

冷季型草坪草的耐热性研究进展

张芸芸, 孙彦

(中国农业大学 动物科技学院, 北京 100094)

摘要: 对植物细胞膜、细胞相对含水量与渗透调节、光合与呼吸作用、活性氧与抗氧化系统等多个影响冷季型草坪草耐热性能的生理生化指标和外观指标进行了综述, 旨在为筛选耐热性冷季型草坪草种, 开展草坪草耐热机理的研究提供理论依据, 也总结了通过合理的栽培管理措施、抗热锻炼、外施化学物质和生物技术的运用来提高冷季型草坪草耐热性的研究进展。

关键词: 草坪草; 耐热性; 外观指标; 生理生化指标

中图分类号: S 688.4 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2008)08-0057-04

冷季型草坪草绿期长、质地柔软、色泽嫩绿、外貌美观, 深受广大人们的喜爱。然而冷季型草坪草营养器官最适的生长温度为 10~24℃, 超出最适生长温度的高温会使草坪质量下降, 植株的生理代谢发生一系列变化。特别是在热带、亚热带以及过渡气候带, 夏季高温伤害被认为是发展和利用冷季型草坪草的主要限制因子。在热胁迫过程中, 对冷季型草坪草的外观指标和生理生化指标进行研究分析, 从而筛选出耐热性能好的草坪草种, 为建植耐高温冷季型草坪的高效低成本养护管理提供一定的理论基础和指导意义已迫在眉睫。

综述了有关冷季型草坪草的耐热性调控指标以及提高草坪草耐热性的一些措施, 以便为筛选耐热性冷季型草坪草种, 开展草坪草耐热机理的研究以及草坪草夏季建植管理提供科学依据。

1 冷季型草坪草的耐热指标

1.1 生理生化指标

1.1.1 细胞膜稳定性 质膜是活细胞与外界环境之间的界面与屏障, 低温、高温、干旱等的伤害对细胞的影响往往首先作用于生物膜上。高温会导致根茎中细胞膜瓦解^[1-3], 破坏了细胞独立结构, 严重影响细胞功能^[4]。同一草种经过不同温度的热处理, 其质膜透性的变化较大, 温度越高, 质膜透性越大, 但在经过一定时间的高温处理后, 其变化趋于平缓, 这是细胞结构发生了适应性变化, 从而使其质膜透性接近平衡状态的结果^[5]。Jane^[4]等研究耐热性不同的 3 种匍匐剪股颖表明, 高温处理前叶片膜质的饱和程度与植物抗击热伤害有着密

切的关系, 植物根的膜质组成和饱和水平是植物耐热性的一个重要因子。Eric M^[6]等用细胞膜稳定性作为评价根的耐热性的一个指标, 随着土壤温度的逐渐升高, 细胞膜稳定性下降。Sheng Xu^[7]等研究表明, 经过高温锻炼的多年生黑麦草和高羊茅比未经过高温锻炼的其膜质稳定性高, 然而, 不论是否进行高温锻炼, 不耐热的多年生黑麦草比耐热的高羊茅受的膜质伤害更为严重。

1.1.2 细胞相对含水量与渗透调节 在低温、高温、干旱、盐渍等各种逆境发生时, 植物体的水分状况有相似变化, 即吸水力降低, 蒸腾量降低, 但蒸腾量大于吸水量, 使植物组织的含水量降低并产生萎蔫^[8]。叶片相对含水量(RWC)是反应植物水分状况的参数, 逆境条件下植物叶片的相对含水量的大小, 可以部分反应植物抗逆性的强弱。在较高的土壤温度条件下, 水分的缺失是匍匐剪股颖根茎生长缓慢的因素之一, 高温 35℃处理匍匐剪股颖 15 d 后其叶片的相对含水量降低到对照条件 20℃以下^[9]。Sheng Xu^[7]等研究表明, 随着高温胁迫水平的增强, 多年生黑麦草和高羊茅叶片的相对含水量均降低, 然而, 与未经过高温锻炼的多年生黑麦草和高羊茅相比, 经过高温锻炼的两种草其相对含水量均降低较少。水分胁迫时, 植物体内可以积累各种有机和无机物质, 以提高细胞液浓度, 降低其渗透势, 这样植物就可保持其体内水分, 适应水分胁迫环境。其中脯氨酸和可溶性糖含量是重要的渗透调节物质^[8]。正常情况下, 植物体内的脯氨酸含量(干重)很低, 大都为 0.2~0.7 mg/g, 但当其处于逆境时, 可以增加至 40~50 mg/g, 增加 70~200 倍不等^[5]。一般来讲, 脯氨酸积累量与植物抗逆性呈正相关。因此, 脯氨酸的含量可作为植物抗逆性的一项生化指标。高温胁迫使几种冷季型草坪草体内脯氨酸含量均显著增加, 并且随温度梯度上升, 其含量不断增加; 在同一温度条件下经过不同时间的处理, 叶片中脯氨酸的含量随着时间的延长, 其积累量逐渐增大, 并

第一作者简介: 张芸芸(1983-), 女, 辽宁鞍山人, 在读硕士, 研究方向为草坪科学与管理。E-mail: yunyun4612@163.com。

通讯作者: 孙彦。E-mail: ctsoffice@yahoo.com.cn。

基金项目: 国家科技支撑计划资助项目(2006BAD16B09-2)。

收稿日期: 2008-04-07

且在积累至一定的时间后又开始下降,但在不同的处理温度下,脯氨酸积累持续的时间不同^[5]。张庆峰等^[10]研究表明高温胁迫下,高羊茅体内可溶性糖含量、游离脯氨酸的含量随着高温胁迫时间的延长而增加。

1.1.3 光合与呼吸作用 光合作用是植物物质转换和能量代谢的关键,温度逆境对其影响很大。高温处理下,净光合速率有较大幅度的降低^[11]。一般来说,耐热性强的植物在高温条件下可以保持相对正常的生理状态,维持较高的光合速率以保证植物生长或生存需要^[12]。而温度影响呼吸速率主要是影响呼吸酶的活性^[13]。在影响植物根生长和作用的生理因素中,根中碳水化合物的代谢和利用是最基本重要的,因为根完全依赖于由叶片同化的碳^[14]。在高的土壤温度下,根中碳水化合物代谢的分配是根生长受抑制和功能紊乱的首要影响因素^[15]。在夏季高温条件下,植物呼吸速率上升,光合速率降低,导致植株可利用碳水化合物受到限制,进而使夏季匍匐剪股颖质量下降,在低修剪的情况下尤为严重^[16,17]。在高温和干旱的双重胁迫下,草地早熟禾的叶片光化学效率(F_v/F_m)降低;适当的灌溉或适当的灌溉与降低温度同时进行的情况下,耐性较强的午夜品种的叶片光化学效率(F_v/F_m)恢复到正常水平,而较为敏感的 Brilliant 品种局部恢复了叶片光化学效率(F_v/F_m)^[18]。Eric M^[9]以耐热性不同的两种剪股颖为试验材料,其结果表明,适应冷凉气候的栽培品种 *Agrostis stolonifera* 光合速率下降,呼吸速率升高,而耐土壤高温的 *Agrostis scabra* 的光合和呼吸速率却没有改变,土壤高温处理 17 d 后, *A. stolonifera* 在全株水平上表现出碳素的亏缺,然而 *A. scabra* 却仍然保持碳素的增加。

1.1.4 活性氧与抗氧化系统 高温条件下,植物叶片衰老、细胞膜受破坏是夏季匍匐剪股颖草坪质量下降的典型症状,这些与细胞膜脂质过氧化、抗氧化酶受抑制有关^[16]。在高温、低温、干旱和盐渍等逆境胁迫下,植物体内就会产生活性氧(如超氧阴离子, O_2^- , 过氧化氢 H_2O_2 , 羟自由基 OH 和单线态氧 O_2)^[19,20]。这些活性氧对植物体具有毒害作用,还可以与不饱和脂肪酸反应导致膜脂质过氧化^[19],丙二醛(MDA)是膜脂质氧化的产物,植物细胞内 MDA 含量的增加表明植物的细胞膜受到伤害^[19,20],从而导致植物光合和呼吸过程受抑,影响植物生长。在热胁迫条件下,多年生黑麦草和高羊茅体内均有 H_2O_2 和 O_2^- 的积累,然而,经过高温预处理的植株叶片其积累程度较低^[7]。高羊茅在热胁迫第 12 天,草地早熟禾在热胁迫第 18 天,植株体内 MDA 含量高于对照条件^[21]。随着持续的高温胁迫,高羊茅体内 MDA 含量逐渐增加^[10]。为了控制细胞内活性氧的含量,保护植物细胞不受伤害,植物体内产生了两种抗氧化系统,抗氧化酶系统和非抗氧化酶系统。抗氧化酶系统包括超

氧化物歧化酶 SOD, 过氧化氢酶 CAT, 过氧化物酶 POD, 抗坏血酸过氧化物酶 APX 等;非抗氧化酶系统包括抗坏血酸盐 AsA, 谷胱甘肽 GSH, β -胡萝卜素等^[22,23]。这两种抗氧化系统在阻止自由基对植物的伤害上起着至关重要的作用。因此,抗氧化保护机制是植物适应高温的一部分,其强度与植物耐热性密切相关^[24]。随着热胁迫水平的升高,植株叶片内 AsA 和 GSH 含量均有明显的下降趋势,然而在相同的热胁迫水平下,经过高温预处理的植株其叶片 AsA 和 GSH 含量高于对照植株^[7]。Xu Qing-zhang^[25]等研究表明,夏季匍匐剪股颖草坪质量下降与抗氧化物活性降低和膜脂质过氧化相关。Yali He^[26]的研究表明,外施水杨酸可以增强草地早熟禾的耐热性,而这种耐热性的增强是通过提高 SOD 和 CAT 的活性消除活性氧获得的。

1.2 外观指标

草坪质量通常用于评价草坪草的外观和生理健康程度,根据草坪的颜色、均一度 and 密度进行综合打分:0 分(叶片干死,枯黄)~9 分(叶片水分充足,翠绿),可接受的最低限度是 6 分^[27]。高温胁迫下,耐热性不同的 3 种匍匐剪股颖,其草坪质量的下降程度不同^[4]。另外,耐热性不同的草坪草种其生长速率、根冠比、根系的生物量、植株分蘖数、内部超显微结构等指标的变化也存在差异,可以将之作为判定草坪草耐热性能好坏的指标和依据。

高温条件下,外施水杨酸的草地早熟禾,其耐热性增强,植株高度和绿叶指数明显提高^[28]。XU Sheng 等^[7]研究表明,与未经高温预处理的草坪草相比,经过预处理的多年生黑麦草和高羊茅,其叶绿体受到的伤害较小。

2 提高冷季型草坪草耐热性的措施

2.1 栽培和管理措施

合理的灌溉条件下,草坪草的水分蒸发减小,土壤温度降低,从而就可以降低高温对草坪草的伤害^[28]。但在热带、亚热带等地区,草坪草在高温、高湿的环境条件下极易发生病害,高湿会降低草坪草对高温的耐受能力^[29]。肥料中 N、P、K 水平影响碳水化合物的积累。过多的 N 肥易造成植物徒长,而多施 P、K 肥,可使植物生长健壮,提高抗性,因此制定合理的施肥制度是提高草坪草抗性的有效管理措施^[30]。草坪草的修剪与其越冬能力有着密切的关系^[31],修剪包括高度和频度两个方面,江海东等证明^[31],夏季高羊茅修剪高度为 9 cm 时表现较好,可能是草高造成地温较低且水分蒸发少,造成一个相对低温湿润的内环境,使得高羊茅受高温影响较小。夏季每周 1 次和每周 2 次修剪高羊茅,其表现明显好于 2 周 1 次进行修剪。

2.2 高温锻炼

对植物进行适当温度的预处理(高温锻炼)会提

高植物对高温胁迫的耐受性^[3]。近期工作表明在植物诱导的耐热性过程中,植物本身的抗氧化系统发生改变^[33-34],碳水化合物和蛋白质的代谢以及可溶的有机化合物如脯氨酸的积累也均发生变化^[35],而且细胞膜质的组成也被改变^[36]。

XU Sheng 等^[7]研究表明,高温胁迫下,经过高温锻炼的多年生黑麦草和高羊茅比未经过锻炼的其膜质稳定性高,细胞膜过氧化产物 MDA 含量低; O_2^- , H_2O_2 的积累程度保持在较低水平;ASA, GSH 含量较高;叶绿体受到的伤害较小。

2.3 外施化学物质

Ca^{2+} 的施加可以增强高羊茅和草地早熟禾的耐热性^[21];外施水杨酸也可以提高草地早熟禾的耐热性^[26];潜在的信号分子如水杨酸,脱落酸,钙离子,过氧化氢,乙烯可以诱导匍匐剪股颖对高温的耐受力^[4],耐热性的诱导是通过提高植物体的抗氧化能力,降低植株的氧化伤害来达到的^[4, 21, 26]。叶片中 ASA 含量的多少随着施肥量(磷肥,钾肥)的增加呈现上升的趋势,随着多效唑浓度升高一般呈现下降的趋势,而 PMP、MDA 正好与之相反。说明施肥量的高低及多效唑浓度的大小对 ASA、PMP、MDA 的高低有重要的影响。磷钾肥施用量和多效唑喷施浓度配比在 A2B3C2 处理时高羊茅叶片中 PMP 的大小及 MDA 含量均低于其它处理组合,而且含有最高的 ASA 含量,因此在该处理下高羊茅草坪草具有较强的耐热性,有利于延缓植株衰老,能使草坪草安全越夏^[37]。

2.4 运用生物技术

不同的草坪草,其耐热性不同,草坪草耐热能力是由自身的遗传背景所决定的。可以利用植物模式种通过转基因的途径来调控 HSP 的表达,从而提高植物的耐热性^[38]。将其它耐热植物的基因转移到草坪草中,提高草坪草的耐热性是最根本的出路^[29]。可以借鉴其他植物耐热基因的克隆,努力开展转基因或是细胞培养技术,加强草坪草抗热的相关基因及其表达的调控和基因表达产物的生理功能等的研究。

中国农业大学正对野生白颖苔草有关抗热及高温诱导基因方面进行研究,并取得了一定成果。

3 结语

综上所述,冷季型草坪草耐热性研究要以植物的外观指标和生理生化指标为基础,其中应以生理生化指标的研究为主要内容。现论述了植物细胞膜、叶片含水量及渗透调节、光合和呼吸作用、活性氧及抗氧化系统等多个生理生化指标。高温胁迫下,这些植物生理生化指标可以作为冷季型草坪草种间耐热性强弱的对比基础,为筛选耐热的草坪草种提供理论基础。而且也对运用合理的栽培和管理措施、抗热锻炼、外施化学物质和生

物技术等一系列手段来提高冷季型草坪草的耐热性进行了总结。

参考文献

- [1] Blum A, Ebercon A. Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat[J]. Crop Sci., 1981, 21: 43-47.
- [2] Paulsen G M. High temperature responses of crop plants[C]//Boote K J, Bennett J M, Sindair T R, Paulsen G M (Eds.). Physiology and Determination of Crop Yield ASA, CSSA and SSSA, Madison WI 1994: 365-389.
- [3] Marum K B. Cell membrane thermostability and wholeplant heat tolerance of Kentucky bluegrass[J]. Crop Sci., 1998, 38: 1214-1218.
- [4] Jane Larkindale, Bingru Huang. Changes of lipid composition and saturation level in leaves and roots for heat-stressed and heat-acclimated creeping bentgrass (*Agrostis stolonifera*) [J]. Environmental and Experimental Botany, 2004, 51: 57-67.
- [5] 赵昕, 李玉霖. 高温胁迫下冷地型草坪草几项生理指标的变化特征[J]. 草业学报, 2001, 10(4): 85-91.
- [6] Lyons Eric M, Pote John, DaCosta Michelle, Huang Bingru. Whole-plant carbon relations and root respiration associated with root tolerance to high soil temperature for *Agrostis* grasses[J]. Environmental and Experimental Botany, 2007, 59: 307-313.
- [7] XU Sheng, LI Jianlong, ZHANG Xinquan, et al. Effects of heat acclimation pretreatment on changes of membrane lipid peroxidation, antioxidant metabolites and ultrastructure of chloroplasts in two cool-season turfgrass species under heat stress[J]. Environmental and Experimental Botany, 2006, 56: 274-285.
- [8] 王忠. 植物生理学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2005.
- [9] LIU Xiao-zhong, HUANG Bing-ru. Root physiological factors involved in cool-season grass response to high soil temperature[J]. Environmental and Experimental Botany, 2005, 53: 233-245.
- [10] 张庆峰, 徐胜, 李建龙. 高温胁迫下高羊茅生理生化特性研究[J]. 草业科学, 2006, 23(4): 26-18.
- [11] 胡永红, 蒋昌华, 秦俊. 植物耐热常规生理指标的研究进展[J]. 安徽农业科学, 2006, 34(1): 192-195.
- [12] Michel Havaux, Florence Tardy. Loss of chlorophyll with limited reduction of photosynthesis as an adaptive response of Syrian barley and races to high light and heat stress[J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1999, 26: 569-578.
- [13] 潘瑞炽, 董愚得. 植物生理学[M]. 北京: 人民教育出版社, 1979.
- [14] Lambers H, Atkin O K, Millenaar F F. Respiratory patterns in roots in relation to their functioning[C]//Waisel Y., Eshel A., Kafkafi U. (Eds.). Plant Roots: The Hidden Half. New York: Marcel Dekker, 1999.
- [15] Du C D, Tachibana S. Effect of supraoptimal root temperature on the growth, root respiration and sugar content of cucumber plants[J]. Sci. Hortic., 1994, 58: 289-301.
- [16] Liu X, Huang B. Seasonal changes and cultivars difference in turf quality, photosynthesis and respiration of creeping bentgrass[J]. HortScience, 2001, 36: 1131-1135.
- [17] Xu Q, Huang B. Seasonal changes in turf performance and carbohydrate status of creeping bentgrass[J]. Crop Sci., 2003, 43: 266-271.
- [18] Wang Z L, Huang Bing-ru. Physiological recovery of Kentucky bluegrass from simultaneous drought and heat stress[J]. Crop Sci., 2004, 44(5): 1729-1736.
- [19] Scandalios J G. Oxygen stress and superoxide dismutases[J]. Plant Physiol., 1993, 101: 7-12.

- [20] Zhang J, Kirkham M B. Antioxidant responses to drought in sunflower and sorghum seedlings[J]. *Nen Phytol.*, 1996 132: 361-373.
- [21] Jiang Y W, Huang B R. Effects of calcium on antioxidant activities and water relations associated with heat tolerance in two cool-season grasses[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52: 341-349.
- [22] Wise R R, Naylor A W. The peroxidative destruction of lipids during chilling injury to photosynthesis and ultrastructure[J]. *Plant Physiol.*, 1987, 83: 272-277.
- [23] Hodges D M, Andrews C J, Johnson D A, Hamilton R I. Antioxidant compound responses to chilling stress in differentially sensitive inbred maize lines[J]. *Physiol. Plant* 1996 98: 685-692.
- [24] Berry J, Raison J. Responses of macrophytes to temperature[C]//. In: Lange O L, Nobel P S, Osmond C B, Ziegler H (Eds.). *Physiological Plant Ecology*, 1981, vol. 1. Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg/New York, pp. 277-338.
- [25] XU Q Z, Huang B. Antioxidant metabolism associated with summer leaf senescence and turf quality decline for creeping bentgrass[J]. *Crop Sci.*, 2004, 44: 553-560.
- [26] He Y L, Liu Y L, Cao W X, et al. Effects of salicylic acid on heat tolerance associated with antioxidant metabolism in kentucky bluegrass[J]. *Crop Sci.*, 2005, 45: 988-995.
- [27] Turgeon A J. *Turfgrass management*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall, 1999.
- [28] Xu Q, Huang B. Lowering soil temperatures improves creeping bentgrass growth under heat stress[J]. *Crop Sci.*, 2001, 41: 1878-1883.
- [29] 徐胜, 李建龙, 何兴元, 等. 冷季型草坪草的耐热性调控研究进展[J]. *应用生态学报*, 2006, 17(6): 1117-1122.
- [30] 卢少云, 郭振飞. 草坪草逆境生理研究进展[J]. *草业学报*, 2003, 12(4): 7-13.
- [31] 江海东, 曹卫星, 王举斌. 修剪对高羊茅生长及草坪质量的影响[J]. *草业科学*, 1998 15(1): 54-61.
- [32] Lindquist S. Varying patterns of protein synthesis in *Drosophila* during heat shock implications for regulation[J]. *Dev. Biol.*, 1980, 77: 463-479.
- [33] Foyer C H, Lopez-Delgado H, Dat J F, et al. Hydrogen peroxide and glutathione associated mechanisms of acclimatory stress tolerance and signaling[J]. *Physiol. Plant* 1997, 100: 241-254.
- [34] Shi W M, Muramoto Y, Ueda A, et al. Cloning of peroxisomal ascorbate peroxidase gene from barley and enhanced thermotolerance by overexpressing in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Gene* 2001, 273: 23-27.
- [35] Howarth C. Molecular responses of plants to an increased incidence of thermotolerance[J]. *Plant Cell Environ.*, 1991, 14: 831-841.
- [36] Nishiyama Y, Los D, Murata N. PsbU, a protein associated with PSII is required for the acquisition of cellular thermotolerance in *Synechococcus* species PCC7002[J]. *Plant Physiol.*, 1999 120: 301-308.
- [37] 王志勇, 廖丽, 王幸斌, 等. 磷钾肥和多效唑对高羊茅越冬性的影响研究[J]. *草业科学* 2006 23(8): 89-92.
- [38] Maestri E, Khleva N, Perrotta G, et al. Molecular genetics of heat tolerance and heat shock proteins in cereals[J]. *Plant Mol Biol* 2002 48: 667-681.

The Thermotolerance Research of Cool-Season Turfgrasses

ZHANG Yun-yun, SUN Yan

(China Agriculture University, College of Animal Science and Technology, Beijing 100094, China)

Abstract: This paper reviewed several thermotolerance indexes of cool-season turfgrasses, including cell membrane, relative water content, photosynthesis and respiration, reactive oxygen and antioxidant systems, in order to select the species which had better heat tolerance and provide theory to research turfgrasses thermotolerance mechanism. It also reviewed the research advances in increasing the heat tolerance of cool-season turfgrasses by proper management, heat acclimation, chemical components application and biotechnology.

Key words: Turfgrass; Heat tolerance; Apparent index; Physiological-biochemical index

花卉的好肥料——鸡粪

鸡粪是一种肥效高, 成本低, 来源广的好花肥。与其他肥料比起来, 它具有以下优点:

首先, 鸡粪的营养成分高。鸡粪含水 50.5%, 含有有机质 25.5%, 含氮 1.63%, 含磷 1.54%, 含钾 0.85%, 还含较多的微量元素和丰富的 B 族维生素, 施用鸡粪还可改良土壤, 有利于植物生长。

其次是施用效果佳。鸡粪肥效长, 做基肥一年肥力不衰, 做追肥, 肥效长达 2~3 个月, 通过对比实验发现, 在相同的生长条件下, 施用鸡粪的花卉, 植株旺盛, 分枝多, 叶片肥大, 花型大, 花期长。

再次是施肥方法简单。做基肥可在冬春季换盆时, 施于盆底, 数量按盆大小而定。一

般鸡粪距花根 3~7 cm 以上。不要使花卉根部直接与鸡粪接触。做追肥可施鸡粪液, 0.5 kg 鸡粪加水 10~20 kg, 放入缸内充分腐熟, 成鸡粪液。于春、夏、秋三季浇施, 每季浇 1~2 次。如花长势正常, 减量浇施。

最后一点是贮存容易。一年四季均可贮存。例如干贮法, 就是把鸡粪晒干、凉干, 在背风处用泥土封闭, 或放在缸罐中, 随时可用。还可用 50% 的鸡粪加 20% 的青杂草和 30% 的田园土加水沤制, 发酵 2~4 个月, 在秋季装塑料袋中或放入地坑、缸、罐中。也可把鸡粪直接倒在粪池内(水泥封底、四壁不透水), 加水浸过鸡粪, 经一个月后便可使用。使用时加水稀释。

在贮存鸡粪时, 要防蚯蚓和其他地下害虫, 可用 1000 倍 50% 的锌硫磷浇灌。经过沤制, 可消灭蚯蚓和其他害虫。