

水分胁迫下柱花草叶水势、光合及叶绿素荧光特性的变化特征

贺玉晓^{1,2,3}, 赵 丽^{1,3,4}, 魏雅丽^{1,3,5}, 彭 辉⁶, 史亮涛⁶, 刘刚才^{1*}, 熊东红¹

(1.中国科学院水利部成都山地灾害与环境研究所, 中国科学院山地灾害与地表过程重点实验室, 成都 610041; 2.河南理工大学资源环境学院, 河南 焦作 454000; 3.中国科学院研究生院, 北京 100039; 4.西南科技大学环境与资源学院, 四川 绵阳 621010; 5.四川农业大学资源环境学院, 四川 雅安 625014; 6.云南省农业科学院热区生态农业研究所, 云南 元谋 651300)

摘 要:以热研 2 号柱花草为供试材料, 采用盆栽控制实验研究了不同土壤水分条件下柱花草叶水势、光合特性和叶绿素荧光参数的变化特征。结果表明: (1) 柱花草叶水势随着水分胁迫程度的增加而降低, 其日变化呈双峰曲线特征, 日平均值表现为充分供水>轻度胁迫>中度胁迫>重度胁迫。(2) 充分供水条件下柱花草净光合速率最大, 而在重度胁迫下最小, 水分胁迫下柱花草光合速率的降低主要为非气孔限制因素所致; 柱花草气孔导度在充分供水和轻度胁迫下随光合有效辐射的增强而增大, 但在中度和重度水分胁迫下变化不明显; 充分供水和轻度水分胁迫下, 气孔导度均随蒸腾速率的增加而增加, 中度、重度水分胁迫下蒸腾速率分别达到 0.46、0.31 mmol·m⁻²·s⁻¹ 时气孔开始关闭; 中度胁迫下水分利用效率高于轻度胁迫, 可能是植物对胁迫环境的生理适应所致。(3) 初始荧光 F_0 随着干旱胁迫程度的增加而增加, 而光系统 II 的最大光化学效率 F_v/F_m 和潜在活性 F_v/F_0 均降低, 表明随着胁迫程度的加深, PS II 光抑制的程度也加深, 水分胁迫抑制了 PS II 的光化学活性, 使其反应中心受到一定程度的破坏或可逆失活。

关键词: 柱花草; 水分胁迫; 光合; 叶绿素荧光

中图分类号: Q945.78 **文献标志码:** A **文章编号:** 1672-2043(2012)10-1897-09

Variation Characteristics of Leaf Water Potential, Photosynthesis and Chlorophyll Fluorescence in *Stylosanthes Guianensis* Leaves Under Soil Water Stress

HE Yu-xiao^{1,2,3}, ZHAO Li^{1,3,4}, WEI Ya-li^{1,3,5}, PENG Hui⁶, SHI Liang-tao⁶, LIU Gang-cai^{1*}, XIONG Dong-hong¹

(1.Key Laboratory of Mountain Hazards and Earth Surface Process, Chinese Academy of Sciences, Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Conservancy, Chengdu 610041, China; 2.Institute of Resources and Environment, He'nan Polytechnic University, Jiaozuo 454000, China; 3.Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China; 4.School of Environmental and Resources Engineering, Southwest University of Science and Technology, Mianyang 621010, China; 5.College of Resources and Environment, Sichuan Agricultural University, Ya'an 625014, China; 6.Research Institute for Tropical Eco-agricultural Sciences, YAAS, Yuanmou 651300, China)

Abstract: The leaf water potential (LWP), photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of *Stylosanthes guianensis* Reyan No.2 were measured in potted experiment controlled by water stress. The results showed: (1) The LWP decreased with water stress increasing, and its diurnal variation showed a bimodal curve shape. The LWP was maximum under full water supply, and decreased by order of light water stress, moderate water stress and severe water stress. (2) The net photosynthesis rate reached the maximum under the water enough supply, and the least under the severe water stress. The main reason of the reduction of P_n was nonstomatal limitation under water stress. The stomatal conductance (G_s) increased as a result of the increasing of PAR (Photosynthetically Active Radiation) under the water enough supply and light water stress conditions, and didn't apparently vary under the moderate water stress and severe water stress. Under water enough supply and light water stress, G_s increased with the increasing of T_r , and under moderate and severe water stress with T_r of 0.46 mmol·m⁻²·s⁻¹ and 0.31

收稿日期: 2012-03-28

基金项目: 国家自然科学基金项目 (40971168); 中科院知识创新工程重要方向项目 (KZCXZ-EW-QN317); 中科院水利部成都山地灾害与环境研究所“青年百人团队”项目 (SDSQB-2011-01)

作者简介: 贺玉晓 (1976—), 女, 河南巩义人, 在读博士生, 讲师, 主要从事水土保持与生态恢复研究。E-mail: heyuxiao@imede.ac.cn

* 通信作者: 刘刚才 E-mail: liugc@imde.ac.cn

$\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, respectively, the stomata began to close. The leaf water use efficiency(WUE) under the moderate water stress was higher than that under light water stress, which should be possibly attributed to the physiological mechanism of plant adaption to the stress settings. (3)The fluorescence parameter of F_0 increased, while the F_v/F_m , F_v/F_0 decreased with the increase of water stress. It meant that with the increase of drought extent, the degree of photoinhibition increased, i.e., water stress restrained the photochemical activity in PS II and reduced the light part used in photochemical reactions and actual photochemical efficiency, resulting in response center in PS II damaged or reversible inactive.

Keywords: *Stylosanthes guianensis*; soil water stress; photosynthesis; chlorophyll fluorescence

柱花草属(*Stylosanthes Swartz*)约 50 种,原产于拉丁美洲,是全球热带地区栽培面积最大、应用最广的优良多年生豆科牧草之一^[1]。柱花草具有茎叶产量高、草品质好、耐旱、耐酸性瘦土的特点,广泛用于青饲料、草粉生产、放牧、水土保持、果园覆盖和绿肥作物等。目前,中国热带豆科牧草中柱花草已占 80%以上,累计种植面积达 10 万 hm^2 ^[2]。柱花草也是我国云南元谋干热河谷区退化生态系统植被恢复中较早引进的豆科恢复草种之一,对土壤养分、酸性等具有较好的改良作用^[3],由于该区旱季较长、气候干旱燥热、水热矛盾尤为突出,土壤水分成为影响该区退化土壤植被恢复的主导限制因子,土壤水分变化直接影响柱花草光合生产,进而影响柱花草的生长生存。因此,研究柱花草光合特征与土壤水分的关系,对于阐述柱花草对环境水分变化的响应和适应具有重要意义。

国内外对柱花草抗旱特性方面的研究已有很多报道。早在 1976 年 Mott 等研究了水分对 4 份柱花草种子萌发的影响^[4];1980 年 Fisher 调查了水分胁迫对柱花草氮和磷的吸收的影响^[5];近年来,Carvalho 和 Schank 研究了水分胁迫对柱花草生长的影响^[6]、Thumma 和 Naidu 研究了水分胁迫下蒸腾效率与碳同位素分辨率的关系^[7]及抗旱相关性状的 QTL 分析^[8]。在国内,柱花草的研究起步较晚,尤其是对水分胁迫下柱花草光合效率的研究,仅有的报道主要集中在温度胁迫^[9]和遮阴^[10]对柱花草叶绿素和光合速率的影响,柱花草抗氧化系统及光合作用的季节性变化^[11]等方面,而对土壤水分胁迫下柱花草叶水势及光合特征的变化研究较少。本实验选取柱花草为研究对象,在干旱季节对其进行水分胁迫实验,探讨其在元谋干热河谷特殊生境下,土壤水分胁迫对其叶水势、光合及叶绿素荧光特性的影响,为探讨柱花草抗旱机制提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

试验在中科院成都山地所元谋干热河谷沟蚀崩

塌观测研究站进行,该站位于云南省元谋县苴林乡境内,试验区面积 40 hm^2 ,海拔 1256~1331 m,平均坡度 20°左右。元谋县位于云贵高原北缘的金沙江一级支流——龙川江下游的河谷地带(101°35'~102°05'E, 25°25'~26°07'N),海拔 898~2 835.5 m,高差悬殊,相对高差 1 937.9 m,生态环境垂直分异明显。干热河谷区光热资源丰富,年日照时数 2550~2744 h,日照百分率为 60%;年均温 21.5℃,最热月均温 27.1℃,极端最高气温 43℃,最冷月均温 14.9℃,极端最低气温 -2.1~-0.1℃; $\geq 10^\circ\text{C}$ 的积温 7996℃;无霜期 350~365 d,是云南省乃至全国宝贵的热区资源之一,也是我国著名的冬季蔬菜基地之一。该区气候干燥炎热,年降水量 615.1 mm,雨季(6 月—10 月)降水占年降水量的 90%;年蒸量 3 569.2 mm,为降水量的 5.8 倍。水热矛盾突出、人类活动干扰强烈、植被覆盖率低、水土流失严重、地形破碎、生态环境恶化、人民生活贫困,是我国典型的生态脆弱带之一。

1.2 实验材料

本实验选取热研 2 号柱花草为供试材料。2011 年 5 月份育苗,6 月份挑选长势一致、无病虫害的幼苗移栽于塑料钵中,待其适应一段时间,生长良好后,于 2011 年 11 月—12 月进行旱季胁迫实验。柱花草供试植株平均绝对株高 52.3 cm,平均冠幅 86×79 cm,平均地径 6.61 mm。钵规格为上口直径 26 cm、底径 20 cm、深 28 cm,每盆装土 10 kg。供试土壤为元谋干热河谷典型土壤——燥红土,其理化性质见表 1。

1.3 实验设计

2011 年 11 月中旬进行水分胁迫。设置充分供水(CK)、轻度水分胁迫(LD)、中度水分胁迫(MD)和重度水分胁迫(HD)4 个供水水平,土壤含水量分别占田间持水量(θ_f)的 85%以上、70%~75%、55%~60%和 35%~40%,即土壤含水量(质量分数)范围分别在 10.06%(CK)、8.28%~8.88%(LD)、6.51%~6.70%(MD)和 4.14%~4.74%(HD)。每个水平分别设置 15 盆(观测时随机选取生长良好的钵进行光合测定)。实验

表 1 燥红土土壤理化性质
Table 1 Physical and chemical characteristics of dry red soil

pH	有机质/g·kg ⁻¹	全 N/g·kg ⁻¹	全 P/g·kg ⁻¹	全 K/g·kg ⁻¹	碱解 N/mg·kg ⁻¹	有效 P/mg·kg ⁻¹	速效 K/mg·kg ⁻¹	CEC/cmole·kg ⁻¹
6.37±0.067	5.49±0.058	0.33±0.012	0.10±0.006	7.50±0.242	31.5±2.021	1.31±0.082	61.67±0.833	3.28±0.197

注:CEC 为阳离子交换量。

前,将每盆供试植株浇足水分(以盆底刚出水为准),然后将花盆表面用塑料薄膜密封,防止土壤水分物理蒸发。于每日 18:00 用 TDR 仪器结合称重法随机抽测每种植株花盆各 10 盆的土壤含水量,以控制土壤含水量达到设置的胁迫水平。实验期间土壤水分含量始终保持在设计范围之内。为了减小误差,每日同一时间(18:00)用称重法补充当日失去的水分,加水时应均匀地洒在花盆土壤表面。实验期间,所有供试植株均置于活动雨棚内,防止天然降雨,晴天正常照光。胁迫 20 d 后进行水势、光合和叶绿素荧光参数日变化的测定。

1.4 测定指标及方法

1.4.1 叶水势的测定

采用美国产 PSYPRO 露点水势仪测定叶水势(LWP),从早晨 8:00 至 18:00 每隔 2 h 选取柱花草中部成熟叶片,用打孔器取叶,放入 C-52 样品室平衡 15 min 后记录数据。

1.4.2 光合参数的测定

光响应曲线使用 Li-6400 便携式光合测定仪测定,选择典型晴朗、无云的天气,设置光照强度为0、10、20、50、100、150、400、600、800、1200、1500、1800、2000 μmol·m⁻²·s⁻¹,每个处理测定枝条中部 3 个成熟叶片取平均值。

1.4.3 叶绿素荧光参数的测定

于晴天从 8:00 到 18:00 每隔 2 h 用 Handy PEA 1024 叶绿素荧光仪测定。测定前把柱花草叶片夹入暗适应夹中适应 20~30 min,以太阳光为光化学光进行测定,测定的叶绿素荧光参数包括:最小荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、可变荧光(F_v)、PS II 的最大光化学效率(F_v / F_m)和 PS II 的潜在活性(F_v / F_0)等。每个处理测定枝条中部叶龄一致的 3 个成熟叶片并取平均值。

1.5 数据处理

测得结果取重复试验的平均值,采用 Excel 和 SPSS16.0 统计软件进行数据分析,采用最小显著差数法(LSD)比较不同处理组数据的差异显著性,用 SigMaPlot10.0 软件作图。

2 结果与分析

2.1 水分胁迫对柱花草叶水势日过程的影响

叶水势是反映植物水分状况的一个重要指标,元谋干热河谷区土壤水分含量少,植物始终处于水分逆境中,因此植物叶水势的变化可以反映植物适应干旱环境的能力^[12]。根据分析,柱花草叶水势随水分胁迫的加剧而降低(图 1),叶水势日平均值充分供水下为-2.66 MPa、轻度胁迫下为-2.84 MPa、中度胁迫下为-2.89 MPa、重度胁迫下为-2.97 MPa。各处理叶水势日变化幅度最大为充分供水,其变异系数为 0.091,轻度胁迫次之,为 0.060,中度和重度胁迫最小,分别为 0.049 和 0.045,在 4 种土壤水分条件下,柱花草最低叶水势随着土壤水分降低而降低。不同水分胁迫下叶水势日变化基本一致,均表现出双峰曲线特征,见图 1。早晨叶水势较高,然后进入急剧下降阶段,在中午 11:00 左右达到第一个较低值,此后叶水势变化不大,到 16:00 又下降至最低值,之后进入缓慢的恢复阶段,但恢复不到早晨的水平,重度胁迫下,柱花草叶水势在下午 14:00 达到最低值,此后叶水势变化不大。方差分析表明,对照与重度胁迫水平间差异性较显著,其他水平间差异不显著。

2.2 水分胁迫条件下柱花草光合参数对光合有效辐射的响应

由图 2 可以看出,随着光合有效辐射(PAR)的增

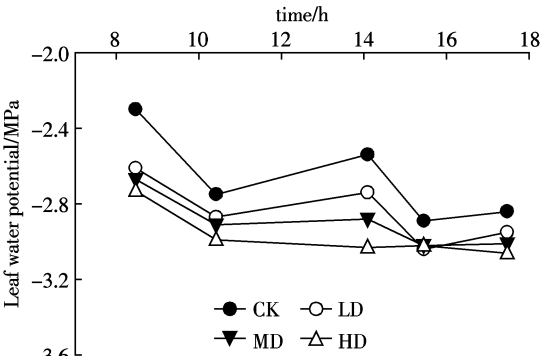


图 1 不同水分胁迫下柱花草叶水势日变化
Figure 1 Daily variation of leaf water potential in *Stylosanthes guianensis* leaves under different water stress

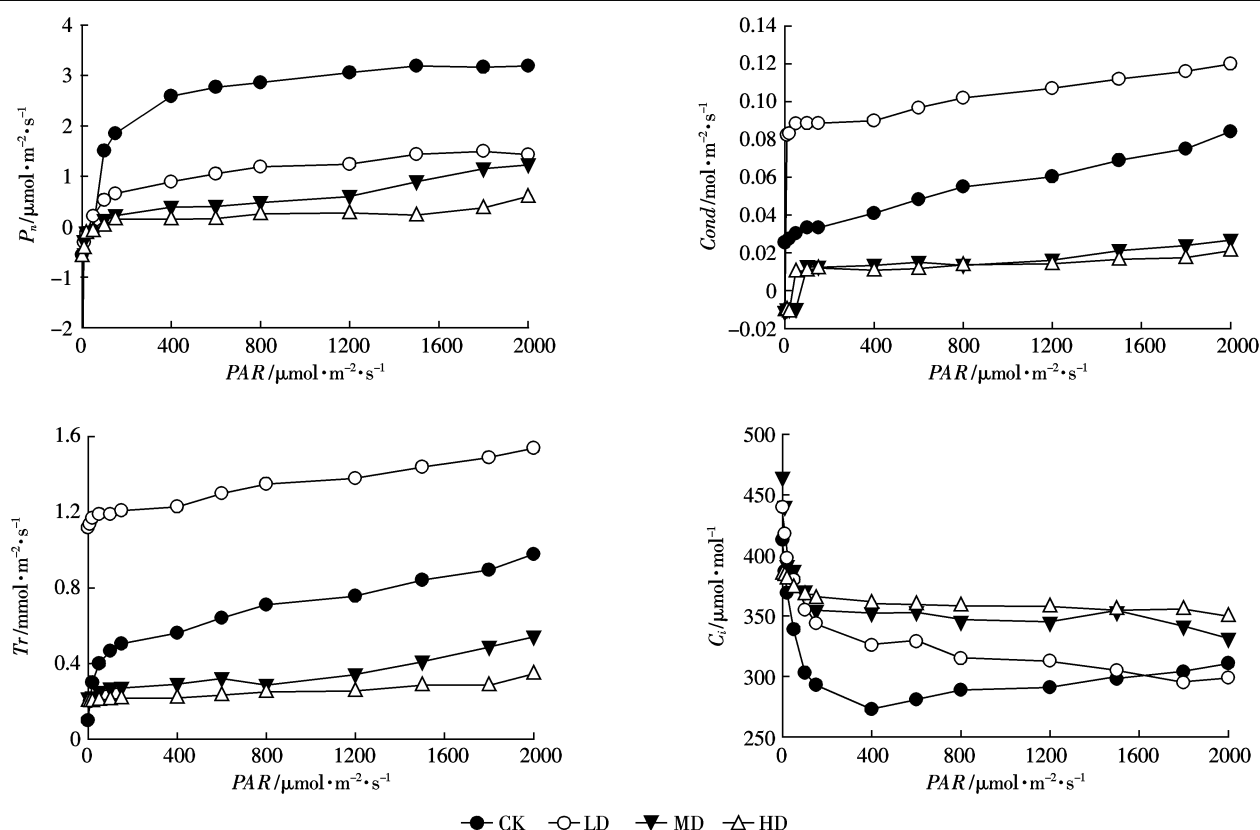


图2 不同水分胁迫下柱花草净光合速率(P_n)、气孔导度($Cond$)、蒸腾速率(Tr)和胞间 CO_2 浓度(C_i)对光合有效辐射(PAR)的响应

Figure 2 Response of P_n , $Cond$, Tr and C_i in leaves of *Stylosanthes guianensis* to PAR at different soil water stress

强,柱花草光合速率(P_n)逐渐增大直至趋于稳定,低 PAR 下柱花草 P_n 的增加速度较快,高 PAR 下,柱花草 P_n 趋于稳定甚至降低。这种下降现象可能源于 PAR 强度过强,多余的光能会造成光合速率下降或者引起光抑制^[13]。不同水分胁迫条件下,柱花草的 P_n 对 PAR 的响应程度不同,

由高到低顺序为 $CK > LD > MD > HD$ 。方差分析表明(表2),随着 PAR 的增强,对照与其他各处理间 P_n 差异性较为显著(P 值远小于 0.05),而轻度、中度和重度间差异性不显著。

柱花草气孔导度($Cond$)随着 PAR 的增强几乎呈线性增加趋势,不同水分梯度下柱花草气孔导度对 PAR 的响应不同,其中无胁迫和轻度胁迫条件下柱花草气孔导度随着 PAR 的增强而增加,而在中度胁迫和重度胁迫条件下,柱花草气孔导度变化趋势较为一致,在低 PAR 下气孔导度迅速增加,其后随着 PAR 的增强,气孔导度增加趋势较为缓慢。各处理气孔导度相比,轻度胁迫最高,中度胁迫和重度胁迫较低。各处理间差异不显著。

柱花草蒸腾速率(Tr)变化趋势与气孔导度的变

化趋势相似,在低度水分胁迫条件下能够迅速提高到较高水平,而严重胁迫下, Tr 的增加比较迟缓,只能增加到相对较低的水平,这有助于柱花草避免丧失仅供生存的水分,可能是植物适应逆境的生理表现。根据表2,除中度和重度之间差异不显著外,其余各处理均存在显著差异。

柱花草叶片胞间 CO_2 浓度(C_i)的变化趋势与 P_n 和 G_s 相反,随着 PAR 的增强呈降低趋势,在低 PAR 下 C_i 迅速降低,此后,随着 PAR 的增强,其变化较为平缓。方差分析表明,对照与中度、重度间差异显著,其他各处理差异不显著。

柱花草水分利用效率(WUE)在低 PAR 条件下,随 PAR 的增强而迅速增加,在高 PAR 条件下逐渐趋于稳定或缓慢下降,无胁迫下水分利用效率高于有胁迫,且中度胁迫下水分利用效率高于轻度胁迫,也许是植物对极端环境的一种生理适应。

2.3 蒸腾速率与气孔导度的相关性

在充分供水和轻度水分胁迫下,气孔导度均随蒸腾速率的增加而增加(图3),且在充分供水条件下,蒸腾速率和气孔导度相关性达到极显著水平($P <$

0.01)。在中度水分胁迫下,蒸腾速率在 0.22~0.46 mmol·m⁻²·s⁻¹ 之间,蒸腾速率增加,气孔导度增大,当蒸腾速率达到 0.46 mmol·m⁻²·s⁻¹ 时,气孔导度最大,之后,随着蒸腾速率的增加,气孔导度逐渐减小,说明在中度水分胁迫下,蒸腾速率为 0.46 mmol·m⁻²·s⁻¹ 时,气孔开始关闭,从而主动减少水分损失。在重度水分胁迫下,蒸腾速率在 0.20~0.31 mmol·m⁻²·s⁻¹ 之间,蒸腾速率增加,气孔导度增大,蒸腾速率达到 0.31 mmol·m⁻²·s⁻¹ 时,气孔导度逐步减小,说明重度水分胁迫下,蒸腾速率为 0.31 mmol·m⁻²·s⁻¹ 时,气孔即开始关闭,从而主动减少水分损失(图 4)。

2.4 水分胁迫对柱花草叶片叶绿素荧光特性的影响

叶绿素荧光是光合作用的探针,任何环境因子对光合作用的影响都可以通过叶绿素荧光动力学参数反映出来^[14]。初始荧光 F_0 是光系统 II (PS II) 反应中心处于完全开放时的荧光产量, F_0 减少表明天线的热耗散增加, F_0 增加则表明 PS II 反应中心遭受不易逆转的破坏。由图 5 可知,柱花草 F_0 从 8:00 到 14:00 先下降后上升,在 14:00 达到最大值,呈倒“V”字型曲线,表 3 显示随着水分胁迫程度的加深,叶片 F_0 日均值逐渐升高,各处理依次比对照增加 2.2%、9.8%和 15.1%,并以重度胁迫下的 F_0 升高幅度最大。这表明,

表 2 不同处理水平下各参数方差齐性检验
Table 2 Test of homogeneity of variances of various parameters at different treatments

水平	LWP			P_n			T_r			C_i			Cond		
	LD	MD	HD	LD	MD	HD	LD	MD	HD	LD	MD	HD	LD	MD	HD
CK	0.133	0.054	0.016	0.003	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.069	0.001	0.003	0.956	0.304	0.296
LD		0.625	0.286		0.834	0.404		0.000	0.000		0.124	0.228		0.279	0.272
MD			0.554			0.530			0.229			0.731			0.987

注:P 值小于 0.05,说明差异性显著。

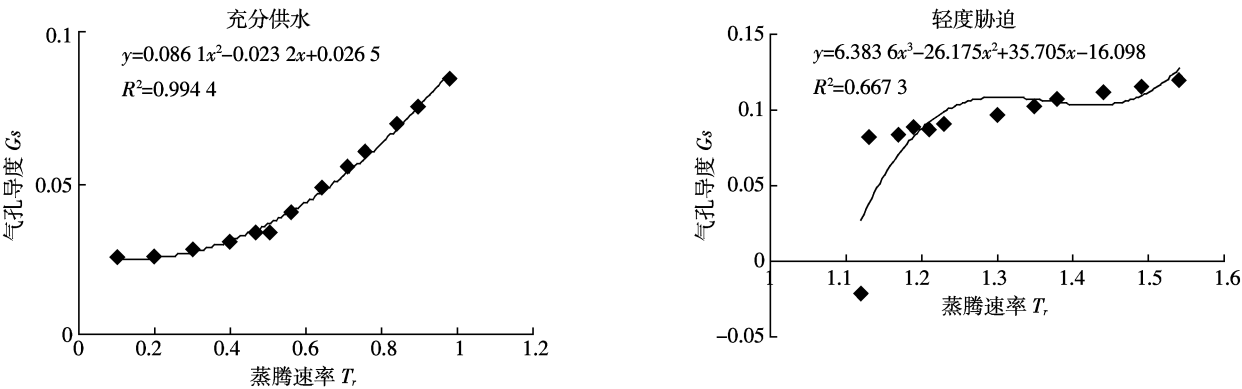


图 3 充分供水和轻度胁迫下蒸腾速率与气孔导度关系

Figure 3 Relationship between transpiration rate and G_s under full water supply and light water stress

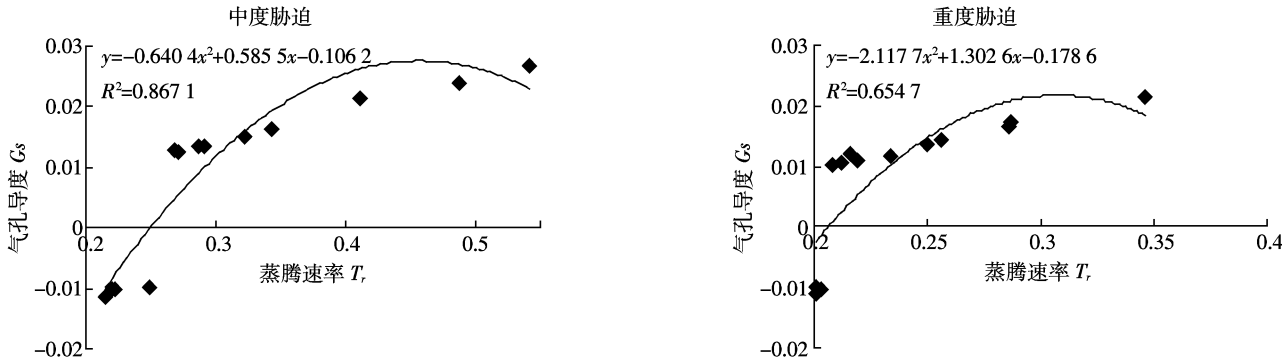


图 4 中度胁迫和重度胁迫下蒸腾速率与气孔导度关系

Figure 4 Relationship between transpiration rate and G_s under moderate and serious water stress

随干旱胁迫程度的加剧,不同水分胁迫下柱花草 PS II 反应中心受到破坏或可逆失活,导致 F_0 增加,且不同水分胁迫条件下柱花草 F_0 差异极显著,胁迫越轻,对 PS II 反应中心的破坏越少, F_0 增加幅度也越小。
 F_v/F_m 是 PS II 最大光化学量子产量,其大小反映了 PS II 反应中心内原初光能的转换效率(最大 PS II

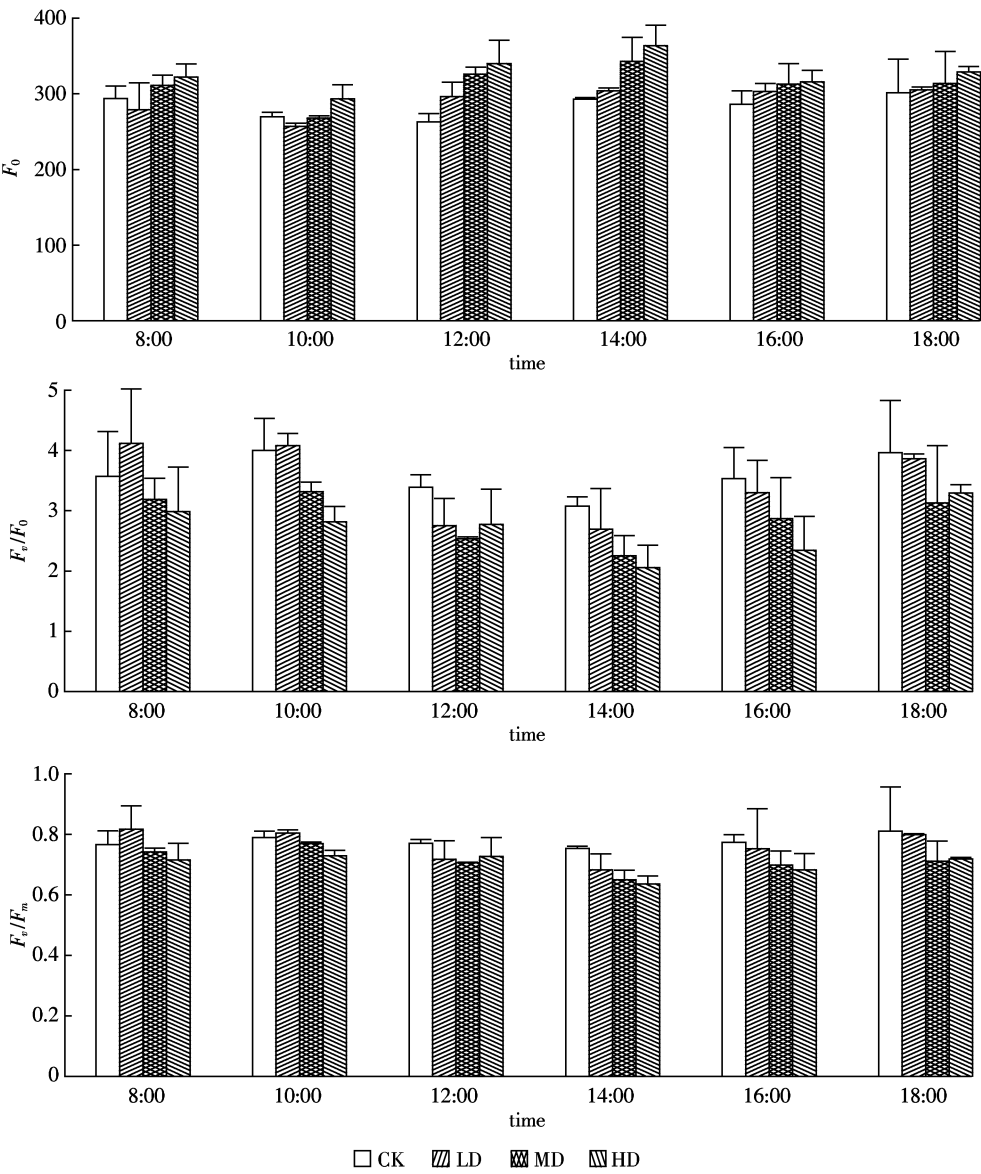


图 5 不同水分胁迫下柱花草叶片叶绿素荧光参数的日变化

Figure 5 Daily variation of chlorophyll II fluorescence parameter in *Stylosanthes guianensis* leaves under different water stress

表 3 不同水分胁迫处理柱花草叶片的叶绿素荧光参数日均值

Table 3 Means of chlorophyll II fluorescence parameter in *Stylosanthes guianensis* leaves under water stress

水分条件	F_0	F_v/F_m	F_v/F_0
充分供水 CK	284.4±6.121Bc	0.777±0.008Aa	3.588±0.144Aa
轻度水分胁迫 LD	290.8±7.863Bbc	0.762±0.022ABa	3.468±0.264ABa
中度水分胁迫 MD	312.4±10.159ABab	0.713±0.017ABb	2.881±0.169ABb
重度水分胁迫 HD	327.3±9.668Aa	0.701±0.015Bb	2.712±0.182Bb

注:不同大、小写字母分别表示同列不同处理间差异极显著($P<0.01$)和显著($P<0.05$)。

Note: Different capital and small letters meant significant difference among different teratments at 0.01 and 0.05 level, respectively.

的光能转换效率),非胁迫条件下该参数的变化极小,在胁迫条件下,该参数明显下降,是反映光抑制程度的良好指标^[15]; F_v/F_0 则反映了 PS II 的潜在活性。二者是光化学反应状况评价的 2 个重要参数。由图 5 可知,不同水分胁迫下,柱花草 PS II 最大光能转换效率 F_v/F_m 、PS II 潜在活性 F_v/F_0 的变化趋势与 F_0 相反,均随光强的增加而逐渐降低,中午光强最大即 14:00 时, F_v/F_m 和 F_v/F_0 降至最低点,总体呈“V”字型曲线,表明发生光抑制,之后比值随光强的减弱而缓慢回升。且随着水分胁迫程度的加深, F_v/F_m 和 F_v/F_0 日均值逐渐降低。在轻度、中度和重度水分胁迫下, F_v/F_m 的降幅依次为 1.98%、8.3%、9.8%, F_v/F_0 的降幅依次为 3.3%、19.7%、24.4%,且中度和重度胁迫均显著小于对照(表 3)。柱花草叶片的 F_v/F_m 和 F_v/F_0 均降低,说明随着胁迫程度的加深,PS II 光抑制的程度也加深,水分胁迫抑制了 PS II 的光化学活性,使用于光化学反应的光能部分及实际光化学效率降低。在 18:00,各叶绿素荧光参数值都不同程度地恢复到早晨 8:00 的水平,说明若不发生长期的光抑制,各处理柱花草叶片 PS II 反应中心没有受到不可逆转的破坏。

3 讨论

植物叶水势代表植物水分运动的能量水平,是鉴定植物抗旱性的敏感指标,可以判断植物水分饱和和亏缺的程度^[16]。本实验中随着土壤含水量的降低,柱花草叶水势呈降低趋势,各处理叶水势日变化呈双峰曲线特征,分别在上午 11:00 和下午 16:00 左右达到较低值,且随着水分胁迫的加剧,柱花草叶水势日变化曲线趋于平缓,上午的叶水势高于下午,与罗永忠等^[17]对紫花苜蓿的研究结果相似,可能由于午后大气蒸发需求较大和水分传导能力降低从而导致午后叶水势低于上午,这种“滞后”现象还随着土壤干旱的加剧而愈加明显。叶水势的降低有利于植物从土壤中吸收水分,可维持植物在水分逆境中生长,叶水势的这种变化规律表明柱花草有适应干旱生境的水分特征。

受干旱影响,蒸腾速率也有明显差异,较高土壤水分对应较高的蒸腾速率,随着土壤水分的降低,柱花草叶片蒸腾速率急剧下降,表明胁迫时叶片蒸腾速率受到严重抑制。柱花草气孔导度和蒸腾速率的光响应曲线基本一致,随着胁迫加重,均呈逐渐降低趋势,气孔导度和蒸腾速率的相关性分析表明,在充分供水和轻度胁迫下,柱花草气孔导度随蒸腾速率的增加而增加,而在中度和重度水分胁迫下,蒸腾速率和气孔

导度呈二次曲线型,随着蒸腾速率的增加,气孔导度有最高值,此后随着蒸腾速率的增加而逐渐减小,表明蒸腾速率在很大程度上决定于气孔的活动状态,气孔的调控不仅使植物在土壤逐渐干燥条件下的实际最小叶水势小于理论临界值,避免植物脱水,而且使实际蒸腾速率逐渐逼近理论临界值,从而提高植物对土壤水分的有效利用^[17]。

柱花草在不同水分胁迫程度下,随着蒸腾耗水不断增加,无法通过体内水分调节来满足蒸腾的需要,因而降低叶水势,形成较大的水势梯度,利于植株从土壤中吸收水分,这也是其对土壤干旱胁迫的适应性反应,且柱花草在中度和重度水分胁迫下,通过调节气孔开闭程度,进而影响叶水势和叶片蒸腾速率的变化,在蒸腾失水和从土壤到叶片的有效供水之间保持平衡而避免叶片脱水,表明柱花草具有较高的适应干旱的能力。这与其他植物的研究结果类似^[17]。

Farquhar 和 Sharkey^[18]认为,引起光合速率降低的气孔和非气孔限制因素可以根据叶片胞间 CO_2 浓度和气孔限制值的变化来判断。只有当 C_i 与 P_n 变化方向相同,两者都降低,并且 L_s 值增大时,才可以认为光合速率的下降是主要受气孔限制所致。反之,如果 P_n 下降,即使在 G_s 较低的情况下, C_i 也有可能升高或者不变,这种情况光合速率下降的决定因素为叶肉细胞的光合活性,而不是气孔导度。水分胁迫影响光合磷酸化^[19]、核酮糖-1,5-二磷酸(RuBP)再生^[20]、核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶(Rubisco)活性^[21],也可引起氧化胁迫积累活性氧破坏叶绿素和加剧膜脂过氧化等^[22],从而影响光合能力。本研究结果显示,随着胁迫程度的加重,柱花草 C_i 的变化趋势与 P_n 相反,呈逐渐降低趋势,表明在水分胁迫下,柱花草光合速率的降低主要为非气孔限制因素所致。

叶绿素荧光变化可以反映光合作用和热耗散的情况^[23]。干旱胁迫一方面可能影响光合作用的电子传递、光合磷酸化等过程,同时也可能直接引发叶绿素结构的损伤^[24]。 F_0 的变化可以推断 PS II 反应中心的状况, F_v/F_m 下降同时伴随 F_0 的下降,表示 PS II 热耗散增加;若同时出现 F_0 的增加,表示 PS II 反应中心的破坏或可逆失活^[24]。本研究中,随着土壤含水量的减少, F_v/F_m 呈下降趋势,而 F_0 却逐渐升高,且随着干旱程度的加剧, F_0 增加幅度越大,轻度水分胁迫、中度水分胁迫和重度水分胁迫三者的 F_0 差异极显著。薛瑞等^[25]对热研 2 号柱花草的研究结果也表明,在水分胁迫下,随着干旱的加剧, F_v/F_m 显著下降。表明柱花草

随着胁迫程度的加重其反应中心受到一定程度的破坏或可逆失活,从而使光合作用原初反应过程受抑制,光量子产量和光合电子传递速率降低。

暗适应后叶片的 F_v/F_m 是植物是否发生光抑制的判断指标,在没有环境胁迫条件下,植物暗适应后的 F_v/F_m 值比较稳定,一般在 0.75~0.85^[26-28]。本研究中,充分供水和轻度水分胁迫下,柱花草 F_v/F_m 均在 0.75 以上,说明叶片光合反应中心未受到水分胁迫的破坏,而在中度胁迫和重度胁迫下, F_v/F_m 分别逐渐降低至 0.713 和 0.701,小于 0.75 的正常水平,表明水分胁迫使柱花草的叶 PS II 活性中心受损,光合作用原初反应过程受抑制,柱花草 PS II 的原初光能转化效率及 PS II 潜在光合作用活力受到抑制,从而使柱花草的净光合速率在水分胁迫下显著降低。由日进程可以看出,各处理 F_v/F_m 在 14:00 后都有所恢复,表明柱花草在中度和重度胁迫下,其光合机构虽然受损,但还有一定的自恢复能力,可能是光合机构为适应水分胁迫而出现的可逆失活。但各处理是否发生长期光抑制,则有待进一步的研究。

4 结论

本研究表明,随着土壤水分胁迫的加重,柱花草叶水势逐渐降低,蒸腾速率逐渐减小,蒸腾速率的急剧降低主要是通过气孔调节控制,柱花草叶水势的变化是对干旱胁迫的适应;水分胁迫下,柱花草光合速率的降低主要为非气孔限制因素所致;中度和重度胁迫使柱花草叶 PS II 活性中心受损,光合作用原初反应过程受到抑制。

参考文献:

- [1] Chandra A, Pathak P S, Bhatt R K, et al. Variation in drought tolerance behavior of different *Stylosanthes* accessions[J]. *Biologia Plantarum*, 2004, 48:457-460.
- [2] 杨帆,张宇,余爱,等.热研2号柱花草生长动态[J].热带农业科学,2011,31(2):24-28.
YANG Fan, ZHANG Yu, YU Ai, et al. Growth dynamics of *Stylosanthes guianensis* cv. Reyan No.2[J]. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 2011, 31(2):24-28.
- [3] 龙会英,沙毓沧,朱红业,等.8份圭亚那柱花草在元谋干热河谷的引种研究[J].西南农业学报,2007,20(5):1078-1084.
LONG Hui-ying, SHA Yu-cang, ZHU Hong-ye, et al. Introduction study of eight *Stylosanthes guianensis* varieties in the arid-hot valley of Yuanmou[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2007, 20(5):1078-1084.
- [4] Mott JJ, McKeon GM, Moore CJ. Effects of seed bed conditions on the germination of four *Stylosanthes* species in the Northern Territory[J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1976, 27(6):811-823.
- [5] Fisher MJ. The influence of water stress on nitrogen and phosphorus uptake and concentrations in Townsville stylo(*Stylosanthes umilis*)[J]. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry*, 1980, 20(103):175-180.
- [6] Carvalho LJCB, Schank S C. Effect of water stress on the growth of *Stylosanthes hamata*(L.)Taub cv Verano and *Stylosanthes guianensis* (Aubl) Sw cv Schofield[J]. *Tropical Agriculture*, 1989, 66:105-109.
- [7] Thumma BR, Naidu BP, Cameron DF, et al. Transpiration efficiency and its relationship with carbon isotope discrimination under well watered and water stressed conditions in *Stylosanthes scabra*[J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1998, 49:1039-1045.
- [8] Thumma BR, Naidu BP, Chandra A, et al. Identification of causal relationships among traits related to drought resistance in *Stylosanthes scabra* using QTL analysis[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 355:203-214.
- [9] 莫亿伟,郭振飞,谢江辉.温度胁迫对柱花草叶绿素荧光参数和光合速率的影响[J].草业学报,2011,20(1):96-101.
MO Yi-wei, GUO Zhen-fei, XIE Jiang-hui. Effects of temperature stress on chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic rates of *Stylosanthes guianensis*[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2011, 20(1):96-101.
- [10] 张世伟,刘震,刘金祥.不同遮荫度对柱花草 10# 生长和光合特性的影响[J].草原与草坪,2008(6):15-18.
ZHANG Shi-wei, LIU Zhen, LIU Jin-xiang. Impact of shading on photosynthesis and growth of *Stylosanthes guianensis* cv. ReyanNo. 10[J]. *Grassland Turf*, 2008(6):15-18.
- [11] 王继华,谭嘉力,郭振飞,等.柱花草和苜蓿抗氧化系统及光合作用的季节性变化[J].草地学报,2007,15(5):412-417.
WANG Ji-hua, TAN Jia-li, GUO Zhen-fei, et al. Seasonal changes in antioxidant systems, soluble sugars and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Stylosanthes guianensis* and *Medicago sativa*[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2007, 15(5):412-417.
- [12] 张益源,贺康宁,董梅,等.水分胁迫对银水牛果和沙棘叶水势日过程及水分利用效率的影响[J].中国水土保持,2011(6):22-25.
ZHANG Yi-yuan, HE Kang-ning, DONG Mei, et al. Effect of soil water stress on leaf water potential and water use efficiency of *Shepherdia argentea* and sea-buckthorn[J]. *Soil and Water Conservation in China*, 2011(6):22-25.
- [13] Powles CB. Photo inhibition induced by visible light[J]. *Annu Rev Plant Physiol*, 1984, 4(35):15-44.
- [14] Maxwell K, Johnson G, N. Chlorophyll fluorescence: A practical guide[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51:659-668.
- [15] 褚建民,孟平,张劲松,等.土壤水分胁迫对欧李幼苗光合及叶绿素荧光特性的影响[J].林业科学研究,2008(3):295-300.
CHU Jian-min, MENG Ping, ZHANG Jin-song, et al. Effects of soil water stress on the photosynthesis characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Cerasus humilis* seedling[J]. *Forest Research*, 2008(3):295-300.
- [16] 李继文,王进鑫,张慕黎,等.干旱及复水对刺槐叶水势的影响[J].

- 西北林学院学报, 2009, 24(3):33-36.
- LI Ji-wen, WANG Jin-xin, ZHANG Mu-li, et al. Effect of drought and rewater on leaf water potential of *Robinia pseudoacacia*[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2009, 24(3):33-36.
- [17] 罗永忠, 成自勇. 水分胁迫对紫花苜蓿叶水势、蒸腾速率和气孔导度的影响[J]. *草地学报*, 2011, 19(2):215-221.
- LUO Yong-zhong, CHENG Zi-yong. Impact of water stress on leaf water potential, transpiration Rate(Tr) and stomatal conductance(G_s) of *Alralfa*[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2011, 19(2):215-221.
- [18] Farquhar GD, Sharkey TD. Stomatal conductance and photosynthesis Ann Rev[J]. *Plant Physiology*, 1982, 33:317-345.
- [19] Meyer S, Kouchkovsky Y. ATPase state and activity in thylakoids from normal and water-stressed lupin[J]. *Febs Letters*, 1992, 303:233-236.
- [20] Gunasekera D, Berkow. itz GA. Use of transgenic plants with Rubisco antisense DNA to evaluate the rate limitation of photosynthesis under-water stress[J]. *Plant Physiology*, 1993, 103:629-635.
- [21] Medrano H, Parry MAJ, Socias X, et al. Long-term water stress inactivates Rubisco in subterranean clover[J]. *Annals of Applied Biology*, 1997, 131:491-501.
- [22] Lina ALS, DaMatta FM, Pinheiro HA, et al. Photochemical responses and oxidati-ve stress in two clones of *Coffea canepho-ra* under water deficit conditions[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2002, 47:239-247.
- [23] Peterson RB, Aibak MN, Walker DA. Relationship between steady-state fluorescence yield and photosynthetic efficiency in spinach leaf issue[J]. *Pla Physiol*, 1998, 88:158-163.
- [24] SUN Jing-Kuan, Z Wen-Hui, LU Zhao-Hua, et al. Chlorophyll fluorescence characteristics of *Elaeagnus angustifolia* L. and *Grewia biloba* G. Don var. *Parviflora* (B-ge.)Hand. -Mazz. seedlings under drou-ght stress[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2009, 29(2):216-223.
- [25] 薛 瑞, 周广奇, 胡新文, 等. 柱花草种质抗旱性综合评价 [J]. *中国农学通报*, 2009, 25(11):224-233.
- XUE Rui, ZHOU Guang-qi, HU Xin-wen, et al. Comprehensive evaluation of droughtresistance in *Stylosanthes Germplasm*s[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2009, 25(11):224-233.
- [26] Bjorkman O, Demmi GB. Photon yield of O_2 evolution and chlorophyll fluorescence at 77k among vascular plants of diverse origins[J]. *Planta*, 1987, 170:489-504.
- [27] Johnson GN, Youn GAJ, Scholes JD, et al. The dissipation of excess excitation energy in British plant species[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1993, 16:673-679.
- [28] Zheng SX, Shangguan ZP. Comparison of leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters in eight broad-leaved tree species[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(4):1081-1087.