

# 草坪草抗旱机制研究现状

隋 媛, 尹伟伦, 夏新莉, 赵燕冬

(北京林业大学生物科学与技术学院, 北京 100083)

**摘要:** 通过查阅国内外有关文献, 概述了草坪草抗旱机理的研究现状。在生态适应性方面, 草坪草通过建立庞大的根系, 维持较高的叶片保水能力及水分利用效率来抵御干旱; 生理生化方面, 草坪草通过生物膜稳定性、渗透作用、抗氧化酶活性、气孔关闭、光合作用以及叶绿素荧光等的变化进行响应。最后简要论述了在草坪草抗旱性研究中存在的一些问题及今后的研究趋势。

**关键词:** 草坪草; 干旱胁迫; 生态适应性; 生理生化响应

**中图分类号:** S688.4 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2006)05-0142-03

随着社会的发展, 草坪草在人们的日常生活中发挥着重要的作用, 草坪建设是衡量现代化城市建设水平的重要标志之一, 以北京市为例, 草坪发展迅速, 面积已达 0.3 亿  $\text{m}^2$ <sup>[1]</sup>。草坪草组织由 80%~95% 的水分组成, 但其根系浅, 通常集中分布在 30 cm 的土壤表层, 充足的水分是草坪草正常生长的重要因素。我国水资源匮乏, 成为制约草坪发展的一个重要的因子。因此, 研究草坪草的抗旱生理是一个值得关注的课题。

植物的抗旱性是指在干旱条件下, 植物具有不但能够生存, 而且能够维持正常或接近正常的代谢水平以及维持基本正常生长发育进程的能力。草坪草抵御干旱的途径主要包括御旱性和耐旱性<sup>[2]</sup>: 御旱性是指草坪草在干旱条件下, 通过根系伸展及低耗水保持植株内部组织的高水势的能力; 耐旱性是指草坪草在受旱时, 能在较低的细胞水势条件下维持一定程度的生长发育, 主要方式是通过渗透调节维持一定的膨压。现通过查阅国内外相关文献, 针对草坪草的抗旱机理的研究以及研究中存在的问题进行概述。

## 1 干旱胁迫下, 草坪草的生态适应性

干旱条件下, 草坪草的根在形态学上的变化, 主要是水平和垂直方向上的伸展。Huang 等<sup>[3]</sup>研究发现, 结缕草在轻度干旱时, 叶片发生下垂, 而野牛草则需要严重干旱; 干旱胁迫下, 野牛草由于根系较深, 根的延伸速度要快于结缕草; 对根系分布的研究表明, 在充分浇水和严重干旱条件下, 野牛草和结缕草绝大部分根系分布于 0~20 cm 的土层中, 但是野牛草具有更多的深层根。李云侠等认为, 高羊茅根系在土壤深层分布大于草地早熟禾和多年生黑麦草, 其上层土壤根系死亡

率增加, 而向下层土壤生长; 土壤层总根量增加, 而且深层土壤根长密度增加, 从而吸收深层土壤水分, 维持高的蒸散量, 并且保证干旱期正常生长, 保证较高的草坪质量。干旱胁迫下, 草坪草通过建立庞大的根系, 从土壤中吸收更多的水分, 使自身的生理活动处于正常水平。

草坪草叶片对干旱的适应性主要表现为水分保持能力和水分利用效率的提高。Huang 等研究发现, 当表层土壤干旱时, 草坪草叶片相对含水量的下降程度在不同类型匍匐剪股颖中存在着遗传上的差异。葛晋纲等<sup>[4]</sup>在对 2 种不同类型草坪草高羊茅( $\text{C}_3$  植物)和钝叶草( $\text{C}_4$  植物)的研究中认为, 在对照和同等干旱水平条件下, 虽然钝叶草的叶片相对含水量低于高羊茅, 胁迫下蒸腾速率也相应低于高羊茅, 但其水分利用率却高于高羊茅, 由此推论,  $\text{C}_4$  植物的暖季型草坪草钝叶草比  $\text{C}_3$  植物的冷季型草高羊茅更适应干旱环境, 其供水需求低于高羊茅。草坪草叶片水分保持能力强, 叶片含水量高, 有利于其对干旱胁迫的抵御; 而高的水分利用效率, 使草坪草在水分亏缺条件下, 能够制造更多的养分, 用于调节各种生理生化活动的正常进行。

## 2 干旱胁迫下草坪草的生理生化响应

### 2.1 生物膜的响应

生物膜是水分敏感的原初部位, 水分胁迫首先引起膜脂过氧化, 继而物理性状发生改变。质膜的存在使细胞相对独立于外界环境, 形成一个稳定有序的, 有利于细胞生命活动进行的内部环境。土壤干旱胁迫使膜透性提高, 电解质渗透增加, 生物膜受损伤, 且损伤的程度随干旱胁迫程度的加重而加重<sup>[5]</sup>。冉秀芝在对 6 种冷季型草坪草研究中发现, 干旱使所有品种的质膜稳定性降低, 电解质外渗, 相对电导率提高; 而绿叶率高的品种比绿叶率低的品种具有相对较低的质膜透性。干旱胁迫下, 草坪草生物膜透性的变化是明显的, 是判断抗旱性的一个重要指标。

### 2.2 渗透调节

干旱条件下, 土壤中水分含量降低, 植物可吸收的水分减

\* 基金项目: 国家高技术研究发展计划(863)项目(2002AA2Z4011,

2004AA212123)

国家自然科学基金项目(30271096, 30371143)

教育部科学技术重点项目(02022, 104242)

收稿日期: 2006-06-10

少,从而影响细胞水势。植物可以通过调节细胞内的渗透势来维持细胞压力势的作用,被称为渗透调节。在水分胁迫下,渗透势的变化和渗透调节作用,是一种适应性反映,草坪草通过自身渗透调节使体内膨压维持在一定水平。Perdomo 等在高温和限水条件下研究草地早熟禾的两个品系 Nugget(抗旱性弱)和 Midnight(抗旱性强),发现渗透势在轻度胁迫时分别为: -1.86MPa 和 -1.69MPa; 中度胁迫条件下分别为: -1.97MPa 和 -1.86MPa; 同时发现 Nugget 外观表现出胁迫时, Midnight 仍保持较高的气孔开度和较低的渗透势,认为低的渗透势可能是耐旱强的草种(Midnight)保持较大气孔开放度的生理机制。高宁研究发现,随干旱胁迫的加重,紫羊茅和多年生黑麦草的渗透势变化均为: 无胁迫> 轻度胁迫> 中度胁迫> 严重胁迫。不同的干旱胁迫下草坪草的渗透势表现出明显的差异,因此渗透调节是草坪草在干旱逆境下,维持生命活动的一个重要的生理过程。

植物遭受逆境后会积累脯氨酸,作为胞质渗透调节剂,脯氨酸成倍增加是植物适应干旱逆境的重要生理机制之一<sup>[9]</sup>;但是也有研究认为是由于植物受到伤害而导致脯氨酸的积累,因此不适合作为抗旱性判断的指标。马祚等<sup>[7]</sup>通过4种草坪草的研究认为随着水分胁迫的加剧,4个草种的脯氨酸含量增加,且水分胁迫强度越大,脯氨酸含量越高。周兴元<sup>[8]</sup>认为脯氨酸含量(Pro)变化可作为衡量草坪草抗旱能力的生理指标,以 $P_{10}$ 高峰期出现的早晚及此时的含量高低可以较好地反应抗旱能力,即高峰期出现的迟且含量高者为抗旱力强,反之抗旱力弱。卢少云、陈斯平等<sup>[9]</sup>认为耐旱性弱的地毯草中脯氨酸的积累对干旱更敏感,积累的量更大,脯氨酸的积累与植物受伤程度成显著正相关,说明干旱下草坪草积累脯氨酸是伤害反应,与抗旱性无关。因此,脯氨酸是否可以作为草坪草抗旱性的筛选的指标,仍然是一个有争议的问题。

### 2.3 抗氧化酶活性

干旱胁迫达到一定的程度时,会破坏植物细胞中活性氧产生与清除之间的平衡,使植物细胞遭受过氧化的危害。植物体内活性氧形式主要有 $O_2^-$ 、 $H_2O_2$ 、 $^{\circ}OH$ 、 $HO^{\cdot 2-}$ 及 $^1O_2$ ,植物在遭受干旱、低温、盐害胁迫下,其叶绿体利用 $CO_2$ 的能力受到限制,能耗降低,光合电子传递到 $O_2$ 的比例相对增加,因而可形成以上各种形式的活性氧<sup>[10]</sup>。这些自由基的产生将导致生物膜脂过氧化、蛋白质变性、DNA链断裂以及光合成受阻等多种有害效应,使细胞功能失常,机体出现各种自由基综合症<sup>[11]</sup>。植物体内参与抗氧化保护反应的酶类主要有超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)、单脱氢抗坏血酸还原酶(MDHAR)、谷胱甘肽还原酶(GR)与非特异性过氧化物酶(POD)等<sup>[12]</sup>。在干旱胁迫下,草地早熟禾和高羊茅SOD活性短暂升高后降低,CAT活性则随干旱时间的延长不断降低<sup>[13]</sup>。矮生狗牙根和沟叶结缕草具有较强的耐旱性与它们

在干旱条件下能维持较高的清除 $H_2O_2$ 的酶活性有关;地毯草对干旱敏感与干旱条件下SOD活性提高,而清除 $H_2O_2$ 的酶活性较低,造成 $H_2O_2$ 伤害有关<sup>[8]</sup>。张往祥<sup>[14]</sup>等研究认为耐旱能力强的草种(如矮生天堂狗牙根和马尼拉)具有更高的根系活力和更稳定的膜保护酶系(如SOD),而耐旱能力弱的草种(如假俭草)的情形正好相反。温洋<sup>[15]</sup>对干旱胁迫下的冷季型草坪草研究后认为SOD和POD酶活性可作为鉴定草坪草品种抗旱性大小的重要生理指标之一。干旱胁迫下,抗氧化酶活性增加,对草坪草有着积极的保护作用,也可以作为草坪草抗旱性判断的重要指标。

### 2.4 气孔调节与蒸腾作用

气孔在叶片上的分布、气孔的形状及覆盖物与植物的抗旱性有一定关系。刘自学等<sup>[16]</sup>研究中发现:冷季型草坪草(如野牛草、结缕草和狗牙根)叶片的气孔呈卵圆形,长宽比小于2.5,狗牙根和野牛草叶片气孔上覆有腊质;冷季型草坪草(如早熟禾、黑麦草和苇状羊茅)叶片的气孔呈椭圆形,长宽比大于2.5;3种冷季型草坪草叶片的气孔孔径大于暖季型草坪草的,而气孔的密度暖季型草坪草的则比冷季型草坪草的大。

气孔是控制 $CO_2$ 和水分进出植物体的通道,是植物体与外界进行气体交换和水分蒸腾的门户。气孔的分布及开闭都与草坪草的蒸腾作用有直接的关系。Casnoff认为12种暖季型草坪草在良好灌溉条件下,蒸腾速率与远轴气孔密度有显著的负相关;而Green等对12种冷季型草坪草的研究却认为蒸腾作用与近轴气孔密度呈负相关。各种环境因子(如光照、温度、 $CO_2$ 浓度和水分条件)的变化,都会导致气孔性质的变化。当土壤有效水急剧减少时,植物水分的吸收往往小于丢失,这就需要限制水分向大气散失。相对较低的蒸腾速率可以减少蒸腾作用的耗水,这是多年生草坪草避旱性的一个重要方面<sup>[17]</sup>。大量试验证明,通过气孔关闭来降低蒸腾或水分损失是延迟植物脱水的一种有效的方式。但是,气孔关闭会使植物体内温度升高。蒸腾降温是草坪草在夏季高温干旱胁迫下的一个重要生理特征。Kramer等研究认为,连续高的蒸腾速率对高温胁迫下的草坪植物有利,因为蒸腾可以起到降温和对碳同化的保持作用。

### 2.5 光合作用与叶绿素荧光

植物光合作用是将太阳能转换为化学能的过程,在光能的吸收、传递和转换过程中,叶绿体色素起着关键作用。在植物体内叶绿素可以通过自己直接吸收的光量子或间接通过天线色素吸收的光量子得到能量,使分子从基态上升到较高能级的不同激发态,然后很快通过内转换降低到最低的第一单线态,再通过不同的去激途径回到基态。这些去激途径包括引起光化学反应、发射荧光、热能耗散等<sup>[18]</sup>。丁小球<sup>[19]</sup>研究了在晴天的条件下,假俭草、细叶结缕草和地毯草净光合速率日变化特点,结果表明:假俭草和细叶结缕草的净光合速率的日变化曲线均为双峰型,而地毯草为三峰型,3种草出现

峰值的时间不同, 均有明显的“午睡”现象, 日平均净光合速率的大小顺序为假俭草>地毯草>细叶结缕草。而蹇洪英、邹寿青<sup>[19]</sup>的研究中却认为地毯草的光合日进程呈单峰型, 无“午睡”现象且受非气孔限制, 最大净光合速率出现在14:00, 变化趋势与光合有效辐射、气温、蒸腾速率等因子相同, 与空气相对湿度、胞间CO<sub>2</sub>浓度等相反。由此可见在对草坪草光合作用的研究中存在一定的差异, 在以后的工作中需要投入更多的精力。

叶片失水严重时影响叶绿素的生物合成, 且促进已形成的叶绿素加速分解, 从而导致植物叶片中叶绿素含量的降低。在一定范围内叶绿素含量的高低直接影响叶片的光合能力<sup>[20]</sup>。叶绿素荧光分析技术是一种以光合作用理论为基础、利用体内叶绿素作为天然探针, 研究和探测植物光合生理状况及各种外界因子对其细微影响的新型植物活体测定和诊断技术<sup>[21]</sup>。Huang等研究认为, 干旱时6种高羊茅的净光合速率和光化学效率(Fv/Fm)均下降, 但下降的时间和程度因品种和其它生理因素而不同, 不同品种间抗旱性的差异与它们的光合能力有关, 光合速率可用作筛选高羊茅品种抗旱性的指标<sup>[22]</sup>。3个种群羊草叶片的最大荧光(Fm)、可变荧光(Fo)、原初光能转换效率(Fv/Fm)、PSII潜在活性(Fm/Fo)随干旱胁迫加剧呈下降趋势, 但各种群下降的幅度不同; 净光合速率与可变荧光(Fv)、Fm、Fv/Fm、Fm/Fo之间呈显著或极显著正相关, 与可变荧光(Fo)呈显著负相关<sup>[23]</sup>。Fv/Fm的降低可以用来评价植物光合作用受抑制的程度, Fo的变化程度可用来鉴别植物的不同抵抗或忍耐干旱能力。

### 3 小结

干旱胁迫下, 草坪草在生态、生理生化方面都会做出一定的响映。草坪草避旱性方面的研究比较深入, 如干旱胁迫下草根系和叶片伸展情况、蒸腾作用的变化等。而对草坪草的耐旱性的研究还需要做更多的工作, 例如脯氨酸的积累等有争议的问题、叶绿素荧光等有待于深入的问题。

水资源是草坪发展的十分重要的限制因素, 因此抗旱性研究是草坪学的一个热门课题。目前的对草坪草抗旱性研究主要是用以抗旱品种的筛选, 研究中也存在着很多的异议; 而且利用干旱胁迫下草坪草的生态、生理生化响映情况来指导节水灌溉的工作也很少。草坪草对干旱胁迫的响映, 是生理生化综合作用的一个复杂过程。在今后工作中可以在分子生物学等方面加以深入, 同时应该将理论方面的研究成果用于指导草坪草的节水灌溉工作。

#### 参考文献:

- [1] 杨建国, 张新民. 北京市草坪灌溉制度拟定[J]. 节水灌溉, 2005(2): 11—13.
- [2] 周久亚, 刘建秀, 陈树元. 草坪草抗旱性研究概述[J]. 草业科学,

2001, 19(5): 61—66.

- [3] Huang Bingnu, Hongwen Gao. Root physiological characteristics associated with drought resistance in tall fescue cultivars[J]. Crop Science, 2000, 40: 196—203.
- [4] 葛晋纲, 蔡庆生, 周兴元等. 土壤干旱胁迫对2种不同光合类型草坪草的光合特性和水分利用率的影响[J]. 草业科学, 2005, 22: 103—107.
- [5] 葛体达, 隋方功, 张金政. 玉米根、叶质膜透性和叶片水分对土壤干旱胁迫的反应[J]. 西北植物学报, 2005, 25(3): 507—512.
- [6] 朱维琴, 吴良欢, 陶勤南. 干旱逆境下不同品种水稻叶片有机渗透调节物质变化研究[J]. 土壤通报, 2003, 24(1): 25—28.
- [7] 马伟, 王彩云. 几种引进冷季型草坪草的生长及抗旱生理指标[J]. 草业科学, 2001, 18(2): 57—61.
- [8] 周兴元, 曹福亮, 陈国庆. 四种暖季型草坪草几种生理指标与抗旱性的关系研究[J]. 草原与草坪, 2003, 4: 29—32.
- [9] 卢少云, 陈斯平, 陈斯曼. 三种暖季型草坪草在干旱条件下脯氨酸含量和抗氧化酶活性的变化[J]. 园艺学报, 2003, 30(3): 303—306.
- [10] 魏炜, 赵欣平, 吕辉等. 三种抗氧化酶在小麦抗旱逆境中的作用初探[J]. 四川大学学报(自然科学版), 2003, 40(6): 1172—1175.
- [11] 曾庆平, 郭勇. 植物的逆境应答与系统抗性诱导[J]. 生命的化学, 1997, 17(3): 31—33.
- [12] 赵丽英, 邓西平, 山仑. 活性氧清除系统对干旱胁迫的响应机制[J]. 西北植物学报, 2005, 25(2): 413—418.
- [13] Jiang Y, Huang B. Drought and heat stress injury to two cool season turfgrasses in relation to antioxidant metabolism and lipid peroxidation[J]. Crop Sci., 2001, 41: 436—442.
- [14] 张往祥, 周兴元, 曹福亮. 夏季土壤干旱对3种暖季型草坪草形态景观和生理参数的影响[J]. 江苏林业科技, 2002, 29(6): 8—14.
- [15] 温洋, 孙吉雄, 王代军. 干旱胁迫对冷地型草坪草生理特性影响的研究[J]. 草原与草坪, 2005, 1: 43—45.
- [16] 刘自学, 郑群英, 汪玺. 6种草坪草叶片的气孔特征与气孔导力[J]. 草业科学, 2005, 22(8): 71—75.
- [17] 吴艳华, 陈雅君, 夏忠强. 草坪草抗旱生理机制的研究进展[J]. 四川草原, 2005, 8: 37—39.
- [18] 赵会杰, 邹琦, 于振文. 叶绿素荧光分析技术及其在植物光合机理研究中的应用[J]. 河南农业大学学报, 2000, 34(3): 248—251.
- [19] 丁小球, 胡玉佳, 王榕楷. 三种草坪草净光合速率和蒸腾速率的日变化特点研究[J]. 草业科学, 2001, 18(2): 62—66.
- [20] 张永强, 毛学森, 孙宏勇等. 干旱胁迫对冬小麦叶绿素荧光的影响[J]. 中国生态农业学报, 2002(04): 13—15.
- [21] 冯建灿, 胡秀丽, 毛训甲. 叶绿素荧光动力学在研究植物逆境生理中的应用[J]. 经济林研究, 2002(04): 14—30.
- [22] Huang B, Gao H. Physiological responses of diverse Tall fescue cultivars to drought stress[J]. Hort Science, 1999, 34: 897—901.
- [23] 刘惠芬, 高玉葆, 张强. 土壤干旱胁迫对不同种群羊草光合及叶绿素荧光的影响[J]. 农业环境科学学报, 2005, 24(2): 209—213.