

大米草对 CO₂浓度的光合和蒸腾响应*

Responses of Photosynthesis and Transpiration Characteristics of *Spartina anglica* to Different CO₂ Concentration

石贵玉^{1,2}, 康浩¹, 梁士楚^{1,2}, 李佳枚¹

SHI Gui-yu^{1,2}, KANG Hao¹, LIANG Shi-chu^{1,2}, LI Jia-mei¹

(1. 广西师范大学生命科学学院, 广西桂林 541004; 2. 广西环境工程与保护评价重点实验室, 广西桂林 541004)

(1. College of Life Science, Guangxi Normal University, Guilin, Guangxi, 541004, China; 2. Guangxi Key Laboratory of Environmental Engineering and Assessment, Guilin, Guangxi, 541004, China)

摘要:以大米草 (*Spartina anglica* Hubbard) 为材料, 研究在不同 CO₂ 浓度下其净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r)、胞间 CO₂ 浓度 (C_i)、气孔导度 (G_s)、叶面饱和蒸汽压亏缺 (V_{pd}) 以及水分利用效率 (WUE) 的变化。结果表明, CO₂ 浓度从 50 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 增至 1000 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 的过程中, 大米草 P_n 、 C_i 、 V_{pd} 和 WUE 逐渐增大, G_s 和 T_r 逐渐下降。低于环境 CO₂ 浓度范围内时, 大米草对 CO₂ 浓度的升高比较敏感, 反之则不明显。 WUE 和 T_r 对 CO₂ 浓度升高的响应极显著 ($P < 0.01$)。CO₂ 浓度升高能够明显降低单位面积叶片的蒸腾失水, 提高光合速率和水分利用效率, 增强大米草的竞争优势。

关键词: 光合作用 蒸腾 CO₂ 浓度 大米草

中图法分类号: Q256 文献标识码: A 文章编号: 1005-9164(2009)03-0322-04

Abstract: The net photosynthesis (P_n), transpiration (T_r), intercellular CO₂ concentration (C_i), stomatal conductance (G_s), vapor pressure deficit at the leaf surface (V_{pd}) and WUE of *Spartina anglica* under different CO₂ concentration were measured with Licor-6400 Portable Photosynthesis System. The results indicated that P_n , C_i , V_{pd} and WUE increased with CO₂ concentration between 50 and 1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$. But G_s and T_r dropped as the CO₂ concentration increased. It was concluded that P_n of *Spartina anglica* was sensitive to CO₂ concentration variation which was below than that actual content, it was not sensitive on the contrary. The response of T_r and WUE was most significant to CO₂ concentration ($P < 0.01$). The increasing of CO₂ concentration could significantly decrease the transpiration, increase the photosynthetic rate, the utilization rate of water as well as the competitive advantage of *Spartina anglica*.

Key words: photosynthesis, transpiration, CO₂ concentration, *Spartina anglica*

大米草 (*Spartina anglica* Hubbard) 系禾本科 C₄ 植物, 能够在盐度为 35‰ 的滩涂生长^[1], 抗逆性强、适应性广^[2], 种群密度高, 生物量大, 为光合效率高、生长快的 C₄ 植物^[3]。大米草是以减少海水对土壤的侵蚀, 保护海岸的作用而被引入我国, 对保护海岸已经

起到很大的作用。但是由于其抗逆性强, 蔓延速度快, 形成了可观的盐沼植被^[4], 以至于滩涂生态遭到破坏, 航道被淤, 滩涂被占, 严重影响了沿海航运、滩涂养殖及海滩旅游。近年来, 大米草在原引种地以外滋生蔓延, 形成优势种群, 排挤当地物种, 破坏了当地生物多样性。目前绝大多数研究仅停留在评价大米草入侵的生态后果和管理对策以及米草工程的功过评价等方面, 另外也有少数关于大米草黄酮的提取^[5]、Na⁺/H⁺ 泵基因 3' cDNA 末端克隆的报道^[6], 而大米草光合蒸腾特性对不同 CO₂ 浓度的响应尚未见报道。因此, 我们进行大米草对 CO₂ 浓度的光合和蒸腾响应研究,

收稿日期: 2009-03-31

修回日期: 2009-04-27

作者简介: 石贵玉 (1953-), 男, 教授, 主要从事植物生理生化教学及研究。

* 国家自然科学基金项目 (No. 30660036), 广西环境工程与保护评价重点实验室研究基金项目 (0702K027) 资助。

以期通过本研究为进一步研究大米草和 C_4 植物对 CO_2 浓度的响应机理提供参考。

1 材料与方 法

1.1 实验材料

大米草幼苗(高约30cm, 3~4张叶)于2008年4月采集于广西北海沿海滩涂。种于直径15cm, 深度18cm 塑料桶的沙基中, 每桶种植3株, 浇自来水复壮1周。以采集地海水盐度的均值为依据, 复壮后浇注海盐配置的盐度为30%的 Hoagland (pH 值6.8) 营养液, 每隔4d 弃去旧液更换1次新鲜的营养液, 每次浇注量为300ml, 于自然光下生长。50d 后取生长良好、高度基本一致的植株, 选定从顶端向下第3片充分伸展的完整叶片为测量对象。

1.2 实验方法

1.2.1 不同 CO_2 浓度下大米草光合及蒸腾测定

2008年6月对所有符合上述条件的植株叶片进行测量, 光强由 LI-6400 红蓝 BLED 光源控制为 $1000\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 叶面温度控制在 $(28 \pm 0.5)^\circ C$, 大气压为 $98.35 kPa$ 。 CO_2 由 LI-6400 注入系统提供并控制。参比室 CO_2 浓度由 LI-6400 设定为 (C_r : 50、100、200、300、400、600、800、1000、1200)。稳定后, 调出 CO_2 浓度控制程序, 进入浓度梯度, 每个 CO_2 浓度数据测定最小等待时间为180s, 最大等待时间为360s。利用 LI-6400 便携式光合测定仪 (Li-cor, Ins. USA) 测定其净光合速率 (P_n , $\mu mol CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)、蒸腾速率 (T_r , $mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)、叶片气孔导度 (G_s , $mol H_2O \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)、胞间 CO_2 浓度 (C_i , $\mu mol \cdot mol^{-1}$) 和叶面饱和蒸气压亏缺 (V_{pdl} , $\mu mol \cdot mol^{-1}$)。

1.2.2 数据统计分析

(1) 根据实测参数作 CO_2 响应曲线, 每个数据3次重复。

(2) 以净光合速率 (P_n) 与蒸腾速率 (T_r) 的比值作为水分利用效率 (WUE , $\mu mol \cdot mmol^{-1}$) 指标。

数据处理采用 Excel2003、SPSS11.0 和光合分析软件进行处理和分析。

2 结果与分析

2.1 CO_2 浓度对大米草 P_n 的影响

CO_2 浓度升高不仅为光合作用提供较多的原料, 有利于碳素同化速率的增加^[7], 同时提高了1,5-二磷酸核酮糖 (RuBP) 羧化酶的活性, 增强对 CO_2 的固定能力, 而且抑制 RuBP 加氧酶的活性, 减少光呼吸底物乙醇酸的生成, 降低植物的光呼吸强度, 从而提高了大米草的光合作用效率。从大米草光合作用的 CO_2

响应曲线表明(图1), 大米草 P_n 随 CO_2 浓度升高而逐渐增大。当 CO_2 由 $50\mu mol \cdot mol^{-1}$ 增加到 $800\mu mol \cdot mol^{-1}$, P_n 逐渐增大, 由 $2.86\mu mol \cdot mol^{-1}$ 增至 $22.1\mu mol \cdot mol^{-1}$ 。随着 CO_2 浓度的继续升高, P_n 则出现略微降低的趋势。 C_4 植物初始羧化酶固定 CO_2 能力较强, CO_2 饱和点较低, 一定范围内升高 CO_2 浓度对其光合作用有一定程度的促进作用, 超过 CO_2 饱和点之后, 继续升高 CO_2 浓度对光合作用已无贡献。 CO_2 浓度到 $1000\mu mol \cdot mol^{-1}$ 以后, P_n 变化平稳。由曲线估算 CO_2 饱和点 (CSP) 在 $1000\mu mol \cdot mol^{-1}$ 左右。潜在最大电子传递效率 (J_{max}) 为 $143.37\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 。

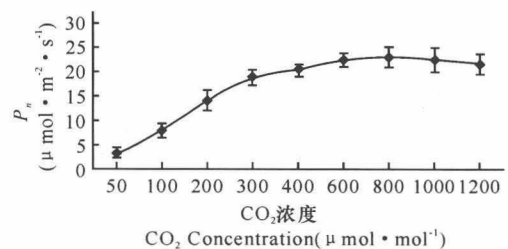


图1 CO_2 浓度对大米草净光合速率的影响

Fig. 1 Effect of CO_2 concentration on P_n of *S. anglica*

2.2 CO_2 浓度对大米草 T_r 的影响

大米草 T_r 随着 CO_2 浓度的增加不断下降(图2)。相关性分析显示, T_r 与 CO_2 浓度高度负相关 ($r = -0.983$), 环境 CO_2 浓度升高, C_i 增大, 导致气孔逐渐闭合。 G_s 下降, 植物叶片蒸腾降低, 最终使得 T_r 逐渐减小, 因此 T_r 最小值 ($0.476 mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) 仅为 T_r 最大值 ($1.73 mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) 的 27.5%。

2.3 CO_2 浓度对大米草 G_s 的影响

气孔是植物进行 CO_2 和水汽交换的主要通道, 而气孔导度则是反映这种交换能力的一个极其重要的生理指标, 因此 CO_2 浓度增加对气孔导度的影响就显得特别重要^[8]。由图3可见, 大米草气孔导度随 CO_2 浓度增加呈下降趋势。气孔导度从最大值降至最小值, 降幅达 87.3%。 CO_2 浓度增长引起气孔导度降低的原因, 有人认为可能是气孔密度减少所致^[9], 而又有人认为是植物叶内部 CO_2 增加直接引起气孔的关闭^[10]。在本实验短期 CO_2 增加情况下气孔密度减少是不可能的, 随外界环境 CO_2 浓度的升高, 大米草叶片越来越容易获得 CO_2 , 而光合作用消耗 CO_2 量增加不多, 导致 C_i 增大, 为保持胞间 CO_2 分压始终低于大气 CO_2 分压, 大米草通过调节气孔开闭程度来降低 C_i , 因而气孔的部分关闭是气孔导度降低的主要原因。

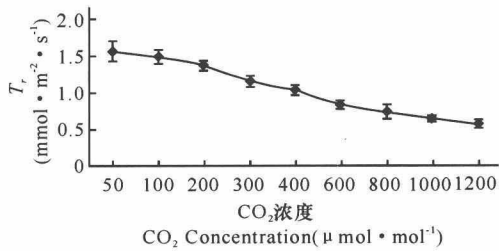


图2 CO₂浓度对大米草蒸腾速率的影响

Fig. 2 Effect of CO₂ concentration on T_r of *S. anglica*

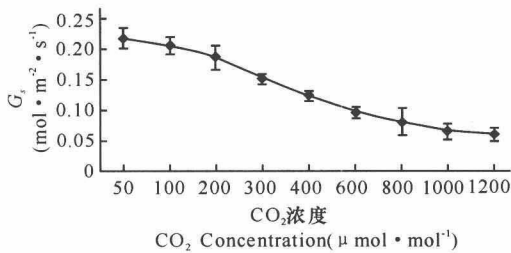


图3 CO₂浓度对大米草气孔导度的影响

Fig. 3 Effect of CO₂ concentration on G_s of *S. anglica*

2.4 CO₂浓度对大米草 C_i 的影响

气孔开闭状态是对胞间 CO₂ 浓度所作出的响应, 而胞间 CO₂ 浓度增加则反映了叶肉细胞对 CO₂ 的需求关系。当叶肉细胞对 CO₂ 的需求增加时, 细胞间隙 CO₂ 浓度下降, 当叶肉细胞对 CO₂ 的需求减少, 细胞间隙 CO₂ 浓度便升高^[11]。因此, 细胞间隙 CO₂ 浓度的变化可以作为叶肉细胞光合作用能力的大小的指标。在本实验中, C_i 值随着 CO₂ 浓度升高而增加(图4), 表明叶肉细胞对 CO₂ 的需求也在升高, 本实验结果与文献^[11]的结论一致。

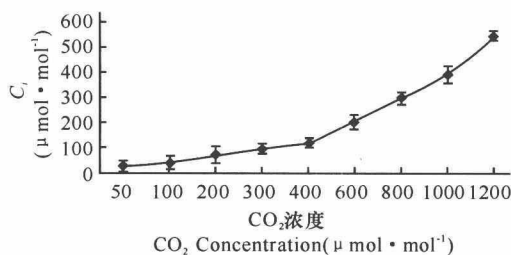


图4 CO₂浓度对大米草蒸胞间 CO₂浓度的影响

Fig. 4 Effect of CO₂ concentration on C_i of *S. anglica*

2.5 CO₂浓度对大米草 WUE 和 V_{pdl} 的影响

实验表明大米草 WUE 随着 CO₂ 浓度的增加而升高(图5), 而且增加趋势近似于指数模型上升 ($R_2 = 0.896$)。气孔在高浓度 CO₂ 条件下变窄或关闭, 细胞内的水分向外扩散的阻力比 CO₂ 由气孔外向里运动的阻力大, 植物可以在细胞间隙内保持一定的水分和 CO₂ 进行光合作用, 消耗单位重量的水所固定的

CO₂ 数量增大, 因此高浓度 CO₂ 对 P_n 的促进作用, 特别是降低了 T_r , 促使 CO₂ 浓度升高条件下大米草 WUE 增大。

叶面饱和蒸气压亏缺 (V_{pdl}) 受叶面小环境水蒸气气压变动的影 响, 与植物叶片蒸腾失水关系密切^[12]。大米草 V_{pdl} 在 CO₂ 浓度升高的起始阶段呈增加趋势, 当 CO₂ 浓度为 1000 μmol·mol⁻¹ 时, V_{pdl} 达到最大值 0.862 μmol·mol⁻¹, 随后开始下降(图6)。环境 CO₂ 浓度和 C_i 增大, G_s 、 T_r 减小, 叶片蒸腾失水减少, 周围小环境水蒸气气压减小, 叶细胞到大气的饱和蒸气压亏缺逐渐增大, V_{pdl} 增大。

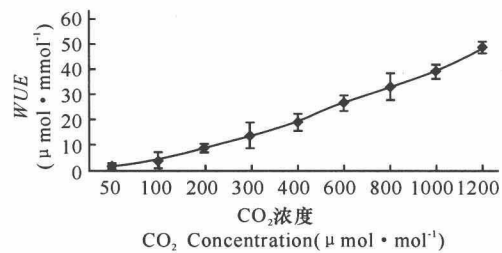


图5 CO₂浓度对大米草水分利用效率的影响

Fig. 5 Effect of CO₂ concentration on WUE of *S. anglica*

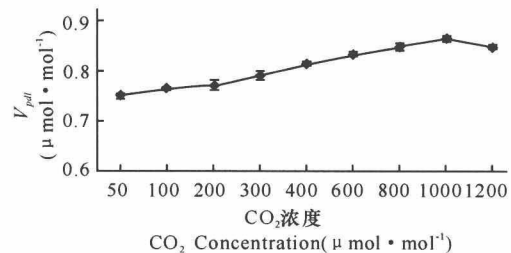


图6 CO₂浓度对大米草叶面饱和蒸气压亏缺的影响

Fig. 6 Effect of CO₂ concentration on V_{pdl} of *S. anglica*

3 讨论

在特定时间段(2008年6月)和环境因子条件(光照辐射强度、CO₂浓度和温度)条件下, 对大米草在不同 CO₂ 浓度下的光合蒸腾特性进行了比较。研究表明: 随着 CO₂ 浓度的增加, 大米草的净光合速率、胞间 CO₂ 浓度和水分利用效率明显增加, 而气孔导度和蒸腾速率降低。净光合速率增加, 有利于同化 CO₂, 产生较多的干物质, 增加大米草的生物量, 为其进一步生长提供物质和能量基础。王建林等^[13]研究发现北方粳稻光合速率随 CO₂ 浓度的升高而增大, 气孔导度和胞间 CO₂ 浓度则降低; 张小全等^[14]研究表明 CO₂ 浓度增长提高了杉木针叶的 WUE, 结果与本试验结论一致。外来植物能够成功入侵的一个重要因素就是具有对环境因子较强的适应性和耐性^[15]。此适应性和

耐性可能在短期表现出来,也可能需要长时间的适应,由于受到实验条件的限制,本文测定仅限于大米草对 CO₂增长的瞬时或短期反应,因此大米草在对 CO₂适应性仍需要一个长期的监测过程。大气中 CO₂浓度从工业革命前的 280 μmol·mol⁻¹ 迅速增加到今天的大约 365 μmol·mol⁻¹,估计到 21 世纪末将达到 700 μmol·mol⁻¹^[16]。有学者认为二氧化碳浓度升高加剧了氮对植物生长的限制作用,而 C₄植物能更有效地利用氮,所以 C₄植物的优势会得到增强^[17];二氧化碳浓度升高能够提高入侵群落的初级生产量^[18];加之其抗逆性强、适应性广^[2],结合本实验结果,大米草泛滥的原因就不难理解。这亦预示着 C₄植物大米草在未来二氧化碳浓度升高条件下将更容易入侵,建立并扩大种群。

许多研究结果认为,无论是 C₃植物还是 C₄植物,随着环境 CO₂浓度的增大,CO₂能够更容易进入叶肉细胞,植物叶片为了减少有限水分的散失,一般会在一定程度上关闭气孔,降低 G_s,从而导致 T_r 的降低^[19]。从整个过程分析,CO₂浓度升高能够明显降低单位面积叶片的蒸腾失水,提高光合速率和水分利用效率,这将从提高第一性生产和水分利用效率途径促进大米草的竞争优势,扩大分布范围。

参考文献:

- [1] Harborne, Jeffrey B. Introduction to ecological biochemistry [M]. 2nd Ed. London: Academic Press, 1982:17-19.
- [2] Ranwell D S. Spartina salt marshes in Southern England: II Rate and seasonal pattern of sediment accretion [J]. Journal of Ecology, 1964, 52(1):79-94.
- [3] 张东,陈小勇. 应全面评估大米草在我国沿海地区扩展繁殖带来的利与弊[J]. 上海建设科技, 2005(1):35-37.
- [4] An S Q, Wang Z S, Zhou C F, et al. Varying success of *Spartina* spp invasions in China: genetic diversity or differentiation proceedings of the third international conference on invasive *Spartina* [M]. Cambridge: Cambridge Press, 2006.
- [5] 唐军,徐年军,何艳丽,等. 大米草黄酮的提取工艺及清除羟自由基作用的研究[J]. 食品科技, 2008(2):140-143.
- [6] 兰涛,段远霖,吴为人,等. 大米草 Na⁺/H⁺ 泵基因 3' cDNA 末端的克隆和序列分析[J]. 福建农林大学学报:自然科学版, 2007, 36(2):143-146.
- [7] 许大全. 光合作用及有关过程对长期 CO₂浓度的响应[J]. 植物生理学通讯, 1993, 30(2):81-8.
- [8] 金路路,齐华,衣莹,等. CO₂浓度增加对燕麦光合特性的影响[J]. 杂粮作物, 2007, 27(1):33-36.
- [9] Berryman C A. Stomatal responses to a range of variables in two tropical tree species grown with CO₂ enrichment [J]. J Exp Bot, 1994, 45:539-546.
- [10] Paoletti E, Gellini R. Stomatal density variation in beech and holm oak leaves collected over the last 200 years [J]. Acta Oecologia, 1993, 14:173-178.
- [11] 王修兰,徐师华,季佑祥,等. 植物群体光合速率测定装置与方法[J]. 农业工程学报, 1993, 9(4):62-65.
- [12] Brown D A. Early nineteenth-century grasslands of the mid-continent plains [J]. Annals of the Association of American Geographers, 1993, 83:589-612.
- [13] 王建林,于贵瑞,王伯伦,等. 北方粳稻光合速率、气孔导度对光强和 CO₂浓度的响应[J]. 植物生态学报, 2005, 29(1):16-25.
- [14] 张小全,徐德应,赵茂成,等. CO₂增长对杉木中龄林针叶光合生理生态的影响[J]. 生态学报, 2000, 20(3):390-396.
- [15] 吴彦琼,胡玉佳. 外来植物南美蟛蜞菊、裂叫牵牛和五爪金龙的光合特性[J]. 生态学报, 2004, 24(10):2334-2339.
- [16] 任红旭,陈雄,吴冬秀. CO₂浓度升高对干旱胁迫下蚕豆光合作用和抗氧化能力的影响[J]. 作物学报, 2001, 27(6):729-736.
- [17] Sage R F, Kubien D S. An ecophysiological on global change and the future of C₄ plants [J]. Photosynthesis Research, 2003, 77(2):209-225.
- [18] 宋莉英,吴海昌,彭少麟. 二氧化碳浓度升高对植物入侵的影响[J]. 生态环境, 2006, 15(1):158-163.
- [19] Roden J S, Wiggins D J, Ball M C. Photosynthesis and growth of two rain forest species in simulated gaps under elevated CO₂ [J]. Ecology, 1997, 78:385-393.

(责任编辑:邓大玉)