

白羊草与达乌里胡枝子混播时其叶片叶绿素荧光特性对土壤水分变化的响应

黄瑾¹, 孟令超¹, 徐伟洲², 王智¹, 马威²

(1. 西北农林科技大学 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100; 2. 榆林学院 生命科学学院, 陕西 榆林 719000)

摘要: [目的] 研究半干旱黄土丘陵区白羊草群落优势种叶绿素荧光特性对土壤水分变化的响应, 为进行水土保持林草措施合理配置提供科学依据。[方法] 采用盆栽控制试验, 设置 7 个组合比例(白羊草: 达乌里胡枝子, 0:12, 2:10, 4:8, 6:6, 8:4, 10:2 和 12:0)和 3 种水分水平(高水 HW, 中水 MW 和低水 LW), 在拔节期、开花期与结实期将从高水分别降至中水(H-MW)和低水(H-LW)处理, 并于水分变化后第 0, 2, 4, 6, 8 d 测定白羊草叶绿素荧光参数。[结果] 最大光化学效率(可变荧光/最大荧光, F_v/F_m), 实际光化学效率(Φ_{PSII})和表观量子传递速率(ETR)均随水分胁迫持续出现降低趋势, 以结实期从高水处理降至低水处理下的降低幅度最显著; 拔节期和开花期的 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 显著高于结实期, 且多数处理下的 F_v/F_m 大于 0.750; H-MW 和 H-LW 处理下土壤水分降低后非光化学淬灭系数(NPQ)在拔节期呈现升高趋势, 而在开花期和结实期出现降低趋势, 但光化学淬灭系数(q_p)在 3 个生育期间呈相反变化趋势; 土壤水分降低后第 8 d, 结实期的 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 以 H-MW 显著高于 H-LW, 且大多数处理下 12:0 组合比例的 F_v/F_m , Φ_{PSII} 和 ETR 均显著低于其他组合比例处理。[结论] 与达乌里胡枝子混播种植促进了土壤水分阶段降低条件下白羊草的叶片 PSII 光化学活性。

关键词: 生育期; 混播; 乡土草; 光化学效率; 水分胁迫

文献标识码: A

文章编号: 1000-288X(2019)05-0077-08

中图分类号: Q945.79

文献参数: 黄瑾, 孟令超, 徐伟洲, 等. 白羊草与达乌里胡枝子混播时其叶片叶绿素荧光特性对土壤水分变化的响应[J]. 水土保持通报, 2019, 39(5): 77-84. DOI: 10.13961/j.cnki.stbctb.2019.05.011; Huang Jin, Meng Lingchao, Xu Weizhou, et al. Chlorophyll fluorescence characteristics of *Bothriochloa ischaemum* with periodical soil water change when intercropped with *Lespedeza davurica* [J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2019, 39(5): 77-84.

Chlorophyll Fluorescence Characteristics of *Bothriochloa Ischaemum* with Periodical Soil Water Change when Intercropped with *Lespedeza Davurica*

Huang Jin¹, Meng Lingchao¹, Xu Weizhou², Wang Zhi¹, Ma Wei²

(1. Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. College of Life Science, Yulin University, Yulin, Shaanxi 719000, China)

Abstract: [Objective] Chlorophyll fluorescence characteristics of *Bothriochloa ischaemum* in response to soil water periodical change were studied in order to provide a theoretical basis for the rational utilization of forest and grass measures for soil and water conservation in loess hilly regions. [Methods] Seven mixture ratios (*B. ischaemum* to *Lespedeza davurica*, 0:12, 2:10, 4:8, 6:6, 8:4, 10:2, and 12:0) and three soil water regimes [HW 80%±5% of field capacity(FC), MW 60%±5% of FC, LW 40%±5% of FC] were set in the pot experiment, and soil water content was reduced separately from HW to MW (H-MW) or from HW to LW (H-LW) during the heading period, flowering period, and mature period, respectively. Chlorophyll fluorescence parameters of *B. ischaemum* were measured at 0, 2, 4, 6, and 8 days after soil water reduced.

收稿日期: 2019-04-27

修回日期: 2019-05-06

资助项目: 国家自然科学基金青年基金项目“黄土丘陵区乡土草种对水氮耦合的响应机制研究”(41701602); 榆林学院博士科研启动基金项目“陕北农牧交错区优良牧草抗旱生理生态特征动态变化研究”(16GK04)

第一作者: 黄瑾(1971—), 女(汉族), 陕西省咸阳市杨陵区人, 硕士, 实验师, 主要从事牧草引种和选育研究。E-mail: carolhuang@nwsuaf.edu.cn.

通讯作者: 徐伟洲(1985—), 男(汉族), 陕西省蓝田县人, 博士, 副教授, 主要从事水土保持林草措施与植被恢复研究。E-mail: wzxu@yulinu.edu.cn.

[Results] Maximum photochemical efficiency (maximum fluorescence/variable fluorescence, F_v/F_m), active photochemical efficiency (Φ_{PSII}) and apparent electron transport rate (ETR) showed decreasing trends with the water stress decrease, and those values decreased much more under H-LW-3. F_v/F_m and Φ_{PSII} in the heading period or the flowering period were significantly higher than in the mature period, and the F_v/F_m was larger than 0.750. Non-photochemical quenching (NPQ) showed increasing trends in the heading period and flowering period, and decreasing trends in the mature period, but the photochemical quenching (q_p) showed opposite trends during the growth period. After 8 days of soil water reduction, F_v/F_m and Φ_{PSII} in the mature period under H-MW were significantly higher than under H-LW, and F_v/F_m , Φ_{PSII} , and ETR in the 12:0 mixture ratio were significantly lower than in others under most water treatments. [Conclusion] The application of mixture planting enhanced the PSII photochemical activity of *B. ischaemum* when intercropped with *L. davurica* under periodically decreasing soil water conditions.

Keywords: growth period; intercropping; native species; photochemical efficiency; water stress

白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)群落为中国暖温带森林草原区的中旱生草本群落,也是黄土丘陵区森林草原区具有代表性的植被类型,达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)为白羊草群落的主要伴生种之一,两草种在维持区域草地生态系统服务功能和水土保持综合治理方面具有重要的生态意义^[1]。干旱少雨是限制黄土丘陵区天然草地恢复和人工草地建设的主要环境因素。降雨的不确定性导致的土壤水分阶段变化对草地群落特征、生产力、种间关系及其优势种生理生态特征产生显著影响。半干旱地区草地植物群落对土壤水分变化的响应,主要取决于草地群落中主要优势草种的响应和适应能力^[2]。研究表明,黄土丘陵区白羊草和达乌里胡枝子种群生长分布格局均受水分、热量等综合因素的影响,其生长范围和生态幅不断扩大,为该地区响应全球气候变化的主要植物^[3-4]。系统研究土壤水分阶段变化对黄土丘陵区白羊草群落特征及其优势种生理生态特性的影响,对揭示当前气候变化背景下退化草地植被恢复和群落优势草种演变趋势预测具有重要意义。

光合作用是植物生长和生态适应性的关键生理过程之一,植物叶绿素荧光特性对环境波动具有高度敏感性,与“表观性”的气体交换指标相比具有“内在性”特点,成为当前研究植物光合作用响应环境胁迫的重要探针。植物叶片叶绿素荧光动力学参数仅取决于其自身的遗传学特性,也与其生长条件等外界环境因子变化密切相关^[5]。植物光系统 II (PS II) 具有一定的耐旱能力,通常轻度干旱胁迫对植物叶片光系统光化学效率的影响较小,而土壤干旱胁迫严重时则导致植物 PS II 最大光化学效率显著降低^[6]。研究表明,禾—豆混播可提高混播植物的光合效率,其叶片 PS II 的光化学效率和用于电子传递的能量等叶绿素荧光参数均显著高于单播条件^[7]。禾豆混播是半干旱地区广泛使用的人工草地建植方式之一。黄土丘

陵区由于年均降雨量少且季节多变,使得表层土壤处于频繁的干湿交替之中。前期的研究表明,白羊草与达乌里胡枝子混播种植在群体生物量和水分利用效率方面表现出明显的混播效应^[8],且混播条件改善了土壤水分恒定供应水平下白羊草和达乌里胡枝子叶片 PS II 活性^[9],但与其个体生育期和土壤水分变化有关^[10],以上研究均为恒定水分供应条件方面报道,然而关于土壤水分阶段变化条件下混播种植是否能促进其叶片 PS II 光化学活性方面的研究尚未见报道。因此,本研究进一步探讨在不同土壤水分阶段变化条件下,混播体系中白羊草叶片叶绿素荧光参数及其生育期动态变化特征,旨在阐明土壤阶段干旱后两乡土草种竞争与共存的生理生态机制,以期利用其在黄土丘陵区开展水土保持林草措施提供理论依据,对揭示混播草地物种共存的生理生态机制以及预测其生长和分布趋势有重要指导意义。

1 材料与方法

1.1 供试材料

本研究材料为白羊草和达乌里胡枝子,其种子为 2011 年秋季采集于西北农林科技大学安塞水土保持综合试验站天然草地(109°19′23″E,36°51′30″N),装于纸袋自然晾干后储藏。供试土壤为陕北安塞县天然草地(0—30 cm)耕层黄绵土,土壤 pH 值为 8.77,全氮、全磷和全钾含量为 2.5,6.6,1.9 g/kg,速效氮、速效磷和速效钾含量为 19.6,50.8,101.6 mg/kg,田间最大持水量(FC)和凋萎系数分别为 20.0%和 4.0%。

1.2 试验设计

试验于 2013 年 4 月 1 日开始,采用盆栽试验法,钵内径为 20 cm,高度为 30 cm。装土时先在钵底部平铺一层碎石子,且在碎石子上平放一张直径为 18 cm 的滤纸,并沿钵体内壁摆放一根内径为 2 cm 的 PVC 管作为浇水管。土壤底肥按照纯氮

0.025 g/kg 干土、纯磷 0.1 g/kg 干土的标准,即施氮 0.481 g CON₂H₄,施磷 3.949 g KH₂PO₄,于试验开始装土时一次随土壤拌入盆中。

采用生态替代法,按照白羊草:达乌里胡枝子株数比为 0:12,2:10,4:8,6:6,8:4,10:2,12:0,设置 7 种组合比例处理,两乡土草种具体播种示意图参考徐伟洲^[10],播种出苗后保持充分供水条件并适时间苗,每盆定苗至 12 株后在土壤表面覆盖 40 g 珍珠岩以隔断土面蒸发。

盆栽控制试验在西北农林科技大学水土保持研究所人工模拟干旱大厅室外防雨棚下进行,该地属东亚暖温带半湿润半干旱气候区,年平均气温 12.9 °C,年均降水量 635.1 mm,无霜期 211 d,年均日照时数 2 163.8 h。

1.3 水分处理

试验设置 3 种土壤水分水平处理,分别为高水处理(HW, 80%±5% FC),中水处理(MW, 60%±5% FC),低水处理(LW, 40%±5% FC),于 6 月 10 日当白羊草出现 5 片叶片时开始土壤水分控制,每天傍晚通过称重法将每桶土壤含水量调整至目标设计水平。土壤水分阶段干旱处理分别于白羊草拔节期、开花期、结实期进行,即在 7 月 10 日,8 月 10 日,9 月 10 日每天傍晚分别将高水自然降低至中水(H-MW)和高水处理自然降低至低水(H-LW)供应水平,对应的代码第 1 次土壤水分降低处理分别为 H-MW-1 和 H-LW-1,第 2 次土壤水分降低处理分别为 H-MW-2 和 H-LW-2,第 3 次土壤水分降低处理分别为 H-MW-3 和 H-LW-3,土壤水分含量降低至既定水分处理后均一直保持至本试验结束。试验总盆数为 126 盆〔2(土壤水平)×7(组合比例)×3(生育期)×3(重复)〕。

1.4 指标测定

白羊草叶片叶绿素荧光参数采用 Imaging-PAM 叶绿素荧光测定仪(Walz, 德国),分别在土壤水分变化处理当天(第 0 d),以及处理后第 2,4,6,8 d 进行连续测定,测定时间为每天上午 6:30—9:30,测定前先将待测植物暗适应 30 min,然后随机选取每 3 盆中的一株白羊草旗叶进行测定。叶绿素荧光动力学曲线测定利用饱和脉冲模式,首先打开测量光〔光强(PAR)为 0.5 μmol/(m²·s),脉冲频率为 1Hz〕测定初始荧光(F_o),然后采用饱和脉冲光〔PAR 为 1 580 μmol/(m²·s),脉冲时间为 0.8 s〕测定最大荧光(F_m),随后打开光化光〔PAR 为 200 μmol/(m²·s)〕进行诱导光合动力学曲线,之后 5 min 内每间隔 20 s 打开一系列饱和脉冲测定光适应下的初始荧光(F_o')、最大荧光(F_m')和稳态荧光(F_s)。最大光化学

效率(F_v/F_m)= $(F_m - F_o)/F_m$,实际光化学效率(Φ_{PSII})= $(F_m' - F_s)/F_s$,非光化学淬灭系数(NPQ)= $(F_m - F_m')/F_m'$,光化学淬灭系数(q_p)= $(F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$,表观光合量子传递速率(ETR)= $\Phi_{PSII} \times PAR \times 0.5 \times 0.84$,以上参数均通过 Imaging-Win 软件(2.40 版,Walz)自动计算获得。

1.5 数据分析

采用 Excel 2010 进行整理数据与绘制图表,使用 SPSS 16.0 进行相关数据统计分析。不同处理下白羊草叶绿素荧光指标间差异比较运用单因素方差分析(one-way ANOVA)的最小显著差数法(LSD)进行检验($p < 0.05$)。三因素方差分析(three-way ANOVA)用于分析组合比例、水分水平及其生育期变化与三者间对白羊草叶片叶绿素荧光参数存在的交互作用。

2 结果与分析

2.1 最大光化学效率

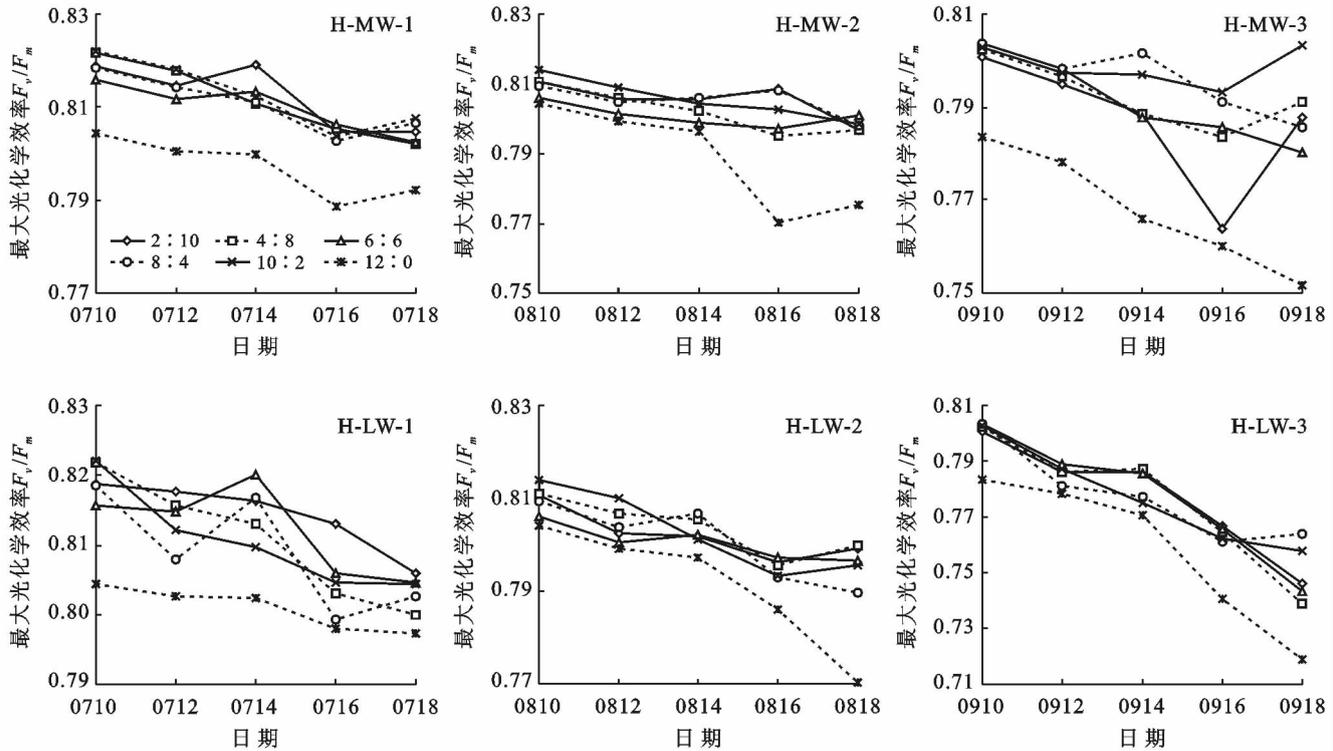
生育期变化、组合比例、水分水平,及生育期变化和水分水平的交互作用均对白羊草的 F_v/F_m 产生显著影响(见表 1)。H-MW-1, H-MW-2, H-MW-3, H-LW-1, H-LW-2, H-LW-3 处理下,不同组合比例的 F_v/F_m 在土壤水分降低后均呈现显著降低的变化趋势,且以 H-LW-3 处理下 F_v/F_m 的降低幅度最大。H-MW-1 处理下,第 0,2,4,6,8 d 时 12:0 组合比例下 F_v/F_m (0.804 ± 0.005 , 0.800 ± 0.004 , 0.800 ± 0.003 , 0.789 ± 0.004 , 0.792 ± 0.005)均显著低于其他水分处理。H-MW-2 处理下,土壤水分降低后第 8 d 时 12:0 组合比例下的 F_v/F_m (0.775 ± 0.003)均显著低于其他组合比例处理。H-MW-3 处理下,土壤水分降低后第 8 d 的 F_v/F_m 以 10:2 组合比例下 (0.803 ± 0.003)显著最高和 12:0 组合比例下 (0.752 ± 0.004)显著最低(图 1)。

H-LW-1 处理下,土壤水分降低后第 8 d 的 F_v/F_m 在不同组合比例间无显著差异。H-LW-2 处理下,土壤水分降低后第 8 d 的 F_v/F_m 以 2:10, 4:8, 6:6, 10:2 组合比例下 (0.799 ± 0.004 , 0.800 ± 0.003 , 0.797 ± 0.003 , 0.796 ± 0.004)显著最高, 12:0 组合比例下 (0.770 ± 0.004)显著最低。H-LW-3 处理下,土壤水分降低后第 8 d 的 F_v/F_m 以 8:4 和 10:2 组合比例下 (0.764 ± 0.004 , 0.758 ± 0.004)显著最高, 12:0 组合比例下 (0.719 ± 0.004)显著最低,且 2:10, 4:8, 6:6, 8:4, 10:2, 12:0 组合比例下第 8 d 的 F_v/F_m 较第 0 d 分别降低了 6.8%, 7.9%, 7.5%, 4.9%, 6.6% 和 8.2% (见图 1)。

表 1 不同组合比例与水分生育期阶段变化及其交互作用对白羊草叶绿素荧光参数的影响

变异来源	自由度 Df	最大光化学 效率 F_v/F_m	实际光化学 效率 Φ_{PSII}	非光化学淬灭 系数 NPQ	光化学淬灭 系数 q_p	表观光合量子 传递速率 ETR
生育期变化(PC)	2	**	**	**	**	**
组合比例(MR)	5	**	**	ns	ns	**
水分水平(WR)	1	**	**	**	ns	*
PC×MR	10	ns	ns	ns	ns	ns
PC×WR	2	**	**	**	*	ns
MR×WR	5	ns	ns	ns	ns	*
PC×MR×WR	10	ns	ns	ns	ns	*

注: * 为差异达显著水平($p < 0.05$); ** 为差异达极显著水平($p < 0.01$); ns 为差异不显著。



注: H-MW 为高分自然降低至中水分供应水平; H-LW 为高分处理自然降低至低水分供应水平; 对应的代码第 1 次土壤水分降低处理分别为 H-MW-1 和 H-LW-1, 第 2 次土壤水分降低处理分别为 H-MW-2 和 H-LW-2, 第 3 次土壤水分降低处理分别为 H-MW-3 和 H-LW-3。下同。

图 1 不同组合比例下白羊草叶片最大光化学效率(F_v/F_m)值对土壤水分变化的响应

2.2 实际光化学效率

生育期变化、组合比例、水分水平,及生育期变化和水分水平的交互作用均对白羊草的 Φ_{PSII} 产生显著影响(见表 1)。H-MW-1, H-MW-2, H-MW-3, H-LW-1, H-LW-2, H-LW-3 处理下,不同组合比例的 Φ_{PSII} 在土壤水分降低后均呈现显著降低的变化趋势,且以 H-LW-3 处理下降幅度最大。H-MW-1 和 H-MW-2 处理下,土壤水分降低后第 8 d 的 Φ_{PSII} 以 10:2 组合比例下(0.394 ± 0.002 , 0.399 ± 0.002)显著最高,12:0 组合比例下(0.366 ± 0.002 , 0.373 ± 0.002)显著最低。H-MW-3 处理下,土壤水分降低后第 8 d 的 Φ_{PSII} 以 2:10, 4:8, 6:6, 10:2 组合比例下(0.405 ± 0.003 , 0.403 ± 0.002 , 0.402 ± 0.003 , 0.402 ± 0.002)显著最高,12:0 组合比例下(0.383

± 0.003)显著最低(见图 2)。

H-LW-1, H-LW-2, H-LW-3 处理下,土壤水分降低后第 8 d 的 Φ_{PSII} 以 8:4 组合比例下(0.404 ± 0.002 , 0.397 ± 0.003 , 0.341 ± 0.002)显著最高,12:0 组合比例下(0.363 ± 0.002 , 0.363 ± 0.001 , 0.301 ± 0.003)显著最低。H-LW-3 处理下,2:10, 4:8, 6:6, 8:4, 10:2, 12:0 组合比例下第 8 d 的 F_v/F_m 较第 0 d 分别降低了 19.2%, 18.8%, 21.9%, 15.1%, 19.2%, 25.6%(见图 2)。

2.3 非光化学淬灭系数

生育期变化、水分水平以及二者交互作用均对白羊草的非光化学淬灭系数 NPQ 产生显著影响(表 1)。H-MW-1 处理下,各组合比例下的 NPQ 在土壤水分降低后均呈现明显升高的变化趋势,土壤水分降低后第

8 d 的 NPQ 以 2 : 10 和 12 : 0 组合比例下 ($0.574 \pm 0.003, 0.580 \pm 0.003$) 显著最高, 10 : 2 组合比例下 (0.546 ± 0.003) 显著最低。H-MW-2 处理下, 土壤水分降低后第 8 d 的 NPQ 以 10 : 2 组合比例下 (0.482 ± 0.003) 显著最高, 2 : 10 和 6 : 6 组合比例下 ($0.338 \pm$

$0.002, 0.338 \pm 0.003$) 显著最低。H-MW-3 处理下, 各组合比例下的 NPQ 在土壤水分降低后均呈现先升高而降低的变化趋势, 土壤水分降低后第 8 d 的 NPQ 以 2 : 10 组合比例下 (0.392 ± 0.002) 显著最高和 4 : 8 组合比例下 (0.332 ± 0.002) 显著最低 (见图 3)。

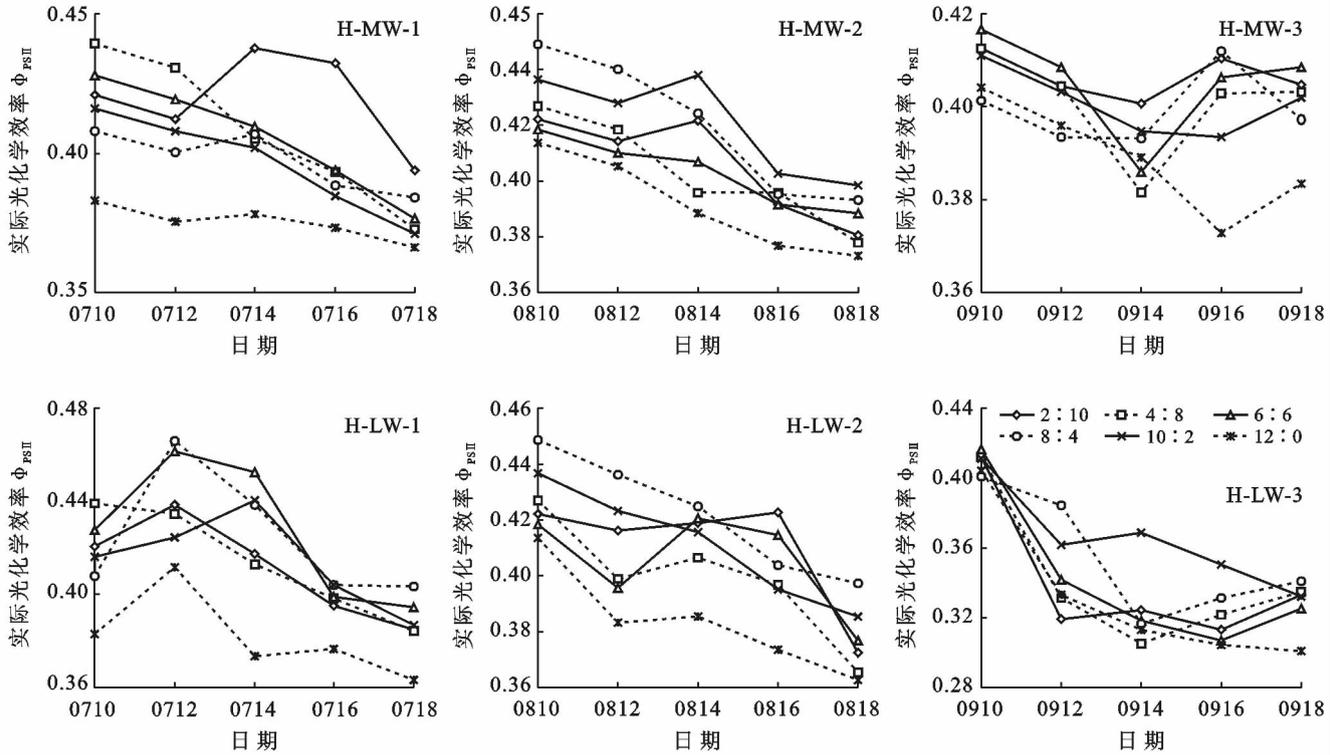


图 2 不同组合比例下白羊草叶片实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 值对土壤水分变化的响应

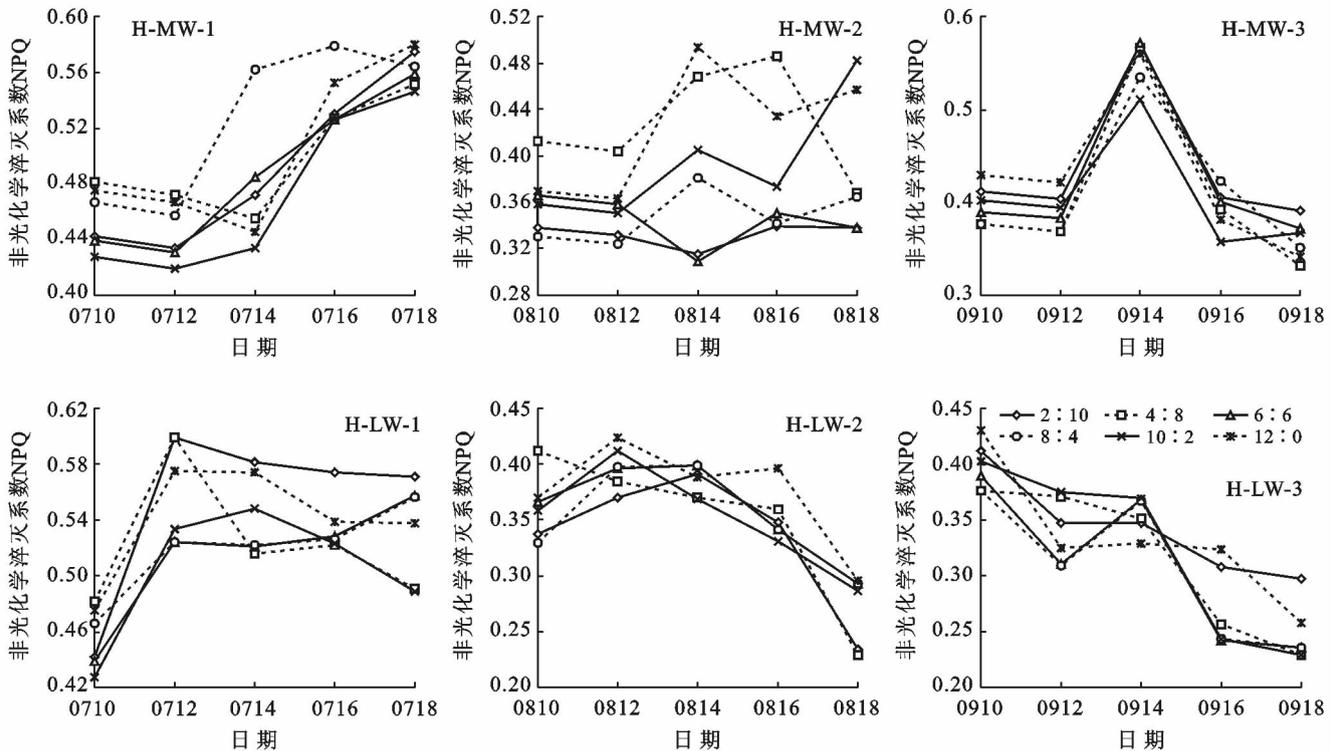


图 3 不同组合比例下白羊草叶片非光化学淬灭系数 (NPQ) 值对土壤水分变化的响应

H-LW-1 处理下,土壤水分降低后第 8 d 的 NPQ 以 2 : 10 组合比例下(0.571 ± 0.004)显著最高,4 : 8 和 10 : 2 组合比例下($0.490 \pm 0.002, 0.488 \pm 0.003$)显著最低。H-LW-2 和 H-LW-3 处理下,各组合比例下的 NPQ 在土壤水分降低后均呈现明显降低的变化趋势。H-LW-2 处理下,2 : 10, 4 : 8, 6 : 6, 8 : 4, 10 : 2, 12 : 0 组合比例下第 8 d 的 NPQ 较第 0 d 分别降低了 30.9%, 44.3%, 19.8%, 11.4%, 20.1%, 20.2%。H-LW-3 处理下,2 : 10, 4 : 8, 6 : 6, 8 : 4, 10 : 2 和 12 : 0 组合比例下第 8 d 的 NPQ 较第 0 d 分别降低了 27.7%, 39.1%, 39.6%, 37.4%, 43.3% 和 39.9% (见图 3)。

2.4 光化学淬灭系数

生育期变化及与水分水平的交互作用均对白羊草的光化学淬灭系数 q_p 产生显著影响 (见表 1)。H-MW-1 处理下,各组合比例下的 q_p 在土壤水分降低后均呈现明显降低的变化趋势,水分降低后第 8 d 的 q_p 以 2 : 10 和 12 : 0 组合比例下(0.597 ± 0.003 和 0.571 ± 0.004)显著最高,8 : 4 组合比例下(0.545 ± 0.003)显著最低。H-MW-2 处理下,各组合比例下的

q_p 在土壤水分降低后均呈现明显升高的变化趋势,水分降低后第 8 d 的 q_p 以 6 : 6 和 10 : 2 组合比例下($0.718 \pm 0.004, 0.713 \pm 0.004$)显著最高,8 : 4 组合比例下(0.647 ± 0.003)显著最低。H-MW-3 处理下,各组合比例下的 q_p 在土壤水分降低后均呈现先降低后升高的变化趋势,水分降低后第 8 d 的 q_p 以 8 : 4 组合比例下(0.788 ± 0.004)显著最高和 2 : 10 组合比例下(0.677 ± 0.003)显著最低 (见图 4)。

H-LW-1 处理下,各组合比例下的 q_p 在土壤水分降低后均呈现明显降低的变化趋势,水分降低后第 8 d 的 q_p 以 6 : 6 和 12 : 0 组合比例下($0.560 \pm 0.003, 0.565 \pm 0.004$)显著最高,2 : 10 组合比例下(0.519 ± 0.003)显著最低。H-LW-2 处理下,水分降低后第 8 d 的 q_p 以 10 : 2 组合比例下(0.641 ± 0.004)显著最高,6 : 6 和 8 : 4 组合比例下($0.647 \pm 0.004, 0.641 \pm 0.005$)显著最低。H-LW-3 处理下,各组合比例下的 q_p 在土壤水分降低后均呈现先降低后升高的变化趋势,水分降低后第 8 d 的 q_p 以 4 : 8 组合比例下(0.761 ± 0.003)显著最高和 8 : 4 组合比例下(0.673 ± 0.004)显著最低 (见图 4)。

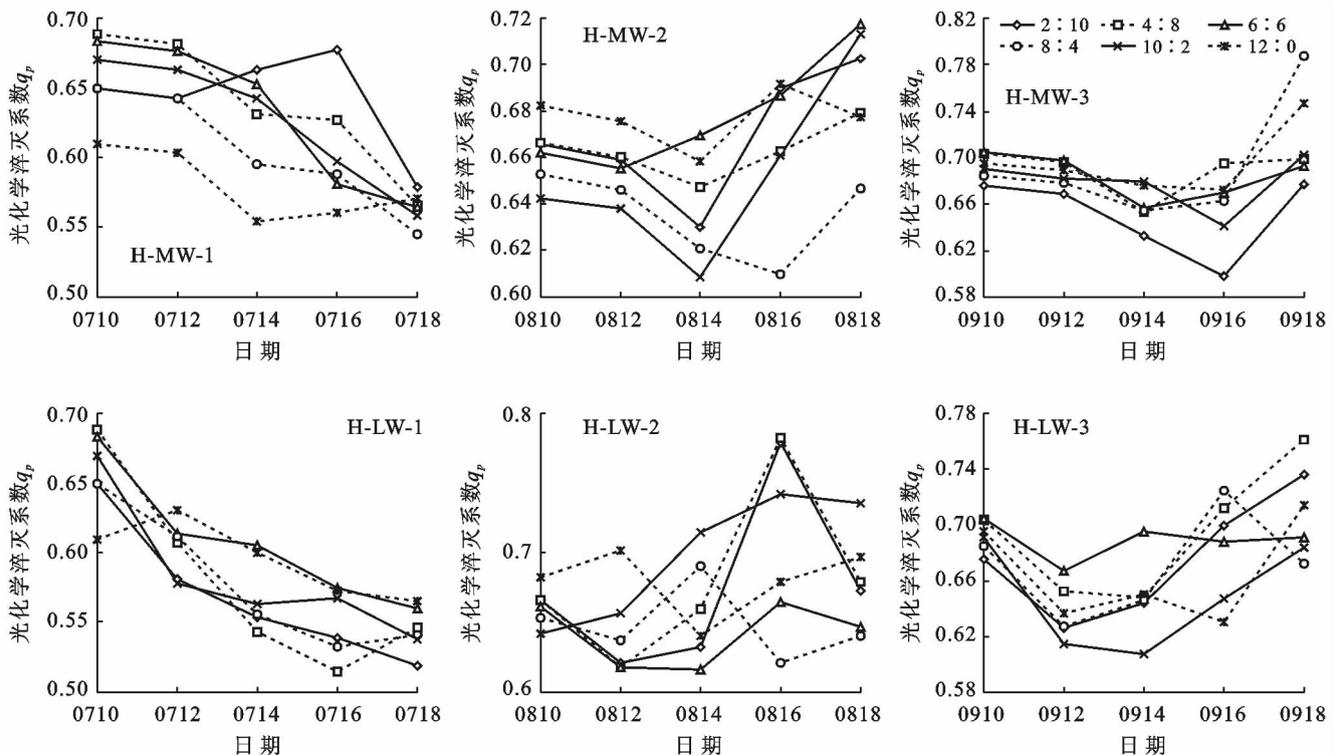


图 4 不同组合比例下白羊草叶片光化学淬灭系数 (q_p) 值对土壤水分变化的响应

2.5 表观光合量子传递速率

生育期变化、组合比例、水分水平、组合比例 \times 水分水平、生育期变化 \times 组合比例 \times 水分水平均对白羊草的表观光合量子传递速率 (ETR) 产生显著影响 (表

1)。H-MW-1 处理下,各组合比例下的 ETR 在土壤水分降低后均呈现明显降低的变化趋势,水分降低后第 8 d 的 ETR 以 2 : 10, 4 : 8, 6 : 6 组合比例下 ($28.6 \pm 0.2, 28.3 \pm 0.3, 28.3 \pm 0.4$) 显著最高, 12 : 0

组合比例下(24.6 ± 0.3)显著最低。H-MW-2 处理下,土壤水分降低后第 8 d 的 ETR 以 4 : 8 和 6 : 6 组合比例下($42.1 \pm 0.3, 42.2 \pm 0.2$)显著最高,8 : 4 和 10 : 2 组合比例下($33.5 \pm 0.3, 32.1 \pm 0.2$)显著最低。H-MW-3 处理下,10 : 2 组合比例下的 ETR 在土壤水分降低后第 0 d(41.1 ± 0.3),2 d(40.7 ± 0.2),4 d(39.1 ± 0.2),6 d(39.6 ± 0.4),8 d(39.5 ± 0.2)均显著高于其余组合比例处理,且第 8 d 的 ETR 以 12 : 0 组合比例下(30.8 ± 0.2)显著最低(见图 5)。

H-LW-1 处理下,各组合比例下的 ETR 在土壤

水分降低后均呈现降低的变化趋势,水分降低后第 8 d 的 ETR 以 4 : 8 和 10 : 2 组合比例下($32.9 \pm 0.3, 31.5 \pm 0.4$)显著最高,2 : 10 组合比例下(24.5 ± 0.4)显著最低。H-LW-2 处理下,土壤水分降低后第 8 d 的 ETR 以 2 : 10,4 : 8,10 : 2 组合比例下($38.8 \pm 0.4, 39.8 \pm 0.5, 38.6 \pm 0.4$)显著最高,12 : 0 组合比例下(29.0 ± 0.3)显著最低。H-LW-3 处理下,土壤水分降低后第 8 d 的 ETR 以 6 : 6 和 8 : 4 组合比例下($39.7 \pm 0.3, 40.0 \pm 0.3$)显著最高,12 : 0 组合比例下(26.8 ± 0.2)显著最低(见图 5)。

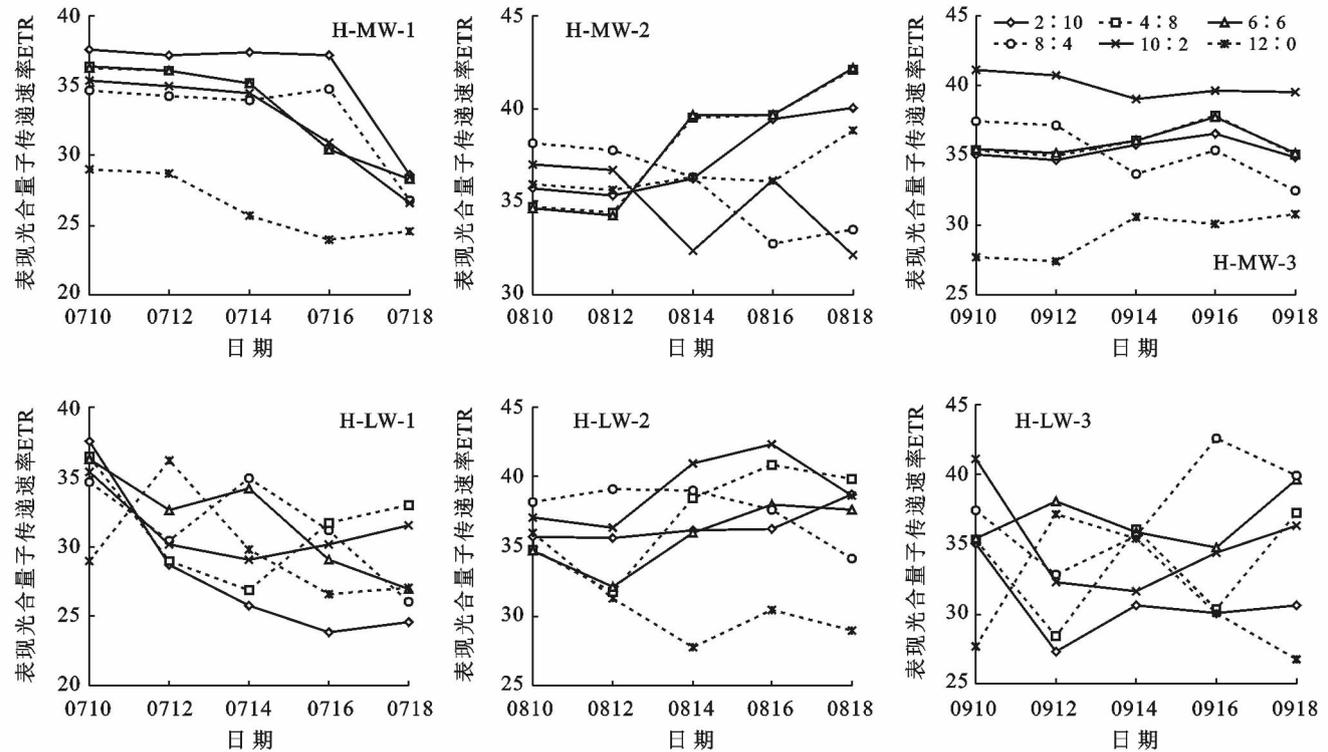


图 5 不同组合比例下白羊草叶片表观光合量子传递速率(ETR)值对土壤水分变化的响应

3 讨论

光合作用是植物体内重要的生理过程之一,土壤水分胁迫对光合生理过程的影响差异主要取决于胁迫持续时间、强度与植物生育期情况^[11]。 F_v/F_m 表示植物叶片 PS II 的最大光化学效率,当植物处于正常生长条件时其变化范围一般为 0.75~0.85,但在逆境条件下会出现不同程度降低^[12]。研究表明,充分供水条件下白羊草叶片的 F_v/F_m 在拔节期、开花期和结实期的间无显著差异,但在重度水分胁迫下拔节期和开花期显著高于结实期^[13]。本研究中,与达乌里胡枝子混播下白羊草的叶片叶绿素荧光参数呈现出明显的生育期动态变化(见表 1),土壤水分阶段降低处理后白羊草叶片 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 整体均以拔节

期和开花期显著高于结实期,表明白羊草的 PS II 最大光化学效率和实际光化学效率生育期动态变化特征主要取决于植物自身遗传特性^[14]。H-MW-1, H-MW-2, H-MW-3, H-LW-1, H-LW-2 处理下土壤水分降低后白羊草的 F_v/F_m 均大于 0.75,进一步说明白羊草的 PS II 具有较强的抗旱能力,短期干旱胁迫对其 PS II 光化学效率降低不明显^[15]。

土壤水分持续胁迫条件下,植物叶片叶绿素荧光动态变化特性与土壤水分变化存在明显相关性^[16]。实际光化学量子效(Φ_{PSII})反映反应中心部分关闭情况下的实际光能捕获效率。本研究中,土壤水分生育期降低处理后各组合比例的白羊草叶片 F_v/F_m , Φ_{PSII} , ETR 整体随水分胁迫时间持续呈现明显降低的变化趋势,且以 H-LW-3 处理下降幅度最显著,

表明短期土壤水分胁迫对白羊草叶片光合反应中心活性受到不同程度的抑制,并在植物结实期水分胁迫对其的抑制作用更明显^[8]。就土壤水分降低后第 8 d 而言,不同组合比例下白羊草拔节期和开花期的 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 均在 H-MW 与 H-LW 处理间差异不显著,但结实期的 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 均以 H-MW 显著高于 H-LW,这进一步说明了白羊草其具有较强的抗旱性和更为稳定的光化学效率,但其叶片生长后期对土壤水分胁迫的影响更为敏感^[10]。

NPQ 和 q_p 均为植物体内光合量子效率调节的重要机制,前者值较高则说明该植物叶片吸收光能用于热耗散的份额比较多,表示了植物 PS II 天线色素吸收光能后不用于光合电子传递而以热能形式耗散的比例,而后者表示了 PS II 天线色素用于光合电子传递吸收光能的比例^[17]。本研究中, H-MW 和 H-LW 处理下土壤水分降低后各组合比例白羊草的 NPQ 在拔节期出现升高趋势,在开花期和结实期出现降低趋势,但其叶片 q_p 在 3 个生育期间呈现相反变化趋势,这说明白羊草在拔节期通过耗散过剩激发能以减轻水分土壤水分降低为重度水分胁迫后对叶片光合结构的损伤,而在开花期和结实期提高叶片 PS II 的电子传递活性维持相对较高的光合能力^[18]。

禾—豆混播体系中,植物在叶片光合途径、根系固氮能力和形态结构等方面的差异,将导致植物的生长与生理过程有别于单作条件^[19]。本研究中,土壤水分降低后第 8 d,大多数处理下 12:0 组合比例下白羊草的 F_v/F_m , Φ_{PSI} 和 ETR 均显著低于其他组合比例处理,这进一步说明混播种植显著提高了白羊草叶片光化学效率与活性^[13],以及叶片净光合速率^[10]。这主要归因于混播条件较单播种植显著增加了白羊草的叶片、茎和根系中的氮含量^[20],而半干旱地区植物光合能力通常与其叶片氮含量呈现明显的正相关关系^[21],因此混播下白羊草叶片光合器官氮含量的提高有利于促进其光合作用。

4 结论

土壤水分阶段降低后,白羊草叶片 F_v/F_m , Φ_{PSII} 和 ETR 值均随水分胁迫时间持续呈现明显降低的变化趋势,以结实期从高水降低至低水处理的降低幅度最显著;NPQ 随水分胁迫时间持续在拔节期呈现升高趋势,而在开花期和结实期出现降低趋势,但 q_p 值在 3 个生育期间呈相反变化趋势,表明白羊草拔节期通过耗散过剩激发能以减轻水分胁迫对光合结构的损伤,而在开花期和结实期提高叶片 PS II 光化学活性以维持相对较高的光合能力。土壤水分阶段降

低后,白羊草拔节期和开花期叶片的 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 值显著高于结实期,且 F_v/F_m 均值多大于 0.75,说明白羊草叶片 PSII 具有较强的抗旱性和稳定的光化学效率。土壤水分降低后第 8 d,拔节期和开花期白羊草叶片的 F_v/F_m 或 Φ_{PSII} 值在高水降低至中水和低水处理间无显著差异,但结实期的 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 以高水降低至中水处理显著最高,且大多数处理下单播白羊草的 F_v/F_m , Φ_{PSI} 和 ETR 值均显著低于与达乌里胡枝子混播,表明与达乌里胡枝子混播种植促进了土壤水分阶段降低条件下白羊草的叶片 PS II 光化学活性。

[参 考 文 献]

- [1] 舒佳礼,王京,高志娟,等. 白羊草与达乌里胡枝子混播草地不同降雨年份土壤水分利用状况[J]. 水土保持通报, 2014, 34(3): 75-81.
- [2] Schwinning S, Ehleringer J R. Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems[J]. *Journal of Ecology*, 2001, 89(3): 464-480.
- [3] 程杰,呼天明,程积民. 黄土高原白羊草种群分布格局对水热梯度的响应[J]. 草地学报, 2010, 18(2): 167-171.
- [4] 程杰,程积民,呼天明. 气候变化对黄土高原达乌里胡枝子种群分布格局的影响[J]. 应用生态学报, 2011, 22(1): 35-40.
- [5] 张溢,王慧娟,于长青. 超旱生植物沙冬青高温胁迫下的快速叶绿素荧光动力学特征[J]. 生态环境学报, 2009, 18(6): 2272-2277.
- [6] 刘亚丽,王庆成,杨远彪. 水分胁迫对脂松幼苗叶绿素荧光特征的影响[J]. 植物研究, 2011, 31(2): 175-179.
- [7] 霍丽娟,丁文利,高志娟,等. 混播下柳枝稷叶绿素荧光参数及对水氮条件的响应特征[J]. 西北植物学报, 2016, 36(4): 757-765.
- [8] Xu Bingcheng, Xu Weizhou, Huang Jin, et al. Biomass production and relative competitiveness of a C_3 legume and a C_4 grass co-dominant in the semiarid Loess Plateau of China[J]. *Plant and Soil*, 2012, 355(1): 419-420.
- [9] 丁文利,舒佳礼,徐伟洲,等. 水分胁迫和组合比例对白羊草与达乌里胡枝子叶绿素荧光参数的影响[J]. 草地学报, 2014, 22(1): 94-100.
- [10] 徐伟洲,邓西平,王智,等. 混播白羊草和达乌里胡枝子叶片光合生理特性对水分胁迫的响应[J]. 西北植物学报, 2017, 37(6): 1155-1165.
- [11] Chaves M M, Pereira J S, Maroco J, et al. How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth[J]. *Annals of Botany*, 2002, 89(7): 907-916.
- [12] Bolhar-Nordenkampf H R, Long S P, Baker N R, et al. Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: A review of current instrumentation[J]. *Functional Ecology*, 1989, 3(4): 497-514.

- tility[J]. Scientific Papers, 2012,12(1):103-106.
- [11] 张葛, 窦森, 谢祖彬, 等. 施用生物质炭对土壤腐殖质组成和胡敏酸结构特征影响[J]. 环境科学学报, 2016, 36(2):614-620.
- [12] 董扬红, 曾全超, 安韶山, 等. 黄土高原不同林型植被对土壤活性有机碳及腐殖质的影响[J]. 水土保持学报, 2015, 29(1):143-148.
- [13] 张晓曦, 刘增文, 祁源皓, 等. 内蒙半干旱低山区不同纯林土壤腐殖质分异特征及其与其他生物化学性质的关系[J]. 应用生态学报, 2014, 25(10):2819-2825.
- [14] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京: 农业出版社, 2008.
- [15] 曹旻霞. 牟定紫色土腐殖质的流失特征研究[D]. 昆明: 昆明理工大学, 2017.
- [16] 崔宏. 退耕还湖后不同植被群落下湿地土壤有机质及磷素含量差异研究[D]. 安徽 芜湖: 安徽师范大学, 2013.
- [17] 陆安祥, 赵云龙, 王纪华, 等. 不同土地利用类型下氮、磷在土壤剖面中的分布特征[J]. 生态学报, 2007, 27(9):3923-3929.
- [18] 刘海涛, 胡克林, 李保国, 等. 土壤剖面基础性差异对农田水氮过程和作物产量的影响[J]. 中国农业科学, 2015, 48(7):1348-1360.
- [19] 张涛, 李素艳, 翟鹏辉, 等. 湿地土壤不同水埋深度的剖面特征: 以东洞庭湖为例[J]. 中国水土保持科学, 2015, 13(4):25-31.
- [20] Zikeli S, Gruber S, Teufel C F, et al. Effects of reduced tillage on crop yield, plant available nutrients and soil organic matter in a 12-year long-term trial under organic management[J]. Sustainability, 2013, 5(9):3876-3894.
- [21] 王峰, 陈玉真, 尤志明, 等. 不同类型茶园土壤腐殖质剖面分布特征研究[J]. 茶叶科学, 2015, 35(3):263-270.
- [22] 宋效东, 郭卢, 赵安, 等. 皖北亳州烟区土壤肥力定量评价[J]. 土壤通报, 2016, 47(1):8-14.
- [23] 马云飞, 尹启生, 张艳玲, 等. 我国浓香型烟区土壤腐殖质组成特征[J]. 中国烟草科学, 2011, 32(5):10-13.
- [24] 马世五, 高雪松, 邓良基, 等. 不同母质发育的紫色水稻土腐殖质分布特征[J]. 山地学报, 2008, 26(1):45-52.
- [25] 张健, 刘国彬, 许明祥. 黄土丘陵区退耕地生物结皮影响下的土壤腐殖质分异特征[J]. 土壤, 2010, 42(4):541-547.
- [26] Navarrete I A, Tsutsuki K, Navarrete R A. Humus composition and the structural characteristics of humic substances in soils under different land uses in Leyte, Philippines[J]. Soil Science & Plant Nutrition, 2010, 56(2):289-296.
- [27] Phillips L A, Scheffe C R, Fridman M, et al. Organic nitrogen cycling microbial communities are abundant in a dry Australian agricultural soil[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2015, 86:201-211.

(上接第 84 页)

- [13] Xu Weizhou, Deng Xiping, Xu Bingcheng, et al. Photosynthetic activity and efficiency of *Bothriochloa ischaemum* and *Lespedeza davorica* in mixtures across growth periods under water stress[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2014, 36(4):1033-1044.
- [14] 王一, 张霞, 杨文钰, 等. 不同生育时期遮阴对大豆叶片光合和叶绿素荧光特性的影响[J]. 中国农业科学, 2016, 49(11):2072-2081.
- [15] Terzi R, Saglam A, Kutlu N, et al. Impact of soil drought stress on photochemical efficiency of photosystem II and antioxidant enzyme activities of *Phaseolus vulgaris* cultivars [J]. Turkish Journal of Botany, 2010, 34(1):1-10.
- [16] 范苏鲁, 苑兆和, 冯立娟, 等. 水分胁迫下大丽花光合及叶绿素荧光的日变化特性[J]. 西北植物学报, 2011, 31(6):1223-1228.
- [17] 史胜青, 袁玉欣, 杨敏生, 等. 水分胁迫对 4 种苗木叶绿素荧光的光化学淬灭和非光化学淬灭的影[J]. 林业科学, 2004, 40(1):168-173.
- [18] 付翔, 翟红昌, 刘诚刚, 等. 应用非光化学淬灭初始变化率作为浮游植物光保护能力指标的可行性[J]. 生态学报, 2014, 34(14):3859-3865.
- [19] 焦念元, 赵春, 宁堂原, 等. 玉米—花生间作对作物产量和光合作用光响应的影影响[J]. 应用生态学报, 2008, 19(5):981-985.
- [20] Xu Bingcheng, Gao Zhijuan, Wang Jing, et al. N:P ratio of the grass *Bothriochloa ischaemum* mixed with the legume *Lespedeza davorica* under varying water and fertilizer supplies[J]. Plant and Soil, 2016, 400(1):67-79.
- [21] Goedhart C M, Pataki D E, Billings S A. Seasonal variations in plant nitrogen relations and photosynthesis along a grassland to shrubland gradient in Owens Valley, California[J]. Plant and Soil, 2010, 327(1):213-223.