

间作和净作条件下喜阴植物谢君魔芋的光合作用及光合诱导特征研究

李珍¹, 谢世清¹, 徐文果², 岩所², 陈军文^{1*}

(1. 云南农业大学云南省优势中药材规范化种植工程研究中心, 农学与生物技术学院, 昆明 650201; 2. 德宏州农业技术推广中心, 云南 芒市 678400)

摘要: 为了解种植模式对谢君魔芋(*Amorphophallus xiei*)光合作用的影响, 研究了间作和净作模式下谢君魔芋的光合作用和光合诱导特征。结果表明, 间作模式下的谢君魔芋净光合速率(P_n)比净作模式的高 18.97%, 最大气孔导度(g_{s-max})比净作模式的小 22.4%, 且间作模式下谢君魔芋有较高的表观量子产额(AQY)、光饱和点(LSP)、羧化效率(CE)、叶绿素含量以及较小的暗呼吸速率(R_d)、光补偿点(LCP)、 CO_2 补偿点(Γ^*)。高光诱导后, 间作模式下的光合诱导状态(IS)大于净作模式, 且在间作模式下光合诱导过程中达到最大光合速率(P_{max})和最大气孔导度(g_{s-max})的 30%、50%所需时间较短; 同时, 光合诱导过程中达到 P_{max} 和 g_{s-max} 的 30%、50%和 90%的时间($t_{30\%P}$ 、 $t_{50\%P}$ 、 $t_{90\%P}$ 和 $t_{30\%gs}$ 、 $t_{50\%gs}$ 、 $t_{90\%gs}$)与 $g_{s-initial}$ 呈负相关关系。因此, 玉米-魔芋间作下, 谢君魔芋通过增大 AQY 和 LSP、减小 R_d 和 LCP 等来提高光的利用能力及维持碳平衡; 同时通过快速的光合诱导, 提高对光斑的利用能力从而增加碳获得。

关键词: 谢君魔芋; 间作; 净作; 光合作用; 光合诱导

doi: 10.11926/jtsb.3612

Photosynthesis and Photosynthetic Induction of Shade-tolerant Species *Amorphophallus xiei* under Intercropping and Monoculture Planting Patterns

LI Zhen¹, XIE Shi-qing¹, XU Wen-guo², YAN Suo², CHEN Jun-wen^{1*}

(1. Yunnan Research Center on Good Agricultural Practice of Dominant Chinese Medicinal Materials, College of Agronomy and Biotechnology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; 2. Extension Center of Agricultural Technology of Dehong State, Mangshi 678400, Yunnan, China)

Abstract: In order to understand the effect of planting pattern on photosynthesis of *Amorphophallus xiei*, the photosynthesis and photosynthetic induction were studied under intercropping and monoculture planting patterns. The results showed that the net photosynthetic rate (P_n) of *A. xiei* under intercropping was 18.97% higher than that under monoculture and the maximum stomatal conductance (g_{s-max}) was 22.4% lower than that under monoculture. There were high apparent quantum yield (AQY), light saturation point (LSP), carboxylation efficiency (CE) and chlorophyll content as well as lower dark respiration rate (R_d), light compensation point (LCP) and CO_2 compensation point (Γ^*) in *A. xiei* under intercropping. After induced by high illumination, the photosynthetic induction state (IS) under intercropping was higher than that under monoculture. During photosynthetic induction, the time required to reach 30% and 50% of P_{max} were short under intercropping. There were negative relation between initial stomatal conductance ($g_{s-initial}$) and the time required to reach 30%, 50% and 90% of P_{max} and g_{s-max} . Therefore, it was suggested that light utilization capacity and carbon balance of *A. xiei* would enhance by rising

收稿日期: 2016-03-22 接受日期: 2016-05-20

基金项目: 国家自然科学基金项目(31160392)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31160392).

作者简介: 李珍(1992~), 女, 硕士研究生, 主要研究高等植物的评价与利用。E-mail: 1091436997@qq.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: cjw31412@163.com

AQY and LSP and decreasing R_d and LCP under intercropping with *Zea mays*, and at the same time, the capacity of facula utilization increased by rapid photosynthetic induction, and thus, increasing carbon gain.

Key words: *Amorphophallus xiei*; Intercropping; Monoculture; Photosynthesis; Photosynthetic induction

间作是指同一块田地上于同一生长期中, 分行或者分带相间种植两种或者两种以上作物的种植模式^[1]。这种模式具有悠久的历史, 常见大田作物相间种植为主, 如玉米(*Zea mays*)间作花生(*Arachis hypogaea*)、玉米间作大豆(*Glycine max*)。但如今其概念及内容已被广义化, 如农林复合系统中人为合理地将农作物、药用作物、经济作物种植于多年生木本植物中也统称为间作^[2-3]。该模式通过共生作物时间和空间上的搭配, 能够充分利用作物生长季节, 提高土地利用效率, 减少土地资源的浪费, 便于用地养地相结合, 实现持续增产等^[4]。因此, 在世界人口急剧增长和耕地面积减少的趋势下, 间作越来越受到世界各国农业生产的重视。

合理的间作具有有效利用光、热、肥、水等自然环境资源, 减少病虫害, 提高单位耕地面积产量等优点。据报道, 玉米与大豆间作的玉米产量比玉米单作的产量明显提高^[5], 可能是豆科植物与固氮微生物形成根瘤共生体进行固氮作用, 能够有效提高系统中的氮供应量, 有助于玉米对氮的吸收利用^[6]; 此外, 豆类与玉米间作增加害虫天敌, 能够减轻花蓟马、黑蚜、白蚁等害虫对豆类和玉米的伤害^[7]以及降低白叶枯病和锈病的发生^[8], 降低杂草的密度^[9]。受高位作物玉米的遮荫影响, 光照水平分布不同。研究表明低位作物大豆叶片的叶绿素含量、表光量子效率、大豆的气孔导度增大, 叶绿素 a 与叶绿素 b 的比值(Chl a/b)、蒸腾速率减小^[10]。即间套作通过改变作物的光合生理变化, 以提高高位作物利用强光的能力以及低位作物利用弱光的能力^[11-12]。目前对间作模式的研究主要关注作物总产量和经济效益^[13-14]、作物种间关系和资源捕获能力及利用效率^[15-16]、间作对作物病虫害的控制作用^[3]等; 而间套作条件下矮秆作物的光合作用和光合诱导特征的研究报道则较少。

谢君魔芋(*Amorphophallus xiei*)是新近报道的天南星科(Araceae)魔芋属的一新种, 主要分布在云南热区的德宏州及中缅边境^[17]。谢君魔芋因为产量高、抗病性强, 逐渐成了云南省热区主栽魔芋之一。魔芋是一种对光敏感的典型喜阴植物, 在生产上常与高秆作物进行间套作种植。玉米是典型的喜光高

秆作物, 魔芋与玉米搭配间作可以使两种作物充分利用不同层次空间的光源, 这种搭配间作是生产上常见的一种栽培模式。然而, 受玉米株高和自然界的太阳角度、云量、风速等多因素的影响, 魔芋接受到的光照无论在时间上还是空间上都是高度动态变化的。在这种光源环境下, 谢君魔芋的光合作用及其光合诱导特征现还不得而知。本试验以间作和净作模式的谢君魔芋为材料, 研究其光合作用及其光合诱导特征, 以期对喜阴植物谢君魔芋在生产上的合理间套作提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

试验于 2011 年 4-11 月在云南省德宏州农业技术推广中心试验农场(东经 98°34', 北纬 24°25')进行。该地属于亚热带季风气候, 具有夏长冬短、干湿分明等特点; 年均温为 19.6℃, 年积温 7170℃; 年均降雨量 1700 mm, 雨季大致在 5-10 月, 雨季降雨量占全年降水量的 89%; 年日照 2000~2452 h; 土壤类型为红壤; 无霜期 315 d。

1.2 材料和处理

谢君魔芋(*Amorphophallus xiei*)主要分布于热带地区, 野生种在我国集中分布于云南省德宏州及中缅边境的森林中。供试谢君魔芋由德宏州农业技术推广中心提供, 玉米(*Zea mays*)品种为云南省农科院选育的‘云瑞 8 号’(株高超 2.0 m)。选择形状和大小基本一致的谢君魔芋作种芋, 在播种前将种芋切成大小均匀的块茎(约 150 g), 置于阴处晾干, 用农用链霉素以 1:10 兑水浸种 30 min, 晒干后待播种。

2011 年 4 月中下旬, 对土地进行翻整, 间作试验小区长 10 m, 宽 3 m, 共设 5 个小区。相对应地, 净作小区同样长 10 m, 宽 3 m。由于试验主要研究谢君魔芋的光合生理生态, 因此不对玉米进行单作处理。间作小区种植采用 2 行玉米+2 行魔芋+2 行玉米的模式, 其中, 玉米株距为 30 cm, 行距为 50 cm; 魔芋株距为 50 cm, 行距为 60 cm; 玉米与魔芋行间距为 45 cm。所有试验小区按 150 kg N hm⁻²

尿素、120 kg P_2O_5 hm^{-2} 过磷酸钙、100 kg K hm^{-2} 氯化钾、20000 kg hm^{-2} 腐熟牛粪施肥。除 N 肥外, 其它肥料作为基肥一次性施用, N 肥的 30% 作为基肥施用, 70% 作为追肥在播种 80 d 后施用(7 月中旬)。播种结束后, 定期观测田间动态, 适时浇水、除草、防治病虫害。于当年 8 月中旬魔芋球茎膨大期即生长旺盛期进行 1 周的光合生理生态指标的测定。同时, 用 Li-1500 光学传感器数据采集器(Li-cor, Lincoln, USA)测定间作和净作的光照日变化, 间作和净作的日总光照辐射比值即为间作的透光率, 约为 30%。

1.3 光响应曲线的测定

2011 年 8 月中旬, 选择晴朗的天气, 于上午 08:00–11:30, 从间作、净作小区中随机选择 5 株健康成熟植株, 利用 Li-6400XT (Li-cor, Lincoln, USA) 便携式光合仪测定谢君魔芋的光响应曲线。测定时使用开放气路, 选用仪器自备的 LED 光源(蓝光 10%), 光合有效辐射(PAR)梯度设置为 1500、1200、1000、800、600、400、200、150、100、80、60、40、20、0 $\mu mol\ m^{-2}s^{-1}$; 叶室温度控制在 $(25 \pm 1)^\circ C$, 利用 CO_2 注入系统将参比室 CO_2 浓度控制在 $400\ \mu mol\ mol^{-1}$ 。先将叶片在光强 $1500\ \mu mol\ m^{-2}s^{-1}$ 下诱导 10 min, 然后每个梯度稳定 180 s 后自动记录的净光合速率(P_n)。拟合 P_n -PAR 光响应曲线^[18], 拟合方程式为: $P_n = a - c \times e^{-b \times PAR}$, 其中, a、b、c 是系数, PAR 是光合有效辐射, a 为最大净光合速率(P_{max}); 暗呼吸速率(R_d) = $a - c$; 光补偿点(LCP) = $\ln(0.1a/c) \times (-1/b)$; 光饱和点(LSP) = $\ln(a/c) \times (-1/b)$; 表观量子产额(AQY) = $b \times c \times e^{[b \times (-LCP)]}$; 水分利用效率(iWUE) = P_{max}/g_s ^[19], g_s 为仪器自动记录 P_{max} 对应的气孔导度。

1.4 CO_2 响应曲线的测定

测定谢君魔芋的 CO_2 响应曲线时, 控制参比室 CO_2 浓度梯度为 400、300、200、100、50、400、600、800、1200、1500 $\mu mol\ mol^{-1}$, 光照强度为 $1000\ \mu mol\ m^{-2}s^{-1}$, 叶室温度等其他条件与光响应曲线相同, 仪器在每个梯度稳定 180 s 后自动记录净光合速率(P_n)和胞间 CO_2 浓度(C_i), 按照许大全^[20]的方法, 建立 P_n - C_i 响应曲线, 其直线部分的拟合方程为: $y = kx + b$, 其中, k 为羧化效率(CE)。

CO_2 补偿点(Γ^*) = $-b/k$, 最大羧化速率(V_{cmax})和最大电子传递速率(J_{max})^[21–22]按下式计算: $V_{cmax} = k \times [C_i + K_C \times (1 + O/K_O)]^2 / [\Gamma^* + K_C \times (1 + O/K_O)]$; $J_{max} =$

$[4 \times (P_{max} + R_d) \times (C_i + 2\Gamma^*)] / [C_i - \Gamma^*]$, 其中, O 为 $210\ mmol\ mol^{-1}$, C_i 为胞间 CO_2 浓度, Γ^* 为 CO_2 补偿点, K_C 为 $404.9\ \mu mol\ mol^{-1}$, K_O 为 $278.4\ mmol\ mol^{-1}$ 。

1.5 模拟光斑诱导曲线的测定

本试验设置 $20 \sim 1500\ \mu mol\ m^{-2}s^{-1}$ 模拟光斑的光诱导。测量前一天将叶片用黑色塑料袋包好, 避免自然光照的诱导影响。测量时, 除光强外其他设置与光响应曲线相同。仪器先设置光强为 $20\ \mu mol\ m^{-2}s^{-1}$ 记录 3 min, 每 30 s 记录 1 次净光合速率(P_n)、气孔导度(g_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r); 随后瞬时将光合有效辐射提高为 $1500\ \mu mol\ m^{-2}s^{-1}$, 每 30 s 记录 1 次 P_n 、 g_s 、 C_i 和 T_r , 连续记录 20 min。根据光合诱导曲线计算在光合诱导过程中达到最大光合速率 30%、50% 和 90% 所需的时间($t_{30\%P}$ 、 $t_{50\%P}$ 和 $t_{90\%P}$), 同时计算达到最大气孔导度 30%、50% 和 90% 所需的时间($t_{30\%g_s}$ 、 $t_{50\%g_s}$ 和 $t_{90\%g_s}$)。根据公式 $100 \times P_n/P_{max}$ ^[23] 计算 1 min、3 min、6 min 的光合诱导状态 $IS_{1\ min}$ 、 $IS_{3\ min}$ 和 $IS_{6\ min}$ 。此外, 仪器自动记录初始气孔导度($g_{s-initial}$)和最大气孔导度(g_{s-max})。

模拟光斑诱导的拟合方程^[24]为: $P(t) = P_{shade} + (P_{max} - P_{shade})(1 - e^{-t/t_1})$, 式中, P_{shade} 为暗适应 ($20\ \mu mol\ m^{-2}s^{-1}$) 的光合速率; P_{max} 为高光诱导 ($1500\ \mu mol\ m^{-2}s^{-1}$) 稳定后的最大光合速率; t_1 为时间常数, t 为光合诱导时间。

1.6 叶绿素含量的测定

利用 SPAD 502 plus 叶绿素仪(日本 KONICA MINOLTA 公司)测定叶绿素含量相对值。

1.7 数据处理

采用 Excel 2003 及 SPSS 17.0 (SPSS Inc, USA) 软件对数据进行统计分析, 采用独立样本 t 检验进行显著性分析, 当 $P < 0.05$ 表示处理间差异显著; 运用 Sigmaplot 10.0 软件作图。

2 结果和分析

2.1 种植模式对光合特性的影响

在间作和净作模式下, 谢君魔芋的光响应曲线的变化趋势相同: 先快速升高随后缓慢上升并稳定(图 1: A)。光照强度为 $0 \sim 200\ \mu mol\ m^{-2}s^{-1}$ 时, 两种种植模式下的净光合速率上升程度相似。然而, 当

光照强度升高至 $400\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 以后, 间作模式下, 谢君魔芋的 P_n 高出净作的 18.97% (表 1), 且 LCP、LSP 和 $iWUE$ 也高于净作。间作与净作相比, 谢君魔芋的 R_d 降低 50.88%, LSP 升高 22.38%, LCP 降低 59.43%, AQY 增大 26.32%。这表明间作谢君魔芋拥有较高的光合作用能力。

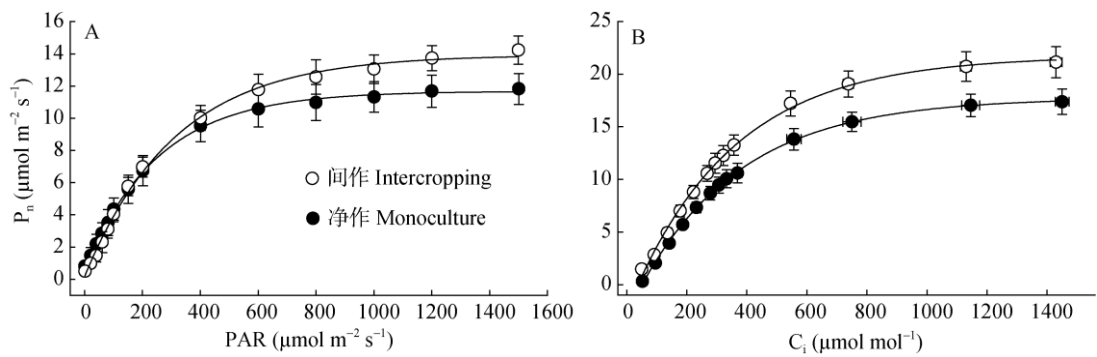


图 1 间作、净作模式下谢君魔芋叶片的光响应曲线(A)和 CO_2 响应曲线(B)。 $n=4$ 或 5。

Fig. 1 Light response curve (A) and CO_2 response curve (B) of *Amorphophallus xiei* leaves under intercropping and monoculture planting patterns. $n=4$ or 5.

表 1 间作、净作模式对谢君魔芋光合作用特征的影响

Table 1 Photosynthetic traits of *Amorphophallus xiei* under intercropping and monoculture planting patterns

	间作 Intercropping	净作 Monoculture	<i>T</i>	<i>P</i>
最大净光合速率 Maximum net photosynthetic rate ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	13.8 ± 2.0	11.6 ± 1.9	1.643	0.144
暗呼吸 Dark respiration rate ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	0.196 ± 0.889	0.399 ± 0.974	0.957	0.370
光饱和点 Light saturation point ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	685.7 ± 91.9	560.3 ± 74.6	2.201	0.064
光补偿点 Light compensation point ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	4.3 ± 19.5	10.6 ± 11.3	0.421	0.691
表观量子产额 Apparent quantum yield ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	0.048 ± 0.011	0.038 ± 0.001	1.201	0.284
最大气孔导度 Maximum stomatal conductance ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	1.393 ± 0.537	1.794 ± 0.797	0.865	0.420
水分利用效率 Intrinsic water use efficiency ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	15.2 ± 14.8	21.1 ± 27.8	0.411	0.694
羧化效率 Carboxylation rate	0.044 ± 0.005	0.038 ± 0.005	2.270	0.053
CO_2 补偿点 CO_2 compensation point ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	26.0 ± 15.2	41.1 ± 8.2	1.953	0.087
最大电子传递速率 Maximum electron transport rate ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	140.5 ± 17.3	134.9 ± 21.7	8.000	0.670
最大羧化速率 Maximum carboxylation rate ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	57.8 ± 6.8	49.3 ± 6.7	1.975	0.084
叶绿素含量 Content of chlorophyll (SPAD)	37.9 ± 1.7	35.5 ± 3.1	1.514	0.168

$n=4$ or 5.

2.2 种植模式对光诱导特征的影响

从低光照到光照(20~1500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), 谢君魔芋的 P_n 和 $iWUE$ 诱导曲线呈现 S 形, 且间作模式下谢君魔芋的 P_n 较高。间作下气孔导度诱导曲线呈 S 形, 而净作下气孔导度随着诱导时间先升后降, 其气孔导度变化幅度较间作大。这可能是净作的谢君魔芋受直射光照较强, 植物需通过气孔散发热量, 减小对叶片的伤害, 因而气孔导度大。高光诱导后, 间作和净作的蒸腾速率诱导曲线都随着诱导时间的延长呈先上升后下降的趋势。两种模式下谢君魔芋 C_i 诱导曲线随诱导时间

随着 CO_2 浓度的升高谢君魔芋的 P_n 升高(图 1: B), 当胞间 CO_2 浓度大于 $300\ \mu\text{mol mol}^{-1}$, 间作的 P_n 显著大于净作模式。净作模式下的谢君魔芋的 CE 、 J_{max} 、 V_{cmax} 和 Γ^* 分别比间作模式的低 13.6%、3.99%、14.7%和 36.74% (表 1), 且叶绿素 SPAD 值比间作低 6.33%。

延长均呈下降趋势(图 2)。从表 2 可看出, 间作模式达到 30%和 50% P_{max} 和 $g_{\text{s-max}}$ 所需时间较短, 而达到 90% P_{max} 和 $g_{\text{s-max}}$ 的时间则长于净作模式。高光诱导 1、3、6 min 后, 间作模式下的谢君魔芋光合诱导状态大于净作模式, 而净作模式下 $g_{\text{s-max}}$ 大于间作模式的 80.3%, 且 $g_{\text{s-initial}}$ 为间作模式的 2 倍以上。

从图 3 可以看出, 谢君魔芋经低光适应后, 初始气孔导度影响光合速率和气孔开放的快慢。谢君魔芋达到 P_{max} 和 $g_{\text{s-max}}$ 的 30%、50%和 90%的时间 ($t_{30\%P}$ 、 $t_{50\%P}$ 、 $t_{90\%P}$ 和 $t_{30\%gs}$ 、 $t_{50\%gs}$ 、 $t_{90\%gs}$)与 $g_{\text{s-initial}}$

成负相关关系，即初始气孔导度越大，到达 $P_{\max}$ 和 $g_{s-\max}$ 所需时间越短。CO₂ 进入光合系统与气孔开放程度有关，在 20~1500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 光合诱导过程

中，两种模式下的谢君魔芋光合速率的上升伴随着 CO₂ 浓度减小，当 CO₂ 浓度降低到一定值后，出现光合速率减小(图 4)。

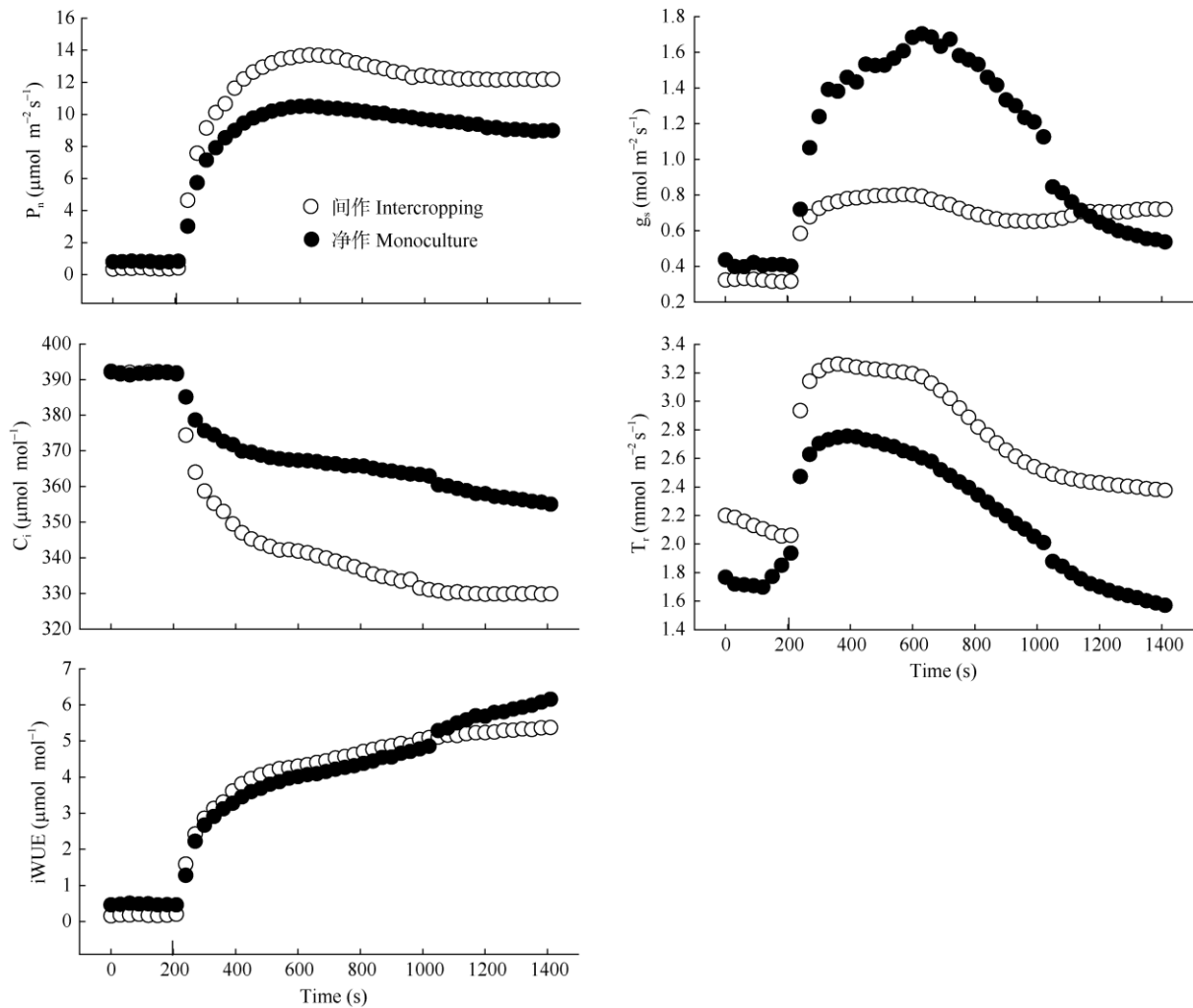


图 2 间作、净作模式下谢君魔芋叶片光诱导曲线。n=4 or 5。

Fig. 2 Light induction curves in leaves of *Amorphophallus xiei* under intercropping and monoculture planting patterns. n=4 or 5.

表 2 间作、净作模式下谢君魔芋的光合诱导特征

Table 2 Photosynthetic induction traits of *Amorphophallus xiei* under intercropping and monoculture planting patterns

	间作 Intercropping	净作 Monoculture	T	P
$t_{30\%P}$ (s)	29.6±5.6	32.1±9.9	0.450	0.669
$t_{50\%P}$ (s)	53.9±9.9	55.7±9.6	0.256	0.806
$t_{90\%P}$ (s)	220.2±18.5	214.4±15.6	0.477	0.650
$t_{30\%gs}$ (s)	4.3±8.6	17.8±22.7	1.115	0.307
$t_{50\%gs}$ (s)	26.3±34.1	55.5±42.5	1.073	0.325
$t_{90\%gs}$ (s)	277.9±431.2	253.6±209.2	0.102	0.922
IS _{1 min} (%)	54.3±6.5	49.2±8.1	0.978	0.366
IS _{3 min} (%)	85.1±1.8	84.6±2.6	0.329	0.753
IS _{6 min} (%)	99.0±0.8	98.4±0.2	1.419	0.206
初始气孔导度 Initial stomatal conductance ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	0.328±0.035	0.411±0.119	1.340	0.229
最大气孔导度 Maximum stomatal conductance ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	0.9542±0.543	1.7206±0.589	1.913	0.104

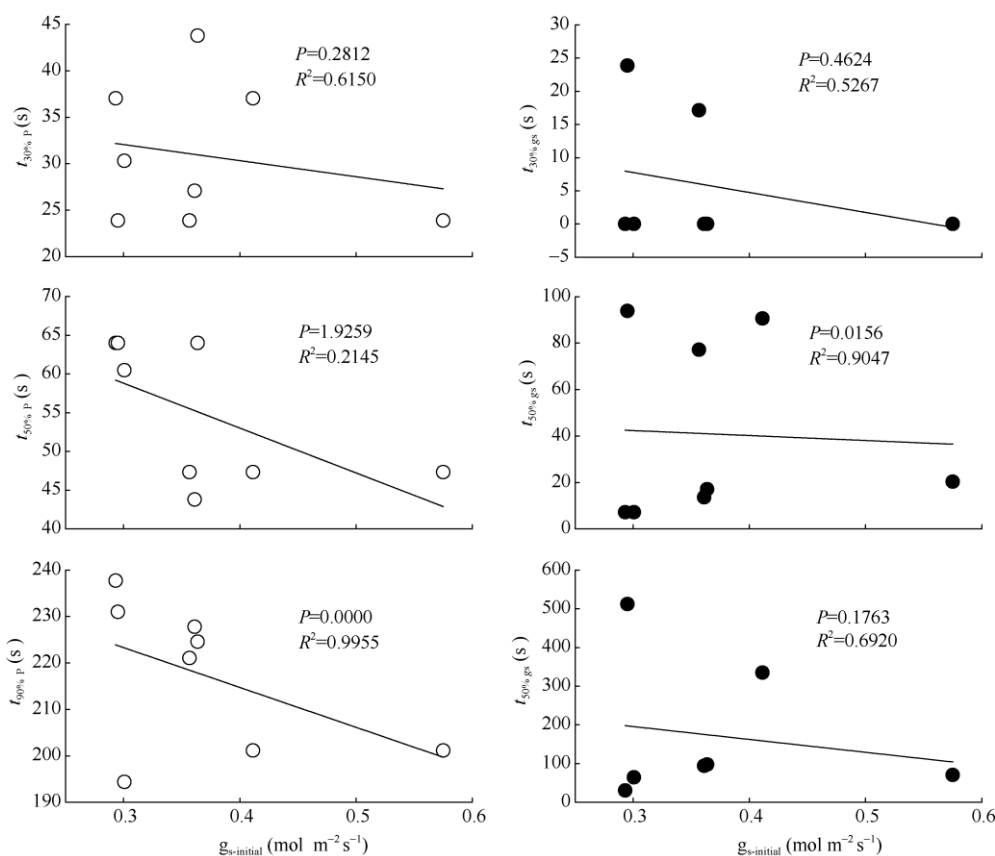


图 3 两种模式下谢君魔芋达到 30%、50%、90%的 $P_{\max}$ 和 $g_{s-\max}$ 所需时间($t_{30\%P}$ 、 $t_{50\%P}$ 、 $t_{90\%P}$ 、 $t_{30\%gs}$ 、 $t_{50\%gs}$ 和 $t_{90\%gs}$)与 $g_{s-initial}$ 的关系

Fig. 3 Relationships between the time required to reach 30%, 50% and 90% of $P_{\max}$ and $g_{s-\max}$ ($t_{30\%P}$, $t_{50\%P}$, $t_{90\%P}$, $t_{30\%gs}$, $t_{50\%gs}$, $t_{90\%gs}$) with initial stomatal conductance ($g_{s-initial}$) in *Amorphophallus xiei*

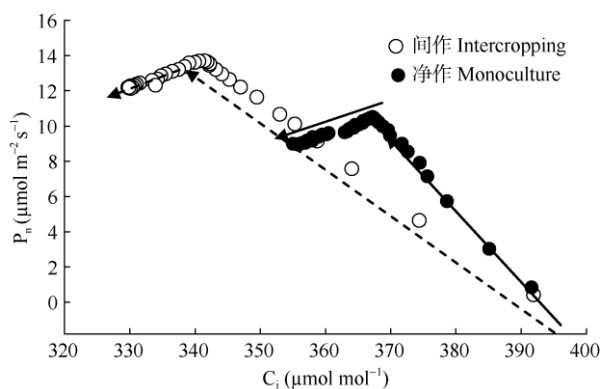


图 4 光诱导过程中净光合速率(P_n)和胞间 CO_2 浓度(C_i)的关系

Fig. 4 Relationship between net photosynthetic rate (P_n) and intercellular CO_2 concentration (C_i) during light induction

3 讨论和结论

不同光照环境下的植物具有不同的光适应机制^[25-27]。AQY 反映植物吸收和转换自然光的能力^[28],

较低的 R_d 和 LCP 以及较高的 LSP 使植物减少呼吸消耗, 将光合作用同化物以最大比例储存于光合组织中^[29], 叶绿素含量反映了对光的捕获能力和光量子转化潜力^[30]。本研究结果表明, 在间作模式下, 谢君魔芋具有较大 AQY、LSP 和较高叶绿素含量 (SPAD 值), 且 R_d 、LCP 较小, 表明间作能增强其对光的利用能力, 特别是能增强对弱光的捕获能力, 有利于提高净光合速率和增加碳积累。此外, 在间作模式下, CO_2 补偿点(Γ^*)较小, CE、 V_{cmax} 和 J_{max} 较大, Γ^* 表征了羧化反应中 Rubisco 的活性, CE 与叶片中 Rubisco 的数量和活性正相关^[31], 暗示着间作种植模式有利于喜阴植物谢君魔芋保持较高 Rubisco 数量和活性。本研究结果与喜阴植物福建马蓝(*Strobilanthes cusia*)遮阴后的光合特征变化相似^[32]。

光斑是间作体系中矮秆作物进行光合作用的主要光能来源。在明暗交替的光照环境下, 能引起植物光合速率的快速变化^[33]。植物光合诱导的快慢影响其光合速率, 而影响光合诱导的主要因素是光

合同化酶的活性、光合碳同化中间产物的再生以及叶片气孔开放的快慢^[34-35], 分别称作生化限制^[36]和气孔限制^[37]。本研究, 虽然间作与净作的谢君魔芋在 $t_{30\%P}$ 、 $t_{50\%P}$ 、 $t_{90\%P}$ 上没有达到统计意义的显著差异, 但间作所需时间较短(表 2)。与喜阴木本植物^[38-39]、蕨类植物^[40]、药用植物^[41]相比, 本研究间作和净作的光合诱导时间较快。Naumberg 等^[42]认为喜阴植物的 $t_{90\%P}$ 一般为 3~37 min, 本研究在 4 min 以内, 说明喜阴植物谢君魔芋对高光的诱导响应速度较快, 这可能与其生长于阴生的热带雨林下有关。有研究报道在诱导过程中生化限制因素主要发生在光合诱导的初期, 气孔限制因素主要发生在后期^[43], 且 $g_{s-initial}$ 越大, $t_{90\%P}$ 越短^[39]。本研究结果表明 $g_{s-initial}$ 越大光合诱导速率越快。气孔导度与 $g_{s-initial}$ 呈负相关关系(图 4), 与前人的研究结果一致。

本研究中, 谢君魔芋的种植采用人工灌溉, 不存在水分胁迫, 受光照影响最大。左应梅等^[44]的研究表明, 木薯(*Manihot esculenta*)的光照强度与气孔导度存在正相关关系。在间作体系中, 谢君魔芋受到玉米遮光, 其气孔导度相对较小, 但蒸腾速率和光合速率较大, 可能是适宜的光照有利于活化光合酶活性^[45], 有利于植物进行光合作用, 但具体限制性因素还需进一步研究。本研究结果还表明, 净作模式下的谢君魔芋对 CO_2 浓度较敏感, 低于 $366 \mu mol mol^{-1}$ 时光合速率下降, 但间作模式下 CO_2 浓度低于 $340 \mu mol mol^{-1}$ 时光合速率才降低(图 5)。说明间作模式下, 谢君魔芋光合作用受生化限制影响相对较小, 气孔导度较小仍能维持较高的光合作用速率。

总的来看, 间作体系产生的适度遮阴有利于发挥喜阴植物谢君魔芋光合作用的潜力。间作模式下较高的 AQY、LSP 和较低的 R_d 和 LCP 能提高谢君魔芋对光的利用能力和减少能量消耗, 促进光合作用的高效进行以增加碳获得。此外, 间作模式下谢君魔芋通过快速开放气孔及减小生化限制的影响, 提高光合诱导速率, 以维持自身较高的光合诱导状态, 提高对光斑的利用能力来增加碳获得。

参考文献

- [1] SU B Y, CHEN S B, LI Y G, et al. Intercropping enhances the farmland ecosystem services [J]. Acta Ecol Sin, 2013, 33(14): 4505–4514. doi: 10.5846/stxb201204200574.
- [2] PING X Y, WANG T M, LU X S. Review of advances in carbon sequestration potential of agroforestry [J]. Chin J Plant Ecol, 2013, 37(1): 80–92. doi: 10.3724/SP.J.1258.2013.00009.
- [3] JURIK T W, VAN K. Microenvironment of a corn-soybean-oat strip intercrop system [J]. Field Crop Res, 2004, 90(2/3): 335–349. doi: 10.1016/j.fcr.2004.04.002.
- [4] LI C H, WU B Z. Summary of planting patterns on intercropping maize [J]. J Maize Sci, 2005, 13(2): 85–89. doi: 10.13597/j.cnki.maize.science.2005.02.027.
- [5] WADDINGTON S R, MEKURIA M, SIZIBA S, et al. Long-term yield sustainability and financial returns from grain legume-maize intercrops on a sandy soil in subhumid north central Zimbabwe [J]. Exp Agri, 2007, 43(4): 489–503. doi: 10.1017/S0014479707005303.
- [6] SINGHA N B, SINGHA P P, NAIRA K P P. Effect of legume intercropping on enrichment of soil nitrogen, bacterial activity and productivity of associated maize crops [J]. Exp Agri, 1986, 22(4): 339–344. doi: 10.1017/S0014479700014587.
- [7] KYAMANYWA S, AMPOFO J K O. Effect of cowpea/maize mixed cropping on the incident light at the cowpea canopy and flower thrips (Thysanoptera: Thripidae) population density [J]. Crop Prot, 1988, 7(3): 186–189. doi: 10.1016/0261-2194(88)90068-3.
- [8] FININSA C. Effect of intercropping bean with maize on bean common bacterial blight and rust diseases [J]. Inter J Pest Manage, 1996, 42(1): 51–54. doi: 10.1080/09670879609371969.
- [9] ABRAHAM C T, SINGH S P. Weed management in sorghum-legume intercropping systems [J]. J Agri Sci, 1984, 103(1): 103–115. doi: 10.1017/S0021859600043379.
- [10] LI Z, QIN X Y, WANG X G, et al. Effect of intercropping with maize on photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of soybean [J]. Soybean Sci, 2010, 29(5): 808–811.
- [11] SU B Y, SONG Y X, CHEN S B, et al. Photosynthetic responses of soybean (*Glycine max*) seedlings to shading caused by maize in an intercropping system [J]. Acta Ecol Sin, 2015, 35(10): 3298–3308. doi: 10.5846/stxb201307031833.

苏本营, 陈圣宾, 李永庚, 等. 间套作种植提升农田生态系统服务功能 [J]. 生态学报, 2013, 33(14): 4505–4514. doi: 10.5846/stxb2012

- 苏本营, 宋艳霞, 陈圣宾, 等. 大豆幼苗对套作玉米遮荫环境的光合生理生态响应 [J]. 生态学报, 2015, 35(10): 3298–3308. doi: 10.5846/stxb201307031833.
- [12] WU J, SHI C X, ZU Y Q, et al. Effects of maize and pepper intercropping on the photosynthetic characteristics, biomass and yield of maize and pepper [J]. Chin Agri Sci Bull, 2014, 30(30): 117–121.
- 吴炯, 施翠仙, 祖艳群, 等. 玉米/辣椒间作对玉米和辣椒光合特征、生物量和产量的影响 [J]. 中国农学通报, 2014, 30(30): 117–121.
- [13] GHOSH P K, MOHANTY M, BANDYOPADHYAY K K, et al. Growth, competition, yields advantage and economics in soybean/pigeonpea intercropping system in semi-arid tropics of India: II. Effects of nutrient management [J]. Field Crop Res, 2006, 96(1): 90–97. doi: 10.1016/j.fcr.2005.05.010.
- [14] GHOSH P K, MOHANTY M, BANDYOPADHYAY K K, et al. Growth, competition, yields advantage and economics in soybean/pigeonpea intercropping system in semi-arid tropics of India: I. Effects of subsoiling [J]. Field Crop Res, 2006, 96(1): 80–89. doi: 10.1016/j.fcr.2005.05.009.
- [15] GAO Y, DUAN A W, SUN J S, et al. Crop coefficient and water-use efficiency of winter wheat/spring maize strip intercropping [J]. Field Crop Res, 2009, 111(1/2): 65–73. doi: 10.1016/j.fcr.2008.10.007.
- [16] ZHANG L, WERF W V D, BASTIAANS L, et al. Light interception and utilization in relay intercrops of wheat and cotton [J]. Field Crop Res, 2008, 107(1): 29–42. doi: 10.1016/j.fcr.2007.12.014.
- [17] XIE S Q, ZHANG Y F, XIE Q H, et al. *In vitro* Breeding and Standardization Cultivation Techniques of *Amorphophallus* [M]. Kunming: Yunnan Science and Technology Press, 2010: 57–58.
- 谢世清, 张云峰, 谢庆华, 等. 魔芋的离体繁育及优化魔芋规范化栽培技术研究 [M]. 昆明: 云南科技出版社, 2010: 57–58.
- [18] WEBB W L, NEWTON M, STARR D. Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*: A mathematical model [J]. Oecologia, 1974, 17(4): 281–291. doi: 10.1007/BF00345747.
- [19] LIU Y B, ZHANG T G, LI X R, et al. Protective mechanism of desiccation tolerance in *Reaumuria soongorica*: Leaf abscission and sucrose accumulation in the stem [J]. Sci China Ser C, 2007, 50(1): 15–21. doi: 10.1007/s11427-007-0002-8.
- [20] XU D Q. Photosynthetic Efficiency [M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 2002: 15–17, 58–59, 123–124.
- 许大全. 光合作用效率 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 15–17, 58–59, 123–124.
- [21] BEMACCHI C J, SINGSAAS E L, PIMENTEL C, et al. Improved temperature response functions for models of rubisco-limited photosynthesis [J]. Plant Cell Environ, 2001, 24(2): 253–259. doi: 10.1111/j.1365-3040.2001.00668.x.
- [22] LOUSTAU D, BEAHIM M B, GAUDILLERE J P, et al. Photosynthetic responses to phosphorous nutrition in two-year-old maritime pine seedlings [J]. Tree Physiol, 1999, 19(11): 707–715. doi: 10.1093/treephys/19.11.707.
- [23] ALLEN M T, PEARCY R W. Stomatal behavior and photosynthetic performance under dynamic light regimes in a seasonally dry tropical rain forest [J]. Oecologia, 2000, 122(4): 470–478. doi: 10.1007/s004420050968.
- [24] TAUSZ M, WARREN C R, ADAMS M A. Dynamic light use and protection from excess light in upper canopy and coppice leaves of *Nothofagus cunninghamii* in an old growth, cool temperature rainforest in Victoria, Australia [J]. New Phytol, 2005, 165(1): 143–156. doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01232.x.
- [25] HUANG W D, WU L K, ZHAN J C. Growth and photosynthesis adaptation of dwarf-type Chinese cherry (*Prunus pseudocerasus* L. cv. Laiyang) leaves to weak light stress [J]. Sci Agri Sin, 2004, 37(12): 1981–1985. doi: 10.3321/j.issn:0578-1752.2004.12.033.
- 黄卫东, 吴兰坤, 战吉成. 中国矮樱桃叶片生长和光合作用对弱光环境的适应性调节 [J]. 中国农业科学, 2004, 37(12): 1981–1985. doi: 10.3321/j.issn:0578-1752.2004.12.033.
- [26] WANG J Y, WANG W Q, LIU Y. Studies on the photosynthesis and physiological adaptability of medicinal plants in tree-medicinal plant intercropping system [J]. For Res, 2003, 16(2): 129–134. doi: 10.3321/j.issn:1001-1498.2003.02.002.
- 王继永, 王文全, 刘勇. 林药间作系统中药用植物光合生理适应性规律研究 [J]. 林业科学研究, 2003, 16(2): 129–134. doi: 10.3321/j.issn:1001-1498.2003.02.002.
- [27] LI C H, ZHAO Y L, YANG G H, et al. Effects of shading on photosynthetic characteristics of different genotype maize [J]. Chin J Appl Ecol, 2007, 18(6): 1259–1264.
- 李潮海, 赵亚丽, 杨国航, 等. 遮光对不同基因型玉米光合特性的影响 [J]. 应用生态学报, 2007, 18(6): 1259–1264.
- [28] YANG Y, WANG C H, LIU Y H. The effect of low irradiance on growth photosynthetic characteristics and biomass allocation in two deciduous broad-leaved tree seedlings in southeast of Hubei Province [J]. Acta Ecol Sin, 2010, 30(22): 6082–6090.
- 杨莹, 王传华, 刘艳红. 光照对鄂东南2种落叶阔叶树种幼苗生长、光合特性和生物量分配的影响 [J]. 生态学报, 2010, 30(22): 6082–6090.
- [29] GYIMAH R, NAKAO T. Early growth and photosynthetic responses to light in seedlings of three tropical species differing in successional

- strategies [J]. New For, 2007, 33(3): 217–236. doi: 10.1007/s11056-006-9028-1.
- [30] HU Y B, XU N, BAO Z, et al. Response of photosynthetic induction to irradiance transition in mulberry leaf [J]. Chin J Eco-Agri, 2010, 18(4): 799–803. doi: 10.3724/SP.J.1011.2010.00799.
- 胡彦波, 许楠, 包卓, 等. 桑树叶片光合诱导对光强转换的响应 [J]. 中国生态农业学报, 2010, 18(4): 799–80. doi: 10.3724/SP.J.1011.2010.00799.
- [31] SUN G C, ZHAO P, ZENG X P, et al. Changes of leaf photosynthetic parameters in leaves of *Woonyoungia septentrionalis* and *Tsoongiodendron lotungensis* under different growth-irradiation [J]. Acta Phytoecol Sin, 2002, 26(3): 355–362.
- 孙谷畴, 赵平, 曾小平, 等. 不同光强下焕镛木和观光木的光合参数变化 [J]. 植物生态学报, 2002, 26(3): 355–362.
- [32] NING S J, ZHANG Y J, LIN J Y, et al. Effects of different light intensities on *Strobilanthes cusia* photosynthetic characteristics in Fujian Province [J]. Chin J Eco-Agri, 2012, 20(7): 901–908. doi: 10.3724/SP.J.1011.2012.00901.
- 宁书菊, 张英娇, 林建勇, 等. 光照对福建马蓝光合特性的影响 [J]. 中国生态农业学报, 2012, 20(7): 901–908. doi: 10.3724/SP.J.1011.2012.00901.
- [33] XU D Q. Photosynthesis [M]. Beijing: Science Press, 2010: 188–189, 343–346.
- 许大全. 光合作用学 [M]. 北京: 科学出版社, 2010: 188–189, 343–346.
- [34] XU D Q. Responses of photosynthesis and related processes to long-term high CO₂ concentration [J]. Plant Physiol Commun, 1994, 30(2): 81–87. doi: 10.13592/j.cnki.ppj.1994.02.001.
- 许大全. 光合作用及有关过程对长期高 CO₂ 浓度的响应 [J]. 植物生理学通讯, 1994, 30(2): 81–87. doi: 10.13592/j.cnki.ppj.1994.02.001.
- [35] CHEN J W, ZHANG Q, LI X S, et al. Steady and dynamic photosynthetic responses of seedlings from contrasting successional groups under low-light growth conditions [J]. Physiol Plant, 2011, 141(1): 84–95. doi: 10.1111/j.1399-3054.2010.01414.x.
- [36] PONS T L, PEARCY R W, SEEMANN J R. Photosynthesis in flashing light in soybean leaves grown in different conditions: I. Photosynthetic induction state and regulation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity [J]. Plant Cell Environ, 1992, 15(5): 569–576. doi: 10.1111/j.1365-3040.1992.tb01490.x.
- [37] SASSENATH-COLE G F, PEARCY R W. The role of ribulose-1,5-bisphosphate regeneration in the induction requirement of photosynthetic CO₂ exchange under transient light conditions [J]. Plant Physiol, 1992, 99(1): 227–234. doi: 10.1104/pp.99.1.227.
- [38] ZHANG Q, CHEN Y J, SONG L Y, et al. Utilization of lightflecks by seedlings of five dominant tree species of different subtropical forest successional stages under low-light growth conditions [J]. Tree Physiol, 2012, 32(5): 545–553. doi: 10.1093/treephys/tps043.
- [39] BAI K D, LIAO D B, JIANG D B, et al. Photosynthetic induction in leaves of co-occurring *Fagus lucida* and *Castanopsis lamontii* saplings grown in contrasting light environments [J]. Trees, 2008, 22(4): 449–462. doi: 10.1007/s00468-007-0205-4.
- [40] ZHANG Q, CHEN J W, LI B G, et al. Epiphytes and hemiepiphytes have slower photosynthetic response to lightflecks than terrestrial plants: Evidence from ferns and figs [J]. J Trop Ecol, 2009, 25(5): 465–472. doi: 10.1017/S026646740900618X.
- [41] CHEN J W, KUANG S B, LONG G Q, et al. Steady-state and dynamic photosynthetic performance and nitrogen partitioning in the shade-demanding plant *Panax notoginseng* under different levels of growth irradiance [J]. Acta Physiol Plant, 2014, 36(9): 2409–2420. doi: 10.1007/s11738-014-1614-9.
- [42] NAUMBURG E, ELLSWORTH D S. Photosynthetic sunfleck utilization potential of understory saplings growing under elevated CO₂ [J]. Oecologia, 2000, 122(2), 163–174. doi: 10.1007/PL00008844.
- [43] XU D Q, XU B J. The role of stomatal limitation in photosynthetic induction of plant leaves [J]. Acta Phytophysiol Sin, 1989, 15(3): 275–280.
- 许大全, 徐宝基. 气孔限制在植物叶片光合诱导中的作用 [J]. 植物生理学报, 1989, 15(3): 275–280.
- [44] ZUO Y M, CHEN Q B, DENG Q Q, et al. Effects of soil moisture, light and air humidity on stomatal conductance of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) [J]. Chin J Ecol, 2011, 30(4): 689–693.
- 左应梅, 陈秋波, 邓权权, 等. 土壤水分、光照和空气湿度对木薯气孔导度的影响 [J]. 生态学杂志, 2011, 30(4): 689–693.
- [45] CAI Z Q, CAO K F, ZHENG L. Photosynthetic induction in seedlings of six tropical rainforest tree species [J]. Acta Phytoecol Sin, 2003, 27(5): 617–623.
- 蔡志全, 曹坤芳, 郑丽. 6 种热带雨林木本植物幼苗光合诱导的研究 [J]. 植物生态学报, 2003, 27(5): 617–623.