

橡胶林下益智光合特性的季节动态变化

程汉亭 李勤奋 刘景坤 严廷良 张俏燕 王进闯*

中国热带农业科学院环境与植物保护研究所/农业部儋州农业环境科学观测实验站, 海口 571101

摘要 利用农林复合模式发展生态农业可提高资源利用效率, 橡胶(*Hevea brasiliensis*)-益智(*Alpinia oxyphylla*)间作模式是橡胶园最主要的农林复合模式。该研究通过野外原位定位实验, 研究不同季节橡胶林下环境因子对益智光合作用的影响, 并进一步分析益智光合作用与主要环境因子的关系。结果表明: (1) 3月益智净光合速率日变化为“V”形曲线, 14:00降到最低值; 而6月、9月和12月益智净光合速率日变化趋势为10:00达到最大值, 随后缓慢降低; 在雨季(6月和9月)蒸腾速率的日平均值和日最高值均显著高于旱季(3月和12月)。表明林下益智在不同季节均能维持植株正常生长, 且表现出了较强的适应能力。3月土壤水分亏缺造成益智叶片气孔导度降低, 使其净光合速率维持在较低的水平。(2)通过光响应曲线修正模型计算出益智叶片各光合响应参数, 发现3月最大净光合效率和光饱和点显著低于6月、9月和12月; 而光补偿点和暗呼吸速率却显著高于6月、9月和12月, 表明3月土壤水分亏缺导致益智光合酶活性降低, 而表现出光抑制现象, 同时呼吸强度加剧, 光合能力显著下降。(3)采取相关分析发现, 3月气温与净光合速率显著负相关, 空气湿度与净光合速率显著正相关, 高温和低湿度共同限制了益智的光合作用; 而9月和12月, 林下光合有效辐射是益智光合作用的限制因子。

关键词 光合特性; 环境因子; 益智; 季节变化; 光合日变化

程汉亭, 李勤奋, 刘景坤, 严廷良, 张俏燕, 王进闯 (2018). 橡胶林下益智光合特性的季节动态变化. 植物生态学报, 42, 585–594. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0016

Seasonal changes of photosynthetic characteristics of *Alpinia oxyphylla* growing under *Hevea brasiliensis*

CHENG Han-Ting, LI Qin-Fen, LIU Jing-Kun, YAN Ting-Liang, ZHANG Qiao-Yan, and WANG Jin-Chuang*

Environment and Plant Protection Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences/Danzhou Scientific Observing and Experimental Station of Agro-Environment, Ministry of Agriculture of the People's Republic of China, Haikou 571101, China

Abstract

Aims The development of ecological agriculture by agroforestry models could improve resource utilization. The *Hevea brasiliensis*-*Alpinia oxyphylla* agroforestry system is among the largest agroforestry models in rubber plantation. In this study, we aimed to investigate the physiological strategies that allow *Alpinia oxyphylla*, a perennial herb widespread under-growing the *Hevea brasiliensis*, to cope successfully with the environmental factors with the seasonal changes of the tropical monsoon climate.

Methods Gas exchange and light response curve measurements as well as pigment content determinations were performed periodically throughout different seasons on *A. oxyphylla* growing in the rubber plantation by a portable leaf gas exchange system (LI-6400).

Important findings (1) The diurnal change of the net photosynthetic rate had a V-shaped pattern in March, which decreased to be the lowest at 14:00. The diurnal changes of the P_n in June, September, and December increased to the peak at 10:00 and then began to decline slowly. The daily average and maximum of the net photosynthetic rate during the monsoon season (June and September) were much higher than those in the dry season (March and December), which suggested that *A. oxyphylla* had the physiological strategy to environmental changes in different seasons. The severe soil moisture deficit inhibits photosynthetic CO_2 assimilation due to the decline of stomatal conductance in March. (2) The light compensation point and dark respiration rate of March generally were higher than those of other seasons (June, September and December), but the maximum net photosynthetic rate and light saturation point were on the contrary. The discrepancies that may be related to the photosynthetic enzymatic activity were restrained by the dry conditions, which caused the occurrence of photoinhibition,

收稿日期Received: 2018-01-12 接受日期Accepted: 2018-04-08

* 通信作者Corresponding author (jinchuangwang@yahoo.com)

the increased respiration, and decreased photosynthetic capacity. (3) The net photosynthetic rate in March was negatively correlated with air temperature, but positively correlated with air humidity. Air temperature and air humidity in combination inhibited photosynthesis of *A. oxyphylla* in March. However, photosynthetic active radiation was a pivotal factor to photosynthesis of *A. oxyphylla* in September and December.

Key words photosynthetic characteristics; environmental factor; *Alpinia oxyphylla*; seasonal change; diurnal change of photosynthesis

Cheng HT, Li QF, Liu JK, Yan TL, Zhang QY, Wang JC (2018). Seasonal changes of photosynthetic characteristics of *Alpinia oxyphylla* growing under *Hevea brasiliensis*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 585–594. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0016

利用农林复合模式发展生态农业不仅可提高养分吸收利用效率、减缓水土流失、维持局部小气候稳定性、提高生物多样性、增加碳储量,而且能充分利用水肥光热资源、提高系统生产力(张斌和张桃林, 1997; Nair & Graetz, 2004; Mcneely & Schroth, 2006; Dossa *et al.*, 2008)。橡胶(*Hevea brasiliensis*)-益智(*Alpinia oxyphylla*)间作模式是中国海南推广和种植面积最大的农林复合模式,也是橡胶种植户脱贫致富的有效方法(Ogwuche *et al.*, 2012),具有较好的经济效益和生态效益(程汉亭等, 2015)。益智为姜科山姜属(*Alpinia*)多年生常绿草本植物,主要分布在中国的海南、广东、广西,近年来云南、福建亦有少量试种;生于或栽培于林下阴湿处(程汉亭等, 2017),是我国重点发展的“四大南药”之一,也是海南特有的药用植物。

光合作用固定CO₂是植物物质生产的基础,也是全球碳循环的重要环节(Tuittila *et al.*, 2004)。植物的光合速率不仅受环境因子的影响,还与植物本身的生理生态特性密切相关。对气体交换的研究有利于深入了解林下植物的光合活性和生产力,特别是旱季土壤水分胁迫对植物碳同化和水分利用效率的影响(Muthuri *et al.*, 2009)。同时,了解气体交换的季节变化特征有助于改进对林下植物水分需求的有效管理。热带地区雨/旱季分明,橡胶林土壤水分(祁栋灵等, 2017)、林下光合有效辐射(PAR)(吴志祥等, 2013)、橡胶树物候期(陈小敏等, 2016)呈季节性变化,这些因素必然会影响林下植物的生长和光合作用。目前国内外学者已经开展了一些环境因子对橡胶林下植物生长和光合特性的研究。沈守良和郑征(2008)研究了西双版纳橡胶-茶农林复合系统中耐阴植物普洱茶(*Camellia assamica*)的光合特性,发现林下PAR是引起林下茶树光合差异的主要因素,橡胶林下PAR的增强提高了茶树光合产物的积累。在橡胶-小粒咖啡(*Coffea arabica*)农林复合系统里, Righi等(2007, 2008)分别研究了不同光照和水分梯度下咖

啡树的生长状况,获得了林下咖啡树生长的最佳光照和水分条件。Righi等(2008)发现橡胶-菜豆(*Phaseolus vulgaris*)农林复合系统林下可利用PAR量是菜豆维持正常生长和产量的必要保障。然而,环境因子对橡胶林下益智光合作用的研究却鲜有报道,特别是益智光合作用的季节特征如何?不同时间尺度下其光合作用主要受到哪些环境因子的制约?对这些问题尚缺乏系统深入的认识。

本研究通过野外定位实验,分析不同季节橡胶林下PAR、温度、湿度和CO₂浓度等因子对益智光合作用的影响,研究益智叶片光合碳同化过程对林下环境季节变化的生理响应机制,揭示益智光合碳同化对橡胶林下小气候季节性变化的适应策略,为进一步提出橡胶-益智农林复合系统的科学管理措施提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 样地概况

实验选择在海南省白沙黎族自治县阜龙乡天堂村人工种植的橡胶林(109.47° E, 19.38° N, 海拔780 m)。所选的实验样地中橡胶树树龄13年,平均胸径18.3 cm,树冠平均高度约11 m,平均冠幅7 m,盖度80%–85%,橡胶树株行距3 m × 6 m;橡胶树6 m的宽行里间作1行益智,益智株距1.5 m,种植时间约6年,株高1.5–1.8 m。

实验样地所在区域属于典型的热带季风气候,终年高温,雨/旱季明显,降水集中在雨季,且降水量大(图1)。从2016年1月至2016年12月,海南白沙黎族自治县天堂村实验样地气温变幅为4.7–40.9 °C,最低气温出现在2016年的1月,最高气温出现在2016年的3月和4月;月平均最低气温出现在2月,最高气温出现在6月(图1A)。实验样地PAR季节变化如图1B所示,PAR季节性差异明显,1月最低,平均为621 μmol·m⁻²·s⁻¹,7月最高,平均值为1 436 μmol·m⁻²·s⁻¹。全年降水量表现为1–4月、11和12月的月降

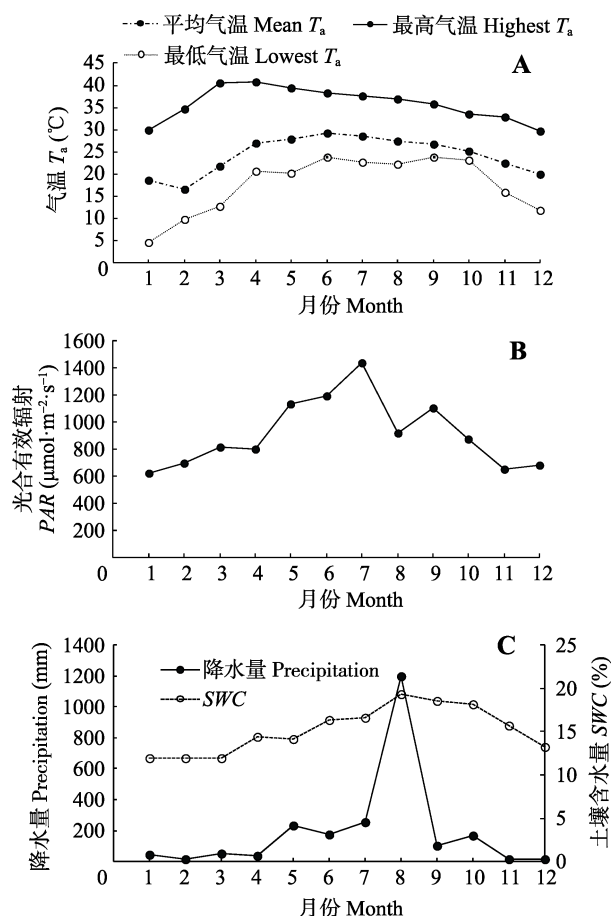


图1 气温、光合有效辐射、降水和橡胶林下土壤含水量的季节变化。

Fig. 1 Seasonal changes of air temperature (T_a), photosynthetic active radiation (PAR), precipitation and soil water content (SWC) under the *Hevea brasiliensis* forest.

水量均低于54 mm, 其中2月、11月和12月降水量最低, 分别为15.8、11.6和12.0 mm; 5–10月降水充沛, 月降水量均高于100 mm, 其中8月降水量高达1 201.2 mm (图1C)。土壤含水量月变化趋势与降水量的趋势一致, 1–3月土壤含水量低, 分别为11.98%、11.97%、12.00%, 此时土壤属于轻度干旱状态; 6–9月土壤潮湿, 其含水量均高于16.35%, 其中8月土壤含水量最高, 为19.32% (图1C)。

1.2 研究方法

在自然条件下, 选择长势均匀的益智植株, 并选取生长良好无病虫害的益智功能叶片(枝条顶部向下数第3或第4片发育完全的新生叶片)进行光合参数的测定。在2016年3月、6月、9月和12月中旬选择连续晴天无云的天气, 用LI-6400便携式光合测量系统(LI-COR, Lincoln, USA)测量益智叶片的光合日变化、光响应曲线, 每个参数测定3片功能叶, 即3次重复。

1.2.1 光合日变化测定

每间隔2 h (在8:00、10:00、12:00、14:00、16:00、18:00)测定益智功能叶片的气体交换参数, 测定参数包括净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、叶片PAR、蒸腾速率(T_r)、环境 CO_2 浓度(C_a)、空气湿度(RH)、气温(T_a)等, 并据此计算气孔限制值(L_s) = $1 - C_i/C_a$ 、瞬时水分利用效率(WUE) = P_n/T_r 。叶室温度(T_{leaf})和叶室内空气湿度(RH)为环境温湿度, 叶室光强为林下光合有效辐射(PAR), 气体流速 $500 \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$, 叶室 CO_2 浓度为环境 CO_2 浓度(C_a) ($380\text{--}420 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)。

1.2.2 光响应曲线测定

在9:00–11:00进行光响应曲线的测定。光响应曲线的测定用LI-6400-02B红蓝光源设定叶室中PAR强度分别为: 1 500、1 200、1 000、800、600、400、200、150、120、90、60、30、0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 叶室温度和湿度为环境温湿度, 气体流速 $500 \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$, 测定前对叶片在饱和光强 $800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 下诱导30 min。每个光强下测定时间为3 min, 整个程序需要约40 min。以 P_n 为纵坐标、PAR为横坐标做曲线, 并根据叶子飘的直角双曲线修正模型(Ye, 2007)拟合数据得到最大净光合速率($P_{n\text{max}}$)、光饱和点(I_s)、光补偿点(I_c)、暗呼吸速率(R_d)和表观量子效率(AQE)。

1.2.3 叶绿素组分测定

摘取测量完光合作用的功能叶片(枝条顶部向下数第3或第4片发育完全的新生叶片)用锡箔纸密封并带回实验室液氮低温保存($-80 \text{ }^{\circ}\text{C}$)。在室温($25 \text{ }^{\circ}\text{C}$)条件下进行叶绿素提取实验。为保证益智叶片叶绿素活性, 实验前将叶片从低温下取出, 室温条件下放置半小时。用直径1.5 cm的打孔器在益智叶片上避开主叶脉打下10个叶圆片, 按Lichtenthaler和Wellburn (1983)的方法测定叶绿素和类胡萝卜素的含量。

1.2.4 土壤含水量测定

在距离益智植株50 cm处, 利用土钻取0–10 cm土样, 共选3个样本, 每个样本3个重复。利用烘干法($105 \text{ }^{\circ}\text{C}$)测定土壤含水量。

1.2.5 比叶质量测定

用直径1.5 cm的打孔器在益智功能叶片(枝条顶部向下数第3或第4片发育完全的新生叶片)上避开主叶脉打下30个叶圆片, 在 $70 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 条件下烘24 h至

恒质量,用电子天平(精度为0.0001 g)称质量,然后计算比叶质量(LMA) = 叶片干质量/叶面积($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$)。

1.3 数据处理

获得的数据采用Excel 2007进行处理和图表绘制,采用DPS 7.55软件进行单因素方差分析,多重比较用最小显著差异法。相关性分析采用Pearson双侧显著检验。

2 结果和分析

2.1 不同季节环境因子日变化特征

橡胶林下PAR、 T_a 和RH日变化见图2。

不同季节橡胶林下环境因子PAR均呈单峰型曲线,最大值出现在12:00–14:00,最小值均出现在监测时段的8:00和18:00(图2A),这与太阳辐射一致。因为橡胶林冠的遮挡,林下PAR还与橡胶树叶物候期的生长发育和太阳年辐射规律密切相关。

不同季节 T_a 随着PAR的增强而逐渐升高,在14:00达到最高值,而在16:00以后随着PAR的减小而下降(图2B)。其中6月和9月 T_a 日变化趋势一致,10:00–16:00时段 T_a 无显著差异;3月在14:00–16:00时段 T_a 峰值显著高于6月、9月和12月, T_a 高达40.06 °C,这是由于3月出现了短暂的极端高温天气造成的;12月的一天中各时段的 T_a 均低于6月、9月和12月,最高气温仅为27.53 °C。

不同季节RH均表现为早晨较高,随着PAR和 T_a 的增高而下降,14:00降到最低值,随后又缓慢升高。6月、9月和12月的RH日变化趋势比较相似;3月RH在10:00–14:00降幅显著大于6月、9月和12月,14:00 RH仅为30.57%,降幅达58.66%(图2C)。

2.2 不同季节益智气体交换参数日变化特征

不同季节中随着一天中PAR、 T_a 和RH的变化,益智叶片气体交换参数 P_n 、 C_i 、 G_s 、 L_s 、 T_r 和WUE也呈规律性的变化(图3)。

2.2.1 净光合速率和胞间CO₂浓度

图3表明益智 P_n 在不同季节日变化趋势也不同,6月和12月 P_n 在10:00达到最大值,随后缓慢降低,而9月 P_n 在10:00和14:00出现双峰现象;最高值出现在14:00,为 $9.19 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,其峰值显著高于3月、6月和12月($p < 0.05$);3月益智的 P_n 呈“V”形曲线,8:00 P_n 开始急剧下降,14:00降到最低值,为 $-0.27 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,表明在旱季(3月) 14:00,益智光合作用受到高温胁迫,使得Rubisco活化酶活性降低,造

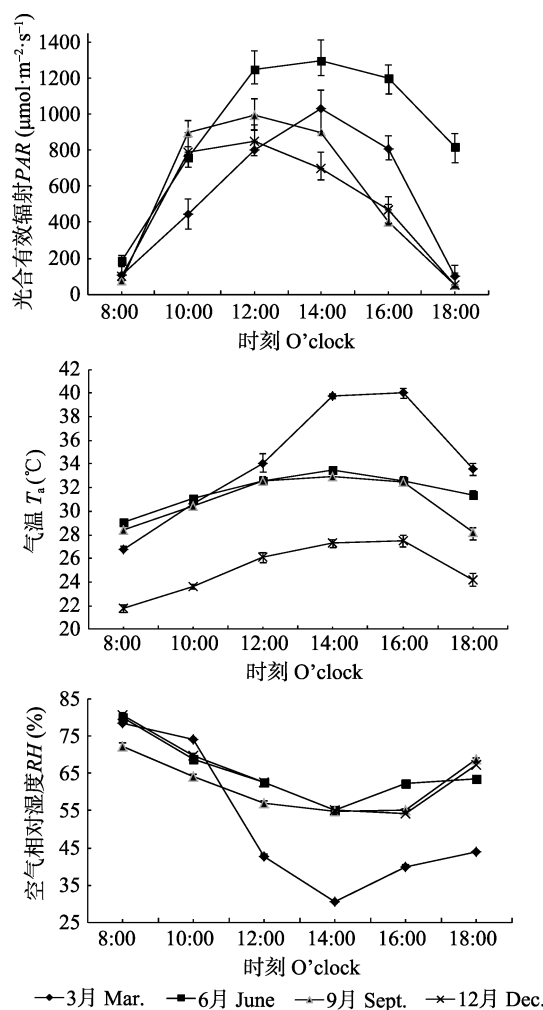


图2 橡胶林下光合有效辐射、气温和空气相对湿度日变化(平均值±标准偏差)。

Fig. 2 Daily variations of photosynthetic active radiation (PAR), air temperature (T_a), air humidity (RH) under the *Hevea brasiliensis* forest (mean \pm SD).

成叶肉光合能力下降。

胞间CO₂浓度(C_i)是光合生理研究中最最重要的一个参数。由图3可知,不同季节 C_i 随着一天中环境因子的变化,均出现上下波动的现象;6月、9月和12月 C_i 呈“W”形曲线,分别在10:00和14:00出现波谷;而3月 C_i 在14:00急剧上升,达到 $381.41 \text{ mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$,这主要是益智 P_n 受阻,造成细胞内CO₂积累的结果。

2.2.2 气孔导度和气孔阀值

气孔导度(G_s)与 P_n 密切相关,6月、9月和12月益智 G_s 日变化与 P_n 日变化趋势基本一致;而3月 G_s 在8:00–14:00缓慢下降到最低值,为 $0.01 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,14:00–18:00变化不显著,这主要是因为3月干旱少雨,土壤含水量为全年最低水平,呈现半干旱状态,空气湿度小,水分胁迫降低了益智叶片的气孔开

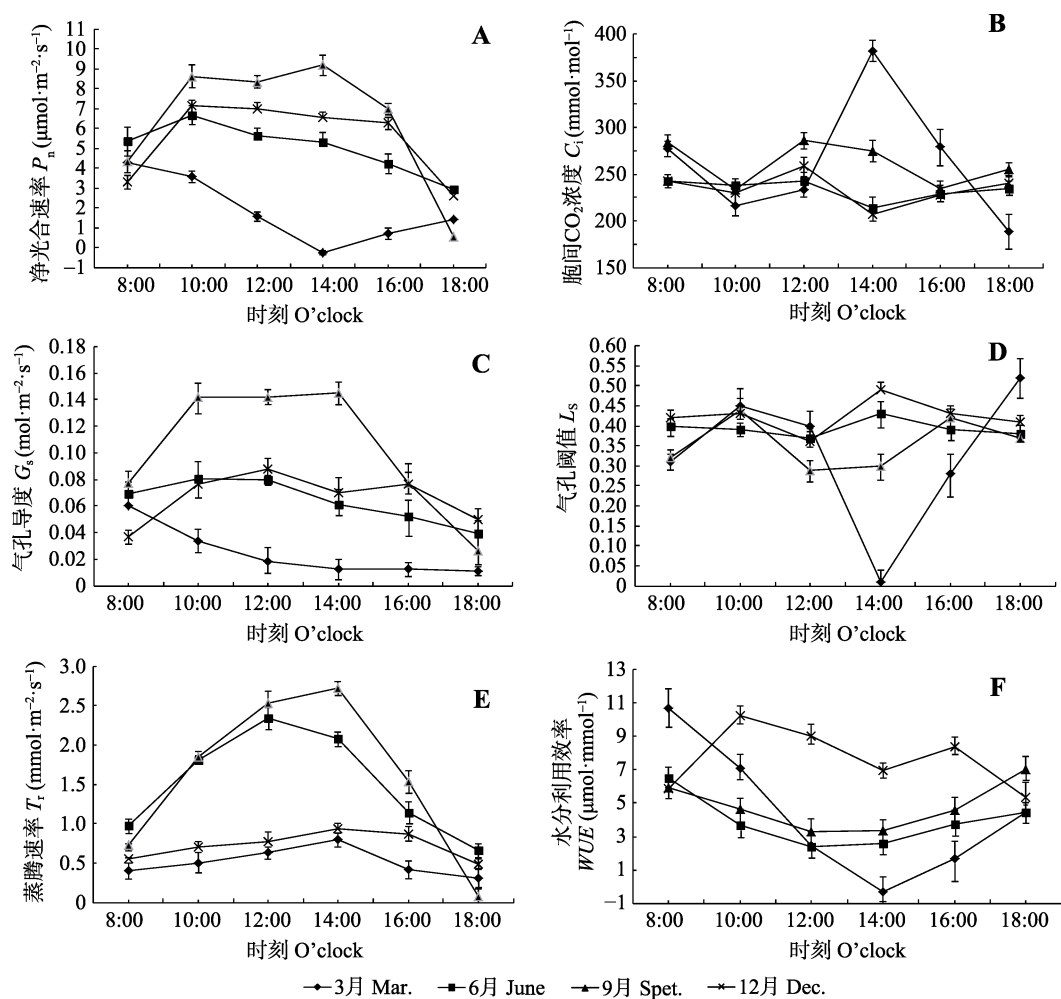


图3 不同月份益智光合特性的日变化(平均值±标准偏差)。

Fig. 3 Diurnal changes of photosynthetic characteristics of *Alpinia oxyphylla* in different months (mean \pm SD). C_i , intercellular CO_2 concentration; G_s , stomatal conductance; L_s , stomatal limitation; P_n , the net photosynthetic rate; T_r , transpiration rate; WUE , water use efficiency.

度以降低蒸腾作用,减少水分流失。

气孔阈值(L_s)和 C_i 都是分析气孔限制和非气孔限制对光合速率影响的判断依据。由图3所示,不同季节 L_s 的日变化与 C_i 呈相反的趋势。

2.2.3 蒸腾速率和水分利用率

不同季节益智叶片的蒸腾速率(T_r)日变化均呈单峰曲线,早晨和晚上 T_r 较低,12:00–14:00最高(图3)。雨季(6月和9月) T_r 的日平均值和日最高值均显著高于旱季(3月和12月),其中9月日平均值和日最高值分别为1.57和2.72 $mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,分别是旱季(12月)日平均值和日最高值的2.18倍和2.89倍。

雨季(6月和9月)和旱季的3月,益智叶片的水分利用效率(WUE)呈“V”形曲线,早晨和傍晚 WUE 最高,12:00–14:00最低,与雨季(6月和9月)相比,旱季3月 WUE 下降幅度更大;3月8:00的 WUE 为10.69 $\mu mol \cdot mmol^{-1}$,比6月高4.17 $\mu mol \cdot mmol^{-1}$,3月14:00

WUE 降到 $-0.33 \mu mol \cdot mmol^{-1}$,此时又比6月低2.89 $\mu mol \cdot mmol^{-1}$,这可能是3月益智遭受土壤水分胁迫和极端高温影响,气体交换速率减缓,蒸腾作用和光合作用均受到抑制的结果。其中在3月14:00强光照和低土壤水分环境下,能观察到益智叶片短暂缺水而蜷曲的现象,这一形态变化与其 WUE 急剧下降为负值的实验结果相吻合。

2.3 益智叶片叶绿素含量、比叶质量和叶片含水量季节变化特征

从叶绿素各组分的季节变化(表1)中可看出,3月益智叶片的总叶绿素、叶绿素b、类胡萝卜素含量均显著高于6月、9月和12月,而叶绿素a/b显著低于6月、9月和12月($p < 0.05$);叶绿素a的含量在不同季节没有表现出显著差异($p > 0.05$)。3月益智叶片LMA显著高于6月、9月和12月,分别高了16.00%、4.77%和11.74%。益智叶片含水量季节变化趋势与叶片

表1 益智叶片光和色素含量、比叶质量和叶片含水量

Table 1 The photosynthetic pigment content, leaf mass per area (LMA) and leaf water content of *Alpinia oxyphylla*

	叶绿素a Chl a (mg·cm ⁻²)	叶绿素b Chl b (mg·cm ⁻²)	类胡萝卜素 Car (mg·cm ⁻²)	总叶绿素 Chl (mg·cm ⁻²)	叶绿素a/b Chl a/b	比叶质量 LMA (g·m ⁻²)	叶片含水量 Leaf water content (%)
3月 Mar.	2.60 ^a	1.64 ^a	3.15 ^a	7.39 ^a	1.59 ^a	51.26 ^a	65.17 ^c
6月 June	2.60 ^a	1.28 ^b	2.67 ^c	6.55 ^b	2.02 ^b	43.06 ^c	74.31 ^a
9月 Sept.	2.62 ^a	1.33 ^b	2.60 ^c	6.55 ^b	1.97 ^b	48.82 ^{ab}	75.95 ^a
12月 Dec.	2.52 ^a	1.31 ^b	2.76 ^b	6.48 ^b	1.93 ^b	45.25 ^{bc}	68.64 ^b

不同的小写字母表示不同月份间差异显著($p < 0.05$)。

Car, carotenoid; Chl, chlorophyll. Different letters indicate statistically significant differences among different months ($p < 0.05$).

LMA变化趋势相反。

2.4 光响应曲线季节变化特征

植物光响应曲线能反映净光合速率随光强变化的特征,如图4所示,与旱季相比较,随着PAR的增加,雨季益智叶片 P_n 显著增加。当 $PAR < 90 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,4个季节的益智叶片 P_n 线性递增,光响应曲线变化规律差异不显著; $PAR > 90 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,3月益智叶片光响应曲线拐点显著低于6月、9月和12月;当 $PAR > 800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,各季节的 P_n 趋于饱和状态。

由Ye (2007)的直角双曲线修正模型计算出益智叶片各光合响应参数,如表2所示:不同季节益智叶片 $P_{n\text{max}}$ 差异显著,3月 $P_{n\text{max}}$ 最小,仅为 $3.213 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,仅是9月 $P_{n\text{max}}$ 的30%;4个季节叶片的

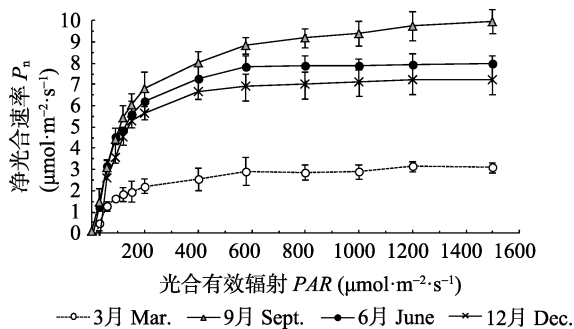


图4 不同月份益智叶片的光响应曲线(平均值±标准偏差)。

Fig. 4 Light response curves of net photosynthetic rate (P_n) in *Alpinia oxyphylla* in different months (mean \pm SD).

表2 不同月份益智叶片光响应曲线特征参数

Table 2 Parameters of light response curves of *Alpinia oxyphylla* in different months

月份 Month	表观量子效率 AQE	光补偿点 I_c ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	暗呼吸速率 R_d ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	最大净光合速率 $P_{n\text{max}}$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光饱和点 I_s ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
3月 Mar.	0.068 ^c	16.144 ^a	0.865 ^a	3.213 ^d	522.968 ^b
6月 June	0.100 ^a	5.813 ^b	0.550 ^b	8.006 ^c	1 010.264 ^a
9月 Sept.	0.095 ^a	3.514 ^c	0.324 ^c	10.648 ^a	1 021.726 ^a
12月 Dec.	0.086 ^b	3.906 ^c	0.326 ^c	8.783 ^b	964.900 ^a

不同的小写字母表示不同月份间差异显著($p < 0.05$)。

AQE, apparent quantum yield; I_c , light compensation point; I_s , light saturation point; $P_{n\text{max}}$, maximum net photosynthetic rate; R_d , dark respiration rate. Different letters indicate statistically significant differences among different months ($p < 0.05$).

AQE大小顺序为3月 $<$ 12月 $<$ 9月 $<$ 6月;3月份叶片的 I_c 和 R_d 均显著高于6月、9月和12月。表明旱季转入雨季后益智叶片线粒体呼吸速率下降,导致 I_c 降低,进一步提升了益智植株的光合能力。

2.5 不同季节益智净光合速率与主要生理生态因子的关系

由表3可知,不同季节影响益智植株 P_n 的主导因子是不同的。3月 T_a 和RH均与 P_n 呈极显著相关关系($p < 0.01$), C_a 和 G_s 与 P_n 呈显著相关关系($p < 0.05$);6月和9月 G_s 与 P_n 呈极显著相关关系($p < 0.01$),9月 T_a 和PAR与 P_n 呈显著相关关系($p < 0.05$);12月PAR与 P_n 呈极显著相关关系($p < 0.01$), G_s 与 P_n 呈显著相关关系($p < 0.05$)。

3 讨论和结论

光合作用是植物生长发育中非常重要的生理过程,受环境条件的长期影响,植物从生理到形态形成了一系列应对环境变化的适应对策(Lewis *et al.*, 2002)。随着季节更替,植物光合作用的影响因素如PAR、空气温湿度及植物生理和结构因素等各方面也在不断发生变化,这些变化必然引起植物光合特征随季节更替而变化。阴生植物一般光合速率偏低(Araus & Serret, 1986),4个季节益智植株 P_n 的日平均值来看,全年益智植株 P_n 较低,具有喜阴性特点。除了3月 P_n 日平均值仅为 $1.86 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,6月、9月

表3 不同月份净光合速率(P_n)与主要生理生态因子的相关系数Table 3 The correlation analysis between net photosynthetic rate (P_n) of *Alpinia oxyphylla* and the main environmental factors in different months

月份 Month	生理生态因子 Physio-ecological factors	P_n	C_a	PAR	T_a	RH	G_s	C_i
3月 Mar.	P_n	1.000						
	C_a	0.883*	1.000					
	PAR	-0.678	-0.664	1.000				
	T_a	-0.947**	-0.889*	0.735	1.000			
	RH	0.985**	0.847*	-0.669	-0.902*	1.000		
	G_s	0.891*	0.946**	-0.539	-0.852*	0.898*	1.000	
	C_i	-0.464	-0.234	0.554	0.488	-0.372	-0.044	1.000
6月 June	P_n	1.000						
	C_a	0.692	1.000					
	PAR	-0.349	-0.868*	1.000				
	T_a	-0.265	-0.793	0.937**	1.000			
	RH	0.449	0.909*	-0.904*	-0.950**	1.000		
	G_s	0.921**	0.507	-0.108	-0.099	0.279	1.000	
	C_i	0.283	0.576	-0.494	-0.702	0.729	0.403	1.000
9月 Sept.	P_n	1.000						
	C_a	-0.416	1.000					
	PAR	0.908*	-0.472	1.000				
	T_a	0.821*	-0.665	0.733	1.000			
	RH	-0.716	0.837*	-0.678	-0.960**	1.000		
	G_s	0.940**	-0.310	0.941**	0.665	-0.549	1.000	
	C_i	-0.009	-0.037	-0.055	-0.067	0.112	0.174	1.000
12月 Dec.	P_n	1.000						
	C_a	-0.536	1.000					
	PAR	0.969**	-0.470	1.000				
	T_a	0.579	-0.878*	0.507	1.000			
	RH	-0.561	0.928**	-0.483	-0.989**	1.000		
	G_s	0.908*	-0.737	0.902*	0.706	-0.693	1.000	
	C_i	-0.232	0.350	-0.133	-0.389	0.459	-0.022	1.000

C_a , 环境 CO_2 浓度; C_i , 胞间 CO_2 浓度; G_s , 气孔导度; PAR , 光合有效辐射; RH , 空气湿度; T_a , 气温。

C_a , ambient CO_2 concentration; C_i , intercellular CO_2 concentration; G_s , stomatal conductance; PAR , photosynthetic active radiation; RH , air humidity; T_a , air temperature. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

和12月的 P_n 日平均值在5.18–6.33 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 之间, 表明在雨季旱季更替下, 益智光合生理受到环境因子的显著影响。其中3月降水量极少, 造成土壤水分亏缺和空气湿度较低, 水分胁迫造成 G_s 降低, 导致3月全天益智叶片 P_n 处于极低的水平。在全天大部分时间里, 水分胁迫引起的 G_s 降低是低 P_n 的主导因子(许大全, 1997); 水分胁迫下除了气孔因素导致光合作用受抑制, 高温也是光合抑制的非气孔因素之一, 当环境温度高于35 $^{\circ}C$ 时, CO_2 同化、 O_2 释放和光合磷酸化均遭受抑制(Lewis *et al.*, 1999), 其中Rubisco活化酶是叶片的光合潜力主要限制酶(Crafts-Brandner & Salvucci, 2000), 3月, 14:00–16:00气温高

达40.6 $^{\circ}C$, 受高温影响 P_n 降为负值, C_i 却显著增高并达到全天的最大值(图3), 根据非气孔限制理论及其判别依据(郑义新等, 1995), 高温导致叶片叶肉细胞光合相关酶活性降低, 此时高温胁迫是光合碳同化受抑制的主导因子。6月、9月和12月的 PAR 、 P_n 和 G_s 日变化趋势基本一致(图2, 图3), 相关性分析结果显示9月 PAR 与 P_n 呈显著相关关系, 12月为极显著相关关系(表3), 即9月和12月 PAR 是益智光合作用的限制因子。为什么旱季的12月水分不是益智光合作用的限制因子呢? 这主要是因为虽然旱季的12月降水量小, 土壤含水量偏低(轻度干旱)(图1), 但是12月有数量可观的雾降水补充(庞家平等, 2009),

缓解了土壤水分的不足, 因此益智生长和光合作用未受到水分的胁迫, 所以12月水分没有成为益智光合作用的限制因子。6月为旱季向雨季的过渡期, 这个时期的环境因子与 P_n 无相关性, 而 G_s 与 P_n 极显著相关(表3), 这个现象的机理有待进一步探讨。

结合林下 PAR 季节变化(图1)发现, 旱季(3月)林下 PAR 较低, 促使益智增加叶绿素b的含量, 降低叶绿素a/b比值, 增强耐阴性, 以适应季节变化引起的低光环境。植物叶绿素各组分含量差异可用来表征叶片吸收太阳辐射的变化, 各种功能色素组分比值的改变, 也反映植物适应不同光环境的光合生理策略(Richardson *et al.*, 2002)。叶绿素a含量决定植物的光合效率和能力, 叶绿素b在调控光合机构天线大小、维持其稳定性和提高其适应性中都起着重要作用。由表1可知, 3月益智叶片叶绿素b含量高于6月、9月和12月, 结合林下 PAR 季节变化(图1)发现, 旱季(3月)林下 PAR 较低, 促使益智增加叶绿素b的含量, 调控光合机构天线的大小, 提高光合机构对林下 PAR 的敏感性, 增强耐阴能力, 以适应季节变化引起的低光环境(Satoh *et al.*, 2001)。 LMA 是表征植物生长过程中碳同化策略的关键叶性状指标(Wright *et al.*, 2002)。大多数研究发现环境中光照越弱、叶片越薄、单位面积干质量越小, 比叶面积越大(左端阳等, 2014)。本研究中3月的 LMA 显著高于6月和9月, 这主要与橡胶树叶片物候期密切相关。3月橡胶树处于落叶期, 橡胶林叶面积指数较低、林下透光率高(吴志祥等, 2013); 同时3月极端高温天气和土壤水分亏缺, 在逆境环境下植物通过提高 LMA 减少光抑制、增加水分利用效率(徐飞等, 2010)。

光响应曲线中的 AQE 、 I_c 、 I_s 、 R_d 等参数能反映环境条件及植物自身生理状况对光合作用的影响(Ogren, 1993)。植物 I_c 和 I_s 的高低直接反映了植物对弱光的利用能力, 是植物耐阴性评价的重要指标(王建华等, 2011)。6–12月益智叶片的 I_s 为968–1 023 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 而大多数 C_3 阳生植物饱和光强在1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右, 即益智表现出阳生植物的特性; 6月、9月和12月益智 I_c 为3.5–5.8 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 具有极强的弱光利用能力而表现出极强的耐阴性(朱延姝等, 2010)。由此可知益智具有较强的利用弱光(漫射光、散射光、透射光)的能力, 其耐阴能力较强且光环境适应幅度较宽。3月时, 受到土壤水分亏缺的影响, AQE 、 $P_{n\text{max}}$ 显著低于其他3个月份(表2),

有研究表明干旱胁迫或者盐胁迫条件会导致植物 AQE 的降低(Xia *et al.*, 2011; Lin *et al.*, 2015), 光能利用效率降低。其机理是植物体水分亏缺导致光合相关酶活性降低, 引起光合作用产生非竞争性抑制(Lin *et al.*, 2015), 使 P_n 下降并随 PAR 的变化而光响应曲线拐点前移(图4), 从而导致 AQE 、 $P_{n\text{max}}$ 降低, 表现出光抑制现象。

综上所述, 益智属于典型的耐阴植物, 且能适应透光率较高的强光环境, 益智在不同季节环境因子变化下表现出不同的光能利用策略。在雨季的9月和旱季的12月, PAR 是益智光合作用的主要影响因子; 在旱季的3月降水量低造成土壤水分含量不足是益智光合作用的主要限制生态因子, 中午高温和低空气湿度的环境因子是益智光合日变化出现“午休现象”的主要诱导因素。因此在生产实践中, 旱季时尤其是3月橡胶-益智间作体系应适当开展设施灌溉, 提高土壤含水率, 同时对土壤表面实施盖草措施以减少土壤水分的蒸发, 缓解土壤干旱状态, 保障益智植株正常的生长和光合作用。

致谢 感谢中国热带农业科学院基本科研业务费专项资金(17CXTD-04、NO.1630042017028、NO.2017-hzs1J021)资助。

参考文献

- Araus JL, Serret MD (1986). Relationships between photosynthetic capacity and leaf structure in several shade plants. *American Journal of Botany*, 73, 1760–1770.
- Chen XM, Chen HL, Li WG, Liu SJ (2016). Remote sensing monitoring of spring phenophase of natural rubber forest in Hainan Province. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 37, 111–116. [陈小敏, 陈汇林, 李伟光, 刘少军 (2016). 海南岛天然橡胶林春季物候期的遥感监测. *中国农业气象*, 37, 111–116.]
- Cheng HT, Liu JK, Yan TL, Zhang QY, Wang JC (2017). Effects of different picking on seed quality of medicinal plants *Alpinia oxyphylla* Miq. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 38, 1840–1845. [程汉亭, 刘景坤, 严廷良, 张俏燕, 王进闯 (2017). 不同采收期对药用植物——益智种子质量的影响研究. *热带作物学报*, 38, 1840–1845.]
- Cheng HT, Wang JC, Hou XW, Li QF, Zou YK, Li GY, Wang DM (2015). Development status of the private rubber industry in Changjiang under a situation of rubber price downturn. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 35(5), 78–81. [程汉亭, 王进闯, 侯宪文, 李勤奋, 邹雨坤, 李光义, 王定美 (2015). 胶价低迷背景下昌江县民营橡胶产业的发展现状和对策. *热带农业科学*, 35(5), 78–81.]

- Crafts-Brandner SJ, Salvucci ME (2000). Rubisco activase constrains the photosynthetic potential of leaves at high temperature and CO₂. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97, 13430–13435.
- Dossa EL, Fernandes ECM, Reid WS, Ezui K (2008). Above- and belowground biomass, nutrient and carbon stocks contrasting an open-grown and a shaded coffee plantation. *Agroforestry Systems*, 72, 103–115.
- Lewis JD, Lucash M, Olszyk D, Tingey DT (2002). Seasonal patterns of photosynthesis in Douglas fir seedlings during the third and fourth year of exposure to elevated CO₂ and temperature. *Plant, Cell & Environment*, 25, 1411–1421.
- Lewis JD, Olszyk D, Tingey DT (1999). Seasonal patterns of photosynthetic light response in Douglas-fir seedlings subjected to elevated atmospheric CO₂ and temperature. *Tree Physiology*, 19, 243–252.
- Lichtenthaler HK, Wellburn AR (1983). Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf in different solvents. *Biochemical Society Transactions*, 11, 591–592.
- Lin M, Wang Z, He L, Xu K, Cheng D, Wang G (2015). Plant photosynthesis-irradiance curve responses to pollution show non-competitive inhibited Michaelis kinetics. *PLOS ONE*, 10, e142712. DOI: 10.1371/journal.pone.0142712.
- Mcneely JA, Schroth G (2006). Agroforestry and biodiversity conservation-traditional practices, present dynamics, and lessons for the future. *Biodiversity & Conservation*, 15, 549–554.
- Muthuri CW, Ong CK, Craigon J, Mati BM, Ngumi VW, Black CR (2009). Gas exchange and water use efficiency of trees and maize in agroforestry systems in semi-arid Kenya. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 129, 497–507.
- Nair VD, Graetz DA (2004). Agroforestry as an approach to minimizing nutrient loss from heavily fertilized soils: The Florida experience. *Agroforestry Systems*, 61, 269–279.
- Ogren E (1993). Convexity of the photosynthetic light-response curve in relation to intensity and direction of light during growth. *Plant Physiology*, 101, 1013–1019.
- Ogwuche P, Umar HY, Esekade TU, Francis SY (2012). Economies of intercropping natural rubber with arable crops: A panacea for poverty alleviation of rubber farmers. *Journal of Agriculture & Social Sciences*, 8(3), 100–102.
- Pang JP, Chen MY, Tang JW, Guo XM, Zeng R (2009). The dynamics of plant growth and soil moisture and nutrient in the rubber plantation and rubber-*Flemingia macrophylla* agroforestry. *Journal of Mountain Science*, 27, 433–441. [庞家平, 陈明勇, 唐建维, 郭贤明, 曾荣 (2009). 橡胶-大叶千斤拔复合生态系统中的植物生长与土壤水分养分动态. *山地学报*, 27, 433–441.]
- Qi DL, Sun R, Xie GS, Yang C, Chen BQ, Lan GY, Tao ZL, Yang XB, Wu ZX (2017). A preliminary study on seasonal changes of soil moisture in rubber plantation of low tapping years and its responses to meteorological factors in Western Hainan Island, China. *Ecological Science*, 36(6), 44–48. [祁栋灵, 孙瑞, 谢贵水, 杨川, 陈帮乾, 兰国玉, 陶忠良, 杨小波, 吴志祥 (2017). 海南西部低割龄橡胶林土壤水分季节变化特征及其对气象因子响应研究初报. *生态科学*, 36(6), 44–48.]
- Richardson AD, Duigan SP, Berlyn GP (2002). An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content. *New Phytologist*, 153, 185–194.
- Righi CA, Bernardes MS, Lunz AMP, Pereira CR, Neto DD, Favarin JL (2007). Measurement and simulation of solar radiation availability in relation to the growth of coffee plants in an agroforestry system with rubber trees. *Revista Árvore*, 31, 195–207.
- Righi CA, Lunz AMP, Bernardes MS, Pereira CR, Teramoto ER, Favarin JL (2008). Coffee water use in agroforestry system with rubber trees. *Revista Árvore*, 32, 781–792.
- Satoh S, Ikeuchi M, Mimuro M, Tanaka A (2001). Chlorophyll b expressed in cyanobacteria functions as a light-harvesting antenna in photosystem I through flexibility of the proteins. *Journal of Biological Chemistry*, 276, 4293–4297.
- Shen SG, Zheng Z (2008). Photosynthesis characteristics and impact factors of *Camellia sinensis* leaves in rubber-tea community in Xishuangbanna, China. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 14, 32–37. [沈守良, 郑征 (2008). 西双版纳胶-茶群落中茶树的光合特性及其影响因子. *应用与环境生物学报*, 14, 32–37.]
- Tuittila ES, Vasander H, Laine J (2004). Sensitivity of C sequestration in reintroduced *Sphagnum* to water-level variation in a cutaway peatland. *Restoration Ecology*, 12, 483–493.
- Wang JH, Ren SF, Shi BS, Liu BX, Zhou YL (2011). Effects of shades on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Forsythia suspensa*. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 1811–1817. [王建华, 任士福, 史宝胜, 刘炳响, 周玉丽 (2011). 遮荫对连翘光合特性和叶绿素荧光参数的影响. *生态学报*, 31, 1811–1817.]
- Wright IJ, Westoby M, Reich PB (2002). Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology*, 90, 534–543.
- Wu ZX, Du LY, Xie GS, Lan GY, Chen BQ, Zhou ZD (2013). Spatiotemporal distribution of photosynthetically active radiation in rubber plantations in Hainan Island. *Journal of Northwest Forestry University*, 28(3), 13–21. [吴志祥, 杜莲英, 谢贵水, 兰国玉, 陈帮乾, 周兆德 (2013). 海南岛橡胶林光合有效辐射的时空分布. *西北林学院学报*, 28(3), 13–21.]
- Xia JB, Zhang SY, Zhang GC, Xie WJ, Lu ZH (2011). Critical responses of photosynthetic efficiency in *Campsis radicans* (L.) Seem to soil water and light intensities. *African Journal of Biotechnology*, 10, 17748–17754.

- Xu DQ (1997). Some problems in stomatal limitation analysis of photosynthesis. *Plant Physiology Communications*, 33, 241–244. [许大全 (1997). 光合作用气孔限制分析中的一些问题. 植物生理学通讯, 33, 241–244.]
- Xu F, Guo WH, Xu WH, Wang RQ (2010). Effects of light intensity on growth and photosynthesis of seedlings of *Quercus acutissima* and *Robinia pseudoacacia*. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 3098–3107. [徐飞, 郭卫华, 徐伟红, 王仁卿 (2010). 不同光环境对麻栎和刺槐幼苗生长和光合特征的影响. 生态学报, 30, 3098–3107.]
- Ye ZP (2007). A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*. *Photosynthetica*, 45, 637–640.
- Zhang B, Zhang TL (1997). Hydraulic ecological characteristics of alley cropping systems and its productivity in low hilly red soil region. *Chinese Journal of Ecology*, 16(4), 1–5. [张斌, 张桃林 (1997). 低丘红壤区农林间作系统的水分生态特征及生产力. 生态学杂志, 16(4), 1–5.]
- Zheng YX, Zang JY, Lin Y (1995). The photosynthetic stomatal and nonstomatal limitation of plant leaves under water stress. *Plant Physiology Communications*, 31, 293–297. [郑义新, 藏俊英, 林艳 (1995). 水分胁迫下植物叶片光合的气孔和非气孔限制. 植物生理学通讯, 31, 293–297.]
- Zhu YS, Fan JJ, Feng H (2010). Effects of low light on photosynthetic characteristics of tomato at different growth stages. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 21, 3141–3146. [朱延姝, 樊金娟, 冯辉 (2010). 弱光胁迫对不同生育期番茄光合特性的影响. 应用生态学报, 21, 3141–3146.]
- Zuo DY, Kuang SB, Zhang GH, Long GQ, Meng ZG, Chen ZJ, Wei FG, Yang SC, Chen JW (2014). Eco-physiological adaptation of *Panax notoginseng* to different light intensity. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 29, 521–527. [左端阳, 匡双便, 张广辉, 龙光强, 孟珍贵, 陈中坚, 魏富刚, 杨生超, 陈军文 (2014). 三七(*Panax notoginseng*)对不同光照强度的生理生态适应性研究. 云南农业大学学报(自然科学), 29, 521–527.]

责任编辑: 王根轩 责任编辑: 李 敏



扫码加入读者圈
听语音, 看问答