

施氮和供水对混播和单播白羊草叶片 叶绿素荧光特性的影响

苏国霞¹, 丁文利¹, 刘金彪¹, 李敏¹, 王智^{1,2}, 徐炳成^{1,2,①}

(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 西安 712100;

2. 中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西 西安 712100)

摘要: 为明确干旱条件下混播和施氮对白羊草 (*Bothriochloa ischaemum* (Linn.) Keng) 叶片叶绿素荧光参数的影响, 采用盆栽法并设置不同混播比例 (白羊草与柳枝稷 (*Panicum virgatum* Linn.) 混播比例分别为 8:0、6:2、4:4 和 2:6)、施氮水平 (即不施氮和 1 kg 干土施 0.1 g 纯氮) 和供水条件 (即正常供水和干旱胁迫 6 d 后复水) 对白羊草叶片叶绿素荧光参数的变化进行比较分析; 在此基础上, 采用一般线性模型分析这 3 个因素及其交互作用对白羊草叶绿素荧光参数的影响效应。结果显示: 正常供水条件下, 各处理组白羊草的最大光化学效率 (F_v/F_m)、实际光化学效率 (Φ_{PSII})、表观光合电子传递速率 (ETR)、光化学淬灭系数 (qP) 和非光化学淬灭系数 (NPQ) 均无明显变化。干旱及复水条件下, 不施氮处理组白羊草的 F_v/F_m 值在干旱胁迫 6 d (即土壤相对含水量最低) 时降至最低值, 并在复水 2 d 后恢复至与正常供水条件下相近的水平, 而施氮处理组的 F_v/F_m 值则一直保持与正常供水条件下相近的水平; 不论施氮与否, 各处理组白羊草的 Φ_{PSII} 、 ETR 、 qP 和 NPQ 值基本上均表现为在干旱胁迫 6 d 时达到最高值, 并在复水 2 d 后恢复至正常供水条件下各参数值的 90% 以上。总体上看, 混播白羊草的 qP 和 ETR 值均高于单播白羊草, 而其 NPQ 值则低于后者。统计分析结果表明: 混播比例、施氮水平和供水条件 3 个因素间的交互作用对白羊草的 Φ_{PSII} 、 qP 和 ETR 值无显著影响, 施氮水平对 NPQ 值的单独作用、施氮水平和混播比例的交互作用对 F_v/F_m 值以及施氮水平和供水条件的交互作用对 ETR 值也无显著影响, 但这 3 个因素的单独作用及两两因素间的交互作用对白羊草其余叶绿素荧光参数均有显著或极显著影响。研究结果表明: 一定程度的干旱胁迫有利于提高白羊草叶片 PS II 反应中心的开放程度、光合电子传递速率和热耗散过剩光能的能力; 在干旱胁迫条件下, 施氮有助于白羊草叶片维持 PS II 反应中心的活性和光化学效率; 并且, 与柳枝稷适度混播可改善白羊草叶片的光合性能, 提高其种间竞争适应性。

关键词: 白羊草; 混播比例; 柳枝稷; 施氮; 干旱胁迫; 叶绿素荧光参数

中图分类号: Q945.78; Q948.11; S543⁺.9 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2017)01-0010-11

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2017.01.02

Effects of nitrogen applying and water supplying on leaf chlorophyll fluorescence characteristics of pure and mixed sowing *Bothriochloa ischaemum* SU Guoxia¹, DING Wenli¹, LIU Jinbiao¹, LI Min¹, WANG Zhi^{1,2}, XU Bingcheng^{1,2,①} (1. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Northwest A & F University, Xi'an 712100, China; 2. Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Xi'an 712100, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2017, 26(1): 10-20

Abstract: In order to figure out the effects of mixed sowing and nitrogen applying on leaf chlorophyll fluorescence parameters of *Bothriochloa ischaemum* (Linn.) Keng under drought condition, a pot-culture method was employed to compare and analyze the changes in leaf chlorophyll fluorescence parameters of

收稿日期: 2016-06-13

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(41371509); 国家教育部新世纪优秀人才支持计划项目(NCET-11-0444)

作者简介: 苏国霞(1990—),女,山西忻州人,硕士研究生,研究方向为植物生理生态学。

①通信作者 E-mail: Bexu@ms.iswc.ac.cn

B. ischaemum cultivated under different mixed sowing ratios (*B. ischaemum* mixed sowing with *Panicum virgatum* Linn. at the ratio of 8:0, 6:2, 4:4 and 2:6, respectively), nitrogen applying levels (no nitrogen applying and applying 0.1 g pure nitrogen into 1 kg dry soil) and water supplying conditions (normal water supplying and rewatering after drought stress for 6 d). On this basis, general linear model was used to analyze the influences of these three factors and their interaction on chlorophyll fluorescence parameters of *B. ischaemum*. The results show that there is no obvious change in the maximal photochemical efficiency (F_v/F_m), actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}), apparent photosynthetic electron transport rate (ETR), photochemical quenching coefficient (qP) and non-photochemical quenching coefficient (NPQ) of *B. ischaemum* in all treatment groups under normal water supplying condition. Under drought and rewatering condition, F_v/F_m value of *B. ischaemum* in no nitrogen applying treatment group drops to the lowest value at drought stress for 6 d (when soil relative water content is the lowest), and is back to close level under normal water supplying condition at rewatering for 2 d, while F_v/F_m value in nitrogen applying treatment group is always near to the level under normal water supplying condition. Regardless of nitrogen application, Φ_{PSII} , ETR , qP and NPQ values in all treatment groups basically reach the highest value at drought stress for 6 d, and restore to more than 90% of all values under normal water supplying condition after rewatering for 2 d. In general, qP and ETR values of mixed sowing *B. ischaemum* are higher than those of pure sowing *B. ischaemum*, while NPQ value is lower than that of the latter. Statistical analysis result shows that interaction among three factors including mixed sowing ratio, nitrogen application level and water supplying condition has no significant effect on Φ_{PSII} , qP and ETR values of *B. ischaemum*, and single action of nitrogen application level on NPQ value, interaction between nitrogen applying level and mixed sowing ratio on F_v/F_m value, and interaction between nitrogen applying level and water supplying condition on ETR value are also not significant. However, single action and interaction between two factors of the three factors have significant or extremely significant effects on other chlorophyll fluorescence parameters of *B. ischaemum*. In conclusion, a certain degree of drought stress would be beneficial for enhancing open proportion, photosynthetic electron transport rate and heat dissipation for excess luminous energy of PS II action center in leaf of *B. ischaemum*; under drought stress condition, nitrogen applying helps to maintain activity and photochemical efficiency of PS II action center in leaf of *B. ischaemum*; and appropriately mixed sowing with *P. virgatum* can improve the photosynthetic performance of leaf of *B. ischaemum* and increase its interspecific competitive adaptability.

Key words: *Bothriochloa ischaemum* (Linn.) Keng; mixed sowing ratio; *Panicum virgatum* Linn.; nitrogen applying; drought stress; chlorophyll fluorescence parameter

在全球气候变化背景下,氮沉降和干旱胁迫相互伴生、相互耦合,共同对陆地生态环境产生显著影响^[1]。氮沉降可提高土壤中可利用氮的含量,缓解土壤的氮限制,从而改变植物对氮的吸收和利用,使不同物种对不同形态氮的利用效率改变,最终导致植物的种间竞争关系发生变化^[2]。植物叶绿素荧光分析技术被视为研究植物光合作用与环境关系的内在探针^[3];最大光化学效率(F_v/F_m)^[4]、实际光化学效率(Φ_{PSII})^[5]、表观光合电子传递速率(ETR)^[6]、光化学淬灭系数(qP)和非光化学淬灭系数(NPQ)^[7]等叶绿素荧光参数更具有“内在性”特点,可反映植物叶片 PS II 反应中心对光能的吸收、传递、分配及耗散等各方面能力,因此,可通过该技术来研究植物光合性能对氮沉降和干旱胁迫的响应,进而探讨全球气候变化对植物生态适应性及其种间竞争关系的影响。

中国的黄土丘陵半干旱区是典型的生态脆弱区,降水量少且年季分布不均^[8];在维持黄土丘陵半干旱区的生态功能和经济发展过程中,草地具有重要作用,但该区域的草地一直存在优良草种特别是禾本科(Poaceae)牧草种类单一、结构不合理、稳定性差、生产力低等问题。与单播草地相比,混播草地具有抗逆性强、产草量和营养价值高及改善土壤质量等优势^[9],因此,选择优良牧草草种构建混播草地,对建立优质高效的人工草地具有重要意义^[10]。白羊草(*Bothriochloa ischaemum* (Linn.) Keng)为禾本科孔颖草属(*Bothriochloa* Kuntze)多年生草本植物,喜温湿中等的沙壤土环境,具有分蘖力强、须根发达、耐旱、耐践踏、固土保水力强等特性,是黄土高原丘陵区植被恢复过程中重要的乡土草种之一^[11]。柳枝稷(*Panicum virgatum* Linn.)为禾本科黍属(*Panicum*

Linn.) 多年生暖季型丛生草本植物,原产于中美洲和北美洲,具有生物量高、根系发达等优点^[12];在陕北安塞地区柳枝稷还表现出良好的水土保持能力和较高的生产潜力^[13],与豆科(Fabaceae)饲草混播还可表现出较强的竞争能力^[14-15]。

白羊草和柳枝稷均为 C_4 植物,具有较高的光合速率和水氮利用率^[16]。目前,关于白羊草和柳枝稷的光合生理特征及其与其他植物混播后和不同水肥条件下的光合生理特征等均有研究报道^[17-21],但对白羊草和柳枝稷混播后二者的光合生理特征变化尚未见研究报道,混播后二者对土壤水分短期变化及氮素水平变化的响应也未知。鉴于此,作者对白羊草和柳枝稷进行不同比例混播,并设置不同施氮水平和供水条件,对白羊草生长土壤的相对含水量及其叶片的叶绿素荧光参数进行比较分析,以期探明混播后白羊草和柳枝稷的光合生理特征与生境中水氮条件的互作关系,为黄土丘陵半干旱区禾本科植物的人工混播草地建设和管理提供科学依据,并对全面评价全球气候变化下柳枝稷的生态风险奠定研究基础。

1 材料和方法

1.1 材料

供试白羊草和柳枝稷(品种‘Alamo’)的种子分别于 2012 年 10 月和 2011 年 10 月采自中国科学院安塞水土保持综合试验站山地试验场,种子晒干后在自然状态下储藏于实验室中。

栽培土壤采用陕北天然草地 0~30 cm 土层的黄绵土,土壤中有有机质、全氮、全磷和全钾含量分别为 2.70、0.17、0.63 和 19.70 $g \cdot kg^{-1}$,速效氮、速效磷和速效钾含量分别为 11.22、6.55 和 94.85 $mg \cdot kg^{-1}$,土壤 pH 8.21,田间最大持水量 20%。栽培容器为高 16 cm、内径 20 cm 且封底的 PVC 管,装土前在 PVC 管底部铺 1 层碎石,并沿 PVC 管内壁放置 1 根内径 2 cm 的 PVC 管作为灌水管。

实验用尿素(陕西陕化化肥股份有限公司)的有效氮含量为 46.7%。

1.2 方法

1.2.1 播种及处理方法 盆栽控制实验在黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室的室外防雨棚中进行。分别设置混播比例、施氮水平和供水条件 3 个因素,共 16 个处理组。混播比例处理采用生态

替代法,共设置 4 个水平,即白羊草(B)和柳枝稷(L)的株数比为 8:0、6:2、4:4 和 2:6。施氮水平设置不施氮(N0)和施氮(N1) 2 个水平,N1 处理的施氮水平为 1 kg 干土施 0.1 g 纯氮(即 0.214 1 g 尿素),一次性施入土壤中并混匀。供水条件设置正常供水和干旱及复水 2 个水平,前者的土壤相对含水量在整个处理期间均保持在田间最大持水量的(80±5)%;后者的土壤相对含水量首先从田间最大持水量的(80±5)%自然下降至田间最大持水量的(20±5)%,然后复水至田间最大持水量的(80±5)%。

于 2013 年 4 月初播种,苗期维持正常供水,待多数幼苗长至 5 叶时间苗,按照上述实验设置,每管保留生长基本一致的幼苗 8 株,并在土表覆盖 2 mm 厚珍珠岩。每处理 3 管,每管视为 1 个重复,共 48 管。

于 2013 年 7 月 24 日(白羊草和柳枝稷均处于抽穗期,且白羊草的株高显著高于柳枝稷)开始进行控水处理。于每日 18:00 采用称重法测量各处理组的土壤相对含水量。由于不同处理条件下土壤相对含水量的下降速率不同,各处理组的复水时间略有差异,复水后维持正常供水,于 8 月 5 日结束实验。

1.2.2 叶绿素荧光参数的测定 采用 Imaging-PAM 多功能调制荧光成像系统(德国 WALZ 公司)测定白羊草叶片的叶绿素荧光参数。自 7 月 24 日开始,每隔 1 d 测定 1 次;在测定日清晨 6:00 将白羊草移到实验室内,暗适应 30 min;每管选取 1 株苗,随机选取植株上部新近充分展开的 2 枚叶片进行相关指标测定。采用相对较弱的测量光(0.5 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)测得初始荧光(F_0);随后,脉冲 0.8 s,测定强闪光(1580 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)下的最大荧光(F_m);然后,打开光化光(200 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$),每 20 s 触发 1 次饱和脉冲,持续 5 min,测定各叶绿素荧光参数,包括最大光化学效率(F_v/F_m)、实际光化学效率(Φ_{PSII})、表观光合电子传递速率(ETR)、光化学淬灭系数(qP)和非光化学淬灭系数(NPQ)。在 Kinetics 窗口检测各叶绿素荧光参数的动力学变化曲线,相应数据直接从 Report 窗口导出^[18]。

1.3 数据统计及分析

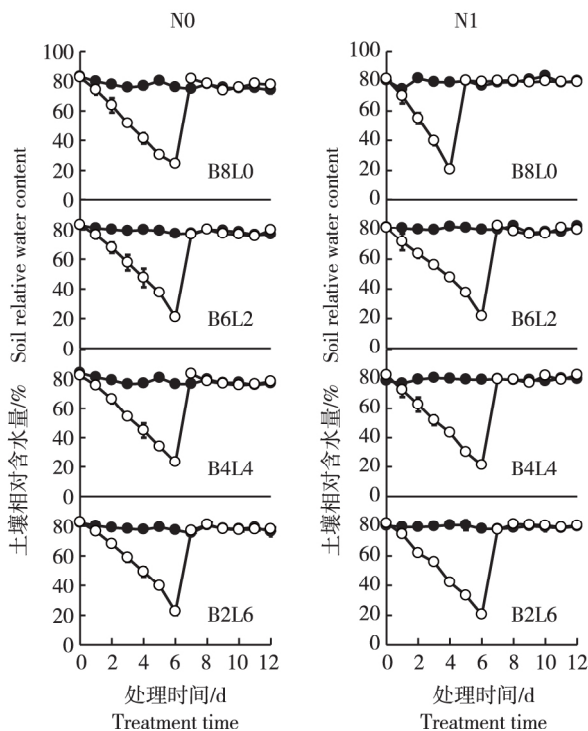
采用 EXCEL 2007 软件整理相关实验数据;采用 SPSS 17.0 统计分析软件进行单因素方差分析(one-way ANOVA),其中,不同混播比例处理间各指标的差异显著性分析采用最小显著差异法(LSD),不同施氮水平处理间各指标的差异显著性分析采用 *t* 检验

法(*t*-test);采用一般线性模型分析 3 个因素间的交互作用;采用 SigmaPlot 12.5 软件绘图。

2 结果和分析

2.1 对土壤相对含水量的影响

实验期间,在不同施氮水平及供水条件下,将白羊草(B)与柳枝稷(L)按照不同比例混播后,各处理组土壤相对含水量的变化见图 1。由图 1 可见:在正常供水条件下,各处理组的土壤相对含水量无明显变化,均保持在田间最大持水量的(80±5)%。在干旱及复水条件下,自然干旱 6 d 时不施氮的 4 个处理组以及施氮的 B6L2、B4L4 和 B2L6(白羊草与柳枝稷的混播比例分别为 6:2、4:4 和 2:6,下同) 3 个处理组的土壤相对含水量降至最低,即约为田间最大持水量的



—●—: 正常供水 Normal water supplying; —○—: 干旱及复水 Drought and rewating. NO: 不施氮 No nitrogen applying; N1: 施氮 (1 kg 干土施 0.1 g 纯氮) Nitrogen applying (applying 0.1 g pure nitrogen into 1 kg dry soil). B8L0: 混播比例 8:0 Mixed sowing ratio of 8:0; B6L2: 混播比例 6:2 Mixed sowing ratio of 6:2; B4L4: 混播比例 4:4 Mixed sowing ratio of 4:4; B2L6: 混播比例 2:6 Mixed sowing ratio of 2:6.

图 1 在不同施氮水平和供水条件下白羊草与柳枝稷不同混播比例对土壤相对含水量的影响

Fig. 1 Effect of different mixed sowing ratios of *Bothriochloa ischaemum* (Linn.) Keng and *Panicum virgatum* Linn. on soil relative water content under different nitrogen applying levels and water supplying conditions

20%;仅施氮的 B8L0(白羊草与柳枝稷的混播比例为 8:0,下同)处理组的土壤相对含水量在自然干旱 4 d 时降至最低。

2.2 对白羊草叶片叶绿素荧光参数的影响

在正常供水和干旱及复水条件下,施氮水平及白羊草与柳枝稷混播比例对白羊草叶片叶绿素荧光参数平均值的影响见表 1;混播比例、施氮水平和供水条件 3 个因素及其交互作用对白羊草叶片叶绿素荧光参数影响效应的统计分析结果见表 2。

2.2.1 对最大光化学效率(F_v/F_m)的影响 实验结果(表 1)表明:在正常供水条件下,各处理组(包括 2 个施氮水平和 4 个混播比例)白羊草叶片的 F_v/F_m 值均相对稳定,不施氮和施氮条件下白羊草叶片的 F_v/F_m 值分别为 0.795~0.809 和 0.802~0.815;且当混播比例相同时,施氮与不施氮条件下白羊草的 F_v/F_m 值总体上无显著差异,仅 B6L2 处理组有显著差异($P<0.05$)。不施氮条件下, B8L0 和 B4L4 处理组的白羊草 F_v/F_m 值显著高于 B6L2 和 B2L6 处理组,且白羊草的 F_v/F_m 值在 B8L0 与 B4L4 处理组以及 B6L2 和 B2L6 处理组间均无显著差异;施氮条件下, B8L0 处理组的白羊草 F_v/F_m 值显著高于 B2L6 处理组,而 B6L2 和 B4L4 处理组的白羊草 F_v/F_m 值居中且无显著差异,并且与 B8L0 和 B2L6 处理组间均无显著差异。在干旱及复水条件下,当土壤相对含水量降至最低且混播比例相同时,施氮处理组的白羊草 F_v/F_m 值均显著高于不施氮处理组;而在施氮水平相同时,混播比例不同的处理组中白羊草的 F_v/F_m 值均无显著差异。

在不同施氮水平和供水条件下,白羊草与柳枝稷混播比例对白羊草叶片 F_v/F_m 值的影响见图 2。结果表明:干旱及复水条件下,不施氮时 B8L0、B6L2、B4L4 和 B2L6 处理组的白羊草 F_v/F_m 值均随土壤相对含水量降低而逐渐下降,并在土壤相对含水量最低时(处理 6 d)降至最低,分别较正常供水条件下降低了 5.07%、3.40%、5.32% 和 3.27%,差异达显著水平,并在复水 2 d(处理 8 d)后恢复至与正常供水条件下相近的水平,施氮时各处理组的白羊草 F_v/F_m 值变化不明显,且当土壤相对含水量降至最低时无显著差异。

统计分析结果(表 2)表明:混播比例、施氮水平、供水条件以及施氮水平与供水条件的交互作用均可极显著($P<0.01$)影响白羊草的 F_v/F_m 值,混播比例

表 1 在不同施氮水平和供水条件下白羊草与柳枝稷不同混播比例对白羊草叶片叶绿素荧光参数平均值的影响 ($\bar{X} \pm SE$)¹⁾
 Table 1 Effect of different mixed sowing ratios of *Bothriochloa ischaemum* (Linn.) Keng and *Panicum virgatum* Linn. on averages of chlorophyll fluorescence parameters of leaf of *B. ischaemum* under different nitrogen applying levels and water supplying conditions ($\bar{X} \pm SE$)¹⁾

处理 Treatment		F_v / F_m	Φ_{psII}	ETR	qP	NPQ
混播比例 Mixed sowing ratio	施氮水平 ²⁾ Nitrogen applying level ²⁾					
正常供水 Normal water supplying						
8:0	N0	0.809±0.001aA	0.365±0.003aAB	30.971±0.717aB	0.618±0.004aC	0.449±0.004aA
	N1	0.815±0.002aA	0.365±0.001aAB	29.333±0.516aB	0.566±0.005bC	0.446±0.003aB
6:2	N0	0.795±0.002bB	0.360±0.004aB	34.400±0.606aA	0.658±0.006aA	0.413±0.002bB
	N1	0.810±0.002aAB	0.353±0.006aB	30.533±0.561bB	0.608±0.008bB	0.466±0.008aA
4:4	N0	0.808±0.001aA	0.357±0.005aB	29.771±0.393aB	0.608±0.005bC	0.417±0.005aB
	N1	0.809±0.006aAB	0.365±0.003aAB	30.210±0.422aB	0.628±0.004aB	0.420±0.007aC
2:6	N0	0.796±0.001aB	0.372±0.002aA	31.500±0.610aB	0.632±0.002aB	0.442±0.005aA
	N1	0.802±0.002aB	0.378±0.005aA	32.495±0.355aA	0.631±0.006aA	0.419±0.004bC
干旱及复水 Drought and rewating						
8:0	N0	0.768±0.002bA	0.461±0.003aA	38.167±0.491aB	0.750±0.003aB	0.605±0.004aA
	N1	0.810±0.001aA	0.430±0.004bA	36.100±0.346bC	0.675±0.004bB	0.548±0.009bB
6:2	N0	0.768±0.001bA	0.456±0.004aA	42.567±0.133aA	0.775±0.001aA	0.522±0.004bC
	N1	0.803±0.005aA	0.433±0.004bA	37.067±0.353bAB	0.706±0.002bA	0.569±0.002aA
4:4	N0	0.765±0.002bA	0.439±0.003aA	35.933±0.203aC	0.734±0.001aC	0.565±0.002aB
	N1	0.813±0.004aA	0.430±0.001bA	36.433±0.219aBC	0.714±0.002bA	0.513±0.004bC
2:6	N0	0.770±0.004bA	0.455±0.002aA	37.267±0.260aB	0.749±0.002aB	0.599±0.005aA
	N1	0.806±0.002aA	0.437±0.000bA	37.433±0.033aA	0.711±0.001bA	0.525±0.004bC

1) F_v / F_m : 最大光化学效率 The maximal photochemical efficiency; Φ_{psII} : 实际光化学效率 Actual photochemical efficiency; ETR: 表观光合电子传递速率 Apparent photosynthetic electron transport rate; qP: 光化学淬灭系数 Photochemical quenching coefficient; NPQ: 非光化学淬灭系数 Non-photochemical quenching coefficient. 不同小写字母表示混播比例相同时各施氮处理间差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases indicate the significant difference ($P < 0.05$) among different nitrogen applying treatments at the same mixed sowing ratio; 不同大写字母表示施氮水平相同时各混播比例处理间差异显著 ($P < 0.05$) Different capitals indicate the significant difference ($P < 0.05$) among different mixed sowing ratio treatments at the same nitrogen applying level.

2) N0: 不施氮 No nitrogen applying; N1: 施氮(1 kg 干土施 0.1 g 纯氮) Nitrogen applying (applying 0.1 g pure nitrogen into 1 kg dry soil).

表 2 白羊草和柳枝稷混播比例(A)、施氮水平(B)、供水条件(C)及其交互作用对白羊草叶片叶绿素荧光参数影响效应的分析结果¹⁾
 Table 2 Analysis result of influences of mixed sowing ratio of *Bothriochloa ischaemum* (Linn.) and *Panicum virgatum* Linn. (A), nitrogen applying level (B) and water supplying condition (C) and their interaction on chlorophyll fluorescence parameters of leaf of *B. ischaemum*¹⁾

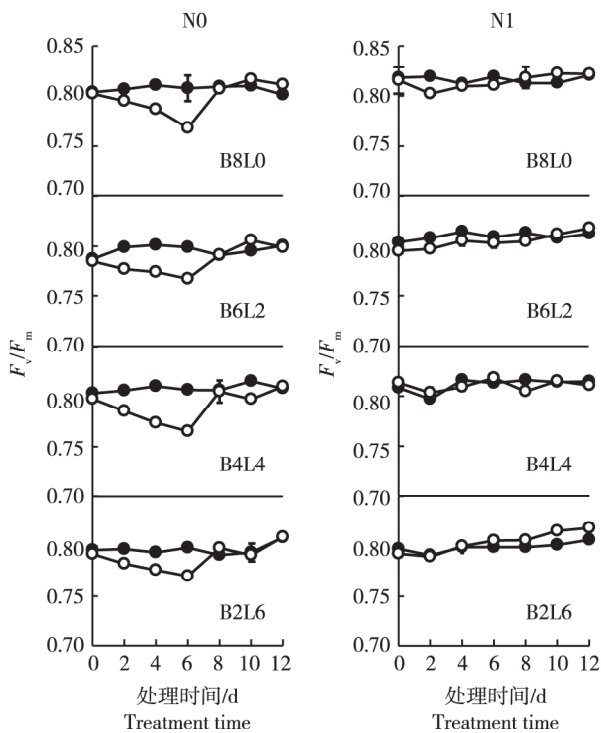
变异来源 Source of variation	df	F_v / F_m	Φ_{psII}	ETR	qP	NPQ
A	3	5.958**	10.769**	18.114**	36.544**	33.946**
B	1	285.979**	30.045**	20.106**	255.459**	0.006
C	1	160.926**	2095.897**	452.771**	2379.255**	2288.701**
A×B	3	0.518	4.446*	19.934**	40.266**	42.762**
A×C	3	3.031*	5.224**	4.241*	3.181*	25.262**
B×C	1	143.237**	43.415**	2.021	39.361**	32.675**
A×B×C	3	4.036*	0.870	0.537	0.413	13.856**

1) df: 自由度 Free degree; F_v / F_m : 最大光化学效率 The maximal photochemical efficiency; Φ_{psII} : 实际光化学效率 Actual photochemical efficiency; ETR: 表观光合电子传递速率 Apparent photosynthetic electron transport rate; qP: 光化学淬灭系数 Photochemical quenching coefficient; NPQ: 非光化学淬灭系数 Non-photochemical quenching coefficient. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

与供水条件以及 3 个因素间的交互作用均能够显著影响其 F_v / F_m 值,仅混播比例与施氮水平的交互作用对其 F_v / F_m 值无显著影响。

2.2.2 对实际光化学效率(Φ_{psII})的影响 实验结果(表 1)表明:在正常供水条件下,各处理组(包括

2 个施氮水平和 4 个混播比例)白羊草叶片的 Φ_{psII} 值均无明显变化,其中,不施氮和施氮条件下白羊草叶片的 Φ_{psII} 平均值分别为 0.357~0.372 和 0.353~0.378;且当混播比例相同时施氮与不施氮条件下白羊草的 Φ_{psII} 值无显著差异。不施氮条件下,B8L0 与



—●—: 正常供水 Normal water supplying; —○—: 干旱及复水 Drought and rewatering. N0: 不施氮 No nitrogen applying; N1: 施氮 (1 kg干土施0.1 g纯氮) Nitrogen applying (applying 0.1 g pure nitrogen into 1 kg dry soil). B8L0: 混播比例 8:0 Mixed sowing ratio of 8:0; B6L2: 混播比例 6:2 Mixed sowing ratio of 6:2; B4L4: 混播比例 4:4 Mixed sowing ratio of 4:4; B2L6: 混播比例 2:6 Mixed sowing ratio of 2:6.

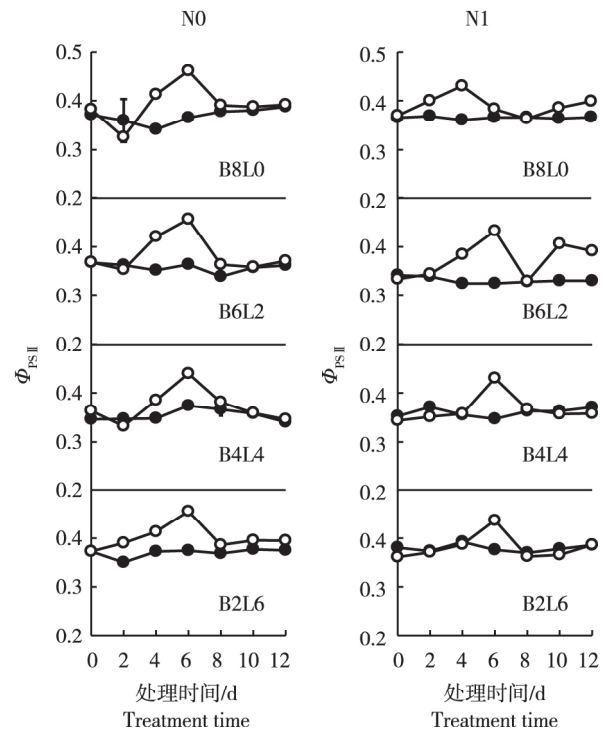
图 2 在不同施氮水平和供水条件下白羊草与柳枝稷不同混播比例对白羊草叶片最大光化学效率 (F_v/F_m) 的影响

Fig. 2 Effect of different mixed sowing ratios of *Bothriochloa ischaemum* (Linn.) Keng and *Panicum virgatum* Linn. on the maximal photochemical efficiency (F_v/F_m) of leaf of *B. ischaemum* under different nitrogen applying levels and water supplying conditions

B6L2 处理组、B4L4 与 B2L6 处理组间的白羊草 Φ_{PSII} 值无显著差异,且 B8L0 和 B2L6 处理组的白羊草 Φ_{PSII} 值略高于 B6L2 和 B4L4 处理组,其中,B2L6 处理组的白羊草 Φ_{PSII} 值显著高于 B6L2 和 B4L4 处理组;施氮条件下,B2L6 处理组的白羊草 Φ_{PSII} 值显著高于 B6L2 处理组,但仅略高于 B8L0 和 B4L4 处理组,而 B8L0、B6L2 与 B4L4 处理组间的白羊草 Φ_{PSII} 值无显著差异。在干旱及复水条件下,当土壤相对含水量最低时,若混播比例相同,施氮处理组的白羊草 Φ_{PSII} 值均显著低于不施氮处理组;施氮条件下各处理组的白羊草 Φ_{PSII} 值均无显著差异,而不施氮条件下 B4L4 处理组的白羊草 Φ_{PSII} 值显著低于 B8L0、B6L2 和 B2L6 处理组,但后 3 组间无显著差异。

在不同施氮水平和供水条件下,白羊草与柳枝稷混播比例对白羊草叶片 Φ_{PSII} 值的影响见图 3。结果表明:干旱及复水条件下,各处理组的白羊草 Φ_{PSII} 值均随土壤相对含水量降低而逐渐升高,并基本上在土壤相对含水量最低时(处理 6 d)达到最高,不施氮时 B8L0、B6L2、B4L4 和 B2L6 处理组的白羊草 Φ_{PSII} 最高值分别较正常供水条件下升高了 26.30%、26.67%、22.97%和 22.31%。施氮时各处理组的 Φ_{PSII} 最高值分别较正常供水条件下升高了 17.81%、22.66%、17.81%和 15.61%,差异均达到显著水平,但在复水 2 d(处理 8 d)后,各处理组的白羊草 Φ_{PSII} 值均有一定程度恢复并与正常供水条件下水平接近。

统计分析结果(表 2)表明:混播比例、施氮水平、供水条件以及供水条件与混播比例和施氮水平的交



—●—: 正常供水 Normal water supplying; —○—: 干旱及复水 Drought and rewatering. N0: 不施氮 No nitrogen applying; N1: 施氮 (1 kg干土施0.1 g纯氮) Nitrogen applying (applying 0.1 g pure nitrogen into 1 kg dry soil). B8L0: 混播比例 8:0 Mixed sowing ratio of 8:0; B6L2: 混播比例 6:2 Mixed sowing ratio of 6:2; B4L4: 混播比例 4:4 Mixed sowing ratio of 4:4; B2L6: 混播比例 2:6 Mixed sowing ratio of 2:6.

图 3 在不同施氮水平和供水条件下白羊草与柳枝稷不同混播比例对白羊草叶片实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 的影响

Fig. 3 Effect of different mixed sowing ratios of *Bothriochloa ischaemum* (Linn.) Keng and *Panicum virgatum* Linn. on actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}) of leaf of *B. ischaemum* under different nitrogen applying levels and water supplying conditions

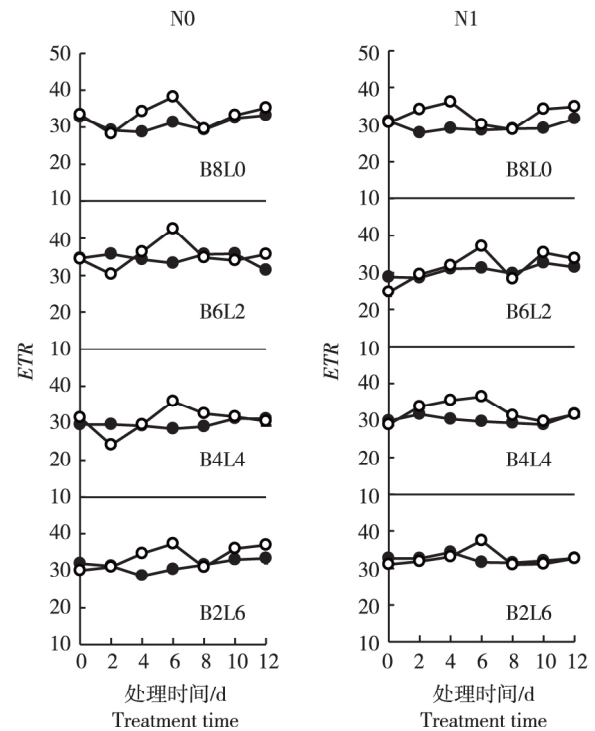
互作用均可极显著影响白羊草的 Φ_{PSII} 值,混播比例与施氮水平的交互作用可显著影响其 Φ_{PSII} 值,但 3 个因素间的交互作用对其 Φ_{PSII} 值无显著影响。

2.2.3 对表观光合电子传递速率(ETR)的影响 实验结果(表 1)表明:在正常供水条件下,各处理组白羊草叶片的 ETR 值均无明显变化,其中,不施氮和施氮处理组白羊草叶片的 ETR 平均值分别为 29.771~34.400 和 29.333~32.495;且在施氮与不施氮条件下,仅 B6L2 处理组的白羊草 ETR 值差异显著,B8L0、B4L4 和 B2L6 处理组的 ETR 值均无显著差异。在不施氮条件下,B6L2 处理组的白羊草 ETR 值显著高于 B8L0、B4L4 和 B2L6 处理组,且后 3 组间无显著差异;而在施氮条件下,B2L6 处理组的白羊草 ETR 值显著高于 B8L0、B6L2 和 B4L4 处理组,且后 3 组间无显著差异。在干旱及复水条件下,当土壤相对含水量最低时,与不施氮条件相比,施氮条件下 B8L0 和 B6L2 处理组的白羊草 ETR 值均显著降低,而 B4L4 和 B2L6 处理组的白羊草 ETR 值则略升高;不施氮条件下,白羊草 ETR 值仅在 B8L0 和 B2L6 处理组间无显著差异,在其他处理组间均有显著差异;而施氮条件下,白羊草 ETR 值在 B8L0 与 B6L2 和 B2L6 处理组间以及 B4L4 与 B2L6 处理组间均差异显著,在其他处理组间均无显著差异。

在不同施氮水平和供水条件下,白羊草与柳枝稷混播比例对白羊草叶片 ETR 值的影响见图 4。结果表明:干旱及复水条件下,随土壤相对含水量降低,各处理组的白羊草 ETR 值均逐渐升高,并基本上在土壤相对含水量最低时(处理 6 d)达到最高,不施氮时 B8L0、B6L2、B4L4 和 B2L6 处理组的白羊草 ETR 最高值分别较正常供水条件下升高了 23.23%、23.74%、20.70%和 18.31%,施氮时各处理组的 ETR 最高值分别较正常供水条件下升高了 23.07%、21.40%、20.60%和 15.20%,差异均达到显著水平,但在复水 2 d(处理 8 d)后各处理组的白羊草 ETR 值均有不同程度恢复并与正常供水条件下水平接近。

统计分析结果(表 2)表明:混播比例、施氮水平和供水条件以及混播比例与施氮水平的交互作用均可极显著影响白羊草 ETR 值,混播比例与供水条件的交互作用则对其 ETR 值有显著影响,但施氮水平与供水条件的交互作用以及 3 个因素间的交互作用均对其 ETR 值无显著影响。

2.2.4 对光化学淬灭系数(qP)的影响 实验结果



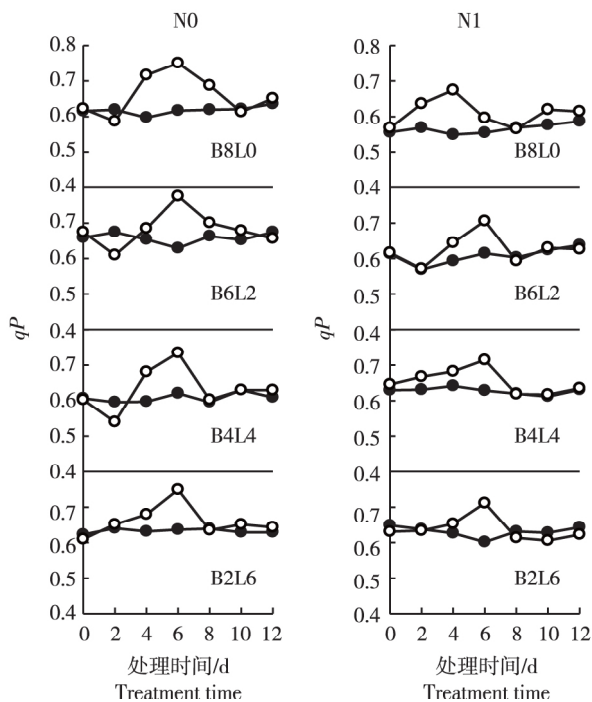
—●—: 正常供水 Normal water supplying; —○—: 干旱及复水 Drought and rewatering. NO: 不施氮 No nitrogen applying; N1: 施氮 (1 kg 干土施 0.1 g 纯氮) Nitrogen applying (applying 0.1 g pure nitrogen into 1 kg dry soil). B8L0: 混播比例 8:0 Mixed sowing ratio of 8:0; B6L2: 混播比例 6:2 Mixed sowing ratio of 6:2; B4L4: 混播比例 4:4 Mixed sowing ratio of 4:4; B2L6: 混播比例 2:6 Mixed sowing ratio of 2:6.

图 4 在不同施氮水平和供水条件下白羊草与柳枝稷不同混播比例对白羊草叶片表观光合电子传递速率(ETR)的影响
Fig. 4 Effect of different mixed sowing ratios of *Bothriochloa ischaemum* (Linn.) Keng and *Panicum virgatum* Linn. on apparent photosynthetic electron transport rate (ETR) of leaf of *B. ischaemum* under different nitrogen applying levels and water supplying conditions

(表 1)表明:在正常供水条件下,各处理组白羊草叶片的 qP 值均无明显变化,不施氮和施氮条件下白羊草叶片的 qP 平均值分别为 0.608~0.658 和 0.566~0.631。与不施氮条件相比,施氮条件下 B8L0 和 B6L2 处理组的白羊草 qP 值显著降低,B4L4 处理组的白羊草 qP 值显著升高,仅 B2L6 处理组的白羊草 qP 值无显著差异。不施氮条件下,B8L0 和 B4L4 处理组的白羊草 qP 值显著低于 B6L2 和 B2L6 处理组,且前 2 组间无显著差异,而后 2 组间有显著差异;施氮条件下,B4L4 和 B2L6 处理组的白羊草 qP 值显著高于 B8L0 和 B6L2 处理组,且前 2 组间无显著差异,而后 2 组间有显著差异。在干旱及复水条件下,在土壤相对含水量最低时,若混播比例相同,则各施氮处

理组的白羊草 qP 值均显著低于不施氮处理组; 不施氮条件下, B8L0 和 B2L6 处理组的白羊草 qP 值无显著差异, 但均显著低于 B6L2 处理组或显著高于 B4L4 处理组; 施氮条件下, B8L0 处理组的白羊草 qP 值显著低于 B6L2、B4L4 和 B2L6 处理组, 且后 3 组间无差异显著。

在不同施氮水平和供水条件下, 白羊草与柳枝稷混播比例对白羊草叶片 qP 值的影响见图 5。结果表明: 干旱及复水条件下, 各处理组的白羊草 qP 值均随土壤相对含水量降低而逐渐升高, 并基本上在土壤相对含水量最低时(处理 6 d) 达到最高, 不施氮时 B8L0、B6L2、B4L4 和 B2L6 处理组的白羊草 qP 最高值分别较正常供水条件下升高了 21.36%、17.78%、20.72% 和 18.51%, 施氮时各处理组的 qP 最高值分别较正常供水条件下升高了 19.26%、16.12%、



—●—: 正常供水 Normal water supplying; —○—: 干旱及复水 Drought and rewetting. N0: 不施氮 No nitrogen applying; N1: 施氮 (1 kg 干土施 0.1 g 纯氮) Nitrogen applying (applying 0.1 g pure nitrogen into 1 kg dry soil). B8L0: 混播比例 8:0 Mixed sowing ratio of 8:0; B6L2: 混播比例 6:2 Mixed sowing ratio of 6:2; B4L4: 混播比例 4:4 Mixed sowing ratio of 4:4; B2L6: 混播比例 2:6 Mixed sowing ratio of 2:6.

图 5 在不同施氮水平和供水条件下白羊草与柳枝稷不同混播比例对白羊草叶片光化学淬灭系数(qP)的影响

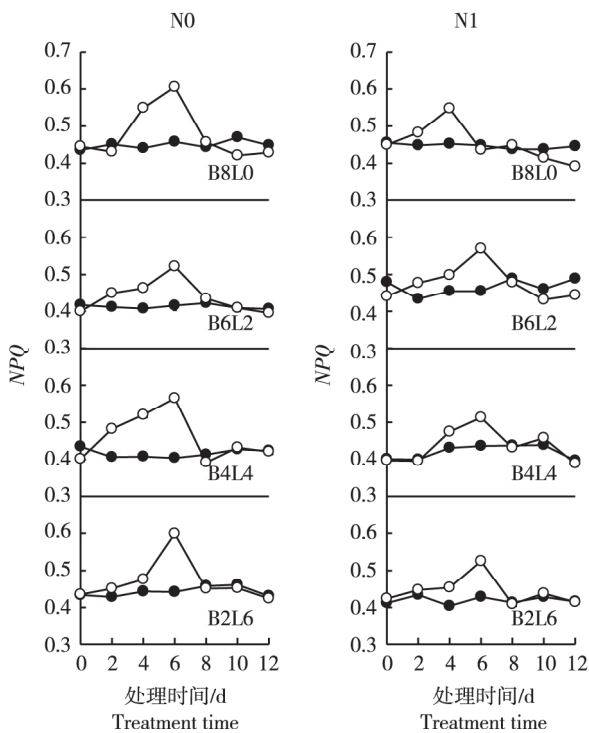
Fig. 5 Effect of different mixed sowing ratios of *Bothriochloa ischaemum* (Linn.) Keng and *Panicum virgatum* Linn. on photochemical quenching coefficient (qP) of leaf of *B. ischaemum* under different nitrogen applying levels and water supplying conditions

13.69% 和 12.68%, 差异均达到显著水平, 但在复水 2 d(处理 8 d) 后, 各处理组的 qP 值均有不同程度恢复并与正常供水条件下水平接近。

统计分析结果(表 2)表明: 混播比例、施氮水平、供水条件以及施氮水平与混播比例和供水条件的交互作用均可极显著影响白羊草 qP 值, 混播比例与供水条件的交互作用可显著影响其 qP 值, 但 3 个因素间的交互作用对其 qP 值均无显著影响。

2.2.5 对非光化学淬灭系数(NPQ)的影响 实验结果(表 1)表明: 在正常供水条件下, 各处理组白羊草叶片的 NPQ 值均较稳定, 不施氮和施氮条件下白羊草叶片的 NPQ 平均值分别为 0.413~0.449 和 0.419~0.466。与不施氮条件相比, 施氮条件下 B8L0 和 B4L4 处理组的白羊草 NPQ 值无显著差异, 但 B6L2 处理组的白羊草 NPQ 值则显著升高, 而 B2L6 处理组的白羊草 NPQ 值则显著降低; 不施氮条件下, B8L0 和 B2L6 处理组的白羊草 NPQ 值显著高于 B4L4 和 B6L2 处理组, 但前 2 组间以及后 2 组间均无显著差异; 施氮条件下, B4L4 和 B2L6 处理组的白羊草 NPQ 值显著低于 B8L0 和 B6L2 处理组, 但前 2 组间差异不显著, 而后 2 组间差异显著。在干旱及复水条件下, 当土壤相对含水量最低时, 若混播比例相同, 则施氮和不施氮处理组间的白羊草 NPQ 值差异显著; 其中, 与不施氮条件相比, 施氮条件下 B6L2 处理组的白羊草 NPQ 值显著升高, 而 B8L0、B4L4 和 B2L6 处理组的白羊草 NPQ 值显著降低; 不施氮条件下, B8L0 和 B2L6 处理组的白羊草 NPQ 值显著高于 B6L2 和 B4L4 处理组, 且前 2 组间无显著差异, 而后 2 组间差异显著; 施氮条件下, B4L4 和 B2L6 处理组的白羊草 NPQ 值显著低于 B8L0 和 B6L2 处理组, 且前 2 组间无显著差异, 而后 2 组间差异显著。

在不同施氮水平和供水条件下, 白羊草与柳枝稷混播比例对白羊草叶片 NPQ 值的影响见图 6。结果表明: 干旱及复水条件下, 各处理组的白羊草 NPQ 值均随土壤相对含水量降低而逐渐升高, 并基本上在土壤相对含水量最低时(处理 6 d) 达到最高, 不施氮时 B8L0、B6L2、B4L4 和 B2L6 处理组的 NPQ 最高值分别较正常供水条件下升高了 34.74%、26.39%、35.49% 和 35.52%, 施氮时各处理组的 NPQ 最高值分别较正常供水条件下升高了 22.87%、22.10%、22.14% 和 25.30%, 差异均达显著水平, 但各处理组的白羊草 NPQ 值在复水 2 d(处理 8 d) 后一定程度恢



—●—: 正常供水 Normal water supplying; —○—: 干旱及复水 Drought and rewatering. N0: 不施氮 No nitrogen applying; N1: 施氮 (1 kg 干土施 0.1 g 纯氮) Nitrogen applying (applying 0.1 g pure nitrogen into 1 kg dry soil). B8L0: 混播比例 8:0 Mixed sowing ratio of 8:0; B6L2: 混播比例 6:2 Mixed sowing ratio of 6:2; B4L4: 混播比例 4:4 Mixed sowing ratio of 4:4; B2L6: 混播比例 2:6 Mixed sowing ratio of 2:6.

图 6 在不同施氮水平和供水条件下白羊草与柳枝稷不同混播比例对白羊草叶片非光化学猝灭系数 (NPQ) 的影响
Fig. 6 Effect of different mixed sowing ratios of *Bothriochloa ischaemum* (Linn.) Keng and *Panicum virgatum* Linn. on non-photochemical quenching coefficient (NPQ) of leaf of *B. ischaemum* under different nitrogen applying levels and water supplying conditions

复并与正常供水条件下接近。

统计分析结果 (表 2) 表明: 混播比例和供水条件以及混播比例与施氮水平、供水条件、供水条件与施氮水平、3 个因素间的交互作用均可极显著影响白羊草 NPQ 值, 但施氮水平对其 NPQ 值无显著影响。

3 讨论和结论

叶绿素荧光参数常被用于评价环境胁迫对植物叶片光合器官结构和功能的影响效应^[3], 在植物对环境胁迫的响应过程中其光合器官的 PS II 反应中心具有重要作用^[18]。相关研究结果^[5, 22]表明: 随干旱胁迫加剧, 草莓 (*Fragaria × ananassa* (Weston)

Duchesne) 和蓝浆果 (*Vaccinium* spp.) 叶片的最大光化学效率 (F_v/F_m)、实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 和光化学淬灭系数 (qP) 等叶绿素荧光参数均下降; 但也有研究者认为植物叶片的 F_v/F_m 值仅在遭受严重干旱胁迫时下降, 且 PS II 反应中心对干旱胁迫具有明显的耐受性^[23-24]。Khamis 等^[25]认为, 施氮可以改变玉米 (*Zea mays* Linn.) 叶片的 F_v/F_m 、 qP 和非光化学淬灭系数 (NPQ) 等叶绿素荧光参数; 但 Ciompi 等^[26]认为向日葵 (*Helianthus annuus* Linn.) PS II 反应中心的光化学效率不受氮素胁迫的影响。本研究中, 不施氮条件下, 白羊草的 F_v/F_m 值随土壤相对含水量降低而逐渐下降, 在土壤相对含水量最低时各处理组的白羊草 F_v/F_m 值均高于 0.75, 说明不施氮条件下干旱胁迫没有破坏白羊草叶片 PS II 反应中心的结构和功能; 施氮条件下, 随土壤相对含水量降低白羊草的 F_v/F_m 值无明显变化, 说明在干旱胁迫条件下施氮可维持白羊草叶片的光合活性和光能转化效率。

表观光合电子传递速率 (ETR) 和 Φ_{PSII} 均可反映植物叶片 PS II 反应中心的活性。Oukarroum 等^[27]认为, 严重干旱胁迫条件下, 大麦 (*Hordeum vulgare* Linn.) PS II 反应中心的结构和功能受到限制; Evans 等^[28]认为, 菠菜 (*Spinacia oleracea* Linn.) 的光合电子传递不受叶片中氮素含量的影响; 而贺正山等^[29]认为干旱胁迫下适量施肥有利于增强催吐萝芙木 (*Rauwolfia vomitoria* Afzel. ex Spreng.) PS II 反应中心的开放程度, 并保证电子传递链相对稳定。本研究中, 不论施氮与否, 各处理组的白羊草 Φ_{PSII} 和 ETR 值均随土壤相对含水量降低而逐渐升高, 这可能是因为一定程度的干旱胁迫有利于白羊草 PS II 反应中心开放比例的提高, 以便利用更多的光能推动光合电子传递, 表明白羊草具有较强的干旱适应能力^[30]; 施氮条件下, 各处理组白羊草 Φ_{PSII} 和 ETR 值的升幅均小于不施氮条件下, 这可能与施氮有助于维持白羊草叶片光合系统功能的稳定性有关^[20]。在胁迫环境中, 植物通过 NPQ 来耗散过剩光能以保护光合器官不受损伤, 并且植物的 qP 和 NPQ 值随其生长发育和生长环境的变化而改变^[27]。本研究中, 不论施氮与否, 各处理组的白羊草 qP 和 NPQ 值均随土壤相对含水量降低而逐渐升高, 进一步说明干旱胁迫可使白羊草 PS II 反应中心的开放程度增大, 植株通过提高 NPQ 及时耗散体内的过剩光能, 最终表现出对干旱胁迫的适应性^[30]。赵新风等^[31]认为, 水分和氮素对荒漠草

地植物生长具有明显的正向交互作用; Brueck^[32] 认为 施氮可以减轻干旱对植物生长和光合作用的抑制效应,但这种改善作用可能因物种或干旱程度而改变。本研究结果显示: 供水和施氮的交互作用对白羊草的 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 qP 和 NPQ 值均有极显著影响,说明因短期干旱胁迫而引起的白羊草叶绿素荧光参数的显著变化可通过增施氮肥得到一定的补偿。

混播物种间的竞争包括茎和叶对光资源的竞争以及根系对水肥资源的竞争^[33]。一般认为,群体中 2 种植物的资源需求越相似,其竞争越激烈^[34]。丁文利等^[35]认为,短期水分胁迫能够显著降低单播白羊草的 Φ_{PSII} 和 qP 值,但与达乌里胡枝子 (*Lespedeza davurica* (Laxm.) Schindl.) 混播后白羊草的抗旱性明显增强; 干旱胁迫条件下,单播柳枝稷的 ETR 值显著高于混播柳枝稷,但施氮后单播柳枝稷的 qP 值显著高于混播柳枝稷,其 NPQ 值的变化则恰好相反,并且混播比例越小柳枝稷各指标的降幅越大^[36]。本研究中,在正常供水条件下,不论施氮与否,白羊草与柳枝稷混播比例为 6:2 和 2:6 的处理组白羊草的 qP 和 ETR 值均高于单播组(即混播比例 8:0),而 NPQ 值总体上低于单播组,说明这 2 个处理组白羊草的 PS II 反应中心将吸收的光量子更多地用于光合作用而非热耗散,表明与柳枝稷混播有助于提高白羊草叶片的光合能力; 在干旱及复水条件下,混播比例为 4:4 和 2:6 的处理组白羊草 Φ_{PSII} 、 qP 和 ETR 值的变化幅度总体上小于单播组,说明在干旱及复水条件下,与柳枝稷混播有助于改善白羊草叶片的光合性能,提高其植株的竞争适应性。相关研究结果^[37-38]表明: 施肥对混播草地的种间竞争有一定影响; 在混播草地中生长的植物对水分亏缺的反应与单播草地中同种植物的表现有很大差异,并且,种间竞争能够加剧水分亏缺对植物生长的影响。但在本研究中,混播比例、氮肥水平和供水条件 3 个因素的交互作用对白羊草叶片的 Φ_{PSII} 、 qP 和 ETR 值均无显著影响,与 3 个因素的交互作用使各自的影响力相互抵消有关。

植物对干旱的适应能力既表现在对干旱胁迫的抗逆能力,也表现在复水后迅速修复损伤的能力^[35]。本研究中,不论施氮与否,各处理组的白羊草 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 ETR 、 qP 和 NPQ 值均在复水后第 2 天迅速恢复并达到正常供水条件下各参数值的 90% 以上,说明干旱胁迫并未对白羊草造成不可逆的损伤,也说明白羊草对干旱胁迫具有一定的适应能力^[35]。

综上所述,一定程度的干旱胁迫有利于提高白羊草叶片 PS II 反应中心的开放程度、光合电子传递能力及热耗散过剩光能的能力; 在干旱胁迫条件下,施氮有助于改善并提高白羊草叶片 PS II 反应中心的活性和原初光能转化效率; 复水后,白羊草具有较强的光合生理恢复能力。此外,干旱胁迫条件下,与单播白羊草相比,与柳枝稷混播的白羊草的光合能力更加稳定,说明白羊草还具有一定的种间竞争适应性。

参考文献:

- [1] 孙良杰,齐玉春,董云社,等. 全球变化对草地土壤微生物群落多样性的影响研究进展[J]. 地理科学进展,2012,31(12): 1715-1723.
- [2] BAI Y F, WU J G, CLARK C M, et al. Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: evidence from Inner Mongolia grasslands[J]. Global Change Biology, 2010, 16(2): 358-372.
- [3] VAN KOOTEN O, SNEL J F H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology [J]. Photosynthesis Research, 1990, 25(3): 147-150.
- [4] 许大全,张玉忠,张荣铎. 植物光合作用的光抑制[J]. 植物生理学通讯,1992,28(4): 237-243.
- [5] 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.
- [6] KOBLÍZEK M, KAFTAN D, NEDBAL L. On the relationship between the non-photochemical quenching of the chlorophyll fluorescence and the photosystem II light harvesting efficiency. A repetitive flash fluorescence induction study [J]. Photosynthesis Research, 2001, 68(2): 141-152.
- [7] CHU C J, WANG Y S, DU G Z, et al. On the balance between niche and neutral processes as drivers of community structure along a successional gradient: insights from alpine and sub-alpine meadow communities[J]. Annals of Botany, 2007, 100(4): 807-812.
- [8] 程积民,程杰,高阳. 半干旱区退耕地紫花苜蓿生长特性与土壤水分生态效应[J]. 草地学报,2011,19(4): 565-569.
- [9] 宝音陶格涛. 无芒雀麦与苜蓿混播试验[J]. 草地学报,2001,9(1): 73-76.
- [10] 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.
- [11] 董宽虎,米佳. 白羊草种群繁殖的数量特征[J]. 草地学报,2006,14(3): 210-213.
- [12] BEALE C V, MORISON J I L, LONG S P. Water use efficiency of C_4 perennial grasses in a temperate climate [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 1999, 96(1): 103-115.
- [13] 徐炳成,山仑,李凤民. 黄土丘陵半干旱区引种禾草柳枝稷的生物量与水分利用效率[J]. 生态学报,2005,25(9): 2206-2213.
- [14] XU B C, LI F M, SHAN L. Switchgrass and milkvetch

- intercropping under 2:1 row-replacement in semiarid region, northwest China: aboveground biomass and water use efficiency [J]. *European Journal of Agronomy*, 2008, 28(3): 485-492.
- [15] XU B C, SHAN L, ZHANG S Q, et al. Evaluation of switchgrass and sainfoin intercropping under 2:1 row-replacement in semiarid region, northwest China [J]. *African Journal of Biotechnology*, 2008, 7(22): 4056-4067.
- [16] 徐炳成, 山 仑, 李凤民. 半干旱黄土陵区五种植物的生理生态特征比较[J]. *应用生态学报*, 2007, 18(5): 990-996.
- [17] 肖 列, 刘国彬, 张娇阳, 等. CO₂ 浓度升高、干旱胁迫和氮沉降对白羊草光响应曲线的影响[J]. *草地学报*, 2016, 24(1): 69-75.
- [18] XU W Z, DENG X P, XU B C, et al. Photosynthetic activity and efficiency of *Bothriochloa ischaemum* and *Lespedeza davurica* in mixtures across growth periods under water stress [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2014, 36(4): 1033-1044.
- [19] 高 阳, 安 雨, 王志锋, 等. 柳枝稷与苜蓿混作生长特征及竞争作用研究[J]. *北方园艺*, 2016(3): 61-65.
- [20] 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 III. 叶绿素荧光参数[J]. *草地学报*, 2011, 19(1): 31-37.
- [21] 徐开杰, 王勇锋, 汤 益, 等. 持续干旱及复水对柳枝稷幼苗分蘖期生长发育的影响[J]. *草地学报*, 2014, 22(1): 126-133.
- [22] 韦继光, 曾其龙, 姜燕琴, 等. 干旱和淹水处理对蓝浆果生长和光合特性的影响[J]. *植物资源与环境学报*, 2015, 24(1): 54-60.
- [23] DA SILVA J M, ARRABAÇA M C. Photosynthesis in the water-stressed C₄ grass *Setaria sphacelata* is mainly limited by stomata with both rapidly and slowly imposed water deficits [J]. *Physiologia Plantarum*, 2004, 121(3): 409-420.
- [24] SHANGGUAN Z, SHAO M, DYCKMANS J. Effects of nitrogen nutrition and water deficit on net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in winter wheat [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2000, 156(1): 46-51.
- [25] KHAMIS S, LAMAZE T, LEMOINE Y, et al. Adaptation of the photosynthetic apparatus in maize leaves as a result of nitrogen limitation: relationships between electron transport and carbon assimilation [J]. *Plant Physiology*, 1990, 94(3): 1436-1443.
- [26] CIOMPI S, GENTILI E, GUIDI L, et al. The effect of nitrogen deficiency on leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters in sunflower [J]. *Plant Science*, 1996, 118(2): 177-184.
- [27] OUKARROUM A, SCHANSKER G, STRASSER R J. Drought stress effects on photosystem I content and photosystem II thermotolerance analyzed using Chl_a fluorescence kinetics in barley varieties differing in their drought tolerance [J]. *Physiologia Plantarum*, 2009, 137(2): 188-199.
- [28] EVANS J R, TERASHIMA I. Effects of nitrogen nutrition on electron transport components and photosynthesis in spinach [J]. *Functional Plant Biology*, 1987, 14(1): 59-68.
- [29] 贺正山, 蔡志全, 蔡传涛. 不同水分和施氮量对催吐萝芙木光合特性和生长的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2010, 18(4): 758-764.
- [30] 赵丽英, 邓西平, 山 仑. 不同水分处理下冬小麦旗叶叶绿素荧光参数的变化研究[J]. *中国生态农业学报*, 2007, 15(1): 63-66.
- [31] 赵新风, 徐海量, 张 鹏, 等. 养分与水分添加对荒漠草地植物群落结构和物种多样性的影响[J]. *植物生态学报*, 2014, 38(2): 167-177.
- [32] BRUECK H. Effects of nitrogen supply on water-use efficiency of higher plants [J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2008, 171(2): 210-219.
- [33] BEVER J D, DICKIE I A, FACELLI E, et al. Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2010, 25(8): 468-478.
- [34] 张英俊, 符义坤, 李阳春, 等. 半荒漠地区混播牧草优化组合及生态适应性研究[J]. *甘肃农业大学学报*, 1998(2): 113-123.
- [35] 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.
- [36] 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.
- [37] DIJKSTRA F A, BLUMENTHAL D, MORGAN J A, et al. Elevated CO₂ effects on semi-arid grassland plants in relation to water availability and competition [J]. *Functional Ecology*, 2010, 24(5): 1152-1161.
- [38] LUCERO D W, GRIEU P, GUCKERT A. Water deficit and plant competition effects on ¹⁴C assimilate partitioning in the plant-soil system of white clover (*Trifolium repens* L.) and rye-grass (*Lolium perenne* L.) [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(1): 1-11.

(责任编辑: 佟金凤)