

DOI: 10.5846/stxb201301290188

于晓娜, 赵杰, 祁瑜, 黄永梅, 龚吉蕊. 羊草和紫花苜蓿生长特征及光合特性对不同土壤水分的响应. 生态学报, 2014, 34(21): 6067-6075.

Yu X N, Zhao J, Qi Y, Huang Y M, Gong J R. Effects of soil moisture content on morphological and photosynthetic characteristics of *Leymus chinensis* and *Medicago sativa*. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(21): 6067-6075.

羊草和紫花苜蓿生长特征及光合特性 对不同土壤水分的响应

于晓娜, 赵 杰, 祁 瑜, 黄永梅*, 龚吉蕊

(北京师范大学资源学院, 北京 100875)

摘要: 采用人工控制实验, 对 12% (T1)、16% (T2) 和 20% (T3) 3 种土壤水分条件下羊草和紫花苜蓿的净光合速率 P_n 、实际光化学量子效率 Φ_{PSII} 、光化学淬灭 qP 、非光化学淬灭 qN 、水分利用效率 WUE、株高、分枝分蘖数、生物量等参数进行测定。结果表明, 在实验范围内, (1) Φ_{PSII} 和 qP 共同影响净光合速率, 羊草和紫花苜蓿净光合速率对土壤水分的响应不同, 紫花苜蓿的土壤水分生态幅要比羊草窄, 羊草生长的最适土壤含水量为 20%, 随着土壤含水量的降低, 净光合速率呈单调递减趋势; 紫花苜蓿的最适土壤含水量为 16%, 其净光合速率与土壤含水量之间呈非线性关系, 存在明显阈值。(2) 适宜土壤含水量有助于羊草和紫花苜蓿株高和分枝分蘖的生长。(3) 在土壤水分低于适宜土壤含水量范围时, 羊草和紫花苜蓿有相似的响应机制, 都通过增加根系生物量来适应环境胁迫。

关键词: 净光合速率; 叶绿素荧光; 生物量; 土壤含水量

Effects of soil moisture content on morphological and photosynthetic characteristics of *Leymus chinensis* and *Medicago sativa*

YU Xiaona, ZHAO Jie, QI Yu, HUANG Yongmei*, GONG Jirui

College of Resources Science and Technology, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Abstract: *Leymus chinensis* and *Medicago sativa* are the two most significant perennial artificial grasses of the farming-pastoral ecotone of north China and are crucial for the development of animal husbandry in this area. In this region, water is an important ecological factor that limits plant ecophysiology and the growth of *L. chinensis* and *M. sativa*. To maximize the productivity of artificial grassland in this area, it is necessary to explore the mechanisms of the morphological and photosynthetic response characteristics of *L. chinensis* and *M. sativa* to water stress. Response characteristics, including the fluorescence characteristics, water use efficiency, biomass and biomass allocation to drought, are studied in this paper. This was done in order to propose the optimum soil moisture content for the growth of, and high economic benefits from, *L. chinensis* and *M. sativa* in the chestnut soil of the farming-pastoral ecotone of north China. Data on the morphological and photosynthetic characteristics of *L. chinensis* and *M. sativa* were collected from a controlled field experiment in the Taipusi Banner in Inner Mongolia. A water control experiment was applied from the 9th week to the 13th week of the field experiment to evaluate leaf net photosynthetic rate (P_n), actual photochemical efficiency of photosystem II complex in the light (Φ_{PSII}), photochemical quenching (qP), non-photochemical quenching (qN), water use efficiency (WUE), plant height, branch number and tiller number per plant, biomass and biomass allocation in modules of *L. chinensis* and *M. sativa*. The experiment consisted of three soil moisture gradients of 12%, 16% and 20%. The results indicated that, within

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (40871031, 41025001); 长江学者和创新团队发展计划 (IRT1108); 中央高校基本科研业务费专项

收稿日期: 2013-01-29; **网络出版日期:** 2014-03-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ymhuang@bnu.edu.cn

the soil moisture range of the experiment: (1) the responses of P_n to soil moisture content of *L. chinensis* and *M. sativa* were different from each other, and the highest P_n depended on the highest Φ_{psII} and qP . The most suitable soil moisture content for the growth of *L. chinensis* was 20% and with a decrease in soil moisture content, the P_n of *L. chinensis* also decreased in a linear relationship; conversely, the optimum soil moisture content of *M. sativa* was 16%, and as soil moisture decreased, the P_n of *M. sativa* showed a non-linear relationship with an obvious threshold value. To some extent, the ecological amplitude of soil moisture of *M. sativa* was narrower than that of *L. chinensis*. (2) The appropriate soil moisture content for plant growth was attributed to plant height, branching and tillering. (3) The adaptive strategies of *L. chinensis* and *M. sativa* were similar, in that they adapt to environmental stress through increased root biomass when the soil moisture content was below the appropriate range. P_n , Φ_{psII} , qP , qN , WUE, morphological characteristics, biomass and biomass allocation in modules of *L. chinensis* and *M. sativa* would be changed with the changed soil moisture, which indicates that an optimum soil moisture content should be created for maximizing the growth of *M. sativa* and *L. chinensis* during production to obtain high economic benefits for the farming-pastoral ecotone of north China.

Key Words: net photosynthesis rate; chlorophyll fluorescence; biomass; soil moisture content

土壤水分是影响植物生理生态及生长发育的重要生态因子,干旱缺水是造成植物低生产力的重要因素^[1]。干旱是长期存在的世界性难题^[2],加之近年来气候暖干化明显,水资源严重匮乏,植物如何适应土壤干旱已成为全球变化研究的重要问题之一^[3]。植物对水分胁迫最早最敏感的反应是气孔的关闭^[4-5],气孔是植物叶片内外 CO_2 和水分进出的主要通道,影响植物的两大生理生态过程——光合作用和蒸腾作用,因而两者是用于判断植物对土壤水分胁迫响应的重要参数。

光合作用是由光物理、光化学和生物化学等一系列相互联系相互制约的复杂过程组成,叶绿素所吸收的光能最终转化成热能、荧光、光化学能 3 种有竞争关系的能量形式^[6]。绿色植物由暗适应转到光下时,其体内的荧光强度随时间产生规律性变化,因而通过对叶绿素荧光的测定可以探测到大部分光合作用的变化过程,可深入了解环境胁迫对植物光合机构主要是 PS II 反应中心的影响^[7-8]。土壤水分与植物的生长发育有密切关系^[9],在干旱发生时,植物可以通过调节自身生理和形态特征以适应环境中水分的变化^[10],但长时间的干旱会限制植物的生长,改变生物量分配^[9],并最终导致植物死亡。

羊草 (*Leymus chinensis*) 和紫花苜蓿 (*Medicago sativa*) 是内蒙古农牧交错带人工草地的重要草种,对本地区畜牧业的发展有至关重要的作用。1986 年至 2009 年 20 余年中,在自然因素(干旱、风大)和人类活动共同影响下,仅太仆寺旗的人工草地就增加

了 217.6%^[11],如何在有限的资源条件下提高人工草地生产力成为众多研究者关注的问题。本研究从羊草和紫花苜蓿在不同土壤水分条件下光合特征、水分利用及生物量的综合变化着手,探讨羊草和紫花苜蓿对土壤水分的响应机制,提出适合内蒙古农牧交错带羊草和紫花苜蓿生长的最佳土壤含水量,以期最大限度的提高干旱半干旱区人工草地生产力。

1 材料与方法

1.1 实验材料

本实验于内蒙古锡林郭勒盟南部北京师范大学资源学院太仆寺旗野外试验站(E115°29'10", N42°06'44")^[12]开展,选择羊草 (*Leymus chinensis*) 和紫花苜蓿 (*Medicago sativa*) 为材料,建造长、宽、深分别为 1m×1m×1m 的独立试验小区,隔绝小区间土壤水分的交换,内置典型栗钙土。实施春播,并保证小区内水分供应,苗齐后留壮苗,羊草 200 株/m²,紫花苜蓿 50 株/m²,从第 9 周开始进行无降水干扰的土壤水分控制实验。

1.2 实验方法

根据实验地土壤田间持水量(25%)和萎蔫系数(11%),设置 12% (T1)、16% (T2)、20% (T3) 3 个土壤含水量梯度,每个处理 3 个重复。在 20 cm 深度处理设土壤水分传感器(ECH₂O, Li-COR, Inc. US),自动监测土壤含水量变化,根据实时测定的土壤水分数据,每天 18:00 进行灌水以控制小区内土壤含水量。

选择晴朗天气(2009年8月20日),采用便携式光合仪(Li-6400, Li-COR, Inc. US)于9:00—11:00测定生长健康、长势一致的羊草叶片和紫花苜蓿叶片的气孔交换过程,重复6次。在测定光合作用同时测定叶绿素荧光参数,包括事先经过30 min暗适应的和未经过暗适应的,获取初始荧光(F_o),最大荧光(F_m),稳定荧光(F_s)等参数。

从第9周开始,在各小区内选择30株,并做标记,每周测量羊草和紫花苜蓿标准株的自然高度和分蘖数、分枝数,共测定5周,并在生长季末采用全收获法测定植物生物量,将生物量按根、茎、叶分别称鲜重,用烘干法在65℃下烘至恒重,称取生物量干重。

1.3 数据处理

试验数据用SPSS19.0统计软件进行显著性检验,用Origin8.5绘制图表。

2 结果与分析

2.1 土壤水分对羊草和紫花苜蓿光合特性的影响

2.1.1 土壤水分对羊草和紫花苜蓿净光合速率的影响

净光合速率表征单位时间单位面积干物质的积累量,从理论上讲,是衡量植物生产力水平的可靠指标之一。在不同土壤水分处理下,羊草和紫花苜蓿9:00—11:00时间段的净光合速率(P_n)对土壤水分的响应不同。

随着土壤含水量的降低,羊草的 P_n 呈单调递减趋势,羊草的 P_n 在T3时最高($19.55 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$),在T1时最低($15.18 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$),且不同处理间差异极显著($P<0.01$);紫花苜蓿则呈现非线性关系, P_n 先增加后降低,在T2时最高($29.90 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$),T1时最低($18.05 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$),不同处理间

差异极显著($P<0.01$)(图1)。

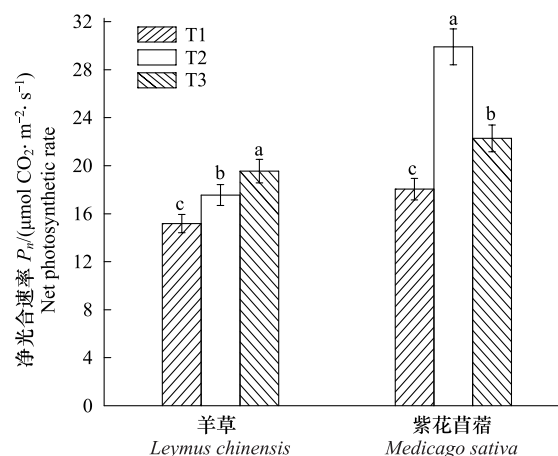


图1 不同土壤含水量对羊草和紫花苜蓿净光合速率 P_n 的影响

Fig.1 Effects of different soil moisture on net photosynthetic rate of *Leymus chinensis* and *Medicago sativa*

小写字母表示同一物种不同土壤含水量间差异显著($P<0.05$); T1、T2、T3 分别代表 12%、16%、20% 的土壤含水量

2.1.2 土壤水分对羊草和紫花苜蓿实际光化学量子效率的影响

实际光化学量子效率(Φ_{PSII})的计算公式为: $\Phi_{PSII} = (F_m' - F_s) / F_m'$,反映了用于光化学的激发能占进入PS II反应中心总激发能的比例,代表线性电子传递的量子效率^[13]。羊草和紫花苜蓿的 Φ_{PSII} 对不同土壤水分的响应不同,随着土壤含水量的减少,羊草 Φ_{PSII} 呈现单调递减趋势,在T3土壤含水量时, Φ_{PSII} 最大,在T1土壤含水量时最小;紫花苜蓿 Φ_{PSII} 呈现非线性关系,随土壤含水量的降低, Φ_{PSII} 先增加后减少,在T2土壤含水量时紫花苜蓿的 Φ_{PSII} 最大。可见,在土壤含水量较少或较多时均限制了紫花苜蓿PS II反应中心的电子传递,降低了PS II电子传递效率,进而影响紫花苜蓿的光合作用(表1)。

表1 不同土壤含水量对羊草和苜蓿 Φ_{PSII} 的影响

Table 1 Effects of different soil moisture on actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}) of *L. chinensis* and *M. sativa*

物种 Species	不同土壤水分梯度 Different soil moisture gradient		
	T1	T2	T3
羊草 <i>L. chinensis</i>	0.174±0.07 b	0.182±0.021 ab	0.218±0.005 a
紫花苜蓿 <i>M. sativa</i>	0.234±0.023 ab	0.279±0.006 a	0.202±0.023 b

小写字母表示同一物种不同土壤含水量间差异显著($P<0.05$)

2.1.3 土壤水分对羊草和紫花苜蓿 qP , qN 的影响

光化学淬灭(qP)是PS II天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的部分,在一定程度上反映

PS II的电子传递活性^[7],同时也能体现PS II反应中心的开放程度^[6,14];非光化学淬灭(qN)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能形

式散失的份额,使得植物在受胁迫能及时耗散掉对光合机构造成破坏的多余光能,是一种自我保护机制^[7]。

表 2 不同土壤含水量对 qP 和 qN 的影响

Table 2 Effects of different soil moisture on photochemical quenching (qP) and non-photochemical quenching (qN)

参数 Parameters	物种 Species	不同土壤水分梯度 different soil moisture gradient		
		T1	T2	T3
光化学淬灭 qP	羊草 <i>L. chinensis</i>	0.374±0.012 b	0.354±0.034 b	0.460±0.017 a
Photochemical quenching	紫花苜蓿 <i>M. sativa</i>	0.417±0.036 b	0.519±0.013 a	0.366±0.032 c
非光化学淬灭 qN	羊草 <i>L. chinensis</i>	0.815±0.016 a	0.758±0.022 b	0.844±0.008 a
Non-photochemical quenching	紫花苜蓿 <i>M. sativa</i>	0.473±0.021 c	0.572±0.043 b	0.816±0.004 a

小写字母表示同一物种不同土壤含水量间差异显著 ($P<0.05$)

羊草和紫花苜蓿的 qP 和 qN 对土壤水分的响应不同。不同土壤含水量对羊草 qP 的影响差异显著 ($P<0.05$), T3 羊草的 qP 明显高于 T2 和 T1, 但羊草在 T2 和 T1 土壤水分条件下的 qP 差异不显著 ($P<0.05$); 不同土壤含水量对紫花苜蓿 qP 的影响差异显著 ($P<0.05$), T2 紫花苜蓿的 qP 明显高于 T3 和 T1。不同土壤含水量条件下羊草和紫花苜蓿的 qN 均差异显著 ($P<0.05$), 都在土壤含水量为 T3 时最大, 但随着土壤含水量的变化, 羊草和紫花苜蓿 qN 的变化趋势不同, 随着土壤含水量的降低, 羊草 qN 呈先降低后增加的趋势, 而紫花苜蓿 qN 则持续降低 (表 2)。

2.2 土壤水分对羊草和紫花苜蓿水分利用效率的影响

水分利用效率 (WUE) 是指植物消耗单位水量所产出的同化量, 是植物节水能力的指标, 表征植物本身对水分的利用能力, 也是描述植物在不同生境中水分适应策略的一个重要参数^[15]。水分利用效率 WUE 有 3 种尺度水平上的表达方法: 光合器官即叶片水平、植株个体水平、产量水平, 本研究主要通过叶片水平水分利用效率进行探讨, $WUE = \text{净光合速率} / \text{蒸腾速率}$ 。

由表 3 可以看出, 随着土壤含水量的降低, 羊草和紫花苜蓿 WUE 均呈现单调递增的趋势, 在 T1 土壤含水量时水分利用效率最高, 说明在一定范围内的水分胁迫可以提高叶片的水分利用效率。

表 3 不同土壤含水量对叶片尺度水分利用效率 WUE 的影响

Table 3 Effects of different soil moisture on water use efficiency (WUE) on the leaf scale

物种 Species	不同土壤水分梯度 Different soil moisture gradient		
	T1	T2	T3
羊草 <i>L. chinensis</i>	3.705±0.025 a	3.214±0.193 b	3.150±0.065 b
紫花苜蓿 <i>M. sativa</i>	3.599±0.166 a	3.307±0.094 ab	3.017±0.032 b

小写字母表示同一物种不同土壤含水量间差异显著 ($P<0.05$)

2.3 土壤水分对羊草和紫花苜蓿生长特征的影响

2.3.1 土壤水分对羊草和紫花苜蓿株高和分蘖分枝数的影响

羊草和紫花苜蓿经过不同土壤水分处理后, 其株高和分蘖分枝数的生长对不同土壤含水量的响应不同。羊草株高和分蘖的生长呈现出“快-慢-快”的变化规律, 经过一个明显的稳定生长阶段之后进入第 2 个快速生长期。羊草生长季末的株高 T3 最大 (46.25 cm), T1 最小 (38.19 cm); 分蘖数 T3 亦最多

(9 个/株)。T1 羊草在第 11 周左右最先进入第 2 个株高和分蘖的快速生长阶段, 羊草株高和分蘖的生长速率 T3 最快, T1 最慢 (图 2)。

紫花苜蓿的株度和分枝生长呈现“快-慢”的变化规律, 同样存在一个明显的稳定生长阶段。紫花苜蓿生长季末的株高 T2 最大 (62.64 cm), T1 最小 (54.80 cm); 分枝数亦 T2 最多 (8.25 个/株), T1 最少 (7.33 个/株)。紫花苜蓿的株高和分枝数的生长速率 T2 最快, T1 最慢 (图 2)。

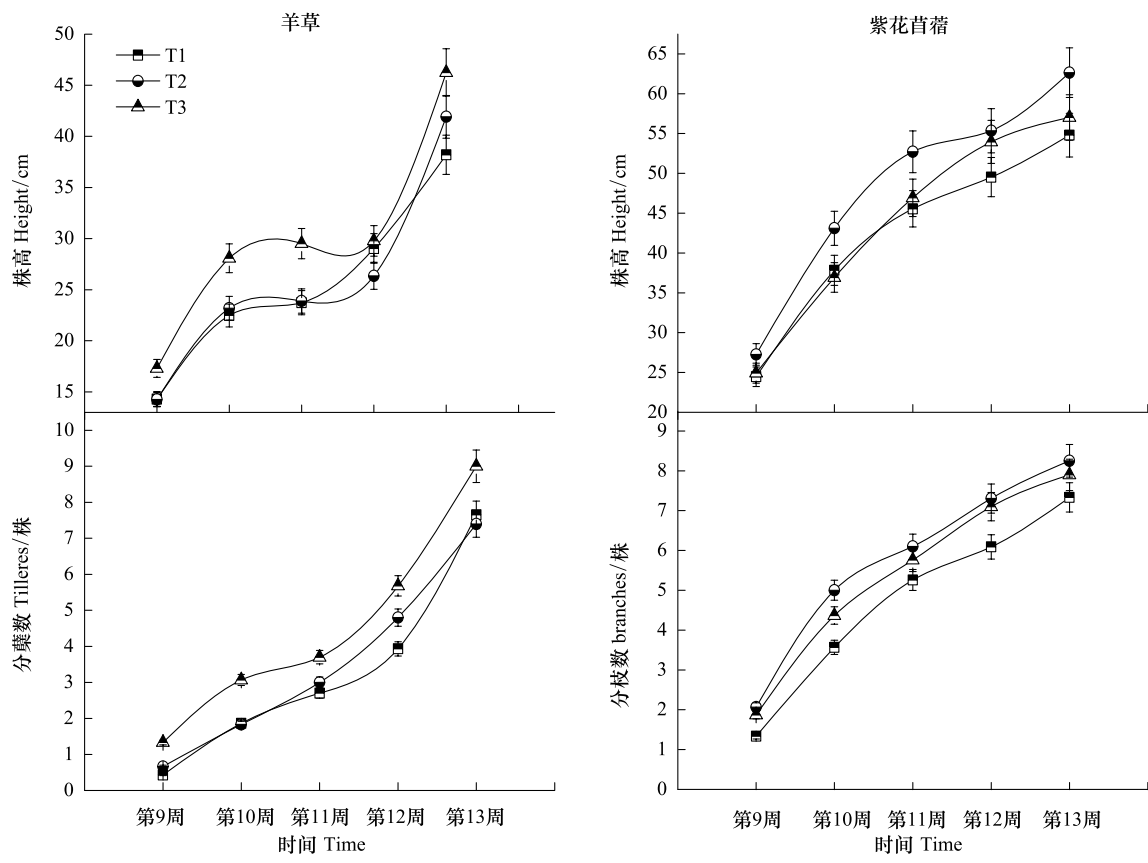


图 2 不同土壤含水量对羊草和紫花苜蓿生长的影响
Fig.2 Effects of water stress on growth of *L. chinensis* and *M. sativa*

2.3.2 土壤水分对羊草和紫花苜蓿生物量的影响

不同土壤含水量对羊草和紫花苜蓿生物量的影响不同。生长季末 3 个水平的羊草各器官生物量和总生物量均差异显著 ($P<0.05$), 为 $T3>T2>T1$; 土壤含水量对紫花苜蓿生物量的影响较为复杂, 生长季末 T3 水平下紫花苜蓿各器官生物量和总生物量均

显著大于 T1 水平 ($P<0.05$), T2 水平的各器官生物量和总生物量与 T1 水平下的差异亦显著 ($P<0.05$), 而 T2 和 T3 水平下的根生物量和叶生物量差异显著 ($P<0.05$), 其中 T3 水平下根生物量最大, T2 水平下的叶生物量最大, 但 T2 和 T3 水平下的茎生物量和总生物量差异不显著 ($P>0.05$) (表 4)。

表 4 不同土壤含水量对羊草和紫花苜蓿生物量的影响
Table 4 Effects of different soil moisture on biomass of *L. chinensis* and *M. sativa*

生物量 Biomass	不同土壤水分梯度(羊草) Different soil moisture gradient (<i>L. chinensis</i>)			不同土壤水分梯度(紫花苜蓿) Different soil moisture gradient (<i>M. sativa</i>)		
	T1	T2	T3	T1	T2	T3
总生物量 Total biomass/(g/m ²)	371.31±24.54 c	603.04±22.73 b	797.84±191.54 a	430.39±55.17 b	711.03±41.07 a	736.02±118.84 a
根生物量 Root biomass/(g/m ²)	199.42±11.03 c	331.20±24.08 b	396.46±206.40 a	180.22±27.72 c	276.94±27.48 b	309.01±35.29 a
根茎生物量 Rhizome biomass/(g/m ²)	60.16±5.85 c	83.88±28.59 b	150.09±22.73 a	—	—	—
茎生物量 Stem biomass/(g/m ²)	33.74±13.96 c	64.94±0.90 b	87.06±8.78 a	138.76±13.82 b	240.90±71.32 a	246.18±39.68 a
叶生物量 Leaf biomass/(g/m ²)	77.99±27.99 c	123.03±17.33 b	164.25±16.66 a	111.41±13.62 c	193.19±2.78 a	180.83±43.87 b

小写字母表示同一物种不同土壤含水量间差异显著 ($P<0.05$)

2.3.3 土壤水分对羊草和紫花苜蓿生物量分配的影响

不同土壤含水量对羊草和紫花苜蓿生物量的分

配比例影响亦不同。生物量在羊草各器官的分配比例顺序为:根系>叶>根茎>茎。T2 水平下,羊草根系生物量分配比例要比在 T3 土壤水分条件下增加

5.23%, 而根茎生物量分配比例要减少 4.90%, 茎和叶生物量分配比例变化不大; T1 水平下羊草根系生物量分配比例比在 T2 时减少 1.21%, 茎生物量分配比例减少 1.68%, 而根茎生物量分配比例增加 2.29%, 叶生物量分配比例变化不大。随着土壤含水量的降低, 羊草根冠比呈增加趋势, 但差异不显著 ($P < 0.05$), 羊草根冠比在 T3 水平为 2.16, T1 水平为 2.52 (图 3)。

紫花苜蓿各器官生物量的分配比例顺序为: 根系 > 茎 > 叶。T2 水平的紫花苜蓿根系生物量分配比例比 T3 水平减少 3.03%, 叶生物量分配比例增加 2.60%, 茎生物量分配比例变化不大; T1 水平下紫花苜蓿根系生物量分配比例比 T2 水平的增加 2.92%, 茎生物量分配比例减少 1.64%, 叶生物量分配比例减少 1.28%。随着土壤含水量的降低, 紫花苜蓿根冠比呈现先减少后增加的趋势, 但差异不显著 ($P > 0.05$), T2 水平下紫花苜蓿根冠比最小, 为 0.65 (图 3)。

3 讨论

光合作用是植物生长发育的基础^[16], 在较低的土壤含水量条件下会受到抑制^[17-18]。随着土壤含水量的降低, 羊草净光合速率显著降低, 这与 Xu^[19-20]等在研究水分胁迫对羊草净光合速率的影响时得到的结论一致, 均随土壤含水量的下降呈现单调递减趋势。紫花苜蓿是在土壤含水量为 16% 时净光合速率最高, 且存在明显的土壤含水量阈值, 净光合速率对土壤水分的响应呈非线性关系; 韩瑞宏等^[21]利用盆栽实验在塑料大棚中研究紫花苜蓿对干旱胁迫的光合生理响应的结果表明, 随着土壤含水量的降低, 紫花苜蓿净光合速率呈单调递减趋势。紫花苜蓿净光合速率对土壤水分的响应不一致可能与实验方案有关, 两实验在紫花苜蓿种植密度和测定净光合速率时的光合有效辐射均不一致, 且这种不一致对测定结果会造成较大影响, 在本实验中, 20% 的土壤含水量已超出紫花苜蓿生长的最适范围, 较高的呼吸作用导致紫花苜蓿在土壤含水量为 20% 时净光合速率的降低^[22]。羊草和紫花苜蓿对土壤水分呈现出的不同响应可能与自身生理机制有关, 也可能与土壤水分梯度设置有关系, 20% 的土壤含水量并未使羊草达到净光合速率的最大值, 仍属于羊草生长的

适宜范围, 这需要在在今后的实验中进一步研究。

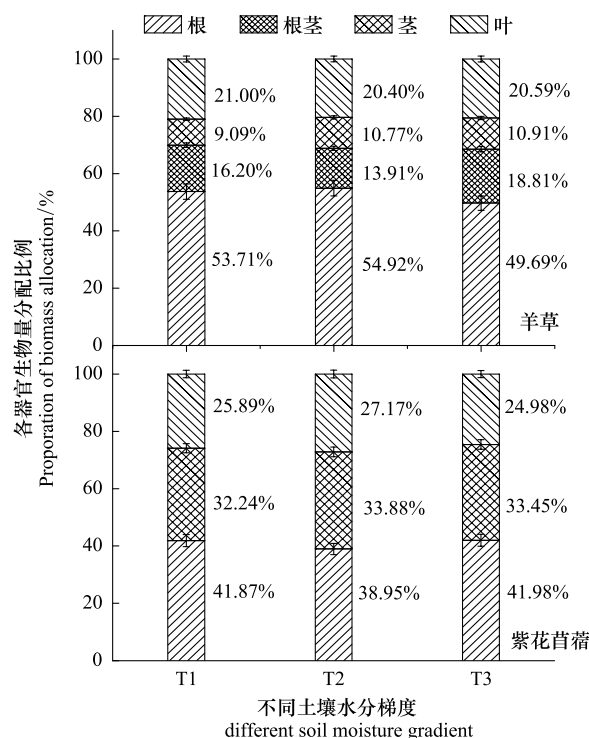


图 3 不同土壤含水量对羊草和紫花苜蓿生物量分配的影响

Fig. 3 Effects of different soil moisture on biomass allocation of *L. chinensis* and *M. sativa*

叶绿素荧光动力学是植物遭受水分胁迫时的一种理想监测手段^[13]。随着土壤含水量的降低, 羊草实际光化学量子效率 Φ_{PSII} 逐渐减少, 而紫花苜蓿实际光化学量子效率存在明显的土壤水分阈值, 在土壤含水量为 16% 时最高, 土壤含水量超出植物生长的适宜土壤含水量范围时会影响 PS II 反应中心的电子传递, 降低 PS II 电子传递效率, Lu 等^[14]在研究水分胁迫对小麦荧光特性的影响时得到类似结论。羊草和紫花苜蓿分别在土壤含水量为 20% 和 16% 时 qP 最大, 说明适宜的土壤含水量有利于提高 PS II 反应中心的开放程度^[23], 增加电子传递活性, 能将天线色素吸收的光能尽可能多的用于光化学电子传递, 而较低的 qP 往往会伴随着单线态氧 1O_2 的形成, 从而产生光抑制^[20]。依赖于叶黄素循环的热耗散是植物进行光保护的主要途径^[24], 一般认为, 水分胁迫条件下植物叶片的非光化学淬灭会逐渐升高^[14], 以避免过剩的光能对光合机构产生损害, 但 Xu 等^[20]在研究长期干旱对羊草光合特性影响的结果表明, 水分胁迫并未引起非光化学淬灭 qN 的改变。本实验中随着土壤含水量的降低, 羊草和紫花

苜蓿 qN 的表现较为复杂,羊草呈现出先降低后增加的趋势,而紫花苜蓿 qN 呈现出逐渐降低的趋势,这有可能与催化叶黄素循环的酶活性有关,也可能与植物在持续干旱条件下对过剩光能的耗散机制发生改变有关,如 PS II 反应中心可逆失活^[25]、光抑制^[14]等,其机理有待于进一步研究。

植物的生长特征从一定程度上反映了植物对不同土壤水分的响应,植物可以通过产生激素降低生长速率来应对根际的水分亏缺^[26]。适宜的土壤含水量能促进植物高度和分枝分蘖的生长^[27],从羊草和紫花苜蓿的生长特征可以看出,羊草和紫花苜蓿生长的适宜土壤含水量不同,羊草在土壤含水量为 20% 时,而紫花苜蓿在土壤含水量为 16% 时的株高最高、分枝分蘖数最多,生长速率最快。羊草和紫花苜蓿株高和分枝分蘖的生长均有一个稳定的生长阶段,这主要是由于从营养期进入繁殖期时,植物进行生殖生长需要消耗大量养分,用于植物营养生长的养分就会减少,从而造成植物株高和分枝分蘖生长速度的降低^[28]。植物在受到外界环境胁迫时,根、茎、叶的生长会受到影响^[29],生物量在各器官和组织中的分配比例也会发生改变,同化物优先分配到最能缓解环境胁迫的部位^[30],在营养物质和水分受限时生物量优先分配到根系^[31];在光合有效辐射受限时生物量将优先分配到叶片^[32]。诸多研究表明,植物在干旱条件下通过增加地下部生物量分配、提高根冠比来适应环境^[33],本实验中随着土壤含水量的下降羊草总生物量和各器官生物量均表现为线性下降,但生物量分配比例的变化不明显,根系和根茎生物量比例随土壤含水量的下降有所增加,根冠比有增加的趋势,与王云龙等^[34]在研究水分胁迫对盆栽羊草光合产物分配的影响时得到类似结论,羊草根茎具有地下生物量储库的功能^[34]。紫花苜蓿总生物量和根、茎生物量随土壤含水量的下降均表现为下降趋势,叶片生物量在土壤含水量为 16% 时最高,根冠比也呈现出先减少后增加趋势,这与李文尧等^[35]通过盆栽实验研究干旱胁迫对紫花苜蓿根系形态的影响时得到的结论不同:干旱胁迫使紫花苜蓿根系生物量的下降,根冠比显著增加。这种差异可能与土壤水分梯度设置有关,本实验中 16% 的土壤含水量要远高于李文尧实验中中度水分胁迫时的土壤含水量,16% 的土壤含水量可能并未对紫花苜

蓿的生长造成抑制,其他因素如光合有效辐射^[32]等成为此时限制紫花苜蓿生长的主要环境因子。

叶绿素荧光动力学是以光合作用理论为基础^[6],通过叶绿素荧光的变化探究环境胁迫下光合作用及光合机构的变化。本实验中,羊草和紫花苜蓿均在特定土壤含水量环境下获得较高净光合速率的原因可归结为两方面:其一,较高的线性电子传递的量子效率,即实际光化学量子效率 Φ_{PSII} ;其二,将天线色素吸收的光能尽可能多的用于光化学电子传递,即较高的光化学淬灭 qP 。植物生物量的积累主要来源于光合作用,但总生物量与净光合速率之间并不是单纯的线性关系^[36-37],在短时间尺度上(数秒至数天),光合作用的环境因素强烈地影响有机物的积累,但在大时间尺度上(周至年),植物表现出对叶面积、叶比重、生物量分配、光合时间长度等的调整,调节资源获取,使其所受资源的限制最小化,以使碳获取与可用于植物生长的土壤资源相匹配^[26]。本实验中,紫花苜蓿在土壤含水量为 16% 时的净光合速率最高,但通过对叶面积指数、冠层结构^[38]、生物量分配等的调整,在较大的时间尺度上,紫花苜蓿在土壤含水量为 20% 的环境条件下获取最大的生物量积累,与土壤中可利用资源相匹配。紫花苜蓿作为一种优质牧草,收获的主要是地上部的茎叶,相比土壤含水量为 20% 的紫花苜蓿,土壤含水量为 16% 环境条件下的紫花苜蓿总生物量和茎生物量并没有显著下降,但叶片生物量却有显著增加,并提高了水分利用效率,节省了水资源,因此,在生产实践中有意识得控制紫花苜蓿的土壤水分条件,会获得更高的经济效益。

综上所述,在实验范围内,(1)羊草和紫花苜蓿净光合速率对土壤水分的响应不同,实际光化学量子效率 Φ_{PSII} 和光化学淬灭 qP 共同影响净光合速率。羊草生长的最适土壤含水量为 20%,随着土壤含水量的降低,净光合速率呈单调递减趋势;紫花苜蓿的土壤水分生态幅比羊草窄,紫花苜蓿的最适土壤含水量为 16%,其净光合速率与土壤含水量之间呈现非线性关系,存在明显阈值,在土壤含水量较高或较低时都会出现抑制。(2)适宜土壤含水量有助于羊草和紫花苜蓿株高和分枝分蘖的生长。(3)在土壤含水量低于适宜土壤含水量范围时,羊草和紫花苜蓿有相似的响应机制,均通过增加根系生物量

来适应环境胁迫。

References:

- [1] Djebbar R, Rzigui T, Pétriacq P, Mauve C, Priault P, Fresneau C, De Paepe M, Florez-Sarasa I, Benhassaine-Kesri G, Streb P, Gakière B, Cornic B, De Paepe R. Respiratory complex I deficiency induces drought tolerance by impacting leaf stomatal and hydraulic conductances. *Planta*, 2012, 235(3): 603-614.
- [2] Sheffield J, Wood E F, Roderick M L. Little change in global drought over the past 60 years. *Nature*, 2012, 491 (7424): 435-440.
- [3] Yang R X, Huang X B, Wu H, Hu B, Gu Y. Research progress on the plant ecophysiology. *Journal of Anhui Agriculture Science*, 2012, 40(29): 14165-14166, 14194-14194.
- [4] Chen J. The response processes and mechanism of four shrub's photosynthetic efficiency parameters to soil water. Tai An: Shandong Agriculture University, 2008: 16-19, 91-91.
- [5] Medrano H, Escalona J M, Bota J, Gulías J, Flexas J. Regulation of photosynthesis of C₃ plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of botany*, 2002, 89(7): 895-905.
- [6] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence — a practical guide. *Journal of experimental botany*, 2000, 51(345): 659-668.
- [7] Zhang S R. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, 16(4): 444-448.
- [8] Baker NR. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 89-113.
- [9] Li F L, Bao W K, Wu N. Effects of water stress on growth, dry matter allocation and water-use efficiency of a leguminous species, *sophora davidii*. *Agroforestry Systems*, 2009, 77(3): 193-201.
- [10] Coopman R E, Jara J C, Bravo L A, Mella G R, Escobar R. Changes in morpho-physiological attributes of *Eucalyptus globulus* plants in response to different drought hardening treatments. *Electron Journal of Biotechnology*, 2008, 11(2): 1-10.
- [11] Wei W, Shi S L, Hu T, Miao B C. Research on dynamics change of grassland area in ecotone between agriculture and animal husbandry regions; a case study in Taipusi, Inner Mongolia, *Grassland and Turf*, 2012, 32(1): 29-33.
- [12] Qi Y, Huang Y M, Wang Y, Zhao J, Zhang J H. Biomass and its allocation of four grassland species under different nitrogen levels. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(18): 5121-5129.
- [13] Chen J M, Yu X P, Cheng J A. The application of chlorophyll fluorescence kinetics in the study of physiological responses of plants to environmental stresses. *Acta Agriculture Zhejiangensis*, 2006, 18(1): 51-55.
- [14] Lu C O, Zhang J H, Lu C M, Zhang J H. Effects of water stress on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and photoinhibition in wheat plants. *Functional Plant Biology*, 1998, 25: 883-892.
- [15] Luo Y Y, Zhao X Y, Huang Y X, Su N, Feng J. Research progress on plant water use efficiency and its measuring methods. *Journal of Desert Research*, 2009, 29(4): 648-655.
- [16] Liu Ch L, Wang W Q, Cui J R, Li SH Y. Effects of drought stress on photosynthesis characteristics and biomass allocation of *Glycyrrhiza uralensis*. *Journal of Desert Research*, 2006, 26(1): 142-145.
- [17] Sun Q B, Wang Q S. Effects of water on the photosynthetic characteristics of alfalfa. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2012, 36(1): 72-80.
- [18] Flexas J, Gallé A, Galmes J, Ribas-Carbo M, Medrano H. The response of photosynthesis to soil water stress // Aroca R, ed. *Plant Responses to Drought Stress*. Berlin: Springer-Verlag, 2012: 129-144.
- [19] Xu Z Z, Zhou G S. Effects of water stress on photosynthesis and nitrogen metabolism in vegetative and reproductive shoots of *Leymus chinensis*. *Photosynthetica*, 2005, 43(1): 29-35.
- [20] Xu Z Z, Zhou G S. Nitrogen metabolism and photosynthesis in *Leymus chinensis* in response to long-term soil drought. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2006, 25(3): 252-266.
- [21] Han R H, Lu X SH, Gao G J, Yang X J. Photosynthetic physiological response of alfalfa (*Medicago sativa*) to drought stress. *Acta Ecologica Sinica*. 2007, 27(12): 5229-5237.
- [22] Peet M M, Adams M S. Net photosynthesis and respiration of *Cladonia subtenuis* (Abb.) Evans, and comparison with a northern lichen species. *American Midland Naturalist*, 1972, 88 (2): 446-454.
- [23] Dobrowski S Z, Pushnik J C, Zarco-Tejada P J, Ustin S L. Simple reflectance indices track heat and water stress-induced changes in steady-state chlorophyll fluorescence at the canopy scale. *Remote Sensing of Environment*, 2005, 97(3): 403-414.
- [24] Guo L W, Shen Y G. Protective mechanisms against photodamage in photosynthetic apparatus of higher plants. *Plant physiology Communications*, 1996, 32(1): 1-8.
- [25] Zhao C M, Wang G X. Effects of drought stress on the photoprotection in *Ammopiptanthus mongolicus* leaves. *Acta Botanica Sinica*, 2002, 44(11): 1309-1313.
- [26] Chapin F S III, Matson P A, Mooney H A. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. Li B, Zhao B, Peng RH, translate. Beijing: Higher Education Press, 2005: 83-127.
- [27] Jaleel C A, Manivannan P, Sankar B, Kishorekumar A, Gopi R, Somasundaram R, Panneerselvam R. *Pseudomonas fluorescens* enhances biomass yield and ajmalicine production in *Catharanthus roseus* under water deficit stress. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 2007, 60(1): 7-11.
- [28] Li Y SH, Zhu T Ch. The regularities of formation of aboveground biomass of *leymus chinensis*' population. *Acta phytocologica et geobotanica sinica*, 1983, 7(4): 289-298.

- [29] Chaves M M, Pereira J S, Maroco J, Rodrigues M L, Ricardo C P P, Osorio M L, Carvalho I, Faria T, Pinheiro C. How plants cope with water stress in the field, photosynthesis and growth. *Annals of Botany*, 2002, 89(7): 907-916.
- [30] Zhou L, Gan Y, Ou X B, Wang G X. Progress in molecular and physiological mechanisms of water-saving by compensation for water deficit of crop and how they relate to crop production. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2011, 19(1): 217-225.
- [31] Pooter H, Nagel O. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology*, 2000, 27(6): 595-607.
- [32] Shirley H L. The influence of light intensity and light quality upon the growth of plants. *American Journal of Botany*, 1929, 16(5): 354-390.
- [33] Vandoorne B, Mathieu A S, Van den Ende W, Vergauwen R, Perilleux C, Javaux M, Lutts S. Water stress drastically reduces root growth and inulin yield in *Cichorium intybus* (var. *sativum*) independently of photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(12): 4359-4373.
- [34] Wang Y L, Xu Zh Zh, Zhou G SH. Changes in biomass allocation and gas exchange characteristics of *leymus chinensis* in response to soil water stress. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2004, 28(6): 803-809.
- [35] Li W R, Zhang S Q, Ding SH Y, Shan L. Root morphological variation and water use in alfalfa under drought stress. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(19): 5140-5150.
- [36] Lawlor D W. Photosynthesis, productivity and environment. *Journal of Experimental Botany*, 1995, 46 (special issue): 1449-1461.
- [37] Zeng X P, Zhao P, Peng SH L, Yu Z Y. The photosynthetic characteristics of five woody legume plants. *Acta phytoecologica Sinica*, 1997, 21(6): 539-544.
- [38] Hsiao T C. Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology*, 1973, 24(1): 519-570.
- [39] 展. 安徽农业科学, 2012, 40(29): 14165-14166, 14194-14194.
- [40] 陈建. 四种灌木植物光合效率对土壤水分的响应过程与机制. 泰安: 山东农业大学, 2008: 16-19, 91-91.
- [41] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. *植物学通报*, 1999, 16(4): 444-448.
- [42] 魏雯, 师尚礼, 胡涛, 苗宝成. 农牧交错区草地面积动态变化研究——以内蒙古太仆寺旗为例. *草原与草坪*, 2012, 32(1): 29-33.
- [43] 祁瑜, 黄永梅, 王艳, 赵杰, 张景慧. 施氮对几种草地植物生物量及其分配的影响. *生态学报*, 2011, 31(18): 5121-5129.
- [44] 陈建明, 俞晓平, 程家安. 叶绿素荧光动力学及其在植物抗逆生理研究中的应用. *浙江农业学报*, 2006, 18(1): 51-55.
- [45] 罗亚勇, 赵学勇, 黄迎新, 苏娜, 冯静. 植物水分利用效率及其测定方法研究进展. *中国沙漠*, 2009, 29(4): 648-655.
- [46] 刘长利, 王文全, 崔俊茹, 李帅英. 干旱胁迫对甘草光合特性与生物量分配的影响. *中国沙漠*, 2006, 26(1): 142-145.
- [47] 孙庆宝, 王庆锁. 水分对苜蓿叶片光合特性的影响. *植物生态学报*, 2012, 36(1): 72-80.
- [48] 韩瑞宏, 卢欣石, 高桂娟, 杨秀娟. 紫花苜蓿 (*Medicago sativa*) 对干旱胁迫的光合生理响应. *生态学报*, 2007, 27(12): 5229-5237.
- [49] 郭连旺, 沈允钢. 高等植物光合机构避免强光破坏的保护机制. *植物生理学通讯*, 1996, 32(1): 1-8.
- [50] Chapin F S III, Matson P A, Mooney H A. 陆地生态系统生态学原理. 李博, 赵斌, 彭容豪, 译. 北京: 高等教育出版社, 2005: 83-127.
- [51] 李月树, 祝廷成. 羊草种群地上部生物量形成规律的探讨. *植物生态学与地植物学丛刊*, 1983, 7(4): 289-298.
- [52] 周磊, 甘毅, 欧晓彬, 王根轩. 作物缺水补偿节水的分子生理机制研究进展. *中国生态农业学报*, 2011, 19(1): 217-225.
- [53] 王云龙, 许振柱, 周广胜. 水分胁迫对羊草光合产物分配及其气体交换特征的影响. *植物生态学报*, 2004, 28(6): 803-809.
- [54] 李文尧, 张岁岐, 丁圣彦, 山仑. 干旱胁迫下紫花苜蓿根系形态变化及与水分利用的关系. *生态学报*, 2010, 30(19): 5140-5150.
- [55] 曾小平, 赵平, 彭少麟, 余作岳. 5种木本豆科植物的光合特性研究. *植物生态学报*, 1997, 21(6): 539-544.

参考文献:

- [3] 杨锐铄, 黄小波, 吴昊, 胡滨, 谷勇. 植物生理生态学研究进