

徐苏男, 李虹仪, 李悦, 等. 养分异质条件下结缕草克隆分株生长、光合色素及叶绿素荧光特性的生理整合[J]. 江苏农业学报, 2018, 34(4): 754-761.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2018.04.006

## 养分异质条件下结缕草克隆分株生长、光合色素及叶绿素荧光特性的生理整合

徐苏男, 李虹仪, 李悦, 陈忠林, 张利红  
(辽宁大学环境学院, 辽宁 沈阳 110036)

**摘要:** 以克隆植物结缕草为研究对象, 通过对连接和断开的母株和子株进行不同养分水平处理, 研究养分异质条件下结缕草克隆分株生长、光合色素及叶绿素荧光特性的变化。结果表明, 在养分异质条件下, 与处于中、高养分水平的母株相连的子株生物量、叶绿素(Chl.)含量、类胡萝卜素(Car.)含量、潜在最大光化学量子效率( $F_v/F_m$ )、PSII实际光化学量子效率( $\Phi_{PSII}$ )、电子传递速率(ETR)和光化学淬灭系数( $qP$ )增高, 非光化学淬灭系数( $qN$ )降低; 反之, 与处于中、高养分水平的子株相连的母株生物量、光合色素含量及叶绿素荧光参数没有显著变化。在养分异质条件下, 处于中、高养分条件下的结缕草母株对低养分条件下的子株存在生理整合, 养分梯度越大, 整合强度越强。低养分条件下的子株可以从中、高养分条件下的母株获益, 但低养分条件下的母株不能从中、高养分条件下的子株获益, 子株是生理整合单向获益者。

**关键词:** 生理整合; 养分异质; 结缕草; 叶绿素荧光特性

**中图分类号:** S688.4 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2018)04-0754-08

## Physiological integration of plant growth, photosynthetic pigment content and chlorophyll fluorescence characteristics of *Zoysia japonica* clonal ramets under nutrient heterogeneity

XU Su-nan, LI Hong-yi, LI Yue, CHEN Zhong-lin, ZHANG Li-hong  
(College of Environment, Liaoning University, Shenyang 110036, China)

**Abstract:** Using the clonal plant *Zoysia japonica* as the experimental materials, the changes of the growth, photosynthetic pigment content and chlorophyll fluorescence characteristics of clonal ramets under nutrient heterogeneity were studied by treating the connected and disconnected parent and daughter ramets with different nutrient concentration. The results indicated that the parent ramets in middle or high nutrient level could improve the biomass, chlorophyll (Chl) content, carotenoids (Car) content, potential maximum PSII quantum efficiency ( $F_v/F_m$ ), actual photochemical quantum efficiency of PSII ( $\Phi_{PSII}$ ), electron transport rate (ETR), and photochemistry quenching coefficient ( $qP$ ) of the connected daughter ramets under the nutrient heterogeneity, but reduce the non-photochemistry quenching coefficient ( $qN$ ) of the connected daughter ramets. In contrast, the daughter ramets in middle or high nutrient levels had no significant impact on the

收稿日期: 2017-11-26

基金项目: 国家自然科学基金项目(31470398, 31600311)

作者简介: 徐苏男(1983-), 男, 辽宁沈阳人, 硕士, 实验师, 主要从事植物生理生态学研究。(E-mail) xusunan1983@126.com

通讯作者: 张利红, (E-mail) lihongzhang132@163.com

biomass, photosynthetic pigment content and chlorophyll fluorescence parameters of the connected parent ramets. There existed physiological integration from the parent ramets in middle or high nutrient level to the daughter ramets in low nutrient level, and the larger the nutrient difference

of ramets was, the stronger the intensity of physiological integration was. The daughter ramets in low nutrient level benefited from the parent ramets in middle or high nutrient level, but the parent ramets in low nutrient level couldn't benefit from the daughter ramets in middle or high nutrient level. The daughter ramets were the unidirectional beneficiary from the physiological integration.

**Key words:** physiological integration; nutrient heterogeneity; *Zoysia japonica*; chlorophyll fluorescence characteristics

土壤是提供植物养分的最主要载体,作为一个复杂的自然综合体,由于质地、含水量、微生物活性等的差异,土壤养分在空间分布上具有梯度性和斑块性,即表现为高度异质性<sup>[1-3]</sup>。养分异质性使克隆植物不同分株或克隆片段往往生长在不同营养斑块中,并通过连接物或间隔子(如匍匐茎)实现营养、水分、物质等传输和分享,即生理整合<sup>[4-6]</sup>。通过生理整合传输和分享资源可以有效缓解处于资源贫瘠、水分亏缺等生境下分株所受的环境胁迫,降低胁迫的负面影响,从而提高整个植株对异质环境的适应能力<sup>[7-8]</sup>。生理整合是克隆植物适应逆境环境、异质性环境的重要策略,也是与非克隆植物相比的优势所在<sup>[9-11]</sup>。

近年来对克隆植物相连分株间生理整合研究的关注度日益增强,相关研究主要集中在逆境胁迫下(如干旱、水淹、UV-B 辐射等)克隆分株间的生理整合特征和作用及利用同位素(如<sup>14</sup>C)示踪法研究光合同化物在分株间分配格局和传输特征<sup>[12-15]</sup>。而随着叶绿素荧光理论和测定技术日臻完善,叶绿素荧光特性已成为植物生理生态研究中的重要手段和研究热点,其中逆境环境(如盐胁迫、遮阴、病害等)对植物叶绿素荧光特性的影响报道较多<sup>[16-18]</sup>。但是从叶绿素荧光角度研究克隆植物在不同养分梯度下,不同连接状态克隆分株间的生理整合、整合方向及整合强度等的报道还不多见。

结缕草(*Zoysia japonica*)为典型克隆植物,是禾本科(Gramineae)结缕草属(*Zoysia*)暖季型草坪草。其发达的匍匐茎使其具有耐践踏、抗干旱、再生性强、成坪快等诸多优点,是国内广泛应用的优质草坪草种之一<sup>[19-20]</sup>。本研究以结缕草为材料,通过分析不同养分梯度下不同连接状态以及不同克隆分株间生长、光合色素及叶绿素荧光特性的变化,揭示克隆分株的生理整合及整合特点,从而为更深入研究养分异质环境下克隆植物与环境及其不同分株间的相互关系提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

结缕草取自辽宁大学校园内。选取生长年份一致且长势相对均匀的 60 株克隆分株,以保证试验中试验材料的起始状态和遗传特性一致。将 60 株克隆分株分别栽植于直径 13 cm、高 10 cm、盛有花圃土的花盆中,每盆栽植一个分株作为母株。待母株匍匐茎生长到 6 个复合节时,将匍匐茎顶端植入另一个相同大小的花盆中,直到长出新的分株作为子株,以相连接的 2 盆为一组,共 60 组。试验期间根据植株的生长状况进行合理浇水和施肥。试验土壤取自辽宁大学生态实验田,土壤有机质含量 19.98 g/kg,全氮 1.03 g/kg,全磷 0.40 g/kg,全钾 13.30 g/kg,碱解氮 60.20 mg/kg,有效磷 7.10 mg/kg,有效钾 68.34 mg/kg,pH6.75。

### 1.2 试验方法

待结缕草生长 60 d 后选取其中长势良好且基本一致的 30 组进行剪断和养分异质处理。剪断处理:剪断母株和子株之间的连接;连接处理:母株和子株之间的连接保持。对剪断处理和连接处理组进行养分异质处理,高养分水平处理添加 7.085 g/L  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ 、2.063 g/L  $\text{NaH}_2\text{PO}_4$ 和 2.368 g/L KCl 的营养液,中养分水平处理添加营养液的质量浓度为高养分水平处理的 20%,低养分水平处理施加相同体积的蒸馏水。第 1 次处理时每盆添加 30 ml 营养液或蒸馏水,以后每 7 d 补充 30 ml 营养液或蒸馏水,异质养分处理持续 28 d,并于 35 d 进行各项指标测定。连接处理和剪断处理组的养分异质处理都有 5 种组合:母株和子株均低养分(LL);母株低养分,子株中养分(LM);母株低养分,子株高养分(LH);母株中养分,子株低养分(ML);母株高养分,子株低养分(HL)。每种处理 3 次重复。

### 1.3 测定方法

1.3.1 生物量的测定 将结缕草植株从盆中完整

取出,用自来水洗净根部泥土,再用蒸馏水将根和叶冲洗 3 遍,吸干水分后将根和叶片放入 110 ℃ 烘箱中杀青 15 min,再在 70 ℃ 下烘干 24 h 至恒质量,称质量。

1.3.2 光合色素含量的测定 从每盆结缕草分株上采集叶片 2~3 片,称取 0.1 g 作为测量样品。叶绿素(Chl.)及类胡萝卜素(Car.)含量采用乙醇丙酮混合液浸提法<sup>[21]</sup>测定。

1.3.3 叶绿素荧光参数的测定 用 Li-6400 便携式光合仪荧光叶室测定叶绿素荧光参数,选取充分展开的叶片,每盆测量 3 张叶片,每张叶片重复测量 2~3 次。暗适应测量于下午 2:00~4:00 进行,测量前先将样品暗适应 2 h,打开检测光(频率为 500 Hz)测定暗适应下最小荧光值( $F_0$ ),再打开一次饱和脉冲光[光子通量密度(PFD)为 6 000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,远红外光持续时间为 0.8 s]测定暗适应下最大荧光值( $F_m$ )及潜在光量子效率( $F_v/F_m$ )。光适应测量于上午 9:00~11:00 进行,测量前将样品于光化光[PFD 为 1 000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ]下活化 30 min,等荧光基本稳定时测定稳态荧光值( $F_s$ )、光适应下最小荧光值( $F_0'$ )、光适应下最大荧光值( $F_m'$ )。PSII 实际量子产量( $\Phi\text{PSII}$ )、电子传递效率(ETR)、光化学淬灭系数( $qP$ )、非光化学淬灭系数( $qN$ )按下式计算: $\Phi\text{PSII} = (F_m' - F_s)/F_m'$ ,  $\text{ETR} = \Phi\text{PSII} \times \text{PFD} \times 0.5 \times 0.84$  [PFD 为 1 000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ],  $qP = (F_m' - F_t)/(F_m' - F_0)$ ,  $qN =$

$(F_m - F_m')/(F_m - F_0')$ 。

#### 1.4 数据统计分析

采用 Excel 2003 和 SPSS 18.0 软件对数据进行统计分析。采用 One-way ANOVA 和 LSD 法进行方差分析和差异显著性检验。利用 Excel 2003 软件作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 养分异质条件下结缕草克隆分株的生长变化

养分异质条件下母株与子株相连时,母株生物量随着养分升高而上升,LL 组最低,HL 组最高,且相互之间差异性显著,母株在低养分水平时,其生物量不受子株养分水平影响;子株生物量也随着养分升高而上升,LH 组和 LM 组与 LL 组差异显著。但与母株不同的是,在 3 个子株低养分组中,子株的生物量随母株养分升高而升高,即 LL 组<ML 组<HL 组,且 HL 组和 ML 组与 LL 组之间差异达显著水平(表 1)。

养分异质条件下母株与子株断开时,母株和子株生物量都与各自所处养分水平成正比,养分水平越高,生物量越大。其中母株 HL 组最高,ML 组次之,LL、LM 和 LH 3 组最低,不同养分水平之间差异显著;子株 LH 组最高,LM 组次之,HL、ML 和 LL 3 组最低,不同养分水平之间差异显著,断开且子株处于低养分时,子株生物量不受母株养分水平影响(表 1)。

表 1 养分异质条件下结缕草克隆分株生物量

Table 1 The biomass of *Zoysia japonica* clonal ramets under nutrient heterogeneity

| 状态 | 分株 | 生物量 ( $\text{g}/\text{cm}^2$ ) |             |             |            |             |
|----|----|--------------------------------|-------------|-------------|------------|-------------|
|    |    | LL 组                           | LM 组        | LH 组        | ML 组       | HL 组        |
| 连接 | 母株 | 0.10±0.01a                     | 0.10±0.01ab | 0.11±0.01ab | 0.12±0.01b | 0.14±0.02c  |
|    | 子株 | 0.10±0.01a                     | 0.14±0.01c  | 0.15±0.01c  | 0.12±0.01b | 0.14±0.01bc |
| 断开 | 母株 | 0.11±0.01a                     | 0.12±0.01a  | 0.12±0.01a  | 0.14±0.01b | 0.15±0.01c  |
|    | 子株 | 0.11±0.01a                     | 0.14±0.01b  | 0.17±0.01c  | 0.10±0.01a | 0.10±0.01a  |

LL:母株和子株均低养分;LM:母株低养分,子株中养分;LH:母株低养分,子株高养分;ML:母株中养分,子株低养分;HL:母株高养分,子株低养分。不同字母表示不同处理组合之间差异显著( $P<0.05$ )。

### 2.2 养分异质条件下结缕草克隆分株光合色素含量的变化

养分异质条件下,当母株与子株相连时,母株叶绿素(Chl.)及类胡萝卜素(Car.)含量都是 HL 组最高,ML 组次之,LL、LM 和 LH 3 组最低,且不同养分

水平之间差异显著;子株 Chl.及 Car.含量都是 LH 组最高,LM 组次之,LL 组最低,不同养分水平之间差异显著(表 2)。母株 3 个低养分组之间 Chl.及 Car.含量无差异,但是子株 3 个低养分组之间 Chl.及 Car.含量随母株养分增加而增加,即 LL 组<ML 组<

HL 组,且差异显著。当母株与子株断开时,母株和子株 Chl. 及 Car. 含量变化一致,都是养分越高 Chl. 和 Car. 含量越高,3 个低养分组之间相差不大,且不

同养分水平之间差异显著。断开子株且处于低养分时,子株 Chl. 及 Car. 含量不受母株养分水平影响。

表 2 养分异质条件下结缕草克隆分株叶片光合色素含量

Table 2 The contents of photosynthetic pigment of *Zoysia japonica* clonal ramets leaves under nutrient heterogeneity

| 状态 | 分株 | 光合色素  | 光合色素含量 (mg/g) |            |            |            |            |
|----|----|-------|---------------|------------|------------|------------|------------|
|    |    |       | LL 组          | LM 组       | LH 组       | ML 组       | HL 组       |
| 连接 | 母株 | 叶绿素   | 0.84±0.07a    | 0.88±0.05a | 0.88±0.01a | 1.25±0.04b | 1.55±0.06c |
|    |    | 类胡萝卜素 | 0.37±0.03a    | 0.41±0.02a | 0.42±0.04a | 0.49±0.02b | 0.58±0.02c |
|    | 子株 | 叶绿素   | 0.87±0.02a    | 1.36±0.02d | 1.71±0.03e | 1.13±0.02b | 1.25±0.02c |
|    |    | 类胡萝卜素 | 0.36±0.02a    | 0.49±0.02b | 0.58±0.03c | 0.46±0.03b | 0.49±0.01b |
| 断开 | 母株 | 叶绿素   | 0.85±0.05a    | 0.83±0.06a | 0.88±0.08a | 1.34±0.05b | 1.70±0.08c |
|    |    | 类胡萝卜素 | 0.35±0.03a    | 0.34±0.03a | 0.35±0.05a | 0.49±0.04b | 0.59±0.01c |
|    | 子株 | 叶绿素   | 0.86±0.05a    | 1.36±0.06b | 1.66±0.07c | 0.84±0.05a | 0.85±0.02a |
|    |    | 类胡萝卜素 | 0.34±0.02a    | 0.50±0.04b | 0.58±0.04c | 0.36±0.05a | 0.38±0.01a |

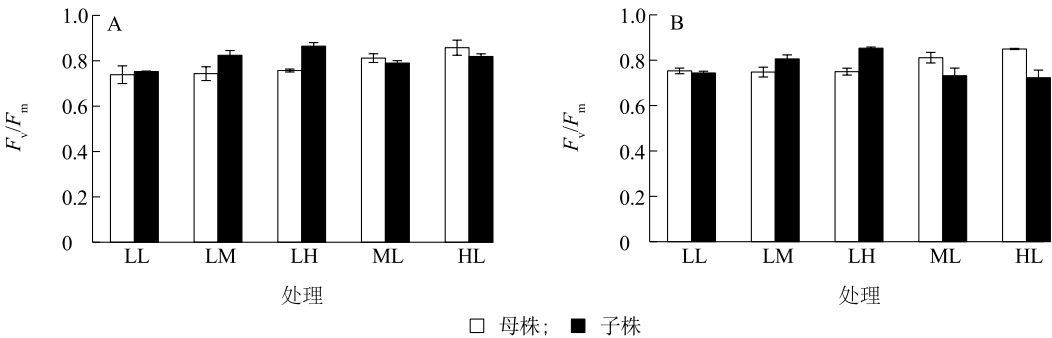
处理组合见表 1 注。不同字母表示不同处理组合之间差异显著 ( $P<0.05$ )。

2.3 养分异质条件下结缕草克隆分株叶片叶绿素荧光特性的变化

潜在最大光化学量子效率 ( $F_v/F_m$ ) 及 PSII 实际光化学量子效率 ( $\Phi PSII$ ) 反映了 PSII 反应中心光能的利用情况<sup>[22]</sup>。当母株与子株相连时,母株  $F_v/F_m$  和  $\Phi PSII$  都是中、高养分组显著高于低养分组,HL 和 ML 组与 3 个低养分组之间差异显著,3 个低养分组之间无差异;子株  $F_v/F_m$  和  $\Phi PSII$  都是 LL 组<ML 组<HL 组<LM 组<LH 组,ML、HL、LM、LH 组与 LL 组之间差异均显著,且 3 个子株低养分组子株

的  $F_v/F_m$  和  $\Phi PSII$  随母株养分增加而增加 (图 1、图 2)。

当母株与子株断开时,母株和子株的  $F_v/F_m$  和  $\Phi PSII$  都是高养分组最高,低养分组最低。其中母株  $F_v/F_m$  HL 组最高,LM 组最低; $\Phi PSII$  HL 组最高,LL 组最低;中、高养分组与 3 个低养分组之间差异显著。子株  $F_v/F_m$  LH 组最高,HL 组最低; $\Phi PSII$  LH 组最高,LL 组最低;中、高养分组与 3 个低养分组之间差异显著,3 个子株低养分组子株的  $F_v/F_m$  和  $\Phi PSII$  不受母株养分水平影响 (图 1、图 2)。



A:母株和子株相连;B:母株和子株断开。处理组合见表 1 注。

图 1 养分异质条件下结缕草克隆分株叶片潜在最大光化学量子效率 ( $F_v/F_m$ )

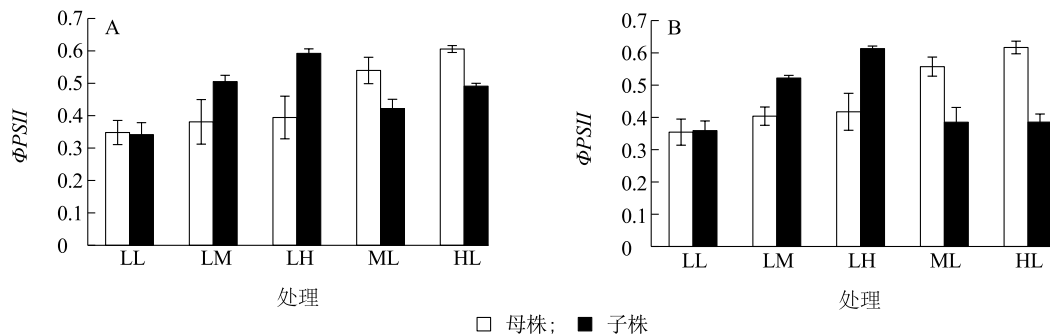
Fig.1 Potential maximum PSII quantum efficiency ( $F_v/F_m$ ) of *Zoysia japonica* clonal ramets leaves under nutrient heterogeneity

当母株与子株相连时,母株光合电子传递速率 ( $ETR$ ) HL 组最高,ML 组次之,3 个低养分组之间

无差异,HL、ML 组与 3 个低养分组之间差异显著;子株  $ETR$  LH 组最高,但是同为子株低养分组的

ML、HL 组明显高于 LL 组,尤其是 HL 组甚至高于子株中养分组的 LM 组。子株低养分组的子株  $ETR$

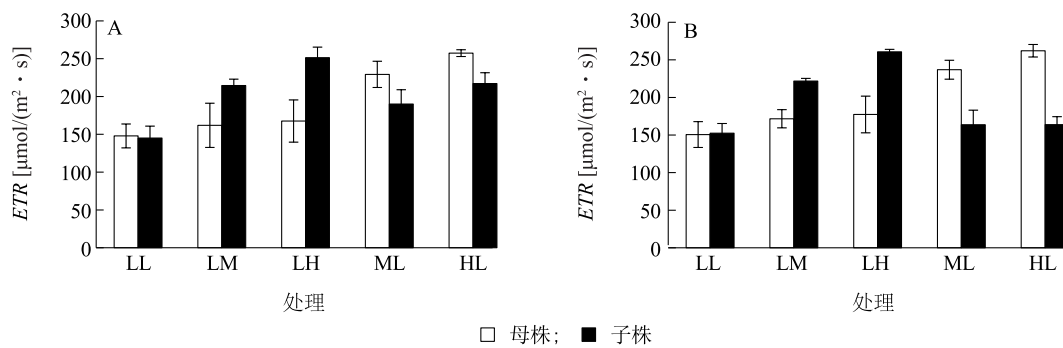
随着母株养分增加而增加,ML、HL、LM、LH 组与 LL 组之间的差异均达到显著水平(图 3)。



A:母株和子株相连;B:母株和子株断开。处理组合见表 1 注。

图 2 养分异质条件下结缕草克隆分株叶片 PSII 实际光化学量子效率( $\Phi_{PSII}$ )

Fig.2 Actual photochemical quantum efficiency of PSII ( $\Phi_{PSII}$ ) of *Zoysia japonica* clonal ramets leaves under nutrient heterogeneity



A:母株和子株相连;B:母株和子株断开。处理组合见表 1 注。

图 3 养分异质条件下结缕草克隆分株叶片电子传递效率( $ETR$ )

Fig.3 Electron transport rate ( $ETR$ ) of *Zoysia japonica* clonal ramets leaves under nutrient heterogeneity

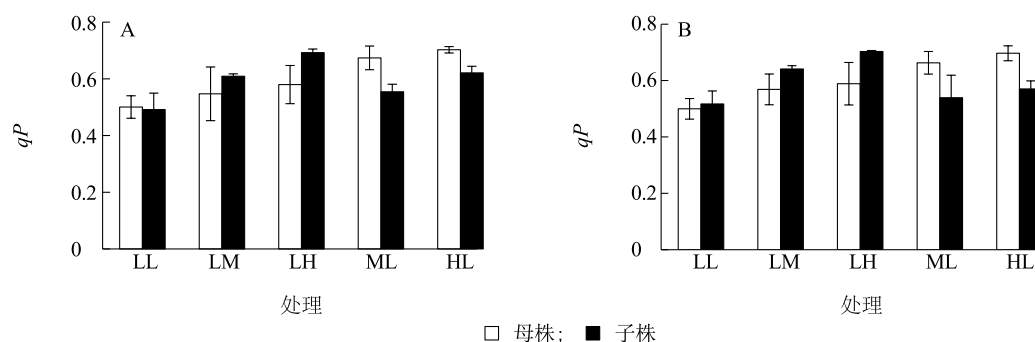
当母株与子株断开时,母株  $ETR$  随养分升高而升高,中、高养分组与低养分组之间差异显著;子株  $ETR$  变化与母株相似,养分越高, $ETR$  越大,不同养分组之间差异显著。3 个子株低养分组的子株  $ETR$  不受母株养分水平影响,相互之间无差异(图 3)。

光化学淬灭系数( $qP$ )及非光化学淬灭系数( $qN$ )分别反映了 PSII 天线色素吸收光能用于电子传递及热耗散的份额<sup>[23]</sup>。当母株与子株相连时,母株  $qP$  HL 组最高,LL 组最低,ML、HL 组与 LL 组差异显著,母株低养分的 LH、LM 组虽然比 LL 组有一定提高但是差异不显著;子株  $qP$  LH 组最高,LL 组最低,LH、LM、HL、ML 组与 LL 组之间差异都显著,子株低养分组的子株  $qP$  随母株养分增加而增加(图 4)。母株  $qN$  HL 组最低,

HL 组与 LL 组差异显著,其他 3 组与 LL 组之间的差异不显著;子株  $qN$  LH 组最低,但与母株不同的是 LM、ML、HL 组也比 LL 组有明显降低,LH、LM、HL、ML 组与 LL 组之间差异均显著,子株低养分组的子株  $qN$  随母株养分增加而降低(图 5)。

当母株与子株断开时,养分越高母株  $qP$  越大,HL、ML 组显著大于 LL 组;与母株一样,子株  $qP$  也是养分越高  $qP$  越大,LH、LM 组显著大于 LL 组,3 个子株低养分组的子株  $qP$  不受母株养分水平影响,相互之间无差异(图 4)。母株养分越高母株  $qN$  越小,HL、ML 组显著小于 LL 组;同样,子株养分越高子株  $qN$  越小,LH 组显著小于 LL 组,3 个子株低养分组的子株  $qN$  不受母株养分水平影响,相互之间无差异(图 5)。

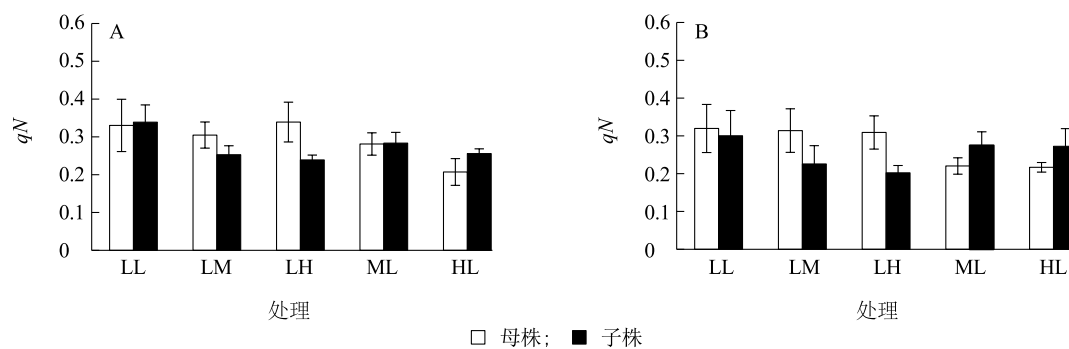




A:母株和子株相连;B:母株和子株断开。处理组合见表1注。

图4 养分异质条件下结缕草克隆分株叶片光化学淬灭系数( $qP$ )

Fig.4 Photochemistry quenching coefficient ( $qP$ ) of *Zoysia japonica* clonal ramets leaves under nutrient heterogeneity



A:母株和子株相连;B:母株和子株断开。处理组合见表1注。

图5 养分异质条件下结缕草克隆分株叶片非光化学淬灭系数( $qN$ )

Fig.5 Non-photochemistry quenching coefficient ( $qN$ ) of *Zoysia japonica* clonal ramets leaves under nutrient heterogeneity

### 3 讨论

光合作用是植物合成有机物的基本途径,是维持植物生长、繁殖最重要的生理活动。光合色素含量是影响植物光合作用大小的直接因素,而叶绿素荧光参数则是对光合作用过程中光能的吸收、传递、分配、耗散等内在指标的反映<sup>[24]</sup>。养分作为植物生存的必需元素之一,对植物光合色素含量、叶绿素荧光参数具有重要影响。李强等<sup>[25]</sup>的研究结果表明,低氮胁迫情况下玉米(*Zea mays*)苗期叶片叶绿素含量、 $F_v/F_m$ 、 $qP$ 等显著下降。施肥可显著提高甜瓜(*Cucumis melo*)叶片Chl.含量、 $F_v/F_m$ 、 $\Phi PSII$ 、 $qP$ <sup>[26]</sup>。周琳等<sup>[27]</sup>也提出施肥处理能明显增加蓝莓(*Vaccinium Spp*)叶片的 $\Phi PSII$ 、 $ETR$ 。在本试验中,不同养分水平下,结缕草生物量、光合色素含量、叶绿素荧光参数发生了显著变化。当母株与子株断开时,随着养分的升高,母株和子株的生物量、光合色素含量以及叶绿素荧光参数 $F_v/F_m$ 、 $\Phi PSII$ 、 $ETR$ 、 $qP$

显著提高, $qN$ 显著下降,这表明养分的升高促进了结缕草的生长,增加了叶片光合色素含量,提高了光合过程中光量子传递效率、电子传递效率及光能用于电子传递的份额,降低了光能热耗散的比率,从而提高了整个光合作用效率。

本研究结果显示,当母株与子株相连时,虽然LL、ML、HL 3组子株都处于低养分水平,但是与中、高养分水平母株相连的ML、HL组与LL组相比,生物量、光合色素含量、 $F_v/F_m$ 、 $\Phi PSII$ 、 $ETR$ 、 $qP$ 均显著提高, $qN$ 则有所下降,且母株养分水平越高,对与其相连子株的相关指标影响越大。这说明在养分异质条件下,处于高养分水平的母株与相连的处于低养分水平的子株之间存在生理整合,生理整合促进了子株生长、光合色素含量的提升,提高了光能利用率,并最终提高了光合效率。其整合方式主要是中高养分水平的母株对与其相连的低养分水平的子株进行养分输出,这种资源补给型整合方式在克隆植物分株之间广泛存在。例如有研究者发现羊草

(*Leymus chinensis*) 在繁殖扩张过程中,分株间通过根茎之间的连接进行资源共享和传输<sup>[28]</sup>。罗维成等<sup>[29]</sup>研究表明异质水分状态下,疏叶骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)母株会向子株传输水分。整合强度与分株间的养分对比度成正比,母株所处养分水平越高,与其相连的子株获益越明显。张文军等在关于碱胁迫对羊草克隆整合影响的研究中也发现整合强度随着碱梯度的增加而增强<sup>[30]</sup>。而姜星星等<sup>[31]</sup>提出大米草(*Spartina anglica*)的克隆整合并不随光照度的对比度增加而增加。这可能是由于克隆分株间的生理整合并不是无条件、无限制的,而是存在整合成本-收益关系,只有当处于相对有利环境下的母株在某种环境要素(如养分、光照等)足够充分时,才能对处于相对不利环境下的分株进行长时间、高强度的整合;而一旦上述环境要素不是完全充分或不利生境中这一环境过于缺乏,对整株来说相互间的整合成本将远远超出收益,必然无法进行持续整合。本研究中高养分环境下的母株养分要素足够充分,而低养分条件下的子株可以从母株获得生存养分,因此结缕草分株间的整合强度与养分梯度成正比。克隆植物这种整合方式、整合强度的特点正是其对养分异质性的适应表现,也是其与非克隆植物相比的优势所在。但是在本研究中,当母株处于低养分水平时,子株对母株资源传输较少,生理整合不明显,整合强度微弱,这与张称意等<sup>[32]</sup>的研究结果相似。其原因可能是:第一,新生子株往往自身获取养分的能力较成熟母株差,即使在养分充足的情况下也很难完全高效地利用环境中的养分,这就需要母株对其进行养分支持以保证其快速生长或者存活;第二,克隆植物往往靠新生克隆分株进行繁殖,新生克隆分株能否存活关系到整株植物甚至整个种群能否持续繁衍,母株对子株的单向养分供给正是这种繁殖策略的体现。

综上所述,养分异质条件下处于中、高养分水平的结缕草母株对与其相连处于低养分水平子株的生长、光合色素含量及叶绿素荧光参数的提高都有一定促进作用,尤其是高养分母株对相连的低养分子株生物量、光合色素含量、 $F_v/F_m$ 、 $\Phi PSII$ 、 $ETR$ 、 $qP$ 的提高作用显著,对 $qN$ 的降低作用显著;处于中、高养分水平的子株对与其相连的低养分水平母株各项指标的影响都不明显。养分异质条件下结缕草母株对子株生长、光合色素含量及叶绿素荧光参数有明

显的生理整合,且整合强度随养分梯度增加而增强,子株对母株则没有明显的生理整合,是一种单向整合。

#### 参考文献:

- [1] 王淑彬,徐慧芳,宋同清,等. 广西森林土壤主要养分的空间异质性[J]. 生态学报, 2014, 34(18): 5292-5299.
- [2] 吴开贤,安瞳昕,范志伟,等. 根间相互作用对玉米与马铃薯响应异质氮的调控[J]. 生态学报, 2015, 35(2): 508-516.
- [3] PABLO G P, FERNANDO T M, MARK A B, et al. Earthworms modify plant biomass and nitrogen capture under conditions of soil nutrient heterogeneity and elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations [J]. Soil Biology & Biochemistry, 2014, 78(6): 182-188.
- [4] SAITOH T, SEIWAI K, NISHIWAKI A. Effects of resource heterogeneity on nitrogen translocation within clonal fragments of *Sasa palmata*: an isotopic (<sup>15</sup>N) assessment [J]. Annals of Botany, 2006, 98(3): 657-663.
- [5] 罗 栋,钱永强,韩 蕾,等. 生理整合对营养分布格局下野牛草相连分株 PSII 叶绿素荧光参数的影响[J]. 核农学报, 2014, 28(7): 1320-1326.
- [6] 李晓霞,范志伟,沈奕德,等. 克隆整合对异质性土壤养分生境下薇甘菊生长的影响[J]. 生态学杂志, 2017, 36(5): 1271-1276.
- [7] 袁庆叶,安 菁,高俊琴,等. 芦苇克隆整合对受石油污染湿地土壤微生物群落结构和生物量的影响[J]. 生态学报, 2018, 38(1): 215-225.
- [8] LUO F L, CHEN Y, HUANG L, et al. Shifting effects of physiological integration on performance of a clonal plant during submergence and de-submergence [J]. Annals of Botany, 2014, 113(7): 1265-1274.
- [9] RACHAEL G, REBECCA E D, CARYN J F, et al. Clonal integration in *Ludwigia hexapetala* under different light regimes [J]. Aquatic Botany, 2015, 122(4): 40-46.
- [10] 朱成刚,李卫红,陈亚鹏,等. 克隆水分整合有助胡杨无性系幼株在极端干旱生境下保持更高生存优势[J]. 应用生态学报, 2017, 28(5): 1448-1454.
- [11] 钱永强,孙振元,韩 蕾,等. 异质水分环境下野牛草相连分株间光合同化物的生理整合及其调控[J]. 生态学报, 2010, 30(15): 3966-3973.
- [12] 朱成刚,李卫红,马建新,等. 极端干旱生境下胡杨克隆水分整合特征及其生态意义[J]. 植物科学学报, 2017, 35(3): 344-353.
- [13] 李兆家,喻 杰,樊大勇,等. 克隆整合提高淹水胁迫下狗牙根根部的活性氧清除能力[J]. 生态学报, 2011, 31(17): 4992-4999.
- [14] 李 倩,毛少利,李为民,等. 克隆整合提高异质性 UV-B 辐射下活血丹抗氧化酶活力[J]. 基因组学与应用生物学, 2016, 35(1): 213-217.
- [15] 何莹莹,李德志,徐 洁,等. 不同光照条件下结缕草全株碳素

- 生理整合格局及其生态效应[J]. 植物资源与环境学报, 2013, 22(4): 1-10.
- [16] 李旭新,刘炳响,郭智涛,等. NaCl胁迫下黄连木叶片光合特性及快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的变化[J]. 应用生态学报, 2013, 24(9): 2479-2484.
- [17] 张云,夏国华,马凯,等. 遮阴对藁叶紫金牛光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 应用生态学报, 2014, 25(7): 1940-1948.
- [18] 杨志晓,丁燕芳,张小全,等. 赤星病胁迫对不同抗性烟草品种光合作用和叶绿素荧光特性的影响[J]. 生态学报, 2015, 35(12): 4146-4154.
- [19] 胡化广,张振明,季芳芳,等. 中国主要地区结缕草属植物种质资源抗旱性变异分析[J]. 草地学报, 2014, 22(2): 224-228.
- [20] 白瑞霞,徐苏男,陈忠林,等. 氮肥对镉(Cd)胁迫下结缕草生长和生理特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2016, 44(7): 245-248.
- [21] 张志良,瞿伟菁. 植物生理学实验指导[M]. 北京:高等教育出版社, 2003: 268-270.
- [22] 李尚忠,樊廷录,王勇,等. 不同覆膜集雨种植方式对旱地玉米叶绿素荧光特性、产量和水分利用效率的影响[J]. 应用生态学报, 2014, 25(2): 458-466.
- [23] 李晓,冯伟,曾晓春. 叶绿素荧光分析技术及应用进展[J]. 西北植物学报, 2006, 26(10): 2186-2196.
- [24] 蒋达波,宗秀红,李帮秀,等. 氮素胁迫对玉米光合及叶绿素荧光参数的影响[J]. 西南师范大学学报(自然科学版), 2015, 40(1): 135-139.
- [25] 李强,罗延宏,余东海,等. 低氮胁迫对耐低氮玉米品种苗期光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2015, 21(5): 1132-1141.
- [26] 张永平,陈幼源,杨少军,等. 有机无机复合肥配施对甜瓜植株生长发育和叶绿素荧光特性的影响[J]. 植物生理学报, 2013, 49(8): 722-728.
- [27] 周琳,张会慧,魏殿文,等. 施肥对蓝莓植株生长、叶片叶绿素荧光特性和果实品质的影响[J]. 植物研究, 2015, 35(6): 854-859.
- [28] 张继涛,李秀军,田尚依,等. 羊草克隆种群的螺旋扩张规律[J]. 生态学报, 2015, 35(8): 2509-2515.
- [29] 罗维成,曾凡江,刘波,等. 疏叶骆驼刺母株与子株间的水分整合[J]. 植物生态学报, 2013, 37(2): 164-172.
- [30] 张文军,周启星,魏巍. 碱胁迫对羊草克隆整合的影响[J]. 草地学报, 2016, 24(2): 245-250.
- [31] 姜星星,董必成,罗芳丽,等. 光强对比度对大米草克隆整合作用的影响[J]. 应用生态学报, 2014, 25(10): 2826-2832.
- [32] 张称意,杨持,董鸣. 根茎半灌木羊柴对光合同化物的克隆整合[J]. 生态学报, 2001, 21(12): 1986-1993.

(责任编辑:张震林)