

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201412012

李珍,谢世清,徐文果,等. 不同光照条件下喜阴植物谢君魔芋对稳态和动态光源的响应特征[J]. 广西植物, 2016, 36(5):529-538

LI Z, XIE SQ, XU WG, et al. Steady-state and dynamic photosynthetic performance in the shade-demanding plant *Amorphophallus xiei* under different levels of growth irradiance[J]. Guihaia, 2016, 36(5):529-538

## 不同光照条件下喜阴植物谢君魔芋 对稳态和动态光源的响应特征

李 珍<sup>1</sup>, 谢世清<sup>1</sup>, 徐文果<sup>2</sup>, 岩 所<sup>2</sup>, 李 建<sup>3</sup>, 吴诗斌<sup>3</sup>, 陈军文<sup>1\*</sup>

( 1. 云南农业大学 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;  
3. 云南省西双版纳州种子管理站, 云南 景洪 666100 )

**摘 要:** 谢君魔芋 (*Amorphophallus xiei*) 是起源于云南西南地区热带雨林的典型喜阴植物, 近年来得到了广泛种植和推广, 在种植过程中, 谢君魔芋需要采用遮荫栽培模式。为了揭示谢君魔芋对光照强度的适应策略, 该研究探讨了生长在不同光照强度下 (透光率为 50%、29%、17%、7%) 谢君魔芋叶片的光合作用特征、光合诱导特征、光合色素含量以及叶片氮素 (N) 含量和 N 分配。结果表明: 随着生长环境光照强度的降低, 单位叶面积和单位叶质量最大净光合速率、光合色素含量、最大羧化速率、最大电子传递速率及比叶面积均增大, 而暗呼吸和光补偿点均减小。在光合诱导过程中, 生长在透光率为 17% 光环境中的谢君魔芋完成 50% 光合诱导所需的时间最短, 约为 81.4 s; 在光诱导进行 10 min 时, 诱导状态最高, 为 87.3%。完成 50% 和 90% 光合诱导所需的时间与低光下初始气孔导度呈负相关关系。随着生长光照强度降低, 叶片中的 N 分配到羧化组分和生物能转化组分中的比例先增大后减小, 在透光率为 17% 的光环境下具有最大值; 而叶片中的 N 分配到捕光色素组分中的比例随着生长环境光照强度降低而增加。该研究结果表明, 喜阴植物谢君魔芋通过加强对低光和动态光源的利用能力及有效的 N 资源分配策略来适应低光照环境。

**关键词:** 谢君魔芋, 光合作用, 光合诱导, 氮分配, 光照条件

中图分类号: Q945 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2016)05-0529-10

## Steady-state and dynamic photosynthetic performance in the shade-demanding plant *Amorphophallus xiei* under different levels of growth irradiance

LI Zhen<sup>1</sup>, XIE Shi-Qing<sup>1</sup>, XU Wen-Guo<sup>2</sup>, YAN Suo<sup>2</sup>,  
LI Jian<sup>3</sup>, WU Shi-Bin<sup>3</sup>, CHEN Jun-Wen<sup>1\*</sup>

( 1. College of Agronomy and Biotechnology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; 2. Extension Center of Agricultural Technology of Dehong Prefecture, Mangshi 678400, China; 3. Seed Management Station of Xishuangbanna Prefecture, Jinghong 666100, China )

**Abstract:** *Amorphophallus xiei* is a typically shade-demanding plant that originates from the tropical rainforest located in southwest of Yunnan Province. In the agricultural production, *A. xiei* is commonly cultivated under the shade condition. The photosynthetic performance, photosynthetic induction characteristics, photosynthetic pigment, and leaf ni-

收稿日期: 2014-12-08 修回日期: 2015-04-01

基金项目: 国家自然科学基金(31160392) [Supported by the National Natural Science Foundation of China(31160392)].

作者简介: 李珍(1992-), 女(彝族), 云南蒙自人, 硕士研究生, 主要从事高等植物的评价与利用研究, (E-mail) 18788530060@163.com.

\* 通讯作者: 陈军文, 博士, 副教授, 主要从事作物生理生态学研究, (E-mail) cjw31412@163.com.

trogen (N) partitioning were examined in *A. xiei* grown along a light gradient, and the purposes of the present study were to reveal the adaptive mechanism to growth irradiance levels. Area- and mass-based maximum net photosynthetic assimilation rate ( $A_{max}$ ), photosynthetic pigment content, maximum carboxylation rate, and maximum electron transport rate as well as specific leaf area significantly increased with decreasing growth irradiance levels; however, dark respiration rate and light compensation point decreased significantly. In the process of photosynthetic induction, the induction time to reach 50% of  $A_{max}$  was the shortest (81.4 s) and the induction state of 10 min was the highest (87.3%) in the individuals grown under the 17% of full sunlight. Moreover, there was a negative correlation between the induction time to reach 50% and 90% of  $A_{max}$  and the initial stomatal conductance across all the treatments. The fraction of leaf N allocated to carboxylation and bioenergetics firstly increased and then decreased with the decreasing growth irradiance levels, and the maximum values were recorded in individuals grown under 17% of full sunlight; at the same time, the fraction of leaf N allocated to light-harvesting components increased significantly with decreasing growth irradiance levels. These results suggested that the typical shade-demanding plants *A. xiei* acclimate to low growth irradiance by enhancing the capacity of leaf to utilize low light and dynamic light, and by adopting the strategy of N resource allocation that might efficiently overcome light shortage.

**Key words:** *Amorphophallus xiei*, photosynthesis, photosynthetic induction, nitrogen partitioning, growth irradiance

光对植物的生长、发育、分布及演化具有重要作用(Chazdon & Pearcy, 1986)。首先,光作为信号通过一系列传导途径调控植物的生长发育;其次,光作为能源为绿色植物进行光合作用提供能量,从而控制着植物的生长发育(陈晓亚和汤章城, 2007)。然而,在自然界中光的辐射强度是高度变化的,具有典型的时空特征。在不同光照强度的环境下,植物通过改变自身的形态结构,比如叶片大小、叶片厚度及叶数和叶片倾角等来适应光照环境(Osada et al, 2003; Malavasi UC & Malavasi MM, 2001);同时,叶片光合生理生化特征,如光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、暗呼吸( $R_d$ )及其光合色素含量也随生长环境光照强度不同而发生适应性变化(王志强等, 2000; 刘文海等, 2006)。因此,植物可以通过叶片形态和内在光合特性的变化来适应光环境的变化。

在自然环境中,植物经常遇到光斑环境,特别是林下植物,光斑是其进行光合作用的主要光能来源。当植物受到光斑照射时,叶片光合速率并不能立即达到最大值,而要经过一段时间才能逐渐趋于稳定,并达到最大值,其中涉及到气孔开放和光合酶的激活及光合底物的再生,这一过程称为光合诱导(Krall et al, 1995; Chazdon, 1991)。植物对光斑的利用能力与光合诱导的速率和光合诱导状态紧密相关。近年来,人们对林下植物的光斑响应特征进行了研究(Bai et al, 2008; Chen et al, 2011)。然而,颇感意外的是目前在栽培作物上,仅有少量的关于光斑响应特征的研究报道(Pons et al, 1992; Hubbart et al, 2012; Martins et al, 2013)。

谢君魔芋(*Amorphophallus xiei*),又名红魔芋,是天南星科(Araceae)魔芋属(*Amorphophallus* Blume)多年生草本植物(寸湘琴等, 2005)。在自然环境条件下,谢君魔芋通常生长在荫蔽的热带森林下(谢世清等, 2010)。前期我们课题组进行了谢君魔芋的野生种质资源调查(谢世清等, 2010)和光保护能力的研究(韩琦等, 2013),发现谢君魔芋主要生长在滇西南德宏地区及缅甸的荫蔽热带森林下,是一种典型的耐阴植物。本研究以生长在不同光照强度环境下的谢君魔芋为材料,研究其在不同光照强度下的光合作用能力和光合诱导特征及其相关的生理生化特征,以揭示喜阴植物谢君魔芋对光的适应策略,为其栽培和推广提供理论基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地概况

试验地设在云南农业大学寻甸大河桥农场。寻甸县地处昆明东北部(102°41'~103°33' E, 25°20'~26°01' N),海拔 1 953.50 m。低纬高原季风气候,冬春季受平直西风环流控制,大陆季风气候明显,干旱少雨;夏秋季主要受太平洋西南或印度洋东南暖湿气流控制,海洋季风气候突出,多雨,凉爽潮湿。雨季集中在 5-10 月,旱季为 11 月至次年 4 月。

### 1.2 试验材料与处理

谢君魔芋是近年来生产上进行开发利用的魔芋新种,其主要分布于热带地区,在我国集中分布于云南省德宏州及中缅边境的森林中。谢君魔芋是一种

典型的林下喜阴植物,近年来,谢君魔芋在云南省的西南地区及全省进行大面积推广种植,种植模式主要是林下套种或与玉米等高秆作物进行间作。试验选取重量 150 g 左右健康的种芋,用 1 200 倍液水合霉素浸种后充分晾晒,于 4 月 28 日播种。试验地通过遮盖不同层数的遮阳网来获得不同的光照强度,荫棚透光率用 LI-1400 光量子数据采集器(美国 LI-COR 公司生产)测量,透光率分别是自然全光照的 50%、29%、17%、7%。50%的透光率代表谢君魔芋在生产上应用到的最高光照强度,29%的透光率代表玉米套种谢君魔芋种植模式下的光照强度,17%的透光率代表的是谢君魔芋在橡胶林下套种时的光照强度,7%的透光率代表的是谢君魔芋在热带丛林中的光照强度。四种光照强度下的每个小区长 13 m,宽 4 m,每种光下设置 5~7 个小区。魔芋种植株距为 50 cm,行距为 80 cm。对行间整地、开沟、做厢、施肥。施肥以 150 kg·hm<sup>-2</sup> N、120 kg·hm<sup>-2</sup> P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>、100 kg·hm<sup>-2</sup> K<sub>2</sub>O 比例进行,其中磷肥和钾肥作为基肥一次性施用,氮肥作为追肥施用,出苗期施用 30%,生长旺盛期施用 70%(7 月初)。于 8 月中下旬(魔芋生长旺盛期)从每个小区中随机选择完整展开的健康叶片进行相关指标的测定。

### 1.3 光响应曲线的测定

参照蔡志全等(2003)的方法,选取健康成熟叶片,利用美国 Li-COR 公司生产的 Li-6400XT 便携式光合测定仪进行光响应曲线的测定。测定时将叶室温度控制为 25 ℃,利用 CO<sub>2</sub>注入系统将叶室 CO<sub>2</sub>浓度控制为 380 μmol·mol<sup>-1</sup>,仪器自带 LED 作为光源,让叶片在 800 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> 高光下诱导 3~5 min,待净光合速率( $A_{net}$ )趋于稳定后启动自动测量程序。测定时将光照强度梯度设为 1 500、1 200、1 000、800、600、400、200、150、100、80、60、40、20、0 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>。以光照强度为横坐标,净光合速率为纵坐标,进行光响应曲线的分析,根据公式计算相关参数(Webb et al, 1974)。

$$\text{实时净光合速率}(A_{net}) = a - c \times e^{-bx/PFD}$$

式中, $a$ 、 $b$ 、 $c$  为光合作用相关系数。

$$\text{光补偿点}(LCP) = \ln(a/c) \times (-1/b);$$

$$\text{光饱和点}(LSP) = \ln(0.1 \times a/c) \times (-1/b);$$

$$\text{暗呼吸速率}(R_d) = a - c;$$

$$\text{表观量子产额}(AQY) = b \times c \times e^{[bx \times (-LCP)]}。$$

瞬时水分利用效率( $WUE$ )是饱和光照下净光合速率与与气孔导度的比值。

### 1.4 CO<sub>2</sub>响应曲线的测定

CO<sub>2</sub>响应曲线的测定与光响应曲线测定参数设置类似,不同之处是将叶室 CO<sub>2</sub>浓度设为变量。测定时将叶室温度控制为 25 ℃;利用仪器自带 LED 光源,将光照强度控制为 800 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>;CO<sub>2</sub>浓度梯度设为 400、360、330、300、250、200、150、100、50、400、600、800、1 200、1 500 μmol·mol<sup>-1</sup>,采用 CO<sub>2</sub>响应曲线自动测量程序进行测定,每种 CO<sub>2</sub>浓度下至少稳定 3 min。以胞间 CO<sub>2</sub>浓度( $C_i$ )为横坐标,净光合速率( $A_{net}$ )为纵坐标,进行 CO<sub>2</sub>响应曲线分析,曲线的直线部分的斜率即为羧化效率( $CE$ )。

### 1.5 光合诱导曲线的测定

在光合诱导曲线测定前一天晚上,用黑色不透光袋子套住要测量的叶片,对叶片进行遮光处理,以避免测定前的光诱导。测定时叶室内光强设置为 20 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,将叶室温度控制为 25 ℃,利用 CO<sub>2</sub>注入系统将 CO<sub>2</sub>浓度控制为 380 μmol·mol<sup>-1</sup>。待仪器读数稳定后,启动 Time-Lap 测量程序。测量时先于低光(20 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)下记录数据 3 min,然后于高光(1 500 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)下记录数据直至读数稳定,其中每隔 5 s 记录一个数据。通过光合诱导曲线计算在光合诱导过程中达到最大光合速率 50%和 90%的时间( $t_{50\%A}$ 和 $t_{90\%A}$ )。根据公式  $100 \times A_{net}/A_{max}$  (Allen & Pearcy, 2000) 计算 1、5、10 min 的光合诱导状态  $IS_{1\min}$ 、 $IS_{5\min}$ 、 $IS_{10\min}$ 。从光合诱导测量数值中得到最大气孔导度( $G_{s,max}$ )及低光下的初始气孔导度( $G_{s-initial}$ )。

### 1.6 叶片叶绿素含量

参照高俊凤(2006)的方法,采用丙酮研磨法提取色素,利用分光光度计在 645、663 和 452 nm 波长下测定样品吸光度,根据公式求出叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素及类胡萝卜素含量。

### 1.7 叶片 N 分配计算

利用直径为 3 cm 的打孔器分别从不同处理中取 3 g 叶圆片,并记下叶圆片的数量。先将叶片置于 105 ℃下杀青 30 min,在 70 ℃下烘干至恒重,并称重,粉碎后过 1 mm 筛,所得样品送至中国科学院西双版纳热带植物研究所生物地球化学实验室进行全氮含量检测。根据检测结果计算出单位叶质量 N 含量( $N_{mass}$ )、单位叶面积 N 含量( $N_{area}$ )、叶面积比( $SLA$ )等。

根据 Niinemets & Tenhunen(1997)的计算方法求出 N 分配到羧化组分( $P_C$ )、生物能组分( $P_B$ )和

捕光系统( $P_L$ )的比例。具体方程式:

$$P_C = V_{\text{cmax}} / (6.25 \times V_{\text{cr}} \times M_A \times N_{\text{mass}});$$

$$P_B = J_{\text{max}} / (8.06 \times J_{\text{mc}} \times M_A \times N_{\text{mass}});$$

$$P_L = C_C / (N_{\text{mass}} \times C_B);$$

$$V_{\text{cmax}} = k \times [Ci + K_C \times (1 + O/K_O)]^2 / [\Gamma^* + K_C \times (1 + O/K_O)];$$

$$J_{\text{max}} = [4 \times (A'_{\text{max}} + R_d) \times (Ci + 2\Gamma^*)] / [Ci - \Gamma^*],$$

式中, $N_{\text{mass}}$ 是单位质量氮含量, $M_A$ 代表单位面积叶片干重, $C_C$ 是叶绿素含量,在25℃下, $V_{\text{cr}}$ 为 $20.5 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ , $J_{\text{mc}}$ 为 $156 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$ , $C_B$ 为 $2.15 \text{mmol} \cdot \text{g}^{-1}$ (Niinemets et al, 1998)。最大羧化速率 $V_{\text{cmax}}$ 计算公式中 $k$ 为 $CE$ 值, $O$ 为 $210 \text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ (Bernacchi et al, 2001), $Ci$ 为胞间 $\text{CO}_2$ 浓度, $\Gamma^*$ 为 $\text{CO}_2$ 补偿点, $K_C$ 为 $404.9 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ , $K_O$ 为 $278.4 \text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ , $A'_{\text{max}}$ 是光饱和点和 $\text{CO}_2$ 饱和点下的最大光合速率, $R_d$ 为暗呼吸速率(Loustau et al, 1999)。

## 1.8 数据统计与分析

采用Excel 2003及SPSS 17.0(SPSS Inc, USA)软件进行统计分析,用单因素方差分析(One-way analysis of variance, ANOVA)和Duncan多重比较法比较不同光照强度处理之间光合作用相关参数的差异显著性,当 $P < 0.05$ 时视为差异显著。Sigmaplot 10.0软件作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同光照强度对谢君魔芋光合作用特征的影响

生长在不同光照强度下的谢君魔芋具有相同的光合作用对光的响应特征(图1),但不同光照处理间光合特征值存在明显差异(表1)。单位叶面积和单位叶质量的最大净光合速率( $A_{\text{max}/\text{area}}$ ,  $A_{\text{max}/\text{mass}}$ )在7%和17%透光率下显著具有最大值( $P < 0.01$ );而单位叶面积和单位叶质量 $R_d$ 随着光照强度的减弱而减小,7%和17%透光率下的单位叶面积和单位叶质量 $R_d$ 差异显著,具有最小值( $P < 0.001$ )。光补偿点(LCP)随着处理光照强度的减弱而显著减小( $P < 0.001$ )。当透光率为17%时,谢君魔芋显著具有最大的瞬时水分利用效率( $P < 0.05$ )。 $LSP$ 、 $AQY$ 、 $G_{\text{s-max}}$ 在不同光照处理条件下虽有差异,但未达到统计意义上的显著水平。

不同光照处理环境下,谢君魔芋 $A_{\text{net}}$ 都随着胞间 $\text{CO}_2$ 浓度( $Ci$ )的增加而增大(图2)。在17%透光率下叶片羧化效率( $CE$ )具有最大值( $P < 0.05$ ,表1)。单位叶面积和单位叶质量的最大羧化速率( $V_{\text{cmax}/\text{area}}$ ,  $V_{\text{cmax}/\text{mass}}$ )和最大电子传递速率( $J_{\text{max}/\text{area}}$ ,  $J_{\text{max}/\text{mass}}$ )在不同处理间存在显著差异,并随着光照强度的减弱而增大,在17%透光率的环境下有最大值。此外,叶面积比( $SLA$ )随着处理光照强度减小而显著增大,在7%透光率下 $SLA$ 有最大值。

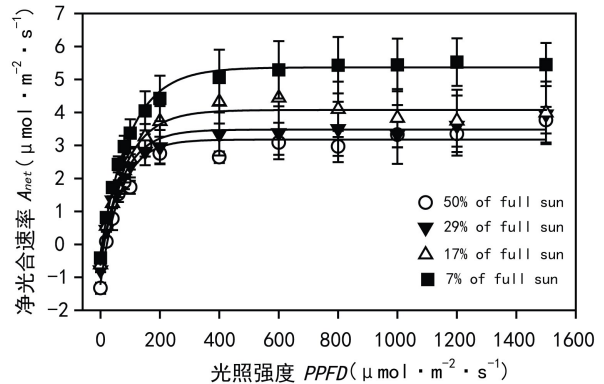


图1 不同光照强度下谢君魔芋叶片的光响应曲线 每个点的值为平均值 ± 标准差( $n=5\sim 7$ )。下同。

Fig. 1 Light response curve in the leaves of *A. xiei* grown along a light gradient Values for each point are the means ± SD ( $n=5\sim 7$ ). The same below.

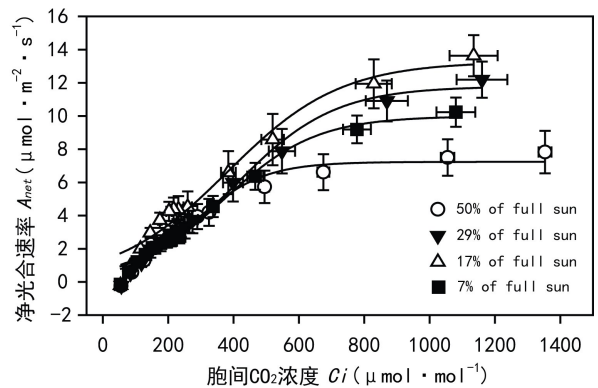


图2 不同光照强度下谢君魔芋叶片的 $\text{CO}_2$ 响应曲线

Fig. 2  $\text{CO}_2$  response curve in the leaves of *A. xiei* grown along a light gradient

### 2.2 不同光照强度对谢君魔芋的光合诱导特征的影响

从图3可以看出,当低光下的叶片突然接受饱和光照后,光合率先快速上升,随后缓慢达到饱和和稳定状态;气孔导度先上升到最大值后趋于稳定;而

表 1 不同光照强度对喜阴植物谢君魔芋光合作用相关特征的影响

Table 1 Effects of growth irradiance treatments on photosynthetic-related traits in the shade-demanding plant *A. xiei*

变量 Variable	透光率 Luminous transmittance				组间 <i>F</i> 值 <i>F</i> -values between treatments	组间 <i>P</i> 值 <i>P</i> -values between treatments
	50%	29%	17%	7%		
单位面积最大净光合速率 $A_{\max}$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	3.169±0.632b	3.140±0.569b	5.073±1.710a	5.725±1.270a	6.654 **	0.004
单位质量最大净光合速率 $A_{\max}$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ )	0.137±0.033c	0.170±0.077bc	0.234±0.069b	0.334±0.060 a	9.679 **	0.001
单位面积暗呼吸 $R_d$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	1.350±0.342b	0.780±0.181a	0.651±0.136a	0.514±0.248a	14.321 ***	0.000
单位质量暗呼吸 $R_d$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ )	-0.058±0.015b	-0.040±0.017a	-0.030±0.007a	-0.029 ±0.013a	5.539 **	0.005
光饱和点 $LSP$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	153.6±36.5	147.7±70.2	178.2±72.6	170.1±43.1	0.383	0.766
光补偿点 $LCP$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	20.1±4.3a	11.3±2.1b	10.9±4.4b	6.6±2.4c	15.570 ***	0.000
表观量子产额 $AQY$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )	0.056±0.010	0.061±0.015	0.059±0.017	0.072±0.018	1.249	0.316
最大气孔导度 $G_{s\text{-max}}$ ( $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	0.106±0.055	0.080±0.085	0.060±0.047	0.110±0.025	1.140	0.354
水分利用效率 $WUE$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )	50.6±18.6b	75.0±20.0a	82.6±17.5a	61.6±22.2ab	3.115 *	0.047
羧化效率 $CE$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	0.021±0.012b	0.021±0.008b	0.033±0.008a	0.022±0.006b	3.286 *	0.038
$\text{CO}_2$ 补偿点 $\Gamma^*$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )	64.4±21.4	64.9±10.5	56.8±5.5	55.2±5.7	1.118	0.362
比叶面积 $SLA$ ( $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ )	404.0±64.0b	456.2±22.8b	461.5±29.4b	562.9±62.8a	12.686 ***	0.000
单位面积最大羧化速率 $V_{\text{cmax}/\text{area}}$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	22.0±11.3b	21.1±8.8b	33.4±8.4a	21.3±5.5b	3.284 *	0.038
单位质量最大羧化效率 $V_{\text{cmax}/\text{mass}}$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ )	0.895±0.511b	0.881±0.396b	1.546±0.413a	1.178±0.255ab	4.041 *	0.019
单位面积最大电子传递速率 $J_{\text{max}/\text{area}}$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	116.8±50.1c	168.2±32.1ab	186.3±29.5a	142.9±30.5bc	4.817 **	0.009
单位质量最大电子传递速率 $J_{\text{max}/\text{mass}}$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ )	4.9±2.4b	7.5±1.4a	8.6±1.3a	7.9±1.4a	6.318 **	0.003

注: 数据为平均值 ± 标准差 ( $n=5\sim 7$ )。同行不同小写字母表示处理间差异显著 ( $P<0.05$ ), \* 表示不同光照间显著差异 ( $*P<0.05$ , \*\* $P<0.01$ , \*\*\* $P<0.001$ )。下同。

Note: Values are mean±SD ( $n=5\sim 7$ ). Different lowercase letters within a row indicate a significant differences among treatments ( $P<0.05$ ), \* represents a significant difference under a different light conditions ( $*P<0.05$ , \*\* $P<0.01$ , \*\*\* $P<0.001$ ). The same below.

$C_i$  浓度逐渐减小, 整体呈下降趋势。在光合诱导过程中, 各处理间光合诱导特征值有明显差异 (表 2), 达到最大净光合速率 50% ( $t_{50\%A}$ ) 和 90% 的诱导时间 ( $t_{90\%A}$ ) 在 50% 透光率下具有最大值, 而在 17% 透光率下有最小值。在光合诱导过程中, 不同时间点的诱导状态, 如  $IS_{1\text{min}}$ 、 $IS_{5\text{min}}$ 、 $IS_{10\text{min}}$  都是在 17% 透光率下具有最大值, 且随着诱导时间的延长诱导状态差异越明显, 即  $IS_{10\text{min}}$  处理间的差异显著 ( $P<0.05$ )。  $t_{50\%A}$  和  $t_{90\%A}$  与初始气孔导度 ( $G_{s\text{-initial}}$ ) 呈负相关 (图 4), 表明低光下初始气孔导度越大, 诱导到达最大

光合速率所需时间越短。

### 2.3 不同光照强度对谢君魔芋光合色素及 N 分配的影响

在不同光照处理下谢君魔芋的光合色素存在明显差异 (表 3)。随着光照强度的减小, 单位叶面积的叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素和总叶绿素含量以及单位叶质量的叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素、总叶绿素的含量增大, 在 17% 和 7% 透光率下的含量显著高于 50% 和 29% 透光率下的含量。除此之外, 光照强度处理间谢君魔芋的单位面积色素含量

表 2 不同光照强度对喜阴植物谢君魔芋光合诱导特征的影响

Table 2 Effects of growth irradiance treatments on photosynthetic induction traits in the shade-demanding plant *A. xiei*

变量 Variable	透光率 Luminous transmittance				组间 <i>F</i> 值 <i>F</i> -values between treatments	组间 <i>P</i> 值 <i>P</i> -values between treatments
	50%	29%	17%	7%		
$t_{50\%A}$ (s)	192.1±41.3a	103.2±48.5b	81.4±34.5b	125.7±72.5ab	4.722 *	0.018
$t_{90\%A}$ (s)	936.1±107.8a	791.6±177.3ab	647.1±153.4b	769.6±203.9ab	2.689	0.084
$IS_{1\min}$ (%)	40.7±12.3	46.6±10.5	48.6±11.2	48.3±19.2	0.494	0.690
$IS_{5\min}$ (%)	58.2±11.1b	70.8±8.6ab	77.8±15.9a	69.1±19.8ab	2.192	0.115
$IS_{10\min}$ (%)	69.4±10.5b	82.1±8.0ab	87.3±9.0a	77.2±15.9ab	3.186 *	0.042
初始气孔导度 $G_{s\text{-initial}}$ ( $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	0.054±0.017	0.059±0.010	0.066±0.024	0.038±0.019	2.735	0.067
最大气孔导度 $G_{s\text{-max}}$ ( $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	0.106±0.055	0.106±0.060	0.141±0.049	0.083±0.065	1.150	0.350

表 3 不同光照强度对喜阴植物谢君魔芋光合色素的影响

Table 3 Effects of growth irradiance treatments on photosynthetic pigments in the shade-demanding plant *A. xiei*

变量 Variable	透光率 Luminous transmittance				组间 <i>F</i> 值 <i>F</i> -values between treatments	组间 <i>P</i> 值 <i>P</i> -values between treatments
	50%	29%	17%	7%		
单位面积叶绿素 a Chl a ( $\mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ )	2.336±0.779b	2.863±0.556b	3.712±0.538a	3.820±0.441a	10.035 ***	0.000
单位质量叶绿素 a Chl a ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )	1.054±0.339bc	1.340±0.254b	1.867±0.186a	1.949±0.321a	16.165 ***	0.000
单位面积叶绿素 b Chl b ( $\mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ )	0.833±0.229b	1.000±0.264ab	1.190±0.176a	1.231±0.169a	5.218 **	0.006
单位质量叶绿素 b Chl b ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )	0.376±0.099bc	0.466±0.110b	0.600±0.079a	0.628±0.115a	9.468 ***	0.000
单位面积类胡萝卜素 Car ( $\mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ )	0.663±0.152b	0.708±0.070b	0.897±0.119a	0.873±0.093a	7.584 **	0.001
单位质量类胡萝卜素 Car ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )	0.300±0.067b	0.332±0.037b	0.452±0.042a	0.445±0.070a	13.561 ***	0.000
单位面积叶绿素 Chl ( $\mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ )	3.832±1.150b	4.571±0.877b	5.799±0.794a	5.924±0.701a	8.826 ***	0.000
单位质量叶绿素 Chl ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )	1.730±0.500bc	2.138±0.390b	2.919±0.283a	3.022±0.504a	14.744 ***	0.000
叶绿素 a/b Chl a/Chl b	2.787±0.222b	2.908±0.237ab	3.130±0.329a	3.111±0.088a	3.472 *	0.032

比单位质量色素含量变化小。叶绿素 a/b 在 50% 透光率下显著最小。此外,不同光照处理间, N 含量在不同光合机构组分中的分配比例有明显差异(图 6)。随着光照强度的减小,谢君魔芋叶片中的 N 分配到羧化组分( $P_C$ )中和生物能转化组分( $P_B$ )中的比例先增大后减小,在 17% 透光率的环境下谢君魔芋叶片中  $P_C$ 、 $P_B$  比例最大,而在 50%、29% 和 7% 透光率下谢君魔芋叶片中  $P_C$ 、 $P_B$  比例相近。随着处理光照强度的减小,谢君魔芋叶片中的 N 分配到捕光

色素组分( $P_L$ )中的比例显著增大,并在 7% 透光率下具有最大值。

### 3 讨论与结论

大多植物在高光照环境下具有较高的光合速率(郭晓荣等, 2004),比如在大豆(*Glycine max*)(Pons & Percy, 1994)、糖枫(*Acer saccharum*)(Naidu & Delucia, 1997)的研究中都显示它们在高光照环境

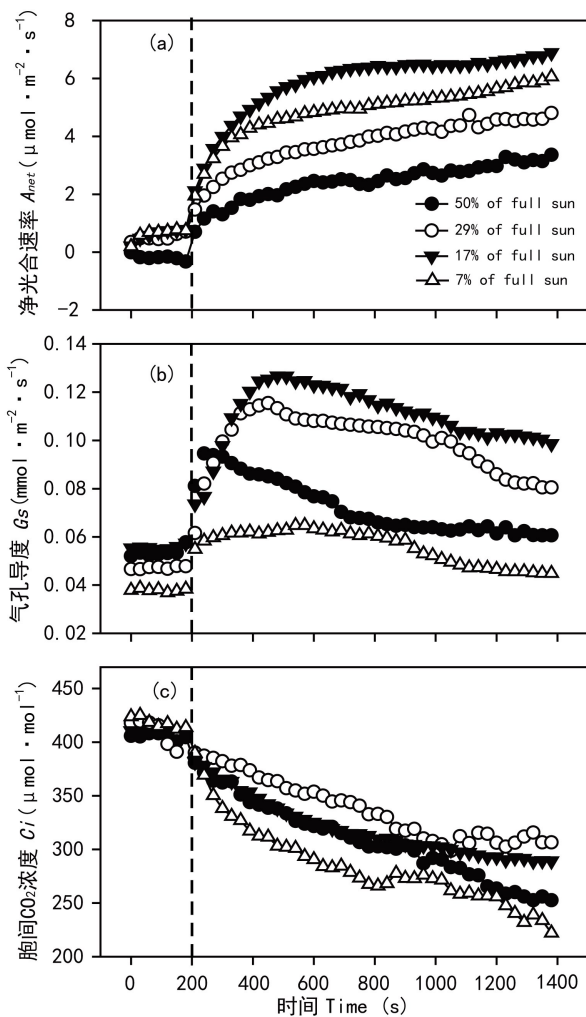


图3 不同光照强度下谢君魔芋叶片光诱导曲线

虚线左边为模拟低光照条件( $20 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), 右边为模拟光斑照射条件( $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )。

Fig. 3 Light induction curves in the leaves of *A. xiei* grown along a light gradient Line on the left part indicates a simulated low irradiance ( $20 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) and the right part indicates a simulated sunfleck ( $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )

下具有较高的光合速率。在本研究中,谢君魔芋在所有光处理环境下的  $A_{\text{max}/\text{area}}$  值相对较低,都小于  $6.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ;与此同时,  $A_{\text{max}/\text{area}}$  和  $A_{\text{max}/\text{mass}}$  在 7% 透光率的光照环境下具有最大值,而在 50% 透光率下值最小。本研究结果进一步证实,谢君魔芋是一种喜阴植物,低光环境反而有利于增强其光合作用能力。另外,  $R_d/\text{area}$  和  $LCP$  在 7% 透光率下最小,说明喜阴植物谢君魔芋在弱光照条件下,通过降低暗呼吸速率,来减少有机物的消耗,即采用高光合效率和低暗呼吸速率的策略来维持碳的平衡。刘维擘等(2013)发现喜阴植物花叶重楼(*Paris marmorata*)

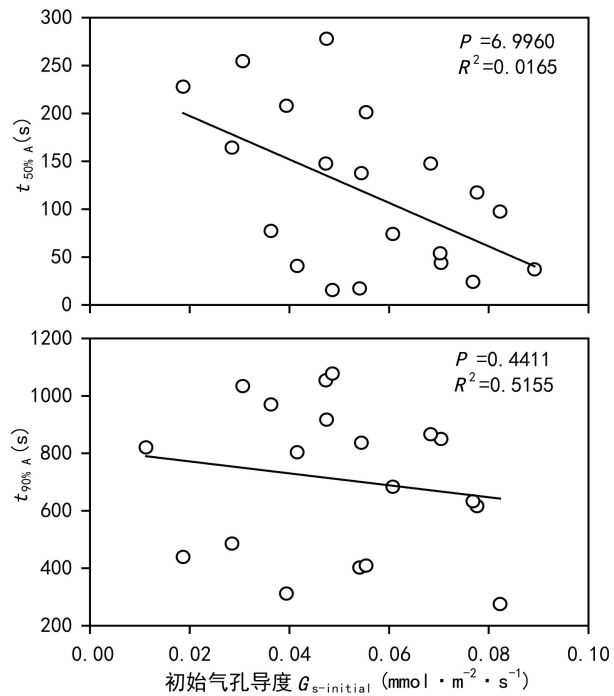


图4 谢君魔芋达到最大光合速率 50% ( $t_{50\%A}$ ) 和 90% ( $t_{90\%}$ ) 的时间与低光照下初始气孔导度的关系

Fig. 4 Relationships between time required to reach 50% ( $t_{50\%A}$ ) (a) or 90% ( $t_{90\%A}$ ) (b) of the maximum net photosynthetic rate and the initial stomatal conductance ( $G_{s\text{-initial}}$ ) of the plant *A. xiei*.

也采用这种策略来维持碳的平衡。另外,在弱光照环境下,谢君魔芋通过降低  $LCP$ ,来提高对弱光环境的耐受性。

光斑环境对植物的光合诱导速率有明显影响,生长环境中频繁遭受光斑照射的植物其光合诱导速率一般较快(Kursar et al, 1993)。影响光合诱导速率的因素有气孔因素(Sassenrath et al, 1992)、生化因素(Pons et al, 1992)及生长的光照环境(Rijkers et al, 2000),且认为光合酶的激活和光合底物的再生速率相对较快,而气孔开放相对较慢。本研究中,生长在不同光照强度环境下谢君魔芋光合诱导速率存在明显差异。17% 透光率下的谢君魔芋  $t_{50\%A}$  和  $t_{90\%A}$  显著小于 50% 与 7% 透光率下的值,即诱导光合速率最快。本研究结果中初始气孔导度 ( $G_{s\text{-initial}}$ ) 在 17% 透光率下相对较大,同时初始气孔导度与诱导时间存在负相关关系,说明在 17% 透光率下谢君魔芋较快光合诱导速率可能与较高的初始气孔导度有关,而谢君魔芋在 50% 和 7% 透光率下诱导时间相对较长可能是由于该环境下的光斑出现频率较

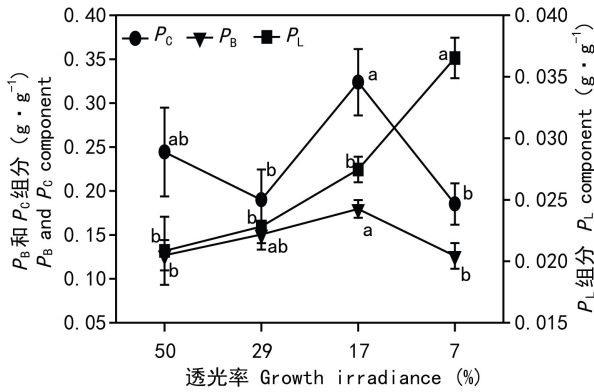


图5 不同光照强度下谢君魔芋叶片的N分配  $P_C$ . 叶片N分配到羧化组分比例,用  $g \cdot g^{-1}$ 表示;  $P_B$ . 叶片N分配到生物能转化组分比例,用  $g \cdot g^{-1}$ 表示;  $P_L$ . 叶片N分配给捕光色素组分比例,用  $g \cdot g^{-1}$ 表示。

Fig. 5 Nitrogen partitioning in leaves of the shade-demanding plant *A. xiei* along a light gradient  $P_C$ . Fraction of leaf nitrogen allocated to carboxylation in  $g \cdot g^{-1}$ ;  $P_B$ . Fraction of leaf nitrogen allocated to bioenergetics in  $g \cdot g^{-1}$ ;  $P_L$ . Fraction of leaf nitrogen allocated to light-harvesting components in  $g \cdot g^{-1}$ .

少,以及该环境下的初始气孔导度相对较小,从而影响光合诱导速率,这与张强等(2008)的研究结果相一致。另外,导致谢君魔芋在17%透光率下光合诱导时间最短的原因也可能是由于合适的光照环境导致光合酶被激活和光合底物再生速度较快。在光合诱导过程中,处理间  $IS_{10\min}$  的差异明显大于  $IS_{1\min}$  和  $IS_{5\min}$ ,是因为生化限制因素主要发生在光合诱导的初期,而气孔限制因素主要发生在后期(许大全和徐宝基,1989),这说明光处理的植物光合诱导受气孔因素的调控作用较大。

一般认为植物在弱光照环境下单位叶面积叶绿素含量增加会提高植物对光的捕获能力(艾希珍等,2004;Chen et al, 2014)。在本研究中,谢君魔芋随着生长环境光照强度的降低,Chla、Chlb、Chl(a+b)和Car的含量显著增加。这是因为弱光照环境下光合色素的光氧化伤害较少,叶绿体内的基粒变大,基粒片层垛叠厚度变高(孙小玲等,2010),增加了捕光色素蛋白复合体的数量。Car随光照强度的降低而升高,可能由于Car参与叶黄素循环可减少叶绿素吸收过量光子后对光合器官的损伤(Demmig et al, 1996),同时Car吸收的光需传递到叶绿素后才能启动光合作用的辅助性作用,因此增大Car含量也有利于遮荫叶提高光能利用率。本研究中,低光照下的Chla/b相对较大,说明谢君魔芋在捕获光

能后,需要加大反应中心的电子传递速率来转化光能,维持光合能量(艾希珍等,2004)。

植物叶片N大部分被分配到光合机构,因此植物生长的光照环境对叶N含量有重要影响,且在不同光照条件下N分配到光合器官中的比例不同(Pons & Pearcy, 1994;Evans & Poorter, 2001)。此外,Trouwborst et al(2011)研究发现N在光合机构组分中的分配会影响着  $V_{cmax}$  和  $J_{max}$ 。本研究中,随着光照强度的减小,谢君魔芋叶片中的N分配到  $P_B$ 、 $P_C$ 呈先增加后减小的趋势,在17%透光率下具有最大值,同时  $V_{cmax}$  和  $J_{max}$  在17%透光率下也有最大值。说明  $P_C$  中N含量的增加有利于提高Rubisco活性,提升  $V_{cmax}$ ;同样  $P_B$  中N含量的增加加快了电子传递速率,促使  $J_{max}$  上升。随着光照强度减弱,  $P_L$  呈上升趋势,这有利于增强对光的吸收利用(Evans & Poorter, 2001),有利于增强谢君魔芋对低光的适应能力。总的来看,在不同光照环境中谢君魔芋叶片的N分配变化朝有利于克服光资源短缺及增大碳获得的方向进行(Tazoe et al, 2006)。

植物的叶面积比(SLA)与长期生长的光环境密切相关(Leroux et al, 2001)。一般来说,长期生长在高光环境下的植物SLA相比长期生长在低光环境下的植物SLA要小。在本研究中,随着光照强度降低,谢君魔芋的SLA升高,说明在低光下,谢君魔芋通过增大叶片捕光面积,提高对光能的捕获能力,以克服低光照环境下的光资源的短缺,这与薛伟等(2011)研究发现在遮荫条件下植物扩大叶片面积以适应弱光环境的观点一致。在高光环境下,谢君魔芋有较小的SLA,这可能是叶片为抵抗高光照,而利用大部分的物质来构建保卫结构或者增加叶肉细胞密度,从而产生叶片增厚的结果。植物提高捕光能力可以通过增加叶片面积来扩大光与叶绿体的接触,或者增加叶绿体数量,这都有可能导致在低光环境下植物有较大的SLA值。

总的来说,从光合特征来看谢君魔芋是一种典型的喜阴植物。为适应低光照环境,谢君魔芋采用了降低暗呼吸和光饱和点、提高对动态光源的响应速率、增加光合色素含量等光合生理生化行为;与此同时,也运用了增大叶片SLA、提高N分配到  $P_L$  的比例、降低N分配到  $P_C$ 、 $P_B$  的比例等形态和资源分配行为。即喜阴植物谢君魔芋通过加强对低光和动态光源的利用能力及有效的N资源分配策略来适应低光照环境。



## 参考文献:

- AI XZ, GUO YK, XING YX, et al, 2004. Photosynthetic characteristics and ultrastructure of chloroplast of cucumber under low light intensity in solar greenhouse [J]. *Sci Agric Sin*, 37(2): 268-273. [艾希珍, 郭延奎, 邢禹贤, 等, 2004. 弱光条件下日光温室黄瓜需光特性及叶绿体超微结构 [J]. *中国农业科学*, 37(2): 268-273.]
- ALLEN MT, PEARCY RW, 2000. Stomatal behavior and photosynthetic performance under dynamic light regimes in a seasonally dry tropical rain forest [J]. *Oecologia*, 122(4): 470-478.
- BAI KD, LIAO DB, JIANG DB, et al, 2008. Photosynthetic induction in leaves of co-occurring *F. lucida* and *C. lamontii* saplings grown in contrasting light environment [J]. *Trees*, 22(4): 449-462.
- BERNACCHI CJ, SINGSAAS EL, PIMENTEL C, et al, 2001. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis [J]. *Plant Cell Environ*, 24(2): 253-259.
- CAI ZQ, CAO KF, DENG L, 2003. Photosynthetic induction in seedlings of six tropical rainforest tree species [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 27(5): 617-623. [蔡志全, 曹坤芳, 郑丽, 2003. 六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*, 27(5): 617-623.]
- CHAZDON RL, PEARCY RW, 1986. Photosynthetic responses to light variation in rainforest species. I. Induction under constant and fluctuating light conditions [J]. *Oecologia*, 69(4): 517-523.
- CHAZDON RL, 1991. The importance of sunflecks for forest understory plants [J]. *Biol Sci*, 41(11): 760-766.
- CHEN JW, KUANG SB, LONG GQ, et al, 2014. Steady-state and dynamic photosynthetic performance and nitrogen partitioning in the shade-demanding plant *P. notoginseng* under different levels of growth irradiance [J]. *Acta Physiol Plant*, 36(9): 2 409-2 420.
- CHEN JW, ZHANG Q, LI XS, 2011. Steady and dynamic photosynthetic responses of seedlings from contrasting successional group under low-light growth conditions [J]. *Physiol Plant*, 141(1): 84-95.
- CHEN XY, TANG ZC, 2007. *Plant physiology and molecular biology* [M]. Beijing: Higher Education Press; 375-397. [陈晓亚, 汤章城, 2007. *植物生理与分子生物学* [M]. 北京: 高等教育出版社; 375-397.]
- CUN XQ, ZHAO QY, LI YD, et al, 2005. Analyses of particular characters of konjaku plasm in Yunnan plateau [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 21(6): 207-212. [寸湘琴, 赵庆云, 黎亚东, 等, 2005. 云南高原特有魔芋种质的性状分析 [J]. *中国农学通报*, 21(6): 207-212.]
- DEMMIG-ADAMS B, ADAMS WIII, 1996. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis [J]. *Trends Plant Sci*, 1(1): 21-26.
- EVANS JR, POORTER H, 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning [J]. *Plant Cell Environ*, 24(8): 755-767.
- GUO XR, CAO KF, XU ZF, 2004. Response of photosynthesis and antioxidant enzymes in seedlings of three tropical forest tree species to different light environments [J]. *Chin J Appl Ecol*, 15(3): 377-381. [郭晓荣, 曹坤芳, 许再富, 2004. 热带雨林不同生态习性树种幼苗光合作用和抗氧化酶对生长光环境的反应 [J]. *应用生态学报*, 15(3): 377-381.]
- GAO JF, 2006. *Experimental guide of physiology of plant* [M]. Beijing: Higher Education Press; 74-77. [高俊凤, 2006. *植物生理学实验指导* [M]. 北京: 高等教育出版社; 74-77.]
- HAN Y, LIU SS, CHEN JW, et al, 2013. Photosynthesis and photoprotection in *A. konjac* and *A. xiei* grown at a light gradient [J]. *Bull Bot Res*, 33(6): 676-683. [韩珂, 刘石山, 陈军文, 等, 2013. 不同光照强度下花魔芋与谢君魔芋光合特性及光保护机制研究 [J]. *植物研究*, 33(6): 676-683.]
- HUBBART S, AJIGBOYE OO, HORTON P, et al, 2012. The photoprotective protein PsbS exerts control over CO<sub>2</sub> assimilation rate in fluctuating light in rice [J]. *Plant J*, 71(3): 402-412.
- KRALL JP, SHEVELEVA EV, PEARCY RW, 1995. Regulation of photosynthetic induction state in high-and low-light-grown soybean *A. macrorrhiza* (L.) G. Don [J]. *Plant Physiol*, 109(1): 307-317.
- KURSAR TA, COLEY PD, 1993. Photosynthetic induction times in shade-tolerant species with long and short-lived leaves [J]. *Oecologia*, 93(2): 165-170.
- LEROUX X, WALCROFT AS, DAUDET FA, et al, 2001. Photosynthetic light acclimation in peach leaves: importance of changes in mass: area ratio, nitrogen concentration, and leaf nitrogen partitioning [J]. *Tree Physiol*, 21(6): 377-386.
- LIU WH, GAO DS, SHU HR, 2006. Effects of different photon flux density on the characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence of peach trees in unprotected culture [J]. *Sci Agric Sin*, 39(10): 2 069-2 075. [刘文海, 高东升, 束怀瑞, 2006. 不同光照处理对设施桃树光合及荧光特性的影响 [J]. *中国农业科学*, 39(10): 2 069-2 075.]
- LIU WW, CHEN YC, HE RH, et al, 2013. Photosynthesis characteristics of four *Paris* (*Trilliaceae*) [J]. *Plant Diver Resour*, 35(5): 594-600. [刘维暉, 陈摇翠, 和荣华, 等, 2013. 四种重楼属植物光合作用特性 [J]. *植物分类与资源学报*, 35(5): 594-600.]
- LOUSTAU D, BEAHIM M, GAUDILLERE JP, et al, 1999. Photosynthetic responses to phosphorous nutrition in two-year-old maritime pine seedlings [J]. *Tree Physiol*, 19(11): 707-715.
- MALAVASI UC, MALAVASI MM, 2001. Leaf characteristics and chlorophyll concentration of *S. parahybum* and *H. stibocarpa* seedlings grown in different light regimes [J]. *Tree Physiol*, 21(10): 701-703.
- MARTINS SCV, DETMANN KC, DOS RJV, et al, 2013. Photosynthetic induction and activity of enzymes related to carbon metabolism: insights into the varying net photosynthesis rates of coffee sun and shade leaves [J]. *Theor Exp Plant Physiol*, 25(1): 62-69.
- NAIDU SL, DELUCIA EH, 1997. Acclimation of shade-developed leaves on saplings exposed to late-season canopy gaps [J]. *Tree Physiol*, 17(6): 367-376.
- NIINEMETS U, BILGER W, KULL O, et al, 1998. Acclimation to high irradiance in temperature deciduous trees in the field: changes in xanthophyll cycle pool size and in photosynthetic capacity along a canopy light gradient [J]. *Plant Cell Environ*, 21(12): 1 205-1 218.
- NIINEMETS U, TENHUNEN JD, 1997. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *A. saccharum* [J]. *Plant*

- Cell Environ, 20(7): 845-866.
- OSADA N, TAKEDA H, KITAJIMA K, et al, 2003. Functional correlates of leaf demographic response to gap release in saplings of a shade-tolerant tree, *E. tapos* [J]. *Oecologia*, 137(2): 181-187.
- PONS TL, PEARCY RW, 1994. Nitrogen reallocation and photosynthetic acclimation in response to partial shading in soybean plants [J]. *Physiol Plant*, 92(4): 636-644.
- PONS TL, PEARCY RW, SEEMANN JR, 1992. Photosynthesis in flashing light in soybean leaves in different conditions. I. Photosynthetic induction state and regulation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity [J]. *Plant Cell Environ*, 15(5): 569-576.
- RIJKERS T, PONS TL, BONGERS F, 2000. Photosynthetic induction in saplings of three shade-tolerant tree species; comparing understorey and gap habitats in a French Guiana rain forest [J]. *Oecologia*, 125(3): 331-340.
- SUN XL, XU YF, MA LY, et al, 2010. A review of acclimation of photosynthetic pigment composition in plant leaves to shade environment [J]. *J Plant Ecol*, 34(8): 989-999. [孙小玲, 许岳飞, 马鲁沂, 等, 2010. 植物叶片的光合色素构成对遮阴的响应 [J]. *植物生态学报*, 34(8): 989-999.]
- TAZOE Y, NOGUCHI K, TERASHIMA I, 2006. Effects of growth light and nitrogen nutrition on the organization of the photosynthetic apparatus in leaves of a C<sub>4</sub> plant, *A. cruentus* [J]. *Plant Cell Environ*, 29(4): 691-700.
- TROUWBORST G, HOGEWONING SW, HARBINSON J, et al, 2011. Photosynthetic acclimation in relation to nitrogen allocation in cucumber leaves in response to changes in irradiance [J]. *Physiol Plant*, 142(2): 157-169.
- WANG ZQ, HE F, NIU L, et al, 2000. A comparative research on photosynthesis of nectarine grown inside and outside greenhouses [J]. *Acta Horti Sin*, 27(4): 245-250. [王志强, 何方, 牛良, 等, 2000. 设施栽培油桃光合特性研究 [J]. *园艺学报*, 27(4): 245-250.]
- WEBB WL, NEWTON M, STARR D, 1974. Carbon dioxide exchange of *A. rubra*: a mathematical model [J]. *Oecologia*, 17(4): 281-291.
- XIE SQ, ZHANG YF, XIE QH, et al, 2010. *In vitro* breeding of *Amorphophallus* and quality konjac standardization cultivation techniques research [M]. Kunming: Yunnan Science and Technology Press: 57-58. [谢世清, 张云峰, 谢庆华, 等, 2010. 魔芋的离体繁育及优质魔芋规范化栽培技术研究 [M]. 昆明: 云南科技出版社: 57-58.]
- XU DQ, XU BJ, 1989. The role of stomatal limitation in photosynthetic induction of plant leaves [J]. *Acta Phytophysiol Sin*, 15(3): 275-280. [许大全, 徐宝基, 1989. 气孔限制在植物叶片光合诱导中的作用 [J]. *植物生理学报*, 15(3): 275-280.]
- XUE W, LI XY, ZHU JT, et al, 2011. Effects of shading on leaf morphology and response characteristics of photosynthesis in *A. sparsifolia* [J]. *J Plant Ecol*, 35(1): 82-90. [薛伟, 李向义, 朱军涛, 等, 2011. 遮阴对疏叶骆驼刺叶形态和光参数的影响 [J]. *植物生态学报*, 35(1): 82-90.]
- ZHANG Q, CHEN JW, CHEN YJ, et al, 2008. Photosynthetic induction in two fern species with different eco-types in Xishuangbanna tropical rainforest [J]. *Chin Bull Bot*, 25(6): 673-679. [张强, 陈军文, 陈亚军, 等, 2008. 西双版纳热带雨林中两种生态型蕨类植物的光合特性比较研究 [J]. *植物学通报*, 25(6): 673-679.]

( 上接第 606 页 Continue from page 606 )

- tard (*Brassica nigra* L. ) on germination and growth of wild oat (*Avena fatua* L. ) [J]. *Crop Prot*, 22(4): 673-677.
- WANG XK, 2006. The principle and technology of plant physiology and biochemistry experiment [M]. Beijing: Higher Education Press, 174-176. [王学奎, 2006. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社, 174-176.]
- WANG XP, WANG JL, 1998. Extraction, separation and biological measurement of growth regulating substance of seeds of *Pinus bungeana* Zucc. [J]. *Seeds*, (5): 19-22. [王小平, 王九龄, 1998. 白皮松种子内含物的提取、分离及生物测定 [J]. *种子*, (5): 19-22.]
- WEBB DP, WAREING PF, 1972. Seed dormancy in *Acer*: Endogenous germination inhibitors and dormancy in *Acer pseudoplatanus* L [J]. *Planta (Berl.)*, 104(2): 115-125.
- YANG YL, 2008. Research on relieving seed dormancy and study on alternative induction of explant of *Euscaphis konishii* Hayata [D]. Fujian Agric Univ. [杨燕凌, 2008. 打破圆齿野鸭椿种子休眠及外植体选择诱导实验研究 [D]. 福建农业大学.]
- YOU SH, ZHONG C, TU SP, 2013. Changes of physiologically activity of inhibitor in *Euscaphis konishii* seeds during variable temperature stratification [J]. *Nonw For Res*, 31(3): 41-47. [游双红, 钟诚, 涂淑萍, 2013. 变温层积过程中圆齿野鸭椿种子内含抑制物的生理活性变化 [J]. *经济林研究*, 31(3): 41-47.]
- ZHENG CX, GAO RF, 1991. The effect of ABA and endogenous inhibitors on *Fraxinus pennsylvanica* seed dormancy [J]. *J Beijing For Univ*, 13(4): 39-46. [郑彩霞, 高荣孚, 1991. 脱落酸和内源抑制物对洋白蜡种子休眠的影响 [J]. *北京林业大学学报*, 13(4): 39-46.]
- ZHENG GH, 2004. Studies of seed physiology [M]. Beijing: Science Press: 301-322. [郑光华, 2004. 种子生理学研究 [M]. 北京: 科学出版社: 301-322.]
- ZHENG GH, SHI ZL, ZHAO TF, et al, 1990. Practical seed physiology [M]. Beijing: China Agriculture Press: 158-181. [郑光华, 史忠礼, 赵同芳, 等, 1990. 实用种子生理学 [M]. 北京: 中国农业出版社: 158-181.]
- ZHONG SB, 1988. Germination physiology [M]. Beijing: China Agriculture Press: 181-196. [中山包, 1988. 发芽生理学 [M]. 北京: 中国农业出版社: 181-196.]
- ZUO M, NI ZY, XU L, et al, 2008. Anti-proliferative activity and the mechanisms of *Euscaphis Japonica* Kanitz in HeLa cell line. [J]. *Carcin Terat Mut*, 20(5): 350-353. [左敏, 倪志宇, 许立, 等, 2008. 野鸭椿对 HeLa 细胞的抗增殖作用及其机制的初步研究 [J]. *癌变. 畸变. 突变*, 20(5): 350-353.]