第 15 卷 第 4 期　　水 生 生 物 学 报　　Vol. 15, No. 4
1991 年 12 月　　ACTA HYDROBIOLOGICA SINICA　　Dec., 1991

几种生态因子对菹草光合作用的影响*

金送笛　李永函　王永利
（大连水产学院，116024）

提　　要

本文研究了光照、pH、温度对菹草光合作用的影响。在一定温度条件下，菹草的净产氧量与一定范围的光照强度呈直线相关。菹草的光补偿点随温度的上升而上升。在菹草自然生活的环境中，温度低于 30℃ 时，升温有利于菹草的光合作用。高 pH（pH＞10.0）下碳源缺乏对菹草的光合作用影响较大。高 pH 与强光照射的协同作用严重影响菹草的光合作用。

水温与氮、磷营养盐不足并非夏季自然水体中菹草死亡的主要原因。而不良光照（水表层光抑制，中、下层光饥饿）和高 pH 下缺乏光合碳源的协同作用便可能导致菹草夏季死亡。

关键词　水生植物，菹草，光合作用，光补偿点，光饱和点

菹草（*Potamogeton crispus*）是单子叶植物眼子菜属的一种沉水植物，其生命周期与多数水生植物甚至眼子菜科的其它种类有着很大的差异。菹草在秋天发芽、冬春生长、夏季多数植株衰败死亡。对于菹草夏季死亡的原因，国内外已有报道，认为高温是造成菹草夏季死亡的主要原因[1,3]。除高温外，营养盐不足也是引起菹草早衰的一个主要生态因子[10]。

近年发现，在同一区域、水温大致相同的条件下（25—30℃），有的水体菹草植株死亡，而有的却安然渡夏。室内实验也表明，上述温度并不导致菹草的死亡。野外观察还发现菹草夏季死亡的顺序是：相近温度下，深水体先于浅水体；密度大者先于密度小者；透明度小者先于透明度大者。而在一些流水环境和植株稀少的浅水体中，菹草可周年不死。为了解菹草的生存条件，进而探讨菹草夏季死亡的原因，我们研究了几种生态因子对菹草光合作用的影响。

材 料 与 方 法

1. 仪器与材料　生物培养箱（自控恒温恒湿箱，日本产），箱内顶部装荧光灯作为光源，通过起亮灯数及距光源远近来调整光照强度。用 pH 计、测氧仪、照度计（LI-188B 型，美国产品）来测定室内外实验中的 pH、溶解氧、光照强度。室内试验用菹草，取自金州区人工湖，植株较细。室外试验用菹草，取自山西沁县徐阳水库，植株粗壮。

2. 光补偿点和光饱和点的测定　选取形状、重量一致的新鲜菹草枝端放入容积为

* 本项目由水利部科学发展基金资助。
参加这项工作的还有刘国才、朱世成、苏红珠、刘利锁。本文撰写中得到何志辉教授的热情帮助，一并致谢。
1989 年 1 月 10 日收到。

250 ml 的磨口平底烧瓶中，加入充分曝气后的自来水（pH 为 7.5，NH_4-N ≥ 0.7 ppm，PO_4-P ≥ 0.1 ppm，用口鼓入少量 CO_2），使瓶中无气泡、菹草枝叶伸展。加盖后，用蜡封口。按照度的强弱，将装有草样的平底烧瓶倒置于生物培养箱的栅梯上，关闭箱门。在一定温度下进行一定时间的培养后，用碘量法测定入箱前后有草及无草瓶样中的溶氧量，然后推算其在某一光照下有无净产氧量，找出光补偿点及光饱和点值。光补偿点，即在其它条件一定的情况下，净产氧量为零时的光照强度。光饱和点是根据菹草的净产氧量随光照强度的增加而增加，继而停止增加甚至减弱的趋势来推断的。

每次实验后用照度计测定光照强度。测定时，将探头置于被测瓶样所置的中心位置，探头正对光源读数。为使读数更接近瓶内实际光照，对瓶壁的透光率做了校正。对每一次具有明显结果的实验，都进行了至少三次的重复观测。

野外光补偿点的测定，采用黑、白瓶氧量法。在光照强烈的晴天，选取形状、重量一致的新鲜菹草枝端，装入 250ml 玻璃黑、白瓶中，装满充分曝气的井水，逐出草上吸附的气泡，加盖后挂于无草区不同水层中，测定挂瓶前的溶氧含量。6h 后用碘量法测定瓶内的溶氧含量。挂瓶期间，每隔 15 min 在各挂瓶深度用照度计的水下探头测定光照强度，取平均值。

3. pH、光照、温度对菹草光合作用影响的比较 采用黑、白瓶氧量法。在光照强烈的晴天，选取形状、重量一致的新鲜菹草顶枝，置 250 ml 黑、白瓶中，装入不同 pH（用 $NaHCO_3$、NaOH 及 HCl 调得）、不同水温、富含氮、磷的曝气地下水，逐出草上吸附的气泡后加盖，把瓶横放于室外盆内水浴中。盆内水温用深井冷水和开水人工控温；自然曝光下为强光照，用遮荫办法调节适宜光照。这样，每一对黑、白瓶便在一定的 pH、光照、温度下进行光合作用。测定实验始末瓶中的溶氧量，通过比较不同组中的产氧速率，便可了解各因子对菹草光合作用的影响程度。

结 果 与 讨 论

1. 菹草的光补偿点

在不同温度条件下，光补偿点的测定结果如图 1。不同温度下的光照强度（x）与菹草净产氧量（y）的线性关系如下：

4℃：$y = 0.00463x - 0.919$（$n = 13$ $r = 0.972$）（图 1, A）

15℃：$y = 0.00426x - 1.997$（$n = 11$ $r = 0.922$）（图 1, B）

25℃：$y = 0.00334x - 2.64$（$n = 9$ $r = 0.965$）（图 1, C）

由方程求得菹草在 4℃ 条件下的光补偿点为 198 lx；15℃ 下为 468 lx；25℃ 下为 790 lx。实验表明，菹草的光补偿点随温度的升高而上升，且明显高于一般大型水生植物（32—320lx）[2]。

室外在 22℃ 条件下的测定结果如表 1。求得光照强度（x）与菹草净产氧量（y）的回归方程为：

$$y = -1.17318 + 0.0219168x - 1.00679 \times 10^{-5}x^2 \cdots\cdots \quad (1)$$

由方程求得 22℃ 下的光补偿点为 54.91 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$。（复相关系数 $R = 0.872088$，

表 1　在 22℃ 下菹草净产氧与光照度的关系

Tab. 1　Relation between net oxygen production of *P crispus* and intensity of light at 22℃

光照度 Light intensity $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$	1 665	1 000	547	279	141	77	752	367	164	67	28	48
净产氧 Net oxygen production $mg \cdot l^{-1} \cdot g^{-1}$	10.70	11.46	11.76	5.64	6.12	4.71	10.29	9.84	8.90	1.62	−0.99	−0.47

表 2　草密区与无草区光照度的垂直变化

Tab. 2　Vertical changes in intensity of light in areas with dense vegetation and areas without vegetation

天气 Weather / 水深 (cm) Depth / 照度①		水表	15	30	45	60	75	90	105	120	135	150
草密区光照度 Light intensity with vegetation	晴天②	961	131	33	32	25	25	23	22	13	10	
	阴天③	30	25	13	10	9	7	7	6	4	3	2
无草区光照度 Light intensity without vegetation	晴天②	1040	982	948	680	352	275	216	124	117	93	
	阴天③	128	91	65	54	44	36	24	21	17	14	13

① Intensity of light; ② Sunny day; ③ Cloudy day

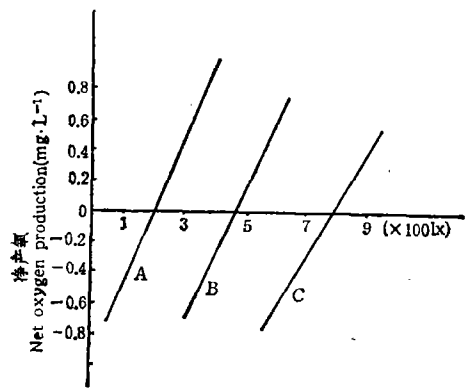


图 1　光照度与菹草净产氧直线回归方程图

Fig. 1　Linear regression equation between intensity of light and net oxygen production of *P. crispus*

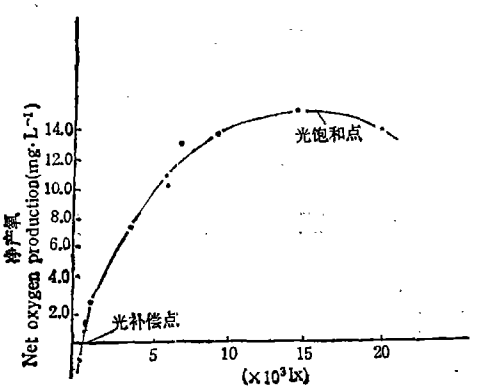


图 2　菹草在 15℃ 下的光照强度与净产氧关系曲线

Fig. 2　Relation between intensity of Light and oxygen production by *P. crispus* in 15℃

标准离差 $S = 2.64454$)。

植物正常生长所需的最低光照度必须高出其补偿点[4]。据测，上午 11:30 时，约 60 cm 厚的冰层下，2m 处光照度为 316 lx[5]。远高出菹草的光补偿点，故菹草在冬季冰下水体中能正常生长。春、夏季随着水温上升，菹草的光补偿点提高，加上春末夏初正值菹草

种群繁茂盛季，自遮作用十分严重。在生物量达 2 850 g/m² 时，晴天约 25 cm 以下的植株均处于光补偿点以下的环境中生活(表 2)。估测长期处于光饥饿下的植株约占植株的 70% 以上。Westlake 指出[12]：在稠密水草丛中，生物量多半是受光照的限制。故在夏初深水体中，菹草自下而上枯萎，直至拦腰折断。

2. 菹草的光饱和点

光饱和点是植物光合作用最佳照度的高限即终点，光照超过此点光合作用就会受阻。在 15℃ 条件下的测定结果如图 2，回归求得光照强度 (x) 与菹草净产氧 (y) 的关系为：

$$y = -0.893711 + 2.0718 \times 10^{-3}x - 6.40554 \times 10^{-8}x^2 \cdots\cdots \quad (2)$$

由方程求得 15℃ 时的光饱和点为 15,823 lx。(复相关系数：$R = 0.973836$ 标准离差 $S = 1.50688$)

由方程 (1) 求得 22℃ 时的光饱和点为 1 088 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ (约相当于 70.1×10^3 lx)，北方晴天水表照度均在 1 600 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 左右(约相当于 104.5×10^3 lx)，远超过菹草的光饱和点，覆盖水面的菹草叶片在强光照射下，光合作用受阻[7,11]。从表 3 可看出，水表层净增氧反而小于水下 80 cm 处。

表 3 菹草在不同照度下的净产氧量(野外)

Tab. 3 Net oxygen production of *P. crispus* under different intensities of light (under fields conditions)

水深 (cm) Depth cm	水表 Water surface	40	80	120	160	200	230
平均照度 ($\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) Average Light intensity	1 665	1 200	547	279	141	77	48
净增氧 ($mg \cdot l^{-1} \cdot g^{-1}$) Net increase in oxygen	11.82	11.94	14.1	7.62	6.66	4.71	−0.47

3. pH 对菹草光合作用的影响

春末，当菹草长至水面、生物量达最大时，强烈的光合作用会在菹草周围形成一定深度的高 pH 水层。生物量中等的菹草型水体中，表水层 pH 最高可达 10.50。晴天约有 15 cm 厚的水层、每天约有 10 h pH 大于 10.0(表 4)

菹草型水体的 pH 变幅取决于水体的缓冲能力、光照强弱以及菹草的生物量。从表 5 可看出，菹草生物量相同的水体，pH 变幅随水体缓冲能力的增加而变小；在一定 ALK、T·H 下，pH 变幅随菹草生物量的增大而增大。

菹草型水体高 pH 现象的出现，反映了水中缺乏能直接、高效利用的无机碳源。从表 4 中可看出：早 5:30、pH 为 8.96 的表层水中，CO_2 约占总无机碳源的 0.35%；HCO_3^- 占 77%；$CO_3^{=}$ 仅占 11.6%。至中午 12:00、pH 上升为 10.36 时，CO_2 约只占总无机碳源的 0.006%；HCO_3^- 占 24.7%；$CO_3^{=}$ 占 44.3%。菹草系 C_3 植物，CO_2 补偿点较高 (约 50—100 ppm)[7,10]，最易利用游离 CO_2，在富含 HCO_3^- 时，也能低效地利用

表 4　草密区晴天表、底层水 pH、HCO_3^-、$CO_3^{=}$ 昼夜变化

Tab. 4　Diurnal changes in pH HCO_3^- and $CO_3^{=}$ at the surface and bottom in the areas with dense vegetation

项目 Item / 水层 Water layer	时间 Time	5:30	9:00	12:00	16:00	20:00	5:30
pH	表层 Surface①	8.90	9.39	10.36	10.32	10.08	8.96
	底层 Bottom②	8.80	8.90	8.72	8.85	8.89	8.70
HCO_3^- mmol/L	表层①	1.70	1.14	0.568	0.637	0.60	1.77
	底层②	1.91	1.45	1.88	1.93	1.87	1.92
$CO_3^{=}$ mmol/L	表层①	0.24	0.572	1.02	1.02	0.928	0.268
	底层②	0.179	0.212	0.194	0.185	0.129	0.185
水温℃ Temperature	表层①	18.0	18.2	27.0	29.3	25.0	19.8
	底层②	17.2	17.3	17.9	17.4	17.9	17.6

表 5　不同生物量的菹草对不同 AIK、T. H 水体的影响

Tab. 5　Changes in pH in water bodies of various degrees of alkalinity and hardness in relation to biomass *P. crispus*

项目① / 菹草重②(g)* / pH / 序号③		1	2	3	4	5	6	7
初始 pH Initial pH	1.3562	8.15	8.04	8.21	8.02	7.88	8.01	8.10
	2.7124	8.13	8.05	8.27	8.02	7.96	8.05	8.09
	4.0686	8.18	8.16	8.29	8.06	8.05	8.06	8.11
pH 高限 Maximum pH	1.3562	10.09	9.64	9.93	9.30	9.01	8.95	8.94
	2.7124	10.53	10.30	10.39	10.13	9.92	9.82	9.71
	4.0686	10.61	10.45	10.72	10.48	10.48	10.32	10.04
pH 上升值 Increase pH	1.3562	1.94	1.60	1.72	1.28	1.13	0.94	0.84
	2.7124	2.40	2.25	2.12	2.11	2.01	1.77	1.62
	4.0686	2.43	2.29	2.43	2.42	2.43	2.26	1.93
ALK (mmol/L)		0.99	2.16	2.98	4.34	5.31	6.69	7.47
T. H (mmol/L)		1.30	2.78	2.15	3.74	5.72	4.45	4.48

* 500 ml 水中的菹草量 weight of potamogeton crispus per 500ml water

① Item; ② Weight of *P. crispus*; ③ Ordinal number

HCO_3^-，但不能直接利用 HCO_3^-[8]。由此可见，菹草型水体中，夏季晴天由于持续高 pH，使直接可利用的光合碳源较为缺乏，因而抑制了菹草的光合作用[4,8]。从表 6 中可看出 pH 从 7.80—11.22，菹草平均产氧率随 pH 的上升而降低。pH 8.31 时的产氧率是 pH

10.46 时的两倍多。

表 6 菹草在不同 pH 下的平均净产氧率

Tab. 6 Average net oxygen production rate of *P. crispus* at different pH values

pH	7.80	8.31	8.99	9.45	9.49	10.09	10.46	10.60	11.10	11.22
净产氧率 Net oxygen production rate	2.74	2.54	2.32	1.91	1.89	1.51	1.06	1.03	0.23	0.03

4. 温度以及 pH、光照、温度的协同作用对菹草光合作用的影响

在一定光照、pH 下，温度在 15—30℃ 时，菹草的平均净产氧率随温度的上升而增加(表 7)。温度 15—20℃ 时，光合作用速度增加较快；20—30℃ 时，光合作用速率增加缓慢；30—35℃ 时平均净增氧率急剧下降。在一定 pH、温度下，适宜光照的产氧率稍大于强光照。从表 7 中的 H、B 两组看出，高 pH 和高强光照两者协同作用，使菹草平均净增氧率下降；高 pH、高温与强光照三者协同作用，也使菹草的净增氧率下降(表 7，I、B 组)；各因子协同作用对光合作用影响的顺序为：高 pH ＋强光照＞高 pH＋强光照＋高温＞高 pH＋高温。

表 7 不同条件下菹草的平均净产氧速率

Tab. 7 Average net oxygen production rate of Potamogeton crispus under difference conditions

组号 number / 实验条件①	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
pH	7.92	7.92	8.12	8.12	7.88	8.01	10.31	10.31	10.31	10.31
光照度 Light intensity $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$	1400	170—350	170—350	1400	1400	1400	170—350	1400	1400	170—350
温度℃ Temperature	20	20	30	30	15	35	20	20	30	30
平均净产氧速率② $mg \cdot l^{-1} \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$	2.46	2.50	2.62	2.58	2.14	0.17	1.27	1.08	1.26	1.42

① experiment condition; ② Net oxygen production rate on an average

总之，高 pH 与强光照及高 pH、强光照、高温的协同作用对菹草光合作用影响最大。我国北方 5 月下旬到菹草死亡期(6 月中旬—7 月中旬)，南方 4、5 月，菹草型水体就属于这种情况。

野外实测表明：菹草型水体中，春末夏初，溶解有机质较丰富，氮、磷营养元素并不缺乏。在菹草繁盛期，水体内光照度垂直变化急剧，光补偿深度约 25 cm 左右。在菹草生物量中等、ALK、T・H 为 2.1 m mol/L 左右的软水中[6]，晴天约有 15 cm 厚的水层、每天约有 10h，pH 保持在 10.0 以上。

试验表明：在北方夏季自然水体的水温范围内(低于 30℃)，升高温度，有利于菹草的光合作用；高 pH 下由于缺乏直接、高效利用的无机碳源，对菹草的光合作用影响较

大。春末夏初，当菹草枝叶长出水面后，表层、亚表层植株因强光照射产生光抑制，同时受高 pH、强光照或高 pH、强光照、高温的协同作用，使其光合作用严重受阻。中、下层的菹草植株，尽管从表层菹草的叶间空隙中偶尔得到些断续的光照，但一天中约有 70% 的植株大部分时间在光补偿点以下生活，因光饥饿而先后枯萎。由此可见，随着季节温升，加剧了菹草光补偿点上升与因自遮作用而光饥饿的矛盾，终因不良光照(水表层光抑，中、下层光饥饿)和 CO_2 缺乏的协同作用，导致夏季自然水体中菹草的死亡。

参　考　文　献

[1] 刁正俗，1985。恶性水田杂草——菹草的繁殖和防除。渝州大学学报，(3)：51—61。

[2] 何志辉，1985。淡水生物学(下册)。12—21。农业出版社。

[3] 陈洪达，1985。菹草的生活史生物量和断枝的无性繁殖。水生生物学报，9(1)：32—39。

[4] 中国科学院植物研究所光合组译(E. 拉宾诺维奇、高温奇著)，1973。光合作用。55—65。科学出版社。

[5] 雷衍之，1985。越冬池冰下水体主要理化因子的研究。水生生物学报，9(4)：309—322。

[6] 湛江水产专科学校主编，1980。淡水养殖水化学。47—48。农业出版社。

[7] Etherington, J. R., 1982. Environment and plant ecology, pp. 127—134. New York.

[8] Sand-Jensen, K., 1983. Photosynthetic carbon sources of stream macrophytes. *J. Exp. Bot,* 34(139): 198—210.

[9] Kunii, H., 1982. Liht cycle and growth of Potamogeton crispus in a shallow pond. *Bot. Mag* (Tokyo), 95 1038): 109—124.

[10] Rogers, K. H. and Breen, C. M., 1988. Ciowth and reproduction of Potamogeton crispus in a south African Lake. *J. Ecol,* 68: 561—571.

[11] Steward, F. C. and Bidwell, R. G. S., 1983. Plant physiology, pp. 188—189, U. S. A.

[12] Westlake, D. F., 1980. Primary production. Function of freshwater ecosystums, pp. 178. Cambridge University.

EFFECTS OF ECOLOGICAL FACTORS ON PHOTOSYNTHESIS OF *POTAMOGETON CRISPUS*

Jin Songdi Li Yonghan and Wang Yongli

(*Dalian Fisherics College*, 116024)

Abstract

This study investigated the effect of light intensity, pH and temperature on the photosynthesis of *Potamogeton crispus*. At a given temperature, net oxygen production of *P. crispus* was linear related to light intensity. Light compensation point increased with increased temperature.

In the natural environment of P. crispus, below 30°C an increase in temperature enhanced photosynthesis of *P. crispus*. At high pH (>10), shortage in carbon source had great influence on the photosynthesis of *P. crispus*. Combinations of high pH and strong light intensity seriously affected photosynthesis.

High temperature and deficiency in nitrogen and phosphorus are not major cause for the mortality of *P. crispus*. The combination of infavorable light conditions (inhibition by strong light at surface and light deficiency at deeper depths) and shortage of inorganic carbon source at high pH may have caused summer mortality of this species.

Key words Aquatic macrophytes, *Potamogeton crispus*, Photosynthesis, Light compensation point, Light saturation point