

黄土丘陵区白羊草与达乌里胡枝子混播的 光合生理日变化研究

王 京¹, 徐炳成^{1,2*}, 高志娟¹, 段东平¹, 牛富荣¹, 徐伟洲¹

(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:采用生态替代法,按照白羊草(*Bothriochloa ischaemum*, B)和达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*, D)行比设置了 7 种混播比例组合(即 0:10, 2:8, 4:6, 5:5, 6:4, 8:2 和 10:0),比较研究了白羊草在不同混播比例组合下的光合生理日变化特征。结果表明:不同混播比例组合下,白羊草光合速率日变化均呈双峰曲线,具有明显的光合“午休”现象,峰值分别出现在 10:00 和 16:00 左右,峰谷出现在 12:00 左右;除 B4D6 比例下白羊草蒸腾速率日变化呈双峰曲线外,其他比例下均呈单峰曲线;各混播比例组合下白羊草叶片水分利用效率日变化均呈双峰曲线,峰值和峰谷出现时间与光合速率一致。相比其他组合比例,白羊草在 B8D2 和 B6D4 比例下均具有较高的 P_n 日均值,较低的 T_r 日均值和较高的 WUE_L 日均值,说明这 2 种组合比例有利于改善其光合作用,提高其叶片水分利用效率。

关键词:白羊草;达乌里胡枝子;混播比例;光合生理;生态替代法

中图分类号:Q948;S35

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2012)04-0692-07

Photosynthetic Diurnal Changes of *Bothriochloa ischaemum* Mixed Sowing with *Lespedeza davurica* in Loess Hilly-gully Region

WANG Jing¹, XU Bing-cheng^{1,2*}, GAO Zhi-juan¹, DUAN Dong-ping¹, NIU Fu-rong¹, XU Wei-zhou¹

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

Abstract: Field experiments were conducted using a replacement series design in which *Bothriochloa ischaemum* (B) and *Lespedeza davurica* (D) were sowed at row ratios of 0:10, 2:8, 4:6, 5:5, 6:4, 8:2 and 10:0 in the same plot. The photosynthetic diurnal change characteristics of *B. ischaemum* in different mixed sowing ratios were investigated and compared. Results indicated that the diurnal changes of net photosynthetic rate of *B. ischaemum* presented a double-peak pattern cure under different mixed sowing ratios, showing obvious photosynthesis midday depression phenomenon. Peak values appeared at 10:00 and 16:00, respectively, while the lowest value appeared at 12:00. Except at B4D6 ratio, in which the transpiration rate diurnal changes of *B. ischaemum* presented a double-peak pattern cure, the curves had only one peak at the other mixed sowing ratios. Diurnal change of leaf instantaneous water use efficiency presented a double-peak pattern cure at all mixed sowing ratios, and the peak and lowest values appeared at the same time as photosynthetic rate. Compared with other ratios, *B. ischaemum* had higher daily average photosynthetic rate, higher daily average leaf water use efficiency and lower daily average transpiration rate at B8D2 and B6D4 ratios, which indicated that these two mixed sowing ratios are beneficial to improve the photosynthesis and leaf water use efficiency of *B. ischaemum*.

Key words: *Bothriochloa ischaemum*; *Lespedeza davurica*; Mixed sowing ratios; Photosynthetic physiology; Replacement series

收稿日期:2012-01-15;修回日期:2012-03-20

基金项目:中国科学院重要方向项目(KZCX2-YW-QN412);国家自然科学基金(41071339);西北农林科技大学基本科研业务费专项(QN2009079B01)资助

作者简介:王京(1986-),女,陕西靖边人,硕士研究生,研究方向为生理生态, E-mail: Wangjing122411@yeah.net; *通信作者 Author for correspondence, E-mail: Bcxu@ms.iswc.ac.cn

在国家“退耕还林(草)”生态工程实施过程中,建设与发展高产人工草地,可以促进放牧与舍饲有机结合,有效解决冬春饲草匮乏的问题,缓解天然草地的放牧压力^[1],对促进退化天然草地恢复和农业产业结构调整,推动该区生态环境建设具有重要作用^[2]。目前,黄土丘陵区人工草地建设中仍然存在草种单一、结构不合理、土壤肥力减退等问题,制约了草地效益发挥与草地畜牧业的健康发展,因此通过选择优良牧草草种、构建不同草种混播草地等可调控方式,结合当地的生态环境条件,建立优质高效的人工混播草地显得尤为重要^[3]。黄土丘陵区天然植被群落中蕴含着大量的优良乡土牧草,经过长期的自然选择和生态适应过程,这些牧草形成了具有高产、优质、抗旱、耐寒、耐贫瘠等优良特性,加强这些优良牧草生产力与生理生态适应性的研究,对该地区植物种质资源保护和合理开发利用具有重要的理论与实践指导意义^[4]。

白羊草(*Bothriochloa ischaemum*),为禾本科孔颖草属多年生草本植物,性喜温暖和湿度中等的沙壤土环境,为典型中旱生植物,具有分蘖力强、须根发达、耐旱、耐践踏、固土保水力强等优良特性,是优良的天然牧草之一。由于生活力极强,兼具有性和无性繁殖特性,所以能迅速占据地面,成为显域性植被建群种,广泛分布在黄土丘陵区的低山丘陵、梁峁顶部或砾石基质水分较差的暖温带地段,在自然景观构成上也起着重要的作用^[5],并常与荆条(*Vitex chinensis*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、细叶胡枝子(*Lespedeza hedysaroides*)、酸枣(*Ziziphus jujuba*)、达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)、黄背草(*Themeda triandra*)、铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)等组成喜暖灌草丛植物群落。达乌里胡枝子是豆科胡枝子属多年生草本状半灌木,是各类牲畜喜食的优良乡土牧草之一。在陕北黄土丘陵区白羊草天然群落中,达乌里胡枝子是主要伴生种之一,二者在不同立地和不同演替阶段草地群落中表现出彼此消长的组合关系,在维持区域生态景观和水土保持中均具有重要的作用^[6],因此,白羊草与达乌里胡枝子在群落中存在着一定的彼此相互适应机制。根据这种良好共生关系,探索和建立白羊草与达乌里胡枝子人工混播草地,对生产和生态具有重要的理论和实践意义。研究表明,在陕北黄土丘陵区,白羊草人工草地具有较高的生产力和人工栽培驯化潜力^[4,7]。目前,关于白羊草群落的研究主要集中在人工草地生产力、土壤水分特征、群落生物量等方面^[8-10],对

水热梯度的响应也有研究^[11],但是关于白羊草在与其他草种混播群落中的光合生理生态特征的研究尚未见报道。

混播比例不同将直接影响混播植物的种间竞争关系,利用不同牧草植物种间互惠关系来提高牧草生长和草地产量、品质、利用年限等是我国畜牧业重要的发展和研究方向^[12]。光合生理生态特点可以作为混播牧草间优化组合选择的重要参考指标之一^[13],因此,通过研究白羊草在与达乌里胡枝子不同混播比例下的光合生理生态特征,寻求理想的混播比例组合,为黄土丘陵区白羊草人工混播草地建设和管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验区自然概况

试验地位于陕西省安塞县中国科学院安塞水土保持综合试验站,地理位置为 E 109°19'23", N 36°51'31",海拔为 1068~1309 m。年均温为 8.8℃,最冷月 1 月平均温度 -6.9℃,最热月 7 月平均温度 22.6℃,全年 $\geq 10^\circ\text{C}$ 积温 3113.9℃,无霜期 159 d,多年平均年降雨量 541 mm,降雨季节分布不均,7—9 月占全年的 60%~80%。地带性土壤为黑垆土,受长期侵蚀影响,现仅零星分布,主要土壤类型为黄绵土,约占总面积的 77%。气候属暖温带半干旱气候,植被属于暖温带半干旱森林草原区,处于暖温带落叶阔叶林区向暖温带草原区的过渡带。天然植被以草本群落为主,主要有白羊草、达乌里胡枝子、铁杆蒿、长芒草(*Stipa bungeana*)等组成;人工草地建设的主要草种有:柳枝稷(*Panicum virgatum*)、沙打旺(*Astragalus adsurgens*)、甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)、白花草木犀(*Melilotus albus*)、红豆草(*Onobrychis viciaefolia*)、紫花苜蓿(*Medicago sativa*)、无芒雀麦(*Bromus inermis*)等组成。

1.2 试验材料与试验设计

试验材料为白羊草和达乌里胡枝子,种子采自陕北安塞天然草地。该试验在山地梯田进行,试验田于 2009 年 7 月 15 日建立,采用条播播种,白羊草和达乌里胡枝子播种量均为 15 kg·hm⁻²,于 2010 年 4 月设置 380 cm 中子管,用于土壤水分测定。本试验采用生态替代法设计,即试验种群总行数保持不变,而改变组成物种行比^[14],按照白羊草(B)和达乌里胡枝子(D)行比设置了 7 种混播比例组合(即 B10D0, B8D2, B6D4, B5D5, B4D6, B2D8 和 B0D10),

每处理重复 3 次,共 21 个小区,小区面积为 $3\text{ m} \times 3\text{ m}$,行距为 20 cm,完全随机区组排列。

试验期间不施肥,不灌溉,在生长季适时除草。

1.3 测定项目及方法

光合生理指标采用美国 PP System 公司生产的 CIRAS-2 光合仪,于 2011 年 7 月 18—20 日(白羊草处于抽穗期,已见穗)进行测定。测定时间段为 8:00—18:00,每 2 h 测定一次,选取顶端新近充分展开叶进行测定,5 次重复,最后的结果为 5 次平均值,测定项目包括净光合速率($P_n/\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、蒸腾速率($T_r/\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、气孔导度($G_s/\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、胞间 CO_2 浓度($C_i/\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)等光合生理参数,以及光合有效辐射($PAR/\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、大气温度($T_a/^\circ\text{C}$)和相对湿度($RH/\%$)等环境因子参数。由于白羊草的叶面积小于光合仪叶室面积,因此在测定光合速率的同时,量取其叶片的面积,然后输入计算机中使用光合作用系统软件(CIRAS-2 remote control software)进行换算。

叶片瞬时水分利用效率 $WUE_L = P_n/T_r$ [15]; 气孔限制值 $L_s = 1 - C_i/C_a$ [16]。

土壤水分采用北京核业超能科技有限公司生产的 CNC503B 中子仪测定,0~200 cm 每 10 cm 测定 1 次,200 cm 以下每 20 cm 测定 1 次,每小区测定 1 次。

土壤体积含水量 = $(X/737) \times 58.624 + 3.28$,其中 X 为中子仪计数;某层土壤储水量(mm) = 某层土壤体积含水量 \times 土层厚度。

1.4 数据分析

采用 Excel 2003 绘图,用 SPSS 17.0 对数据进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 土壤含水量

不同混播比例下草地土壤含水量垂直分布变化相似,均随着土层深度的增加呈先增加后减少再增加的变化趋势(图 1)。在 0~50 cm 土层范围内,除 B6D4 与 B2D8 比例下土壤储水量无显著差异外,其余比例间均存在显著差异($P < 0.05$),B4D6 最高,B8D2 最低;在 50~200 cm 土层范围内,土壤储水量以 B10D0 比例下最高($P < 0.05$),B5D5 与 B2D8 最低($P < 0.05$);在 200~380 cm 土层范围内,以 B6D4 与 B2D8 比例下土壤储水量最高,B4D6 最低($P < 0.05$)。0~380 cm 土层内总土壤储水量高低顺序为: B10D0(368.31 mm) > B6D4(355.71 mm) > B4D6(355.55 mm) > B2D8(353.35 mm) > B8D2(352.05 mm) > B5D5(348.14 mm)(表 1)。

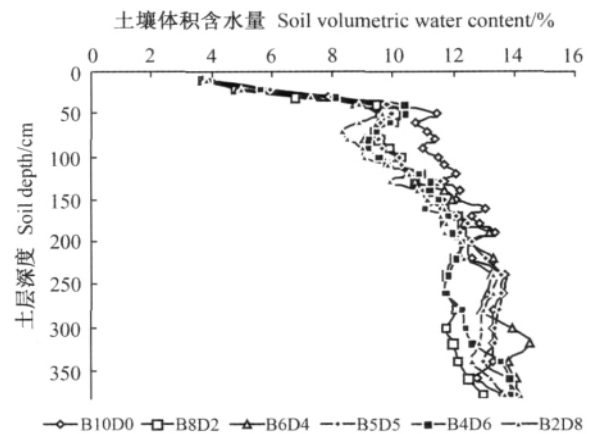


图 1 不同混播比例下混播草地土壤水分垂直分布
Fig. 1 Vertical distribution of soil moisture of mixture grassland in different mixed sowing ratios

表 1 不同混播比例下混播草地土壤储水量

Table 1 Soil water storage of mixture grassland in different mixed sowing ratios

混播比例 Mixed sowing ratios	B10D0	B8D2	B6D4	B5D5	B4D6	B2D8
0~50 cm	27.33 ^b	22.33 ^e	23.26 ^d	26.19 ^c	28.77 ^a	23.92 ^d
50~200 cm	143.55 ^a	139.24 ^b	130.48 ^d	126.60 ^e	133.24 ^c	126.21 ^e
200~380 cm	197.37 ^b	190.75 ^d	203.30 ^a	194.27 ^c	188.26 ^e	202.75 ^a
0~380 cm	368.31 ± 0.54 ^a	352.05 ± 0.40 ^c	355.71 ± 0.40 ^b	348.14 ± 0.58 ^d	355.55 ± 0.54 ^b	353.35 ± 0.55 ^c

注:同行数字后不同小写字母表示混播比例间差异显著 ($P < 0.05$),下同

Note: Different small letters indicate significant difference between mixed sowing ratios ($P < 0.05$). The same as below

2.2 大气环境因子

光合有效辐射(PAR)、大气温度(T_a)和空气相对湿度(RH)的日变化均为单峰曲线(图 2),其中 PAR 的变化范围较大,为 $1242 \sim 2535 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,峰值出现在 12:00 左右,傍晚 18:00 左右降至最低。

T_a 与 PAR 的变化趋势相似,变化范围为 $24.6 \sim 34.5^\circ\text{C}$,在 14:00 左右出现峰值。而 RH 的变化随着 PAR 和 T_a 的增高而缓慢下降,直至 14:00 左右出现低谷,之后又逐渐回升,变化范围为 $13.6\% \sim 15.6\%$ 。

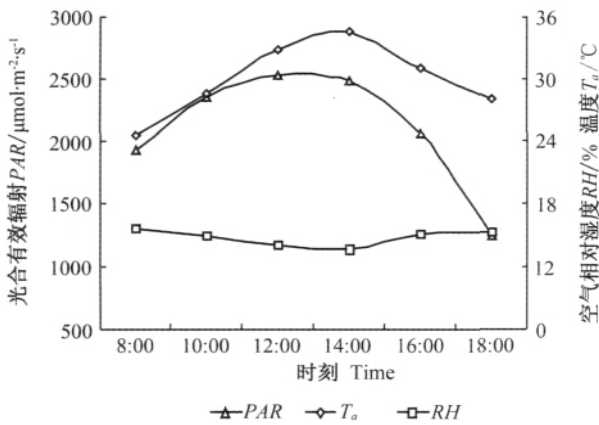


图 2 大气因子日变化

Fig. 2 Diurnal changes of environment factors

2.3 光合速率 (P_n)

不同混播比例下,白羊草 P_n 日变化均呈双峰曲线,且均具有明显的光合“午休”现象,低谷出现在

12:00 左右(图 3)。第 1 峰值均出现在 10:00 左右,且为日最高峰值 (B10D0, B8D2, B6D4, B5D5, B4D6, B2D8 分别为 24.42, 25.23, 27.37, 21.70, 23.29, 23.48 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), B6D4 最高,显著高于 B5D5 ($P < 0.05$),其余混播比例间无显著差异性。第 2 峰值 B6D4 和 B4D6 出现在 16:00 左右(分别为 21.75 和 17.30 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),其他混播比例均出现在 14:00 左右(B10D0, B8D2, B5D5, B2D8 分别为 24.02, 22.72, 20.25, 21.56 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),以 B10D0 和 B8D2 最高 ($P < 0.05$), B4D6 最低 ($P < 0.05$),其余混播比例间无显著差异性。

不同混播比例下,白羊草 P_n 日均值高低排序为: B8D2(19.98) > B6D4(19.40) > B2D8(18.62) > B10D0(17.43) > B4D6(17.19) > B5D5(15.57 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),其中以 B8D2, B6D4 和 B2D8 最高, B5D5 则最低 ($P < 0.05$)(表 2)。

表 2 不同混播比例下白羊草的气体交换参数

Table 1 Gas exchange characteristics of *Bothriochloa ischaemum* in different mixed sowing ratios Mean \pm SE

混播比例 Mixed sowing ratios	B10D0	B8D2	B6D4	B5D5	B4D6	B2D8
光合速率 P_n	17.43 \pm 0.58 ^b	19.98 \pm 0.58 ^a	19.40 \pm 0.30 ^a	15.57 \pm 0.58 ^c	17.19 \pm 0.41 ^b	18.62 \pm 0.42 ^{ab}
蒸腾速率 T_r	12.56 \pm 0.58 ^a	10.15 \pm 0.58 ^b	11.28 \pm 0.30 ^{ab}	11.69 \pm 0.58 ^{ab}	10.86 \pm 0.58 ^{ab}	12.80 \pm 0.59 ^a
水分利用效率 WUE	1.65 \pm 0.58 ^a	1.86 \pm 0.58 ^a	1.69 \pm 0.11 ^a	1.38 \pm 0.47 ^b	1.64 \pm 0.57 ^a	1.43 \pm 0.56 ^b
气孔导度 G_s	421.21 \pm 0.41 ^c	436.19 \pm 0.37 ^b	496.50 \pm 0.29 ^a	382.13 \pm 0.31 ^e	415.95 \pm 0.29 ^d	435.19 \pm 0.38 ^b
胞间 CO_2 浓度 C_i	268.75 \pm 0.32 ^a	267.44 \pm 0.31 ^b	250.90 \pm 0.32 ^d	244.65 \pm 0.18 ^e	237.61 \pm 0.29 ^f	252.52 \pm 0.28 ^c
气孔限制值 L_s	0.262 \pm 0.01 ^c	0.290 \pm 0.003 ^b	0.294 \pm 0.006 ^b	0.285 \pm 0.003 ^{bc}	0.313 \pm 0.006 ^a	0.278 \pm 0.004 ^c

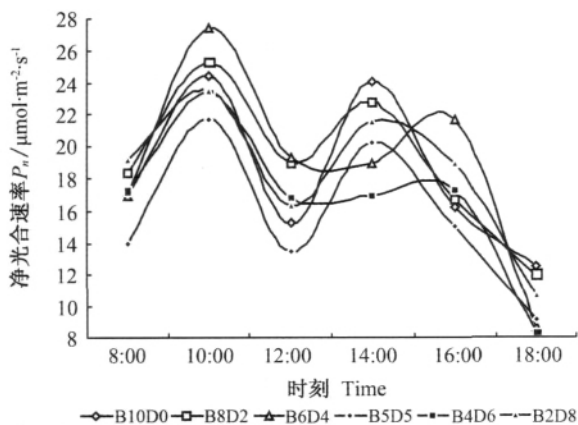


图 3 不同混播比例下白羊草叶片净光合速率日变化

Fig. 3 Diurnal changes of net photosynthetic rate (P_n) of *Bothriochloa ischaemum* in different mixed sowing ratios

2.4 蒸腾速率 (T_r)

除 B4D6 混播比例下白羊草 T_r 日变化呈双峰曲线外,其他比例下均呈单峰曲线(图 4)。B4D6 在 12:00 和 16:00 左右出现第 1 和第 2 峰值(分别为 13.01 和

12.07 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),以第 1 峰值较高。B8D2 在 10:00 左右出现单一峰值(为 12.02 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), B6D4, B5D5 和 B2D8 在 12:00 左右出现峰值(分别为 12.07, 12.84 和 14.33 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),而 B10D0 在 14:00 左右出现峰值(14.11 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。 T_r 日变化峰值以 B2D8 和 B10D0 最高, B8D2 和 B6D4 最低 ($P < 0.05$)。

不同混播比例下,白羊草 T_r 日均值高低排序为: B2D8(12.80) > B10D0(12.56) > B5D5(11.69) > B6D4(11.28) > B4D6(10.86) > B8D2(10.15 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),其中以 B8D2 的为最低 ($P < 0.05$),而其他比例间无显著差异(表 2)。

2.5 水分利用效率 (WUE_L)

不同混播比例下,白羊草 WUE_L 日变化均呈明显双峰曲线(图 5)。其中 B10D0, B8D2, B5D5 和 B4D6 第 1 峰值均出现在 10:00 左右(分别为 2.02, 2.10, 1.90 和 2.11 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),第 2 峰值均

在 14:00 左右出现(分别为 1.70, 2.05, 1.66 和 1.76 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 而 B6D4 和 B2D8 均在 10:00 和 16:00 左右出现第 1(分别为 2.38 和 2.13 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 和第 2 峰值(分别为 1.91 和 1.67 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 且第 1 峰值均为日最高值。

不同混播比例下, 白羊草 WUE_L 日均值高低顺序为: B8D2(1.86) > B6D4(1.69) > B10D0(1.65) > B4D6(1.64) > B2D8(1.43) > B5D5(1.38 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 其中 B5D5 和 B2D8 比例下显著最低 ($P < 0.05$), 其他比例间无显著差异(表 2)。

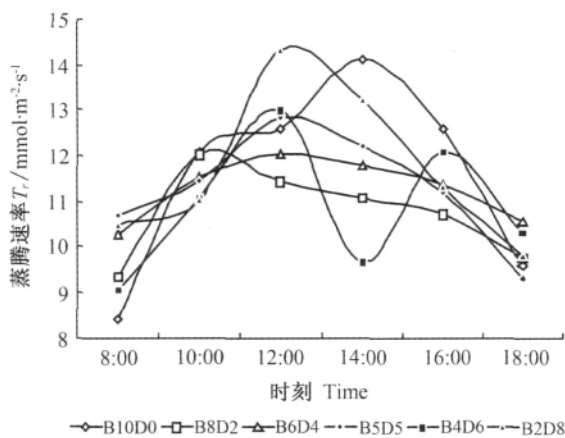


图 4 不同混播比例下白羊草叶片蒸腾速率日变化

Fig. 4 Diurnal changes of transpirations rate (T_r) of *Bothriochloa ischaemum* in different mixed sowing ratios

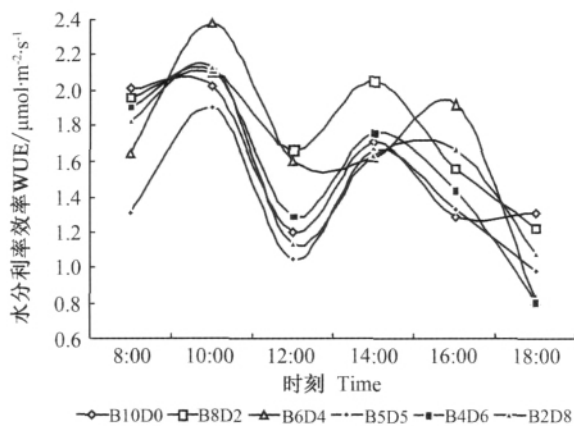


图 5 不同混播比例下白羊草叶片水分利用效率日变化

Fig. 5 Diurnal changes of photosynthetic water use efficiency (WUE_L) of *Bothriochloa ischaemum* in different mixed sowing ratios

2.6 气孔导度(G_s)

不同混播比例下, 白羊草叶片 G_s 日变化均呈双峰曲线, 分别在 10:00 和 14:00 左右出现峰值, 除 B6D4 比例下 G_s 日变化趋势最为剧烈外, 其他混播

比例变化较为平缓(图 6)。日均值高低顺序为: B6D4(496.50) > B8D2(436.19) > B2D8(435.19) > B10D0(421.21) > B4D6(415.95) > B5D5(382.13 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 以 B6D4 比例下显著最高, B5D5 比例下显著最低 ($P < 0.05$)(表 2)。

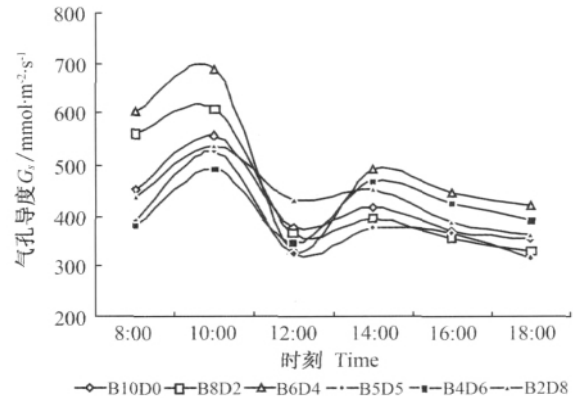


图 6 不同混播比例下白羊草叶片气孔导度日变化

Fig. 6 Diurnal changes of stomatal conductance (G_s) of *Bothriochloa ischaemum* in different mixed sowing ratios

2.7 胞间二氧化碳浓度(C_i)

不同混播比例下, 白羊草 C_i 日变化均呈先下降后上升的“U”型曲线, 即在 8:00 左右最高, 随后持续下降, 至 14:00 左右达到日最低值, 然后呈逐渐回升趋势(图 7)。日均值高低顺序为: B10D0(268.75) > B8D2(267.44) > B2D8(252.52) > B6D4(250.90) > B5D5(244.65) > B4D6(237.61 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), 以 B10D0 比例下显著最高, B4D6 比例下显著最低 ($P < 0.05$)(表 2)。

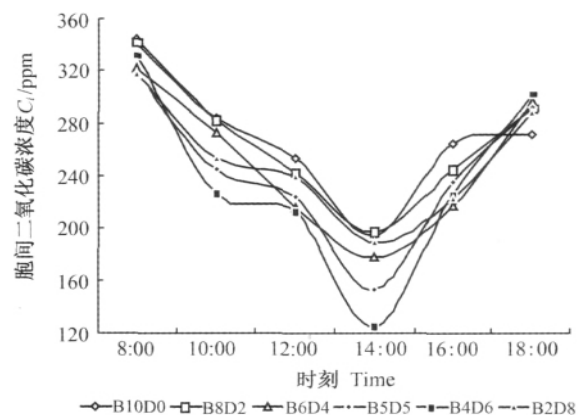


图 7 不同混播比例下白羊草叶片胞间 CO_2 浓度日变化

Fig. 7 Diurnal changes of intercellular CO_2 concentration (C_i) of *Bothriochloa ischaemum* in different mixed sowing ratios

2.8 气孔限制值(L_s)

不同混播比例下,白羊草 L_s 日变化曲线与 C_i 日变化曲线相反,呈先上升后下降的倒“U”型曲线,除 B4D6 比例下变化趋势较为剧烈外,其他比例下变化较为平缓,即从 8:00 开始缓慢上升,在 14:00 左右达到峰值,之后呈逐渐下降趋势(图 8)。日均值高低顺序为: B4D6 (0.313) > B6D4 (0.294) > B8D2 (0.290) > B5D5 (0.285) > B2D8 (0.278) > B10D0 (0.262),以 B4D6 比例下显著最高, B10D0, B5D5 和 B2D8 这 3 个比例下显著最低 ($P < 0.05$) (表 2)。

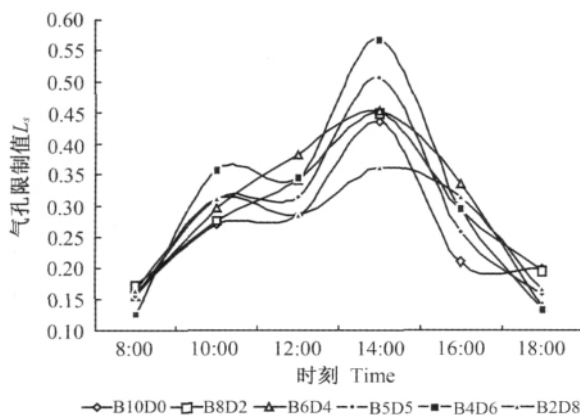


图 8 不同混播比例下白羊草气孔限制值日变化

Fig. 8 Diurnal change of stomatal limitation value of *Bothriochloa ischaemum* in different mixed sowing ratios

3 讨论与结论

植物叶片光合作用日变化过程反映出一天中植物进行物质积累与生理代谢的持续能力^[17-18]。自然条件下植物光合作用的日变化均有规律可循,变化多呈“双峰”或“单峰”曲线^[19]。本研究中,白羊草在不同混播比例下 P_n 日变化动态相似,具有明显的光合“午休”现象。一般认为,植物光合“午休”现象是由气孔因素和非气孔因素所导致,气孔因素是由于中午田间光照、温度和湿度等环境因子的变化引起植物气孔部分关闭, CO_2 进入叶片受阻而致使光合下降,而非气孔因素是由于叶肉细胞自身羧化酶活性下降而引起 P_n 降低^[20]。根据 Farquhar 和 Sharkey^[21]的观点,只有当 P_n 和 C_i 变化方向相同,两者同时减小,且气孔限制值 L_s 增大时,可以认为 P_n 的下降主要是由 G_s 引起的,否则认为 P_n 下降的原因要归于叶肉细胞羧化能力的降低。根据这一判断依据, B4D6 和 B2D8 组合下,在 10:00—12:00 时

段,白羊草 P_n 和 C_i 下降的同时伴随着 L_s 的下降,因此光合“午休”现象的主要原因是非气孔因素,其他混播组合下,在 10:00—12:00 时段, P_n 和 C_i 下降的同时伴随着 L_s 的上升,则引起该光合“午休”的主要原因是气孔因素。

在禾本科和豆科混播草地中,当 2 种物种均占有不同的生态位时,对光照、水分、养分利用的时间和空间不同,会表现出一定的互惠共生关系^[22],通常情况下,禾本科牧草生长倾向于受到氮素限制,而豆科牧草可与固氮菌共生,倾向于受到磷限制^[23]。混播条件下豆科牧草可为禾本科牧草提供一定量的氮素,而前者可活化土壤中的磷,从而达到相互促进的效果^[24]。有研究表明,氮素缺乏或过量会导致叶绿素含量、同化物合成、酶含量和酶活性的下降,进而降低光合速率^[25]。本研究中, B10D0 为白羊草单播,不同土层土壤储水量均较高,除叶片 P_n 日峰值较高外, P_n , T_r 和 WUE_L 日均值均处于中等水平,说明其光合作用可能受到氮素亏缺的影响。郑伟等^[26]对不同混播方式下豆禾混播草地种间竞争关系的研究表明,禾本科牧草的竞争力在生育期内强于豆科牧草,且随着禾本科牧草混播比例的增大,禾草竞争力会提高,而豆科牧草竞争力在降低。在白羊草所占比例较大的 B8D2 和 B6D4 混播组合下,白羊草 P_n 日变化峰值、日均值和 WUE_L 显著高于其他混播比例,说明这 2 种比例有利于白羊草生长发育和光合能力提高。多数研究表明,豆科和禾本科在按照 1:1 比例混播时,种间竞争最为激烈^[27],在 B5D5 比例下,白羊草 P_n 和 WUE_L 日均值显著最低,同时 0~380 cm 土层土壤储水量也显著最低,表明白羊草与达乌里胡枝子在该比例下存在包括对土壤水分的激烈竞争,并限制了其光合能力。王平等^[23]通过对羊草 (*Leymus chinensis*) 与沙打旺、杂花苜蓿 (*Medicago rivularis*) 混播的研究表明,当豆科牧草的混播比例越高对羊草的抑制作用越强。在 B2D8 和 B4D6 比例下,白羊草 P_n 和 WUE_L 峰值较低, T_r 峰值较高,可能是因为在这 2 个比例中达乌里胡枝子所占比例较大,其对白羊草造成的种间竞争大于白羊草种内竞争,抑制了其光合作用。

本研究结果表明,相比单播 (B10D0) 和其他混播 (B5D5, B4D6 和 B2D8) 草地,虽然 B8D2 和 B6D4 2 种比例草地土壤储水量处于中等水平,但白羊草均具有较高的 P_n 日均值,较低的 T_r 日均值和较高的 WUE_L 日均值,说明该 2 种组合比例有利于改善白羊草光合作用,提高其叶片水分利用效率。本研

究主要探讨不同行比组合下白羊草光合生理日变化特征,但受测定生育期和指标限制,仍需要从农学和植物生态学角度进一步系统研究二者生长发育、生物量、土壤水分利用特征以及种间关系,以确定其最佳的混播比例组合。

参考文献

- [1] 任继周,侯扶江.要正确对待西部种草[J].草业科学,2002,19(2):1-6
- [2] 常生华,侯扶江,于应文,等.黄土丘陵沟壑区三种豆科人工草地的植被与土壤特征[J].生态学报,2004,24(5):932-937
- [3] 张晓红,徐炳成,李凤民.密度对三种豆科牧草生产力和水分利用率的影响[J].草地学报,2007,15(6):593-598
- [4] 徐炳成,山仑.半干旱黄土丘陵区白羊草人工草地生产力和土壤水分特征研究[J].草业科学,2004,21(6):6-10
- [5] 徐朗然,张继敏,丁士友.黄土高原白羊草草原的基本特征及其地理学意义[J].西北植物学报,1997,17(1):88-93
- [6] 焦菊英,张振国,贾燕锋,等.陕北黄土沟壑区撂荒地自然恢复植被的组成结构与数量分类[J].生态学报,2008,28(1):93-100
- [7] 徐伟洲,徐炳成,段东平,等.不同水肥条件下白羊草光合生理生态特征研究 I.光合生理日变化[J].草地学报,2010,18(5):629-635
- [8] 王满意,梁宗锁,杨超,等.陕北丘陵沟壑区不同立地白羊草水分特征及群落生物量研究[J].西北农林科技大学学报,2008,36(1):93-100
- [9] 李琪,张金屯,高洪文.山西高原三种白羊草群落的生物量研究[J].草业学报,2003,12(1):53-58
- [10] 黄锋华,董宽虎.白羊草灌丛草地植物量及优势种牧草营养动态研究[J].草原与草坪,2007(2):14-17
- [11] 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
- [12] 包桂荣,白长寿,姚锦秋,等.不同混播比例对两种牧草生长发育的影响[J].内蒙古民族大学学报,2007,22(6):648-650
- [13] 黄顶,张英俊,韩建国,等.白三叶、多年生黑麦草和鸭茅光合生理生态特性研究[J].中国农业大学学报,2006,11(2):44-48
- [14] De Wit C T. On competition [J]. Verslagen van Landbouwkundige Onderzoekingen,1960,66(1):1-82
- [15] Berry J A, Downton W J S. Environmental regulation of photosynthesis [M]. New York: Academic Press,1982:263-343
- [16] Fischer R A, Turner N C. Plant productivity in the arid and semiarid zones [J]. Annual Review of Plant Physiology,1978,29(1):277-317
- [17] Mandal K J, Sinha A C. Nutrient management effects on light interception, photosynthesis, growth, dry-matter production and yield of Indian mustard (*Brassica juncea*) [J]. Journal of Agronomy and Crop Science,2004,190(2):119-129
- [18] Palmqvist K, Sundberg B. Light use efficiency of dry matter gain in five macro-lichens relative impact if microclimate conditions and species-specific traits [J]. Plant Cell & Environment,2000,23(1):1-14
- [19] 杨甲定,刘志民.引种于青藏高原的大田玉米研究:光合作用日变化的特点[J].作物学报,2002,28(4):475-479
- [20] 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
- [21] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. Annual Review of Plant Physiology,1982,33(1):317-345
- [22] De wit C T, Bergh J P van den. Competition between herbage plants [J]. Netherlands Journal of Agricultural Science,1965,13(1):212-221
- [23] 王平,周道玮,张宝.禾-豆混播草地种间竞争与共存[J].生态学报,2009,29(5):2560-2567
- [24] Zhang F S, Li L. Using competitive and facilitative interactions in intercropping systems enhances crop productivity and nutrient-use efficiency [J]. Plant Soil,2003,248(1):205-312
- [25] Furbank R T, Foyer C H, Walker D A. Regulation of photosynthesis in isolated spinach chloroplasts during orthophosphate limitation [J]. Biochimica et Biophysica Acta,1987,894(3):552-561
- [26] 郑伟,朱进忠,库尔班,等.不同混播方式下豆禾混播草地种间竞争动态研究[J].草地学报,2010,18(4):568-575
- [27] Zand E, Beckie J. Competitive ability of hybrid and open-pollinated canola (*Brassica napus*) with oat (*Avena fatua*) [J]. Canadian Journal of Plant Science,2002,82(1):473-480

(责任编辑 刘云霞)