西北植物学报,2017,37(6):1155－1165
Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.

文章编号:1000-4025(2017)06-1155-11　　**doi**:10.7606/j.issn.1000-4025.2017.06.1155

混播白羊草和达乌里胡枝子叶片光合生理特性对水分胁迫的响应

徐伟洲[1,2],邓西平[2,3],王　智[2,3],徐炳成[2,3*],王小林[1,2]

(1 榆林学院 陕西省陕北矿区生态修复重点实验室,陕西榆林 719000;2 西北农林科技大学 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室,陕西杨陵 712100;3 中国科学院水利部水土保持研究所,陕西杨陵 712100)

摘　要:以黄土丘陵半干旱区白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)和达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)为研究对象,通过盆栽控制试验,设置3种土壤水分处理水平(HW、MW和LW,分别为田间持水量的80%±5%,60%±5%和40%±5%)和7个株数比例组合(株数比为0∶12、2∶10、4∶8、6∶6、8∶4、10∶2和12∶0),分析比较白羊草和达乌里胡枝子拔节期、开花期和结实期的叶片光合生理参数,探讨不同土壤水分和草种组合比例下二者叶片光合气孔交换参数随生育期动态变化规律,揭示水分胁迫下2种乡土草混播共存的生理生态机制。结果显示:(1)水分胁迫显著降低了2种草叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)和气孔导度(G_s),且以白羊草的光合生理响应更为敏感;除LW土壤水分下达乌里胡枝子结实期的P_n降低原因为非气孔限制因素外,其余处理下均为气孔因素。(2)HW土壤水分下,白羊草混播下的P_n均值显著高于单播,但达乌里胡枝子呈相反趋势;MW和LW土壤水分下,白羊草混播下拔节期与开花期以及达乌里胡枝子结实期的P_n均显著高于各自单播,白羊草各生育期的水分利用率(WUE)均显著高于达乌里胡枝子。(3)在10∶2混播条件下,LW土壤水分处理的白羊草各生育期的P_n和WUE、以及MW和LW土壤水分处理的达乌里胡枝子结实期的P_n和WUE均显著高于各自单播。研究表明,白羊草与达乌里胡枝子株数比为10∶2时,有利于提高水分胁迫条件下二者叶片光合速率和水分利用效率。

关键词:生育期;混播;乡土草;光合速率;水分利用效率

中图分类号:Q945.11;Q945.79　　**文献标志码**:A

Leaf Photosynthetic Characteristics of *Bothriochloa ischaemum* and *Lespedeza davurica* in Mixtures under Water Stress

XU Weizhou[1,2], DENG Xiping[2,3], WANG Zhi[2,3], XU Bingcheng[2,3*], WANG Xiaolin[1,2]

(1 Shaanxi Key Laboratory of Ecological Restoration in Shanbei Mining Area, Yulin University, Yulin, Shaanxi 719000, China; 2 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3 Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: The photosynthetic characteristics of *Bothriochloa ischaemum* and *Lespedeza davurica* in the loess hill-gully was investigated under potted condition, the photosynthetic gas exchange parameters of two species during the heading period, flowering period and mature period were studied under three soil water regimes (HW, 80%±5% of field capacity(FC); MW, 60%±5% of FC; LW, 40%±5% of FC) and seven plant mixture ratios (*i.e.* 0∶12, 2∶10, 4∶8, 6∶6, 8∶4, 10∶2 and 12∶0, respectively). The objectives were to determine the leaf photosynthetic characteristics of two species across their growth periods

收稿日期:2017-02-09;**修改稿收到日期**:2017-05-15
基金项目:国家自然科学基金(41371509);陕西省自然科学基础研究计划(2016JQ4013);榆林学院博士科研启动基金(16GK04)
作者简介:徐伟洲(1985－),博士,讲师,主要从事植被恢复与生理生态适应性研究。E-mail: wzxu@yulinu.edu.cn
*通信作者:徐炳成,研究员,博士生导师,主要从事植被恢复与生理生态适应性研究。E-mail: Bcxu@ms.iswc.ac.cn

?1994-2017 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

under different mixture ratios, and to identify their co-existence mechanisms of two native species under lower water availability. The results showed that: (1) the net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (T_r) of two species were decreased under water stress, and the photosynthetic response of *B. ischaemum* was more sensitive to water stress; water stress decreased photosynthesis of both species during growth periods were caused by stomatal limitation, except for the species of *L. davurica* in the mature period under LW soil water regime; (2) under HW soil water regime, the averaged P_n values of *B. ischaemum* in mixtures were significantly improved, whereas adversely affected *L. davurica* throughout the growing season; Under MW or LW soil water regimes, P_n in mixtures showed higher values when *B. ischaemum* in heading period or flowering period and *L. davurica* in mature period, compared to respective monoculture, and the water use efficiency (WUE) of *B. ischaemum* were significantly higher than that of *L. davurica* in different growth periods; (3) when the *B. ischaemum* and *L. davurica* at a mixture ratio of 10∶2, the P_n and WUE of *B. ischaemum* in different growth periods under LW regime, and the P_n and WUE of *L. davurica* in mature period under the MW or LW regimes, which were significantly higher than that of the species in monoculture. These results suggested that the *B. ischaemum* and *L. davurica* at a mixture ratio of 10∶2 improved the leaf photosynthesis and water use efficiency of both species under low soil moisture condition.

Key words: growth period; intercropping; native species; photosynthesis; water use efficiency

间套作是一种能高效利用光、热、水、肥等资源的种植模式,具有稳定增加群体产量、增强作物抗性和提高土壤肥力等比较优势[1]。禾-豆间作是农业生产中常见的作物配置方式,并作为一种适应性较强的种植模式在中国西北干旱地区广泛使用[2-3]。间作体系中植物在叶片光合途径、根系固氮能力和形态结构等方面的差异,将导致植物的生长与生理过程有别于单作条件[4-5]。研究表明,大豆与燕麦间作提高了燕麦叶片叶绿素含量,且燕麦旗叶光合速率随生育期的推进呈现缓慢升高的变化趋势[2];玉米-花生间作提高了玉米对强光以及花生对弱光的利用能力,使得间作体系表现出明显的产量优势[6]。光合作用是植物体内重要的生理过程之一,水分胁迫是限制半干旱地区植物光合速率的关键环境因子[7],因此,系统研究禾-豆间作体系植物光合作用对土壤水分亏缺的响应及其物种差异,这对探讨土壤水分胁迫条件下间作植物竞争与共存的光合生理生态基础具有重要意义。

草地在黄土丘陵半干旱区经济发展和生态环境建设中发挥着重要作用,土壤水分和养分是制约该地区草地恢复和人工草地建设的重要生态因子[8-9]。目前,黄土丘陵半干旱区对禾-豆混播草地的研究多集中在群体结构、初级生产力、土壤肥力和种间关系等方面[10],而关于禾-豆混播草地植物个体光合生理生态特性的研究鲜有报道[11-12]。白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)与达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)为黄土丘陵半干旱区地带性植被主要优势种,水分是影响白羊草群落物种组成和生产力的主导因子[13]。本课题组前期研究发现,在土壤水分胁迫条件下,混播种植可提高白羊草与达乌里胡枝子的叶片PSⅡ光化学效率,但提高幅度与其生育期有关[11],且群体生物量和水分利用效率表现出明显的混播效应[14]。

因此,本研究进一步探讨不同土壤水分和草种组合比例下二者叶片光合气孔交换参数随生育期动态变化规律,旨在阐明水分胁迫条件下2种乡土草混播下共存的生理生态机制,并为优良乡土草种的合理利用提供理论依据[15-16]。

1 材料和方法

1.1 试验材料

白羊草与达乌里胡枝子种子于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(109°19′E, 136°51′N;海拔1 068～1 039 m),采集晾干后存于纸袋自然条件下储藏。试验土壤为草地耕层(0～30 cm)黄绵土,土壤pH 8.77,全氮、全磷和全钾含量分别为0.025%、0.066%和2.000%,速效氮、速效磷和速效钾含量分别为19.62、50.78和101.55 mg · kg^{-1}。

1.2 试验设计

采用盆栽控制试验,盆钵规格为20 cm×30 cm(内径×高度)的底部封堵的PVC管,装盆时盆底铺一层碎石子,沿盆内壁设一根内径为2 cm的PVC管作为灌水管道。试验于2012年3月20日开始,2种乡土草具体播种方式参考文献[11],每盆播种12穴,苗期保持充分供水。当白羊草为三叶一心期时,

?1994-2017 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

通过逐步间苗后每盆保留 12 株，定苗后在土壤表面覆盖 40 g 珍珠岩以抑制土壤水分蒸发。底肥按照每公斤干土 0.025 g 纯氮和 0.1 g 纯磷标准在装盆时一次随土壤拌入，即分别施 0.481 g CON_2H_4 和 3.949 g KH_2PO_4。试验于黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室室外防雨棚下进行，该地年均气温 12.9 ℃，最高气温在 7 月为 26.7 ℃，最低气温在 1 月为－1～－2 ℃，年平均降雨量 650 mm。

1.3　试验处理

采用生态替代法，按照白羊草(B)与达乌里胡枝子(L)株数比为 0∶12、2∶10、4∶8、6∶6、8∶4、10∶2 和 12∶0 设置 7 种组合比例[11]；土壤的田间最大持水量(FC)和凋萎系数分别为 20.0% 和 4.0%，本研究设置高水(HW，80%±5%FC)、中水(MW，60%±5%FC)和低水(LW，40%±5%FC)3 种土壤水分供应水平，即实际土壤含水量分别为 16%、12%和 8%。水分控制于 6 月 13 日开始，此时白羊草为五叶一心期，每日傍晚 18:00 通过称重法将土壤含水量调整至既定 3 种土壤水分水平后均一直保持到试验结束。试验总盆数为 63 盆[3(土壤水分水平)×7(组合比例)×3(重复)]。

1.4　光合参数测定

光合气孔交换参数测定于 7 月 9～13 日、8 月 11～15 日和 9 月 10～14 日进行，此时白羊草分别处于拔节期、开花期和结实期。采用 Li-6400 光合作用测定仪(Li-cor Inc.，USA)于每日上午 9:00～11:30 进行测定，测定时每盆中的每个草种随机选取充分展开的新生叶 1 片，光强设置为 1 500 μmol·m^{-2}·s^{-1}，CO_2 浓度和大气相对湿度均与环境实际条件设置一致。可获得净光合速率(P_n，μmol·m^{-2}·s^{-1})、蒸腾速率(T_r，mmol·m^{-2}·s^{-1})、气孔导度(G_s，mol·m^{-2}·s^{-1})、胞间 CO_2 浓度(C_i，μmol·mol^{-1})，据此计算瞬时水分利用效率(WUE，mol·mol^{-1})，$WUE = P_n/T_r$[17]。

1.5　数据分析

采用 SPSS 17.0 进行统计分析，各处理均值间的显著性检验使用 Tukey'单因素方差分析(One-way ANOVA)，三因素方差分析(Three-way ANOVA)用于分析土壤水分、组合比例、生育期及其交互作用对 2 种草光合气孔交换参数的影响($P < 0.05$)。

2　结果与分析

2.1　各处理白羊草和达乌里胡枝子的净光合速率变化特征

白羊草的 P_n 受到土壤水分水平、组合比例、生育期及其土壤水分水平×生育期交互作用的显著影响(表 1)。在 3 种土壤水分水平下，白羊草拔节期的 P_n 均显著大于结实期。其中，高水(HW)土壤水

表 1　土壤水分水平、组合比例、生育期及其三者交互作用下白羊草和达乌里胡枝子气孔交换参数的方差分析

Table 1　Analysis of variance for the effects of soil water regime, mixture ratio and growth period on the photosynthetic gas exchange of *B. ischaemum* and *L. davurica*

材料 Material	变异来源 Source of variation	df	净光合速率 P_n	蒸腾速率 T_r	气孔导度 G_s	胞间 CO_2 浓度 C_i	水分利用效率 WUE
白羊草 *Bothriochloa ischaemum*	土壤水分水平 Soil water regime(SWR)	2	**	**	**	**	**
	组合比例 Mixture ratio(MR)	5	**	**	**	**	**
	生育期 Growth period(GP)	2	**	**	**	**	**
	SWR × MR	10	NS	**	**	**	**
	SWR × GP	4	**	**	**	**	**
	MR × GP	10	NS	**	**	**	**
	SWR × MR × GP	20	NS	**	**	**	**
达乌里胡枝子 *Lespedeza davurica*	土壤水分水平 Soil water regime(SWR)	2	**	**	**	**	**
	组合比例 Mixture ratio(MR)	5	**	**	**	NS	**
	生育期 Growth period(GP)	2	**	**	**	**	**
	SWR × MR	10	**	**	**	**	**
	SWR × GP	4	**	**	**	**	**
	MR × GP	10	**	**	**	**	**
	SWR × MR × GP	20	NS	**	**	**	**

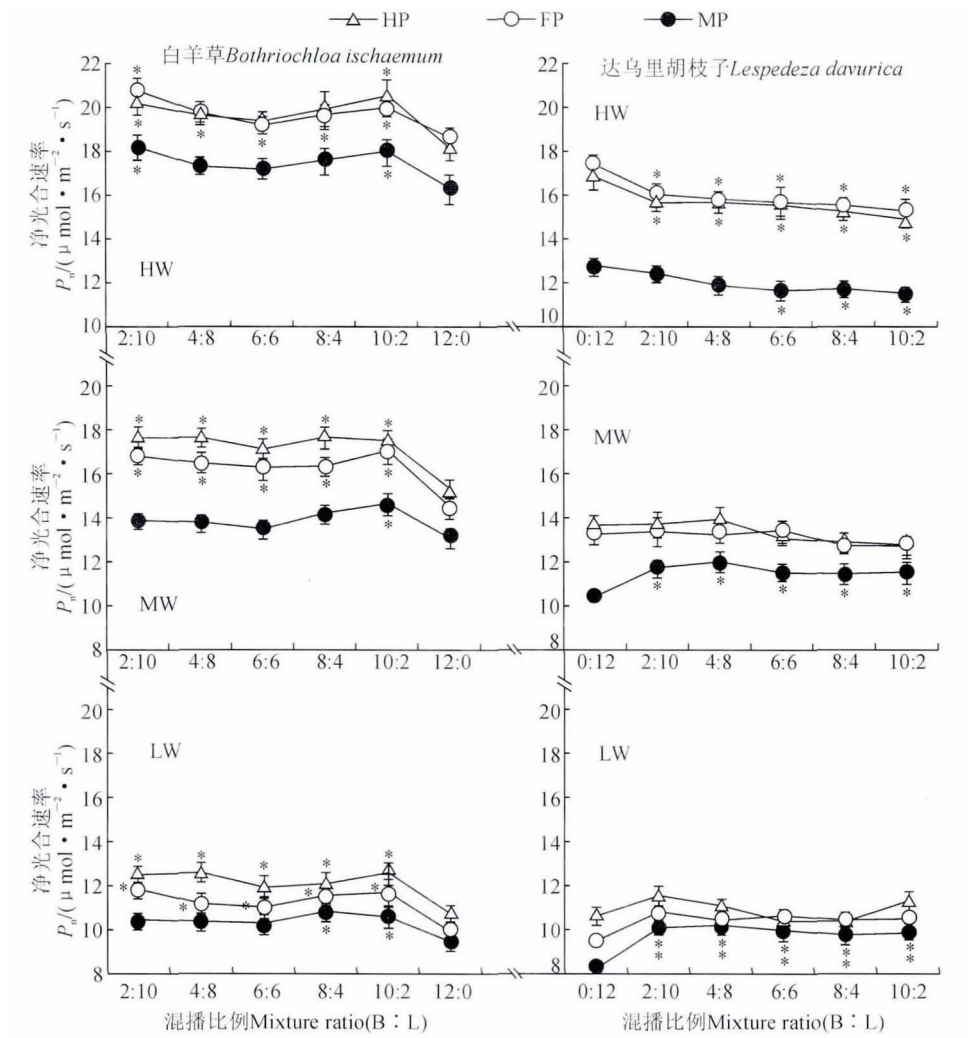
注：* 和 ** 分别表示差异达 0.05 和 0.01 显著水平；NS 表示差异不显著

Note: * and ** represents significant at 0.05 and 0.01 level, respectively; NS represent no significant

?1994-2017 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

分下，白羊草拔节期在混播比例2∶10、4∶8、6∶6、8∶4和10∶2下的 P_n 均显著高于12∶0单播比例，白羊草开花期和结实期在2∶10和10∶2比例中的 P_n 也显著高于12∶0单播比例；中水(MW)和低水(LW)土壤水分下，白羊草拔节期和开花期在混播比例下的 P_n 均显著高于12∶0单播比例，而结实期在10∶2比例中的 P_n 显著高于12∶0单播比例(图1)。

同时，达乌里胡枝子的 P_n 除不受土壤水分水平×组合比例×生育期三者交互作用影响外，均受到土壤水分水平、组合比例和生育期及其交互作用的显著影响(表1)。在HW和MW土壤水分下，达乌里胡枝子拔节期或开花期的 P_n 均显著高于结实期；在LW土壤水分下，达乌里胡枝子的 P_n 在0∶12和10∶2比例中的变化趋势为：拔节期(10.67和11.31 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)＞开花期(9.47和10.47 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)＞结实期(8.20和9.79 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)。在HW土壤水分下，达乌里胡枝子拔节期和开花期各混播比例的 P_n 均显著低于0∶12单播比例；在MW土壤水分下，达乌里胡枝子结实期在混播比例下的 P_n 均显著高于0∶12单播比例；在LW土壤水分下，达乌里胡枝子开花期和结实期在混播比例下的 P_n 均显著高于0∶12单播比例(图1)。另外，在HW和MW土壤水分下，不同生育



HP、FP和MP分别表示拔节期、开花期和结实期；B与L分别代表白羊草与达乌里胡枝子；HW.高水；MW.中水；低水.LW；*表示同一草种在同一土壤水分水平和生育期下混播比例与单播比例间在0.05水平差异显著；下同

图1 不同土壤水分水平、组合比例与生育期下白羊草和达乌里胡枝子净光合速率

HP, FP and MP represent the heading period, flowering period and mature period; B and L represent *B. ischaemum* and *L. davurica*; HW. 80%±5% of field capacity(FC); MW. 60%±5% of FC; LW. 40%±5% of FC; * indicates significant differences across mixture ratio and monoculture under same water regime and growth period; The same as below

Fig.1 Net photosynthetic rate of *B. ischaemum* and *L. davurica* during their growth periods at different mixture ratios and soil water regimes

?1994-2017 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

期白羊草的 P_n 均显著高于达乌里胡枝子；而在 LW 土壤水分下，除 6∶6 组合比例外，白羊草拔节期和开花期的 P_n 也均显著高于达乌里胡枝子（图 1）。

2.2　各处理白羊草和达乌里胡枝子的蒸腾速率变化特征

土壤水分水平、组合比例和生育期及其交互作用均对白羊草和达乌里胡枝子的 T_r 产生显著影响（表 1）。首先，在 HW 土壤水分下，白羊草拔节期在 2∶10、8∶4 和 10∶2 比例中的 T_r 均显著高于 12∶0单播比例，而开花期和结实期在 2∶10 比例中的 T_r 显著高于 12∶0 单播比例；在 MW 土壤水分下，白羊草拔节期在 2∶10 和 8∶4 比例中的 T_r 均显著高于 12∶0 单播比例，而结实期在不同混播比例下的 T_r 均显著高于 12∶0 单播比例；在 LW 土壤水分下，白羊草拔节期在 2∶10、8∶4 和 10∶2 比例中的 T_r 均与 12∶0 单播比例存在显著差异，而白羊草结实期在 4∶6 和 6∶6 比例中的 T_r 均显著低于 12∶0单播比例（图 2）。

其次，除 6∶6 混播比例外，达乌里胡枝子不同生育期下的 T_r 均以拔节期显著最高、以结实期显著最低。在 HW 土壤水分下，达乌里胡枝子开花期和结实期在 6∶6、8∶4 和 10∶2 比例中的 T_r 均显著低于 0∶12 单播比例；在 MW 土壤水分下，达乌里胡枝子结实期在 8∶4 和 10∶2 比例中的 T_r 均显著低于 0∶12 单播比例；在 LW 土壤水分下，达乌里胡枝子拔节期在 2∶10、6∶6、8∶4 和 10∶2 比例中的 T_r 均与 0∶12 单播比例存在显著差异，而达乌里胡枝子开花期和结实期在 2∶10 比例中的 T_r 均显著高于 0∶12 单播比例（图 2）。此外，不同土壤水分水平、组合比例和生育期下，白羊草的 T_r 均显著低于

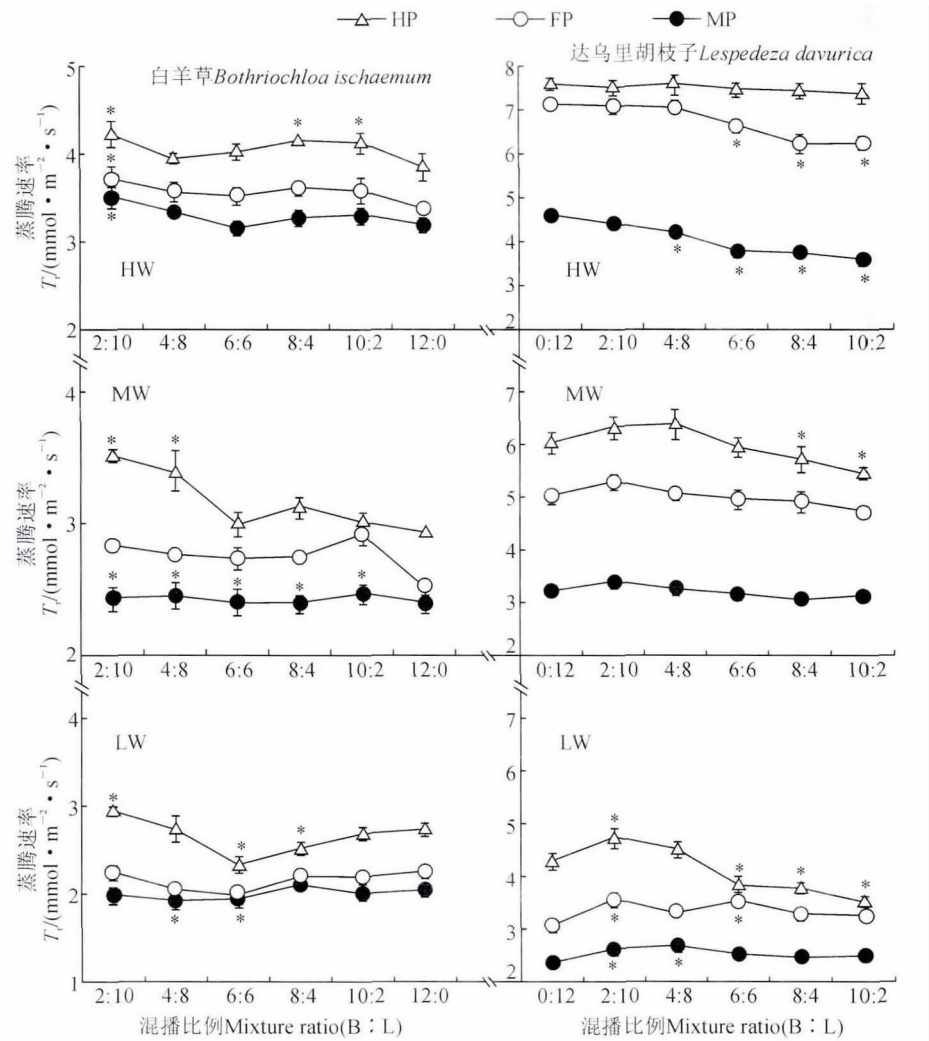


图 2　不同土壤水分水平、组合比例与生育期下白羊草和达乌里胡枝子的蒸腾速率

Fig. 2　Transpiration rate of *B. ischaemum* and *L. davurica* during their growth periods at different mixture ratios and soil water regimes

?1994-2017 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

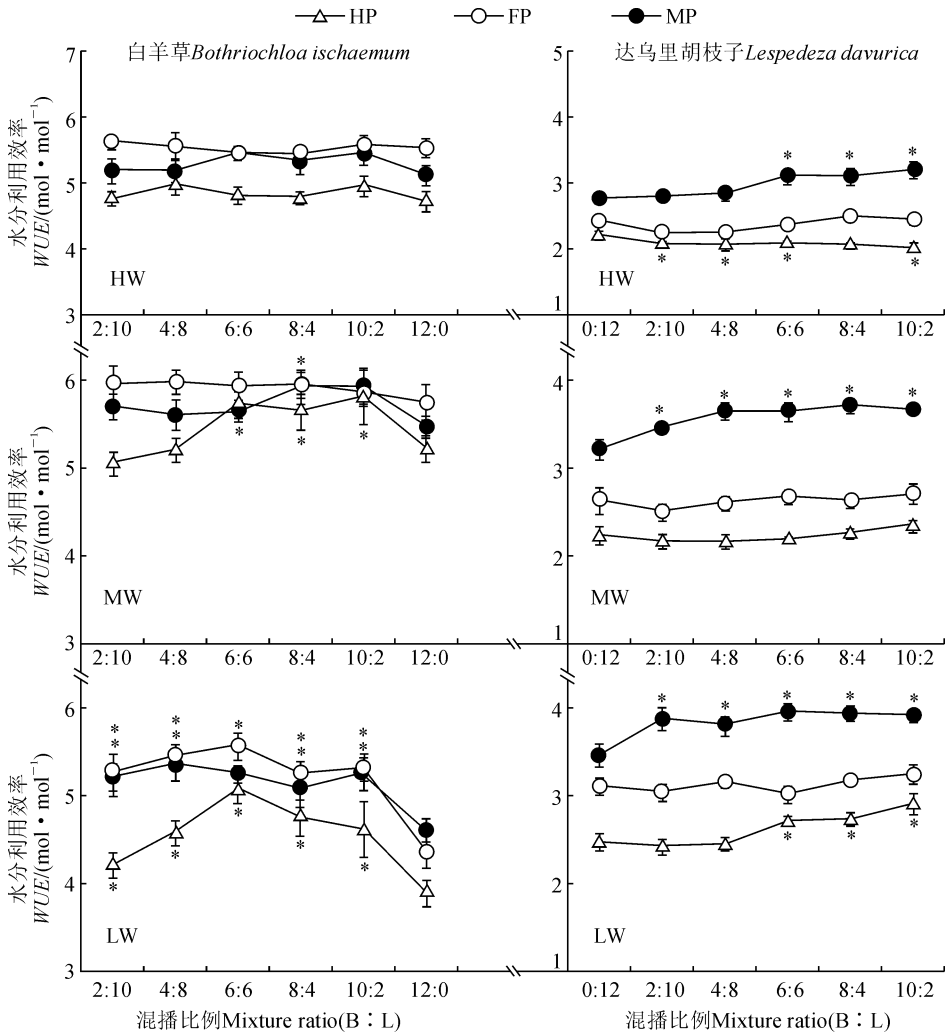


图 3 不同土壤水分水平、组合比例与生育期下白羊草和达乌里胡枝子水分利用效率

Fig. 3 Water use efficiency of *B. ischaemum* and *L. davurica* during their growth periods at different mixture ratios and soil water regimes

相应处理的达乌里胡枝子(图 2)。

2.3 各处理白羊草和达乌里胡枝子气孔导度的变化特征

土壤水分水平、组合比例和生育期及其交互作用均对白羊草和达乌里胡枝子的 G_s 产生显著影响(表 1)。从表 2 可看出,不同土壤水分水平和组合比例下白羊草的 G_s 均随生育期的推进而降低。与 HW 土壤水分处理相比较,混播下 MW 和 LW 土壤水分处理的白羊草 G_s 在拔节期、开花期、结实期分别降低了 40.2% 和 73.1%、35.8% 和 68.2%、28.8%和 57.9%,而单播下 MW 和 LW 土壤水分处理的 G_s 在拔节期、开花期、结实期分别降低了 31.2%和 59.1%、29.8%和 65.4%、33.2%和67.6%。白羊草不同生育期下的 G_s 变化趋势与 P_n 相似,且其 G_s 最低值均出现在 6∶6 和 12∶0 组合比例中。

同时,从表 2 还可知,在 HW 土壤水分下,达乌里胡枝子拔节期和开花期的 G_s 均显著高于结实期;而在 MW 和 LW 土壤水分下,达乌里胡枝子不同生育期的 G_s 变化趋势为:拔节期开花期结实期。与 HW 土壤水分处理相比较,混播下 MW 和 LW 土壤水分处理的达乌里胡枝子的 G_s 在拔节期、开花期、结实期分别降低了 4.9% 和 37.1%、22.4% 和 58.8%、17.3%和 47.7%,而单播下 MW 和 LW 土壤水分处理的 G_s 在拔节期、开花期、结实期分别降低了 14.0%和 45.3%、30.1%和 85.2%、33.8%和 75.6%。另外,同一组合比例与生育期下,达乌里胡枝子的 G_s 均显著大于相应处理的白羊草。

2.4 各处理白羊草和达乌里胡枝子胞间 CO_2 浓度的变化特征

除组合比例、组合比例×生育期交互作用外,土壤水分水平、组合比例和生育期及其交互作用均对白羊草和达乌里胡枝子的 C_i 产生显著影响(表 1)。

?1994-2017 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

表 2　不同土壤水分水平、组合比例与生育期下白羊草和达乌里胡枝子气孔导度

Table 2　Stomatal conductance of *B. ischaemum* and *L. davurica* during the growth periods under different mixture ratios and soil water regimes

土壤水分水平 Soil water regime	组合比例(B∶L) Mixture ratio (B∶L)	白羊草 *B. ischaemum*(B)			达乌里胡枝子 *L. davurica*(L)		
		拔节期 HP	开花期 FP	结实期 MP	拔节期 HP	开花期 FP	结实期 MP
高水 HW	0∶12				0.308±0.012a	0.310±0.011a	0.227±0.006a
	2∶10	0.155±0.005b	0.136±0.002b	0.118±0.004a	0.296±0.010ab	0.298±0.010ab	0.216±0.009ab
	4∶8	0.144±0.002cd	0.130±0.003c	0.108±0.002bc	0.285±0.006b	0.297±0.009ab	0.211±0.006ab
	6∶6	0.139±0.005d	0.120±0.003d	0.107±0.003bc	0.283±0.012b	0.281±0.005b	0.215±0.005ab
	8∶4	0.149±0.004bc	0.126±0.004c	0.110±0.004bc	0.284±0.007b	0.280±0.009b	0.213±0.003ab
	10∶2	0.163±0.003a	0.144±0.005a	0.116±0.005ab	0.281±0.010b	0.277±0.006b	0.203±0.006b
	12∶0	0.124±0.005e	0.113±0.003e	0.106±0.003c			
中水 MW	0∶12				0.265±0.006a	0.217±0.009b	0.149±0.007c
	2∶10	0.105±0.003a	0.086±0.004a	0.080±0.002ab	0.263±0.007a	0.244±0.006a	0.197±0.004a
	4∶8	0.100±0.004a	0.085±0.003a	0.079±0.002ab	0.279±0.009a	0.231±0.007a	0.196±0.008a
	6∶6	0.087±0.001b	0.082±0.002ab	0.076±0.003b	0.270±0.006a	0.218±0.004b	0.181±0.006b
	8∶4	0.099±0.004a	0.083±0.003ab	0.080±0.003ab	0.276±0.009a	0.216±0.005b	0.155±0.006c
	10∶2	0.091±0.003b	0.088±0.002a	0.082±0.003a	0.273±0.012a	0.215±0.006b	0.149 ±0.004c
	12∶0	0.086±0.004b	0.079±0.002b	0.071±0.002c			
低水 LW	0∶12				0.188±0.006ab	0.126±0.003c	0.113±0.004c
	2∶10	0.079±0.002bc	0.077±0.003a	0.065±0.002a	0.198±0.006a	0.165±0.006a	0.138±0.003a
	4∶8	0.081±0.002b	0.071±0.002bc	0.066±0.003a	0.191±0.004a	0.147±0.002b	0.133±0.004a
	6∶6	0.075±0.002cd	0.068±0.003c	0.061±0.002b	0.191±0.006a	0.161±0.002a	0.123±0.004b
	8∶4	0.077±0.003bcd	0.073±0.002b	0.067±0.001a	0.183±0.004b	0.138±0.005b	0.120±0.002b
	10∶2	0.087±0.003a	0.078±0.002a	0.067±0.002a	0.172±0.003c	0.161±0.003a	0.121±0.005b
	12∶0	0.073±0.002d	0.062±0.003d	0.058±0.002b			

注：表中数据为平均值±标准差，同列不同小写字母表示同一土壤水分水平和生育期下不同组合比例间在 0.05 水平差异显著；下同

Note: Data in the table is mean±standard deviation; the different normal letters in same column indicate significant differences across mixture ratio and monoculture under same soil water regime and growth period; The same as below

?1994-2017 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

表 3 不同土壤水分水平、组合比例与生育期下白羊草和达乌里胡枝子胞间 CO_2 浓度

Table 3 Intercellular CO_2 concentration of *B. ischaemum* and *L. davurica* during the growth periods under different mixture ratios and soil water regimes

土壤水分水平 Soil water regime	组合比例(B∶L) Mixture ratio (B∶L)	白羊草 *B. ischaemum*(B)			达乌里胡枝子 *L. davurica*(L)		
		拔节期 HP	开花期 FP	结实期 MP	拔节期 HP	开花期 FP	结实期 MP
高水 HW	0∶12				346.3±18.9a	306.7±10.8a	293.7±13.7a
	2∶10	219.0±5.3ab	215.7±5.5a	162.7±11.2a	364.7±15.2a	314.0±8.5a	291.3±8.1a
	4∶8	205.3±4.5b	213.3±7.5a	168.3±6.5a	351.0±7.2a	323.7±11.0a	294.0±7.9a
	6∶6	215.3±4.2ab	206.7±7.6a	154.0±3.6a	352.7±12.2a	323.7±12.1a	297.0±6.6a
	8∶4	218.3±4.9ab	223.0±8.5a	157.3±3.2a	339.3±15.6a	306.7±13.2a	298.0±11.4a
	10∶2	227.7±4.9a	217.0±6.0a	165.7±3.5a	337.3±14.5a	317.2±11.6a	297.0±7.5a
	12∶0	214.3±8.7ab	211.7±7.6a	150.7±7.0a			
中水 MW	0∶12				328.7±16.5a	279.6±7.2a	273.7±7.4a
	2∶10	250.0±15.9a	179.3±6.0a	161.8±6.4a	324.7±7.6a	277.3±8.5a	266.3±5.2a
	4∶8	195.7±5.5b	165.0±7.8ab	164.6±12.0a	321.0±10.5a	286.0±12.5a	276.3±15.0a
	6∶6	191.0±5.3b	173.0±7.0a	158.0±7.8a	335.7±11.5a	281.2±8.1a	279.7±3.2a
	8∶4	177.7±4.9b	173.0±5.9ab	149.7±5.9a	312.7±10.5a	288.6±8.1a	277.6±7.5a
	10∶2	186.7±5.9b	168.0±4.0ab	151.7±6.5a	311.7±9.1a	284.7±4.5a	268.7±7.6a
	12∶0	193.0±7.5b	164.7±5.0b	155.0±5.0a			
低水 LW	0∶12				242.7±4.2b	238.3±6.5ab	310.3±15.3a
	2∶10	181.3±4.7a	153.7±8.1ab	136.9±5.8a	258.3±10.2ab	221.0±8.0bc	298.3±7.1a
	4∶8	179.3±5.1a	156.0±5.0ab	125.7±3.8a	271.3±14.2a	221.0±7.5bc	312.3±3.8a
	6∶6	181.7±5.1a	147.7±3.2ab	129.3±4.0a	240.0±7.8b	216.3±11.5c	306.7±5.1a
	8∶4	161.3±6.5b	151.7±5.9ab	137.0±5.3a	270.0±7.0a	212.7±6.7c	302.0±8.5a
	10∶2	170.7±8.1ab	160.7±10.6a	140.7±9.3a	263.0±7.5a	243.0±7.0a	313.3±8.0a
	12∶0	182.0±10.6a	145.7±6.7b	139.7±4.7a			

?1994-2017 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

首先，在 HW 土壤水分下，白羊草拔节期和开花期的 C_i 均显著高于结实期；在 MW 和 LW 土壤水分下，不同生育期下白羊草的 C_i 变化趋势为：拔节期（170.6 和 150.9 μmol・mol^{-1}）＞开花期（143.7 和 130.8 μmol・mol^{-1}）＞结实期（134.4 和 115.6 μmol・mol^{-1}）。与 HW 土壤水分处理相比较，混播下 MW 和 LW 土壤水分处理的白羊草 C_i 在拔节期、开花期和结实期分别降低了 9.8%和 20.3%、19.6%和 40.1%、39.6%和 19.7%，而单播下 LW 土壤水分白羊草的 C_i 在拔节期、开花期和结实期分别降低 20.3%、39.9%和 9.7%（表 3）。

其次，在 HW 和 MW 土壤水分下，不同生育期下达乌里胡枝子的 C_i 变化趋势（表 3）为：拔节期（348.6 和 22.4 μmol・mol^{-1}）＞开花期（315.3 和 283.0 μmol・mol^{-1}）＞结实期（295.2 和 273.7 μmol・mol^{-1}）；在 LW 土壤水分下，不同生育期达乌里胡枝子 C_i 的变化趋势为：结实期（307.1 μmol・mol^{-1}）＞拔节期（257.6 μmol・mol^{-1}）＞开花期（225.4 μmol・mol^{-1}）。与 HW 土壤水分处理相比较，不同生育期和组合比例下 MW 土壤水分处理的达乌里胡枝子 C_i 均降低了 10.0%，而混播和单播下 LW 土壤水分处理的达乌里胡枝子 C_i 在拔节期、开花期分别降低了 30.3%和 29.7%、30.4%和 19.8%，但它们在结实期则分别增加了 3.9%和 9.8%（表 3）。另外，不同生育期和组合比例下达乌里胡枝子的 C_i 均显著高于相应处理的白羊草。

2.5　各处理白羊草和达乌里胡枝子水分利用效率的变化特征

土壤水分水平、组合比例和生育期及其交互作用均对白羊草和达乌里胡枝子的 *WUE* 产生显著影响（表 1）。首先，在 HW 和 MW 土壤水分下，不同生育期白羊草的 WUE 变化趋势（图 3）为：开花期（5.53 和 5.9 mol・mol^{-1}）＞结实期（5.30 和 5.71 mol・mol^{-1}）＞拔节期（4.85 和 5.45 mol・mol^{-1}）；在 LW 土壤水分下，白羊草开花期（5.22 mol・mol^{-1}）或结实期（5.14 mol・mol^{-1}）的 *WUE* 显著大于拔节期（4.54 mol・mol^{-1}）。在 MW 土壤水分下，白羊草拔节期和结实期在 8∶4 和 10∶2 比例中的 *WUE* 均显著高于 12∶0 单播比例；在 LW 土壤水分下，白羊草拔节期、开花期和结实期在混播比例下的 *WUE* 均显著高于 12∶0 单播比例（图 3）。其次，在 3 种土壤水分水平下，不同生育期达乌里胡枝子 *WUE* 的变化趋势为：结实期（2.97，3.57 和3.82 mol・mol^{-1}）＞开花期（2.36，2.63 和 3.12 mol・mol^{-1}）＞拔节期（2.08，2.24 和 2.62 mol・mol^{-1}）。在 HW 土壤水分下，达乌里胡枝子拔节期 10∶2 比例中以及开花期 2∶10、4∶8 和 6∶6 比例中的 WUE 均显著低于 0∶12 单播比例，而结实期 6∶6、8∶4 和 10∶2 比例中的 WUE 均显著高于0∶12单播比例；在 MW 和 LW 土壤水分下，达乌里胡枝子结实期在混播比例下的 WUE 均显著高于 0∶12 单播比例（图 3）。另外，不同土壤水分水平和生育期下白羊草的 WUE 显著高于相应处理的达乌里胡枝子（图 3）。

3　讨　论

土壤水分是影响植物光合生理过程的主要环境因子[18-19]，植物对水分胁迫的响应差异取决于胁迫持续时间和胁迫强度以及物种自身的水分利用策略[20]。本研究中，在大多数处理下白羊草与达乌里胡枝子叶片的 P_n、T_r、G_s 和 C_i 均随土壤水分供应水平的降低而减少，且以白羊草的降低幅度最显著，表明白羊草光合作用对水分胁迫的响应较达乌里胡枝子更为敏感[11]。引起植物光合作用降低的原因可分为气孔因素和非气孔因素[21-23]。本研究中，除 LW 土壤水分处理下达乌里胡枝子结实期的 P_n 降低由非气孔因素引起外，其余处理下 2 种草 P_n 降低的原因均为气孔因素，这归因于水分胁迫对 C_3 植物光合途径的影响要大于 C_4 植物光合途径[24]，即在重度水分胁迫（LW 土壤水分水平）条件下达乌里胡枝子结实期叶片光合功能出现衰退，导致其生育后期非气孔因素成为 P_n 下降的主要因素。

光合能力是评价植物对干旱环境适应性的一个重要生理指标[25]。在本研究的 HW 和 MW 土壤水分下，白羊草不同生育期的 P_n 均显著高于达乌里胡枝子，这与混播下 C_4 植物优势种通常比与其伴生的 C_3 草本或灌木植物具有更明显生理优势的研究结论相类似[26-27]。而在 LW 土壤水分下，白羊草拔节期和开花期的 P_n 均显著高于达乌里胡枝子，但两者在结实期差异不明显，这归因于 C_4 植物在春夏季干旱与高温环境下具有保持相对较高的光合速率，而 C_3 植物的光合速率在秋冬季干旱与低温环境下相对较高[28-29]。

在禾-豆混播体系中，植物光合生理差异主要取决于其地上对光照以及地下对土壤水分养分资源的竞争能力[28]。本研究的 HW 土壤水分下，不同混播比例和生育期下白羊草的 P_n 均显著高于相应单播，而达乌里胡枝子的 P_n 则呈相反变化趋势。本课

?1994-2017 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

题组前期研究发现混播下白羊草叶片、茎和根系中的N含量显著高于单播[30]，而半干旱地区植物光合速率通常与叶片N含量呈现明显的正相关关系[31]。因此，这表明在充分供水条件下，混播下白羊草光合器官N含量的提高有利于促进其叶片光合作用[30]。

逆境胁迫条件下，混播体系中不同植物对环境资源的竞争能力会随着生育期的推进而发生改变，这也将对植物光合生理过程产生显著影响[4,32]。本研究MW和LW土壤水分下，混播比例下白羊草拔节期和开花期的 P_n，以及达乌里胡枝子结实期的 P_n 均明显高于其各自单播，这主要归因于混播种植提高了白羊草拔节期和开花期，以及达乌里胡枝子结实期的叶片PSⅡ光化学效率与活性[13]，此外，混播下白羊草与达乌里胡枝子不同生育期的 P_n 降低幅度均明显小于各自单播，这进一步说明混播能有效促进水分胁迫条件下植物叶片光合能力[33]。

光合瞬时水分利用效率综合表征了植物光合作用与水分利用能力。本研究的MW和LW土壤水分下，白羊草不同生育期的 *WUE* 均显著高于达乌里胡枝子，这说明在同样土壤水分亏缺条件下白羊草具有更为稳定的光合积累和有效利用水分的能力[34]。而在LW土壤水分下，白羊草拔节期、开花期和结实期在各混播比例，以及达乌里胡枝子拔节期和结实期在6∶6、8∶4和10∶2比例中的 *WUE* 均显著高于其各自单播，这表明混播处理提高了2种草对土壤水分胁迫环境的适应能力。

适宜的草种组合比例可明显提高草地群落生产力[35]。本研究表明在大多混播比例下，白羊草的 P_n 最低值均出现在6∶6比例，而达乌里胡枝子的 P_n 随其所占比例的减少而降低，这表明在土壤水分胁迫条件下白羊草和达乌里胡枝子之间存在不对称竞争，即前者较强的竞争能力可对后者的光合生理过程产生抑制作用[14]。综合分析发现在10∶2比例中，LW土壤水分水平下白羊草不同生育期的 P_n 和 *WUE*，以及MW和LW土壤水分水平下达乌里胡枝子结实期的 P_n 和 *WUE* 均显著高于其各自单播，这表明土壤水分胁迫条件下白羊草与达乌里胡枝子在10∶2混播比例中表现出显著的良性混播互作效应[14]。

综上所述，白羊草和达乌里胡枝子的 P_n、T_r、G_s 和 C_i 均随着水分供应水平的减少而降低，且白羊草光合作用对水分胁迫的响应更敏感；在高水土壤水分处理下，白羊草混播下的 P_n 显著高于单播，而达乌里胡枝子表现出相反趋势，表明混播处理提高了充分供水条件下白羊草的光合速率，但对达乌里胡枝子光合生理产生了抑制作用；在中水和低水土壤水分处理下，白羊草不同生育期的 *WUE* 均显著高于达乌里胡枝子，即白羊草在相同土壤水分亏缺条件下具有更为稳定的光合积累和有效利用水分的能力，且混播提高了白羊草拔节期和开花期及达乌里胡枝子结实期的净光合速率；在10∶2比例中，低水土壤水分处理下白羊草不同生育期的 P_n 和 *WUE*，以及中水和低水土壤水分处理下达乌里胡枝子结实期的 P_n 和 *WUE* 均显著高于其各自单播，表明二者在10∶2比例中具有显著的混播效应。上述结果表明，白羊草与达乌里胡枝子株数比为10∶2时，有利于提高水分胁迫条件下二者叶片光合积累和有效利用水分的能力。

参考文献：

[1] YANG W T, LI Z X, WANG J W, *et al*. Crop yield, nitrogen acquisition and sugarcane quality as affected by interspecific competition and nitrogen application[J]. *Field Crops Research*, 2013, **146**(3): 44-50.

[2] 冯晓敏，杨 永，任长忠，等. 豆科-燕麦间作对作物光合特性及籽粒产量的影响[J]. 作物学报，2015，**41**(9)：1 426-1 434.
FENG X M, YANG Y, REN C Z, *et al*. Effects of legumes intercropping with oat on photosynthesis characteristics of and grain yield[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2015, **41**(9): 1 426-1 434.

[3] 侯慧芝，张绪成，汤瑛芳，等. 半干旱区全膜覆盖垄沟种植马铃薯/蚕豆间作的产量和水分效应[J]. 草业学报，2016，**25**(6)：71-80.
HOU H Z, ZHANG XC, TANG Y F, *et al*. Effects of potato-fababean intercropping on crop productivity and soil water under a plastic mulch and ridge-furrow planting system in a semi-arid area[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2016, **25**(6): 71-80.

[4] BARRON-GAFFORD G A, ANGERT A L, VENABLE D L, *et al*. Photosynthetic temperature responses of co-occurring desert winter annuals with contrasting resource-use efficiencies and different temporal patterns of resource utilization may allow for species coexistence[J]. *Journal of Arid Environments*, 2013, **91**: 95-103.

[5] 高 飞，王若水，许华森，等. 晋西黄土区水肥调控对苹果-玉米间作系统玉米灌浆期穗位叶光合生理特性的影响[J]. 应用生态学报，2016，**27**(8)：2 477-2 490.
GAO F, WANG R S, XU H S, *et al*. Effects of water and fertilizer coupling on photosynthetic characteristics of maize leaves in ear position at filling stage in an apple-maize intercropping system in Losses Plateau, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, **27**(8): 2 477-2 490.

[6] 焦念元，赵 春，宁堂原，等. 玉米-花生间作对作物产量和光合

?1994-2017 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

作用光响应的影响[J]. 应用生态学报，2008，**19**(5)：981-985.
JIAO N Y，ZHAO C，NING T Y，*et al*. Effects of maize-peanut intercropping on economic yield and light response of photosynthesis[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*，2008，**19**(5)：981-985.

[7] CHAVES M M，PEREIRA J S，MAROCO J，*et al*. How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth[J]. *Annals of Botany*，2002，**89**(7)：907-916.

[8] FU B J，LI S G，*et al*. Chinese ecosystem research network：Progress and perspectives[J]. *Ecological Complexity*，2010，**7**(2)：225-233.

[9] CHEN L D，WANG J P，WEI W，*et al*. Effects of landscape restoration on soil water storage and water use in the loess plateau region，China[J]. *China Forest Ecology & Managemen*，2010，**259**(7)：1 291-1 298.

[10] SUROSHE S S，CHOREY A B，THAKUR M R. Productivity and economics of maize-based intercropping systems in relation to nutrient management[J]. *Research on Crops*，2009，**10**(1)：38-41.

[11] 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)：1 033-1 044.

[12] BROOKER R W，BENNETT A E，CONG W F，*et al*. Improving intercropping：a synthesis of research in agronomy，plant physiology and ecology[J]. *New Phytologist*，2015，**206**(1)：107-117.

[13] 张　娜，梁一民. 干旱气候对白羊草群落土壤水分和地上部生长的初步观察[J]. 生态学报，2013，**362**(1)：287-299.
ZHANG N，LIANG Y M. The effect of arid climate on the structure and above-ground growth of *Bothrichloa ischaemum* community[J]. *Acta Ecologica Sinica*，2000，**20**(6)：964-970.

[14] 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*，2012，**355**(1)：419-420.

[15] NIU S L，ZHANG Y F，YUAN Z Y，*et al*. Effects of interspecific competition and nitrogen seasonality on the photosynthetic characteristics of C_3 and C_4 grasses[J]. *Environmental & Experimental Botany*，2006，**57**(3)：270-277.

[16] 霍丽娟，丁文利，高志娟，等. 混播下柳枝稷叶绿素荧光参数及对水氮条件的响应特征[J]. 西北植物学报，2016，**36**(4)：757-765.
HUO L J，DING W L，GAO Z J，*et al*. Fluorescence kinetic characteristics of Switchgrass in mixture under different soil water and nitrogen conditions[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*，2016，**36**(4)：757-765.

[17] NIJS I，FERRIS R，BLUM H. Stomatal regulation in a changing climate：A field study using free air temperature increase (FATL) and free air CO_2 enrichment (FACE)[J]. *Plant，Cell & Environment*，1997，**20**(8)：1 041-1 050.

[18] SAUSEN T L，ROSA L M G. Growth and carbon assimilation limitations in *Ricinus communis* (*Euphorbiaceae*) under soil water stress conditions[J]. *Acta Botanica Brasilica*，2010，**24**(24)：648-654.

[19] HABIBI G，AJORY N. The effect of drought on photosynthetic plasticity in Marrubium vulgare，plants growing at low and high altitudes[J]. *Journal of Plant Research*，2015，**128**(6)：987-994.

[20] HSIAO T C，ACEVEDO E. Plant responses to water deficits，water-use efficiency，and drought resistance[J]. *Agricultural Meteorology*，1974，**14**(1-2)：59-84.

[21] FARQUHAR G D，SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Plant Biology*，1982，**33**(33)：317-345.

[22] FLEXAS J，DÍAZ-ESPEJO A，GAGO J，*et al*. Photosynthetic limitations in mediterranean plants：A review[J]. *Environmental & Experimental Botany*，2014，**103**(3)：12-23.

[23] RIPLEY B，FROLEK，GILBERT M. Differences in drought sensitivities and photosynthetic limitations between co-occurring C_3 and C_4 (nadp-me) panicoid grasses[J]. *Annals of Botany*，2010，**105**(3)：493-503.

[24] GHANNOUM O. C_4 photosynthesis and water stress[J]. *Annals of Botany*，2009，**103**(4)：635-644.

[25] RITCHIE S W，NGUYEN H T，*et al*. Leaf water content and gas-exchange parameters of two wheat genotypes differing in drought resistance[J]. *Crop Science*，1990，**30**(1)：105-111.

[26] XU C Y，GRIFFIN K L，SCHUSTER W S F. Leaf phenology and seasonal variation of photosynthesis of invasive *Berberis thunbergii* (Japanese barberry) and two co-occurring native understory shrubs in a northeastern United States deciduous forest[J]. *Oecologia*，2007，**154**(1)：11-21.

[27] MCCARRON J K，KNAPP A K. C_3 woody plant expansion in a C_4 grassland：Are grasses and shrubs functionally distinct [J]. *American Journal of Botany*，2001，**88**(10)：1 818-1 823.

[28] NIU S L，YUAN Z Y，ZHANG Y F，*et al*. Photosynthetic responses of C_3 and C_4 species to seasonal water variability and competition [J]. *Journal of Experimental Botany*，2005，**56**(421)：2 867-2 876.

[29] SAGE R F，KUBIEN D S. The temperature response of C_3 and C_4 photosynthesis [J]. *Plant，Cell & Environment*，2007，**30**：1 086-1 106.

[30] XU B C. GAO Z J. WANG J. *et al*. N∶P ratio of the grass *Bothriochloa ischaemum*，mixed with the legume *Lespedeza davurica*，under varying water and fertilizer supplies [J]. *Plant and Soil*，2016，**400**(1)：67-79.

[31] GOEDHART C M，PATAKI D E，BILLINGS SA. Seasonal variations in plant nitrogen relations and photosynthesis along a grassland to shrubland gradient in Owens Valley，California [J]. *Plant and Soil*，2010，**327**(1)：213-223.

[32] FANG Y，XU B C，LIU L，*et al*. Does a mixture of old and modern winter wheat cultivars increase yield and water use efficiency in water-limited environments[J]. *Field Crops Research*，2014，**156**(1)：12-21.

[33] KIAER L P，SKOVGAARD I M，OSTERGARD H. Effects of inter-varietal diversity，biotic stresses and environmental productivity on grain yield of spring barley variety mixtures [J]. *Euphytica*，2012，**185**(1)：123-138.

[34] NIU S L，XING X R，ZHANG Z，*et al*. Water-use efficiency in response to climate change：From leaf to ecosystem in a temperate steppe[J]. *Global Change Biology*，2011，**17**(2)：1 073-1 082.

[35] CHEN C，WESTCOTT W，Neill K，*et al*. Row configureuration and nitrogen application for barley-pea intercropping in montana[J]. *Agronomy Journal*，2004，**96**(6)：1 730-1 738.

（编辑：裴阿卫）

?1994-2017 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net