

扁穗牛鞭草地不同层面光合作用差异及贡献率的研究

刘金平, 张新全*, 游明鸿, 易杨杰, 彭燕

(1. 四川农业大学草业科学系, 四川雅安625014; 2. 四川省草原研究所, 四川成都611731)

摘要 通过对扁穗牛鞭草地不同层面光合作用差异及贡献率的研究, 结果说明: 外界光合有效辐射从上往下以 $19.84 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{cm})$ 速度递减; G_i 起伏较大, 最大值 $c(\text{CO}_2) = 943.11 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 出现在最下层光合速率最低的8cm处, 最小值 $c(\text{CO}_2) = 147.81 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 出现在光合速率最高的65cm处; G_s 的变化范围为 $0.033 \sim 0.220 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 但从下往上递增, 在顶层有所下降; T_r 与 G_s 密切相关; 不同层面叶片单位面积的 P_n 差异很大, 8cm处 $c(\text{CO}_2) = 2.42 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 65cm处 $c(\text{CO}_2) = 42.57 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 达最大值。单叶光合效率变异范围为 $1.105 \sim 53.450 \text{ nmol}/\text{s}$, 单叶光合效率是外界光合作用有效辐射与叶片面积和光合速率三者共同偶合作用的结果; 不同株层贡献率差异很大, 0~20cm光合贡献率仅1.73%, 0~40cm的贡献率仅为12.19%, 而55~75cm占全部叶片数的40.89%, 光合贡献率达56.88%; 扁穗牛鞭草地应当在低于80cm时利用, 不仅可以保证牧草的产量与质量, 也可以提高草地的年生产能力。

关键词 扁穗牛鞭草; 人工草地; 光合作用; 光合作用速率; 草地管理

中图分类号 Q945.11 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2006)11-2386-03

Photosynthesis and its Contribution Ratio of the Different Leaf Layers of *Hemarthria compressa* Grassland

LIU Jin-ping et al (Department of Grassland, Sichuan Agricultural University, Yaan, Sichuan 625014)

Abstract The photosynthetic parameters including the photosynthesis available radiation (PAR₀), the guide stomata (G_s), the concentration of intercellular CO_2 (G_i), the transpiration rate (T_r), the photosynthesis rate (P_n) of different leaf layers (8, 12, 15, 20, 25, 35, 40, 45, 50, 55, 65, 75 and 80) for artificial grassland of *Hemarthria compressa* were measured, which was in vegetative growth phase with the density of 40 plant/ m^2 , nature height of 80cm, CO_2 density of $(372 \pm 8) \mu\text{mol}/\text{mol}$, temperature of (33 ± 1) and relative humidity of $(45 \pm 3) \%$. The leaf distribution and its photosynthetic characteristic in different layers, the photosynthetic characteristic and the contribution rate of different height were analysed and studied. The results showed that, from upper to low, the photosynthesis available radiation was gradually decreasing with the velocity of $19.84 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{cm})$. The larger wave was found in the G_i parameter, and the largest value [$\text{CO}_2 943.11 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{cm})$] was emerged in the leaf layer of 8cm, which had the lowest photosynthesis rate, and the smallest value [$\text{CO}_2 147.81 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{cm})$] was the leaf layer of 65cm, with the highest photosynthesis rate. G_s had the change range of $\text{H}_2\text{O} 0.033 \sim 0.220 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{cm})$, which was gradually increasing from low to upper, but at the top layer the value slightly dropped. T_r was obviously relative to G_s . There was a visible difference among the P_n value of unit area in different leaf layers, with the smallest value of $\text{CO}_2 2.42 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{cm})$ in 8cm height and the largest value of $\text{CO}_2 42.57 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{cm})$ in 65cm height. The simple leaf's photosynthetic efficiency was the result of collaborative action of available radiation, leaf area and photosynthesis rate, and its fluctuant range was $\text{CO}_2 (1.105 \sim 534.50) \times 10^{-4} \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{cm})$. The different heights of plant had different photosynthesis contribution rates, the rate of 0~20cm and 0~40cm was 1.73% and 12.19%, respectively, while the rate of 55~75cm was 56.88% with 40.89% leaves of the whole plant. Consequently, *Hemarthria compressa* should be sliced off under 80cm height, which not only guaranteed the quality and quantity of forage, but also the annual production capacity of grassland must be practically improved.

Key words *Hemarthria compressa*; Artificial grassland; Photosynthesis; Photosynthesis rate; Grassland management

扁穗牛鞭草 (*Hemarthria compressa*) 是热带、亚热带建植人工草地、天然牧场改良、南方草山草坡复壮整治的优良草种。近年来, 对其资源分布、生态类型、适应性能、生产性能、遗传多样性等方面做了大量的研究工作, 但对叶片结构和光合作用研究较少, 尤其对于人工草地不同株层光合速率及贡献率未见相关报道。笔者通过测定密度为40株/ m^2 、自然高度为80cm的扁穗牛鞭草人工割草地不同层面叶片的光合参数, 分析不同层面叶片的光合特性, 对不同株层叶片的分布、光合特点及贡献率进行研究, 为草地管理和选育叶片丰富新品种提供依据。

1 材料与方

1.1 试验地概况 试验在四川省雅安市青衣江流域二级阶地后缘的四川农业大学草业科学系基地内进行, 属北亚热带湿润季风气候区, 海拔620m, 年均气温 16.2°C , 最热的7月份均温 25.3°C , 最冷的1月份均温 6.1°C , 极端最高气温 37.7°C , 年降水量 1774.3 mm , 年蒸发量 1011.2 mm , 相对湿度79%, 年日照时数 1039.6 h , 年无霜期304d, 10°C 的年积温 5231°C 。

试验地土壤系白垩纪灌口组紫色沙页岩风化堆积物形成的紫色土, pH值为6.2。

试验地空气 CO_2 浓度为 $(372 \pm 8) \mu\text{mol}/\text{mol}$, 气温为 $(33 \pm 1)^\circ\text{C}$, 相对湿度为 $45\% \pm 3\%$, 辐射为 $(1650 \pm 100) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

1.2 试验设计 材料为处于营养生长期的广益扁穗牛鞭草人工割草地, 密度为40株/ m^2 , 植株自然高度为80cm, 生长旺盛, 无病虫害, 无遮阴。选择天气晴朗、无风的上午, 于12:00~13:30, 用 Li-6400 便携式光合分析仪 (LI-COR 公司, USA) 标准叶室, 测定扁穗牛鞭草不同层面叶片的光合作用速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、胞间 CO_2 的浓度 (G_i)、蒸腾速率 (T_r)、外界光合作用有效辐射 (PAR₀) 等相关参数的值。

分别随机选取离地8、12、15、20、25、35、40、45、50、55、65、75、80cm层面的叶片, 取叶片的中间宽度为叶宽, 用光合分析仪测定相关参数的值, 3次读数, 每个高度3次重复, 求平均值为该高度的参数值。

单位面积光合速率: 为测定时输入叶宽后, 光合分析仪所测定的值。

光合速率增加幅度: 为两层叶片单位面积光合速率之差与其垂直距离的比值。

单叶光合效率: 测定光合速率的同时, 分别随机选取不同层面的10个叶片, 测定叶片的面积, 平均叶面积 \times 光合速率为该层面单叶的光合效率。

基金项目 四川省青年基金项目(02ZQ026-057)和科技部星火计划项目(2004EA810010)资助。

作者简介 刘金平(1972-), 男, 山西临县人, 在读博士生, 从事牧草及草坪草育种与种质资源研究。* 通讯作者, 博士生导师, 教授, E-mail: zhangxq@sicau.edu.cn。

收稿日期 2006-03-07

株层光合能力和贡献率:取相邻层面光合效率的平均值为该株层内单叶的光合能力,测定100个分蘖枝不同层面的叶片数,光合能力与叶片数的积为株层光合能力,株层光合能力占全部光合能力的比例为株层光合贡献率。

利用SAS和Excel统计软件进行分析和制作相关的图表。

2 结果与分析

2.1 不同层面叶片光合作用差异

2.1.1 不同层面叶片外界光合作用有效辐射。扁穗牛鞭草人工割草地不同层面中,空气CO₂浓度(372 ± 8) μmol/mol、温度(33 ± 1)、相对湿度45% ± 3%等光合基础条件都相对稳定,光合有效辐射是决定叶片光合速率的关键外界因素,测定不同层面的外界光合有效辐射,结果如图1所示。

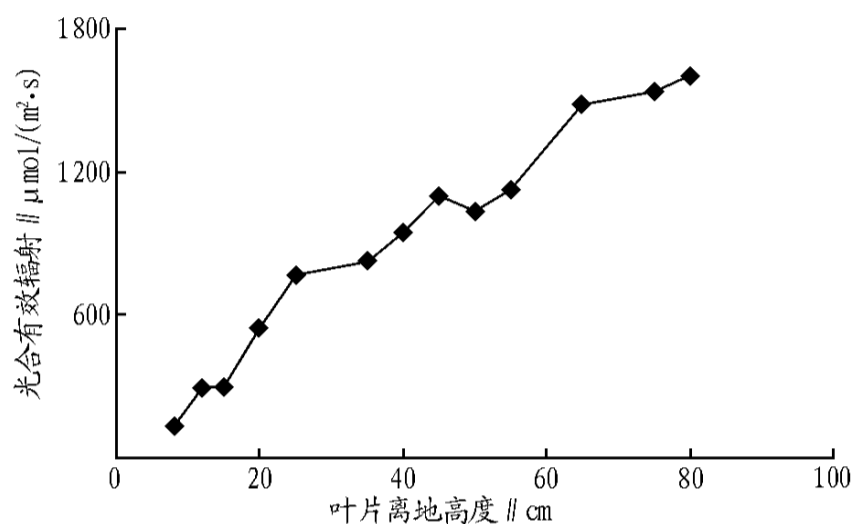


图1 不同层面光合有效辐射

由图1可见,不同层面的外界光合有效辐射存在着很大的差异,在8 cm处,外界有效辐射仅为133.44 μmol/(m²·s),不足裸地的1/10,随着层面的升高外界有效辐射增加。不考虑层面结构之间的差异,依据有效辐射与层面高度进行直线回归,得出回归方程为 $Y = 98.433020 + 19.842398X$,可见由于茎叶的反射与吸收,致使光合有效辐射以19.84 μmol/(m²·s·cm)速度增减。

2.1.2 不同层面叶片胞间CO₂浓度。胞间CO₂是光合作用的物质基础,不同层面叶片的胞间CO₂浓度如图2所示。最大值 $c(\text{CO}_2) = 943.11 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 出现在最下层光合速率最低的8 cm处,最小值 $c(\text{CO}_2) = 147.81 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 出现在光合速率最高的65 cm处,可见光合速率与叶片胞间CO₂浓度成反比。图2的曲线走向与图3、4、5相反,说明G与Pn、Gs、Tr呈现一定的负相关。G曲线的波动,可能是叶片年龄、比叶重、叶片结构、呼吸速率等内因与叶片外界光合作用有效辐射共同作用的结果。

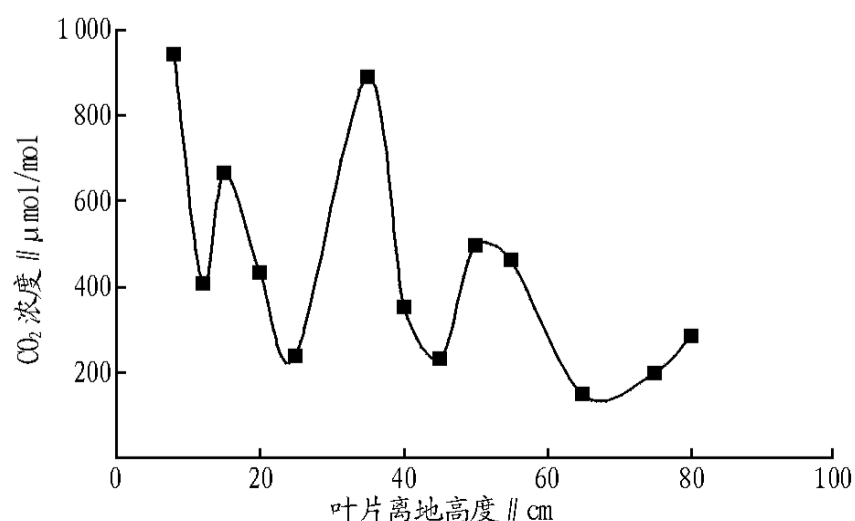


图2 不同层面叶片胞间CO₂浓度

2.1.3 不同层面叶片气孔导度和蒸腾速率。自然条件下光合有效辐射、饱和水汽压差和叶片温度对植物叶片气孔导度影响最为显著,其中光合有效辐射是影响气孔导度的最主要因素。不同层面叶片由于所处位置的光合有效辐射不同,致使气孔导度随之变化(图3),变化范围为0.033 ~ 0.220 mol/(m²·s)。由于叶片年龄、比叶面积等内部因素影响,气孔导度并没有随着层面的升高、外界有效辐射的增加而同步增加。但总的趋势是气孔导度越大叶片的光合速率越大。

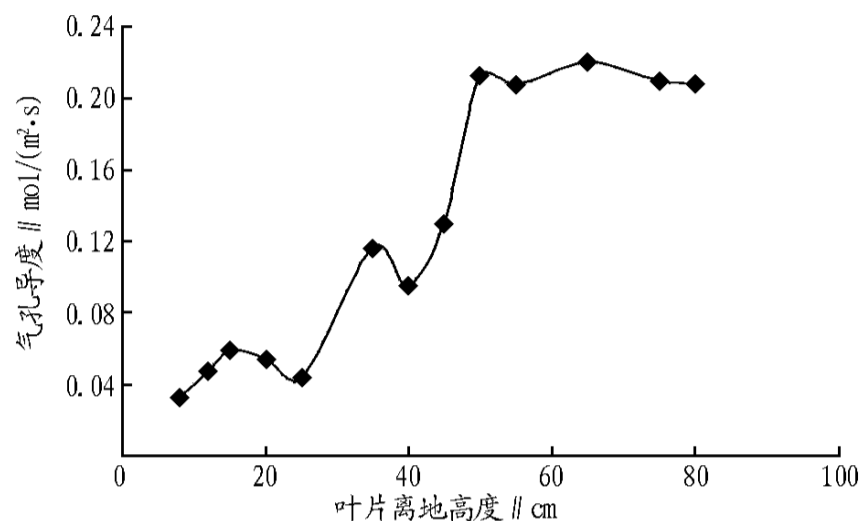


图3 不同层面叶片的气孔导度

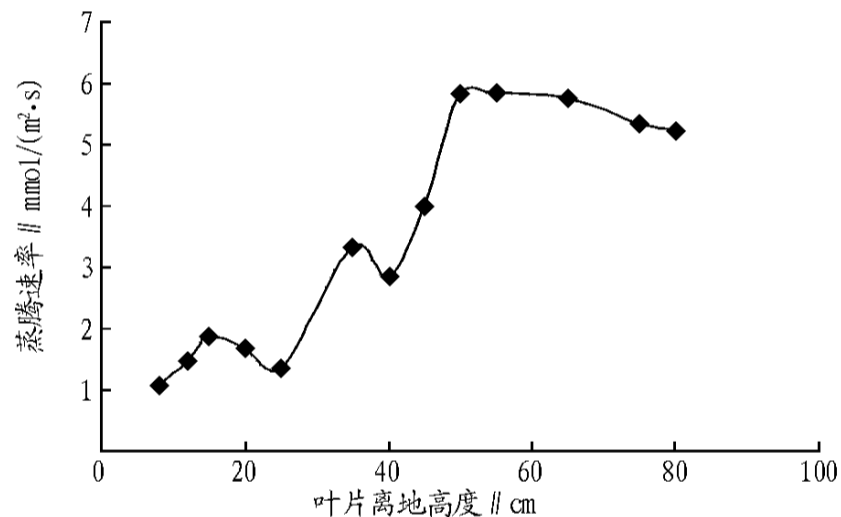


图4 不同层面叶片的蒸腾速率

气孔导度不仅说明叶片交换CO₂的能力,还能反映叶片控制蒸腾的能力,试验测定不同层面叶片蒸腾速率得到的结果,如图4所示,其延伸趋势、起伏大小与图3几乎一致。说明不同层面叶片的蒸腾速率差异很大,蒸腾速率与气孔导度呈现密切的相关性。

2.1.4 不同层面叶片光合作用速率。不同层面叶片单位面积的光合作用速率差异很大(图5),在8 cm处 $c(\text{CO}_2) = 2.42 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,而在65 cm处 $c(\text{CO}_2) = 42.57 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 达最大值。虽然随着层面的升高外界单位面积叶片的光合速率在增加,但增加幅度与光合有效辐射不同。图5曲线上的3个拐点(35、55、65 cm),说明叶片单位面积的光合速率不是随层面的增加而呈直线上升的,且当层面达到一定高度后,光合速率有所下降。依据3个拐点,可把牛鞭草层面分为4段,随层面升高叶片单位面积光合速率增加幅度35 cm以下, $c(\text{CO}_2) = 0.26 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{cm})$; 35 ~ 55 cm, $c(\text{CO}_2) = 0.99 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{cm})$; 55 ~ 65 cm, $c(\text{CO}_2) = 1.73 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{cm})$; 65 ~ 80 cm, $c(\text{CO}_2) = -0.22 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{cm})$ 。

2.2 不同株层叶片光合作用贡献率

2.2.1 不同层面单一叶片光合作用效率。扁穗牛鞭草人

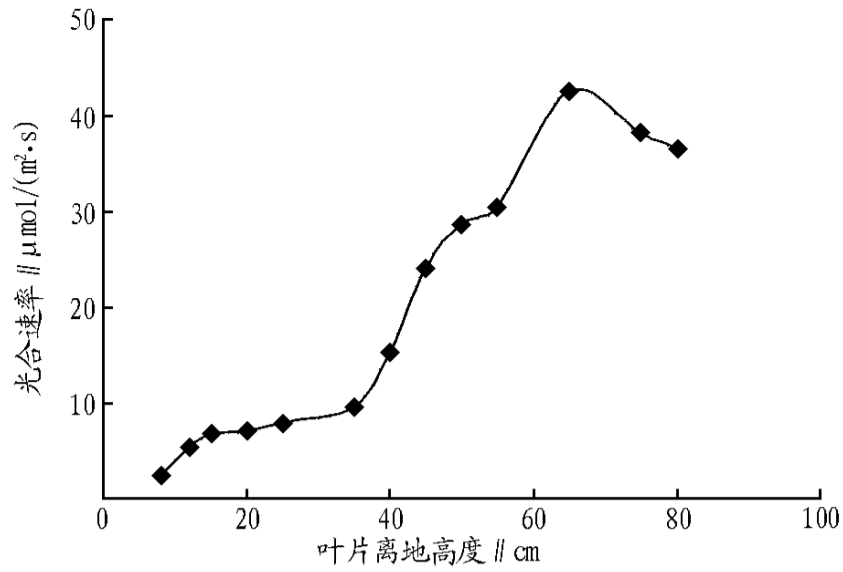


图5 不同层面叶片的光合速率

工割草地不同层面叶片长度、宽度、叶面积、光合速率都不同(表1),致使其光合效率不同(图6)。单叶光合效率变异范围为1.105~53.450 nmol/s,最小值出现在最下层,而最大值并没有出现在最高层,也没有出现在光合速率最高的65 cm处和最大叶面积的45 cm处,而出现在外界光合作用有效辐射与叶片面积和光合速率都较高的50 cm处,可见单叶光合效率是三者共同耦合的结果。

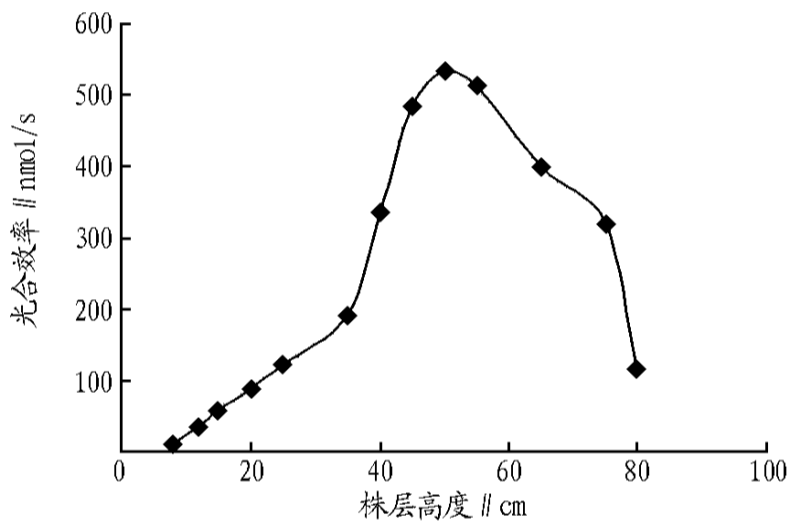


图6 不同层面单叶片的光合效率

表1 不同层面单一叶片叶面积及其光合效率

层面 cm	叶长 cm	叶宽 cm	叶面积 cm ²	光合速率 μmol/(m ² ·s)	单叶光合效率 nmol/s
8	9.12	0.50	4.56	2.42	1.105
12	12.23	0.52	6.36	5.47	3.477
15	16.17	0.52	8.41	6.78	5.699
20	24.54	0.51	12.52	7.08	8.855
25	29.28	0.52	15.23	8.00	12.180
35	37.53	0.53	19.89	9.57	19.033
40	39.21	0.56	21.96	15.26	33.512
45	37.17	0.54	20.07	24.08	48.342
50	36.52	0.51	18.63	28.70	53.450
55	32.37	0.52	16.83	30.43	51.223
65	19.51	0.48	9.36	42.58	39.873
75	18.14	0.46	8.34	38.26	31.924
80	7.42	0.43	3.19	36.52	11.651

2.2.2 不同株层叶片光合能力及贡献率。不同株层单叶的光合能力、叶片数、光合能力、光合贡献率不同(表2),由于扁穗牛鞭草生长特性和植株间竞争的结果,使下部株层节间长、叶片数量少、单叶面积小、叶片老化、光合有效辐射低,致使下层株层光合贡献率低,0~20 cm占株高的1/4,但贡献率为1.73%,0~40 cm的贡献率仅为12.19%。上层光照条件好、叶片数量多,单叶面积大,如55~75 cm叶片数占全部的40.89%,光合贡献率达56.88%,这说明扁穗牛鞭草

上层是光合作用的主要部位。

表2 不同株层叶片光合能力及贡献率

株层 cm	单叶光合能力 nmol/s	叶片数 片	光合能力 nmol/s	光合贡献率 %
0~8	0.553	7	3.868	0
8~12	2.291	18	41.229	0.15
12~15	4.588	34	155.975	0.57
15~20	7.427	37	274.799	1.01
20~25	10.518	27	283.973	1.05
25~35	15.607	89	1388.979	5.12
35~40	26.273	44	1155.990	4.26
40~45	40.927	43	1759.861	6.49
45~50	50.896	45	2290.298	8.45
50~55	52.337	47	2459.816	9.07
55~65	45.548	125	5693.438	21.00
65~75	35.898	271	9728.358	35.88
75~80	21.787	86	1873.639	6.91

3 讨论

(1) 不同层面可利用的外界光合有效辐射以19.84 μmol/(m²·s·cm)速度增减,致使下层叶片光照不足,不仅光反应受抑制,暗反应的关键酶也没有充分活化,从而降低Pn值,长期处于光缺乏引起的呼吸作用大于光合作用状态,叶片发生光合衰退、叶绿体结构变化、代谢水平下降、降解酶合成、细胞死亡等过程,最终导致下层叶片的老化与死亡、茎的纤维化和木质化,必然降低牧草的适口性与营养价值,所以选择合适的利用时间,保持下层光合功能叶片的数量与比例,是保证牧草高产优质的关键技术。

(2) 不同层面单一叶片光合作用速率随层面的增加而上升,当层面达到一定高度后,光合速率有所下降,这是外界光合有效辐射与叶片性状共同作用的结果,不同层面叶片年龄、叶氮含量、比叶面积、叶绿素含量都不同。单一叶片光合作用能力是外界光合作用有效辐射(环境条件)、叶片面积(结构性状)、光合速率(功能性状)共同偶合作用的结果,尽管包括叶寿命、比叶面积和叶氮含量等生物化学结构特征的叶片的结构型性状,在特定环境下保持相对稳定,而体现叶片的生长代谢指标的功能型性状(主要包括光合速率、呼吸速率、气孔导度等),则随时间和空间的变化程度相对较大。所以草地生产中,可通过采用合适的牧草品种和栽培技术措施,提高或维持不同层面叶片的结构型性状和功能型性状,获得单位时间和空间内最大的光合产量。

(3) 密度为40株/m²、自然高度为80 cm的扁穗牛鞭草地,0~40 cm的光合贡献率仅为12.19%,可见下部已经或开始叶片老化、茎节纤维化和木质化,势必降低该株层的饲用价值。而在55~75 cm,聚集了40.89%的叶片数和56.88%的光合贡献率,上层叶片的聚集,阻挡了光辐射,加速了下层的衰退与老化,上层叶片间竞争的结果,使生物量不断在上层累积,使植株出现严重的“头重脚轻”现象,植株容易倒伏。所以,扁穗牛鞭草地应当在低于80 cm时利用,不仅可以保证牧草的产量与质量,也可以提高草地的年生产能力。

(4) 试验是在密度为40株/m²、自然高度为80 cm的扁穗牛鞭草地完成的,只分析了该生长相对静止状态下不同

(下转第2509页)

层面叶片的光合特性和不同株层光合效率及贡献率。草地是由许多个体组成的种群,不同个体不同层面叶片形成及分布特点、光合能力及持续时间,决定着种群结构的形成和功能的完善,同时草地生产是一个连续的过程,不同生长发育阶段的光合特点、光合产量及分配途径,决定着草地的生长速度、生产能力和利用寿命。所以,有待于系统地对扁穗牛鞭草人工草地光合作用特点及相关调控技术进行深入地研究,为南方草地畜牧业健康发展服务。

参考文献

- [1] 李雁鸣,梁卫理,崔彦宏,等.作物生态——农业系统生产能力与管理[M].北京:中国农业出版社,2002:239-251.
- [2] 杜占池,杨宗贵.不同土壤型羊草光合和蒸腾作用的比较研究[J].植物学报,1995,37:66-73.
- [3] 董学军,杨宝珍,郭柯.几种沙生植物水分生理生态特征的研究[J].植物生态学报,1994,18:86-94.
- [4] 李凌浩,韩兴国,王其兵,等.锡林河流域一个放牧草原群落中根系呼吸占土壤总呼吸比例的初步估计[J].植物生态学报,2002,26:29-32.
- [5] 王玉辉,周广胜.羊草叶片气孔导度特征及数值模拟[J].应用生态学

报,2001,12:75-79.

- [6] 杨春华,李向林,张新全,等.秋季补播多花黑麦草对扁穗牛鞭草草地产量、质量和植物组成的影响[J].草业学报,2004,13(6):80-86.
- [7] 吴彦奇,杜逸.扁穗牛鞭草几个有性生殖特性的研究[J].四川农业大学学报,2000(3):262-264.
- [8] 杨春华,张新全,李向林,等.牛鞭草属种质资源及育种研究[J].草业学报,2004(2):7-12.
- [9] 徐胜,张新全,李建龙,等.19份野生扁穗牛鞭草种质农艺性状遗传变异的数量化研究[J].中国草地,2003(4):15-20.
- [10] 刘金平,张新全,陈永霞.无性繁殖扁穗牛鞭草基株分蘖形成及生长特点[J].植物遗传资源学报,2004(4):338-341.
- [11] BETANA F Q, NOHYS, EDWARD H. Molecular aspects of leaf senescence [J]. Trends Plant Sci, 2000,7:278-282.
- [12] 金松恒,蒋德安,王品美,等.水稻孕穗期不同叶位叶片的气体交换与叶绿素荧光特性[J].中国水稻科学,2004(5):443-448.
- [13] 张林,罗天祥.植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展[J].植物生态学报,2004(6):844-852.
- [14] CORNELISSEN J H, DIEZ P C, HUNT R. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types [J]. Journal of Ecology, 1996,84:755-765.
- [15] WRIGHT J, WESTOBY M. Cross-species relationship between seedling relative growth rate, nitrogen productivity and root vs. leaf function in 28 Australian woody species [J]. Functional Ecology, 2000,14:97-107.