

香根草光合特性对水淹—干旱交替胁迫的响应

李铭怡¹, 刘刚^{1,2,3}, 肖海¹, 许文年¹,
詹友刚¹, 詹槟赫¹, 柳琪¹, 操佩¹, 李瑶¹

(1. 三峡大学 三峡地区地质灾害与生态环境湖北省协同创新中心, 湖北 宜昌 443002; 2. 西北农林科技大学 水土保持研究所 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨凌 712100; 3. 华中农业大学 资源与环境学院, 湖北 武汉 430070)

摘要: 三峡水库消落带因水位的周期性变化,使其土壤含水量呈干湿交替变化,而大多数原有植物难以适应新的生境,导致生态系统严重破坏。利用盆栽法模拟其水淹条件,以 30,60,90 和 120 d 为周期进行水淹—干旱交替处理,研究了香根草当年实生幼苗在水淹与干旱交替胁迫下的光合特性及生理生态适应机制。结果表明,不同胁迫周期的水淹—干旱交替胁迫均显著影响香根草幼苗的生长及其光合生理特性。各组幼苗的株高、净光合速率、气孔导度及叶绿素含量等生理生态学指标均随时间变化呈不同幅度的升降变化。而不同组间的各项指标值均随交替周期的增大而减小。但无论何种变化,各处理组最终又都能逐渐恢复或趋于稳定状态,保持较高的存活率。因此,香根草对水淹和干旱均具有良好的耐受力 and 适应性,可作为三峡库区消落带植被恢复建设的重要植物种类。

关键词: 三峡库区; 消落带; 水淹—干旱交替胁迫; 香根草; 光合生理特性

文献标识码: A

文章编号: 1000-288X(2014)02-0048-05

中图分类号: Q945.78

DOI:10.13961/j.cnki.stbctb.2014.02.011

Responses of Physiological Adaptability of *Vetiveria Zizanioides* on Alternating Flooding—Drought Stress

LI Ming-yi¹, LIU Gang^{1,2,3}, XIAO Hai¹, XU Wen-nian¹,
ZHAN You-gang¹, ZHAN Bin-he¹, LIU Qi¹, CAO Pei¹, LI Yao¹

(1. Collaborative Innovation Center for Geo-hazards and Eco-environment in Three Gorges Area of Hubei Province, China Three Gorges University, Yichang, Hubei 443002, China; 2. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3. College of Resources and Environment, Huazhong Agricultural University, Wuhan, Hubei 430070, China)

Abstract: Due to the periodical water level change of the hydro-fluctuation belt in Three Gorges reservoir area, soil of the hydro-fluctuation belt repeatedly experienced the process of flooding—drought. Thus, most of the original plants were difficult to adapt to the new habitat and that lead to seriously damage of the original ecosystems in the hydro-fluctuation belt. This research imitated the regular pattern of soil moisture condition of the hydro-fluctuation belt in Three Gorges reservoir area and investigated the photosynthetic physiological characteristics and ecological adaptation mechanism of *Vetiveria zizanioides* under alternating flooding—drought stress with four treatments in 30, 60, 90, and 120 d as cycles. Results showed that different alternating flooding—drought stress significantly affected growth and photosynthetic physiological characteristics of *Vetiveria zizanioides* seedlings. Plant height, net photosynthetic rate, stomatal conductance, and chlorophyll content physiological variables of each group showed different trends with time. Meanwhile, the alternating cycle was greater, the variation was greater. Whatever, each group eventually can gradually restore or stabilize the state, to maintain a high survival rate. Therefore, *Vetiveria zizanioides* have a good tolerance and adaptability to flooding and drought. It can be chosen as a plant species for ecological construction in Three Gorges reservoir area.

收稿日期: 2013-06-09

修回日期: 2013-06-16

资助项目: 国家自然科学基金项目“稀土元素示踪红壤坡面细沟与细沟间侵蚀演化过程”(41201270); 湖北省教育厅自然科学基金项目(Q20111207; XD20100595)

作者简介: 李铭怡(1988—),女(汉族),河北省邯郸市人,硕士研究生,研究方向为边坡防护和生态修复技术。E-mail: lmy0312qq@126.com。
通信作者: 刘刚(1982—),男(汉族),陕西省西安市人,博士,副教授,主要从事水土保持与生态环境研究。E-mail: gliu@foxmail.com。

Keywords: Three Gorges reservoir area; the hydro-fluctuation belt; alternating flooding—drought stress; *Vetiveria zizanioides*; photosynthetic physiological characteristics

三峡库区消落带因水位周期性常年变化,使得土壤含水量呈现出从干旱状态到全水淹状态的一系列梯度性变化。而消落带土壤含水量的这种梯度性变化势必会影响到植物的生长发育及其生理生态学特性,尤其是光合特性,从而对消落带适生植物种类提出了更高的要求。由于库区消落带的生态恢复关系到水利工程的长期利用和库区生态环境的改善与社会经济的可持续发展^[1]。因此,筛选出适于在三峡库区消落带这种水分环境复杂多变条件下生长的最佳适生植物种类则显得尤为重要。

香根草(*Vetiveria zizanioides*),是一种根系特别发达的多年生草本植物,有很强的水土固持能力,对铅、镉等重金属也有很强的耐受能力,在道路、河岸的边坡防护及重金属尾矿的生物修复工程中有广泛应用^[2],对库区消落区内大坡度河岸的固土护坡可能会有重要作用。关于香根草的性能、应用研究等已有初步报导^[3],然而从生理生态学特性上揭示该物种耐淹机制及适生环境的研究则鲜有报导。本研究根据三峡库区消落带周期性的水分变化特征,设置不同时间周期的水淹模拟实验,从生理生化的角度来认识香根草在库区消落带生长的光合特性及适应机理,并结合植株形态学变化特征对其适生性进行综合的评价,以期对三峡库区消落带的植被恢复建设提供技术和理论支撑。

1 材料与方法

1.1 实验设计

实验地点位于三峡大学生态学试验中心。2011年4月采集当年生、生长旺盛且大小均匀一致的香根草幼苗,移栽到装有等量土壤的花盆中。土壤使用三峡库区消落带中典型黄棕壤。每盆3株,对实验植株给予全日照,并进行浇水、除草等常规管理,待幼苗长至30 cm时,选取长势相近的60盆用于控制实验。将实验随机分成6组,一组为常规对照组CK₁(常规生长组,土壤含水量为田间持水量的75%左右,每天正常浇水),一组为持续水淹对照组CK₂组(苗木根部土壤一直处于全部淹没状态,且水淹高度约超过土壤表面1 cm)。其余4组A,B,C,D为水淹—干旱交替实验组,分别以30,60,90和120 d为反复周期,实验持续时间为240 d,即A,B,C,D分别经过4,2,1.3和1个水淹—干旱周期,干旱过程不进行人工干预,使其自然落干。水淹处理时,将苗盆放入60 cm×50 cm大塑料箱内,然后向箱内注水,直到苗盆内水面超

过土壤表面1 cm为止,并每天换水^[4];随后将塑料箱中的水放干,进入干旱处理期,分别对应地持续与水淹相同的天数^[5]。每一处理重复10盆。实验期间所有植株均不施肥。整个实验均在恒温透明的塑料温棚进行。在整个实验结束后,从干湿交替处理组和对照组植株中各随机选取3盆,放置于实验地点的旷地处,进行常规田间管理,用于观察其存活情况。如果植株能够产生新的叶片或枝条等组织则认为该植株是存活的。

1.2 测定项目及方法

采用Li-6400便携式光合作用测定系统(美国Li-COR公司)测定净光合速率 P_n ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$),蒸腾速率 T_r ($\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$),胞间CO₂浓度 C_i ($\mu\text{mol}/\text{mol}$)和气孔导度 G_s ($\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)等生理指标。取植株顶部的第3片或第4片健康叶在饱和光强下 $[1\ 000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$ 进行测定(采用标准红蓝光叶室控制光强),每个处理重复测定6株植物。所有测定均于9:00—11:00在室外25℃的环境(控制叶温)下完成。

分别采用比色法^[6](用无水乙醇进行提取)和TTC法^[7](氯化三苯基四氮唑法)测定各组植株的叶绿素含量(mg/g)和根系活力($\mu\text{g}/(\text{g} \cdot \text{h})$),每个样均重复测定3次,取平均值。

此外,用米尺对植株高度、冠幅等指标进行测量,并观察记录植株叶片、分蘖及不定根等形态生长特征。从实验处理之日算起(即处理的第一天均记作各图中横轴的起始零点),每间隔15 d为一个处理期,对植株形态变化特征及各项生理生化指标均连续进行测定,每个处理每次测定5个重复,取平均值。

1.3 数据处理

数据经Excel整理后,利用SPSS 17.0进行统计分析,采用单因素方差分析和多重比较方法中的最小显著差异法对不同水分处理各指标之间的差异进行比较,结果经由Origin 6.0软件绘图表示。

2 结果分析与讨论

2.1 干湿交替水分胁迫对香根草生长状况的影响

由表1可知,在整个实验期,随着时间的延长,各组香根草的株高均不断增加,与对照相比均出现了不同的生长趋势。就整个实验期的各项均值而言,各组香根草的株高和根长均低于CK₁组,其中A组长势最好,株高比CK₂组高出5.07%,而B,CK₂,C,D依

次排之。但干湿交替各组 and CK_2 组的根系活力和分蘖数却均超过了 CK_1 组。其中, CK_2 组根系增生比较明显, 根系活力和存活率较高, 有大量不定根长出, 基部还产生有肥大的皮孔, 根系活力最高, 这些都是耐淹植物对淹水的标志性形态反应, 也正是香根草对水分胁迫的一种适应, 通过减少植株高度, 产生大量的不定根来扩大吸收面积、增强根系活力, 以抵抗水淹胁迫所造成的低氧环境^[8]。

而干湿交替的各组植株的根系增生及活力和冠

幅虽不及 CK_2 组, 但根长却优于 CK_2 组, 这就为香根草适应干旱环境提供了基本保证, 因为在干旱环境下, 植株将较多的资源分配到根系生长, 从而使根吸收更多的水分和营养物质来满足生长的需要^[9]。

同时, 在水湿交替各组中, 随实验时间的延长和交替周期的增加, 香根草的各项指标平均值总体呈现: $A > B > C > D$ (表 1)。由此可以说明, 香根草对水淹和干旱胁迫均有较强的耐受能力, 相比而言, 耐淹能力更强一些。

表 1 香根草在水淹—干旱交替水分胁迫下的生长状况

处理	平均株高/ cm	平均分蘖数 (个/株)	平均冠幅/ cm	平均根长/ cm	根系活力/ ($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)	存活率/%
CK_1	140.6a	10c	107.9b	35.82a	10.632e	99a
CK_2	132.1cd	12a	108.6a	29.64e	15.477a	99a
A	137.5b	11b	107.4b	35.91a	13.601b	99a
B	133.4c	10c	106.5c	34.87b	12.905c	98b
C	131.9d	8d	104.1d	33.05c	12.318c	98b
D	127.4e	8d	103.9d	32.46d	11.293d	97c

注: 不同字母表示不同处理组之间的差异显著 ($p < 0.05$)。

2.2 干湿水分交替胁迫对香根草叶绿素含量的影响

图 1 表明, 各组香根草叶片的叶绿素含量均随实验时间的延长呈先上升后下降最终趋于稳定的变化趋势, 就整个实验期间的均值而言, 表现为: $CK_2 > A > B > C > D > CK_1$ 。这说明水分逆境并未抑制香根草叶绿素的合成, 反而在一定程度上促进了其含量的增加, 这可能是因为香根草在逆境胁迫下需要消耗更多的能量以保证生长的需要, 而提高叶片的叶绿素含量无疑是促进光合产物积累的一种有效方式。而后期叶绿素含量的下降在一定程度上与植株苗龄增大至趋于衰老有关, 最主要的是长期的水分胁迫可能造成了植株叶肉组织光合活性的下降, 进而影响了叶绿素的合成^[10]。同时, 干湿交替各组的含量值均低于 CK_2 组, 这可能是因为持续水淹条件下, 香根草通过产生大量不定根来应对根部水淹缺氧这一主要的不利影响, 而干湿交替胁迫下, 植株要交替面对根部水淹缺氧和干旱缺水的双重胁迫, 每一次新的水淹和干旱对于植物而言都是新逆境, 这种必然会影响到植物的适应性及不定根的增长, 从而就相对限制了干湿交替组植株在水淹时的有氧呼吸, 进而影响了叶绿素的合成。可见, 香根草对干旱胁迫较水淹更为敏感, 但无论哪种方式的水分胁迫, 均有利于香根草叶绿素的合成, 表现出较强的抗胁迫能力。

2.3 干湿交替水分胁迫对香根草净光合速率 (P_n) 的影响

由图 2 可以看出, 在整个实验处理期, CK_1 组的

净光合速率 (P_n) 呈现出先上升后下降至稳定的变化趋势, 其它各组香根草的 P_n 则在实验初期均出现急剧下降的现象, P_n 值均低于 CK_1 组。之后随着时间的延长, 各组 P_n 均出现不同幅度升降交替变化, 约在 90 d 左右先后超过 CK_1 组达到最高值, 最终基本趋于稳定。由此可看出, 水淹—干旱交替胁迫与连续性水淹均影响了香根草的净光合速率, 这可能与气孔导度的变化有关, 因为气孔导度的变化直接影响进入细胞内的 CO_2 浓度, 而胞间 CO_2 浓度又是决定植株净光合速率的关键因素^[11]。但后期 P_n 的逐渐上升, 最终趋于稳定, 这与衣英华等^[12]对枫杨幼苗进行的水分胁迫研究结果相类似, 植株通过提高叶绿素含量, 增强根系活力, 产生不定根等方式来维持其正常生长, 这说明香根草对水淹胁迫以及水淹与干旱交替胁迫均具有一定的适应性。

此外, 就 P_n 在整个实验期的平均值而言, 表现为: $CK_1 > A > B > C > CK_2 > D$, 且各组 P_n 值的变化幅度随交替周期的增大而减小, 这可能是由于干旱—水淹交替进行中的露干使得干湿交替胁迫组的植株在水淹过程中有机会接触空气, 给植株提供了很好的恢复生长空间, 植株便在此期间进行相应的光合作用和有氧呼吸, 从而缓解植株的缺氧状况, 在一定程度上弥补了水分逆境对其造成的伤害。但是交替周期过长, 长期的干旱则可能会严重影响植物在水淹后的

恢复生长能力,使其无法弥补水分逆境所造成的伤害^[13]。这与王丽^[14]等人的研究一致,该研究认为持续淹水处理有利于毛茛草根茎及不定根的生长,干湿交替处理则提高了毛茛草生物量,适度的淹水和干湿交替是利于植物生长繁殖,若水淹过深或者时间过长则对植物生长构成威胁。

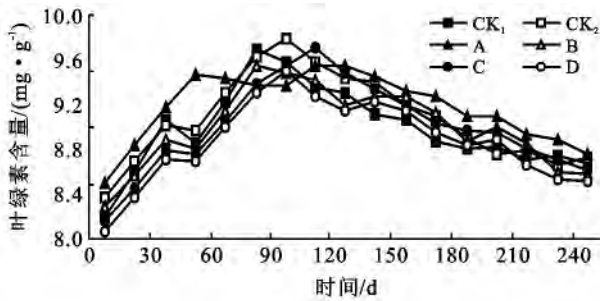


图 1 干湿交替水分胁迫下植株叶绿素含量的变化

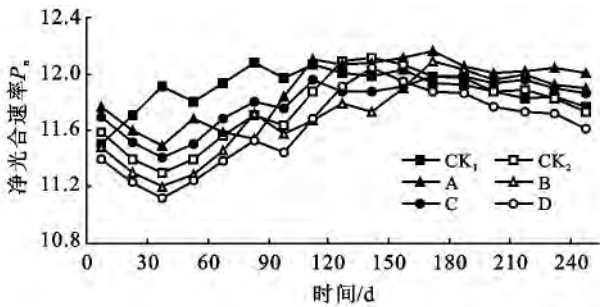
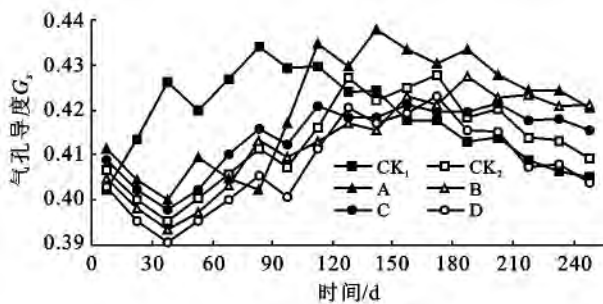


图 2 干湿交替水分胁迫下植株叶片净光合速率(P_n)变化



2.4 干湿交替水分胁迫对香根草气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)的影响

从图 3 中可以发现,CK₁ 组呈现出先升高后降低,最终趋于稳定的变化趋势,其它各组则先下降后上升,经多个升降交替变化后趋于稳定状态。这与它们的净光合速率变化趋势相对应。有研究表明,干旱、渍水、水淹等多种水分逆境胁迫均会导致植物叶片气孔的关闭,进而导致其净光合速率降低^[15]。本实验中香根草受到干旱和水淹胁迫时均是通过关闭气孔,使叶片阻力增加,从而造成 G_s 和 T_r 下降和净光合速率减小,进而可以有效维持其内在水分利用效率,积极应对水分逆境胁迫所带来的不良影响,维持其正常的生长。

此外,不同水分处理组间,CK₁ 组的 G_s 和 T_r 值最高,CK₂ 值组次之,其它各组均低于这两组,且各组的 G_s 和 T_r 值随其间隔周期的增长而减小。这可能是由于持续水淹时,香根草可通过产生大量不定根来缓解根部水淹缺氧^[12]这一不利影响;而干湿交替胁迫组的植株要交替面对根部水淹缺氧和干旱缺水的双重胁迫,并且植物在受到干旱胁迫时,通常会关闭部分气孔来控制水分的散失以作为抗旱的一种对策。同时,各干湿交替组间可能又因干湿间隔周期的增大而使植株面临的水分胁迫,特别是干旱胁迫程度增大,进而导致叶片中脱落酸(ABA)含量升高,进而气孔导度下降^[16]。

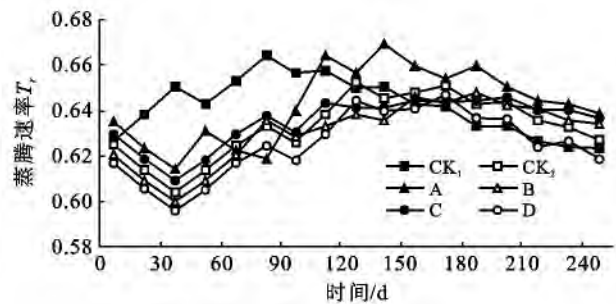


图 3 干湿交替水分胁迫下植株气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)的变化

2.5 干湿交替水分胁迫对香根草叶片胞间 CO₂ 浓度(C_i)的影响

由图 4 可知,随实验时间的增加,香根草胞间 CO₂ 浓度(C_i)的变化趋势基本与 G_s 和 P_n 相似,但不同的是此过程中 CK₂ 组的 CO₂ 浓度始终高于其它各组,而 A, B, C, D 这 4 组由高到低依次排之,最终均回升超过 CK₁ 组维持在稳定状态。由于 CO₂ 浓度直接关系光合产物的积累,所以通过 CO₂ 浓度的高低可以在一定程度上反映出植株的抗逆能力,故在本实验

中可以看出香根草抗淹能力相对抗旱能力较强,且随干旱时间的增长有所减弱。同时,胞间 CO₂ 浓度的变动规律有:在水淹初期 C_i 随着 G_s 和 P_n 的降低而降低,三者基本同步同向变动。但随水淹胁迫时间的延长, C_i 随着 G_s 和 P_n 的降低反而升高,三者变动不再一致。这可能是由于,在外界条件一样的情况下,气孔导度和叶肉细胞的光合活性变化是导致植株 C_i 变化的主要原因^[17]。由此可见,香根草 P_n 的降低很可能是气孔和非气孔双重限制因素造成的。

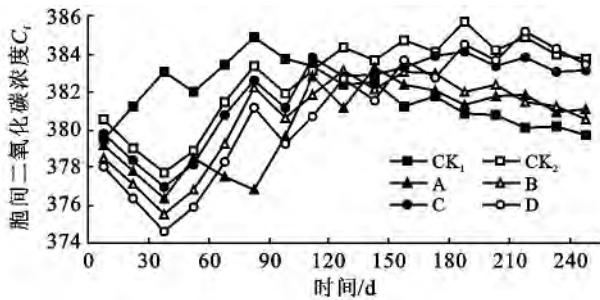


图 4 干湿交替水分胁迫下植株胞间 CO_2 浓度 (C_i) 变化

3 结论

持续水淹或干湿交替均对香根草的株高、分蘖、根系、叶绿素及光合生理等指标产生了较大的影响,如根系生长受阻、分蘖数减少、净光合速率与气孔导度下降、胞间 CO_2 浓度升高等,且干湿交替周期越大,变化幅度越大。而不同组间的各项指标值均随交替周期的增大而减小,过长的间隔时间可能会严重影响植物在水淹后的恢复生长能力,从而使其无法弥补水分逆境所造成的伤害。但是在本实验中,各处理组香根草最终又都能逐渐恢复或趋于稳定状态,保持较高的存活率。由此说明,香根草在一定程度上受到水淹—干旱交替胁迫的影响,但仍然具有耐受不同方式水分胁迫的生理生态学特性,恢复生长能力很强,对于持续水淹和干湿交替都具有良好的耐水力和适应性,不仅表现出耐水淹的特点,而且也具备一定的耐旱能力,比较适合三峡库区消落带这种水淹干旱交替变化且持续周期较长的特殊生境。综上所述,香根草在水淹—干旱交替胁迫下形态和生理都发生了适应性的变化,具有较强的耐淹耐旱性,是一种具有“两栖”特性的植物。因此,在三峡库区消落带的植被恢复建设中,可以考虑将香根草列为构建三峡库区消落带植被的物种之一。

[参 考 文 献]

- [1] 刁承泰,黄京鸿. 三峡水库水位涨落带土地资源的初步研究[J]. 长江流域资源与环境,1999,8(1):75-80.
- [2] 夏汉平,熬惠修,刘世忠. 香根草生态工程应用于公路护坡的效益研究[J]. 生态学报,2002,19(1):52-56.
- [3] 夏汉平,熬惠修,何道泉,等. 香根草在土壤改良与水土保持中的作用[J]. 热带地理,1996,16(3):265.
- [4] 李昌晓,钟章成. 三峡库区消落带土壤水分变化条件下池杉幼苗光合生理回应的模拟研究[J]. 水生生物学报,2005,29(6):712-716.
- [5] 张晔. 水淹与干旱胁迫对三峡库区消落带几种适生树种的生理生态影响[D]. 重庆:西南大学,2012:1-83.
- [6] 李玲. 植物生理学模块实验指导[M]. 北京:科学出版社,2009:35-38.
- [7] 郑坚,陈秋夏,金川,等. 不同 TTC 法测定枫香等阔叶树容器苗根系活力探讨[J]. 浙江农业科学,2008(1):39-42.
- [8] 靖元孝,程惠青,彭建宗,等. 水翁幼苗对淹水的反应初报[J]. 生态学报,2001,21(5):810-813.
- [9] Each A, Mangle K. Combined effects of acid mist and frost drought on the water status of young spruce trees (*Picea abies*) [J]. Environmental Experimental Botany, 1998, 39(1): 57-65.
- [10] 靖元孝,陈兆平,杨丹青. 香根草 (*Vetiveria zizanioides*) 对淹水的反应和适应初报[J]. 华南师范大学学报:自然科学版,2001(4):40-43.
- [11] Pezeshki S R. Wetland plant responses to soil flooding [J]. Environmental Experimental Botany, 2001, 46(3):299-312.
- [12] 衣英华,樊大勇,谢宗强,等. 模拟淹水对枫杨和栓皮栎气体交换、叶绿素荧光和水势的影响[J]. 植物生态学报,2006,30(6):960-968.
- [13] 胡田田,康绍忠. 植物抗旱性中的补偿效应及其在农业节水中的应用[J]. 生态学报,2005,25(4):885-891.
- [14] 王丽,宋长春,胡金明,等. 毛茛草地下构件对不同水文情势和水文经历的生长响应[J]. 应用生态学报,2008,19(10):2194-2200.
- [15] Jackson M B, Colmer T D. Response and adaptation by plants to flooding stress[J]. Annals of Botany, 2005, 96(4): 5015-505.
- [16] Joly R J, Hahn D T. Net CO_2 assimilation of cacao seedlings following dark chilling[J]. Tree Physiology, 1991, 9(3):415-424.
- [17] 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.