

# 白三叶、多年生黑麦草和鸭茅光合生理生态特性研究

黄顶 张英俊 韩建国 王 坤

(中国农业大学 动物科学技术学院/农业部草地植被恢复与重建重点实验室, 北京 100094)

**摘 要** 为研究白三叶、多年生黑麦草和鸭茅各生育期群落光合生理生态特性,探讨三者作为人工草地混播组合的生态适应性,用 CI-310 便携式光合仪测定了各生育期群落光合特性,并分析了硝酸还原酶活性(NRA)以及叶绿素含量的变化。结果表明:白三叶、多年生黑麦草和鸭茅光合生理生态指标互补优势明显,光合生理生态适应性较强,推测光合生理生态特性能够作为混播牧草搭配组合的重要参考指标;开花期,鸭茅群落同化 CO<sub>2</sub> 的净光合速率、同化 CO<sub>2</sub> 的光能利用效率(LUE)和同化 CO<sub>2</sub> 的水分利用效率(WUE)日平均值分别为 17.9 μmol/(m<sup>2</sup>·s), 40.9 mmol/mol 和 44.2 mmol/mol 均显著高于多年生黑麦草和白三叶;开花期和成熟期 LUE 日变化曲线呈“V”字形,中午 LUE 较低,成熟期鸭茅的最高值可达 54.5 mmol/mol,而最低值仅为 15.1 mmol/mol;WUE 各生育期日变化均呈逐渐下降的趋势,3 种牧草 WUE 的差异主要表现在上午;白三叶硝酸还原酶活性在整个生育期均显著高于多年生黑麦草和鸭茅,而多年生黑麦草和鸭茅的差异不显著;分蘖期和开花期多年生黑麦草和鸭茅叶绿素 a 和 b 的含量高于白三叶,在枯黄期却相反。

**关键词** 白三叶; 多年生黑麦草; 鸭茅; 群落光合特性; 硝酸还原酶活性; 叶绿素含量

**中图分类号** S 541.2; S 543.6; S 543.3

**文章编号** 1007-4333(2006)02-0044-05

**文献标识码** A

## Study on community photosynthetic and other ecological physiology characteristics of white clover, perennial ryegrass and orchardgrass

Huang Ding, Zhang Yingjun, Han Jianguo, Wang Kun

(College of Animal Science and Technology/ Key Laboratory of Grassland Vegetation Restoration and Reconstruction in Ministry Agriculture, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

**Abstract** To deduce the ecological adaptabilities and compatibility of white clover, perennial ryegrass and orchardgrass from photosynthetic ecological physiology aspect, field experiments were conducted. The community photosynthetic characteristics of the three grass species as well as the nitrate reductase activity (NRA) and the content of chlorophyll a and b were analyzed. The results obtained on these three parameters perfectly converged. Therefore, the characteristics of photosynthetic ecological physiology can be used as an important indicator to optimize combinations of mixed pastures. At the flowing stage, the diurnal mean data of net photosynthetic rate (Pn), light use efficiency (LUE) and water use efficiency (WUE) for the orchardgrass were respectively 17.9 μmol/(m<sup>2</sup>·s), 40.9 mmol/mol and 44.2 mmol/mol, which were significantly higher than the values obtained with white clover and perennial ryegrass. The diurnal pattern of LUE showed the figure of “V” at the flowering and maturation stages. For the orchardgrass, the maximum and minimum LUEs were respectively 54.5 mmol/mol and 15.1 mmol/mol at the maturation stage. The diurnal WUE pattern dropped from morning to afternoon at each growing stage, with obvious differences among the species occurring in the morning. The NRA for white clover was significantly higher throughout the growing season, and the chlorophyll a and b content of perennial ryegrass and orchardgrass was higher than that of white clover at tilling and flowering stages, and lower at withering stage.

**Key words** white clover; perennial ryegrass; orchardgrass; community photosynthetic characteristics; nitrate reduc-

收稿日期: 2005-07-28

基金项目: 农业部“948”重大引进项目(202099)

作者简介: 黄顶, 博士研究生; 张英俊, 副教授, 通讯作者, 主要从事草地管理和放牧生态研究, E-mail: zhangyj@cau.edu.cn

tase activity (NRA); content of chlorophyll

建立高产、优质、稳定的人工草地是解决草畜矛盾的重要措施。但是,由于单播人工草地的利用年限短、稳定性差<sup>[1-2]</sup>,所以应根据不同牧草对资源利用方式不同的特点,进行合理搭配,建立混播人工草地。多年生黑麦草是白三叶最理想的伴生种,是混播人工草地研究的重点<sup>[3-4]</sup>。而由于鸭茅具有较好的抗旱性,比冷季性牧草更能适应干旱的气候条件,近年鸭茅作为白三叶混播伴生种也受到重视<sup>[5-6]</sup>。鸭茅混播可以增加群落根系和地上部生物量却并不影响白三叶匍匐茎的生长<sup>[7]</sup>。

以往的研究着重于混播人工草地群落的稳定性、种间竞争、种间互作以及牧草对草地养分和水分的高效利用,研究牧草光合特性也较深入,表明豆科牧草属高光合、高蒸腾型牧草<sup>[8]</sup>,而禾本科牧草的光合和蒸腾作用相对较低<sup>[9]</sup>。混播人工草地各牧草相互间生理生态适应性也有研究<sup>[10]</sup>,主要研究了生物学的互补优势,而光合生理生态适应性研究较少。本试验旨在探讨白三叶、多年生黑麦草和鸭茅的光合生理生态特性,光能和水分利用特点,为混播人工草地草种的优化组合提供依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地自然概况

试验于2003年5—9月在中国农业大学草地研究所进行(东经116.3°、北纬39.95°)。该区域地处华北平原北部山前冲积平原区,为暖温带大陆性季风气候,年平均气温为11.5℃,年降雨量500mm,降雨主要集中在夏季(6—8月),降雨量占全年的70%,试验用壤土,有机质含量2.26%,速效N 31.10 mg/kg,速效K 87.61 mg/kg。

### 1.2 试验材料

选用的白三叶(*Trifolium repens* L.)、多年生黑麦草(*Lolium perenne* L.)和鸭茅(*Dactylis glomerata* L.)牧草均是“948”项目引进品种,白三叶Haifa引自澳大利亚;多年生黑麦草Caribaldi引自丹麦;鸭茅Potomac引自美国。于2003~05~06进行单播种植,并适时进行灌溉施肥和除杂草等常规管理,整个生育期不进行刈割。

### 1.3 试验方法

1)净光合速率、光能利用效率和水分利用效率日变化的测定。用美国CID公司生产的CI-310便

携式光合作用分析仪在闭路系统下测定各群落瞬时净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、光合有效辐射(PAR)以及气孔导度( $G_s$ )和叶温( $t_l$ )。分蘖期(05~30)测定时的叶室为12 cm ×12 cm ×25 cm,开花期(06~23)和成熟期(07~18)测定所用叶室大小则为12 cm ×12 cm ×50 cm;测定在晴天进行,7:00—19:00每间隔2 h测定1次,9次重复。光能利用效率( $LUE$ ) =  $P_n/ PAR$ ,水分利用效率( $WUE$ ) =  $P_n/ T_r$ 。在该试验过程中多年生黑麦草和鸭茅的生育期一致,而多年生黑麦草和鸭茅的分蘖期正是白三叶匍匐茎伸长期,开花期是白三叶的初花期,光合特性均在同一天进行测定。

2)硝酸还原酶活性、叶绿素a和叶绿素b含量的测定。分别在牧草的分蘖期、开花期、成熟期和枯黄期选取健康、发育良好叶片作为试验材料,用NADH还原法测定硝酸还原酶活性,比色法测定叶绿素a和叶绿素b含量。

3)数据分析。试验数据经Excel软件处理后,用SAS软件进行统计分析和单因素方差分析比较。

## 2 结果与分析

### 2.1 净光合速率日变化

3种牧草各生育期群落净光合速率日变化与光合有效辐射的变化基本一致(图1、2),午后,由于光合有效辐射的降低和空气湿度变化,牧草的净光合速率迅速下降,不同生育期各牧草此时段净光合速率差异不显著( $P > 0.05$ )。

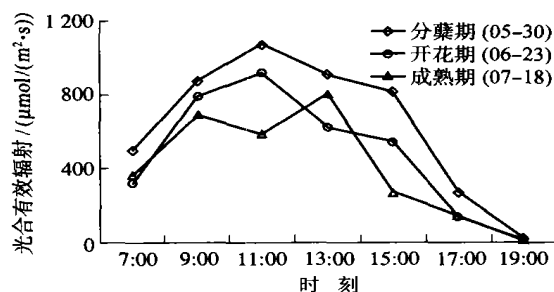


图1 不同生育期光合有效辐射日变化

Fig. 1 Diurnal pattern of photosynthetic active radiation (PAR) at different growing stage

由图2可以看出,分蘖期多年生黑麦草和鸭茅的净光合速率始终维持在较高水平,且显著地高于白三叶,而多年生黑麦草和鸭茅之间差异不显著,3

种牧草净光合速率呈逐渐降低趋势,日变化曲线没有明显的峰值。开花期,鸭茅净光合速率日变化呈明显的双峰曲线,中午,净光合速率短暂降低,峰值分别出现在9:00和13:00,最大值可达 $23.8 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,鸭茅开花期日平均净光合速率达 $17.9$

$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,显著高于白三叶和多年生黑麦草,白三叶和多年生黑麦草净光合速率日变化呈单峰曲线,且净光合速率大小相近。成熟期,仅上午多年生黑麦草和鸭茅群落净光合速率显著高于白三叶,此后各牧草间差异不显著。

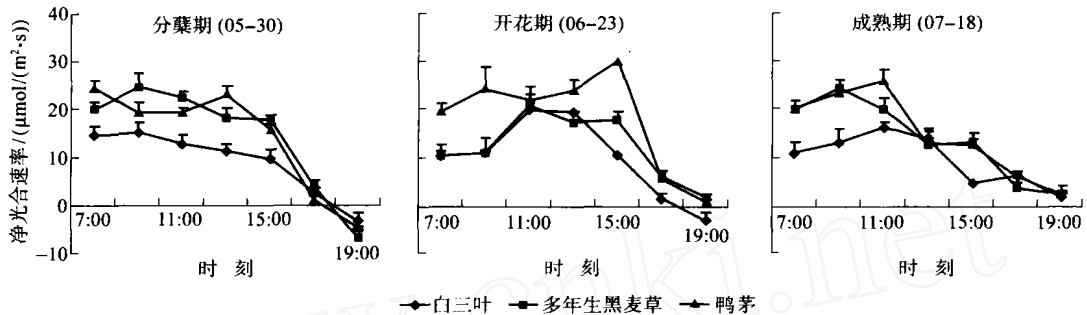


图2 不同生育期群落净光合速率和光合有效辐射日变化

Fig. 2 Diurnal pattern of community net photosynthetic rate (Pn) and photosynthetic active radiation (PAR) at different growing stage

## 2.2 光能利用效率动态变化

分蘖期各牧草光能利用效率(LUE)日变化总体呈下降趋势,上午光能利用效率最高,此后逐渐下降,多年生黑麦草和鸭茅的光能利用效率在各测定时刻均高于白三叶,而多年生黑麦草和鸭茅之间则差异不显著(图3)。

开花期和成熟期光能利用效率日变化曲线则呈“V”字形,上午和下午不同牧草间光能利用效率差异较大,低谷值出现在中午,在此时段内各牧草间光能利用效率差异均不显著。开花期,鸭茅的光能利用效率在上午和下午显著高于多年生黑麦草和白三叶,日平均LUE为 $40.9 \text{ mmol}/\text{mol}$ ,而多年生黑麦草和白三叶的LUE仅为 $29.6 \text{ mmol}/\text{mol}$ 和 $22.9 \text{ mmol}/\text{mol}$ 。成熟期,各牧草间光能利用效率的差异仅发生在上午,多年生黑麦草和鸭茅显著高于白三叶。

## 2.3 水分利用效率动态变化

3种牧草各生育期水分利用效率(WUE)日变化动态曲线均呈逐渐下降的趋势(图4),不同牧草间水分利用效率的差异也主要发生在上午,其大小关系为鸭茅>多年生黑麦草>白三叶。鸭茅在整个生育期均表现出较高的水分利用效率,尤其是在开花期,日平均WUE达 $44.2 \text{ mmol}/\text{mol}$ ,显著高于白三叶和多年生黑麦草,而多年生黑麦草和白三叶的水分利用效率在中午和下午相近,鸭茅的高水分利用效率表明,其具有较好的抗旱能力,更能适应干旱气候条件。

## 2.4 硝酸还原酶活性动态变化

整个生长季多年生黑麦草和鸭茅硝酸还原酶活性(NRA)呈逐渐下降趋势,且各生育期其活性大小差异不显著(图5)。白三叶各生育期硝酸还原酶活性均显著高于多年生黑麦草和鸭茅,表现出较强的

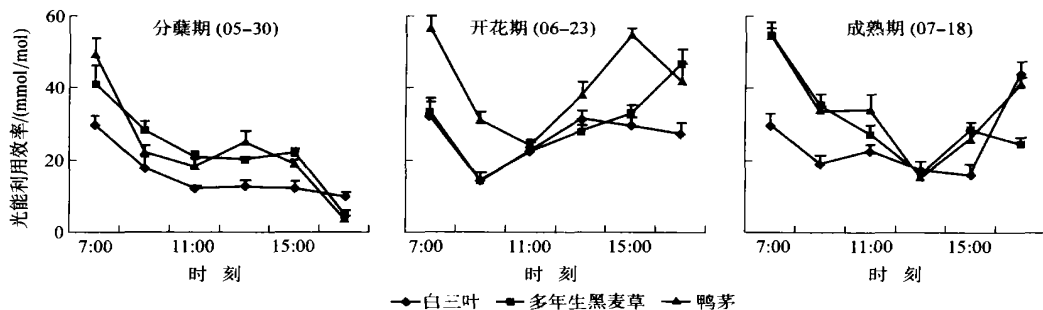


图3 不同生育期光能利用效率日变化

Fig. 3 Diurnal pattern of light use efficiency at different growing stage

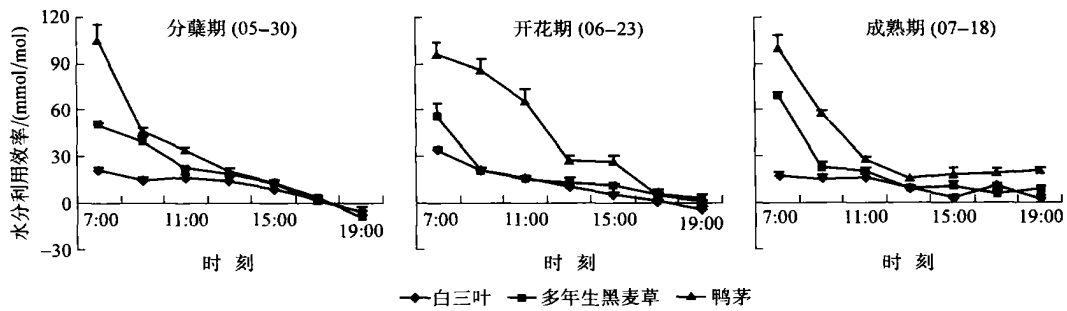


图4 不同生育期水分利用效率日变化

Fig. 4 Diurnal pattern of water use efficiency at different growing stage

氮同化能力,生长季前期和后期硝酸还原酶活性显著较高,而在开花期和成熟期其活性相对较低,可能是夏季外界环境高温高湿的气候条件抑制硝酸还原酶活性。

2.5 叶绿素含量的动态变化

叶绿素 a 和叶绿素 b 的动态变化趋势一致(图6),多年生黑麦草和鸭茅的叶绿素含量自分蘖期到

枯黄期逐渐下降,而白三叶叶绿素含量则呈逐渐上升的趋势,到生长季末期其含量最高。成熟期,各牧草叶绿素含量差异均不显著,生长季前期多年生黑麦草和鸭茅的叶绿素 a 和 b 含量显著高于白三叶,而在生长季后期,白三叶叶绿素 a 和 b 含量显著高于多年生黑麦草和鸭茅。

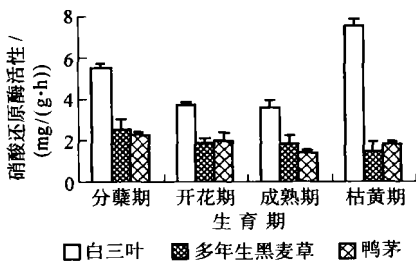


图5 不同生育期硝酸还原酶活性动态变化

Fig. 5 Dynamics of nitrate reductase active at different

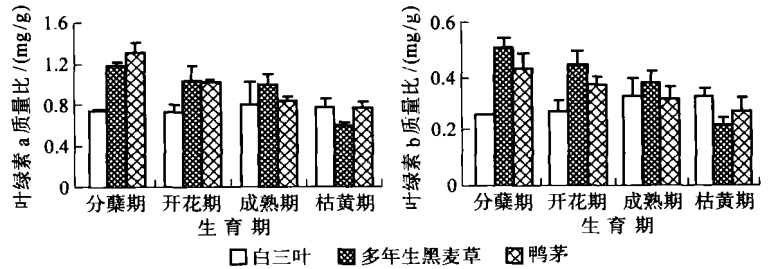


图6 不同生育期叶绿素 a 和叶绿素 b 动态变化

Fig. 6 Dynamics of chlorophyll a and chlorophyll b at different growing stage

3 讨论

3.1 群落净光合速率(Pn)、光能利用效率(LUE)和水分利用效率(WUE)

1) 总体来看,鸭茅净光合速率略高于多年生黑麦草,且显著高于白三叶。由于中午日光辐射强烈,环境相对湿度和二氧化碳含量的降低,导致植物光合作用受抑制,净光合速率的日变化曲线会有一个明显的光合午休现象<sup>[11]</sup>。而在本研究中,除了鸭茅在开花期光合午休现象明显外,其他各牧草在不同生育期光合午休现象不明显,可能是因为该试验测定的是群落瞬时净光合速率,平衡了各牧草植株个体之间以及牧草不同部位间瞬时净光合速率的差异,从而降低了中午不利环境因子对群落整体光合

作用的影响。

2) 草层结构是导致不同牧草间光能利用效率差异的重要原因<sup>[12]</sup>,多年生黑麦草和鸭茅属上繁草,叶片分布层次多,对日光辐射有较强的截获能力,而白三叶属匍匐茎下繁草,对日光辐射的截获能力差,因此,多年生黑麦草和鸭茅光能利用效率比白三叶高,并且在开花期和成熟期,鸭茅日平均光能利用效率显著高于多年生黑麦草,表现出较强的光能利用能力。

3) 高水分利用效率(WUE)有利于植物在缺水的条件下形成高产,选育高 WUE 已成为牧草抗旱育种的一个重要生理指标<sup>[13-14]</sup>。由于白三叶的根系主要分布在表层,更易受表层土壤水分波动的影响,而多年生黑麦草和鸭茅根系较深,可以利用较深

土壤中的水分,对干旱气候条件具有较好的适应性,相应的 WUE 也相对较高。本研究表明,白三叶由于其各生育期蒸腾速率较高,导致了 WUE 的相对较低,而鸭茅相应的蒸腾速率则较低,具有较高的抗旱性,更能适应较为干旱的气候条件,因此,在土壤水分较好的地区建立混播人工草地,鸭茅可以作为白三叶的伴生种。

### 3.2 硝酸还原酶活性(NRA)和叶绿素含量

前人研究表明<sup>[15]</sup>,白三叶、多年生黑麦草和鸭茅混播人工草地不仅能提高牧草的产量和营养价值,而且能高效利用环境供给的营养元素。本研究中3种牧草间硝酸还原酶活性具有较强的互补性,尽管白三叶属下繁草,对日光辐射的竞争力较差,但其硝酸还原酶活性在各生育期均显著高于多年生黑麦草和鸭茅,对氮的固定能力强,高硝酸还原酶活性促进同化产物的积累<sup>[16]</sup>,这种对氮高效利用的特点导致了白三叶在混播人工草地牧草优化组合中始终是主选牧草。

无论是叶绿素 a 还是叶绿素 b 在牧草生长的各阶段白三叶与多年生黑麦草和鸭茅均表现出较好的互补特点,从而使得整个混播人工草地群落在各生育期均具有较高的叶绿素含量,高叶绿素含量有利于光合作用的高效进行,促进植物对碳的同化和干物质的积累。

## 4 结论

本研究明白三叶与多年生黑麦草和鸭茅间的光合生理生态指标互补优势明显,具有较强的相容性,光合生理生态特点可作为混播牧草间优化组合选择的一个重要参考指标。同样,3种牧草硝酸还原酶活性和叶绿素含量在各生育期均表现出较好的互补性,且白三叶在整个生育期硝酸还原酶活性显著较高。鸭茅比多年生黑麦草具有较高的光能利用效率和水分利用效率,在土壤水分较好的区域,鸭茅可以作为白三叶理想的伴生种。

## 参 考 文 献

- [1] Bardett R D, Shine A. Linkages between plant diversity, soil microbial biomass, and ecosystem function in temperate grassland[J]. *Soil Biol Biochem*, 1999, 31:317-321
- [2] Bobbink R. Effects of nutrient enrichment in Dutch chalk grassland[J]. *J Appl Ecol*, 1991, 28:28-42
- [3] Camlin M S. Competitive effects of ten cultivars of perennial ryegrass and three cultivars of white clover grown in association[J]. *Grass and Forage Science*, 1981, 36:169-178
- [4] Harris W. White clover: population dynamics and competition[M]. Baker M J, Williams W M, eds. *White Clover*. Wallingford: CAB International, 1987, 33:205-209
- [5] Christie B R, McElroy A R. Orchardgrass[M]. *Forages. An Introduction to Grassland Agriculture*. 5th ed. Ames: Iowa State Univ Press, 1994. 1: 325-334
- [6] Kevin B, Jensen, Blairl. Forage nutritional characteristics of orchardgrass and perennial ryegrass at five irrigation levels[J]. *Agronomy Journal*, 2003, 95: 668-675
- [7] Sanderson M A, Elwinger G F. Plant density and environment effects on orchardgrass—white clover mixtures[J]. *Crop Science*, 2002, 42: 2055-2063
- [8] 谢田玲,沈禹颖,邵新庆,等. 黄土高原4种豆科牧草的净光合速率和蒸腾速率日变化动态及水分利用效率[J]. *生态学报*, 2004, 24(8): 1678-1685
- [9] 温达志,周国逸,张德强. 四种禾本科牧草植物蒸腾速率与水分利用效率的比较[J]. *热带亚热带植物学报*, 2000(增刊): 67-76
- [10] 张英俊,符义坤,李阳春,等. 半荒漠地区混播牧草优化组合及生态适应性研究[J]. *甘肃农业大学学报*, 1998, 33(2): 113-123
- [11] Hodges J D. Pattern of photosynthesis under natural environmental conditions[J]. *J Ecology*, 1967, 48:234-242
- [12] 樊江文,杜占池,钟华平. 红三叶、鸭茅生物量和叶面积时空结构特征[J]. *草地学报*, 2004, 12(2): 204-208
- [13] 李秧秧. 不同水分利用效率的高羊茅水分和光合特性研究[J]. *草业学报*, 1998, 15(1): 14-17
- [14] Johnson R C. Carbon isotope discrimination, water relations and photosynthesis in Tall Fescue[J]. *Crop Science*, 1993, 33:169-174
- [15] Collins R P, Fothergill M, Macduff J H. Morphological compatibility of white clover and perennial ryegrass cultivars grown under two nitrate levels in flowing solution culture[J]. *Annals of Botany*, 2003, 92: 247-258
- [16] Johnson C B, Whittington W J, Blackwood G C. Nitrate reductase as a possible predictive test of crop yield[J]. *Nature*, 1976, 5564(262): 133-134