

doi: 10.11733/j.issn.1007-0435.2014.01.015

# 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

丁文利<sup>1</sup>, 舒佳礼<sup>1</sup>, 徐伟洲<sup>2</sup>, 徐炳成<sup>3\*</sup>

(1. 西北农林科技大学生命科学院, 陕西 杨凌 712100; 2. 西北农林科技大学林学院, 陕西 杨凌 712100;  
3. 中国科学院水利部水土保持研究所 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)

**摘要:**通过盆栽控制试验,采用生态替代法,按照白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)(B)和达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)(L)株数比设置 7 种组合比例(12:0, 10:2, 8:4, 6:6, 4:8, 2:10, 0:12)和 2 种水分处理(正常供水和水分胁迫,分别为田间持水量的 80%和 40%),测定和比较了不同水分和组合比例下 2 草种的叶绿素荧光动力学参数。结果表明:短期水分胁迫对白羊草和达乌里胡枝子的  $F_o$ ,  $F_m$  和  $F_v/F_m$  影响不显著,但显著降低了单播白羊草和除 B8L4 外其余混播比例中达乌里胡枝子的  $\Phi_{PSII}$  和  $qP$ ,说明白羊草和达乌里胡枝子均具有较强的抗旱性,其中白羊草对水分胁迫更为敏感;二者混播时白羊草抗旱性增强,达乌里胡枝子的降低。正常供水下 B10L2 中白羊草的  $\Phi_{PSII}$  和  $qP$  大于单播;水分胁迫下 B8L4 中白羊草和达乌里胡枝子的  $\Phi_{PSII}$  均大于单播,表明正常供水下 B10L2 比例有利于提高白羊草 PSII 活性,水分胁迫下 B8L4 比例有利于改善白羊草和达乌里胡枝子的 PSII 活性。

**关键词:**土壤水分;混播比例;抗旱性;乡土草

中图分类号:Q945.11

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2014)01-0094-07

## Chlorophyll Fluorescence Kinetic Parameters of *Bothriochloa ischaemum* and *Lespedeza davurica* at Different Combination Ratios under Water Stress

DING Wen-li<sup>1</sup>, SHU Jia-li<sup>1</sup>, XU Wei-zhou<sup>2</sup>, XU Bing-cheng<sup>3\*</sup>

(1. College of Life Sciences, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi Province 712100, China; 2. College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi Province 712100, China; 3. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi Province 712100, China)

**Abstract:** In order to investigate and compare the chlorophyll fluorescence kinetic parameters of *Bothriochloa ischaemum* (B) and *Lespedeza davurica* (L) under different water conditions and combination ratios, pot experiment was conducted using a replacement series design in which *B. ischaemum* and *L. davurica* were sowed at seven plant ratios (12:0, 10:2, 8:4, 6:6, 4:8, 2:10, 0:12) under two water regimes (well-watered (WW), 80%FC and water-stressed (WS), 40%FC). Results showed that the minimal fluorescence ( $F_o$ ), maximum fluorescence ( $F_m$ ) and the ratio of variable maximum fluorescence ( $F_v/F_m$ ) values of *B. ischaemum* and *L. davurica* had no significant differences between water treatments. The photochemical quenching coefficient ( $qP$ ) and active photochemical efficiency ( $\Phi_{PSII}$ ) values of *B. ischaemum* with monoculture and of *L. davurica* with mixture sowing except B8L4 treatment decreased significantly under water stress, which demonstrated that both *B. ischaemum* and *L. davurica* had strong drought resistance, while *B. ischaemum* was more sensitive to water stress compared with *L. davurica*. The drought resistance of *B. ischaemum* was enhanced by mixture planting, whereas that of *L. davurica* reduced. The  $\Phi_{PSII}$  and  $qP$  values of *B. ischaemum* in B10L2 treatment were higher than that in monoculture treatment under well-watered condition, whereas the  $\Phi_{PSII}$  values of *B. ischaemum* and *L. davurica* in B8L4 treatment were higher than that in monoculture under water stress, which illustrated that the ratio of B10L2 treatment improved the activity of the PSII reaction center and photochemical reaction efficiency

收稿日期:2013-05-21;修回日期:2013-07-22

基金项目:国家自然科学基金;教育部新世纪优秀人才支持计划((NECT-11-0444);西北农林科技大学高校基本科研业务费专项(ZD2013020)资助

作者简介:丁文利(1989-),女,陕西渭南人,硕士研究生,研究方向为植物生理生态适应性,E-mail:dingwenli@126.com; \*通信作者 Author for correspondence, E-mail:bcxu@ms.iswc.ac.cn

of *B. ischaemum* under well-watered condition, while the ratio of B8L4 treatment improved the activity of the PS II reaction center and photochemical reaction efficiency of both species under water stress.

**Key words:** Soil moisture; Mixture ratio; Drought resistance; Native species

黄土丘陵半干旱区降雨量少且年、季分配不均,干旱发生频繁,严重影响植物正常生长<sup>[1]</sup>,并制约当地人工草地建设。同时,在该区人工草地建设中存在草种单一、草群结构不合理、土壤肥力减退等问题<sup>[2]</sup>。选择适宜该地区的优良抗旱草种,构建不同草种混播草地,特别是优质禾豆混播草地对当地人工草地建植显得尤为重要<sup>[3]</sup>。白羊草(*Bothriochloa ischaemum* L.)是禾本科孔颖草属多年生草本植物,达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica* (Laxm.) Schindl.)为豆科胡枝子属多年生草本状半灌木,二者均为黄土丘陵半干旱区天然草地群落优势种,具有耐旱、耐贫瘠等优良特性以及较强的区域生态适应性。达乌里胡枝子是黄土丘陵区白羊草群落的主要伴生种之一<sup>[4]</sup>,二者在群落中有着良好的共生关系。盆栽试验结果表明,白羊草和达乌里胡枝子混播时的生物量与水分利用效率比各自单播有明显的比较优势<sup>[5]</sup>,因此利用白羊草和达乌里胡枝子混播建设人工草地是该区草地建植的合理有效的选择。

光合作用是植物生长发育的基础,也是植物对内外环境因子最敏感的生理过程之一,能直接反映外界环境因子对植物的影响。植物叶绿素荧光分析技术是近年发展起来的用于光合机理研究和光合生理状况检测的一种新技术,可以快速、灵敏和非破坏性地分析环境因子对光合作用的影响<sup>[6]</sup>,与一些“表观性”的气体交换指标相比,叶绿素荧光参数更具有反映“内在性”的特点<sup>[7]</sup>。目前,对单播条件下水分或者水肥条件对白羊草和达乌里胡枝子各自叶绿素荧光特性的研究很多<sup>[8-11]</sup>,就白羊草和达乌里胡枝子混播草地中白羊草光合气孔交换特征也有研究<sup>[12]</sup>,但对于水分胁迫和组合比例对白羊草和达乌里胡枝子各自叶绿素荧光特征的影响及其物种差异还未见相关报道。因此,本试验以白羊草和达乌里胡枝子为研究对象,阐明不同土壤水分和组合比例下二者叶绿素荧光特性及其差异,不仅可加深对水分胁迫条件下白羊草和达乌里胡枝子 PSII 反应中心活性变化的理解,也为探讨二者在适宜混播条件下协调共存的内在机制提供光合生理依据与解释。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

试验材料为白羊草和达乌里胡枝子,种子采自

中国科学院安塞水土保持试验站天然草地(E 109° 19'23"、N 36°51'30",海拔 1068~1039 m),并装于纸袋中在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)和达乌里胡枝子(L)株数比设置 7 种组合比例,即 B12L0, B10L2, B8L4, B6L6, B4L8, B2L10 和 B0L12; 2 种水分处理,即正常供水(well-watered, WW)和水分胁迫(water-stressed, WS),分别为田间持水量的 80%和 40%,每处理 5 个重复。盆栽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<sup>-1</sup>,速效磷 6.55 mg·kg<sup>-1</sup>,速效钾 94.85 mg·kg<sup>-1</sup>,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 30 cm、内径 20 cm 的 PVC 管截封堵底部而成。装桶时桶底铺碎石子,上铺滤纸(防止土壤渗入石子中),桶内壁放置 1 根内径为 2 cm 的 PVC 管用以灌水。

试验于 2010 年 3 月 31 日开始,10 月 19 日结束。苗期保持充分供水,控水前间苗至每盆 12 株。控水于 6 月 18 日开始(采用称重法,每天 18:00 进行),此时白羊草处于拔节期,达乌里胡枝子处于初花期。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

叶绿素荧光参数采用 Imaging-PAM (WALZ, 德国)测定,于 2010 年 6 月 25 日至 2010 年 7 月 4 日进行,测定当日上午 06:00 左右将试验材料移至实验室,暗适应 30 min 后,5 盆中随机选取 3 盆对其新近充分展开叶进行测定,每盆测定 1 次。测定项目主要包括初始荧光( $F_0$ )、最大荧光( $F_m$ )、最大光化学效率( $F_v/F_m$ )、实际光化学效率( $\Phi_{PSII}$ )、光化学淬灭系数( $qP$ )、非光化学淬灭系数( $qN$ )等。

### 1.4 数据统计分析

试验数据采用 Excel 2007 和 SPSS 16.0 进行统计分析,各处理参数均值间差异显著性采用单因

素方差分析(One-way ANOVA)进行检验。

## 2 结果与分析

### 2.1 初始荧光( $F_0$ )和最大荧光( $F_m$ )

白羊草和达乌里胡枝子的  $F_0$  和  $F_m$  值在各处理间变化相对稳定,其中白羊草的  $F_0$  和  $F_m$  的变化范围分别为 0.072~0.078 和 0.374~0.402,达乌里胡枝子的  $F_0$  和  $F_m$  的变化范围分别为 0.083~0.090 和 0.439~0.467。同一组合比例中,白羊草与达乌里胡枝子各自的  $F_0$  和  $F_m$  在各水分处理间均无显著差异;同一水分处理下,白羊草与达乌里胡枝子各自的  $F_0$  和  $F_m$  在各组合比例间均无显著差异(表 1)。水分处理、组合比例及二者的交互作用对白羊草和达乌里胡枝子的  $F_0$  和  $F_m$  均无显著影响(表 2)。在任一水分处理下,同一组合比例中达乌里胡枝子的  $F_0$  和  $F_m$  始终大于白羊草的  $F_0$  和  $F_m$ (表 1)。

### 2.2 最大光化学效率( $F_v/F_m$ )和实际光化学效率( $\Phi_{PSII}$ )

白羊草和达乌里胡枝子的  $F_v/F_m$  在各处理间变化相对稳定,其变化范围分别为 0.808~0.816 和 0.807~0.820。同一组合比例中,白羊草与达乌里胡枝子各自的  $F_v/F_m$  值在各水分处理间均无显著差异;同一水分处理下,白羊草与达乌里胡枝子各自的  $F_v/F_m$  值在各组合比例之间均无显著差异(表 3)。水分处理、组合比例及二者的交互作用对白羊草和达乌里胡枝子的  $F_v/F_m$  均无显著影响(表 2)。水分胁迫时,达乌里胡枝子的  $F_v/F_m$  始终大于白羊草的  $F_v/F_m$ 。正常供水时,除 B6L6 和 B8L4 中白羊草的  $F_v/F_m$  大于达乌里胡枝子的  $F_v/F_m$  外,其余与水分胁迫时相似(表 3)。

与正常供水相比,水分胁迫时白羊草的  $\Phi_{PSII}$  在 B8L4, B6L6 和 B2L10 中分别增加了 12.21%, 1.49% 和 17.03%, 在 B12L0, B10L2 和 B4L8 中分别减少了 13.21%, 13.10% 和 5.15%; 达乌里胡枝子的  $\Phi_{PSII}$  在 B8L4 和 B0L12 中分别增加了 25.25% 和 3.41%, 在 B10L2, B6L6, B4L8 和 B2L10 中分别减少了 8.50%, 11.53%, 13.95% 和 3.97%(表 3)。

正常供水时,白羊草的  $\Phi_{PSII}$  在 B10L2 中与 B12L0 中无显著差异,在其余混播比例中均显著小

于 B12L0 ( $P < 0.05$ ), 达乌里胡枝子的  $\Phi_{PSII}$  在各混播比例中均显著小于 B0L12 ( $P < 0.05$ )。水分胁迫时,白羊草的  $\Phi_{PSII}$  在 B8L4 中显著大于 B12L0 ( $P < 0.05$ ), 在其余混播比例中与 B12L0 无显著差异,达乌里胡枝子的  $\Phi_{PSII}$  在 B8L4 与 B0L12 中无显著差异,在其余混播比例中均显著小于 B0L12 ( $P < 0.05$ )(表 3)。组合比例及水分处理与组合比例的交互作用显著影响白羊草和达乌里胡枝子的  $\Phi_{PSII}$  ( $P < 0.05$ )(表 2)。

水分胁迫时,单播达乌里胡枝子的  $\Phi_{PSII}$  (0.485) 显著大于白羊草的  $\Phi_{PSII}$  (0.335) ( $P < 0.05$ ),混播时达乌里胡枝子的  $\Phi_{PSII}$  受到了严重抑制(表 3),但是除 B6L6 和 B4L8 中白羊草的  $\Phi_{PSII}$  大于达乌里胡枝子的  $\Phi_{PSII}$  外(分别高约 3.23% 和 17.14%),其余组合比例中达乌里胡枝子的  $\Phi_{PSII}$  大于白羊草的  $\Phi_{PSII}$ , B6L6 中二者差异最小(3.23%) ( $P > 0.05$ )。正常供水条件下,混播时,除白羊草的  $\Phi_{PSII}$  在 B10L2 中有所增加,在其余混播比例中受到抑制,二者差异最小的比例变为 B10L2(0.76%) 外,其余结果与水分胁迫时相似(表 3)。

### 2.3 光化学猝灭系数( $qP$ )和非光化学猝灭系数( $qN$ )

与正常供水相比,水分胁迫时白羊草的  $qP$  在 B8L4, B6L6 和 B2L10 中分别增加了 12.37%, 5.41% 和 15.24%, 在 B12L0, B10L2 和 B4L8 中分别减少了 9.26%, 7.03% 和 5.40%; 达乌里胡枝子的  $qP$  在 B8L4, B2L10 和 B0L12 中分别增加了 13.83%, 2.58% 和 2.33%, 在 B10L2, B6L6 和 B4L8 中分别减少了 21.67%, 14.78% 和 16.32%(表 4)。

正常供水时,白羊草的  $qP$  在 B10L2 和 B4L8 中与 B12L0 无显著差异,在其余混播比例中均显著小于 B12L0 ( $P < 0.05$ ),达乌里胡枝子的  $qP$  在各混播比例中均显著小于 B0L12 ( $P < 0.05$ )。水分胁迫时,白羊草的  $qP$  在 B8L4 中显著大于 B12L0 ( $P < 0.05$ ),在其余混播比例中与 B12L0 无显著差异,达乌里胡枝子的  $qP$  在 B8L4 与 B0L12 中无显著差异,在其余混播比例中均显著小于 B0L12(表 4)。组合比例及水分处理与组合比例的交互作用显著影响白羊草的  $qP$  ( $P < 0.05$ ),水分处理、组合比例及二者的交互作用显著影响达乌里胡枝子的  $qP$  ( $P < 0.05$ )(表 2)。

表 1 不同水分处理及组合比例下白羊草和达乌里胡枝子的初始荧光( $F_o$ )和最大荧光( $F_m$ )  
Table 1  $F_o$  and  $F_m$  values of *B. ischaemum* (B) and *L. davurica* (L) under two water regimes

组合比例 Combination	$F_o$				$F_m$				
	白羊草 WW	水分胁迫 WS	达乌里胡枝子 L. <i>davurica</i> (L)	正常供水 WW	水分胁迫 WS	白羊草 <i>B. ischaemum</i> (B)	正常供水 WW	水分胁迫 WS	达乌里胡枝子 <i>L. davurica</i> (L)
B12L0	0.072±0.001 <sup>(a)</sup>	0.072±0.001 <sup>(a)</sup>	0.089±0.001 <sup>(a)</sup>	0.387±0.005 <sup>(a)</sup>	0.377±0.002 <sup>(a)</sup>	0.393±0.007 <sup>(a)</sup>	0.450±0.001 <sup>(a)</sup>	0.454±0.006 <sup>(a)</sup>	0.454±0.006 <sup>(a)</sup>
B10L2	0.074±0.002 <sup>(a)</sup>	0.074±0.002 <sup>(a)</sup>	0.084±0.001 <sup>(a)</sup>	0.393±0.007 <sup>(a)</sup>	0.392±0.004 <sup>(a)</sup>	0.395±0.002 <sup>(a)</sup>	0.446±0.008 <sup>(a)</sup>	0.447±0.003 <sup>(a)</sup>	0.447±0.003 <sup>(a)</sup>
B8L4	0.074±0.001 <sup>(a)</sup>	0.078±0.001 <sup>(a)</sup>	0.085±0.001 <sup>(a)</sup>	0.395±0.002 <sup>(a)</sup>	0.380±0.011 <sup>(a)</sup>	0.401±0.005 <sup>(a)</sup>	0.443±0.007 <sup>(a)</sup>	0.449±0.021 <sup>(a)</sup>	0.449±0.021 <sup>(a)</sup>
B6L6	0.077±0.001 <sup>(a)</sup>	0.077±0.001 <sup>(a)</sup>	0.090±0.003 <sup>(a)</sup>	0.401±0.005 <sup>(a)</sup>	0.397±0.009 <sup>(a)</sup>	0.402±0.012 <sup>(a)</sup>	0.439±0.013 <sup>(a)</sup>	0.461±0.009 <sup>(a)</sup>	0.461±0.009 <sup>(a)</sup>
B4L8	0.078±0.001 <sup>(a)</sup>	0.073±0.002 <sup>(a)</sup>	0.084±0.002 <sup>(a)</sup>	0.402±0.012 <sup>(a)</sup>	0.374±0.006 <sup>(a)</sup>	0.390±0.012 <sup>(a)</sup>	0.449±0.009 <sup>(a)</sup>	0.455±0.006 <sup>(a)</sup>	0.455±0.006 <sup>(a)</sup>
E2L10	0.073±0.001 <sup>(a)</sup>	0.073±0.001 <sup>(a)</sup>	0.090±0.003 <sup>(a)</sup>	0.390±0.012 <sup>(a)</sup>	0.383±0.002 <sup>(a)</sup>	0.383±0.002 <sup>(a)</sup>	0.465±0.013 <sup>(a)</sup>	0.467±0.006 <sup>(a)</sup>	0.467±0.006 <sup>(a)</sup>
E0L12			0.086±0.001 <sup>(a)</sup>	0.087±0.002 <sup>(a)</sup>					

注:同列数字后不同小写字母表示同一水分处理下不同组合比例间差异显著( $P<0.05$ ),括号内不同小写字母表示同一组合比例下不同水分处理间差异显著( $P<0.05$ )。下同  
Note: Different small letters in the same column indicate significant difference among different combination ratios under the same water treatment ( $P<0.05$ ), while letters in parentheses indicate significant difference between water treatments under the same combination ratio ( $P<0.05$ ). The same as below

表 2 水分处理、组合比例及二者交互作用对白羊草和达乌里胡枝子叶绿素荧光参数的影响  
Table 2 The effects of water treatment, combination ratio and their interactions on the chlorophyll fluorescence kinetic parameters of *B. ischaemum* and *L. davurica*

变异来源 Source of variation	$df$	$F_o$	$F_m$	$F_o/F_m$	$\Phi_{psII}$	$qP$	$qN$
<i>B. ischaemum</i>							
水分处理 Water treatment (WT)	1	0.680	0.073	0.717	0.534	0.622	0.252
组合比例 Combination ratio (CR)	6	0.062	0.085	0.061	0.002*	<0.001*	0.152
水分处理×组合比例 (WT×CR)	6	0.072	0.217	0.761	<0.001*	<0.001*	0.517
<i>L. davurica</i>							
水分处理 Water treatment (WT)	1	0.070	0.220	0.189	0.361	<0.001	<0.001
组合比例 Combination ratio (CR)	6	0.067	0.143	0.880	<0.001*	<0.001*	<0.001
水分处理×组合比例 (WT×CR)	6	0.229	0.714	0.733	<0.001*	<0.001*	<0.001

注: \* 表示差异达显著水平( $P<0.05$ )  
Note: \* mean significant difference at 0.05 level

表 3 不同水分处理及组合比例下白羊草和达乌里胡枝子的最大光化学效率( $F_v/F_m$ )和实际光化学效率( $\Phi_{PSII}$ )  
Table 3  $F_v/F_m$  and  $\Phi_{PSII}$  values of *B. ischaemum* (B) and *L. davurica* (L) under two water regimes

组合比例 Combination	$F_v/F_m$					
	白羊草 <i>B. ischaemum</i> (B)		达乌里胡枝子 <i>L. davurica</i> (L)		达乌里胡枝子 <i>L. davurica</i> (L)	
ratio	正常供水 WW	水分胁迫 WS	正常供水 WW	水分胁迫 WS	正常供水 WW	水分胁迫 WS
B12L0	0.808±0.001 <sup>a(e)</sup>	0.809±0.006 <sup>a(e)</sup>	0.886±0.004 <sup>ab(e)</sup>	0.335±0.016 <sup>b(b)</sup>	0.400±0.001 <sup>b(e)</sup>	0.366±0.009 <sup>b(b)</sup>
B10L2	0.809±0.005 <sup>a(e)</sup>	0.808±0.005 <sup>a(e)</sup>	0.397±0.003 <sup>a(e)</sup>	0.345±0.002 <sup>b(b)</sup>	0.392±0.002 <sup>b(b)</sup>	0.491±0.006 <sup>c(e)</sup>
B8L4	0.814±0.001 <sup>a(e)</sup>	0.815±0.003 <sup>a(e)</sup>	0.352±0.005 <sup>c(b)</sup>	0.395±0.010 <sup>a(e)</sup>	0.373±0.001 <sup>b(e)</sup>	0.330±0.006 <sup>c(b)</sup>
B6L6	0.812±0.002 <sup>a(e)</sup>	0.812±0.004 <sup>a(e)</sup>	0.336±0.010 <sup>d(e)</sup>	0.341±0.009 <sup>b(e)</sup>	0.337±0.002 <sup>c(e)</sup>	0.290±0.006 <sup>d(b)</sup>
B4L8	0.811±0.003 <sup>a(e)</sup>	0.815±0.003 <sup>a(e)</sup>	0.369±0.005 <sup>b(e)</sup>	0.350±0.010 <sup>b(e)</sup>	0.403±0.012 <sup>b(e)</sup>	0.387±0.007 <sup>b(e)</sup>
B2L10	0.813±0.002 <sup>a(e)</sup>	0.816±0.010 <sup>a(e)</sup>	0.317±0.005 <sup>d(b)</sup>	0.371±0.009 <sup>ab(e)</sup>	0.469±0.014 <sup>a(e)</sup>	0.485±0.015 <sup>a(e)</sup>
B0L12			0.817±0.001 <sup>a(e)</sup>	0.811±0.003 <sup>a(e)</sup>		

表 4 不同水分处理及组合比例下白羊草和达乌里胡枝子的光化学淬灭系数( $qP$ )和非光化学淬灭系数( $qN$ )  
Table 4  $qP$  and  $qN$  values of *Bothriochloa ischaemum* (B) and *Lespedeza davurica* (L) under two water regimes

组合比例 Combination	$qP$						$qN$					
	白羊草 <i>B. ischaemum</i> (B)		达乌里胡枝子 <i>L. davurica</i> (L)		白羊草 <i>B. ischaemum</i> (B)		达乌里胡枝子 <i>L. davurica</i> (L)		白羊草 <i>B. ischaemum</i> (B)		达乌里胡枝子 <i>L. davurica</i> (L)	
ratio	正常供水 WW	水分胁迫 WS	正常供水 WW	水分胁迫 WS	正常供水 WW	水分胁迫 WS	正常供水 WW	水分胁迫 WS	正常供水 WW	水分胁迫 WS	正常供水 WW	水分胁迫 WS
B12L0	0.648±0.007 <sup>a(e)</sup>	0.588±0.008 <sup>b(b)</sup>	0.785±0.018 <sup>a(e)</sup>	0.791±0.014 <sup>a(e)</sup>	0.773±0.013 <sup>a(e)</sup>	0.470±0.014 <sup>c(b)</sup>	0.549±0.001 <sup>a(e)</sup>	0.466±0.003 <sup>b(b)</sup>	0.783±0.005 <sup>a(e)</sup>	0.759±0.021 <sup>a(e)</sup>	0.546±0.009 <sup>a(e)</sup>	0.432±0.011 <sup>b(b)</sup>
B10L2	0.654±0.006 <sup>a(e)</sup>	0.608±0.013 <sup>b(b)</sup>	0.600±0.001 <sup>b(e)</sup>	0.600±0.001 <sup>b(e)</sup>	0.768±0.006 <sup>a(e)</sup>	0.642±0.009 <sup>a(e)</sup>	0.568±0.002 <sup>a(e)</sup>	0.473±0.014 <sup>b(b)</sup>	0.759±0.021 <sup>a(e)</sup>	0.789±0.005 <sup>a(e)</sup>	0.568±0.023 <sup>a(e)</sup>	0.473±0.014 <sup>b(b)</sup>
B8L4	0.590±0.001 <sup>b(b)</sup>	0.663±0.014 <sup>a(e)</sup>	0.564±0.004 <sup>c(b)</sup>	0.548±0.013 <sup>c(e)</sup>	0.784±0.004 <sup>a(e)</sup>	0.467±0.015 <sup>c(b)</sup>	0.540±0.013 <sup>a(e)</sup>	0.453±0.012 <sup>b(b)</sup>	0.784±0.004 <sup>a(e)</sup>	0.782±0.005 <sup>a(e)</sup>	0.540±0.013 <sup>a(e)</sup>	0.453±0.012 <sup>b(b)</sup>
B6L6	0.562±0.003 <sup>c(e)</sup>	0.591±0.012 <sup>b(e)</sup>	0.478±0.001 <sup>d(e)</sup>	0.478±0.001 <sup>d(e)</sup>	0.755±0.015 <sup>a(e)</sup>	0.400±0.004 <sup>d(b)</sup>	0.525±0.010 <sup>a(e)</sup>	0.443±0.017 <sup>b(b)</sup>	0.755±0.015 <sup>a(e)</sup>	0.782±0.005 <sup>a(e)</sup>	0.525±0.010 <sup>a(e)</sup>	0.443±0.017 <sup>b(b)</sup>
B4L8	0.629±0.019 <sup>a(e)</sup>	0.595±0.018 <sup>b(e)</sup>	0.542±0.014 <sup>c(e)</sup>	0.542±0.014 <sup>c(e)</sup>	0.773±0.010 <sup>a(e)</sup>	0.556±0.018 <sup>b(e)</sup>	0.461±0.008 <sup>b(e)</sup>	0.456±0.022 <sup>b(e)</sup>	0.773±0.010 <sup>a(e)</sup>	0.754±0.024 <sup>a(e)</sup>	0.525±0.010 <sup>a(e)</sup>	0.443±0.017 <sup>b(b)</sup>
B2L10	0.525±0.012 <sup>d(b)</sup>	0.605±0.007 <sup>b(e)</sup>	0.644±0.018 <sup>a(e)</sup>	0.644±0.018 <sup>a(e)</sup>	0.773±0.010 <sup>a(e)</sup>	0.556±0.018 <sup>b(e)</sup>			0.773±0.010 <sup>a(e)</sup>	0.754±0.024 <sup>a(e)</sup>		
B0L12												

水分胁迫时,单播达乌里胡枝子的  $qP$ (0.659) 显著大于白羊草的  $qP$ (0.588)( $P < 0.05$ ),混播时,达乌里胡枝子的  $qP$  受到了严重抑制,白羊草的  $qP$  则有所提高,各混播比例中白羊草的  $qP$  大于达乌里胡枝子,B8L4 比例中二者差异最小(3.17%)。正常供水时,单播达乌里胡枝子的  $qP$ (0.600)略小于白羊草的  $qP$ (0.648),混播时,除白羊草的  $qP$  在 B10L2 中有所提高,在其余混播比例中  $qP$  受到抑制和二者差异最小的比例变为 B6L6(2.49%)外,其余结果与水分胁迫时相似(表 4)。

同一组合比例下,白羊草的  $qN$  在各水分处理间均无显著差异;同一水分处理下,白羊草的  $qN$  在各组合比例间均无显著差异(表 4)。水分胁迫对 B0L12 中达乌里胡枝子的  $qN$  无显著影响,但显著降低了混播达乌里胡枝子的  $qN$ ( $P < 0.05$ )。正常供水时,达乌里胡枝子各混播比例下的  $qN$  均大于 B0L12,水分胁迫时,达乌里胡枝子的  $qN$  在各组合比例间均无显著差异(表 4)。水分处理、组合比例及二者的交互作用显著影响达乌里胡枝子的  $qN$ ( $P < 0.05$ )(表 2)。任一水分条件下,同一组合比例中白羊草的  $qN$  值均显著大于达乌里胡枝子的  $qN$ ( $P < 0.05$ )(表 4)。

### 3 讨论与结论

叶绿素荧光变化可在一定程度上反映植物对环境因子改变的响应<sup>[13-15]</sup>,因此常被用于评价环境胁迫对其光合功能的影响<sup>[16]</sup>。 $F_o$ 、 $F_m$  和  $F_v/F_m$  等参数的变化程度可鉴别植物抵抗或忍耐干旱胁迫的能力<sup>[17]</sup>,其中  $F_v/F_m$  值反映 PS II 反应中心内光能转换效率或称 PS II 最大光能转换效率。当植物处于非逆境条件下时,该参数受物种和生长条件影响变化较小,一般为 0.75~0.85<sup>[13]</sup>,但在逆境或受伤时会明显降低<sup>[16]</sup>。有研究表明,多数植物的 PS II 具有很强的抗旱性,短期水分胁迫时降低不明显<sup>[18-19]</sup>。本试验结果表明,水分胁迫约 1 周后,白羊草和达乌里胡枝子各自的  $F_o$ 、 $F_m$  和  $F_v/F_m$  与正常供水时无显著差异,说明短期水分胁迫时,白羊草和达乌里胡枝子的 PS II 反应中心均没有受到明显损伤,表明二者均具有较强的抗旱性。实际光量子产量( $\Phi_{PSII}$ )反映 PS II 反应中心部分关闭情况下的实际光能捕获效率<sup>[20]</sup>。有研究表明,同一种作物在混播条件下与其在单播条件下叶绿素荧光参数对水分胁迫的响应差异较为明显<sup>[21]</sup>。本试验中,水分胁迫对不同组合比例中白羊草和达乌里胡枝子 PS II 反

应中心的影响较为复杂,相比正常供水的  $\Phi_{PSII}$ ,水分胁迫时白羊草的  $\Phi_{PSII}$  在 B12L0, B10L2 和 B4L8 中减小,在 B12L0 中的减小幅度最大,在其余混播比例中则增大,而达乌里胡枝子的  $\Phi_{PSII}$  在 B0L12 中提高,在各混播比例中均显著降低,说明水分胁迫时单播白羊草 PS II 反应中心的开放比例下降,而单播达乌里胡枝子叶片的 PS II 光化学效率有所提高,这可能是由于适度的干旱胁迫有利于提高 PS II 反应中心的开放比例<sup>[22]</sup>,同时也说明达乌里胡枝子 PS II 的抗旱性要强于白羊草,二者混播后,白羊草抗旱性有所提高,而达乌里胡枝子则降低,这可能是由于混播达乌里胡枝子后土壤中氮素含量提高,促进白羊草的根系生长<sup>[23]</sup>,提高其对水分和养分的竞争能力<sup>[24]</sup>,进而增加了其对土壤水分胁迫的抵抗能力,加剧了达乌里胡枝子水分胁迫,使得后者 PS II 反应中心活性受到抑制。

在禾本科和豆科混播草地中,由于 2 物种对光照、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<sup>[25]</sup>,但也存在着或强或弱的种间竞争<sup>[26]</sup>。禾本科和豆科牧草在混播草地中处于受益还是受抑状态很大程度上决定于其初始混播比例<sup>[27]</sup>。本研究结果表明,混播显著影响白羊草与达乌里胡枝子的 PS II 反应中心活性,正常供水条件下, B10L2 中白羊草的 PS II 反应中心开放程度大于单播;水分胁迫条件下,混播白羊草和达乌里胡枝子的 PS II 反应中心活性在 B8L4 中均大于单播。说明在水分胁迫条件下 B8L4 中白羊草和达乌里胡枝子的种内竞争强度均大于种间竞争强度,二者能够良好共存<sup>[27]</sup>,这也部分解释了 B8L4 比例下白羊草和达乌里胡枝子均具有较高的生物量<sup>[5]</sup>。

荧光猝灭是植物体内光合量子效率调节的一个重要方面,它分为光化学猝灭( $qP$ )和非光化学猝灭( $qN$ )2 类。 $qP$  是 PS II 反应中心捕获能量转化为化学能的过程,反映了植物的光合效率和对光能的利用。非光化学猝灭反映的是 PS II 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的部分,对光合机构起一定的保护作用<sup>[3]</sup>。在本试验中,同一混播比例中白羊草的  $qP$  和  $qN$  在各水分条件下始终大于达乌里胡枝子的  $qP$  和  $qN$ ,说明混播时白羊草的光合效率和对光能的利用能力要大于达乌里胡枝子,且其通过热耗散保护光合机构的能力要强于达乌里胡枝子<sup>[28]</sup>。白羊草的  $qN$  在各处理下无显著差异,说明水分和混播对白羊草的这种光保护能力无显著影响。但水分和混播显著影响着达

乌里胡枝子的  $qP$  和  $qN$ , 正常供水条件下, 混播达乌里胡枝子的  $qP$  显著小于单播,  $qN$  则显著大于单播, 说明正常供水条件下, 混播时达乌里胡枝子叶片 PS II 反应中心的开放程度降低, 光合电子传递速率下降, 从天线色素上捕获的光能用于光化学反应的份额减少, PS II 反应中心光化学活性变弱, 积累在 PS II 反应中心的光能过剩, 达乌里胡枝子通过提高  $qN$  及时耗散了过剩激发能, 减轻其对光合机构的损伤<sup>[29]</sup>, 显示了达乌里胡枝子对混播的一种生态适应性。水分胁迫条件下, 混播达乌里胡枝子的  $qP$  在除 B8L4 的其余混播比例中均显著小于单播,  $qN$  在各组合比例间无显著差异, 表明水分胁迫和混播交互作用时, 达乌里胡枝子的这种损伤修复能力受损, 多余的光能无法用于光合电子传递及热耗散, 吸收的光能在光系统局部大量积累, 引发 PS II 结构的破坏和反应中心的光化学活性降低, 水分胁迫和混播对达乌里胡枝子的光合系统造成了叠加伤害。

综上所述, 短期水分胁迫对白羊草和达乌里胡枝子的  $F_o$ ,  $F_m$  和  $F_v/F_m$  影响不显著, 但显著降低了单播白羊草和除 B8L4 外其余混播比例中达乌里胡枝子的  $\Phi_{PSII}$  和  $qP$ , 说明白羊草和达乌里胡枝子均具有较强的抗旱性, 其中白羊草对水分胁迫更为敏感; 二者混播时白羊草抗旱性增强, 达乌里胡枝子则降低。正常供水条件下, B10L2 中白羊草的  $\Phi_{PSII}$  和  $qP$  大于单播; 水分胁迫条件下, B8L4 比例中白羊草和达乌里胡枝子的  $\Phi_{PSII}$  均大于单播, 表明正常供水下 B10L2 比例有利于提高白羊草 PS II 反应中心活性, 水分胁迫条件下 B8L4 比例有利于改善白羊草和达乌里胡枝子的 PS II 反应中心活性。

### 参考文献

- [1] 山仑, 陈国良. 黄土高原旱地农业理论与实践[M]. 北京: 科学出版社, 1993; 215-246
- [2] 赵生才. 西部大开发中的林草植被建设问题-香山科学会议第153次学术讨论会[J]. 中国基础科学, 2001(4): 39-41
- [3] 李立, 董建国, 沈继红. 黄土高原半干旱丘陵区人工草地建设途径研究[J]. 中国草地, 1993, 15(1): 6-13
- [4] 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
- [5] Xu B C, Xu W Z, Huang J, et al. Biomass production and relative competitiveness of a  $C_3$  legume and a  $C_4$  grass co-dominant in the semiarid Loess Plateau of China[J]. Plant and Soil, 2011, 347(1/2): 25-39
- [6] 越会杰, 邹琦, 于振文. 叶绿素荧光分析技术及其在植物光合机理研究中的应用[J]. 河南农业大学学报, 2000, 34(3): 248-251
- [7] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J]. 植物学通报, 1999, 16(4): 444-448
- [8] 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
- [9] 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Ⅱ. 光响应曲线[J]. 草地学报, 2010, 18(6): 773-779
- [10] 牛富荣, 徐炳成, 段东平, 等. 不同水肥条件下白羊草叶片叶绿素荧光特性研究[J]. 中国草地学报, 2011, 33(6): 75-81
- [11] 牛富荣, 徐炳成, 段东平, 等. 水肥条件对达乌里胡枝子叶绿素荧光参数的影响[J]. 草地学报, 2011, 19(4): 591-595
- [12] 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
- [13] 郑淑霞, 上官周平. 8种阔叶树种叶片气体交换特征和叶绿素荧光特性比较[J]. 生态学报, 2006, 26(4): 1080-1087
- [14] Nabil I E, Wilske B, 曹坤芳. 夜间低温对生长在两种光强下两个芒果品种的气体交换和叶绿素荧光的影响[J]. 云南植物研究, 2008, 30(4): 447-456
- [15] 刘明, 齐华, 张振平, 等. 不同环境因子对玉米叶绿素荧光特性的影响[J]. 华北农学报, 2010, 25(6): 198-204
- [16] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence-a practical guide[J]. Journal of Experimental Botany, 2000, 51(345): 659-668
- [17] 杨晓青, 张岁歧, 梁宗锁. 水分胁迫对不同抗旱类型冬小麦幼苗叶绿素荧光参数的影响[J]. 西北植物学报, 2004, 24(5): 812-816
- [18] Genty B, Briantais J M, Da Silva J B V. Effects of drought on primary photosynthetic processes of cotton leaves[J]. Plant Physiology, 1987, 83(2): 360-364
- [19] Cornic G, Fresneau C. Photosynthetic carbon reduction and carbon oxidation cycles are the main electron sinks for photosystem II activity during a mild drought[J]. Annals of Botany, 2002, 89(7): 887-894
- [20] Kobizek 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
- [21] 舒敏玉. 水分和播种方式对小扁豆生化特性、叶绿素荧光参数及光合作用的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2007: 21-28
- [22] 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
- [23] 曲秋玲, 王国梁, 刘国彬, 等. 施氮对白羊草根细根形态和生长的影响[J]. 水土保持通报, 2012, 32(2): 74-79
- [24] 董宽虎. 山西白羊草草地生产性能、种群生态位及草地培育的研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2004: 33-38
- [25] Wit C T, Van den J P. Competition between herbage plants[J]. Netherlands Journal of Agricultural Science, 1965, 13(1): 212-221
- [26] 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
- [27] 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
- [28] 冯建灿, 胡秀丽, 毛训甲. 叶绿素荧光动力学在研究植物逆境生理中的应用[J]. 经济林研究, 2002, 20(4): 14-18
- [29] 李晓, 冯伟, 曾晓春. 叶绿素荧光分析技术及应用进展[J]. 西北植物学报, 2006, 26(10): 2186-2196

(责任编辑 李美娟)