



主持人:郭志强

盐度波动对2种热带海草光合生理与生长的影响

王 茹, 刘明中, 吴佳欣, 康银吉

(海南热带海洋学院 崖州湾创新研究院/海南省现代化海洋牧场工程研究中心, 海南 三亚 572022)

摘 要: 为探讨生长于潮间带的不同种类海草对盐度波动适应阈值的高低与具体适应机制, 将圆叶丝粉草 (*Cymodocea rotundata*) 和泰来草 (*Thalassia hemprichii*) 分别种植于盐度波动幅度从0到10逐步增大的海水环境中, 探究其生理生长与光合特性的变化规律。结果表明: 随盐度波幅逐渐增大, 除泰来草的叶片生长速率、叶绿素a含量持续递增外, 2种海草的平均叶面积、光合产物、光合色素以及圆叶丝粉草的叶片生长速率均呈先增大后减小的趋势; 2种海草的 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 qP 和 $Y(II)$ 呈现先增大后减小的趋势, 而 $Y(NPQ)$ 、 $Y(NO)$ 和 qN 则先减小后增大的趋势。盐度波幅、海草种类及其交互作用对平均叶面积、叶片生长速率、淀粉、可溶性糖、可溶性蛋白、叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 qP 、 qN 、 $Y(II)$ 、 $Y(NPQ)$ 、 $Y(NO)$ 和最大电子传递速率 (ETR_{max}) 这些指标有显著影响 ($P < 0.05$)。研究结果表明, 盐度波幅为2~6和2~10的水环境分别能促进圆叶丝粉草和泰来草的光合作用与生长; 圆叶丝粉草与泰来草具有最适盐度波动范围, 超过该范围的盐度波动不利于2种海草的生理生长与光合作用, 并且圆叶丝粉草比泰来草对盐度波动更敏感。

关键词: 圆叶丝粉草; 泰来草; 盐度波动; 光合作用; 生长

中图分类号: Q945.79 **文献标志码:** A **文章编号:** 1674-7054 (2024) 04-0471-11

王茹, 刘明中, 吴佳欣, 等. 盐度波动对2种热带海草光合生理与生长的影响 [J]. 热带生物学报, 2024, 15(4): 472-482. doi: 10.15886/j.cnki.rdswwb.20230131

海草是一类高等沉水性海洋植物^[1]。海草床是一种由海草构成的海洋植物生态系统, 在固碳^[2]、促进物质循环^[3]与近岸环境稳定^[4]等方面有重要作用。出于光合作用的需要, 海草通常分布于低潮时不超过6 m水深的范围内^[5]。在海洋中, 这类浅海环境的海水盐度相较于大洋区缺乏稳定性^[6], 常处于上下波动变化的状态。

目前有较多研究关注海水盐度对海草的影响。Sánchez等^[7]调查了海水淡化工程排放的高盐度海水对附近的大洋波喜荡草 (*Posidonia oceanica*) 产生的影响, 发现大洋波喜荡草对盐度的增大较敏感, 当盐度超过38时海草生理活性明显受抑制; Lirman等^[8]研究发现, 在美国佛罗里达 Bis-

cayne Bay 的海草床的各种海草中, 丝状针叶草 (*Syringodium filliforme*) 对极端高盐度(45)与低盐度(5)环境的耐受性最差, 而莱氏二药草 (*Halodule wrightii*) 的耐受性最强, 并认为盐度是塑造当地海草丰度与海草床分布结构的重要因素; Dewitt^[9]的研究证实了盐度高低与鳗草 (*Zostera marina*) 的丰度呈正相关。上述研究大部分都关注于海水盐度绝对值过高或过低对海草可能产生的影响, 然而, 潮间带和潟湖这类环境的盐度往往在高低之间波动变化, 而且, 这种盐度的不稳定性在人类影响下还有加剧的可能。已有研究结果表明, 海水淡化工程排放的高盐度水可能通过制造持续的盐度波动环境对结节丝粉草 (*Cymodocea nodosa*) 造成生理

收稿日期: 2023-12-03

修回日期: 2024-05-06

基金项目: 海南省自然科学基金青年基金项目(322QN325); 海南省自然科学基金青年基金项目(423QN250); 2022年海南热带海洋学院崖州湾创新研究院青年项目(2022CXYQNXM03)

第一作者: 王茹(2003-), 女, 海南热带海洋学院生态环境学院2021级本科生。E-mail: wr520228@sina.com

通信作者: 刘明中(1988-), 男, 讲师, 博士。研究方向: 近岸与潮间带海洋植物生态学。E-mail: llxlmz@sina.com

胁迫,从而抑制结节丝粉草的生长并降低其存活率^[10]。此外,在全球气候变暖的背景下,极端天气造成的强降雨或干旱均可能在短时间内剧烈改变近岸海水的盐度^[11-12]。因此,海草作为天然分布于潟湖、海湾等潮间带环境中的植物^[13],虽然对正常的盐度波动变化具有适应性,但这种适应性的阈值及其生理适应机制仍然具有探索价值。在海南岛的海草床中,泰来草(*Thalassia hemprichii*)、圆叶丝粉草(*Cymodocea rotundata*)是常见种^[14],室内栽培技术成熟,但关于这2种海草盐度波动适应性方面的研究仍然较为缺乏。有研究结果表明,新村湾海草床的海水盐度常年在24~32之间波动变化^[15],结合本研究组测得海南岛东南部海草床海水盐度多在30~35之间及预实验测得2种海草在25~35的盐度范围内长势良好后,初步确定25~35的盐度适宜2种海草的生长,于是计划让实验海水以该范围的中心值30为中心进行上下波动,确保任意波幅下海草均不会因盐度过高或过低而受到影响,“波幅”是唯一的实验变量。由此,本研究通过室内模拟的方式,设计匀速增大的海水盐度波幅梯度,探究2种热带海草在不同的盐度波幅下各项光合生理与生长指标的变化规律,旨在通过评价2种海草的盐度波动适应性来丰富海草植物生理与生态学的基础信息,并为海草床生态修复工作提供数据支持。

1 材料与方法

1.1 海草暂养 实验地点为海南热带海洋学院园艺大棚内。采集海南陵水黎安港潟湖(18°25'20"N, 110°2'51"E)海草床的圆叶丝粉草与泰来草(图1),采样点水深0.5~0.8 m,水温28℃,盐度30,pH值7.8,底质为硅质细沙。连根采集健康、株高接近的圆叶丝粉草与泰来草若干株。带回大棚后,栽入长×宽×高为61 cm×43 cm×35 cm的亚克力实验缸中,每缸以“长×宽=6×4株”的方式等间距栽种24株海草,2种海草各自分开栽种。每缸铺入6 cm厚的天然海草床沉积物为底质,加入海水60 L,用造浪泵模拟海水流动并确保溶氧充足。每天用采样点新鲜海水置换缸中1/3海水,光照条件为自然日光。实验全程用冷水机与加热棒将各缸水温稳定在(28±0.5)℃。暂养过程持续30 d。

1.2 实验设计及指标测定 2种海草各设置6个

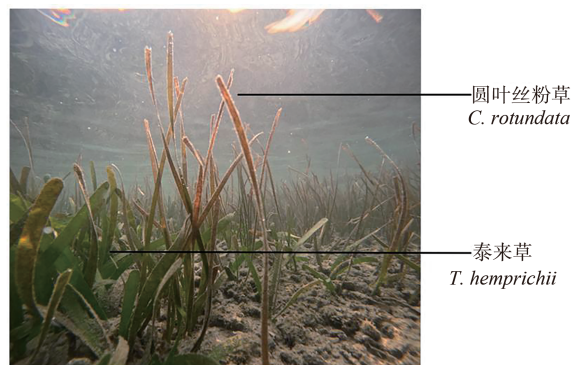


图1 海南陵水黎安港潟湖中圆叶丝粉草和泰来草水下照片
Fig. 1 Underwater photo of *Cymodocea rotundata* and *Thalassia hemprichii* in Li'an lagoon, Lingshui, Hainan

不同盐度波动幅度(含1个盐度恒定的空白对照),6组处理分别为盐度波动范围30(波幅0)、29~31(波幅2)、28~32(波幅4)、27~33(波幅6)、26~34(波幅8)、25~35(波幅10),盐度波幅0为空白对照,盐度波幅2、4为轻度波动组,盐度波幅6为中度波动组,盐度波幅8、10为重度波动组。6组处理分别为盐度波动范围30(波幅0)、29~31(波幅2)、28~32(波幅4)、27~33(波幅6)、26~34(波幅8)、25~35(波幅10),盐度波幅0为空白对照,盐度波幅2、4为轻度波动组,盐度波幅6为中度波动组,盐度波幅8、10为重度波动组。每个处理组设3个重复,1种海草18个实验缸,2种海草共36个实验缸。实验中通过向缸中加入天然海盐进行盐度增大,向缸中加入曝气自来水进行盐度减小。其他实验条件均与暂养条件相同。

当调节实验缸海水盐度时,盐度在某一高位值或低位值对应时间段处于白天或是夜晚,可能会因植物的光合或呼吸作用差异而成为干扰。为确保各缸海草在每个盐度值下经过的白天或夜晚等长,遂每24小时对各缸进行1次盐度调节以消除干扰(各处理在每个盐度值维持24 h后调回30稳定24 h,再调至下一盐度值,循环往复)。实验缸换水与盐度调节同步进行。

120 d后,对全部实验缸测定如下指标:

(1)平均叶面积:从每株海草随机选择3枚叶片,用手持式叶面积仪(莱恩德)测量叶面积,其均值为该株海草的平均叶面积。

(2)叶片生长速率:实验结束前10 d,每株海草随机选取1枚新鲜叶片,在其叶基分生点扎孔,10 d后剪下该孔与叶基之间的叶片区段,除去叶表附

着物后称量鲜质量,除以10 d,得到该海草的叶片生长速率,计算平均值^[16]。

(3)叶片渗透调节物质:测定海草叶片每单位鲜质量淀粉、可溶性糖、可溶性蛋白含量($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$),计算平均值。

(4)光合色素:测定海草叶片每单位鲜质量叶绿素a(Chl-a)、叶绿素b(Chl-b)及类胡萝卜素含量($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$),计算平均值。

上述指标全部基于可见光分光光度法,采用索莱宝(<https://www.solarbio.com/index.php>)试剂盒对全部海草的叶片进行测定,测定过程遵守试剂盒使用说明书。

(5)光合荧光特征:采用水下调制叶绿素荧光仪(Diving-PAM 2500)和数据采集软件 Wincontrol 测定海草叶片的如下指标^[17]。

F_0 :固定荧光(初始荧光),叶片暗适应后的最小荧光,当光系统Ⅱ(PSⅡ)的反应中心处于全开放时得到 F_0 。

F_m :暗适应样品的最大荧光,当PSⅡ的反应中心处于全关闭状态时得到 F_m 。

F_v/F_m :PSⅡ的最大光化学效率(最大量子产量),反映了植物的潜在最大光合能力(光合效率),计算公式为 $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ 。

F_v/F_0 :PSⅡ的潜在光化学效率,常用于度量光系统Ⅱ的潜在活性,计算公式为 $F_v/F_0 = (F_m - F_0)/F_0$ 。

$Y(\text{II})$:不需暗适应,任一光照状态下PSⅡ的实际量子产量,它反映了植物的实际光合效率(实际光合能力)。

$Y(\text{NPQ})$:PSⅡ调节性能量耗散的量子产量,是光保护的重要指标。

$Y(\text{NO})$:PSⅡ非调节性能量耗散的量子产量,是光损伤的重要指标。

qP :光化学淬灭,即由光合作用引起的荧光淬灭,反映了光合活性的高低。

qN :非光化学淬灭,反映了植物耗散过剩光能为热的能力。

ETR:PSⅡ的电子传递速率。设定光合辐射强度PAR梯度分别为0、100、200、300、450、650、850、1 200和1 550 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,时间约2 min,测得ETR随光合辐射强度PAR的变化图即为快速光曲线(RLCs)。

1.3 数据统计分析 用Excel 2019对各项指标在不同处理间的变化规律进行图像化,用SPSS 19.0软件对不同盐度波幅下2种海草的各项指标的观测值进行单因素方差分析(One-way ANOVA),进行不同盐度波幅与不同海草种类的双因素方差分析(Two-way ANOVA)并进行事后检验。

2 结果与分析

2.1 初级生产力 圆叶丝粉草与泰来草平均叶面积和叶片生长速率随盐度波幅增大的变化情况如图2所示(图中误差棒为标准差,下同)。圆叶丝粉草的平均叶面积和叶片生长速率随盐度波幅增大呈先增大后减小的趋势,并且均在盐度波幅为6时达到峰值,泰来草的平均叶面积呈先增大后减小,叶片生长速率呈持续增大的趋势。相较于盐度恒定时,圆叶丝粉草平均叶面积在盐度波幅为4、6时显著增大($P<0.05$),在盐度波幅为10时显著减小($P<0.05$);泰来草在盐度波幅为2、4、6、8、10时极显著增大($P<0.01$)。相较于盐度恒定时,圆叶丝粉草叶片生长速率在盐度波幅为2、4、6时极显著增大($P<0.01$),在盐度波幅为8、10时极显著减小($P<0.01$);泰来草在盐度波幅为2、4、6、8、10时极显著增大($P<0.01$)。总体上盐度波动和海草种类对2种海草的平均叶面积和叶片生长速率影响极显著($P<0.01$)。双因素方差分析显示盐度波幅与海草种类的交互效应对平均叶面积和叶片生长速率影响极显著($P<0.01$)。

2.2 光合产物含量 圆叶丝粉草与泰来草叶片每单位鲜质量淀粉、可溶性糖、可溶性蛋白含量随盐度波幅增大的变化情况如图3所示。2种海草每单位鲜质量淀粉、可溶性糖和可溶性蛋白随盐度波幅增大呈先增大后减小的趋势,圆叶丝粉草在盐度波幅4或6达到峰值,而泰来草在盐度波幅8达到峰值。相对于盐度恒定时,圆叶丝粉草的叶片淀粉、可溶性糖、可溶性蛋白含量在盐度波幅为2、4、6时极显著增大($P<0.01$),在盐度波幅为8、10时极显著减小($P<0.01$);泰来草的上述3个指标在盐度波幅为2、4、6、8、10时极显著增大($P<0.01$)。总体上盐度波动和海草种类对2种海草每单位鲜质量淀粉、可溶性糖和可溶性蛋白含量影响极显著($P<0.01$)。双因素方差分析显示盐度波幅与海草种类的交互效应对每单位鲜质量淀粉、可溶性糖和可溶性蛋白影响极显著($P<0.01$)。

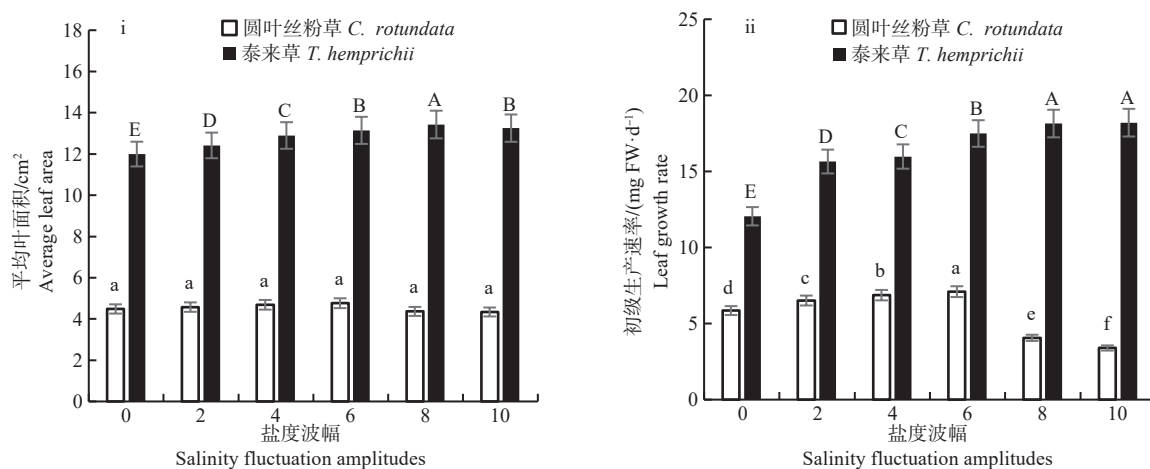


图2 圆叶丝粉草与泰来草在不同盐度波幅的平均叶面积(i)、叶片生长速率(ii)

不同小写字母表示圆叶丝粉草在不同盐度波幅下差异显著, $P < 0.05$; 不同大写字母表示泰来草在不同盐度波幅差异显著, $P < 0.05$ 。下同。

Fig. 2 Average leaf area (i) and leaf growth rate (ii) of *C. rotundata* and *T. hemprichii* under different salinity fluctuation amplitudes

Different lowercase letters indicate significant differences of *C. rotundata* under different salinity fluctuation amplitudes, $P < 0.05$; Different uppercase letters represent significant differences of *T. hemprichii* under different salinity fluctuation amplitudes, $P < 0.05$. The same as following figures.

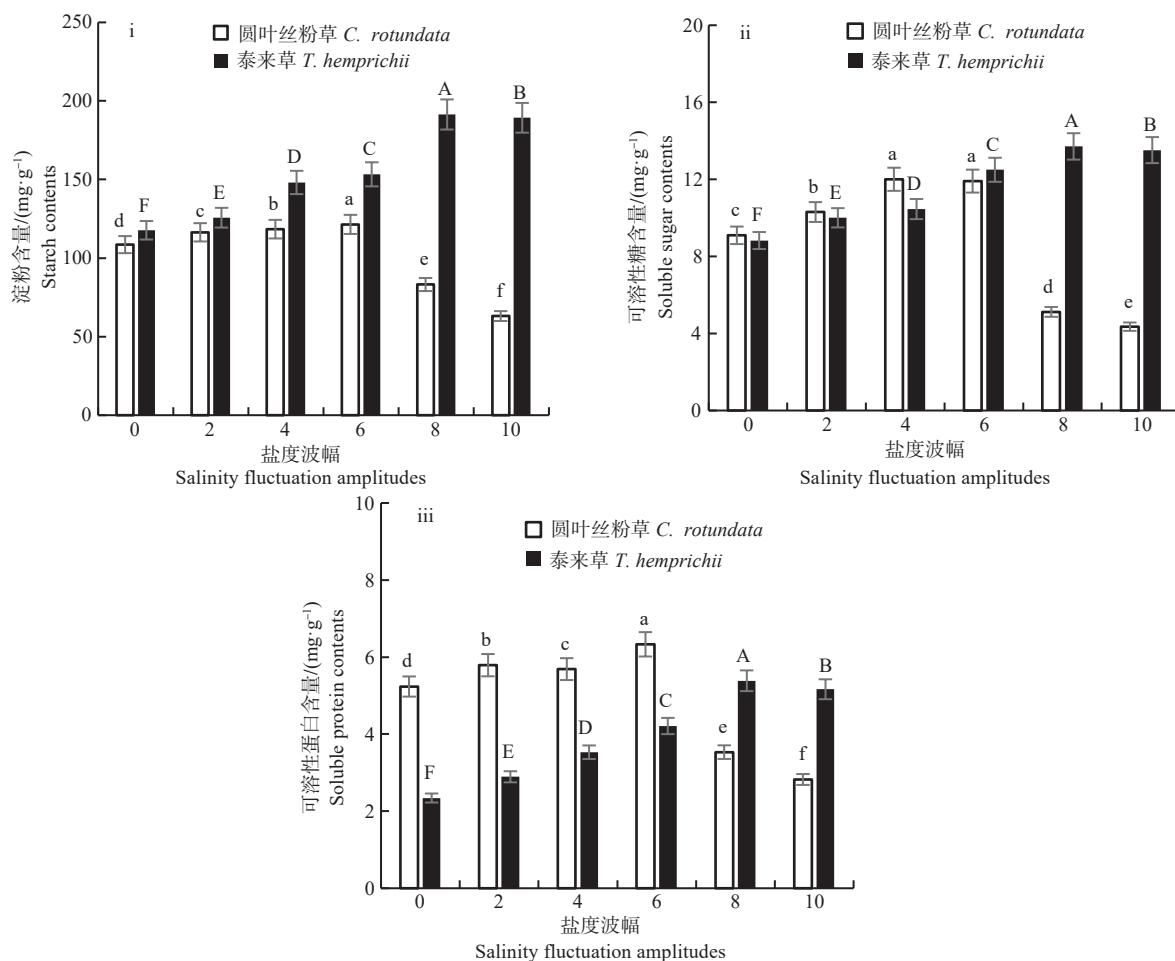


图3 圆叶丝粉草与泰来草在不同盐度波幅叶片每单位鲜质量淀粉(i)、可溶性糖(ii)、可溶性蛋白(iii)含量

Fig. 3 Starch(i), soluble sugar(ii) and soluble protein(iii) contents per fresh weight of *C. rotundata* and *T. hemprichii* under different salinity fluctuation amplitudes

2.3 光合色素 圆叶丝粉草与泰来草叶片每单位鲜质量 Chl-a、Chl-b 和类胡萝卜素含量随盐度波幅增大的变化情况如图 4 所示。圆叶丝粉草叶片每单位鲜质量 Chl-a、Chl-b 和类胡萝卜素含量随盐度波幅增大呈先增大后减小的趋势,并在盐度波幅为 6 达到峰值;泰来草 Chl-b 和类胡萝卜素呈先增大后减小的趋势,并在盐度波幅为 8 达到峰值,Chl-a 则呈持续增大。相对于盐度恒定时,圆叶丝粉草叶片 Chl-a 含量在盐度波幅为 6 时极显著增大 ($P < 0.01$),在盐度波幅为 8、10 时极显著减小 ($P < 0.01$);泰来草在盐度波幅为 2、4、6、8、10 时显著增大 ($P < 0.05$)。相对于盐度恒定时,圆叶丝粉草叶片 Chl-b

含量在盐度波幅为 4、6 时极显著增大 ($P < 0.01$),在盐度波幅为 8、10 时显著减小 ($P < 0.05$);泰来草在盐度波幅为 6、8、10 时极显著增大 ($P < 0.01$)。相对于盐度恒定时,圆叶丝粉草叶片类胡萝卜素含量在盐度波幅为 2、4、6 时极显著增大 ($P < 0.01$),在盐度波幅为 10 时极显著减小 ($P < 0.01$);泰来草在盐度波幅为 2、4、6、8、10 时显著增大 ($P < 0.05$)。总体上盐度波幅和海草种类对 2 种海草叶片每单位鲜质量 Chl-a、Chl-b 和类胡萝卜素影响极显著 ($P < 0.01$)。双因素方差分析显示盐度波幅与海草种类的交互效应对叶片每单位鲜质量 Chl-a、Chl-b 和类胡萝卜素影响极显著 ($P < 0.01$)。

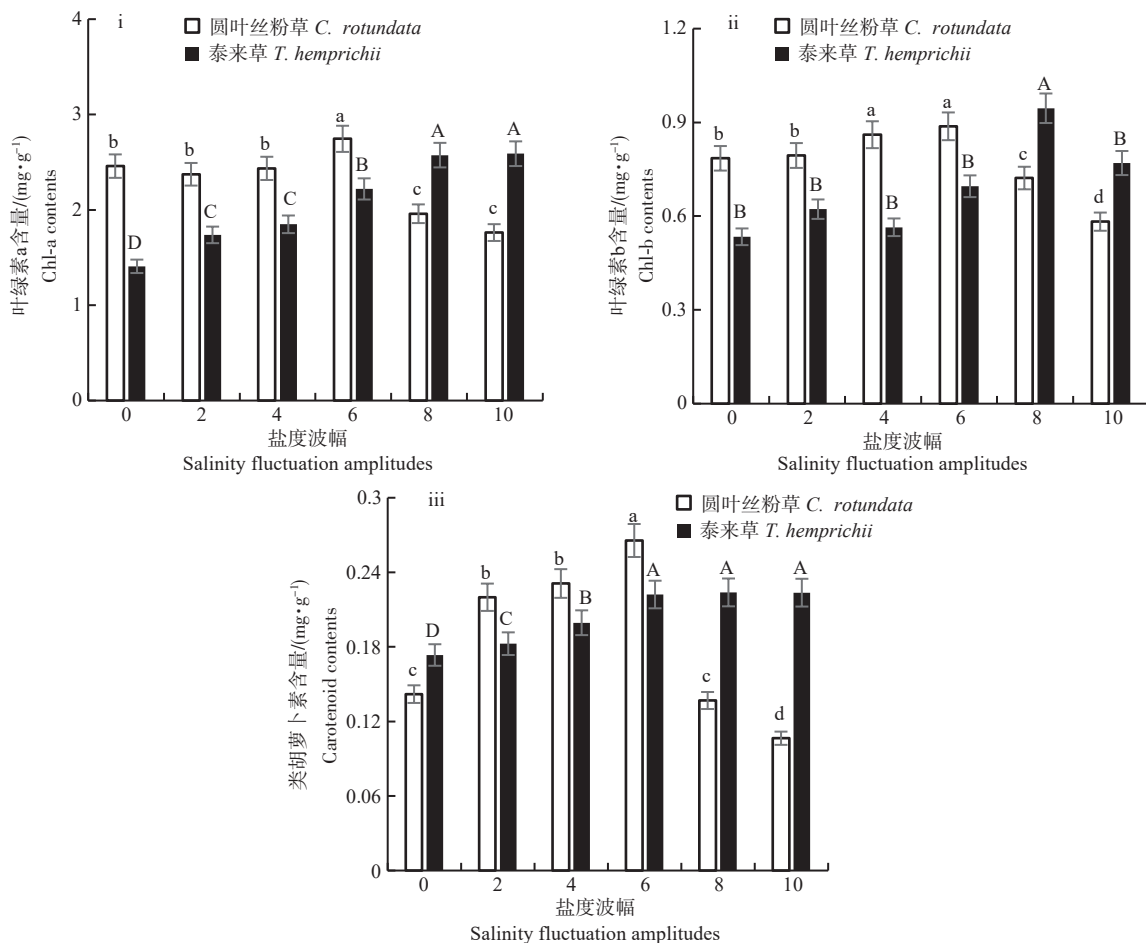


图4 圆叶丝粉草与泰来草在不同盐度波幅叶片每单位鲜质量 Chl-a(i)、Chl-b(ii)、类胡萝卜素(iii)含量

Fig. 4 Chl-a(i), Chl-b(ii) and carotenoid(iii) contents per fresh weight of *C. rotundata* and *T. hemprichii* under different salinity fluctuation amplitudes

2.4 光合荧光特征 圆叶丝粉草与泰来草叶片 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 qP 和 qN 随盐度波幅增大的变化情况如图 5 所示。2 种海草 F_v/F_m 、 F_v/F_o 和 qP 均随盐度波幅增大呈先增大后减小的趋势;2 种海草 qN 随盐度波

幅增大呈先减小后增大的趋势。除圆叶丝粉草的 qP 在盐度波幅为 2 时达到峰值,2 种海草的其余指标在盐度波幅为 4 时达到峰值或最小值。相对于盐度恒定时,圆叶丝粉草 F_v/F_m 在盐度波幅为 4 时

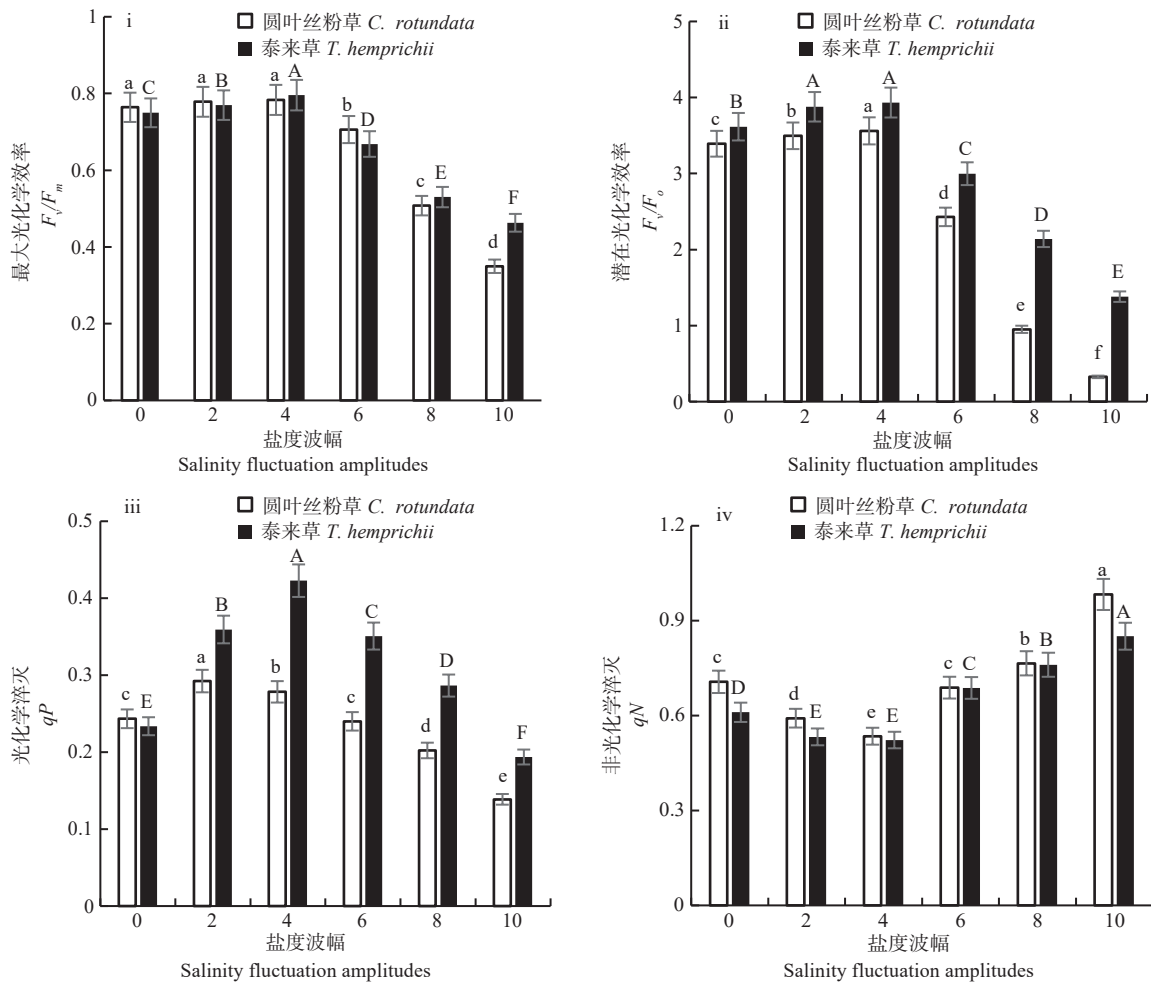


图5 圆叶丝粉草与泰来草在不同盐度波幅的 F_v/F_m (i)、 F_v/F_o (ii)、 qP (iii)和 qN (iv)

Fig. 5 F_v/F_m (i), F_v/F_o (ii), qP (iii) and qN (iv) of *C. rotundata* and *T. hemprichii* under different salinity fluctuation amplitudes

显著增大($P<0.05$),在盐度波幅为6、8、10时极显著减小($P<0.01$);泰来草在盐度波幅为2、4时极显著增大($P<0.01$),在盐度波幅为6、8、10时极显著减小($P<0.01$)。相对于盐度恒定时,2种海草 F_v/F_o 在盐度波幅为2、4时极显著增大($P<0.01$),在盐度波幅为6、8、10极显著减小($P<0.01$)。相对于盐度恒定时,圆叶丝粉草 qP 在盐度波幅为2、4时极显著增大($P<0.01$),在盐度波幅为8、10时极显著减小($P<0.01$);泰来草在盐度波幅2、4、6、8时极显著增大($P<0.01$),在盐度波幅为10时极显著减小($P<0.01$)。相对于盐度恒定时,圆叶丝粉草 qN 在盐度波幅为2、4时极显著减小($P<0.01$),在盐度波幅为8、10时极显著增大($P<0.01$);泰来草在盐度波幅为2、4时极显著减小($P<0.01$),在盐度波幅为6、8、10时极显著增大($P<0.01$)。盐度波动和海草种类对2种海草 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 qP 和 qN 影响均为极显著

($P<0.01$)。双因素方差分析结果表明,盐度波幅与海草种类的交互效应对 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 qP 和 qN 影响极显著($P<0.01$)。

圆叶丝粉草与泰来草 $Y(II)$ 、 $Y(NPQ)$ 和 $Y(NO)$ 随盐度波幅增大的变化情况如图6所示。2种海草 $Y(II)$ 随盐度波幅增大呈先增大后减小的趋势,而 $Y(NPQ)$ 和 $Y(NO)$ 则先减小后增大的趋势。圆叶丝粉草3项指标在盐度波幅为2时达到峰值或最小值,泰来草的 $Y(NPQ)$ 在盐度波幅为2时达到最小值,其余指标在盐度波幅为4时达到峰值或最小值。相对于盐度恒定时,圆叶丝粉草 $Y(II)$ 在盐度波幅为2、4时显著增大($P<0.05$),在盐度波幅为8、10时极显著减小($P<0.01$);泰来草在盐度波幅为2、4时极显著增大($P<0.01$),在盐度波幅为6、8、10时极显著减小($P<0.01$)。相对于盐度恒定时,圆叶丝粉草 $Y(NPQ)$ 在盐度波幅为2时显

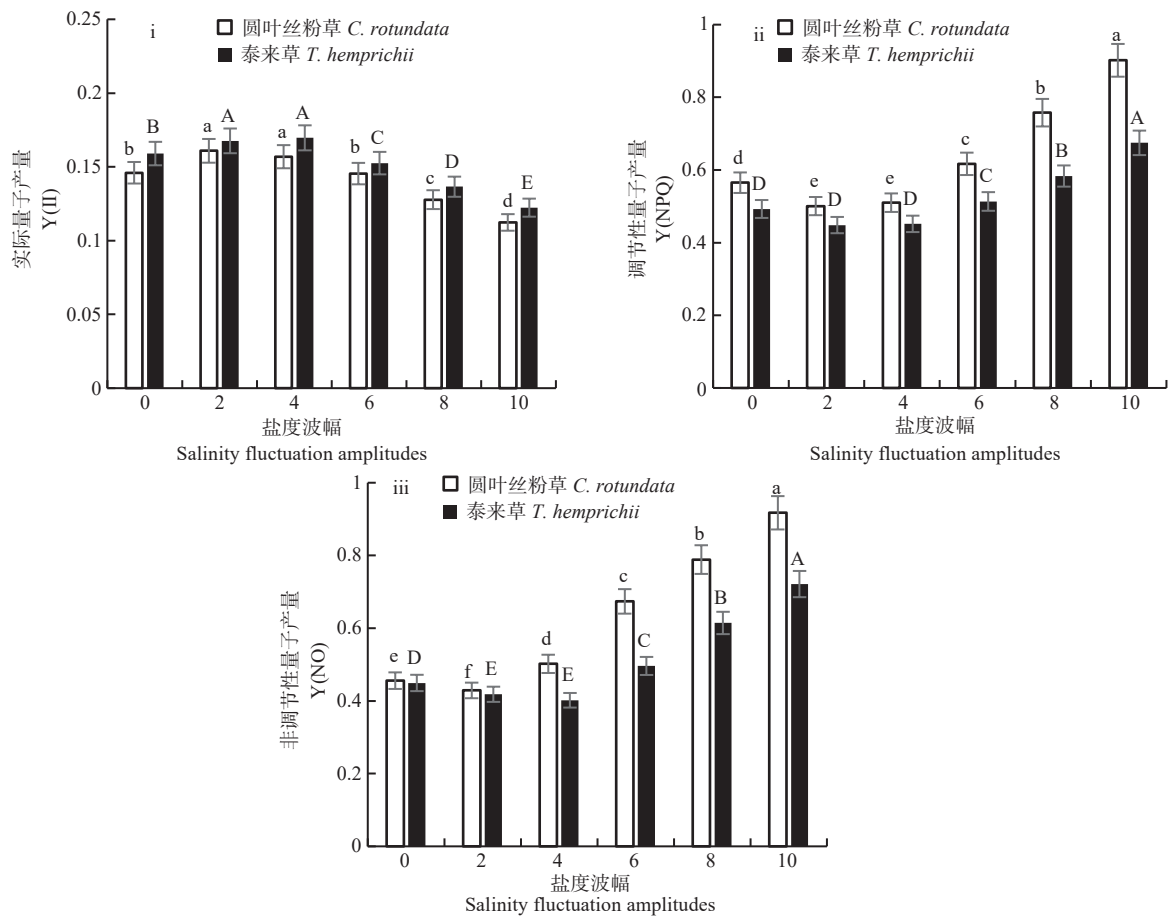


图6 圆叶丝粉草与泰来草在不同盐度波幅的Y(II)(i)、Y(NPQ)(ii)和Y(NO)(iii)

Fig. 6 Y(II)(i), Y(NPQ)(ii) and Y(NO)(iii) of *C. rotundata* and *T. hemprichii* under different salinity fluctuation amplitudes

著减小($P < 0.05$),在盐度波幅为8、10时极显著增大($P < 0.01$);泰来草在盐度波幅为2、4时极显著减小($P < 0.01$),在盐度波幅为8、10极显著增大($P < 0.01$)。相对于盐度恒定时,圆叶丝粉草Y(NO)在盐度波幅为2时极显著减小($P < 0.01$),在盐度波幅

为4、6、8、10时极显著增大($P < 0.01$);泰来草在盐度波幅为2、4时显著减小($P < 0.05$),在盐度波幅为6、8、10时极显著增大($P < 0.01$)。盐度波幅和海草种类对2种海草Y(II)、Y(NPQ)和Y(NO)影响极显著($P < 0.01$)。双因素方差分析结果表明,盐度波幅

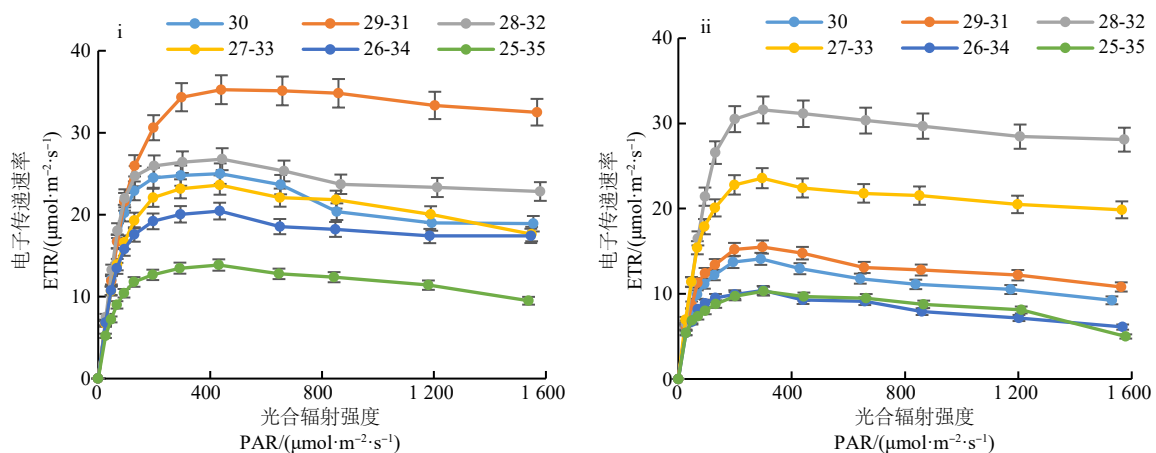


图7 圆叶丝粉草(i)与泰来草(ii)在不同盐度波幅的快速光曲线

Fig. 7 RLCs in *C. rotundata* (i) and *T. hemprichii* (ii) under different salinity fluctuation amplitudes

与海草种类的交互效应对 $Y(II)$ 无显著性影响 ($P > 0.05$), 对 $Y(NPQ)$ 和 $Y(NO)$ 影响显著 ($P < 0.05$)。

圆叶丝粉草与泰来草在不同盐度波幅下的快速光曲线响应如图 7 所示。不同盐度波幅处理下, 2 种海草的电子传递速率 ETR 均随着光合有效辐射强度 PAR 的增加而增加, 然后减小并趋于平缓。圆叶丝粉草在不同处理下 ETR_{max} 值由大到小为波幅 2、波幅 4、波幅 0、波幅 6、波幅 8、波幅 10, 泰来草在不同处理下 ETR_{max} 值由大到小为波幅 4、波幅 6、波幅 2、波幅 0、波幅 8、波幅 10。总体上盐度波动和海草种类对 2 种海草的电子传递速率影响极显著 ($P < 0.01$)。双因素方差分析结果表明, 盐度波幅与海草种类的交互效应对光合电子传递速率影响极显著 ($P < 0.01$)。

3 讨 论

3.1 初级生产力 植物的初级生产力受到温度、光照、盐度等条件的影响^[18]。在评价初级生产力的指标中, 叶面积指示的是叶片与外界接触面积的大小, 能影响植物体与外界环境的气体交换与光能吸收的效率^[19]。例如干旱胁迫可引起玉米 (*Zea mays*) 叶面积减少, 从而使玉米减产^[20]。叶片生长速率则是通过测定单位时间内叶片的增重来衡量初级生产力增长速率^[16]。已有研究表明, 春季逐步升高的水温对海草初级生产速率有明显的促进作用^[21-22]。例如, 经打孔法测得桑沟湾鳗草叶片生长速率在冬季最小, 春季最大, 光照和水温是主要影响因素^[16]。本研究中, 随盐度波幅增大, 2 种海草的叶面积呈先增大后减小的趋势, 其中泰来草在盐度波幅高达 10 时开始减小, 而圆叶丝粉草在盐度波幅为 6 时已开始减小; 圆叶丝粉草的叶片生长速率随盐度波幅增大而先增大后减小, 泰来草则持续增大。这表明适度的盐度波动可促进 2 种海草的初级生产力的增长, 但盐度波幅过大可抑制海草的初级生产力。由于随着盐度波幅增大, 圆叶丝粉草初级生产力的减小早于泰来草, 因此推测圆叶丝粉草对盐度波动比泰来草更敏感。

3.2 光合产物含量 可溶性糖、淀粉是重要的非结构性碳水化合物, 其在叶片中的含量高低与光合能力呈正相关^[23]。其中, 可溶性糖的重要组成部分——葡萄糖既是光合作用的直接产物, 又是淀粉合成的前体物质^[24]。可溶性糖与淀粉含量受

光合作用的调节^[25], 因此, 2 者含量的变化规律上可能表现出协同效应。有研究表明, 低光照胁迫时诺氏鳗草 (*Z. noltii*) 叶片淀粉含量和根茎部分蔗糖含量显著低于全光照处理^[26]。由此可见, 可溶性糖与淀粉含量变化可反映植物光合作用强弱。此外, 光合作用的产物是合成氨基酸的重要物质^[27], 因此, 可溶性蛋白含量亦可反映植物光合效能。本研究中, 随盐度波幅增大, 2 种海草的每单位鲜质量可溶性糖、淀粉与可溶性蛋白含量均呈现先增大后减小的趋势。本研究结果表明, 盐度适度波动时可能促进 2 种海草的光合作用, 还可以通过累积可溶性蛋白来抵御细胞渗透压的改变^[28], 但这种抗逆性仅针对一定范围内的盐度波动, 超出这一范围可能导致 2 种海草光合作用的下降与细胞渗透压的非正常改变。本研究结果与海滨木槿 (*Hibiscus hamabo*) 的可溶性糖、可溶性蛋白含量在高盐度环境中的变化趋势^[28]基本一致。此外, 随盐度波幅增大, 圆叶丝粉草 3 类物质含量的减小早于泰来草, 且减小幅度更大。这反映了圆叶丝粉草光合产物对盐度波动的响应比泰来草更敏感, 揭示了圆叶丝粉草的光合作用可能更易受海水盐度波动的影响。

3.3 光合色素 光合色素在植物光合作用中参与吸收、传递光能及引起原初光化学反应的作用, 是表征植物光合能力的重要参数^[29]。有研究表明, 在盐度值为 30 ~ 35 的范围内, 卵叶喜盐草 (*Halophila ovalis*) 叶片与茎中 Chl-a、Chl-b 与类胡萝卜素含量明显高于其他盐度值的环境。因此, 卵叶喜盐草生长的最适盐度范围是 30 ~ 35^[30]。本研究结果表明, 泰来草 Chl-a 与类胡萝卜素含量随盐度波幅增大而持续增大, Chl-b 含量先增大后减小; 而圆叶丝粉草的 Chl-a、Chl-b 与类胡萝卜素含量均为先增大后减小, 这与上述卵叶喜盐草^[30]研究中的光合色素变化趋势基本一致, 表明盐度适度波动可促进 2 种海草的光合作用^[31], 但波幅过大可能会导致圆叶丝粉草的叶绿体结构遭受破坏, 叶绿体片层中捕光 Chl a/b-Pro 复合体合成受抑制^[32], 这表现为叶绿素含量的减小。由于类胡萝卜素能够保护光合作用反应中心的叶绿素免受过量的辐射伤害, 因此, 类胡萝卜素含量和叶绿素含量的变化规律往往表现出协同性^[33-34], 这也与本研究结果相吻合。此外, 圆叶丝粉草叶绿素含量对盐度波动的

耐受性弱于泰来草,但从泰来草 Chl-b 含量的变化趋势上可预测,随波幅进一步加大,泰来草的光合色素含量最终也将减小,并导致光合作用减弱。

3.4 光合荧光特征 本研究中,2种海草 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 qP 和 $Y(II)$ 随盐度波幅增大先增大后减小,并主集中在波幅为2~4时出现上述指标的最大值,而 qN 、 $Y(NPQ)$ 和 $Y(NO)$ 则随盐度波动幅度增大而先减小后增大,最小值也大多出现在盐度波幅约为2~4时。本研究结果表明,相对于盐度稳定,盐度的适当波动可能提高原初光能转化效率和 PS II 反应中心的潜在活性,但盐度波幅过大则形成相反效应,表现为 F_v/F_m 和 F_v/F_o 的先增后减; qP 、 qN 、 $Y(NPQ)$ 的变化趋势则表明适当的盐度波动比盐度稳定的环境具有更低的光抑制效应,但盐度波幅过大可能引起海草光抑制效应的加剧,降低光合活性^[35-36]。 $Y(NO)$ 在盐度剧烈波动时的增大也表明海草用于光合电子传递的光化学能量转换和调节散热的光保护机制出现减小,这可能是由于 PS II 过剩的光合电子引起光抑制所导致的^[37]。泰来草上述指标的峰值或最小值大多出现在盐度波幅为4时,而圆叶丝粉草大多出现在波幅为2时,表明圆叶丝粉草的光合荧光特征对盐度波动的响应更敏感。

植物的光合荧光参数在一定程度上可反映环境对光合作用的影响。ETR 为光合系统 II (PS II) 的表观光合电子传递速率,ETR 随光合辐射强度 PAR 的变化图即为快速光曲线^[38]。大量研究结果表明植物受到盐胁迫时会减小其 ETR^[39-41]。研究结果表明盐胁迫抑制了中华常春藤 (*Hedera nepalensis* var. *var.*) ETR 的增大,这可能是由于盐胁迫导致光能的吸收、传递和转换能力减弱,电子传递速率减小,从而抑制光合作用^[40]。本研究中,圆叶丝粉草、泰来草分别在波幅为2和4的盐度波动环境中具有各自最大的 ETR 值,表明2种海草仅在盐度波动水平处于最适范围时,其光合电子传递链才拥有最大的电子传递速率,海草 PS II 中的光合作用最为旺盛,对光照辐射的利用能力最强^[42]。而当超出了2种海草的最适盐度范围后,盐度波动胁迫可能导致光能的吸收、传递和转换能力减弱,电子传递速率减小,从而表现为光抑制,并且这种影响随波盐度幅增大而不断增大。

4 结 论

在25~35的海水盐度范围内,随盐度波幅增大,除泰来草的叶片生长速率、Chl-a 含量持续递增外,2种海草的初级生产力、光合产物、光合色素均呈先增大后减小的趋势。当海水盐度波幅为4~6时,圆叶丝粉草指示初级生产力、光合产物、光合色素的各项指标均达到峰值,而当海水盐度波幅为8~10时,泰来草的这些指标达到峰值。此外,随盐度波幅增大,2种海草的 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 qP 和 $Y(II)$ 呈现显著地先增大后减小的趋势,而 $Y(NPQ)$ 、 $Y(NO)$ 和 qN 则显著地先减小后增大的趋势。当盐度波幅2~4时,圆叶丝粉草与泰来草叶片光合荧光反应较为强烈。综上所述,在25~35的海水盐度范围内,圆叶丝粉草、泰来草具有最适盐度波幅范围,圆叶丝粉草为2~6,泰来草约为2~10。最适盐度波动范围以外的环境对2种海草的光合作用与生理生长起负面作用。圆叶丝粉草对盐度不稳定的耐受性弱于泰来草,表现为圆叶丝粉草各项指标的变化幅度大于泰来草。此外,海水盐度25~35范围外的盐度波动对泰来草、圆叶丝粉草的影响仍有待探究。

参考文献:

- [1] 叶春江,赵可夫. 高等植物大叶藻研究进展及其对海洋沉水生活的适应[J]. 植物学通报, 2002, 37(2): 184-193.
- [2] 邱广龙,林幸助,李宗善,等. 海草生态系统的固碳机理及贡献[J]. 应用生态学报, 2014, 25(6): 1825-1832.
- [3] LAMB J B, VAN DE WATER J A J M, BOURNE D G, et al. Seagrass ecosystems reduce exposure to bacterial pathogens of humans, fishes, and invertebrates [J]. Science, 2017, 355(6326): 731-733.
- [4] VAN KATWIJK M M, SCHMITZ G H W, GASSELING A P, et al. Effects of salinity and nutrient load and their interaction on *Zostera marina* [J]. Marine Ecology Progress Series, 1999, 190: 155-165.
- [5] DENNISON W C. Effects of light on seagrass photosynthesis, growth and depth distribution [J]. Aquatic Botany, 1987, 27(1): 15-26.
- [6] 冯士筌,李凤歧,李少菁. 海洋科学导论[M]. 北京: 高等教育出版社, 1999.
- [7] SÁNCHEZ-LIZASO J L, ROMERO J, RUIZ J, et al. Salinity tolerance of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*: recommendations to minimize the impact of brine discharges from desalination plants [J]. Desalination, 2008, 221(1/2/3): 602-607.

- [8] LIRMAN D, CROPPER W P. The influence of salinity on seagrass growth, survivorship, and distribution within Biscayne Bay, Florida: field, experimental, and modeling studies [J]. *Estuaries*, 2003, 26(1): 131–141.
- [9] KENTULA M E, DEWITT T H. Abundance of seagrass (*Zostera marina* L.) and macroalgae in relation to the salinity-temperature gradient in Yaquina Bay, Oregon, USA [J]. *Estuaries*, 2003, 26(4): 1130–1141.
- [10] GARROTE-MORENO A, FERNÁNDEZ-TORQUEMADA Y, SÁNCHEZ-LIZASO J L. Salinity fluctuation of the brine discharge affects growth and survival of the seagrass *Cymodocea nodosa* [J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2014, 81(1): 61–68.
- [11] JIANG X, HOU L, ZHENG Y, et al. Salinity-driven shifts in the activity, diversity, and abundance of anammox bacteria of estuarine and coastal wetlands [J]. *Physics and Chemistry of the Earth*, 2017, 97: 46–53.
- [12] PÉREZ-RUZAF A, MARCOS C, BERNAL C M, et al. *Cymodocea nodosa* vs. *Caulerpa prolifera*: Causes and consequences of a long term history of interaction in macrophyte meadows in the Mar Menor coastal lagoon (Spain, southwestern Mediterranean) [J]. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 2012, 110: 101–115.
- [13] 吴钟解, 陈石泉, 蔡泽富, 等. 海南岛海草床分布变化及恢复建议 [J]. *海洋环境科学*, 2021, 40(4): 542–549.
- [14] 蔡泽富. 文昌主要海草床微生物群落特征及两类陆源污染物与弧菌对泰来草细菌群落影响的研究 [D]. 海口: 海南大学, 2021.
- [15] 韩秋影, 曾文轩, 叶嘉晖, 等. 海南新村湾泰来草形态和生理指标特征及环境影响因素 [J]. *渔业科学进展*, 2023, 44(6): 225–238.
- [16] 唐望. 桑沟湾大叶藻生理生态学及草场恢复研究 [D]. 上海: 华东理工大学, 2013.
- [17] 高桂青. 鄱阳湖湿地沉水植物对环境变化的生理生态响应 [D]. 南昌: 南昌大学, 2019.
- [18] DARWESH R S S. Morphology, physiology and anatomy in vitro affected acclimatization ex vitro date palm plantlets: A Review [J]. *International Journal of Chemical, Environmental & Biological Sciences*, 2015, 3(2): 183–190.
- [19] 丁曼, 温仲明, 郑颖. 黄土丘陵区植物功能性状的尺度变化与依赖 [J]. *生态学报*, 2014, 34(9): 2308–2315.
- [20] 任丽雯, 马兴祥. 石羊河流域水分胁迫对玉米生长发育指标和产量的影响 [J]. *干旱气象*, 2014, 32(5): 760–764.
- [21] BARBER B J, BEHRENS P J. Effects of elevated temperature on seasonal in situ leaf productivity of *Thalassia testudinum* Banks ex König and *Syringodium filiforme* Kützinger [J]. *Aquatic Botany*, 1985, 22(1): 61–69.
- [22] LEE K S, DUNTUN K H. Production and carbon reserve dynamics of the seagrass *Thalassia testudinum* in Corpus Christi Bay, Texas, USA [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1996, 143: 201–210.
- [23] 任晓亮, 黄东晨, 谷明远, 等. 平茬高度对香椿生长及其光合特性和非结构性碳水化合物含量的影响 [J]. *西北植物学报*, 2023, 43(4): 648–655.
- [24] 高菁菁. 外施葡萄糖对缓解番茄幼苗铵态氮胁迫的研究 [D]. 晋中: 山西农业大学, 2021.
- [25] 关义新, 林葆, 凌碧莹. 光、氮及其互作对玉米幼苗叶片光合和碳、氮代谢的影响 [J]. *作物学报*, 2000, 26(6): 806–812.
- [26] PERALTA G, PÉREZ-LLORENS J L, HERNÁNDEZ I, et al. Effects of light availability on growth, architecture and nutrient content of the seagrass *Zostera noltii* Hornem [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2002, 269: 9–26.
- [27] CHAMPIGNY M L. Integration of photosynthetic carbon and nitrogen metabolism in higher plants [J]. *Photosynthesis Research*, 1995, 46: 117–127.
- [28] WU T, GU S, ZHOU H, et al. Photosynthetic and physiological responses of native and exotic tidal woody seedlings to simulated tidal immersion [J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2013, 135: 280–284.
- [29] EL-HENDAWY S, AL-SUHAIBANI N, HASSAN W, et al. Hyperspectral reflectance sensing to assess the growth and photosynthetic properties of wheat cultivars exposed to different irrigation rates in an irrigated arid region [J]. *PLoS One*, 2017, 12(8): e0183262.
- [30] 杨冉. 温度、光照、盐度对喜盐草生长及生理生化特性的影响 [D]. 湛江: 广东海洋大学, 2016.
- [31] 王邦锡, 何军贤, 黄久常. 水分胁迫导致小麦叶片光合作用下降的非气孔因素 [J]. *植物生理学报*, 1992, 18(1): 77–84.
- [32] ALBERTE R S, THORNBUR J P, FISCUS E L. Water stress effects on the content and organization of chlorophyll in mesophyll and bundle sheath chloroplasts of maize [J]. *Plant Physiology*, 1977, 59(3): 351–353.
- [33] PENUELAS J, BARET F, FILELLA I. Semi-empirical indices to assess carotenoids/chlorophyll A ratio from leaf spectral reflectances [J]. *Photosynthetica*, 1995, 31(2): 221–230.
- [34] YOUNG A, BRITTON G. Carotenoids and stress [J]. *Plant biology (USA)*, 1990.
- [35] NETONDO G W, ONYANGO J C, BECK E. *Sorghum* and salinity: II. Gas exchange and chlorophyll fluorescence of sorghum under salt stress [J]. *Crop Science*, 2004, 44(3): 806–811.
- [36] MORADI F, ISMAIL A M. Responses of photosynthesis, chlorophyll fluorescence and ROS-scavenging systems to salt stress during seedling and reproductive stages in rice [J]. *Annals of Botany*, 2007, 99(6): 1161–1173.
- [37] 何勇, 符庆功, 朱祝军. 低温弱光对辣椒叶片光合作用、叶绿素荧光猝灭及光能分配的影响 [J]. *核农学报*, 2013, 27(4): 479–486.
- [38] RALPH P J, GADEMANN R. Rapid light curves: a powerful tool to assess photosynthetic activity [J]. *Aquatic Botany*, 2005, 82(3): 222–237.

- [39] 郑州元, 林海荣, 崔辉梅. 外源硫化氢对盐胁迫下加工番茄幼苗光合参数及叶绿素荧光特性的影响 [J]. 核农学报, 2017, 31(7): 1426–1435.
- [40] 张敏, 李燕, 宁朋, 等. 叶面及根际施用外源NO对盐胁迫下中华常春藤生理特性的影响 [J]. 江西农业大学学报, 2022, 44(3): 583–592.
- [41] 朱春艳, 宋佳伟, 白天亮, 等. NaCl胁迫对不同耐盐性粳稻种质幼苗叶绿素荧光特性的影响 [J]. 中国农业科学, 2022, 55(13): 2509–2525.
- [42] 张仁和, 薛吉全, 浦军, 等. 干旱胁迫对玉米苗期植株生长和光合特性的影响 [J]. 作物学报, 2011, 37(3): 521–528.

Effects of salinity fluctuation on photosynthetic physiology and growth of two tropical seagrass species

WANG Ru, LIU Mingzhong, WU Jiaxin, KANG Yinji

(Yazhou Bay Innovation Institute/Hainan Modern Marine Ranching Engineering Research Center, Hainan University of Tropical Ocean, Sanya, Hainan 572022, China)

Abstract: Seagrasses that grow in the intertidal zone is adaptable to salinity fluctuations. However, considering that extreme weather and human activities may cause intensification of coastal seawater salinity fluctuation, the adaptation thresholds of seagrasses to the salinity fluctuation and the physiological mechanism are worth exploring. In this context an experiment was made with controllable salinity fluctuation amplitudes of seawater, and two seagrass species, *Cymodocea rotundata* and *Thalassia hemprichii*, were planted in the seawater with different salinity fluctuation amplitudes from 0 to 10. The changes of seagrass growth indicators related to photosynthesis were determined. The results showed that with the increase of salinity fluctuation amplitudes, average leaf area, photosynthetic products, photosynthetic pigments of the two seagrass and leaf growth rate of *C. rotundata* increased first and then decreased, except for the leaf growth rate and the content of Chl-a for *T. hemprichii* that increased continuously. F_v/F_m , F_v/F_o , qP and $Y(II)$ of the two seagrass species increased first and then decreased, while $Y(NPQ)$, $Y(NO)$ and qN decreased first and then increased. Salinity fluctuation amplitudes, species and their interactions had significant influence on average leaf area, leaf growth rate, contents of starch, soluble sugar, soluble protein, Chl-a, Chl-b, carotenoids, F_v/F_m , F_v/F_o , qP , qN , $Y(II)$, $Y(NPQ)$, $Y(NO)$ and maximum electron transport rate (ETR_{max}) ($P < 0.05$). These results showed that the water environment with salinity fluctuations of 2 ~ 6 and 2 ~ 10 could promote the photosynthesis and growth of *C. rotundata* and *T. hemprichii*, respectively. These ranges of salinity fluctuation are optimum for both the two seagrass species, while other ranges of salinity fluctuation was not conducive to the physiological growth and photosynthesis of the two seagrass species.

Keywords: *Cymodocea rotundata*; *Thalassia hemprichii*; salinity fluctuation; photosynthesis; growth

(责任编辑: 钟云芳)