

匍匐翦股颖夏季光合生理生态日变化规律初探

刘霞, 彭燕, 邱英

(四川农业大学动物科技学院, 雅安 625014)

摘要:晴天利用 Li-6400 光合仪研究了田间自然条件下匍匐翦股颖品种普特(Putter)的光合作用日变化特性。结果表明:净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)和气孔导度(G_s)的日变化曲线均呈“双峰”型,存在明显的光合“午睡”现象。水分利用效率(WUE)和胞间 CO_2 浓度(C_i)的日变化进程都呈下降趋势。根据 P_n 、 C_i 、气孔限制值(L_s)的变化方向,推测匍匐翦股颖的光合“午休”主要受气孔因素限制。相关分析结果表明, P_n 、 T_r 与光合有效辐射(PAR)都呈显著正相关,相关系数分别为 $R=0.674$ 和 $R=0.852$,与大气温度(T_a)都呈现不显著正相关关系,与相对湿度(RH)都呈现不显著负相关关系。从相关系数的大小来看,各生态因子与 P_n 的相关性大小排序 $PAR > T_a > C_a > RH$ 。各生理因子与 P_n 的相关性大小排序为: $T_r > G_s > C_i > WUE$ 。

关键词: 匍匐翦股颖; 光合日变化; 生理生态特性

中图分类号: S 688.4 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2007)06-0020-04

匍匐翦股颖(*Agrostis stolonifera* L.)是禾本科翦股颖属的一种优良冷季型草坪草,主要用作建植高尔夫球场草坪,也在城市绿化及庭院草坪中广泛应用。我国大部分地区均有分布,其中,贵州、云南省境内野生种质资源十分丰富^[1,2]。以往匍匐翦股颖的研究报道主要集中于栽培管理技术、引种适应性研究、抗逆性生理生化等,而对其光合生理特性的相关研究报道甚少。通过对匍匐翦股颖叶片夏季光合生理特性日变化规律的系统性研究与比较,探讨其光合作用的规律及其光合效率午间降低的机制,以期匍匐翦股颖优良资源的选择利用及草坪培育、管理、适应性研究提供理论依据与参考。

1 材料与方法

1.1 试验地自然概况

试验地位于四川农业大学草业科学系科研基地。地处北纬 $30^{\circ}08'$,东经 $103^{\circ}00'$,海拔 620m,年均气温 $16.2^{\circ}C$,极端高温 $37.7^{\circ}C$,极端低温 $-3^{\circ}C$,年降雨量 1 774.3mm,年均相对湿度 79%,年均日照时数 1 039.6h,日均温 $\geq 5^{\circ}C$ 的积温 5 770.2 $^{\circ}C$ 。紫色土,土壤 pH 值 5.46,有机质含量为 1.46%,速效 N、P、K 含量分别为

100.63mg/kg、4.73mg/kg、338.24mg/kg。

1.2 材料与方法

供试品种为匍匐翦股颖普特(Putter)来源于成都林丰公司。2006 年 3 月 14 日采用埋茎法建坪,小区面积 $1m \times 1m^2$,每小区 100 段茎,每茎段 4 节,入土 3 节,株行距 $10cm \times 10cm$,随机区组排列,重复 3 次,试验地实行统一管理。

试验于 2006 年 8 月 8 日进行,采用美国 LI-COR 公司生产的 Li-6400 (Lincoln, NE)便携式光合测定仪测定匍匐翦股颖叶片的光合生理生态指标,主要包括:净光合速率(P_n , $\mu mol CO_2 / m^2 / s$)、蒸腾速率(T_r , $mmol H_2O / m^2 / s$)、气孔导度(G_s , $mmol / m^2 / s$)、胞间 CO_2 浓度(C_i , $\mu mol / mol$)生理因子及光合有效辐射(PAR, $\mu mol / m^2 / s$)、大气温度(T_a , $^{\circ}C$)、田间 CO_2 浓度(C_a)以及相对湿度(RH)等环境因子。气孔限制值(L_s , %)和叶片瞬时水分利用效率(WUE, $\mu mol CO_2 / mmol$)由公式计算,即 $L_s = 1 - C_i / C_a$ ^[3]; $WUE = P_n / T_r$ ^[4]。测量是选择在晴朗无云日 8:00~18:00 进行,每 1h 测 1 次。选择阳生倒数第 4 片完全展开叶测定,重复 3~4 次。

2 结果与分析

2.1 光合生理指标的日变化

2.1.1 叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)日变化规律 自然条件下,植物光合作用的日进程曲线一般有两种,即单峰型和双峰型。研究表明,匍匐翦股颖具有明显的光合午休现象,光合曲线呈双峰型(图 1)。 P_n 的两个最高峰分别在 12:00 ($13.62 \mu mol CO_2 / m^2 / s$)和 14:00

第一作者简介:刘霞(1980-),女,在读硕士生,草坪草种质资源及草坪培育方向,E-mail: liuxia315@yahoo.com。

通讯作者:彭燕(1970-),女,博士,副教授,主要从事草坪领域的教学、科研工作。

基金项目:西南区野生冷季型草坪草种质资源收集与评价(05JY029-034-2)。

收稿日期:2007-03-23

(10.29 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$), 峰谷在 13:00(8.81 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$)。Tr 的日变化也呈双峰曲线变化, 两个最高峰在 12:00(4.05 $\text{mmol H}_2\text{O}/\text{m}^2/\text{s}$)和 14:00(3.36 $\text{mmol H}_2\text{O}/\text{m}^2/\text{s}$), 谷在 13:00(2.70 $\text{mmol H}_2\text{O}/\text{m}^2/\text{s}$)。可以看出 Pn 与 Tr 的日变化规律基本一致, 中午 13:00 均出现午休现象。

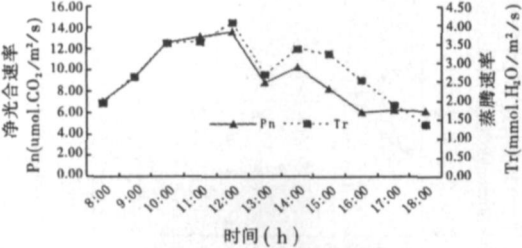


图1 匍匐剪股颖叶片光合速率(Pn)蒸腾速率(Tr)的日变化

2.1.2 叶片胞间 CO₂ 浓度(Ci)和气孔导度(Gs)日变化
图2表明, 匍匐剪股颖叶片的 Ci 变化近似呈“V”字型 从早晨开始逐渐下降到 13:00 出现低谷 (106.28 $\mu\text{mol}/\text{mol}$), 之后逐渐上升。叶片 Gs 的日变化也呈双峰曲线变化, 两个峰在9:00(0.158 $\text{mmol}/\text{m}^2/\text{s}$)和

14:00(0.066 $\text{mmol}/\text{m}^2/\text{s}$), 谷在 13:00(0.055 $\text{mmol}/\text{m}^2/\text{s}$), 这与 Pn 和 Tr 低谷出现的时间一致。

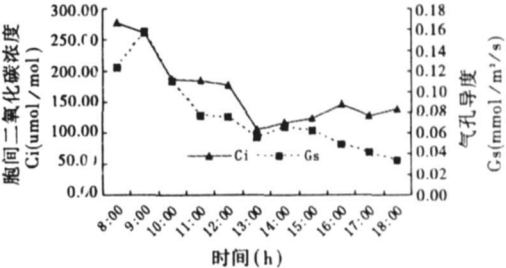


图2 匍匐剪股颖叶片胞间二氧化碳浓度(Ci) 气孔导度(Gs)的日变化

2.1.3 叶片气孔限制(Ls)和水分利用效率(WUE)日变化
Ls 反映了植物叶片对大气 CO₂ 相对利用率的大小^[5]。经计算分析, 匍匐剪股颖 Ls 的两个峰值在 13:00 (71.55%)和 17:00 (65.76%), 谷在 16:00(60.46%)。WUE 是由植物的 Pn 和 Tr 两方面决定的, 即消耗单位重量的水, 植物所固定的 CO₂ 量^[6,7]。匍匐剪股颖的 WUE 日进程, 从早上 8:00 一直缓慢下降到 16:00 下降到最低(2.40 $\mu\text{mol}/\text{mmol}$)之后又开始上升。从图3可看出, WUE最高值出现在上午8:00至11:00之间下降缓

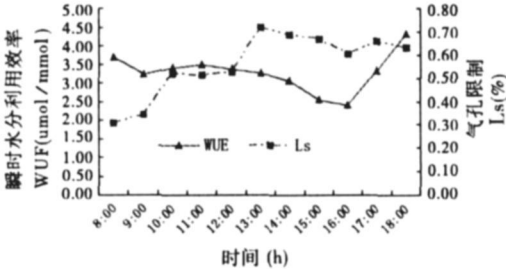


图3 匍匐剪股颖叶片瞬时水分利用效率(WUE)和气孔限制(Ls)的日变化

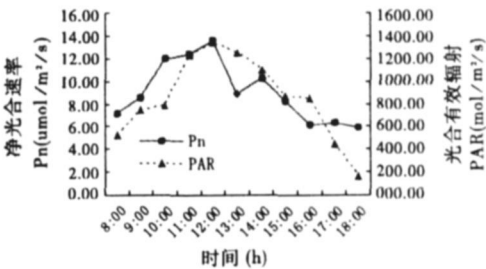


图4 光合有效辐射对光合速率的影响

慢 在 11:00 以后由于气温的上升, 相对湿度明显降低, Tr 急剧上升且大于 Pn, 从而使 WUE 下降明显。下午 16:00 以后, 光合有较辐射逐渐减弱, Tr 降低, Pn 上升, WUE 又升高。

2.2 生态因子对光合作用的影响

2.2.1 光合有效辐射(PAR)对光合速率(Pn)的影响
经测定, PAR 从 8:00~12:00 一直升高 变化范围在 520.4~1 336.0 $\text{mmol}/\text{m}^2/\text{s}$ 之间, 12:00 达到最大光强, 之后逐渐下降, 到 18:00 变为 159.25 $\text{mmol}/\text{m}^2/\text{s}$ 。上午 匍匐剪股颖 Pn 随光照的增强而提高, 中午 12:00 达到最大 Pn 时, 此时光强也达到最大 之后可能受其他不利环境因子抑制而产生“午休” 现象; 下午 13:00 Pn 开始回升; 14:00 以后又随着光强的减弱而降低(图4)。

2.2.2 气温(Ta)对光合速率(Pn)的影响 由图5可

知, Ta 变化范围在 27.8℃~40.5℃之间, 从上午 8:00 开始逐渐上升, 在 12:00 达到最高(40.5℃), 之后逐渐下降, 但变化幅度都不大。Pn 从 8:00~12:00 都随着 Ta 的上升而提高, 之后 Pn 受到高温等环境因子的抑制而呈现下降趋势, 下午14:00以后, Pn在持续的高温下一

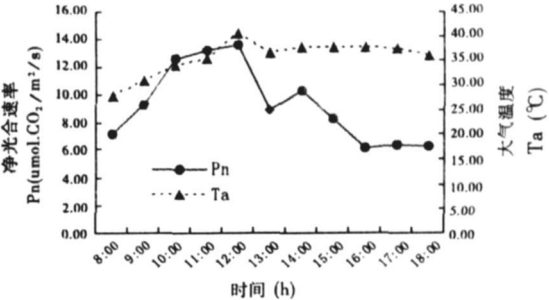


图5 温度对光合速率的影响

直降低。Salvucci 曾指出:光合作用关键酶-Rubisco 的最适活化温度在 25℃~30℃,其活性的高低直接影响光合速率的大小^[8]。因此,Ta 偏高可能是中午光合速率下降的原因之一。但由于试验没有选不同气温的多天进行重复测试,而不同时段气温变化的同时,光照强度也发生了变化,因此,试验还不能深入地摸清气温对光合速率的影响,有待今后进一步深入研究。

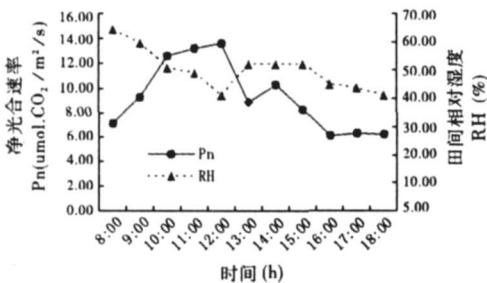


图 6 湿度对光合速率的影响

Ca 呈现有规律的日变化进程(图 7),从早晨开始逐渐降低,12:00~16:00 一直下降,到 16:00 左右达到最低值,而后略有回升,变化范围在 371.18~398.31μmol/mol 之间,日变化幅度不大。从图中看出 Ca 对 Pn 的影响并不明显。

2.3 光合及蒸腾特性与其他几个生态因子的相关性分析

植物 Pn 和 Tr 不仅受内在生理因子的调节,同时还受到环境因子的影响。由表 1 看出葡萄剪股颖的 Pn 与 PAR 都呈显著的正相关关系(R=0.674),与 Ta 和 Ca 都呈不显著正相关关系,与 RH 都呈现不显著负相关关系。Tr 与 PAR 也呈极显著的正相关关系(R=0.852),与 Ta 呈不显著正相关关系,与 RH 和 Ca 都呈现不显著负相关关系。从相关系数的大小来看,对 Pn、Tr 影响最大的因子是 PAR,其次是 Ta、Ca、RH。

表 1 叶片光合速率和蒸腾速率与生理生态因子的相关系数

	光合有效 辐射 PAR	大气温度 Ta	相对湿度 RH	田间 CO ₂ 浓度 Ca
净光合速率(Pn)	0.674 *	0.206	-0.095	0.056
蒸腾速率(Tr)	0.852 **	0.400	-0.058	-0.172

注 *表示 0.05 水平显著, **表示 0.01 水平显著,以下同。

表 2 光合生理因子的相关分析

	Pn	Gs	Ci	Tr
Gs	0.302			
Ci	0.131	0.868 **		
Tr	0.849 **	0.209	-0.063	
WUE	0.059	-0.015	0.201	-0.454

2.4 光合生理因子的相关分析

葡萄剪股颖的 Pn 与 Tr 呈极显著正相关(R=

2.2.3 大气相对湿度(RH)、田间 CO₂ 浓度(Ca)对光合速率(Pn)的影响 RH 对 Pn 的影响的日变化与气温相反(图 6),RH 变化范围在 41.0%~59.4%,8:00 时和 15:00 时最高,分别为 64.5%和 52.1%,中午 12:00 最低(41.0%),此时湿度饱和差达到一天中的最大值。湿度饱和差增大会加速蒸腾作用,降低叶片水势,从而影响气孔的开度,进而影响叶片的 Pn。

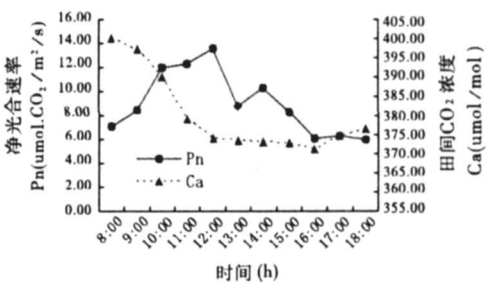


图 7 田间 CO₂ 浓度对光合速率的影响

0.849),与 Ci、Gs 和 WUE 呈正相关;Gs 与 Ci 呈极显著正相关(R=0.868),与 WUE 呈显著负相关,与 Tr 呈正相关;Ci 与 Tr 呈负相关,与 WUE 呈正相关;Tr 与 WUE 呈显著负相关。各生理因子与 Pn 的相关性大小排序为:Tr>Gs>Ci>WUE。

3 结论与讨论

葡萄剪股颖的 Pn 日变化曲线呈典型的“双峰”型,第 1 峰值大于第 2 峰值,13:00 出现低谷,即“光合午睡”。光合作用的“午睡”,作为一种生理调节过程,对逆境下植物的生存是有益的,特别是通过中午部分气孔的关闭避免植物水分的过度散失和光合器官的破坏^[3]。由此,葡萄剪股颖这种典型的光合“午睡”是对炎热夏季的一种有益的生态适应和自我调节机制的表现。植物叶片 Pn 中午降低的内在因素不外乎两个:即气孔因素和非气孔因素。根据 Farquhar 和 Sharkey 的观点只有当 Pn 和 Ci 变化方向相同,两者同时减小,Ls 增大时,才可以认为 Pn 的下降主要是由 Gs 引起的,否则要归因于叶肉细胞羧化能力的降低^[9,10]。葡萄剪股颖在 12:00~13:00 期间(午休)Pn 降低,Ci 下降,Ls 增大,因此可以推断出引起光合“午休”的主要原因是气孔因素,在这之后到第二个峰出现之前 Pn 和 Ci 升高,Ls 下降,说明 Pn 的下降主要受非气孔因素限制。

试验结果表明夏季影响葡萄剪股颖净光合速率的主要环境因子是 PAR,其次为 Ta、Ca、RH;影响蒸腾速率最大的因子是 PAR,其次是 Ta、RH、Ca。

葡萄剪股颖 Tr 日变化呈“双峰”型,其变化趋势与 Pn 日变化相似。Tr 午间降低是由于午间高光辐射和高

温高湿, 植物叶面部分气孔关闭或缩小, 导致 G_s 变小, Tr 降低。此现象是植物在进化过程中对自然条件的一种适应。 WUE 与 G_s 有显著负相关关系($R=-0.015$), 正午前后气孔全部或部分关闭使 P_n 下降的同时 Tr 也下降(即“午睡”)是植物适应中午高温高光强免受损害的一种适应策略, 也是提高 WUE 的途径之一^[11]。

研究中匍匐翦股颖的 G_s 日变化呈“双峰”曲线, 两个峰在 9:00 和 14:00, 第 1 个峰值大于第 2 个峰值, 而在 13:00 处于低谷。叶片 G_s 与 P_n 的日变化趋势基本一致, 呈正相关关系, 这与许大全等提出的 P_n 对 G_s 具有反馈调节作用的想法一致, 即在有利于叶肉细胞的光合时 G_s 增大, 不利于光合时 G_s 减小^[12~14]。 G_s 是指植物气孔传导 CO_2 和水的的能力, 它的变化首先影响水分的交换, 其次是 CO_2 的交换, 因此, G_s 的大小对 P_n 和 Tr 均有一定程度的制约, 进而影响 WUE ^[15]。 G_s 的下降一方面增加了 CO_2 的传导阻力, 减少了光合作用原料的供应, 从而降低了 CO_2 同化率, 导致叶片吸收的光能过剩^[16]; 另一方面, 在炎热夏季, 匍匐翦股颖的这种 G_s “午睡”会使叶片气孔开度减至最小, 以减少和防止水分的散失, 是一种积极的生态适应以及对炎热气候进行负反馈调节机制的体现。

参考文献

[1] 谢彩云, 尚以顺, 唐成斌, 等. 贵州翦股颖属野生植物种质资源调查与评价[J]. 山地农业生物学报, 2003, 22(1): 23-26
[2] 钟声, 奎嘉祥, 薛世明. 云南省禾本科暖季型草坪草及水土保持植物

种质资源[J]. 中国草地, 1999, (1): 29-31, 36
[3] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 86
[4] 黄占斌, 山仑. 水分利用效率及其生理生态机理研究进展[J]. 生态农业研究, 1998, 6(4): 19-23.
[5] 徐炳成, 山仑. 黄土丘林区柳枝稷与白羊草光合生理生态特征的比较[J]. 中国草地, 2003, 25(1): 1-4.
[6] Martin C A, Stabler L B. Plant gas exchange and water status in urban desert[J]. Landscapes J. Arid Environ, 2002, 51: 235-254.
[7] 刘金祥, 麦嘉玲, 刘家琼. CO_2 浓度增强对沿阶草光合特性的影响[J]. 中国草地, 2004, 26(3): 13-18.
[8] Salvucci ME, Pofits AR, Ogren WL. Light and CO_2 response of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activation in Arabidopsis leaves[J]. Plant Physiol, 1986, 80: 655-659.
[9] Farquhar G, D Sharkey T. D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Ann Rev Plant Physiol, 1982, 33: 317-345.
[10] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. 植物生理学通讯, 1997, 33(4): 241-244.
[11] 温达志. 四种禾本科牧草植物光合特性的初步研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2001, 增刊: 59-66.
[12] 许大全, 李德耀, 沈允钢, 等. 田间小麦叶片光合作用“午睡”现象的研究[J]. 植物生理学报, 1984, 10(3): 1-11, 269-276.
[13] 陈一鹤, 刘康. 渭北旱塬紫花苜蓿的蒸腾强度与水量平衡研究[J]. 水土保持通报, 1990, 6: 108-112.
[14] 刘玉华, 贾志宽, 史纪安, 等. 旱作条件下不同苜蓿品种光合作用的日变化[J]. 生态学报, 2006, 26(5): 1468-1477.
[15] 刘庚山, 郭安红. 不同覆盖对夏玉米叶片光合和水分利用效率日变化的影响[J]. 水土保持学报, 2004, 18(20): 152-155.
[16] 徐胜, 李建龙, 赵德华. 高羊茅的生理生态及其生化特性研究进展[J]. 草业学报, 2004, 13(1): 58-64.

Studies on Physio-ecological Traits of Creeping Bentgrass
of Diurnal Variances of Photosynthesis in Summer

LIU Xia PENG Yan, QIU Ying

(College of Animal Science, Sichuan Agricultural University, Yaan 625014)

Abstract: On fine days, daily dynamics of photosynthetic characteristics in *A. stolonifera* L. varieties (Putter) under nature conditions were monitored using Portable Li-6400 Photosynthesis System. The results summarized as follows: the curves of diurnal variation in P_n , Tr and G_s of *A. stolonifera* L leaves had two peaks, and an obvious midday depression. The diurnal variation of WUE and C_i tended to decline; Based on the tendency of changes in P_n , C_i , L_s , it was speculated that the midday depression of *A. stolonifera* L was controlled by stomata factor; Correlation analyses showed that the P_n and Tr values were high relative with that of PAR ($R=0.674$ and $R=0.852$, respectively), but not with that of T_a and RH. The sequence of correlation between each ecological factor and P_n could be ranking from the highest to the lowest: $PAR > T_a > C_a > RH$. The sequence of correlation between each physiological factor and P_n is $Tr > G_s > WUE > C_i$.

Key words: *Agrostis stolonifera* L; Diurnal variation of photosynthesis; Physio-ecological characteristic