

DOI: 10.5846/stxb201705280992

曾小平, 姚睿, 蔡锡安, 饶兴权, 张奕奇, 张潇潇. 底泥养分富集条件下 11 种水生植物的光合氮利用效率. 生态学报, 2018, 38(14): - .

Zeng X P, Yao R, Cai X, Rao X Q, Zhang Y Q, Zhang X X. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of 11 aquatic plant species under eutrophication of the sediment from a brooklet in Guangzhou. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(14): - .

底泥养分富集条件下 11 种水生植物的光合氮利用效率

曾小平^{1,*}, 姚睿², 蔡锡安¹, 饶兴权¹, 张奕奇¹, 张潇潇²

1 中国科学院华南植物园, 广州 510650

2 广州市城市规划勘测设计研究院, 广州 510060

摘要:为揭示水生植物对富营养化河涌底泥的生理生态适应性及其净化能力, 选取 11 种水生挺水植物(包含 6 种本土植物和 5 种外来植物)结合河涌底泥进行试验。本文通过测定试验一年后植物叶片的光饱和光合速率(P_{sat} , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、比叶面积(SLA, m^2/kg)、总氮含量(TN, mg/g)和光合作用氮利用效率(PNUE, $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$), 比较分析物种间生理与结构特性及其相互关系。结果表明: 种间的 SLA 层次比较分明, 最高的大叶皇冠草(20.31 ± 0.30)与最低的鸢尾草(7.22 ± 0.31)相差近 3 倍。种间的 P_{sat} 在(3.76 ± 0.57) (鸢尾草) — (21.53 ± 1.20) (水罂粟) 之间, 水罂粟比鸢尾草高 81.79%。种间的 PNUE 从 42.53 ± 8.42 (鸢尾草) 至 655.8 ± 100.93 (天使花), 美人蕉、水罂粟、风车草和香蒲的 PNUE 值均较高, 且差异不明显($P > 0.05$), 这些植物的 PNUE 显著高于较低 PNUE 的种类(包括菖蒲、蓝花草和鸢尾草) ($P < 0.05$)。种间 SLA 分别与 PNUE 和 P_{sat} ($\mu\text{mol kg}^{-1} \text{s}^{-1}$) 呈显著的正相关, SLA 和 P_{sat} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 分别与 TN (mmol/m^2) 呈显著负相关 ($P < 0.05$)。外来植物类群的 PNUE、SLA、 P_{sat} 和 TN 均显著高于本地植物类群 (T-test, $P < 0.05$), 说明外来水生植物在养分富集化环境下能更有效地利用资源, 具有潜在的高生长速率和种间竞争优势。

关键词: 光合氮利用效率; 氮; 比叶面积; 水生植物; 底泥

Photosynthetic nitrogen – use efficiency of 11 aquatic plant species under eutrophication of the sediment from a brooklet in Guangzhou

ZENG Xiaoping^{1,*}, YAO Rui², CAI Xian¹, RAO Xingquan¹, ZHANG Yiqi¹, ZHANG Xiaoxiao²

1 South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

2 Guangzhou Urban Planning Survey and Design Institute, Guangzhou 510060, China

Abstract: To investigate the ecophysiological adaptability and purification capacity of aquatic plants for eutrophication of sediment, 11 emergent aquatic plant species growing in eutrophied sediment from a brooklet in Guangzhou were studied in relation to leaf physiological and structural traits. The aquatic plants comprised six indigenous plant species and five exotic plant species. In this study, after 1 year, the light-saturated photosynthetic rate (P_{sat} , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), specific leaf area (SLA, m^2/kg), total nitrogen content (TN, mg/g), and photosynthetic nitrogen-use efficiency (PNUE, $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$) in leaves of the 11 aquatic plant species were measured and their inter-relationships were analyzed. Changing gradients of interspecific SLA were clearly detected among the plant species. There was a nearly three-fold difference in SLA between the maximum shown by *Echinodorus macrophyllus* (20.31 ± 0.30) and the minimum in *Iris tectorum* (7.22 ± 0.31). Interspecific P_{sat} values of the plant species were between 3.76 ± 0.57 (*I. tectorum*) and 21.53 ± 1.20 (*Hydrocleys*

基金项目: 国家科技基础性工作专项 (2015FY210100); 中国科学院退化生态系统植被恢复与管理重点实验室主任基金

收稿日期: 2017-05-28; **网络出版日期:** 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zengxp@scbg.ac.cn

nymphoides). The P_{sat} of *H. nymphoides* was 81.79% higher than that of *I. tectorum*. The PNUE ranged from 42.53 ± 8.42 (*I. tectorum*) to 655.8 ± 100.93 (*Angelonia angustifolia*) among the plant species. Although there were high PNUE values in *Canna indica*, *H. nymphoides*, *Cyperus involucratus*, and *Typha orientalis*, the interspecific differences were not significance ($P > 0.05$). The PNUE of these plant species were, however, significantly higher than those of plant species with lower PNUE (including *Acorus calamus*, *Ruellia brittoniana*, and *I. tectorum*, $P < 0.05$). The interspecific correlation between PNUE and P_{sat} (mass-based, $\mu\text{mol kg}^{-1} \text{s}^{-1}$) versus SLA was significantly positive, whereas in contrast, the correlation between SLA and P_{sat} (area-based, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) versus TN (area-based, mmol/m^2) was significantly negative ($P < 0.05$). The PNUE, SLA, P_{sat} , and TN values of the exotic plant group were all significantly higher than those of the indigenous plant group (T-test, $P < 0.05$). Overall, these results suggest that the exotic aquatic plant species may use resources more efficiently in eutrophied habitats, and have potentially higher growth rates and advantages in interspecific competition.

Key Words: Photosynthetic nitrogen-use efficiency; nitrogen; specific leaf area; aquatic plants; sediment

广州市位于珠江三角洲中北部,境内河流众多,流经市区的河涌多达 230 多条(段),河涌具有重要的防洪、排涝、灌溉、排污等功能,是城市水生态环境的重要组成部分。由于全球变化的日益加剧,随着人口的增长及工业化进程的不断推进,大气、河流、土壤、水体受到不同程度的污染,广州的河涌也不例外,李明光等^[1]的调查分析结果表明,广州河涌底泥受到不同程度的有机物、植物营养盐、石油类和重金属污染,尤其是位于老城区的河涌底泥,富营养化程度比较严重。尽管对河涌污染的治理取得不少成效,但在当前环境压力下,要全面根治污染仍任重道远。

在河涌的综合治理过程中,为达到既美化又净化环境的目的,引种去污能力强且具有观赏价值水生植物是重要途径之一。研究表明,水生植物对水体污染物具有净化作用^[2-7],且对污染物的净化能力存在差异^[5,7];在水生植物种质资源方面,据统计,全球湿地高等植物达 6700 多种,但用于处理污水、污泥且产生效益的不到 100 种^[8],众多植物种质资源的利用价值有待挖掘,为改善受损的人类生存环境,净化河流、湿地等水体生态系统,加强对水生植物生态功能的试验研究具有重要意义。

本文以广州河涌底泥为依托,开展不同水生植物对底泥污染净化效应的试验,研究在此条件下不同水生植物的生理生态特性及其对底泥污染物的净化效率。

植物光合作用氮利用效率(PNUE,即叶片光合作用速率与叶片氮含量的比率),反映植物光合作用过程中利用养分的能力,因此被用于获得植物对资源分配的认识;是反映叶片功能性状的重要指标,关系到植物叶片的经济、生理和策略^[9]。PNUE 不受植物形态可塑性的限制,直接与资源有效性相关。尽管大量的研究结果显示植物叶片光合速率和叶片氮含量之间存在显著的正相关关系,但植物 PNUE 值并不是恒定的,在野外,一年生草本植物和常绿木本植物的 PNUE 差异显著^[10],几十年来,对 PNUE 的研究涉及广泛的范围,从草本植物、木本植物等不同生活型^[11-21],从河岸过渡带中水生植物、水陆两栖植物到陆生植物^[22],分别在自然环境以及在玻璃温室,控制光照或水分等条件下进行研究。植物叶片比叶面积(SLA,叶片面积与叶干质量之比)与 PNUE 之间存在显著的相关性^[16,18-19],植物 PNUE 种间的差异与内在的 SLA 变化密不可分。

本文以生长在底泥养分富集条件下的 11 种水生植物(挺水)研究对象,通过测定植物叶片的光饱和和光合速率、氮含量和 SLA,比较分析不同植物的 PNUE 及其与 SLA、叶片氮含量之间的关系,揭示植物对养分的分配利用效率,为评估水生植物对养分富集的适应性提供实验依据。

1 材料和方法

1.1 试验设置

试验地位于中科院华南植物园珍稀植物繁育中心($23^{\circ}11' \text{N}$, $113^{\circ}21' \text{E}$),自 2015 年 9 月开始,在空旷的

平地上,平整有序地放置种植箱(550 mm×365 mm×330 mm),在每个种植箱里填入采自高度富营养化的河涌沉积底泥(表 1),约占箱体 2/3,以相同的密度种植供试的水生植物幼苗(表 2),每一种植类型共布置 3 个种植箱,定期向种植箱注水(水源来自华南植物园进行植物日常浇灌的天然蓄水库),所有种植箱的植物保持一致的管护。完成试验地的各项设置后,采集种植植物的底泥及植物样品,测定其主要元素成分含量;于 2016 年 10 月开展与本文的相关各项测定工作。

表 1 试验前河涌底泥的养分含量(平均值±标准误)

Table 1 Nutrient contents of sediment from brooklet at the beginning of the experiment (mean±SE)		
总有机碳 Total organic carbon/%	总氮 Total nitrogen/(mg/g)	总磷 Total phosphorus/(mg/g)
2.33±0.055	1.47±0.043	1.37±0.019

表 2 供试的 11 种水生植物

Table 2 Eleven aquatic plant species included in the experiment			
种名 Species	编码 Code	科名 Family	生活型 Life form
水罂粟 <i>Hydrocleys nymphoides</i> (Willd.) Buch	Hy-n	黄花蔺科 <i>Limncharitaceae</i>	水生
蓝花草 <i>Ruellia brittoniana</i> Leonard	Ru-b	爵床科 <i>Acanthaceae</i>	水生或陆生
大叶皇冠草 <i>Echinodorus macrophyllus</i> (Kunth) Micheli	Ec-m	泽泻科 <i>Alismataceae</i>	水生
春芋 * <i>Philodenron selloum</i> Koch	Ph-s	天南星科 <i>Araceae</i>	水生或陆生
菖蒲 * <i>Acorus calamus</i> L.	Ac-c	天南星科 <i>Araceae</i>	水生
风车草 * <i>Cyperus involucratus</i> Rottb.	Cy-i	莎草科 <i>Cyperaceae</i>	水生或陆生
鸢尾草 * <i>Iris tectorum</i> Maxim.	Ir-t	鸢尾科 <i>Iridaceae</i>	水生或陆生
香蒲 * <i>Typha orientalis</i> Presl.	Ty-o	香蒲科 <i>Typhaceae</i>	水生
天使花 <i>Angelonia angustifolia</i> Benth.	An-a	玄参科 <i>Scrophulariaceae</i>	水生或陆生
美人蕉 <i>Canna indica</i> L.	Ca-i	美人蕉科 <i>Cannaceae</i>	水生或陆生
芦竹 * <i>Arundo donax</i> L.	Ar-d	禾本科 <i>Gramineae</i>	水生

* 本土植物 Indigenous plant

1.2 测定方法

1.2.1 植物叶片光合光响应曲线的测定

用美国产 LI-6400XT(Li-Cor, Lincoln, NE, USA)光合作用测定系统和配件 LI-6400-02B LED 光源,将气体交换室的 CO₂、温度设定为与测定时的空气相应值同步,分别将光合有效辐射(PAR, μmol m⁻² s⁻¹) 设置在 0、50、80、100、150、300、500、800、1000、1200、1500、2000 等光照水平,为获得更为可靠的数据,每次光合光响应进程的测定均采用手工操作。在晴朗天气条件下,选取植物向阳面的成熟叶片,在每天的 9:00—12:00 间进行测定,每种植物测定 3 次重复。

对供试植物中叶片未能完全覆盖叶室(2 cm×3 cm)的叶片,完成每次测定后摘下叶片,用 LI-3000C(Li-Cor, Lincoln, NE, USA)面积仪测定夹在叶室中的叶面积(<6 cm²),将实际面积输入 LI-6400XT 光合作用测定系统,对相应的测定结果进行校正。

测定结果用 Von Bertalanffy 非线性模型拟合出每种植物的光合-光响应方程,根据方程求出光合作用的一系列参数^[23],本文取其中的光饱和光合速率(P_{sat}, μmol m⁻² s⁻¹)用于相关研究。

1.2.2 植物叶片氮含量(TN)的测定

各项观测测定结束后,采集供试植物叶片的样品,带回实验室进行处理与测定。新鲜样品采回实验室后立即置于 105℃烘箱里干燥 15—30 min,在 70℃下烘干至恒重,用粉碎机将干样品粉碎并过筛,分别放入密封的样品袋中备用。测定前将所有样品在 70℃下烘 4—6 h 再取样称重。

样品采用碱性过硫酸钾消解,紫外分光光度法测定总氮含量(TN,mg/g)。

1.2.3 植物叶片比叶面积(SLA)的测定

在完成植物光合响应曲线的测定工作后,采集植物叶片至实验室,用电子天平快速称取样品的鲜质量(g),再用 LI-3000C 面积仪测定叶面积(cm^2),最后将样品置于 75°C 烘箱中烘干至恒重并测定其干质量(g),根据公式 $\text{SLA} = \text{样品叶面积} / \text{样品干质量}$,计算出供试植物叶片的 $\text{SLA} (\text{m}^2/\text{kg})$,每次测定重复 3 次。

1.2.4 植物叶片光合作用氮利用效率(PNUE)的计算

将 TN 的单位通过 SLA 及氮素的摩尔质量转换为 mol/m^2 ,根据公式:植物光合作用氮利用效率(PNUE) = 叶片光饱和光合速率(P_{sat})/叶片总氮含量(TN),计算出供试植物叶片的 $\text{PNUE} (\mu\text{mol mol}^{-1} \text{s}^{-1})$ 。

1.3 数据处理

图表数据以各重复测定的平均值($\pm$ 标准误)表示。用 SPSS 18.0 统计软件对相关实验数据进行单因素方差分析(One-Way ANOVA),采用最小显著差法(LSD)对相关指标进行多重比较以及 T-test 比较。通过 Sigmaplot 11.0 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 植物叶片光饱和光合速率(P_{sat})

植物碳含量约占干重的 40%,源自植物光合作用对 CO_2 的固化^[24]。从图 1A 可见,11 种植物的平均 P_{sat} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 在 3.76—21.53 之间,最大值是最小值的 5.7 倍,差异显著;其中,水罂粟的 P_{sat} 明显高于其他 10 种植物($P < 0.05$),其次为天使花和美人蕉,具有较高的 P_{sat} ,分别达到 16.73 和 14.98; P_{sat} 值较低的植物有春芋、芦竹和鸢尾草 3 种,分别为 6.99、5.91 和 3.76;处在中间的 5 种植物 P_{sat} 值较为相近,差异不明显($P > 0.05$)。

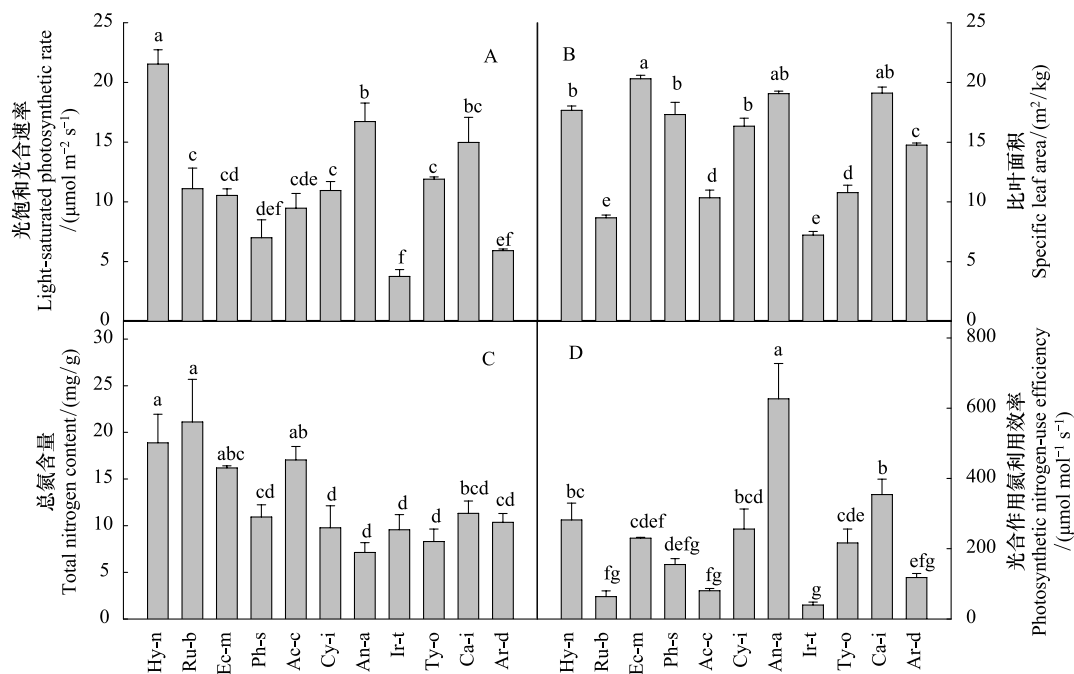


图 1 11 种水生植物叶片的 P_{sat} , SLA, TN 和 PNUE (平均值 $\pm$ 标准误)

Fig.1 P_{sat} , SLA, TN and PNUE in leaves of 11 aquatic plant species (mean $\pm$ SE)

相同字母表示在 $P=0.05$ 水平差异不显著,植物编码见表 2

2.2 植物叶片比叶面积(SLA)

11 种植物叶片的平均 $\text{SLA} (\text{m}^2/\text{kg})$ 值最高为大叶皇冠草(20.31),最低为鸢尾草(7.22),相差近 3 倍(图 1B)。图 1B 表明,物种间的差异性层次比较分明,芦竹的 SLA (14.76) 接近 11 种植物的平均值,分别与 6 种高于平均值和 4 种低于平均值的植物均存在显著的差异($P < 0.05$),在具有较高的 SLA 植物中,大叶皇冠草、美

人蕉和天使花的 SLA 值相近 ($P>0.05$), 水罨粟、春芋和风车草的 SLA 也十分接近 ($P>0.05$) 紧随其后。在 SLA 值较低的 4 种植物中, 香蒲和菖蒲的较为接近, 两者的 SLA 均显著高于蓝花草和鸢尾草 ($P<0.05$)。

2.3 植物叶片氮含量(TN)

11 种植物的总平均 TN (mg/g) 为 12.78, 种间 One-Way ANOVA 分析结果表明 (图 1C), 总平均值以上的蓝花草 (21.12)、水罨粟 (18.88)、菖蒲 (17.05) 和大叶皇冠草 (16.19) 等 4 种植物的 TN 差异不显著 ($P>0.05$), 另外, 低于总平均值的 7 种植物 TN 的大小变化梯度较为平缓, 不存在显著差异 ($P>0.05$), 这 7 种植物的 TN 分别与蓝花草和水罨粟相比明显偏低 ($P<0.05$), 其中, TN 最高的蓝花草是天使花 (7.13) 的 2.96 倍。

2.4 植物叶片光合作用氮利用效率(PNUE)

如图 1D 所示, 种间的 PNUE ($\mu\text{mol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$) 从 42.53 (鸢尾草) 至 655.8 (天使花), 最大与最小之间差异巨大, 尤其是天使花, 其 PNUE 显著高于其他 10 种植物 ($P<0.05$), 除此之外, 美人蕉、水罨粟、风车草和香蒲的 PNUE 值均较高, 且差异不明显 ($P>0.05$), 在平均值 (226.21) 之上; 而春芋、芦竹、菖蒲、蓝花草和鸢尾草的 PNUE 不存在显著差异, 相对较低, 其中菖蒲、蓝花草和鸢尾草的 PNUE 值在 100 以下, 明显低于 PNUE 值较高的天使花, 以及美人蕉、水罨粟、风车草和香蒲等 5 种植物 ($P<0.05$)。

2.5 PNUE, P_{sat} , TN 之间的关系

根据 11 种植物的测定结果, 比较分析植物 SLA、 P_{sat} 、TN 和 PNUE 之间的关系。结果表明 (图 2 和图 3), 植物叶片生理性状 (P_{sat} 和 PNUE) 和结构性状 (SLA 和 TN) 之间存在不同程度的相关关系。SLA 是表征植物叶片形态结构变化的重要特征值, 与 PNUE 和 P_{sat} (以叶片干质量表示, $\mu\text{mol kg}^{-1} \text{s}^{-1}$) 呈显著的线性正相关关系 (图 2A 和图 2D, R^2 分别为 0.486 和 0.575), 若 P_{sat} 以叶片面积为基础, 则 SLA 与 P_{sat} 虽具有一定的正相关关系 (图 2B), 但不显著 ($R^2=0.249$); 另一方面, SLA 和以叶面积为基础的 P_{sat} 分别与以面积为基础的 TN (mmol/m^2) 呈显著的负相关关系, 以指数函数拟合的曲线效果更佳 (图 2C 和图 3, R^2 分别为 0.566 和 0.699)。

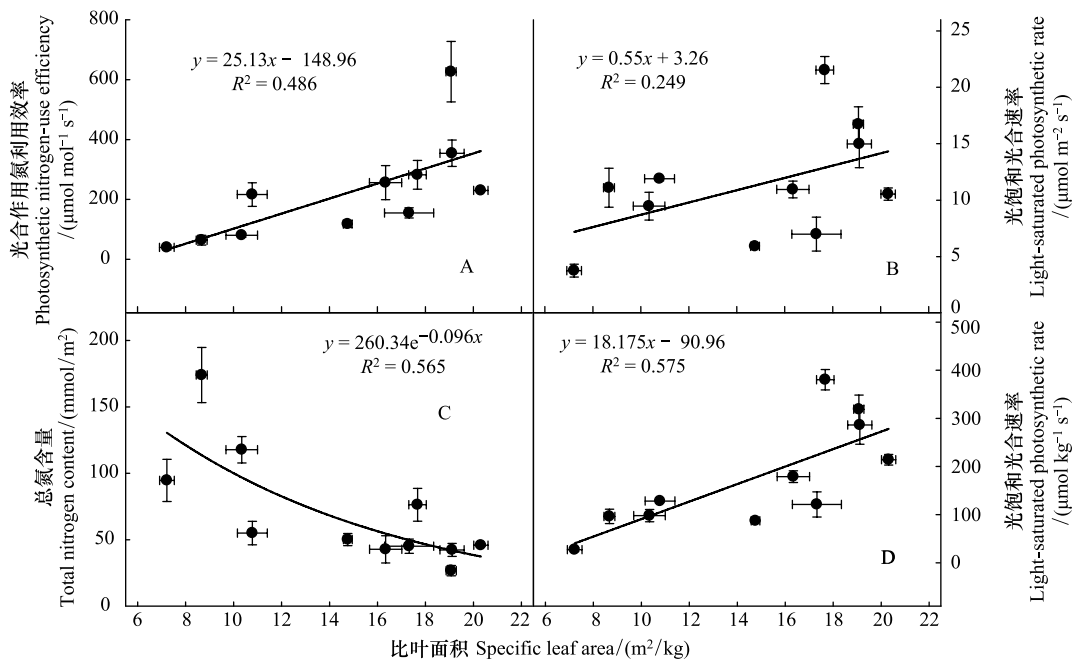


图 2 11 种水生植物叶片 PNUE, P_{sat} , TN 与 SLA 的关系 (平均值 $\pm$ 标准误)

Fig.2 Relationships between PNUE, P_{sat} and TN versus SLA in leaves for 11 aquatic plant species (mean $\pm$ SE)

2.6 本地种与外来种的 PNUE、SLA、 P_{sat} 和 TN 之间差异

11 种供试水生植物中 6 种属于本地植物, 另外 5 种植物属外来种类 (表 2), 原产地分布于南美、南亚等国家和地区。本文将本地种和外来种归为 2 类群, 分析不同种源植物 PNUE、SLA、 P_{sat} 和 TN 之间是否存在差异。

独立样本 T-test 结果表明 (表 3), 两种类群之间的 PNUE、SLA、 P_{sat} 和 TN 均存在一致的差异, 本地植物类群低于外来植物类群, 除 PNUE 达到差异显著外 ($P<0.05$), 其他指标均的差异性均达到极显著水平 ($P<0.01$), 外来植物类群的 PNUE、SLA、 P_{sat} 和 TN 分别比本地植物类群高 51.51%、24.53%、47.00% 和 26.32%。

3 讨论

根据相关的研究结果^[25], 本试验所采集的河涌底泥, 其养分已达到富营养化的水平 (表 1), 经过 1 年的种植水生植物试验, 植物生长状况良好, 1 年后供植物生长的底泥的氮、磷养分含量均呈不同程度的下降 (数据未显示), 结合对植物生长及根系分布结构的调查, 说明这些植物能适应这种底泥养分富集化的环境, 并具有净化功能。本文重点讨论在此生长条件下 11 种水生植物的 PNUE 及其与 SLA、TN 和 P_{sat} 之间的关系。

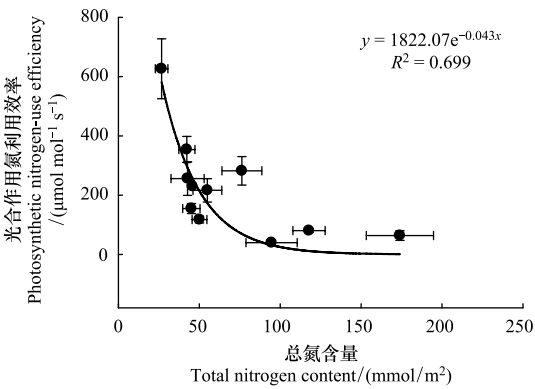


图 3 11 种水生植物叶片 TN 与 PNUE 的关系 (平均值±标准误)
Fig 3 Relationship between TN versus PNUE in leaves for 11 aquatic plant species (mean±SE)

表 3 本地种和外来种 P_{sat} 、TN、SLA 和 PNUE 的 T 检验结果 (平均值±标准误)

Table 3 The T-test for P_{sat} , TN, SLA and PNUE between indigenous and exotic groups of aquatic plant species (mean±SE)				
类群 Groups	光饱和光合速率 Light-saturated photosynthetic rate/($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	总氮含量 Total nitrogen content/(mg/g)	比叶面积 Specific leaf area/(m^2/kg)	光合作用氮利用效率 Photosynthetic nitrogen-use efficiency/($\mu\text{mol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$)
本地植物 Indigenous plants	7.94±0.77A	11.00±0.87A	12.80±0.90A	152.56±22.54a
外来植物 Exotic plants	14.98±1.22B	14.93±1.67B	16.96±1.14B	314.59±56.65b

同列不同大、小写字母表示在 $P=0.01$ 和 $P=0.05$ 水平差异显著

关于植物 PNUE 与生态学特征的关系, 有关研究结果表明在对环境胁迫耐性强的植物^[11, 26-27]、生长速率慢的植物^[11, 16, 28] 和最新的演替植物^[29-30], 其 PNUE 均偏低; 根据植物的生长特征, 生长较为缓慢的植物其叶片寿命较长, 而叶片寿命与 PNUE 呈负相关关系^[9]。本文的研究结果表明 (图 1D), 蓝花草、菖蒲和鸢尾草的 PNUE 均低于其他植物, 根据物候观察, 这 3 种植物的叶片寿命明显长于其他植物, 供试的其他多种植物, 其叶片在冬季气温较低时多数叶片开始干枯, 直至来年春天才重新长出新叶, 进行新的生长周期。这些生长特性及其 PNUE 所展现的结果与前人的研究报道相一致。

大量的研究结果一致表明, 植物叶片 PNUE 和 SLA 呈正相关关系^[16, 18-19], 与比叶重 (Leaf mass per area, $\text{LMA} = 1/\text{SLA}$) 呈负相关关系^[9]。本文的研究结果为 PNUE 与 SLA 呈显著的线性正相关 ($R^2 = 0.486$), 进一步确认 PNUE-SLA 的关系, 因此, 通过了解植物 SLA 的大小, 可间接地了解植物的 N 分配及其相关生理及结构特征变化。本文及其他相关研究结果表明, 虽然 PNUE-SLA 存在相关关系, 但植物种间的 PNUE 则存在差异, 且有的差异极其显著。Quero 等^[17] 通过研究 4 种橡树幼苗的生理和结构对于干旱和遮阴的响应, 认为 SLA 是研究植物生理活动有效的预报因子 (predictor), 通过对植物 SLA 的观测, 可了解植物 PNUE 特征及其解植物对资源利用及环境的适应情况。Hikosaka^[9] 分析产生种间 PNUE 差异的生理因素, 认为叶片 PNUE 较低的植物, 可能是由于细胞壁的总量被调节, 较多的生物量和氮素进入细胞壁, 从而降低了叶肉细胞导度和氮素对光作用器官的分配, 增强叶片的韧性。Poorter 和 Evans^[16] 的研究发现, 在低光照条件下, 低 SLA 和 PNUE、低生长速率的植物由于光照限制, 其高的单位面积氮含量不能完全用于光合作用; 而在高光照下, 植物 PNUE 的差异是由于高 SLA、生长速率高的植物分配更多的氮素进入 Rubisco 酶, 使植物具更高的催化活性。

当前,在城市周边的人工湿地以及城市公园水体和河涌等所种植的水生、湿生植物,有一部分是通过引种、驯化、改良培育的外来种类,加强对外来植物的引种及其适应性研究具有重要意义。Baruch 和 Goldstein^[31]以夏威夷群岛森林植物为研究对象,为揭示外来物种的生理生态习性,分别从不同海拔、不同土壤基质等条件下选取了 30 种外来植物和 34 种本地植物,这些植物的生活型包括乔木、灌木和草本,具有广泛的代表性,对这些物种进行多项叶片生理与结构特性的观测与比较。结果表明,外来植物的最大光合速率($A_{\max}$)、TN、SLA 和 PNUE 均高于本地植物(表 4)。同在夏威夷群岛,Durand 和 Goldstein^[32]以 4 种杪罗科(Cyatheaceae)为研究对象(其中 1 种为外来植物、另 3 种为本地种),在不同海拔、不同光照条件(林下、林隙或林缘)下比较分析 4 种植物的光合作用、光抑制以及 PNUE 特性,结果表明,无论在何种条件,外来种 *Sphaeropteris cooperi*(原产地为澳大利亚)的 P_{sat} 、SLA、TN(%,干质量)和 PNUE 均高于同科 *Cibotium* 属的 3 种本地杪罗植物(*C. chamissoi*, *C. menziesii* 和 *C. glaucum*)。针对有关外来种与本地种 PNUE 之间的差异的其他研究报道相对较少,上述研究均局限于同一岛屿区域。本文以水生环境、底泥养分富集化为背景,研究 11 种水生植物的 PNUE 特征,其中,水罂粟、蓝花草、大叶皇冠草、天使花和美人蕉等 5 种植物为外来物种(原生地来自不同国家和地区)。本文的研究结果表明(表 3),外来植物的 P_{sat} 、SLA、TN 和 PNUE 均显著高于本地植物,与 Baruch 和 Goldstein^[31]、Durand 和 Goldstein^[32]的研究结果完全一致,具有相同或相似的变化,总体上说明这些外来植物比本地植物具有更高的资源利用效率和生长速率。但从个体而言,仍存在一些不同之处,如在蓝花草和天使花这 2 种外来植物中,蓝花草叶片的 SLA 低于本土植物,其 PNUE 不如其他外来植物,相对较低;而天使花叶片却具有最低的 TN 含量。这可能与植物固有的形态结构有关,如蓝花草原产墨西哥,适应性强,叶片寿命相对较长,韧性好,属于低 SLA 的植物,因此其 PNUE 相对较低,与其他外来种的生境存在差异,偏低光照环境可能更适合其生长;天使花的 TN 含量较低而 P_{sat} 却较高,这可能光合作用器官的氮素分配及 Rubisco 酶有关;从这些变化进一步说明 SLA 与 PNUE 才具有更稳定的正相关关系。

表 4 夏威夷本土植物和外来植物叶片的最大光合速率($A_{\max}$)、TN、SLA 和 PNUE 均值

Table 4 The mean values of $A_{\max}$, TN, SLA and PNUE in leaves of indigenous and exotic plant species in Hawaii

类群 Groups	种数 Species number	最大光合作用速率 Maximal photosynthetic rate/ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	总氮含量 Total nitrogen content/(mg/g)	比叶面积 Specific leaf area/(m^2/kg)	光合作用氮利用效率 Photosynthetic nitrogen-use efficiency/ ($\mu\text{mol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$)
本地植物 Indigenous plants	34	6.91	13.6	12.21	69.72
外来植物 Exotic plants	30	9.65	20.9	16.76	98.14
P values		0.061	0.0001	0.005	0.137

根据 Baruch 和 Goldstein^[31]

水生植物根据生长习性可分为挺水植物、浮叶植物和沉水植物等几种类型。Cavalli 等^[22]研究了河岸水体-岸边湿地-陆地 3 种栖息地的植物,发现生长于河水的沉水植物的光合速率和 PNUE 均低于水陆两生植物和陆生植物,与陆生植物的差异显著,而湿生与陆生区植物的光合速率及 PNUE 的差异不显著。本研究所选用的 11 种植物属挺水植物,与 Cavalli 等^[22]所选的水陆中间过渡带的植物相类似。与异地森林植物在自然条件下观测结果^[31]相比,从表 3 和表 4 可见,本试验结果,无论的本地植物或外来引种植物,SLA 极为相近,光合速率比森林植物高,而叶片氮含量低于森林植物,最终叶片 PNUE 高于森林植物,虽然研究地分属热带与亚热带地区,有一定的气候相似性,但除了物种间的差异外,实验的土壤养分条件和测定环境(如光照、空气温湿度)的差异均能影响植物的光合作用能力、叶片氮含量及叶片结构,从而影响到植物的 PNUE。由此可见,相比沉水植物,挺水植物受水体 CO_2 低、光照强度弱等不利因素的影响较小,在生存环境中更具竞争优势。

除了发现 SLA 与 PNUE 存在显著正相关系外,本研究还发现,11 种植物 SLA 与 P_{sat} 呈正相关关系,与以质量为基础单位的 P_{sat} ($\mu\text{mol kg}^{-1} \text{s}^{-1}$) 呈显著正相关(图 2D, $R^2 = 0.575$),与以面积为基础的 P_{sat} ($\mu\text{mol m}^{-2}$

s^{-1}) 的相关性则不显著(图 2B, $R^2 = 0.249$); SLA 与以质量基础 P_{sat} 的显著相关性这一结果与 Reich 等^[33]、Poorter 和 Evans^[16]的研究结果相一致,且 Poorter 和 Evans^[16]的研究结果也表明,SLA 与分别与面积基础和以质量基础的光合速率呈现出不同的变化趋势。由于植物种间的相对生长率与以质量为基础的光合速率具有更强的相关关系^[34],因此,在比较分析种间 SLA 与光合速率的关系时采用质量基础单位的光合速率更为合适。其他方面,11 种植物 SLA 与 TN(面积基础, $mmol/m^2$)(图 2C)、TN($mmol/m^2$)与 PNUE(图 3)均呈显著的负相关, R^2 分别为 0.565 和 0.699),与 Rosati 等^[35]和 Benomar 等^[18]的研究结果具有一致的相关性,表明植物叶片 SLA 在揭示植物叶片光合速率、叶片氮含量变化等方面充当重要角色。

4 结论

综上所述,11 水生植物在底泥养分富集化条件下生长良好,种植 1 年后的测定结果表明:植物种间的 SLA 层次比较分明,最高的大叶皇冠草与最低的鸢尾草相差近 3 倍。植物种间的 P_{sat} ($\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$) 在 3.76—21.53 之间,最大值比最小值高达 5.7 倍。种间的 PNUE 从 42.53(鸢尾草)至 655.8(天使花),美人蕉、水罂粟、风车草和香蒲的 PNUE 值均较高,这些植物的 PNUE 显著高于较低 PNUE 的菖蒲、蓝花草和鸢尾草。种间 SLA 分别与 PNUE 和 P_{sat} ($\mu mol\ kg^{-1}\ s^{-1}$) 呈显著的正相关,SLA 和 P_{sat} ($\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$) 分别与 TN($mmol/m^2$) 呈显著负相关。外来植物的 PNUE、SLA、 P_{sat} 和 TN 显著高于本地植物,说明外来水生植物在养分富集化环境下能更有效地利用资源,具有潜在的高生长速率和种间竞争优势。

参考文献 (References):

- [1] 李光明, 钟继洪, 李淑仪, 郑武. 广州市河涌底泥污染现状调查与评价. 广州环境科学, 2005, 20(4): 1-5.
- [2] Tanner C C. Plants as ecosystem engineers in subsurface-flow treatment wetlands. Water Science and Technology, 2001, 44(11/12): 9-17.
- [3] 雒维国, 王世和, 黄娟, 鄢璐, 黄俊. 植物光合及蒸腾特性对湿地脱氮效果的影响. 中国环境科学, 2006, 26(1): 30-33.
- [4] Akrotas C S, Tsihrintzis V A. Effect of temperature, HRT, vegetation and porous media on removal efficiency of pilot-scale horizontal subsurface flow constructed wetlands. Ecological Engineering, 2007, 29(2): 173-191.
- [5] Brisson J, Chazarenc F. Maximizing pollutant removal in constructed wetlands: should we pay more attention to macrophyte species selection? Science of the Total Environment, 2009, 407(13): 3923-3930.
- [6] Stefanakis A I, Tsihrintzis V A. Effects of loading, resting period, temperature, porous media, vegetation and aeration on performance of pilot-scale vertical flow constructed wetlands. Chemical Engineering Journal, 2012, 181-182: 416-430.
- [7] Gagnon V, Chazarenc F, K  iv M, Brisson J. Effect of plant species on water quality at the outlet of a sludge treatment wetland. Water Research, 2012, 46(16): 5305-5315.
- [8] Reilley K A, Banks M K, Schwab A P. Dissipation of polycyclic aromatic hydrocarbons in the rhizosphere. Journal of Environmental Quality, 1996, 25(2): 212-219.
- [9] Hikosaka K. Interspecific difference in the photosynthesis-nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. Journal of Plant Research, 2004, 117(6): 481-494.
- [10] Field C, Mooney H A. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants//Givnish T J, ed. On the Economy of Plant Form And Function. Cambridge: Cambridge University Press, 1986: 25-55.
- [11] Poorter H, Remkes C, Lambers H. Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate. Plant Physiology, 1990, 94(2): 621-627.
- [12] Mulkey S S, Smith A P, Wright S J. Comparative life history and physiology of two understory Neotropical herbs. Oecologia, 1991, 88(2): 263-273.
- [13] Lloyd J, Syvertsen J P, Kriedemann P E, Farquhar G D. Low conductances for CO_2 diffusion from stomata to the sites of carboxylation in leaves of woody species. Plant, Cell & Environment, 1992, 15(8): 873-899.
- [14] Pons T L, van der Werf A, Lambers H. Photosynthetic nitrogen use efficiency of inherently slow-and fast-growing species: possible explanations for observed differences//Roy J, Garnier E, eds. A Whole-Plant Perspective of Carbon-Nitrogen Interactions. The Hague: SPB Academic Publishing, 1994: 61-77.
- [15] Reich P B, Walters M B, Kloeppel B D, Ellsworth D S. Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous

- tree species. *Oecologia*, 1995, 104(1): 24-30.
- [16] Poorter H, Evans J R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia*, 1998, 116(1/2): 26-37.
- [17] Quero J L, Villar R, Marañón T, Zamora R. Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: physiological and structural leaf responses. *New Phytologist*, 2006, 170(4): 819-834.
- [18] Benomar L, DesRochers A, Larocque G R. Changes in specific leaf area and photosynthetic nitrogen-use efficiency associated with physiological acclimation of two hybrid poplar clones to intraclonal competition. *Canadian Journal of Forest Research*, 2011, 41(7): 1465-1476.
- [19] Chen J, Wang C, Wu F H, Wang W H, Liu T W, Chen J, Xiao Q, He B Y, Zheng H L. Variation of nitric oxide emission potential in plants: a possible link to leaf N content and net photosynthetic activity. *Journal of Plant Ecology*, 2015, 8(3): 313-320.
- [20] Heberling J M, Fridley J D. Invaders do not require high resource levels to maintain physiological advantages in a temperate deciduous forest. *Ecology*, 2016, 97(4): 874-884.
- [21] Liu M C, Kong D L, Lu X R, Huang K, Wang S, Wang W B, Qu B, Feng Y L. Higher photosynthesis, nutrient- and energy-use efficiencies contribute to invasiveness of exotic plants in a nutrient poor habitat in northeast China. *Physiologia Plantarum*, 2017, 160(4): 373-382.
- [22] Cavalli G, Baattrup-Pedersen A, Riis T. Nutrient availability and nutrient use efficiency in plants growing in the transition zone between land and water. *Plant Biology*, 2016, 18(2): 301-306.
- [23] Horton J L, Neufeld H S. Photosynthetic responses of *Microstegium vimineum* (Trin.) A. Camus, a shade-tolerant, C₄ grass, to variable light environments. *Oecologia*, 1998, 114(1): 11-19.
- [24] Lambers H, Chapin III F S, Pons T L. *Plant Physiological Ecology*. 2nd ed. New York: Springer, 2008.
- [25] 向速林, 朱梦圆, 朱广伟, 许海. 太湖东部湖湾水生植物生长区底泥氮磷污染特征. *沉积学报*, 2014, 32(6): 1083-1088.
- [26] Chazdon R L, Field C B. Determinants of photosynthetic capacity in six rainforest *Piper* species. *Oecologia*, 1987, 73(2): 222-230.
- [27] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S, Uhl C. Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. I. Patterns among species and communities. *Oecologia*, 1994, 97(1): 62-72.
- [28] Garnier E, Gobin O, Poorter H. Nitrogen productivity depends on photosynthetic nitrogen use efficiency and on nitrogen allocation within the plant. *Annals of Botany*, 1995, 76(6): 667-672.
- [29] Reich P B, Walters M B. Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. II. Variation in nitrogen vis-a-vis specific leaf area influences mass- and area-based expressions. *Oecologia*, 1994, 97(1): 73-81.
- [30] Ellsworth D S, Reich P B. Photosynthesis and leaf nitrogen in five Amazonian tree species during early secondary succession. *Ecology*, 1996, 77(2): 581-594.
- [31] Baruch Z, Goldstein G. Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO₂ assimilation of native and invasive species in Hawaii. *Oecologia*, 1999, 121(2): 183-192.
- [32] Durand L Z, Goldstein G. Photosynthesis, photoinhibition, and nitrogen use efficiency in native and invasive tree ferns in Hawaii. *Oecologia*, 2001, 126(3): 345-354.
- [33] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, 94(25): 13730-13734.
- [34] Walters M B, Kruger E L, Reich P B. Relative growth rate in relation to physiological and morphological traits for northern hardwood tree seedlings: species, light environment and ontogenetic considerations. *Oecologia*, 1993, 96(2): 219-231.
- [35] Rosati A, Esparza G, DeJong T M, Percy R W. Influence of canopy light environment and nitrogen availability on leaf photosynthetic characteristics and photosynthetic nitrogen-use efficiency of field-grown nectarine trees. *Tree Physiology*, 1999, 19(3): 173-180.