

5种沉水植物的光合特征

苏文华¹ 张光飞¹ 张云孙¹ 肖衡¹ 夏峰²

(1. 云南大学生命科学学院, 昆明 650091; 2. 云南省环境科学研究所, 昆明 650034)

摘要: 以碘量法测定水中溶解氧的变化作为衡量沉水植物光合作用和呼吸作用变化的指标, 研究了狐尾藻、金鱼藻、苦草、菹草和黑藻光合作用对光照的响应, 比较了它们的光合能力及光合特征。不同光照强度下, 供试材料的光合速率高低排列各不相同。5种沉水植物的光合作用都表现出强光抑制现象, 不同种类在高光强下光合速率下降的程度差异较大。狐尾藻等植株的下部可形成没有叶片的茎(非光合茎)。这些茎不进行光合作用或光合作用很弱, 其暗呼吸也只是光合部分的一半左右。具有非光合茎的种类可在较深的水体中生存。5种沉水植物中, 苦草对光的需求最低, 适于在低光照条件的水下生长, 不耐强光; 狐尾藻和金鱼藻对光的需求最高, 在上层有较强的生产能力; 菹草和黑藻对光的需求介于中间, 最大光合产量出现在中层, 可在水体中层形成优势。

关键词: 沉水植物; 光合作用; 光; 光抑制

中图分类号: Q948.8 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2004)04-0391-05

沉水植物的生长和分布受多项环境因子的调控, 其中水中光强、水温和矿质元素是最重要的因子。沉水植物光合作用的光补偿点等光合特征, 决定了沉水植物在水下可分布的最大深度和光合产量及竞争能力^[1]。因此, 了解沉水植物的光合特征是解释各种沉水植物在水中的分布格局和群落演替的基础, 也是人工配置沉水植物群落时, 选择种类及群落种类配置的科学基础。国外对一些沉水植物的光合特性进行了研究^[2-5], 国内也有少量这方面的研究报道^[6-8]。本研究对狐尾藻等5种沉水植物的光合特征进行了比较研究分析, 了解它们的生理生态学特性, 为沉水植物恢复重建时物种选择和配置提供理论依据。

1 研究方法

1.1 试验材料 狐尾藻(*Myriophyllum spicatum* L.)、金鱼藻(*Ceratophyllum demersum* L.)、苦草(*Vallisneria gigantean* L.)、菹草(*Potamogeton crispus* L.)和黑藻(*Hydrilla verticillata* (L. F.) Royle)采自昆明地区的沟渠和龙潭, 放养在人工水池, 试验材料从水池中采取。

1.2 试验方法 通过测定沉水植物在光合作用或呼吸作用过程中产生或消耗的氧作为衡量光合速率和呼吸速率的指标。水中的溶解氧以碘量法测定^[9]。

直径30mm、长250mm的试管, 经目视筛选管壁玻璃厚度均匀的作为培养容器。20支试管并排放于一铁丝支架上, 两支试管间有2cm的间距。整个支架平放在恒温水槽, 保持试管水平横置, 管体1/2在水面以下。以水泵使水槽内水流动, 保持水温均匀。水槽水温维持在20±1℃, 水温升高时, 通过水槽放入冰袋降温。水温下降时, 用水簇箱加温装置自动加温。

试验在晴天上午9:00—11:00进行。苦草取10cm长的叶片段, 其余种类均取10cm去除顶芽的顶枝。苦草3条叶片为一份, 其余1顶枝为一份, 用吸水纸吸去叶表面水分, 分别称重记录后放入有标记的盛水瓶中备用。培养液为1/4MS大量元素, 用NaOH调至pH7.5。试管盛满培养液, 第1、6、11、15、20号试管不放入植物材料, 盖上胶塞放到支架。其中11号试管由胶塞中央插入一水银温度计监测试管内水温, 6、11、15号试管为对照。其余试管每3支

收稿日期: 2002-09-09; 修订日期: 2003-12-16

基金项目: 云南省科学技术厅重点项目(95C165)资助

作者简介: 苏文华(1962—), 男, 云南建水县人, 硕士, 副教授, 主要从事植物生理生态学的教学与科研。

放入同种供试植物材料各 1 份, 盖上胶塞。放入植物材料的试管随机摆放在支架上未放试验材料的试管之间。将水槽移到室外, 通过增加或减少放置在其上方的遮荫网的层数获得不同的光照强度。培养 30 min 后移到室内, 用碘量法测定溶液的含氧量。测试样溶液的含氧量与对照样溶液的含氧量的差为植物样光合作用或呼吸作用放出或吸收的氧量。每一光照处理重复 3 次, 一个种共 9 个重复。数据利用 Excel 软件计算平均数、标准差、绘图。

2 结果与分析

2.1 不同光照强度下的光合作用速率

根据不同光照条件下狐尾藻、金鱼藻、苦草、菹草和黑藻 5 种沉水植物的光合速率绘出它们光合作用的光反应曲线(图 1)。不同种类对光照强度变化的响应规律不同, 不同光照强度下光合速率高低的种类排列次序不同。30 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 时光合作用速率黑藻最大, 苦草次之, 蕺草最小。200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 时黑藻光合作用速率最大, 蕺草次之, 苦草最小。500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 时黑藻光合作用速率最大, 金鱼藻次之, 苦草最小。1800 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 时金鱼藻光合作用速率最大, 狐尾藻次之, 苦草最小。

表 1 5 种沉水植物的光合补偿点、光饱和点、最大光合速率和暗呼吸率

Tab. 1 Light compensation point, light saturation point, dark respiration rate and maximum net photosynthetic rate (A_{max}) for 5 submersed aquatic plants

种类 Species	光合补偿点 Light compensation point ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)		光合饱和点 Light saturation point ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)		最大光合速率 Maximum net photosynthetic rate ($\mu\text{molO}_2/\text{g}/\text{h}$)	暗呼吸速率 Dark respiration rate ($\mu\text{molO}_2/\text{g}/\text{h}$)	
	黑藻 <i>H. verticillata</i>	金鱼藻 <i>C. demersum</i>	狐尾藻 <i>M. spicatum</i>	菹草 <i>P. crispus</i>	苦草 <i>V. gigantean</i>		
黑藻 <i>H. verticillata</i>	27.5	24.4	15.8	20.0	9.4	16.43	3.059
金鱼藻 <i>C. demersum</i>						14.84	1.78
苦草 <i>V. gigantean</i>						16.56	1.234
菹草 <i>P. crispus</i>						8.79	0.847
狐尾藻 <i>M. spicatum</i>						14.41	0.541

5 种沉水植物的光合补偿点有差异, 苦草的光合补偿点最低, 狐尾藻的最高。与陆生植物相比, 试验的 5 种沉水植物的光合补偿点都高于一般阴生草本植物的光合补偿点, 其中狐尾藻、金鱼藻和菹草的光合补偿点与陆生草本阳性植物的相当^[10]。研究表明, 5 种实验水生植物在弱光下的光能转化效率较陆生植物低。

5 种沉水植物光合饱和点都在全日光照以下(表 1)。从光合饱和点来看, 金鱼藻和狐尾藻喜欢强光照环境, 生产量的最大值出现在水表层(1000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)。黑藻和菹草喜欢中等光强环境, 生产

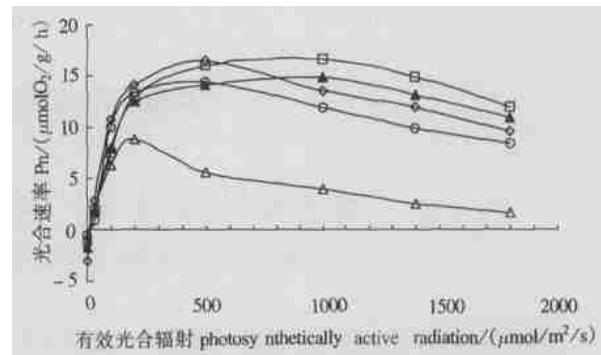


图 1 5 种沉水植物不同光照强度光合速率的变化曲线

Fig. 1 Light response of net photosynthesis rate (P_n) in five submersed aquatic plants

◆ 黑藻 *H. verticillata* □ 金鱼藻 *C. demersum*
▲ 弧尾藻 *M. spicatum* ○ 蕺草 *P. crispus* △ 苦草 *V. gigantean*

2.2 光合补偿点和光合饱和点

水草的光合补偿点是水草光合作用所需的最低光照量, 光合补偿点的高低决定了水草可能生长的最大深度。光合补偿点高, 可能生长的最大深度浅; 光合补偿点低, 可能生长的最大深度浅。通过光合作用的光反应曲线, 推算出各个种的光合补偿点和饱和点(表 1)。其中狐尾藻、金鱼藻、菹草和黑藻的光合补偿点与周红等的结果有较大差异, 与 Van, T. K. 的基本相同^[3,9]。

表 1 5 种沉水植物的光合补偿点、光饱和点、最大光合速率和暗呼吸率

Tab. 1 Light compensation point, light saturation point, dark respiration rate and maximum net photosynthetic rate (A_{max}) for 5 submersed aquatic plants

种类 Species	光合补偿点 Light compensation point ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)		光合饱和点 Light saturation point ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)		最大光合速率 Maximum net photosynthetic rate ($\mu\text{molO}_2/\text{g}/\text{h}$)	暗呼吸速率 Dark respiration rate ($\mu\text{molO}_2/\text{g}/\text{h}$)	
	黑藻 <i>H. verticillata</i>	金鱼藻 <i>C. demersum</i>	狐尾藻 <i>M. spicatum</i>	菹草 <i>P. crispus</i>	苦草 <i>V. gigantean</i>		
黑藻 <i>H. verticillata</i>	27.5	24.4	15.8	20.0	9.4	16.43	3.059
金鱼藻 <i>C. demersum</i>						14.84	1.78
苦草 <i>V. gigantean</i>						16.56	1.234
菹草 <i>P. crispus</i>						8.79	0.847
狐尾藻 <i>M. spicatum</i>						14.41	0.541

量的最大值出现在水表层之下(500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)。苦草喜欢弱光照的环境, 适于水底层生长, 是湖泊水生植物群落中分布最深的一个群落类型^[11]。

5 种沉水植物的暗呼吸速率也有差异(表 1)。相关分析表明, 暗呼吸速率的高低与光合补偿点、光合饱和点及最大光合速率高低之间没有相关关系, 相关系数分别为-0.045、-0.15 和-0.56。

2.3 光合作用受强光照的抑制

5 种沉水植物的光反应曲线显示(图 1), 光照强度超过饱和光照强度后, 随着光照强度增加光合速率明显下降, 光合作用表现出强光抑制现象(Pho-

toinhibition)^[12-14]。表2显示不同种类的光合作用在高光强下光合速率下降的程度差异较大。苦草在接近全日光照时,光合速率与饱和光合速率相比,下降了80.8%,叶片不适宜在水表层生长,叶不生长到水面。狐尾藻、今鱼藻光合作用的强光抑制现象

较弱,在水表面仍保持有较高的光合速率。如果把各个种在全光照强度下光合速率下降的程度作为衡量其对高光适应性大小的指标,5个种的喜光性由高到低的排列次序是,狐尾藻、金鱼藻、菹草、黑藻、苦草。

表2 5种沉水植物光合作用高光抑制比较表

Tab. 2 Comparison of photoinhibition in 5 submerged aquatic plants

种类 Species	饱和光合速率 Net photosynthetic rate at light saturation point ($\mu\text{molO}_2/\text{g/h}$)	1800 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ 光强光合速率 Net photosynthetic rate at 1800 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ light ($\mu\text{molO}_2/\text{g/h}$)	减少率 photoinhibition (%)
狐尾藻 <i>M. spicatum</i>	14.84	10.94	26.3
金鱼藻 <i>C. demersum</i>	16.56	11.88	28.3
苦草 <i>V. gigantean</i>	8.79	1.69	80.8
菹草 <i>P. crispus</i>	14.41	8.31	42.3
黑藻 <i>H. verticillata</i>	16.43	9.5	42.2

前人的研究表明:在富营养化环境中,沉水植物要维持对藻类的优势,必须在水表形成冠层并具备相对高的丰度^[1]。要在水表形成冠层并具备相对高的丰度,光合作用就应该有较小的强光抑制。本实验中能在全光照条件下仍能保持一定光合速率的种类有狐尾藻和金鱼藻两种沉水植物。

2.4 光合作用和呼吸作用的器官分布

5种沉水植物中,苦草植株为基生叶型,地上部分都进行光合作用,各部位的呼吸作用均等。而狐尾藻、金鱼藻、菹草和黑藻地上部分由枝叶构成,在茎的下部分可形成没有叶片的茎。这些茎不进行光合作用或光合作用很弱,与上部有叶片的顶枝相比

它们是非光合茎。这部分茎的呼吸作用比光合部分的低(表3)。狐尾藻非光合茎的暗呼吸只是光合茎的19.1%,其他种类非光合茎的暗呼吸也只是光合茎的一半左右,非光合茎的能量消耗较低。非光合茎的存在,使得这些种类可扎根在更深的水底,在较深的水体中生存。一般认为,3倍透明度以下水草难以生存^[1]。滇池目前水体的透明度只有40—45cm,原有的绝大多数沉水植物都已消失。但在一些水深2.5m的水域仍有狐尾藻生长,其植株茎的中下部就是非光合茎。非光合茎对植株在深水地段定居生存有重要的生态适应意义。

表3 非光合茎的暗呼吸与光合茎暗呼吸比较

Tab. 3 Comparison of dark respiration rate of photosynthetic stem to non photosynthetic stem

种类 Species	光合茎的暗呼吸速率 Dark respiration rate of photosynthetic stem $\mu\text{molO}_2/\text{g/h}$	非光合茎的暗呼吸速率 Dark respiration rate of non photosynthetic stem $\mu\text{molO}_2/\text{g/h}$	非光合茎是光合茎的百分比 non photosynthetic stem/ photosynthetic stem %
狐尾藻 <i>M. spicatum</i>	1.78	0.341	19.1
金鱼藻 <i>C. demersum</i>	1.23	0.681	55.1
菹草 <i>P. crispus</i>	5.41	2.33	43.2
黑藻 <i>H. verticillata</i>	3.06	1.72	56.2

3 结果与讨论

狐尾藻、金鱼藻、苦草、菹草和黑藻光合作用利用不同光强的能力不同,在不同光照强度条件下它们的光合竞争优势不同,不同种类生产量的最大值

出现在不同的光强条件下。这一结果表明,在不同深度的水层,有不同的竞争优势种。5种沉水植物在对光的利用及在水体中植株枝叶垂直分布方面表现出了生态位分化现象。

5种沉水植物光合作用的光合补偿点为9.4—

27.5 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, 高于陆生阴生草本植物, 耐阴能力低于陆生植物。

5 种沉水植物的光合作用都表现出明显的受强光抑制现象, 不同种类的光合作用在同等强度的高光强下, 光合速率下降的程度有所不同。

狐尾藻、金鱼藻、菹草和黑藻茎的下段可形成没有叶片的茎段, 这部分茎段没有光合能力(非光合茎), 暗呼吸速率只是光合茎段的一半以下, 能量消耗少。具有非光合茎的沉水植物在水深超过 3 倍透明度的水域也能生存。

从 5 种沉水植物光合补偿点、光合饱和点及强光下光合受抑制的表现特点来看, 苦草适于在水底生长, 金鱼藻和狐尾藻在水体上层有较强的竞争能力, 菹草和黑藻的最大光合产量出现在中层, 在苦草与金鱼藻和狐尾藻之间形成优势。5 种沉水植物光合特征的分异特点, 与它们在梁子湖沉水植物群落垂直结构中物种配置的分层状况基本吻合^[15]。

参考文献:

- [1] Liu J K. The advanced hydrobiology [M]. Beijing: Science Press. 1999, 137, 225—240. [刘建康. 高级水生生物学. 北京: 科学出版社, 1999, 137, 225—240]
- [2] Stanley R A, Naylor A W. Photosynthesis in Eurasian watermeal (*Myriophyllum spicatum* L.) [J] *Plant Physiol.* 1972, **50**: 145—151
- [3] Van T K, Haller W T, Bowes G. Comparison of the photosynthetic characteristics of three submersed aquatic plants [J]. *Plant Physiology*, 1976, **58**: 761—768
- [4] Keeley J E, Sandquist D R. Diurnal photosynthesis in CAM and non-CAM seasonal pool aquatic macrophytes [J]. *Ecology*, 1991, **72**: 716—727
- [5] Spencer W E, Teeri J. Acclimation of photosynthetic phenotype to environmental heterogeneity [J]. *Ecdogy*, 1994, **75** (2): 301—314
- [6] Chen H D. Studies on productivity of *Potamogeton crispus* L [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*. 1989, **13** (2): 152—159. [陈洪达. 菹草生产力研究. 水生生物学报, 1989, **13** (2): 152—159]
- [7] Jin S D, Li Y H, Wang Y L. Effects of ecological factors on photosynthesis of *Potamogeton crispus* [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*. 1991, **15** (4): 295—301. [金送笛, 李永函, 王永利. 几种生态因子对菹草光合作用的影响. 水生生物学报, 1991, **15** (4): 295—301]
- [8] Zhou, H, Ren, J C, Cai, X M. The concept and measurement of diurnal light compensation point of submerged macrophyte [J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*. 1997, **17** (2): 256—258. [周红, 任久长, 蔡晓明. 沉水植物昼夜光补偿点及其测定. 环境科学学报, 1997, **17** (2): 256—258]
- [9] Wu R J, Zhang P F, Zheng S Z, et al. The method in botanic experiment [M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press. 1987: 258—259. [吴人坚, 张丕方, 郑师章, 等. 植物学实验方法. 上海: 上海科学技术出版社, 1987, 258—259]
- [10] Larcher W. Physiological plant ecology [M]. Beijing: Science Press. 1982, 57. [李博, 张陆德, 岳邵先, 等译. 北京: 科学出版社, 1982, 57]
- [11] Jin Z Z, Peng J. Vegetation of Kunming [M]. Kunming: Yunnan Science and Technology Press. 1998, 313. [金振洲, 彭鉴. 昆明植被. 昆明: 云南科技出版社. 1998, 313]
- [12] Xu D Q, Zhang Y Z, Zhang R X. Photoinhibition of photosynthesis in plant [J]. *Plant Physiology Communication*, 1992, **28**: 237—243. [许大全, 张玉忠, 张荣锐. 植物中光合作用的光抑制. 植物生理学通讯, 1992, **28**: 237—243]
- [13] Xia J R, Gao K S. Studies on photoinhibition of spirulin in maxima grown in high CO₂ concentration [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2002, **26** (1): 14—18. [夏建荣, 高坤山. 高浓度培养条件下极大螺旋藻光抑制研究. 水生生物学报, 2002, **26** (1): 14—18]
- [14] Long S P, Humphries S. Photoinhibition of photosynthesis in nature [J]. *Annu. Rev. Plant physiol. Plant Mol. Biol.* 1994, 633—665
- [15] Chen Z Y, Lei Z X, Zhou J, et al. Monthly quantitative and biomass dynamics of six submersed macrophyte in Liangzi Lake [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2000, **24** (6): 582—588. [陈中义, 雷泽湘, 周进, 等. 梁子湖六种沉水植物种群数量和生物量周年动态. 水生生物学报, 2000, **24** (6): 582—588]

THE PHOTOSYNTHETIC CHARACTERISTICS OF FIVE SUBMERGED AQUATIC PLANTS

SU Wen-Hua¹, ZHANG Guang-Fei¹, ZHANG Yu-Sun¹, XIAO Heng¹ and XIA Feng²

(1. College of Life Science, Yunnan University, Kunming 650091;

2. Yunnan Institute of Environmental Science, Kunming 650034)

Abstract: With iodimetric analysis, the variations of the concentration of O_2 in the water were measured to investigate the variations of photosynthesis and respiration of submersed aquatic plants including *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum*, *Vallisneria gigantean*, *Potamogeton crispus* and *Hydrilla verticillata*, and to compare photosynthetic productivity and photosynthetic characteristics.

Light compensation points of *Myriophyllum*, *Ceratophyllum*, *Vallisneria*, *Potamogeton* and *Hydrilla* occurred at 27.5, 24.4, 9.4, 20.0 and 15.8 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, respectively. Light saturation points were about 1000, 1000, 200, 500 and 500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, respectively. Ranks of species in photosynthetic productivity were variable under different light intensity. Under 30 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ light intensity the photosynthetic rate of *Hydrilla* was the highest, *Vallisneria* was the second, *Potamogeton* was the lowest. Under 200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ the photosynthetic rate of *Hydrilla* was the highest, *Potamogeton* was the second, *Vallisneria* was the lowest. Under 1800 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ the photosynthetic rate of *Ceratophyllum* was the highest, *Myriophyllum* was the second, *Vallisneria* was the lowest.

Photosynthesis of 5 submersed aquatic plants were inhibited by high light. Under 1800 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ light intensity photosynthetic rates of *Myriophyllum*, *Ceratophyllum*, *Vallisneria*, *Potamogeton* and *Hydrilla* were 26.3%, 28.3%, 80.8%, 42.3% and 42.2% lower respectively than light saturated photosynthetic rates of them.

The bottom of stalk of *Myriophyllum*, *Ceratophyllum*, *Potamogeton* and *Hydrilla* was no leaves, their photosynthesis was not or a little, and was non-photosynthetic stalk. Dark respiratory rates of non-photosynthesis stalks were about 19.1% to 55.1% of photosynthetic stalks'. It indicated that energy consumption of non-photosynthetic stalks was less than photosynthetic ones. Submersed aquatic plants with non-photosynthetic stalks can live in deeper water than those without non-photosynthetic stalks.

Vallisneria had the lowest light requirement of the species examined. It could adapt to low light and could not tolerate high light; *Myriophyllum* and *Ceratophyllum* adapted to high light, they were dominant species in surface layer; *Potamogeton* and *Hydrilla* had middle light requirement of the 5 species examined, they were dominant species in the middle layer of the water body.

Key words: Submersed aquatic plant; Photosynthesis; Light; Photoinhibition