

DOI: 10.20103/j.stxb.202211033144

曹光秀, 黄立成, 刘成前, 张志中, 朱宇, 潘珉. 滇池不同水环境对马来眼子菜叶绿素荧光诱导动力学参数的影响. 生态学报, 2024, 44(19): 8520-8531.

Cao G X, Huang L C, Liu C Q, Zhang Z Z, Zhu Y, Pan M. Effects of different water environments in Dianchi Lake on the Kinetic Parameters of Chlorophyll Fluorescence induction of *Potamogeton wrightii* Morong. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(19): 8520-8531.

滇池不同水环境对马来眼子菜叶绿素荧光诱导动力学参数的影响

曹光秀^{1,2}, 黄立成^{1,2}, 刘成前^{1,2}, 张志中^{1,2}, 朱宇^{1,2}, 潘珉^{1,2,*}

1 昆明市滇池高原湖泊研究院, 昆明 650228

2 滇池湖泊生态系统云南省野外科学观测研究站, 昆明 650228

摘要: 不同营养状态的水体环境对沉水植物的生长具有不同影响, 可表现在植物体的生长、生理状况及光合作用等多个方面。选取滇池沉水植物优势种之一的马来眼子菜 (*Potamogeton wrightii* Morong) 作为研究对象, 采集 5 个不同营养状况水质条件下生长的完整植株, 分析其生理特征及与叶绿素荧光诱导动力学参数的相关性。结果发现 5 个采样点水质营养状况分级虽不同, 但水下光照强度平均值与水深的指数拟合系数 (R^2) 都在 0.9 以上; 植物生长表征来看, 各采样点叶片长度差异性显著 ($P < 0.05$), 叶宽差异性均不显著 ($P > 0.05$); 生理数据显示水质处于中营养状态下的植株体内的 CAT 酶、可溶性糖及叶绿素含量最高, MDA、AA 和 H_2O_2 含量较低, 生长状态优于其他富营养化水环境下的植株。植株叶片叶绿素荧光参数和性能指数变化规律不显著 ($P < 0.05$), 通过 Mantel 检验得出不同水体中 COD、TN、Chl a 与植物光合参数的相关性显著 ($P < 0.05$), 植物叶片中 CAT、Car、N、AA、Chl a 与光合参数的相关性显著 ($P < 0.05$)。目前采集的 5 个区域马来眼子菜生长虽受一定影响, 但总体来看在调查区域现有水质条件下生长相对较好, 适合作为滇池沉水植物恢复的先锋种。

关键词: 马来眼子菜; 沉水植物; 光合荧光参数; 植物酶活性; 水质; 滇池

Effects of different water environments in Dianchi Lake on the Kinetic Parameters of Chlorophyll Fluorescence induction of *Potamogeton wrightii* Morong

CAO Guangxiu^{1,2}, HUANG Licheng^{1,2}, LIU Chengqian^{1,2}, ZHANG Zhizhong^{1,2}, ZHU Yu^{1,2}, PAN Min^{1,2,*}

1 Institute of Dianchi & Plateau lakes, Kunming 650228, China

2 Dianchi Lake Ecosystem Observation and Research Station of Yunnan Province, Kunming 650228, China

Abstract: The water environment under different nutritional conditions has different effects on the growth of submerged plants, which can be manifested in various aspects such as plant growth, physiological status, and photosynthesis. *Potamogeton wrightii* Morong, one of the dominant species of submerged plants in Dianchi Lake, was selected as the research object. The physiological characteristics and their correlation with chlorophyll fluorescence induction kinetic parameters of complete plant grown under 5 different nutritional and water quality conditions were analyzed. The analysis found that although the nutrient status grading of water quality at the five sampling points was different, the exponential fitting coefficient between the average value of underwater light intensity and water depth was above 0.9. From the perspective of growth characterization, there was significant difference in leaf length among sampling points ($P < 0.05$), while there was no significant difference in leaf width among sampling points ($P > 0.05$). Physiological data shows that

基金项目: 云南省科技厅野外科学观测研究建设专项 (202305AM340008); 云南省科技厅 2022 年度省市一体化项目 (202202AH210006); 云南 (昆明) 刘永定院士工作站 (YSZJGZZ-2020018)

收稿日期: 2022-11-03; **网络出版日期:** 2024-07-19

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: panmin333@foxmail.com

Malayan cabbage, which is in a medium nutrient state, has the highest levels of catalase, soluble sugars, and chlorophyll in its body, while lower levels of malondialdehyde, amino acids, and hydrogen peroxide. Its growth status is better than that of plants in other eutrophic water environments. The variation of chlorophyll fluorescence parameters and performance index in the leaves of plant grown under different nutritional conditions was not significant ($P < 0.05$). Through Mantel test, the correlation between chemical oxygen demand, total nitrogen, chlorophyll a and photosynthetic parameters in different water bodies was significant ($P < 0.05$), while the correlation between catalase, carotenoids, total nitrogen, amino acids, chlorophyll a and photosynthetic parameters in plant leaves was significant ($P < 0.05$). Although the growth of *Potamogeton wrightii* Morong in the study area is affected to some extent, overall, its growth status is relatively good under the existing water quality conditions in the survey area, and it is suitable for being a pioneer species for the restoration of submerged plants in the Dianchi Lake.

Key Words: *Potamogeton wrightii* Morong; submerged plants; Photosynthetic fluorescence parameters; plant enzyme activity; water quality; Dianchi Lake

水生植物是水体重要初级生产者,是水生态系统的重要组成部分之一,而沉水植物是所有水生植物中与水环境关系最为密切的生活型植物^[1]。沉水植物大部分生理周期都在水下完成,其根茎叶都有吸收水体矿物质营养的能力^[2]。通过沉水植物恢复与重建是富营养化水体治理的主要措施之一,但由于沉水植物的生长受水体营养条件及各种理化性质的影响,其群落恢复受水体生境条件诸多因素的制约^[3]。因此,对于沉水植物的恢复研究来说,应明确不同水体沉水植物恢复的限制因子,改善不利于沉水植物生长的环境因子,为沉水植物恢复创造良好的生境条件,是沉水植物群落结构恢复并稳定的关键^[4]。

关于沉水植物生长限制因子的研究近几年关注度也比较高。在光合生理方面,当水体环境对沉水植物生长产生胁迫时,细胞内物质固有的平衡遭到破坏,会影响植物细胞的光合、呼吸及其他代谢过程^[5]。光合色素是植物吸收和利用光能的基础物质,其含量与植物光合能力密切相关,影响植物的生长和发育^[6]。目前常用的分析叶绿素荧光诱导动力学曲线所蕴含的光合作用信息,是无损测定叶片光合性能的常用手段^[7-8],比如通过黑暗处理能诱导植物叶片叶绿素的降解,可用于控制不同光照条件下植物生长状况的研究^[9-10]。而实际复杂的水环境对沉水植物生长的影响不仅表现在光合色素变化上,且在不同生理指标上及植物的生长表征上都会有不同程度的体现,因此需通过综合评价来分析水质对沉水植物的影响机制^[11]。对于复杂的水体环境,需要选取一种能将水质与植物的两大类数据进行相关分析的方法,而 Mantel 检验的优势即对两个矩阵相关关系的检验^[12],该检验方法从 1967 年 Nathan Mantel 提出以来,在群落生态学、物种与环境相关性等方面得到广泛应用^[13]。Mantel-tests 是确定两组距离测度矩阵之间相关性的相关性测试方法,用于判断一个矩阵中的样本距离与另一矩阵中的样本距离是否相关^[14]。因此,本研究将采用 Mantel 检验法,把水质因素及植物生理指标等因素结合起来,对植物叶绿素荧光诱导动力学参数的影响进行分析。

关于滇池沉水植物恢复的相关研究,金相灿等学者 20 世纪 90 年代初在滇池草海开展了现场试验,表明在滇池内只要合理控制水环境因子,恢复沉水植物群落是切实可行的^[5]。作为滇池沉水植物优势种之一的马来眼子菜(*Potamogeton wrightii* Morong)^[15],是眼子菜科多年生沉水草本植物,地下茎发达,在长江中下游湖泊中分布极其广泛^[16]。该物种对水质有着较广的耐受范围^[17],在滇池水环境处于持高营养盐的环境情况下,植株分布面积未出现减少,甚至在滇池外海多个湖湾均有分布,是研究湖泊水质对沉水植物影响的较理想材料^[16]。因此本研究采用原位调查的方法,研究不同水质环境条件下马来眼子菜叶片中各营养元素及酶活性含量对光合荧光参数响应的差异,探讨其生理变化特征,为揭示湖泊沉水植物恢复先锋物种选取提供科学依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

选取云南九大高原湖泊中面积最大的滇池(24°40′—25°02′N, 102°37′—102°48′E)作为研究区域。滇池流域地处低纬度高海拔地区,年均气温为 16.1℃,年均降雨量为 972.24mm,年均日照数为 2177h,年均风速为 2.59m/s,昼夜温差大,干湿季分明,属亚热带高原季风气候。研究区位于云南省昆明市南部是地质构造断陷形成的高原永久性淡水湖泊,隶属金沙江水系,是半封闭湖泊,湖水交换速度慢,正常高水位为 1887.5m。北部的海埂大坝将湖体分为北面草海和南面外海两部分,草海面积约 10.7km²,平均水深 2.5m,外海面积约 297.9km²,平均水深 4.3m。

1.2 样地选择及水质测定

参考《滇池水生生物监测及系统功能研究 2020 年总结报告》及以往学者滇池水生植物调查结果^[16],选取 5 个不同营养状态水质环境且马来眼子菜为沉水植物优势种的采样区域,分别为大泊口、淤泥河、大咀头、古城河、昆阳(图 1),在距离湖岸 3m 的位置作为植物的采样点,具体采样点分布示意图见图 1,各采样点的水质数据见表 1。

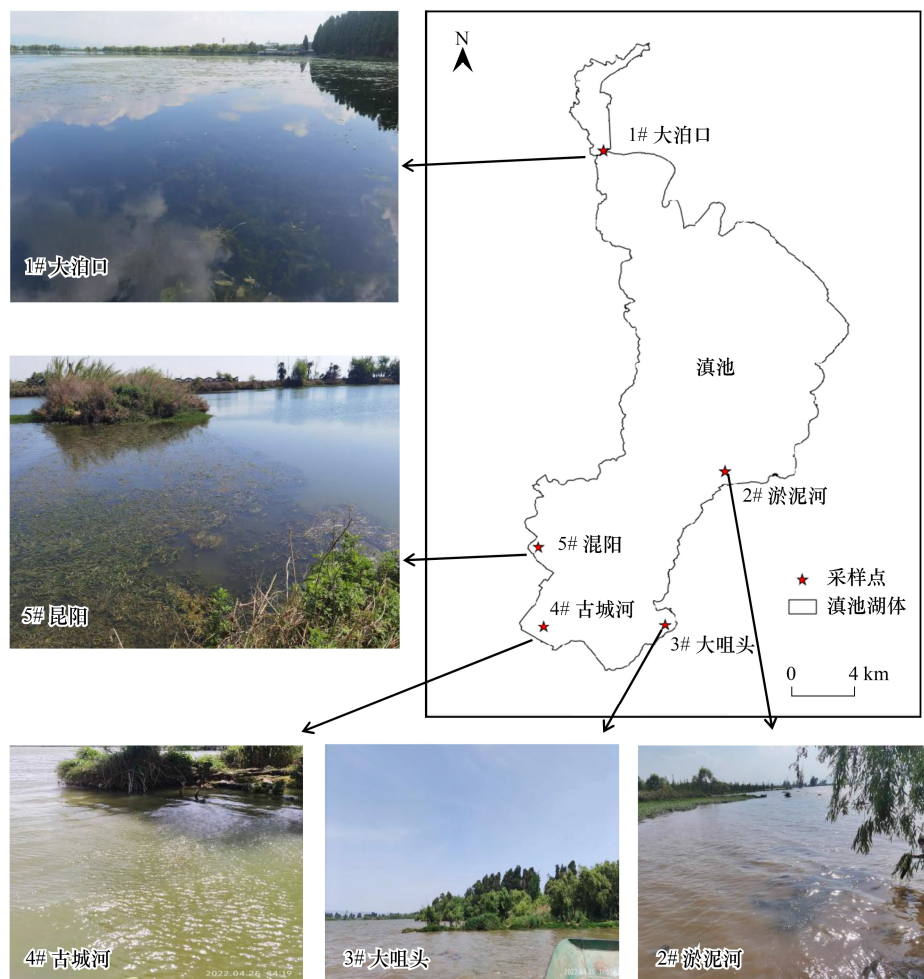


图 1 马来眼子菜采样点分布示意图

Fig.1 Distribution of sampling points of *Potamogeton wrightii* Morong

各水质指标的检测方法为:化学需氧量 COD 采用重铬酸盐法,总磷 TP 采用钼酸铵分光光度法,总氮 TN 采用碱性过硫酸钾消解紫外分光光度法,氨氮 NH₄⁺-N 采用纳氏试剂分光光度法,硝态氮 NO₃⁻-N 采用离子色谱

法,溶解性总氮 DTN 采用碱性过硫酸钾消解紫外分光光度法,溶解性总磷 DTP 采用钼酸铵分光光度法,悬浮颗粒物 SS 采用重量法,叶绿素 a Chla 采用分光光度法,用 YSI 便携式多参数水质测定仪 Professional Plus 现场记录溶氧 DO、总溶解性固体 TDS、pH 值,用透明度盘记录水体透明度 SD、水深 DTW。采用 MQ-510 全光谱水下光量子测量仪(光谱响应范围为 389—692nm±5nm,测量范围为 0—4000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,测量水体表面以下 0—1m 处每隔 0.05m 的光照强度,每层记录 4—5 个 PAR 值,剔除明显的异常值,取平均值作为该层的 PAR 光照强度。水质营养状态分级方法采用综合营养指数法(TLI)^[18]。

表 1 不同采样点各水质指标差异性

Table 1 Differences of water environment indexes at different sampling points

水质指标 Water quality index	1# No. 1	2# No. 2	3# No. 3	4# No. 4	5# No. 5	平均值±标准差 Mean±SD
化学需氧量 Chemical oxygen demand	26	54	51	42	47	44.00±11.02a
总磷 Total phosphorus	0.05	0.33	0.3	0.25	0.08	0.20±0.13a
总氮 Total nitrogen	0.72	2.66	2.21	2.53	1.25	1.87±0.85a
氨氮 Ammonia nitrogen	0.09	0.19	0.18	0.40	0.13	0.20±0.12a
硝态氮 Nitrate nitrogen	0.13	0.45	0.33	0.44	0.13	0.30±0.16a
溶解性总氮 Dissolved total nitrogen	0.03	1.57	1.48	1.69	0.03	0.96±0.85ab
溶解性总磷 Dissolved total phosphorus	0.50	0.03	0.03	0.04	0.87	0.29±0.38b
悬浮物颗粒 Suspended particles	4	78	76	38	9	41.00±35.34ab
叶绿素 a Chlorophyll a	4	81	73	52	25	47.00±32.37a
溶氧 Dissolved oxygen	9.44	7.6	6.86	9.54	10.52	8.79±1.51a
总溶解性固体 Total dissolved solids	377	266.9	348.4	322.4	341.9	331.32±40.99a
酸碱度 pH	9.13	9.71	7.49	7.72	7.66	8.34±1.01a
透明度 Transparency	72	100	28	35	61	59.20±29.12a
水深 Water depth	130	120	50	80	100	96.00±32.09a
营养状态分级 Nutritional status grading	中营养	重度富营养	中度富营养	中度富营养	中度富营养	轻度富营养

表中数据除透明度和水深单位为 cm,其余数据单位为 mg/L;“平均值±标准差”小写字母相同表示数值之间差异不显著($P > 0.05$)

1.3 沉水植物样品采集及指标测定

每个采样点,在距离湖岸 3m 马来眼子菜生长旺盛的位置停船用采草器(35cm×35cm)进行样品采集,将采集好的沉水植物挑选比较完整的 3 株用直尺测量每株植物叶长和叶宽;接着每株植物选取选 3—5 片叶子,将叶片用叶夹夹住暗适应 20min,之后用连续激发式荧光仪(Handy PEA 植物效率仪)测定不同水质中植株叶片的叶绿素荧光诱导动力学曲线及叶绿素荧光参数^[9]。并拍照记录每个采样点的现场照片(图 1),经纬度采用两步路 APP 进行记录,用采水器取 2.5L 水样带回实验室分析水质指标(表 1);用水下照度计测量水面至水下 1m(每下降 0.05m 测一个值)的光照强度值。

沉水植物在现场用蒸馏水清洗干净,用锡纸包裹严实标上编号放入液氮罐内储存,带回实验室分析样品的生理指标,其中植物全氮 N 采用硫酸-双氧水消解-凯氏定氮法^[19],全磷 P 采用硫酸-双氧水消解-钼钼黄比色法^[20],总有机碳 TOC 采用重铬酸钾-硫酸氧化法^[21],超氧化物歧化酶 SOD 采用 WST 法,过氧化氢酶 CAT、过氧化物酶 POD、丙二醛 MDA、可溶性糖 WSS、叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素总含量 Chl、类胡萝卜素 Car、过氧化氢 H_2O_2 均使用试剂盒(苏州格雷斯生物技术股份有限公司)样板法,氨基酸 AA 采用茚三酮显色法,淀粉 Amy 采用蒽酮比色法。

1.4 数据分析方法

采用 R 4.0.5 软件进行数据统计分析,包括水质数据、叶绿素荧光参数、性能指数多样本间的比较采用单因素方差分析(One-way ANOVA)方法中的 LSD 多重比较($P < 0.05$);光合参数箱式图采用"boxplert.R"函数绘制;叶长、叶宽、植物生理数据用“ggplot2”包绘制不同采样点的显著性分组柱状图;植物光合参数对水质数据及植物生理数据的响应分析用“corrplot”包、“vegan”包、“ggcor”包、“ggplot2”包绘制光合参数与环境因子及植物生理指标之间的 Mantel.tests 图。采用 Excel 对每个深度的光照强度平均值与水深进行指数拟合。采用

Strasser 的 O-J-I-P test 的分析方法计算叶绿素荧光快速诱导动力学曲线数据及各种荧光参数^[9,22],水质数据及植物生理数据与植物光合参数的相关性分析采用 Mantel 检验法。

2 结果与分析

2.1 不同水环境下光合有效辐射垂向特征

水下光强,特别是光合作用有效辐射是沉水植物的必需环境因子,通过影响水体溶氧量成为沉水植物生长的间接生态因子^[1]。每个采样点不同深度的光照强度平均值与水深进行指数拟合(图 2),各采样点的指数拟合系数(R^2)都在 0.9 以上(表 2),其中 3#点和 4#点的拟合效果最好,拟合系数均在 0.96 以上,1#点和 2#点次之,5#点较差,测量值受天气状况及水下植物遮挡的影响,但总体来说拟合效果较好。

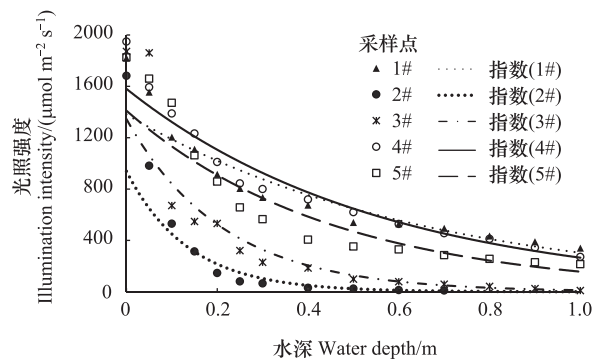


图 2 各采样点 PAR 强度垂直分布特征

Fig.2 Vertical distribution characteristics of PAR intensity at each sampling point

PAR: 光合有效辐射

表 2 各采样点 PAR 强度随水深变化指数拟合公式

Table 2 Fitting formula of PAR intensity with water depth at each sampling point

采样点 sampling point	1# No.1	2# No.2	3# No.3	4# No.4	5# No.5
指数拟合公式 Exponential fitting formula	$y = 1381.9e^{-1.514x}$	$y = 939.04e^{-7.348x}$	$y = 1345.3e^{-4.701x}$	$y = 1580.6e^{-1.783x}$	$y = 1410.6e^{-2.198x}$
拟合度 R^2 R -squared	0.926	0.938	0.969	0.970	0.907

PAR: 光合有效辐射 Photosynthetically radiation

2.2 不同水环境下植物生理生化性质

2.2.1 不同水环境下植物叶片长宽情况

不同水环境下生长的马来眼子菜叶片长度和宽度均有所不同,每个采样点至少测量 5 株共 50 片以上叶子的长度和宽度值绘制柱状图(图 3)。分别对每个采样点叶片长度、宽度数据进行显著性分析,从柱状图上方标有的差异性字母显示各点叶片长度差异差异性显著($P < 0.05$),且 4#点平均叶片长度最长,1#点最短,长

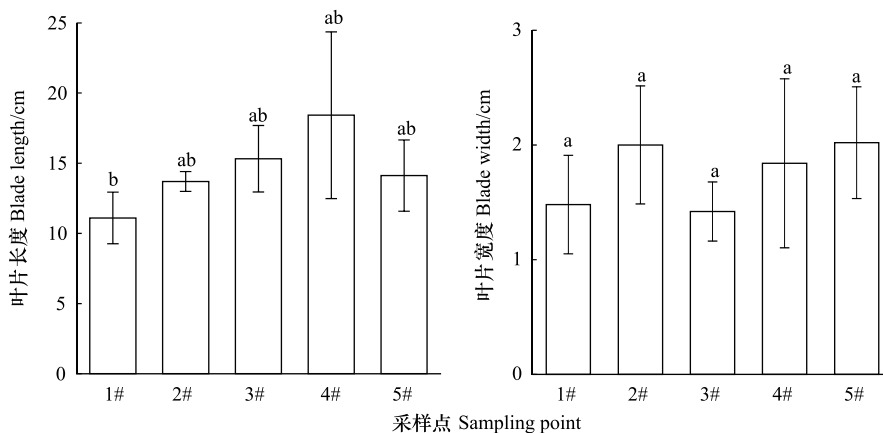


图 3 各采样点叶片长度、宽度的差异特征

Fig.3 Difference characteristics of blade length and width at each sampling point

图内小写字母相同代表数值间差异不显著

度平均值为 14.53cm,变化范围在 8.4—25cm 之间;从叶片宽度来看,所有点位之间的叶片宽度差异性均不显著 ($P>0.05$),宽度平均值为 1.75cm,变化范围在 0.9—2.5cm 之间。

2.2.2 不同水环境下植物生理生化指标特征

通过数据分析发现不同水质环境下生长的马来眼子菜各生理指标差异性各有不同(图 4),5 个采样点植

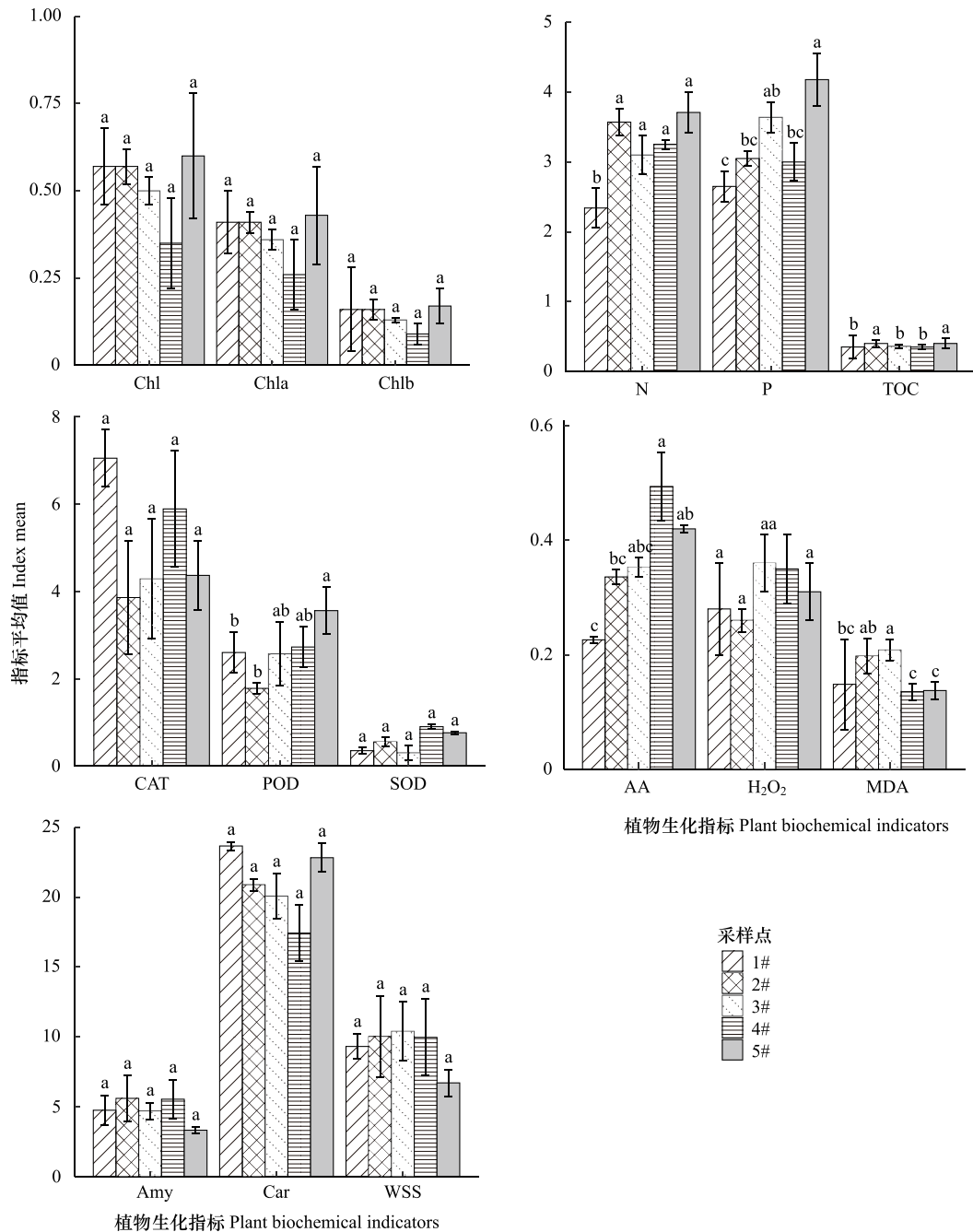


图 4 不同水环境下各生理指标特征

Fig.4 Characteristics of physiological indicators under different water environments

图上方小写字母相同表示数值间差异不显著 ($P>0.05$); 植物生化指标 Chl: 叶绿素 Chlorophyll (mg/g); Chl a: 叶绿素 a Chlorophyll a (mg/g); Chl b: 叶绿素 b Chlorophyll b (mg/g); N: 全氮 Total Nitrogen (mg/g); P: 全磷 Total Phosphorus (mg/g); TOC: 总有机碳 Total Organic Carbon (mg/g); CAT: 过氧化氢酶 Catalase ($\mu\text{mol}^{-1} \text{min}^{-1} \text{g}^{-1}$); POD: 过氧化物酶 Peroxidase ($\mu\text{mol}^{-1} \text{min}^{-1} \text{g}^{-1}$); SOD: 超氧化物歧化酶 Superoxide dismutase (mg/g); AA: 氨基酸 amino acids ($\mu\text{mol/g}$); H₂O₂: 过氧化氢 hydrogen peroxide ($\mu\text{mol/g}$); MDA: 丙二醛 Malondialdehyde ($\mu\text{mol min}^{-1} \text{g}^{-1}$); Amy: 淀粉 Starch (mg/g); Car: 类胡萝卜素 Carotenoids (mg/g); WSS: 可溶性糖 Soluble sugars (mg/g)

物叶绿素总含量、叶绿素 a、叶绿素 b 变化规律一致,5#点最高,4#点最低,其次为 1#、2#、3#,并且各点位之间数据差异均不显著($P>0.05$);全氮(N)除 1#点位与其余四个点差异显著外,其他四个点差异均不显著($P>0.05$);全磷(P)5 个点位数据差异性均显著($P<0.05$),且全氮和全磷的平均值呈现出 5#点最高 1#点最低;有机碳(TOC)总含量 2#点略高于 5#点,4#点最低;三种酶中除过氧化物酶(POD)各点之间数据存在差异性显著外($P<0.05$),另外过氧化氢酶(CAT)和超氧化物歧化酶(SOD)各点之间数据差异性均不显著($P>0.05$);其余生理数据除氨基酸(AA)和丙二醛(MDA)各采样点之间差异性显著外($P<0.05$),过氧化氢(H_2O_2)、可溶性糖(WSS)、淀粉(Amy)、类胡萝卜素(Car)、可溶性糖(WSS)各采样点之间差异性不显著($P>0.05$);综合来看,1#点位的植株生长状态最佳,植物体内清除体内有害自由基的过氧化氢酶含量和植物能直接利用的能源物质可溶性糖,以及光合色素叶绿素含量最高,而反应植物遭受环境胁迫产生的丙二醛、氨基酸、 H_2O_2 含量较低,可能与该点位水质条件最优有关。

2.3 不同水环境下植物光合参数对比

2.3.1 不同水环境对马来眼子菜叶绿素荧光参数和性能指数的影响

通过箱式图比较分析,不同水质条件下生长的马来眼子菜叶片的叶绿素荧光参数和性能指数有所不同(图 5)。5 个点位的植物叶片初始荧光 F_0 差异性不显著($P>0.05$),PS II 最大光化学量子产量 F_v/F_m 值差异性显著($P<0.05$), F_v/F_m 值最大值为 2#点位 0.826,所有点位 F_v/F_m 值均小于 0.83;以吸收光能为基础的性能

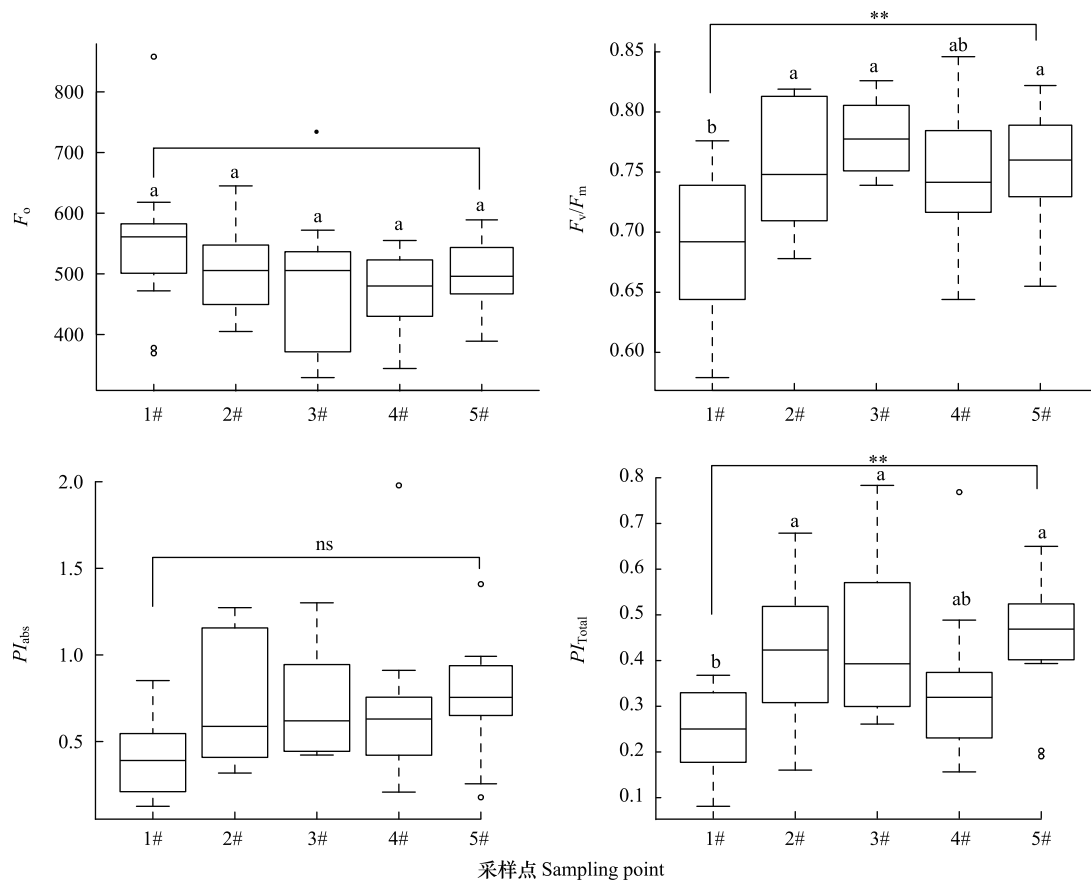


图 5 不同水质条件下生长的马来眼子菜叶片的叶绿素荧光参数和性能指数

Fig.5 Chlorophyll fluorescence parameters and performance index of leaves of *Potamogeton wrightii* Morong under different water quality conditions

P 值 '****' 为 0—0.0001; '***' 为 0.001—0.001; '**' 为 0.001—0.01; '*' 为 0.01—0.05; '.' 为 0.05—0.1; 'ns' 为 1; F_0 : 初始荧光 minimal fluorescence; F_v/F_m : 光系统 II 的最大量子产额 maximum photochemical efficiency of PS II; PI_{abs} : 性能指数(以吸收光能为基础) Performance indexes; PI_{Total} : 总性能指数(以吸收光能和以单位面积为基础) Total Performance Index

指数 PI_{abs} 差异性不显著 ($P>0.05$), 2#、3#和 4#点中位数大小基本一致, 其余 5#、1#点次之; 以吸收光能和以单位面积为基础的总性能指数 PI_{Total} 值差异性极显著 ($P<0.01$), 以 1#点和 4#点较明显, 5 个点位的 PI_{Total} 值大小变化与 PI_{abs} 值相似。

2.3.2 不同水环境对马来眼子菜叶片 PS II 反应中心能量流动比活性参数的影响

从分析结果来看(图 6), 5 个采样点的马来眼子菜叶片单位反应中心吸收光能 (ABS/RC) 差异性极显著

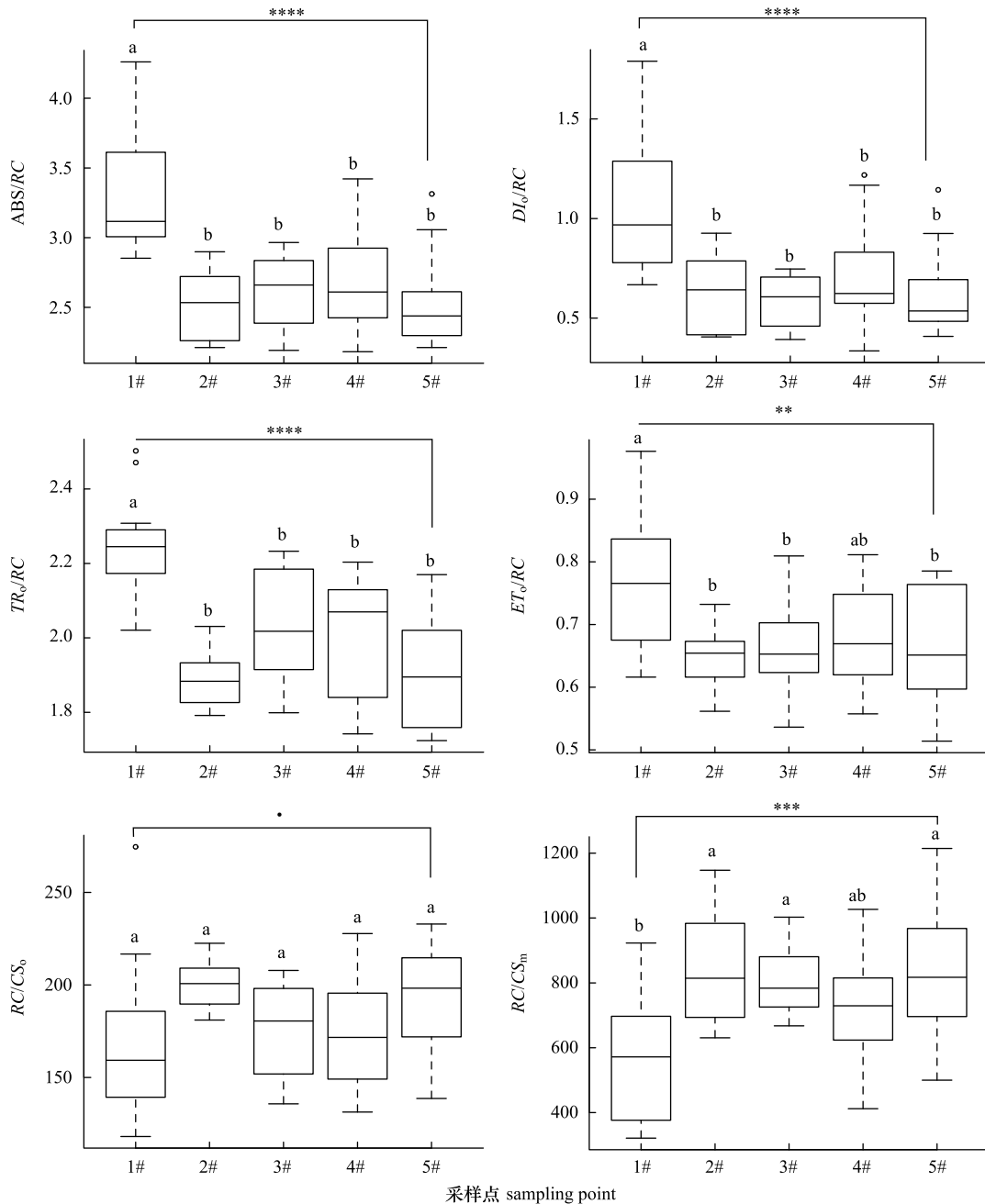


图 6 不同水环境下马来眼子菜叶片 PS II 反应中心能量流动比活性参数

Fig.6 The energy fluxes per reaction centre of *Potamogeton wrightii* Morong leaves under different water environmentsL

ABS/RC :单位反应中心吸收的光能 absorption flux per reaction center; DI_o/RC :单位反应中心耗散的能量 dissipated energy flux per reaction center; TR_o/RC :单位反应中心捕获的用于还原 QA 的能量 trapped energy flux per reaction center; ET_o/RC :单位反应中心捕获的用于电子传递的能量 electron transport flux per reaction center; RC/CS_o :单位面积中活性反应中心的密度 density of reaction center; RC/CS_m :单位面积有活性反应中心的数目 number of reaction center

($P < 0.01$), 1#点 ABS/RC 值最大, 比其他点位高出 0.3—0.7 之间, 与其他 4 个点比差异较显著; 单位反应中心耗散能量 (DI_0/RC) 参数值也是 1#点最大, 较其他 4 个点差异性极显著 ($P < 0.01$); 以及单位反应中心捕获的用于还原 Q_A 能量 (TI_0/RC) 参数值 1#点较其他 4 个点差异性极显著 ($P < 0.01$), 但其离散程度与 2#点几乎一致是 5 个点中离散度较小的两组; 单位反应中心捕获的用于电子传递能量 ET_0/RC 参数值显示 1#和 4#点位和其余 3 个点位之间的数据相比差异性极显著 ($P < 0.01$), 并且 1#点平均值最大, 其余四个点差别不大; 单位面积中活性反应中心密度 RC/CS_0 参数值差异性不显著 ($P > 0.05$), 2#点数据离散程度较其他 4 个点的离散程度低, 且均值最大; 单位面积有活性反应中心数目 RC/CS_m 值 1#点和 4#点较其他点差异性极显著 ($P < 0.01$), 且均值较其他三个点较小。

2.4 植物光合参数对水质及生理指标的响应分析

采用 Mantel 检验可将图中(图 7、图 8)左边各理化因子矩阵相关性热图与植物光合参数矩阵进行相关性连线, 不仅可以分析植物光合参数与水质生理指标的相关性, 还能通过检验图明显的展现出水质因子、生理指标之间存在的相关性。

2.4.1 植物光合参数对水质数据的响应分析

为了避免数据单位不同带来的分析误差, 对光合参数和水质数据均进行数据标准化处理, 再对三类光合参数和水质因子进行 Mantel 检验分析(图 7), 结果显示 COD 与光合性能指数和 PS II 反应中心能量流动比活性参数之间表现出显著相关性 ($0.01 < P < 0.05$), 说明化学需氧量是主要影响马来眼子菜光合性能指数和 PS II 反应中心能量流动比活性参数的水质因子; 从相关性连线粗细来看化学需氧量与叶绿素荧光参数、总氮和叶

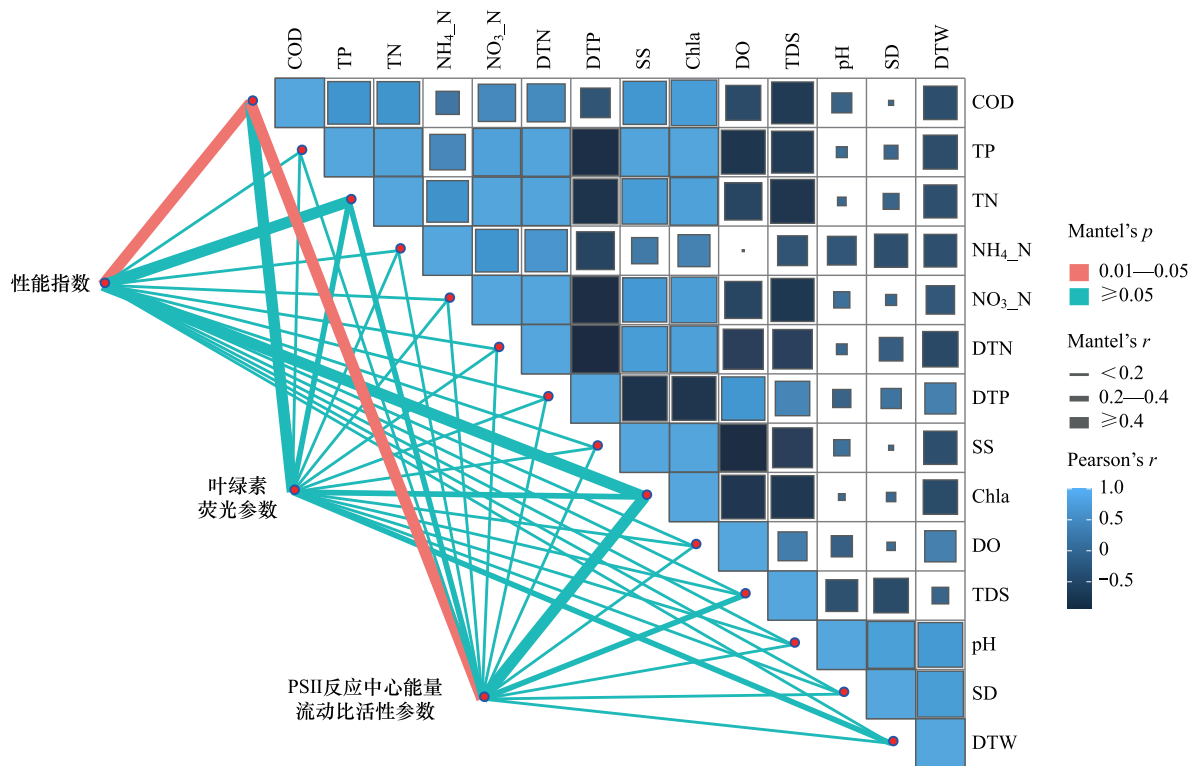


图 7 三类光合参数与水质因子的 Mantel 检验

Fig.7 Mantel test of photosynthetic parameters and water quality factors

图最右侧 Mantel's P 值大小用来做相关性连线的颜色选择: 0.01—0.05 表示光合参数与环境因子之间相关性显著, 用“—”连接, ≥ 0.05 表示相关性不显著, 用“—”连接; Mantel's r 值大小用来表示光合参数与各因子连线的粗细, 值由小到大连线由细到粗相关性由弱到强; Pearson's r 值大小表示各理化指标之间的相关性, 颜色表示相关性系数即图右侧小正方形; 中间连线部分的粗细和颜色分别代表 r 的统计量和显著性 P 值; 图上侧和图右侧指标与图 4 一致

叶绿素 a 与性能指数、叶绿素 a 与 PS II 反应中心能量流动比活性参数的相关性系数 $r \geq 0.4$; 总氮、叶绿素 a、水深与叶绿素荧光参数, 总氮、总溶解性固体与 PS II 反应中心能量流动比活性参数的相关性系数 $0.2 < r < 0.4$; 其余光合参数与水质因子之间相关性系数 $r \leq 0.2$ 。总体来说, 水质中化学需氧量、总氮、叶绿素 a 这三个指标对马来眼子菜叶片的叶绿素荧光光合参数的影响最大。

2.4.2 植物光合参数对植物生理指标的响应分析

对植物生理指标和酶活性数据均进行标准化处理, 将光合参数矩阵和生理因子矩阵进行 Mantel 检验分析(图 8), 从光合参数矩阵与各生理数据相关性连线颜色的结果显示三种光合参数与 CAT 之间相关性显著 ($0.01 < P < 0.05$), 过氧化氢酶是主要导致马来眼子菜叶片光合参数存在差异的主要生理影响因子; PS II 反应中心能量流动比活性参数与叶片中全氮之间相关性显著 ($0.01 < P < 0.05$), 全氮主要影响叶片 PS II 反应中心能量流动比活性参数。从相关性连线粗细来看, 叶绿素荧光参数与 N、Car、AA, 性能指数与 N、AA, PS II 反应中心能量流动比活性参数与 AA 的相关性系数 $r \geq 0.4$; 性能指数与 P、Car, PS II 反应中心能量流动比活性参数与 P 的相关性系数 $0.2 < r < 0.4$; 其余光合参数与生理指标之间相关性系数 $r \leq 0.2$ 。说明植物叶片中过氧化氢酶、类胡萝卜素、全氮、氨基酸、叶绿素 a 这几个指标对马来眼子菜叶片叶绿素荧光光合参数的影响最大。

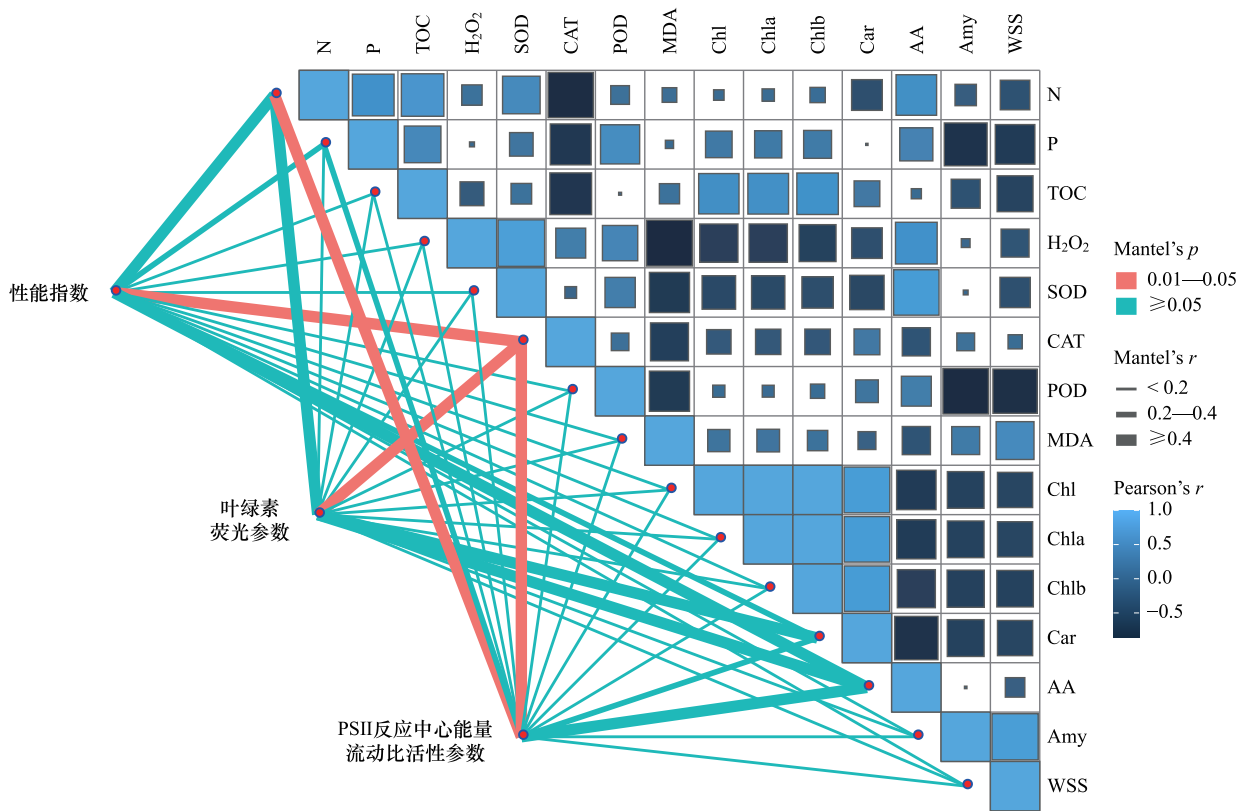


图 8 三类光合参数与植物生理指标及酶活性的 Mantel 检验

Fig.8 Mantel test of photosynthetic parameters to plant physiological indicators and enzyme activities

3 讨论

从植物叶片光合荧光参数来看, F_v/F_m 代表 PS II 最大光化学量子产量, 能反映 PS II 的内禀光能转换效率^[23]; 已有研究表明, F_v/F_m 不受物种的影响, 非胁迫条件下, 该参数的变化极小, 多数高等植物 F_v/F_m 约为 0.83; 当植物受到胁迫时, F_v/F_m 会显著降低^[24]。叶片叶绿素荧光与光合作用中各反应过程密切相关, 任何环境因子对光合作用的影响都可通过叶片叶绿素荧光动力学反映出来^[25]。从本实验结果可以看出, 5 种沉水

植物的 PS II 参数中 F_v/F_m 最大为 0.826 均略小于 0.83, 表明此次调查的 5 个点位的沉水植物 PS II 反应中心状态基本良好, 植物生长几乎受环境胁迫的影响不明显。分析马来眼子菜叶片 PS II 反应中心能量流动比活性参数, 能够准确的反映叶片光合器官对光能的吸收、转化和耗散等状况^[26]。从分析结果看出反应此参数的 6 个指标在各调查点位均表现出数据差异性极显著 ($P < 0.01$), 且 1# 点位前 4 个指标的平均值均高于其余点位, 可能与 1# 点位水质环境最优有关, 该点位植株的光合作用最为良好; 其余点位水体呈富营养化状态, 与于贵瑞^[27] 等研究得到的 N 过量则引起呼吸过剩导致光合作用下降, 以及 Erikson^[28] 等研究发现湖体沉水植物生长受水下光照深度影响, 导致植物叶片单位面积上活性反应中心的数量降低有关, 因此捕获的用于电子传递的能量较低, 只能通过能量的耗散将过多的能量消耗以保护光合机构^[29]。

从水体环境来看, 在自然条件下, 水体环境因素不是单独的, 而是作为一个复合因素发挥它们的作用, 并且生长在不同生境下的植物会采取相应的适应机制, 从而保证其光合作用的顺利进行^[27]。本文通过 Mantel 检验法综合分析了水体环境中各水质要素与马来眼子菜光合作用荧光参数两个矩阵之间相关性, 得出水体中化学需氧量、总氮、叶绿素 a 含量对光合参数的影响最大, 与 Erikson^[28] 等研究发现湖体沉水植物生长受水下光照深度影响, 而水下光照主要受 Chl a 浓度的调节的结论相符。并且结合各采样点水质营养化状况结合, 1# 点位的中营养状态水体环境下的马来眼子菜与轻度富营养水体下的生长状态(叶长、叶宽及叶绿素荧光参数)较好, 说明该物种对水体富营养状态有一定耐受能力, 但在重度富营养状态下(2#), 植物叶片光合作用系统受损, 对叶片光合能力的影响主要集中在吸收能量后耗散的增加和用于电子传递的能量减少, 同时表现为单位面积上活性反应中心的减少(图 6)。

从植物生理数据来看, 当植物生长受胁迫时也具有完善的调节系统来应对不良环境的影响, 以保持体内代谢物质的动态平衡, 植物体内的过氧化氢酶具备清除自由基的能力。有研究表明, 低光或弱光对 CAT 酶的合成及活性具有抑制作用^[30]。与本研究 1# 点位植株生长状态最佳, 植物体内清除体内有害自由基的 CAT 酶含量最高, 反应植物遭受逆境胁迫程度的 MDA、AA 含量和 H_2O_2 含量较低的研究结果相符合。可能与 MDA 是细胞质膜过氧化的最终产物有关, 植物体内 MDA 含量高, 表明 H_2O_2 含量积累过量对细胞质膜的伤害严重, 是活性氧毒害作用的典型表现, 含量越高植物受到的伤害越严重, 受到的生长抑制就越明显^[31]。这与 3# 的植株叶长和叶宽数值最小的表现相关, 并且其组织中的 MDA 积累量最高, 也与其生长的水环境溶氧量最低等检测数据相吻合。 H_2O_2 、CAT、MDA 在马来眼子菜体内的相互作用可以描述为: 当水体环境对植株生长产生胁迫时, 促使植物体内产生超氧阴离子(O_2^-)、羟基自由基等, 在超氧化物歧化酶(SOD)的作用下, 转化为 H_2O_2 和 O_2 , 而 CAT 可将 H_2O_2 分解为水和氧气^[32], 使植物细胞质膜免受伤害, 可见 4# 的植株叶片组织内的生理变化即 SOD 和 H_2O_2 含量较高符合这一特征。随着逆境胁迫的不断加大, H_2O_2 的积累量不断加大, 超过了 CAT 酶的分解能力, H_2O_2 在植物体内的代谢失衡, 过量的 H_2O_2 氧化细胞质膜, 产生 MDA, 植物细胞功能受损, 生长及代谢受到抑制, 表现为 3# 植物的抑制或死亡现象植物生长状态相对最差。陈萍萍等人^[33] 研究表明, 苦草叶片组织中的 H_2O_2 及 MDA 对环境胁迫的响应要比 CAT 酶上滞后, 与本文的研究的马来眼子菜显示结果基本一致。并且与本文通过用 Mantel 检验植物生理数据与光合荧光参数矩阵之间相关性得出的 CAT 相较与其他酶对植物叶片光合参数相关性响应最为明显的结论相一致。因此, 在实际的马来眼子菜群落恢复过程中, 检测 CAT 酶活性来反映植物的生长状况, 比监测 H_2O_2 及 MDA 的含量具有更好的提前响应机制。

4 结论

本研究通过采集 5 个不同营养状况水质条件下生长的马来眼子菜, 分析其生理特征及其水质状况, 其 5 个采样点水下光照强度平均值与水深的指数拟合系数(R^2) 都在 0.9 以上; 各采样点植株叶片长度差异性显著, 叶宽差异性均不显著; 通过植物体内的过氧化氢酶、叶绿素、可溶性糖等显示植物生长是否良好的生理数据综合显示, 在中营养状态下的马来眼子菜体生长较其他几个富营养状态点位的良好; 通过 Mantel 检验更进

一步得出水质中化学需氧量、总氮、叶绿素 a 是主要影响植物光合参数主要水质环境因子,植物叶片中过氧化氢酶、全氮、叶绿素 a、类胡萝卜素、氨基酸是主要影响植物光合参数的主要植物生理因子。目前采集的 5 个区域植株生长虽受一定影响,但总体来看在调查区域现有水质条件下生长相对较好,可明确得出马来眼子菜适合作为滇池沉水植物恢复的先锋种。今后在富营养化水体中进行沉水植物群落扩繁和恢复的过程中,可定时采集植物样品检测植物生理指标变化及叶片叶绿素荧光参数变化情况,掌握植物生长状况及对水体环境的耐受情况,更加科学合理的选取沉水植被群落恢复的先锋物种。

参考文献(References):

- [1] 刘建康. 高级水生生物学. 北京: 科学出版社, 1999: 233-236.
- [2] 张聪. 杭州西湖湖西区沉水植物群落结构优化研究[D]. 武汉: 武汉理工大学, 2012.
- [3] 代嫣然. 富营养化浅水湖泊沉水植物的修复机制与效果优化[D]. 北京: 中国科学院大学, 2013.
- [4] 鄢文皓, 王会会, 李前正, 王川, 周巧红, 吴振斌. 影响沉水植物恢复的环境阈值研究进展. 生态科学, 2020, 39(5): 240-247.
- [5] 金相灿, 郭俊秀, 许秋瑾, 扈学文, 张瑞玖. 不同质量浓度氨氮对轮叶黑藻和穗花狐尾藻抗氧化酶系统的影响. 生态环境, 2008, 17(1): 1-5.
- [6] 覃晓艳, 林萍, 马佳, 赵宋艺, 李东海. 五种水生植物对生活污水的生理响应. 湖北农业科学, 2013, 52(17): 4058-4062.
- [7] Zhang J, Fengler K A, Van Hemert J L, Gupta R, Mongar N, Sun J D, Allen W B, Wang Y, Weers B, Mo H, Lafitte R, Hou Z L, Bryant A, Ibraheem F, Arp J, Swaminathan K, Moose S P, Li B L, Shen B. Identification and characterization of a novel stay-green QTL that increases yield in maize. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, 17(12): 2272-2285.
- [8] 李鹏民, 高辉远, Reto J. Strasser. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用. 植物生理与分子生物学报, 2005, 31(6): 559-566.
- [9] Lazár D. Modelling of light-induced chlorophyll a fluorescence rise (O-J-I-P transient) and changes in 820 nm-transmittance signal of photosynthesis. *Photosynthetica*, 2009, 47(4): 483-498.
- [10] Liebsch D, Keech O. Dark-induced leaf senescence: new insights into a complex light-dependent regulatory pathway. *The New Phytologist*, 2016, 212(3): 563-570.
- [11] Wada S, Ishida H, Izumi M, Yoshimoto K, Ohsumi Y, Mae T, Makino A. Autophagy plays a role in chloroplast degradation during senescence in individually darkened leaves. *Plant Physiology*, 2009, 149(2): 885-893.
- [12] 覃光莲, 谭劲英. Mantel 方法在生态学中的应用. 生物数学学报, 2014, 29(3): 507-512.
- [13] Mantel N. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 1967, 27(2): 209-220.
- [14] 刘振滇. 滇池湖滨带生态恢复过程中陆生植物群落构建机制研究[D]. 昆明: 云南大学, 2021.
- [15] 高敏, 刘鑫, 邓建才, 张洪梅, 胡春华. 不同水质对沉水植物马来眼子菜主要生理指标的影响研究. 生态环境学报, 2015, 24(11): 1886-1892.
- [16] 王琦, 高晓奇, 肖能文, 刘高慧, 吕凤春, 韩煜, 史娜娜, 全占军. 滇池沉水植物的分布格局及其水环境影响因子识别. 湖泊科学, 2018, 30(1): 157-170.
- [17] 王斌, 李伟. 不同 N、P 浓度条件下竹叶眼子菜的生理反应. 生态学报, 2002, 22(10): 1616-1621.
- [18] 王明翠, 刘雪芹, 张建辉. 湖泊富营养化评价方法及分级标准. 中国环境监测, 2002, 18(5): 47-49.
- [19] 郑磊, 黄耀蓉, 樊亚东, 卢桂菊, 于立宏. 植株全氮含量测定自动定氮仪法. 北京: 中国农业出版社, 2419-2013.
- [20] 鲍士旦. 土壤化学分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000: 268-270.
- [21] 中华人民共和国农业部. 土壤检测(第 6 部分: 土壤有机质的测定). 北京: 中国农业出版社, 2006.
- [22] Papageorgiou G C, Govindjee. [Advances in Photosynthesis and Respiration] Chlorophyll a Fluorescence Volume 19 || Analysis of the Chlorophyll a Fluorescence Transient. 2004, 10.1007/978-1-4020-3218-9(Chapter 12): 321-362.
- [23] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. 植物学通报, 1999, 34(4): 444-448.
- [24] 成向荣, 舒骏, 刘佳, 王婉, 虞木奎. 不同光环境对紫背天葵和白背三七生长及光合荧光特性的影响. 西北植物学报, 2014, 34(7): 1426-1431.
- [25] 惠红霞, 许兴, 李守明. 盐胁迫抑制枸杞光合作用的可能机理. 生态学杂志, 2004, 23(1): 5-9.
- [26] Cao T, Xie P, Ni L Y, Wu A P, Zhang M, Wu S K, Smolders A J P. The role of NH₄⁺ toxicity in the decline of the submersed macrophyte *Vallisneria spiralis* in lakes of the Yangtze River Basin, China. *Marine and Freshwater Research*, 2007, 58(6): 581.
- [27] 于贵瑞. 植物光合、蒸腾与水分利用的生理生态学. 北京: 科学出版社, 2010: 150-181.
- [28] Erikson R, Hooker E, Mejia M, Zelaya A, Vammen K. Optimal conditions for primary production in a polymictic tropical lake (Lake Xolotlán, Nicaragua). *Hydrobiologia*, 1998, 382(1): 1-16.
- [29] 李杨, 潘珉, 何锋, 宋任彬, 杜劲松. 不同底质对海菜花叶绿素荧光诱导动力学参数及净光合速率的影响. 生态学报, 2017, 37(8): 2809-2817.
- [30] 李宏文, 梁娜, Paul K. Chien. 水生植物的生态敏感度研究. 生态学杂志, 2001, 20(2): 20-22, 26.
- [31] Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte M S, Cornwell W K, Craine J M, Gurrich D E, Urcelay C, Veneklaas E J, Reich P B, Poorter L, Wright I J, Ray P, Enrico L, Pausas J G, de Vos A C, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson J G, Thompson K, Morgan H D, ter Steege H, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti M V, Conti G, Staver A C, Aquino S, Cornelissen J H C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2013, 61(3): 167.
- [32] 冯优, 滕莉, 王凤山. 超氧化物歧化酶的研究进展. 食品与药品, 2006, 8(2): 5-8.
- [33] 陈萍萍, 赵风斌, 王丽卿, 季高华. 铜离子胁迫对苦草生长特性及生理指标的影响. 生态与农村环境学报, 2013, 29(2): 230-233.