

## 旱作条件下不同苜蓿品种光合作用的日变化

刘玉华, 贾志宽\*, 史纪安, 韩清芳, 曾庆飞

(西北农林科技大学干旱中心, 陕西 杨凌 712100)

**摘要:**晴天, 利用 LI-6400 光合仪研究了旱作条件下 4 年生紫花苜蓿新疆大叶、巨人 201、牧歌 401 和路宝再生草初花期(2004 年 6 月 23 日)的光合作用日变化特征。结果表明:①4 个苜蓿品种  $P_n$ 、 $T_r$  和  $G_s$  的日变化曲线均呈“双峰”型, 12:00 左右存在明显的光合“午休”现象, 但不同品种  $P_n$ 、 $T_r$  和  $G_s$  的高峰和低谷出现的时刻和高低不同。WUE 日进程, 除路宝呈“单峰”型外, 新疆大叶、巨人 201 和牧歌 401 呈“双峰”型, 4 个品种在 8:00 左右的 WUE 均达到全天的最高值, 14:00 左右的峰值不明显。②根据  $P_n$ 、 $C_i$ 、 $L_s$  的变化方向, 推测 4 个品种的光合“午休”主要受气孔因素限制。③国外苜蓿品种巨人 201、牧歌 401 和路宝日平均  $P_n$ 、 $T_r$  和 WUE 均优于国内地方品种新疆大叶, 尤其是巨人 201 是一种高光合、高蒸腾、高水分利用率的品种。④相关分析结果表明, 对  $P_n$  影响最显著的因子是 PAR, 其次是  $G_s$ 、RH、 $T_a$  和 VPD; 对蒸腾速率影响最显著的因子为 PAR, 其次是 RH、 $T_a$ 、 $G_s$  和 VPD。

**关键词:**苜蓿; 旱作; 光合速率; 蒸腾速率; 水分利用效率; 气孔导度

文章编号:1000-0933(2006)05-1468-10 中图分类号:Q945.11, Q948, S551.7 文献标识码:A

## Daily dynamics of photosynthesis in alfalfa varieties under dry farming conditions

LIU Yu-Hua, JIA Zhi-Kuan, SHI Ji-An, HAN Qing-Fang, ZENG Qing-Fei (Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling, Shaanxi 712100, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(5): 1468 ~ 1477.

**Abstract:** On fine days, daily dynamics of photosynthetic characteristics in four alfalfa varieties under dry farming conditions were monitored using Portable LI-6400 Photosynthesis System. The four alfalfa varieties included Xinjiang big leaf, *Ameristand* 201, *Amerigraze* 401 and *Lobo*, which were at the flowering stage after the first cutting in their fourth year of growth. The results were summarized as follows: ① The curves of diurnal variation in  $P_n$ ,  $T_r$  and  $G_s$  of four alfalfa varieties leaves had two peaks, and an obvious midday depression at 12:00 o'clock, although there were differences in the time and the value of the peaks occurred in terms of  $P_n$ ,  $T_r$  and  $G_s$ . WUE had two peaks in all the varieties except in *Lobo*, and the four alfalfa varieties all reached the highest value of WUE at 8:00 o'clock. ② Based on the tendency of changes in  $P_n$ ,  $C_i$ ,  $L_s$ , it was speculated that the midday depression in the alfalfa varieties was controlled by stomatal factor. ③ Daily average values in  $P_n$ ,  $T_r$  and WUE of *Ameristand* 201, *Amerigraze* 401 and *Lobo* were higher than Xinjiang big leaf, with *Ameristand* 201 being the best. ④ Correlation analyses showed that the factors affecting  $P_n$  could be ranked, from the highest to the lowest, as  $PAR > G_s > RH > T_a > VPD$ , and the factors affecting  $T_r$  could be ranked as  $PAR > RH > T_a > G_s > VPD$ .

**Key words:** alfalfa; dry farming; photosynthetic rate; transpiration rate; water use efficiency; Stomatal conductance

光合作用是植物生产力构成的最主要因素, 研究植物光合作用有助于采取适当的栽培措施提高植物的光合能力, 从而提高产量。植物光合作用日变化是在一定天气条件下, 各种生理生态因子综合效应的最终反应,

基金项目: 国家农业部 948 资助项目(2001-372)

收稿日期: 2005-09-29; 修订日期: 2006-02-19

作者简介: 刘玉华(1974-), 女, 新疆石河子人, 博士生, 主要从事草地农业生态系统研究. liuyuhua00@sina.com

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhikuan@tom.com

**Foundation item:** The project was supported by Agriculture Ministry of China Project 948 "Introducing and breeding of new alfalfa varieties with high yield, fine quality and high resistance" (2001-372)

Received date: 2005-09-29; Accepted date: 2006-02-19

**Biography:** LIU Yu-Hua, Ph. D. candidate, mainly engaged in pastoral agriculture ecosystem. liuyuhua00@sina.com

其结果可作为分析产量限制因素的重要依据<sup>[1]</sup>。围绕光合日变化已研究较多的是自然条件下的净光合速率和叶片气孔导度的变化与环境因子、植株水分状况及产物积累等的关系。近年来,研究已逐步深入到光合能力(自然或特定 CO<sub>2</sub> 浓度水平和最适温湿度条件下的光饱和光合速率)、羧化效率、量子产量、叶绿素荧光及某些生化指标在日进程中的变化规律<sup>[2-6]</sup>。

紫花苜蓿(*Medicago sativa* L.)是深根系多年生豆科牧草,喜温暖潮湿的气候。分布范围大致在北纬 35~43°之间,年平均气温 6~12℃,年平均降水量 500~800mm,≥0℃积温为 3000~5000℃<sup>[7]</sup>。有“牧草之王”美誉的紫花苜蓿具有耐旱、耐寒、耐盐碱、适应性强、产量高、品质优、经济价值高以及保持水土和改土培肥等特点,因此而备受世人瞩目<sup>[8]</sup>。近年来,我国在苜蓿种质资源开发利用,优良苜蓿品种的引进和培育等方面进行了一些有益的探索<sup>[9-11]</sup>。但迄今为止,国内外有关紫花苜蓿光合作用的研究还主要集中在 CO<sub>2</sub> 加富的较短期试验和整株或单叶的呼吸作用上<sup>[12-17]</sup>,对紫花苜蓿光合作用日变化规律的研究缺乏系统性报道。因此本文通过对旱作条件下生长第 4 年的 4 个紫花苜蓿品种叶片光合生理特性变化规律的系统性研究与比较,探索紫花苜蓿光合作用的规律及其光合效率午间降低的机制,以期为紫花苜蓿品种的选育和高产栽培提供理论依据与参考。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验地自然概况

试验地设在陕西杨凌西北农林科技大学农作一站。该站位于秦岭北麓、渭河平原西部的头道塬上,北纬 34°21′、东经 108°10′,海拔 454.8m,年均日照时数 2150 h,年平均气温 12~14℃,极端最高气温 39~40℃,极端最低气温 -15~-21℃,年平均降水量 621.6mm,春季降水偏少、干旱,雨量主要集中在 7、8、9 三个月份,属暖温带半湿润气候。土壤为黑垆土,土层深厚、通气良好,有机质 1.59%,全氮 0.055%。

### 1.2 试验材料

试验材料为 4 个 4 年生苜蓿品种,其中巨人 201(Ameristand201)、牧歌 401(Amerigraze401)、路宝(Lobo)来源于美国;新疆大叶(Xinjiang big leaf)来源于新疆。

### 1.3 试验设计

供试品种为随机区组设计,于 2001 年 5 月 4 日播种,人工开沟条播,播深 2cm,播量 1.3g/m<sup>2</sup>,2001 年 5 月 19 日出苗。试验小区面积 9m×2m,每小区 5 行,行距 30cm,重复 5 次。苜蓿建植后进行旱作管理,不灌水、不施肥、不喷药防治治病,田间人工适时除草。自建植第 2 年起每年在初花期刈割 3 次,分别在 5 月中旬,7 月初和 9 月中旬。

试验于 2004 年 6 月 23 日进行,此时苜蓿处于第 2 茬初花期。采用 Li-6400 便携式光合仪田间活体测定苜蓿叶片的光合生理生态指标,主要包括:叶片的光合速率( $P_n$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )、蒸腾速率( $T_r$ ,  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )、气孔导度( $G_s$ ,  $\text{cms}^{-1}$ )、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度( $C_i$ ,  $\mu\text{molmol}^{-1}$ )等生理因子以及大气温度( $T_a$ , °C)、田间 CO<sub>2</sub> 浓度( $C_a$ ,  $\mu\text{molmol}^{-1}$ )、相对湿度( $RH$ , %)、光合有效辐射( $PAR$ ,  $\mu\text{molm}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )等环境因子。气孔限制值( $L_s$ , %)和叶片瞬时水分利用效率( $WUE$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1}$ )由公式计算,即  $L_s = 1 - C_i / C_a$ <sup>[18]</sup>;  $WUE = P_n / T_r$ <sup>[19]</sup>。叶面积的测定利用公式:叶面积 = 叶长 × 叶宽 × 0.71<sup>[20]</sup>。测定时每品种随机选取生长良好的分枝,测定倒数第 3 片完全展开的健康完整叶片。测定从 6:00 到 18:00,每隔 2 h 测定 1 次,每次每品种测定均随机选取 4 个叶片重复测定。

### 1.4 数据分析

试验数据采用 Excel2000 绘图,用 SAS6.2 进行相关分析和方差分析,平均值之间的多重比较采用 LSD 测验,比较同一测定项目在不同苜蓿品种间的差异。

## 2 结果与分析

### 2.1 苜蓿生长的环境因子日变化规律

图 1 表明,在 6:00~18:00 期间, $PAR$ 、 $T_a$ 、 $RH$  和  $C_a$  的日变化均为“单峰”曲线。 $PAR$  在 6:00~18:00 期

间的变化范围在  $160.17 \sim 1681.33 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  之间, 6:00 左右最低为  $160.17 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 12:00 左右达到其峰值  $1681.33 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 之后逐渐下降, 到 18:00 降为  $265.25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;  $T_a$  主要受到 PAR 的影响 ( $R = 0.765$ ), 其变化范围在  $23.28 \sim 40.46^\circ\text{C}$  之间, 6:00 左右最低为  $23.28^\circ\text{C}$ , 此后, 由于光辐射强度的迅速增加而上升较快, 到 14:00 左右达到最高温度  $40.46^\circ\text{C}$ , 其峰值比 PAR 滞后 2h, 之后随着光辐射强度的减弱而缓慢下降, 到 18:00 下降为  $35.62^\circ\text{C}$ 。其中 10:00 ~ 16:00 期间,  $T_a$  基本保持在  $39.35 \sim 40.46^\circ\text{C}$  之间, 变化幅度很小。

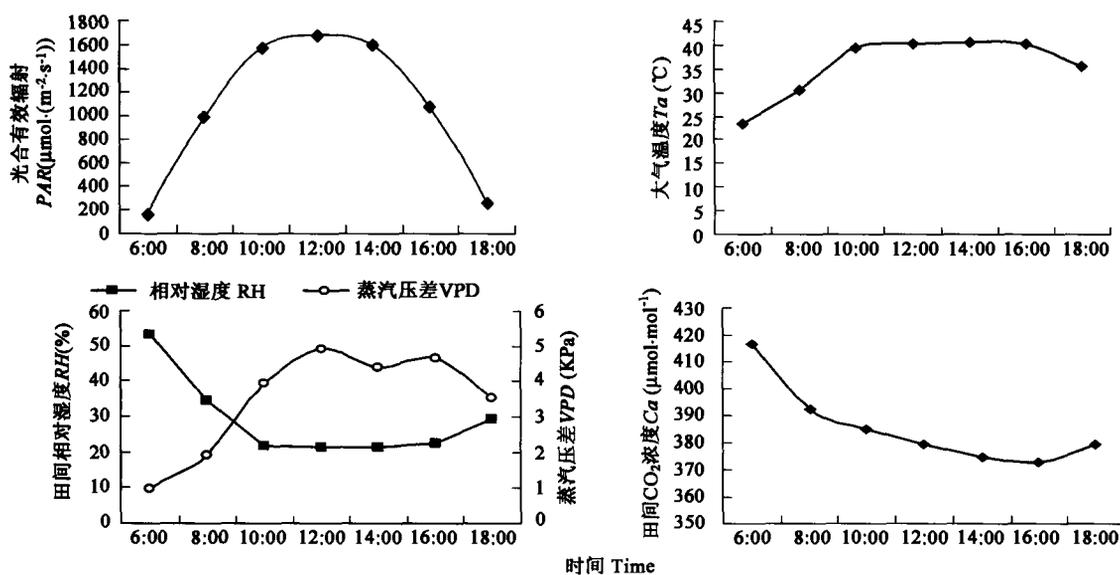


图 1 苜蓿生长的田间环境因子日变化

Fig. 1 The diurnal courses of environmental factors in the field

$RH$  的变化规律与  $PAR$  和  $T_a$  呈显著和极显著负相关 ( $R_1 = -0.79$ ,  $R_2 = -0.99$ )。在 6:00 左右  $RH$  最高为 53.38%, 此后, 随着  $T_a$  的升高而迅速下降, 到 12:00 左右降到最低值 21.26%, 之后随着  $T_a$  的下降又有所回升。其中在 10:00 ~ 16:00 期间, 基本保持在 21.32% ~ 22.57% 之间, 变化幅度很小。饱和蒸汽压差 ( $VPD$ ) 在 12:00 左右达到最大值 (4.92 KPa), 16:00 左右又出现一个峰值 (4.65 KPa), 日变化幅度为 0.97 ~ 4.92 KPa 之间。 $VPD$  的变化规律与  $PAR$ 、 $T_a$  呈显著和极显著正相关 ( $R_1 = 0.77$ ,  $R_2 = 0.99$ ),  $VPD$  与  $RH$  呈极显著负相关 ( $R = -0.98$ );  $C_a$  也呈现出有规律的日变化进程, 从早晨开始逐渐降低, 16:00 左右达到最低值, 而后略有回升, 变化范围在  $372.78 \sim 416.74 \mu\text{mol mol}^{-1}$  之间, 日变化幅度不大。

## 2.2 光合速率 ( $P_n$ ) 和蒸腾速率 ( $T_r$ ) 的日变化特征

图 2 表明, 供试 4 种苜蓿叶片净  $P_n$  的日变化曲线均为典型的“双峰”曲线, 6:00 和 18:00 左右  $P_n$  最低, 12:00 左右有明显的光合“午休”现象, 但不同品种  $P_n$  的高峰和低谷出现的时刻和高低有明显差异。新疆大叶、巨人 201 和牧歌 401 第 1 峰值出现在 10:00 左右, 峰值分别为  $23.17$ 、 $32.7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  和  $32.53 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , 第 2 峰值出现在 14:00 左右, 峰值分别为  $21.13$ 、 $30.43$ 、 $28.00 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , 而路宝的两个高峰分别出现在 8:00 左右和 14:00 左右, 峰值分别为  $28.83 \mu\text{mol}$  和  $27.37 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。12:00 左右新疆大叶、巨人 201、牧歌 401 和路宝的  $P_n$  均处于低谷, 其值分别为  $17.16$ 、 $26.47$ 、 $20.73$ 、 $25.03 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。由此可以看出,  $P_n$  的第 2 个高峰值低于第 1 个高峰值, 且 4 个苜蓿品种中午  $P_n$  下降的速率均大于下午  $P_n$  回升的速率, 即  $P_n$  中午降低快而恢复慢。其中牧歌 401 下降和回升的速率显著高于其它品种, 路宝最慢, 但是其“午休”现象比其它 3 个品种出现的早。比较发现, 3 个国外苜蓿品种的  $P_n$  在各个测定时间均高于国内品种新疆大叶。 $P_n$  的日平均值由大到小的顺序依次为: 巨人 201 ( $20.18 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) > 牧歌 401 ( $18.88 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) > 路宝 ( $18.84 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) > 新疆大叶 ( $14.55 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )。经分析国外品种之间无显著性差异, 但是与新

疆大叶有极显著差异( $p < 0.01$ )。

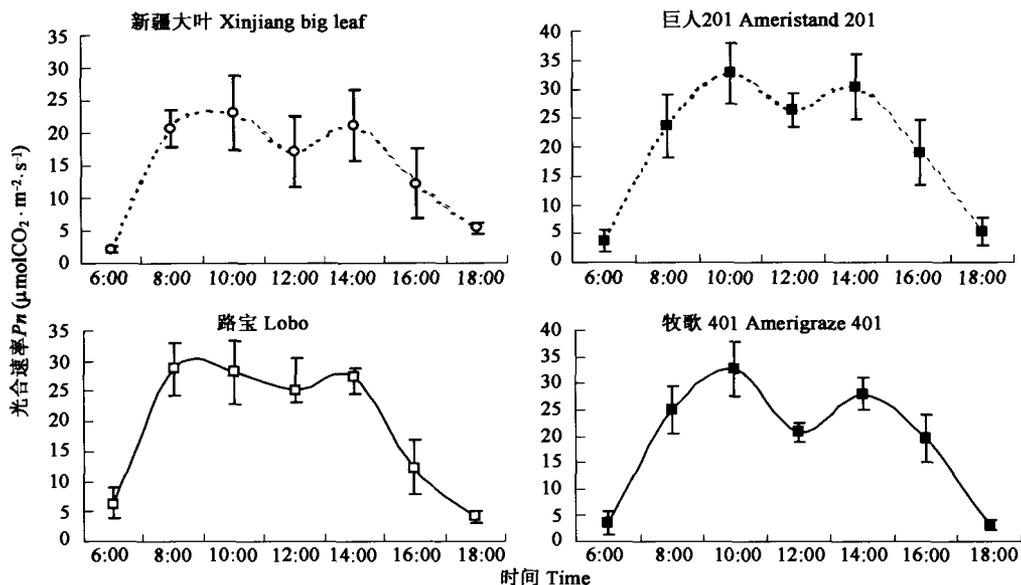


图 2 4 种紫花苜蓿叶片光合速率日变化

Fig.2 The diurnal courses of photosynthesis rate( $P_n$ ) in leaves of four alfalfa varieties

$T_r$  的日变化进程与  $P_n$  基本一致,呈现“双峰”曲线(图 3),新疆大叶、巨人 201、牧歌和路宝在 10:00 左右出现第 1 个高峰,分别为 15.6、25.2、20.67、24.63  $\text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 第 2 个高峰在 14:00 左右,峰值分别为 16.53、25.53、23.63  $\text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 而牧歌 401 的第 2 个高峰出现在 16:00 左右(19.93  $\text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), 4 个品种在 12:00 左右都处于低谷(14.09、21.79、19.25、14.87  $\text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )。比较发现,巨人 201、牧歌 401 和路宝 3 个国外品种在各个测定时间的  $T_r$  都较新疆大叶高,特别是在 10:00 左右和 14:00 左右。 $T_r$  的日平均值依次为:巨人 201(15.93  $\text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) > 牧歌 401(14.78  $\text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) > 路宝(13.88  $\text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) > 新疆大叶(11.09  $\text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )。方差分析表明 3 个国外苜蓿品种之间无显著性差异,但是与新疆大叶有极显著差异( $p < 0.01$ )。

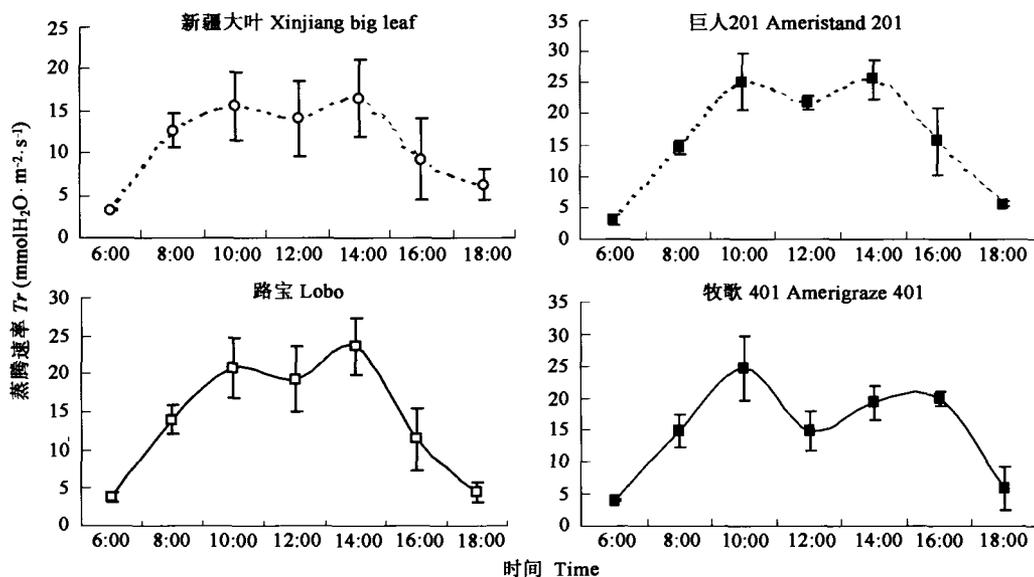


图 3 4 种紫花苜蓿叶片蒸腾速率日变化.

Fig.3 The diurnal courses of transpiration rate( $T_r$ ) in leaves of four alfalfa varieties

### 2.3 水分利用效率(WUE)的日变化

不同苜蓿品种的 WUE 日进程不同(图 4)。新疆大叶、巨人 201、牧歌 401 呈“双峰”型,路宝呈“单峰”型。4 个品种在 8:00 左右的 WUE 均达到全天的最高值,分别为 1.64、1.61、1.68、2.06  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1}$ 。新疆大叶、巨人 201、牧歌在 10:00~12:00 左右的 WUE 降到谷底,14:00 左右出现第 2 个高峰,但是峰值不明显,分别为 1.40、1.28、1.45  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1}$ 。WUE 的日平均值依次为:路宝(1.36  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1}$ ) > 巨人 201 (1.24  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1}$ ) > 新疆大叶(1.21  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1}$ ) > 牧歌 401(1.17  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1}$ ),但是品种之间无显著性差异。

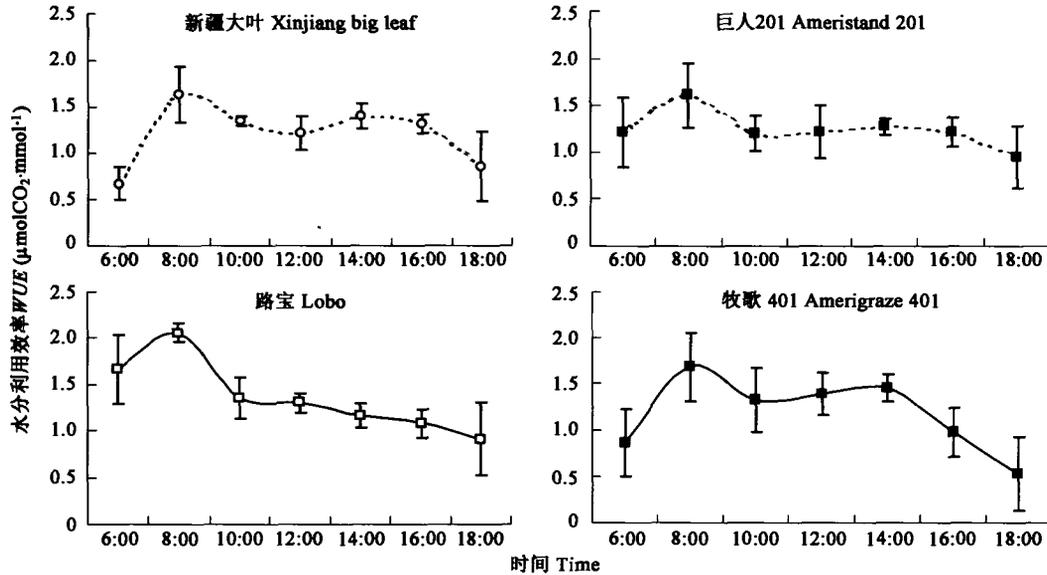


图 4 4 种紫花苜蓿叶片水分利用效率日变化

Fig. 4 The diurnal courses of water use efficiency (WUE) in leaves of four alfalfa varieties

### 2.4 气孔导度(Gs)的日变化

不同苜蓿品种的 Gs 日变化曲线均为“双峰”曲线(图 5),从早晨开始随着 PAR 和  $T_a$  的增加, Gs 逐渐增

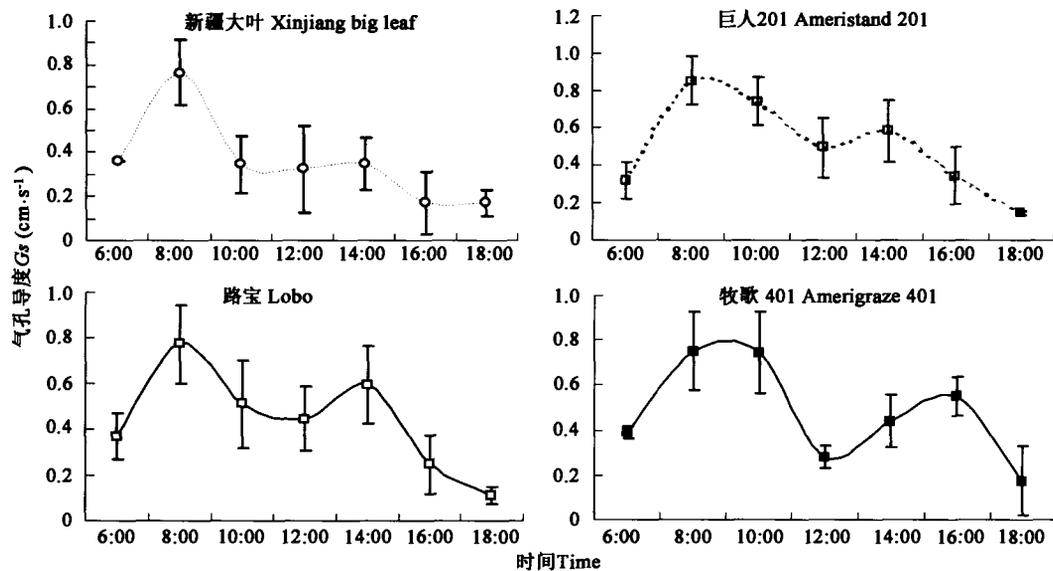


图 5 4 种紫花苜蓿叶片气孔导度的日变化

Fig. 5 The diurnal courses of stomata conductance (Gs) in leaves of four alfalfa varieties

加,8:00 前,各苜蓿品种  $G_s$  非常接近,到 8:00 左右出现第 1 个峰值,8:00 以后,高温低湿的环境导致  $G_s$  迅速降低,新疆大叶下降最快,牧歌 401 变化最慢,到 12:00 左右出现低谷,14:00 左右出现第 2 个峰值,牧歌 401 第 2 个峰值出现在 16:00 左右。比较发现,巨人 201 的  $G_s$  在 8:00 和 14:00 左右的峰值最高,新疆大叶最低。 $G_s$  的日平均值大小依次为:巨人 201 > 牧歌 401 > 路宝 > 新疆大叶,巨人 201 极显著高于新疆大叶( $p < 0.01$ ),其它品种之间无显著性差异。

## 2.5 胞间 $CO_2$ 浓度( $C_i$ )与气孔限制值( $L_s$ )的日变化

图 6 表明,4 个苜蓿品种叶片  $C_i$  在 12:00 以前非常接近,从早晨开始逐渐下降,12:00 左右各品种  $C_i$  都处于低谷,12:00 以后,逐渐上升,新疆大叶和路宝在 16:00 左右稍有下降,出现第 2 个低谷。

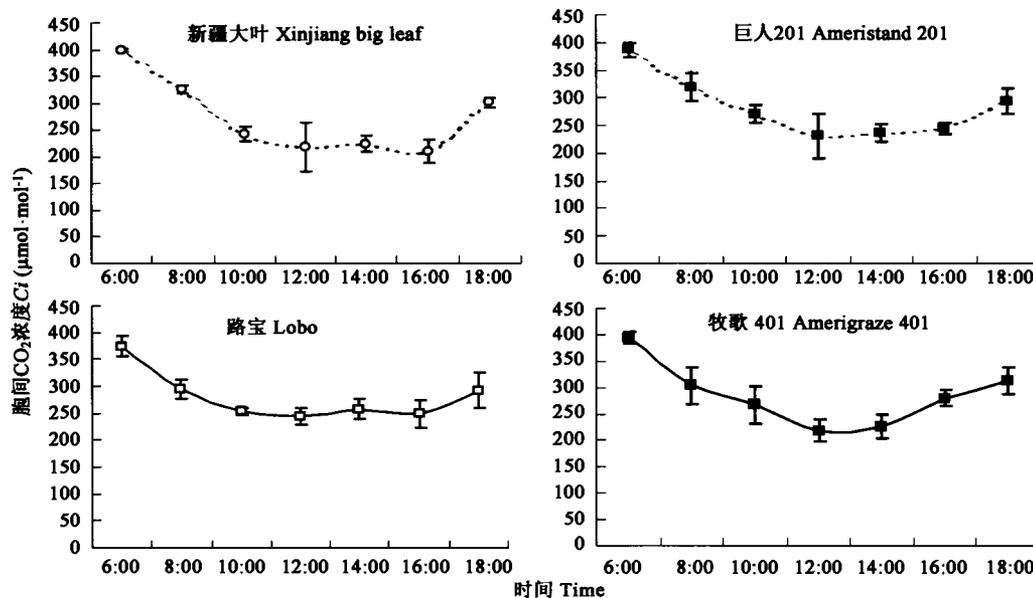


图 6 四种紫花苜蓿叶片胞间  $CO_2$  浓度日变化

Fig. 6 The diurnal courses in intercellular  $CO_2$  concentration ( $C_i$ ) in leaves of four alfalfa varieties

$L_s$  反映了植物叶片对大气  $CO_2$  相对利用效率的大小<sup>[21]</sup>。经计算分析,4 种苜蓿草叶片  $L_s$  的日变化趋势并不同步(图 7),新疆大叶和路宝呈现出“双峰”趋势,两个峰值分别出现在 12:00 左右和 16:00 左右;巨人 201 和牧歌 401 表现出明显的单峰趋势,在 12:00 左右出现最高峰。

## 2.6 光合与蒸腾特性与其影响因子的相关性分析

植物的  $P_n$  和  $T_r$  不仅受到环境因子的影响,同时还受到内在生理因子的调节。表 1 表明,4 个苜蓿品种的  $P_n$  与  $PAR$  都呈现极显著正相关关系。巨人 201 和路宝的  $P_n$  与  $G_s$  有显著正相关关系,而新疆大叶和牧歌的正相关关系不显著。4 个品种的  $P_n$  与  $T_a$ 、 $VPD$  呈正相关,与  $RH$  呈负相关,但相关性都不显著;4 个苜蓿品种的  $T_r$  与  $PAR$  也都存在极显著正相关关系。巨人 201 和牧歌 401 的  $T_r$  与  $RH$  呈现显著负相关,新疆大叶和路宝相关性不显著。巨人 201 的  $T_r$  与  $T_a$  有显著正相关关系。其它品种的  $T_r$  与  $T_a$  间相关性都不显著。从相关系数的大小来看,对  $P_n$  影响最大的因子是  $PAR$ ,其次是  $G_s$ 、 $RH$ 、 $T_a$  和  $VPD$ 。对  $T_r$  影响最大的因子是  $PAR$ ,其次是  $RH$ 、 $T_a$ 、 $G_s$  和  $VPD$ 。

## 3 讨论

3.1 4 种紫花苜蓿的  $P_n$  日变化曲线呈典型的“双峰”型,第 1 峰值大于第 2 峰值。早晨光强和  $T_a$  低,净  $P_n$  也很低,随着  $PAR$  的增大, $T_a$  的升高,气孔的开放,4 种紫花苜蓿叶片  $P_n$  明显提高,巨人 201、牧歌 401 和新疆大叶在 10:00 左右达到第一个峰值,分别为  $23.17$ 、 $32.7$   $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  和  $32.53$   $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ ,此时叶面入射光强在  $1551.92$   $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  (对应的自然光强大约为  $1578.83$   $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) 左右, $T_a$  约为  $39^\circ\text{C}$  左右,叶温约为  $36^\circ\text{C}$  左

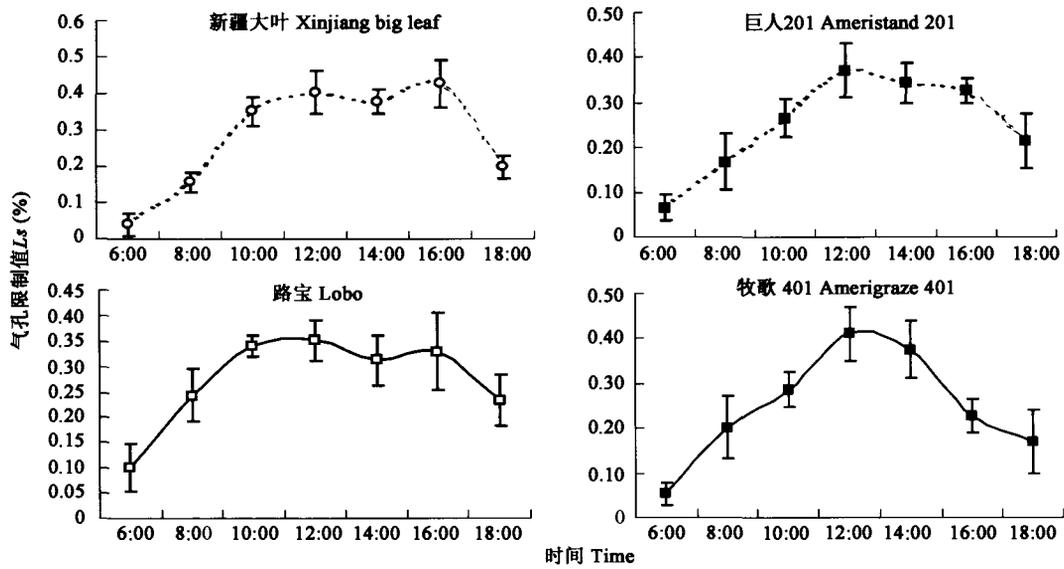


图7 4种紫花苜蓿叶片气孔限制值日变化

Fig.7 The diurnal courses in stomata limitation( $L_s$ ) in leaves of four alfalfas varieties

右。Safaa 报道苜蓿叶片达到最高光合速率时的温度为  $34^{\circ}\text{C}$ <sup>[22]</sup>, Brown 和 Radcliffe 认为苜蓿顶部叶片光合最适温度范围为  $25 \sim 30^{\circ}\text{C}$ <sup>[23]</sup>, Murata 等报道  $5 \sim 30^{\circ}\text{C}$  是苜蓿幼苗光合作用的最适温度范围<sup>[24]</sup>。本试验最高光合速率时的温度与前人有异,这可能与测定时间较长或当时的光照,湿度等环境条件有关。另外由于没有对温度进行控制研究温度对苜蓿叶片  $P_n$  效应,因此有关紫花苜蓿的最适光合温度范围需要进一步研究。10:00 ~ 12:00 期间,4 种苜蓿均处于光合“午休”阶段,此时 PAR 较大,  $T_a$  为  $39 \sim 40.36^{\circ}\text{C}$ ,叶温为  $36 \sim 38.44^{\circ}\text{C}$ , RH 为  $21.31\% \sim 21.81\%$ , VPD 达到最大  $3.95 \sim 4.92\text{KPa}$ ,限制了光合作用速率。但是在高温低湿胁迫下巨人 201、牧歌 401 和路宝的最小净  $P_n$  依然维持在  $20\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  以上(图 2),表明这 3 种豆科牧草具有很强的光合能力和对极端高温环境的适应能力。相比之下,新疆大叶( $17.16\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ )的这种适应能力相对较差。14:00 左右,  $T_a$  达到最大值  $40.46^{\circ}\text{C}$  左右,强光、高温的条件提高了叶片光呼吸(包括光下的暗呼吸),这是  $P_n$  下午的峰值低于上午的峰值的一个重要原因。

表 1 4 个苜蓿品种叶片光合速率和蒸腾速率与生理生态因子的相关系数

Table 1 Correlative coefficient between photosynthetic rate or transpiration rate in leaves of 4 alfalfa varieties and phy-ecological factors

品种 Variety		光合有效辐射 PAR	大气温度 $T_a$	大气相对湿度 RH	饱和蒸汽压差 VPD	气孔导度 $G_s$
光合速率 $P_n$	新疆大叶 Xinjiang big leaf	0.865**	0.551	-0.618	0.441	0.744
	巨人 201 Ameristand 201	0.935**	0.669	-0.701	0.538	0.756*
	路宝 Lobo	0.886**	0.423	-0.538	0.296	0.856*
	牧歌 401 Amerigraze 401	0.873**	0.598	-0.689	0.434	0.707
蒸腾速率 $T_r$	新疆大叶 Xinjiang big leaf	0.922**	0.673	-0.721	0.598	0.273
	巨人 201 Ameristand 201	0.962**	0.765*	-0.777*	0.650	0.637
	路宝 Lobo	0.976**	0.688	-0.732	0.587	0.614
	牧歌 401 Amerigraze 401	0.797*	0.721	-0.772*	0.584	0.651

\* 表示相关性达显著水平( $p < 0.05$ ) significant at  $p < 0.05$ ; \*\* 表示相关性达极显著水平( $p < 0.01$ ) \*\* significant at  $p < 0.01$

4 种紫花苜蓿  $P_n$  在 12:00 左右均有一“午休”低谷。光合“午休”是对炎热夏季的一种有益的生态适应和自我调节机制的表现。植物叶片  $P_n$  中午降低的植物自身因素不外乎两个:即气孔因素和非气孔因素。前者是由于中午田间光照、温度和湿度等环境因子的变化引起植物气孔的部分关闭,  $\text{CO}_2$  进入叶片受阻而使光合下降,而后者是由于叶肉细胞自身羧化酶活性的下降而引起  $P_n$  的降低<sup>[25]</sup>。根据 Farquhar 和 Sharkey 的观点,

只有当  $P_n$  和  $C_i$  变化方向相同,两者同时减小,且  $L_s$  增大时,才可以认为  $P_n$  的下降主要是由  $G_s$  引起的,否则  $P_n$  的下降要归因于叶肉细胞羧化能力的降低<sup>[26]</sup>。4 个苜蓿品种在 10:00 ~ 12:00 期间  $P_n$  降低、 $C_i$  下降、 $L_s$  增大,因此可以推断出引起光合“午休”的主要原因是气孔因素;午后 14:00 ~ 18:00 期间,巨人 201 和牧歌的  $P_n$  与  $L_s$  并行下降, $C_i$  上升,说明  $P_n$  的下降主要受非气孔因素限制。而此阶段新疆大叶和路宝  $P_n$  的下降同时受气孔和非气孔因素限制,这是由于在 14:00 ~ 16:00 阶段, $P_n$  与  $C_i$  都下降, $L_s$  上升,说明  $P_n$  的下降受气孔因素限制,16:00 ~ 18:00 阶段, $P_n$  的下降伴随着  $C_i$  上升, $L_s$  下降,说明  $P_n$  的下降主要受非气孔因素限制。叶片  $G_s$  与  $P_n$  的日变化趋势基本一致,呈正相关关系,这与许大全等<sup>[28,29]</sup> 提出的  $P_n$  对  $G_s$  具有反馈调节作用的想法一致,即在有利于叶肉细胞的光合时  $G_s$  增大,不利于光合时  $G_s$  减小。

**3.2** 有研究表明,紫花苜蓿  $T_r$  日变化呈“双峰”型,即在 9:00 ~ 11:00 和 15:00 ~ 17:00 各出现一个峰值,尤以花期前较为常见<sup>[29]</sup>。本研究中 4 种苜蓿  $T_r$  日变化曲线均呈“双峰”型,峰值出现在 10:00 左右和 14:00 ~ 16:00,12:00 左右出现“午休”低谷。 $T_r$  日间降低是由于日间高光辐射和高温, $RH$  明显降低, $VPD$  增大,植物叶面部分气孔关闭或缩小,导致  $G_s$  变小, $T_r$  降低。这种现象是植物在进化过程中对自然条件的一种适应,由此说明这 4 个品种对不良环境有一定抗性。而 4 个不同苜蓿品种间  $T_r$  的日变化差异是由其不同的生理特点、气孔构造特点及其自身生长节律决定的。从  $T_r$  日平均值来看,巨人 201 ( $15.93 \text{ mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ),牧歌 401 ( $14.78 \text{ mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) 和路宝 ( $13.88 \text{ mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) 显著高于新疆大叶 ( $11.09 \text{ mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ),表明在相同环境下,巨人 201,牧歌 401 和路宝消耗的水分较多,这与其庞大的根系能吸收土壤深层的水分有关。4 种苜蓿  $T_r$  与  $G_s$  的日变化趋势基本一致,说明  $T_r$  大小在很大程度上决定于气孔的活动状态,而气孔的波动性变化是对水分亏缺的适应,即紫花苜蓿的气孔活动不仅能降低蒸腾、提高  $WUE$ ,而且可提高  $P_n$ 。

**3.3**  $WUE$  是由植物的  $P_n$  和  $T_r$  两方面决定的,即消耗单位重量的水,植物所固定的  $\text{CO}_2$  量<sup>[19]</sup>。 $WUE$  的大小可以反映植物对逆境适应能力的强弱<sup>[30]</sup>。4 种苜蓿在测定当天的  $WUE$  平均值日变化与  $G_s$  的日变化趋势有极显著正相关关系 ( $R = 0.963$ )。除了路宝的  $WUE$  表现出“单峰”趋势外,其它品种在 8:00 左右和 14:00 左右各出现 1 个峰值,第 2 个峰值不明显,10:00 左右出现低谷。而正午前后气孔全部或部分关闭使  $P_n$  下降的同时  $T_r$  也下降(“午休”现象)是植物适应中午高温高光强免受损害的一种适应策略,也是提高  $WUE$  的途径之一<sup>[31]</sup>。4 个苜蓿品种的  $WUE$  没有显著性差异,其变化范围为  $1.17 \sim 1.36 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1}$ ,与较大多数  $C_3$  植物相比为低,这与他人在目前  $\text{CO}_2$  浓度下测得的数据类似<sup>[32]</sup>。

**3.4**  $G_s$  是指植物气孔传导  $\text{CO}_2$  和水的的能力,它的变化首先影响水分的交换,其次是  $\text{CO}_2$  的交换,因此, $G_s$  的大小对  $P_n$  和  $T_r$  均有一定程度的制约,进而影响水分利用率<sup>[33]</sup>。 $G_s$  下降或关闭限制了气孔的蒸腾强度,几乎所有的中生和旱生植物都可以通过关闭气孔来适应日间叶片过度蒸腾失水或低水势的土壤环境<sup>[34]</sup>。有关  $G_s$  变化规律的报道很多,但都不尽相同,王玉辉等认为早晨和傍晚  $PAR$  低导致羊草  $G_s$  在早晨和傍晚较低<sup>[35]</sup>;温达志等也发现墨西哥玉米、杂交狼尾草和皇草的  $G_s$  随光强和  $T_a$  的增加而增加,正午前后保持一天中的最高值<sup>[34]</sup>;项斌等报道<sup>[12]</sup> 对紫花苜蓿  $G_s$  影响最大的环境因子是相对湿度,从早晨气孔开始开放到 9:00 左右,无论气孔的开放程度,还是气孔的开放数量都达到最大。11:00 到 14:00,气孔完全处于关闭状态,15:00 左右气孔重新开放,但最大开度却比上午的小得多,到 17:00 左右又处于关闭状态;而黄振英等发现生长在毛乌素沙地的沙柳,其  $G_s$  并没有随光照强度的增加而增加,特别是在早晨和傍晚甚至出现了相反的关系,此时土壤水分亏缺可能是限制  $G_s$  变化的最主要的环境因子<sup>[36]</sup>。本研究中 4 种紫花苜蓿  $G_s$  日变化都以“双峰”形式出现,8:00 ~ 9:00 和 14:00 ~ 15:00 各出现 1 个峰值,第 1 个峰值大于第 2 个峰值,而 12:00 左右处于低谷,波动性很大,这说明  $G_s$  对环境因子的变化是非常敏感的,凡是影响植物光合作用和叶片水分状况的各种因素都有可能对  $G_s$  造成影响<sup>[37]</sup>。

## References:

- [1] Du Z C, Yang Z G, Cui X Y. Study on photosynthetic physiological ecology of plants in the typical steppe zone. Grassland of China, 1999, 3: 20 ~ 27.

- [ 2 ] Xu D Q, Xu B J, Shen Y G. Diurnal variation of photosynthetic efficiency in  $C_3$  Plant. *Acta Photophysiological Sinica*, 1990, 1: 1 ~ 4.
- [ 3 ] Koppers M, Wheeler AM, Koppers BIL, *et al.* Carbon dioxide fixation in eucalypts in field analysis of diurnal variations in photosynthetic capacity. *Oecologia*, 1986, 70: 273 ~ 282.
- [ 4 ] Wise RR, Sparrow DH, Ortiz-Lopez, *et al.* Biochemical regulation during the midday decline of photosynthesis in field grown sunflower. *Plant Sci*, 1991, 74: 45 ~ 52.
- [ 5 ] Tenhunen, J D, Lange OL, Gebel J, *et al.* Changes in photosynthetic capacity, carboxylation efficiency, and  $CO_2$  compensation point associated with midday stomatal closure and midday depression of net  $CO_2$  exchange of leaves of *Quercus Suber*. *Planta*, 1984, 162: 193 ~ 203.
- [ 6 ] Correia M J, Chaves M M C, Pereira J S. Afternoon depression in grapevine leaves—evidence for a high light stress effect. *Journal of Experimental Botany*, 1990, 41 (225): 417 ~ 426.
- [ 7 ] Geng H Z. *Alfalfa of Chinese*. Beijing: Agriculture Press, 1995. 36 ~ 38.
- [ 8 ] Yang Q C. *Guide of alfalfa production and manage*. Beijing: Chinese Forestry Press, 2003. 8 ~ 68.
- [ 9 ] Han Q F. *Evaluation and selection of alfalfa germ plasm resource*. Yangling: Northwestern Sci-Tech University of Agriculture and Forestry Press, 2004. 68 ~ 137.
- [ 10 ] Chen L B, Zhao L X, *et al.* Planting technique and synthetical utilization of alfalfa with fine quality and high yield. Beijing: Chinese Agriculture Sci-tech Press, 2001. 30 ~ 80.
- [ 11 ] Cao Z Z. *Planting and utilization of alfalfa with fine quality*. Beijing: Chinese Agriculture Press, 2002. 50 ~ 75.
- [ 12 ] Xiang B, Ling S H, Gao L M. Response to double  $CO_2$  in *Medicago Sativa*: studies on eco-physiology and simulation modeling. *Acta Botanica Sinica*, 1996, 38(1): 63 ~ 71.
- [ 13 ] Sun T X, Zhang X, Zhang C S. Effects of doubled  $CO_2$  on the leaf morphology and structure of alfalfa. *Journal of Laiyang Agriculture*, 1999. 16(1): 1 ~ 5.
- [ 14 ] Xu L R, *et al.* Transpiration intensity of alfalfa and its meaning in practice. *Pratacult Sci*, 1998, 6(2): 11 ~ 16.
- [ 15 ] Cure J D, Acock B. Crop responses to  $CO_2$  doubling: a literature survey. *Agriculture and Forest Meteorology*, 1986, 38: 127 ~ 145.
- [ 16 ] Goudriaan J, De Ruiter HE. Plant growth in response to  $CO_2$  enrichment at two levels of nitrogen and phosphorus supply I. Dry matter, leaf area and development. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 1983, 31: 157 ~ 169.
- [ 17 ] Ziska L H, Bunce J A. Direct and indirect inhibition of single leaf respiration by elevated  $CO_2$  concentrations: Interaction with temperature. *Physiol Plant*, 1994, 90: 130 ~ 138.
- [ 18 ] Berry J A, Downton W J S. Environmental regulation of photosynthesis. In: *Photosynthesis: Development, carbon metabolism and plant productivity*, vol II. New York: Academic Press, 1982. 263 ~ 343.
- [ 19 ] Fischer R A, Turner N C. Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Ann Rev Plant Physiol*, 1978, 29: 227 ~ 317.
- [ 20 ] Cao Y F, Cao Z Z. A modified technique measuring leaf area of alfalfa. *Pratacult Sci*, 1990, 7(3): 60 ~ 62.
- [ 21 ] Xu B C, Shan L, *et al.* Compare the photosynthetic physiological characteristics *Panicum virgatum* with *A neurolep idium chinense* in Loess Hilly-gully Region. *Grassland of China*, 2003, 25(1): 1 ~ 4.
- [ 22 ] Safaa Al-Hamdani, Glenn W Todd. Effect of temperature regimes on photosynthesis, respiration, and growth in alfalfa. *Proc Okla Acad Sci*, 1990, 70: 1 ~ 4.
- [ 23 ] Brown R H, Radcliffe D E. A comparison of apparent photosynthesis in *sericea lespedeza*. and alfalfa. *Crop Science*, 1986, 26(6): 1208 ~ 1211.
- [ 24 ] Murata Y, Iyama J Honma T. Influence of air temperature upon the photosynthesis and respiration of alfalfa and several southern-type forage crops. *Proc Crop Sci Soc (Japan)*, 1965, 34: 154 ~ 158.
- [ 25 ] Du Z C. A study on the relation between the decline in photosynthesis at midday and ecological factors for *aneurolep idium Chinese* and *Stipa grandis*. *Journal of Natural Resources*, 1990, 5(2): 177 ~ 186.
- [ 26 ] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *And Rev Plant Physiol*, 1982; 33: 317 ~ 345.
- [ 27 ] Xu D Y. Some Problems in Stomatal Limitation Analysis of Photosynthesis. *Plant Physiology Communications*. 1997, 33(4): 241 ~ 244.
- [ 28 ] Xu D Q, Li D Y, Shen Y G, *et al.* Studies on midday depression of photosynthesis in wheat leaves under field conditions. *Acta Phytophysiology Sinica*, 1984, 10(3): 1 ~ 11, 269 ~ 276. .
- [ 29 ] Chen Y H, Liu K. Transpiration intensity and water balance of alfalfa in Weibei Plateau. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 1990, 6: 108 ~ 112.
- [ 30 ] Liu J X, Mai J L. Influence of different  $CO_2$  concentrations on photosynthetic physiological characteristics of *Ophipogon Japonicus*. *Grassland of China*, 2004, 26(3): 13 ~ 18.
- [ 31 ] Wen D Z, *et al.* A preliminary study on the photosynthesis in leaves of four forage grasses. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*. 2001, supplement: 59 ~ 66.
- [ 32 ] Shen K, Wu G M, Rao L H. *Chinese agriculture encyclopedia·biology volume——plant physiology and biochemistry*. Beijing: Agriculture Press, 1990.

20.

- [33] Liu G S, Guo A H. Effects of different mulching methods on diurnal variation of leaf photosynthesis and water use efficiency for summer maize. *Journal of soil and water conservation*, 2004, 18(20): 152 - 155.
- [34] Wen D Z, Zhou G Y, Zhang D Q, *et al.* A comparison on transpiration rate and water use efficiency in leaves of four forage grasses. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2000, (supplementary): 67 ~ 76.
- [35] Wang Y H, Zhou G S. Analysis on ecophysiological characteristics of leaf photosynthesis of *Aneurolepidium* Chinese in Songnen grassland. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, 11 (3): 12 ~ 19.
- [36] Huang Z Y, Dong X J, Jiang G M, *et al.* Primary studies on the daily dynamic changes of photosynthesis and transpiration of *Salix sammarhila*. *Acta Bot. Boreal. Occident. Sin.*, 2002, 22 (4): 817 ~ 823.
- [37] Sharkey T D. Estimation the rate of photorespiration in leaves. *Physiol. Plant*, 1988, 73: 147 ~ 152.

## 参考文献:

- [1] 杜占池, 扬宗贵, 崔晓勇. 草原植物光合生理生态研究. *中国草地*, 1999, 3: 20 ~ 27.
- [2] 许大全, 徐宝基, 沈允钢. C<sub>3</sub> 植物光合效率的日变化. *植物生理学报*, 1990, 1: 1 ~ 4.
- [7] 耿华珠. 中国苜蓿. 北京: 中国农业出版社, 1995. 36 ~ 38.
- [8] 杨青川. 苜蓿生产与管理指南. 北京: 中国林业出版社, 2003. 8 ~ 68.
- [9] 韩清芳, 贾志宽. 紫花苜蓿种质资源评价与筛选. 杨凌: 西北农林科技大学出版社, 2004. 68 ~ 137.
- [10] 陈立波, 赵来喜. 苜蓿优质高产栽培技术与综合利用. 北京: 中国农业科技出版社, 2001. 30 ~ 80.
- [11] 曹致中. 优质苜蓿栽培与利用. 北京: 中国农业出版社, 2002. 50 ~ 75.
- [12] 项斌, 林舜华, 高雷明. 紫花苜蓿对 CO<sub>2</sub> 倍增的反应: 生态生理研究和模型拟合. *植物学报*, 1996, 38(1): 63 ~ 71.
- [13] 孙同兴, 张昕, 张长胜. CO<sub>2</sub> 倍增对紫花苜蓿叶片形态结构的影响. *莱阳农学院学报*, 1999, 16(1): 1 ~ 5.
- [14] 许令姘, 等. 苜蓿的蒸腾强度及其在生产上的意义. *中国草业科学*, 1998, 6(2): 11 ~ 16.
- [20] 曹亦芬, 曹致中. 苜蓿叶面积简易测定方法的研究. *草业科学*, 1990, 7(3): 60 ~ 62.
- [21] 徐炳成, 山仑, 等. 黄土丘陵区柳枝稷与白羊草光合生理生态特征的比较. *中国草地*, 2003, 25(1): 1 ~ 4.
- [25] 杜占池. 羊草和大针茅光合作用午间降低与生态因子关系的研究. *自然资源学报*, 1990, 5(2): 177 ~ 186.
- [27] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题. *植物生理学通讯*, 1997, 33(4): 241 ~ 244.
- [28] 许大全, 李德耀, 沈允钢, 等. 田间小麦叶片光合作用“午睡”现象的研究. *植物生理学报*, 1984, 10(3): 1 ~ 11, 269 ~ 276.
- [29] 陈一鹏, 刘康. 渭北旱塬紫花苜蓿的蒸腾强度与水量平衡研究. *水土保持通报*, 1990, 6: 108 ~ 112.
- [30] 刘金祥, 麦嘉玲. CO<sub>2</sub> 浓度增强对沿阶草光合特性的影响. *中国草地*, 2004, 26(3): 13 ~ 18.
- [31] 温达志, 等. 四种禾本科牧草植物光合特性的初步研究. *热带亚热带植物学报*, 2001, 增刊: 59 ~ 66.
- [32] 沈康, 吴贯明, 饶立华. 中国农业百科全书·生物学卷分册——植物生理生化. 北京: 农业出版社, 1990. 20.
- [33] 刘庚山, 郭安红, 等. 不同覆盖对夏玉米叶片光合和水分利用效率日变化的影响. *水土保持学报*, 2004, 18(20): 152 ~ 155.
- [34] 温达志, 周国逸, 张德强, 等. 四种禾本科牧草植物蒸腾速率与水分利用效率的比较. *热带亚热带植物学报*, 2000, 增刊: 67 ~ 76.
- [35] 王玉辉, 周广胜. 松嫩平原盐碱化草地羊草叶片生理生态特性分析. *应用生态学报*, 2000, 11(3): 12 ~ 19.
- [36] 黄振英, 董学军, 蒋高明, 等. 沙柳光合作用和蒸腾作用日动态变化的初步研究. *西北植物学报*, 2002, 22(4): 817 ~ 823.