

## 水深梯度对苦草 (*Vallisneria natans*) 光合荧光特性的影响\*

杨鑫<sup>1</sup>, 孙淑云<sup>1</sup>, 柏祥<sup>2</sup>, 张启超<sup>1</sup>, 陈开宁<sup>1\*\*</sup>

(1: 中国科学院南京地理与湖泊研究所湖泊与环境国家重点实验室, 南京 210008)

(2: 中国环境管理干部学院, 秦皇岛 066004)

**摘要:** 为研究水深梯度对苦草 (*Vallisneria natans*) 光合荧光特性的影响, 实验设置 0.6、1.3、2.0 m 3 个水深条件, 利用水下饱和脉冲荧光仪测定 3 种水深处理下苦草叶片的荧光参数和快速光响应曲线. 结果表明: (1) 随着水深增加, 无性系分株数、叶片数、根系总长度、根系表面积等形态指标显著降低, 而最大叶长、平均叶长、最大叶宽没有显著变化, 2.0 m 处苦草生长受到抑制; (2) 不同水深对苦草叶片初始荧光  $F_0$  和最大荧光  $F_m$  没有显著影响, 而最大量子产率  $F_v/F_m$  和荧光参数  $F_v/F_0$  随着水深增加显著增加, 叶片光合系统 II 光化学效率亦显著提高; (3) 0.6 m 处苦草的相对电子传递速率显著低于 2.0 m 处; (4) 通过拟合光响应曲线所得的光响应曲线初始斜率、光抑制参数、最大电子传递速率以及半饱和和光强在不同的水深处理间均差异显著; (5) 2.0 m 处苦草叶片的叶绿素 a (Chl. a)、叶绿素 b (Chl. b)、类胡萝卜素 (Car) 以及 Chl. a + Chl. b 含量均显著高于 0.6 m 处, 而 Chl. a/Chl. b 和 Car/Chl. a 的差异则不显著. 综上所述, 0.6 m 处苦草的光合能力较弱、保护机制强, 而 2.0 m 则相反, 从而说明苦草通过调节自身光合生理来适应不同水深环境.

**关键词:** 水深梯度; 苦草; 光合色素; 光系统 II; 光合荧光特性

## Influences of water depth gradient on photosynthetic fluorescence characteristics of *Vallisneria natans*

YANG Xin<sup>1</sup>, SUN Shuyun<sup>1</sup>, BAI Xiang<sup>2</sup>, ZHANG Qichao<sup>1</sup> & CHEN Kaining<sup>1</sup>

(1: State Key Laboratory of Lake Science and Environment, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, P. R. China)

(2: Environmental Management College of China, Qinhuangdao 066004, P. R. China)

**Abstract:** In order to study the influences of water depth gradients on photosynthetic fluorescence characteristics of *Vallisneria natans*, three water depths of 0.6, 1.3 and 2.0 m were set, and Chlorophyll fluorescence characters and rapid light curves (RLCs) of *V. natans* grew in three water depth treatments were measured by a submersible, pulse-amplitude modulated fluorescence; Diving-PAM. The results suggested that, with water depth increasing, the number of ramets and leaves, total root length, root surface area decreased significantly, while the maximum leaf length, average leaf length, maximum leaf width did not change significantly. The growth of *V. natans* under 2.0 m were restricted. With the increase of water depth from 0.6 m to 2.0 m, the difference of minimum fluorescence ( $F_0$ ) and maximum fluorescence ( $F_m$ ) were not significant, while maximum quantum yield of photosystem II (PS II) and fluorescence parameter  $F_v/F_0$  increased significantly, which indicated that photochemical efficiency of PS II of *V. natans* grew under the condition of 2.0 m was improved remarkably. The photosynthetic efficiency in leaf of *V. natans* grew in water depth of 2.0 m with lower light intensity was higher than that grew in water depth of 0.6 m with higher light intensity, and *V. natans* grew in water depth of 0.6 m had better light protection mechanisms via fluorescence quenching assay. Compared to the leaf of *V. natans* grew under the condition of 0.6 m, the leaf grew in water depth of 2.0 mgot higher relative electron transport rate, and the initial slope of RLCs, light suppression parameter, maximum electron transport rate and minimum saturating irradiance were significantly different. The contents of chlorophyll-a (Chl. a), chlorophyll-b (Chl. b), carotenoid (Car) of the leaf of *V.*

\* 国家自然科学基金项目(41171413, 41230853)和国家水体污染控制与治理科技重大专项项目(2012ZX07103-002)联合资助. 2013-10-08 收稿; 2014-03-06 收修改稿. 杨鑫(1990~), 男, 硕士研究生; E-mail: yxin15@foxmail.com.

\*\* 通信作者; E-mail: knchen@niglas.ac.cn.

*natans* grew in water depth of 2.0 m were significantly higher than those grew in water depth of 0.6 m, but the ratio of Chl. a and Chl. b, the ratio of Car and Chl. a were not significantly different. The experimental results above reveal that with the increase of the water depth from 0.6 m to 2.0 m, the photosynthetic capability of *V. natans* became weaker, however, the light protection mechanisms of the *V. natans* showed the reverse, indicating that *V. natans* was likely to adapt to different environment caused by water depths by adjusting itself photosynthetic physiology.

**Keywords:** Water depth gradient; *Vallisneria natans*; photosynthetic pigment; PS II; photosynthetic fluorescence characteristics

水深是影响沉水植物生长、繁殖与分布的重要环境因子<sup>[1-3]</sup>,水深增加可导致水下光照发生相应改变,从而对沉水植物产生影响.面对这种变化的光照条件,沉水植物发展出了不同的适应机制.研究表明,沉水植物对水深变化的响应主要有两方面:第一,形态可塑性响应,如沉水植物可以通过株高、叶长、叶数、根长及生物量分配等形态特征的变化来适应不同的水深条件<sup>[4-6]</sup>;第二,生理响应,如植株叶片光合色素的组成与分布、光合作用过程中酶含量及光合作用的饱和速率等生理特征的变化等<sup>[5,7]</sup>.目前沉水植物对水深梯度的形态可塑性、生理响应已有较多的研究<sup>[8-10]</sup>,这些研究表明水深梯度对沉水植物的生长产生了显著的影响,沉水植物能通过形态和生理上的响应来适应不同的水深条件.然而,在沉水植物对水深梯度的生理响应上,光合荧光特性方面的差异研究还不够深入,造成人们就水深梯度对沉水植物影响方面的认识还不够全面.

光合荧光与植物的光合作用密切相关,它是以植物体内叶绿素为内在探针来研究和探测植物光合生理状况及各种外界因子对其细微影响的新型植物活体测定和诊断技术,是研究环境对植物光合作用的快速、无损伤探针,在陆生植物光合生理的研究中得到了广泛的应用<sup>[11-12]</sup>.近些年来水下饱和调制荧光仪(Diving-PAM)的出现使原位测定沉水植物的光合作用成为可能<sup>[13-15]</sup>.苦草(*Vallisneria natans*)隶属于水鳖科苦草属,是典型的沉水植物,也是水体生态恢复的常选物种,近年来得到了广泛的应用.目前对苦草的研究较多,其中包括浊度、泥沙、附着物等对苦草叶片荧光特性的影响<sup>[16-18]</sup>,但有关水深梯度对苦草光合荧光特性系统全面的研究还较少,因此本文以苦草为研究对象,通过原位测定其叶片的光合荧光参数和快速光响应曲线,研究了0.6、1.3、2.0 m 3种不同水深梯度对苦草叶片光合系统II(PS II)光合荧光特性的影响,探索苦草生长的合适水深条件,以期为湖泊水位调控及苦草种群的恢复提供科学依据.

## 1 材料和方法

### 1.1 实验材料

2012年12月自太湖胥口湾收集苦草球茎,球茎预培养在室外塑料水桶(200 L).实验前选取发育程度和形态较为一致的植株移植于实验花盆内,实验前苦草初始生物量为 $0.69 \pm 0.04$  g(fw),株高为 $12.45 \pm 0.84$  cm,平均每株苦草有4片叶片.

### 1.2 实验设计

本实验为室外模拟控制实验,于2013年6月10日开始,7月10日结束,共计30天.在方形水塔(1.84 m × 1.84 m × 2.20 m)中通过吊桶的方式设置0.6、1.3和2.0 m 3种水深条件,其透光率(水下光照/水面光照 × 100%)分别为33.62%、14.05%和6.64%.挑选18株发育程度和形态较为一致的苦草幼苗,随机选择1株种植于种植钵(10.00 cm × 8.50 cm × 9.50 cm)中,每个处理重复6次.实验底泥(总氮:2.25 mg/g;总磷:0.51 mg/g;烧失量:3.24%)取自太湖胥口湾苦草群落立地表层10.0 cm的沉积物,实验用水为经曝气48 h的自来水与太湖水(40:1)的混合水,总氮、总磷、硝态氮、亚硝态氮、铵态氮、正磷酸盐和叶绿素a(Chl. a)含量分别为0.800 mg/L、0.016 mg/L、0.316 mg/L、0.010 mg/L、0.100 mg/L、0.007 mg/L和8.419 μg/L.实验结束时,每个处理选取12片(每株选择2片)较为一致的叶片,测定叶片相同部位的光合荧光,选取叶片顶端0.5 cm进行叶绿素含量测定.

### 1.3 测试指标与方法

1.3.1 苦草形态指标的测定 叶片数和分株数采用计数法;叶片面积、长度、宽度等采用便携式叶面积仪(LI-3000C Portable area meter, Lincoln, NE, USA)测定;根表面积、长度等采用根系扫描仪(WinRhizo Pro 2007, Régent Instruments, Québec, Canada)分析测得.

1.3.2 叶片叶绿素含量的测定 叶片叶绿素含量的测定采用 80% 丙酮浸提分光光度计比色法<sup>[19]</sup>。

1.3.3 光合荧光参数的测定<sup>[20]</sup> 测定于上午 6:00—8:00 进行,用饱和脉冲荧光仪 Diving-PAM(德国 WALZ 公司)和数据采集软件 Wincontrol(Walz GmbH, Effeltrich Germany)进行测定。连体叶片经暗适应 20 min 打开叶夹,开启检测光( $0.15 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ),测得初始荧光( $F_0$ ),随后开启饱和脉冲光( $4000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 0.8 s),测得最大荧光值( $F_m$ ),每株重复 2 次。根据  $F_0$  和  $F_m$  可计算出可变荧光  $F_v = F_m - F_0$ 、最大量子产率  $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$  和荧光参数  $F_v/F_0 = (F_m - F_0)/F_0$ 。

1.3.4 快速光响应曲线(rapid light curves, RLCs)测定<sup>[20]</sup> 测定于上午 10:00—11:00 进行,光化光的强度梯度为 0、53、143、276、418、615、832、1047、1236  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,每个强度的光化光照射 10 s,两次光化光间隔 20 s。在任一光合有效辐射(photosynthetically active radiation, PAR)照射后,记录打开饱和脉冲前的荧光值( $F$ ),打开饱和脉冲得到  $F'_m$ ,由此可以得出 PS II 的有效量子产率(effective quantum yield,  $Y$ ):

$$Y = (F'_m - F)/F'_m \quad (1)$$

根据  $Y$  和  $PAR$  可以计算出相对电子传递速率( $rETR$ ),从而绘出平均值的快速光响应曲线。

$$rETR = Y \cdot PAR \times 0.5 \times 0.84 \quad (2)$$

1.3.5 快速光响应曲线拟合 快速光响应曲线拟合采用最小二乘法,快速光曲线采用 Platt 等<sup>[13,21-22]</sup> 的公式:

$$P = P_s \cdot (1 - \exp(-\alpha \cdot E_d/P_s)) \cdot \exp(-\beta \cdot E_d/P_s) \quad (3)$$

$$rETR_{\max} = P_s \cdot (\alpha/(\alpha + \beta)) \cdot (\beta/(\alpha + \beta))^{\beta/\alpha} \quad (4)$$

$$E_k = rETR_{\max}/\alpha \quad (5)$$

$$E_m = P_s/\alpha \cdot \ln((\alpha + \beta)/\beta) \quad (6)$$

式中, $P$  为电子传递速率; $P_s$  代表最大电子传递速率( $ETR_{\max}$ ); $\alpha$  为光合曲线的初始斜率,反映着光合利用效率; $E_d$  为光强; $\beta$  为光合抑制参数; $E_k$  为半饱和光强,代表着对强光的耐受能力; $E_m$  为最大饱和光强。

1.3.6 荧光淬灭参数的测定<sup>[20]</sup> 通过测定快速光响应曲线,得出每个光强梯度下的  $F$  和  $F'_m$ ,再结合对应叶片的  $F_m$  和  $F_0$  计算出光化学淬灭(qP)、非光化学淬灭(qN 和 NPQ)。

$$qP = (F'_m - F)/(F'_m - F_0) \text{ (若 } F'_m < F, \text{ 则 } qP = 0; \text{ 若 } F'_m > F_m, \text{ 则 } qP = 1) \quad (7)$$

$$qN = (F_m - F'_m)/(F_m - F_0) \text{ (若 } F'_m > F_m, \text{ 则 } qN = 0; \text{ 若 } F'_m > F_0, \text{ 则 } qN = 1) \quad (8)$$

$$NPQ = (F_m - F'_m)/F'_m \text{ (若 } F'_m > F_m, \text{ 则 } NPQ = 0) \quad (9)$$

## 1.4 数据分析方法

采用 Origin 8.6 软件统计绘图,单因素方差分析水深因素对苦草光合生理的影响,以及借助多重比较分析处理间差异(Tukey)。图、表中数据均为平均值  $\pm$  标准差,不同字母代表差异达显著水平,显著性水平为  $\alpha = 0.05$ ,极显著性水平为  $\alpha = 0.01$ 。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同水深对苦草生长的影响

水深梯度对苦草无性分株的形成具有明显抑制作用(表 1),0.6 m 处较 2.0 m 处苦草平均分株数提高了 114.6% ( $P < 0.05$ )。

水深梯度对苦草叶片形态特征影响明显(表 1)。随着水深由 0.6 m 增加到 2.0 m,苦草平均叶片数由 24.3 下降到 10.7(56.1%),差异显著( $P < 0.05$ ),说明高水位能明显抑制苦草新叶生成;2.0 m 处苦草叶片总面积不及 0.6 m 处的 50.0% ( $P < 0.05$ );3 种处理下最大叶长、最大叶宽、平均叶长差异均不显著( $P > 0.05$ )。不同水深梯度处理下苦草根系形态参数呈现显著性差异( $P < 0.05$ )。随着水深由 0.6 m 增加到 2.0 m,总根系长度、总根系表面积和平均根系直径分别下降了 62.7%、62.7% 和 10.0%,说明水深 2.0 m 能抑制苦草生长。

表 1 不同水深处理对苦草形态特征的影响\*

Tab. 1 Effect of water depths on morphological characteristic parameters of *Vallisneria natans*

指标	0.6 m	1.3 m	2.0 m
叶片数	24.3 ± 4.0 <sup>a</sup>	17.0 ± 1.0 <sup>a</sup>	10.7 ± 3.1 <sup>b</sup>
最大叶长/cm	62.13 ± 14.58 <sup>a</sup>	62.30 ± 8.57 <sup>a</sup>	54.90 ± 7.29 <sup>a</sup>
最大叶宽/cm	0.57 ± 0.06 <sup>a</sup>	0.40 ± 0.10 <sup>a</sup>	0.48 ± 0.10 <sup>a</sup>
分株数	5.0 ± 1.0 <sup>a</sup>	3.7 ± 0.6 <sup>a</sup>	2.3 ± 0.6 <sup>b</sup>
平均叶长/cm	24.69 ± 3.62 <sup>a</sup>	19.62 ± 3.67 <sup>a</sup>	28.64 ± 4.45 <sup>a</sup>
总叶片面积/cm <sup>2</sup>	571.80 ± 91.84 <sup>a</sup>	298.18 ± 79.69 <sup>b</sup>	263.33 ± 21.50 <sup>b</sup>
总根系长度/cm	524.40 ± 104.16 <sup>a</sup>	349.94 ± 59.57 <sup>a</sup>	195.78 ± 55.45 <sup>b</sup>
总根系表面积/cm <sup>2</sup>	64.94 ± 12.38 <sup>a</sup>	44.67 ± 13.05 <sup>a</sup>	24.21 ± 9.35 <sup>b</sup>
平均根系直径/cm	0.40 ± 0.01 <sup>a</sup>	0.37 ± 0.00 <sup>a</sup>	0.36 ± 0.01 <sup>b</sup>

2.2 不同水深对苦草叶片光合荧光特性的影响

2.2.1 对  $F_0$ 、 $F_m$ 、 $F_v/F_m$ 、 $F_v/F_0$  的影响 随着水深增加,苦草叶片的初始荧光  $F_0$ 、 $F_m$  差异不显著 ( $P > 0.05$ ), 而  $F_v/F_m$  与  $F_v/F_0$  却显著增加 ( $P < 0.05$ ), 分别提高了 4.6% 和 19.3% (图 1). 表明水深 2.0 m 下, 苦草叶片 PS II 原初光能转化效率高.

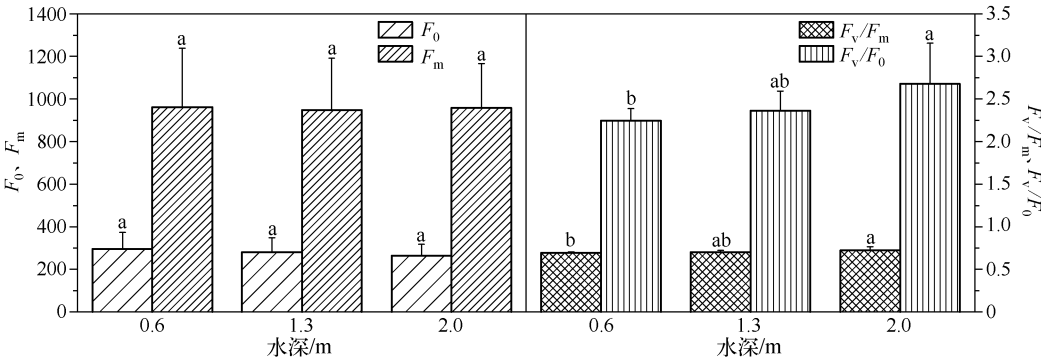


图 1 3 种水深下苦草叶片  $F_0$ 、 $F_m$ 、 $F_v/F_m$  和  $F_v/F_0$  的变化

Fig. 1  $F_0$ ,  $F_m$ ,  $F_v/F_m$  and  $F_v/F_0$  in leaves of *Vallisneria natans* under three water depth treatments

2.2.2 对荧光产率曲线的影响 不同水深处理下荧光产率曲线显著不同, 0.6 和 2.0 m 处苦草叶片荧光  $F$  和  $F'_m$  曲线形状几乎截然相反 (图 2a、b、c). 不同 PAR 下, 0.6 m 处叶片  $F$  变化小, 仅提高了 21.4%, 而  $F'_m$  从 932.0 下降到 419.8 (55.0%); 1.3 m 处叶片  $F$  提高了 49.3%,  $F'_m$  下降了 27.2%; 水深 2.0 m 处叶片  $F$ 、 $F'_m$  变化趋势与浅水 0.6 m 处相反,  $F$  提高了 105.4%,  $F'_m$  仅降低了 16.4%.

2.2.3 对有效量子产率和相对电子传递速率的影响 随着 PAR 的增强, 3 种处理下有效量子产率均下降, 但不同的是, PAR 由 0 增加到 418  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 0.6 m 处苦草叶片有效量子产量下降速度最快, 1.3 m 处其次, 2.0 m 处下降速度最慢.  $rETR$  反映实际光合有效辐射下的表观电子传递效率, 用于度量光化学反应导致碳固定的电子传递情况<sup>[23]</sup>. 3 种处理下,  $rETR$  总体趋势相同, 均是先升高后平衡再下降, 但绝对值则不同, 随着水深增加, 最大相对电子传递速率增加了 38.0% (从 24.9  $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  到 34.3  $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ), 表明水深导致 PS II 系统的电子传递能力增强 (图 2d、e、f).

2.2.4 对荧光淬灭 (qP、qN、NPQ) 的影响 3 种水深处理下, qP、qN 和 NPQ 响应总体趋势相同, 即随着 PAR 增强, qP 逐渐变小, 而 qN 和 NPQ 逐渐变大 (图 2g、h、i). 但 3 种水深处理下苦草叶片在相同 PAR 照射下, 这 3 种荧光参数变化情况却截然不同. 在低 PAR 下, qP 由水深 0.6 m 到 2.0 m 逐渐变大, 而当 PAR 大于 276  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  后, qP 则逐渐减小; 而 qN 和 NPQ 不同, 随着 PAR (除 PAR = 0  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) 逐渐增强, 相同 PAR 下, qN 和 NPQ 由水深 0.6 m 到 2.0 m 逐渐变小. 在 PAR 为 1236  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时, 0.6 m 水深的 qN 相对于 1.3 m 水深的 qN 增加了 77.4%, 而 0.6 m 水深的 NPQ 是 2.0 m 水深的 3.8 倍. 这说明在低 PAR 下,

2.0 m处苦草叶片相对于0.6 m处光合能力强,而随着PAR增强,变化相反,0.6 m处苦草光合能力强,且0.6 m处苦草叶片光保护能力显著强于1.3和2.0 m处( $P < 0.05$ ).

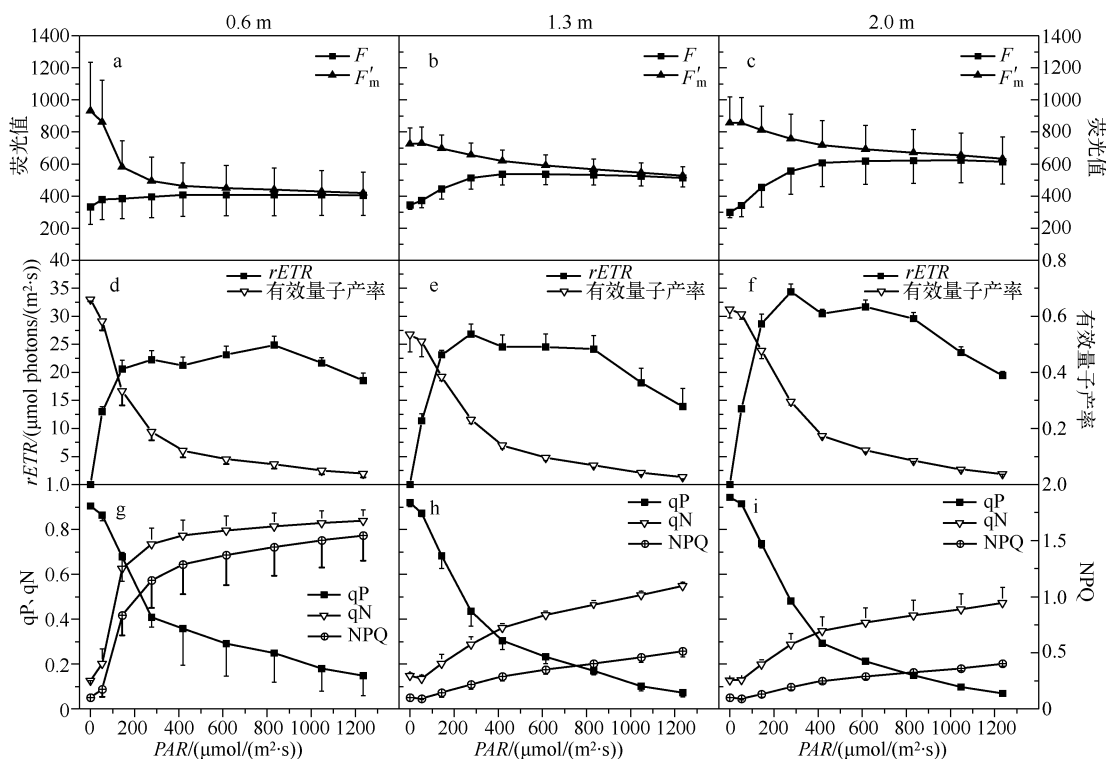


图2 3种水深不同光合有效辐射下苦草叶片的实时  $F$ 、 $F_m$ 、PS II有效量子产率、 $rETR$  以及3种淬灭系数( $qP$ 、 $qN$ 和 $NPQ$ )的变化

Fig. 2 Derived parameters of rapid light curves of *Vallisneria natans* under three water depth treatments

2.2.5 对快速光响应曲线的影响 RLCs为电子传递速率随光强的变化曲线,测定RLCs可以确定苦草叶片的实际光化学效率.3种水深处理下,RLCs呈显著变化(图3).利用常用光响应曲线拟合并分析RLCs,获得

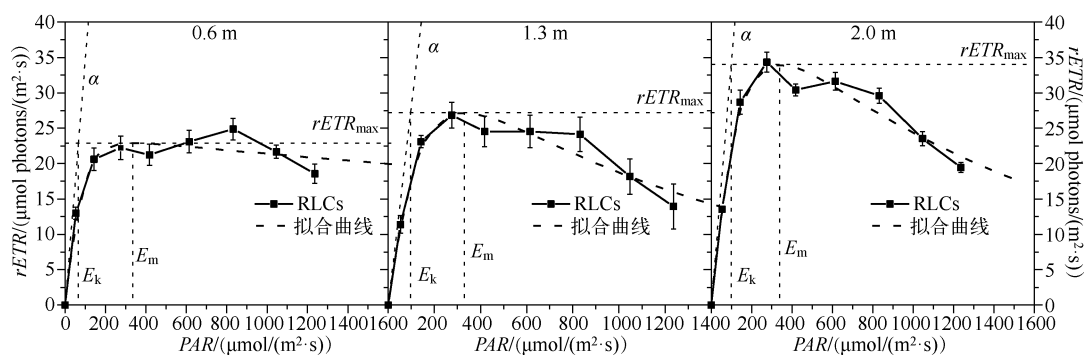


图3 3种水深下苦草叶片光响应曲线、拟合曲线以及导出的相关参数 $\alpha$ 、 $ETR_{max}$ 、 $E_k$ 、 $E_m$

Fig. 3 Rapid light curves of *Vallisneria natans*, where the relative electron transport rate is plotted against the PAR irradiance(fitted curves are plotted with dash line and the  $\alpha$ ,  $ETR_{max}$ ,  $E_k$  and  $E_m$  are displayed for the RLCs of adapted leaves)

了一系列反映光合能力的参数(表2). 光限制阶段曲线斜率 $\alpha$ 在水深0.6 m处最大,1.3 m处最小,且影响显著( $P<0.05$ );最大电子传递速率 $ETR_{max}$ 由0.6 m处的 $22.904\ \mu\text{mol photons}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 提高到2.0 m处的 $34.034\ \mu\text{mol photons}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$  (48.5%),影响同样显著( $P<0.05$ );苦草叶片 $E_k$ 提高了50.7% ( $P<0.05$ ),而 $E_m$ 变化不大( $P>0.05$ ). 这说明水深影响着苦草叶片的光合特性以及叶片对光能的利用效率.

表2 3种水深下苦草叶片的快速光曲线参数拟合结果  
Tab.2 Parameter values of rapid light curves of *Vallisneria natans* in three water depth treatments

参数	0.6 m	1.3 m	2.0 m
$\alpha$	$0.353 \pm 0.041^a$	$0.283 \pm 0.030^b$	$0.344 \pm 0.021^a$
$\beta$	$0.003 \pm 0.001^b$	$0.026 \pm 0.003^a$	$0.029 \pm 0.006^a$
$ETR_{max}/(\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2\cdot\text{s}))$	$22.904 \pm 1.749^c$	$27.271 \pm 1.788^b$	$34.034 \pm 1.352^a$
$E_k/(\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s}))$	$65.718 \pm 10.759^b$	$97.834 \pm 17.903^a$	$99.023 \pm 4.635^a$
$E_m/(\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s}))$	$334.624 \pm 29.457^a$	$330.729 \pm 52.206^a$	$341.033 \pm 16.174^a$

2.3 不同水深对叶片光合色素含量的影响

Chl. a、叶绿素 b(Chl. b)、类胡萝卜素(Car)含量和 Chl. a/Chl. b、Car/Chl. a 比值是反映植物光合能力的重要指标. 由图4可知,随着水深的增加,苦草叶片 Chl. a、Chl. b、Car 和 Chl. a + Chl. b 含量均有所提高,与0.6 m处苦草相比,2.0 m处苦草叶片相应指标分别增加了174.9%、170.7%、393.6%和173.4%,差异均达到了极显著水平( $P<0.01$ );而 Chl. a/Chl. b、Car/Chl. a 比值变化不大,差异不显著( $P>0.05$ ).

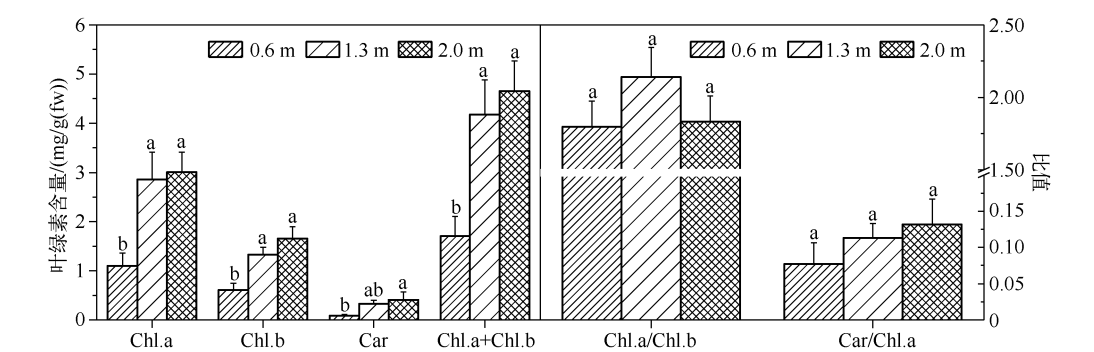


图4 3种处理下苦草叶片叶绿素的变化  
Fig.4 Varieties of leaf chlorophyll contents and the ratio of Chl. a and Chl. b, the ratio of Car and Chl. a of *Vallisneria natans* under three water depth treatments

3 讨论

水深是影响水生植物生长和分布的一个重要限制性因子,水深处不仅光强弱<sup>[24]</sup>,而且植株与水体间气体交换和营养物质交换改变,不利于沉水植物的生长,植株光合作用也会发生改变<sup>[25]</sup>. 叶片叶绿素荧光与光合作用密切相关,在过去的16年,叶绿素a荧光测定在评估PSⅡ性质上已经证明是一种有效的方法,它的优点在于能快速、灵敏、无损伤地研究和探测逆境胁迫对植物光合作用的影响<sup>[18]</sup>. 实验表明,水深梯度显著影响苦草叶片光合荧光特性.

3.1 不同水深对  $F_0$ 、 $F_m$ 、 $F_v/F_m$ 和  $F_v/F_0$ 的影响

$F_0$ 的大小主要与PSⅡ天线色素内的最初激子密度、天线色素到PSⅡ反应中心的激发能传递速率的结构状态及叶绿素含量有关,而与光合作用光化学反应无关; $F_m$ 是PSⅡ反应中心完全关闭时的荧光产量<sup>[26]</sup>. 实验表明3种水深处理下 $F_0$ 差异不显著,说明PSⅡ天线色素受激发后的电子密度变化不显著.

$F_v/F_m$ 反映了PSⅡ中心内原初光能转化效率, $F_v/F_0$ 则反映了PSⅡ潜在活性,它们是表明光化学反应状况的两个重要参数. 非环境胁迫条件下叶片的荧光参数 $F_v/F_m$ 极少变化,不受物种和生长条件的影响. 而遭

到光抑制的叶片这一参数变化明显,它们是表示光抑制程度的良好指标和探针<sup>[20]</sup>.实验表明 $F_v/F_m$ 和 $F_v/F_0$ 在0.6 m处均显著低于2.0 m处( $P < 0.05$ ),说明浅水苦草叶片PS II原初光能转化效率低,PS II潜在活性受损,光合作用原初反应过程受抑制,光合电子由PS II反应中心向 $Q_A$ 、 $Q_B$ 以及PQ库传递过程受到影响,减少了苦草叶片叶绿体激发能从捕光色素蛋白复合体(LHCII)向PS II的传递<sup>[27]</sup>.

### 3.2 不同水深对荧光产率曲线的影响

不同水深处理下荧光产率曲线明显不同(图2a、b、c),说明在光合作用进行时,0.6 m处苦草叶片PS II大部分电子门处于开放态,电子供体和受体均未受到抑制;随着PAR的增强,叶片通过非光化学淬灭机制耗散过剩光能,避免了多余能量对光合机构的损伤.而在2.0 m处恰恰相反,大部分电子门处于关闭态,没有足够的电子受体去转移电子,且通过非光化学淬灭过程损耗多余能量的能力有限,从而得出,若深水下生长的苦草持续暴露在强光下,将出现光抑制现象<sup>[28]</sup>.

### 3.3 不同水深对快速光响应曲线的影响

快速光响应曲线可以基本反映样品的自然光合状态,实验表明水深对苦草快速光响应曲线的影响明显.随着水深增加,光合电子传递链中 $rETR$ 和 $E_k$ 显著提高( $P < 0.05$ ),苦草叶片光合效率以及耐受强光的能力均提高.以上3点均说明深水下苦草具有更强的潜在光合能力.

### 3.4 不同水深对荧光淬灭的影响

光能被叶片天线色素捕获后,主要有3种相互竞争的出路——光合作用、叶绿素荧光和热耗散,其中叶绿素荧光只消耗捕获光能的很少一部分,能量主要通过光化学电子传递和热耗散途径消除掉.荧光淬灭分析能够反映捕获光能不同出路的比例<sup>[29]</sup>.qP反映的是PS II天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额,要保持高的qP,PS II反应中心就要处于“开放”状态,所以qP又在一定程度上反映了PS II反应中心的开放程度.qP反映了PS II原初电子受体 $Q_A$ 的还原状态,它由 $Q_A$ 重新氧化形成.qP越大, $Q_A$ 重新氧化形成 $Q_A$ 的量越大,即PS II的电子传递活性愈大,反之,qP变小,从PS II氧化侧向PS II反应中心的电子流动受到抑制.而qN或NPQ反映的是PS II天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分.当PS II反应中心天线色素吸收了过量的光能时,如不能及时地耗散将对光合机构造成失活或破坏,所以非光化学淬灭是一种自我保护机制,对光合机构起到一定的保护作用<sup>[30]</sup>.实验表明,在弱光强下( $PAR < 276 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ),0.6 m相对于2.0 m水深处理下,苦草叶片PS II电子活性弱,而在高光强下则相反;通过分析不同处理下qN和NPQ得出,在有光条件下,0.6 m一直较2.0 m深度处的值大,说明生长在0.6 m处的苦草叶片具有更好的光保护机制.

### 3.5 不同水深对叶片光合色素含量的影响

叶片中的光合色素是叶片光合作用的物质基础,叶绿素含量的多少、消长与光合强度密切相关.叶绿素含量的高低在很大程度上反映了植物生长状况和叶片光合能力,而且叶绿素含量与叶片光合速率密切相关<sup>[31]</sup>.研究表明,生长在2.0 m处苦草的叶绿素含量较高,可能是因为在自然光下,光对叶绿素的破坏作用较大,使得0.6 m处苦草叶片叶绿素含量较低,2.0 m处苦草叶绿素含量显著增加有利于苦草在弱光强下更有效地吸收光能,从而利于植物进行光合作用,是植物适应弱光环境的一种适应.Car既是光合色素,又是内源抗氧化剂,它存在于PS II的所有蛋白色素复合物中,起着辅助吸收光能、参与光保护和稳定外周天线LHC结构的作用<sup>[32]</sup>,实验表明,0.6 m处苦草叶片Car含量显著下降( $P < 0.05$ ),在强光照条件下,叶片易受到伤害,光合作用下降.

综上所述,2.0 m处苦草潜在光合能力强,若突然降低水位,光强增加,苦草出现光抑制现象,光合作用减弱;0.6 m处苦草潜在光合能力弱,光合效率低,若突然增加水位,光强减弱,苦草光合作用急剧衰减,理论上这两种情况苦草可能不能正常生长,但现实是否会出现这样的现象,苦草能否做出相应响应以及响应机制有待进一步研究,研究成果可为湖泊水位调控以及苦草种群的恢复提供科学依据.

## 4 参考文献

- [1] Spence DHN. The zonation of plants in freshwater lakes. *Advances in Ecological Research*, 1982, **12**: 37-125.
- [2] Chambers PA, Kalff J. Depth distribution and biomass of submersed aquatic macrophyte communities in relation to secchi depth. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1985, **42**(4): 701-709.
- [3] Xiao C, Wang X, Xia J et al. The effect of temperature, water level and burial depth on seed germination of *Myriophyllum*

- spicatum* and *Potamogeton malaianus*. *Aquatic Botany*, 2010, **92**(1): 28-32.
- [ 4 ] Xiao K, Yu D, Wu Z. Differential effects of water depth and sediment type on clonal growth of the submersed macrophyte *Vallisneria natans*. *Hydrobiologia*, 2007, **589**(1): 265-272.
- [ 5 ] Maberly SC. morphological and photosynthetic characteristics of *Potamogeton obtusifolius* from different depths. *Journal of Aquatic Plant Management*, 1993, **31**: 34-34.
- [ 6 ] Strand JA, Weisner SE. morphological plastic responses to water depth and wave exposure in an aquatic plant(*Myriophyllum spicatum*). *Journal of Ecology*, 2001, **89**(2): 166-175.
- [ 7 ] Spence DHN, Chrystal J. Photosynthesis and zonation of freshwater macrophytes I. Depth distribution and shade tolerance. *New Phytologist*, 1970, **69**(1): 205-215.
- [ 8 ] 简永兴, 王建波, 何国庆. 水深、基质、光和去苗对菹草石芽萌发的影响. 水生生物学报, 2001, **25**(3): 224-229.
- [ 9 ] 符辉, 袁桂香, 曹特等. 水深梯度对苦草(*Vallisneria natans*)克隆生长与觅食行为的影响. 湖泊科学, 2012, **24**(5): 705-711.
- [ 10 ] 何伟, 王国祥, 杨文斌等. 水深梯度对菹草生长的影响. 生态学杂志, 2009, **28**(7): 1224-1228.
- [ 11 ] Wen X, Gong H, Lu C. Heat stress induces an inhibition of excitation energy transfer from phycobilisomes to photosystem II but not to photosystem I in a cyanobacterium *Spirulina platensis*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2005, **43**(4): 389-395.
- [ 12 ] Takabayashi A, Kishine M, Asada K *et al.* Differential use of two cyclic electron flows around photosystem I for driving CO<sub>2</sub>-concentration mechanism in C4 photosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, **102**(46): 16898-16903.
- [ 13 ] Ralph PJ, Gademann R. Rapid light curves: a powerful tool to assess photosynthetic activity. *Aquatic Botany*, 2005, **82**(3): 222-237.
- [ 14 ] Yu H, Ye C, Song X *et al.* Comparative analysis of growth and physio-biochemical responses of *Hydrilla verticillata* to different sediments in freshwater microcosms. *Ecological Engineering*, 2010, **36**(10): 1285-1289.
- [ 15 ] Hussner A, Hofstra D, Jahns P. Diurnal courses of net photosynthesis and photosystem II quantum efficiency of submerged *Lagarosiphon major* under natural light conditions. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2011, **206**(10): 904-909.
- [ 16 ] 徐瑶, 王国祥, 李强. 水体浊度对苦草光合荧光特性的影响. 武汉植物学研究, 2007, **25**(1): 70-74.
- [ 17 ] 王文林, 王国祥, 李强等. 悬浮泥沙对亚洲苦草幼苗生长发育的影响. 水生生物学报, 2007, **31**(4): 460-466.
- [ 18 ] 李强, 王国祥, 马婷等. 水网藻附着对亚洲苦草光合特性的影响. 湖泊科学, 2007, **19**(3): 315-320.
- [ 19 ] 上海植物生理研究所, 上海市植物生理学会. 现代植物生理学试验指南. 北京: 科学出版社, 1999: 95.
- [ 20 ] Schreiber U, Gademann R, Ralph PJ *et al.* Assessment of photosynthetic performance of *Prochloron* in *Lissoclinum patella* in hospite by chlorophyll fluorescence measurements. *Plant and Cell Physiology*, 1997, **38**(8): 945-951.
- [ 21 ] Platt T, Gallegos CL, Harrison WG. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *Journal of Marine Research*, 1981, **38**(4): 687-701.
- [ 22 ] Harrison WG, Platt T. Photosynthesis-irradiance relationships in polar and temperate phytoplankton populations. *Polar Biology*, 1986, **5**(3): 153-164.
- [ 23 ] Genty B, Briantais JM, Baker NR. 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.
- [ 24 ] 陈正勇, 王国祥, 吴晓东等. 不同水深条件下菹草(*Potamogeton crispus*)的适应对策. 湖泊科学, 2011, **23**(6): 942-948.
- [ 25 ] Sculthorpe CD. The biology of aquatic vascular plants. London: Edward Arnold Publishers Ltd, 1985: 610.
- [ 26 ] Demmig B, Winter K, Krüger A *et al.* Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves a possible role of the xanthophyll cycle in the dissipation of excess light energy. *Plant Physiology*, 1987, **84**(2): 218-224.
- [ 27 ] 卢从明, 张其德. 水分胁迫对小麦叶绿体激发能分配和光系统 II 原初光能转换效率的影响. 生物物理学报, 1995, **11**(1): 82-86.
- [ 28 ] Ralph PJ, Polk SM, moore KA *et al.* Operation of the xanthophyll cycle in the seagrass *Zostera marina* in response to variable irradiance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2002, **271**(2): 189-207.
- [ 29 ] Peterson RB, Sivak MN, Walker DA. Relationship between steady-state fluorescence yield and photosynthetic efficiency in spinach leaf tissue. *Plant Physiology*, 1988, **88**(1): 158-163.
- [ 30 ] Kooten O, Snel JFH. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research*, 1990, **25**(3): 147-150.
- [ 31 ] 周晓红, 王国祥, 杨飞. 两种富营养化水体对植物生长及光合荧光特性的影响. 生态环境学报, 2011, **20**(2): 337-344.
- [ 32 ] 贺俊芳, 王水才, 张舒等. 内周天线 CP43、CP47 中  $\beta$ -Car 到 Chl. *a* 分子间的能量传递. 光子学报, 2001, **30**(4): 385-390.