

混播下柳枝稷叶绿素荧光参数及 对水氮条件的响应特征

霍丽娟¹, 丁文利¹, 高志娟¹, 苏国霞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, 陕西杨陵 712100; 2. 中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西杨陵 712100)

摘 要: 采用盆栽试验, 按照白羊草 (*Bothriochloa ischaemum*) 与柳枝稷 (*Panicum virgatum*) 株数比设置 5 个混播比例 (0 : 8, 2 : 6, 4 : 4, 6 : 2, 8 : 0), 在两种氮肥处理 (不施氮和 $0.1 \text{ g N} \cdot \text{kg}^{-1}$) 下, 测定分析柳枝稷叶绿素荧光参数对土壤水分短期自然干旱并复水 [土壤含水量从 80% FC (田间持水量为 20%) 逐渐降至 20% FC 后再复水至 80% FC] 的响应, 以期揭示不同水氮及混播比例下柳枝稷与白羊草竞争关系的生理生态机制。结果显示: (1) 随干旱胁迫加剧, 柳枝稷最大光化学效率 (F_v/F_m)、光化学猝灭 (qP)、实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 和表观光合量子传递速率 (ETR) 逐渐下降, 复水后第 2 天各指标均可恢复到对照水平; (2) 两氮肥处理下, 单播柳枝稷的 ETR 显著高于混播, 施氮处理下单播的 qP 显著高于混播, 但非光化学猝灭系数 (NPQ) 相反 ($P < 0.05$), 且柳枝稷比例越小各指标降幅越大, 表明混播后柳枝稷 PS II 反应中心活性下降, 显示出其对混播竞争的适应; (3) 施氮显著提高了柳枝稷的 Φ_{PSII} (13.64%~23.53%) 和 qP (6.12%~11.11%), 降低了 NPQ 值 (9.76%~12.82%) ($P < 0.05$), 表明施氮可提高其光能利用能力, 增强其与白羊草的竞争能力。研究认为, 不同水氮条件下, 柳枝稷表现出较强的混播竞争适应性, 施氮会提高其对白羊草的生态竞争能力。

关键词: 柳枝稷; 混播比例; 抗旱性; 旱后复水; 氮肥

中图分类号: Q945.11; Q945.79 **文献标志码:** A

Fluorescence Kinetic Characteristics of Switchgrass in Mixture under Different Soil Water and Nitrogen Conditions

HUO Lijuan¹, DING Wenli¹, GAO Zhijuan¹, SU Guoxia¹, WANG Zhi^{1,2}, XU Bingcheng^{1,2*}

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

Abstract: To clarify the physiological characteristics of switchgrass as an introduced species in semiarid region, we investigated its leaf fluorescence characteristics when mixed with old world bluestem at five densities (i. e. 0 : 8, 2 : 6, 4 : 4, 6 : 2, 8 : 0) under short-term water stress [soil moisture contents declined from 80% to 20% FC (field capacity is 80%) and then rehydrate to 80% FC] and two nitrogen treatments (N_0 and $0.1 \text{ g N} \cdot \text{kg}^{-1}$ addition) in a pot experiment. Results showed that: (1) The maximal photochemical efficiency (F_v/F_m), PS II actual quantum yield (Φ_{PSII}), apparent electron transport rate (ETR) and

收稿日期: 2015-11-06; 修改稿收到日期: 2016-03-23

基金项目: 国家自然科学基金 (41371509); 教育部新世纪优秀人才支持计划 (NCET-11-0444); 中央高校基本科研业务费专项 (ZD2013020)。

作者简介: 霍丽娟 (1989-), 女, 在读硕士研究生, 主要从事植物生理生态研究。E-mail: hlj1989@163.com。

* 通信作者: 徐炳成, 研究员, 主要从事植物生理生态适应性、草地建设与植被恢复研究。E-mail: Bcxu@ms.iswc.ac.cn

photochemical quenching coefficient (qP) of switchgrass decreased gradually with soil water drying, and recovered to the same level as with the control plants in the second day after re-watering. (2) ETR value of switchgrass was significantly higher in monoculture under both N fertilizer treatments, and qP value was significantly higher in monoculture than those in mixture under nitrogen addition treatment, and vice versa for non-photochemical quenching coefficient (NPQ) value, indicating that the activity of PS II reaction declined in mixture, and switchgrass had higher competition ability under mixture. (3) Φ_{PSII} and qP values of switchgrass increased 13.64%–23.53% and 6.12%–11.11%, respectively, and NPQ value decreased 9.76%–12.82% under N addition treatment, which indicated that N could improve the light energy use efficiency and competitive ability of switchgrass. Our results suggested that switchgrass have strong adaptation when mixed with old world bluestem under different soil water and N application treatments, and N addition could increase its competitive ability to the component species.

Key words: switchgrass; mixture ratio; drought resistance; re-watering; nitrogen fertilizer

光合作用是影响植物生长和生态适应性的关键生理过程之一。较高的光能利用能力能够提高植物生长速率,促进生物量积累,进而提高植物在群落中的竞争能力^[1,2]。植物光合能力的强弱不仅取决于其自身的遗传学特性,也与外界环境密切相关。在光照条件相对充足的干旱或半干旱地区,水分和养分条件是影响植物生长的关键因素^[3,4]。水分胁迫往往会降低植物叶片的光合能力,短期胁迫复水后植物光合能力能够恢复,但其恢复程度与遭受的水分胁迫程度有关^[3]。在全球大气氮沉降增加的背景下,黄土丘陵区氮沉降也有不同程度的增加^[5,6]。研究认为,增加氮肥可提高禾本科植物的株高、叶面积、根冠比及光合能力等,促进其生长,增强其对环境资源的竞争能力^[7],但氮素营养对植物光合能力的影响与水分胁迫速度和程度密切相关^[8]。在群体中,物种的种内竞争和种间竞争均与种群密度有关,不同植物常因密度等因子差异而表现出生长竞争的短暂改变,光合能力受到影响,环境营养条件和外界干扰也可能使混播物种间形成相似的竞争力而达到共存^[9,10]。

建设稳定高产的人工草地是促进黄土丘陵半干旱区退化草地恢复和生态环境改善的重要措施^[11]。在该区长期的人工草地建设中,一直存在着优良草种缺乏,以及禾本科草种单一、草群结构不合理等问题。因此,选择合适草种建立混播草地是提高人工草地生产力和稳定性的关键措施之一^[12,13]。目前,草种的来源主要包括外来引进种和当地乡土种。与引进种相比,乡土种具有较强的区域生态适应性^[14],而引进种可能存在生态风险性^[13]。因此引进种利用过程中需明确其生物入侵特性及生态适应性,以判断其生态入侵风险程度。柳枝稷(*Panicum virgatum* L.)是原产美国的多年生禾本科 C_4 植物,植株高大、根系发达,具有适应性广、抗逆能力强等特点,在黄土丘陵区表现出良好的水土保持效益

和生产潜力^[15,16]。白羊草 [*Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng]是多年生禾本科植物,在黄土丘陵区分布广泛,具有分蘖力强、须根发达等特点,是优良的天然牧草^[17]。目前,对柳枝稷的研究主要集中在作为能源作物的栽培管理措施、生态适宜性、生产力、水分利用等方面^[16,18,19],而就与白羊草在不同水肥条件下的种间关系尚未见报道。因此,本试验通过研究与白羊草混播下柳枝稷叶绿素荧光参数特征,及其对土壤水分条件和氮肥的响应特征,为正确分析评价柳枝稷的生态风险性提供依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验材料为柳枝稷和白羊草幼苗。柳枝稷品种为 Alamo,引种美国;白羊草为黄土丘陵区野生乡土草种。种子均采自中国科学院安塞水土保持综合试验站试验场,其中柳枝稷种子于 2011 年 10 月份采集,白羊草种子于 2012 年 10 月份采集,采集后装于纸袋晒干后自然状态下实验室储藏。

1.2 试验设计

采用盆栽控制试验,生态替代法设计,按白羊草(B)和柳枝稷(L)株数设置 5 种混播比例(即 0:8,2:6,4:4,6:2 和 8:0)、2 个氮肥(即不施氮- N_0 和施氮- N_1)处理和 2 个水分处理(即充分供水-WW 和阶段干旱后复水处理-DRW),共组成 20 个处理组合,即 5(比例)×2(养分)×2(水分),每处理 3 次重复,共 60 盆。

盆中土壤为陕北天然草地耕层(0~30 cm)黄绵土,土壤养分含量分别为:有机质 0.27%、速效氮 11.22 mg·kg⁻¹、速效磷 6.55 mg·kg⁻¹、速效钾 94.85 mg·kg⁻¹、全氮 0.017%、全磷 0.063%、全钾 1.97%,pH 值 8.21,土壤田间持水量(FC)为 20%。盆钵使用高 16 cm、内径 20 cm 的 PVC 管裁

截封堵底部而成。装桶时桶底铺碎石子,桶内壁放置内径为 2 cm 的 PVC 管 1 根作为灌水管。

试验于 2013 在黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点试验室外防雨棚下进行。施氮处理按照每千克干土 0.1 g 纯 N 标准,以尿素(分子式为 $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$,有效氮含量为 46.7%)形式装桶时一次施入。于 4 月初采用种子播种建植,播前萌发试验表明种子发芽率均为 90% 以上。苗期土壤水分含量维持在 80%FC 以上。待大部分幼苗长到 5 叶时,间苗并在各桶上均匀覆盖 2 mm 厚的珍珠岩以抑制土面蒸发。于 7 月 25 日开始自然干旱,此时白羊草和柳枝稷均处于抽穗期,白羊草的株高显著高于柳枝稷,充分灌水处理盆土壤含水量试验期间维持在 $(80 \pm 5)\%$ FC,干旱后复水处理盆只称重。盆栽土壤含水量采用称重法进行测定与控制,每天 18:00 进行。当土壤含水量降到 20%FC 左右时复水至 80%FC,由于各处理土壤含水量下降速率不同,分别于干旱胁迫后第 4 天(7 月 29 日)和 6 天(7 月 31 日)傍晚 18:00 开始复水,并保持到 8 月 4 日试验测定结束。

1.3 测定项目与方法

叶绿素荧光参数采用 Imaging-PAM (Imaging PAM, WALZ, Effeltrich, Germany) 测定。自 7 月 25 日起每 2 d 测定 1 次,测定当日上午 6:00 在室内进行。暗适应 30 min 后,选择新近充分展开叶进行测定,每盆测定 1 次,重复 3 次。参照 Schreiber^[20] 方法,采用测量光 ($0.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 测得初始荧光 (F_0),饱和脉冲光 ($1580 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, $0.8''$) 测得最大荧光 (F_m),光化光 ($200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 进行光诱导,光照期间每隔 20 s 触发一次饱和脉冲,持续 5 min 测定稳定荧光参数。测定项目主要包括: F_0 、 F_m 、最大光化学效率 (F_v/F_m)、实际光化学效率 (Φ_{PSII})、表观电子传递速率 (ETR)、光化学淬灭系数 (qP)、非光化学淬灭系数 (NPQ)。

1.4 数据统计与分析

试验数据采用 SPSS 17.0 进行统计分析,采用 Origin8.0 和 Excel 2007 绘制图表。水分、氮肥、混播比例及各因素间交互作用下参数均值间的差异显著性采用一般线性模型进行检验 ($\alpha=0.05$)。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫条件下土壤含水量随时间变化特征

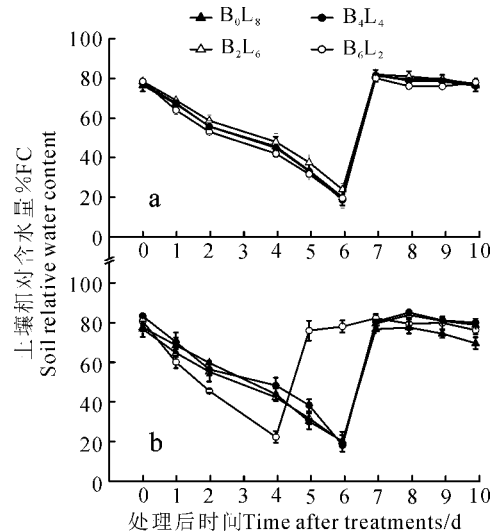
试验期间,充分供水(WW)处理下的土壤含水量均维持在 $80\% \pm 5\%$ FC。干旱胁迫期间, N_0 处理下,各混播比例间土壤含水量随时间变化无显著差

异(图 1, a)。 N_1 处理下, B_0L_8 、 B_2L_6 和 B_4L_4 混播比例间的土壤含水量随时间变化无显著差异,但三者与 B_6L_2 的土壤含水量变化有显著差异(图 1, b)。自然干旱处理开始(DRW)第 1 天(7 月 25 日), N_0 处理下 B_0L_8 、 B_2L_6 、 B_4L_4 和 B_6L_2 混播比例土壤含水量分别为 76.46%、78.41%、77.50%、78.46%, N_1 处理下分别为 77.49%、76.72%、83.33%、80.66%。自然干旱 6 d 后, N_0 处理下各混播土壤含水量分别下降至 19.97%、23.88%、18.67%、19.45% (图 1, a); N_1 处理下, B_0L_8 、 B_2L_6 和 B_4L_4 混播土壤含水量分别下降至 20.23%、19.84%、18.02%, 而 B_6L_2 混播下 4 d 后土壤含水量降至最低值(22.32%) (图 1, b)。总体上, N_1 处理下土壤水分下降速度快于 N_0 处理。

2.2 最大光化学效率 (F_v/F_m)

由表 1、图 2 可知,充分供水(WW)时,两氮肥处理及各混播比例下柳枝稷的叶绿素荧光参数值基本稳定。 N_0 处理下, F_v/F_m 值以柳枝稷单播(即 B_0L_8 比例)最高且显著高于 B_6L_2 混播。

DRW 处理下,各混播比例中柳枝稷的 F_v/F_m 值随干旱胁迫加剧逐渐下降,其中 N_0 处理下,各混播比例的 F_v/F_m 值均于自然干旱后 6 d 降至最低值,以 B_0L_8 、 B_4L_4 显著高于 B_6L_2 ,较 WW 处理显著降低



a. 不施氮- N_0 处理; b. 施氮- N_1 处理; 0 d 代表

7 月 25 日; B. 白羊草; L. 柳枝稷; 下同

图 1 不同混播条件下土壤含水量动态变化

a represents no nitrogen addition- N_0 treatment; b represents nitrogen addition- N_1 treatment; 0 d means July 25th;

B represents old world bluestem; L represents switchgrass;

The same as below

Fig. 1 Daily changes of soil water content under different mixture ratios

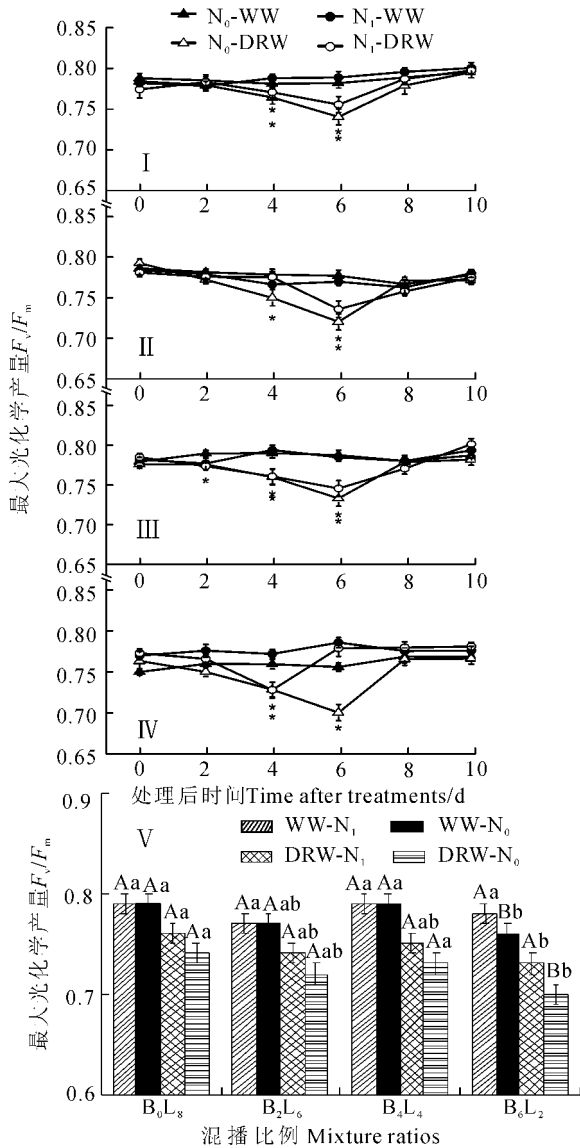


图 2 不同混播比例及养分处理下柳枝稷最大光化学产量 (F_v/F_m) 随土壤含水量变化的响应进程

I ~ IV 分别代表 B_0L_8 、 B_2L_6 、 B_4L_4 、 B_6L_2 下柳枝稷荧光参数随土壤含水量变化的响应, V 代表土壤含水量降至最低时的柳枝稷荧光参数; WW 代表充分供水, DRW 代表旱后复水; N_0 代表不施氮, N_1 代表施氮; 大写字母表示同一混播比例下养分处理间差异显著, 小写字母表示同一养分处理下混播比例间差异显著 ($P < 0.05$); 下同

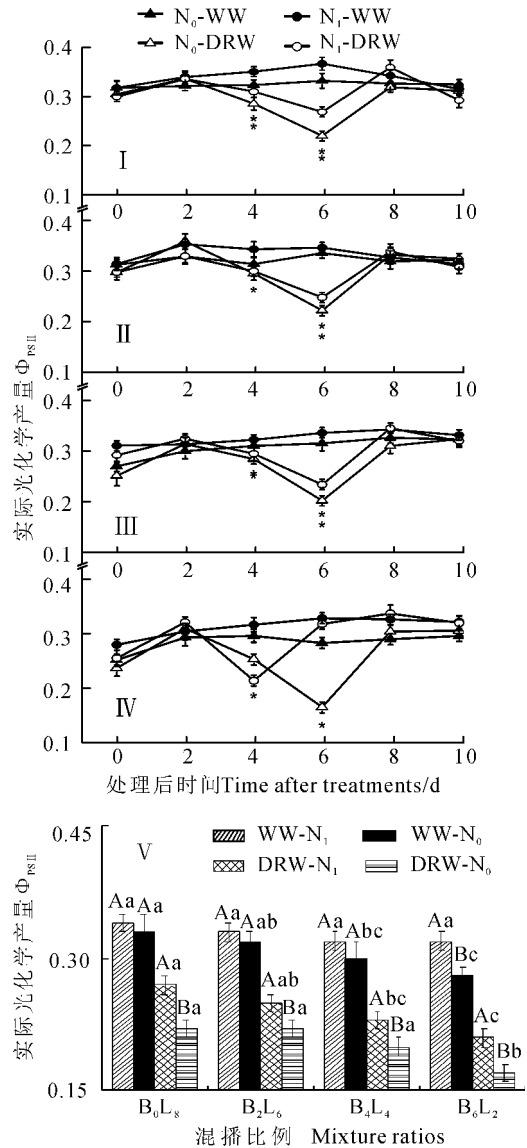


图 3 不同混播比例和养分处理下柳枝稷实际光化学产量 (Φ_{PSII}) 随土壤含水量变化的响应进程

Fig. 3 Response of the active photochemical efficiency (Φ_{PSII}) of switchgrass to soil water change under different mixture ratios and nitrogen treatments

6.33%~7.89%。 N_1 处理下, 各混播比例的 F_v/F_m 值分别于自然干旱后 6 d (B_0L_8 、 B_2L_6 、 B_4L_4)、4 d (B_6L_2) 降至最低值, 以 B_0L_8 显著高于 B_6L_2 , 较 WW 处理显著降低 3.80%~6.41%。复水后恢复至 WW 水平, 两养分处理间无显著差异。复水后第 2 天的 F_v/F_m 值相当于 WW 的 98.69%~100.58%。

土壤含水量最低时, 施氮显著提高了 B_6L_2 混播的 F_v/F_m 值 4.29%。表明水分、氮肥以及混播比例对柳枝稷的 F_v/F_m 值有显著影响 ($P < 0.05$)。

2.3 实际光化学效率 (Φ_{PSII})

由表 1、图 3 可知, 充分供水 (WW) 时, N_0 处理

表 1 水分、氮肥和混播比例及其交互作用对柳枝稷叶绿素荧光参数的影响

Table 1 moisture, nitrogen, mixture ratios and their interactive effect on the chlorophyll fluorescence kinetic parameters of switchgrass

变异来源 Source of variation	df	F_v/F_m	qP	NPQ	Φ_{PSII}	ETR
土壤水分 Soil moisture	1	67.997**	402.066**	779.126**	472.749**	856.865**
氮肥 Nitrogen fertilizer	1	4.496*	21.613**	137.604**	41.538**	36.986**
混播比例 Mixed proportion	3	4.698**	16.387**	20.130**	19.376**	71.733**
土壤水分×氮肥 Soil moisture × Nitrogen fertilizer	1	2.798	6.446*	10.357**	4.201*	0.792
土壤水分×混播比例 Soil moisture × Mixed proportion	3	0.369	3.061*	2.939*	0.819	3.189*
氮肥×混播比例 Nitrogen fertilizer × Mixed proportion	3	0.394	1.215	1.424	1.227	0.274
氮肥×土壤水分×混播比例 Nitrogen fertilizer × Soil moisture × Mixed proportion	3	0.251	0.302	0.047	0.970	0.075

注: *表示差异显著 ($P < 0.05$), **表示差异极显著 ($P < 0.01$)。

Notes: * indicates significant difference ($P < 0.05$), ** indicates extremely significant difference ($P < 0.01$).

下, Φ_{PSII} 值以单播显著高于 B_4L_4 和 B_6L_2 , B_2L_6 显著高于 B_6L_2 。DRW 处理下, 各混播比例中柳枝稷的 Φ_{PSII} 值先表现出短暂的升高但与 WW 无显著差异, 之后随干旱胁迫加剧逐渐下降, 其中 N_0 处理下, 各混播的 Φ_{PSII} 值均于自然干旱后 6 d 降至最低值, 且以 B_6L_2 显著最低, 较 WW 处理显著降低 31.25%~39.29%。 N_1 处理下, 各混播的 Φ_{PSII} 值分别于自然干旱后 6 d (B_0L_8 、 B_2L_6 、 B_4L_4)、4 d (B_6L_2) 降至最低值, 以 B_0L_8 显著高于 B_4L_4 、 B_6L_2 , B_2L_6 显著高于 B_6L_2 , 较 WW 处理显著降低 23.53%~34.38%。复水后恢复至 WW 水平, 两养分处理间无显著差异。复水后第 2 天的 Φ_{PSII} 值相当于 WW 的 95.09%~105.00%。

土壤含水量最低时, 施氮显著提高了各混播的 Φ_{PSII} 值, 分别提高 22.73%、13.64%、15.0%、23.53%。表明水分、氮肥、混播比例以及氮肥和水分的交互作用对柳枝稷的 Φ_{PSII} 值均有显著影响 ($P < 0.05$)。

2.4 表观光合量子传递速率 (ETR)

由表 1、图 4 可以看出, 充分供水 (WW) 时, N_0 处理下, ETR 值以单播及 B_2L_6 显著最高。 N_1 处理下, ETR 值以单播显著高于 B_4L_4 和 B_6L_2 , B_2L_6 显著高于 B_6L_2 。DRW 处理下, 各混播中柳枝稷的 ETR 值先表现出短暂的升高但与 WW 无显著差异, 之后随干旱胁迫加剧逐渐下降, 其中 N_0 处理下, 各混播比例的 ETR 值均于自然干旱后 6 d 降至最低值, 以 B_0L_8 显著最高, B_2L_6 显著高于 B_6L_2 , 较 WW 处理显著降低 30.55%~44.70%。 N_1 处理下, 各混播比例的 ETR 值分别于自然干旱后 6 d

(B_0L_8 、 B_2L_6 、 B_4L_4)、4 d (B_6L_2) 降至最低值, 以 B_0L_8 显著最高, B_2L_6 显著高于 B_6L_2 , 较 WW 处理显著降低 24.42%~39.43%。复水后恢复至 WW 水平, 两养分处理间无显著差异。复水后第 2 天的 ETR 值相当于 WW 的 94.14%~110.98%。土壤含水量最低时, 施氮显著提高了 B_0L_8 混播的 ETR 16.22%。表明水分、氮肥、混播比例以及水分与混播比例的交互作用对柳枝稷的 ETR 值有显著影响 ($P < 0.05$)。

2.5 光化学猝灭 (qP)

表 1、图 5 显示, 充分供水 (WW) 时, N_0 处理下, qP 值以 B_4L_4 显著最低。 N_1 处理下, qP 值以单播显著高于 B_6L_2 。DRW 处理下, 各混播比例中柳枝稷的 qP 值先表现出短暂的升高且与 WW 出现显著差异, 之后随干旱胁迫加剧逐渐下降, 胁迫 2 d 是变化拐点, 其中 N_0 处理下, 各混播比例的 qP 值均于自然干旱后 6 d 降至最低值, 以 B_0L_8 、 B_2L_6 显著高于 B_4L_4 、 B_6L_2 , 较 WW 处理显著降低 19.35%~28.33%。 N_1 处理下, 各混播比例的 qP 值分别于自然干旱后 6 d (B_0L_8 、 B_2L_6 、 B_4L_4)、4 d (B_6L_2) 降至最低值, 以 B_0L_8 显著最高, B_6L_2 显著最低, 较 WW 处理显著降低 12.70%~21.67%。复水后恢复至 WW 水平, 两养分处理间无显著差异。复水后第 2 天的 qP 值相当于 WW 的 101.59%~104.80%。

土壤含水量最低时, 施氮显著提高了各混播的 qP 值, 分别提高 10.00%、6.12%、11.11%、9.30%。表明水分、氮肥、混播比例以及氮肥与水分、水分与混播比例的交互作用对柳枝稷的 qP 值均有

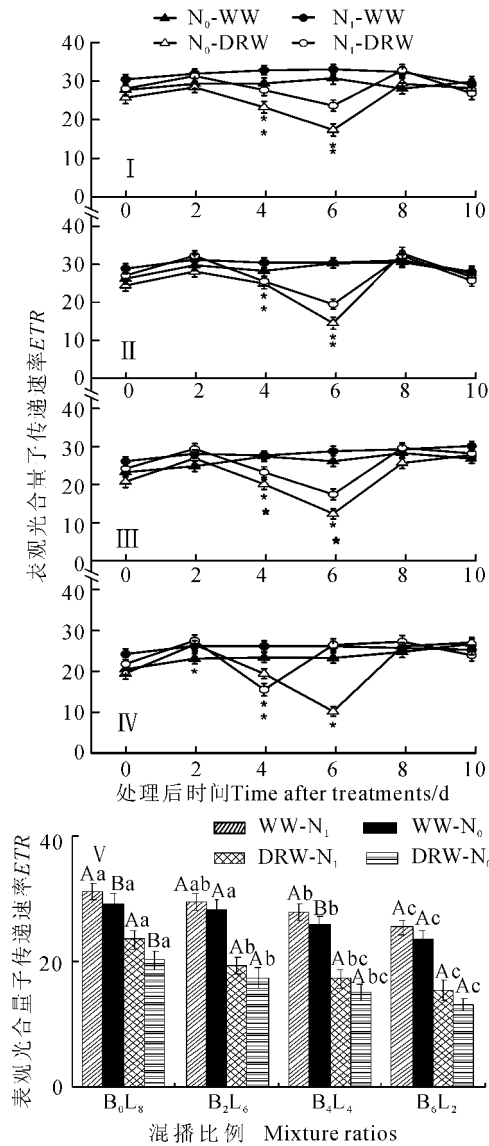


图4 不同混播比例及养分处理下柳枝稷表观光合量子传递速率 (ETR) 随土壤含水量变化的响应进程

Fig. 4 Response of the apparent electron transport rate (ETR) of switchgrass to soil water change under different mixture ratios and nitrogen treatments

显著影响 ($P < 0.05$)。

2.6 非光化学猝灭 (NPQ)

表1、图6显示,充分供水(WW)时, N_0 处理下, NPQ值以 B_6L_2 显著高于单播及 B_2L_6 。 N_1 处理下, NPQ值以单播显著最低。 N_1 处理下各混播比例 NPQ值显著高于 N_0 处理下的。DRW处理下,各混播比例中柳枝稷的 NPQ值先表现出短暂的降低且与 WW 出现显著差异,之后随干旱胁迫加剧逐渐升高,除 N_0 处理下 B_0L_8 胁迫4 d是变化拐点,其他均胁迫2 d是变化拐点。 N_0 处理下,各混播比例的 NPQ值均于自然干旱后6 d升至最高值,

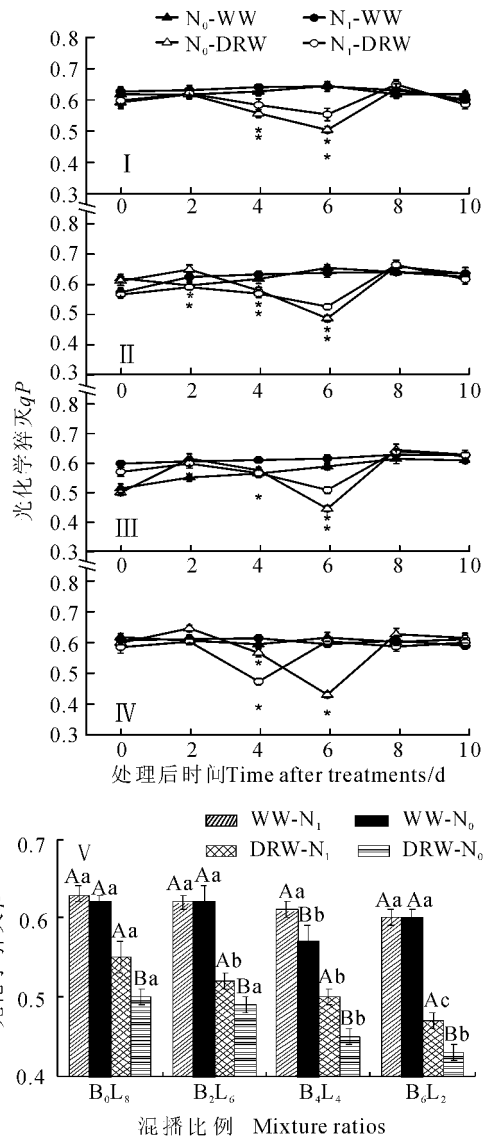


图5 不同混播比例和养分处理下柳枝稷光化学猝灭 (qP) 随土壤含水量变化的响应进程

Fig. 5 Response of the photochemical quenching coefficient (qP) of switchgrass to soil water change under different mixture ratios and nitrogen treatments

以 B_6L_2 和 B_4L_4 显著高于 B_0L_8 和 B_2L_6 ,较 WW 处理显著升高 25.81%~32.31%。 N_1 处理下,各混播比例的 NPQ值分别于自然干旱后6 d (B_0L_8 、 B_2L_6 、 B_4L_4)、4 d (B_6L_2) 升至最高值,以 B_6L_2 和 B_4L_4 显著高于 B_0L_8 和 B_2L_6 ,较 WW 处理显著升高 22.41%~28.33%。复水后恢复至 WW 水平,两养分处理间无显著差异。复水后第2天的 NPQ值相当于 WW 的 91.08%~104.88%。土壤含水量最低时,施氮显著降低了各混播的 NPQ值,分别降低 12.82%、10.13%、9.76%、10.47%。表明水分、氮肥、混播比例以及氮肥与水分、水分与混播比例的交互作用对柳

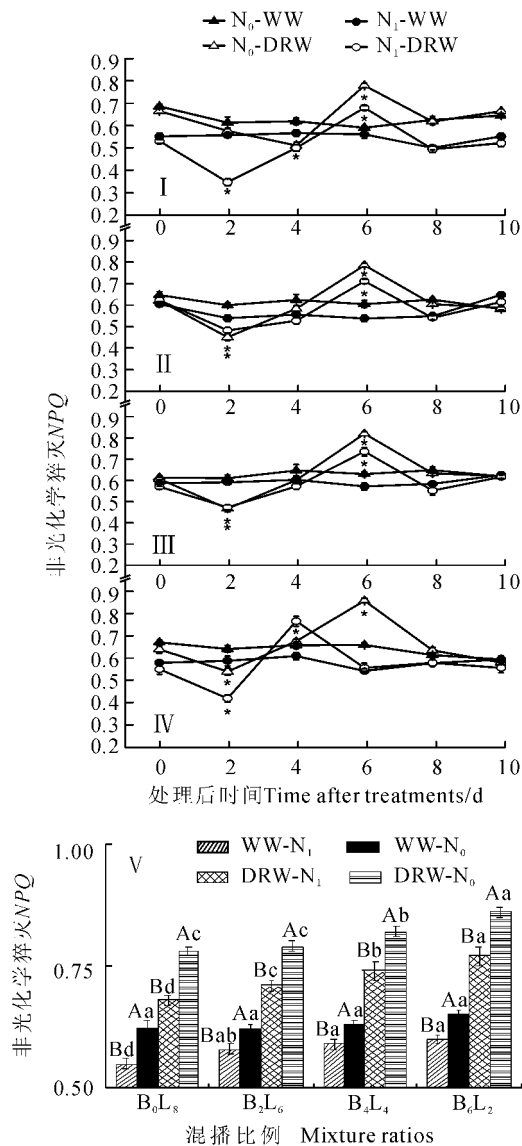


图6 不同混播比例和养分处理下柳枝稷非光化学猝灭(NPQ)随土壤含水量变化的响应进程

Fig. 6 Response of the non-photochemical quenching coefficient (NPQ) of switchgrass to soil water change under different mixture ratios and nitrogen treatments

枝稷的 NPQ 值均有显著影响 ($P < 0.05$)。

3 讨论

水肥条件及其交互作用对植物生理及生长的影响是植物抗旱研究的重要内容^[8,21,22],叶绿素荧光动力学参数由于其“内在性”特点,常用于评价环境胁迫对植物光合作用的影响以及植物抗旱性特征^[23-25]。研究表明,水分胁迫对植物光合能力的影响与胁迫程度以及植物对干旱的敏感性有关^[26]。植物在适度水分胁迫及复水过程中,会产生适应、伤害、修复以及补偿等阶段性反应^[27,28]。Shangguan

等对水氮互作下冬小麦叶片荧光动力学的研究发现,水分胁迫下对冬小麦 F_v/F_m 没有影响,但显著降低了 qP 和 NPQ ^[22]。徐伟洲等的研究表明,水分胁迫下柳枝稷的 F_v/F_m 、 qP 以及最大相对电子传递速率 $rETR_{max}$ 显著降低,而 NPQ 显著提高^[26]。本试验中,水分对所有参数均有显著影响。随水分胁迫加剧,各混播比例中柳枝稷的 F_v/F_m 、 qP 、 Φ_{PSII} 和 ETR 值逐渐下降,表明干旱胁迫导致 PS II 反应中心开放比例和潜在活性下降,光合电子传递受到抑制,从而光能转换率降低。研究表明,在干旱条件下,适量施氮可缓解干旱对植物生长的限制,对复水后光合恢复也有一定促进作用^[8,22]。Shangguan 等研究发现,适当增施氮肥可提高冬小麦 F_v/F_m ,降低 qP 和 NPQ 值^[22]。本试验中,水氮互作虽然对 F_v/F_m 及 ETR 作用不显著,但对 Φ_{PSII} 、 qP 及 NPQ 有显著影响,且对 Φ_{PSII} 和 qP 表现为正效应, NPQ 表现为负效应,干旱胁迫下,施氮显著提高了土壤含水量最低时各混播比例的 Φ_{PSII} (13.64%~23.53%) 和 qP (6.12%~11.11%) 值,降低了 9.76%~12.82% 的 NPQ 值,且施氮下各荧光参数的变化幅度相对不施氮较小,表明在水分胁迫下,施氮虽然没有提高柳枝稷 PS II 反应中心活性,但是提高了反应中心开放比例,从而提高其原初光能转换效率,减少对吸收光能的热耗散。说明氮肥能够提高柳枝稷的光合能力,从而增强其抗旱生态适应性,这有利于提高其与白羊草的竞争能力。

混播比例不同将直接影响植物的光合生理,进而影响植物种间竞争关系。王平等通过对羊草与沙打旺、杂花苜蓿混播的研究表明,豆科牧草的混播比例越高对羊草的抑制作用越强^[12]。丁文利等研究发现,混播对白羊草和达乌里胡枝子的 F_v/F_m 无影响,但两者的 Φ_{PSII} 和 qP 在混播中均显著低于单播,混播中达乌里胡枝子的 qN 显著高于单播^[29]。本试验中,水分和混播比例交互作用对 ETR 及 qP 的影响显著,且对 ETR 及 qP 表现为负效应。干旱胁迫下, N_0 处理下单播柳枝稷的 ETR 最低值显著高于混播, N_1 处理下单播的 ETR 、 qP 最低值显著高于混播,且同一氮素水平下柳枝稷比例越少, F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 ETR 和 qP 降幅越大,表明单播柳枝稷的电子传递速率以及光能利用能力显著强于混播,混播后柳枝稷光合电子传递受阻,PS II 反应中心活性下降,且其比例越小,PS II 活性下降程度越大。这可能是由于混播条件下受到白羊草的竞争影响柳枝稷的光合能力。另外,试验期间白羊草个体

株高显著高于柳枝稷,可能造成遮荫作用进而影响其光合作用^[29]。养分和混播比例以及水分、养分和混播比例三者交互作用对各参数均无显著影响,可能是因为各处理互作产生了拮抗作用。当土壤含水量降至最低再复水后,叶片叶绿素荧光参数能够迅速恢复,且复水后第 2 d 与对照水平相当,表明干旱胁迫后柳枝稷 PS II 反应中心未受到严重损伤,具有较强的抗旱适应性^[26]。

qP 表示用于光化学电子传递的光能,与电子传递和初始电子受体 QA 有关,反映反应中心的开放比例, NPQ 则反映不能用于光化学电子传递而以热的形式耗散掉的光能^[30,31]。多数研究认为,干旱胁迫下,植物 PS II 光化学量子产量下降,用于光化学反应的能量减少,植物叶片吸收的光能主要通过非光化过程散失,这是植物保护光合机构的方式之一^[30-32]。本试验中,水分下降第 2 天(除 N_0 处理下单播 NPQ 为第 4 天),各混播比例中 qP 值出现短暂升高而 NPQ 值短暂降低,这可能是由于适度干旱胁迫有利于提高 PS II 反应中心开放比例^[32]。随胁迫程度加剧, qP 值下降而 NPQ 上升, Φ_{PSII} 也有所下降,表明干旱胁迫下 QA 氧化态数量减少,导致 PS II 反应中心开放比例下降,使 QA 向泛醌 QB 光合电子传递受到抑制,造成激发能过剩积累,通过 NPQ 的方式将其耗散以保护光合机构免受水分胁迫

伤害,表现出柳枝稷较好的自我保护机制^[31,32],这与 ETR 随干旱胁迫加剧而降低相吻合。 N_0 处理下,单播柳枝稷的 qP 和 NPQ 分别显著高于和低于除 B_2L_6 外其他混播比例, N_1 处理下,单播的 qP 和 NPQ 分别显著高于和低于混播 ($P < 0.05$),表明混播后柳枝稷通过耗散过剩的光能保护光合机构,显示了柳枝稷对混播竞争的适应,也表明施氮对单播下柳枝稷 NPQ 的影响程度大于混播。

4 结 论

综上所述,干旱胁迫下,柳枝稷的 F_v/F_m 、 qP 、 Φ_{PSII} 和 ETR 值均逐渐下降,复水后第 2 天各指标恢复到对照水平,表明柳枝稷具有较强的抗旱适应性。土壤含水量降至最低时,单播柳枝稷的 ETR 显著高于混播,施氮处理下单播的 qP 显著高于混播, NPQ 则相反 ($P < 0.05$),表明混播下柳枝稷 PS II 反应中心活性下降,且混播比例越小下降程度越大,显示了其对混播竞争的适应。土壤含水量最低时,施氮显著提高了各混播下柳枝稷的 Φ_{PSII} (13.64%~23.53%) 和 qP (6.12%~11.11%),降低 NPQ (9.76%~12.82%) ($P < 0.05$),表明施氮能提高其光合能力,增强与白羊草的竞争能力。这些说明,不同水氮条件下,柳枝稷表现出较强的混播竞争适应性,施氮会提高其对白羊草的生态竞争能力。

参考文献:

- [1] DURAND L. Z., GOLDSTEIN G. Photosynthesis, photoinhibition, and nitrogen use efficiency in native and invasive tree ferns in Hawaii[J]. *Oecologia*, 2001, 126: 345-354.
- [2] SUSAN C. L., MCDOWELL. Photosynthetic characteristics of invasive and noninvasive species of *Rubus* (Rosaceae)[J]. *American Journal of Botany*, 2002, 89(9): 1431-1438.
- [3] XU Z. Z., ZHOU G. S., SHIMIZU H. Are plant growth and photosynthesis limited by pre-drought following rewatering in grass [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(13): 3737-3749.
- [4] 黎 蕾, 蔡传涛, 刘贵周. 光强和施氮量对催吐萝芙木叶片生长及光合作用的影响[J]. 武汉植物学研究, 2010, 28(2): 206-212.
LI L., CAI C. T., LIU G. Z. Effects of light and nitrogen level on leaf growth and photosynthesis of *Rauwolfia vomitoria* [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2010, 28(2): 206-212.
- [5] 梁 婷, 同延安, 林 文, 等. 陕西省不同生态区大气氮素干湿沉降的时空变异[J]. 生态学报, 2014, 34(3): 738-745.
LIANG T., TONG Y. A., LIN W., et al. Spatial-temporal variability of dry and wet deposition of atmospheric nitrogen in different ecological regions of Shaanxi[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(3): 738-745.
- [6] 周晓兵, 张元明. 干旱半干旱区氮沉降生态效应研究进展[J]. 生态学报, 2009, 29(7): 835-845.
ZHOU X. B., ZHANG Y. M. Review on the ecological effects of N deposition in arid and semi-arid areas[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(7): 835-845.
- [7] POORTER H., REMKES C., LAMBER S. Carbon and nitrogen economy of twenty-four wild species differing in relative growth rate[J]. *Plant Physiology*, 1990, 94: 621-627.
- [8] 薛青武, 陈培元. 快速水分胁迫下氮素营养水平对小麦光合作用的影响[J]. 植物学报, 1990, 32(7): 33-37.
XUE Q. W., CHEN P. Y. Effects of nitrogen nutrition level on photosynthesis of wheat under rapid water stress[J]. *Acta Botanica Sinica*, 1990, 32(7): 33-37.
- [9] WILSON S. D., KEDDY P. A. Measuring diffuse competition along an environmental gradient: results from a shoreline plant community[J]. *The American Naturalist*, 1986, 127: 862-869.
- [10] GOLDBERG D. E., BARTON A. M. Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: a review of field experiments with plants[J]. *The American Naturalist*, 1992, 139: 771-801.
- [11] 张晓红, 徐炳成, 李凤民. 密度对 3 种豆科牧草生产力和水分利用率的影响[J]. 草地学报, 2007, 1(16): 593-598.

- ZHANG X H, XU B C, LI F M. Effect of planting density on the productivity and WUE of three legumes in highland of loess plateau[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2007, **1**(16): 593-598.
- [12] 王平, 周道炜, 张宝田. 禾-豆混播草地种间竞争与共存[J]. *生态学报*, 2009, **29**(5): 2 560-2 567.
- WANG P, ZHOU D W, ZHAN B T. Coexistence and interspecific competition in grass-legume mixture[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, **29**(5): 2 560-2 567.
- [13] GREVILLIOT F, MULLER S. Grassland ecotopes of the upper Meuse as references for habitats and biodiversity restoration: A synthesis[J]. *Landscape Ecology*, 2002, **17**(1): 19-33.
- [14] 马杰, 易津, 皇甫超河, 等. 入侵植物黄顶菊与3种牧草竞争效应研究[J]. *西北植物学报*, 2010, **30**(5): 1020-1028.
- MA J, YI J, HUANGFU C H, *et al.* Competitive effects between invasive plant *flaveria bidentis* and three pasture species[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*, 2010, **30**(5): 1 020-1 028.
- [15] PORTER C L. An analysis of variation between upland and lowland switchgrass, *Panicum virgatum* L.[J]. *Central Oklahoma Ecology*, 1966, **47**: 980-992.
- [16] 林长松, 程序, 杨新国. 半干旱黄土丘陵沟壑区引种能源植物柳枝稷生态适宜性分析[J]. *西南大学学报*, 2008, **30**(7): 125-132.
- LIN C S, CHENG X, YANG X G. Ecological adaptability of introduced switchgrass in semi-arid loess hilly-gully areas, recommended as a bio-energy plant[J]. *Journal of Southwest University (Natural Science Edition)*, 2008, **30**(7): 125-132.
- [17] 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.
- DING W L, SHU J L, XU W Z, *et al.* Chlorophyll fluorescence kinetic parameters of *Bothriochloa ischaemum* and *Lespedeza davurica* at different combination ratios under water stress[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2014, **22**(1): 94-100.
- [18] 李高扬, 李建龙, 王艳, 等. 利用高产牧草柳枝稷生产清洁生物质能源的研究进展[J]. *草业科学*, 2008, **25**(5): 15-21.
- LI G Y, LI J L, WANG Y, *et al.* Research progress on the clean bio-energy production from high yield *Panicum virgatum*[J]. *Pratacultural science*, 2008, **25**(5): 15-21.
- [19] 徐炳成, 山仑, 黄占斌, 等. 沙打旺与柳枝稷单、混播种苗期水分利用和根冠生长的比较[J]. *应用与环境生物学报*, 2004, **10**(5): 577-580.
- XU B C, SHAN L, HUANG Z B, *et al.* Comparative study of water use efficiency and growth of *Astragalus adsurgens* and *Panicum virgatum* seedlings under separated and mixed plantation[J]. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2004, **10**(5): 577-580.
- [20] SCHREIBER U. Pulse-Amplitude-Modulation (PAM) Fluorometry and Saturation Pulse Method: An Overview[M]. Springer, Netherlands, 2004: 279-319.
- [21] WOO N S, BADGER M R, POGSON B J. A rapid, non-invasive procedure for quantitative assessment of drought survival using chlorophyll fluorescence[J]. *Plant Methods*, 2008, **4**(1): 27-40.
- [22] SHANGGUAN Z P, SHAO M A, DYCKMANS J. Effect of nitrogen nutrition and water stress deficit on net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in winter wheat [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2000, **56**: 46-51.
- [23] GENTY B, BRIANTAIN J M, BAKER N R. The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence[J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1989, **990**: 87-92.
- [24] LONG J R, MA G H, WAN Y Z, *et al.* Effects of nitrogen fertilizer level on chlorophyll fluorescence characteristics in flag leaf of super hybrid rice at late growth stage[J]. *Rice Science*, 2013, **20**(3): 220-228.
- [25] LI R H, GUO P G, BAUM M, *et al.* Evaluation of chlorophyll content and fluorescence parameters as indicators of drought tolerance in barley[J]. *Agricultural Sciences in China*, 2006, **5**(10): 751-757.
- [26] XU W Z, DENG X P, XU B C H. Photosynthetic activity and efficiency of *Bothriochloa ischaemum* and *Lespedeza davurica* in mixtures across growth periods under water stress[J]. *Acta Physiol Plant*, 2014, **36**: 1 033-1 044.
- [27] 赵丽英, 邓西平, 山仑. 水分亏缺下作物补偿效应类型及机制研究概述[J]. *应用生态学报*, 2004, **15**(3): 523-526.
- ZHAO L Y, DENG X P, SHAN L. A review on types and mechanisms of compensation effect of crops under water deficit[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, **15**(3): 523-526.
- [28] KOBLIZEK M, KAFTAN D, NEDBAL L. On the relationship between the non-photochemical quenching of the chlorophyll II fluorescence and the photosystem II light harvesting efficiency. A repetitive flash fluorescence induction study[J]. *Photosynthesis Research*, 2001, **68**(2): 141-152.
- [29] FANG Y, XU B C H, LIU L, *et al.* Does a mixture of old and modern winter wheat cultivars increase yield and water use efficiency in water-limited environments [J]. *Field Crops Research*, 2014, **156**: 12-21.
- [30] 杨志晓, 丁燕芳, 等. 赤星病胁迫对不同抗性烟草品种光合作用和叶绿素荧光特性的影响[J]. *生态学报*, 2015, **35**(12): 1-13.
- YANG Z X, DING Y F, *et al.* Impacts of *Alternaria alternata* stress on characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence in two tobacco cultivars with different resistances [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(12): 1-13.
- [31] 柴胜丰, 唐健民, 王满莲, 等. 干旱胁迫对金花茶幼苗光合生理特性的影响[J]. *西北植物学报*, 2015, **35**(2): 322-328.
- CHAI S F, TANG J M, WANG M L, *et al.* Photosynthetic and physiological characteristics of *Camellia petelotii* seedlings under drought stress[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*, 2015, **35**(2): 322-328.
- [32] 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.
- XU W Z, XU B C, DUAN D P, *et al.* Study on the photosynthetic characteristics of *Bothriochloa ischaemum* under different water and nutrient conditions Ⅲ. chlorophyll fluorescence kinetic parameters[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2011, **19**(1): 31-37.

(编辑: 裴阿卫)