

李霞, 任承刚, 王满, 等. 江苏地区凤眼莲叶片光合作用对光照度和温度的响应[J]. 江苏农业学报, 2010, 26(5): 943-947.

江苏地区凤眼莲叶片光合作用对光照度和温度的响应

李霞, 任承刚, 王满, 盛婧, 郑建初

(江苏省农业科学院, 江苏 南京 210014)

摘要: 为太湖地区凤眼莲高产栽培技术提供技术支持, 以江苏地区人工围养生长的凤眼莲群落为研究对象, 在8月份其旺盛生长季节, 采用LI-6400光合作用测定系统, 以开放式气路测定了其不同叶位的净光合速率, 以及功能叶片在不同光照度和温度时的光合曲线。结果发现, 倒3~倒6叶都是成熟的光合功能叶片, 其中倒4叶的最大光合速率(P_{max})、光补偿点(LCP)和表观量子效率(AQE)分别为 $(34.50 \pm 0.72) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、 $(20.25 \pm 3.6) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和 0.0532 ± 0.0014 , 均显著高于水稻和玉米; 凤眼莲光饱和点为 $(2458 \pm 69) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 也明显高于水稻, 与玉米接近。认为江苏地区光合有效辐射和大气温度是限制凤眼莲生物量的重要环境因子。

关键词: 凤眼莲; 光合特性; 环境影响因子;

中图分类号: Q945.79

文献标识码: A

文章编号: 1000-4440(2010)05-0943-05

Response of Photosynthesis of Leaves to Light and Temperature in *Eichhornia crassipes* in Jiangsu Province

LI Xia, REN Cheng-gang, WANG Man, SHENG Jing, ZHENG Jian-chu

(Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China)

Abstract: Photosynthetic characteristics of *Eichhornia crassipes* with artificial culture were monitored using LI-6400 portable photosynthesis system in Jiangsu Province in August, 2009. Net photosynthetic rate (P_n) in the leaves at different positions and P_n 's response to light and temperature in the fourth leaf from top were measured in an open-circuit gas channel system. The third to sixth leaves from top were all mature leaves with high P_n . The values of the maximum net photosynthesis (P_{max}), light component point (LCP) and apparent quantum efficiency (AQE) of the fourth leaf from top leaves in *Eichhornia crassipes* were $(34.50 \pm 0.72) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, $(20.25 \pm 3.60) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ and 0.0532 ± 0.0014 , respectively, which were both higher significantly than those in rice and maize. Moreover, light-saturation point of the leaves in *Eichhornia crassipes* was $2458 \pm 69 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, which was significantly higher than that in rice and close to that in maize. It came to a conclusion that air temperature and photosynthetic active radiation (PAR) in Jiangsu Province are important environmental factors restricting dry matter accumulation in *Eichhornia crassipes*.

Key words: *Eichhornia crassipes*; photosynthetic characteristic; environmental influencing factor

收稿日期: 2009-11-16

基金项目: 国家科技支撑计划项目(2009BAC63B01)

作者简介: 李霞(1970-), 女, 广西桂平人, 博士, 副研究员, 从事作物高光效生理育种研究。(Tel) 025-84390361; (E-mail) jspllx@jaas.ac.cn

凤眼莲(*Eichhornia crassipes*), 俗称水葫芦, 属维管束水生植物。它具有发达的根系、旺盛的生长繁殖能力以及超强的吸收能力, 在富营养化水体治理工程中被广泛应用^[1-4], 凤眼莲引入中国最早是用于饲料, 近年来也用于食用菌的培养基质以及沼气发酵等, 成为发展现代高效生态农业的一种重要资源^[5]。

凤眼莲原产巴西、阿根廷和秘鲁等国,一般分布于南纬 32.3 °C 和北纬 32 °C 之间的大部分地区。在 25 ~ 35 °C 下生长速度惊人,通常在 8 个月内就能从 10 棵增至 6.0×10^5 棵,是公认的生长最快的植物之一^[6]。计算发现,只要条件允许,单株凤眼莲一年内可以产生 1.4×10^8 棵分株,可以铺满 140 hm² 的水面,鲜重可达 28 000 t,可见其种群恢复和扩散能力极强^[7]。凤眼莲属有 8 种植物,细胞学和分子遗传学的研究分析表明目前分布在中国的风眼莲只有 1 种,各居群均来自南美州的巴西,遗传差异很小^[8,9],因此其生物量的高低主要与生长条件直接相关^[6]。但是在利用凤眼莲净化水体的实践中,尤其在开放式太湖水域人工放养过程中,发现凤眼莲很难达到最大的生物量以符合高效规模化利用的需求^[10],如何最大限度地提高凤眼莲的干物质累积能力就成为现代高效农业的热点研究问题之一^[11]。

光合作用是将无机物转化为有机物,同时把太阳光能固定为植物体内能量的过程,是绿色植物物质生产的基础。较早已有某些环境条件对凤眼莲生物生产力影响的报道^[12],并通过对不同水生植物光合参数的比较表明,与水花生相比,凤眼莲有较高的叶面积系数和叶绿素含量,但是对低温的适应性比水花生差^[13],而且其快速的生长和强烈的可塑性依赖于对环境变化的生理响应^[14],但是凤眼莲光合作用对光强 (PPFD) 和温度的响应特性及其特征参数的研究尚不多见。本研究拟以江苏地区生长的凤眼莲为试验材料,研究其生长旺盛时期 (8 月) 叶片光合作用对关键环境因子光照度和温度等的响应特征,深入分析其光合作用特征参数,期望从光合生理的角度揭示凤眼莲高生长量的生理特性,以及江苏地区凤眼莲光合生产力和干物质生产的关键环境因子,这将对提高该地区人工放养凤眼莲的干物质量和规模化高效利用凤眼莲大面积治理太湖流域污染有积极的意义。

1 材料与方法

1.1 试验材料

凤眼莲采自江苏省农业科学院 (位于南京市) 池塘内,2009 年 8 月 1 日和 14 日初始放养,放养量为 2 kg/m²。采用毛竹围栏小区试验,小区面积 2 m²,水葫芦生物量 25 kg/m²。选取单枝叶片数为 (7±3) 个、倒 2 叶叶柄长度为 (20.0±5.2) cm、白色

须根的绿色健壮植株,进行光合生理指标的测定,每个植株 10 次重复。

对照选用 C₃ 植物水稻 Kitaake (*Oryza sativa* L.) 和 C₄ 植物玉米农大 108 (*Zea mays* L.)。试验于 2009 年在江苏省农业科学院网室内进行。4 月下旬,水稻种子经 5% H₂O₂ 消毒 5 min 后浸种 24 h,在 25 °C 下催芽 48 h,5 月 1 日播种,5 月 15 日将水稻秧苗移入盆钵中,每盆 5 穴,每穴 1 苗,采用随机区组设计。玉米与水稻同一时间种于大田,常规水肥管理,在开花期选取水稻剑叶和玉米花下叶用于功能叶片各生理指标的测定。

1.2 叶片净光合速率测定

采用美国 LI-COR 公司生产的 LI-6400 便携式光合测定仪,开放系统,使用红蓝光源测定,光量子通量密度 (PPFD) 1 600 μmol/(m²·s),流速设为 500 μmol/s。选择在南京室外 8 月某晴天上午 9:00 ~ 10:00,自然温度 30 ~ 33 °C,相对湿度 67% ~ 79%,光强 (800±50) μmol/(m²·s),CO₂ 浓度 (390.0±10.5) μmol/mol,分别测定供试材料不同叶位叶片的净光合速率^[15]。

1.3 叶片的光照度-光合曲线和表观量子效率测定

按李霞等^[16]的方法,采用美国 LI-COR 公司生产的 LI-6400 便携式光合测量系统,用 6400-02B LED 红蓝光源叶室进行连体叶片瞬时光合速率 (IAPR) 测定。6400-02B LED 红蓝光源为 LI-6400 便携式光合测量系统组成部分,能在 0 ~ 2 800 μmol/(m²·s) 内根据设定大小顺序连续变化。采用开放系统测定,利用 LI-6400 自动 “Light-curve” 曲线测定功能,将红蓝光源 LED 设定一系列光合光通量密度 (PPFD) 梯度,测定光量子通量密度分别为 0 μmol/(m²·s)、50 μmol/(m²·s)、100 μmol/(m²·s)、150 μmol/(m²·s)、200 μmol/(m²·s)、400 μmol/(m²·s)、600 μmol/(m²·s)、800 μmol/(m²·s)、1 200 μmol/(m²·s)、1 400 μmol/(m²·s)、1 600 μmol/(m²·s)、2 000 μmol/(m²·s)、2 400 μmol/(m²·s)、2 600 μmol/(m²·s) 和 2 800 μmol/(m²·s) 时叶片的光合速率 (P),其他光合参数如气孔导度、胞间 CO₂ 浓度以及蒸腾速率等同时测出,每点测定 4 个重复,绘出光照度-光合曲线,计算出最大光合速率和光饱和点;在光量子通量密度为 0 ~ 200 μmol/(m²·s) 的范围内,用直线回归求出表观量

子效率和光补偿点。

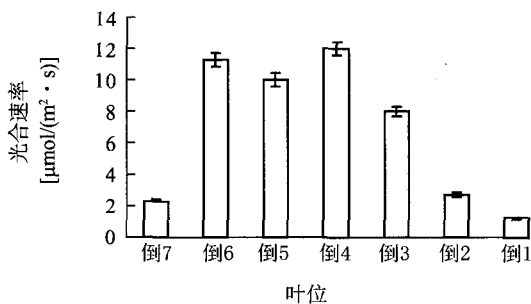
1.4 叶片温度-光合曲线的测定

采用美国 LI-COR 公司生产的 LI-6400 便携式光合测量系统,用 6400-02B LED 红蓝光源叶室进行连体叶片瞬时光合速率(I_{APR})测定,测定时光量子通量密度为 $1\ 600\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, CO_2 浓度 $(380.0 \pm 10.5)\ \mu\text{mol}/\text{mol}$,分别在温度为 $15\ ^\circ\text{C}$ 、 $20\ ^\circ\text{C}$ 、 $25\ ^\circ\text{C}$ 、 $30\ ^\circ\text{C}$ 、 $35\ ^\circ\text{C}$ 、 $40\ ^\circ\text{C}$ 和 $45\ ^\circ\text{C}$ 时,记录叶片光合速率,绘制温度-光合曲线^[17]。

2 结果

2.1 单枝凤眼莲不同叶位叶片净光合速率的比较

从图 1 可以看出,凤眼莲叶片的净光合速率随心叶(倒 1 叶)的抽出到叶片的衰老(倒 7 叶,叶片黄化)呈现从小到大,然后降低的变化趋势,其中倒 3~倒 6 叶都是成熟的光合功能叶片,净光合速率均较高,占整个植株的 57%,可见具有较多高光合特性的功能叶片是维持其高生物量的结构基础。倒 4 叶的净光合速率最高,因此以下均选取倒 4 叶来系统研究其最大光合特性。



测定条件:南京,2009 年 8 月,晴,气温 $32 \sim 33\ ^\circ\text{C}$,光量子通量密度为 $800\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

图 1 江苏地区不同叶位凤眼莲叶片净光合速率

Fig. 1 Net photosynthetic rate in different leaf positions of *Eichhornia crassipes* in Jiangsu Province

2.2 凤眼莲叶片光合作用对光照度的适应特性

光是光合作用的主导因子,光照度-光合曲线反映了植物光合速率随光照度变化而变化的规律,通过光响应曲线,可以确定光补偿点、光饱和点,表观光量子效率和最大净光合速率等。从图 2 可以看出,凤眼莲叶片对光照度的响应呈典型的抛物线图形,方程为 $Y = -6 \times 10^{-6} x^2 + 0.0259x + 2.5265$, $R^2 = 0.9750$,其中在光量子通量密度为 $0 \sim 200$

$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,凤眼莲表观光量子利用效率为 0.0532 ,表明它对低光强具有较强的利用能力;随着光强的增加,光合速率继续增加,光饱和点为 $(2\ 458 \pm 69)\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,到光量子通量密度为 $2\ 800\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时光合速率仍没有明显下降,可见,凤眼莲对高光强具有超强适应能力。

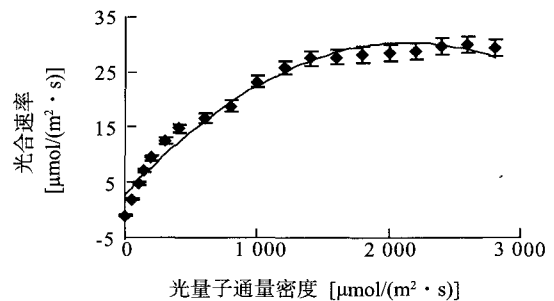


图 2 凤眼莲叶片光合速率对光照度的响应曲线

Fig. 2 The response curve of photosynthetic rate of leaves to illuminance in *Eichhornia crassipes*

图 3 显示,随着光照度和光合速率的增加,在光量子通量密度 $0 \sim 1\ 200\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,叶片的气孔导度和蒸腾速率明显增加,胞间 CO_2 浓度降低,说明此时光合作用主要受气孔因素的制约。但随着光量子通量密度继续增大,叶片的气孔导度不再增加,光量子通量密度到 $1\ 000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时气孔限制值明显降低,并维持相对稳定,但是蒸腾速率继续增加,胞间 CO_2 浓度继续下降。可见,在强光下,外界 CO_2 底物进出对光合作用的贡献减少,而内禀的高光合能力继续保持 CO_2 的高同化作用,产生较多的干物质;与此同时,高蒸腾速率保持根系矿物质营养高速向上运输,看来,叶片在广幅的光照度范围的高光合速率以及矿物质营养元素的高速运输,是维持凤眼莲高干物质累积的重要生理基础。

2.3 凤眼莲叶片光合作用对温度的适应特性

凤眼莲的生长及净化作用在很大程度上要受到温度的影响^[18]。从图 4 可以看出,在大气 CO_2 浓度下,凤眼莲的光合速率随外界气温的变化曲线呈钟形,凤眼莲最适光合温度范围为 $30 \sim 35\ ^\circ\text{C}$,低于或高于这个温度范围都表现光合速率的下降。低温 ($15\ ^\circ\text{C}$) 下光合速率只有最适光合温度 ($30\ ^\circ\text{C}$) 时的 28.5% ,而高温 ($45\ ^\circ\text{C}$) 下光合速率只有最适光合温度 ($30\ ^\circ\text{C}$) 时的 57.1% 。可见,相对于低温而言,凤眼莲叶片更适合在高温环境下生长。

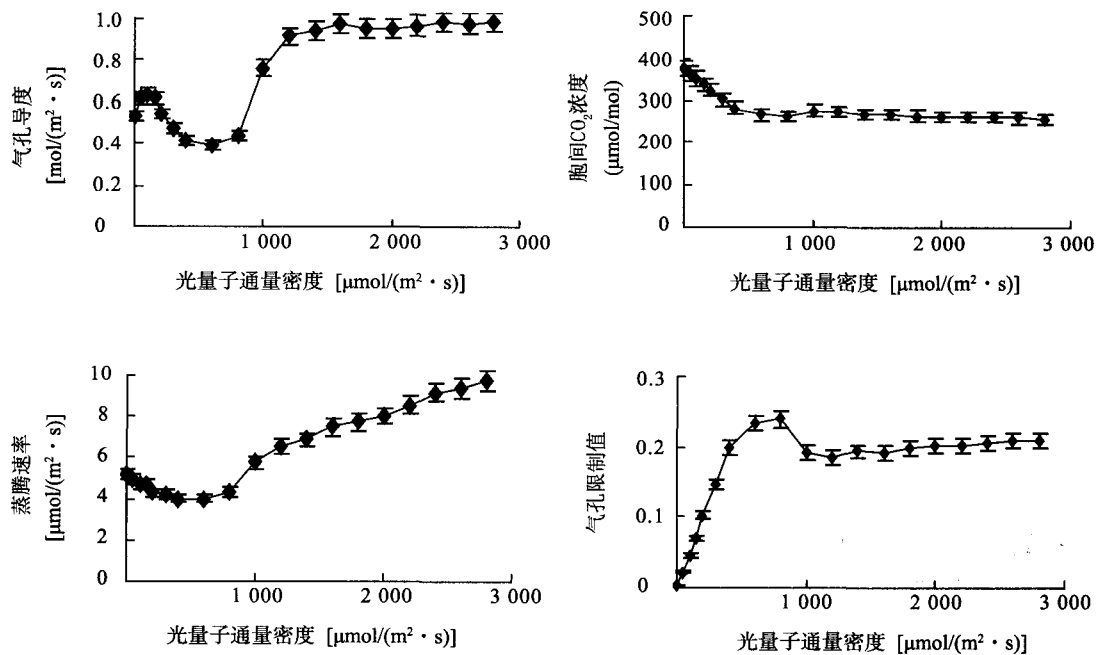


图3 凤眼莲叶片在不同光量子通量密度下气孔导度、胞间 CO_2 浓度、蒸腾速率和气孔限制值的变化
Fig.3 The changes of stomatal conductance, intercellular CO_2 concentration, transpiration rate and stomatal limitations of *Eichhornia crassipes* leaves under different illuminance

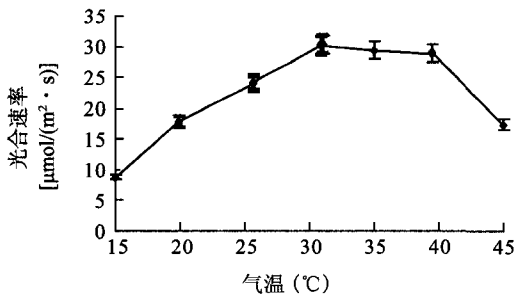


图4 凤眼莲叶片光合速率对温度的响应曲线
Fig.4 The response curve of photosynthetic rate of leaves to temperature in *Eichhornia crassipes*

2.4 凤眼莲叶片光合参数与 C_3 和 C_4 植物的比较

为了便于直观比较凤眼莲叶片的光合能力,本研究同时测定了江苏地区 C_3 植物水稻和 C_4 植物玉米的功能叶片的光照度-光合曲线,通过 Excel 作图,得到一系列光合参数。从表 1 可以看出,凤眼莲虽然是 C_3 植物,但是其最大光合速率和光饱和点均远大于典型的 C_3 植物水稻,而与 C_4 植物玉米相近,表观量子效率比玉米还要高,提示凤眼莲不仅具有高光合能力,还具有较宽的光合生态位 20.25 ~ 2 458.00 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,促使它能最大限度地利用

太阳能合成有机物质,快速积累干物质,从而具有了比 C_4 植物玉米还高的生长速率和干物质积累量^[10]。

表 1 江苏地区凤眼莲与典型 C_3 植物水稻和 C_4 植物玉米叶片光合参数的比较

Table 1 Comparison of photosynthetic parameters of leaves among *Eichhornia crassipes*, typical C_3 plant (rice) and C_4 plant (maize) in Jiangsu Province

参 数	水葫芦	水稻	玉米
光饱和点 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	2 458±69	1 641±32	2 550±37
最大光合速率 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	34.50±0.72	19.56±0.62	30.36±0.42
光补偿点 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	20.25±2.60	38.56±3.60	29.75±2.80
表观量子效率	0.053 2±0.001 4	0.026 9±0.001 1	0.042 7±0.001 2

3 讨论

3.1 凤眼莲叶片光合作用对光照度和温度的适应特性

植物的光合作用会随外界条件如光照、温度、 CO_2 和水分的变化而发生变化,是对各种内外因子

反应最敏感的生理过程之一^[19]。因此,光合作用特征参数的变化在很大程度上能够代表植物对环境因子的响应,从而直接反映植物对环境因子的生理生态适应模式,为植物对环境的响应机制提供生理依据。植物叶片的光饱和点与光补偿点反映了植物对光照条件的要求。如多数阳性植物光合作用的光饱和点为 $1\,500 \sim 2\,000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,光补偿点为 $50 \sim 100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$;阴性植物的光补偿点一般低于阳性植物,小于 $20 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。从本试验结果看凤眼莲是典型的阳生植物,符合热带植物的光合特性^[20],而且它的光补偿点比水稻和玉米的都低,光饱和点比水稻高,与玉米接近,可见凤眼莲对光环境的适应性较强。凤眼莲有较广的光合生态位,且表观量子效率比水稻和玉米的高,表明它在较弱的光强下,还可以通过提高表观量子效率等途径改善其叶片的光合作用;另外叶片光合作用对温度也有较宽的适应范围($30 \sim 35 \text{ }^\circ\text{C}$),加上茎短,叶片与根相连,在形态上具有物质运输途径短^[6]、运输快(高蒸腾速率)的特点,这无疑是其光合生产力比典型 C_3 植物水稻和典型 C_4 植物玉米高的重要生理基础。有关其高光强下内稃的高光合能力还需要从结构和生理机制上深入研究。

3.2 江苏地区凤眼莲生长的主要环境因子分析

在环境适宜时,凤眼莲无性繁殖的速度极快,5 d内即可通过匍匐茎产生一代新植株^[21]。本研究表明凤眼莲净光合速率最大时光量子通量密度可达 $2\,158.33 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,但江苏受东西海陆和季风影响,常常遭遇大风和暴雨等灾害性天气,即使在7月和8月太阳辐射的高峰季节,晴天中午的最大光量子通量密度也不高于 $1\,400 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ^[22],可见,江苏地区有限的太阳辐射,是凤眼莲发挥最大生产力的重要限制因子。

本试验结果还表明,凤眼莲最适光合温度为 $30 \sim 35 \text{ }^\circ\text{C}$,与文献^[6]报道一致,此时生长最旺盛,光合能力发挥最大。而江苏地区每年4月到10月中旬平均气温在 $21.5 \sim 23.5 \text{ }^\circ\text{C}$ ^[22],该气温只是适合其较快生长和分株,没有达到其最大光合发挥的最适温度条件。

参考文献:

- [1] 胡长伟,孙占东,李建龙,等. 凤眼莲在城市重污染河道修复中的应用[J]. 环境工程学报,2007,1(12):51-56.
- [2] 齐玉梅,高伟生. 凤眼莲净化水质及其后处理工艺探讨[J]. 环境科学进展,1999,7(2):136-140.
- [3] 郑建初,常志州,陈留根,等. 水葫芦治理太湖流域水体氮磷污染的可行性研究[J]. 江苏农业科学,2008(3):247-250.
- [4] 范 铮,徐 俊,郑晓峰,等. 水葫芦提取物抑菌作用的初步研究[J]. 江苏农业科学,2009(3):143-144.
- [5] 周文兵,谭良峰,刘大会,等. 凤眼莲及其资源化利用研究进展[J]. 华中农业大学学报,2005,24(4):423-428.
- [6] 安鑫龙,李 婷. 凤眼莲的生态特征[J]. 水利渔业,2007,27(4):82-84.
- [7] 王一专,吴竞仑. 中国水葫芦危害、防治及开发利用[J]. 杂草科学,2004(3):6-9.
- [8] 汪光熙,王徽勤. 凤眼莲的核型研究[J]. 武汉大学学报:自然科学版,1989(4):131-132.
- [9] REN M X, ZHANG Q G, ZHANG D Y. Random amplified polymorphic DNA markers reveal low genetic variation and a single dominant genotype in *Eichhornia crassipes* populations throughout China [J]. Weed Research, 2005,45: 236-244.
- [10] 窦鸿身,濮培民,张圣照,等. 太湖开闾水域凤眼莲的放养实验[J]. 植物资源与环境,1995,4(1):54-60.
- [11] 陈广银,郑 正,邹星星. 水葫芦资源化利用研究进展[J]. 江苏农业科学,2008(3):5-9.
- [12] 王桂荣,张春新. 某些环境条件对凤眼莲生物生产力的影响[J]. 生态学杂志,1996,15(4):33-36.
- [13] 李学宝,何光源,吴振斌,等. 凤眼莲、水花生若干光合作用参数与酶类的研究[J]. 水生生物学报,1995,19(4):333-336.
- [14] 李卫国,王建波. 光照和氮素对外来植物凤眼莲生长和生理特性的影响[J]. 武汉大学学报:理学版,2007,53(4):457-462.
- [15] 李 霞,刘友良,焦德茂. 不同高产水稻品种叶片的荧光参数的日变化和光适应特性的关系[J]. 作物学报,2002,28(2):145-153.
- [16] 李 霞,戴传超,焦德茂,等. 光照条件下低温对水稻籼粳亚种幼苗抗氧化物质含量的影响[J]. 植物生理与分子生物学学报,2006,32(3):345-353.
- [17] 李 霞,戴传超,程 睿,等. 不同生育期水稻耐冷性的鉴定及其耐冷差异的生理机制[J]. 作物学报,2006,31(1):76-83.
- [18] 严国安,任 南,李益健. 环境因素对凤眼莲生长及净化作用的影响[J]. 环境科学与技术,1994(1):2-5,27.
- [19] 吴统贵,李艳红,吴 明,等. 芦苇光合生理特性动态变化及其影响因子分析[J]. 西北植物学报,2009,29(4):789-794.
- [20] 蒋高明,何维明. 一种在野外自然光照条件下快速测定光合作用-光响应曲线的新方法[J]. 植物学通报,1999,16(6):712-718.
- [21] HOWARD G W, HARLTY K L S. How do flowing aquatic weeds affect wetland conservation all development? How can these effects be minimized? [J]. Wetland Ecology and Management, 1998,5: 215-225.
- [22] 李 林. 江苏省稻作气候[C]// 杨立炯,崔继林,汤玉庚. 江苏稻作科学. 南京:江苏省科技出版社,1990:32-37.