

不同物候期少花蒺藜草光合特征对密度的响应

华明阳¹, 孙忠林^{1*}, 马崇勇², 彭静¹, 黄传义¹, 连继明¹, 高凯¹

(1. 内蒙古民族大学农学院, 内蒙古 通辽 028043; 2. 内蒙古自治区林业和草原有害生物防治检疫总站, 内蒙古 呼和浩特 010051)

摘要:【目的】探究不同物候期少花蒺藜草(*Cenchrus spinifex*)光合特征对密度的适应特性, 也为防控技术的科学制定提供理论依据。【方法】通过野外原位试验, 设置5个播种时间(5月28日、6月13日、6月28日、7月16日和7月29日)和5个密度(5、7、9、18和21株/m²)水平, 以空间代时间测量少花蒺藜草净光合速率(P_n), 气孔导度(G_s), 蒸腾速率(T_r)和胞间二氧化碳浓度(C_i), 分析不同密度和物候期下少花蒺藜草光合特征的差异, 采用回归分析拟合 P_n-G_s 方程参数与密度关系。【结果】1)物候期和密度对少花蒺藜草 P_n 、 G_s 、 T_r 和 C_i 均有显著影响($P<0.05$), 除 G_s 外, 物候期和密度对其他光合性能参数的交互影响不显著; 2)抽穗期少花蒺藜草 P_n 、 G_s 、 T_r 显著高于其他时期($P<0.05$), 而 C_i 显著低于其他时期($P<0.05$); 3)中等密度(9株/m²)下 P_n 、 G_s 、 T_r 显著高于其他密度($P<0.05$), C_i 显著低于其他密度($P<0.05$); 4)少花蒺藜草 P_n-G_s 的拟合方程参数 a 随密度升高呈现先升高后降低变化, 密度为13.65株/m²时, 参数 a 有最大值, 为19.45。【结论】不同物候期少花蒺藜草光合特征具有一定内在调节机制, 少花蒺藜草通过调整气孔闭合, 改变光合强度响应密度变化, 密度越高净光合速率受气孔限制影响越大, 但存在临界值, 超过临界值后非气孔因素对净光合速率的影响更大。

关键词:科尔沁沙地; 入侵植物; 少花蒺藜草; 光合特征; 物候期; 密度

中图分类号:S812 **文献标志码:**A **文章编号:**1009-5500(2024)05-0014-08

DOI:10.13817/j.cnki.cyycp.2024.05.002



少花蒺藜草(*Cenchrus spinifex*)为禾本科一年生草本植物, 原产于非洲和南美洲沙质土壤, 广泛分布在我国东北、华北等地, 科尔沁沙地是其集中分布区域, 占全国总发生面积的近80%^[1]。成熟的刺苞是少花蒺藜草的主要危害部位, 误食易引发牛羊肠胃感染症状, 对农牧业发展造成严重损失^[2]。少花蒺藜草是典型的C₄植物, 具有较高的光饱和点和较低的光补偿点^[3], 对光能具有高效利用的特性^[4]。自然条件下少

花蒺藜草5月下旬开始出苗, 7月末进入抽穗期, 10月末完全成熟^[5]。然而有机体在整个生活周期所获得的物质和能量是有限的, 每个生命阶段的资源分配受发育期的约束^[6], 其光合特征、资源分配也存在显著差异^[7-9]。

密度改变植株营养状况、冠层光能截获和光分布特征影响植物生长发育^[10]。作为影响植物生长的重要因素之一, 密度效应引起的邻体间干扰和竞争增强^[11], 遮荫效应、干旱胁迫和土壤养分亏缺程度的加剧^[12], 往往导致植株改变自身光合策略^[13]。自然条件下少花蒺藜草种群密度存在差异^[14], 分布格局常为集群分布^[15]。关于密度对不同物候期少花蒺藜草光合特征的影响的研究报导较少。

光合作用是绿色植物物质积累的根本途径^[16], 是研究植物生理生化机制的重要内容。探究少花蒺藜草光合特征对环境压力变化的响应机制是理解其入

收稿日期:2023-07-19; **修回日期:**2024-03-04

基金资助:内蒙古自然科学基金项目(2023LHMS030507); 内蒙古自治区林业和草原有害生物防治检疫总站项目(S22002)

作者简介:华明阳(1999-), 男, 蒙古族, 吉林省松原市前郭尔罗斯蒙古族自治县人, 硕士研究生。

E-mail:1841329630@qq.com

*通信作者。E-mail:handsomezl@126.com

侵机制的重要途径^[3]。光合作用对于植物能否呈现更强的适应能力具有重要作用^[17]。植物光合特征参数之间存在一定的内在联系,净光合速率与气孔导度之间呈显著非线性关系^[18],并存在一定变化规律^[19]。以往关于光合特征参数之间关系对环境因素的响应的研究多集中在水分胁迫^[20]或不同栽培条件^[21]等层面,关注种群密度对少花蒺藜草光合特征的影响的研究还较少。

本研究以科尔沁沙地少花蒺藜草为研究对象,分析少花蒺藜草光合特征对密度和物候期的响应,为揭示少花蒺藜草的入侵和适应机制,制定科学的生态防控技术提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

研究区位于内蒙古通辽市内蒙古民族大学科技园区(122°3′46″ E, 43°38′31″ N),海拔 190 m,土壤为风沙土。该区域为温带大陆性半干旱季风气候,年均温度 5~6℃,1 月平均气温最低,7 月平均气温最高。降水集中在 6—8 月^[22],年均降水量 354.3 mm。研究样地主要植物有少花蒺藜草、大籽蒿(*Artemisia sieversiana*)、狗尾草(*Setaria viridis*)、虎尾草(*Chloris virgata*)、止血马唐(*Digitaria ischaemum*)等。2022 年 5—9 月降水量 340.40 mm,降水主要集中在 5—7 月。播种的刺苞采自开鲁县太平召林场(121°26′9″ E, 43°42′59″ N)天然草地。

1.2 样地布置

2022 年 5 月末,通过野外人工定期播种少花蒺藜草刺苞,获取出苗不同步的少花蒺藜草种群。共设置 5 个播种时间,分别为 5 月 28 日(T1),6 月 13 日(T2),6 月 28 日(T3),7 月 16 日(T4)和 7 月 29 日(T5),出苗时间分别为 6 月 6 日、6 月 18 日、7 月 5 日、7 月 20 日和 8 月 4 日。同时设置 5 个密度处理,分别为 7.5、10.5、15.0、30.0 和 60.0 株/m²。实际出苗密度为 5(S1)、7(S2)、9(S3)、18(S4)和 21(S5) 株/m²。共计 25 个处理,每个处理 5 个重复,共计 125 个小区。小区面积 2 m×2 m,播种深度 3~5 cm,行距 30 cm,株距分别为 40、30、20、10 和 5 cm,小区之间隔离带 1 m。少花蒺藜草的出苗仅依靠自然降水和土壤中的水分,播种后不进行人工补水。为消除土壤原有种子库对试验结果的干扰,播种前对样地杂草进行人工清除,播种后每隔 7~15 d 进行 1 次人工除草。

1.3 少花蒺藜草物候期的观测

以小区内一半以上植株进入物候期为时间起点,每 2 d 观测并记录少花蒺藜草的物候期,包括拔节期、抽穗期和成熟期,由于少花蒺藜草成熟期较长,将成熟期分为 3 个阶段;成熟前期(植株刺苞刚变黄阶段)、成熟中期(植株大部分刺苞完全变黄变硬,叶片逐渐枯萎阶段)和成熟后期(植株绝大部分刺苞完全变硬且刺苞倒刺呈现淡紫色,叶片几乎完全枯萎阶段)。光合特征测定时不同处理少花蒺藜草物候期见表 1。

表 1 少花蒺藜草的物候期
Table 1 The phenological period of *C. spinifex*

播种时间	密度				
	S1	S2	S3	S4	S5
T1	成熟后期	成熟后期	成熟后期	成熟后期	成熟后期
T2	成熟中期	成熟中期	成熟中期	成熟中期	成熟中期
T3	成熟前期	成熟前期	成熟前期	抽穗期	成熟前期
T4	抽穗期	抽穗期	抽穗期	抽穗期	抽穗期
T5	拔节期	拔节期	拔节期	拔节期	拔节期

注:T1—T5 分别表示 5 月 28 日、6 月 13 日、6 月 28 日、7 月 16 日和 7 月 29 日播种时间处理;S1—S5 分别表示 5、7、9、18 和 21 株/m²密度处理,下同。

1.4 少花蒺藜草光合特征的测定

2022 年 8 月 29—31 日 8:00~11:00^[13],选择少花蒺藜草完整无病斑的倒二叶叶片,利用 Li-6400XT 便携式光合测量仪测量其净光合速率(P_n)、气孔导度

(G_s)、胞间二氧化碳浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)。设定叶室光照强度为 1 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,气体流速为 500 $\mu\text{mol}/\text{s}$,每个小区 5 次重复。采用空间代替时间方法分析物候期对少花蒺藜草光合特征的影响。

1.5 数据处理

采用单因素方差分析(ANOVA)比较物候期和密度对少花蒺藜草光合性能参数的影响;采用双因素方差分析(Two-way ANOVA)比较物候期和密度对少花蒺藜草光合特征的交互影响,为满足正态性和方差齐性,将数据先进行对数转换再进行方差分析。通过最小显著极差法(LSD法)比较并寻找差异源,显著性水平为 $\alpha=0.05$ 。利用对数函数 $Y=a\ln(X)+b$ 拟合 P_n 和 G_s 之间关系^[23],将 G_s 取自然对数,将对数函数转换为线性方程 $Y=k\cdot Z+b$,其中斜率 k 与对数函数参数 a 等同,再通过协方差分析比较不同密度 P_n -Ln(G_s)回归方程的斜率。采用对数函数拟合 P_n -Ln(G_s)决定系数 R^2 和密度之间关系,采用一元二次方程拟合 P_n -Ln(G_s)斜率 k 和密度之间关系。所有数据处理均用DPSv7.05(睿丰信息技术有限公司,中国)完成。

2 结果与分析

2.1 物候期和密度对少花蒺藜草光合特征的交互影响

物候期和密度对少花蒺藜草 P_n 、 T_r 和 C_i 的交互影响不显著(表2),但对 G_s 有显著的交互影响($P<0.05$)。多重比较结果表明(表3),不同密度下抽穗期 P_n 、 G_s 和 T_r 均高于其他物候期, C_i 则低于其他物候期。

表2 物候期和密度对少花蒺藜草光合特征影响的方差分析(F 值)

Table 2 Two-way ANOVA of the effect of phenological periods and density on photosynthetic characteristics of *C. spinifex* (F value)

处理	P_n	G_s	T_r	C_i
物候期	29.44*	48.16*	65.88*	25.41*
密度	11.04*	7.59*	16.42*	26.79*
物候期×密度	1.51	4.23*	1.63	1.60

注:*表示不同处理间少花蒺藜草光合特征差异显著($P<0.05$),下同。

2.3 不同密度少花蒺藜草光合性能参数的差异

密度对少花蒺藜草 P_n 有显著影响($P<0.05$),随密度升高 P_n 先升高后降低,S3密度 P_n 显著高于其他密度,大小顺序为 $S3>S2>S4>S5>S1$ 。S3处理 P_n 为 $27.11\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,S1处理最小,为 $20.37\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,S3比S1高33.09%(图2)。密度对少花蒺藜草 G_s 、 T_r 和 C_i 均有显著影响($P<0.05$)。不同密度 G_s 和 T_r 的大小顺序分别为 $S4>S3>S2>S5>S1$ 和 $S3>S4>S2$

不同物候期S3密度 P_n 、 G_s 和 T_r 均高于其他密度, C_i 低于其他密度。综合来看,S3抽穗期 P_n 最高,为 $34.62\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,S1成熟中期 P_n 最低,为 $15.43\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,S3抽穗期是S1成熟中期的2.24倍。S2抽穗期 G_s 最高,为 $0.29\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,S1成熟后期 G_s 最低,为 $0.12\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,S2抽穗期是S1成熟后期的2.42倍。S3抽穗期 T_r 最高,为 $3.57\text{mmol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,S1成熟后期 T_r 最低,为 $1.46\text{mmol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,S3抽穗期是S1成熟后期的2.45倍。S1成熟后期的 C_i 最高,为 $361.06\mu\text{mol}/\text{mol}$,S3抽穗期的 C_i 最低,为 $204.43\mu\text{mol}/\text{mol}$,S1成熟后期是S3抽穗期的1.77倍。

2.2 不同物候期少花蒺藜草光合性能参数的差异

物候期对少花蒺藜草 P_n 有显著影响($P<0.05$),随物候期的变化, P_n 先升高后降低。 P_n 大小顺序为抽穗期>成熟前期>拔节期>成熟中期>成熟后期。抽穗期 P_n 最高,为 $29.49\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,成熟后期最低,为 $20.03\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,抽穗期比成熟后期高47.27%(图1)。

物候期少花蒺藜草 G_s 、 T_r 和 C_i 之间均差异显著($P<0.05$)。 G_s 和 T_r 大小顺序为抽穗期>拔节期>成熟前期>成熟中期>成熟后期, C_i 大小顺序为抽穗期<成熟前期<成熟中期<拔节期<成熟后期(表4)。

>S1>S5。 C_i 大小顺序为 $S3<S4<S2<S5<S1$ (表5)。

2.4 不同密度少花蒺藜草 P_n 和 G_s 的关系

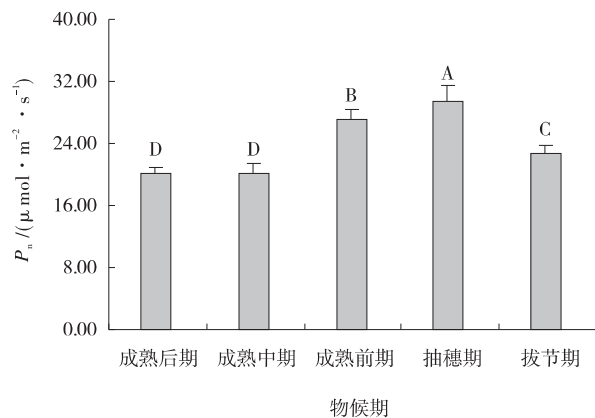
所有密度下 P_n 和 G_s 之间均存在显著对数函数关系(表6),表明低 G_s 条件少花蒺藜草 P_n 变化比高 G_s 下更敏感。将对数函数转换为线性方程后,方程参数 a 表示Ln(G_s)每增加一个单位,S1-S5处理少花蒺藜草 P_n 将分别增加8.53,13.81,19.00,14.99和14.05,

表 3 物候期和密度对少花蒺藜草光合性能参数的影响

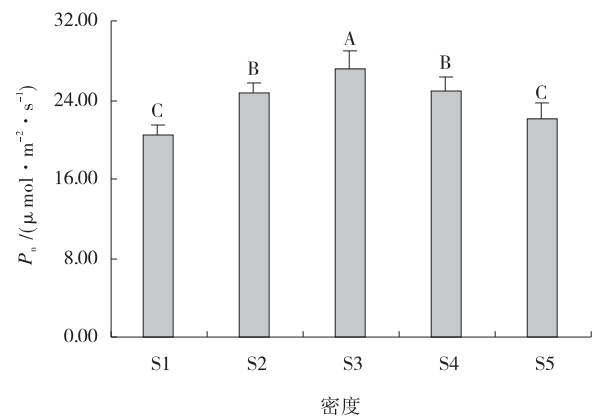
Table 3 Differences in photosynthetic performance parameters of *C. spinifex* Cav. under different phenological periods and densities

物候期	密度	$P_n/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$G_s/(\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$T_r/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$C_i/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$
拔节期	S1	$18.15\pm 2.55^{\text{Bb}}$	$0.22\pm 0.04^{\text{Bb}}$	$2.96\pm 0.13^{\text{Ba}}$	$341.40\pm 34.54^{\text{Aa}}$
	S2	$22.57\pm 1.82^{\text{Abc}}$	$0.19\pm 0.03^{\text{ABbc}}$	$3.05\pm 0.17^{\text{Aba}}$	$329.25\pm 30.72^{\text{Aa}}$
	S3	$26.11\pm 4.61^{\text{Abc}}$	$0.23\pm 0.04^{\text{Abc}}$	$3.43\pm 0.37^{\text{Aa}}$	$250.60\pm 12.55^{\text{Bb}}$
	S4	$25.73\pm 2.74^{\text{Aab}}$	$0.27\pm 0.03^{\text{Aab}}$	$3.13\pm 0.27^{\text{ABa}}$	$276.07\pm 59.64^{\text{Bab}}$
	S5	$20.46\pm 1.36^{\text{Bb}}$	$0.18\pm 0.03^{\text{Bb}}$	$2.36\pm 0.32^{\text{Cab}}$	$339.75\pm 16.76^{\text{Aa}}$
抽穗期	S1	$25.33\pm 2.32^{\text{Ca}}$	$0.23\pm 0.04^{\text{Ca}}$	$2.87\pm 0.34^{\text{Ba}}$	$251.07\pm 5.26^{\text{ABc}}$
	S2	$30.80\pm 1.36^{\text{ABa}}$	$0.29\pm 0.01^{\text{ABa}}$	$2.88\pm 0.47^{\text{Ba}}$	$265.27\pm 11.21^{\text{ABb}}$
	S3	$34.62\pm 7.30^{\text{Aa}}$	$0.24\pm 0.02^{\text{Aa}}$	$3.57\pm 0.19^{\text{Aa}}$	$204.43\pm 20.78^{\text{Cc}}$
	S4	$30.25\pm 6.08^{\text{ABa}}$	$0.26\pm 0.05^{\text{Aba}}$	$3.34\pm 0.33^{\text{Aa}}$	$234.94\pm 27.08^{\text{BCb}}$
	S5	$26.46\pm 6.04^{\text{BCa}}$	$0.27\pm 0.04^{\text{Bca}}$	$2.48\pm 0.26^{\text{Ba}}$	$285.77\pm 29.29^{\text{Abc}}$
成熟前期	S1	$26.28\pm 3.63^{\text{ABa}}$	$0.18\pm 0.03^{\text{ABa}}$	$2.73\pm 0.28^{\text{ABa}}$	$291.73\pm 31.76^{\text{Ab}}$
	S2	$27.4\pm 3.51^{\text{ABab}}$	$0.20\pm 0.01^{\text{ABab}}$	$2.82\pm 0.28^{\text{ABa}}$	$283.60\pm 10.58^{\text{Ab}}$
	S3	$29.74\pm 3.80^{\text{Aab}}$	$0.22\pm 0.02^{\text{Aab}}$	$2.96\pm 0.14^{\text{Ab}}$	$214.00\pm 16.54^{\text{Cc}}$
	S4	$23.63\pm 2.18^{\text{Bbc}}$	$0.20\pm 0.02^{\text{Bbc}}$	$2.59\pm 0.25^{\text{ABb}}$	$241.60\pm 17.56^{\text{Bcab}}$
	S5	$27.82\pm 3.12^{\text{ABa}}$	$0.26\pm 0.03^{\text{ABa}}$	$2.52\pm 0.12^{\text{Ba}}$	$273.00\pm 23.60^{\text{ABc}}$
成熟中期	S1	$15.43\pm 1.44^{\text{Bb}}$	$0.13\pm 0.01^{\text{Bb}}$	$1.97\pm 0.37^{\text{Bb}}$	$329.40\pm 32.26^{\text{Aa}}$
	S2	$20.34\pm 3.54^{\text{ABc}}$	$0.16\pm 0.03^{\text{ABc}}$	$2.10\pm 0.27^{\text{Bb}}$	$287.86\pm 8.56^{\text{Bb}}$
	S3	$23.59\pm 3.16^{\text{Ac}}$	$0.21\pm 0.02^{\text{Ac}}$	$2.83\pm 0.12^{\text{Ab}}$	$262.45\pm 16.16^{\text{Bb}}$
	S4	$24.67\pm 3.61^{\text{Abc}}$	$0.20\pm 0.01^{\text{Abc}}$	$2.10\pm 0.18^{\text{Bc}}$	$270.60\pm 25.57^{\text{Bab}}$
	S5	$16.10\pm 4.01^{\text{Bb}}$	$0.12\pm 0.02^{\text{Bb}}$	$1.99\pm 0.61^{\text{Bbc}}$	$297.55\pm 7.53^{\text{Abbc}}$
成熟后期	S1	$16.64\pm 2.16^{\text{Bb}}$	$0.12\pm 0.01^{\text{Bb}}$	$1.46\pm 0.12^{\text{Bc}}$	$361.06\pm 11.80^{\text{Aa}}$
	S2	$21.98\pm 2.00^{\text{Ac}}$	$0.16\pm 0.03^{\text{Ac}}$	$1.94\pm 0.47^{\text{Ab}}$	$338.46\pm 10.37^{\text{ABa}}$
	S3	$21.49\pm 2.61^{\text{ABc}}$	$0.16\pm 0.03^{\text{ABc}}$	$1.95\pm 0.34^{\text{Ac}}$	$299.73\pm 47.16^{\text{CDa}}$
	S4	$20.00\pm 2.09^{\text{ABc}}$	$0.17\pm 0.02^{\text{ABc}}$	$1.68\pm 0.38^{\text{ABc}}$	$269.75\pm 22.63^{\text{Dab}}$
	S5	$20.03\pm 2.25^{\text{ABb}}$	$0.16\pm 0.02^{\text{ABb}}$	$1.60\pm 0.31^{\text{ABc}}$	$314.75\pm 36.86^{\text{BCab}}$

注:不同小写字母表示同一指标不同物候期之间差异显著($P<0.05$),不同大写字母表示同一指标不同密度之间差异显著($P<0.05$),下同。

图 1 不同物候期少花蒺藜草 P_n 的差异Fig. 1 Differences in net photosynthetic rate of *C. spinifex* at different phenological periods

注:不同大写字母表示不同物候期间 P_n 差异显著($P<0.05$)。图中误差线为标准误差, $n=25$, 下同。

图 2 密度对少花蒺藜草 P_n 的影响Fig. 2 The effect of density on net photosynthetic rate of *C. spinifex*

注:不同大写字母表示密度处理间 P_n 差异显著($P<0.05$), 下同。

表 4 不同物候期少花蒺藜草 G_s 、 T_r 和 C_i 的差异

Table 4 Differences in stomatal conductance, transpiration rate, and intercellular carbon dioxide concentration of *C. spinifex* at different phenological periods

物候期	$G_s / (\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	$T_r / (\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	$C_i / (\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1})$
拔节期	0.22 ± 0.05^b	2.98 ± 0.44^a	307.41 ± 51.03^a
抽穗期	0.26 ± 0.04^a	3.03 ± 0.51^a	248.3 ± 34.58^c
成熟前期	0.21 ± 0.03^b	2.72 ± 0.27^b	260.79 ± 35.9^c
成熟中期	0.16 ± 0.04^c	2.2 ± 0.48^c	289.57 ± 31.09^b
成熟后期	0.15 ± 0.03^c	1.73 ± 0.39^d	316.75 ± 43.08^a

注:不同小写字母表示不同物候期间 G_s 、 T_r 、 C_i 差异显著 ($P < 0.05$)。n=25,下同。

表 5 不同密度下少花蒺藜草 G_s 、 T_r 和 C_i 的差异

Table 5 Differences in stomatal conductance, transpiration rate, and intercellular carbon dioxide concentration of *C. spinifex* at different densities

密度	$G_s / (\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	$T_r / (\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	$C_i / (\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1})$
S1	0.17 ± 0.05^c	2.4 ± 0.64^b	314.93 ± 47.04^a
S2	0.2 ± 0.05^b	2.56 ± 0.57^b	300.89 ± 32.6^a
S3	0.21 ± 0.04^{ab}	2.95 ± 0.62^a	246.24 ± 43.08^b
S4	0.22 ± 0.05^a	2.57 ± 0.68^b	258.59 ± 37.91^b
S5	0.2 ± 0.06^b	2.19 ± 0.51^c	302.16 ± 34.13^a

注:不同小写字母表示不同密度间 G_s 、 T_r 、 C_i 差异显著 ($P < 0.05$)。n=25,下同。

在数值上反映着 G_s 对 P_n 影响程度的大小。不同密度 G_s 分别能够解释 (R^2) P_n 的 25.22%, 59.95%, 31.15%, 39.15% 和 70.57%。协方差分析检验结果表明,方程参数 a 之间有显著差异 ($P < 0.05$)。

以少花蒺藜草密度为自变量,将少花蒺藜草 P_n 和 G_s 之间回归方程的决定系数 R^2 、参数 a 与密度进行回归分析(图 3-A)。结果显示, R^2 与密度之间的对数函

数关系不显著,但随密度的增加 R^2 增大,说明随密度的增加,少花蒺藜草 P_n 和 G_s 之间的拟合更好。参数 a 与密度之间的一元二次函数关系也不显著(图 3-B),这可能是样本数过低导致的,但随密度增加参数 a 呈现先升高后降低变化,当密度为 13.65 株/ m^2 时,参数 a 有最大值,为 19.45,说明本研究范围内,该密度下少花蒺藜草 G_s 对 P_n 的影响达到最大。

表 6 不同密度下少花蒺藜草 P_n 和 G_s 之间的回归模型参数

Table 6 Parameters of regression model between P_n and G_s of *C. spinifex* under different densities

密度	参数 a	参数 b	决定系数 R^2	显著性 P 值
S1	8.53 ^B	35.66 ^C	0.25	< 0.05
S2	13.81 ^{AB}	47.39 ^B	0.60	< 0.05
S3	19.00 ^A	56.99 ^A	0.31	< 0.05
S4	14.99 ^A	47.89 ^B	0.39	< 0.05
S5	14.05 ^A	45.88 ^C	0.71	< 0.05

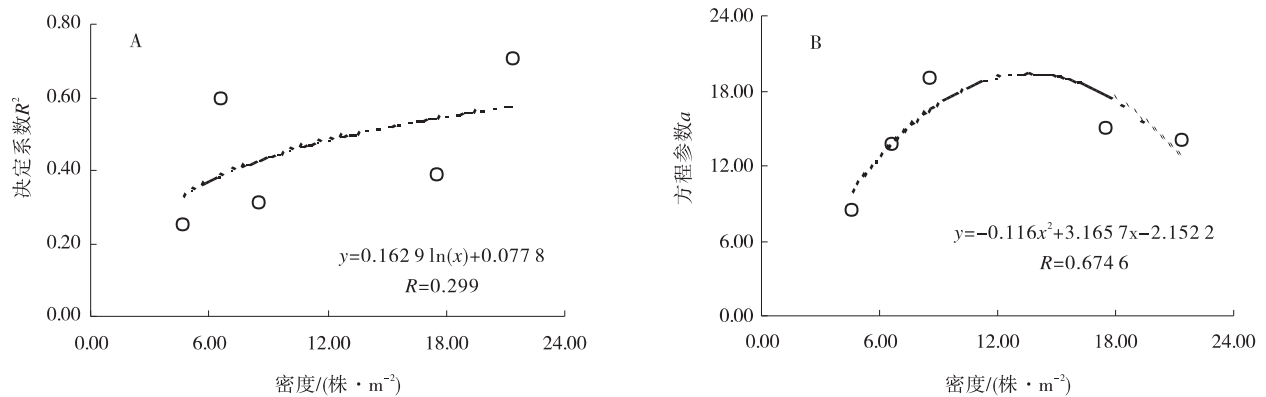
注:不同大写字母表示不同密度回归模型参数存在差异显著 ($P < 0.05$),下同。

3 讨论

3.1 物候期对少花蒺藜草光合特征的影响

植物物候受气候因子和其他因子(生物因素)共同影响^[24],不同物候期植株的光合特征的差异反映植

物对环境的适应特性^[25],叶绿素含量、抗氧化酶活性与净光合速率大小直接相关^[26]。少花蒺藜草是科尔沁沙地重要入侵物种,生育时期对其光合特征有显著影响 ($P < 0.05$),各密度条件下抽穗期少花蒺藜草 P_n 显著高于其他处理。一方面,少花蒺藜草抽穗期较高

图3 密度与少花蒺藜草 P_n - G_s 回归模型的统计参数之间的关系Fig. 3 Relationships between density and statistical parameters of the regression models of P_n - G_s of *C. spinifex*

的叶绿素含量和 SOD 活性保证了光能利用的高效性^[8,27],另一方面,抽穗期较高的气孔导度,提高了气体交换速率,提高了光合能力。

3.2 密度对少花蒺藜草光合特征的影响

密度制约是种群调节的重要机制^[28],入侵植物光合特征对密度的可塑性响应反映了其入侵机制和适应策略^[29]。科尔沁沙地土壤含水量低、保水性差,土壤养分贫瘠。另外某些生境少花蒺藜草种群密度大^[12,14],密度过高引起的土壤水分和养分胁迫加剧^[2,12],影响植株光合生理的适应策略。本研究范围内,中等密度(S3)少花蒺藜草 P_n 、 T_r 最大, C_i 最小, S4 的 G_s 最大,低密度和高密度下 P_n 、 G_s 和 T_r 均显著降低, C_i 则显著升高,这表明密度适当提高促进了少花蒺藜草光合作用。中等密度下少花蒺藜草气孔导度增大,促进气体交换速率来提高光合能力以提高竞争力。密度增加加剧植株水分和养分亏缺,气孔关闭, G_s 和 T_r 均减小,胞间二氧化碳浓度显著升高, P_n 显著下降。本研究采用空间代时间方法监测不同物候期少花蒺藜草光合性能参数,非生物因素对少花蒺藜草光合生理的影响可能存在误差,这可能造成试验数据与真实情况之间存在一定程度偏差,未来仍需要继续监测不同物候期下少花蒺藜草的光合性能参数的变化。

3.3 密度对少花蒺藜草 P_n - G_s 回归参数的影响

植物净光合速率受气孔因素和非气孔因素共同影响^[30],但胁迫环境下哪种因素起主导作用往往更值得关注。随着胁迫的加剧,植物 P_n 常随 G_s 下降而下降,但并不能说明气孔限制是 P_n 的主要影响因素。Farquhar 等^[31]认为,同时考虑 P_n 随 G_s 、 C_i 的变化是否一致可以判定影响 P_n 的主导因素, P_n 随 G_s 和 C_i 的下降

而下降,则说明气孔限制是 P_n 的主要影响因素,反之, P_n 随 G_s 下降而下降,但 C_i 呈上升变化,则表明 P_n 主要受非气孔因素限制。本研究结果发现,少花蒺藜草 P_n 随 G_s 的增大而增大,随 C_i 下降而升高,说明非气孔因素是影响 P_n 的主要原因。通过建立 P_n - G_s 的回归方程的参数 a 与密度关系发现,参数 a 随密度升高呈现先升高后降低变化,密度为 13.65 株/ m^2 时, a 有最大值。值得注意的是,参数 a 反映 P_n 随 G_s 的变化幅度,斜率越大,意味着 P_n 对 G_s 的响应越敏感^[20-21]。因此,当密度为 13.65 株/ m^2 时, P_n 受 G_s 的影响最大。密度过高, P_n 受 G_s 的影响逐渐降低,非气孔因素的影响更大。总体来讲,密度越高 P_n 受 G_s 影响越大,但存在临界值,超过临界值后非气孔因素对净光合速率的影响更大。

4 结论

不同物候期少花蒺藜草净光合速率具有一定内在调节机制,抽穗期净光合速率、气孔导度和蒸腾速率均显著高于其他物候期,胞间二氧化碳浓度则显著低于其他物候期。少花蒺藜草通过调整光合强度适应密度的变化,中等密度净光合速率最高,密度过高引起的土壤水分亏缺加剧导致气孔关闭,净光合速率和蒸腾速率均有所降低。根据方程推算,中等密度下(13.65 株/ m^2)气孔导度对净光合速率影响最大。

参考文献:

- [1] 张福胜,姚影. 通辽地区外来入侵植物少花蒺藜草发生情况与防治措施[J]. 北方农业学报,2018,46(5):98-101.
- [2] 孙忠林,淑琴,高凯,等. 少花蒺藜草入侵现状,适应机制和防控策略[J]. 草地学报,2020,28(5):1196-1202.

- [3] 王坤芳,彭爽,纪明山. 入侵植物少花蒺藜草及其伴生植物的光合特性研究[J]. 河北农业大学学报,2016,39(1):43—48.
- [4] 张衍雷. 少花蒺藜草遗传多样性及萌发、繁殖特性研究[D]. 北京:中国农业科学院,2015.
- [5] 周立业,刘海宇,高鸿蒙,等. 少花蒺藜草全生育期生长特性研究[J]. 内蒙古民族大学学报(自然科学版),2012,27(6):674—676,679.
- [6] White C R, Alton L A, Bywater C L, *et al.* Metabolic scaling is the product of life—history optimization[J]. Science, 2022,377(6608):834—839.
- [7] 姜玲. 科尔沁沙地植被动态与水分关系的研究[D]. 北京:中央民族大学,2007.
- [8] 程海艳. 光梗蒺藜草入侵适应性的初步研究[D]. 呼和浩特:内蒙古师范大学,2018.
- [9] 霍艳利,田迅,卢轩,等. 入侵植物少花蒺藜草功能叶的生长和资源分配策略[J]. 黑龙江农业科学,2021(4):44—48+54.
- [10] 张永丽,肖凯,李雁鸣. 种植密度对杂种小麦 C6—38/Py85—1 旗叶光合特性和产量的调控效应及其生理机制[J]. 作物学报,2005,31(4):498—505.
- [11] 张世航,龚莉,戈玉莹,等. 不同密度下入侵植物北美车前生物量分配与异速生长关系[J]. 草业科学,2021,38(10):1938—1949.
- [12] 田迅,张志新,陈艳东. 科尔沁沙地不同地区少花蒺藜草种子库与种子活力结构特征[J]. 中国草地学报,2015,37(6):85—90.
- [13] 王鹏. 遮荫与干旱胁迫对疏花蒺藜草生理指标和光合特性影响的研究[D]. 沈阳:辽宁大学,2015.
- [14] 淑琴,孙忠林,马崇勇,等. 科尔沁沙地4种生境少花蒺藜草表型特征和生物量分配[J]. 草业科学,2023,40(2):329—337.
- [15] 徐军,李青丰,王树彦. 科尔沁沙地外来入侵植物光梗蒺藜草的种子库分布格局[J]. 干旱区资源与环境,2012,26(11):184—187.
- [16] 赵明,李少昆. 论作物源的数量、质量关系及其类型划分[J]. 中国农业大学学报,1998,3(3):53—58.
- [17] 谭淑娟,李婷,余素睿,等. 光照强度对8种红树植物幼苗生长和生物量分配的影响[J]. 生态科学,2020,39(3):139—146.
- [18] 傅伟,王天铎. 净光合速率与气孔导度相互关系的电学类比分析和模拟研究[J]. 植物学报,1994,36(7):511—517.
- [19] Nagarajah S, Schulze E D. Responses of *Vigna unguiculata* (L.) Walp. To atmospheric and soil drought[J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1983, 10(5):385—394.
- [20] 柯世省. 云锦杜鹃气孔行为对水分的响应[J]. 天津师范大学学报(自然科学版),2007,27(4):21—25.
- [21] 刘雷,黄怡,赵丹,等. 大马士革玫瑰蕾期净光合速率日变化特征及其与生理生态因子的关系[J]. 江苏农业科学,2020,48(22):139—144.
- [22] 杨晓松,温超,贾伟星,等. 科尔沁地区少花蒺藜草化学防除药剂的筛选[J]. 中国农学通报,2020,36(33):120—126.
- [23] 曹生奎,冯起,司建华,等. 胡杨光合蒸腾与影响因子间关系的研究[J]. 干旱区资源与环境,2012,26(4):155—159.
- [24] 王连喜,陈怀亮,李琪,等. 植物物候与气候研究进展[J]. 生态学报,2010,30(2):0447—0454.
- [25] 张学霞,郑景云,葛全胜. 北京地区气候变化和植被的关系——基于遥感数据和物候资料的分析[J]. 植物生态学报,2004,28(4):499—506.
- [26] 薛晨阳,许玉凤,曲波. 不同氮水平下瘤突苍耳、苍耳及其杂交种形态、光合及生长特征比较[J]. 生物多样性,2018,26(6):554—563.
- [27] 马金宝,张永莉,田迅,等. 科尔沁沙地少花蒺藜草不同生育时期生理适应性的研究[J]. 草原与草坪,2020,40(6):52—57+64.
- [28] Japhet W, Zhou D W, Zhang H X, *et al.* Evidence of phenotypic plasticity in the response of fagopyrum esculentum to population density and sowing date[J]. Journal of Plant Biology, 2009,52(4):303—311.
- [29] Zheng Y L, Feng Y L, Liu W X, *et al.* Growth, biomass allocation, morphology, and photosynthesis of invasive *Eupatorium adenophorum* and its native congeners grown at four irradiances[J]. Plant Ecology, 2009, 203(2):263—271.
- [30] Pereira E G, Olivaa M A, Rosado—Souza L, *et al.* Iron excess affects rice photosynthesis through stomatal and non—stomatal limitations[J]. Plant Science, 2013,201—202:81—92.
- [31] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal Conductance and Photosynthesis[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982,33(1):317—345.

The response of photosynthetic characteristics to density of *Cenchrus spinifex* at different phenological periods

HUA Ming-yang¹, SUN Zhong-lin^{1*}, MA Chong-yong², PENG Jing¹, HUANG Chuan-yi¹, LIAN Ji-ming¹, GAO Kai¹

(1. College of agronomy, Inner Mongolia Minzu University, Tongliao 028043, China; 2. Forestry and Grassland Pest Control and Quarantine Station of Inner Mongolia Autonomo Region, Hohhot 010051, China)

Abstract: 【Objective】 This study aims to explore the adaptive characteristics of photosynthesis in *Cenchrus spinifex* In response to varying densities at different phenological periods, providing a theoretical basis for the development of effective prevention and control technologies. 【Method】 In situ field experiments with 5 sowing times (May 28 th, June 13 th, June 28 th, July 16 th, and July 29 th) and five density levels (5, 7, 9, 18, and 21 plants/m²). The net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r), and intercellular carbon dioxide concentration (C_i) of *C. spinifex* were measured using a spatial time substitution method. Differences in photosynthetic characteristics of *C. spinifex* under varying densities and phenological periods were analyzed, and regression analysis was employed to model the relationship between P_n and G_s in relation to density. 【Result】 1) Phenological stage and density significantly affected P_n , G_s , T_r , and C_i of *C. spinifex* ($P < 0.05$). Except for G_s , the interaction between phenological stage and density was not significant for other photosynthetic parameters. 2) During the heading stage, the P_n , G_s , and T_r were significantly higher than in other stages ($P < 0.05$), while C_i was significantly lower ($P < 0.05$). 3) At a medium density of 9 plants/m², P_n , G_s , and T_r were significantly elevated compared to other densities ($P < 0.05$), while C_i was significantly lower ($P < 0.05$). 4) The fitting parameter a of P_n — G_s relationship exhibited an initial increase followed by a decrease with increasing density, reaching a maximum value of 19.45 at a density of 13.65 plants/m². 【Conclusion】 The photosynthetic characteristics of *C. spinifex* at different phenological stages had certain internal regulatory mechanisms. The species adjusts to changes in density changes through stomatal closure and variations in photosynthetic intensity. Increased density intensifies the the impact of stomatal limitations on the net photosynthetic rate, but a critical density exists; exceeding this critical value, non—stomatal factors had a greater impact on net photosynthetic rate.

Key words: Horqin sandy land; invasive plants; *Cenchrus spinifex*; photosynthetic characteristics; phenological period; density

(责任编辑: 靳奇峰)