
试验研究

本氏针茅与柳枝稷光合生理生态特征比较研究

周秋平¹, 程积民^{1,2}, 万惠娥^{1,2}

(1. 西北农林科技大学 资源环境学院, 陕西 杨凌 712100; 2. 中国科学院 水利部 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100)

摘要: 采用美国 LI—COR 公司生产的 Li-6400 便携式光合测定系统, 选择在干旱季节里, 在田间自然条件下, 测定并比较研究了引种牧草柳枝稷和天然牧草本氏针茅两种禾本科植物的光合生理生态特征的日变化。结果表明, 柳枝稷属于高光合、低蒸腾和高水分利用效率的植物, 具有较强的气孔调节能力。柳枝稷之所以具有较高的光合速率, 主要是因为它具有较强的叶肉细胞羧化能力, 较低的气孔导度降低了蒸腾速率, 从而提高了水分利用效率; 本氏针茅属于较低光合, 较高蒸腾和较低水分利用效率的植物, 但二者均能在黄土高原保持良好的生长。

关键词: 柳枝稷; 本氏针茅; 光合速率; 蒸腾速率; 水分利用效率

文献标识码: A

文章编号: 1000—288X(2009)02—0129—05

中图分类号: Q945.11

Comparison of Photosynthetic Characteristics Between *Stipa Bungeana* and *Panicum Virgatum*

ZHOU Qiu-ping¹, CHENG Ji-min^{1,2}, WAN Hui-e²

(1. College of Resources and Environment, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Under natural dry conditions, diurnal changes of photosynthetic characteristics of *Stipa bungeana* and *Panicum virgatum* were measured with the Li-6400 portable photosynthesis system. The results showed that the *Panicum virgatum* had bigger photosynthetic rate, water use efficiency, smaller transpiration rate and strong stomata adjustment ability. *Stipa bungeana* had smaller photosynthetic rate and water use efficiency. Compared with *Stipa bungeana*, *Panicum virgatum*'s higher photosynthetic rate may be caused by its high Rubisco activity because of its relative smaller stomata conductance.

Keywords: *Panicum virgatum*; *Stipa bungeana*; photosynthetic rate; transpiration rate; water use efficiency

本氏针茅(*Stipa bungeana*)为多年生草本,属禾本科(*Gramineae*)针茅属(*Stipa* L.)植物^[1],又叫长芒草,俗称荻草,广泛分布于我国西北、华北、西南和东北各地^[2],是黄土丘陵区典型草原地带型植物,其根系发达,须根较多,草质柔软,营养丰富,适口性很强,不但是牲畜比较喜食的天然牧草,而且还是一种优良的水土保持牧草^[3]。柳枝稷(*Panicum virgatum*)是禾本科稷属多年生草本植物,原产北美洲地区,可用于生产饲料和用作水土保持植物^[4],根据我国在黄土丘陵区多年引种表现来看,它不仅在川地生长良好,而且在荒山地也能高产,是人工草地建设的优良草种^[5]。对二者的光合生理特性,虽以往有人曾

分别作过相关研究和报道^[6-11],但对其在同一环境条件下的光合生理生态特征的比较研究尚未见报道。本研究拟通过对两类牧草(天然牧草和引种牧草)的光合生理生态特征的比较,为黄土高原牧草品种的优化选择和草场的科学经营提供基础理论依据。

1 试验地概况

实验于 2008 年 5 月在中国科学院水利部水土保持研究所(陕西杨凌)的实验地里进行。其地理位置为东经 108°5′—108°7′,北纬 34°16′,海拔 480 m。年平均日照时数 2 150 h,年平均气温 12℃~14℃,极端最高气温 40℃,极端最低气温 -20℃。年平

收稿日期:2008-10-24

修回日期:2008-12-26

资助项目:国家重点基础研究发展计划 973 项目(2007CB106803); 国家科技支撑计划重大项目,(2006BAD09B08,2006 BAD 16 B06,2006 BAD 09 B03); 国家自然科学基金重点项目(40730631); 国家林业局荒漠化监测专项资助

作者简介:周秋平(1983—),女(汉族),陕西省汉中市人,硕士研究生,研究方向为生态学及流域生态学研究。E-mail:zhouqiuping_110@yahoo.com.cn.

通信作者:程积民(1955—),男(汉族),陕西省蒲城县人,研究员,主要从事草地生态学及植被恢复方面的研究。E-mail:gyzjcm@ms.iswc.ac.cn.

均降雨量 621.2 mm, 降水时数 110 d, 春季降水偏少, 比较干旱, 雨量集中在 7—9 月, 年蒸发量 140 mm, 属半湿润易旱地区^[12]。

2 材料与方 法

2008 年 4 月中旬, 本氏针茅和柳枝稷均处于萌芽时期, 从中国科学院宁夏固原生态站内移栽至水保所实验地里。本氏针茅为低丛生禾草, 柳枝稷为直立型牧草。移栽时充分灌水, 以保证牧草成活, 移栽后仅接受自然降水。2008 年 5 月下旬, 牧草处于营养生长期, 选择晴朗无风的天气, 使用美国 LI-COR 公司生产的 Li-6400 便携式光合测定系统, 对净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(C_n)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、大气 CO_2 浓度, 以及气温(T_{air})、叶温(T_{leaf})、相对湿度(R_H)、光合有效辐射(PAR)等相关大气因子进行测定。测定时, 选取两种禾草的充分展开叶作为实验材料, 每个叶片每次连续采取 3 个稳定的数据, 取平均值。实验于 5 月 28—29 日连续测定 2 d, 每天自早晨 7:30 开始, 每 2 h 测定一次, 至 19:30 结束。测定所记录的数据导入计算机后, 用 Excel 与 SAS 软件分析。

气孔限制值(L_s)则按 Berry 和 Downton^[8]的方法计算, 即气孔限制值 = $1 - \text{胞间 } CO_2 \text{ 浓度} / \text{大气 } CO_2 \text{ 浓度}$ 。

叶片水分利用效率(WUE) = 净光合速率(P_n) / 蒸腾速率(T_r)

光能利用效率为净光合速率与外界光强的比值, 即: $LUE = \text{净光合速率}(P_n) / \text{光合有效辐射}(PAR)$

3 结果与分析

3.1 环境因子的日变化

环境因子的日变化如表 1 所示, 由于 5 月份的天气连续晴朗, 测定的大气因子如气温(T_{air})、光合有效辐射(PAR)和大气相对湿度(R_H %)的变化趋势基本相同。强烈的太阳辐射是引起一天中空气温度、相对湿度等一系列环境因子变化的根本原因。从上午 7:30 开始光合有效辐射持续上升, 在下午 13:30 前后达到最高, 为 $1400 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 然后逐渐下降, 在下午 19:30 降到最低。气温的日变化从上午 7:30 起逐渐升高, 于下午 13:30 前后达到最高值 33.27°C , 之后依时序递降。随着光合有效辐射和气温的逐渐升高, 空气相对湿度从上午 7:30 起逐渐降低, 于下午 13:30 前后达到最低, 为 15.33% , 然后缓慢回升。大气 CO_2 浓度日变化呈“W”型趋势, 即 CO_2 浓度在早晨最高, 日出后, 随着植物光合作用的进行, 浓度逐

步降低, 在上午 12:00 以前浓度下降很快, 到 13:30 降至低谷, 为 $368.45 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 。此后有所回升, 15:30 前后大气 CO_2 浓度出现午间高峰, 后出现谷值, 然后又有所回升。

表 1 环境因子的日变化

时 间	气温/ ℃	相对湿度/ %	大气 CO_2 浓度 ^①	光合有 效辐射 ^②	大气压亏 缺/kPa
7:30	24.50	42.80	385.12	250	1.55
9:30	29.20	25.07	374.63	850	2.50
11:30	32.90	17.91	370.78	1200	3.64
13:30	33.27	15.33	368.45	1400	4.04
15:30	32.46	15.99	390.77	800	3.69
17:30	31.93	16.12	368.48	600	3.69
19:30	29.91	23.61	383.65	150	2.90

注: ① 大气 CO_2 浓度单位为 $\mu\text{mol}/\text{mol}$; ② 光合有效辐射单位为 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

3.2 本氏针茅和柳枝稷净光合速率及其相关生理指标的日变化比较

3.2.1 本氏针茅和柳枝稷净光合速率与气孔导度的日变化比较 植物光合速率(P_n)的日变化进程, 可以分为单峰型、双峰型、多峰型(波动型)和平坦型^[13-14]。多数有关研究表明, 在自然条件下植物光合作用日变化曲线主要为单峰型和双峰型。本氏针茅光合速率的日变化为双峰型(图 1a), 两峰值分别出现在上午的 11:30 前后和下午的 15:30 前后, 其中第一个峰值大于第二个峰值, 在 13:30 前后达最低值, 并且出现明显的“午休”现象, 此时本氏针茅主要进行呼吸作用。研究表明, 光合作用出现“午休”现象主要是因为大气湿度变低的缘故^[15]。柳枝稷光合速率的日变化也为双峰型(图 1a), 在上午的 9:30 前后和下午的 15:30 前后出现两峰值, 且第一个峰值小于第二个峰值, 分别为 $14 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和 $16.4 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。柳枝稷在中午的 13:30 前后出现低谷, 即“午休”现象, 但午间降低现象不太明显, 日变化曲线较为平缓。从光合速率日变化曲线可以看出, 柳枝稷的净光合速率(P_n)第一个峰值出现较早, 无明显的“午休”现象, 下午净光合速率(P_n)上升较快, 且其峰值大于上午的峰值。

植物叶片的气孔导度(C_n)是植物指示遭受水分和光热胁迫的敏感因子, 也是植物自我调节的一种生理机制^[16]。从图 1a 和图 1b 可以看出, 随着光照的加强, 刺激气孔开放, 引起净光合速率(P_n)的迅速上升, 之后太阳辐射进一步增强, 使得气温上升和空气

相对湿度下降,迫使气孔关闭,气孔导度(C_n)下降比较明显。叶片气孔导度的变化趋势基本与空气相对湿度(R_H)一致,而与叶内外大气压(kPa)呈相反的变

化趋势。相比之下,柳枝稷各个时刻的气孔导度(C_n)比较小,且变化较为平缓,而本氏针茅各个时刻的气孔导度(C_n)均大于柳枝稷。

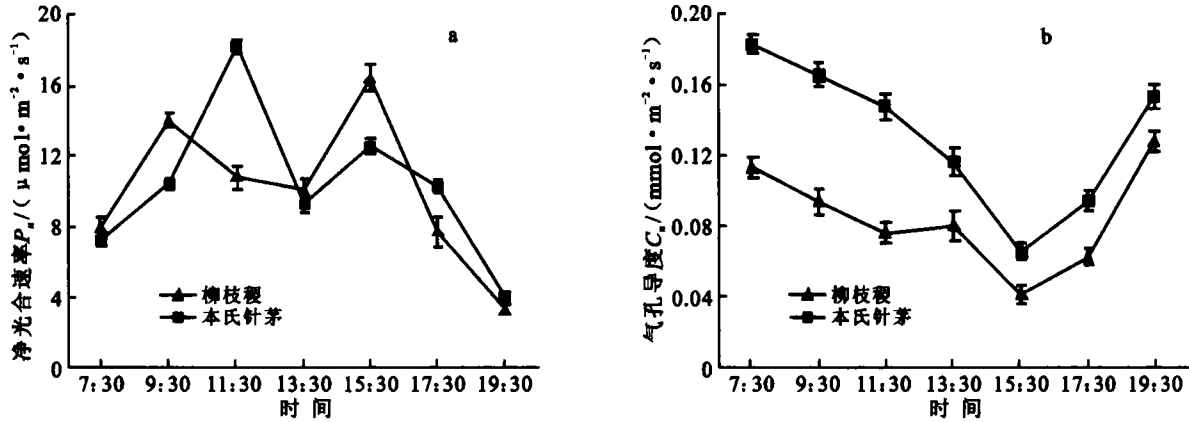


图 1 本氏针茅和柳枝稷叶片净光合速率和气孔导度的日变化

3.2.2 本氏针茅和柳枝稷叶片胞间 CO_2 浓度和气孔限制值的日变化比较 气孔限制值(L_s)反映植物叶片对大气 CO_2 相对利用率的大小^[16]。柳枝稷的气孔限制值(L_s)日变化较为平缓且各点值相对较高,且具有相对较低的胞间 CO_2 浓度(C_i)、较高的净光和速率(P_n)和较小的气孔导度(C_n),说明柳枝稷比本氏针茅具有较强的叶肉细胞羧化能力(图 2)。引起叶片净光合速率降低的因素主要有两种:一种是气孔因素,即气孔的关闭引起气孔导度降低,从而导致

CO_2 的供应不足;另一种为非气孔限制因素,即由于叶肉细胞光合活性降低,引起同化力不足而限制了光合作用。

按照 Fqrquhar 和 Sharkey 的气孔限制理论^[17],可以认为,本氏针茅叶片光合作用午前段细胞间隙 CO_2 浓度降低和气孔限制值升高,表明气孔导度降低是主要原因,以气孔限制为主;而午后细胞间隙 CO_2 浓度升高和气孔限制值降低,则表明引起光合速率降低的主要原因是非气孔因素^[16]。

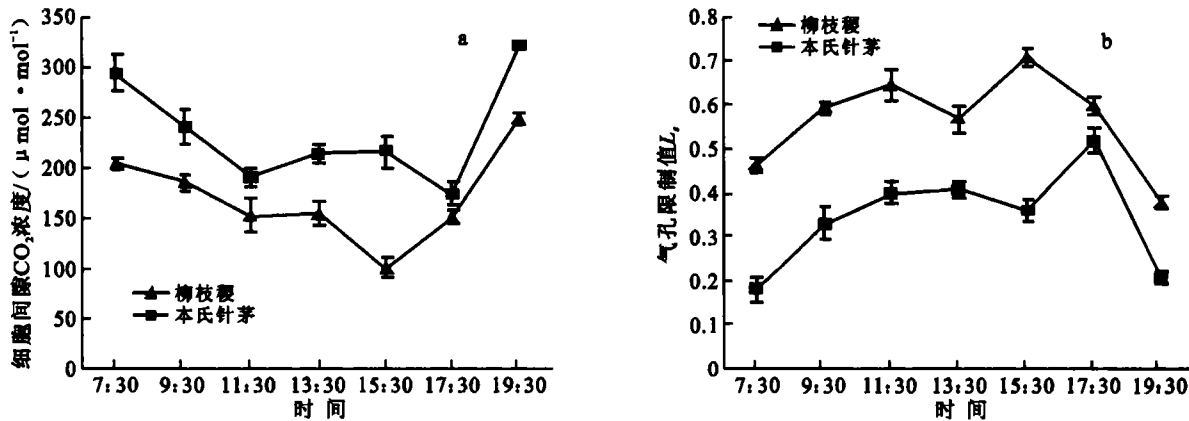


图 2 本氏针茅和柳枝稷叶片细胞间隙 CO_2 浓度和气孔限制值的日变化

3.3 本氏针茅和柳枝稷叶片蒸腾速率和水分利用效率的日变化比较

蒸腾作用(T_s)既受外界因子的影响,也受植物体内部结构和生理状况的调节;光照与土壤水分是影响蒸腾作用的主要外界条件,光照对蒸腾作用的影响首先是引起气孔开放,其次是提高大气和植物体的温度,增加叶内外蒸汽压差而加速蒸腾。叶片气孔导度对土壤水分的变化非常敏感,气孔导度的变化进而影响蒸腾速率^[15]。柳枝稷与本氏针茅的蒸腾速率(T_s)

的日变化趋势与光合速率相似,也都是双峰型(图 3a)。柳枝稷蒸腾速率的两个高峰分别出现在 11:30 前后和 15:30 前后,其峰值分别为 $3.84 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和 $4.84 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,曲线较平坦,无明显的“午休”现象。

本氏针茅的两个峰值分别出现在 11:30 前后和 15:30 前后,其值为 $6.79 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和 $5.79 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,在中午的 13:30 前后出现明显的“午休”现象。从图 3a 可以看出,本氏针茅各个时刻的蒸腾速

率(T_s)均较高,大约比柳枝稷高 1.5 倍。正是由于柳枝稷在各个时刻相对较低的蒸腾速率(T_s)和相对

较高的净光合速率(P_n),导致其具有较高的瞬时水分利用效率(图 3b)。

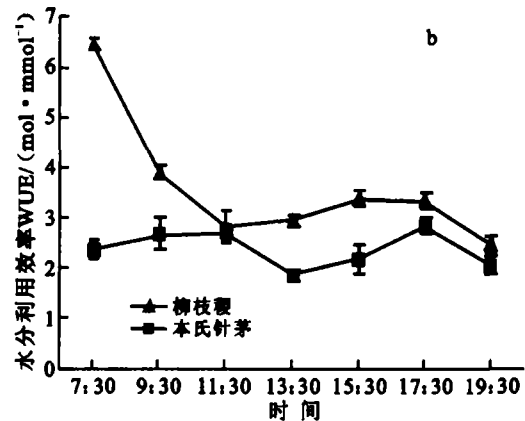
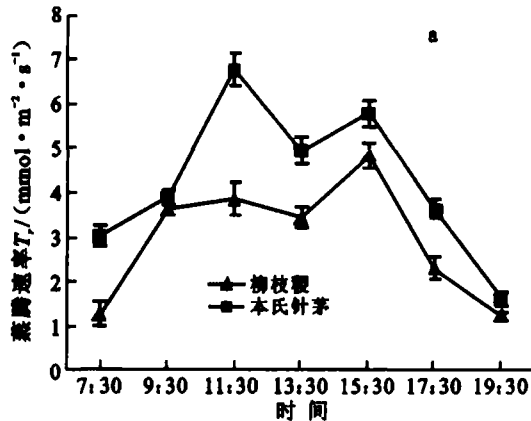


图 3 本氏针茅和柳枝稷叶片蒸腾速率和水分利用效率的日变化

3.4 本氏针茅和柳枝稷叶片温度和光能利用效率的日变化比较

从图 4a 可以看出,本氏针茅和柳枝稷叶温随着光照强度的变化而变化,在中午 11:30 前后,由于光照强度从低一直持续升高,叶温也随之从高到低变化,在 13:30 前后达最高值。之后,随着光照强度的

降低,叶温也随之降低。从早到晚,本氏针茅的叶温均低于柳枝稷。

由图 4b 可以看出,本氏针茅和柳枝稷的光能利用率均呈现早晚高,中间低的“凹”型日变化进程。而且本氏针茅上午时段的光能利用率高于柳枝稷,而下午则相反,这与各自的净光合速率日进程特点有关。

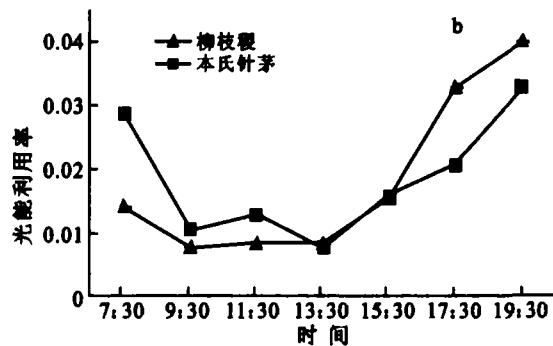
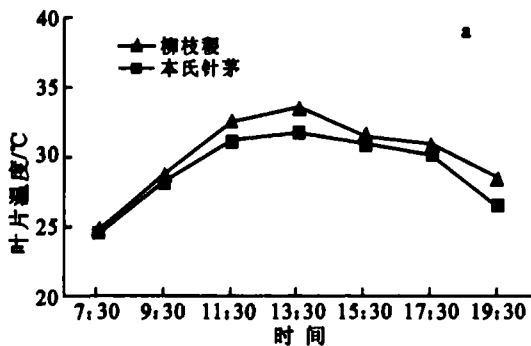


图 4 本氏针茅和柳枝稷叶片温度和光能利用效率的日变化

4 结论

自然界植物光合作用在午间降低是一个普遍的现象^[17],即“光合午休”,它是植物在长期进化过程中适应干旱环境而产生的一种生理现象,对于植物的节水与生存是有利的。

“光合午休”按其影响因素可以分为 2 种。(1) 外部生态因素。如低湿高温引起的高饱和差^[18],空气中 CO_2 浓度的降低等^[19];(2) 植物本身的生理特性。如气孔关闭^[19],叶温升高^[20],光合产物的积累^[21]以及水分亏缺等^[22]。

在干旱季节里,天然牧草本氏针茅的光合速率的日变化基本为双峰型(图 1a),两峰值分别出现在上午的 11:30 前后和下午的 15:30 前后,其第一个峰值大于第二个峰值,13:30 前后出现最低值,有明显的

“午休”现象,此时蒸腾速率最大,气孔导度最小,光合有效辐射最大,温度最高,湿度最低。可是,“光合午休”不是由气孔关闭引起的,也不是光合产物的积累与水分亏缺造成,有可能是因为高光照而导致叶片温度升高,叶温过高引起植物本身呼吸消耗过大而导致净光合速率下降造成。而生长在相同环境条件下的人工引进种牧草柳枝稷,其光合速率的日变化也为双峰型(图 1a),在上午的 9:30 前后和下午的 15:30 前后出现两峰值,且第一个峰值小于第二个峰值。柳枝稷也在中午的 13:30 前后出现峰谷,即“午休”现象,但午间降低现象不太明显,日变化曲线较为平缓。柳枝稷的净光合速率日变化在 9:30 达到最大后开始降低,主要是由于光照强度增大与大气湿度降低导致气孔导度减小,但此期间叶肉细胞仍保持较强的羧化能力。13:30 前后的光合速率达最低值,而此时的大气

蒸汽压亏缺明显比中午高,其光合速率的降低可能是由于前期高光合速率形成的碳水化合物累积和下午输出量降低的缘故造成。

本氏针茅与柳枝稷的蒸腾速率的日变化趋势与光合速率相似,也都是双峰型(图 3a),并且在中午的 13:30 前后出现“午休”现象。从图 3a 可看见,本氏针茅各个时刻的蒸腾速率均较高,大约比柳枝稷高 1.5 倍,且“午休”现象比较明显。柳枝稷表现较低的蒸腾速率主要是因为其具有较低的气孔导度(图 1b),而本氏针茅则在长时间内出现较高的气孔导度,以至于水分过多散失。正是由于柳枝稷在各时刻相对较高的光合速率和相对较低的蒸腾速率,导致其具有较高的叶片水分利用效率(图 3b),尤其是在早晨。

综上所述,与禾本科天然牧草本氏针茅相比,柳枝稷具有较高的净光合速率,较低的蒸腾速率和气孔导度,较高的气孔限制值,并且具有较高的水分利用效率和较低的胞间 CO₂ 浓度。以上研究为黄土高原干旱半干旱地区引进牧草或改良草地,恢复植被提供了重要理论依据。

[参 考 文 献]

- [1] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志[M]. 北京:科学出版社,1987.
- [2] 肖雯. 五种盐生植物营养器官显微结构观察[J]. 甘肃农业大学学报,2002,37(4):421-427.
- [3] 程积民,万惠娥. 中国黄土高原植被建设与水土保持[M]. 北京:中国林业出版社,2002.
- [4] 云锦凤,米福贵. 牧草育种技术[M]. 北京:化学工业出版社,2004,1(1):1-49.
- [5] 李代琼,刘国彬. 安塞黄土丘陵地区柳枝稷的引种及生物生态学特性试验研究[J]. 土壤侵蚀与水土保持学报,1999(增刊):125-128.
- [6] 胡相明,程积民. 施水对本氏针茅光合作用和叶绿素荧光特征的影响[J]. 中国水土保持科学,2006,4(2):39-46.
- [7] 胡相明,程积民,万惠娥,等. 短期施水对长期干旱铁杆蒿光合作用和叶绿素荧光特征的影响[J]. 草地学报,2006,14(3):236-241.
- [8] 程积民,万惠娥,王静,等. 黄土丘陵半干旱区天然草地土壤水分调控研究[J]. 草地学报,2003,11(4):296-300.
- [9] 王静,程积民,万惠娥,等. 黄土高原芨芨草光合与蒸腾作用的初步研究[J]. 草地学报,2003,12(6):47-52.
- [10] 熊伟,王彦辉,程积民,等. 三种草本植物蒸散量的对比试验研究[J]. 水土保持学报,2003,17(1):170-172.
- [11] 徐炳成,山仑. 黄土丘陵区柳枝稷光合生理生态特性的初步研究[M]. 西北植物学报,2001,21(4):625-630.
- [12] 景艳,程积民. 关中地区紫花苜蓿生物量累积及土壤水分利用规律的研究[J]. 安徽农业科学,2007,35(10):3039-3040.
- [13] Berry J A, Downton W J S. Environmental regulation of photosynthesis[M]// Govindjee. Photosynthesis, New York: Academic Press, 1982:243-263.
- [14] 杜占池,杨宗贵. 羊草光合作用日进程类型的研究[J]. 自然资源,1992,10(6):32-37.
- [15] 许大全. 光合作用“午睡”现象的生态生理与生化[J]. 植物生理学通讯,1990,14(6):5-10.
- [16] Fqrquhar G D, Sharkey T D. Stomata conductance and photosynthesis [J]. Ann. Rev. Plant Physiologic, 1982, 33:317-345.
- [17] Vadell J, Cabot C, Medrano H. Diurnal time course of leaf gas exchange rates and related characters in drought-acclimated *Timonium subterranean* [J]. Austin. J. Plant Physic, 1995,22:461-469.
- [18] 廖建雄,王根轩. 谷子叶片光合速率日变化及水分利用效率[J]. 植物生理学报,1999,25(4):362-368.
- [19] 丁小球,胡玉佳,王榕楷. 3种草坪草净光合速率和蒸腾速率的日变化特点研究[J]. 植物生理学报,1997,23(1):62-65.
- [20] 孟庆伟,邹琦,许长成,等. 小麦和大豆叶片的气孔不均匀关闭现象[J]. 草业科学,2003,23(4):17-20.
- [21] 张永亮,王建丽. 单播与混播下的杂花苜蓿与无芒雀麦光合生理生态特征分析[J]. 草业科学,2007,24(1):53-60.
- [22] 姜华,毕玉芬. 燕麦叶片光合日变化初探[J]. 草原与草坪,2002(1):34-36.