

DOI: 10.16742/j.zgxcdxb.2018-06-02

氮素对分蘖期干旱及复水柳枝稷光合生理特性的影响

黄瑾^{1,2}, 高志娟^{1,*}, 王世琪¹, 安勤勤², 熊沛枫¹, 王智^{1,2}, 徐炳成^{1,2}

(1. 西北农林科技大学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;

2. 中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100)

摘要:为揭示引种禾草柳枝稷(*Panicum virgatum* L.)光合生理对短期干旱的敏感性与旱后恢复能力及施氮效应,采用盆栽控水试验,设置高水[HW, 80%FC(田间持水量)],中水(MW, 60%FC)和低水(LW, 40%FC)3个水分水平,及两个氮肥处理(不施氮和0.1g N/Kg干土),研究了分蘖期柳枝稷叶片光合气孔交换参数和叶绿素荧光参数在土壤逐渐干旱及复水后的变化特点。结果表明:与高水相比,中水和低水下柳枝稷叶片相对含水量(RWC)、叶绿素含量、净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、最大光化学效率(F_v/F_m)均显著降低;随自然干旱时间延长, P_n 、 G_s 、 T_r 、 F_v/F_m 和光化学淬灭系数(qP)值均呈下降趋势,且施氮处理的降幅较大,以低水施氮降低幅度最大, P_n 下降由气孔限制转变为非气孔限制;非光化学淬灭系数(NPQ)值则呈相反的变化趋势;复水后,柳枝稷各光合生理指标均能恢复到水分降低前水平,施氮处理的恢复速度大于不施氮处理。上述表明,柳枝稷具有较强适应低水分条件的能力,一定土壤水分条件下施氮有利于提高其光合能力及复水后的恢复能力;在土壤水分低于40%FC施氮则加重柳枝稷胁迫程度,降低柳枝稷光合性能。

关键词:柳枝稷;光合特性;叶绿素荧光;旱后复水

中图分类号:S578

文献标识码:A

文章编号:1673-5021(2018)06-0010-08

草地建设是半干旱黄土丘陵区植被建设和生态恢复的重要组成部分^[1]。在陕北黄土丘陵区,加强对引进禾本科草种生产力及生态适应性的认识,对扩大供选优良禾草草种类型,提高人工草地建设成效具有重要意义。水分是影响该区植物生长和分布的主要环境要素。降雨是该区土壤水分的主要来源,由于年降雨量低且季节分配不均,其土壤水分环境处于不断的“干湿交替”变化中。光合作用是影响植物生长发育及产量形成的关键生理过程,对干旱胁迫非常敏感。适度的干旱胁迫会导致植物气孔关闭和光合速率降低;严重干旱胁迫会导致光合器官受损,引起光合速率下降^[2]。植物在经历短期干旱后复水,在生长和生理方面会产生一定的补偿效应,而这与植物种类及受到的干旱胁迫程度有关。阶段干旱后复水条件下植物的恢复能力可反映其对干旱胁迫的适应能力^[3]。

除水分条件外,土壤氮素含量也是影响黄土丘陵区植物生长的重要因子。近年来,随着矿物燃料燃烧和人类对化肥等的大量使用,使得空气中氮化合物浓度激增,从而引起大气氮沉降浓度和范围均迅速扩大^[4]。大气氮沉降的增加会降低本地种的竞争性而提高外来种入侵性,不同植物种对氮沉降导致的土壤氮素增加的响应不同,这会打破群落中不同物种的种间平衡关系,从而影响陆地生态系统的结构和稳定^[5]。如外来入侵种马缨丹(*Lantana*

camara)的根系发达,在受到水分胁迫时仍能维持较高的光合速率,进一步促进了其向干旱和半干旱地区入侵;而入侵种三裂叶蟛蜞菊(*Wedelia trilobata*)在受到干旱胁迫时,气孔开度较本地近缘种蟛蜞菊(*Wedelia chinensis*)更大,导致其失水较快,显著抑制其生长和扩散^[6]。研究表明,氮沉降在一定量范围内有利于入侵植物的光合作用和生产力,促进其入侵成功^[7]。因此加强对引种植物在不同水分和氮素供应条件下的光合生理特征研究,有利于全面认识引种植物的区域环境适应能力及其特征。

柳枝稷(*Panicum virgatum* L.)根系发达,植株较高,富含纤维素,既可作为饲草,也可作为水土保持和防风障植物,同时也是很好的生物燃料^[8]。相比其它多年生草本植物和传统农作物,柳枝稷能够适应粘壤土、砂壤土等多种土壤类型,具有较低的投入和维护成本、较高的净能源产出,一旦建植成功可持续利用至少15年以上^[9]。调查显示,在陕北黄土丘陵区的安塞,柳枝稷生长20年以上,仍然具有一定的生物量。因此,柳枝稷是适合用于生态脆弱区边

* 通讯作者, E-mail: gaozhijuan2008@163.com

收稿日期: 2018-04-27; 修回日期: 2018-08-07

基金项目: 国家重点研发计划项目课题(2016YFC0501703)

作者简介: 黄瑾(1971-), 女, 四川安岳人, 实验师, 研究方向为牧草引种和选育. E-mail: carolhuang@nwsuaf.edu.cn.

际土地生态恢复和提高植被盖度的优良物种^[10]。在品种选育、生物学特性、产量及品质等方面对柳枝稷已经开展了较多研究。关于干旱胁迫的响应的研究主要体现在体内抗氧化系统等方面,而对水分亏缺及复水过程中柳枝稷光合生理生态的研究较少^[11]。本研究选择在柳枝稷分蘖期,从三个不同的土壤水分水平逐渐自然干旱后复水,比较了施氮和不施氮下柳枝稷叶片光合生理生态特征的响应过程与差异,以期揭示柳枝稷对水氮供应条件变化的生理生态适应机制,为柳枝稷的合理栽培和推广利用提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验植物为柳枝稷品种为 Blackwell,种源美国。试验的土壤来自陕北安塞的天然草地耕层(0~30cm)。土壤类型为黄绵土,田间持水量(Field capacity, FC)为 20.0%,pH 值为 8.77。土壤有机质含量是 0.36%,土壤总氮含量是 0.025%,土壤总磷含量为 0.066%,土壤总钾含量是 1.90%,土壤有效氮含量为 19.62mg/kg,土壤有效磷含量是 50.78 mg/kg,土壤有效钾含量是 101.55mg/kg。盆钵规格为 30cm(高度)×20cm(内径)底部封堵的 PVC 管,可装干土 9kg。

1.2 试验处理与生长条件

设施氮(0.1g N/Kg 干土)和不施氮两个氮肥梯度处理,氮素以尿素形式在装桶的时候均匀拌土。于 2015 年 4 月 7 日采用种子播种,齐苗后每盆定苗 12 株。苗期土壤水分含量维持在 80%FC 以上。从拔节期开始,将土壤水分控制为高水(80%FC)、中水(60%FC)和低水(40%FC)。达到各水分水平后,继续保持一个月后开始干旱处理,此时柳枝稷处于分蘖期。每个水分水平 9 桶,其中 3 桶保持原水分水平,6 桶进行干旱处理,自然干旱持续 8d,当天傍晚复水到降低前水分水平直至收获。每天 18:00 采用称重法进行土壤含水量测定与控制。试验于陕西杨凌的室外防雨棚下开展。

1.3 研究项目与测定方法

光合气体交换特征:采用美国 Licor 公司产的 Licor-6400 便携式光合测定系统测定。测定的日期为 7 月 14 日~7 月 29 日,于每日上午 9:20~11:30 连续测定。每处理随机选取 3 桶,每桶选择长势一致的 5 株柳枝稷顶端新近充分展开叶。测定光照为

自带红蓝光源,光量子强度 PAR 设置为 1200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。主要测定指标包括叶片净光合速率(P_n)和蒸腾速率(T_r),以及叶片气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)等。叶片瞬时水分利用效率(WUE_i)为各时刻 P_n 与 T_r 的比值^[3]。

叶绿素荧光特征:采用德国 Walz 产的 Imaging-PAM 叶绿素荧光仪测定,与光合气体交换参数测量同步。于每日上午 6:00~8:00,随机选取充分展开的新生叶,3 次重复,主要包括:最大光化学效率(F_v/F_m),非光化学淬灭系数(NPQ),以及光化学淬灭系数(qP)等。

叶片相对含水量:测定日期选择在自然干旱后的第 1d,5d 和 8d,和随后复水后的第 7d,均选择在当日的上午 9:00 进行,按照鲜重 饱和重 烘干重的顺序测定并计算。

叶绿素含量:采用分光光度计测定。测定日期与测定叶片相对含水量同步。各处理取鲜叶 0.2g,切成小块后浸入 5mL 95%乙醇,密闭后置黑暗处 24h 后摇匀,分别在 470nm、649nm 和 665nm 下测定光密度值。叶绿素含量由下式计算:叶绿素含量(mg/g)=色素浓度(mg/mL)×提取液体积(mL)×稀释倍数/样品重(g)。

1.4 结果分析与统计

数据处理和绘图分别采用 Microsoft Excel 2010 和 Origin8.0 软件。试验数据结果采用 SPSS16.0 软件进行分析,采用单因素方差(ANOVA)分析不同水氮处理及其随干旱和复水时间变化下各个指标间的差异显著性($P=0.05$)。

2 结果与分析

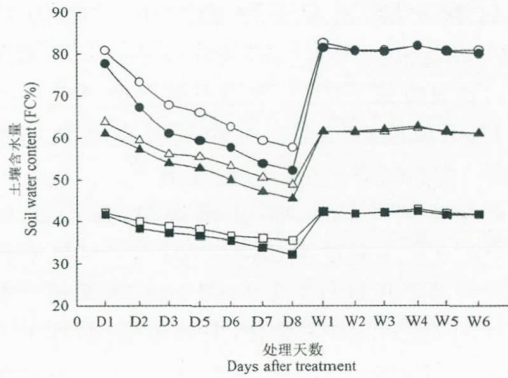
2.1 土壤含水量

高、中、低三个水分处理的土壤水分分别从 $80 \pm 2.0\%$ 、 $60.5 \pm 2.0\%$ 和 $40.5 \pm 2.0\%$ 开始逐渐下降。随时间延长,各个处理下的土壤水分下降速度变慢,施氮处理的水分下降速度快于不施氮处理(图 1)。

在干旱第 8d,各个处理下的土壤含水量均降到最低。降幅最大为高水施氮处理,为 32.8%。降幅最小是低水不施氮处理,为 15.7%(图 1)。

2.2 叶绿素荧光参数

在自然干旱前,各水分处理下,柳枝稷叶片 F_v/F_m 值为 0.75~0.77,其中施氮处理均略高于对应的不施氮处理,各处理间未达到显著差异。随着土壤水分逐渐降低, F_v/F_m 值均逐渐下降,HW 和 MW D 和 W 后面数字分别表示自然干旱天数和旱后复水天数;○:高水



处理(80%FC),△:中水处理(60%FC);□:低水处理(40%FC);空白和涂黑分别表示不施氮和施氮处理;下同。
The number behind D and W indicate the days after soil drying and those days rewating after drought, respectively; ○: high water (80%FC); △: medium water (60%FC); □: low water (40%FC); blank and blackening for nitrogen and nitrogen treatment, respectively. Same as following.

图1 干旱及复水过程中土壤含水量变化
Fig.1 Soil water content change during soil drying and rewatingreatment

下无明显差异,但均显著高于 LW 处理(表 1)。自然干旱后的第 8d, F_v/F_m 值降至 0.71~0.72, 显著低于自然干旱前的水平 ($P < 0.05$), 其中施氮处理较不施氮处理下降幅度更大。施氮处理下, 柳枝稷的 F_v/F_m 值在 HW、MW 和 LW 水平下分别显著下降了 7.9%、7.0% 和 4.8%, 不施氮处理的显著下降 0.04~0.05%。 F_v/F_m 的值在复水 7d 后均恢复到自然土壤干旱前的水平(表 1)。

在自然干旱处理前, 各处理下柳枝稷叶片 qP 值均随水分和氮素水平增加而增大, 但均未达到显著差异, 而 NPQ 值变化趋势则相反; 随土壤水分逐渐降低, qP 值整体呈现下降趋势, 自然干旱后的第 8d, qP 值降到最低, 施氮处理较不施氮处理的 qP 下降幅度显著更大。三种水分水平下, 施氮处理下 qP 值分别显著下降了 14.56%、15.90% 和 16.21%, 而不施氮处理的下降幅度分别为 13.53%、11.65% 和 11.53%。各处理下的 qP 值均在复水 7d 后恢复到自然干旱前的水平(图 2)。

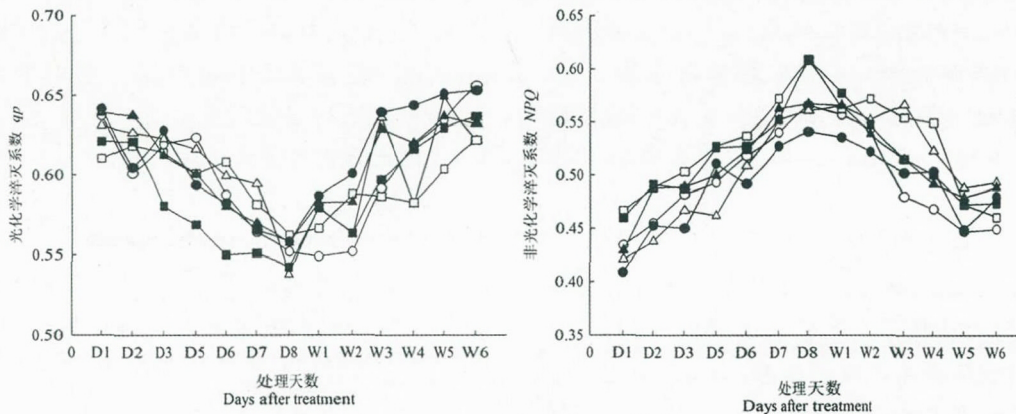


图2 干旱及复水过程中柳枝稷光化学淬灭系数(qP)和非光化学淬灭系数(NPQ)值的变化
Fig.2 The changes of leaf photochemical quenching coefficient (qP) and non-photochemical quenching coefficient (NPQ) values of switchgrass during soil drying and rewating

随土壤水分逐渐降低, NPQ 值表现为逐渐增大, 自然干旱后第 8d, NPQ 值增到最大。在 HW、MW 和 LW 水平下, 施氮处理的 NPQ 值分别增加了 32.44%、32.18% 和 32.35% ($P < 0.05$), 不施氮处理分别下降了 30.81%、31.32% 和 30.41%, 施氮较不施氮处理 NPQ 增幅更大。复水 7d 后, NPQ 值均恢复到自然土壤干旱前的水平(图 2)。

2.3 叶片相对含水量

自然干旱开始时, 柳枝稷叶片相对含水量(RWC)值均维持在 $88.5 \pm 1.0\%$ 。在 8d 的自然干旱过程中, 柳枝稷叶片 RWC 值呈缓慢降低趋势。

在自然干旱后的第 5d, RWC 值降至 $86.0 \pm 2.0\%$, 各水分和氮肥处理间无显著差异。在自然干旱后的第 8d, RWC 值降至 $82.0 \pm 3.0\%$, 水分处理间无差异, 但施氮处理显著低于不施氮处理 ($P < 0.05$) (表 1)。

2.4 叶片叶绿素含量

施氮柳枝稷叶片叶绿素含量显著高于不施氮处理(表 1) ($P < 0.05$)。在自然干旱过程中, 各处理下柳枝稷叶片叶绿素含量随时间延长呈先升后降趋势。自然干旱第 8d 时, 柳枝稷叶片叶绿素含量降到最低, 施氮处理降幅小于不施氮处理。在 HW、MW

表 1 土壤水分变化过程下柳枝稷叶片最大光化学量子效率、相对含水量和叶绿素含量

Table 1 Leaf F_v/F_m , relative water content and chlorophyll content values of switchgrass during soil water change

处理天数 (d) Days after treatment	水分处理 Water regime	最大光化学量子效率 F_v/F_m		叶片相对含水量 (%) Relative water content		叶绿素含量 (mg/g) Chlorophyll content	
		不施氮 non-N	施氮 0.1 g N	不施氮 non-N	施氮 0.1 g N	不施氮 non-N	施氮 0.1 g N
		D1	HW	0.76±0.01a(a)	0.78±0.04a(a)	0.88±0.04 a(a)	0.90±0.02 a(a)
	MW	0.76±0.02a(a)	0.77±0.02a(a)	0.88±0.01a(a)	0.89±0.04 a(a)	2.22±0.04a(b)	2.89±0.13b(a)
	LW	0.75±0.04a(a)	0.75±0.02a(a)	0.87±0.04 a(a)	0.88±0.02b(a)	1.92±0.13b(b)	2.41±0.06c(a)
D5	HW	0.75±0.03a(a)	0.75±0.02a(a)	0.87±0.05a(a)	0.86±0.02a(a)	2.69±0.09a(b)	3.46±0.14a(a)
	MW	0.75±0.04a(a)	0.75±0.02a(a)	0.86±0.02a(a)	0.84±0.01 b(a)	2.49±0.12a(b)	3.32±0.08a(a)
	LW	0.73±0.04a(a)	0.73±0.04a(a)	0.83±0.04b(a)	0.84±0.02 b(a)	1.98±0.05b(b)	2.83±0.07b(a)
D8	HW	0.72±0.01a(a)	0.71±0.01a(a)	0.85±0.02a(a)	0.79±0.01a(b)	2.26±0.09a(b)	3.12±0.08a(a)
	MW	0.71±0.04a(a)	0.71±0.03a(a)	0.84±0.01a(a)	0.80±0.02a(b)	2.30±0.07a(b)	2.98±0.09b(a)
	LW	0.71±0.01a(a)	0.70±0.04a(a)	0.83±0.03a(a)	0.80±0.01a(b)	1.41±0.03b(b)	2.71±0.13c(a)
W7	HW	0.76±0.02a(a)	0.77±0.01a(a)	0.89±0.04a(b)	0.90±0.04a(a)	2.89±0.04b(b)	3.65±0.14a(a)
	MW	0.76±0.01a(a)	0.76±0.02a(a)	0.87±0.02a(a)	0.90±0.02a(b)	3.17±0.11a(a)	3.10±0.10b(a)
	LW	0.75±0.04a (a)	0.75±0.03a(a)	0.87±0.04a(a)	0.88±0.03a(a)	1.78±0.07c(b)	2.92±0.08c(a)

注:各指标下同一行中,数字后的不同小写字母代表施氮与不施氮处理间的差异显著;在同一列中,数字后括弧内不同小写字母,表示三个水分水平处理间的差异显著($P<0.05$);

Note: In the same row within each index, data with different small letters indicate significant differences between Ntreatments; in the same column, data with small letters in parentheses mean significant differences among water regimes ($P<0.05$).

和 LW 三个水分处理下,与自然干旱开始时相比,施氮处理分别下降了 3.2%、3.7% 和 16.3%;不施氮处理分别下降了 5.8%、7.9% 和 26.7%。复水后第 7d,除低水不施氮处理外,其他各处理下均显著高于土壤自然干旱开始时的值($P<0.05$)(表 1)。

2.5 光合气体交换参数

自然干旱开始前,高水施氮处理柳枝稷叶片的 P_n 值显著最高,为 $24.28 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。同一水分处理下,施氮的 P_n 值均显著高于不施氮处理($P<0.05$)(图 2)。自然干旱后,柳枝稷叶片 P_n 值逐渐降低,在第 3d 显著低于干旱前,第 8d 达最低值,施氮处理下降幅度更大。HW、MW 和 LW 水平下,施氮处理的 P_n 分别显著下降了 48.35%、50.52% 和 54.93%;不施氮处理分别为 43.45%、44.74%、47.76%。HW、MW 和 LW 水分下,复水后第 3d,施氮处理 P_n 值分别恢复到干旱前的 86.30%、83.61% 和 83.33%;不施氮处理分别为 81.52%、80.58% 和 79.82%。复水后第 6d 各处理均恢复到干旱前水平(图 3)。

柳枝稷叶片 T_r 值表现为 HW 和 MW 显著大于 LW 水平,其中 HW 和 MW 间差异不显著。施氮处理的 T_r 值显著高于不施氮处理。随自然干旱时间延长, T_r 呈现与 P_n 相似降低趋势(图 2)。自 HW、MW 和 LW 水平自然干旱后第 8d,施氮处理分别显著下降 55.66%、57.05% 和 60.46%;不施氮分别显著下降 43.45%、51.58% 和 48.65%。复水后第 3d,施氮处理 T_r 值分别恢复到自 HW、MW 和

LW 水平干旱前的 80.05%、78.31% 和 75.25%;不施氮处理则分别恢复 75.15%、73.44% 和 72.97%。复水后第 6d 均恢复到干旱前水平(图 3)。

在自然干旱处理前,柳枝稷叶片 G_s 值表现为 HW 和 MW 显著大于 LW 水平,HW 和 MW 间无差异。随土壤含水量逐渐降低, G_s 值呈下降趋势。在自然干旱后第 3d,各处理下的 G_s 值均显著低于自然干旱开始的对应值($P<0.05$),在干旱后的第 8d 达到最低值(图 3)。施氮处理的 G_s 值下降幅度更大,HW、MW 和 LW 水平下,施氮处理分别较干旱前显著下降了 42.97%、31.49% 和 45.15%,不施氮处理的 G_s 值分别下降了 46.91%、33.47% 和 47.56%。复水后,各处理下柳枝稷叶片 G_s 均逐渐升高,均以施氮处理升幅和升速更大(图 3)。自然干旱过程中,三个水分下施氮与不施氮处理间 G_s 值无显著差异,复水 2d 后,均以施氮的显著高于不施氮处理。

随自然干旱推进,柳枝稷叶片 C_i 值呈先降后升变化趋势。自然干旱后第 3d,各处理下的 C_i 值均较干旱前极显著降低($P<0.05$),其中 MW 和 LW 下的 C_i 值在第 3d 降到最低,第 4d 开始上升,而 HW 的在第 5d 升高。复水后各处理下 C_i 值逐渐下降,至第 7d 均达到干旱前水平。

自然干旱过程中,柳枝稷叶片 WUE_i 值总体呈升高趋势。复水前,HW、MW 和 LW 水分下,不施氮处理的 WUE_i 均值分别为 5.77、5.96 和 5.96 $\mu\text{mol}/\text{mmol}$,施氮处理的分别为 6.01、6.63 和 6.79

$\mu\text{mol}/\text{mmol}$ 。复水后第6d,不施氮和施氮处理均值分别为5.23、6.13和6.38 $\mu\text{mol}/\text{mmol}$,及6.08、6.08和6.66 $\mu\text{mol}/\text{mmol}$ 。在整个15d周期内,HW、MW

和LW水分下,不施氮处理 WUE_i 均值分别为5.52、6.04和6.01 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,施氮处理分别为6.05、6.38和6.73 $\mu\text{mol}/\text{mmol}$ (图3)。

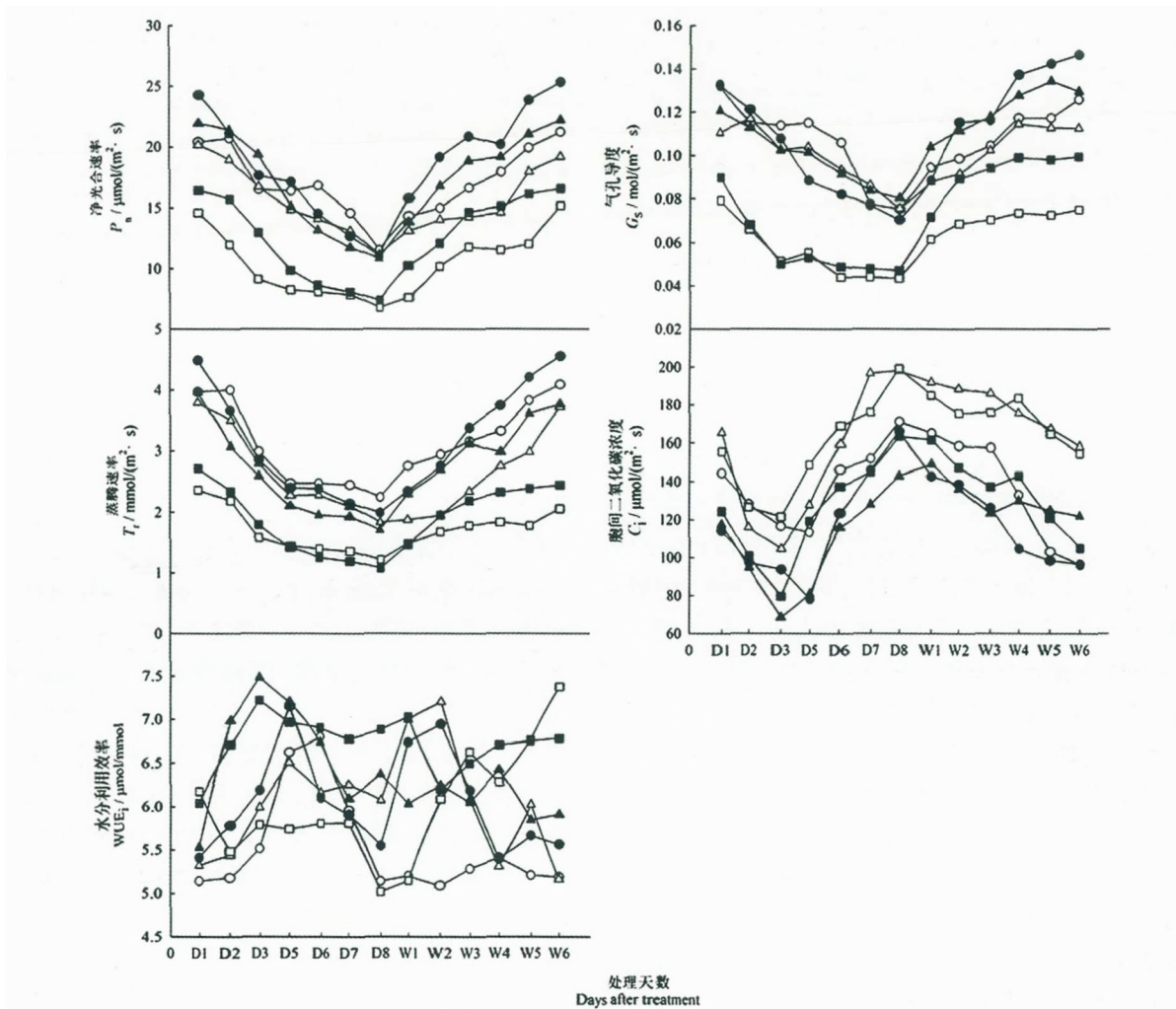


图3 自然干旱及复水过程中柳枝稷叶片光合生理生态特征

Fig.3 Photosynthetic physiological characteristics of switchgrass during soil drying and rewetting

3 讨论

引起植物光合速率降低的因素可分为气孔限制和非气孔限制,植物叶片 C_i 和 G_s 值为区分和判断光合速率下降的气孔或非气孔因素的主要判据^[12]。土壤自然干旱开始后的前3d,不同处理下柳枝稷叶片 G_s 、 C_i 和 P_n 值均同时降低,说明 P_n 的下降主要由于气孔限制引起;干旱3d后,MW和LW处理下柳枝稷叶片的 C_i 值呈上升趋势,表明 P_n 下降主要由于非气孔因素限制引起;HW处理下,柳枝稷叶片 C_i 值在第5d才开始回升,说明充足水分供应可缓解或降低叶肉细胞活性受到的伤害^[13]。复水后 P_n 和 G_s 值呈近直线上升,是由于水分状况改善后

叶片细胞渗透调节能力增强^[14]。

氮素直接影响植物叶绿素和可溶性蛋白水平,以及参与光合作用与光呼吸相关酶类合成与活性^[15]。叶绿素含量的高低直接影响植物光合速率,且易受环境条件的改变而变化^[16]。在土壤干旱过程中,叶绿素含量呈先增加再降低变化趋势,复水后叶绿素含量均恢复到或高于干旱前水平,叶绿素含量升高与叶片含水量降低有关,是对柳枝稷叶片叶面积减小的补偿,以维持正常光合速率的重要生理机制^[17]。各水分水平下,施氮的叶绿素含量显著高于不施氮处理,说明氮素添加有利于促进叶肉细胞光合活性和提高光合速率。在干旱条件下,氮素有利于改善水分亏缺对植物光合和生长发育的不利影

响,合理的水氮条件可提高植物光能利用率^[18]。自然干旱过程中,柳枝稷叶片的 P_n 和 G_s 值在施氮处理下降幅更大,其原因是施氮增加了植株蒸腾耗水量,加重叶片受水分胁迫的程度^[16]。

在未受到环境胁迫时,植物叶片最大光化学效率(F_v/F_m)值一般稳定在 0.75~0.85 之间,且不受物种和生长条件的影响^[19,20]。本试验中,柳枝稷叶片 F_v/F_m 值在干旱后第 5d 时出现极显著下降,在干旱第 8d 降至最低,表明干旱胁迫导致其 PS II 反应中心开放比例和潜在活性下降^[21]。3 种水分水平下,NPQ 值均随着水分水平降低而显著增大,表明水分胁迫条件下柳枝稷 PS II 反应中心的光能过剩和开放程度降低,光合电子传递速率下降^[20,22]。研究表明,施氮能够提高 PS II 反应中心的光能转换效率和光化学活性以及 F_v/F_m 值,也有认为 F_v/F_m 值不受氮素亏缺影响,这种差异与氮素对植物的效应大小以及与生长环境差异有关^[23]。自然干旱过程中,施氮处理的 P_n 值和 qP 值的降幅均大于不施氮处理,NPQ 值则相反,说明随着水分胁迫加剧,施氮会导致柳枝稷叶片光化学效率降低,捕获光能的有效利用率低,这是干旱胁迫下适量施氮降低净光合速率的内在原因。与前期研究结果一致,施氮虽未提高柳枝稷叶片 PS II 反应中心活性,但增大了其反应中心开放比例和原初光能转换效率,说明施氮有利于提高柳枝稷的光合能力、增强其抗旱适应性^[24]。旱后复水后叶片光合活性的恢复不仅与在干旱胁迫期间受到的胁迫程度有关,也受到植物本身的抗逆能力和胁迫时间的影响^[25]。各处理 F_v/F_m 值在复水后第 7d 均完全恢复到自然干旱前水平,说明其对短期水分胁迫具有较强适应性。

4 结论

水分和氮肥显著影响柳枝稷光合生理特征参数;在自然干旱前各水分水平下,施氮可提高柳枝稷叶片叶绿素含量,叶片光合和荧光动力学参数特征。在自然干旱过程中,柳枝稷叶片主要光合参数与荧光参数均表现为下降。施氮处理下各光合参数和荧光参数的降幅均大于未田间氮素的处理。在经历阶段自然干旱后复水,各水分和氮素处理下柳枝稷叶片气体交换参数和叶绿素荧光参数均能恢复到原有水平,且施氮处理恢复速度大于不施氮处理。所有这些表明,柳枝稷具有较强适应低水分条件的能力,一定土壤水分条件下施氮有利于提高其光合能力及

复水后的恢复能力;在土壤水分低于 40%FC 施氮则加重柳枝稷受胁迫程度,降低柳枝稷光合性能。

参考文献 (References):

- [1] 山仑,徐炳成.黄土高原半干旱地区建设稳定人工草地的探讨[J].草业学报,2009,18(2):1-2.
Shan Lun, Xu Bingcheng. Discussion on stable artificial grassland construction in semiarid loess plateau[J]. *Acta Pratacul-ture Sinica*, 2009, 18(2): 1-2.
- [2] 厉广辉,万勇善,刘凤珍,等.苗期干旱及复水条件下不同花生品种的光合特性[J].植物生态学报,2014,38(7):729-739.
Li Guanghui, Wan Yongshan, Liu Fengzhen, et al. Photosynthetic characteristics in different peanut cultivars under conditions of drought and rewatering at seedling stage[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, 38(7): 729-739.
- [3] 郭文琦,刘瑞显,周治国,等.施氮量对花铃期短期渍水棉花叶片气体交换参数和叶绿素荧光参数的影响[J].植物营养与肥料学报,2010,16(2):362-369.
Guo Wenqi, Liu Ruixian, Zhou Zhiguo, et al. Effects of nitrogen fertilization on gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters of leaf during the flowering and boll-forming stage of cotton under short-term water logging[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2010, 16(2): 362-369.
- [4] 吕超群,田汉勤,黄耀.陆地生态系统氮沉降增加的生态效应[J].植物生态学报,2007,31(2):205-218.
Lü Chaoqun, Tian Hanqin, Huang Yao. Ecological effects of increased nitrogen deposition in terrestrial ecosystems[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(2): 205-218.
- [5] 全晗,董必成,刘录,等.水陆生境和氮沉降对香菇草入侵湿地植物群落的影响[J].生态学报,2016,36(13):4045-4054.
Quan Han, Dong Bicheng, Liu Lu, et al. The effects of habitat type and nitrogen deposition on the invasion of *Hydrocotyle vulgaris* in wetland plant communities[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(13): 4045-4054.
- [6] 宋莉英,孙兰兰,舒展,等.干旱和复水对入侵植物三裂叶蟛蜞菊叶片叶绿素荧光特性的影响[J].生态学报,2009,29(7):3713-3721.
Song Liying, Sun Lanlan, Shu Zhan, et al. Effects of drought stress and rehydration on chlorophyll fluorescence characteristics in leaves of invasive *Wedelia triobata*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(7): 3713-3721.
- [7] Feng Y L. Photosynthesis, nitrogen allocation and specific leaf area in invasive *Eupatorium adenophorum* and native *Eupatorium japonicum* grown at different irradiances[J]. *Physiologia Plantarum*, 2008, 133: 318-326.
- [8] Wright L, Turhollow A. Switchgrass selection as a "model" bioenergy crop: a history of the process[J]. *Biomass and Bioenergy*, 2010, 346: 851-868.
- [9] 刘吉利,朱万斌,谢光辉,等.能源作物柳枝稷研究进展[J].草业学报,2009,18(3):232-240.
Liu Jili, Zhu Wanbin, Xie Guanghui, et al. The development of

- panicum virgatum* as an energy crop[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2009, 18(3): 232-240.
- [10] Cooney D, Kim H, Quinn L, et al. Switchgrass as a bioenergy crop in the Loess Plateau, China: potential lignocellulosic feedstock production and environmental conservation [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2017, 16(6): 1211-1226.
- [11] 高志娟. 水氮供应对柳枝稷和白羊草生长及种间关系的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2017.
Gao Zhijuan. Effects of water and nitrogen regimes on the growth and interspecific relations between switchgrass and old world bluestem[D]. Yangling: Northwest A&F University, 2017.
- [12] Franquar GD, Sharkey TD. Stomatal conductance and Photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33: 317-345.
- [13] Ashraf M, Harris P J C. Photosynthesis under stressful environments: An overview[J]. *Photosynthetica*, 2013, 51(2): 163-190.
- [14] 王磊, 张彤, 丁圣彦. 干旱和复水对大豆光合生理生态特性的影响[J]. *生态学报*, 2006, 26(7): 2073-2078.
Wang Lei, Zhang Tong, Ding Shengyan. Effect of drought and rewatering on photosynthetic physio-ecological characteristics of soybean[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(7): 2073-2078.
- [15] Amy K, Veronica C, Neal B, et al. Ecophysiological responses of *schizachyrium scoparium* to water and nitrogen manipulations[J]. *Great Plains Research*, 2006, 16: 29-36.
- [16] 刘瑞显, 郭文琦, 陈兵林, 等. 干旱条件下花铃期棉花对氮素的生理响应[J]. *应用生态学报*, 2008, 19(7): 1475-1482.
Liu Ruixian, Guo Wenqi, Chen Binlin, et al. Physiological responses of cotton plant to fertilizer nitrogen at flowering and boll-forming stages under soil drought[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(7): 1475-1482.
- [17] 李芳兰, 包维楷, 吴宁. 白刺花幼苗对不同强度干旱胁迫的形态与生理响应[J]. *生态学报*, 2009, 29(10): 5406-5416.
Li Fanglan, Bao Weikai, Wu Ning. Morphological and physiological responses of current *Sophora davidii* seedlings to drought stress [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(10): 5406-5416.
- [18] 王茜, 纪树仁, 渠晖, 等. 不同土壤水分条件下施氮水平对紫花苜蓿苗期光合作用的影响[J]. *中国草地学报*, 2018, 40(1): 49-54.
Wang Qian, Ji Shuren, Qu Hui, et al. Effects of nitrogen application rate on photosynthesis of alfalfa in seedling stage under different soil moisture conditions[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2018, 40(1): 49-54.
- [19] 牛富荣, 徐炳成, 段东平, 等. 不同水肥条件下白羊草叶片叶绿素荧光特性研究[J]. *中国草地学报*, 2011, 33(6): 75-81.
Niu Furong, Xu Bingcheng, Duan Dongping, et al. Study on the leaf chlorophyll fluorescence characteristic of *Bothriochloa ischaemum* under different water and nutrient conditions [J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2011, 33(6): 75-81.
- [20] 宋航, 闫庆伟, 巴雅尔图, 等. 水氮交互对草地早熟禾叶绿素荧光和 RuBisCO 酶活力的影响[J]. *中国草地学报*, 2017, 39(5): 32-38.
Song Hang, Yan Qingwen, Bayar Tu, et al. Effects of water and nitrogen interaction on chlorophyll fluorescence parameters and rubisco activity in Kentucky bluegrass[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2017, 39(5): 32-38.
- [21] 焦娟玉, 尹春英, 陈珂. 土壤水、氮供应对麻疯树幼苗光合特性的影响[J]. *植物生态学报*, 2011, 35(1): 91-99.
Jiao Juanyu, Yin Chunying, Chen Ke. Effects of soil water and nitrogen supply on the photosynthetic characteristics of *Jatropha curcas* seedlings[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(1): 91-99.
- [22] 杨文权, 顾沐宇, 寇建村, 等. 干旱及复水对小冠花光合及叶绿素荧光参数的影响[J]. *草地学报*, 2013, 21(6): 1130-1135.
Yang Wenquan, Gu Muyu, Kou Jiancun, et al. Effects of drought and rewatering on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Coronilla varia* [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2013, 21(6): 1130-1135.
- [23] Shanguan Zhouping, Shao Mingan, Dyckmans J. Effect of nitrogen nutrition and water deficit on net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in winter wheat[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2000, 56: 46-51.
- [24] 霍丽娟, 丁文利, 高志娟, 等. 与白羊草混播下柳枝稷叶绿素荧光特性及其对水氮条件的响应[J]. *西北植物学报*, 2016, 36(4): 757-765.
Huo Lijuan, Ding Wenli, Gao Zhijuan, et al. Fluorescence kinetic characteristics of switchgrass mixed with old world bluestem under different soil water and nitrogen conditions [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2016, 36(4): 757-765.
- [25] 吴甘霖, 段仁燕, 王志高, 等. 干旱和复水对草莓叶片叶绿素荧光特性的影响[J]. *生态学报*, 2010, 30(14): 3941-3946.
Wu Ganlin, Duan Renyan, Wang Zhigao, et al. Effects of drought stress and rehydration on chlorophyll fluorescence characteristics in *Fragaria ananassa* Duch. [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(14): 3941-3946.

Effects of Drought stress and Subsequent Rewatering on Leaf Photosynthetic Physioecological Characteristics at Tillering Stage in Switchgrass with Different Nitrogen Management

HUANG Jin^{1,2}, GAO Zhi-juan¹, WANG Shi-qi¹, AN Qin-qin², XIONG Pei-feng¹,
WANG Zhi^{1,2}, XU Bing-cheng^{1,2}

(1. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Northwest A&F University, Yangling 712100, China; 2. Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China)

Abstract: The objective of the study were to evaluated the effect of short-term drought stress and subsequent rewatering on leaf photosynthetic physioecological characteristics of introduced herbaceous species switchgrass (*Panicum virgatum* L.) at tillering stage under different nitrogen treatments. A pot experiment was conducted with two nitrogen treatments (non-N and 0.1g N/Kg dry soil) and three soil water regimes of high water (HW, 80% of field capacity, FC), medium water (MW, 60% FC) and low water (LW, 40% FC). The changes of gas exchange parameters and chlorophyll fluorescence of switchgrass during drought and rewatering at the tillering stage were investigated. Results showed that leaf relative water content (RWC), chlorophyll content, net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r) and maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) of switch grass under 60% FC and 40% FC treatment were all significantly reduced compared with 80% FC. With the extension of natural drought stress time, the value of P_n , G_s , T_r , F_v/F_m , photochemical quenching coefficient (qP) showed a downward trends. Moreover, the reduction rate of nitrogen fertilizer treatment was relative large than non-N treatment, and the reduction range of LW (40% FC) with N treatment was the largest. During the process of soil drying, the decrease of P_n for switchgrass changed from stomatal limitation to non-stomatal limitation. The value of non-photochemical quenching coefficient (NPQ) showed an opposite trend. After rewatering, all the parameters recovered and approached to the level before soil water decreased at the end of the experiment, and the recovery rate of nitrogen treatment was higher than that of non-N treatment. All these indicated that switchgrass had a strong adaptability to low soil water condition. Nitrogen application can improve photosynthetic and recovery ability after rewatering of switchgrass leaves under certain soil water conditions; When the soil moisture was less than 40% FC, nitrogen application will aggravate the stress of switchgrass and reduce the photosynthetic performance.

Key words: Switchgrass; Photosynthetic characteristics; Chlorophyll fluorescence; Rewatering after drought

【责任编辑 李平】