

DOI: 10.11686/cyxb2016506

http://cyxb.lzu.edu.cn

谢瑞娟, 张小晶, 刘金平, 游明鸿, 伍德. 遮阴和干旱对荩草光合特性影响的协同作用. 草业学报, 2017, 26(10): 64-76.

XIE Rui-Juan, ZHANG Xiao-Jing, LIU Jin-Ping, YOU Ming-Hong, WU De. Synergistic effects of shade and drought on the photosynthetic characteristics of *Arthraxon hispidus*. Acta Prataculturae Sinica, 2017, 26(10): 64-76.

遮阴和干旱对荩草光合特性影响的协同作用

谢瑞娟¹, 张小晶¹, 刘金平^{1*}, 游明鸿², 伍德¹

(1. 西华师范大学西南野生动植物资源保护教育部重点实验室, 四川 南充 637009; 2. 四川省草原科学研究院, 四川 成都 611731)

摘要:为明确遮阴和干旱协同处理对荩草光合作用的影响,揭示荩草对遮阴和干旱胁迫的抗逆潜力和生态学特点。以具有边坡草坪开发价值的野生荩草为材料,设置5个遮阴梯度和4个干旱梯度交互形成的20个协同处理,对其进行叶生物量分配比、光合色素含量、光响应能力及光合参数的测定。结果表明,荩草叶面积、叶数、叶生物量和叶分配比均显著受遮阴、干旱、遮阴和干旱协同作用的影响($P < 0.05$),遮阴和干旱对叶面积、生物量和分配比有极显著协同作用($P < 0.01$),作用大小为分配比 > 叶数 > 叶面积 > 叶生物量;荩草的Chla、Chlb和Chla+b含量及Chla/b显著受遮阴、干旱、遮阴和干旱协同作用影响($P < 0.05$),Chlb比Chla易受生境影响,遮阴是影响叶绿素含量和比例的主要因子,干旱次之,遮阴和干旱对Chlb和Chla+b含量及Chla/b有显著协同作用($P < 0.05$);荩草光响应能力极显著的受遮阴、干旱、遮阴和干旱协同作用的影响($P < 0.01$),遮阴和干旱对光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)和最大净光合速率(P_{nmax})有显著的协同作用($P < 0.05$),作用大小为 $P_{nmax} > LSP > LCP$;荩草的光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、胞间CO₂浓度(C_i)、气孔导度(G_s)均显著受遮阴、干旱、遮阴和干旱协同作用影响($P < 0.05$),遮阴和干旱对光合参数有极显著协同作用($P < 0.01$),遮阴主要影响 P_n ,干旱主要影响 G_s 、 C_i 和 T_r ,协同作用对 T_r 的影响最大,≤30%遮阴可缓解干旱引起的 P_n 、 T_r 、 C_i 、 G_s 下降程度,>30%遮阴则加重了下降趋势。遮阴和干旱协同作用比遮阴或干旱单一胁迫,提高了荩草光合叶面积和叶绿素含量,改变了光响应能力和光合参数,可提升荩草的抗逆潜力和生态适应范围。

关键词:荩草;遮阴;干旱;光合特性;协同作用;生长策略

Synergistic effects of shade and drought on the photosynthetic characteristics of *Arthraxon hispidus*

XIE Rui-Juan¹, ZHANG Xiao-Jing¹, LIU Jin-Ping^{1*}, YOU Ming-Hong², WU De¹

1. China West Normal University and Key Laboratory of Education on Southwest China Wildlife Resources Conservation, Nanchong 637009, China; 2. Academy of Sichuan Grassland Science, Chengdu 611731, China

Abstract: The objective of this study was to clarify the synergistic effects of shade and drought on the photosynthetic characteristics of *Arthraxon hispidus* and to explore the resistance and ecological characteristics of this plant under shade and drought stress. Wild *A. hispidus*, a plant with potential use in sloping lawn development, was subjected to different 20 treatments, combining five shading intensities (0, 10%, 30%, 50%, 70%) and four drought intensities; sufficient moisture (W_0), mild drought (W_1), moderate drought (W_2), and severe drought (W_3). After 36 days of treatment, the leaf biomass allocation ratio, photosynthetic pigment content, light response ability, and photosynthetic parameters were determined. The extent of shade and

收稿日期:2016-12-28; 改回日期:2017-02-23

基金项目:四川省植物资源共享平台(TJPT20160021)和四川省科技支撑计划(2011NZ0064)项目资助。

作者简介:谢瑞娟(1994-),女,甘肃天水人,在读硕士。E-mail:1602741008@qq.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail:jpgg2000@163.com

drought and the synergy between shade and drought significantly affected the area, number, biomass, and allocation ratio of *A. hispidus* leaves ($P < 0.05$). Shade and drought had a strong synergistic effect on leaf area, number, biomass, and biomass allocation ratio ($P < 0.01$), with the strongest effect on the allocation ratio, followed by leaf number, leaf area, and then leaf biomass. Shade, drought, and the synergy between shade and drought also significantly affected the contents of chlorophyll a (Chla), chlorophyll b (Chlb), Chla + b, and Chla/b ($P < 0.05$). The Chlb content was more sensitive to habitat than was Chla content. Compared with drought, shade had stronger effects on chlorophyll content and photosynthetic rate. Shade and drought had significant synergistic effects on Chlb, Chla + b, and Chla/b ($P < 0.05$). Shade, drought, and the synergy between shade and drought had highly significant effects on the light response capability ($P < 0.01$). Shade and drought had significant synergistic effects on the light saturation point (LSP), light compensation point (LCP), and maximum net photosynthetic rate (P_{nmax}), with the strongest effect on P_n max followed by LSP and then LCP. Shade, drought, and the synergy between shade and drought significantly affected the photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), intercellular CO_2 concentration (C_i), and stomatal velocity (G_s) ($P < 0.05$). Shade and drought had a strong and significant synergistic effect on photosynthetic parameters ($P < 0.01$). Shade mainly affected P_n , drought main affected G_s , C_i , and T_r , and their synergy mainly affected T_r . Shade of 30% or less reduced the size of the decrease in P_n , T_r , C_i , and G_s caused by drought, but shade of more than 30% exacerbated these decreases. Compared to each single stress, the synergistic effect of shade and drought increased the photosynthetic leaf area and chlorophyll content and altered the light response ability and photosynthetic parameters of *A. hispidus*. These changes contributed to the stress resistance and ecological adaptation of *A. hispidus*.

Key words: *Arthraxon hispidus*; shade; drought; photosynthetic characteristics; synergy; growth strategy

紫色土丘陵区土壤理化性状差、土层薄、土壤贫瘠,受地形地势、日照、温度、降雨等自然气候因子限制,极易出现水土流失等生态问题^[1]。受不当耕作、工业发展、开山修路、地产开发等经济行为影响,原有植被频遭破坏,形成了大量的裸露边坡,边坡土壤与基岩粘结性能差、抗蚀能力弱,崩解风化速度快,水土流失极为严重,易由面蚀逐步发展沟蚀^[2]。为了恢复植被、提升边坡景观效果和水土保持能力,常通过工程技术、客土喷播技术、挂网技术,建植固土护坡草坪,进行边坡治理与生态重建。引进的暖季型草坪草能安全越冬,但枯黄期长达 100 d 左右,严重影响草坪发挥景观价值和造景功能。为实现四季常绿的造景效果,常采用冷季型草坪草建植单一或混播草坪,但该区夏季高于 35 °C 的酷热天气频现,尤其 8 月绝对高温常超过 40 °C^[3],水热同期致使高温高湿常引发冷季型夏眠草坪发生严重病害。引进的冷、暖季型草种在该区生长、更新、存活都面临巨大风险,加之边坡草坪养护难度大,建成的草坪经 2~5 年退化殆尽^[4]。很难起到植被恢复和景观构建的预期效果,造成人力物力浪费的同时,引进外来草坪草种还会带来潜在的生态危机。尤其对于建植集绿化、观赏和固土功能一体的边坡草坪,因土质贫瘠、土层薄、保水保肥能力差、养护难度大,几无合适引进草种可供选择。所以,筛选、培育具有极强适应能力和抗逆性的本土固土护坡草坪植物是急需解决的实际问题,开发利用丰富的野生乡土草坪植物资源是该区绿化美化事业可持续发展的必由之路。

菵草(*Arthraxon hispidus*)为紫色土丘陵区常见的禾本科菵草属一年或多年生草本乡土植物,别名竹叶草、绿竹、马耳草、马耳朵草和中亚菵草等,有药用、饲用、纤用和染用价值。菵草野生资源丰富、生态型多、生长期长、生长速度快和再生性强,有广泛生态适应性^[3]。其株秆细而硬、多分枝、基部倾斜、着地后节易生根,有极强的侵占能力,常通过种子传播或无性拓展入侵退化草坪,逐渐成为优势种。菵草有极强的耐贫瘠能力,甚至可在大于 70°坡度的断面坡上,形成局部的单一种群,故在固土护坡草坪建植及生物修复方面有巨大开发潜力^[5],目前仅对菵草适应性和耐阴性进行了浅显分析^[6-7]。因此,开展菵草适应性的生态学特点及开发利用途径研究,对野生植物资源保护与利用、生态环境治理、绿化草种选育及中草药持续性应用具有重要的现实意义。

遮阴和干旱是边坡草坪常见的主要胁迫类型,关于遮阴或干旱对草坪草生长及草坪品质的影响研究较多,遮阴和干旱对草坪植物的捕获光能结构基础、光响应能力及光合特征的协同作用大小,必将影响植株的同化作用、能量积累、拓展能力和生物量分布,最终决定了草坪的景观表现、抗逆性大小及寿命长短。本研究通过设置 5 个遮阴梯度和 4 个干旱梯度交互形成的 20 个协同处理,通过测定叶片性状和生物量分配、光合色素含量、光响应能力及光合参数,分析遮阴和干旱协同处理对荩草光合作用的影响,研究荩草的抗逆潜力和生态学特点,旨在探讨荩草对遮阴和干旱协同作用的应对策略及适应度,为野生荩草的水土保持、生态治理及开发利用提供理论基础和技术依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

紫色土丘陵区属典型的亚热带季风性湿润气候,具有四季分明,气候温和,雨量充沛等特点。年有效积温为 4500~6000 °C,年平均气温 17.4 °C,最高气温 40.1 °C,最低气温 -2.8 °C,年日照时间 1266.7 h,年有霜期 13.7 d,年降水量 1020.8 mm。

1.2 试验材料

以四川省南充市荩草为材料。于 2014 年 6 月,在生长 2 年的野生荩草群落中,选取当年生健壮匍匐茎,剪取基部茎段,去除次生根,选择含 2 个节、节间 4 cm、长约 6 cm 为插穗,置阴凉处保湿备用。

以营养土:成熟土(1:3)为基质,除杂、晾晒、消毒、拌匀后,装于口径 20 cm,高 28 cm 的白色塑料花盆中浇透水沉降稳定后,松动表层平整进行扦插。共 60 盆,每盆 10 插穗,在室温约 27 °C 的通风条件下正常养护管理。

1.3 试验设计

养护 1 月后,以生长健壮、长势一致、2 片真叶为标准,定苗为每盆 5 株。以自然光为基础,借助光合有效辐射计(GLZ-C)用遮阴网围成六面体遮阴罩,设置 0%、10%、30%、50%、70% 等 5 个遮阴梯度;在自然蒸发下,用土壤含水量测定仪(TDR300)测浇水 515 mL/盆(饱和持水量)24、96、192 和 288 h 后,土壤水分分别为饱和含水量的 81.75%、65.18%、43.64% 和 27.88% 基础上,设每 24、96、192 和 288 h 浇水 515 mL/盆为水分充足(W_0)、轻度干旱(W_1)、中度干旱(W_2)、重度干旱(W_3)4 个水分梯度;60 盆分为 20 个遮阴和水肥协同处理组,每组处理 3 盆,共 15 株。培养架离地 1.5 m,遮阴罩高出盆面 50 cm。处理 36 d 后,进行下列测定。

1.4 测定指标

叶性状:每处理随机取 6 株,数单株叶数后,用叶面积仪测成熟叶片的单叶面积,30 次重复。将叶、茎、根分离并分别装袋,在 105 °C 下烘至恒重后称量,干重为生物量,计算:叶分配比=叶生物量/单株总生物量 $\times 100\%$ 。

光合色素含量:采用乙醇丙酮混合提取法^[8],测定成熟叶片中 Chla、Chlb 含量,计算 Chla+b、Chla/b。

光响应能力:用 LI-6400 便携式光合仪,设置内置光源 0、50、100、200、500、800、1100、1400、1700、2000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 等 10 个光照强度,选不同处理植株的完整成熟叶片,每光强平衡 3 min 后,测定净光合速率 P_n ,3 次重复。

光合参数:用 LI-6400 光合仪,LED-红蓝光源叶室,自然光源下(约 330 lx),选取不同处理植株的成熟叶片,测净光合速率(P_n),气孔导度(G_s),胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)等光合参数,每点连续采集 3 个值,3 次重复。

1.5 数据处理

用 SPSS 19.0 软件进行多重比较、方差分析和显著性检验(Duncan 法),用非直角双曲线模型进行光响应拟合。获得光饱和点 LSP,光补偿点 LCP,最大净光合速率 $P_{n\text{max}}$ 等光响应参数。

2 结果与分析

2.1 遮阴和干旱协同作用对叶性状的影响

遮阴或干旱对单叶面积、叶数、叶生物量和叶分配比均有显著影响($P < 0.05$) (表 1)。全光照(0 遮阴)下随

干旱胁迫加重,叶面积、叶数、叶生物量逐步下降。叶面积在中重度干旱(W_2 和 W_3)下显著变小($P<0.05$);单株叶数在轻中度干旱(W_1 和 W_2)时无显著变化,重度干旱(W_3)下显著减少($P<0.05$);叶生物量在 W_1 显著下降,在 W_3 时进一步显著下降为 W_0 的 41.07%($P<0.05$);叶分配比在 W_1 和 W_2 下显著低于 W_0 ($P<0.05$),在 W_3 时又显著增加到 W_0 水平。

水分充足(W_0)时,随遮阴度增加叶面积、叶分配比逐渐增大,叶数逐渐减少,叶生物量则先增后减。10%遮阴下显著降低了单株叶数($P<0.05$);30%遮阴下叶面积、生物量、分配比显著大于 CK($W_0+0%$)($P<0.05$),大于 30%遮阴后叶面积、叶数、分配比无显著变化,仅叶生物量在 50%遮阴下显著增加,而 70%遮阴下生物量又显著下降($P<0.05$)。

遮阴和干旱协同作用对叶性状均有显著影响($P<0.05$)(表 1)。遮阴可缓解干旱引起的叶面积变小、生物量下降、分配比降低的症状,但加重了叶数减少的表现。处理 $W_0+70%$ 的叶面积达最大值,比 CK($W_0+0%$)增加了 68.66%,是 $W_3+0%$ 的 3.28 倍。 $W_0+50%$ 下生物量和分配比达最大值,分别比 CK($W_0+0%$)增加了 87.50%和 81.76%。遮阴加重了干旱引起叶数减少的表现,随遮阴度增加交互影响增大, $W_2+50%$ 下叶数达最少值,仅为 CK($W_0+0%$)的 31.43%。

表 1 遮阴和干旱对叶性状的影响

Table 1 Effects of different shading and drought on the leaf traits

性状 Character	干旱胁迫 Drought stress	遮阴度 Shade degree				
		0%	10%	30%	50%	70%
单叶面积 Leaf area (cm^2)	W_0	5.33±0.83Ab	5.72±0.25Ab	7.07±0.51Aa	7.77±0.46Aa	8.99±0.51Aa
	W_1	3.75±1.17ABc	5.76±0.59Ab	5.59±0.62ABbc	7.49±0.70Aab	8.22±0.22Aa
	W_2	3.29±0.35Bc	4.67±0.63ABb	5.66±0.31ABab	6.73±0.47Aa	7.19±0.45ABa
	W_3	2.76±0.81Cc	3.80±0.45Bb	5.06±0.46Bbab	3.96±0.18Bb	5.96±0.37Ba
叶数 Leaf number (number)	W_0	61.25±13.02Aa	39.75±7.93Ab	34.00±4.96Abc	28.25±4.03Abc	22.25±4.03Ac
	W_1	55.75±17.23Aa	27.75±7.54Bb	23.25±2.63Bb	20.70±4.69Bb	20.25±3.40Ab
	W_2	58.00±8.28Aa	32.00±3.16ABb	28.75±6.55ABbc	19.25±2.50Bd	21.25±3.59Acd
	W_3	42.25±2.87Ba	35.25±9.06ABa	26.25±4.03Bb	23.50±3.11ABb	21.25±2.87Ab
叶生物量 Leaf biomass (g/plant)	W_0	0.56±0.05Ac	0.61±0.01Abc	0.74±0.09Ab	1.05±0.03Aa	0.75±0.08Ab
	W_1	0.31±0.01Bb	0.36±0.00Bb	0.61±0.04ABa	0.52±0.04Ba	0.51±0.04Ba
	W_2	0.29±0.03Bb	0.42±0.06Bab	0.53±0.06Ba	0.53±0.02Ba	0.38±0.04Bab
	W_3	0.23±0.05Cc	0.32±0.01Bbc	0.49±0.06Ba	0.55±0.03Ba	0.46±0.06Bab
叶分配比 Leaf mass ratio (%)	W_0	21.87±2.52Ac	24.01±5.75Ac	30.08±2.13Bb	39.77±2.73Aa	38.26±1.31Aa
	W_1	15.42±2.89Bc	17.64±1.06Cc	25.84±1.46Cb	22.41±3.79Cb	30.35±1.14Ba
	W_2	14.35±0.44Bc	19.53±4.88Bb	23.04±0.48Ca	21.37±0.97Ca	21.71±1.29Ca
	W_3	20.35±3.98Ad	26.22±3.51Ac	39.51±0.13Aa	29.56±0.89Bb	36.51±2.94Aab

注:数据为平均值±标准误。同一性状的同列不同大写字母表示干旱处理间差异显著($P<0.05$),同行不同小写字母表示遮阴处理间差异显著($P<0.05$)。下同。

Note: Data=means±SE. Different capital letters within the same column indicate significant difference among the drought treatment at $P<0.05$ level, and different lower letters indicate significant difference among the shading treatment at $P<0.05$ level. The same below.

进一步方差分析表明,遮阴对叶性状有极显著影响($P<0.01$)(表 2),由 F 值可见,遮阴对叶性状的影响大小为叶数>叶生物量>叶分配比>叶面积。干旱对叶数、生物量和分配比有极显著影响($P<0.01$),对叶面积有显著影响($P<0.05$),影响顺序为叶生物量>叶分配比>叶数>叶面积。遮阴和干旱对叶面积、叶数和分配比有极显著协同作用($P<0.01$),对生物量有显著作用($P<0.05$),影响顺序为分配比>叶数>叶面积>叶生物量。遮阴对叶性状的影响最大,遮阴和干旱协同作用对叶面积、叶数和分配比影响较大,干旱对生物量影响较大。

2.2 遮阴和干旱协同作用对光合色素含量的影响

遮阴或干旱对叶中 Chla、Chlb 和 Chla+b 含量及 Chla/b 均有显著影响($P < 0.05$)(表 3)。未遮阴时随干旱加重, Chla、Chlb 和 Chla+b 含量逐步降低, 而 Chla/b 逐步增加。轻度干旱(W_1)时 Chlb 和 Chla+b 含量显著低于 CK($P < 0.05$), Chla 含量与 CK 差异较小; 中度干旱(W_2)下 Chla 含量显著下降($P < 0.05$); 重度干旱(W_3)时叶绿素含量均显著低于 W_1 和 W_2 ($P < 0.05$), 且 Chla/b 显著高于其他处理。水分充足下, 随遮阴度增加 Chla、Chlb 和 Chla+b 含量逐步增加, 遮阴 10% 时 Chla 显著高于 CK($W_0 + 0\%$), 30% 时 Chlb 显著高于 CK, 70% 遮阴下 Chla、Chlb 和 Chla+b 含量分别是 CK 的 1.39、1.67 和 1.48 倍。

表 2 叶性状差异的双因子方差分析

Table 2 Double factor variance analysis of shading and drought on leaf traits

性状 Character	遮阴×干旱 Shading and drought		遮阴 Shading		干旱 Drought	
	F	P	F	P	F	P
叶面积 Leaf area	4.454	0.001	26.975	<0.001	3.195	0.031
总叶数 Leaf number	7.510	<0.001	60.758	<0.001	5.708	<0.001
生物量 Biomass	2.550	0.013	57.216	<0.001	30.290	<0.001
分配比 Mass ratio	44.834	<0.001	46.517	<0.001	17.524	<0.001

注: F 值表示 F 检验的显著性, F 越大表示越显著, P 值表示概率值。

Note: F value indicate the significance of the F test, with greater F value means the more significant, and P value indicates the probability value.

表 3 遮阴和干旱对叶绿素含量的影响

Table 3 Effects of different shading and drought on chlorophyll content

指标 Index	干旱胁迫 Drought stress	遮阴度 Shade degree				
		0%	10%	30%	50%	70%
叶绿素 a Chlorophyll a (Chla, mg/g)	W_0	42.36±2.34Ad	48.05±2.59Ac	50.73±0.88Abc	53.09±1.72Ab	58.96±3.25Aa
	W_1	39.25±2.36ABd	43.06±1.31Bc	49.78±2.10ABb	51.78±2.26Ab	56.72±1.32ABa
	W_2	35.69±1.10Bc	39.36±1.93Bc	45.04±3.94BCb	51.90±1.30Aa	55.86±1.30ABa
	W_3	28.92±3.49Cd	35.87±3.38Cc	43.73±2.32Cb	49.31±2.23Ba	52.66±1.88Ba
叶绿素 b Chlorophyll b (Chlb, mg/g)	W_0	44.56±2.17Ad	50.89±1.88Acd	55.29±1.75Ac	62.45±6.04Ab	74.44±4.49Aa
	W_1	34.83±3.33Bd	45.25±2.76Ac	48.42±1.77Bc	57.96±1.84ABb	69.58±0.51Ba
	W_2	27.85±3.31Be	37.73±3.39Bd	45.60±0.30Bc	56.44±0.41ABb	63.31±0.72Ca
	W_3	19.45±6.16Cd	30.74±3.48Cc	41.11±3.65Cb	53.05±2.85Ba	58.96±2.20Ca
叶绿素 a+b Chlorophyll a+b (Chla+b, mg/g)	W_0	89.93±3.56Ad	98.94±4.34Ac	106.03±2.43Abc	115.54±7.67Ab	133.41±6.83Aa
	W_1	74.08±1.14Be	88.31±3.95Bd	98.20±2.62Bc	109.75±0.47ABb	126.31±0.95ABa
	W_2	63.54±3.09Be	77.08±4.86Cd	90.64±3.84Cc	108.34±4.37ABb	119.16±0.82BCa
	W_3	48.38±9.59Cd	66.62±6.83Dc	84.84±5.98Cb	102.36±5.06Ba	111.63±4.08Ca
叶绿素 a/b Chlorophyll a/b (Chla/b)	W_0	0.95±0.06Ba	0.94±0.03Ba	0.91±0.02Bab	0.85±0.06Abc	0.79±0.04Bc
	W_1	1.13±0.13Ba	0.95±0.04Bb	1.02±0.06ABab	0.90±0.07Abc	0.81±0.02Bc
	W_2	1.29±0.18ABa	1.04±0.07Bb	0.99±0.09ABb	0.91±0.07Ab	0.88±0.03Ab
	W_3	1.55±0.35Aa	1.16±0.04Ab	1.06±0.04Ab	0.93±0.01Ab	0.89±0.00Ab

遮阴和干旱协同作用对 Chla、Chlb 和 Chla+b 含量及 Chla/b 均有显著影响($P < 0.05$)(表 3), 遮阴缓解了干旱使叶绿素含量下降和 Chla/b 增加的表现, 干旱抵消了遮阴使叶绿素增加的幅度, $W_0 + 70\%$ 下 Chla、Chlb 和 Chla+b 含量分别是 $W_3 + 0\%$ 的 2.04、3.82 和 2.76 倍。遮阴和干旱协同作用, 可缓解干旱使 Chla/b 值显著增加, 遮阴使 Chla/b 值显著降低的影响。

由方差分析可知,遮阴对叶中 Chla、Chlb、Chla+b、Chla/b 均有极显著影响($P < 0.01$) (表 4),由 F 值可知影响顺序为 Chla+b > Chlb > Chla > Chla/b; 干旱对 Chla、Chlb、Chla+b、Chla/b 均有极显著影响($P < 0.01$),影响顺序为 Chlb > Chla+b > Chla > Chla/b; 遮阴和干旱对 Chla 含量无显著协同作用($P > 0.05$),对 Chlb、Chla+b、Chla/b 均有显著作用($P < 0.05$)。遮阴是影响叶绿素含量和比例的主要因子,干旱次之,协同作用较小。Chlb 比 Chla 更易受胁迫生境的影响。

表 4 叶绿素含量差异的双因子方差分析

Table 4 Double factor variance analysis of shading and drought on chlorophyll content

项目 Item	指标 Index	叶绿素 a Chla	叶绿素 b Chlb	叶绿素 a+b Chla+b	叶绿素 a/b Chla/b
遮阴×干旱 Shading×drought	F	1.873	2.278	2.488	2.609
	P	0.068	0.026	0.015	0.011
遮阴 Shading	F	118.309	230.910	233.739	25.444
	P	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
干旱 Drought	F	32.836	80.099	75.021	13.559
	P	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

表 5 遮阴和干旱对光响应能力(P_n)的影响

Table 5 Effects of different shading and drought on light response capability (P_n)

$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$

干旱胁迫 Drought stress	遮阴度 Shade degree	光照强度 Light intensity [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]									
		2000	1700	1400	1100	800	500	200	100	50	0
W_0	0%	10.83	11.02	11.32	10.90	9.66	7.09	5.33	4.24	2.49	-0.84
	10%	7.89	7.83	8.37	7.35	6.08	5.19	4.63	3.50	1.65	-0.65
	30%	7.00	7.07	6.97	6.65	5.87	5.43	4.74	3.44	1.58	-1.42
	50%	4.80	5.01	5.44	5.33	4.72	4.32	3.31	2.74	1.81	-0.36
	70%	4.06	3.87	4.41	3.77	2.33	2.49	1.26	0.65	0.56	-0.39
W_1	0%	9.78	11.15	11.32	10.02	7.39	5.01	4.65	2.38	1.62	-0.43
	10%	9.72	10.83	10.32	10.90	9.66	7.09	5.33	4.24	1.50	-0.84
	30%	7.79	8.14	7.98	7.75	6.95	4.45	3.71	3.12	1.83	-0.52
	50%	4.00	4.55	4.48	4.37	3.58	2.85	2.74	2.15	1.42	-0.59
	70%	3.63	3.91	3.49	3.24	3.36	2.93	1.79	1.29	0.89	-0.09
W_2	0%	8.47	9.47	9.51	8.73	8.62	7.84	5.84	4.09	1.24	-1.72
	10%	7.75	8.01	8.71	8.99	8.54	7.56	5.23	3.27	1.36	-1.55
	30%	5.51	5.74	6.15	5.19	4.23	3.59	2.48	2.67	1.27	-1.17
	50%	4.61	5.84	5.97	4.72	3.13	2.23	1.09	1.01	0.20	-1.01
	70%	3.76	4.42	4.61	4.41	3.45	2.49	2.31	1.26	0.30	-1.27
W_3	0%	4.98	5.77	5.81	4.85	4.57	3.30	2.46	1.92	0.73	-1.60
	10%	4.19	4.39	3.49	3.08	2.48	2.24	1.93	0.53	0.36	-1.97
	30%	3.11	3.39	2.73	2.68	1.87	1.79	0.70	0.29	-0.02	-1.27
	50%	3.19	2.77	2.76	2.03	1.74	1.12	1.07	0.51	-0.33	-1.50
	70%	1.82	1.97	2.01	1.58	1.36	0.83	0.65	0.40	-0.55	-1.56
干旱 Drought	F	3.96	3.61	5.02	3.49	2.93	6.80	4.15	4.70	2.33	0.12
	P	0.033	0.043	0.016	0.047	0.037	0.005	0.028	0.019	0.122	0.947
遮阴 Shading	F	4.52	4.02	4.69	3.41	3.69	6.82	4.01	3.79	1.75	0.14
	P	0.022	0.032	0.019	0.050	0.040	0.005	0.032	0.034	0.206	0.938
总处理 Corrected model	F	4.24	3.82	4.85	3.45	3.31	6.81	4.08	4.25	2.04	0.13
	P	0.014	0.020	0.008	0.029	0.033	0.002	0.016	0.014	0.132	0.997

2.3 遮阴和干旱对光响应能力的影响

苋草可利用 $>50 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的光照强度进行光合作用,随光照增加光合速率(P_n)逐步增加,光强 $1400 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时 P_n 值达最大值,没有明显的午休现象(表5)。随遮阴度增加或干旱胁迫加重, P_n 值逐步下降。不同光强下遮阴或干旱对 P_n 值的影响不同,光强 $500 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时 P_n 值受影响最大。遮阴和干旱对 $>100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光强的 P_n 值均有显著影响($P<0.05$)。

方差分析表明,遮阴、干旱、光强对光合速率(P_n)均有极显著影响($P<0.01$)(表6), P_n 值受遮阴影响最大,光强次之,干旱较小。遮阴、干旱和光强两两协同作用对 P_n 均有极显著影响($P<0.01$),光照和干旱协同作用最大,遮阴和光照次之,遮阴和干旱较小。

表6 光响应能力差异的方差分析

Table 6 Factor variance analysis of shading and drought on light response ability

源 Source	自由度 Freedom	平方和 Sum of squares	均方 Mean square	F 值 F value	P 值 P value
S	4	760.62	190.16	721.90	<0.0001
I	9	1119.57	124.39	472.26	<0.0001
D	3	36.15	12.05	45.75	<0.0001
S×I	36	805.08	22.36	84.90	<0.0001
S×D	12	8.66	0.72	2.74	0.0018
I×D	27	813.31	30.12	114.36	<0.0001
S×I×D	108	223.13	2.07	7.84	<0.0001

S:遮阴 Shading; I:光照强度 Illumination; D:干旱 Drought.

对光响应曲线拟合发现,遮阴处理对光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)和最大净光合速率($P_{n\text{max}}$)有显著影响($P<0.05$)(表7)。随遮阴度增加,LSP显著逐步下降($P<0.05$),LCP先降后升, $P_{n\text{max}}$ 先升后降。70%遮阴下LCP达最大值,而LSP和 $P_{n\text{max}}$ 达最小值;30%遮阴下LCP达最小值、 $P_{n\text{max}}$ 达最大值。干旱对LSP、LCP和 $P_{n\text{max}}$ 有显著影响($P<0.05$),随干旱加重,LSP显著逐步减小($P<0.05$),中重干旱LCP显著增大,而 $P_{n\text{max}}$ 显著降低。

表7 遮阴和干旱对光响应参数的影响

Table 7 Effects of different shading and drought on photosynthesis light response parameter

指标 Index	干旱胁迫 Drought stress	遮阴度 Shade degree				
		0%	10%	30%	50%	70%
光饱和点 LSP	W ₀	1088Aa	908Ab	836Ac	584Ad	450Ae
Light saturation point [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	W ₁	948Ba	828Bb	872Aab	536ABc	384Bd
	W ₂	748Cb	808Ba	748Bb	456Bc	330Cd
	W ₃	465Db	628Ca	615Ca	324Cc	324Cc
	光补偿点 LCP	W ₀	17Cab	16Bab	12Bb	15Bab
Light compensation point [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	W ₁	16Ca	15Ba	12Bb	14Bab	16Ca
	W ₂	28Ba	24Ab	23Ab	24ABb	29Ba
	W ₃	43Ab	26Ad	28Ad	36Ac	96Aa
	最大净光合速率 $P_{n\text{max}}$	W ₀	9.7808Ab	10.4794Aab	12.6798Aa	5.5717Ac
Maximum net photosynthetic rate [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	W ₁	9.3455Ab	10.2117Aab	11.9271Aa	5.4019Ac	4.8179Ac
	W ₂	5.9478Bb	8.4235Ba	9.2693Ba	4.8685Bc	4.0709Bc
	W ₃	3.7659Bc	4.0912Cb	5.8576Ca	2.9675Cd	1.9438Ce

遮阴和干旱对 LSP、LCP 和 P_{nmax} 有显著协同作用 ($P < 0.05$)。遮阴加重了干旱使 LSP 下降的影响,减弱了干旱使 LCP 下降的幅度,适度遮阴降低或抵消了干旱使 P_{nmax} 下降的表现,过度遮阴加重了 P_{nmax} 下降程度。干旱加重了遮阴对光响应参数的影响, $W_3 + 70\%$ 处理下 LSP 和 P_{nmax} 分别比 $W_0 + 70\%$ 下降了 37.89% 和 62.72%, LCP 增加了 4.05 倍。遮阴和干旱协同作用比遮阴或干旱的影响更大, $W_3 + 70\%$ 处理的 LSP 和 P_{nmax} 仅为 CK 的 29.78% 和 19.84%, LCP 比 CK 增加了 4.65 倍。

方差分析表明,遮阴或干旱对光响应参数均有极显著影响 ($P < 0.01$) (表 8),受遮阴影响大小为 $P_{nmax} > LSP > LCP$,受干旱影响大小为 $LCP > P_{nmax} > LSP$ 。遮阴和干旱协同作用对光响应参数均有显著影响 ($P < 0.05$),影响大小为 $P_{nmax} > LSP > LCP$ 。LSP 受遮阴影响最大,干旱次之; P_{nmax} 和 LCP 主要受干旱影响,遮阴次之;遮阴和干旱对光响应能力和光响应参数有协同作用。

2.4 遮阴和干旱对光合参数的影响

遮阴或干旱对光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r)、胞间 CO_2 浓度 (C_i)、气孔导度 (G_s) 均有显著影响 ($P < 0.05$) (表 9)。0 遮阴下,随干旱度增加 C_i 和 T_r 逐步下降, P_n 和 G_s 先增后减。 W_1 时 T_r 显著低于 CK, P_n 和 G_s 显著大于 CK ($P < 0.05$); W_2 和 W_3 下 P_n 、 T_r 、 C_i 和 G_s 显著低于 CK 和 W_1 ; 重度干旱 (W_3) 时 P_n 、 T_r 、 C_i 和 G_s 仅为 CK 时的 37.44%、53.25%、13.59% 和 57.64%。水充足时,随遮阴度增加, P_n 、 T_r 和 G_s 均表现出先增后减的趋势,30% 遮阴时均达最大值,70% 遮阴时 P_n 、 T_r 和 G_s 分别仅为 30% 的 27.18%、36.51% 和 39.61%,仅为 CK 时的 44.07%、78.11%、60.70%。

表 8 光响应参数差异的双因子方差分析

Table 8 Double factor variance analysis of shading and drought on photosynthesis light response parameter

项目 Item	指标 Index	光饱和点 LSP	光补偿点 LCP	最大净光合速率 P_{nmax}
遮阴 × 干旱 Shading × drought	F	3.781	2.047	5.846
	P	0.022	0.046	0.002
遮阴 Shading	F	25.324	11.214	38.369
	P	<0.001	<0.001	<0.001
干旱 Drought	F	23.368	86.137	77.135
	P	<0.001	<0.001	<0.001

表 9 遮阴和干旱对光合参数的影响差异

Table 9 Effect of different shading and drought on photosynthetic parameters

指标 Index	干旱胁迫 Drought stress	遮阴度 Shade degree				
		0%	10%	30%	50%	70%
光合速率 P_n [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	W_0	6.49 ± 0.56Bbc	7.26 ± 1.15Cb	10.52 ± 0.75Aa	5.16 ± 0.38Ac	2.86 ± 0.79Bd
	W_1	7.56 ± 0.54Ab	10.29 ± 0.62Aa	9.58 ± 2.00Aa	4.14 ± 0.49Ac	3.36 ± 0.12ABc
	W_2	5.19 ± 0.96Cb	8.74 ± 0.22Ba	8.15 ± 0.49Aa	4.60 ± 1.42Ab	4.15 ± 0.61Ab
	W_3	2.43 ± 0.48Dbc	3.02 ± 0.51Db	5.07 ± 0.65Ba	2.17 ± 0.52Bbc	1.65 ± 0.33Cc
气孔导度 G_s [$\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	W_0	5.39 ± 0.58Bc	7.49 ± 1.52Ab	11.53 ± 0.75Aa	4.95 ± 0.17Ac	4.21 ± 0.52Ac
	W_1	6.07 ± 0.89Abc	7.38 ± 1.22Aab	8.50 ± 1.60Ba	5.48 ± 0.51Ac	4.50 ± 0.51Ac
	W_2	5.04 ± 0.64Bb	5.53 ± 0.49ABb	6.81 ± 0.69Ba	3.88 ± 0.22Bc	3.02 ± 0.00Bc
	W_3	2.87 ± 0.23Cb	3.61 ± 0.96Bb	4.52 ± 0.49Ca	1.06 ± 0.01Cc	1.03 ± 0.00Cc
蒸腾速率 T_r [$\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	W_0	8.83 ± 0.60Ab	11.84 ± 1.65Aa	13.53 ± 0.75Aa	8.41 ± 0.91Ab	5.36 ± 0.64Ac
	W_1	6.53 ± 0.76Bb	8.83 ± 0.68Ba	9.52 ± 0.22Ba	4.85 ± 0.11Bc	3.00 ± 0.24Bd
	W_2	3.51 ± 0.04Cc	4.72 ± 0.54Cb	6.84 ± 0.81Ca	2.49 ± 0.07Cd	1.20 ± 0.16Ce
	W_3	1.20 ± 0.25Db	2.73 ± 0.59Da	3.32 ± 0.54Da	1.55 ± 0.33Db	1.26 ± 0.40Cb
胞间 CO_2 浓度 C_i ($\mu\text{mol}/\text{mol}$)	W_0	352.58 ± 23.11Ac	265.25 ± 46.52Bd	223.45 ± 4.67Cd	488.47 ± 4.78Aa	436.20 ± 2.82Ab
	W_1	359.74 ± 57.73Aab	405.90 ± 34.50Aa	417.73 ± 31.42Aa	298.05 ± 38.04Bb	202.57 ± 32.88Cc
	W_2	252.91 ± 10.13Bb	261.96 ± 18.49Bb	268.62 ± 23.33Bb	248.29 ± 34.32Cb	316.14 ± 9.94Ba
	W_3	203.24 ± 3.67Cb	205.01 ± 2.96Cb	261.90 ± 16.21Ca	187.14 ± 17.00Cbc	174.05 ± 13.11Dc

遮阴和干旱对光合参数有显著的协同作用($P < 0.05$)(表9)。 $\leq 30\%$ 遮阴可缓解干旱引起 P_n 、 T_r 、 C_i 、 G_s 下降程度, $> 30\%$ 遮阴则加重了光合参数的下降趋势。干旱可减弱或加重遮阴对光合参数的影响,且干旱越重影响越大。严重干旱和严重遮阴($W_3 + 70\%$)协同作用下光合参数仅为CK的20%左右。

方差分析表明,遮阴或干旱对光合参数均有极显著影响($P < 0.01$)(表10),遮阴影响顺序为 $C_i > P_n > G_s > T_r$,干旱影响顺序为 $C_i > T_r > G_s > P_n$ 。遮阴和干旱对光合参数有极显著协同作用($P < 0.01$),作用顺序为 $T_r > C_i > P_n > G_s$ 。遮阴为影响 P_n 的主要因子,干旱为影响 G_s 、 C_i 和 T_r 的主要因子,遮阴和干旱对 T_r 的协同作用最大。

3 讨论

光强和水分是影响植物生长发育的重要生态因子。光是植物生命活动的原初能量和动力来源,也是植物形态构件的基本信号,对诱导、促进与调控植物的生长发育起重要作用。水是植物生命之源,是物质合成、转化和运输的重要载体。坡向、坡度、土壤性状及乔灌木的植物配置形式,常使边坡草坪植物受到干旱和遮阴胁迫,使引进的冷、暖季型草坪草种生长、更新、存活都面临巨大风险,若草种选择、建植技术及养护措施稍有失误,极易造成引进草种所建草坪退化与死亡,使边坡草坪的绿化、观赏和固土功能消失殆尽。关于遮阴或干旱单因子胁迫下,植物构件数量和生物量配置的变化进行了诸多研究,表明植物通过抬高叶片位置、变薄叶片厚度、增大叶片面积、改变叶片张角、减少分枝数、增大节间长、降低根长和根数等方式来应对遮阴胁迫^[9-13],通过减少叶片数量、降低叶片位置、缩小叶片面积、缩短节间长和茎长、增加根长和根数等方式应对水分胁迫^[14-16]。对乡土草坪植物菴草研究表明,遮阴或干旱对单叶面积、叶数、叶生物量和叶分配比均有显著影响($P < 0.05$)。菴草通过扩大叶面积和叶生物量分配比提升叶片的捕光能力,通过下部叶片死亡减少叶数应对遮阴胁迫;通过减少叶面积、叶数、叶生物量及分配比降低水分蒸散面积应对干旱胁迫。遮阴和干旱对菴草叶性状有显著协同作用($P < 0.05$),遮阴可缓解干旱引起的叶面积变小、生物量下降、分配比降低的症状,增大了菴草的生态适应能力和生长范围。但菴草通过减小叶数应对遮阴或干旱胁迫,可使植株充分利用有限资源、降低基本消耗率、增加其生存几率,但胁迫条件影响了新叶的分化和形成。叶数减少、更新减弱,为植物的后续生长蕴藏了潜在风险。适度遮阴和干旱协同作用显著增加了菴草的叶性状对外界胁迫的忍耐范围或适应能力,重度遮阴和重度干旱协同作用降低了菴草的分生再生能力,叶数减少比单一胁迫更为严重。在边坡草坪建植和养护时,要避免重度遮阴和重度干旱胁迫同时出现,导致分生再生能力下降使草坪退化或死亡现象的发生。

植物在改变叶性状的同时,常通过改变色素的含量和比例来调整光能的吸收和利用,维持正常光合的能量所需及防止过剩光能的过量积累^[17]。叶绿素是植物进行光合作用的物质基础与光敏催化剂,具有吸收和传递光量子的功能,其含量和比例是植物适应和利用环境因子的重要指标^[18]。诸多研究表明,遮阴条件下植物通过提高Chla、Chlb和Chla+b含量,以缓解光照不足给植株生长和光合作用带来的不利影响^[10]。遮阴导致红光比例降低,而蓝光散射聚集在荫蔽处^[19],常使Chla/b的比值降低^[20]。菴草的Chla、Chlb和Chla+b含量随遮阴度增大显著增加,Chla/b显著降低,符合这一规律。不同种类植物对弱光适应性差异较大^[21],有些植物叶绿素含量随遮阴度增加表现出先增后减的趋势^[22],菴草叶绿素含量在70%遮阴时达最大值,表明其具有极强的利用弱光能力或耐阴性。干旱胁迫下光合色素变化可反映植物对干旱的敏感度和抵御干旱的能力^[23]。诸多研究表明,干旱胁迫使光合器官的生理功能遭到破坏,叶绿素合成受阻,降解加快,导致随干旱度加重叶绿素含量迅速下降^[24-25],其中Chla/b对干旱更为敏感、降低更快^[26]。菴草Chla、Chlb和Chla+b含量随干旱胁迫加重逐步降低,而Chla/b

表10 光合参数差异的双因子方差分析

Table 10 Double factor variance analysis of shading and drought on photosynthetic parameters

项目 Item	指标 Index	光合速率 P_n	蒸腾速率 T_r	胞间CO ₂ 浓度 C_i	气孔导度 G_s
遮阴×干旱 Shading×drought	F	6.422	30.737	8.603	3.818
	P	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
遮阴 Shading	F	97.234	3.816	146.774	71.924
	P	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
干旱 Drought	F	82.585	99.167	412.961	92.355
	P	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

则逐步增加。是因为干旱胁迫使植物体内积累大量的活性氧,Chlb 对活性氧的反应比 Chla 更敏感下降更快^[27],Chlb 比 Chla 更易受胁迫生境的影响,植物通过增大 Chla/b 值以保证植物在逆境中的体内代谢活动。遮阴和干旱对 Chla 含量无显著协同作用($P>0.05$),对 Chlb 和 Chla+b 含量及 Chla/b 均有显著的协同作用($P<0.05$),遮阴缓解了干旱使叶绿素含量下降和 Chla/b 增加的症状。遮阴和干旱协同作用使 Chla、Chlb 和 Chla+b 含量水平较高,克服或缓解了干旱使 Chla/b 值显著增加,遮阴使 Chla/b 值显著降低的影响,使吸收光能的叶绿素 Chla 和传递光能的 Chlb 维持相对平衡,为光合作用奠定了相对稳定的色素基础。

在遮阴条件下,植物为了更好地适应弱光环境和充分利用有限光资源,会采取降低光补偿点(LSP)、光饱和点(LCP)和暗呼吸率的适应策略^[28-29],积累更多的干物质以提供生命活动的需要。通过比较不同遮阴度下 P_n 的变化,可反映植物对弱光适应性的大小和耐阴性的强弱。遮阴对 $\geq 100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照强度下苳草的 P_n 有显著影响($P<0.05$),对 LSP、LCP 和 $P_{n\text{max}}$ 有极显著影响($P<0.01$)。随遮阴度增加 $\geq 100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照强度 P_n 、LSP、LCP 和 $P_{n\text{max}}$ 显著下降。干旱条件下,植物通过关闭气孔或降低光合器官活性影响光合作用电子传递方式^[30],影响植物的光合速率及光能的吸收和转化效率等^[31]。轻度干旱主要通过气孔调节,中重度干旱主要通过非气孔限制,改变植物的光合能力。干旱影响光系统 II (PS II) 对光能捕获、吸收、电子传递和热耗散等一系列过程^[32],植物通过信号传递启动各种生理生化机制应对干旱胁迫^[33]。降低光响应曲线特征参数是植物应对干旱的常见策略^[34-35]。干旱显著使光照强度 $\geq 50 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时苳草的 P_n 降低,随干旱加重,LSP 和 $P_{n\text{max}}$ 显著逐步下降,LCP 先降后升。遮阴和干旱协同作用比遮阴或干旱更进一步降低了苳草的 LSP、LCP 和 $P_{n\text{max}}$,干旱可使遮阴下苳草 LSP 和 LCP 进一步降低,适度遮阴可降低或抵消干旱对光响应能力的影响。光响应过程的测定与模拟分析是研究植物光合生理生态学重要方法,通过拟合获得 LSP、LCP、 $P_{n\text{max}}$ 、表观量子效率和暗呼吸速率等参数,分析植物光合机构的运转状况及对光生境的适应性等特征^[36]。目前常通过指数函数、直角双曲线、非直角双曲线和直角双曲线修正模型对光响应曲线进行拟合,对几种模型拟合结果准确度的评价大相径庭^[37-39]。本试验中,CK 的拟合光饱和点为 $1080 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,与实测 P_n 最大值的光强 $1400 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 差距较大,准确性与采用的拟合模型与环境条件有关。苳草的光响应参数显著受水分、光照等生态因子影响,或许还受植物种类、发育阶段、光源设置、拟合模型等诸多因素影响,待于系统化进行研究。

苳草具有极强的捕获和利用光的能力,可利用 $\geq 50 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的光照强度进行光合作用,但 P_n 、 T_r 、 C_i 和 G_s 显著受生境条件的影响。遮阴在降低光照强度的同时,也改变了植株微生境中的气温、土温和叶表温度,改变了空气湿度、土壤水分含量及叶片蒸散速率,从而影响了植物叶面积、叶片厚度、气孔大小、光合色素含量及对光敏感度和光响应能力。诸多研究,只关注遮阴对光照强度改变,引起 P_n 、 T_r 、 C_i 和 G_s 等光合参数的变化,而很少考虑遮阴引起植物自身结构变化,及微生境中温度、湿度、空气流通差异对光合参数的影响。本试验,长期在不同遮阴度下培养,苳草叶性状、叶绿素含量、光响应能力差异较大,致使 P_n 、 T_r 、 C_i 和 G_s 显著受遮阴度的影响,表现出明显的阈值响应特征,30%遮阴 P_n 、 T_r 和 G_s 显著高于其他处理。干旱对光合参数的影响,因物种、生育时期和生态环境因子的不同而出现差异,适度干旱可提高植物的光合能力^[40-41]。干旱通过改变水分吸收和器官间水分和物质分配,对植株的叶片形态、光合色素、激素和酶活性产生影响。短期或轻度干旱下植物叶片水势降低、气孔关闭、降低 CO_2 摄取量使光合作用降低^[42],苳草在轻度干旱下 T_r 显著下降, C_i 变化不大, P_n 和 G_s 显著增大,与野生苳草叶布满绒毛,喜在较早环境中分布特点相符,充足水分或许对苳草就是一种胁迫。超过抗旱阈值的重度干旱使苳草的 P_n 、 T_r 、 C_i 和 G_s 显著降低。遮阴和干旱对光合参数有显著的协同作用, $\leq 30\%$ 遮阴和轻中重度的干旱结合,比单独遮阴或干旱处理对苳草的 P_n 、 T_r 、 C_i 、 G_s 影响小, $>30\%$ 遮阴和重度干旱则加重了胁迫的危害度。

4 结论

苳草能依据遮阴度或干旱胁迫度,进行叶面积、叶数、叶生物量和分配比的适应性自我调节。遮阴和干旱对叶面积、生物量和分配比有极显著协同作用,遮阴可缓解干旱引起叶面积和生物量的下降幅度,但加重了叶数减少。遮阴是影响叶性状的最大因素,协同作用对叶面积、叶数和分配比影响较大,干旱对生物量影响较大。

芎草能依据生境条件,改变叶绿素含量和色素比例,提高吸收和利用光能的色素基础。随遮阴度增加叶绿素含量逐步增加,随干旱胁迫加重叶绿素含量逐步降低。遮阴和干旱对 Chlb、Chla+b、Chla/b 均有显著协同作用,遮阴可缓解干旱使叶绿素含量下降的程度,干旱可抵消遮阴使叶绿素增加的趋势。遮阴是影响叶绿素含量和比例的主要因子,干旱次之,协同作用较小。

芎草可利用 $\geq 50 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照强度光合作用,光强 $1400 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时 P_n 最大。遮阴是影响 P_n 的最大因子,光强次之,干旱较小。遮阴、干旱和协同作用对光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)和最大净光合速率($P_{n\text{max}}$)有显著影响。协同作用比单一胁迫对光响应参数影响更大,适度遮阴降低或抵消了干旱使 $P_{n\text{max}}$ 下降的表现,过度遮阴加重了 $P_{n\text{max}}$ 下降程度。LSP 受遮阴影响最大,干旱次之; $P_{n\text{max}}$ 和 LCP 主要受干旱影响,遮阴次之。

芎草能通过调整光合参数适应遮阴或干旱生境条件。随遮阴度增加 P_n 、 T_r 和 G_s 先增后减,随干旱度增加 C_i 和 T_r 逐步下降, P_n 和 G_s 先增后减。 $\leq 30\%$ 遮阴可缓解干旱引起 P_n 、 T_r 、 C_i 、 G_s 下降程度, $>30\%$ 遮阴则加重了光合参数的下降趋势。遮阴为影响 P_n 的主要因子,干旱为影响 G_s 、 C_i 和 T_r 的主要因子,遮阴和干旱对 T_r 的协同作用最大。

总之,芎草可依据遮阴、干旱或协同作用的胁迫程度,通过调节叶数量和质量性状,改变叶绿素含量与比例,为植株提供适应生境的光合作用叶基础和色素基础。芎草可依据光照强度、遮阴度、干旱度调整光合速率,采取适应立地条件的 LSP、LCP、 $P_{n\text{max}}$ 等光响应特征参数,保证植物具有极强的光响应能力。通过调整 P_n 、 T_r 、 C_i 、 G_s 等光合参数,充分利用有限生境资源完成光合作用,为植株生长发育提供能量。遮阴和干旱协同作用下,通过光合策略使植株能逐步适应或应对生境胁迫,扩大了芎草的生长能力、生境适应范围和抗逆潜力。

参考文献 References:

- [1] Zhao Y, Cai J, Li Y, *et al.* The analysis of the response of three cool season turf grasses to temperature and shade synergy. *Grassland and Livestock*, 2015, 2: 28-33.
赵艳, 蔡捡, 李莹, 等. 3种冷季型草坪草对温度与遮荫协同作用响应的差异性分析. *草业与畜牧*, 2015, 2: 28-33.
- [2] Zhao X J, Liu D H. Soil management and soil and water conservation of dryland farming in the purple hilly area of Sichuan. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2002, 16(5): 6-10.
赵燮京, 刘定辉. 四川紫色丘陵区旱作农业的土壤管理与水土保持. *水土保持学报*, 2002, 16(5): 6-10.
- [3] Liu J P. Effects of sectional slope on reproductive ramets quantitative characteristics and reproductive investment of wild *Arthraxon hispidus*. *Pratacultural Science*, 2013, 30(10): 1602-1607.
刘金平. 坡度对野生芎草分株特征及生殖分配的影响. *草业科学*, 2013, 30(10): 1602-1607.
- [4] Zeng X L, Wang D W, Liu J P, *et al.* Effects of slope aspect on apparent traits and chlorophyll content of three cool season turf species. *Pratacultural Science*, 2015, 32(11): 1823-1831.
曾晓琳, 王大伟, 刘金平, 等. 坡向对3种冷季型草坪草表观性状及叶绿素含量的影响. *草业科学*, 2015, 32(11): 1823-1831.
- [5] Liu J P, Zhang H Y. Study on the morphological diversity of wild *Arthraxon hispidus* in Nanchong. *Anhui Agricultural Sciences*, 2008, 36(12): 4926-4929.
刘金平, 张海燕. 南充地区野生芎草种质资源形态多样性研究. *安徽农业科学*, 2008, 36(12): 4926-4929.
- [6] Zhang X J, Cai J, Liu J P, *et al.* Analysis of component traits and biomass allocation of *Arthraxon hispidus* in different shading degree. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2015, 28(6): 2720-2725.
张小晶, 蔡捡, 刘金平, 等. 不同遮阴度对芎草构件性状和生物量分配影响的差异性分析. *西南农业学报*, 2015, 28(6): 2720-2725.
- [7] Zhou X, Qi D H, Jiang X B, *et al.* Study on the adaptation of *Arthraxon hispidus* stem to different degrees rocky desertification habitats. *Journal of Southwest University: Natural Science Edition*, 2016, 38(11): 40-49.
周旭, 齐代华, 蒋宣斌, 等. 不同程度石漠化生境中矛叶芎草茎形态适应性研究. *西南大学学报: 自然科学版*, 2016, 38(11): 40-49.
- [8] Xiong Q E. *Plant Physiology Experiment Teaching Materials*[M]. Chengdu: Sichuan Science and Technology Publishing House, 2003.
熊庆娥. *植物生理实验教材*[M]. 成都: 四川科学技术出版社, 2003.
- [9] Ferree D C, McCartney S J, Scurlock D M. Influence of light on fruit set of french hybrid grapes. *Hortsciencea Publication of*

the American Society for Horticultural Science, 1998, 33(3): 510-511.

- [10] Bell G E, Danneberger T K, McMahon M J. Spectral irradiance available for turfgrass growth in sun and shade. *Crop Science*, 2000, 40(1): 189-195.
- [11] Liu J P, You M H, Duan J, *et al.* Plasticity of reproductive strategy of dioecious *Humulus scandens* in response to variation in water deficit stress. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, 24(3): 226-232.
刘金平, 游明鸿, 段婧, 等. 水分胁迫下雌雄异株植物葎草繁殖策略的可塑性调节. *草业学报*, 2015, 24(3): 226-232.
- [12] Zhang Z, Du G J, Ma F J, *et al.* The effects of shading on morphological and physiological indexes of five Leguminous forage species. *Pratacultural Science*, 2011, 28(7): 1296-1300.
张哲, 杜桂娟, 马凤江, 等. 遮阴对 5 种豆科牧草形态和生理指标影响的初探. *草业科学*, 2011, 28(7): 1296-1300.
- [13] Yin H, An Y, Chen Y J, *et al.* The effect of light intensity on morphological characteristic and growth index of *Trifolium repens* L. cv Lonping No. 1. *Chinese Journal of Grassland*, 2015, 37(5): 86-91.
尹慧, 安莹, 陈雅君, 等. 不同遮阴强度下白三叶形态特征和生长动态. *中国草地学报*, 2015, 37(5): 86-91.
- [14] Wang Q, Sun J X, An Y. The effect of the population properties and stress-tolerance physiological characteristics of zoysia grass under water stresses. *Acta Prataculturae Sinica*, 2009, 18(2): 33-38.
王齐, 孙吉雄, 安渊. 水分胁迫对结缕草种群特征和生理特性的影响. *草业学报*, 2009, 18(2): 33-38.
- [15] Jin B H. Research On Drought Stress Affect Morphological and Physiological Characteristic of Different Cultivars of Bluegrass[D]. Haerbin: Northeast Agricultural University, 2009.
金不换. 干旱胁迫对不同品种早熟禾形态和生理特性影响的研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2009.
- [16] Tian Y, Zhang H H, Zhang X L, *et al.* The relationship between leaf anthocyanin content and chlorophyll fluorescence, as well as excited energy distribution during leaf expansion of *Syringa oblata* Lindl. *Journal of Nanjing Forestry University: Natural Sciences Edition*, 2014, 38(1): 59-64.
田野, 张会慧, 张秀丽, 等. 紫丁香叶片发育过程中花色素苷含量与叶绿素荧光和激发能分配的关系. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2014, 38(1): 59-64.
- [17] Cao L J, Liu B C, Tang W B, *et al.* Effect of shading on leaf area and chlorophyll contents of *Hosta plantaginea*. *Chinese Horticulture Abstracts*, 2011, 27(8): 12-13.
曹良军, 刘宝臣, 唐伟斌, 等. 遮阴对玉簪叶绿素含量和叶面积的影响. *中国园艺文摘*, 2011, 27(8): 12-13.
- [18] Liu Y Q, Sun X Y, Wang Y, *et al.* Effects of shades on the photo synthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Urtica dioica*. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(8): 3457-3464.
刘悦秋, 孙向阳, 王勇, 等. 遮荫对异株荨麻光合特性和荧光参数的影响. *生态学报*, 2007, 27(8): 3457-3464.
- [19] Wang J H, Ren S F, Shi B S, *et al.* Effects of shades on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Forsythia suspensa*. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(7): 1811-1817.
王建华, 任士福, 史宝胜, 等. 遮荫对连翘光合特性和叶绿素荧光参数的影响. *生态学报*, 2011, 31(7): 1811-1817.
- [20] Zhang B B, Jiang W B, Weng M L, *et al.* Research progress on photosynthetic characteristics of horticulture and landscape tree species under shading condition. *Nonwood Forest Research*, 2009, 27(3): 115-119.
张斌斌, 姜卫兵, 翁忙玲, 等. 遮阴对园艺园林树种光合特性的影响. *经济林研究*, 2009, 27(3): 115-119.
- [21] Huang R, Li Y L, Zhang J M, *et al.* Influences of different illumination treatments on physiological and biochemical characteristics of Pink Reineckia. *Hunan Agricultural Sciences*, 2009, (3): 36-38.
黄睿, 李炎林, 章金盟, 等. 不同光照处理对吉祥草生理生化特性的影响. *湖南农业科学*, 2009, (3): 36-38.
- [22] Xu X N. Influence of water stress on some physiological characteristics of *Edgeworthia chrysantha*. *Journal of Anhui Agricultural University*, 1995, (1): 42-47.
徐小牛. 水分胁迫对三桠生理特性的影响. *安徽农业大学学报*, 1995, (1): 42-47.
- [23] Shen Y, Xie Y Z. Infect of chloropnyll content and WSD of alfalfa and corrbled relations under drought stress. *Journal of Ningxia Agricultural College*, 2004, 25(2): 25-28.
沈艳, 谢应忠. 干旱对紫花苜蓿叶绿素含量与水分饱和和亏缺的影响. *宁夏农学院学报*, 2004, 25(2): 25-28.
- [24] Zhang J Z, Zhang Q Y, Sun G F, *et al.* Effects of drought stress and re-watering on growth and photosynthesis of hosta. *Acta Prataculturae Sinica*, 2014, 23(1): 167-176.
张金政, 张起源, 孙国峰, 等. 干旱胁迫及复水对玉簪生长和光合作用的影响. *草业学报*, 2014, 23(1): 167-176.
- [25] Zhao J, Bai J, Pan Q H, *et al.* Study on changes regularity of chlorophyll contents in different *Sabina chinensis* L. varieties during drought stress. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2007, 23(3): 236-239.
赵瑾, 白金, 潘青华, 等. 干旱胁迫下圆柏不同品种(系)叶绿素含量变化规律. *中国农学通报*, 2007, 23(3): 236-239.
- [26] Chen M C. Seeds Physiological Bourgeon and Seedlings Physiological Response to the Drought and Illumination Stressing of *Ardisia crenata* Sims[D]. Ya'an: Sicuan Agricultural University, 2009.

- 陈暮初. 朱砂根种子萌发生理及苗木对干旱和光照胁迫的生理响应[D]. 雅安: 四川农业大学, 2009.
- [27] Liu Y A. Physio-ecological Response of *Jatropha curcas* L. Seedlings Under Different Nitrogen, Potassium and Shade Level to Drought Stress in Panzhihua-Xichang Dry-Valley Area[D]. Ya'an; Sichuan Agricultural University, 2011.
刘永安. 在不同氮、钾施用量和遮阴条件下麻疯树幼苗对干旱的生理生态响应[D]. 雅安: 四川农业大学, 2011.
- [28] Xu Z D, Lin X Z, Jiang T. Shading with growth, physiological indexes, biochemical indexes of three ground-cover plants. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 2010, 27(1): 69-75.
徐召丹, 林夏珍, 蒋挺. 遮光对3种地被植物生长和生理生化的影响. *浙江农林大学学报*, 2010, 27(1): 69-75.
- [29] Tao Z Y, Zou Q. Effects of strong irradiance and shortly elevated CO₂ concentrations on photosynthetic efficiencies in maize and soybean leaves. *Acta Botany Boreal-Occident Sinica*, 2005, 25(2): 244-249.
陶宗娅, 邹琦. 强光和短期高浓度 CO₂ 对玉米和大豆光能转化效率的影响. *西北植物学报*, 2005, 25(2): 244-249.
- [30] Blum A. Crop response to drought and the interpretation of adaptation. *Plant Growth Regulation*, 1996, 20(2): 135-148.
- [31] Zhang H H, Zhang X L, Xu N, *et al.* Effects of exogenous CaCl₂ on the functions of flue-cured tobacco seedlings leaf photosystem II under drought stress. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, 22(5): 1195-1200.
- [32] Deng Z Y, Zhang Q, Xin J W, *et al.* Progress in response of arid eco-environment and water resource to global warming. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2008, 30(1): 57-63.
- [33] Han G, Zhao Z. Light response characteristics of photosynthesis of four xerophilous shrubs under different soil moistures. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(15): 4019-4026.
韩刚, 赵忠. 不同土壤水分下4种沙生灌木的光合光响应特性. *生态学报*, 2010, 30(15): 4019-4026.
- [34] Lu Y Y, Ma H C, Li H M, *et al.* Light response characteristics of photosynthesis of transgenic sweet potato under drought stress. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(7): 2155-2160.
陆燕元, 马焕成, 李昊民, 等. 土壤干旱对转基因甘薯光合曲线响应的影响. *生态学报*, 2015, 35(7): 2155-2160.
- [35] Chen Z Y, Peng Z S, Yang J, *et al.* A mathematical model for describing light-response curves in *Nicotiana tabacum* L. *Photosynthetica*, 2011, 49(3): 467-471.
- [36] Zhao L, He Y X, Wei Y L, *et al.* Light response characteristics of photosynthesis of *Paspalum notatum* and its simulation under soil water stress in dry-hot valley. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2016, 32(17): 115-121.
赵丽, 贺玉晓, 魏雅丽, 等. 干热河谷区土壤水分胁迫下扭黄茅光合作用光响应过程及其模拟. *中国农学通报*, 2016, 32(17): 115-121.
- [37] Ye Z P, Yu Q. A review on modeling of responses of photosynthesis to light. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 32(6): 1356-1361.
叶子飘, 于强. 光合作用光响应模型比较. *植物生态学报*, 2008, 32(6): 1356-1361.
- [38] Qian L W, Zhang X S, Yang Z J, *et al.* Comparison of different light response models for photosynthesis. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2009, 27(2): 197-203.
钱莲文, 张新时, 杨智杰, 等. 几种光合作用光响应典型模型比较研究. *武汉植物学研究*, 2009, 27(2): 197-203.
- [39] Xia X X, Zhang S Y, Zhang G C, *et al.* Effects of soil moisture on the photosynthetic light reaction of *Rosa xanthina* L. in a loesshilly region. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(16): 5142-5149.
- [40] Deng Y P, Lei J P, Pan L, *et al.* Model fitting of photosynthetic light-response curves in different quercus variabilis provenances and its parameter comparison. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, 35(2): 387-394.
邓云鹏, 雷静品, 潘磊, 等. 不同种源栓皮栎光响应曲线的模型拟合及参数比较. *生态学杂志*, 2016, 35(2): 387-394.
- [41] Wen C P, Li W, Qi Z P, *et al.* Effects of water stress on the growth of *Pennisetum purpureum*. *Acta Prataculturae Sinica*, 2012, 21(4): 72-78.
温翠平, 李威, 漆智平, 等. 水分胁迫对王草生长的影响. *草业学报*, 2012, 21(4): 72-78.
- [42] Dai Y J, Shen Z G, Liu Y, *et al.* Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, 65(3): 177-182.