

# 与达乌里胡枝子混播下白羊草光合对干旱 及短期补水的响应\*

郭亚力<sup>1</sup> 李 帅<sup>2</sup> 徐伟洲<sup>1,3</sup> 吴爱姣<sup>1</sup> 陈 吉<sup>1</sup> 徐炳成<sup>1,2\*\*</sup>

(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 杨凌 712100;

2. 中国科学院水利部水土保持研究所 杨凌 712100; 3. 榆林学院 榆林 719000)

**摘 要** 为揭示黄土丘陵区优良乡土草种白羊草 [*Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng] 和达乌里胡枝子 [*Lespedeza davurica* (Laxm.) Schindl.] 混播时的光合生理特征及其与土壤水分的关系, 采用盆栽控制试验, 按照生态替代法设置了白羊草(B)和达乌里胡枝子(D)6种混播比例组合(2:10、4:8、6:6、8:4、10:2、12:0), 标记为B2D10、B4D8、B6D6、B8D4、B10D2、B12D0; 设置高水(80%土壤田间持水量, HW)、中水(60%土壤田间持水量, MW)和低水(40%土壤田间持水量, LW)3种水分供应条件, 并在白羊草拔节期进行短期补水处理: 即分别从中水提到高水(MHW)、低水提到高水(LHW)和低水提高到中水(LMW)。连续测定和比较了不同处理下白羊草光合生理特征——净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $G_s$ )和水分利用效率(WUE)的动态变化。结果表明: 1)在恒定水分供应条件下, 各混播比例中白羊草叶片光合生理参数在HW处理下显著最高, LW处理下显著最低, 说明水分是限制其叶片光合作用的主要因子; 2)短期补水后, 白羊草叶片光合生理参数均是在LHW下增加幅度最大, LMW下增加幅度最小; 各混播比例中白羊草光合生理参数在MHW下恢复到稳定水平时间最快, 说明较高的补水幅度和土壤前期含水量有利于补水后叶片光合作用提高; 3)在B10D2和B8D4混播比例下, 白羊草不仅具有较高的 $P_n$ 、较低的 $T_r$ 和较高的WUE, 且短期补水后 $P_n$ 和WUE增加幅度较大,  $T_r$ 增幅较小, 说明这两种混播比例有利于改善其光合作用。综合表明, 经历短期干旱胁迫后补水, 白羊草光合生理活性出现恢复现象, 恢复速度和程度与混播比例和补水前土壤水分水平相关。

**关键词** 白羊草 达乌里胡枝子 混播比例 水分胁迫 短期补水 光合生理特征

中图分类号: Q945.79 文献标识码: A 文章编号: 1671-3990(2015)05-0579-10

## Photosynthetic response of *Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng to drought and short-term rewatering when intercropped with *Lespedeza davurica* (Laxm.) Schindl. in a pot experiment

GUO Yali<sup>1</sup>, LI Shuai<sup>2</sup>, XU Weizhou<sup>1,3</sup>, WU Aijiao<sup>1</sup>, CHEN Ji<sup>1</sup>, XU Bingcheng<sup>1,2</sup>

(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; 3. Yulin University, Yulin 719000, China)

**Abstract** To clarify photosynthetic characteristics and their relationship with soil water conditions of *Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng intercropped with *Lespedeza davurica* (Laxm.) Schindl. in the loess hilly-gully region, a pot experiment was conducted in the weather enclosure of the State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau. *B. ischaemum* (B) was intercropped with *L. davurica* (D) in six mixture sowing ratios of 2:10, 4:8, 6:6, 8:4, 10:2, 12:0), and these combinations were marked as B2D10, B4D6, B6D6, B8D4, B10D2 and B12D0, respectively. Three soil water conditions were set in the

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

\*\* 通讯作者: 徐炳成, 主要从事植物生理生态适应性方面的研究。E-mail: bexu@ms.iswc.ac.cn

郭亚力, 主要研究方向为植物生理生态。E-mail: 15191841775@163.com

收稿日期: 2014-11-18 接受日期: 2015-03-23

experiment, which were high water (80% field capacity, HW), middle water (60% field capacity, MW) and low water (40% field capacity, LW). Additionally, during the elongation stage of *B. ischaemum*, soil water content was improved separately from MW to HW, LW to HW and MW, respectively, i.e. middle water to high water (MHW), low water to high water (LHW) and middle water (LMW). Altogether, there were 36 treatments in the experiment, and each was replicated three times. Photosynthetic characteristics, net photosynthetic rate ( $P_n$ ), transpiration rate ( $T_r$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ), water use efficiency (WUE) of *B. ischaemum* were measured after soil was rewatered. Results showed that under relative stable water conditions (i.e. HW, MW, and LW), photosynthetic parameters of *B. ischaemum* were significantly highest under HW treatment, and significantly lowest under LW treatment for all mixture sowing ratios, indicating water was the key factor affecting *B. ischaemum* photosynthesis. After re-watering, the largest and smallest increases of photosynthetic parameters of *B. ischaemum* appeared under LHW and LMW respectively. For all mixture sowing ratios, photosynthetic activity of *B. ischaemum* under MHW recovered to stable level in the shortest time, suggesting that higher water content in early stage and higher rewatering level benefited *B. ischaemum* photosynthesis improvement. *B. ischaemum* presented not only higher  $P_n$ , lower  $T_r$  and higher WUE under B10D2 and B8D4 treatment, but also greater increase in  $P_n$  and WUE and smaller increase in  $T_r$  after rewatered, implying that the two mixture sowing ratios were beneficial for improving the photosynthesis efficiency of *B. ischaemum*. The research results suggested that photo-physiological activities of *B. ischaemum* was recovered after re-watering from short-term drought stress, and the recovery speed and level were correlated with mixture sowing ratio with *L. davurica* and soil water content before re-watering.

**Keywords** *Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng; *Lespedeza davurica* (Laxm.) Schindl.; Mixture sowing ratio; Water stress; Short-term re-watering; Photosynthesis characteristics

(Received Nov. 18, 2014; accepted Mar. 23, 2015)

水分是影响黄土丘陵半干旱区植物生长和分布的主要限制因子。降雨是该区植物所需水分的主要来源, 由于该区自然条件的典型特征是短期降雨与阶段干旱重复交替, 这导致了植物的生长和生存不仅取决于其对土壤水分含量相对较低干旱环境的适应能力, 也决定于其对土壤水分阶段改善条件下(如降雨后土壤水分的瞬时增加)的响应和利用能力<sup>[1-4]</sup>。通过系统研究植物尤其是天然草地群落优势种对土壤水分条件阶段性变化的响应和适应, 将有利于揭示其区域环境适应性特征。

黄土丘陵区在长期的人工草地建设中, 一直存在草种单一、结构不合理、稳定性差、生产力低等问题, 这不仅影响了草地畜牧业的发展, 还容易引发土壤旱化、退化和荒漠化等问题<sup>[5-9]</sup>。因此, 结合当地条件, 建立优质高效的人工草地显得尤为重要。通过选择利用适应该地区的优良野生草种, 构建不同草种的人工混播草地, 特别是优质禾-豆混播草地对促进当地人工草地建设具有重要意义<sup>[10]</sup>。

白羊草 [*Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng] 为禾本科孔颖草属多年生草本植物, 具短根茎, 分蘖力强, 能形成大量基生叶丛; 须根特别发达, 常形成强大的根网, 耐践踏, 固土保水力强; 性喜温暖和湿度中等的土壤环境, 为典型喜暖的中旱生植物<sup>[11]</sup>。白羊草生活力极强, 兼具有性和无性繁殖, 所以能迅速占据地面, 成为显域性植被的建群种。达乌里胡枝子 [*Lespedeza davurica* (Laxm.) Schindl.]

是豆科胡枝子属多年生草本状半灌木, 除具有固氮特性外, 还具耐寒、耐旱、较强的防风固沙能力及较高的营养价值<sup>[12]</sup>。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混播关系, 在维持区域生态景观和水土保持中均具有重要作用<sup>[13]</sup>。因此, 白羊草与达乌里胡枝子在群落中存在着一定的相互适应机制, 根据这种良好的共生关系, 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。目前, 不同水肥条件下单播或者混播白羊草和达乌里胡枝子的光合生理特征均有相关研究<sup>[14-16]</sup>, 但对二者混播下的光合生理特征及其对短期补水的响应还少见报道。混播比例不同将直接影响混播植物的种间竞争关系, 因此, 本研究采用盆栽控制试验, 通过研究白羊草与达乌里胡枝子在不同混播比例下的光合生理特征及其对短期补水的响应进程, 明确其抗旱生理生态特征, 为黄土丘陵区人工草地建设中白羊草和达乌里胡枝子混播比例的正确选择提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

本研究材料为白羊草和达乌里胡枝子, 其种子于 2011 年 11 月采自中国科学院安塞水土保持综合试验站山地试验场天然草地 (N 36°51'30", E 109°19'23"), 海拔 1 068~1 309 m。种子采集晒干后在自然状态下

<http://www.ecoagri.ac.cn>

实验室储藏, 试验开始前发芽试验结果表明, 两草种的种子发芽率均在 90% 以上。

## 1.2 试验设计

采用盆栽控制双因素(混播和水分)试验, 生态替代法设计。

混播处理: 在每盆保证 12 株植株下, 按照白羊草(B)和达乌里胡枝子(D)的株数比设置 6 个混播比例(2:10、4:8、6:6、8:4、10:2、12:0), 即分别为 B2D10、B4D8、B6D6、B8D4、B10D2 和 B12D0。试验土壤采用陕北安塞农田耕层(0~20 cm)黄绵土, 其中土壤有机质含量为  $3.60 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 全氮、全磷、全钾含量分别为  $0.25 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、 $0.66 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$  和  $19.00 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 土壤速效氮、磷、钾含量分别为  $0.02 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、 $0.05 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$  和  $0.10 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , pH 为 8.77, 土壤田间持水量(FC)为 20.0%。盆钵规格为  $30 \text{ cm}\times 20 \text{ cm}$ (高度 $\times$ 内径)底部封堵的 PVC 桶, 装桶时桶底铺碎石子, 沿内壁设一根内径为 2 cm 的 PVC 管作为灌水通道。

试验于 2012 年 3 月 20 日开始, 采用种子播种, 每桶播种 12 穴。播种后和苗期均保持充分供水, 最后通过间苗每穴留 1 株, 每盆保留 12 株, 10 月底试验结束。底肥按照每 1.0 kg 干土施 0.025 g 纯氮、0.1 g 纯磷的标准, 装桶时一次随土混入, 其中氮肥为尿素, 磷肥为  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ 。

水分处理: 设置充分供水、适度胁迫和严重胁迫, 即分别为高水(80%土壤田间持水量, HW)、中水(60%土壤田间持水量, MW)和低水(40%土壤田间持水量, LW)3 种水分水平。土壤水分控制于 6 月 13 日开始, 于每日 18:00 采用称重法将土壤含水量调整至设计水平。水分阶段提高变化于 7 月 12 日傍晚进行, 此时白羊草处于拔节期, 达乌里胡枝子处于现蕾期, 即通过补充灌水, 分别从中水提到高水水平(MHW)、低水提到高水水平(LHW)和低水提到中水水平(LMW), 随后将提水后的水分水平均保持至生育期结束。

试验处理总数为: 3(水分水平) $\times$ 6(混播比例) $\times$ 2(对照+补水) $\times$ 3(重复)=108 盆。试验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。

## 1.3 测定项目及方法

光合生理指标采用 Licor-6400 便携式光合仪(LI-6400, LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA)测定, 分别于 7 月 12—18 日上午 9:30—11:30 进行。为减少天气变化的影响, 测定采用自带红蓝光源, 光强设置为  $1\ 200 \mu\text{mol}(\text{photon})\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。随机选取各处理下新近

充分展开的白羊草叶片进行测定, 每盆每天测定 1 次。测定项目包括净光合速率 [ $P_n$ ,  $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ]、蒸腾速率 [ $T_r$ ,  $\text{mmol}(\text{H}_2\text{O})\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ]、气孔导度 [ $G_s$ ,  $\text{mmol}(\text{H}_2\text{O})\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ]等光合生理活性, 叶片瞬时水分利用效率  $\text{WUE}=P_n/T_r$ [17]。

## 1.4 数据分析

试验数据采用 Office excel 2010 进行整理和绘图; 用 SPSS 16.0 进行统计分析。不同水分处理及混播比例下叶片光合生理指标间差异显著性采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)进行检验, 双因素方差分析(Two-Way ANOVA)用于比较水分处理、混播比例及其二者间可能存在的交互作用( $P<0.05$ )。

## 2 结果与分析

### 2.1 干旱及短期补水后白羊草叶片净光合速率的变化

在恒定水分供应条件下, 高水(HW)和低水(LW)处理白羊草净光合速率( $P_n$ )均以 B4D8、B8D4 和 B10D2 混播比例下显著最高( $P<0.05$ ); 中水处理(MW)下, 各混播比例间无显著差异(表 1)。补水后, LMW 和 LHW 下白羊草的  $P_n$  峰值( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )均出现在补水后第 3 d, 其中 B2D10、B4D8、B6D6、B8D4、B10D2、B12D0 分别为 11.13、12.22、10.40、12.75、11.99、10.94 和 13.02、13.53、11.80、14.80、14.00、12.20。较补水前低水处理(LW)下的  $P_n$  值, LMW 以 B8D4 混播比例下升幅显著最大, B6D6 显著最小, LHW 以 B8D4 和 B10D2 混播比例下升高幅度显著最大, B6D6 和 B12D0 显著最小( $P<0.05$ )。随后, 各混播比例下白羊草的  $P_n$  逐渐下降, 第 4 d 后基本稳定; 补水后 4~6 d, 同一混播比例在 LMW 和 LHW 下均无显著差异( $P>0.05$ ), 以 B8D4 和 B10D2 混播比例显著最大( $P<0.05$ ), 其他比例间无显著差异; 补水后第 6 d, 各混播比例下  $P_n$  较补水前均有升高, LMW 下 B10D2 升高幅度为 11.5%, 且显著最大, B12D0 和 B6D6 分别为 3%和 4%, 且显著最小, LHW 下 B10D2 和 B8D4 升高幅度分别为 18%和 17%, 且显著最大, B4D8、B12D0 和 B2D10 均为 13%且显著最小( $P<0.05$ )(图 1)。

MHW 下, 白羊草的  $P_n$  峰值( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )出现在补水后第 2 d, 其中 B2D10、B4D8、B6D6、B8D4、B10D2、B12D0 下  $P_n$  分别为 13.20、14.00、12.87、14.82、14.30 和 13.35, 较补水前中水处理下的  $P_n$  值, 以 B8D4 比例下升高幅度显著最大, B2D10、B6D6 和 B12D0 显著最小( $P<0.05$ )。随后, 各混播比例下  $P_n$  均逐渐下降, 第 3 d 后基本平稳, 补水后 3~6 d, 同

一混播比例下  $P_n$  均无显著差异, 不同混播比例下以 B8D4 和 B10D2 显著最大, B12D0、B6D6 和 B2D10 显著最小( $P<0.05$ )。补水后第 6 d, 各混播比例下  $P_n$  较补水前均有升高, B10D2 升高幅度为 15%, 且显著

表 1 不同水分处理及混播比例下白羊草的光合参数

混播比例 Mixture sowing ratio	净光合速率 $P_n$ [ $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ]			气孔导度 $G_s$ [ $\text{mmol}(\text{H}_2\text{O})\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ]		
	HW	MW	LW	HW	MW	LW
B12D0	13.05±0.42b(a)	11.07±0.29a(b)	9.02±0.37b(c)	54.02±2.03c(a)	48.12±2.23b(b)	41.09±1.04b(c)
B10D2	14.00±0.31a(a)	11.35±0.46a(b)	9.76±0.33a(c)	60.03±3.06b(a)	52.23±1.13a(b)	46.10±1.03a(c)
B8D4	13.99±0.60a(a)	11.57±0.45a(b)	10.00±0.30a(c)	69.00±3.02a(a)	53.07±2.12a(b)	47.12±1.23a(c)
B6D6	12.52±0.44b(a)	11.00±0.32a(a)	9.00±0.23b(b)	53.05±2.04c(a)	47.05±2.14b(b)	40.12±1.12b(c)
B4D8	13.89±0.33a(a)	11.21±0.55a(b)	10.01±0.36a(c)	59.04±2.13b(a)	48.10±2.25b(b)	42.13±1.12b(c)
B2D10	12.98±0.40b(a)	11.31±0.47a(a)	9.25±0.26b(b)	54.05±2.09c(a)	48.08±1.05b(b)	42.17±1.18b(c)

混播比例 Mixture sowing ratio	蒸腾速率 $T_r$ [ $\text{mmol}(\text{H}_2\text{O})\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ]			水分利用效率 WUE [ $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{mmol}^{-1}(\text{H}_2\text{O})$ ]		
	HW	MW	LW	HW	MW	LW
B12D0	4.13±0.13b(a)	3.66±0.10a(b)	3.23±0.11b(c)	3.16±0.07c(a)	3.02±0.08b(b)	2.79±0.04d(c)
B10D2	3.98±0.13b(a)	3.33±0.06b(b)	3.02±0.06b(c)	3.51±0.12b(a)	3.40±0.06a(b)	3.23±0.11ab(c)
B8D4	3.87±0.09b(a)	3.30±0.05b(b)	3.00±0.08b(c)	3.61±0.11a(a)	3.50±0.08a(b)	3.33±0.06a(c)
B6D6	4.52±0.14a(a)	3.98±0.07a(b)	3.55±0.05a(c)	3.05±0.11c(a)	2.76±0.04c(b)	2.54±0.06c(c)
B4D8	4.10±0.10b(a)	3.70±0.04a(b)	3.20±0.12b(c)	3.38±0.13b(a)	3.02±0.09b(b)	3.12±0.06b(c)
B2D10	4.11±0.13b(a)	3.70±0.06a(b)	3.22±0.15b(c)	3.16±0.07c(a)	3.05±0.06b(b)	2.87±0.11d(c)

“混播比例”中的 B 为白羊草, D 为达乌里胡枝子, 其后的数据为两种植物的株数比例; HW、MW 和 LW 分别为高水、中水和低水处理, 土壤含水量分别为田间持水量的 80%、60%和 40%, 下同。同列数字后不同小写字母表示同一水分处理下混播比例间差异显著( $P<0.05$ ), 括号内不同小写字母表示同一混播比例下水分处理间差异显著( $P<0.05$ )。In “Mixture sowing ratio” column, B is *Bothriochloa ischaemum*, D is *Lespedeza davurica*. Numbers following B and D indicate their plants ratio in the mixture. HW, MW and LW are high water, medium water and low water conditions, with soil water contents of 80%, 60% and 40% field capacity. The same below. Different small letters in the same column indicate significant differences among different mixture sowing ratios under the same water treatment ( $P < 0.05$ ), while different small letters in parentheses indicate significant differences among different water treatments at the same mixture sowing ratios ( $P < 0.05$ ).

最大, B6D6 和 B2D10 分别为 9%和 8%, 且显著最小( $P<0.05$ )(图 1)。水分水平或混播比例均极显著影响白羊草  $P_n$ , 但二者交互作用影响不显著(表 2)。

## 2.2 干旱及短期补水后白羊草叶片气孔导度的变化

在恒定水分供应条件下, 高水(HW)处理下白羊草气孔导度( $G_s$ )以 B8D4 混播比例显著最高, B12D0、B2D10 和 B6D6 显著最低( $P<0.05$ ); 中水(MW)和低水(LW)下以 B8D4 和 B10D2 混播比例显著最高( $P<0.05$ ), 其他混播比例间无显著差异(表 1)。LMW 和 LHW 下,  $G_s$  峰值 [ $\text{mmol}(\text{H}_2\text{O})\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ] 出现在补水后第 3 d, 其中 B2D10、B4D8、B6D6、B8D4、B10D2、B12D0 分别为 51.04、53.07、48.06、60.08、56.00、50.00 和 58.00、60.03、54.06、67.04、63.05、55.00, 较补水前低水处理(LW)下的  $G_s$  值, LMW 以 B8D4 混播比例下升高幅度显著最大, B6D6 显著最小( $P<0.05$ ), LHW 以 B8D4 和 B10D2 混播比例下升高幅度显著最大, B6D6 显著最小( $P<0.05$ )。随后, 各混播比例下  $G_s$  逐渐下降, 第 4 d 后基本稳定, 补水后 4~6 d, 同一混播比例下均无显著差异( $P>0.05$ ), 不同混播比例下 LMW 以 B8D4 显著最大, B6D6 和 B12D0 显

著最小( $P<0.05$ ), LHW 以 B8D4 和 B10D2 显著最大( $P<0.05$ ), 其他混播比例间无显著差异; 补水后第 6 d, 各混播比例下  $G_s$  较补水前均有升高, LMW 下 B8D4 升高幅度为 8%, 且显著最大, B4D8 为 2%, 且显著最小, LHW 下 B10D2 升高幅度为 17%, 且显著最大, B4D8 为 9%, 且显著最小( $P<0.05$ )(图 1)。

MHW 下,  $G_s$  峰值 [ $\text{mmol}(\text{H}_2\text{O})\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ] 出现在补水后第 2 d, 其中 B2D10、B4D8、B6D6、B8D4、B10D2、B12D0 分别为 60.07、64.03、58.01、72.02、67.00、59.00。较补水前中水处理(MW)下的  $G_s$  值, 以 B8D4 混播比例下升高幅度显著最大, B2D10、B6D6 和 B12D0 显著最小( $P<0.05$ )。随后, 各混播比例下  $G_s$  均逐渐下降, 并且在第 3 d 后基本稳定, 补水后 3~6 d, 同一混播比例下均无显著差异( $P>0.05$ ), 不同混播比例下以 B8D4 和 B10D2 显著最大, B12D0 和 B6D6 显著最小( $P<0.05$ ); 补水后第 6 d, 各混播比例下  $G_s$  较补水前均有升高, B8D4 和 B10D2 升高幅度均为 13%, 且显著最大, B4D8 为 9%, 且显著最小( $P<0.05$ )(图 1)。水分处理、混播比例和二者交互作用均极显著影响白羊草  $G_s$ (表 2)。

<http://www.ecoagri.ac.cn>

2.3 干旱及短期补水后白羊草叶片蒸腾速率的变化  
在恒定水分供应条件下, 高水(HW)和低水(LW)

处理白羊草叶片蒸腾速率( $T_r$ )均以 B6D6 比例显著最高 ( $P<0.05$ ); 中水处理(MW)下, 以 B8D4 和 B10D2 混

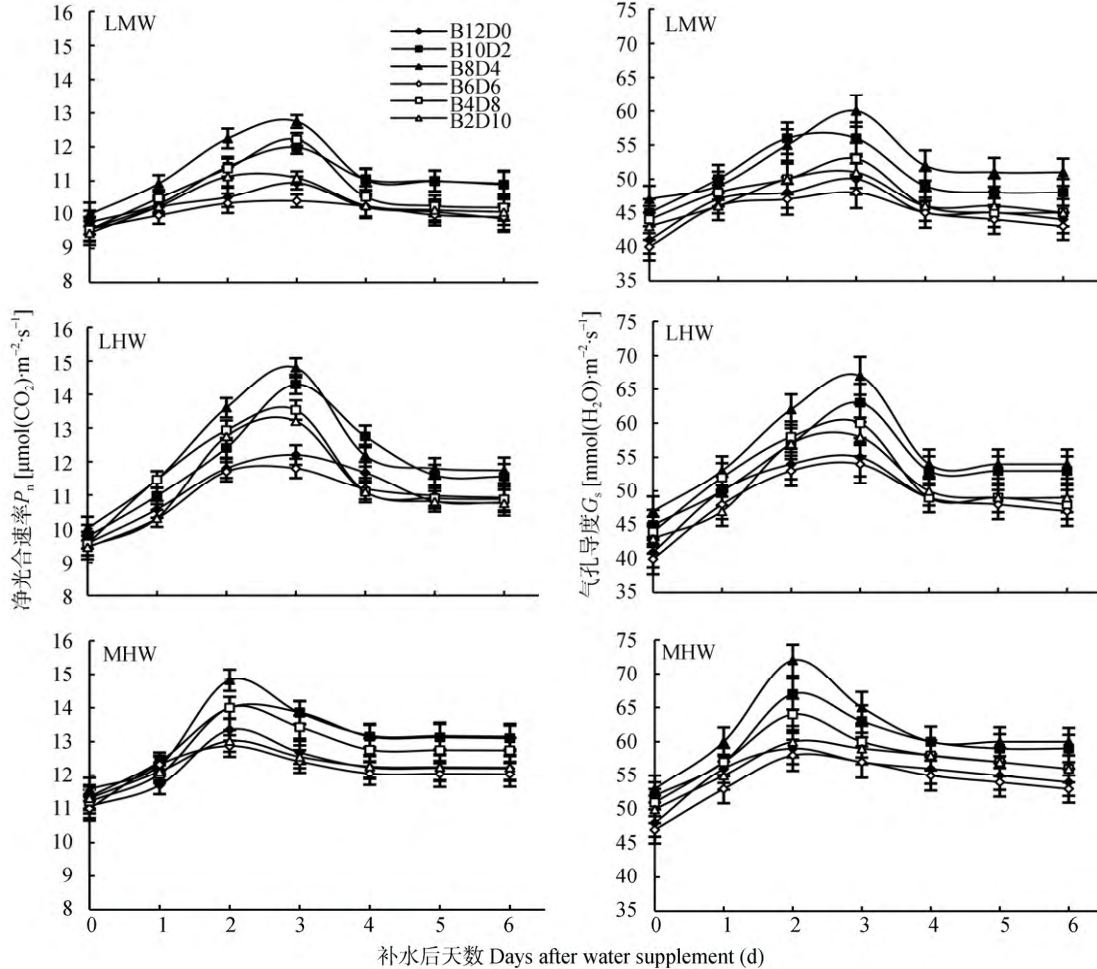


图 1 不同混播比例下白羊草净光合速率( $P_n$ )和气孔导度( $G_s$ )对补水的响应进程

Fig. 1 Response of net photosynthetic rate ( $P_n$ ) and stomatal conductance ( $G_s$ ) of *Bothriochloa ischaemum* to re-watering under different mixture sowing ratios

LMW: 低水到中水; LHW: 低水到高水; MHW: 中水到高水; 下同。LMW, LHW and MHW denote water supplement from LW to MW, LW to HW, and MW to HW, respectively. The same below.

表 2 水分处理、混播比例及二者交互作用对白羊草光合生理参数的影响

Table 2 Effects of water treatment, mixture sowing ratio and their interaction on photosynthetic parameters of *Bothriochloa ischaemum*

因子 Factor	df	净光合速率 $P_n$		气孔导度 $G_s$		蒸腾速率 $T_r$		水分利用效率 WUE	
		F	P	F	P	F	P	F	P
水分处理 Water treatment (WT)	5	78.706	<0.001	48.664	<0.001	34.581	<0.001	11.307	<0.001
混播比例 Mixture sowing ratio (MR)	5	3.938	0.003	5.579	<0.001	1.512	0.193	7.154	<0.001
WT×MR	25	0.398	0.995	2.580	0.001	0.238	1.000	3.010	<0.001

播比例显著最低 ( $P<0.05$ ), 其他混播比例间无显著差异(表 1)。LMW 和 LHW,  $T_r$  峰值 [ $\text{mmol}(\text{H}_2\text{O})\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ] 均出现在补水后第 3 d, 其中 B2D10、B4D8、B6D6、B8D4、B10D2、B12D0 分别为 4.05、3.99、4.07、3.91、3.92、4.00 和 4.10、4.05、4.14、3.97、4.00、4.07。较补水前低水处理(LW)下的  $T_r$  值, LMW 以 B6D6 混播比例下升高幅度显著最大, B8D4 显著最小, LHW

以 B6D6 和 B2D10 升高幅度显著最大, B8D4 和 B10D2 显著最小 ( $P<0.05$ )。随后, 各混播比例下  $T_r$  均逐渐下降, 第 4 d 后基本稳定, 补水后 4~6 d, 同一混播比例下均无显著差异 ( $P>0.05$ ), 不同混播比例下 LMW 和 LHW 均以 B6D6 显著最大 ( $P<0.05$ ), 其他混播比例间无显著差异; 补水后第 6 d, 各混播比例下  $T_r$  较补水前均有所升高, LMW 时 B6D6 混播比例升高

幅度为 2%, 且显著最大, B8D4 混播比例升高幅度仅为 1%, LHW 时 B6D6 混播比例升高幅度为 4%, 且显著最大, B8D4 为 3%, 且显著最小 ( $P < 0.05$ ) (图 2)。

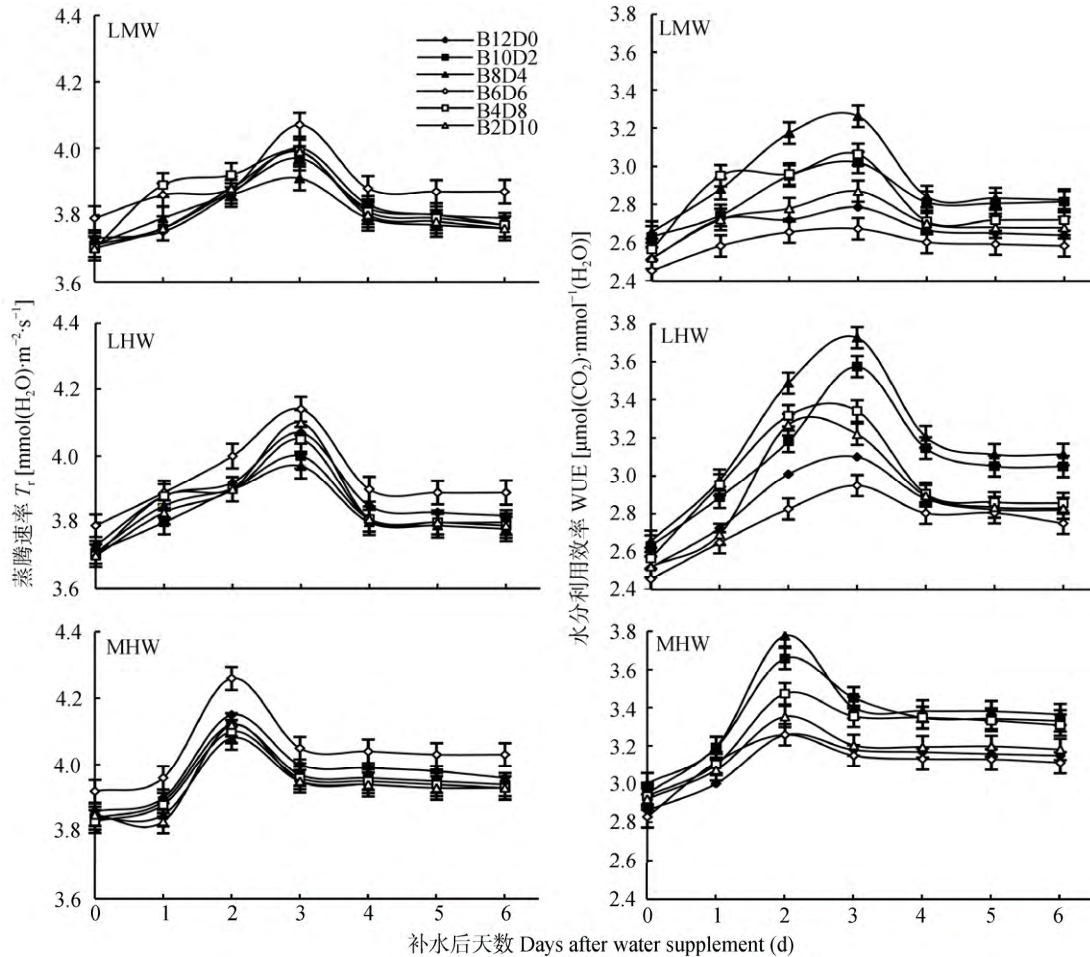


图 2 不同混播比例下白羊草蒸腾速率( $T_r$ )和水分利用效率(WUE)对补水的响应进程

Fig. 2 Response of transpiration rate ( $T_r$ ) and water-use efficiency (WUE) of *Bothriochloa ischaemum* to re-watering under different mixture sowing ratios

B4D8、B6D6、B8D4、B10D2、B12D0 分别为 4.12、4.10、4.26、4.08、4.12、4.15。较补水前中水处理(MW)下的  $T_r$  值, 以 B6D6 混播比例下升高幅度显著最大, B4D8、B8D4 和 B10D2 升高幅度显著最小 ( $P < 0.05$ )。随后, 各混播比例下  $T_r$  均逐渐下降, 第 3 d 后基本稳定, 补水后 3~6 d, 同一混播比例下均无显著差异 ( $P > 0.05$ ), 不同混播比例下以 B6D6 和 B12D0 显著最大 ( $P < 0.05$ ), 其他混播比例间无显著差异; 补水后第 6 d, 各混播比例下  $T_r$  较补水前均有升高, B6D6 升高幅度为 3%, 且显著最大, B8D4 为 2%, 且显著最小 ( $P < 0.05$ ) (图 2)。水分水平对白羊草  $T_r$  影响极显著, 但混播比例及水分水平和混播比例交互作用影响不显著 (表 2)。

#### 2.4 干旱及短期补水后白羊草叶片水分利用效率的变化

在恒定水分供应条件下, 高水(HW)和低水(LW)处理下, 白羊草水分利用效率(WUE)在 B4D8、B8D4 和 B10D2 混播比例中显著最高 ( $P < 0.05$ ), 其他混播比例间无显著差异; 中水(MW)处理下以 B8D4 混播比例显著最高, 其他混播比例间无显著差异 (表 1)。LMW 和 LHW, WUE 峰值 [ $\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \cdot \text{mmol}^{-1}(\text{H}_2\text{O})$ ] 均出现在补水后第 3 d, 其中 B2D10、B4D8、B6D6、B8D4、B10D2、B12D0 混播比例中分别为 2.86、3.06、2.67、3.26、3.02、2.78 和 3.06、3.31、2.89、3.52、3.37、2.96。较补水前低水处理(LW)下的 WUE 值, 均以 B8D4 混播比例下升高幅度显著最大, B6D6 和 B12D0 显著最小。随后, 各混播比例下白羊草的 WUE 均逐渐下降, 第 4 d 后基本稳定, 补水后 4~6 d,

同一混播比例下均无显著差异。此时, LMW 下以 B8D4 和 B10D2 显著最大, B6D6 显著最小( $P<0.05$ ), LHW 以 B8D4 和 B10D2 显著最大( $P<0.05$ ), 其他比例间无显著差异; 补水后第 6 d, 各混播比例下 WUE 较补水前均有升高, LMW 时 B10D2 混播比例下升幅为 7%, 且显著最大, B12D0 和 B6D6 均为 5%, 且显著最小, LHW 时 B8D4 下升高幅度为 17%, 且显著最大, B4D8 和 B2D10 均为 11%, 且显著最小( $P<0.05$ )(图 2)。

MHW 下, WUE 峰值 [ $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{mmol}^{-1}(\text{H}_2\text{O})$ ] 出现在补水后第 2 d, 其中 B2D10、B4D8、B6D6、B8D4、B10D2、B12D0 分别为 3.35、3.47、3.21、3.77、3.65、3.25, 较补水前中水处理下的 WUE 值, 以 B8D4 和 B10D2 混播比例下升高幅度显著最大, B2D10、B6D6 和 B12D0 显著最小( $P<0.05$ )。随后, 各混播比例下 WUE 均逐渐下降, 第 3 d 后基本稳定, 补水后 3~6 d, 同一混播比例下均无显著差异( $P>0.05$ ), 不同混播比例下以 B8D4、B10D2 和 B4D8 显著最大( $P<0.05$ ), 其他混播比例间无显著差异; 补水后第 6 d, 各混播比例下 WUE 较补水前均有升高, B10D2 和 B4D8 混播比例下升高幅度均为 13%, 且显著最大, B6D6 为 9%, 且显著最小( $P<0.05$ )(图 2)。水分水平、混播比例及二者交互作用对白羊草 WUE 影响极显著(表 2): 即同一水分处理下, 不同混播比例对 HW、LMW、LHW、MHW 白羊草水分利用效率影响极显著( $P<0.001$ ); 同一混播比例下, 不同水分处理对 B12D0、B10D2、B8D4 和 B6D6 影响极显著( $P<0.001$ )。

### 3 讨论与结论

在干旱半干旱地区, 混播植物地下部分对水分的竞争是限制混播系统生产力的关键因素<sup>[18-20]</sup>。在半干旱黄土丘陵区, 植物生长过程中会遇到不同程度的干旱, 适度的水分胁迫锻炼可增强生育后期的抗旱能力, 对其干旱逆境适应能力提高和生物量、产量形成均具有重要意义。其中旱后补偿效应是植物适应胁迫的一种积极性调节功能, 其主要生理机制是复水后细胞膜结构迅速修复和叶绿素含量的补偿增加, 导致光合作用潜力和速率大大提高<sup>[21-24]</sup>。本研究中, 轻度水分胁迫后补水, 叶片光合作用的峰值出现在补水后第 2 d, 而重度水分胁迫后补水, 叶片光合作用的峰值出现在复水后第 3 d, 可能是因为轻度水分胁迫尚未严重损及白羊草光合器官及其生理机能, 因此具有较强的恢复能力; 而重度水分

胁迫下白羊草叶绿体的结构和功能受到一定程度的破坏<sup>[25-26]</sup>, 因此补水后光合作用的恢复能力受到很大影响。

Flexas 等<sup>[27]</sup>研究认为, 轻度至中度干旱下叶片光合速率的降低是由于气孔导度的下降, 使叶绿体内  $\text{CO}_2$  的供应受阻, 属气孔限制因素; 重度干旱下, 叶片光合作用的降低是由叶肉细胞气体扩散阻抗增加、 $\text{CO}_2$  溶解度下降、Rubisco 对  $\text{CO}_2$  的亲合力降低等非气孔因素引起的<sup>[28]</sup>。试验中, 白羊草叶片净光合速率( $P_n$ )的变化趋势与气孔导度( $G_s$ )基本一致,  $P_n$  的升高伴随着  $G_s$  的增大, 且  $P_n$  与  $G_s$  呈极显著的线性关系(图 3), 因此认为气孔限制因素是影响白羊草叶片  $P_n$  变化的主要原因之一。

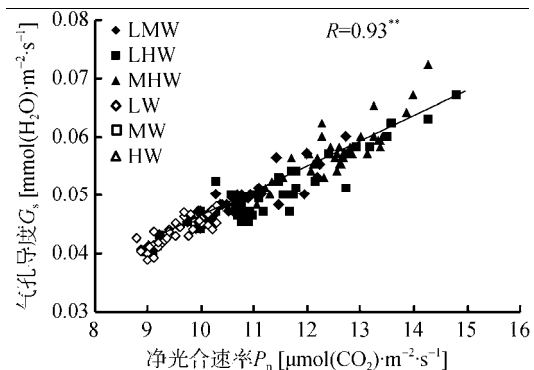


图 3 不同水分处理及混播比例下白羊草叶片净光合速率( $P_n$ )与气孔导度( $G_s$ )的关系

Fig. 3 Relationship between net photosynthetic rate ( $P_n$ ) and stomatal conductance ( $G_s$ ) of *Bothriochloa ischaemum* leaves under different water treatments and mixture sowing ratios

叶片水分利用效率反映光合作用与蒸腾作用间的关系, 并提供了有关水分代谢功能的信息<sup>[29-30]</sup>。有研究表明, 水分胁迫降低了植物叶片水分利用效率, 但复水后水分利用效率有明显提高<sup>[29]</sup>。本研究中, 干旱致使白羊草叶片水平水分利用效率降低, 胁迫越重水分利用效率越低。补水后, 轻度胁迫叶片水分利用效率能够很快恢复且出现峰值的时间早; 重度水分胁迫下, 尽管补水后水分利用效率有所提高, 但其恢复速度慢且出现峰值的时间晚, 在补水后第 2 d 或第 3 d 达到最大值, 随后趋于降低, 可能是因为补水初期叶片光合速率提高的幅度大于蒸腾速率所致。

在恒定水分供应条件(HW、MW和LW)下, 各混播比例下白羊草光合生理参数随土壤水分条件的改善显著增加( $P<0.05$ ), 表明水分是限制其叶片光合作用的主要因子。本研究中, LMW和LHW下各混播比例的白羊草光合生理参数较LW显著增加, 且

LHW增加幅度较大,表明在经历严重水分亏缺后,水分提高幅度高低显著影响叶片光合作用;MHW下光合生理活性恢复到稳定水平的速度快于LHW和LMW,原因可能是因为土壤前期水分水平不同<sup>[31]</sup>。

禾豆混播时由于两物种占据不同生态位,对光照、水分、养分利用的时间和空间不同,常常会表现出一定的互惠共生关系<sup>[32-33]</sup>,但也存在着或强或弱的种间竞争<sup>[34]</sup>,物种间的竞争强度将会影响其个体光合生理过程<sup>[35]</sup>。有研究表明,禾本科植物生长倾向于受到氮素限制,而豆科植物可与固氮菌共生倾向于受到磷限制<sup>[33]</sup>。混播条件下豆科植物可为禾本科植物提供一定量的氮素,而前者可活化土壤中的磷从而达到相互促进的效果<sup>[36]</sup>。本研究中,除了B6D6,MHW、LHW和LMW下白羊草 $P_n$ 在混播条件下显著高于单播,可能原因为:1)相对于单播种植,豆科植物可以改善禾豆混播体系中土壤养分与植物生长环境<sup>[37]</sup>;2)白羊草在拔节期个体株高明显高于达乌里胡枝子,而个体较高的植株可能会对邻近个体较低的植物造成遮荫作用进而影响其光合作用<sup>[38]</sup>;3)豆科和禾本科在按照1:1比例混播时种间竞争最为激烈,所以B6D6混播比例下白羊草 $P_n$ 、 $G_s$ 和WUE值最低<sup>[39]</sup>。有研究表明,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<sup>[40]</sup>。本研究中MHW、LHW和LMW时白羊草所占比例较大的B10D2和B8D4具有较高的 $P_n$ 、 $G_s$ 和WUE,并且显著高于其他混播比例。而B4D8和B2D10混播比例下白羊草的 $P_n$ 和WUE较低, $T_r$ 值较高,可能是因为:1)在禾豆混播体系中,豆科牧草的混播比例越大,其对禾本科牧草的抑制作用越强<sup>[33]</sup>;2)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<sup>[15]</sup>。

本研究表明,不论单播或者与达乌里胡枝子混播下,在阶段干旱胁迫后提高土壤水分供应水平,白羊草光合生理活性会出现恢复现象,即:在LHW下增加幅度最大,LMW下增加幅度最小,MHW下恢复到稳定水平时间最快。相比单播(B12D0)和其他混播比例(B6D6、B4D8和B2D10),B10D2和B8D4白羊草的 $P_n$ 、 $G_s$ 、WUE提升幅度最大, $T_r$ 值提升幅度最小,说明这两种混播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。这些说明经历短期干旱胁迫后补水,白羊草光合生理活性能够恢复,

但恢复速度和程度与混播比例和补水前土壤水分处理水平相关。

本文通过研究白羊草与达乌里胡枝子混播下的光合生理对阶段干旱及短期补水的响应,旨在明确混播比例和水分处理对白羊草光合生理活性影响的差异性,以确定二者最佳的混播比例,为半干旱黄土丘陵区利用其进行人工草地建设提供理论依据。由于本试验是在室内盆栽中进行的,得出的结论有一定局限性,有必要在野外田间环境条件下,就两草种在不同混播比例下各阶段生理和生长及其与水分条件的关系进行研究,为确定二者最合适的混播种植比例提供系统的生物学依据。

## 参考文献

- [1] 赵国靖,徐伟洲,郭亚力,等.达乌里胡枝子根系形态特征对土壤水分阶段变化的响应[J].应用与环境生物学报,2014,20(3):484-490  
Zhao G J, Xu W Z, Guo Y L, et al. Responses of root system of *Lespedeza davurica* L. to soil water change[J]. Chinese Journal of Applied and Environment Biology, 2014, 20(3): 484-490
- [2] Xu B C, Li F M, Shan L, et al. Gas exchange, biomass partition, and water relationships of three grass seedlings under water stress[J]. Weed Biology and Management, 2006, 6(2): 79-88
- [3] 山仑,邓西平,苏佩,等.挖掘作物抗旱节水潜力——作物对多变低水环境的适应与调节[J].中国农业科技导报,2000,2(2):66-70  
Shan L, Deng X P, Su P, et al. Exploitation of crop drought resistance and water-saving potentials — Adaptability of the crops the low and variable water conditions[J]. Review of China Agricultural Science and Technology, 2000, 2(2): 66-70
- [4] Weltzin J F, Loik M E, Schwinning S, et al. Assessing the response of terrestrial ecosystems to potential changes in precipitation[J]. Bioscience, 2003, 53(10): 941-952
- [5] 杨汝荣.我国西部草地退化原因及可持续发展分析[J].草业科学,2002,19(1):23-27  
Yang R R. Studies on current situation of grassland degradation and sustainable development in Western China[J]. Pratacultural Science, 2002, 19(1): 23-27
- [6] 程积民,万惠娥,王静.黄土丘陵区紫花苜蓿生长与土壤水分变化[J].应用生态学报,2005,16(3):435-438  
Cheng J M, Wan H E, Wang J. Alfalfa growth and its relation with soil water status in loess hilly and gully region[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2005, 16(3): 435-438
- [7] 李玉山.苜蓿生产力动态及其水分生态环境效应[J].土壤学报,2002,39(3):404-411  
Li Y S. Productivity dynamic of alfalfa and its effects on water eco-environment[J]. Acta Pedologica Sinica, 2002, 39(3): 404-411



- [8] 樊军, 邵明安, 王全九. 陕北水蚀风蚀交错区苜蓿地土壤水分过耗与恢复[J]. 草地学报, 2006, 14(3): 261-264  
Fan J, Shao M A, Wang Q J. Soil water restoration of alfalfa land in the wind-water erosion crisscross region on the Loess Plateau[J]. Acta Agrestica Sinica, 2006, 14(3): 261-264
- [9] 韩仕峰, 李玉山, 石玉洁, 等. 黄土高原土壤水分资源特征[J]. 水土保持通报, 1990, 10(1): 36-43  
Han S F, Li Y S, Shi Y J, et al. The characteristics of soil moisture resources on the Loess Plateau[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 1990, 10(1): 36-43
- [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  
Shan L, Xu B C. Discuss about building manpower grassland in semi-arid Loess altiplateau Region[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2009, 18(2): 1-2
- [11] 丁文利, 舒佳礼, 徐伟洲, 等. 水分胁迫和混播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
- [12] 张晓红, 徐炳成, 李凤民. 黄土塬区三种豆科牧草的竞争生长[J]. 中国生态农业学报, 2008, 16(3): 686-692  
Zhang X H, Xu B C, Li F M. Competition and growth characteristics of three legumes on highland Loess Plateau[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2008, 16(3): 686-692
- [13] 焦菊英, 张振国, 贾燕锋, 等. 陕北丘陵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(7): 2982-2997  
Jiao J Y, Zhang Z G, Jia Y F, et al. Species competition and classification of natural vegetation in the abandoned lands of the hilly-gullied region of North Shaanxi Province[J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(7): 2982-2997
- [14] 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. 光合生理日变化[J]. 草地学报, 2010, 18(5): 629-635  
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. Diurnal radiation of photosynthesis[J]. Acta Agrestia Sinica, 2010, 18(5): 629-635
- [15] 王京, 徐炳成, 高志娟, 等. 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[J]. 草地学报, 2012, 20(4): 692-698  
Wang J, Xu B C, Gao Z J, et al. Photosynthetic diurnal changes of *Bothriochloa ischaemum* mixed sowing with *Lespedeza davurica* in loess hilly-gully region[J]. Acta Agrestia Sinica, 2012, 20(4): 692-698
- [16] 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
- [17] 黄承建, 赵思毅, 王季春, 等. 马铃薯/玉米不同行数比套作对马铃薯光合特性和产量的影响[J]. 中国生态农业学报, 2012, 20(11): 1443-1450  
Huang C J, Zhao S Y, Wang J C, et al. Photosynthetic characteristics and yield of potato in potato/maize intercropping systems with different row number ratios[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2012, 20(11): 1443-1450
- [18] Friday J B, Fownes J H. Competition for light between hedgerows and maize in an alley cropping system in Hawaii, USA[J]. Agroforestry Systems, 2002, 55(2): 125-137
- [19] Jose S, Gillespie A R, Seifert J R, et al. Defining competition vectors in a temperate alley cropping system in the midwestern USA: 3. Competition for nitrogen and litter decomposition dynamics[J]. Agroforestry Systems, 2000, 48(1): 61-77
- [20] 谢开云, 赵云, 李向林, 等. 豆-禾混播草地种间关系研究进展[J]. 草业学报, 2013, 22(3): 284-296  
Xie K Y, Zhao Y, Li X L, et al. Relationships between grasses and legumes in mixed grassland: A review[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2013, 22(3): 284-296
- [21] 郭贤仕. 谷子旱后补偿效应研究[J]. 应用生态学报, 1999, 10(5): 563-566  
Guo X S. Compensation effect of millet after drought[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 1999, 10(5): 563-566
- [22] 卜令锋, 张仁和, 韩苗苗, 等. 干旱复水激发玉米叶片补偿效应的生理机制[J]. 西北农业学报, 2009, 18(2): 88-92  
Bu L D, Zhang R H, Han M M, et al. The physiological mechanism of compensation effect in maize leaf by re-watering after draught stress[J]. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica, 2009, 18(2): 88-92
- [23] 胡田田, 康绍忠. 植物抗旱性中的补偿效应及其在农业节水中的应用[J]. 生态学报, 2005, 25(4): 885-891  
Hu T T, Kang S Z. The compensatory effect in drought resistance of plants and its application in water-saving agriculture[J]. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(4): 885-891
- [24] 陈晓远, 罗远培. 不同生育期复水对受旱小麦的补偿效应研究[J]. 中国生态农业学报, 2002, 10(1): 35-37  
Chen X Y, Luo Y P. Compensatory effects of water-recovery during different growth durations on winter wheat under water stress[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2002, 10(1): 35-37
- [25] 徐世昌, 戴俊英, 沈秀瑛, 等. 水分胁迫对玉米光合性能及产量的影响[J]. 作物学报, 1995, 21(3): 356-363  
Xu S C, Dai J Y, Shen X Y, et al. The effect of water stress on maize photosynthetic characters and yield[J]. Acta Ageronomica Sinica, 1995, 21(3): 356-363
- [26] 王邦锡, 何军贤, 黄久常. 水分胁迫导致小麦叶片光合作用下降的非气孔因素[J]. 植物生理学报, 1992, 18(1): 77-84  
Wang B X, He J X, Huang J C. Non-stomatal factors causing photosynthetic rate decline induced by water stress[J]. Acta Phytophysiological Sinica, 1992, 18(1): 77-84
- [27] Flexas J, Bota J, Loreto F, et al. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in  $C_3$

- plants[J]. *Plant Biology*, 2004, 6(3): 269–279
- [28] Ennahli S, Earl H J. Physiological limitations to photosynthetic carbon assimilation in cotton under water stress[J]. *Crop Science*, 2005, 45(6): 2374–2382
- [29] Montagu K D, Woo K C. Recovery of tree photosynthetic capacity from seasonal drought in the wet-dry tropics: The role of phyllode and canopy processes in *Acacia auriculiformis*[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1999, 26(2): 135–145
- [30] 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 L, Zhang T, Ding S Y. Effect of drought and rewatering on photosynthetic physioecological characteristics of soybean[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(7): 2073–2078
- [31] 徐伟洲. 黄土丘陵区两乡土草种混播下生长与生理对土壤水分变化的响应[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2014: 29–39  
Xu W Z. Growth and physiological response to soil water change of two native species in loess hilly-gully region under intercropping[D]. Yangling: Northwest A & F University, 2014: 29–39
- [32] De Wit C T, Van Den Bergh J P. Competition between herbage plants[J]. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 1965, 13: 212–221
- [33] 王平, 周道玮, 张宝田. 禾-豆混播草地种间竞争与共存[J]. *生态学报*, 2009, 29(5): 2560–2567  
Wang P, Zhou D W, Zhang B T. Coexistence and inter-specific competition in grass-legume mixture[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(5): 2560–2567
- [34] 王平, 周道玮, 姜世成. 半干旱地区禾-豆混播草地生物固氮作用研究[J]. *草业学报*, 2010, 19(6): 276–280  
Wang P, Zhou D W, Jiang S C. Research on biological nitrogen fixation of grass-legume mixtures in a semi-arid area of China[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2010, 19(6): 276–280
- [35] Niu S L, Liu W X, Wan S Q. Different growth responses of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses to seasonal water and nitrogen regimes and competition in a pot experiment[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(6): 1431–1439
- [36] Zhang F S, Li L. Using competitive and facilitative interactions in intercropping systems enhances crop productivity and nutrient-use efficiency[J]. *Plant and Soil*, 2003, 248(1/2): 305–312
- [37] Carlsson G, Huss-Danell K. Nitrogen fixation in perennial forage legumes in the field[J]. *Plant and Soil*, 2003, 253(2): 353–372
- [38] Fang Y, Liu L, Xu B C, et al. The relationship between competitive ability and yield stability in an old and a modern winter wheat cultivar[J]. *Plant and Soil*, 2011, 347(1/2): 7–23
- [39] Zand E, Beckie H J. Competitive ability of hybrid and open-pollinated canola (*Brassica napus*) with oat (*Avena fatua*)[J]. *Canadian Journal of Plant Science*, 2002, 82(2): 473–480
- [40] 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  
Zheng W, Zhu J Z, Kuerban, et al. Dynamics of interspecific competition of legume-grass mixture under different mixed sowing patterns[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2010, 18(4): 568–575