

水体无机碳条件对常见沉水植物生长和生理的影响

张彦辉 安彦杰 朱 迟 杨 劭

(华中师范大学生命科学学院,湖北省城市水环境生态学重点实验室,武汉 430079)

摘要:为了解水华引起的水体无机碳变化对沉水植物生长的影响,对 8 种沉水植物:金鱼藻、穗花狐尾藻、篦齿眼子菜、光叶眼子菜、微齿眼子菜、伊乐藻、菹草和黑藻在不同无机碳浓度下的生物量、株高、叶绿素以及光合和呼吸速率进行了比较研究。结果表明 8 种沉水植物均能利用 HCO_3^- 作为光合无机碳源,在 1.5 mmol/L 外源 HCO_3^- 浓度下能促进金鱼藻、菹草和伊乐藻的生长,提高其光合速率;在 2.5 mmol/L 外源 HCO_3^- 浓度下能促进狐尾藻、光叶眼子菜、黑藻、微齿眼子菜和篦齿眼子菜的生长,提高其光合速率。在 CO_3^{2-} 为优势碳源时,8 种沉水植物表现出不同的适应性,发现微齿眼子菜、篦齿眼子菜和黑藻在整个实验范围内生长未受抑制,且在不同浓度下表现生长和光合速率的促进,说明这三种沉水植物对 $[\text{HCO}_3^-]/[\text{CO}_3^{2-}]$ 比值和 pH 具有较广适应范围。而当 CO_3^{2-} 成为优势碳源时,金鱼藻和伊乐藻的生长受到抑制,狐尾藻、菹草和光叶眼子菜均死亡,表明 $[\text{HCO}_3^-]/[\text{CO}_3^{2-}]$ 比值和 pH 是这 5 种沉水植物生长的重要限制因子。

关键词:无机碳;沉水植物;叶绿素;光合速率

中图分类号: Q948.11 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3207(2009)06-1020-11

沉水植物是淡水湖泊生态系统中重要的组成部分,不仅通过增加空间生态位,作为初级生产者在水体食物链提供食物和庇护栖息场所,是水体生物多样性赖以维持的基础,还在抑制悬浮物,提高水体透明度和溶氧条件,以及净化水质等方面发挥巨大的作用^[1]。在水华暴发的富营养水体中,由于水华藻的快速生长一方面造成水体透明度降低,影响沉水植物的光合作用;另一方面,这种现象造成水体的无机碳水平、组成连同水体 pH 值剧烈变化,使水体中游离 CO_2 几乎消失, HCO_3^- 大幅下降, CO_3^{2-} 成为优势的无机碳离子种类,并引起水体 pH 升高,从而影响沉水植物的光合和生长。这两个方面的因素不仅是水体富营养化引起沉水植被消亡的主要途径,也是沉水植被恢复或重建的关键限制因子。低透明度对沉水植物的影响已有较多研究,尽管水生植物对无机碳的利用机理有较多研究报道,但在我国湖泊水华条件下,水体无机碳和 pH 状况对各种常见沉水植物的影响比较研究较少,因此本文比较研究了我国 8 种常见沉水植物(其中包括我国常见的外来种伊乐藻)在各种无机碳和 pH 条件下的生长和光合生理,目的是了解我国

常见的沉水植物对无机碳变化及伴随的 pH 变化的适应范围,为严重富营养湖泊沉水植被退化的评估以及沉水植被的重建提供具体依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料 研究所用野生篦齿眼子菜 (*Potamogeton pectinatus*)、穗花狐尾藻 (*Myriophyllum spicatum*)、金鱼藻 (*Ceratophyllum demersum*)、菹草 (*Potamogeton crispus*)、微齿眼子菜 (*Potamogeton maackianus*)、光叶眼子菜 (*Potamogeton lucens*)和轮叶黑藻 (*Hydrilla verticillata*)均采自云南滇池福保湾附近池塘,伊乐藻 (*Elodea naltalii*)采自中国科学院水生生物研究所滇池工作站实验水池。以上材料取回后在实验室水池经过预培养,正常生长后取一定长度顶枝,在开始试验前先用自来水冲洗,再用单蒸水洗干净作为试验材料。试剂均为分析纯。

1.2 实验设计 选取生长旺盛,外形一致(植株大小、形状、叶数、叶色等)的 8 种沉水植物的植株顶枝作供试材料,且采用重物悬垂保证所有植株顶枝完全浸没于培养液中。基本培养液为 1/10 浓度

收稿日期: 2008-03-31;修订日期: 2008-12-28

基金项目:国家高技术研究发展计划(863)项目(编号:2005AA60101005)资助

作者简介:张彦辉(1981—),男,汉族,河北石家庄人;硕士研究生;主要从事水生植被恢复生态学研究。E-mail: yhzhang2005@yahoo.com.cn

通讯作者:杨劭, E-mail: yang-shao@tom.com

Hoagland培养液,通过向该基本培养液中分别添加 NaHCO_3 和 Na_2CO_3 , HCO_3^- 的浓度为 0.5、1.0、1.5、2.5、4.0、6.0、10.0 mmol/L; CO_3^{2-} 的浓度为 0.5、1.0、1.5、2.0、3.0 mmol/L;对照组不添加无机碳源。培养液隔日更换一次,以保证培养液中无机碳浓度

的基本稳定。对照组和实验组的每个浓度均设三个平行。实验在恒温光照培养箱中进行,光暗周期为 14h/10h,光照强度 $36\text{ }\mu\text{mol/m}^2\cdot\text{s}$,温度 $(25\pm1)\text{ }^\circ\text{C}$,于三角锥瓶中敞口静止培养。培养时间为一周。经过监测,各试验设置的实际参数(表 1)。

表 1 沉水植物的培养液 pH及无机碳成分和浓度
Tab.1 pH and concentration of dissolved inorganic carbon in media for submerged plants (mmol/L)

Exogenous dissolved inorganic carbon (mmol/L)		pH	[DIC]	Free [CO_2]	[HCO_3^-]	[CO_3^{2-}]	[HCO_3^-]/ [CO_3^{2-}]
Control	0.0	6.29 $\pm$ 0.01	0.62 $\pm$ 0.02	0.57 $\pm$ 0.02	0.05 $\pm$ 0.00	0.00 $\pm$ 0.00	106866
	0.5	7.25 $\pm$ 0.01	0.59 $\pm$ 0.02	0.06 $\pm$ 0.00	0.53 $\pm$ 0.01	0.00 $\pm$ 0.00	1068
	1.0	8.06 $\pm$ 0.01	1.06 $\pm$ 0.01	0.02 $\pm$ 0.00	1.04 $\pm$ 0.01	0.01 $\pm$ 0.00	169
	1.5	9.11 $\pm$ 0.01	1.44 $\pm$ 0.01	0.00 $\pm$ 0.00	1.36 $\pm$ 0.01	0.08 $\pm$ 0.00	16.9
	2.5	9.13 $\pm$ 0.00	2.34 $\pm$ 0.03	0.00 $\pm$ 0.00	2.20 $\pm$ 0.03	0.13 $\pm$ 0.00	16.9
	4.0	9.46 $\pm$ 0.01	3.61 $\pm$ 0.03	0.00 $\pm$ 0.00	3.14 $\pm$ 0.03	0.47 $\pm$ 0.00	6.74
	6.0	9.57 $\pm$ 0.01	4.96 $\pm$ 0.01	0.00 $\pm$ 0.00	4.18 $\pm$ 0.01	0.78 $\pm$ 0.00	5.35
	10.0	9.70 $\pm$ 0.01	7.94 $\pm$ 0.02	0.00 $\pm$ 0.00	6.43 $\pm$ 0.01	1.51 $\pm$ 0.00	4.25
HCO_3^-	0.5	9.69 $\pm$ 0.01	0.84 $\pm$ 0.02	0.00 $\pm$ 0.00	0.68 $\pm$ 0.02	0.16 $\pm$ 0.00	4.25
	1.0	10.16 $\pm$ 0.01	1.37 $\pm$ 0.02	0.00 $\pm$ 0.00	0.78 $\pm$ 0.01	0.58 $\pm$ 0.01	1.34
	1.5	10.38 $\pm$ 0.01	1.81 $\pm$ 0.04	0.00 $\pm$ 0.00	0.83 $\pm$ 0.02	0.98 $\pm$ 0.02	0.84
	2.0	10.51 $\pm$ 0.01	2.45 $\pm$ 0.03	0.00 $\pm$ 0.00	0.99 $\pm$ 0.01	1.45 $\pm$ 0.02	0.68
	3.0	10.64 $\pm$ 0.01	3.45 $\pm$ 0.03	0.00 $\pm$ 0.00	1.14 $\pm$ 0.10	2.30 $\pm$ 0.11	0.47
CO_3^{2-}							

1.3 水中无机碳测定和计算方法 按照国标法^[2]测定水中碱度,然后按照以下方法计算无机碳浓度^[3]。

$$\alpha_0 = 1 + \frac{K_1}{[\text{H}^+]} + \frac{K_1 K_2}{[\text{H}^+]^2}^{-1}$$
$$\alpha_2 = 1 + \frac{[\text{H}^+]^2}{K_1 K_2} + \frac{[\text{H}^+]}{K_2}^{-1}$$
$$\alpha_1 = 1 + \frac{[\text{H}^+]}{K_1} + \frac{K_2}{[\text{H}^+]}^{-1}$$
$$C_T = \{ [\text{总碱度}] + [\text{H}^+] - [\text{OH}^-] \} / (\alpha_1 + 2\alpha_2)$$
$$[\text{CO}_2] = C_T \alpha_0$$
$$[\text{HCO}_3^-] = C_T \alpha_1$$
$$[\text{CO}_3^{2-}] = C_T \alpha_2$$

其中 K_1 、 K_2 分别是 H_2CO_3 的一级和二级解离常数, α 是碳酸平衡系数, C_T 是无机碳浓度。

1.4 生长指标测定 株高测定:用直尺测量沉水植物主茎的长度,若有分枝则将各分枝长度与主茎相加计为株高总长;鲜重测定:把培养的沉水植物收集起来,洗净后迅速用吸水纸吸干其表面的水分在电子天平(精度为 0.0001)上称量鲜重(FW)。

1.5 叶绿素 a、b含量的测定 参照李合生的方法^[4],称取新长出植物叶片鲜重 0.5 g,分别放入研钵中,加少量石英砂和碳酸钙粉及 2—3 mL 95%乙醇研磨成匀浆,定容至 10 mL,4000 r/min 离心,取上清液

用分光光度计测定其 OD值(665 nm、649 nm)。
1.6 光合速率的测定^[5-7] 黑白瓶法:分别取实验室水池内经预培养正常生长的鲜嫩植物的顶枝鲜重 0.5 g,分别置于黑白瓶中,用虹吸法注满分别含不同浓度 HCO_3^- 和 CO_3^{2-} 的 1/10 Hoagland 培养液。黑瓶与白瓶同时放入光照强度为 $36\text{ }\mu\text{mol/m}^2\cdot\text{s}$,温度为 $25\text{ }^\circ\text{C}$ 的光照培养箱中,2h后取出用碘量法^[2]测定黑白瓶内溶解氧。用下列公式计算在单位时间内每克沉水植物的净光合速率和呼吸速率($\text{mg/g}\cdot\text{h}$)计算方法:

$$\text{净光合速率} = [(\text{白瓶溶解氧浓度} - \text{初始瓶溶解氧浓度}) / (\text{反应时间} \times \text{材料鲜量})] \times \text{碘量瓶容积};$$

$$\text{呼吸速率} = [(\text{初始瓶溶解氧浓度} - \text{黑瓶溶解氧浓度}) / (\text{反应时间} \times \text{材料鲜量})] \times \text{碘量瓶容积}。$$

1.7 统计分析 使用 GraphPad prism 软件进行统计分析。用 One-way ANOVA (Dunnett's Multiple Comparison Test)比较各试验组与对照的差异, $P < 0.05$ 为差异显著。

2 结果

2.1 无机碳条件对沉水植物生长的影响

HCO_3^- 为优势碳源条件下沉水植物的生长变化 通过外加碳源 HCO_3^- 使其浓度控制在 0.53—6.43 mmol/L 范围并成为优势碳源,同时伴随培养

液 pH 变化范围为 7.25—9.70。在不同浓度的 HCO_3^- 条件下 (图 1), 与对照相比各沉水植物生长有不同变化。伊乐藻和篦齿眼子菜在整个 HCO_3^- 试验范围内生物量和株高有明显促进作用; 狐尾

藻、金鱼藻和菹草在 4.0 mmol/L 以下的外源 HCO_3^- 下, 黑藻、光叶眼子菜和微齿眼子菜在 2.5 mmol/L 的外源 HCO_3^- 下生物量和株高有明显促进作用 ($P < 0.05$)。

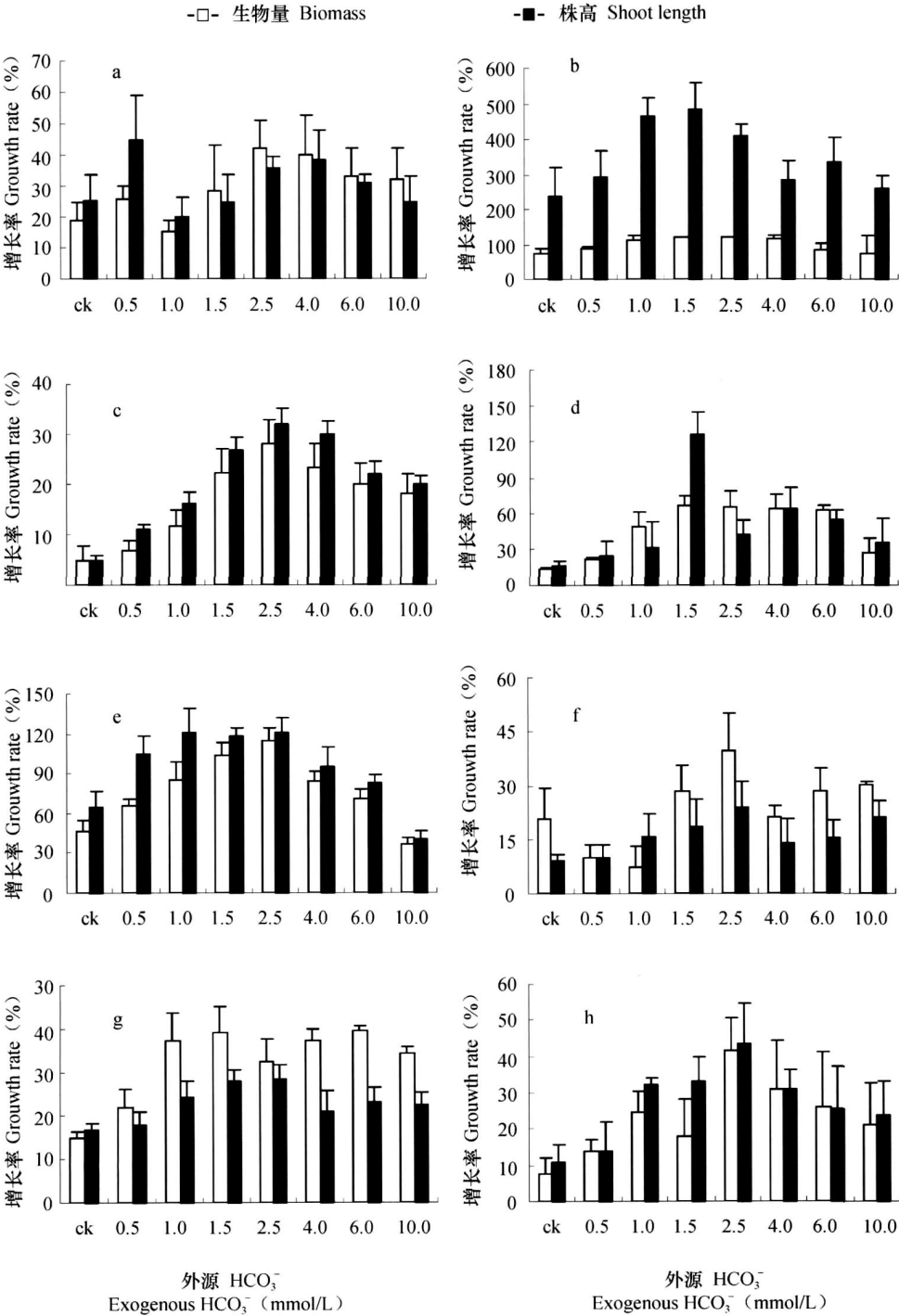


图 1 HCO_3^- 为优势无机碳源条件下沉水植物的生长变化 (平均值 $\pm$ 标准差)

Fig. 1 Variation of the growth of submerged macrophytes under conditions dominated by HCO_3^- (means $\pm$ SD)

a. 狐尾藻; b. 金鱼藻; c. 篦齿眼子菜; d. 菹草; e. 黑藻; f. 光叶眼子菜; g. 伊乐藻; h. 微齿眼子菜; 下图同
A.M. Spicatum; b. C. Demersum; c. P. Pectinatus; d. P. Crispus; e. H. Verticillata; f. P. Lucens; g. E. Nattalii; h. P. Maackia; The same as the following Figures

其中对篦齿眼子菜的促进作用最大,在 2.5 mmol/L 外源 HCO_3^- 下,7d 内生物量和株高的增长率分别是对照增长率的 5.88 和 6.70 倍;对金鱼藻的促进作用最小,生物量和株高的增长率最大分别是对照增长率的 1.64 和 2.04 倍;说明 HCO_3^- 是 8 种沉水植物可利用碳源,且一般水体碳源水平(与对照相当)未达到沉水植物光合所需的饱和浓度,限制了其生长潜能,特别是对篦齿眼子菜。

CO_3^{2-} 为优势碳源条件下沉水植物的生长变化通过外加碳源 CO_3^{2-} 使其浓度控制在 0.16—2.3 mmol/L 范围并成为优势碳源,同时伴随 HCO_3^- 的变化在 0.68—1.14 mmol/L 范围, pH 变化范围为 9.69—10.64。在不同浓度的 CO_3^{2-} 条件下(图 2),与对照相比各沉水植物生长有不同变化。伊乐藻在 1.5 mmol/L 以下的外源 CO_3^{2-} 下,金鱼藻在 1.0 mmol/L 以下外源 CO_3^{2-} 下尚能适应,浓度高于以上数值时生长受到抑制;黑藻在 1.0 mmol/L 以下的外源 CO_3^{2-} 下,生物量和株高均有显著促进作用 ($P < 0.05$);当外源 CO_3^{2-} 大于 1.5 mmol/L 时,狐尾藻、菹草和光叶眼子菜均死亡,而黑藻则可以适应。但是在此条件下微齿眼子菜和篦齿眼子菜则不仅能适应,而且篦齿眼子菜和微齿眼子菜在 1.0—3.0 mmol/L 外源 CO_3^{2-} 下生物量和株高均有显著促进作用 ($P < 0.05$);7d 内篦齿眼子菜生物量和株高的增长率分别是对照增长率的 4.21 和 4.48 倍,微齿眼子菜则分别为 7.73 和 3.18 倍。所以在富营养化水体中,由于藻类旺盛的光合作用大量吸收水体中的 CO_2 和 HCO_3^- ,使 CO_3^{2-} 成为优势无机碳离子时并导致 pH 升高,易导致菹草、狐尾藻、光叶眼子菜、金鱼藻等种群的消亡。而微齿眼子菜、黑藻和篦齿眼子菜则对高 pH 和极低的 $[\text{HCO}_3^-]/[\text{CO}_3^{2-}]$ 条件具有较强的适应能力。

当 CO_3^{2-} 成为优势碳源时,尽管此时水体的植物可利用 $[\text{HCO}_3^-]$ 浓度在 0.68—1.14 mmol/L,与 0.5—1.0 mmol/L $[\text{HCO}_3^-]$ 组的浓度 (0.53—1.04 mmol/L) 基本相当,但是当 CO_3^{2-} 成为优势碳源条件下,金鱼藻和伊乐藻的生长受到抑制,此时培养液 pH 为 10.16—10.64;狐尾藻、菹草和光叶眼子菜死亡时,培养液 pH 为 10.38—10.64,而 0.5—1.0 mmol/L $[\text{HCO}_3^-]$ 组的 pH 为 7.25—8.06,因此植物的生长是植物可利用的碳源如 $[\text{HCO}_3^-]$ 和 pH 共同作用的结果。

2.2 无机碳对沉水植物光合色素的影响

8 种沉水植物的光合色素的测定结果(表 2)。

受试各种沉水植物在 HCO_3^- 或者 CO_3^{2-} 为优势无机碳源条件下,其叶绿素 a、b 和叶绿素 (a + b) 及 $(\text{Chl a})/(\text{Chl b})$ 均没有显著影响。

2.3 无机碳对沉水植物光合速率的影响

与生长的变化相似,在一定范围的外源 HCO_3^- 条件下,8 种沉水植物的净光合速率都有不同程度增加(图 3)。与对照相比,金鱼藻、菹草和伊乐藻在 1.5 mmol/L 外源 HCO_3^- 下,狐尾藻、篦齿眼子菜、黑藻、光叶眼子菜和微齿眼子菜在 2.5 mmol/L 外源 HCO_3^- 下净光合速率有明显促进作用 ($P < 0.05$)。其中对微齿眼子菜促进作用最大,为对照的 8.39 倍。另外,8 种沉水植物的呼吸速率随着 HCO_3^- 浓度的增加也呈现一定差异。黑藻在整个 HCO_3^- 试验范围内呼吸速率没有显著变化;微齿眼子菜和伊乐藻在 2.5 mmol/L 外源 HCO_3^- 下,金鱼藻、篦齿眼子菜、菹草和光叶眼子菜在 4.0 mmol/L 外源 HCO_3^- 下,狐尾藻在 10.0 mmol/L 外源 HCO_3^- 下呼吸速率有明显促进作用 ($P < 0.01$)。但呼吸速率的增长没有光合速率增长幅度大,显然通常水体的可利用碳源水平不能满足这些物种的光合潜力。通过黑白瓶法结果来看,尽管 8 种植物在 HCO_3^- 下生长均有促进,但是增幅与生长的结果并不完全一致,由于黑白瓶试验所用材料直接取自水池,而实验过程很短(2h),可能 8 种植物在 HCO_3^- 下的适应速度不同。

而在外源 CO_3^{2-} 条件下,8 种沉水植物的光合速率呈现明显不同变化趋势(图 4)。狐尾藻、菹草和光叶眼子菜呼吸速率显著增长,在 3.0 mmol/L 外源 CO_3^{2-} 下,呼吸速率甚至超过其净光合速率,这可能是该 3 种植物在高浓度 CO_3^{2-} 下死亡的原因之一。金鱼藻和伊乐藻在 2.0 mmol/L 外源 CO_3^{2-} 及以上时,二者光合速率与呼吸速率几乎相同,这与二者生长增长速率降低相一致。以上 5 种沉水植物在高 CO_3^{2-} 下呼吸速率 $\geq$ 光合速率,反映其生长潜力下降,此结果与植物生长的结果相符,说明其对高 pH 和低 $[\text{HCO}_3^-]/[\text{CO}_3^{2-}]$ 条件适应能力较差。而篦齿眼子菜在 1.0 mmol/L 外源 CO_3^{2-} 及以下时光合速率高于对照 ($P < 0.05$),呼吸速率与对照相比没有影响;微齿眼子菜和黑藻在整个 CO_3^{2-} 试验范围内光合速率均高于对照 ($P < 0.01$);其中微齿眼子菜最大光合速率是对照的 2.80 倍;黑藻的最大光合速率是对照的 2.10 倍。说明这 3 种沉水植物对高 pH 和低 $[\text{HCO}_3^-]/[\text{CO}_3^{2-}]$ 条件适应能力较强,这种现象基本与其生长的适应性一致。

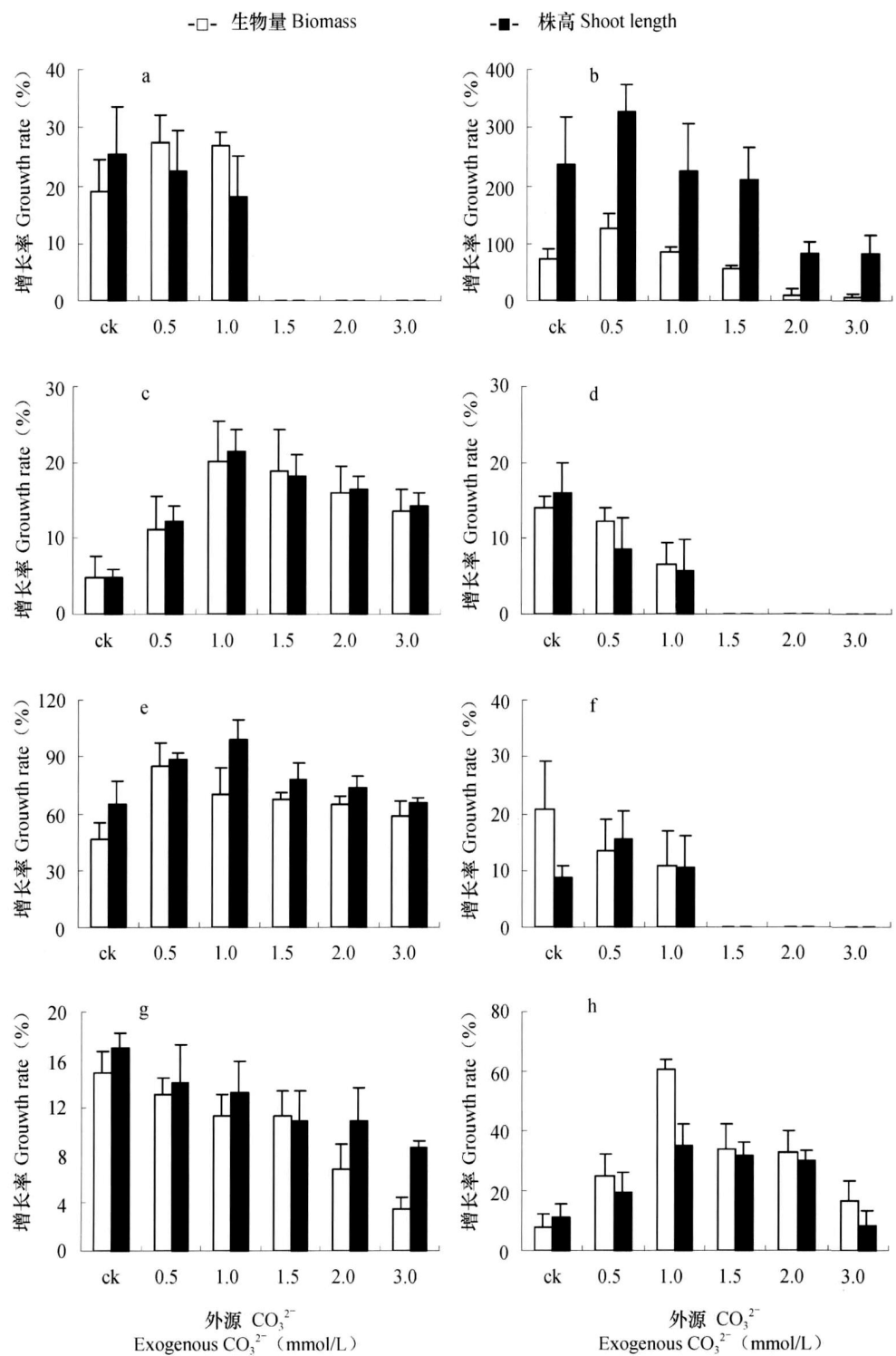


图 2 CO_3^{2-} 为优势无机碳源条件下沉水植物生长的影响 (平均值 $\pm$ 标准差)

Fig. 2 Variation of the growth of submerged macrophytes under conditions dominated by CO_3^{2-} (means $\pm \text{SD}$)

表 2 不同可溶性无机碳浓度对 8 种沉水植物叶绿素含量的影响(平均值±标准差)

Tab. 2 Effects of different dissolved inorganic carbon (DIC) on chlorophyll content of the submerged macrophytes (means ±SD, Units: mg/g FW)

浓度 Concentration	狐尾藻 <i>M. spicatum</i>		金鱼藻 <i>C. demersum</i>		篳齿眼子菜 <i>P. pectinatus</i>		菹草 <i>P. crispus</i>		黑藻 <i>H. verticillata</i>		光叶眼子菜 <i>P. lucens</i>		伊乐藻 <i>E. natallii</i>		微齿眼子菜 <i>P. maackianus</i>	
	Chl a	Chl b	Chl a	Chl b	Chl a	Chl b	Chl a	Chl b	Chl a	Chl b	Chl a	Chl b	Chl a	Chl b	Chl a	Chl b
CK	1.05±0.18	0.40±0.07	0.54±0.03	0.26±0.03	0.95±0.03	0.34±0.03	1.06±0.30	0.43±0.13	0.84±0.03	0.33±0.01	1.16±0.50	0.49±0.19	1.31±0.08	0.57±0.03	1.20±0.04	0.94±0.05
0.5	1.12±0.23	0.43±0.10	0.73±0.14	0.34±0.04	0.98±0.05	0.35±0.05	1.02±0.06	0.41±0.04	0.90±0.07	0.32±0.03	1.21±0.40	0.49±0.16	1.21±0.24	0.43±0.11	1.62±0.25	1.12±0.28
1.0	1.02±0.20	0.39±0.08	0.80±0.15	0.37±0.07	0.96±0.18	0.34±0.06	1.22±0.09	0.47±0.01	0.92±0.12	0.35±0.04	1.13±0.27	0.46±0.11	1.35±0.09	0.57±0.05	1.61±0.24	1.05±0.12
1.5	1.03±0.17	0.40±0.08	0.80±0.23	0.35±0.10	0.89±0.13	0.32±0.05	1.12±0.05	0.44±0.03	0.83±0.06	0.32±0.02	0.91±0.33	0.37±0.16	1.34±0.20	0.59±0.11	1.34±0.20	0.96±0.06
HCO ₃ ⁻ 2.5	0.96±0.19	0.35±0.08	0.75±0.28	0.32±0.11	0.87±0.11	0.30±0.03	1.16±0.02	0.43±0.02	0.84±0.09	0.31±0.03	0.92±0.41	0.38±0.19	1.40±0.08	0.59±0.07	1.34±0.26	0.95±0.14
4.0	0.98±0.10	0.36±0.04	0.68±0.27	0.29±0.12	0.85±0.14	0.30±0.03	0.95±0.39	0.36±0.14	0.88±0.09	0.34±0.03	1.03±0.46	0.38±0.17	1.27±0.21	0.53±0.08	1.50±0.20	1.00±0.07
6.0	0.77±0.25	0.29±0.10	0.96±0.09	0.41±0.03	0.88±0.06	0.31±0.03	1.33±0.21	0.49±0.08	0.87±0.05	0.32±0.03	1.07±0.45	0.45±0.09	1.45±0.26	0.58±0.11	1.64±0.24	1.08±0.09
10.0	0.87±0.33	0.32±0.12	0.74±0.32	0.31±0.14	0.90±0.13	0.33±0.05	1.25±0.11	0.48±0.04	0.92±0.13	0.36±0.04	1.02±0.28	0.45±0.09	1.38±0.33	0.55±0.14	1.61±0.26	1.06±0.14
0.5	1.00±0.07	0.38±0.02	0.56±0.10	0.24±0.05	0.97±0.05	0.35±0.07	1.23±0.10	0.47±0.04	0.85±0.03	0.32±0.02	1.17±0.21	0.46±0.08	1.35±0.07	0.58±0.08	1.53±0.34	1.03±0.13
1.0	1.13±0.20	0.42±0.09	0.60±0.19	0.25±0.08	0.97±0.07	0.36±0.04	1.00±0.45	0.38±0.16	0.87±0.08	0.33±0.01	1.01±0.52	0.39±0.27	1.32±0.08	0.58±0.09	1.55±0.11	1.00±0.02
CO ₃ ²⁻ 1.5	0.99±0.02	0.36±0.02	0.48±0.07	0.21±0.02	0.90±0.05	0.33±0.04	1.06±0.38	0.41±0.13	0.84±0.07	0.31±0.01	1.18±0.50	0.46±0.08	1.33±0.09	0.59±0.07	1.67±0.05	1.10±0.03
2.0	0.80±0.27	0.29±0.13	0.53±0.18	0.22±0.09	0.93±0.05	0.35±0.03	1.11±0.56	0.42±0.21	0.89±0.07	0.34±0.02	1.24±0.51	0.56±0.20	1.36±0.08	0.57±0.04	1.16±0.87	0.70±0.52
3.0	0.95±0.29	0.36±0.10	0.54±0.10	0.24±0.02	0.96±0.17	0.35±0.07	1.12±0.25	0.43±0.09	0.90±0.08	0.32±0.01	1.07±0.23	0.46±0.08	1.37±0.08	0.59±0.02	1.36±0.34	0.93±0.16

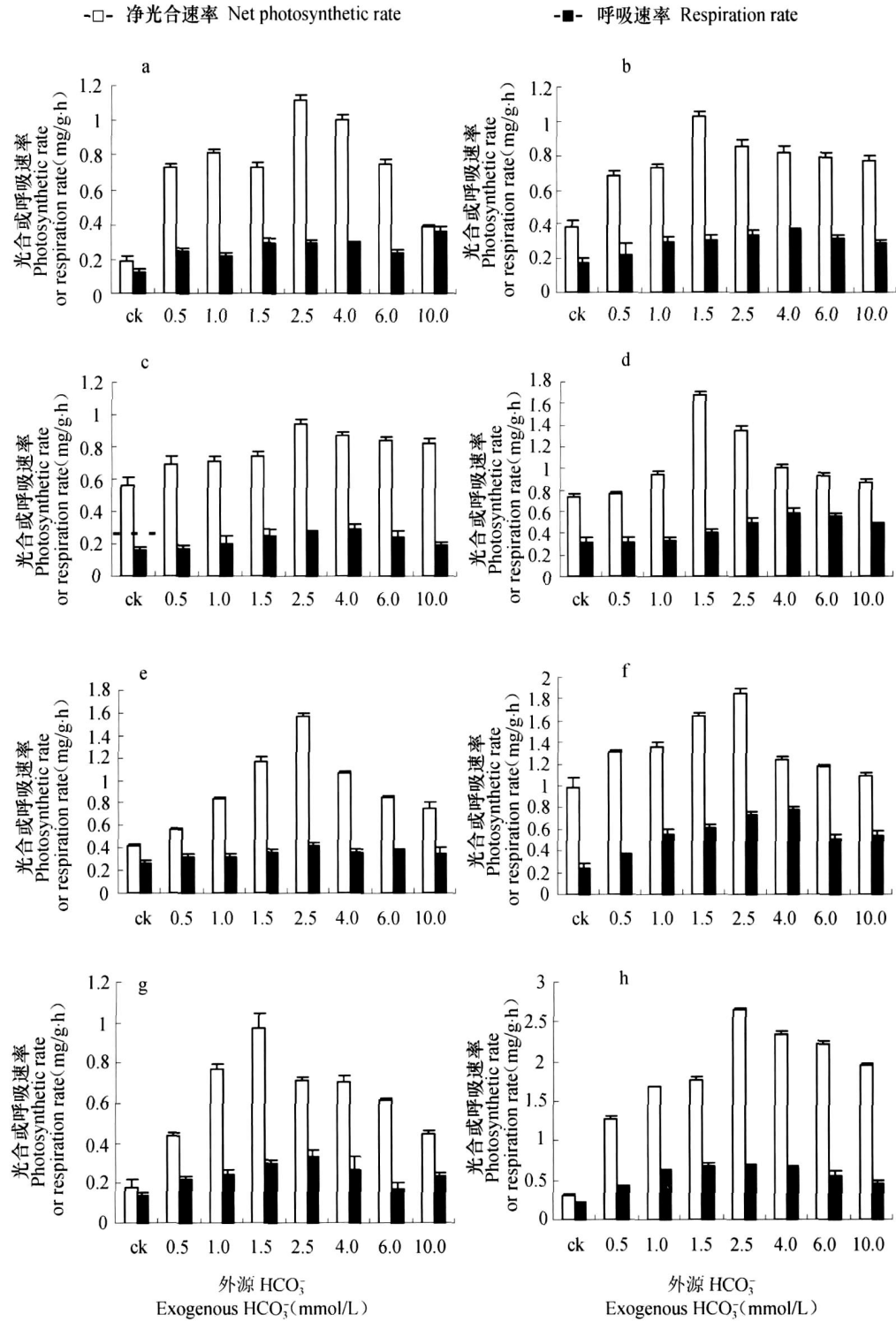


图 3 HCO_3^- 为优势无机碳源条件下沉水植物光合和呼吸速率的变化 (平均值 $\pm$ 标准差)

Fig. 3 Variation of photosynthetic and respiration rates of submerged macrophytes under conditions dominated by HCO_3^- (means $\pm$ SD)

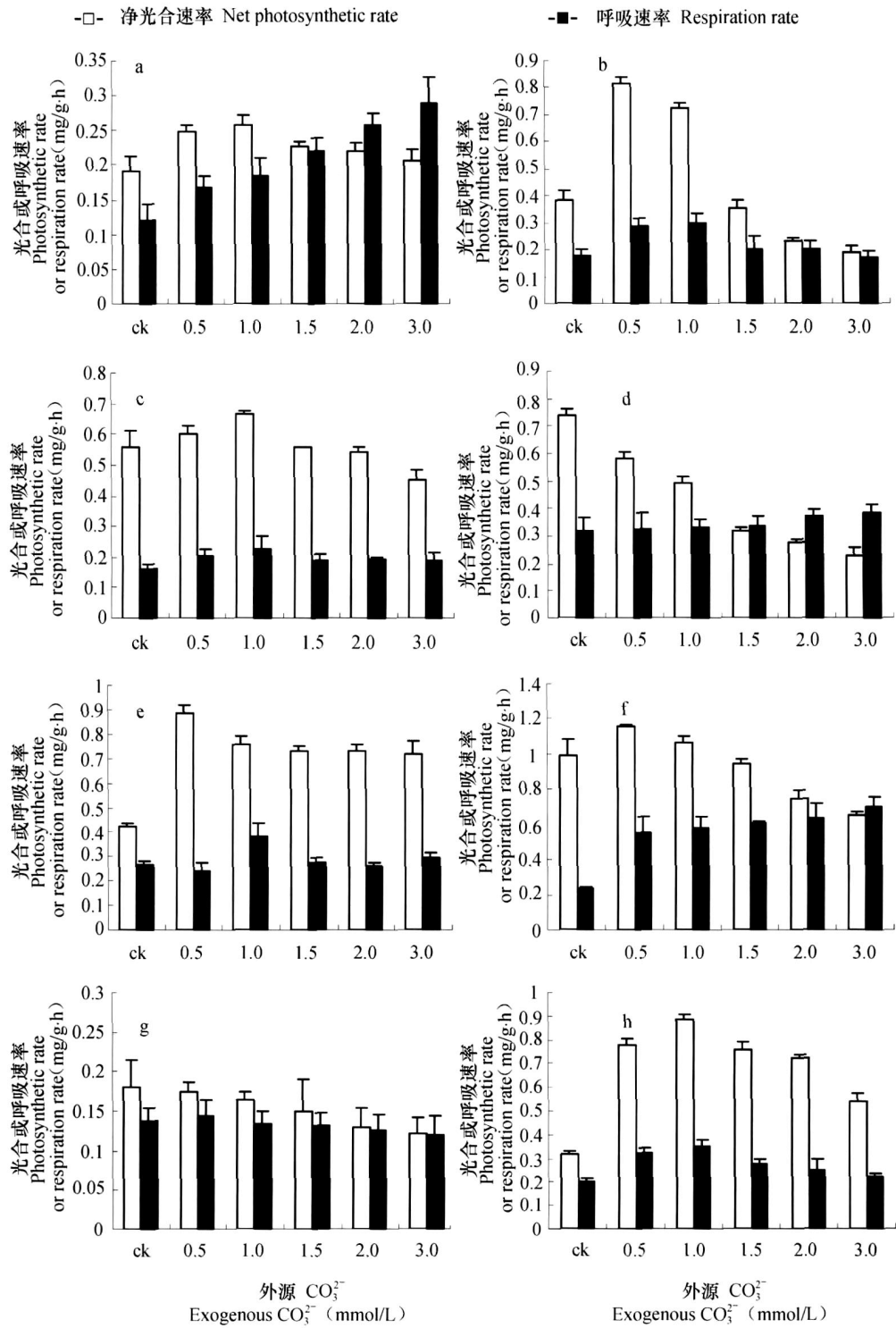


图 4 CO_3^{2-} 为优势无机碳源条件下沉水植物光合和呼吸速率的变化 (平均值 $\pm$ 标准差)

Fig. 4 Variation of photosynthetic and respiration rates of submerged macrophytes under conditions dominated by CO_3^{2-} (means $\pm$ SD)

3 讨论

3.1 沉水植物对水体无机碳条件的适应特点

富营养化水体中藻类的大量繁殖,不仅降低水下光强,影响沉水植被的光合作用;同时也大大降低水体无机碳源,并引起水体 pH 升高,影响沉水植物的碳同化和生长。对于低植冠层沉水植物,上述两个因素同样重要,而对于高植冠层沉水植物,由于能接受更多光照,使得后者的影响可能比前者更为显著。

无机碳是绿色植物进行光合作用的基本资源。溶解于水体中的无机碳共有三种不同的存在形式:自由 CO_2 (溶解于水中的分子形式为 CO_2 和 H_2CO_3)、离子态的 HCO_3^- 和 CO_3^{2-} 。近年来发现几乎所有沉水植物的内在光合作用潜力都远远超过水体无机碳的供应量,大部分沉水植物的生长经常受到无机碳水平的潜在限制^[8]。尤其是在藻类生长旺盛的富营养化水体中,藻类的光合作用降低了 CO_2 在水体中的浓度,使水体 pH 升高, HCO_3^- 和 CO_3^{2-} 成为优势的无机碳离子种类,而 H_2CO_3 几乎消失。大部分沉水植物能利用 HCO_3^- 进行光合作用,但不同植物在利用 HCO_3^- 的能力上相差较大,这使得沉水植物特别在水体 pH 值较高的富营养水体中,适应能力有明显差别,成为群落的组成与动态变化的重要影响因素之一^[9]。

CO_2 是水生植物光合作用中最易利用的无机碳源形式,而沉水植物和陆生植物的最大区别就是前者还具有利用环境中 HCO_3^- 的潜力。以何种碳源为主因不同物种而异^[10]。一般来说,满足沉水植物生长和进行正常光合作用所需的 CO_2 的浓度至少要达到 $300\text{--}1000\text{ }\mu\text{mol/L}$ ^[11]。而在富营养水体中,藻类光合作用使水体表面的 CO_2 浓度接近于零,此时沉水植物如能进行光合作用,则需依靠光呼吸确保无机碳的供应,从而造成生长停滞甚至生物量降低^[12]。为了适应水中低 CO_2 环境,利用 HCO_3^- 作为无机碳源是沉水植物在进化过程中对沉水生活的重要适应^[13]。然而沉水植物利用 HCO_3^- 作为无机碳的能力并不是普遍存在的。已有研究表明,水马齿苋科 (Callitrichaceae) 的线叶水马齿 (*Callitrichaceae hemaphrodita*) 是完全的沉水植物,它除了利用 CO_2 外还具有利用外部无机碳源 HCO_3^- 的能力^[14]。另外有研究表明穗花狐尾藻 (*Myriophyllum spicatum*) 具有较低的 CO_2 补偿点^[15],并且具有利用

HCO_3^- 的能力。Adams, et al. 利用 ^{14}C 示踪技术测出在一系列碱性水体中 (pH 7.5—8.8), 狐尾藻 (*M. spicatum*) 对无机碳源 HCO_3^- 具有很强的利用能力^[16]。而轮叶狐尾藻 (*M. verticillatum*) 则不具有^[17]。

Penuelas 和 Mendez 研究认为,水体中 HCO_3^- 浓度的增加有助于提高水生植物的光合作用^[18]。这与本试验研究结果相符合,在一定浓度范围内,随着水体中 HCO_3^- 浓度的增加显著提高了金鱼藻、穗花狐尾藻、篦齿眼子菜、光叶眼子菜、微齿眼子菜、伊乐藻、菹草和黑藻等 8 种沉水植物的净光合速率。但在严重水华所导致的极低的 $[\text{HCO}_3^-]/[\text{CO}_3^{2-}]$ 条件和高 pH 条件下,沉水植物的适应性尚未见探讨。

3.2 水华水体中无机碳及 pH 条件对沉水植物的影响

无机碳实际上也和光照、营养盐以及食草动物的牧食作用一样,是水生植物初级生产力的潜在制约因素^[19—23]。在滇池富营养化水体中,蓝藻水华的大规模暴发降低了 CO_2 和 HCO_3^- 在水体中的浓度,且大气 CO_2 的扩散速率难以满足水华对碳的利用速率,造成水体可利用无机碳水平极低^[24,25]。滇池北部蓝藻水华十分严重,通过对该区域水体无机碳和 pH 的监测表明,8 月份 pH 平均日变化值在 9.3—10.7 间,平均值 10.18; $[\text{HCO}_3^-]/[\text{CO}_3^{2-}]$ 比值在 0.5—10.7 间,平均值 2.93; DC 总量在 0.86—1.69 mmol/L 间,平均值 1.13; CO_3^{2-} 的浓度甚至会高于 HCO_3^- 的浓度, CO_2 接近为零。即滇池目前的无机碳和 pH 状况相当于本文的外加 $[\text{CO}_3^{2-}]$ 0.5—1.5 mmol/L 的条件,按照本文结果分析,只有金鱼藻、篦齿眼子菜、微齿眼子菜、黑藻种群能够忍耐滇池的无机碳条件,但考虑到滇池风浪大,黑藻和金鱼藻茎细弱,难以抵抗风浪冲击,而滇池水体的透明度低,使得低植冠型的微齿眼子菜、黑藻种群也无法维持,因此高植冠型、抗风浪的篦齿眼子菜成为目前滇池唯一能维持和发展的沉水植被^[26],也说明了篦齿眼子菜是当前滇池沉水植被恢复中最适合的先锋物种。

通过本文结果还可以推测,通过调节水体中 DC 的构成比例和 pH,将可能促进富营养化水体沉水植被的生长和扩增,但这种方式仍有待验证。

参考文献:

- [1] Kong Y Y, Xia Y P, Chen Y C. Research on the submerged plants and their landscape uses [J]. *Chinese Gardens*, 2005, 6: 65—68 [孔杨勇, 夏宜平, 陈熠初. 沉水植物的研究现状及

- 其园林应用. 中国园林, 2005, 6: 65—68]
- [2] State Environmental Protection Agency. Water and waste water monitoring methods [M]. 4th ed. Beijing: Chinese Environmental Science Press. 2002, 120—124, 201—205 [国家环境保护总局. 水和废水监测分析方法. 第四版. 北京: 中国环境出版社. 2002, 120—124, 201—205]
- [3] Tang H X, et al. Aquatic Chemistry [M]. Beijing: Science Press. 1987, 129—133 [汤鸿霄, 等. 水化学. 北京: 科学出版社. 1987, 129—133]
- [4] Li H S. The technology and theory of experiments of plant physiology and biochemistry [M]. Beijing: Advanced Education Press. 2000 [李合生. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社. 2000]
- [5] Chen K N. Studies on biology and ecology of *Potamogeton pectinatus* L. and its application for ecological restoration in Dianchi Lake [D]. Nanjing: Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences. 2003 [陈开宁. 篦齿眼子菜的生物生态学研究及其在滇池生态修复中的应用. 南京: 中国科学院南京地理与湖泊研究所. 2003]
- [6] Zhou H. Study on ecological threshold of macrophyte by net photosynthetic rate [D]. Beijing: Peking University. 1995 [周红. 利用净产氧量对水生植物生态阈值的研究. 北京: 北京大学. 1995]
- [7] Chen H D. Elementary productivity of eleven submersed plants [J]. *The Ocean and Limnology*, 1988, 19(6): 525—531 [陈洪达. 11种沉水植物的生产力. 海洋与湖沼, 1988, 19(6): 525—531]
- [8] Thom R M. CO₂ enrichment effects on eelgrass (*Zostera marina* L.) and bull kelp (*Nereocystis luetkeana* (Mert.) P. R.) [J]. *Wat. Air Soil Pollut*, 1996, 88: 383—391
- [9] Liu J K. The Advanced Hydrobiology [M]. Beijing: Science Press. 1999, 231—236 [刘健康. 高级水生生物学. 北京: 科学出版社. 1999, 231—236]
- [10] Frederick T S, Hilary A N. The effects of global climate change on seagrasses [J]. *Aquatic Botany*, 1999, 63: 169—196
- [11] Madsen T V, Sand-Jensen K. Photosynthetic carbon assimilation in aquatic macrophytes [J]. *Aquatic Botany*, 1991, 41: 5—40
- [12] Jahnke L S, Eighmy T T, Fagerberg W R. Studies of Elodea nuttallii grown under photorespiratory conditions. Photosynthetic characteristics [J]. *Plant Cell and Environment*, 1991, 14: 147—156
- [13] Su R L, Li W. Advances in research on photosynthesis of submerged macrophytes [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2005, 22 (supplement): 128—138 [苏睿丽, 李伟. 沉水植物光合作用的特点与研究进展. 植物学通报, 2005, 22(增刊): 128—138]
- [14] Maberly S C, Madsen T V. Use of bicarbonate ions as a source of carbon in photosynthesis by *Callitriche hemaphrodita* [J]. *Aquatic Botany*, 2002, 73: 1—7
- [15] Stanley R A, Naylor A W. Photosynthesis in eurasian watermilfoil (*Myriophyllum Spicatum* L.) [J]. *Plant Physiology*, 1972, 50: 149—151
- [16] Adams M S, Guilizzoni P and Adams S. Relationship of dissolved inorganic carbon to Macrophyte photosynthesis in some Italian lakes [J]. *Limnology and Oceanography*, 1978, 23: 912—919
- [17] Maberly S C, Madsen T V. Affinity for CO₂ in relation to the ability of freshwater macrophytes to use HCO₃⁻ [J]. *Functional Ecology*, 1998, 12: 99—106
- [18] Penuelas J, M Mendez HCO₃⁻ as an exogenous carbon source for *Ruppia cirrhosa* (Pentagna) Grande [J]. *Archiv fur Hydrobiologie*, 1990, 120(1): 89—96
- [19] Qiu B S, Gao K S. Effect of CO₂ enrichment on the bloom-forming cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* (cyanophyceae): Physiological responses and relationships with the availability of dissolved inorganic carbon [J]. *Journal of Phycology*, 2002, 38(4): 721—729
- [20] Hein M. Inorganic carbon limitation of photosynthesis in lake phytoplankton [J]. *Freshwater Biology*, 1997, 37(3): 545
- [21] Su S Q, Yao W Z. A brief review on mutual relationship between submerged macrophytes and environment [J]. *Agro-environmental Protection*, 2002, 21(6): 570—573 [苏胜齐, 姚维志. 沉水植物与环境关系评述. 农业环境保护, 2002, 21(6): 570—573]
- [22] Zhong Y X. Treat of the eutrophication of water body with sinking plants [J]. *Guangzhou Environmental Science*, 2005, 20(3): 41—43 [钟云霄. 利用沉水植物治理水体富营养化. 广州环境科学, 2005, 20(3): 41—43]
- [23] Geng X H, Yu D, Huang Y M, et al. Growth and physio-biochemistry responses of *Vallisneria spiralis* L. to CO₂ enrichment [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2004, 28(3): 304—309 [耿显华, 于丹, 黄永明, 等. 高浓度 CO₂下苦草的生长和生理生化反应. 水生生物学报, 2004, 28(3): 304—309]
- [24] Li X H, Hu W P, Yang L Y, et al. Diurnal variation of carbon dioxide flux on water-air interface of Meiliang Bay, Taihu Lake in wintertime [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24(12): 1425—1429 [李香华, 胡维平, 杨龙元, 等. 太湖梅梁湾冬季水—气界面二氧化碳通量日变化观测研究. 生态学杂志, 2005, 24(12): 1425—1429]
- [25] Ji X Y, Cui G B, Yang Y L, et al. Measurement of the CO₂ flux on the water-air interface of Taihu Lake [J]. *Environmental Science*, 2006, 27(8): 1479—1486 [嵇晓燕, 崔广柏, 杨龙元, 等. 太湖水—气界面 CO₂交换通量观测研究. 环境科学, 2006, 27(8): 1479—1486]
- [26] Chen K N, Li W C, Wu Q L, et al. Impacts of cyanobacteria on the growth of submerged macrophytes, Dianchi Lake [J]. *Journal of Lake Sciences*, 2003, 15(4): 364—368 [陈开宁, 李文朝, 吴庆龙, 等. 滇池蓝藻对沉水植物生长的影响. 湖泊科学, 2003, 15(4): 364—368]

PHYSIOLOGICAL EFFECTS OF DISSOLVED INORGANIC CARBON ON COMMON SUBMERGED MACROPHYTES

ZHANG Yan-Hui, AN Yan-Jie, ZHU Chi and YANG Shao

(Hubei Key Laboratory of Urban Aquatic Environmental Ecology, College of Life Sciences, Central China
Normal University, Wuhan 430079, China)

Abstract: Dissolved inorganic carbon (DIC) is a fundamental resource for photosynthesis of plants. The forms of DIC in water include CO_2 , HCO_3^- and CO_3^{2-} . Recent studies have shown that DIC potentially limited the growth and photosynthesis of several submerged macrophytes. In order to elucidate the impacts of the states of DIC in hyper-eutrophic lakes caused by water bloom on the growth of submerged macrophytes, the growth, chlorophyll and photosynthetic and respiration rates of eight species of submerged macrophytes, including *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton pectinatus*, *Potamogeton lucens*, *Potamogeton maackianus*, *Elodea naltalii*, *Potamogeton crispus* and *Hydrilla verticillata*, were investigated under different DIC conditions. The results indicated that HCO_3^- could be used as a carbon source by all the submerged macrophytes tested. Improvement of growth and photosynthetic rates was found on *C. demersum*, *P. crispus* and *E. naltalii* under exogenous HCO_3^- below 1.5 mmol/L, and also on *M. spicatum*, *P. lucens*, *H. verticillata*, *P. maackianus* and *P. pectinatus* under exogenous HCO_3^- below 2.5 mmol/L, however, when CO_3^{2-} acted as the dominate carbon source, different effects were found on the eight kinds of submerged macrophytes. Growth and photosynthetic rates of *P. maackianus*, *P. pectinatus* and *H. verticillata* were not inhibited, and showed improvement under certain CO_3^{2-} concentrations, which indicated that the three species of macrophytes could adapt to a wide range of $[\text{HCO}_3^-] / [\text{CO}_3^{2-}]$ ratio and pH value. In contrast, the growth of *C. demersum* and *E. naltalii* were inhibited, and *M. spicatum*, *P. crispus* and *P. lucens* were died under the conditions of CO_3^{2-} as dominate carbon source, indicating $[\text{HCO}_3^-] / [\text{CO}_3^{2-}]$ ratio and pH values were the important limiting factors of growth for the above 5 species of submerged macrophytes.

Key words: Dissolved inorganic carbon; Submerged macrophyte; Chlorophyll; Photosynthesis