

# 灌浆期不同株龄老芒麦旗叶对光照强度的响应及光合基础环境指标差异

金鑫<sup>1</sup>, 祁娟<sup>1</sup>, 刘文辉<sup>2</sup>, 吴召林<sup>1</sup>, 杨航<sup>1</sup>, 宿敬龙<sup>1</sup>, 李明<sup>1</sup>

(1. 甘肃农业大学草业学院, 草业生态系统教育部重点实验室, 甘肃省草业工程实验室, 中-美草地畜牧业可持续发展研究中心, 甘肃 兰州 730070; 2. 青海省畜牧兽医科学院, 青海省青藏高原优良牧草种质资源利用重点实验室, 青海 西宁 810016)

**摘要:** 利用人工模拟光源研究了在高寒区同一生境下, 不同株龄老芒麦旗叶净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $Tr$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )、气孔限制值( $L_s$ )及水分利用效率(WUE)随光照增强的响应差异, 同时分析各株龄老芒麦旗叶的光合基础环境指标差异。结果表明: 株高由高到低为 3 株龄 > 4 株龄 > 5 株龄, 且各株龄间差异显著( $P < 0.05$ ); 4 株龄老芒麦旗叶的叶长和叶面积均较大, 且与 3 株龄或 5 株龄差异显著( $P < 0.05$ )。在 200~2 000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  光子量照度, 各株龄老芒麦旗叶  $P_n$  和  $Tr$  均为 3 株龄 > 4 株龄 > 5 株龄, 且二者呈极显著正相关关系( $P < 0.01$ )。  $P_n$  与  $G_s$  或  $L_s$  呈极显著正相关,  $P_n$  与  $C_i$  呈极显著负相关( $P < 0.01$ )。主要受气孔限制因素的影响, 3 和 4 株龄老芒麦旗叶分别在光子量照度为 1 200 和 1 000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时出现光抑制现象, 而 5 株龄在 800  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时, 主要受到非气孔限制因素影响表现为光抑制。光子量照度极显著影响旗叶  $P_n$  和  $G_s$  ( $P < 0.01$ ), 株龄极显著影响  $C_i$  ( $P < 0.01$ ), 二因素共同作用时, 显著影响老芒麦旗叶  $P_n$  和  $G_s$  ( $P < 0.05$ )。

**关键词:** 老芒麦; 光子量照强度; 株龄; 光合特性

**中图分类号:** S543.9    **文献标志码:** A    **文章编号:** 1009-5500(2021)04-0102-09

**DOI:** 10.13817/j.cnki.cyycp.2021.04.014



老芒麦(*Elymus sibiricus*)为禾本科披碱草属植物, 原产于我国高原地区, 凭借其抗寒、抗冻和高产等特性, 对高寒生境有极强的适应性, 成为了青藏高原天然草地和高寒牧区人工草地的优势草种<sup>[1-2]</sup>。在青藏高原地区草地退化生态系统中, 为解决草地生产力不足和草地生态恶化问题, 采取大力发展人工草地的措施, 其中老芒麦有着重要作用。但近年研究发现, 高寒区人工披碱草草地在第 4 年呈现由生产稳定性急剧向生态稳定性转化, 即明显退化趋势<sup>[3]</sup>。亦有研究发现

老芒麦最佳利用年限为 2~4 年, 此时产量也最大, 随后出现下降趋势<sup>[4]</sup>。这些因素限制了多年生牧草在高寒天然草地改良与人工草地可持续发展中的应用与推广。

目前, 关于密度<sup>[5]</sup>、施肥<sup>[6]</sup>、添加外源激素<sup>[7]</sup>等栽培措施对老芒麦生殖枝数、种子和草产量及营养品质的研究较多<sup>[8]</sup>。光合作用贯穿植物整个生命活动, 也是老芒麦生产力的关键生理基础。老芒麦的光合性能直接或间接地影响着物质的合成、积累和分配。关于老芒麦光合生理的研究集中在光合特性<sup>[9]</sup>、光合日变化<sup>[10]</sup>、行距与光合的关系<sup>[11]</sup>及不同叶位叶片的光合特性<sup>[12]</sup>等。对白芷(*Angelica dahurica*)<sup>[13]</sup>、甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)<sup>[14]</sup>、紫花苜蓿(*Medicago sativa*)<sup>[15]</sup>等植物的研究表明, 不同生长年限的植物叶片光合特性存在差异且不同年限对光强敏感性也不同。但在高寒区同一生境下不同生长年限的老芒麦光合特

**收稿日期:** 2020-09-03; **修回日期:** 2020-09-14

**基金项目:** 国家自然科学基金(31660684); 青海省科技厅重点实验室发展专项(2020-ZJ-Y03); 国家牧草产业技术体系(CARS-34)

**作者简介:** 金鑫(1996-), 男, 甘肃永靖人, 在读硕士。

E-mail: hairhair2015@hotmail.com

祁娟为通讯作者。E-mail: qijuan@gsau.edu.cn

性的差异鲜见报道。鉴于此,本研究选取高寒区同一生境下 3、4、5 株龄的青牧 1 号老芒麦为研究对象,通过模拟有效光辐射,测定不同株龄老芒麦旗叶的光合参数差异,分析老芒麦株龄对叶片光响应能力的影响;同时通过测定不同株龄老芒麦株高和叶片形态参数及 SPAD 值,分析各株龄老芒麦叶片的基础光合环境差异,探讨高寒区不同株龄老芒麦对环境光合特性的响应,旨在从光合生理角度为延长高寒区人工建植老芒麦利用年限提供理论依据。

表 1 试验地土壤理化性状

Table 1 Physical and chemical properties of soil

pH	有机质/%	全氮/ (g · kg <sup>-1</sup> )	全钾/ (g · kg <sup>-1</sup> )	全磷/ (g · kg <sup>-1</sup> )	速效氮/ (mg · kg <sup>-1</sup> )	速效钾/ (mg · kg <sup>-1</sup> )	速效磷/ (mg · kg <sup>-1</sup> )
8	2.93	1.22	7.73	0.41	68.19	213.87	10.53

## 1.2 试验材料与设计

于 2019 年选取种植年限分别为 3 a、4 a 和 5 a 的“青牧 1 号”老芒麦人工草地为研究对象,小区设置 3 次重复,每个小区面积为 4 m × 5 m,播种深度 3 cm,行距 30 cm、条播,播种量为 45 kg/hm<sup>2</sup>,仅播种当年施肥,其余生长年份均不施肥,自然降水无灌溉,每年定期人工清除杂草,并在种子完熟前收割种子。

各处理依次为:1)3 a,人工建植 3 a 的老芒麦草地,2017 年建植;2)4 a,人工建植 4 a 的老芒麦草地,2016 年建植;3)5 a,人工建植 5 a 的老芒麦草地,2015 年建植。

由于不同株龄老芒麦样地内个体发育存在差异,且不同株龄老芒麦达到同一生育时期的时间也不一致。因此以老芒麦样地 70% 植株处在同一生育时期为标准,计有该样地生育时期。于 7 月 23~8 月 20 日分别在 3、4、5 株龄老芒麦样地进入灌浆期时,选择晴朗无风的早晨于 9:00—11:00,利用 LI-6400 便携式光合仪测定不同生长年限老芒麦叶片的气体交换参数。每小区分别选择 10 株健康、光照均匀且长势一致的老芒麦旗叶进行测定,设置光子量照度为 0, 50, 200, 600, 800, 1 000, 1 200, 1 400, 1 600, 1 800, 2 000 μmol/(m<sup>2</sup> · s) 共 11 个内置光源,测旗叶的净光合速率  $P_n$  (net photosynthetic rate)、蒸腾速率  $T_r$  (transpiration rate)、气孔导度  $G_s$  (stomatal conductance) 和胞间 CO<sub>2</sub> 浓度  $C_i$  (intercellular CO<sub>2</sub> concentration) 等光合参数,并计算气孔限制值  $L_s$  (stomatal limit value),  $L_s = 1 - C_i/C_a$  ( $C_a$  为大气中 CO<sub>2</sub> 浓度),水分利用率

## 1 材料和方法

### 1.1 试验地概况

试验地位于青海省海北州国家草品种区域试验站(海晏),坐标为 E 100°85', N 36°45', 平均海拔 3 154 m,属高原大陆性气候。寒冷期长,无绝对无霜期,年均温 0.6 °C;年降水量为 369~403 mm,集中于 7、8 和 9 月。土壤类型为栗钙土,该试验区土壤理化性质<sup>[16]</sup>如表 1 所示:

WUE(water use efficiency),  $WUE = P_n/T_r$ 。待光合参数测定完成后,继续测定该叶片的光合基础环境参数,包括株高、叶长、叶宽、叶面积及 SPAD 值。测定 SPAD 值时,利用手持式 SPAD-502? Plus(原产自日本),每片叶片中部随机选取 3 点,每点重复 3 次,求平均值作为该叶片的 SPAD 值。

### 1.3 测定指标和方法

株高:用卷尺测定根茎基部至离生长点最近的展开叶顶端的绝对高度为株高。

叶片性状:用直尺测量旗叶的叶长、叶宽(最宽处),单叶面积=叶长×叶宽×叶面积系数(0.75)<sup>[17]</sup>。

单位叶面积光合参数:  $P_{\text{单}} = \frac{2}{W} \times P_{\text{测}}$

$P_{\text{单}}$  表示单位叶面积光合速率,  $P_{\text{测}}$  为仪器叶室宽度,  $W$  表示叶片宽度<sup>[18]</sup>。

### 1.4 数据处理

利用 Microsoft Excel 2016 和 R 整理数据并绘制图表;用 SPSS 19.0 对光合参数进行交互双因素方差分析和单因素 ANOVA 分析处理, LSD 法进行多重比较 ( $P < 0.05$ )。以平均值 ± 标准误表示。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同株龄老芒麦叶片的光合基础环境指标差异

老芒麦株高随着生长年限延长显著降低 ( $P < 0.05$ ), 4 a 和 5 a 老芒麦较 3 a 分别降低 10.54% 和 24.50%; 4 a 叶长显著增大 ( $P < 0.05$ ), 3 a 和 5 a 间无显著差异; 4 a 叶宽最大, 达到 0.87 cm, 较 3 a 和 5 a 分

别增加了 19.18%和 40.32%,且各株龄叶片间差异显著( $P<0.05$ );4 a 叶片的叶面积与 3 a 或 5 a 差异显著

( $P<0.05$ ),3 a 和 5 a 无显著差异;各株龄叶片间 SPAD 值无显著差异( $P<0.05$ )(表 2)。

表 2 不同株龄老芒麦叶片的光合基础环境指标多重比较

Table 2 Multiple comparisons of the photosynthetic basal environment of the leaves with different plant ages of *Elymus sibiricus*

株龄/a	株高/cm	叶长/cm	叶宽/cm	叶面积/cm <sup>2</sup>	SPAD 值
3	136.02±0.64 <sup>a</sup>	10.32±0.33 <sup>b</sup>	0.73±0.04 <sup>b</sup>	5.70±0.46 <sup>b</sup>	25.95±0.43 <sup>a</sup>
4	121.68±0.79 <sup>b</sup>	13.60±0.45 <sup>a</sup>	0.87±0.03 <sup>a</sup>	8.92±0.59 <sup>a</sup>	28.17±0.78 <sup>a</sup>
5	102.70±1.80 <sup>c</sup>	9.56±0.31 <sup>b</sup>	0.62±0.03 <sup>c</sup>	4.51±0.32 <sup>b</sup>	26.59±1.02 <sup>a</sup>

注:同列不同小写字母间差异显著( $P<0.05$ ),下同

## 2.2 老芒麦叶片光合参数随株龄和光照强度的变化响应

2.2.1 净光合速率( $P_n$ )和蒸腾速率( $T_r$ ) 不同株龄老芒麦叶片  $P_n$  对模拟光强变化的响应过程可区分为 4 个不同阶段:1)在  $PAR<200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  条件下, $P_n$  随光子量照度升高而线性增高(图 1-A);2) $P_n$  随光子量照度升高而缓慢增高;3)在不同光子量照度下,均出现  $P_n$  下降;4) $P_n$  随光子量照度进一步升高均再次增高。在  $0\sim 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  的光子量照度下,不同株龄老芒麦叶片  $P_n$  均对光照响应敏感。在  $800\sim 1200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  光子量照度下,5 a 叶片  $P_n$  出现降低趋势,同样 3、4 a 叶片分别在  $1200\sim 1400$  和  $1000\sim 1400 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  光子量照度下存在一致现象,说明有光抑制现象,不同株龄叶片间差异表现为  $P_n$  初次降低时,高株龄的叶片较低龄光子量照度更小,且达到  $P_n$  最低点时,3 a 和 4 a 叶片光子量照度均在  $1400 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,5 a 叶片在  $1200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。总体上, $0\sim 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  的光子量照度,4 a 老芒麦叶片的净光合速率较高, $200\sim 2000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  光子量照度,不同株龄老芒麦叶片净光合速率大小顺序为  $3 a>4 a>5 a$ 。各株龄老芒麦叶片  $T_r$  随光照强度的变化趋势与  $P_n$  一致(图 1-B),且在  $200\sim 2000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  光子量照度, $T_r$  值由高到低顺序也相同。

2.2.2 气孔导度( $G_s$ )和胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ ) 不同株龄老芒麦叶片的  $G_s$  对光照强度的响应差异明显,可区分为 4 个阶段(图 1-C),变化趋势与  $P_n$  对光照强度的响应相一致:均有光强敏感期,缓慢增加期,光抑制期和再次增加期。总体上, $0\sim 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  的光子量照度,老芒麦株龄越高,其叶片的  $G_s$  对光照响应越

敏感, $200\sim 2000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  光子量照度,不同株龄老芒麦叶片的  $G_s$ ,大小顺序和  $P_n$  相一致。相同株龄老芒麦叶片随着光照强度的增加,总体呈现随  $P_n$  增高, $C_i$  降低的趋势,但并非完全呈相反对应关系(图 1-D)。首先光子量照度在  $0\sim 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时光合作用增强, $\text{CO}_2$  消耗增大,导致  $C_i$  急剧下降,其次,随光照强度增大, $P_n$  缓慢增高,3 a 和 5 a 叶片  $C_i$  呈现增高趋势,4 a 叶片  $C_i$  存在波动,再者,随光强增大,均出现光抑制时, $P_n$  降低,同时 3 a 和 4 a 叶片  $C_i$  缓慢降低,而 5 a 叶片  $C_i$  增高,最后,随光照强度增大而光合作用增强时, $C_i$  再次降低。总体上, $0\sim 2000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  的光子量照度内,不同株龄老芒麦叶片的  $C_i$ ,大小顺序为  $4 a>5 a>3 a$ 。

2.2.3 气孔限制值( $L_s$ )和水分利用率( $WUE$ ) 不同株龄老芒麦叶片的  $L_s$  对光照强度的响应各有差异,总体趋势与  $C_i$  相反(图 1-E)。光子量照度  $<200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时,气孔导度增大,光合作用增强, $C_i$  降低,对应  $L_s$  增大;当各株龄叶片出现光抑制时, $P_n$  和  $G_s$  均降低,3 a 和 4 a 叶片, $C_i$  降低而  $L_s$  增高,5 a  $C_i$  增高而  $L_s$  降低。在不同光照强度范围内,各株龄老芒麦的叶片水分利用率亦存在差异,在  $200\sim 2000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  光子量照度内,4 a 叶片  $WUE$  较高,在  $600\sim 800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  光子量照度内,5 a 的叶片  $WUE$  较高,3 a 叶片在  $800\sim 2000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  光子量照度下  $WUE$  较高(图 1-F)。

## 2.3 不同株龄老芒麦叶片光合因子间相关性分析

模拟光照强度下,3 个不同株龄老芒麦的叶片各光合因子相关分析(图 2)表明,净光合速率与气孔导

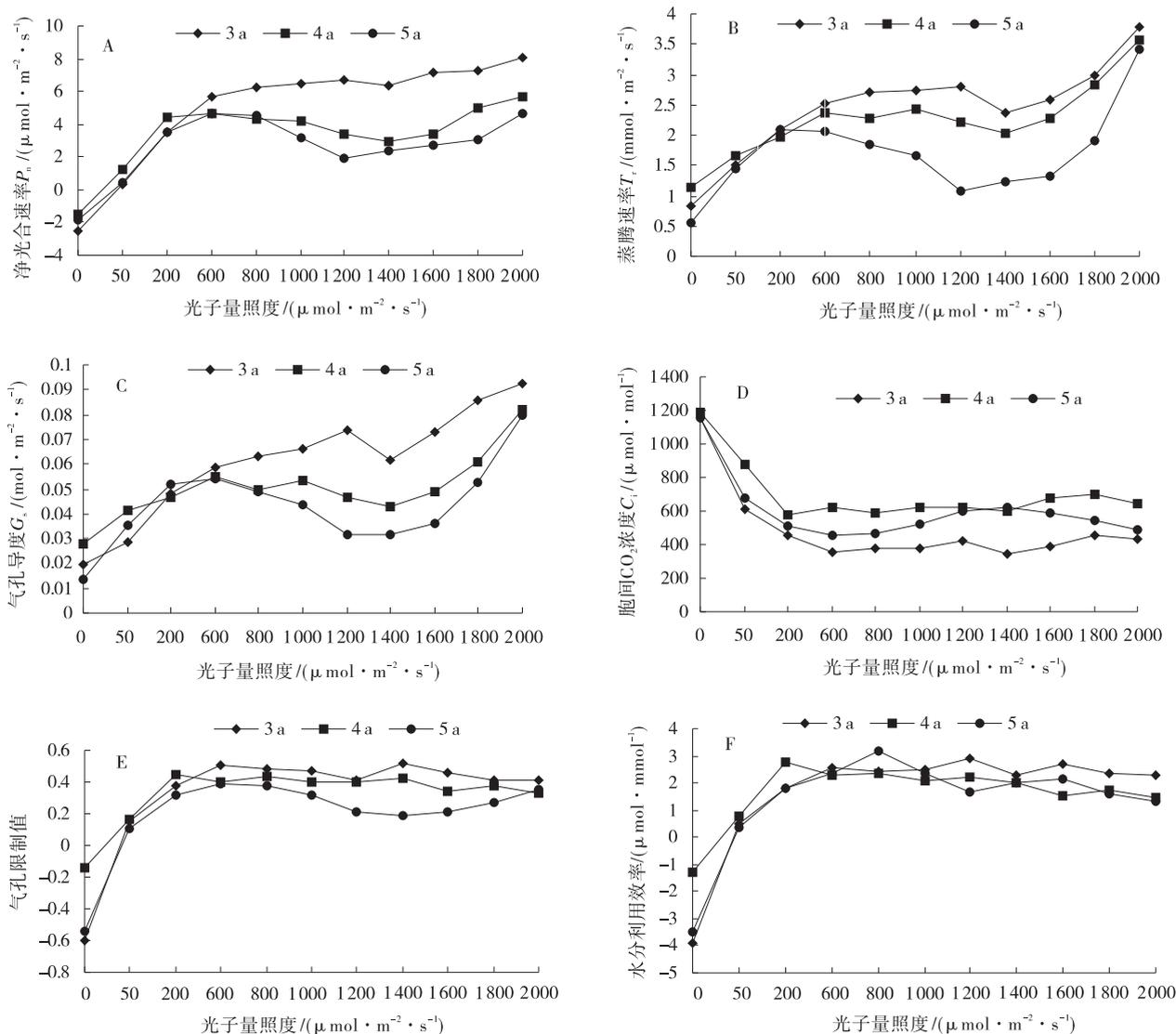


图 1 不同株龄和光强梯度下的光合参数

Fig. 1 Effects of plant age and light intensity on photosynthetic characteristics

度呈极显著正相关( $P < 0.01$ ), 相关系数  $3a > 4a$  和  $5a$ ; 蒸腾速率与胞间  $CO_2$  相关性不同株龄间存在差异,  $3a > 4a$  且极显著负相关,  $5a$  不显著; 气孔导度与水分利用率相关性不同株龄间存在差异,  $3a > 4a$  且极显著正相关,  $5a$  不显著; 胞间  $CO_2$  与净光合速率、蒸腾速

率和气孔导度相关性存在差异;  $C_i$  与  $P_n$ ,  $3$  个株龄均呈极显著负相关;  $C_i$  与  $T_r$ ,  $3a > 4a$  且极显著负相关,  $5a$  不显著;  $C_i$  与  $G_s$ ,  $3a$  和  $4a$  呈极显著负相关,  $5a$  不显著。气孔限制值与净光合速率呈极显著正相关, 相关系数  $3a > 5a > 4a$ ; 气孔限制值与胞间

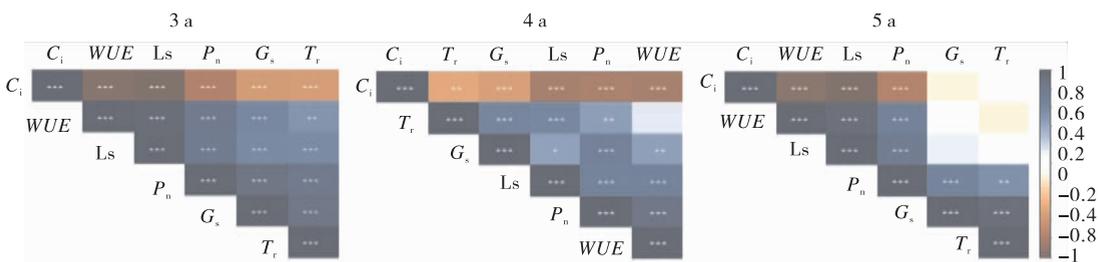


图 2 各株龄老芒麦叶片光合因子之间相关性分析

Fig. 2 Coefficient of correlation among  $P_n$ ,  $T_r$ ,  $G_s$ ,  $C_i$ ,  $L_s$  and  $WUE$  of the leaves in *E. sibiricus* with different plant age

注: \*\*\*相关显著性水平为 0.001; \*\*相关显著性水平为 0.01; \* 相关显著性水平为 0.05

CO<sub>2</sub>呈极显著负相关,相关系数 3 a 和 5 a > 4 a;水分利用率和气孔限制值呈显著负相关( $P < 0.05$ )。

## 2.4 株龄和光照对老芒麦叶片光合参数的影响

不同株龄老芒麦的叶片与光照强度共同作用对部分光合参数有显著影响( $P < 0.05$ ),影响大小顺序为  $P_n > G_s$ (表 3)。进一步分析表明,光照强度对光

合参数均存有极显著影响( $P < 0.01$ ),影响顺序为  $G_s > P_n > T_r > C_i$ ;株龄对部分光合参数有极显著影响( $P < 0.01$ ),主要为  $C_i$ 。可见,光照强度主要影响气孔导度和净光合速率,株龄主要影响胞间 CO<sub>2</sub> 浓度,光照强度和株龄共同作用时,主要影响净光合速率和气孔导度。

表 3 不同株龄老芒麦叶片光合参数的重复试验双因素方差分析

Table 3 Two-factorial analysis of variance on photosynthetic parameters of *E. sibiricus* leaves from different plant age

项目	$P_n$		$G_s$		$C_i$		$T_r$	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
株龄	7.25	<0.01	3.54	0.063	17.882	<0.001	0.196	0.659
光照强度	43.85	<0.001	46.44	<0.001	21.649	<0.001	32.764	<0.001
株龄×光照强度	6.02	<0.05	5.50	<0.05	0.456	0.501	0.667	0.416

## 2.5 光照强度对老芒麦叶片光合参数的影响

对 0~2 000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光子量照度下不同株龄的叶片光合参数进行比较(表 4),老芒麦叶片能够利用 50  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的光进行光合作用,光子量照度在 1 000~1 400  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照下,老芒麦的  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $C_i$  等光合参数均无显著( $P < 0.05$ )差异, $T_r$  和  $L_s$  差异不显著。光照在 1 600~1 800  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时, $P_n$ 、 $C_i$ 、 $L_s$  无显著差异, $G_s$  和  $T_r$  差异不显著。光照强度在 1 800~2 000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时,老芒麦叶片  $L_s$  无显著差异, $P_n$  和  $C_i$  差异不显著, $G_s$  和  $T_r$  差异显

著( $P < 0.05$ )。光子量照强度在 800  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时,老芒麦叶片水分利用效率高于其他光子量照度。

## 2.6 株龄对老芒麦叶片光合参数的影响

为了反映不同株龄老芒麦叶片在一昼夜的光合作用差异,采用模拟光子量照度在 0~2 000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。株龄对老芒麦旗叶的多重比较表明(表 5),3、4 和 5 a 间相邻的叶片  $P_n$  和  $T_r$  差异不显著,3 a 和 4 a 叶片  $P_n$ 、 $T_r$  显著高于 5 a 叶片( $P < 0.05$ );4 a 和 5 a 的叶片  $C_i$  差异不显著,但显著高于 3 a 叶片( $P < 0.05$ );各株龄的叶片间  $G_s$  和 WUE 均无显著差异( $P < 0.05$ )。

表 4 不同光子量照度下老芒麦叶片的光合参数

Table 4 Effects of light intensity on photosynthetic parameters of *Elymus sibiricus* leaves

光子量照度/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$P_n$ / ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$G_s$ / ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$C_i$ / ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$L_s$	$T_r$ / ( $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	WUE/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$ )
0	-1.97±0.26 <sup>c</sup>	0.020±0.003 <sup>d</sup>	1 168.60±72.77 <sup>a</sup>	-0.43±0.12 <sup>c</sup>	0.84±0.12 <sup>d</sup>	-2.91±0.69 <sup>c</sup>
50	0.67±0.30 <sup>bc</sup>	0.032±0.005 <sup>cd</sup>	721.50±45.02 <sup>b</sup>	0.14±0.03 <sup>b</sup>	1.30±0.18 <sup>cd</sup>	0.52±0.24 <sup>b</sup>
200	3.85±0.58 <sup>ab</sup>	0.049±0.004 <sup>bc</sup>	513.76±37.97 <sup>bc</sup>	0.38±0.04 <sup>a</sup>	2.04±0.20 <sup>bc</sup>	2.10±0.47 <sup>ab</sup>
600	5.00±0.49 <sup>ab</sup>	0.056±0.004 <sup>bc</sup>	479.29±47.92 <sup>c</sup>	0.43±0.04 <sup>a</sup>	2.32±0.22 <sup>bc</sup>	2.39±0.40 <sup>ab</sup>
800	5.02±0.73 <sup>ab</sup>	0.054±0.006 <sup>bc</sup>	478.19±42.04 <sup>c</sup>	0.43±0.03 <sup>a</sup>	2.27±0.30 <sup>bc</sup>	2.67±0.67 <sup>a</sup>
1 000	4.62±0.65 <sup>ab</sup>	0.054±0.006 <sup>bc</sup>	507.21±39.07 <sup>bc</sup>	0.40±0.03 <sup>a</sup>	2.27±0.34 <sup>bc</sup>	2.30±0.43 <sup>ab</sup>
1 200	4.03±0.83 <sup>ab</sup>	0.047±0.008 <sup>bc</sup>	599.75±54.19 <sup>bc</sup>	0.28±0.06 <sup>ab</sup>	1.56±0.35 <sup>bcd</sup>	1.83±0.41 <sup>ab</sup>
1 400	3.88±0.73 <sup>ab</sup>	0.049±0.008 <sup>bc</sup>	551.75±56.97 <sup>bc</sup>	0.34±0.06 <sup>ab</sup>	2.00±0.35 <sup>bc</sup>	2.13±0.32 <sup>ab</sup>
1 600	4.43±0.89 <sup>ab</sup>	0.053±0.006 <sup>bc</sup>	554.56±55.62 <sup>bc</sup>	0.34±0.05 <sup>ab</sup>	2.07±0.23 <sup>bc</sup>	2.14±0.29 <sup>ab</sup>
1 800	5.11±0.98 <sup>ab</sup>	0.066±0.007 <sup>b</sup>	539.49±40.43 <sup>bc</sup>	0.35±0.04 <sup>ab</sup>	2.58±0.25 <sup>b</sup>	1.89±0.22 <sup>ab</sup>
2 000	6.15±0.90 <sup>a</sup>	0.095±0.009 <sup>a</sup>	548.13±42.78 <sup>b</sup>	0.36±0.02 <sup>ab</sup>	3.69±0.30 <sup>a</sup>	1.67±0.19 <sup>ab</sup>

表 5 不同株龄对老芒麦叶片的光合参数

Table 5 Effects of plant age on photosynthetic parameters of *Elymus sibiricus* leaves

株龄/a	$P_n/$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$G_s/$ ( $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$C_i/$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )	Ls	$T_r/$ ( $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	WUE/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$ )
3	5.04±0.62 <sup>a</sup>	0.06±0.01 <sup>a</sup>	488.54±43.99 <sup>b</sup>	0.33±0.06 <sup>a</sup>	2.37±0.17 <sup>a</sup>	1.67±0.38 <sup>a</sup>
4	3.44±0.45 <sup>ab</sup>	0.05±0.01 <sup>a</sup>	702.22±38.70 <sup>a</sup>	0.32±0.04 <sup>a</sup>	2.27±0.20 <sup>ab</sup>	1.62±0.28 <sup>a</sup>
5	3.01±0.51 <sup>b</sup>	0.05±0.01 <sup>a</sup>	603.10±35.20 <sup>ab</sup>	0.20±0.05 <sup>a</sup>	1.72±0.15 <sup>b</sup>	1.39±0.36 <sup>a</sup>

### 3 讨论

#### 3.1 各株龄老芒麦的叶片光合基础环境差异

叶片是植物进行光合作用的主要器官<sup>[19]</sup>, 叶片的空间分布、生理特征等对植物的生长发育和产量均有影响, 尤其在植物生长的后期, 旗叶对老芒麦种子产量和质量起到关键作用<sup>[20]</sup>。前人研究表明, 日本落叶松针叶的非结构碳水化合物和叶绿素 a/b 随冠层的升高而增加, 表明针叶对强光的利用效率随冠层的下降而减小<sup>[21]</sup>。自然光下, 下位叶不仅受到冠层的遮蔽而且受到叶片老化的影响, 使上位叶的光合贡献率显著高于下位叶<sup>[22]</sup>。本研究对象为高寒区同一生境下, 同一品种的各株龄的老芒麦旗叶, 既排除了外部光合环境的差异, 亦排除了同一个体的叶位和叶龄间的差异。本研究发现株高大小为 3 a>4 a>5 a, 且各株龄株高间均差异显著( $P<0.05$ ), 说明在同一生育期内虽同为旗叶, 但随着老芒麦株龄的增加, 旗叶获得的空间位置发生了变化。另有研究表明, 在老芒麦灌浆期, 叶长是影响的光合贡献率的关键因子<sup>[17]</sup>, 在大豆的开花期和结荚期, 保持植株较大的叶面积, 是延缓衰老, 且提高后期干物质积累和高产的基础<sup>[23]</sup>。在老芒麦灌浆期, 4 a 老芒麦旗叶的叶长和叶面积均达到最大, 且与 3 a 或 5 a 差异显著( $P<0.05$ ), 3 a 和 5 a 间无显著差异, 说明 4 a 老芒麦旗叶有较大叶面积, 有利于其进一步捕获光能和进行光合作用。灌浆期不同株龄老芒麦旗叶间 SPAD 值无显著差异, 这和李映雪等<sup>[24]</sup>对小麦叶片和氮素营养的研究发现, 开花后各施氮处理下, 旗叶作为功能叶, 衰老缓慢, 其 SPAD 值高于其余位叶的结果具有相似性。

#### 3.2 各株龄老芒麦的叶片光合特性随光强变化关系及各因子的相关性

光辐射作为重要的环境因子, 通过光敏色素等途径调节植物的生长发育, 是植物进行光合作用的能量

来源<sup>[25-26]</sup>, 光合特征参数可反映植物光能利用效率。本研究发现, 光子量照度为 0~200  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时, 各株龄老芒麦叶片  $P_n$  和  $T_r$  均为线性增长, 且呈极显著( $P<0.01$ ) 正相关关系, 这与祁娟等<sup>[27]</sup> 对披碱草属植物进行模拟光合辐射的研究发现, 老芒麦在光子量照度  $<200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时,  $P_n$  随光照呈线性增加, 且  $P_n$  与  $T_r$  呈显著( $P<0.05$ ) 正相关的结果相一致。本研究结果表明, 200~2 000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  光子量照度范围内, 各株龄老芒麦叶片  $P_n$ , 由高到低为 3 a>4 a>5 a, 说明随生长年限的延长, 老芒麦旗叶的  $P_n$  呈现降低趋势, 这与叶子飘等<sup>[28]</sup> 研究设施栽培条件下三叶青时发现, 三叶青一年生的最大净光合速率显著( $P<0.05$ ) 高于二年生的结果相似。灌浆期内对于旗叶这一特定功能叶片, 老芒麦株龄越小其  $P_n$  和  $T_r$  越高, 有利于光合作用的进行, 亦利于后期植物种子和产量的积累。

本研究中, 各株龄叶片  $P_n$  与  $G_s$  或 Ls 呈极显著正相关关系,  $P_n$  与  $C_i$  均呈极显著负相关, 说明老芒麦旗叶的光合作用与气孔导度、胞间  $\text{CO}_2$  和气孔限制有紧密联系。已有研究发现, 光合作用的降低与气孔导度、胞间  $\text{CO}_2$  和气孔限制等密切相关<sup>[29-30]</sup>。当前普遍认为, 植物的光合作用降低的主要因子分为气孔限制和非气孔限制<sup>[31]</sup>, 由于气孔导度为主要影响, 导致胞间  $\text{CO}_2$  浓度, 不能满足光合需求, 进一步造成光合作用降低称为气孔限制, 非气孔限制指叶绿体与核酮糖-1, 5-二磷酸羧化酶(Rubisco) 等活性降低等引起光合能力下降<sup>[32]</sup>。本研究中, 各株龄老芒麦均出现光抑制现象时, 3 a 的叶片在 1 200  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  光子量照度, 4 a 的叶片在 1 000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 表现为  $P_n$  降低,  $C_i$  降低而 Ls 增高; 5 a 的叶片在 800  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  光子量照度, 表现为  $P_n$  降低,  $C_i$  增高而 Ls 降低, 且各株龄间  $P_n$  与  $C_i$  均呈极显著负相关,  $P_n$  与 Ls 呈极显著正相关, 表明灌浆期老芒麦旗叶出现光合抑制现象时,

3 a和4 a气孔限制是主要因素,5 a主要因素是非气孔限制,可能是因为,在同一生境条件下,随生长年限的延长,老芒麦生长周期呈现缩短趋势,其旗叶出现早衰,即出现光合抑制时,5 a株龄叶片的主要因素为非气孔限制,这也部分印证了前人的研究成果<sup>[33-34]</sup>。

### 3.3 老芒麦的叶片对光照强度和株龄响应差异

高寒区同一生境下不同老芒麦的旗叶由于老芒麦的株高、旗叶、叶长、叶宽及叶面积等不同而导致其对光照强度和株龄响应能力亦有差异。本研究中,光照强度因素极显著影响老芒麦叶片  $P_n$  和  $G_s$  ( $P < 0.01$ ),株龄极显著影响叶片  $C_i$  ( $P < 0.01$ ),二因素共同作用时,显著影响老芒麦叶片  $P_n$  和  $G_s$  ( $P < 0.05$ )。仅光照强度为因子时,各株龄老芒麦叶片均能利用  $50 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  光子量照度的光进行光合作用,且在  $1\ 000 \sim 1\ 800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  光子量照度下,  $P_n$  均无显著差异,可能是因为研究对象均为老芒麦旗叶且处于相同生育期,即排除了叶位和叶龄的差异,所以呈现无显著差异的结果,这也和张小晶等<sup>[35]</sup>研究藜草仅光强为因子时发现,不同位叶在  $800 \sim 1\ 700 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  光子量照度内,  $P_n$  无显著差异的结果类似。本研究中,仅株龄为因子时,各相邻株龄间老芒麦叶片的  $P_n$  和  $T_r$  差异不显著,且3 a和4 a的叶片  $P_n$ 、 $T_r$  显著高于5 a,说明在高寒区老芒麦旗叶在灌浆期时,随株龄升高,其相应的净光合速率和蒸腾速率降低,即光合能力减弱,不利于老芒麦种子形成和产量的积累。

## 4 结论

灌浆期高寒区不同株龄老芒麦旗叶光合环境基础指标和光合参数均存在差异。随株龄增加其旗叶获光照的空间优势呈递减趋势;  $200 \sim 2\ 000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  光子量照度内,旗叶净光合速率和蒸腾速率呈极显著正相关关系 ( $P < 0.01$ ),且均随株龄增加呈递减趋势;各株龄老芒麦旗叶均存在光抑制现象,3和4株龄以气孔限制因素为主,而5株龄主要为非气孔限制因素。

### 参考文献:

[1] 张成才.老芒麦栽培与利用[J].中国畜禽种业,2019,15(7):43.

[2] 韩德梁,徐智明,艾琳,等.磷肥和钾肥对老龄多叶老芒麦牧草生物量和品质的影响[J].植物营养与肥料学报,2009,15(6):1486-1490.

[3] 周华坤,赵新全,赵亮,等.高山草甸垂穗披碱草人工草地

群落特征及稳定性研究[J].中国草地学报,2007,129(2):13-25.

- [4] 陈有军.青藏高原老芒麦光合特性及生产性能研究[D].西宁:青海大学,2013.
- [5] 王生文.不同播种方式下播量和刈割对垂穗披碱草和老芒麦人工草地的影响[D].兰州:甘肃农业大学,2014.
- [6] 杨航,祁娟,李玉英,等.外源激素与磷素配施对老芒麦生长特性及营养品质的影响[J].草地学报,2020,28(4):1015-1023.
- [7] 何丽娟,刘文辉,祁娟,等.IAA对老芒麦幼苗生理及生长的影响[J].草原与草坪,2019,39(2):32-38.
- [8] 吴瑞,刘文辉,张永超,等.青藏高原地区不同老芒麦种质资源生产性能评价[J].植物遗传资源学报,2020,21(4):855-865.
- [9] 王岩春,干友民,邱英,等.高寒地区“川草2号”老芒麦夏季光合生理生态特性的初步研究[J].草业与畜牧,2008(1):1-3.
- [10] 王岩春,干友民,邱英,等.高寒地区老芒麦川草2号的光合生理特性[J].江苏农业科学,2007(6):211-213+235.
- [11] 游明鸿,刘金平,白史且,等.行距对老芒麦光合性能及种子产量的影响[C]//四川省畜牧兽医学会,四川省高强度牧兽医学会年会,2012.
- [12] 刘金平,游明鸿,曾晓琳,等.老芒麦种子发育时不同位叶光合速率和生物量变化与种子产量的相关分析[J].草业学报,2015,24(11):118-127.
- [13] 蒋翼杰,江美彦,周韵秋,等.不同生长年限川白芷光合生理特性研究[J].中国中药杂志,2019,44(8):1524-1530.
- [14] 赵则海,曹建国,王文杰,等.不同生长年限栽培甘草与野生甘草光合特性对比研究[J].草业学报,2005,14(3):111-116.
- [15] 万素梅,贾志宽,郑建明.黄土高原地区不同生长年限苜蓿光合作用的日变化规律研究[J].自然资源学报,2009,24(6):992-1003.
- [16] 吴召林.不同生长年限老芒麦生理生化及碳氮代谢特征研究[D].兰州:甘肃农业大学,2020.
- [17] 刘金平,游明鸿,张小晶,等.灌浆期老芒麦位叶对光照强度响应能力及光合贡献率分析[J].中国草地学报,2015,37(6):49-55.
- [18] 罗文蓉,栗文瀚,干珠扎布,等.施氮对藏北垂穗披碱草人工草地叶片功能性状和种群特征的影响[J].草业学报,2018,27(5):51-60.
- [19] 王玉竹.水氮互作对冬小麦小花发育及结实特性的影响

- [D]. 泰安: 山东农业大学, 2016.
- [20] 唐凤, 张树振, 罗金, 等. 不同功能叶对老芒麦种子产量构成因子及种子质量的影响[J]. 草地学报, 2020, 28(3): 661—666.
- [21] 夏国威. 日本落叶松人工林冠层光合生产力研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2017.
- [22] 曹永慧, 周本智, 王小明, 等. 冠层高度对毛竹叶片光合生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2016, 36(11): 2256—2266.
- [23] 李照君. 大豆光合特性与产量结构相关性及其生理基础研究[D]. 济南: 山东师范大学, 2020.
- [24] 李映雪, 徐德福, 谢晓金, 等. 小麦叶片 SPAD 空间分布及其与氮素营养状况的关系[J]. 中国农业气象, 2009, 30(2): 164—168.
- [25] 李美茹, 王以柔, 刘鸿先, 等. 光照强度调控 4 种亚热带森林植物叶片的抗氧化能力[J]. 植物生态学报, 2001, 25(4): 460—464.
- [26] Pires M V, Almeida A F, Figueiredo A L, *et al.* Photosynthetic characteristics of ornamental passion flowers grown under different light intensities[J]. *Photosynthetica*, 2011, 49(4): 593—602.
- [27] 祁娟, 师尚礼, 徐长林, 等. 4 种披碱草属植物光合作用光响应特性的比较[J]. 草业学报, 2013, 22(6): 100—107.
- [28] 叶子飘, 谢志亮, 段世华, 等. 设施栽培条件下三叶青叶片光合的气孔和非气孔限制[J]. 植物生理学报, 2020, 56(1): 41—48.
- [29] 郑国生, 何秀丽. 夏季遮荫改善大田牡丹叶片光合功能的研究[J]. 林业科学, 2006(4): 27—32.
- [30] 林球, 汤响, 张纪涛, 等. 不同水势对黄瓜花后叶片气体交换及叶绿素荧光参数的影响[J]. 应用生态学报, 2015, 26(7): 2030—2040.
- [31] 麻雪艳, 周广胜. 夏玉米叶片气体交换参数对干旱过程的响应[J]. 生态学报, 2018, 38(7): 2372—2383.
- [32] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and Photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1982, 33: 317—345.
- [33] Urban O, Hlaváková, M. Klem, *et al.* Combined effects of drought and high temperature on photosynthetic characteristics in four winter wheat genotypes[J]. *Field Crops Research*, 2018, 223: 137—149.
- [34] 杨泽粟, 张强, 郝小翠. 自然条件下半干旱雨养春小麦生育后期旗叶光合的气孔和非气孔限制[J]. 中国生态农业学报, 2015, 23(2): 174—182.
- [35] 张小晶, 宗仁旭, 游明鸿, 等. 灌浆期藜草不同位叶对光照强度响应能力及光合贡献率[J]. 草业科学, 2016, 33(5): 942—948.

## Response of *Elymus sibiricus* flag leaves at different plant ages to light intensity and differences in their basic photosynthetic environmental indicators during filling stage

JIN Xin<sup>1</sup>, QI Juan<sup>1</sup>, LIU Wen-hui<sup>2</sup>, WU Zhao-lin<sup>1</sup>, Yang Hang<sup>1</sup>,  
SU Jing-long<sup>1</sup>, Li Ming<sup>1</sup>

(1. College of Grassland Science, Gansu Agricultural University; Key Laboratory of Grassland Ecosystem, Ministry of Education; China-US Center for Grazing land Ecosystem Sustainability, Lanzhou 730070, Gansu, China; 2. Qinghai Academy of Animal Science and Veterinary Medicine, Key Laboratory of Superior Forage Germplasm in the Qinghai-Tibetan Plateau, Xining 810016, Qinghai, China)

**Abstract:** Photosynthetic characteristics, including net photosynthetic rate ( $P_n$ ), transpiration rate ( $T_r$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ), intercellular  $CO_2$  concentration ( $C_i$ ), stomatal limited value ( $L_s$ ) and water use efficiency (WUE), were determined on flag leaves of *Elymus sibiricus* with different plant ages while grown in the

same habitat of alpine regions, under varying light intensity using simulated light source. The resulted showed that there were significant differences in plant heights of *E. sibiricus* with different plant ages ( $P < 0.05$ ), which followed the order of 3-year-old plants  $>$  4-year-old plants  $>$  5-year-old plants. Leaf length and leaf area of flag leaves from 4-year-old were significantly greater than those of 3-year-old or 5-year-old plants ( $P < 0.05$ ). Under light intensity ranging from 200~2 000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,  $P_n$  and  $T_r$  values of flag leaves with different plant age followed the order of 3-year-old  $>$  4-year-old  $>$  5-year-old plants; and they had a positive correlation regardless of plant age ( $P < 0.01$ ). There was a significant and positive correlation between  $P_n$  and  $G_s$  or  $L_s$ , while a negative correlation between  $P_n$  and  $C_i$  ( $P < 0.01$ ). The *E. sibiricus* flag leaves from the 3-year-old and 4-year-old plants showed photo-inhibition at the light intensity of 1 200 and 1 000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , respectively, primarily due to stomatal limitations. The flag leaves of 5-year-old *E. sibiricus* showed photo-inhibition at 800  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , primarily due to non-stomata limitations.  $P_n$  and  $G_s$  of flag leaves were significantly affected by light intensity ( $P < 0.01$ ) and the two-way interaction of light intensity and plant age ( $P < 0.05$ ), while  $C_i$  of flag leaves was affected by plant age ( $P < 0.01$ ).

**Key words:** *Elymus sibiricus*; light intensity; plant age; photosynthetic characteristics

(上接 101 页)

## Resistance evaluation of ten ryegrass varieties to *Pyricularia grisea*

CHEN Hong<sup>1</sup>, ZHOU Su<sup>1</sup>, LIU Gang<sup>1</sup>, WANG Yu<sup>1</sup>, KANG Xiao-hui<sup>2</sup>

(1. Research Center of Alpine Grassland Ecological Restoration Engineering on Qinghai-Tibet Plateau, Sichuan Academy of Grassland Sciences, Chengdu Sichuan 611743; 2. Southwest University of Science and Technology, Mianyang, Sichuan 621010)

**Abstract:** This study investigated the resistance of different varieties of ryegrass to *Pyricularia grisea*. The pathogen was inoculated with smudge method to 10 main cultivated ryegrass varieties (*Lolium multiflorum*, *Lolium perenne*) in Sichuan, and disease resistance was evaluated according to disease index. The results showed that the incidence and mean severity in annual ryegrass (six varieties) were significantly higher than those in perennial ryegrass (four varieties). The disease index was used to classify the resistance of 10 ryegrass varieties. All four perennial ryegrass of Gentleman, Prime minister, Nuyi, and Victoria showed high resistance (HR), with no significant difference between those four varieties ( $P < 0.05$ ). The annual ryegrass all showed different degree of susceptibility (HS, MS), among which four varieties (Chuannong 1, Angus 1, Andes and Ordinary) showed high susceptibility (HS), Jiewei showed moderate susceptibility (MS), while Changjiang 2 showed medium resistance (MR). The disease occurred and spreaded quickly, and caused severe damage. It is recommended that disease-resistant varieties would be preferentially selected for prevention and control, in addition to early prevention and control.

**Key words:** *Pyricularia grisea*; resistance evaluation; ryegrass