关系逐步明确。高等植物中,PSII是对外界各种胁迫最敏感的部位(Baker, 1991; Havaux, 1996),宋春雨等(2002)认为,胁迫会导致PSII结构和功能发生改变甚至遭到损坏。当外界环境发生变化时,植物叶片叶绿素荧光的变化可以在一定程度上反映外界环境对植物的影响(Jiang *et al.*, 2003)。

牧草具有再生能力强、一年可收割多次、富含各种微量元素和维生素等优点,与畜牧业息息相关。策勒绿洲位于塔克拉玛干沙漠南缘,气候干旱少雨,昼夜温差大;昆仑山北坡牧场濒临最干旱的亚洲大陆中心,两生境相距110 km。牧草具有涵养水源、防风固沙和维持生态系统稳定的重大作用。目前,策勒绿洲荒漠化程度呈加剧趋势,牧草生长条件恶劣;昆仑山前山地带天然牧场的退化日趋严重,因此对策勒绿洲和昆仑山两种生境条件下生长的牧草的保护和恢复的研究刻不容缓。

本文以生长在策勒绿洲和昆仑山草场的6种牧草为研究对象,按不同生境对其取样,研究其叶片叶绿素含量和叶绿素荧光动力学曲线的变化特征,这不仅可以深入了解外界环境对牧草PSII的影响和伤害过程,进而认识两种生境对其物质积累影响的规律和本质,同时也可两个地方的牧草种植和恢复提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

策勒绿洲生境的牧草种植在新疆策勒荒漠草地生态系统国家野外科学观测试验站试验田内,80°03'24"–82°10'34" E, 35°17'55"–39°30'00" N,海拔1 360 m,位于策勒绿洲前沿,北接塔克拉玛干沙漠,平均气温11.9 °C,1月平均气温–11.7 °C,7月平均气温25.2 °C;极端最高气温41.9 °C,极端最低气温–23.9 °C。5月和7月的降雨次数相对较多,但是降雨量很少。绿洲平原区年平均降水量仅35.1 mm,年平均蒸发量高达2 595.3 mm,水分亏值较大。春夏多大风,风沙灾害频繁。年平均8级以上大风3–9次。

年平均风速1.9 m·s⁻¹,土壤以风沙土、灌淤土、棕漠土和盐土为主,土壤沙化严重,有机质含量低,养分缺乏。该区环境封闭,气候极端干旱,属于荒漠-绿洲型生态系统,耕作年限为15年。

昆仑山生境的牧草种植在昆仑山的前山地带,80°43'25"–82°42'59" E, 36°23'46"–39°27'57" N,海拔2 654 m,昆仑山山脉北麓,濒临最干旱的亚洲大陆中心,属暖温带塔里木荒漠和柴达木荒漠。年降水量71.3–80.5 mm。土壤以棕色荒漠土为主。

策勒绿洲生境地处塔克拉玛干沙漠的边缘,策勒绿洲的最前沿,气候极端干旱,夏季气温高,昼夜温差较大;昆仑山生境地处昆仑山的前山地带,海拔相对较高,随着海拔的升高空气密度降低,大气层变薄,水汽和CO₂的含量降低,高山地区海拔每升高100 m,温度下降0.57–0.61 °C (Larcher, 1994)。海拔较高的地区紫外线B (UV-B)辐射强度明显高于低海拔地区(师生波等, 1999)。

1.2 试验材料和方法

本次试验物种共为6种,包括禾本科牧草冰草(*Agropyron cristatum*)、无芒雀麦(*Bromus inermis*)、矮生高羊茅(*Festuca elata*)、披碱草(*Elymus dahuricus*)和豆科牧草红豆草(*Onobrychis pulchella*)及和田大叶(*Medicago sativa var. luxurians*),其中和田大叶为当地长期种植,冰草、无芒雀麦、矮生高羊茅、披碱草和红豆草为外来引进种或新培种。设置2个不同的生长环境:A(策勒绿洲边缘)和B(昆仑山前山牧场),每个生境每个试验种设置3个试验样地(长8 m,宽5 m)。2010年4月17日将草种植在两种生境的试验田内。幼苗时期7–10天浇水一次,待牧草生长到一定程度后15–20天浇水一次,灌溉方式为引水漫灌。均取长势良好的牧草叶测定(4个方位和中央进行混合取样,每个试验种分别取15个样)。对测定叶绿素样品的叶片统一编号,放入液氮罐中送回实验室进行测定。

叶绿素含量:将所采集的叶片擦净污物,剪碎去脉混匀,加入石英砂和碳酸钙及95%乙醇研磨过滤,测定吸光度,计算各色素含量(李合生, 2000)。

叶绿素荧光动力学参数:采用PEA连续激发式荧光仪(Hansatech Ltd., King's Lynn, Northfolk,

UK), 在2010年8月上旬选择晴朗无云的天气, 根据 Strasser等(2000)的方法进行叶绿素荧光诱导曲线及其参数的测定。叶片暗适应20 min后, 用3 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 饱和红闪光照射记录荧光信号, 测得快速叶绿素荧光动力学曲线及其参数, 测定时间为北京时间13:00。叶绿素荧光参数参考Strasser等(2000)的计算方法。PSII最大光化学效率 $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$ 。单位反应中心吸收的能量 $ABS/RC = M_o/V_j/(F_v/F_m)$; 单位反应中心捕获的能量 $TR_o/RC = M_o/V_j$; 单位反应中心耗散的能量 $DI_o/RC = ABS/RC - TR_o/RC$; 单位面积反应中心的数量 $RC/CS_o = (F_v/F_m) \times (V_j/M_o) \times F_o$; 荧光曲线初始斜率 $M_o = 4 \times (F_{300\mu s} - F_{50\mu s})/(F_m - F_{50\mu s})$ 。上述公式中, F_v 为可变荧光, F_m 为最大荧光, F_o 为初始荧光, V_j 为在J点的相对可变荧光强度, $F_{300\mu s}$ 为暗适应后照光300 μs 时的荧光强度, $F_{50\mu s}$ 为暗适应后照光50 μs 时的荧光强度。

1.3 数据分析

采用Microsoft Excel 2010和SPSS 16.0统计分析软件进行数据处理与分析, 采用Excel和Origin

8.0作图。

2 结果和分析

2.1 两种生境条件下牧草叶绿素的变化

两种生境条件下牧草叶绿素含量的变化如图1所示。由图1可知, 随着生境条件不同, 昆仑山山区牧草叶绿素a、叶绿素b以及总叶绿素含量比策勒绿洲高, 而叶绿素a/b值小于策勒绿洲牧草; 与策勒绿洲相比, 昆仑山的6种牧草(冰草、无芒雀麦、矮生高羊茅、披碱草、红豆草及和田大叶)叶绿素a的含量分别增加了6.89%、38.75%、6.44%、-4.24%、96.27%和-1.58%, 其中红豆草增加最多, 达96.27%, 披碱草及和田大叶的叶绿素a含量小幅降低; 叶绿素b的含量分别增加了1.13%、45.64%、10.49%、8.01%、121.06%和13.24%, 红豆草增加最多, 为121.06%, 冰草增加最少, 为1.13%; 总叶绿素的含量分别增加了5.26%、40.74%、7.60%、-0.84%、102.77%和2.37%, 红豆草增加最多, 为121.06%, 披碱草总叶绿素含量出现了小幅减小; 叶绿素a/b的值增加了

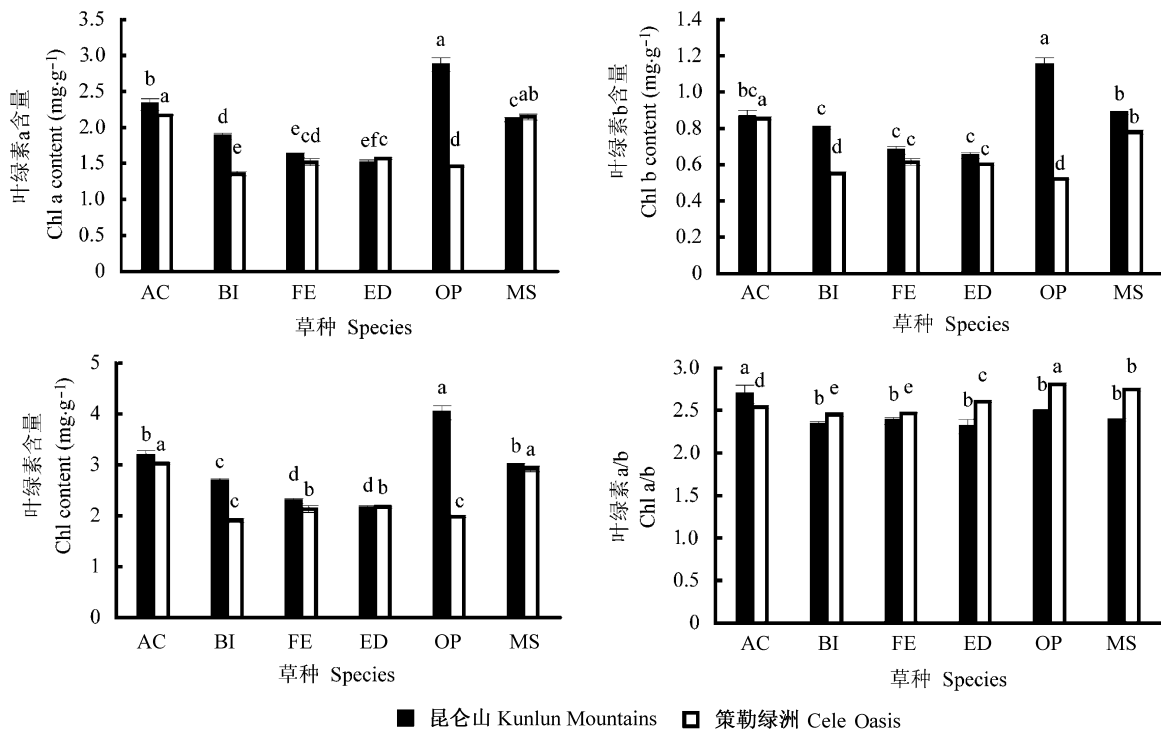


图1 两种生境条件下牧草叶绿素含量的变化(平均值±标准误差)。同种生境牧草间标有不同英文字母, 表明两者的差异显著 ($p < 0.05$)。AC, 冰草; BI, 无芒雀麦; ED, 披碱草; FE, 矮生高羊茅; MS, 和田大叶; OP, 红豆草。

Fig. 1 Changes of pigment content of pasture in two habitats (mean \pm SE). Different alphabet indicate significant difference between species ($p < 0.05$). AC, *Agropyron cristatum*; BI, *Bromus inermis*; ED, *Elymus dahuricus*; FE, *Festuca elataa*; MS, *Medicago sativa* var. *luxurians*; OP, *Onobrychis pulchell*. Chl, Chlorophyll.

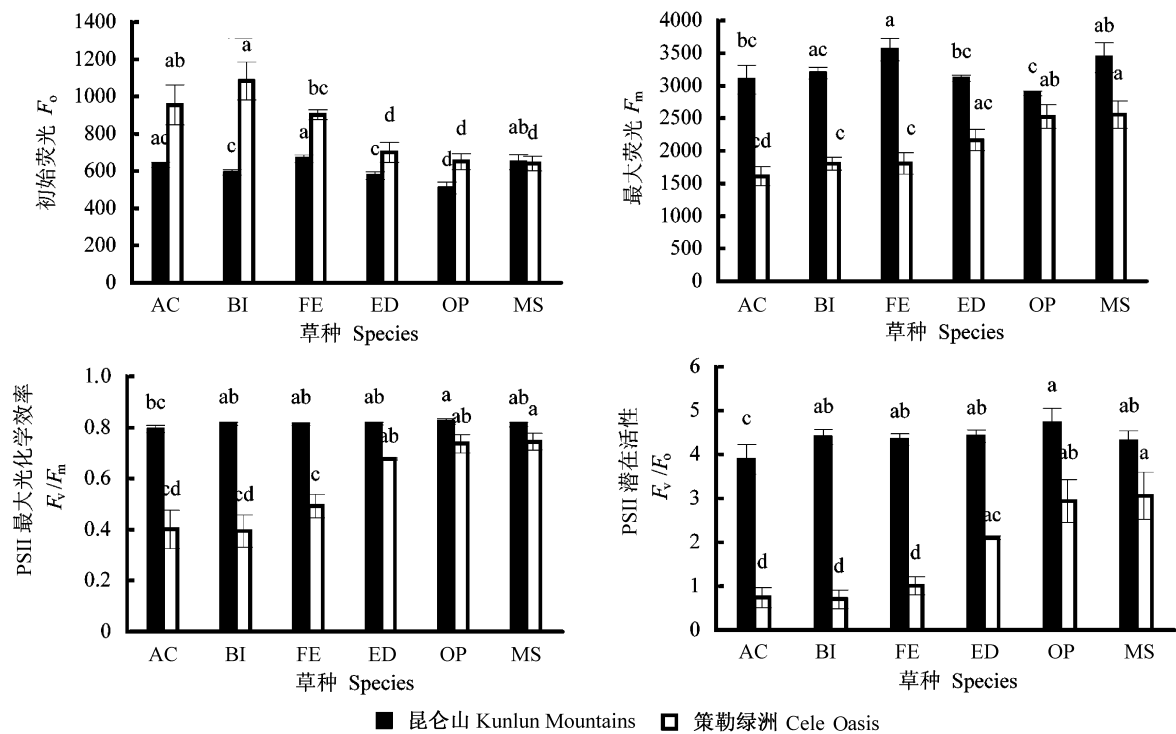


图2 两种生境条件下牧草的PSII原初光化学效率和初始荧光等参数的变化(平均值±标准误差)。同种生境牧草间标有不同英文字母,表明两者的差异显著($p < 0.05$)。AC, 冰草; BI, 无芒雀麦; ED, 披碱草; FE, 矮生高羊茅; MS, 和田大叶; OP, 红豆草。
Fig. 2 Changes of chlorophyll fluorescence parameters of pasture in two habitats (mean ± SE). Different alphabet indicate significant difference between species ($p < 0.05$). AC, *Agropyron cristatum*; BI, *Bromus inermis*; ED, *Elymus dahuricus*; FE, *Festuca elata*; MS, *Medicago sativa* var. *luxurians*; OP, *Onobrychis pulchella*. F_m , maximum fluorescence yield; F_0 , minimum fluorescence yield; F_v , variable fluorescence yield; F_v/F_m , maximum photochemical efficiency of PSII; F_v/F_0 , potential activity of PSII.

5.91%、-4.73%、-3.57%、-11.24%、-11.20%和-13.08%,冰草的叶绿素a/b值增加,其他5种牧草值降低,和田大叶降低最多,为13.08%。

2.2 两种生境条件下牧草PSII原初光化学效率和 F_0 等参数的变化

从图2可以看出,与昆仑山生境相比,策勒绿洲生境牧草叶片的初始荧光 F_0 较高,和田大叶呈小幅度降低;对于最大荧光 F_m ,昆仑山生境明显大于策勒绿洲生境。PSII最大光化学效率 F_v/F_m 和PSII潜在活性中心 F_v/F_0 ,昆仑山生境均明显大于策勒绿洲。说明与策勒绿洲相比,昆仑山生境下牧草的PSII反应中心易受到破坏,导致初始荧光 F_0 值上升,PSII最大光化学效率 F_v/F_m 和PSII潜在活性中心 F_v/F_0 的值降低,策勒绿洲生境受到环境胁迫影响较大。

2.3 两种生境条件下6种牧草PSII反应中心能量流动分配的变化

从图3可以看出,两种生境条件下单位反应中

心吸收的能量 ABS/RC 、单位反应中心捕获的能量 TR_0/RC 、单位反应中心耗散的能量 DI_0/RC 、单位面积反应中心的数量 RC/CS_0 和荧光诱导曲线的初始斜率 M_0 都发生了较大幅度的变化。除和田大叶外,昆仑山生境其他5种牧草 ABS/RC 、 TR_0/RC 、 DI_0/RC 和 M_0 的值小于策勒绿洲生境, RC/CS_0 的值大于策勒绿洲生境。

2.4 两种生境条件下6种牧草叶绿素荧光动力学曲线的变化

两种生境牧草叶片荧光动力学曲线如图4所示,昆仑山生境牧草荧光动力学曲线呈O-J-I-P(图4A),策勒绿洲生境呈O-K-J-I-P五相型(图4B)。

2.5 两种生境条件下6种牧草叶绿素含量及荧光参数的双因素方差分析

两种生境条件对6种牧草叶绿素含量及荧光参数的双因素方差分析结果如表1所示(叶绿素以叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素为例,荧光参数以 F_0 、 F_m 、 F_v/F_m 为例)。生境、物种及生境和物种的交互作用

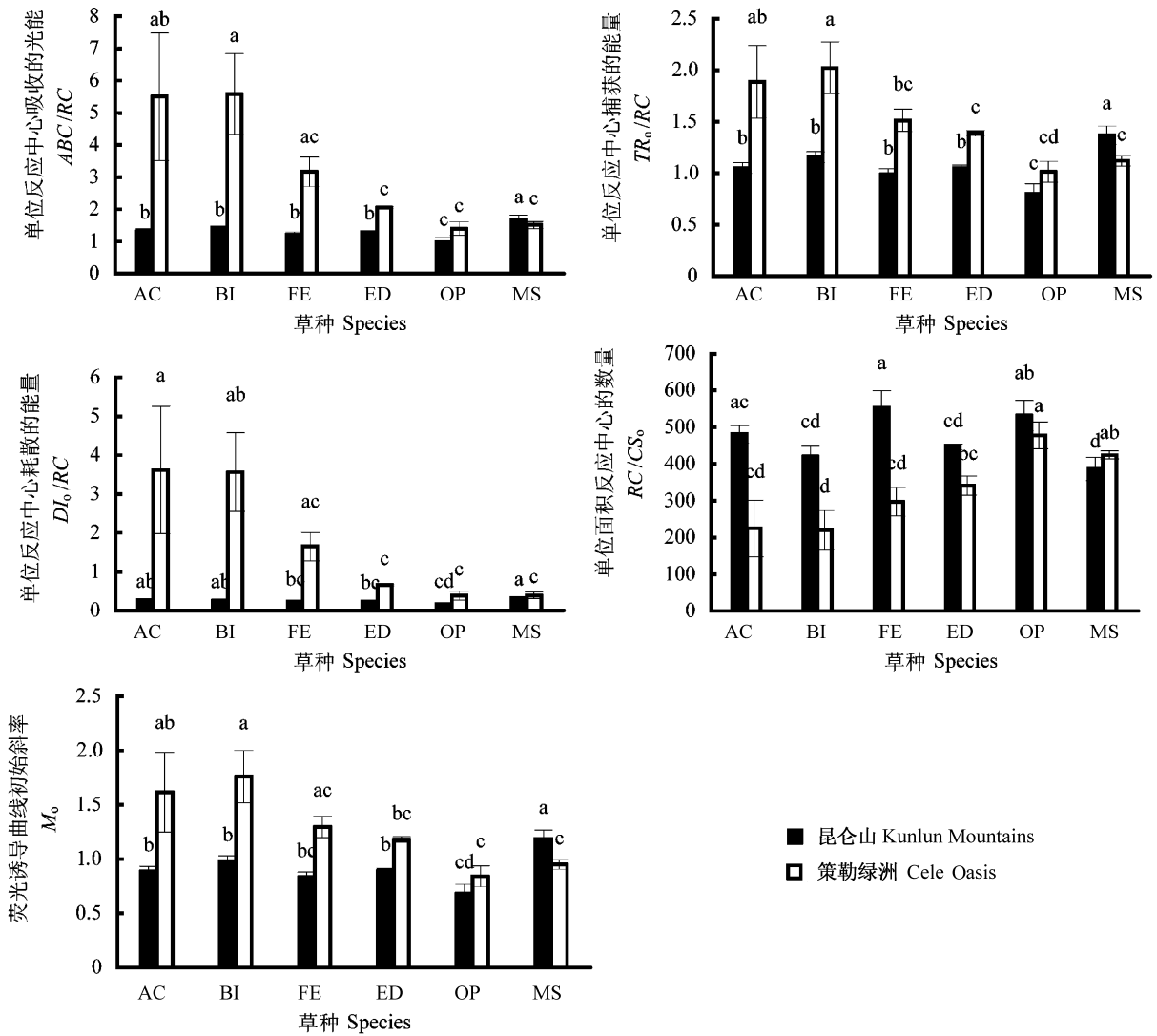


图3 两种生境下牧草PSII反应中心能量流动分配的变化(平均值±标准误差)。同种生境牧草间标有不同英文字母,表明两者的差异显著($p < 0.05$)。AC, 冰草; BI, 无芒雀麦; ED, 披碱草; FE, 矮生高羊茅; MS, 和田大叶; OP, 红豆草。
Fig. 3 Changes of energy flow distribute in PSII reaction center of pasture in two habitats (mean ± SE). Different alphabet indicate significant difference between species ($p < 0.05$). AC, *Agropyron cristatum*; BI, *Bromus inermis*; ED, *Elymus dahuricus*; FE, *Festuca elata*; MS, *Medicago sativa* var. *luxurians*; OP, *Onobrychis pulchella*. The specific energy fluxes (per reaction centers, RC) for absorption (ABS/RC), trapping (TR₀/RC), and dissipation (DI₀/RC); RC/CS₀, active reaction centers per cross-section; M₀, initial slope of fluorescence intensity.

对叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素、荧光参数 F_0 、 F_m 、 F_v/F_m 的影响显著性水平均为0.000, 即 $p < 0.001$ 存在极显著差异。

3 讨论

3.1 两种生境条件下6种牧草色素含量的变化特征

策勒绿洲生境和昆仑山生境由于海拔等环境因子的不同,使策勒绿洲温度和光照强度较高,对牧草产生了高温、强光和干旱胁迫。有研究报道矮

蒿草(*Kobresia humilis*)在青藏高原高海拔地区叶绿素含量比低海拔低,叶绿素a/b值大于低海拔;朱军涛等(2010)研究表明,色素含量随着海拔的升高呈增加趋势;王文杰等(2009)研究发现紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)在低温和高温胁迫下色素含量降低,叶绿素a/b值变化不明显;韩瑞宏等(2007)研究发现紫花苜蓿(*Medicago sativa*)在干旱胁迫下叶绿素的含量显著降低;李伟和曹坤芳(2006)研究发现三叶漆(*Terminthia paniculata*)幼苗

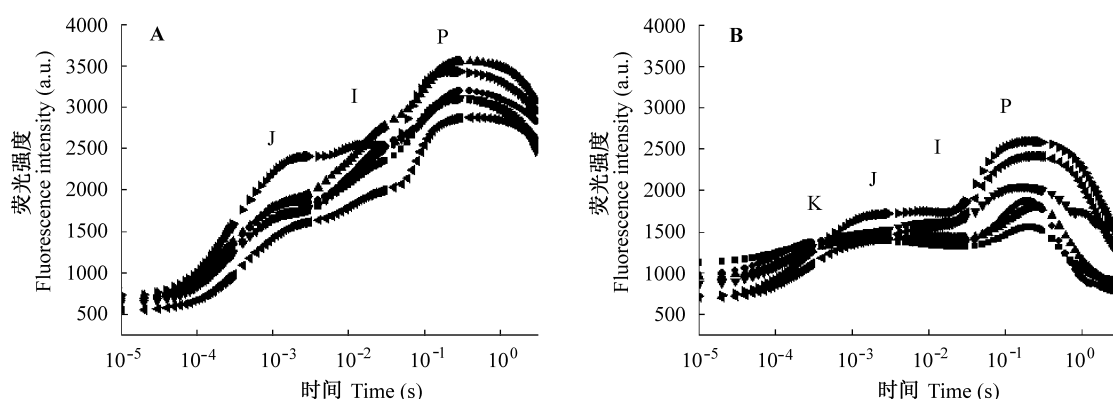


图4 两种生境条件下牧草叶绿素荧光动力学曲线的变化。A, 昆仑山。B, 策勒绿洲。各点含义详见李鹏民等(2005)。

Fig. 4 Changes of chlorophyll fluorescence transients for pasture in two habitats. A, Kunlun Mountains. B, Cele oasis. The meaning of each point referred Li *et al.* (2005).

在干旱和强光胁迫下色素含量降低, 叶绿素a/b值有升高趋势。本试验也得到类似结果, 策勒绿洲生境牧草的叶绿素a、叶绿素b和总叶绿素的含量低于昆仑山生境, 叶绿素a/b值则增高。高温、强光和干旱胁迫会影响叶绿素的合成, 促进叶绿素的分解, 使其含量下降(李伟和曹坤芳, 2006)。叶绿素a/b可以反映捕光色素复合体II (LHCII)在含有叶绿素的结构中的比重, 策勒绿洲生境牧草叶绿素a/b高于昆仑山生境, 表明LHCII含量降低(Anderson & Aro, 1994)。策勒绿洲生境的牧草的叶绿素色素含量降低, 叶绿素a/b值升高(图1), 说明策勒绿洲生境对牧草产生了胁迫效应导致了这种变化, 减少了叶片对光能的捕获, 降低光合机构遭受破坏的风险, 这也是植物适应策勒绿洲生境的一种自身调节机制。

3.2 两种生境条件下6种牧草叶绿素荧光动力学曲线参数的变化特征

不同的生境胁迫会导致PSII结构和功能的变化, 逆境严重时甚至会破坏PSII机构(李伟和曹坤芳, 2006; 曹昀等, 2008; 王文杰等, 2009; 秦建桥等, 2010)。本研究也得到类似结果, F_0 值上升, 反应PSII结构受到伤害, ABS/RC 、 RC/CS_0 、 TR_0/RC 、 DI_0/RC 和 M_0 发生了变化, 反映出单位反应中心的能量流动情况(王梅等, 2007; 高玉等, 2009), 叶绿素荧光曲线K相出现, 反映了放氧复合体(OEC)失活。策勒绿洲生境相对昆仑山生境对牧草产生了更严重的胁迫, PSII的结构遭到破坏, 牧草正常的光合原初反应受到抑制。

PSII位于类囊体膜上, 吴韩英等(2001)研究发

现类囊体膜结构在高温逆境下发生改变, 表现为 F_0 上升, 表明PSII反应中心遭破坏失去活性或LHCII(捕光色素复合体)与PSII分离(王梅等, 2007); 有研究报道, F_m 值下降是由天线色素降解造成的(Sundby *et al.*, 1986), Schreiber和Berry (1977)认为 F_m 值下降与在高温下供体侧OEC失活有关; F_v/F_m 表示PSII反应中心的最大光化学效率, 非胁迫条件下比较稳定, 各种逆境胁迫会使 F_v/F_m 降低(李鹏民等, 2005); F_v/F_0 则反映了PSII的潜在活性, 是反应植物光化学反应情况的重要参数(温国胜等, 2006)。本试验结果表明, 策勒绿洲生境牧草 F_0 值明显高于昆仑山生境, 策勒绿洲生境牧草 F_m 值低于昆仑山生境, 反映了牧草PSII对策勒绿洲生境比较敏感, 策勒绿洲生境在一定程度上破坏了PSII的结构, 降低了PSII的活性; 策勒绿洲生境的 F_v/F_m 和 F_v/F_0 较低, 这与其他研究结果类似(韩瑞宏等, 2007; 孙宪芝等, 2008; 高玉等, 2009), 表明牧草PSII的原初光化学效率和从天线色素到PSII反应中心的能量传递效率受到生境的影响(李彦慧等, 2008), 使牧草的PSII受到伤害, 光合原初反应过程受到抑制, 电子在PSII传递过程中受到胁迫。

分析光合机构单位反应中心(RC)或单位受光面积(CS)的各种量子效率(ABS/RC 、 TR_0/RC 、 DI_0/RC)以及单位面积上的反应中心的数量(RC/CS_0), 可以更确切掌握植物对光能的吸收、转化和耗能等的状况, 荧光初始曲线(M_0)反映了辅酶A(Q_A)被还原的最大速率, 它与反应中心色素和 Q_A 状态有关(李鹏民等, 2005)。李鹏民等(2005)指出, 植物随着高温处

表1 不同生境条件下6种牧草叶绿素含量及荧光参数的双因素方差分析

Table 1 The two-way ANOVA of chlorophyll content and fluorescence parameters of six pasture species in two habitats

参数 Parameter	变异来源 Source of variation	自由度 df	平方和 SS	均方 Mean square	F	p
叶绿素a Chlorophyll a	生境 Habitat	1	1.081 81	1.081 81	161.71	0.000**
	物种 Species	5	3.373 93	0.674 79	100.87	0.000**
	生境×物种 Interaction	5	2.363 28	0.472 66	70.65	0.000**
	误差 Error	24	0.160 55	0.006 69		
	总变异 Total variation	35	6.979 58			
叶绿素b Chlorophyll b	生境 Habitat	1	0.306 63	0.306 63	272.80	0.000**
	物种 Species	5	0.339 89	0.067 98	60.48	0.000**
	生境×物种 Interaction	5	0.409 85	0.081 97	72.93	0.000**
	误差 Error	24	0.026 98	0.001 12		
	总变异 Total variation	35	1.083 36			
总叶绿素 Chlorophyll	生境 Habitat	1	2.540 3	2.540 3	212.47	0.000**
	物种 Species	5	5.848 1	1.169 6	97.83	0.000**
	生境×物种 Interaction	5	4.683 2	0.936 6	78.34	0.000**
	误差 Error	24	0.286 9	0.012 0		
	总变异 Total variation	35	13.358 7			
初始荧光 F_0	生境 Habitat	1	504 214	530 337	61.73	0.000**
	物种 Species	5	424 867	84 734	9.86	0.000**
	生境×物种 Interaction	5	293 673	58 735	6.84	0.000**
	误差 Error	34	292 116	8 592		
	总变异 Total variation	45	1 514 871			
最大荧光 F_m	生境 Habitat	1	14 193 581	14 403 083	180.04	0.000**
	物种 Species	5	1 616 251	339 166	4.24	0.004**
	生境×物种 Interaction	5	2 440 896	488 179	6.84	0.000**
	误差 Error	34	2 719 966	79 999		
	总变异 Total variation	45	20 970 694			
最大光化学效率 F_v/F_m	生境 Habitat	1	0.594 401	0.624 560	166.16	0.000**
	物种 Species	5	0.259 409	0.053 059	14.12	0.000**
	生境×物种 Interaction	5	0.232 687	0.046 537	12.38	0.000**
	误差 Error	34	0.127 798	0.003 759		
	总变异 Total variation	45	1.214 295			

** $p < 0.01$ 。 F_m , maximum fluorescence yield; F_0 , minimum fluorescence yield; F_v/F_m , maximum photochemical efficiency of PSII.

理时间的延长, 单位反应中心吸收的光能(ABS/RC)、单位反应中心耗散的光能(DI_0/RC)增加, 用来还原 Q_A 单位反应中心捕获的能量(TR_0/RC)也升高。王梅等(2007)研究发现, 茄子(*Solanum melongena*)在高温胁迫下 M_0 升高。这与本研究结果一致, 策勒绿洲生境的高温等胁迫导致 ABS/RC 、 DI_0/RC 、 TR_0/RC 以及荧光初始曲线(M_0)升高, 单位面积上的反应中心的数量(RC/CS_0)降低。表明策勒生境导致叶片单位面积上的一部分反应中心失活或裂解, 导致剩余的反应中心的负担加重, 单位反应中心吸收和捕获的光能增加, 而由于生境强光、高温等原因

又导致单位反应中心耗散的光能增加, 使剩余的有活性的反应中心的效率提高; M_0 上升说明 Q_A^- 大量积累, 提高了策勒绿洲生境牧草叶片剩余有活性反应中心的电子传递效率。

当PSII供体侧受到伤害时, 在J点之前叶绿素荧光产量上升, 出现K点, 四相荧光O-J-I-P变为O-K-J-I-P五相型(Srivastava & Strasser, 1996; Srivastava *et al.*, 1997)。王梅等(2007)报道茄子在热胁迫下出现典型的K相, 本文结果与前人研究相似, 策勒绿洲生境荧光曲线变为O-K-J-I-P, 出现K点是由于水裂解系统被抑制和 Q_A 之前受体侧部分被抑

制, OEC受到损害, 因此K点可以作为OEC受伤害的标记(Strasser *et al.*, 2000, 2004)。本试验策勒绿洲生境牧草荧光曲线出现K相且K点荧光强度小于昆仑山生境, 说明此生境OEC受到的破坏更严重, 对牧草的胁迫更严重。

策勒绿洲生境和昆仑山生境独特的环境因子对牧草的叶绿素含量和叶绿素荧光动力学曲线产生了影响。由于昆仑山生境温度和蒸发相对较低, 降水也更丰富, 而策勒绿洲地处沙漠边缘降水稀少, 温度、光照和蒸发比较强烈, 因此策勒绿洲生境牧草生长遭到胁迫, 叶绿素的含量较低, 牧草的光合原初反应遭到抑制, PSII结构和功能遭到损害, 活性降低; 而牧草自身也通过调节色素含量的比重、增加散热和提高反应中心效率来适应环境, 这对牧草的生长繁殖具有重要作用, 两种生境不同牧草叶绿素含量和叶绿素荧光参数的变化幅度不同。由于本试验是研究环境的综合作用, 无法对单一因素进行控制, 有关牧草的生理反应机制尚不清楚, 有待进一步研究。

致谢 新疆维吾尔自治区科技计划项目(20093-3125)、国家科技支撑计划(2009BAC54B03)和国家重点基础研究发展计划(2009CB421303)资助。感谢王淑智同学在数据分析上给予的帮助。

参考文献

- Anderson JM, Aro EM (1994). Grana stacking and protection of photosystem II in thylakoid membranes of higher plant leaves under sustained high irradiance: an hypothesis. *Photosynthesis Research*, 41, 315–326.
- Baker NR (1991). A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. *Physiologia Plantarum*, 81, 563–570.
- Cao Y (曹昀), Wang GX (王国祥), Zhang D (张聘) (2008). Effects of drought stress on the growth and chlorophyll fluorescence of reed seedling. *Arid Land Geography* (干旱区地理), 31, 862–869. (in Chinese with English abstract)
- Gao Y (高玉), Gao ZK (高志奎), Zhang XH (张晓慧), Gao RF (高荣孚) (2009). Heat shock stress on photosystem II in white cucumbers probed by the fast fluorescence rise OJIP. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 29, 3335–3341. (in Chinese with English abstract)
- Han RH (韩瑞宏), Lu XS (卢欣石), Gao GJ (高桂娟), Yang XJ (杨秀娟) (2007). Photosynthetic physiological response of alfalfa (*Medicago sativa*) to drought stress. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 27, 5229–5237. (in Chinese with English abstract)
- Havaux M (1996). Short-term responses of photosystem I to heat stress: induction of a PSII-independent electron transport through PSI fed by stromal components. *Photosynthesis Research*, 47, 85–97.
- Jiang CD, Gao HY, Zou Q (2003). Changes of donor and acceptor side in photosystem 2 complex induced by iron deficiency in attached soybean and maize leaves. *Photosynthetia*, 41, 267–271.
- Larcher W (1994). *Hochgebirge: an den grenzen des wachstums*. In: Morawetz W ed. *Ökologische Grundwerte in Österreich Biosystematics and Ecology Series*. Osterr Akad Wiss, Wien. 304–343.
- Li HS (李合生) (2000). *Plant Physiological Biochemical Experiment Principles and Techniques* (植物生理生化试验原理和技术). Higher Education Press, Beijing. 137. (in Chinese)
- Li PM (李鹏民), Gao HY (高辉远), Strasser RJ (2005). Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics in photosynthesis study. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology* (植物生理与分子生物学学报), 31, 559–566. (in Chinese with English abstract)
- Li W (李伟), Cao KF (曹坤芳) (2006). Effects of drought stress on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in seedling of *Terminthia paniculata* grown under different light level. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 26, 266–275. (in Chinese with English abstract)
- Li YH (李彦慧), Meng QR (孟庆瑞), Li XY (李向应), Li BG (李保国), Yang JM (杨建民) (2008). Contents of photosynthetic pigment and chlorophyll fluorescence parameters in *Prunus cerasifera* var. *atropurea* leaves under SO₂ stress. *Acta Scientiae Circumstantiae* (环境科学学报), 28, 2236–2242. (in Chinese with English abstract)
- Qin JQ (秦建桥), Xia BC (夏北成), Zhao P (赵鹏) (2010). Photosynthetic physiological response of two *Miscanthus floridulus* populations to Cd stress. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 30, 288–299. (in Chinese with English abstract)
- Schreiber U, Berry JA (1977). Heat-induced changes in chlorophyll fluorescence in intact leaves correlated with damage of the photosynthetic apparatus. *Planta*, 136, 233–238.
- Shi SB (师生波), Ben GY (贲桂英), Han F (韩发) (1999). Analysis of the solar UV-B radiation and plant UV-B-absorbing compounds in different regions. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 23, 529–535. (in Chinese with English abstract)
- Song CY (宋春雨), Liu XB (刘晓冰), Jin CX (金彩霞) (2002). Mechanisms of damage and acclimation of photosynthetic apparatus due to heat stress. *System Sciences and Comprehensive Studies in Agriculture* (农业系统科学与综合

- 研究), 18, 252–256. (in Chinese with English abstract)
- Srivastava A, Guissé B, Greppin H, Strasser RJ (1997). Regulation of antenna structure and electron transport in photosystem II of *Pisum sativum* under elevated temperature probed by the fast polyphasic chlorophyll a fluorescence transient: OKJIP. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1320, 95–106.
- Srivastava A, Strasser RJ (1996). Stress and stress management of land plants during a regular day. *Journal of Plant Physiology*, 148, 445–455.
- Strasser RJ, Srivastava A, Tsimilli-Michael M (2000). The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. In: Yunus M, Pathre U, Mohanty P eds. *Photosynthesis: Mechanisms, Regulation and Adaptation*. Taylor and Francis Press, London. 445–483.
- Strasser RJ, Tsimilli-Michael M, Srivastava A (2004). Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. In: Papageorgiou G, Govindjee eds. *Advances in Photosynthesis and Respiration*. KAP Press, Dordrecht, The Netherlands. 1–47.
- Sundby C, Melis A, Mäenpää P, Andersson B (1986). Temperature-dependent changes in the antenna size of photosystem II. Reversible conversion of photosystem II_a to photosystem II_b. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 851, 475–483.
- Sun XZ (孙宪芝), Zheng CS (郑成淑), Wang XF (王秀峰) (2008). Effects of high temperature stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of cut flower chrysanthemum (*Dendranthema grandiflora* 'Jinba'). *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 19, 2149–2154. (in Chinese with English abstract)
- Wang M (王梅), Gao ZK (高志奎), Huang RH (黄瑞虹), Wang HY (王惠英), Zhang WL (张文丽), Gao RF (高荣孚) (2007). Heat stress characteristics of photosystem II in eggplant. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 18, 63–68. (in Chinese with English abstract)
- Wang WJ (王文杰), Li WX (李文馨), Zu YG (祖元刚), Wang XP (王晓鹏), He HS (贺海升) (2009). Differences in pigments and chlorophyll fluorescence parameters between stems and leaves of *Eupatorium adenophorum* under different temperature treatments. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 29, 5424–5433. (in Chinese with English abstract)
- Wen GS (温国胜), Tian HT (田海涛), Zhang MR (张明如), Jiang WW (蒋文伟) (2006). Application of chlorophyll fluorescence analysis in forest tree cultivation. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 17, 1973–1977. (in Chinese with English abstract)
- Wu HY (吴韩英), Shou SY (寿森炎), Zhu ZJ (朱祝军), Yang XT (杨信廷) (2001). Effects of high temperature stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in sweet pepper (*Capsicum frutescens* L.). *Acta Horticulture Sinica* (园艺学报), 28, 517–521. (in Chinese with English abstract)
- Zhu JT (朱军涛), Li XY (李向义), Zhang XM (张希明), Zeng FJ (曾凡江), Lin LS (林丽莎), Yang SG (杨尚功), Gui DW (桂东伟), Wang H (王辉), Liu B (刘波) (2010). Ecophysiological response of *Calligonum roborovskii* to the habitats in different altitudes in north slope of Kunlun Mountain. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 30, 602–609. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 王仁卿 责任编辑: 李 敏