

黄河三角洲不同生态型芦苇对盐度适应生理的研究 II. 不同生态型芦苇的光合气体交换特点

赵可夫¹, 冯立田², 张圣强¹, 宋 杰¹

(1. 山东师范大学逆境植物研究所, 济南 250014 2. 山东大学生命科学院, 济南 250100)

摘要:黄河三角洲不同生态型芦苇光合速率和气孔导度有明显差异, 随生境盐度的增加而降低, 气孔限制因素是盐胁迫下芦苇光合降低的原因之一。低盐度生境中生长的芦苇的 RuBPCase 活性均大于高盐度下的, 而 PEPCase 活性均小于高盐度下的, 表明在盐渍条件下, 叶肉光合器官光合活性的降低也限制芦苇的光合速率。随盐度升高, RuBPCase 与 PEPCase 活性之比降低。高 PFD 下, 盐胁迫加剧 F_v/F_m 降低程度。此外, 在高盐度下由于叶片蒸腾下降而导致的叶温较高也可能与光合活性降低有关。

关键词: 芦苇; 生态型; 光合气体交换; 气孔限制; Ru BPCase 和 PEPCase 活性; F_v/F_m

The salinity-adaptation physiology in different ecotypes of *Phragmites communis* in the Yellow River Delta II. the characteristics of photosynthetic gas exchange in different ecotypes of *Phragmites communis*

ZHAO Ke-Fu¹, FENG Li-Tian², ZHANG Sheng-Qiang¹, SONG Jie¹ (1. Institute of Plant Stress, Shandong Normal University, Ji'nan 250014, China; 2. Life Science College, Shandong University, Ji'nan 250100, China)

Abstract: Among the different ecotypes of *Phragmites communis* in the Yellow River Delta, the photosynthetic rate and the stomatal conductance were significantly different. They decreased with the increase of salinity level in the habitat, so the stomatal limitation is one of the main causes decreasing the photosynthetic rate of *P. communis*. With the increase of salinity level in the habitats, the RuBPCase activity decreased, and PEPCase activity increased. It indicated that, under salt stress, the decrease of the photosynthetic activity in the mesophyll photosynthetic apparatus also limited the photosynthesis. The ratio of RuBPCase activity to PEPCase activity was decreased with the increase of salinity level. Under higher PFD, the ratio of F_v/F_m was notably decreased. In addition, the higher leaf temperature caused by the decreasing of transpiration rate in the higher saline habitat was possibly related to the decrease of photosynthetic activity.

Key words: *Phragmites communis*; ecotype; photosynthetic gas exchange; stomatal limitation; activities of RuBPCase and PEPCase; F_v/F_m

文章编号: 1000-0933(2000)02-0795-05 中图分类号: Q142, Q948. 1 文献标识码: A

基金项目: 国家自然科学基金(No. 39670083)和国家重点基础研究专项经费(G1999011700)资助项目, 与环境水化学实验室合作项目

收稿日期: 1998-10-19, 修订日期: 1999-06-30

作者简介: 赵可夫(1932~), 男, 安徽省宿城市人, 教授, 博士生导师。主要从事植物抗盐抗旱生态研究。

芦苇生态型众多,对环境的适应能力很强,是广泛分布于世界许多国家和我国各地不同生境的一种经济植物^[1,2]。早在 1972 年,Waisel^[1]就报道芦苇有两种生态型,即盐生的和非盐生的生态型。张承烈等^[2,3]、王洪亮等^[4,5]以及郑学平等^[6]报告中国河西走廊的芦苇有 4 种不同生态型,即沼泽芦苇、沙丘芦苇、盐化草甸芦苇和盐化草甸-沙丘芦苇。不同生态型芦苇分别有稳定的形态、生理和生态学特征^[7~9]。作者已报告地处山东省滨海的黄河三角洲分布有 4 种不同生态型芦苇——淡水沼泽芦苇、咸水沼泽芦苇、低盐草甸芦苇和高盐草甸芦苇,并比较了它们的渗透调节物质及其在渗透调节中的贡献^[10],本文在此基础上进一步研究黄河三角洲不同生态型芦苇光合气体交换特点,并初步探讨盐胁迫对芦苇光合作用影响的机理。

1 材料与方法

芦苇生长在山东省黄河三角洲,该地区位于东经 $117^{\circ}48'$ ~ $119^{\circ}15'$,北纬 $36^{\circ}52'$ ~ $38^{\circ}12'$ 。年均温度 $12\sim 13.1^{\circ}\text{C}$,极端高温 41.9°C ,极端低温 -24°C 。年均降雨量 $560\sim 690\text{mm}$,蒸降比为 $3:1$ 。土壤以潮土和盐土为主,地下水位高,潜水矿化度也较高,形成大面积盐渍土壤。土壤含盐量 $0.6\%\sim 3.0\%$,以 NaCl 为主。在含盐量为 $0.5\%\sim 1.5\%$ 的土壤上以及含盐量 $0.3\%\sim 0.4\%$ 的沼泽和非盐渍化地区的淡水沼泽处都分布着芦苇的群落。黄河三角洲共有 4 个生态型芦苇,即淡水沼泽芦苇、咸水沼泽芦苇、低盐草甸芦苇和高盐草甸芦苇等。

在 1997 年 7 月初,选择晴朗无云天气,分别在 6:00、8:00、10:00、12:00、14:00、16:00 进行测定。测定地点在地处黄河三角洲的山东省东营市农业学校以东,选择 4 种典型生境中生长的芦苇进行测定,以芦苇植株顶端向下第 1 片充分伸长的叶片为试材,每种生态型各选 10 株生长基本一致的芦苇,结果取平均值。

芦苇光合气体交换参数净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(Tr)、叶温(T_l)、叶周围气温(T_a)、光量子通量密度(PFD)、大气相对湿度(RH)用 LI-6400 便携式光合测定系统测定。气孔限值(L_s)按照 Berry 和 Downton 的方法^[11],根据仪器直接输出的胞间 CO_2 浓度(C_i)和叶周围大气 CO_2 浓度(C_a)的数值进行计算。

芦苇生境盐度的测定 利用电导率法测定。

芦苇叶片 PS II 光化学效率(F_v/F_m) 由英国 Hansatech 公司制造的便携式植物效率分析仪测定。测定前预暗处理 5min,闪光时间为 2s。

RuBPC 和 PEPCase 活性 分别按王维光^[12]和 Griffin 等^[13]的方法进行测定。上午 10:00 取样,立即放入液氮罐中保存,带回实验室测定。

2 结果

2.1 不同生态型芦苇生境盐度

通过测定,发现 4 种生态型芦苇的生境含盐量分别为:淡水沼泽 0.28% 、咸水沼泽 2.40% 、低盐草甸 0.70% 、高盐草甸 2.0% 。

2.2 不同生态型芦苇叶片光合参数的日变化

从图 1a 看出,不同生态型芦苇光合速率之间有明显差异,随生境盐度增加而降低,从大到小的顺序:淡水沼泽芦苇>低盐草甸芦苇>高盐草甸芦苇>咸水沼泽芦苇。4 种生态型芦苇的光合日变化都呈现单峰趋势。淡水沼泽芦苇的光合速率最高值出现在 10:00~12:00 之间,而其它各生态型的峰值出现较早,在 8:00~10:00 之间。除淡水沼泽芦苇的光合日变化幅度较大外,其它各生态型的光合日变化幅度都较小。

在 4 种生态型芦苇中, G_s 的差异很明显(图 1b), G_s 由大到小的顺序是:淡水沼泽芦苇>低盐草甸芦苇>高盐草甸芦苇>咸水沼泽芦苇。后 3 种生态型芦苇 G_s 的日变化幅度比淡水沼泽芦苇小。图 1c 指出,随生境盐浓度的增加, C_i 递减,但不同生态型芦苇的 C_i 变化趋势基本一致。

L_s 的变化趋势如图 1d,在 10:00 以前,淡水沼泽芦苇的 L_s 下降,以后升高,12:00 以后又略呈降低趋势。低盐草甸和高盐草甸芦苇的 L_s 在 6:00~8:00 之间下降,8:00~12:00 之间上升,但 12:00 以后又降低。盐渍沼泽芦苇的 L_s 在 6:00~12:00 上升,12:00 以后降低。从总的变化趋势看来, L_s 由大到小的顺序为:咸水沼泽芦苇>高盐草甸芦苇>低盐草甸芦苇>淡水沼泽芦苇。

黄河三角洲 4 种生态型芦苇的 Tr 由大到小的顺序是:淡水沼泽芦苇>低盐草甸芦苇>高盐草甸芦苇

>咸水沼泽芦苇(图 1e)。淡水沼泽芦苇的 Tr 在 6:00~14:00 之间一直上升,但 14:00 以后开始降低。其它生态型 Tr 的峰值大约出现在 10:00 左右,6:00~10:00 之间上升,10:00 以后降低。

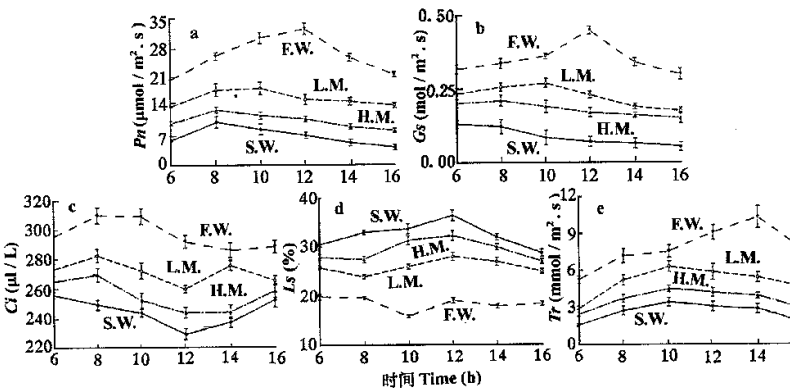


图 1 不同生态型芦苇叶片光合参数的日变化

Fig. 1 Diurnal changes of the photosynthetic parameters in the leaves of different reed ecotypes

S. W. :咸水沼泽芦苇 Salty-water-swamp reed H. M. :高盐草甸芦苇 Higher-salt-meadow reed

L. W. :低盐草甸芦苇 Lower-salt-meadow reed F. W. :淡水沼泽芦苇 Fresh-water-swamp reed

2.3 不同生态型芦苇叶片光化学效率(F_v/F_m)的日变化

从图 2 看出,4 种生态型芦苇 PS II 的光化学效率在 6:00 和 16:00 差别较小,但在 8:00~14:00 之间,差别较大。约在 12:00 左右, F_v/F_m 的比值最低,4 种生态型比值由大到小的顺序为:淡水沼泽芦苇>低盐草甸芦苇>高盐草甸芦苇>咸水沼泽芦苇。

2.4 不同生态型芦苇叶片周围环境因子的日变化

4 种生态型芦苇叶片周围的气温日变化趋势相似(图 3a),14:00 达最高气温值,但叶温日变化趋势略有不同(图 3b),在 6:00~12:00 之间,淡水沼泽芦苇、低盐草甸芦苇与高盐草甸芦苇叶温变化趋势一致,但在 12:00 以后,高盐草甸芦苇叶温开始高出其它两种生态型。咸水草甸芦苇的叶温在 1d 中较其它 3 种生态型明显高,叶温最高值可达 35.57℃。

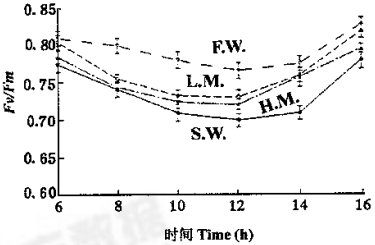


图 2 不同生态型芦苇叶片 PS II 光化学效率 (F_v/F_m) 的日变化(芦苇生态型同图 1)

Fig. 2 Diurnal changes of PS II photochemical efficiency(F_v/F_m) in the leaves of different reed ecotypes (reed ecotypes are the same as those in the Fig. 1)

黄河三角洲 4 种生态型芦苇群落冠层上部 PFD 的变化趋势基本一致(图 3c),约在 12:00 左右达最高值。另外,淡水芦苇沼泽的 PFD 比其它生态型稍低一些,可能是由于该生态型芦苇生长比较茂密,在测量时人为因素所致。

4 种生态型芦苇叶片周围的 RH 变化趋势基本一致。淡水沼泽芦苇叶片周围的 RH 较其它 3 种生态型稍大一些(图 3d)。

2.5 不同生态型芦苇叶片的 RuBPCase 和 PEPCase 的活性

不同生态型芦苇叶片的 RuBPC 和 PEPCase 的活性列于表 1。可以看出,低盐度生境中生长的芦苇的 RuBPC 的活性均大于高盐度下的,相反,低盐度下芦苇叶片的 PEPCase 活性均小于高盐度下的。随生境盐度的升高,RuBPCase 活性降低,PEPCase 活性增大。

3 讨论 万方数据

黄河三角洲不同生态型芦苇叶片光合速率之间有明显差异(图 1a),随生境盐度增加而降低,从大到

小的顺序:淡水草甸芦苇>低盐草甸芦苇>高盐草甸芦苇>咸水沼泽芦苇。比较 G_s 与 P_n 的变化规律(图 1b),可以看出二者的变化趋势非常吻合。另外,随着盐度的升高, C_i 降低, L_s 增大,因此,不同生态型芦苇光合速率差异的原因之一是高盐度导致的气孔开度降低^[14]。

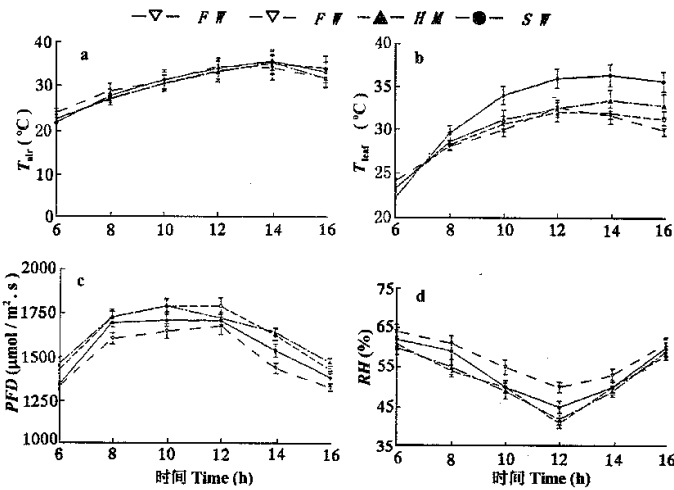


图 3 不同生态型芦苇叶片周围环境因子的日变化(芦苇生态型同图 1)

Fig. 3 Diurnal changes of the environmental factors in the leaves of different reed ecotypes (reed ecotypes are the same as those in the Fig. 1)

表 1 不同生态型芦苇叶片 RuBPCase 和 PEPCase 的活性

Table 1 The activities of RuBPCase and PEPCase in leaves of different reed ecotypes

生态型 Reed ecotype	RnBPC 活性 RuBPCase activity ($\mu\text{mol}/\text{mg Chl. min}$)	PEPCase 活性 PEPCase activity ($\mu\text{mol}/\text{mg Chl. min}$)	RnBPC 活性/PEPCase 活性 RuBPCase activity/PEPCase activity
淡水沼泽芦苇 ^①	20.84±0.73	1.38±0.03	15.10±0.48
咸水沼泽芦苇 ^②	8.10±0.24	6.94±0.20	1.16±0.02
低盐草甸芦苇 ^③	17.66±0.59	4.28±0.11	4.13±0.12
高盐草甸芦苇 ^④	9.07±0.30	7.96±0.23	1.14±0.02

①Fresh-water-swamp reed ②Salty-water-swamp reed. ③Lower-salt-meadow reed. ④Higher-salt-meadow reed

比较不同生态型芦苇 PS II 光化学效率,发现在 PFD 较小的情况下,不同生态型间差异很小,随着 PFD 的增加,PS II 光化学效率的差异增大(图 2),从大到小的顺序是淡水草甸芦苇>低盐草甸芦苇>高盐草甸芦苇>咸水沼泽芦苇。从这一结果可以推测,随盐度的增加,芦苇对光的敏感性增大。中午 PFD 较大时,PS II 光化学效率降低幅度较大,此时 P_n 的降低和 L_s 的下降可能与此有关。从光化学效率的日变化,也可以初步推测盐对芦苇 PS II 的影响是间接的,因为在早晚的 PFD 下,不同生态型间的光化学效率差异不大。

从 12:00 以后各生态型芦苇 L_s 的下降趋势可以发现,非发孔限制因素在芦苇光合的限制作用方面也起一定的作用。因此,盐渍条件下,限制芦苇光合的因素除了气孔因素外,也不能忽视叶肉光合器官的光合活性,即非气孔因素,例如 RuBPCase 和 PEPCase 活性的变化(表 1)和 F_v/F_m 的变化(图 2),此点与张承烈等^[2]、郑学平等^[6]以及高辉远等^[15]的结果类似。另外,随着生境盐度升高,PEPCase 活性增大,RuBPCase 活性降低,RuBPCase/PEPCase 比值降低,高盐下诱导的 PEPCase 活性增大可以补偿部分 RuBPCase 活性的降低,是一种调节机制,但还不足以证明芦苇叶片的光合途径在高盐下由 C_3 向 C_4 转化,确切机理还有待于从叶片解剖结构以及 CO_2 补偿点方面进一步验证^[16,17]。

高 PFD 下 F_v/F_m 降低说明发生了光抑制,盐胁迫增大光抑制降低的幅度,说明其促进光抑制,那么,盐胁迫促进光抑制的原因是什么呢?盐胁迫气孔开度降低可以导致碳固定下降,这也可能是光能利用率下降的原因之一。此外,据一些研究资料认为^[18], F_v/F_m 降低的原因之一可能是天线色素光量子激发能的非辐射能量耗散增大的缘故,近年来比较受注意的一个因素是叶黄素循环导致 F_v/F_m 降低,从而避免过剩光能对 PSⅡ 的破坏作用。盐渍下芦苇叶片的叶黄素循环是否与 F_v/F_m 的降低有关,目前笔者正对此进行研究。

另外,从所测定环境因子看出,气温、光照条件、 RH 等在不同生态型芦苇之间的有相似的趋势(图 3a, c, d), Tr 差异明显(图 1e)。 Tr 由大到小的顺序是:淡水沼泽芦苇>低盐草甸芦苇>高盐草甸芦苇>咸水沼泽芦苇。淡水沼泽芦苇的 Tr 在 6:00~14:00 之间一直上升后 14:00 以后开始降低。其它生态型 Tr 的峰质大约出现在 10:00 左右,6:00~10:00 之间上升,10:00 以后降低。因此,4 种生态型芦苇间光合速率的差异与气温、光照和 RH 等关系不大。但值得注意的一点是,在中午前后,盐胁迫下芦苇叶温升高也可能是光合速率降低的原因之一,因为盐胁迫下,叶片蒸腾(Tr)下降,从而导致叶温(T_l)较高(图 1e 和图 3b)。

参考文献

[1] Waisel Y. Biology of Halophytes. Academic Press, London, 1972. 302~303.

[2] 张承烈,陈国仓. 河西走廊不同生态型芦苇的气体交换特点的研究. 生态学报 1991, **11**(3):250~255.

[3] 张承烈,周瑞莲,陈国仓. 芦苇耐脱水能力的生理生态学分析. 植物生态学与地植物学学报, 1992, **16**(4):311~316.

[4] 王洪亮,张承烈. 河西走廊不同生态型芦苇质膜特性的比较研究. 植物学报, 1993, **35**(7):533~540.

[5] 王洪亮,张承烈,陈国仓. 不同生态型芦苇叶片中多胺浓度和 ADC 的季节变化. 植物学报, 1993, **35**(2):936~942.

[6] 郑学平,张承烈,陈国仓. 河西走廊芦苇的光合碳同化途径对生境条件的适应. 植物生态学与地植物学学报, 1993, **17**(1):1~8.

[7] Halsom SM. The performance of *Phragmites communis* Trin. in relation to temperature. *Ann. Bot.* . 1975, **39**:881~888.

[8] Ondok JP, Closser J. Net photosynthesis and dark respiration in stand of *Phragmites communis* Trin. calculated by means of a model. I; Description of the model. *Photosynthetica*. 1978, **12**(3):328~335.

[9] Ondok JP, Closser J. Net photosynthesis and dark respiration in stand of *Phragmites communis* Trin. calculated by means of a model. II; Results. *Photosynthetica*. 1978, **12**(3):336~343.

[10] 赵可夫,冯立田,张圣强. 黄河三角洲不同生态型芦苇对盐度适应生理的研究 I. 渗透调节物质及其贡献. 生态学报, 1998, **18**(5):463~469.

[11] Berry JA, Downton WJS. Environmental regulation of photosynthesis. In: Govind J ed. *Photosynthesis*, vol II, 1982. 263~343.

[12] Wang Weiguang. RuBPcase. In: Xue Yinglong ed. *Experimental Handbook of Plant Physiology*. Shanghai Sci. and Tech. Press, Shanghai, 1985. 125~128.

[13] Griffin HW, Maurices SKS and Gerald E. . Catalytic activity of maize leaf: phosphoenolpyruvate carboxylase in relation to oligomerization. *Plant Physiol*. 1986, **80**:848~955.

[14] Farquhar GD, Shreekey TD. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol*, 1982, **33**:317~345.

[15] 高辉远. 中国北部边疆荒漠不同生态型芦苇的生理生态特性与水盐之间的相关性, 21 世纪温带草地国际学术会议. 北京, 1996.

[16] Matoh Torn. Matsushita Nobutoshi and Takahashi Eiichi. Salt toerance of the reed plant *Phragmites communis*. *Physiol. Plant.* , 1988, **72**:8~14.

[17] Matsushita Nobutoshi and Matoh Torn. Characterization of Na exclusion mechanisms of salt-tolerant reed plant in comparison with salt-sensitive rice plant physiol. *Plant.* 1991, **83**:170~176.

[18] 郭连旺,沈允钢. 高等植物光合机构避免强光破坏的保护机制, 植物生理学通讯, 1996, (1):1~8