

## 间作玉米穗位叶的光合和荧光特性

焦念元<sup>\*\*\*</sup>, 李亚辉<sup>\*</sup>, 李法鹏, 胡浩博, 穆耀东, 张煜帛, 张岳

河南科技大学农学院, 河南洛阳471003

**摘要:** 探明间作玉米穗位叶的光合和荧光特性, 对揭示其增强强光利用能力机理具有重要意义。本试验研究了玉米花生间作体系中玉米穗位叶的气体交换参数和快速叶绿素荧光诱导动力学曲线特点。结果表明, 与单作玉米相比, 间作显著提高了玉米穗位叶处的透光率, 穗位叶花后的净光合速率( $P_n$ )、羧化效率( $CE$ )、 $CO_2$ 饱和点( $C_{isat}$ )、Rubisco最大羧化效率( $V_{cmax}$ )以及最大电子传递速率( $J_{max}$ )大幅提高; JIP-test分析发现荧光诱导曲线中K点和J点没有显著上升, 说明强光并未对PSII受体侧和供体侧造成伤害; 间作显著提高了玉米穗位叶PSII单位面积吸收( $ABS/CS$ )、捕获( $TR_0/CS$ )和用于电子传递的能量( $ET_0/CS$ )。这表明玉米花生间作有利于间作玉米穗位叶对光能的吸收, 叶片固碳能力的增强, 光合速率的提高, 具有显著的产量间作优势。

**关键词:** 间作玉米; 光合; 羧化; 叶绿素荧光诱导动力学曲线

## Photosynthesis and Chlorophyll Fluorescence Characteristics in Ear Leaves of Intercropped Maize

JIAO Nian-Yuan<sup>\*\*\*</sup>, LI Ya-Hui<sup>\*</sup>, LI Fa-Peng, HU Hao-Bo, MU Yao-Dong, ZHANG Yu-Bo, ZHANG Yue

College of Agricultural, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471003, China

**Abstract:** Our objective was to determine photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics in ear leaves of intercropped maize, which has great significance to reveal the mechanism of maize-peanut intercropping enhanced utilization ability of strong light. The gas exchange parameters and chlorophyll fluorescence transient characteristics of intercropped maize ear leaves were studied in maize-peanut intercropping system. The results showed that comparing with sole-cropped maize, maize-peanut intercropping significantly enhanced the light transmittance in maize ear leaves, and the net photosynthetic rate ( $P_n$ ), carboxylation efficiency ( $CE$ ),  $CO_2$  saturation point ( $C_{isat}$ ), the maximum carboxylation efficiency of Rubisco ( $V_{cmax}$ ) and the maximum transport rate of electron ( $J_{max}$ ) of maize ear leaves after anthesis were obviously improved. By analyzing the JIP-test, it was found that the K and J steps at chlorophyll a fluorescence transient of intercropped maize ear leaves were not significantly increased, which indicated that the donor side and acceptor side of PSII were not damaged by strong light. Intercropping significantly increased the absorption per unit area ( $ABS/CS$ ), capture per CS ( $TR_0/CS$ ), and electron transport flux per CS ( $ET_0/CS$ ) of PSII energy. It indicated that maize-peanut intercropping was benefit to absorbing light energy of maize ear leaves, enhanced carboxylation efficiency, improved the photosynthetic rate, and significantly showed the yield advantage of intercropping system.

**Key words:** intercropped maize; photosynthesis; carboxylation; chlorophyll a fluorescence transient

作物产量来源于光合产物的积累, 通过提高大田作物光能利用和产量形成时期的光合作用效率来实现群体增产(沈允钢和程建峰2010), 将是未来发展高产高效农业的方向。合理间套作能对田间光、温、水、肥等资源高效利用, 运用边行优势提高单位面积粮食产量(刘巽浩等1981)。众多间套作体系中, 玉米占有重要地位(Seran和Brintha 2010), 已有研究表明, 在玉米大豆(王晓维等2014)、玉米马铃薯(吴开贤等2012)和玉米花生(焦念元等2008, 2013)等间作体系中, 间作玉米产量较单作均有显著产量优势, 间作玉米具有光照优势

(黄高宝1999; 焦念元等2006), 提高了玉米穗位叶的光合速率(焦念元等2008)。强光往往会导致植物叶片的光抑制(许大全等1992), 被间作玉米吸收高于单作玉米的光能会不会对穗位叶造成伤害? 间作玉米穗位叶是如何适应自身所处光环境的?

收稿 2015-02-09 修定 2015-06-01

资助 国家自然科学基金(U1404315)、河南科技大学创新能力培育基金(2012ZCX020)和大学生科研训练计划(2014244)。

\* 共同第一作者。

\*\* 通讯作者(E-mail: jiaonyl@163.com; Tel: 0379-64282340)。

为了探究这一问题,本试验以玉米花生2:4间作模式为研究对象,主要测定并分析了间作玉米穗位叶的光照强度日变化、光合-光强响应曲线、光合- $\text{CO}_2$ 响应曲线以及快速叶绿素荧光诱导动力学曲线,根据气体交换参数和JIP-test分析,研究间作玉米和单作玉米穗位叶光合和荧光特性差异,为玉米花生间作高产高效栽培提供理论依据。

## 材料与方 法

### 1 材 料

试验于2013~2014年在河南科技大学农场进行,以玉米(*Zea mays* L.)‘郑单958’和花生(*Arachis*

*hypogaea* L.)‘花育16’为供试材料。设玉米单作、花生单作和玉米花生间作3种植植方式,单作玉米行距60 cm,株距25 cm,单作花生行距30 cm,株距20 cm。间作体系2:4(2行玉米4行花生),间作模式如图1所示,玉米宽窄行种植,宽行行距160 cm,窄行行距40 cm,株距20 cm,花生播于宽行中,行距30 cm,株距20 cm,玉米花生之间距离35 cm。南北行向种植,小区宽6 m,长10 m,3个带宽,各处理重复3次,共9个小区,随机区组排列。基施氮肥90 kg(N)· $\text{hm}^{-2}$ ,磷肥180 kg( $\text{P}_2\text{O}_5$ )· $\text{hm}^{-2}$ ,玉米大口期追施90 kg(N)· $\text{hm}^{-2}$ 。2013年5月1日播种,9月4日收获;2014年5月5日播种,9月2日收获。

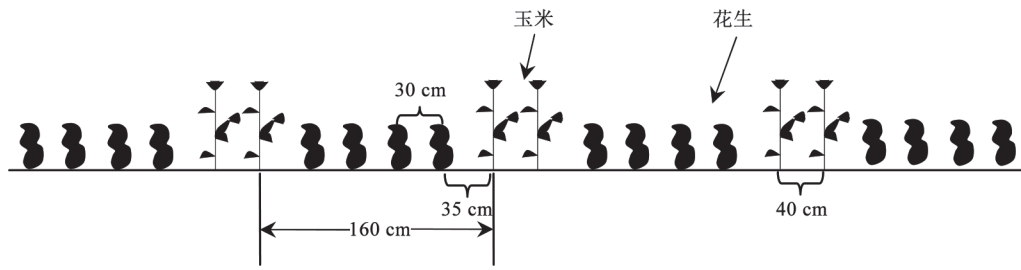


图1 玉米花生间作模式田间种植示意图

Fig.1 Schematic illustration of field planting of maize-peanut intercropping system

### 2 方 法

#### 2.1 穗位叶光合响应曲线及相关参数测定

选择晴天,在上午10:00~12:00使用便携式光合仪(LI-6400XT; LI-COR, Inc, Lincoln, NE, 美国)进行光合-光强响应曲线和光合- $\text{CO}_2$ 响应曲线的测定,各处理均测定向东侧伸展穗位叶的中部(间作玉米东侧第1行)光合。光合-光强响应曲线测定:设定光照强度梯度分别为2 000、1 800、1 500、1 200、1 000、800、600、400、300、200、150、100、50和0  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,在每个PFD下待 $P_n$ 稳定后记录数值。光合- $\text{CO}_2$ 响应曲线测定参照前人研究方法(Long和Bernacchi 2003),根据测得的光响应曲线确定饱和光强后设定固定PFD,充分诱导后依次在 $\text{CO}_2$ 浓度为400、350、300、250、200、150、100和50  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 下测定 $P_n$ ,然后将 $\text{CO}_2$ 浓度调回400  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ,待 $P_n$ 稳定后,再以每次100~200  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 上调 $\text{CO}_2$ 浓度,直至 $P_n$ 不再随 $\text{CO}_2$ 浓度增加而升高为止。利用响应曲线数据借助Photosyn assistant软件分析计算光补偿点(light compensation

point, LCP)、光饱和点(light saturation point, LSP)、光饱和时最大净光合速率( $LSP_n$ )、表观量子效率(apparent quantum efficiency, AQY)、羧化效率(carboxylic efficiency, CE)、 $\text{CO}_2$ 补偿点( $\Gamma$ )、 $\text{CO}_2$ 饱和点( $C_{isat}$ )、Rubisco最大羧化速率( $V_{cmax}$ )、最大电子传递速率( $J_{max}$ )和磷酸丙糖利用率(TPU)。

#### 2.2 快速荧光诱导动力学曲线测定及JIP-test分析

参照Schansker等(2003)的方法,用连续激发式荧光测定仪Handy PEA (Hansatech, 英国)在玉米穗位叶暗适应30 min后进行快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(O-J-I-P曲线)测定,测定位置同光合的测定,每个处理测定20株。根据JIP-test方法(Strasser和Strasser 1995),对获得的OJIP曲线进行分析。分析时需知 $F_0$ (O相,  $t=20 \mu\text{s}$ 时荧光值)、 $F_k$ (K相,  $t=300 \mu\text{s}$ 时荧光值)、 $F_j$ (J相,  $t=2 \text{ ms}$ 时荧光值)、 $F_i$ (I相,  $t=30 \text{ ms}$ 时荧光值)、 $F_m$ (P相, 最大荧光值); K点相对可变荧光 $V_k=(F_k-F_0)/(F_m-F_0)$ 和J点的相对可变荧光 $V_j=(F_j-F_0)/(F_m-F_0)$ ;  $V_k$ 与 $V_j$ 的比值 $W_k$ (K相可变荧光占J的比例); 最大光化学效率 $\phi_P$ 、单位面

积吸收( $ABS/CS$ )、捕获( $TR_0/CS$ )、用于电子传递( $ET_0/CS$ )以及热耗散掉的能量( $DI_0/CS$ ), 分别于玉米开花授粉开始测定, 每隔10 d测1次。

### 2.3 冠层光照强度测定

用植物冠层分析仪(LAI-2000; LI-COR, Inc, Lincoln, NE, 美国)测定玉米穗位叶及自然光照的日变化, 测定位置同光合的测定, 每个处理重复3次。日平均透光率=冠层日均光照强度/日均光照强度 $\times 100\%$ 。

### 2.4 产量测定、土地当量比和间作优势分析

于收获期每个小区取长势均匀、具有代表性的4 m双行玉米果穗、花生荚果, 风干后测定其重量并计算产量。土地当量比( $LER$ )= $(Y_{im}/Y_{sm})+(Y_{ip}/Y_{sp})$ , 式中,  $Y_{im}$ 和 $Y_{ip}$ 分别代表间作玉米和间作花生产量,  $Y_{sm}$ 和 $Y_{sp}$ 分别为单作玉米和单作花生产量,  $LER>1$ 则表现为产量间作优势,  $LER<1$ 则表现为产量间作劣势。间作优势= $Y_i-(Y_{sm}\times F_m+Y_{sp}\times F_p)$ , 式中,  $Y_i$ 表示间作体系的产量,  $Y_i=Y_{im}+Y_{ip}$ ;  $F_m$ 和 $F_p$ 分别表示玉米和花生在间作系统中的比例。其中,  $F_m=M/(M+P)$ ,  $F_p=P/(P+M)$ ,  $M$ 为间作系统中玉米所占面积,  $P$ 为间作系统中花生所占面积。本试验中, 玉米花生间作2:4模式,  $F_m$ 为0.40,  $F_p$ 为0.60。

### 2.5 数据统计分析

用Excel软件整理数据和作图, 采用SPSS 19.0软件进行响应曲线的拟合和数据差异显著性检验。光响应曲线的模拟采用直角双曲线修正模型, 表达式如下(叶子飘和于强2008):

$$P_n = \alpha(1-\beta I)/(1+\gamma I) - R_d \quad (1)$$

式中,  $P_n$ 为净光合速率,  $\alpha$ 为光响应曲线中初始斜率, 也称为表观量子效率( $AQY$ ),  $\beta$ 和 $\gamma$ 为系数,  $I$ 为光量子通量密度,  $R_d$ 为暗呼吸速率。

和光响应模型相似,  $CO_2$ 响应曲线的模拟采用表达式如下(叶子飘和于强2009):

$$P_n = a(1-bC_i)C_i/(1+cC_i) - R_p \quad (2)$$

式中,  $a$ 为 $CO_2$ 响应曲线中的初始斜率, 也称为羧化效率( $CE$ ),  $b$ 和 $c$ 为系数,  $C_i$ 为胞间 $CO_2$ 浓度,  $R_p$ 为光呼吸速率。

## 实验结果

### 1 间作对玉米穗位叶光照日变化的影响

如图2所示, 单作玉米和间作玉米穗位叶光照

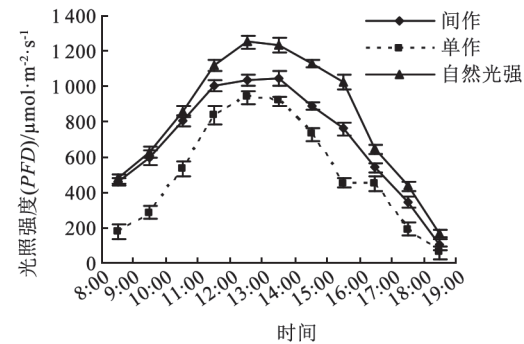


图2 间作对玉米穗位叶光照日变化的影响  
Fig.2 Effects of intercropping on illumination day variation in ear leaves of maize

日变化均呈单峰变化趋势, 自然平均光强为 $813.04 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 间作玉米日平均光照强度为 $691.48 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 单作玉米为 $505.69 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。间作玉米的日平均透光率为 $85.05\%$ , 单作为 $62.20\%$ , 间作玉米提高幅度为 $22.85\%$ , 达到极显著水平( $P<0.01$ ), 这表明与单作玉米相比, 玉米花生间作提高了玉米穗位叶的光照强度。

### 2 间作对玉米光合-光强响应曲线变化及相关参数的影响

如图3所示, 间作玉米和单作玉米穗位叶光合作用对光的响应曲线在大口期两者基本一致。开花期两者开始表现出差异, 随着 $PFD$ 的增大, 间作玉米逐渐超过单作玉米; 在乳熟期两者继续保持差异, 到蜡熟期两者又趋于一致。整体来看在 $PFD$ 为 $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以下时, 二者光合-光强响应曲线都在线性增长, 其斜率为表观量子效率( $AQY$ ), 反应了穗位叶对弱光的利用能力。

如表1所示, 间作玉米的 $AQY$ 在大口期、开花期、乳熟期和蜡熟期分别为 $0.043$ 、 $0.044$ 、 $0.041$ 和 $0.039$ , 单作玉米分别为 $0.042$ 、 $0.043$ 、 $0.039$ 和 $0.038$ ; 与单作玉米相比, 间作玉米的 $AQY$ 提高了 $2.38\%$ 、 $2.33\%$ 、 $5.68\%$ 和 $2.63\%$ , 差异均未达到显著水平。与单作玉米相比, 间作显著提高了玉米在开花期和乳熟期的 $LSP_n$ , 提高幅度达 $14.32\%$ 和 $19.54\%$ ; 在大口期和蜡熟期分别提高 $3.31\%$ 、 $8.06\%$ , 但未达到显著水平。此外, 间作显著提高了玉米在开花期和乳熟期的 $LCP$ 和 $LSP$ , 增幅分别为 $18.18\%$ 、 $10.71\%$ 和 $33.33\%$ 、 $12.50\%$ , 在大口期和蜡熟期未达到显著性差异。

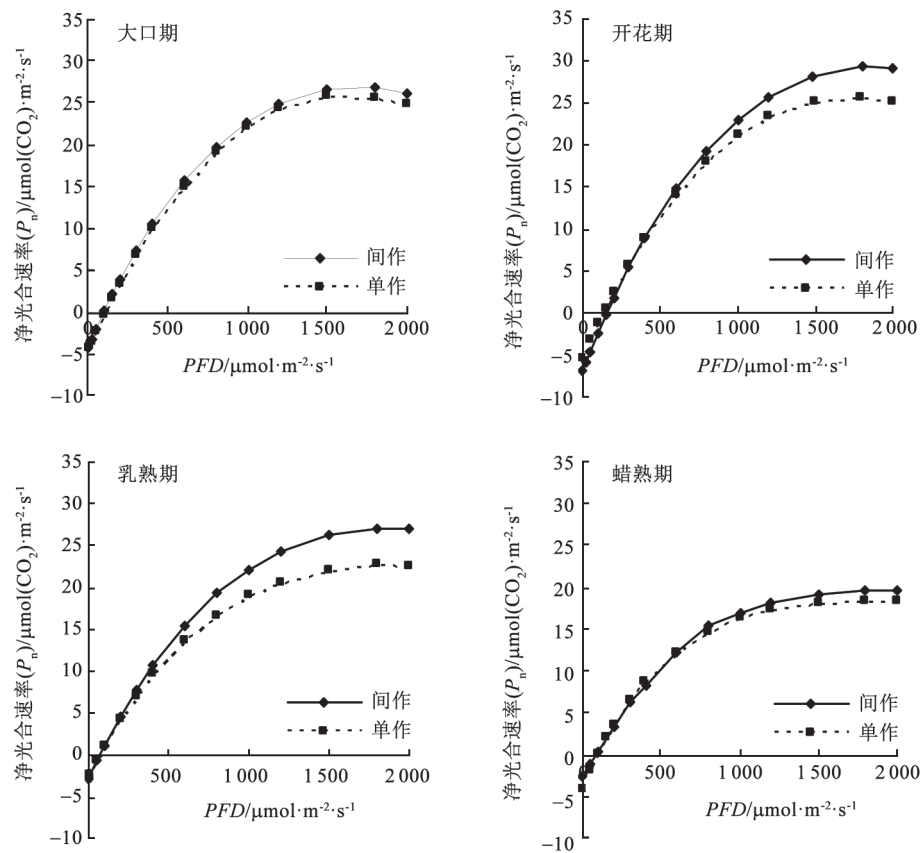


图3 间作对玉米穗位叶光合-光强响应曲线变化的影响

Fig.3 Effects of intercropping on changes of photosynthetic rate-light response curves in ear leaves of maize

表1 间作对玉米穗位叶光合-光强响应曲线相关参数的影响

Table 1 Effects of intercropping on relevant parameters of photosynthetic rate-light response curves in ear leaves of maize

测定时期	表观量子效率(AQY)		最大净光合速率(LSP <sub>n</sub> )/ μmol(CO <sub>2</sub> )·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup>		光补偿点(LCP)/ μmol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup>		光饱和点(LSP)/ μmol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup>	
	单作	间作	单作	间作	单作	间作	单作	间作
大口期	0.042 <sup>ab</sup>	0.043 <sup>a</sup>	25.96 <sup>bc</sup>	26.82 <sup>ab</sup>	95 <sup>bc</sup>	100 <sup>b</sup>	1 470 <sup>ef</sup>	1 500 <sup>e</sup>
开花期	0.043 <sup>a</sup>	0.044 <sup>a</sup>	25.62 <sup>bc</sup>	29.29 <sup>a</sup>	110 <sup>b</sup>	130 <sup>a</sup>	1 680 <sup>c</sup>	1 860 <sup>a</sup>
乳熟期	0.039 <sup>bc</sup>	0.041 <sup>abc</sup>	22.77 <sup>cd</sup>	27.22 <sup>ab</sup>	60 <sup>d</sup>	80 <sup>c</sup>	1 600 <sup>d</sup>	1 800 <sup>b</sup>
蜡熟期	0.038 <sup>c</sup>	0.039 <sup>bc</sup>	18.49 <sup>e</sup>	19.98 <sup>de</sup>	50 <sup>d</sup>	55 <sup>d</sup>	1 430 <sup>f</sup>	1 510 <sup>e</sup>

不同小写字母表示同一参数不同处理间存在显著性差异( $P < 0.05$ ); 下表如此。

### 3 间作对玉米穗位叶的光合-CO<sub>2</sub>响应曲线及相关参数的影响

如图4所示, 与光合-光强响应曲线相似, 间作玉米和单作玉米功能叶的光合-CO<sub>2</sub>响应曲线在大口期差异不显著, 在开花期和乳熟期同一C<sub>i</sub>下前者P<sub>n</sub>显著高于后者, 进入蜡熟期后两者基本一致。从整体上来看, P<sub>n</sub>在C<sub>i</sub>小于200 μmol·mol<sup>-1</sup>时呈线性

增长, 其斜率为叶片初始羧化效率(CE), 反应了Ru-bisco量与酶活性的大小。

由表2可以看出, 间作玉米CE在4个时期分别为0.123、0.184、0.168和0.134, 单作玉米为0.116、0.128、0.121和0.114。与单作玉米相比, 间作提高了玉米叶片CE, 在4个时期提高幅度分别为6.03%、43.75%、38.84%和17.54%, 在开花期和乳

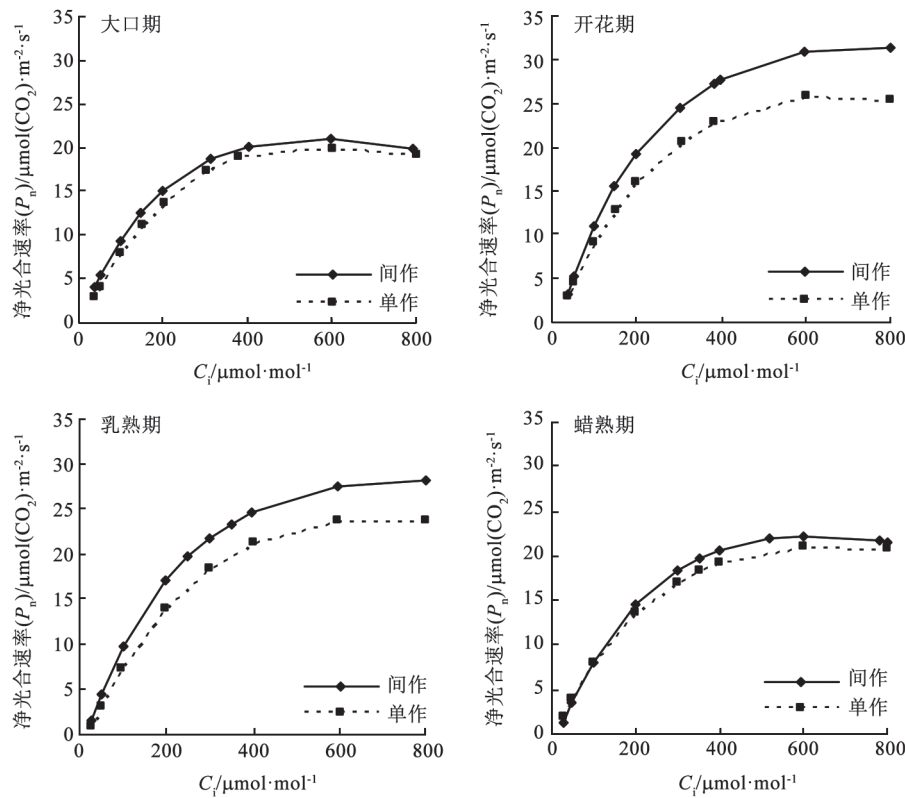


图4 间作对玉米穗位叶光合-CO<sub>2</sub>响应曲线变化的影响

Fig.4 Effects of intercropping on changes of photosynthetic rate-CO<sub>2</sub> response curves in ear leaves of maize

表2 间作对于玉米穗位叶光合-CO<sub>2</sub>响应曲线有关参数的影响

Table 2 Effects of intercropping on relevant parameters of photosynthetic rate-CO<sub>2</sub> response curves in ear leaves of maize

测定时期	羧化效率(CE)		CO <sub>2</sub> 补偿点( <i>T</i> )/ μmol·mol <sup>-1</sup>		CO <sub>2</sub> 饱和点( <i>C</i> <sub>isat</sub> )/ μmol·mol <sup>-1</sup>		Rubisco最大羧化 速率( <i>V</i> <sub>cmax</sub> )/ μmol·mol <sup>-1</sup>		最大电子传递 速率( <i>J</i> <sub>max</sub> )/ μmol·mol <sup>-1</sup>		磷酸丙糖利用率 ( <i>TPU</i> )/μmol·mol <sup>-1</sup>	
	单作	间作	单作	间作	单作	间作	单作	间作	单作	间作	单作	间作
大口期	0.116 <sup>b</sup>	0.123 <sup>b</sup>	9.50 <sup>d</sup>	8.10 <sup>d</sup>	520 <sup>c</sup>	550 <sup>de</sup>	62.84 <sup>c</sup>	66.22 <sup>bc</sup>	73.99 <sup>c</sup>	77.48 <sup>de</sup>	5.73 <sup>b</sup>	5.75 <sup>b</sup>
开花期	0.128 <sup>b</sup>	0.184 <sup>a</sup>	15.11 <sup>bc</sup>	10.13 <sup>d</sup>	650 <sup>bc</sup>	725 <sup>a</sup>	70.54 <sup>b</sup>	86.01 <sup>a</sup>	82.74 <sup>cde</sup>	100.95 <sup>ab</sup>	7.58 <sup>ab</sup>	9.14 <sup>a</sup>
乳熟期	0.121 <sup>b</sup>	0.168 <sup>a</sup>	17.48 <sup>ab</sup>	13.50 <sup>c</sup>	600 <sup>cd</sup>	690 <sup>ab</sup>	69.48 <sup>b</sup>	81.89 <sup>a</sup>	92.59 <sup>bcd</sup>	110.05 <sup>a</sup>	7.45 <sup>ab</sup>	8.61 <sup>ab</sup>
蜡熟期	0.114 <sup>b</sup>	0.134 <sup>b</sup>	20.06 <sup>a</sup>	17.35 <sup>ab</sup>	610 <sup>c</sup>	620 <sup>c</sup>	61.88 <sup>c</sup>	69.30 <sup>b</sup>	83.08 <sup>cde</sup>	93.10 <sup>bc</sup>	6.16 <sup>b</sup>	6.75 <sup>ab</sup>

熟期提高幅度达到显著水平; 随着生育期的延长, 二者CE均呈现先增大后减小的趋势, 峰值均出现在开花期。间作显著降低了玉米穗位叶在开花期和乳熟期的CO<sub>2</sub>补偿点*T*, 降低幅度分别为32.96%和22.77%。此外, 间作显著提高了玉米在开花期和乳熟期的CO<sub>2</sub>饱和点(*C*<sub>isat</sub>), 提高幅度分别为11.54%和15%, 说明间作提高了玉米对低浓度CO<sub>2</sub>和高浓度CO<sub>2</sub>的利用。

与单作玉米相比, 间作提高了玉米的*V*<sub>cmax</sub>、

*J*<sub>max</sub>和*TPU*。在4个时期内*V*<sub>cmax</sub>提高幅度为分别为5.38%、21.93%、17.86%和11.99%, 除大口期以外均达到显著水平(*P*<0.05)。 *J*<sub>max</sub>提高幅度分别为4.72%、22.01%、18.86%和12.06%, 在开花期和乳熟期达到显著水平。 *TPU*提高幅度分别为4.72%、20.58%、15.57%和9.58%, 但未达到显著水平。

#### 4 间作对玉米穗位叶气体交换参数的影响

如图5所示, 玉米穗位叶的净光合速率(*P*<sub>n</sub>)、蒸腾速率(*T*<sub>r</sub>)和气孔导度(*G*<sub>s</sub>)在大口期到开花期变

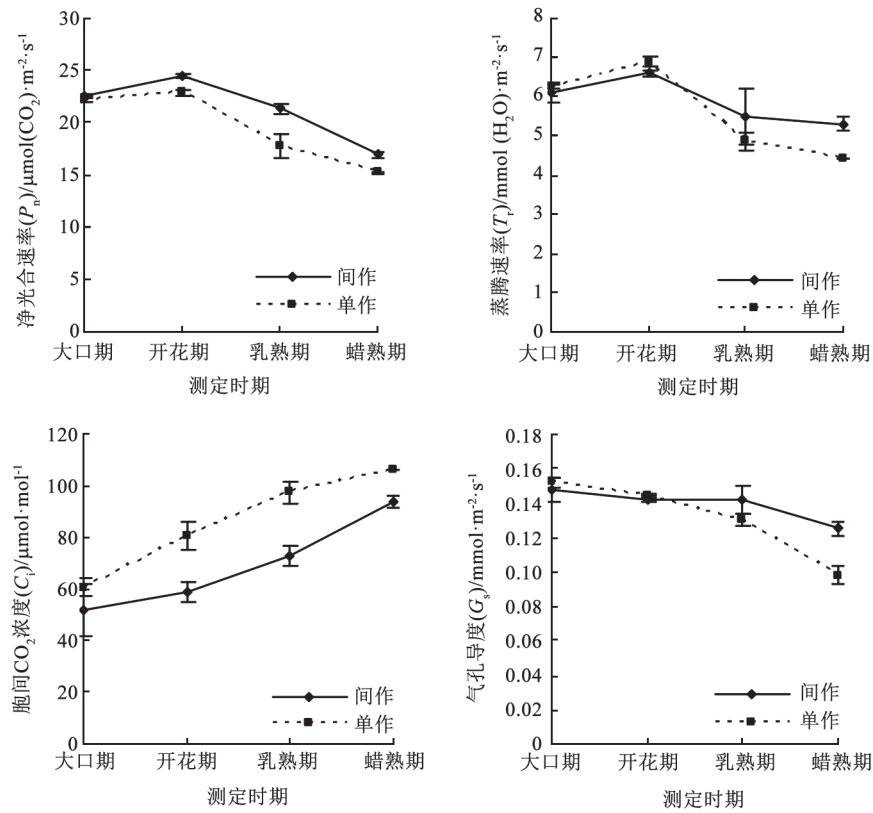


图5 间作对玉米穗位叶气体交换参数的影响

Fig.5 Effects of intercropping on gas exchange parameters in ear leaves of maize

化平缓, 进入开花期后随着生育时期的延长和叶片的衰老均呈现不同程度的下降趋势。间作玉米的下降幅度低于单作,  $G_s$ 和 $T_r$ 的曲线变化基本一致, 在叶片衰老的过程中, 尤其进入乳熟期后,  $P_n$ 、 $T_r$ 和 $G_s$ 均表现下降的趋势, 间作玉米降低幅度小于单作。与单作玉米相比, 间作玉米在乳熟期和蜡熟期的 $P_n$ 、 $T_r$ 和 $G_s$ 分别增幅为20.15%和11.46%、13.13%和19.79%、9.23%和27.55%, 均达到显著水平。 $C_i$ 并未降低反而升高, 单作玉米升高幅度高于间作, 间作玉米 $C_i$ 较单作在乳熟期和蜡熟期分别降低25.36%和11.33%, 达到显著水平, 表明间作提高了玉米的 $P_n$ 、 $T_r$ 和 $G_s$ , 显著降低了 $C_i$ 。

##### 5 间作对玉米穗位叶快速荧光诱导动力学曲线的影响

间作玉米穗位叶花后荧光诱导动力学曲线( $F_t$ )如图6所示, 单作玉米的花后一直呈现下降的趋势, 间作玉米在花后10 d达到顶峰, 20 d后呈现下降的趋势; 与单作相比, 间作玉米花后各个时期的K点和J点荧光均未显著上升; P点以后的荧光下降

代表光合碳代谢的速率, 间作玉米荧光下降幅度均高于单作。与单作玉米相比, 在间作条件下玉米穗位叶在花后0~50 d内 $\phi P_o$ 增幅为0.21%~3.72% (图7), 未达到显著水平, 随着生育期延长间作玉米和单作玉米的 $\phi P_o$ 都有降低的趋势, 这可能与叶片的衰老有关。与单作玉米相比, 间作显著提高了玉米叶片的 $ABS/CS$ 、 $TR_o/CS$ 和 $ET_o/CS$ , 提高幅度分别为11.24%、15.51%、9.92%;  $DI_o/CS$ 上升6.38% (图8), 未达到显著水平。

PSII受体侧J相的相对可变荧光 $V_j$ 以及PSII供体侧相关参数 $W_k$ 即K点可变荧光 $V_k$ 与 $V_j$ 的比值随花后时间的变化如图9所示, 间作玉米和单作玉米 $W_k$ 没有显著差异。与单作玉米相比, 间作玉米 $V_j$ 平均值增幅为2.26%, 未达到显著性水平。表明玉米花生间作复合体系下自然强光对间作玉米穗位叶PSII的电子供体侧和受体侧没有影响。

##### 6 玉米花生间作产量和土地当量比

如表3所示, 在可比面积上, 2013年和2014年间作玉米产量比单作玉米产量分别提高了119.8%

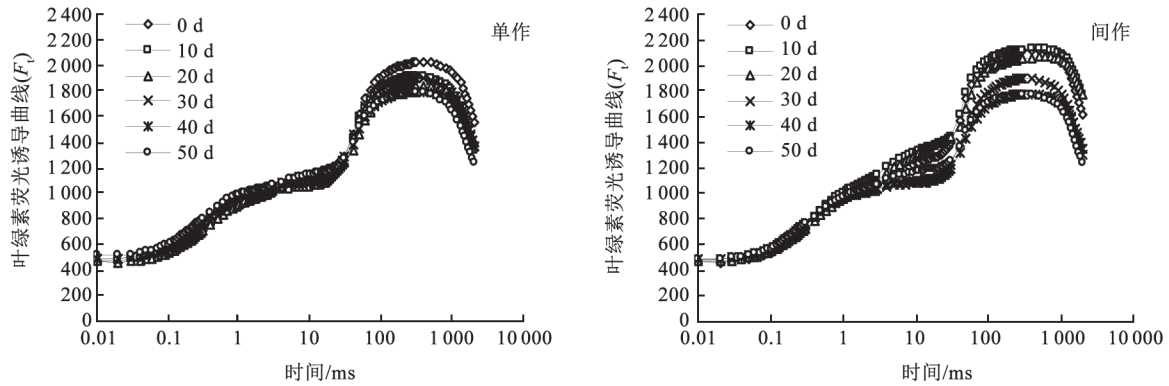


图6 间作对玉米穗位叶花后荧光诱导动力学曲线的影响

Fig.6 Effects of intercropping on Chl a fluorescence transient ( $F_v$ ) in ear leaves of maize after anthesis

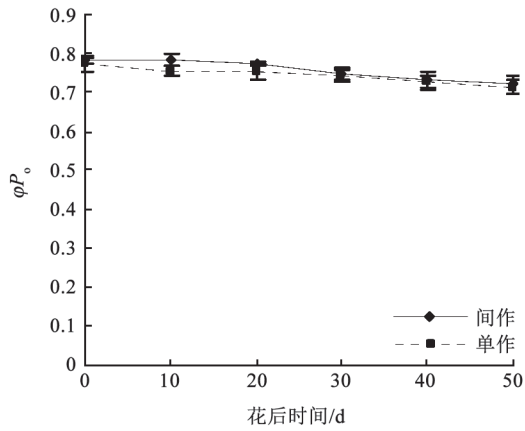


图7 间作对玉米穗位叶花后PSII最大光化学效率( $\phi P_o$ )变化影响

Fig.7 Effects of intercropping on maximum efficiency of PSII photochemistry ( $\phi P_o$ ) in ear leaves of maize after anthesis

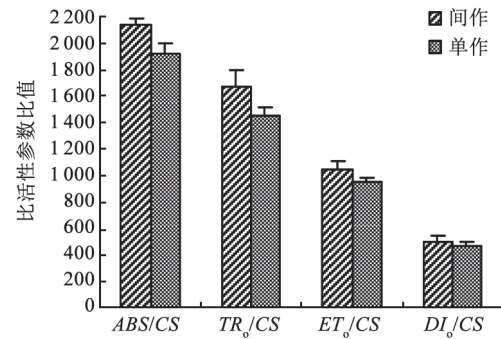


图8 间作对玉米花后10 d穗位叶单位面积吸收( $ABS/CS$ )、捕获( $TR_o/CS$ )、用于电子传递( $ET_o/CS$ )及热耗散能量( $DI_o/CS$ )的影响

Fig.8 Effects of intercropping on absorption per unit area ( $ABS/CS$ ), trapped energy flux per CS ( $TR_o/CS$ ), electron transport flux per CS ( $ET_o/CS$ ) and dissipated energy flux per CS in ear leaves of maize at 10 days after anthesis

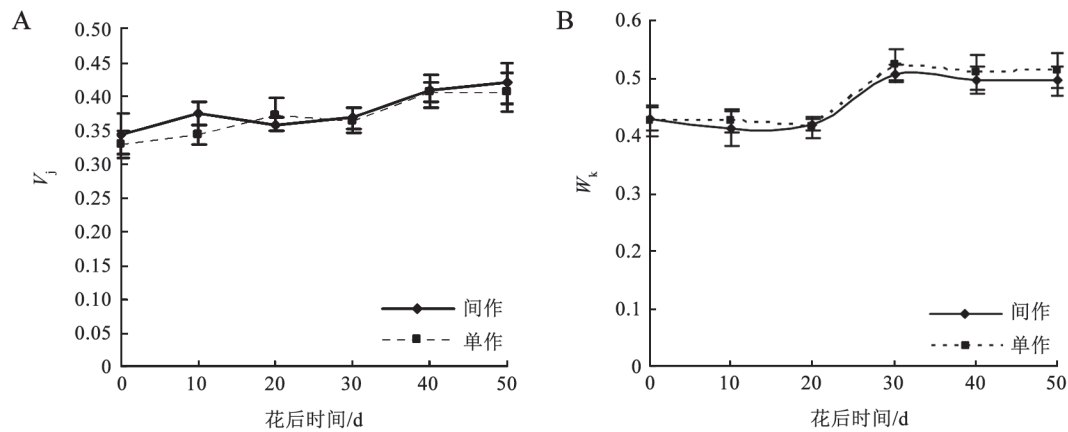


图9 间作对玉米穗位叶花后 $V_j$ (A)和 $W_k$ (B)的影响

Fig.9 Effects of intercropping on  $V_j$  (A) and  $W_k$  (B) in ear leaves of maize after anthesis

表3 玉米花生间作对产量和土地当量比的影响

Table 3 Effects of maize-peanut intercropping on yield and LER

年份	玉米产量/kg·hm <sup>-2</sup>		花生产量/kg·hm <sup>-2</sup>		间作优势/kg·hm <sup>-2</sup>	土地当量比(LER)
	单作	间作	单作	间作		
2013	9 611 <sup>B</sup>	21 125 <sup>A</sup>	5 958 <sup>A</sup>	3 153 <sup>B</sup>	2 922	1.20
2014	13 485 <sup>B</sup>	27 075 <sup>A</sup>	5 229 <sup>A</sup>	2 291 <sup>B</sup>	3 673	1.07

不同大写字母分别表示同一参数不同处理间存在极显著差异( $P<0.01$ )。

和107.78%，均达到极显著水平( $P<0.01$ )；而间作花生产量比单作花生分别降低了47.08%和56.19%，均达到极显著水平( $P<0.01$ )。两年的土地当量比均大于1，产量间作优势分别为2 922 kg·hm<sup>-2</sup>和3 673 kg·hm<sup>-2</sup>，表明玉米花生间作具有明显的间作优势，间作优势主要来源于玉米。

## 讨 论

### 1 间作提高了玉米穗位叶对强光适应能力

玉米花生间作改善了群体光环境，提高光能利用率(刘巽浩等1981)。LCP和LSP是植物叶片对外界光环境的直接响应，分别反映植物叶片在弱光和强光下的适应状态。本研究中，与单作玉米相比，间作玉米在开花期和乳熟期的LCP、LSP和LSP<sub>n</sub>显著上调，增强了玉米穗位叶对强光的利用，这与以前研究(焦念元等2008；郭峰等2009)结果一致。间作玉米在生育后期气体交换参数 $P_n$ 、 $T_r$ 和 $G_s$ 显著高于单作玉米，表现出高产玉米品种特性(董树亭等1993)，气孔影响着蒸腾和光合等生理过程， $T_r$ 和 $G_s$ 显著上调对植物叶片水分蒸腾散失和CO<sub>2</sub>同化具有重要作用(董树亭等1993；李勇等2013)，由此可见，间作提高了玉米穗位叶对强光的适应能力。

### 2 间作提高了玉米穗位叶PSII吸收光能的总量

光照直接影响着光合作用原初反应，快速叶绿素荧光诱导动力OJIP曲线反应了PSII原初光化学反应的过程和状态(Krause和Weis 1991)，J的显著上升代表Q<sub>A</sub>之后的电子传递受阻，K点的显著上升说明放氧复合物(oxygen-evolving complex, OEC)受到伤害，K点常被作为OEC是否受伤害的标志(李鹏民等2005；郭连旺和沈允钢1996)， $W_k$ 代表PSII供体侧K相可变荧光占J的比例，可以判断OEC的破坏程度， $V_j$ 代表PSII供体侧有活性反应中心的关闭程度。本试验中通过JIP-test分析比较了间作

玉米和单作玉米的 $W_k$ 和 $V_j$ 的变化来判断OEC和Q<sub>A</sub>之后的电子传递链的伤害程度，结果表明 $W_k$ 和 $V_j$ 没有显著变化，说明间作提高玉米穗位叶的光照强度，未对其形成光抑制。但陶佩琳等(2008)研究中发现，表明玉米幼苗叶片在 $PFD=1\ 600\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 下会发生光抑制，这可能与光合器官发育成熟度有关。快速荧光动力学参数 $ABS/CS$ 、 $TR_o/CS$ 和 $ET_o/CS$ 是对PSII反应中心单位面积光能吸收、捕获和电子传递直接体现。本研究发现，与单作玉米相比，间作玉米穗位叶的 $ABS/CS$ 、 $TR_o/CS$ 和 $ET_o/CS$ 均显著上调， $\phi P_o$ 和 $DI_o/CS$ 也有所上调但未达到显著水平，这表明间作玉米穗位叶单位面积光能吸收、捕获和电子传递量显著提高，这与间作玉米和单作玉米的最大光化学效率( $F_v/F_m$ )、实际光化学效率( $\Phi_{PSII}$ )和光化学猝灭系数( $qP$ )差异均不显著(焦念元等2013)，间作玉米穗位叶对光能传递和转化效率没有提高并不矛盾，说明在玉米花生间作体系中，间作玉米穗位叶的光能传递、转化效率没有提高，但提高了光能的吸收总量。间作玉米穗位叶如何有通过某种机制将这些光能高效转化利用，才能避免自身受到伤害？这值得深入研究。

### 3 间作提高了玉米穗位叶固碳羧化能力

羧化效率(CE)对外界光照和CO<sub>2</sub>浓度的变化十分敏感(李勇等2013)，同时又是光合作用碳同化的限制因子(许大全2012)。与单作玉米相比，间作玉米穗位叶 $C_{isat}$ 、 $CE$ 、 $V_{cmax}$ 和 $J_{max}$ 显著上调，TPU也有所提高，表明玉米花生间作提高了玉米穗位叶固碳羧化能力。这与许大全(2002)在植物叶片强光下响应描述相一致，生育后期气体交换参数 $C_i$ 下调，可以认为间作增强了玉米对CO<sub>2</sub>的同化能力，增强了光合产物的运输能力(胡梦芸等2008)。在PSII对吸收的光能分配过程中，间作玉米显著提高了穗位叶对光能的吸收、捕获和用于电子传递的



能量, 表明光系统活性提高(Van Heerden等2007), 热耗散可以消耗部分过剩光能, 但在本研究中间作玉米穗位叶热耗散并不显著, 这说明光能的高效转化利用是其固碳羧化能力的提高的结果。

综上所述, 玉米花生间作提高了玉米穗位叶对强光的适应能力, 关键在于提高了PSII对光能的吸收量, 通过提高固碳羧化能力将光能及时转化为化学能, 避免过剩光能伤害, 提高光合速率和产量, 这是间作玉米穗位叶对光能高效吸收、转化利用一种适应机制, 这种机制是否与羧化有关酶基因表达上调有关还需要进一步从分子水平上去探究。

### 参考文献

- 董树亭, 胡昌浩, 周关印(1993). 玉米叶片气孔导度、蒸腾和光合特性研究. 玉米科学, 1 (2): 41~44
- 胡梦芸, 张正斌, 徐萍(2008). 植物光合产物转运蛋白及其生物学功能. 植物生理学通讯, 44 (1): 1~6
- 黄高宝(1999). 集约栽培条件下间套作的光能利用理论发展及其应用. 作物学报, 25 (1): 16~24
- 焦念元, 宁堂原, 杨萌珂, 付国占, 尹飞, 徐国伟, 李增嘉(2013). 玉米花生间作对玉米光合特性及产量形成的影响. 生态学报, 33 (14): 4324~4330
- 焦念元, 宁堂原, 赵春, 王芸, 史忠强, 候连涛, 付国占, 江晓东, 李增嘉(2006). 玉米花生间作复合体系光合特性的研究. 作物学报, 32 (6): 917~923
- 焦念元, 赵春, 宁堂原, 候连涛, 付国占, 李增嘉, 陈明灿(2008). 玉米花生间作对作物产量和光合作用光响应的影响. 应用生态学报, 19 (5): 981~985
- 李鹏民, 高辉远, Strasser RJ (2005). 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用. 植物生理与分子生物学学报, 31 (6): 559~566
- 李勇, 彭少兵, 黄见良, 熊栋梁(2013). 叶肉导度的组成、大小及其对环境因素响应. 植物生理学报, 49 (11): 1143~1154
- 刘巽浩, 韩湘玲, 赵明斋, 孔扬庄(1981). 华北平原地区麦田两熟的光能利用, 作物竞争与产量分析. 作物学报, 7 (1): 63~72
- 郭峰, 曲妍妍, 信长朋, 梁燕, 梁雪, 田纪春, 孟庆伟, 赵世杰(2009). 弱光下生长的高产小麦品系PH01-35旗叶光合机构对不同光强的响应. 作物学报, 35 (1): 179~184
- 郭连旺, 沈允钢(1996). 高等植物光合机构避免强光破坏的保护机制. 植物生理学通讯, 32 (1): 1~8
- 沈允钢, 程建峰(2010). 光合作用与农业生产. 植物生理学通讯, 46 (6): 513~516
- 陶佩琳, 连丽君, 张可炜(2008). 低磷和高照度光下两种不同磷效率玉米幼苗的几种光合参数变化. 植物生理学通讯, 44 (3): 459~464
- 王晓维, 杨文亭, 缪建群, 徐健程, 万进荣, 聂亚平, 黄国勤(2014). 玉米大豆间作和施氮对玉米产量及农艺性状的影响. 生态学报, 34 (18): 5275~5282
- 吴开贤, 安瞳昕, 范志伟, 贺佳, 周峰, 薛国峰, 吴伯志(2012). 玉米与马铃薯的间作优势和种间关系对氮投入的响应. 植物营养与肥料学报, 18 (4): 1006~1012
- 许大全(2002). 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 62~67
- 许大全(2012). 探索新绿色革命的靶标. 植物生理学报, 48 (8): 729~738
- 许大全, 丁勇, 武海(1992). 田间小麦叶片光合效率日变化与光合“午睡”的关系. 植物生理与分子生物学学报, 18 (3): 279~284
- 叶子飘, 于强(2008). 光合作用光响应模型比较. 植物生态学报, 32 (6): 1356~1361
- 叶子飘, 于强(2009). 光合作用对胞间和大气CO<sub>2</sub>响应曲线的比较. 生态学杂志, 28 (11): 2233~2238
- Krause GH, Weis E (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. Annu Rev Plant Bio, 42 (1): 313~349
- Long SP, Bernacchi CJ (2003). Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. J Exp Bot, 54 (392): 2393~2401
- Schansker G, Srivastava A, Strasser RJ (2003). Characterization of the 820 nm transmission signal paralleling the chlorophyll a fluorescence rise (OJIP) in pea leaves. Funct Plant Biol, 30 (7): 785~796
- Seran TH, Brintha I (2010). Review on maize based intercropping. J Agro, 9 (3): 135~145
- Strasser BJ, Strasser RJ (1995). Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: the JIP test. In: Mathis P (ed). Photosynthesis: From Light to Biosphere, Vol 5. Kluwer, Dordrecht, 977~980
- Van Heerden PDR, Swanepoel JW, Krüger GHJ (2007). Modulation of photosynthesis by drought in two desert scrub species exhibiting C<sub>3</sub>-mode CO<sub>2</sub> assimilation. Environ Exp Bot, 61: 124~136